

# LÉKAŘSKÁ HISTOLOGIE II.

*Mikroskopická anatomie*

Luděk Vajner

Jiří Uhlík

Tomáš Novotný

Václava Konrádová

**Lékařská histologie II.**  
Mikroskopická anatomie

**Luděk Vajner**  
**Jiří Uhlík**  
**Tomáš Novotný**  
**Václava Konrádová**

Recenzovali:

prof. MUDr. Drahomír Horký, DrSc  
prof. MUDr. Jaroslav Mokrý, Ph.D.



**Financováno  
Evropskou unií**  
NextGenerationEU



**Národní  
plán  
obnovy**



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

Publikace byla vydána za podpory Ministerstva školství, mládeže  
a tělovýchovy a Národního plánu obnovy v rámci projektu  
Transformace pro VŠ na UK (reg. č. NPO\_UK\_MSMT-16602/2022).

Vydala Univerzita Karlova  
Nakladatelství Karolinum  
Praha 2023

jako učební text pro lékařské fakulty UK  
Sazba DTP Nakladatelství Karolinum  
Třetí vydání

© Univerzita Karlova, 2023

Text © Luděk Vajner (heirs), Jiří Uhlík, Tomáš Novotný, Václava Konrádová, 2023

Illustrations © Martin Wasserbauer, 2023

ISBN 978-80-246-5576-5

ISBN 978-80-246-5591-8 (pdf)



Univerzita Karlova  
Nakladatelství Karolinum

[www.karolinum.cz](http://www.karolinum.cz)  
[ebooks@karolinum.cz](mailto:ebooks@karolinum.cz)

# Obsah

<b>Úvodem poděkování</b> .....	5
<b>7/ Oběhový systém</b> .....	6
<b>8/ Lymfatický systém</b> .....	16
<b>9/ Dýchací systém</b> .....	29
<b>10/ Trávicí systém</b> .....	42
<b>11/ Močový systém</b> .....	74
<b>12/ Pohlavní systém mužský</b> .....	88
<b>13/ Pohlavní systém ženský</b> .....	101
<b>14/ Endokrinní systém</b> .....	117
<b>15/ Nervový systém</b> .....	130
<b>16/ Kožní systém</b> .....	142
<b>17/ Smyslový systém</b> .....	153



# Úvodem poděkování

*Děkujeme panu prof. MUDr. Rastislavu Drugovi, DrSc., za připomínky ke kapitole Nervový systém.  
Poděkování rovněž skládáme oběma recenzentům, pánům prof. MUDr. Drahomíru Horkému, DrSc.,  
a prof. MUDr. Jaroslavu Mokrému, Ph.D., kteří prvnímu i druhému dílu věnovali velkou pozornost.*

Za sebe i za spoluautory přeje příjemné čtení i druhého dílu  
Luděk Vajner  
v Praze 2012 a 2017

## 7/ Oběhový systém

Oběhový neboli kardiovaskulární systém se skládá z krevního a lymfatického vaskulárního systému.

**Krevní vaskulární systém** tvoří srdce a krevní cévy. Krevní cévy dělíme na artérie, kapiláry a vény.

**Artérie (tepny)** tvoří rozvětvený systém trubic. Jejich funkcí je přivádět krev obsahující kyslík a výživné látky ke tkáním.

**Kapiláry (vlásečnice)** vytvářejí vzájemně propojenou síť v tkáních, kde dochází k výměně látek mezi krví a tkáněmi.

**Vény (žíly)** představují systém trubic, který vzniká splýváním kapilár a který vede krev s vysokým obsahem CO<sub>2</sub> a produktů metabolismu zpět k srdci.

Kardiovaskulární systém distribuuje v organismu kyslík a nutriční látky ke tkáním a odpadové zplodiny metabolismu k exkretčním orgánům. Zajišťuje také transport hormonů k cílovým orgánům. Přispívá tak k integraci funkce celého organismu.

Z anatomického i funkčního hlediska je třeba si uvědomit rozdílnost dvou relativně samostatných oběhů – **systémového a plicního**. Chování těchto systémů je totiž odlišné, ale detaily přenecháme anatomii a fyziologii. Kapitolou samou pro sebe je dočasný oběh **uteroplacentární a fetoplacentární**.

**Lymfatický vaskulární systém** je tvořen systémem lymfatických cév. Jeho počáteční část představují slepě začínající lymfatické kapiláry, které anastomozují a tvoří větší cévy. Lymfatické cévy končí v krevním vaskulárním systému. Ústí do velkých vén v blízkosti srdce.

Funkcí lymfatického vaskulárního systému je vracet do krevní cirkulace tekutinu z tkáňových prostor. Tkáňový mok, který se dostává do lymfatických kapilár, se stává součástí lymfy. Lymfa rovněž prochází lymfatickými orgány, o kterých pojednáme samostatně v další kapitole

### Obecná struktura cév

Všechny cévy jsou stavěny podle stejného základního stavebního plánu. Stěna cév se skládá ze tří vrstev, které nazýváme tunica intima, tunica media a tunica adventitia.

**Tunica intima** je tvořena jednovrstevným plochým epitelem – **endotelem**, který vystýlá vnitřní povrch cévy, a vrstvou **subendotelovou**. Elementy tunica intima jsou uspořádány longitudinálně.

**Endotelové buňky** jsou polygonální, ploché, obvykle protažené ve směru toku krve, jejich centrální oblast se vyklenuje do lumina cévy. Imunocytochemicky je charakterizují CD 31 (PECAM), CD 34 a CD 106. Buňka vysílá ploché laterální výběžky, které mohou být pouze 0,2 μm silné. Ploché jádro je uloženo v centrální oblasti buňky. V okolí jádra nacházíme malý Golgiho komplex, několik mitochondrií, nepříliš četné ribosomy a ojedinělé drobné cisterny granulárního endoplasmatického retikula. Vyskytují se zde i elementy cytoskeletu – intermediární filamenta a četná aktinová mikrofilamenta. Přítomnost mikrofilament souvisí zřejmě s předpokládanou schopností těchto buněk se do určité míry kontrahovat. V tenkých

laterálních výběžcích nacházíme většinou pouze pinocytární vesikuly, které mají průměr okolo 70 nm. Mezi endotelovými buňkami jsou vyvinuty četné zonulae occludentes, nacházíme zde také nexy. Endotelové buňky spočívají na basální lamině. Endotelové buňky patří mezi dlouhožijící elementy. Vykazují jen nízkou mitotickou aktivitu. Vcelku rigidní stavba endotelu s pevnými spoji s sebou nese citlivost na mechanický stres, způsobený natahováním nebo torzí cév (tzv. stres stříhem, shear stress), na který endotelové buňky reagují produkcí různých působků.

Endotelové buňky mají antitrombogenní účinek. Zabraňují styku krevních destiček se subendotelovou tkání, jejich shlukování a vzniku trombů nejen nesmáčivým povrchem, ale i inaktivací trombinu. Přes zdánlivě chudou organelovou výbavu vykazují značnou metabolickou aktivitu – konvertují angiotensin I na angiotensin II (viz dále), inaktivují řadu působků jako bradykinin, serotonin, prostaglandiny a noradrenalin, zajišťují lipolýzu a produkují vasoaktivní faktory – vasokonstriktory endoteliny (ET) a vasodilatátor (pokud jde o systémový oběh) oxid dusnatý (NO). K jeho produkci mají k dispozici enzymy NO-syntetázy (endotelovou eNOS a indukovatelnou iNOS). Peptid apelin, produkovaný mj. také endotelovými buňkami, podporuje angiogenezi a stimuluje produkci NO. Endotelové buňky rovněž na svém lumenálním povrchu exprimují P- a E-selektiny ve specifických kombinacích v místech, kde je potřebný zásah bílých krvinek. Tím jim poskytují „adresu“ pro výstup z krevního řečiště. Kromě toho produkují i mezibuněčnou hmotu, kolageny a proteoglykany (biglykan a versikan). V endotelových buňkách vystylajících cévy větší než kapiláry nacházíme tyčinkovitá granula (průměr 0,1 µm, délka 3 µm). Nazývají se Weibelova-Paladeho granula. Obsahují protein nezbytný pro koagulaci krve (von Willebrandův faktor). Chybění tohoto faktoru má za následek poruchu srážlivosti krve. Lze shrnout, že vaskulární endotel je dynamický endokrinní orgán, který reguluje kontraktální, sekretorické a mitogenní aktivity cévní stěny a hemostatické procesy v lumen cévy.

