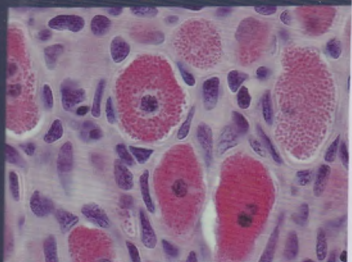


Д. Н. Федотов,
Х. Б. Юнусов,
Н. Б. Дилмуродов

ЦИТОЛОГИЯ. ЭМБРИОЛОГИЯ. ГИСТОЛОГИЯ.



Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов

ЦИТОЛОГИЯ. ЭМБРИОЛОГИЯ. ГИСТОЛОГИЯ.

Учебник

**Ташкент – 2022
Издательство «Fan ziyosi»**

УДК: 280.58.86
ББК: 28.05.03.86

546.3
Ф 342

Цитология. Эмбриология. Гистология: учебник для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная диагностика и лабораторное дело», «Ветеринарно-санитарная экспертиза» и «Ветеринарная фармация» / Д.Н. Федотов, Х.Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов. – Ташкент, 2022. Издательство «Fan ziyosi». – 468 с.

**Утвержден в качестве учебника
Министерством Высшего и среднего специального образования
Республики Узбекистан (Приказ №302. 09.09.2022 г.)**

Авторы:

Федотов Д. Н. – кандидат ветеринарных наук, доцент
Юнусов Х. Б. – доктор биологических наук, профессор
Дилмуродов Н.Б. – доктор ветеринарных наук, профессор

Рецензенты:

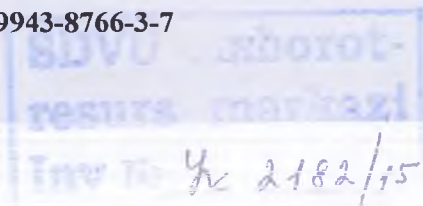
Малашко В. В. – доктор ветеринарных наук, профессор кафедры анатомии животных, декан факультета ветеринарной медицины УО «Гродненский государственный аграрный университет»

Менькова А. А. – доктор биологических наук, профессор кафедры нормальной и патологической морфологии и физиологии животных ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет»

Кулиев Б. – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры анатомии, гистологии и патологической анатомии животных «Самаркандский государственный университет ветеринарной медицины, животноводства и биотехнологий»

Учебник подготовлен в соответствии с образовательным стандартом Узбекистана и Беларуси для высших учебных заведений по специальностям «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная медицина (по видам деятельности)» «Ветеринарно-санитарная экспертиза», «Ветеринарная фармация», «Ветеринарная диагностика и лабораторное дело».

ISBN: 978-9943-8766-3-7



СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА 1.	Организация гистологических исследований, техника изготовления и окраски гистопрепаратов.....	4
ГЛАВА 2.	Гистология как наука, её роль во врачебном образовании и ветеринарной практике.....	35
ГЛАВА 3.	Химический состав клеток. Основные положения клеточной теории.....	43
ГЛАВА 4.	Структурная организация клеток. Морфология и физиология цитоплазмы.....	59
ГЛАВА 5.	Строение и функции ядра. Деление клеток.....	75
ГЛАВА 6.	Строение, биологические свойства и развитие половых клеток.....	83
ГЛАВА 7.	Ранние этапы эмбрионального развития.....	117
ГЛАВА 8.	Эмбриогенез птиц (развитие куриного зародыша).....	129
ГЛАВА 9.	Внутриутробное развитие (эмбриогенез млекопитающих).....	139
ГЛАВА 10.	Плацента и ее типы у разных видов животных.....	151
ГЛАВА 11.	Определение понятия ткань, классификация тканей. Эпителиальные ткани и железы.....	154
ГЛАВА 12.	Морфофункциональная характеристика крови.....	167
ГЛАВА 13.	Ретикулярная, рыхлая и плотная соединительные ткани.....	179
ГЛАВА 14.	Мышечные ткани.....	191
ГЛАВА 15.	Хрящевая и костная ткани.....	203
ГЛАВА 16.	Нервная ткань.....	213
ГЛАВА 17.	Система органов дыхания.....	225
ГЛАВА 18.	Эндокринная система.....	240
ГЛАВА 19.	Пищеварительная система.....	264
ГЛАВА 20.	Мочевая система.....	314
ГЛАВА 21.	Половая система самцов.....	325
ГЛАВА 22.	Половая система самок.....	337
ГЛАВА 23.	Сердечно-сосудистая система.....	350
ГЛАВА 24.	Система гемоцитопоза и иммунной защиты.....	369
ГЛАВА 25.	Система кожных покровов.....	383
ГЛАВА 26.	Органы чувств.....	409
ГЛАВА 27.	Органы нервной системы.....	428
	Словарь гистологических терминов.....	442
	Литература.....	463

ГЛАВА 1.

ОРГАНИЗАЦИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ, ТЕХНИКА ИЗГОТОВЛЕНИЯ И ОКРАСКИ ГИСТОПРЕПАРАТОВ

1.1. ОРГАНИЗАЦИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Организация гистологических исследований во многом определяет эффективность и качество работы лаборанта, гистолога или ученого. Рациональная подготовка и расстановка лабораторной посуды, инвентаря, необходимых растворов и реактивов позволяют без суеты, с наименьшей затратой усилий выполнить за одно и то же время больший объем работы.

1.1.1. Лабораторная посуда

В любой гистологической лаборатории применяют большой набор разнообразной лабораторной посуды. В настоящем разделе дается описание самых необходимых образцов.

Широкогорлые банки с притертыми пробками различной вместимости – от 50 до 200 мл – используют для составления гистологических батарей, предназначенных для подготовки кусочков тканей и органов к заливке различными средами. Более крупные банки применяют для фиксации и хранения кусочков тканей в фиксирующих жидкостях, обработки предметных стекол, приготовления нейтрального формалина и др. Перед помещением в банки легко испаряющихся жидкостей (ацетона, спирта, эфира и т.д.) необходимо тщательно проверить, хорошо ли притерты пробки. Для этого достаточно проделать пробу с эфиром: если пробка хорошо притерта, то налитый в банку эфир не определяется по запаху.

Бюксы – небольшие круглые стеклянные стаканчики различного диаметра и высоты со шлифованными крышками – наиболее распространенная посуда для обработки гистологических срезов и маленьких кусочков тканей.