**Subendotelová vrstva** je tvořena řídkým kolagenním vazivem. Může obsahovat i jednotlivé hladké svalové buňky.

Hlavními strukturálními elementy **tunica media** jsou hladké svalové buňky. Hladké svalové buňky produkují mezibuněčnou hmotu. Je zde zastoupen zejména glykosaminoglykan chondroitinsulfát a proteoglykany tento glykosaminoglykan obsahující. Dále zde nacházíme různé množství elastických a retikulárních vláken. Elastin však vytváří v medii cév převážně jemné síť a hlavně blanky. Vzhledem k nepropustnosti elastinu tyto blanky nemohou být kompaktní. Jsou v nich vytvořeny otvory (fenestrae), které umožňují, aby živiny pronikaly do hlubších partií stěny cév. Nazývají se proto membranae fenestratae. Někdy se elastické struktury koncentrují na hranicích tunica media, vytvářejí **membrana elastica interna** a **membrana elastica externa** a oddělují tunica media od tunica intima i od tunica adventitia. Součásti tunica media jsou uspořádány cirkulárně (resp. v nízké spirále).

**Tunica adventitia** je tvořena kolagenním vazivem. Z buněk zde nacházíme fibroblasty a adipocyty. Mohou se zde vyskytnout i hladké svalové buňky. Převažují zde longitudinálně uspořádaná kolagenní a elastická vlákna, i ostatní elementy jsou uspořádány longitudinálně. V adventicii je obsažen převážně kolagen typu I, dále glykosaminoglykany dermatansulfát a v malé míře i heparansulfát.

Výživa stěny drobných cév je zajišťována difúzí výživných látek a kyslíku z krve protékající cévou. Cévy s průměrem větším než 1 mm mají vyvinutý ve stěnách systém vlastních cév, které nazýváme **vasa vasorum** (cévy cév). Vasa vasorum mohou vznikat jako větve artérie, kterou vyživují, nebo jsou zásobovány sousedními artériemi. Tyto cévy se mohutně větví v adventicii a v zevních oblastech medie. Vasa vasorum se daleko častěji vyskytují ve stěnách vén než ve stěnách artérií. Je to způsobeno menší koncentrací kyslíku ve venózní krvi. **Lymfatické kapiláry** nacházíme převážně v adventicii cév. Ve vénách penetrují hlouběji až do tunica media.

Ve stěnách většiny krevních cév, které obsahují hladké svalové buňky, nacházíme mohutně vyvinutou síť sympatických nemyelinizovaných **vasomotorických nervových vláken**. Chemickým mediátorem je zde **noradrenalin**. Uvolnění noradrenalinu způsobuje vasokonstrikci. V artériích většinou eferentní nervová vlákna nepronikají až do tunica media. Noradrenalin musí difundovat několik mikrometrů, aby pronikl k hladkým svalovým buňkám medie. Ve vénách se nervová zakončení nacházejí v adventicii

i v médiu. Celkový počet nervových zakončení je ale menší než v artériích. Artérie kosterních svalů obsahují také zakončení parasympatických nervových vláken. Jejich chemickým mediátorem je **acetylcholin**, který zde má vasodilatační účinek.

Na úrovni arteriol až kapilár se ve slezině, v kostní dřeni, v uteroplacentárním komplexu a v kůře ledvin setkáváme s odvětčováním cév pod pravým úhlem. To vede ke snížení počtu krvinek v prvních větvích, neboť krvinky setrvačností pokračují v pohybu přímým směrem. Jev se nazývá odstředování plasmy (plasma skimming) a uplatňuje se tam, kde je třeba vytvoření hustotního gradientu krvinek.

Všechny cévy mají poměrně velkou schopnost regenerace již dříve zmíněnou angiogenezi pod vlivem vaskulárního endotelového růstového faktoru (VEGF).

## Kapiláry

Stěna kapilár je tvořena jednou vrstvou endotelových buněk. Buňky se stáčíjí, a tím vytvářejí cylindrický prostor. Na příčném průřezu vidíme, že stěna kapiláry je tvořena jednou nebo více endotelovými buňkami. Průměr kapilár je 7–9  $\mu\text{m}$ , v kosterní svalovině se často setkáváme s kapilárami o průměru pouhé 4  $\mu\text{m}$ . Kapiláry se velmi často větví, proto jejich délka kolísá obvykle jen od 0,25 do 1 mm. Delší kapiláry nacházíme v některých kosterních svalech. Ve dřeni ledvin a v kůře nadledvin mohou být kapiláry až 50 mm dlouhé. Délka všech kapilár v lidském organismu se odhaduje na 96 000 km.

**Endotelové buňky** tvořící stěnu kapilár jsou ploché, polygonální, pokrývají plochu asi  $10 \times 30 \mu\text{m}$ . Pinocytární vesikuly v tenkých laterálních výběžcích endotelových buněk zajišťují transcelulární transport různých látek. V průběhu procesu transcytózy tyto vesikuly někdy v nejtenčích oblastech laterálních cytoplasmatických výběžků splývají a vytvářejí transcelulární kontinuální kanály. Počet pinocytárních vesikul je odrazem intenzity transportu makromolekul endotelovou buňkou. Velký počet pinocytárních vesikul nacházíme v endotelových buňkách kapilár v tkáni svalové, naproti tomu je jich velmi málo v kapilárách centrálního nervového systému. Tento charakter kapilár přispívá k vytvoření bariéry mezi krví a nervovou tkání centrálního nervového systému. Rozdíly ve stupni permeability kapilár se odrážejí i v počtu a charakteru zonulae occludentes.

Na různých místech se podél kapilár a malých venul vyskytují jednotlivé buňky s dlouhými cytoplasmatickými výběžky, kterými částečně obklopují buňky endotelové. Nazývají se **pericyty** (Rougetovy buňky). Vytvářejí vlastní basální laminu, která může někdy splývat s basální laminou buněk endotelových. V relativně málo diferencované cytoplasmě obsahují aktin, myosin a tropomyosin. Přítomnost těchto proteinů ukazuje, že pericyty jsou schopny určité kontrakce. Představují vlastně první známku vývoje tunica media.

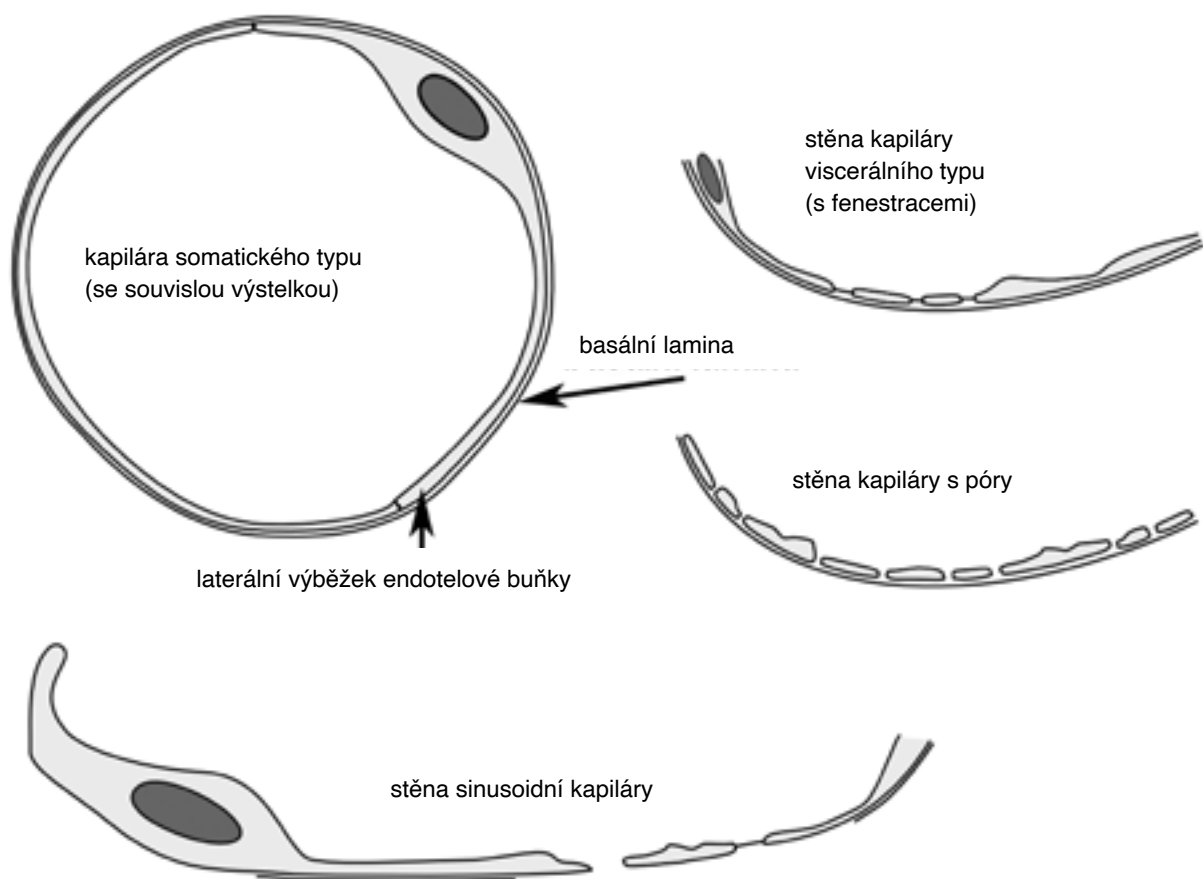
Kolem kapilár bývá vyvinuta také tenká vrstvička longitudinálně uspořádaných kolagenních nebo retikulárních vláken. Představuje ekvivalent adventicie větších cév. I kapiláry jsou tedy stavěny podle obecného stavebního plánu cév.

Podle struktury endotelových buněk a charakteru jejich basální laminy můžeme kapiláry rozdělit do čtyř skupin. Rozeznáváme kapiláry se souvislou endotelovou výstelkou, kapiláry fenestrované, kapiláry s póry a kapiláry sinusoidní (obr. 1).

**Kapiláry se souvislou výstelkou (somatického typu)** jsou vystlány endotelovými buňkami, kde nejsou vytvořeny fenestrace ani póry. Buňky leží na kontinuální basální lamině. V cytoplasmě endotelových buněk nacházíme různý počet pinocytárních vesikul.

**Kapiláry fenestrované (viscerálního typu)** jsou vystlány endotelovými buňkami, které mají ve svých výběžcích vytvořeny **fenestrace**. To jsou otvory o průměru 60–80 nm, které jsou přepaženy **diafragmatem**. Diafragma je tenčí než biologické membrány a tvoří je protein PV1. Endotelové buňky jsou obklopeny kontinuální basální laminou. Fenestrované kapiláry nacházíme v orgánech, kde dochází k rychlé výměně látek mezi tkáněmi a krví – například ve střevě a ve žlázách s vnitřní sekrecí.





Obr. 1: Typy kapilár

**Kapiláry s póry** jsou vystlány endotelovými buňkami, jež mají ve svých výběžcích vytvořené pravé otvory, které nejsou přepaženy diafragmatem. Basální lamina těchto kapilár je kontinuální. Kapiláry s póry nacházíme pouze v glomerulech ledvin.

**Kapiláry sinusoidní – sinusoidy** mají nepravidelné lumen. Na některých místech mají průměr až 30–40  $\mu\text{m}$ . Ve výběžcích endotelových buněk nacházíme četné póry i fenestrace. Basální lamina sinusoidní **není** kontinuální. V okolí sinusoidních kapilár se obvykle vyskytují četné makrofágy. Sinusoidní kapiláry nacházíme v játrech, v kostní dřeni a v pars distalis adenohipofýzy. V širokých sinusoidních kapilárách je tok krve výrazně zpomalen a výměna látek mezi krví a tkáněmi je tu velmi usnadněna.

Bohatost kapilární sítě je závislá na metabolické aktivitě dané tkáně. Orgány s vysokou metabolickou aktivitou – například ledviny, játra nebo myokard – mají bohatou kapilární síť. Naopak hladká svalová tkáň nebo husté kolagenní vazivo obsahují kapilár poměrně málo. Rychlost toku krve v aortě je asi 320 mm/s, zatímco v kapilárách jen asi 0,3 mm/s. Vzhledem k tenkosti stěny a pomalému průtoku krve jsou kapiláry vhodným místem pro **výměnu látek mezi krví a tkáněmi**. Malé molekuly kyslíku, oxidu uhličitého nebo třeba glukózy difundují nebo jsou transportovány přes buněčnou membránu endotelových buněk. Molekuly s molekulovou hmotností do 10 000 pronikají také oblastí mezibuněčných spojení mezi endotelovými buňkami. Větší molekuly pronikají fenestracemi nebo jsou transportovány pinocytárnými vesikulami.

Před systémem kapilár, tj. na arteriální straně řečiště, jsou umístěny **prekapiláry** (někdy se setkáváte s názvem metarterioly). Prekapiláry mají lumen o průměru až 40  $\mu\text{m}$ . Jsou vystlány endotelovými buňkami, v jejich stěně můžeme najít nepočtené hladké svalové buňky. Těsně před rozvětvením prekapilár v jednotlivé kapiláry je vyvinut prstenec tvořený hladkými svalovými buňkami, který nazýváme

**prekapilární sfinkter.** Kontrakce hladkých svalových buněk ve stěně prekapiláry reguluje průtok krve kapilárami, kontrakce prekapilárního sfinkteru může dokonce úplně uzavřít určitý úsek kapilárního řečiště.

Na konci kapilárního řečiště (na venózní straně) se kapiláry opět spojují a tvoří **postkapilární venuly** neboli **postkapiláry**. Postkapiláry mají širší lumen (až 50  $\mu\text{m}$ ) než prekapiláry. Svou strukturou i biologickými vlastnostmi odpovídají kapilárám, jsou ale obklopeny větším množstvím pericytů. Vzhledem k charakteru zonulae occludentes umožňují průnik tekutiny a dokonce některých krevních elementů do tkání. Endotel postkapilárních venul je citlivý na vasoaktivní látky histamin a serotonin. Odpovědí na přítomnost těchto látek je dočasné rozpojení okludinů v zonulae occludentes, a tím zvýšený výstup tekutiny a leukocytů do okolního vaziva. S tímto jevem se setkáváme v průběhu zánětu a alergických reakcí. Některé postkapilární venuly v lymfatických orgánech jsou lemovány neobvyklou výstelkou, která je tvořena vyššími kubickými endotelovými buňkami. Nazývají se **venuly s vysokým endotelem**. Takovým endotelem lehce pronikají krevní elementy, zejména lymfocyty. Tyto venuly hrají úlohu při transmuralní migraci lymfocytů do lymfatické tkáně nebo naopak z lymfatické tkáně do krve.