Биологические стаканчики – круглые, овальные или четырехугольные – применяют для проводки гистологических срезов, фиксированных на предметных стеклах. Для придания стаканчикам большей устойчивости и обеспечения определенного порядка в их расстановке, стаканчики помещают в специальные стойки, изготовленные из дерева

или пластмассы, по несколько штук в ряд в зависимости от методики обработки.

Химические стаканчики – круглые стеклянные стаканчики без крышек вместимостью 50–100 мл – находят широкое применение при проведении гистохимических реакций, для окраски срезов, наклеенных на стекло, и т.д.



Рисунок 1 – Виды лабораторной посуды

Кюветы – четырехугольные стеклянные чашки с крышками, имеющие на двух противоположных сторонах прорезы, в которые вставляют предметные стекла. Применяют для одновременной окраски нескольких срезов, наклеенных на предметные стекла.

Чашки Петри – широкие плоские стеклянные чашки с крышками – пригодны для различных манипуляций (окраска свободно плавающих и наклеенных на предметные стекла срезов, использование в качестве подставок под бюксы и т.д.).

Мерная посуда – цилиндры и мензурки различной емкости (от 5 до 500 мл), воронки разных размеров.

Колбы (плоскодонные) вместимостью от 50 мл до 2 л. Малые колбы применяют для приготовления и хранения растворов различных красителей, большие – под дистиллированную воду и прочие жидкости, расходуемые в больших количествах.

Кристаллизаторы – круглые глубокие чашки из толстого стекла (разной вместимости) – применяют для массовой промывки наклеенных

на стекла срезов, сливания отработанных жидкостей и других надобностей.

Пипетки обычные (предназначенные для закапывания лекарств) используют для накапывания на срезы красителей и различных жидкостей. Градуированные (емкостью 0,1–100 мл) – применяют для отмеривания малых количеств различных жидкостей при составлении растворов (особенно в гистохимической практике).

Часовые стекла (различного диаметра) применяют для обработки свободно плавающих срезов, нуждающихся в контроле под микроскопом.

Правильная расстановка и этикетировка лабораторной посуды играют существенную роль, так как позволяют избежать лишних движений и путаницы в процессе обработки препаратов, стандартизируют рабочий процесс и в итоге повышают производительность труда. Прежде чем приступить к какому-либо этапу приготовления гистологических препаратов (обезживание, окраска и т.д.), следует отобрать необходимую чистую посуду, обозначить ее назначение и целесообразно расположить.

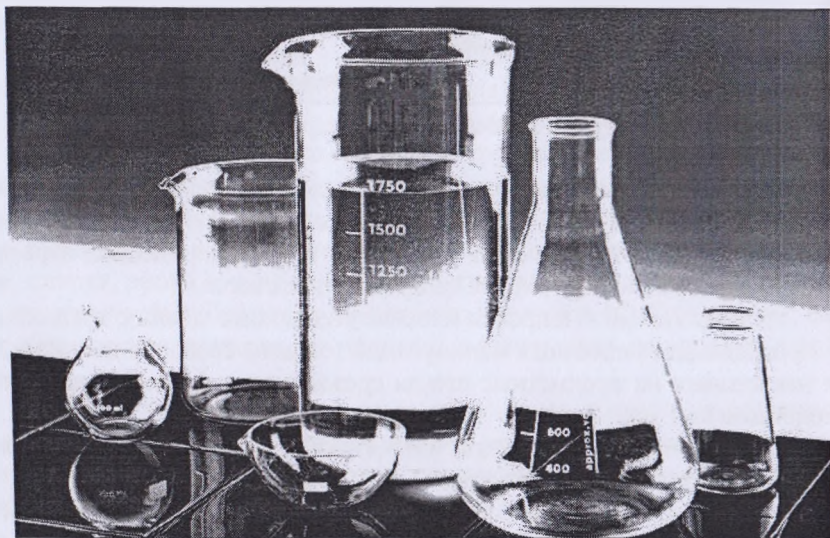


Рисунок 2 – Стеклянная лабораторная посуда

Особое внимание следует уделять своевременной этикетировке посуды. Несоблюдение этого правила может привести не только к помехам в процессе обработки материала, но и к более серьезным отрица-

тельными последствиям. Посуду, употребляемую постоянно для одних и тех же целей, этикируют с помощью бумажных наклеек или лейкопластыря, на которые нанесены четкие обозначения содержимого. *Надпись* следует делать *черной тушью*, но, чтобы она не расплывалась при попадании растворов, необходимо этикетку покрыть пленкой из 1% целлоидина или коллодия. Надпись можно наносить *простым карандашом* на бумажные наклейки, которые покрывают широким скотчем. Если раствор не сильной концентрации в используемой посуде, то можно на стекло наносить надпись *специальным маркером* (предназначенным для написания на стекле или компакт-дисках) или *лабораторным карандашом* (предназначенным для письма по стеклу).

Помимо лабораторной посуды, для приготовления микропрепаратов необходимы предметные и покровные стекла.

Предметные стекла – прямоугольные стеклянные пластины размером 76 × 26 мм и толщиной 1–2 мм, предназначенные для размещения гистологических срезов в процессе приготовления постоянных препаратов.

Покровные стекла представляют собой тонкие (0,15–0,20 мм толщиной) пластинки из стекла разных размеров. Служат для покрытия обработанных срезов, расположенных на предметном стекле.

Чистота посуды – одно из важнейших условий в гистологической технике. Поэтому всю посуду, идущую в употребление, предварительно тщательно моют в теплой мыльной воде специальными щетками, затем в холодной проточной воде и в заключение ополаскивают дистиллированной. В тех случаях, когда посуда должна быть особенно чистой (приготовление растворов, проведение гистохимических реакций), ее помещают в смесь следующего состава: бихромат калия – $K_2Cr_2O_7$ (насыщенный раствор) 100 мл, вода горячая 100 мл, серная кислота (концентрированный раствор) 100 мл.