Kromě typického zapojení artérie – kapilární síť – vény existují ještě přímé komunikace mezi artériemi a vénami. Tato spojení se nazývají **arteriovenózní anastomózy**. Arteriovenózní anastomózy mohou být přímé, vyskytují se ale také složitější klubíčkovité struktury, které se popisují jako **glomera**. Arteriovenózní anastomózy většinou nacházíme mezi malými cévami. Arteriola, která přímo přechází do venuly, ztrácí membrana elastica interna a v její stěně naopak přibývají koncentricky uspořádané hladké svalové buňky. Kontrakcí této svalové vrstvy může dojít k dočasnému úplnému uzavření lumina cévy. Arteriovenózní anastomózy jsou velmi bohatě zásobeny vegetativními nervovými vlákny. Arteriovenózní anastomózy hrají důležitou úlohu při regulaci krevní cirkulace v různých orgánech, v procesu termoregulace a regulace krevního tlaku, při menstruaci a erekci.

Na některých místech v organismu se vyskytují dva systémy kapilárních sítí uspořádané za sebou. Toto uspořádání krevních cév nazýváme **portální systém**. **Arteriální portální systém** nacházíme v ledvinách. Přívodná arteriola (vas afferens) se rozvětňuje a tvoří konvolut krevních kapilár (glomerulus ledvinného tělíska). Z glomerulu vystupuje opět arteriola (vas efferens), která se znovu rozvětňuje v kapilární síť okolo tubulů ledvin. **Venózní portální systém** nacházíme v játrech. Vena portae, která vzniká z kapilárního řečiště v orgánech dutiny břišní, se v jaterních lalůčcích opět rozpadá v síť krevních sinusoid, které ústí do vena centralis a dále do vena hepatica. Rovněž adenohipofýsa má vyvinut venózní hypothalamo–hypofýsární portální systém (viz dále).

## Artérie

Artérie jsou cévy s relativně tlustou a pružnou stěnou, která udržuje svůj tvar i při poklesu objemu náplně. V preparátech mají proto pravidelný okrouhlý průřez. Podle průměru artérie dělíme na arterioly, artérie malého a středního kalibru a artérie velkého kalibru.

**Arterioly** mají průměr menší než 0,5 mm. Mají relativně úzké lumen vzhledem k tloušťce stěny. **Tunica intima** je tvořena vrstvou endotelových buněk a vrstvou subendotelovou. Subendotelová vrstvička je velmi tenká. Membrana elastica interna se objevuje jen ve větších arteriolách, v menších arteriolách většinou chybí nebo je nesouvislá. **Tunica media** je složena z jedné až pěti vrstev hladkých svalových buněk. V nejmenších arteriolách je i vrstva hladkých svalových buněk diskontinuální. Endotelové buňky tu vysílají drobné výběžky, které pronikají basální laminou a přicházejí do styku s hladkými svalovými buňkami. Toto spojení umožňuje, aby působení cirkulujících polypeptidů, které se účastní složitého procesu regulace krevního tlaku a které se v první fázi váží na endotelové buňky, bylo přeneseno na hladké svalové buňky. Membrana elastica externa není vyvinuta. **Tunica adventitia** arterioly je velmi tenká.

**Artérie malého (0,5–2 mm) a středního (2–10 mm) kalibru** jsou většinou **artériemi svalového typu**. Vzhledem k svému průsvitu mají poměrně tlustou stěnu. **Tunica intima** je tvořena endotelovými buňkami, které mají stejnou strukturu jako v arteriolách, a subendotelovou vrstvou, která je tlustší.

Někdy zde nacházíme i jednotlivé hladké svalové buňky. Membrana elastica interna je dobře vyvinuta, je vždy souvislá a jednoduchá! V závislosti na průměru cévy obsahuje **tunica media** někdy až 40 vrstev hladkých svalových buněk. Hladké svalové buňky jsou zde uspořádány do svazků, které tvoří šroubovici o nízkém závitě. Mezi hladkými svalovými buňkami nacházíme různé množství elastických blanek a izolovaných elastických vláken. Dále se zde vyskytují vlákna retikulární (kolagen typu III) a proteoglykany obsahující glykosaminoglykan chondroitinsulfát (biglykan). Ve větších artériích svalového typu je vyvinuta i membrana elastica externa. **Tunica adventitia** je tvořena longitudinálně uspořádanými kolagenními a elastickými vlákny, dále tu nacházíme fibroblasty a nepříliš četné adipocyty. Ve stěnách artérií malého a středního kalibru se vyskytují vasa vasorum, lymfatické kapiláry a nervová vlákna, která někdy penetrují až do zevních oblastí tunica media.

Artérie svalového typu zajišťují distribuci krve k jednotlivým orgánům.

**Artérie velkého kalibru** jsou **artériemi elastického typu**. U dospělého člověka měří v průměru přes 1 cm. Tento typ artérií představují aorta, její velké větve a truncus pulmonalis. V poměru k velikosti lumina je stěna těchto artérií poměrně tenká. Artérie elastického typu mají v nativním stavu na průřezu nažloutlou barvu vzhledem k vysokému počtu elastických blanek. **Tunica intima** je tlustší než v artériích svalového typu. Endotelové buňky mají stejný charakter jako u ostatních cév. Subendotelová vrstva je tlustá, měří někdy až 100  $\mu\text{m}$ , často do ní vycestovávají monocyty a v případě poškození cévní stěny se mění v makrofágy. Fagocytují-li lipidy nebo jejich sloučeniny (zejména nechvalně známý LDL), popisují se jako pěníte buňky. Membrana elastica interna je vlastně jen první z elastických blanek, které nacházíme v **tunica media**. Nazývají se **membranae fenestratae**, neboť jsou v nich otvory. Membranae fenestratae jsou ve stěně artérií koncentricky uspořádány. Jejich počet se zvyšuje s věkem. U novorozence se jich obvykle vyskytuje okolo 40, u starých jedinců jich nacházíme okolo 70. S věkem dochází k další depozici elastinu a lamely jsou tlustší. Hlavní buněčnou složkou tunica media artérií elastického typu jsou hladké svalové buňky, které se upínají do elastických membrán a jsou jejich producenty. Nacházíme tu také vlákna retikulární a základní amorfní hmotu, která obsahuje biglykan. Membrana elastica externa není odlišitelná od ostatních elastických blanek. **Tunica adventitia** je tenká, obsahuje zejména longitudinálně uspořádaná elastická a kolagenní vlákna.

Velké artérie se svou elastickou stěnou hrají úlohu pružníku. Zajišťují kontinuální tok krve v průběhu srdeční diastoly.

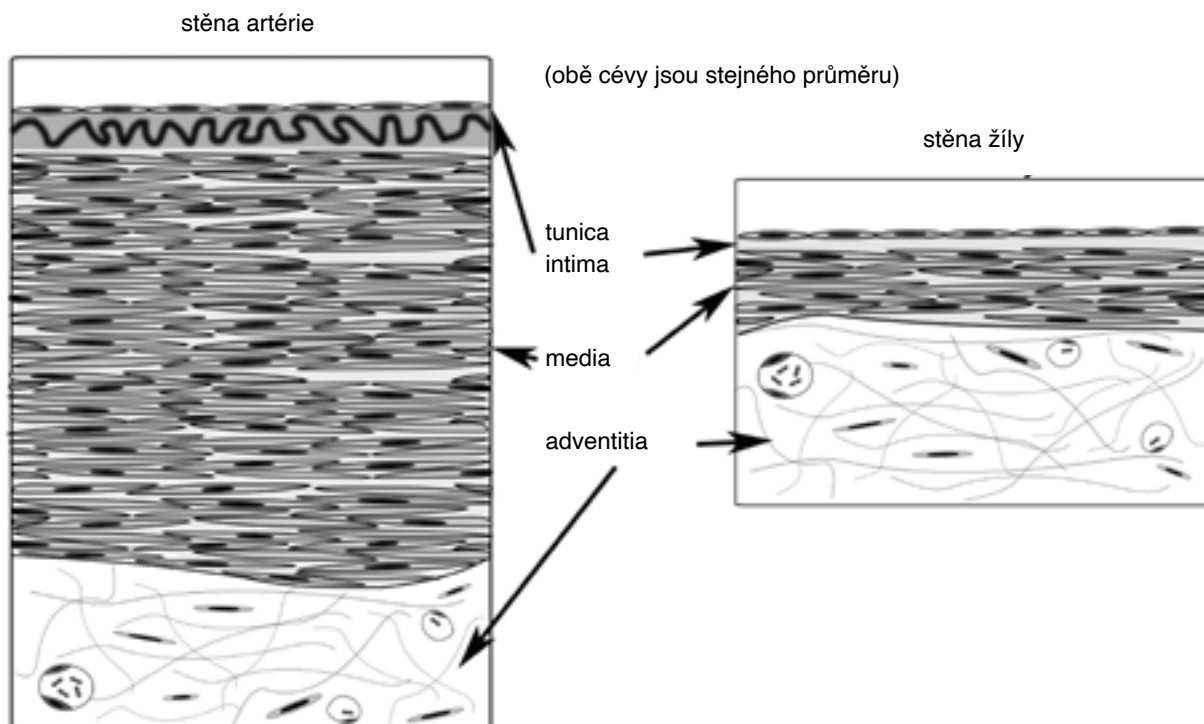
## Vény

Vény jsou relativně tenkostěnné cévy, které při poklesu náplně kolabují. V preparátech mají proto nepravidelný průřez. Obdobně jako artérie je dělíme na venuly a na malé, střední a velké vény. Srovnáme-li artérii a venu, pak při stejném průměru má artérie vždy silnější stěnu. Nejtlustší vrstvou stěny artérie je tunica media, zatímco u vén tunica adventitia. Ve stěně vén také chybějí membrana elastica interna a externa (obr. 2).

Přechod kapilár ve venuly je velice pozvolný. Na postkapilární venuly s průměrem do 50  $\mu\text{m}$  navazují **sběrací venuly** s lumenem mezi 50–100  $\mu\text{m}$ . Endotelová výstelka těchto venul je obdána kontinuální vrstvou pericytů.

Sběrací venuly pokračují jako **muskulární venuly** s průměrem do 200  $\mu\text{m}$ . Endotelové buňky jsou obklopeny jednou až dvěma vrstvami hladkých svalových buněk, které zde již nahradily pericyty. Lze už rozeznat velmi tenkou adventicii.

Skutečné **venuly** mají průměr 0,2–1 mm. **Tunica intima** je tvořena endotelem, pod kterým nacházíme jen velmi málo subendotelového vaziva. **Tunica media** je tenká, sestává z několika málo vrstev hladkých svalových buněk. V médiu některých venul nejsou hladké svalové buňky zastoupeny vůbec. **Tunica adventitia** je nejtlustší vrstvou stěny venul. Skládá se z kolagenního vaziva, kde nacházíme četná longitudinálně uspořádaná kolagenní vlákna.



Obr. 2: Porovnání stěny artérie a žíly

**Malé a střední žíly** mají průměr 1–9 mm. **Tunica intima** je tvořena endotelem, subendotelová vrstvička je velmi tenká. **Tunica media** obsahuje spíše jen ploché svazky hladkých svalových buněk, než celé vrstvy hladké svalové tkáně. Mezi hladkými svalovými buňkami nacházíme četná retikulární vlákna a jemnou síť vláken elastických. **Tunica adventitia** je dobře vyvinuta, nacházíme zde četná longitudinálně uspořádaná kolagenní vlákna, mohou se zde vyskytnout i vrstvy longitudinálně uspořádaných hladkých svalových buněk.

Struktura stěny **velkých žil** (průměr 10 mm a více) se výrazně liší v závislosti na lokalizaci cévy v organismu. **Tunica intima** je většinou dobře vyvinuta. Tvoří ji endotel a subendotelová vrstva, která je tlustší než u malých žil. Můžeme zde nalézt i longitudinálně uspořádané hladké svalové buňky. **Tunica media** je tenká, obsahuje jen několik vrstviček hladkých svalových buněk. Svalovina bývá někdy značně redukována, nacházíme tu více elementů tkáně vazivové včetně vláken kolagenních. **Tunica adventitia** představuje nejtlustší vrstvu stěny velkých žil. Ve velkých žilách, které leží pod úrovní srdce, obsahuje tunica adventitia mohutné svazky longitudinálně uspořádaných hladkých svalových buněk. Tyto struktury zpevňují stěnu žil a zabraňují její distenzi. Před vyústěním do srdce nacházíme někdy v adventicii horní a dolní duté žíly a zejména plicních žil malé množství příčně pruhované svaloviny srdeční (tzv. myokardové návleky).