Для приготовления этой смеси сначала растворяют в горячей воде бихромат калия, затем раствор охлаждают и только после этого добавляют серную кислоту тонкой струйкой. В этом составе предметные стекла (и лабораторную посуду) выдерживают 2–3 дня, а затем промывают в проточной воде в течение 1–2 суток. *Приготовление раствора требует соблюдения техники безопасности: работа в резиновых перчатках и обязательно в вытяжном шкафу.*

Инструменты, используемые в гистологической лаборатории, включают также пинцеты, скальпели, кровоостанавливающие зажимы, корнцанг, шпатели, препаровальные иглы (прямые и изогнутые, металлические и стеклянные, последние необходимы при импрегнации серебром, когда металлическими иглами пользоваться нельзя). Также не-

обходимо иметь спиртовку, волосяную кисточку для снятия срезов с микротомного ножа, фильтровальную бумагу, иголки, нитки, плотную бумагу для этикетирования материала.

1.2. ТЕХНИКА ПРИГОТОВЛЕНИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

1.2.1. Взятие материала, его фиксация и уплотнение

В лабораторной практике применяют ряд методов умерщвления экспериментальных животных: отсечение головы (декапитация), умерщвление при помощи наркоза, пропускание электрического тока через тело животного, введение в кровеносное русло воздуха (укол в сердце или внутривенно) или в плевральную полость эфира (хлороформа).

Выбор метода диктуется видом животного и целями исследования, но наибольшее распространение в лабораторной практике получили два первых способа умерщвления: 1) отсечение головы (декапитация) является основным способом умерщвления мелких лабораторных животных (лягушки, мыши, крысы) и осуществляется с помощью ножниц; 2) применение специальных препаратов для наркоза или умерщвления животных.

1.2.1.1. Взятие материала

Материалом для гистологического исследования могут служить кусочки органов экспериментальных животных, материал, полученный путем прижизненного иссечения у крупных животных кусочков тканей (биопсия), трупный материал, мазки жидких исследуемых материалов (крови, костного мозга).

После умерщвления тело животного быстро фиксируют в положении на спине. Лягушек, мышей и других мелких лабораторных животных фиксируют на дощечках, восковых или пробковых пластинках, прикалывая за растянутые в стороны лапки. Для фиксации средних и крупных лабораторных животных используют специальные станки или же изготовленные для этих целей доски (оцинкованные или окрашенные, с вбитыми по краям крючками или гвоздиками для привязывания конечностей).

Техника вскрытия брюшной и грудной полостей для всех лабораторных животных одинакова. Однако у животных, имеющих шерстный покров, вначале следует иссечь достаточно широкий кожный лоскут, чтобы избежать загрязнения внутренних органов. Для этого, захватив и

приподняв (с помощью хирургического пинцета) кожу нижней части стенки живота по средней линии, подрезают ножницами образовавшуюся складку по направлению к голове, срезая кожный лоскут на нужном протяжении. Затем следует сменить ножницы (или очистить их от прилипшей шерсти) и удалить влажным тампоном шерсть, понававшую на образовавшуюся «дорожку».

Нижнюю часть стенки живота приподнимают пинцетом по средней линии (чтобы не повредить органы), прорезают ножницами вход в брюшную полость, вводя туда одну из браншей (но обязательно тупую) и разрезают стенку сверху до грудины. Затем берут кровоостанавливающие зажимы, захватывают ими внутренние слои стенки живота вместе с брюшиной и отворачивают к наружу, раскрывая брюшную полость.

Вскрытие производится двумя разрезами через реберные хрящи по обе стороны от грудины снизу вверх. Образовавшийся костно-хрящевой лоскут удаляют.

У мелких лабораторных животных следует вскрыть одномоментно брюшную и грудную полости для обеспечения достаточно свободного доступа к внутренним органам, у крупных же вскрывать только ту полость, откуда необходимо брать органы для исследования.

Для *патогистологического исследования* отбираются кусочки органов, в которых не удалось определить характер патологических процессов при макроскопическом исследовании (вскрытии), а также тех органов, в которых они закономерно выявляются микроскопически при предполагаемом заболевании. Например, головной мозг – при подозрении на классическую чуму у свиней, или листериоз у животных разных видов; гистоисследование печени при подозрении на сальмонеллез и т.д.

Главными требованиями при взятии материала являются: максимальное сокращение сроков взятия, минимальное травмирование тканей, создание оптимальных условий для фиксации. Первое и второе требования обеспечиваются хорошим освоением техники умерщвления и вскрытия, а также применением очень острых режущих инструментов (скальпель, бритва, ножницы).

При иссечении материала необходимо максимально бережно обращаться с тканями: участки органов, подвергшихся травмированию (например, при зажиме пинцетом) не следует оставлять для исследования.

При изучении *морфологии органов в возрастном аспекте*, например, щитовидной железы, следует учитывать, что у мелких живот-

ных, таких как собаки, она берется целиком, а у крупных животных, например, свиней, железа может резаться на части.

Благоприятные условия для фиксации создаются правильным выбором размера фиксируемого материала, ибо необходимо обеспечить равномерное и сравнительно быстрое проникновение фиксирующей жидкости во всю его толщу. Поэтому нужно вырезать кусочки толщиной не более 5–10 мм. Поперечные же и продольные размеры не имеют столь важного значения и определяются задачами исследования.

Вырезание кусочков органов для фиксации является одним из ответственных этапов в приготовлении качественных микропрепаратов и в исследовательской практике и, как правило, должно производиться самим исследователем.

Вырезая кусочек, необходимо учитывать гистологическое строение органа. Если оно одинаково на поверхности и в глубине, как в печени, то не имеет значения откуда взят кусочек. Если строение под капсулой и в глубине разное, то следует стремиться к тому, чтобы на препарате были все пласты или зоны органа. Это относится к почкам, надпочечникам, сердцу. Для исследования топографических отношений между оболочками сердца лучше брать кусочек предсердия (стенка более тонкая и в кусочке будут все оболочки – эндокард, миокард, эпикард). Стенки полых органов (мочевой пузырь, кишечник и пр.) исследуют на поперечных сечениях.

Во избежание нежелательного разможнения тканей иссечение кусочков необходимо производить только острыми инструментами.

Если орган состоит из участков, разных по своему строению, необходимо проводить разрез таким образом, чтобы все они попали в кусочек, а при невозможности – брать кусочки отдельно из каждого участка. Например, при взятии кусочков мозга проктивных или крупных лабораторных животных приходится вырезать участки из определенных отделов мозга. Из почки можно вырезать один кусочек, охватывающий всю толщину органа от капсулы до лоханки, что обеспечивает попадание в него всех слоев. Если орган имеет однородное строение (большинство желез, мышцы), то выбор места для вырезания кусочка не имеет большого значения, а если обнаружен патологический очаг – берут кусочек с таким расчетом, чтобы захватить границу здоровой и пораженной ткани.

Если необходимо приготовить гистологические препараты из стенки кишечника, иссекают нужный отрезок органа, ополаскивают его в изотоническом растворе хлорида натрия (чтобы не высохла серозная оболочка), разрезают вдоль (напротив брыжейки) и накалывают

с помощью игл на восковую или пробковую подушку в расправленном состоянии слизистой оболочкой сверху.

Взятие материала из легкого также имеет некоторые особенности, ибо легкое всегда содержит воздух, и ткань его плавает, не погружаясь полностью в фиксирующую жидкость. Для полного погружения необходимо кусочек органа завернуть в марлю вместе с каким-либо грузом. При изучении легких не подходит и способ убивания животных путем отсечения головы, так как при этом кровь вместе с воздухом попадает в бронхи и респираторные отделы.

Для получения качественных препаратов со стенки пищеварительных органов необходимо не давать животному пищи в течение двух суток. После вскрытия брюшной полости для взятия материала с *тонкой кишки* необходимо перевязать лигатурой границы участка, который надлежит исследовать, вырезать его снаружи от лигатур, перенести в теплый физиологический раствор. Поперек оси отрезают кусочки кишки длиной 20 мм, разрезают их вдоль оси напротив брыжеек. Если слизистая оболочка чистая, кусочек без ополаскивания переносят в фиксатор. Кишку мелких животных можно фиксировать без разреза вдоль оси. *Материал стенки желудка* и пограничных с пищеводом и привратником участков берут через 1–1,5 ч после забоя, когда гладкая мышечная ткань теряет способность сокращаться. Иначе при фиксации отслоятся эпителий или вся слизистая из-за резкого сокращения мышечной ткани. Вырезают весь желудок с прилегающими участками пищевода и двенадцатиперстной кишки и переносят в ванночку. Разрезом вскрывают желудок, пищевод и дуоденум и, распластав его (но сильно не растягивая), прикрепляют к дощечке. Слизистую промывают теплым физиологическим раствором (для удаления слизи и желчи), закрывают гигроскопичной ватой, смоченной фиксатором. Через 1 ч вырезают необходимые участки и переносят в фиксатор.

У мелких животных *глаз* фиксируют вместе с головным мозгом; у крупных – глаз аккуратно удаляют из орбиты, освобождают от соединительной ткани и мышц, делают метки, необходимые для ориентации, и помещают в фиксатор. Если сохранять стекловидное тело не нужно, то с помощью шприца фиксатор вводят внутрь глаза.

Кусочки поперечнополосатой и гладкой мышцы выдерживают несколько часов в вате, смоченной физиологическим раствором, а потом помещают в фиксатор. Иначе плохо выявляется исчерченность и видны волны сокращения. *Кусочки кости* обязательно выпиливают лобзиком, а не откусывают кусачками.

1.2.2. Задачи и правила фиксации

Цель фиксации — убить клетку, прекратить происходящие в ней процессы (прежде всего ферментативные) и, по возможности, сохранить ее прижизненную структуру.

Существует ряд общих правил фиксации: 1) объем фиксирующей жидкости должен не менее чем в 20 раз превышать объем фиксируемого кусочка ткани; 2) фиксатор должен иметь доступ к фиксируемому материалу со всех сторон, поэтому на дно сосуда кладут вату или кусочек фильтровальной бумаги, или подвешивают кусочек на нитке; 3) продолжительность фиксации зависит от свойств фиксатора, прежде всего от скорости проникновения фиксатора в ткань, температуры и вида фиксируемого материала; 4) различные фиксаторы сохраняют различные структурные и химические компоненты клетки.

Большинство фиксаторов оказывает уплотняющее действие на обрабатываемый материал. Размер исследуемых кусочков должен быть таким, чтобы произошло полное его пропитывание в оптимальные для данного фиксатора сроки. В среднем для большинства фиксаторов берут кусочки толщиной 5–10 мм.

Для более правильной фиксации и ведения научно-исследовательской документации лучше использовать специальную таблицу, в которой будут отражаться все необходимые этапы отбора и фиксации материала.

Пример таблицы для исследований

№ п/п	Дата эксперимента	Вид животного	Масса, г	Масса органа, г	Материал	Фиксатор	Характер эксперимента	Дата забоя
1.	5.03.22 г	Поросенок 10-суточный	1800	2 0,03	Сердце Гипофиз	Карнуа Формалин	Применение препарата «Максан»	5.03.22г

Для того, чтобы не перепутать органы, перед фиксацией на них нужно заготовить и закрепить бирки (протянув через нить), на которых указать наименование органа.

Различают фиксирующие средства (простые фиксаторы) и фиксирующие смеси (сложные фиксаторы).

Простые фиксаторы: формалин, этиловый спирт и ацетон.

Формалин является самым дешевым и распространенным фиксатором. В чистом виде представляет светлую сильно пахнущую жидкость, представляющую 40% водный раствор формальдегида. Приме-

няют преимущественно в виде 10% водного раствора, для чего часть формалина (т. е. 40% раствора формальдегида) разводят 9 частями воды. Приготавливают раствор обязательно на водопроводной воде, так как дистиллированная вызывает набухание тканей. Широкое применение формалин получил благодаря ряду свойств: а) высокой степени диффузии; б) способности хорошо сохранять форму, окраску и структуру исследуемого объекта; в) оказывать длительное фиксирующее действие (до нескольких лет), существенно не ухудшая при этом качество материала; г) хорошо сохранять жиры и липоиды. Высокая диффузионная способность и незначительное осаждающее действие позволяют формалину довольно быстро и глубоко проникать в ткани, что позволяет фиксировать кусочки органа размером от 1 см и более, а при необходимости и довольно крупные органы целиком.

Срок фиксации тканей в формалине 24–48 ч. Обычный формалин, как правило, содержит примесь метилового спирта и муравьиной кислоты, количество которой увеличивается под влиянием света.