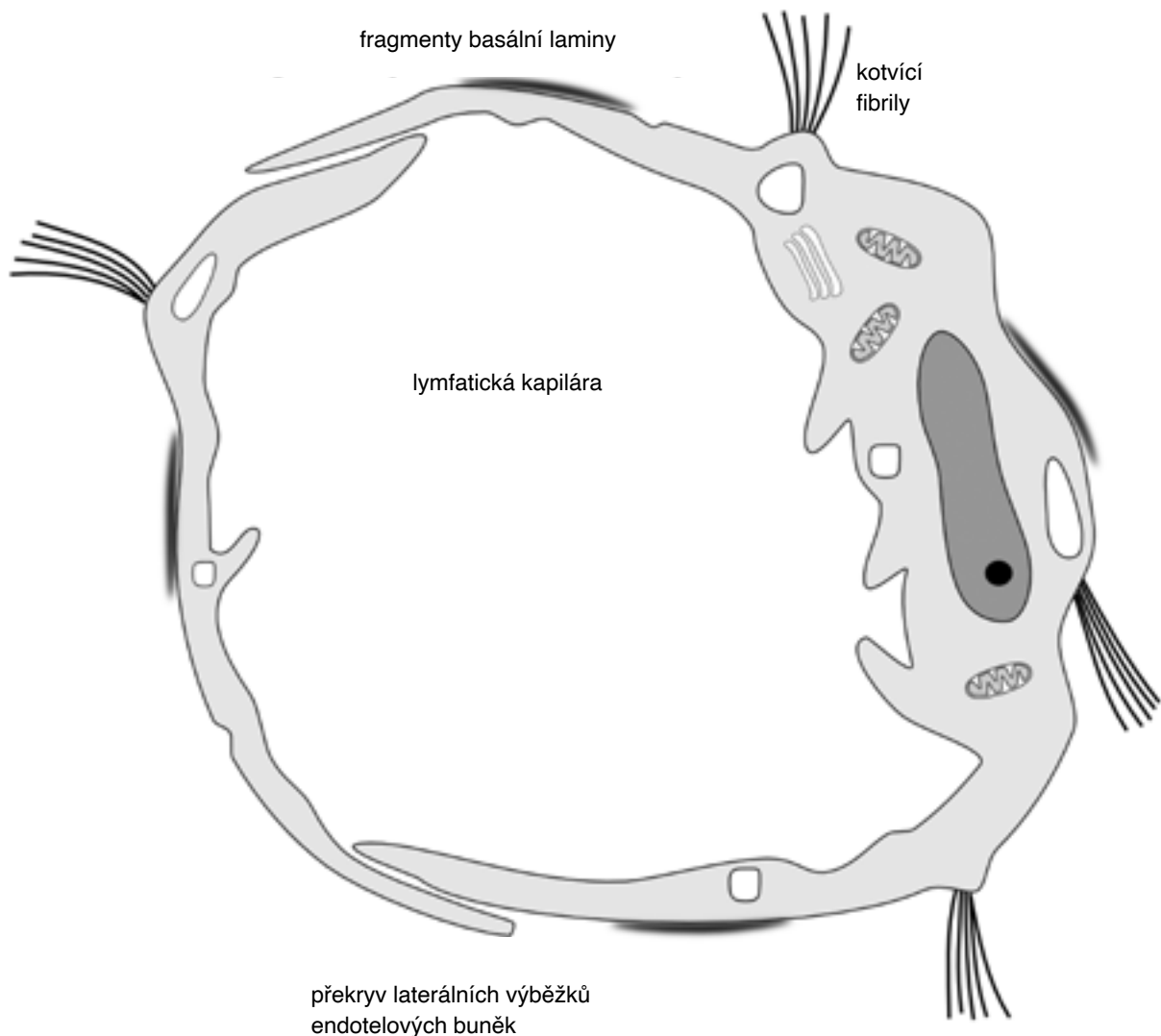
V malých a středně velkých žilách jsou vyvinuty **chlopně**. Chlopně jsou párové kapsovitě výchlípkovité tunica intima tvořené elastickou vazivovou tkání lemovanou po obou stranách endotelem. Chlopně jsou četné zejména v distálních žilách dolních končetin. Usměrnějí tok krve směrem k srdci. Vzhledem k uspořádání hladkých svalových buněk v tunica adventitia a za pomoci systému chlopní jsou žíly schopny dopravovat krev proti působení gravitace zpět do srdce. Transport krve ve žilách je dále usnadňován kontrakcemi okolních kosterních svalů.

## Lymfatické cévy

Lymfatické cévy jsou tenkostěnné kanály lemované endotelem. Shromažďují tkáňový mok a vracejí ho zpět do krevního oběhu. Obsah těchto cév se nazývá **lymfa**. Na rozdíl od krve je lymfa distribuována pouze směrem k srdci. Lymfatické cévy dělíme na lymfatické kapiláry a na větší lymfatické cévy.

**Lymfatické kapiláry** začínají v tkáních jako tenkostěnné vaky nebo slepě začínající trubice. Mají širší nepravidelné lumen a jsou ve tkáních uloženy hlouběji než síť krevních kapilár. Stěna lymfatických kapilár je tvořena jednou vrstvou endotelových buněk. Mezi endotelovými buňkami nejsou vyvinuty zonulae occludentes, koncové části endotelových buněk se volně překrývají. V endotelu, který vystylá lymfatické kapiláry, nenacházíme většinou fenestrace ani póry. Fenestrace ve výstelce lymfatických kapilár byly nalezeny pouze na některých místech v organismu. Pod endotelovými buňkami téměř **chybí basální lamina** (obr. 3).

Lymfatické kapiláry jsou připojeny k okolní tkáni systémem jemných **kotvících fibril**, které brání úplnému kolapsu jejich lumina. Lymfatické kapiláry jsou vyvinuty téměř ve všech orgánech, výjimkou je centrální nervový systém a kostní dřeň. Do lumina lymfatických kapilár mohou vstupovat velké molekuly proteinů, triglyceridy a také buňky, zejména lymfocyty.



Obr. 3: Lymfatická kapilára

**Větší lymfatické cévy** mají strukturu podobnou vénám. Jejich stěna je ale tenčí a lze těžko rozeznat hranice mezi jednotlivými vrstvami. **Chlopně** jsou v lymfatických cévách četnější než ve vénách. Oblasti lymfatických cév mezi jednotlivými páry chlopní jsou často dilatované, lymfatické cévy tím nabývají zvláštního „korálkovitého“ vzhledu. Tok lymfy v lymfatických cévách usnadňují kontrakce hladkých svalových buněk, které se nacházejí ve stěně cév, kontrakce okolních kosterních svalů a systém chlopní.

Stěna největších lymfatických cév – **ductus thoracicus** a **ductus lymphaticus dexter** – má obdobnou strukturu jako stěna vén, v tunica media nacházíme však více hladkých svalových buněk. Svazky hladkých svalových buněk jsou zde uspořádány longitudinálně i cirkulárně, převládá ale uspořádání longitudinální. Tunica adventitia je relativně méně vyvinuta. Ve stěně ductus thoracicus nacházíme také vasa vasorum a síť nervových vláken.

## Srdce

Srdce (**cor**) je centrální orgán kardiovaskulárního systému. Je to dutý, svalový, rytmicky se kontrahující orgán. Skládá se z levé a pravé **předsíně** a z levé a pravé **komory**. Mezi síněmi a komorami jsou ústí atrioventrikulární, která uzavírají chlopně – vpravo **chlopeň trojcípá** (valva tricuspidalis) a **vlevo chlopeň dvojcípá** (valva bicuspidalis sive mitralis). Ústí truncus pulmonalis a aorty uzavírají chlopně poloměsíčité (valvae semilunares).

Srdce obsahuje opěrnou centrální strukturu, kterou nazýváme **skelet srdeční** (viz anatomii). Je tvořen hustým kolagenním vazivem, kde nacházíme četná, nepravidelně orientovaná kolagenní vlákna a místy i ostrůvky vazivové chrupavky. Skelet srdeční slouží jako pevná opora srdečních chlopní. Upínají se sem také kardiomyocyty.

Stěna srdeční se skládá ze tří vrstev. Vnitřní vrstva se nazývá endokard, střední myokard a zevní epikard. Srdce je obklopeno perikardovou dutinou, jejíž zevní stěnu tvoří perikard.

**Endokard** je přibližným ekvivalentem tunica intima cév. Vystýlá vnitřní povrch srdce, lemuje chlopně, chordae tendineae i papilární svaly. Endokard je různě tlustý na různých místech srdce. V síních je tlustší než v komorách, nejtlustší je v okolí ústí velkých cév. Rozdíly jsou dány různou tloušťkou vrstvy elasticko-muskulární.

Endokard se skládá ze čtyř vrstev – z endotelu, vrstvy subendotelové, vrstvy elasticko-muskulární a subendokardové.

**Endotel** je tvořen plochými endotelovými buňkami, které mají stejnou strukturu jako v cévách. **Subendotelová** vrstvička je tvořena řídkým kolagenním vazivem. Vrstva **elasticko-muskulární** je tvořena kolagenním vazivem, kde se vyskytují vlákna elastická i skupinky myofibroblastů (podle některých autorů hladké svalové buňky). Důležitá je vrstva **subendokardová**. Je tvořena řídkým kolagenním vazivem, kde nacházíme cévy, nervová vlákna a zejména **buňky převodního systému srdečního**. Buňky převodního systému srdečního jsou specializované kardiomyocyty, které jsou schopny vytvářet a vést impuls, který iniciuje činnost srdeční. Tyto specializované kardiomyocyty obsahují v cytoplasmě méně myofibril než okolní nesespecializované kardiomyocyty. Myofibrily jsou umístěné převážně na periférii buněk. V okolí jádra obsahují specializované kardiomyocyty více glykogenu. Mezi buňkami nejsou vyvinuty interkalární disky, pouze nepříliš četné desmosomy. Komunikace mezi sousedními specializovanými kardiomyocyty je zajištěna četnými nexy.

**Převodní systém srdeční** sestává z celé řady struktur, které umožňují, aby se předsíně a komory kontrahovaly v přesném pořadí, aby srdce mohlo pracovat jako výkonná pumpa. Impulsy pro kontrakci srdeční jsou tvořeny v srdci samém. Vzruch vzniká v uzlíku sinoatriálním Keithově-Flackově (**nodus sinoatrialis**), který funguje jako pacemaker. Je umístěn v blízkosti ústí horní duté žíly do pravé předsíně. Uzlík je tvořen specializovanými kardiomyocyty (hvězdicovitými P-buňkami), které jsou menší než okolní buňky pracovního myokardu. Mají průměr asi 10 µm, dlouhé jsou 25 µm. Jsou koncentricky uspořádány kolem velké nodální artérie, jsou uloženy ve vazivovém stromatu a jsou bohatě zásobeny

krví. Nacházíme zde i četná nervová zakončení a gangliové buňky. Nervový systém ale činnost srdeční pouze moduluje.

Tři internodální atriální trakty tvořené specializovanými kardiomyocyty vedou vzruch ze sinoatriálního uzlíku k uzlíku atrioventrikulárnímu Aschoffovu-Tawarovu (**nodus atrioventricularis**). Atrioventrikulární uzlík je uložen pod endokardem septální stěny pravé předsíně. Uzlík má obdobnou strukturu jako uzlík sinoatriální. Také v oblasti atrioventrikulárního uzlíku nacházíme velké arterioly a tukovou tkáň.

Svazek atrioventrikulární Hisův (**fasciculus atrioventricularis**) proniká skeletem srdečním a dělí se na dvě Tawarova raménka – **crus dextrum et sinistrum**. Tvoří útvary zvané **Purkyňova vlákna**, což jsou svazky specializovaných kardiomyocytů. Buňky Purkyňových vláken jsou ale zřetelně větší než okolní typické kardiomyocyty. Mají průměr 50  $\mu\text{m}$ , dlouhé jsou až 150  $\mu\text{m}$ . Lze je vysledovat až k apexu srdce, kde se otáčejí, jejich svazky se rozdělují a přicházejí do kontaktu s ostatními nespécializovanými kardiomyocyty. Vzhledem k tomuto uspořádání je impuls pro kontrakci komor velmi rychle převezen až k apexu srdce, který se musí kontrahovat jako první.

**Chlopně srdeční** jsou tvořeny centrální ploténkou hustého kolagenního vaziva, která je na obou stranách kryta vazivem bohatým na elastická vlákna (fibroelastická tkáň) lemovaným vrstvou plochých endotelových buněk. Fibroelastická vrstva je tlustší na síňové straně. Ohraničená ztlustění fibroelastické tkáně nacházíme také v místě dotyku chlopní. Za fyziologických podmínek jsou chlopně zcela bezcévné. Chlopně jsou pevně připojeny k elementům srdečního skeletu. Do cípatých chlopní se upínají **chordae tendineae**, které představují pokračování **papilárních svalů**. Toto uspořádání brání everzi chlopní.

Nejtlustší vrstvou stěny srdeční je **myokard** tvořený **příčně pruhovanou svalovou tkání srdeční**. Mezi kardiomyocyty síní a komor existují určité rozdíly. V síních nacházíme poněkud menší kardiomyocyty s menším počtem T-tubulů. V cytoplasmě některých kardiomyocytů, zejména lokalizovaných v trabekulární části pravé síně, nacházíme membránou ohraničená granula o průměru 0,2–0,3  $\mu\text{m}$ . Jsou uložena v blízkosti Golgiho komplexu u obou pólů jádra kardiomyocytu. Tyto kardiomyocyty nazývají někteří autoři myoendokrinní buňky. Granula těchto buněk obsahují prekursory hormonů, které se nazývají síňový natriuretický peptid (ANP) a mozkový natriuretický peptid (BNP). Dojde-li ke zvýšení množství krve v srdci, působí tyto hormony v ledvinách zvýšené vylučování sodíku a vody. BNP se využívá jako biochemický marker srdečního selhání.

Každý kardiomyocyt je obklopen zevní laminou a jemnou vrstvou endomysia, kde se vyskytují četné kapiláry. Věkem přibývají v endomysiu elastická vlákna.

Kardiomyocyty jsou uspořádány do vrstev, které obklopují dutiny srdeční. Uspořádání těchto vrstev je velmi složité. Vrstvy kardiomyocytů jsou zakotveny do skeletu srdečního.

V kapitole o svalové tkáni jsme zmiňovali přítomnost kardiomyoblastů. V síňovém myokardu tvoří drobné skupiny, v komorovém myokardu jsou rozptýleny. Jejich počet je příliš nízký na to, aby dokázaly poškozený myokard regenerovat. Jejich diferenciaci je sice stimulována přítomností zralých kardiomyocytů, jejich dělení však asi vyžaduje přítomnost mesenchymových buněk, které v této době samozřejmě již nejsou k dispozici.

**Epikard** tvoří vnější vrstvu srdeční stěny. Na povrchu obráceném do dutiny perikardové je pokryt jednovrstevným plochým mesotelem. Pod mesotelem je vrstvička řídkého kolagenního vaziva, kde nacházíme četná elastická vlákna, kapiláry a nervová vlákna. Hlubší subepikardová vrstva obsahuje větší cévy a tukovou tkáň, kudy procházejí koronární artérie před vstupem do myokardu. Epikard přechází plynule do endomysia myokardu.

**Perikard** má obdobnou strukturu jako epikard. Je tvořen tenkou vazivovou vrstvou, která je na ploše obrácené do perikardové dutiny vystlána opět mesotelem. Dutina perikardová obsahuje asi 50 ml serózní tekutiny.

## 8/ Lymfatický systém

Lymfatický systém tvoří **orgány, tkáně a buňky**, které zajišťují získanou neboli **adaptivní imunitu organismu**. Není to tedy typický orgánový systém, jeho součásti najdeme prakticky v celém těle. Hlavní funkcí lymfatického systému je chránit organismus před invází mikroorganismů a poškozením cizorodými látkami, obecně tedy před patogeny. Lymfatické orgány kolonizované lymfocyty a buňkami předkládajícími (presentujícími) antigeny (oba typy buněk rovněž cirkulují krevními a lymfatickými cévami k cílovým oblastem zejména epidermis a sliznic) jsou součástí **imunitního systému organismu**. Buňky tohoto systému dokáží odlišit „vlastní“ materiál od „cizího“, který jsou schopny inaktivovat a destruovat. Za „cizí“ se přitom považuje i materiál tělu vlastní, který se v důsledku vyvolané změny odlišuje zejména povrchovými antigeny. Imunitní systém se tím rovněž podílí i na kontrole buněčných populací vlastního organismu, tzn., že odstraňuje abnormální (poškozené nebo nádorové) buňky.