При охлаждении формалина в растворе появляется муть, оседающая в виде белого осадка (параформальдегид). Такой же осадок наблюдается на стенках сосуда и при испарении формалина. Поэтому формалин следует хранить в темной плотно закрывающейся стеклянной посуде при температуре не ниже 9°C.

Нейтрализация формалина. Примесь в формалине муравьиной кислоты придает раствору слабокислый характер, что нежелательно при применении ряда методов исследования (некоторые гистохимические реакции, серебрение раствором нитрата серебра). Способ нейтрализации формалина довольно прост: в сосуд засыпают карбонат кальция (или карбонат магния) в таком количестве, чтобы на дне образовался слой толщиной 1,5–2 см. Затем наливают формалин, несколько раз энергично встряхивают и оставляют на 24–48 ч. В течение этого времени происходит нейтрализация раствора.

Побочные действия формалина. Длительное хранение препаратов в концентрированном растворе формалина придает тканям чрезмерную плотность, затрудняющую дальнейшую обработку и ухудшающую качество препарата. Устранить этот недостаток можно путем помещения материала на 2 недели в 1% раствор нитрата серебра или 10% раствор лимонной кислоты. Длительное хранение в 10% растворе формалина приводит также к набуханию объекта, что необходимо помнить при его измерении после фиксации.

При фиксации формалином в препаратах нередко появляется темно-коричневый кристаллический осадок – результат взаимодействия формалина с находящимся в тканях гемоглобином. Его удаляют путем

помещения неокрашенных срезов в 1–5% раствор аммиака или 70% этиловый алкоголь на различные сроки (от 5 мин до 4 ч). Затем препарат тщательно промывают и ведут дальнейшую обработку.

Следует постоянно помнить, что длительное действие паров формалина сильно раздражает слизистые оболочки. Смачивание кожи формалином оказывает дубящий эффект, а при повторных частых контактах вызывает сухую экзему. Поэтому перед препарированием формалиновые препараты помещают в слабо аммиачную воду (для устранения запаха) и работают с ними в резиновых перчатках (при возможности под вытяжным устройством).

Этиловый спирт. Фиксирующее действие осуществляется за счет отнятия у тканей воды и коагуляции белков. Несмотря на ряд отрицательных свойств спирта (сморщивание клеток в результате быстрого отнятия воды, растворение и экстракция жиров и гемоглобина), он как фиксатор находит широкое применение в микроскопической технике. Это объясняется тем, что этиловый спирт осуществляет быструю фиксацию, не требующую обезвоживания тканей перед заливкой в парафин и целлоидин. Будучи химически неактивным веществом, спирт особенно пригоден при гистохимических исследованиях. В нем хорошо сохраняются такие вещества, как муцины, гликоген, мочевая кислота, железо, кальций, которые легко растворимы в других фиксирующих жидкостях. Чаще применяют 96%-ный и абсолютный этиловый спирт. Некоторые авторы рекомендуют также концентрации 80 и 90%. Время фиксации зависит от материала: для тонких пленок – 15–30 мин, для кусочков толщиной 3–4 мм – 2–4 ч. В связи с тем, что спирт легче воды, она, экстрагируясь из тканей, опускается на дно. Поэтому под кусочки исследуемого материала нужно обязательно подкладывать толстый слой ваты. Излишнее пребывание препарата в спирте вызывает чрезмерное уплотнение ткани, что плохо отражается на последующей ее обработке. Для приготовления абсолютного спирта 96% спирт наливают на прокаленный сульфат меди, лишенный кристаллизационной воды и имеющий вид серовато-белого порошка. Отнимая воду от спирта, он приобретает синий цвет. Обезвоживание лучше проводить последовательно в двух или трех сосудах. При этом в последнем сосуде медь остается почти безводной и абсолютный спирт над ней может храниться долго. Время фиксации в этиловом спирте – 12–24 ч, при этом фиксатор нужно 3 раза сменить. Преимущества метода: быстрота, пригодность почти для всех методов окрашивания, хорошая сохранность водорастворимых элементов (гликоген, мочевая кислота).

Ацетон. В последнее время все большее применение в гистологических лабораториях для гистохимических целей находит фиксация

ацетоном благодаря простоте, возможности быстрой фиксации и сохранению после нее многих химических соединений, в том числе активности многих ферментов. Недостаток метода – нарушение тонкой цитологической структуры. Применять следует бесцветный (безводный) раствор. Фиксировать можно как кусочки тканей, так и срезы. Приготовленные в криостате срезы расправляют кисточкой на предметном стекле, переносят в плотно закрытый стаканчик с холодным 5–10%-ным ацетоном и помещают в баню с сухим льдом или же в камеру криостата. Срок фиксации зависит от толщины срезов (в среднем 5–10 мин, можно хранить и несколько дней).

Сложные фиксаторы

Жидкость Мюллера. В настоящее время применение ее в чистом виде ограничено. Однако она служит исходным раствором для приготовления таких распространенных фиксаторов, как жидкости Ценкера, Орта и др.

Состав:

Бихромат калия – 2,5 г

Сульфат натрия – 1,0 г.

Вода дистиллированная – 100 мл.

Для лучшего растворения бихромата калия рекомендуется подогреть воду.

Фиксация по Навашину – Крылову. Фиксация этим методом дает хорошие результаты при окраске ядер и протоплазматических структур железным гематоксилином.

Состав фиксатора Навашина:

Хромовой кислоты 1% р-р – 10 мл

Формалин 10% р-р – 10 мл

Вода дистиллированная – 90 мл.

Уксусная кислота ледяная -2 мл (добавляют непосредственно перед фиксацией)

Кусочки толщиной 5 мм следует фиксировать 4–6 ч; затем тщательно промыть в проточной воде (24–36 ч) для удаления хромовой кислоты, остатки которой ухудшают окраску препаратов. Также перед промывкой проводить кусочки через несколько порций 5–10% формалина до исчезновения желтого окрашивания раствора (формалин извлекает хромовую кислоту из тканей). Эта процедура сокращает сроки промывания в воде.

Фиксатор ФСУ (формалин, спирт, уксусная кислота) или ***Жидкость Бродского.*** Рекомендуется для изучения структуры тканей и количественного цитохимического анализа нуклеиновых кислот. Преимущество ФСУ перед фиксатором Карнуа в том, что формалин подав-

ляет активность ферментов, разрушающих нуклеиновые кислоты (нуклеазы) в фиксируемых клетках, благодаря чему количественно лучше сохраняются ДНК и РНК.

Состав и способ употребления:

Формалин нейтральный разведенный – 3 части

Спирт этиловый 96% – 1 часть

Уксусная кислота ледяная – 0,3 части

Кусочки тканей 2 x 2 или 2 x 3 мм; время обработки 1–4 ч в зависимости от свойств объекта. После фиксации кусочки промыть водой в течение 12 ч или (для цитохимических целей) в течение того же времени тремя сменами 70% спирта. Быстро обезводить и залить в парафин.

Фиксатор Шабдаша. Рекомендуются как лучший фиксатор для гистохимического выявления гликогена (особенно его мало в центральной нервной системе). ○

Состав:

Первый раствор – спирт этиловый 96%–100 мл, нитрат меди – 1,8 г, нитрат кальция – 0,9г, формалин нейтральный – 10 мл.

Второй раствор – спирт этиловый 96%–100 мл, нитрат кадмия – 2,6 г, формалин нейтральный – 10 мл.

Кусочки органа величиной не более 3 x 3 мм фиксировать 3 ч в первом растворе, затем перенести во второй раствор на 3 ч. Промыть в трех-четырёх сменах 70% спирта по 2 ч. Залить в парафин или целлоидин.

1.3. ПРОМЫВАНИЕ, ОБЕЗВОЖИВАНИЕ И ЗАЛИВКА ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Успешная фиксация исследуемого объекта – лишь первое условие, необходимое для приготовления качественных микропрепаратов. Однако для того, чтобы добиться получения тонких срезов (в тысячные доли миллиметра), зафиксированный материал необходимо соответствующим образом подготовить: сделать достаточно плотным и в то же время нехрупким. Нужно придать ему такое состояние, чтобы при резке он не крошился и не деформировался, срезался тонкими ровными слоями. Для этого ткань следует освободить от излишков фиксатора, обезвредить, пропитать и залить какой-нибудь уплотняющей средой.

1.3.1. Промывание

Цель этой процедуры – освободить исследуемый объект от излишнего количества фиксатора. Способ промывания зависит от методики

фиксации. Например, после фиксирующих смесей, содержащих пикриновую кислоту, дихлорид ртути, трихлоруксусную кислоту, применяют этиловый спирт разной концентрации. После фиксации в формалине, в жидкостях, содержащих хром, осмиевую кислоту, обычно употребляют воду. В большинстве случаев промывку кусочков тканей производят в проточной водопроводной воде. Наиболее удобно это делать, помещая объект в стеклянные или фарфоровые сита, которые закрывают пробкой и опускают в сосуд с проточной водой. Пробка обеспечивает плавучесть, а отверстия – постоянную циркуляцию воды. Если кусочек не прошит ниткой, то этикетку также помещают в сито. При отсутствии сита кусочек заворачивают в марлю и подвешивают за нитку в сосуд, наполненный водой. Верх сосуда закрывают марлей и проделывают в ней небольшое отверстие. На водопроводный кран натягивают резиновый шланг или привязывают шнур (полоску бинта), свободный конец которого пропускают через марлю в сосуд и пускают по нему несильную струю воды. Среднее время промывания 20–24 ч.

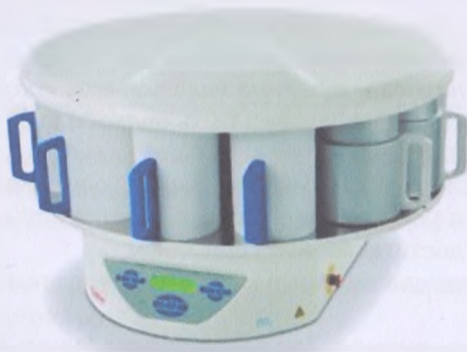


Рисунок 3 – Автомат для гистологической обработки тканей карусельного типа STP 120

В современных гистологических лабораториях используют гистопроцессор карусельного типа Microm STP 120. Путем использования гистопроцессоров также можно значительно уменьшить время проводки по сравнению с ручным методом за счет применения вакуум-инфильтрационной и микроволновой методик.

Парафин при комнатной температуре – твердое однородное вещество. Существует несколько сортов парафина: мягкие (точка плавления 45–54 °C) и твердые (точка плавления 58–60 °C).

resurs markazi
Inv No 17
гк 2182/15

В большинстве случаев для заливки применяют парафин с точкой плавления 54-56°C. Если резка предполагается при низкой температуре окружающей среды, то лучше применять парафин с более низкой точкой плавления (48-50°C). Нужная степень твердости парафина достигается смешиванием в различных комбинациях мягких и твердых сортов.

Парафин — смесь высокомолекулярных углеводородов C18-C35, преимущественно алифатического нормального строения, получаемая при перегонке нефти.

Парафин нефтяной твердый ГОСТ 23683-89 распространяется на очищенные твердые нефтяные парафины кристаллического строения, получаемые из дистиллятного сырья и предназначенные для применения в различных отраслях промышленности.

Парафин не растворяется в воде, но растворяется в большинстве органических растворителей: бензине, эфире, жирных и эфирных маслах. Состав и свойства парафинов зависят от природы нефти и от способа получения этих продуктов. Температура плавления 45-52°C, температура кипения 350°C. Отсутствие циклических углеводородов в парафинах создает повышенное напряжение в них и делает систему хрупкой, что приводит к возрастанию прочности.

Заливка в парафин требует тщательного соблюдения двух основных условий: 1) препарат должен быть полностью обезвожен, 2) не должен содержать спирт.

Первое условие, как мы уже знаем, обеспечивается в процессе обезвоживания и уплотнения в батарее спиртов повышающейся концентрации. Второе достигается высушиванием.

Существуют специальные аппараты для заливки материала в парафин.

Модульная станция для заливки парафином ЕС 350-2, позволяет максимально упростить и ускорить процесс формирования парафинового блока, улучшить качество изготавливаемого блока, что в свою очередь облегчает изготовление качественного среза.

Станция состоит из 2-х отдельных консолей.

1. Термоконтроль с дозатором имеет два отделения для кассет и блоков с автономным контролем температур в диапазоне от 50 до 70°C. На этой же консоли находится дозатор, который представляет собой резервуар для парафина объемом 5 л, подогреваемую рабочую поверхность и ячейки для щипцов, а также охлаждающую площадку.