Je třeba alespoň částečně zmínit vrozenou neboli **neadaptivní imunitu**, ačkoli to opět bude předmětem podrobnějšího zájmu dalších disciplín. Je to ovšem první obranná linie organismu, která nese tíhu obrany prvních několik dnů, než se rozvinou mechanismy imunity adaptivní. Mnohé její aktéry už známe. Jsou to především buňky monocyto-makrofágového systému a mikrofágy – neutrofilní granulocyty. Dalšími buňkami angažovanými v této obranné linii jsou buňky žírné, basofilní a eosinofilní granulocyty a konečně NK-buňky. Z působků je nejdůležitější komplementová kaskáda, dále interferony, rozpoznávací povrchové receptory fagocytů (Toll-like receptory), lektinové receptory, lektiny, muciny, oxidační molekuly a antimikrobiální peptidy.

U savců včetně člověka se setkáváme se dvěma systémy adaptivní **imunity** – s fylogeneticky starší imunitou **buněčnou** a s vývojově pozdější imunitou **humorální**, protilátkovou. V případě buněčné imunity živé buňky atakují „cizí“ buňky a nutí je k apoptóze, programované buněčné smrti bez zánětlivé reakce. V případě humorální imunity se specifické cirkulující protilátky (imunoglobuliny) navazují na „cizí“ látky a způsobují jejich imobilizaci, opsonizaci („ochucení“ – makrofágy nesou receptor pro Fc protilátky, antigen obalený protilátkami je pro ně proto vhodným cílem), inaktivaci a destrukci. Pro zjednodušení budeme pro potřeby této kapitoly o takových „cizích“ buňkách a látkách mluvit jako o antigenech. Je třeba si uvědomit, že každý **antigen** nenesení jen jedno antigenní místo, ale obvykle mnoho takových míst. Jednotlivé antigenně účinné části molekul se nazývají **epitopy**.

Reakce organismu na antigen se obecně nazývá **imunitní odpověď**. Aby mohlo dojít k imunitní odpovědi, antigen musí být rozpoznán a předložen (presentován) lymfocytům. Tohoto procesu se účastní různé buňky – zejména specializované **antigen presentující buňky** (APC), jako vedlejší činnost dokáží předkládat antigeny i makrofágy a některé klonny B-lymfocytů.

Skupinu antigen presentujících buněk tvoří **dendritické** (dříve se ještě specifikovaly jako interdigitující) **buňky** myeloidního nebo lymfoidního původu v lymfatických orgánech i lokálně v jiných tkáních, jejich epidermální varianta – **Langerhansovy buňky** a **M-buňky** Peyerových plaků ve střevě. Zcela zvláštní skupinu odlišného původu i vlastností tvoří **folikulární dendritické buňky** zárodečných



center periferních lymfatických orgánů. Antigen prezentující buňky vysílají dlouhé cytoplasmatické výběžky, jejich jádra mají nepravidelný tvar, obvykle s indentacemi. V cytoplasmě se vyskytuje nepříliš vyvinuté granulární endoplasmatické retikulum, malý Golgiho komplex, ojedinělé mitochondrie a dosti četné lysosomy. Během fylogeneze vyvinuly APC povrchové receptory reagující s typickými obecnými strukturami patogenů, Pattern Recognition Receptors (PRR). Tyto receptory umožňují rychlejší aktivaci při odhalení známého vzorce (Toll-like receptory patří mezi PRR). Antigen prezentující buňky mají schopnost antigeny zpracovat. **Externí antigen** je buňkou pohlcen a částečně degradován v lysosomech. Antigenně aktivní molekuly pocházející z **buňky samotné** jsou zpracovány proteasomovou degradací. Epitopy hydrolyzovaných molekul antigenu jsou pak navázány na proteiny **hlavního histokompatibilního komplexu (MHC)**. Tyto proteiny jsou zabudovány do buněčné membrány tak, že epitop je vystaven na povrchu buněk v miskovité části molekuly MHC. Antigen prezentující buňky mají schopnost tyto produkty na svých površích vystavovat dlouho. Zprostředkovávají tak jejich styk s imunokompetentními B- a T-lymfocyty.

Molekuly MHC I (1. třídy) nesou všechny buňky našeho organismu jako identifikační průkaz příslušnosti k celku. Proto jsou v komplexu MHC I vystavovány epitopy získané proteasomovou digescí nitrobuněčných antigenů, jež jsou zabudovávány už na úrovni cis plochy Golgiho komplexu. Pochopitelně mohou vyvolat poplach také, např. v případě nitrobuněčných parazitů nebo virů či nádorového zvratu. Původní nomenklatura (před odhalením obecné podstaty molekul MHC) je označuje jako HLA-A, -B a -C (human leukocyte antigen).

Naproti tomu MHC II (2. třídy) jsou fyziologicky exprimovány jen imunokompetentními buňkami včetně APC a vystavují epitopy získané především lysosomální digescí, zabudováváné do misky MHC II až na úrovni TGN (trans-Golgi network). Podávají tedy informaci o vysloveně cizorodých antigenech, které jsou **paušálně** cílem imunitní odpovědi. Původní nomenklatura tyto MHC II označuje jako HLA-D.

## Lymfatické orgány

Lymfatické orgány se dělí na **centrální a periferní**. V **centrálních** lymfatických orgánech se lymfocyty z hemopoetických ostrůvků kostní dřene stávají **imunokompetentními buňkami**. Do buněčné membrány lymfocytů jsou zde zabudovávány specifické integrální membránové proteiny, které fungují jako receptory imunokompetentních buněk. Pro připomenutí – T-lymfocyty nesou zvláštní receptor **TCR** (T-cell receptor), u většiny složený z podjednotek  $\alpha$  a  $\beta$  (exotické lymfocyty s TCR z podjednotek  $\gamma$  a  $\delta$  přenecháme imunologii); u B-lymfocytů hraje roli **BCR** soubor membránově vázaných neboli sesilních imunoglobulinů především třídy M a D (IgM, IgD), které byly exprimovány na základě rekombinace genů pro těžké a lehké imunoglobulinové řetězce tak, aby měly alespoň přibližnou afinitu k velkému rozsahu možných antigenů. U člověka je centrálním lymfatickým orgánem **brzlík (thymus)**, kde získávají imunokompetenci T-lymfocyty. Podle dosud převažujícího názoru získávají B-lymfocyty imunokompetenci ihned v kostní dřeni, i když se v této souvislosti uvažuje i o lymfatické tkáni lokalizované ve stěně střevní (gut-associated lymphoid tissue, **GALT** – homologon Fabriciovy bursy). Z tohoto hlediska by měla být mezi centrální lymfatické orgány zařazena i kostní dřeň (ačkoli výsledkem vlastní lymfopoézy jsou lymfocyty bez imunokompetence). Vzhledem k převažující úloze, kterou hraje v krvetvorbě, byla kostní dřeň popsána mezi orgány hemopoetickými. Imunokompetentní **naivní lymfocyty** opouštějí centrální lymfatické orgány a osídlují specifické oblasti periferních lymfatických orgánů.

**Periferní** lymfatické orgány rozdělujeme na **opouzdřené, neúplně opouzdřené a neopouzdřené**. Opouzdřené periferní lymfatické orgány jsou **lymfatické uzliny** a **slezina**, neúplně opouzdřené periferní lymfatické orgány představují **tonsily**. Neopouzdřené periferní lymfatické orgány představují **lymfatické uzlíky** (noduli) a řídké kolagenní vazivo s četnými lymfocyty (**lymfatická tkáň**), které se objevují zejména ve stěně trávicího a dýchacího systému. V periferních lymfatických orgánech probíhá předávání informací mezi lymfocyty a APC a dochází ke konečnému naprogramování a diferenciaci efektorových buněk.