2. Охлаждающая консоль — это поверхность для охлаждения парафиновых блоков, температура на которой может регулироваться в диапазоне от -5 до +7°C.

Станция для заливки в парафин ЕС 350, оснащена функцией «программируемые рабочие часы», включая автоматический старт. Температура всех поверхностей независимо регулируются, программируется по времени, и информация о параметрах прибора отражается на жидкокристаллическом дисплее.



Рисунок 4 – Модульная станция для заливки парафином ЕС 350–2

Порядок работы на заливочной станции ЕС 350–2:

1. Подключите станцию к сети.
2. На задних панелях термо- и охлаждающей консолей включите выключатели.
3. Дождитесь, когда парафин в резервуаре нагреется до заданной температуры и растопится.
4. Для заливки используйте металлические формы соответствующего кусочку размера или самостоятельно изготовленные кораблики из плотной бумаги.
5. Используйте только горячие инструменты (пинцеты, препаровальные иглы, ножницы), предварительно помещённые в подогреваемые ячейки на Термоконтроль.
6. Кассету с материалом в подогреваемом отделе откройте, прочитайте на вложенной в кассету этикетке кодировку и перенесите кодировку на форму для заливки (кораблик).
7. Не допускайте застывания парафина на кусочке органа и образования на нём парафиновой плёнки!

8. Форму для заливки установите под отверстие подачи горячего парафина, нажмите на пластинку подачи парафина и налейте парафин в форму.

9. Горячим пинцетом возьмите кусочек органа из кассеты и поместите его в центр формы для заливки; если это кусочек полого органа (пищевод, желудок, кишечник, трахей и т.д.), то его нужно расположить так, чтобы в дальнейшем в срез попали все оболочки органа.

10. Перенесите заливочную форму с кусочком органа на охлаждающую площадку, если используется металлическая форма, то установите сверху формы заливочное кольцо.

11. Протапливайте парафин вокруг кусочка горячим пинцетом.

12. После образования плёнки на поверхности парафина, перенесите форму на охлаждающую консоль.

13. Дождитесь полного застывания парафина в форме.

1.4. МИКРОТОМЫ И РАБОТА С НИМИ

Микротом – специальное механическое устройство, предназначенное для приготовления гистологических срезов определенной толщины.

Отечественная промышленность выпускает три типа микротомов:

1) *Санний (МС-2)* – для получения парафиновых и целлюидиновых срезов;

2) *для парафиновых срезов* – предназначенный для получения серийных срезов материала, залитого в парафин;

3) *замораживающий* – микротом, имеющий специальное устройство для замораживания объекта, позволяющее резать нефиксированный, свежий материал.

Наиболее часто для приготовления гистологических срезов используется санный микротом.

1.4.1. Санний микротом (МС-2)

Прибор получил название благодаря тому, что нож и механизм подачи с зажимом для блока (объектодержателем) движутся на специальных салазках.

Основные части микротома: станина, механизм микроподачи, механизм подъема, зажим для блоков (объектодержатель), ножевые салазки с ножедержателем.

Станина – массивная чугунная основа, на которой монтируются все остальные узлы (1). В верхней части имеется паз для перемещения ножевых салазок, несущих ножедержатель (2). На боковой поверхности расположены наклонные направляющие (3) для перемещения салазок с механизмом подъема.

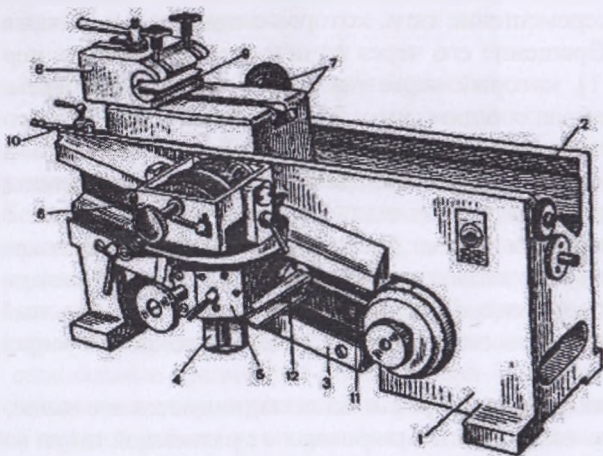


Рисунок 5 – Схема санного микротома

Механизм подъема состоит из трехгранной призмы (4), вставленной в специальную оправу (5), снабженную винтом для подъема призмы и рукояткой для ее закрепления в нужном положении. Оправа, в свою очередь, прочно прикреплена к салазкам, несущим механизм подъема.

Зажим для блоков (рамочный) состоит из внутренней (предназначенной для укрепления блока) и наружной рамок (6). Система рукояток и винтов позволяет изменять положение рамок в продольном и поперечном направлениях. От основания зажима отходит штифт, при помощи которого зажим для блоков вставляют в специальное гнездо, имеющееся в трехгранной призме.

Фиксирование на нужном уровне производят специальной рукояткой.

Ножевые салазки (7) – массивные устойчивые салазки, снабженные ручкой для передвижения и несущие на себе ножедержатель (8), который укрепляют на салазках специальной рукояткой, позволяющей менять горизонтальный угол расположения ножа. Сам же зажим снабжен подвижной цилиндрической втулкой (9), перемещение которой с помощью рычажка меняет угол наклона ножа.

Механизм микроподачи — наиболее сложный узел микротомы. Он состоит из стержня (10), соединенного жестко с тягой (несущей на своем конце собачку) храповика и микровинта.

Автоматическая микроподача блока осуществляется следующим образом. При каждом обратном (холостом) ходе ножа ножевые салазки толкают стержень микроподачи и перемещают его. Это, в свою очередь, вызывает перемещение тяги, которая с помощью собачки поворачивает храповик. Вращение его через конические шестеренки передается микровинту (11), который через разъемную гайку (12) перемещает по наклонным направляющим снизу вверх салазки с зажимом для блока.

Система «тяга — стержень» каждый раз с помощью специальных пружин возвращается в исходное положение. Следовательно, чем больше стержень микроподачи выдвинут навстречу ножевым салазкам, тем большим окажется его шаг (а соответственно, и поворот храповика), тем выше переместится блок и тем толще будет срез. Благодаря тому, что стержень имеет микрометрическую шкалу и специальный зажим, позволяющий менять его положение, можно точно регулировать степень подачи блока.

Так как с каждым срезом блок поднимается все выше, то периодически нужно отсоединять микровинт от разъемной гайки и опускать салазки с механизмом подачи в крайнее нижнее положение.

Помимо описанной конструкции микротомы, существуют и другие. Имеются также варианты способа подачи блоков и устройства зажимов для них. Однако, несмотря на существующее разнообразие моделей микротомов, все они имеют общие принципы устройства, знание которых позволит успешно освоить их эксплуатацию.

1.4.2. Правила резания на микротоме

Предпосылкой для получения хороших гистологических срезов служит правильный выбор угла наклона ножа и угла резания.

Под углом наклона понимают угол, образуемый нижней поверхностью ножа с плоскостью резания. Наилучшим считается такой угол наклона, при котором плоскость заточки ножа расположена параллельно верхней поверхности блока. Обычно он равен 13–15°. Если нож установлен так, что угол наклона больше оптимального, то срез будет крошиться, если меньше — резка невозможна, так как лезвие ножа будет лишь скользить по поверхности блока.

Под углом резания подразумевают угол между длинной осью ножа и воображаемой линией, идущей через центр блока параллельно движению салазок, несущих нож. Величина угла резания зависит от свойств

обрабатываемого материала: чем он мягче, тем угол меньше, и, наоборот, чем тверже, тем угол больше. При косом расположении ножа уменьшается сопротивление его режущего края поверхности блока, что облегчает резку мягких блоков. Максимальный угол резания равен 90° , минимальный – $20-30^\circ$.

Способ приготовления гистологических срезов зависит от вида заливки и свойств самого материала.

1.4.3. Замораживающий микротом-криостат

Замораживающий микротом-криостат снабжен охлаждающей камерой с замораживающим столиком, на котором укрепляется исследуемый объект. Микротом-криостат используют для получения срезов нефиксированной ткани, а также в случаях, когда необходимо изучить объект в короткий промежуток времени. Замороженные срезы часто используют для иммуногистохимических реакций, при этом необходимо избегать нагревания среза ткани, поэтому для замороженных срезов используют специальные предметные стёкла с Поли-L-лизиновым покрытием, обеспечивающие хорошую адгезию срезов тканей. Ниже приведён примерный порядок работы на микротом-криостате, однако подготовка аппарата к работе и процесс изготовления на нём замороженных срезов сложны, поэтому ознакомьтесь с инструкцией по применению микротом-криостата.

Порядок работы на микротом-криостате НМ 550:

1. Подготовьте предметные стёкла, выложите 10–15 стёкол на лоток.
2. Подпишите стёкла простым карандашом (нанесите кодировку с блока на стёкла).
3. Включите сетевой выключатель на задней стенке прибора.
4. Закройте подогреваемое сдвижное окошко и охладите прибор.
5. В зависимости от установленной температуры камеры фаза охлаждения продолжается от 2 до 3,5 часов.
6. На дисплее включенного прибора появляется: предварительный выбор толщины срезов, температура образца и камеры с фактическими и номинальными значениями, символ окна для резания.
7. Выберете на дисплее настройку толщины среза (см. инструкцию), затем с помощью кнопок со стрелками введите необходимую толщину среза или толщину среза выравнивания.
8. Изменённые значения представляются на дисплее.
9. Фактические и номинальные значения охлаждения камеры и образца отображаются на дисплее в $^\circ\text{C}$.

10. Нажмите кнопку для температуры камеры (см. инструкцию), затем с помощью кнопок со стрелками выставите нужную температуру.

11. Нажмите кнопку для температуры образца (см. инструкцию), затем с помощью кнопок со стрелками выставите нужную температуру.

12. Установите тёплый предметный стол в отверстие на планке быстрой заморозки.

13. Нанесите на предметный стол замораживающее средство.

14. Положите ткань на ещё жидкое замораживающее средство.

15. Когда средство и ткань будут заморожены, можно вставить предметный стол в держатель образца и зафиксировать его там.

16. Ориентация образца относительно плоскости резания осуществляется с помощью ручки ориентации (см. инструкцию).



Рисунок 6 – Криотом HM 550

17. Установите нож:

- Отвинтите зажимные винты на зажимных пластинах.
- Откиньте антироллерную пластину вперёд с помощью вращения по часовой стрелке поворотной рукоятки, находящейся слева на держателе ножа.
- Ставьте нож.
- Положите на нож антироллерную пластину, поворачивая поворотную рукоятку против часовой стрелки.
- Затем притяните зажимные винты и зафиксируйте нож в этом положении.
- Ослабьте рукоятку зажима для регулировки угла наклона ножа.
- Поверните верхнюю часть держателя ножа так, чтобы получить необходимый угол наклона ножа (100 и больше).
- Установленный угол наклона ножа считывается на шкале слева от держателя ножа.
- Поверните рукоятку зажима наверх, таким образом, установленный угол наклона ножа фиксируется в этой настройке.

18. Теперь образец можно резать.

19. Режущее движение микротомы создаётся в результате вращения маховичка по часовой стрелке.

20. Для быстрого изменения расстояния между ножом и образцом существует грубая подача держателя образца с помощью соответствующей кнопки (см. инструкцию).

21. Убедитесь, что на дисплее предварительно выбрано значение толщины среза выравнивания.

22. Подача для выравнивания осуществляется путём вращения маховичка по часовой стрелке.

23. После выравнивания можно начинать делать серии срезов.

24. С помощью кнопки на дисплее выберите толщину тонких срезов, отрегулируйте значение.

25. Сделайте срезы, поворачивая маховичок по часовой стрелке.

26. Срезы перенесите на предметные стёкла.

27. После работы проведите чистку камеры от обрезков, оттаивание (должно включаться в автоматическом режиме, см. инструкцию).

1.5. ПРИГОТОВЛЕНИЕ СРЕЗОВ ИЗ ПАРАФИНОВЫХ БЛОКОВ

1.5.1. Изготовление

Наклеенный на деревянную колодку либо на пластмассовую гистологическую кассету парафиновый блок прочно закрепляют в зажиме

микротом, расположив длинной осью параллельно длиннику микротом-а. Затем, установив необходимый угол резания и правильный угол наклона ножа, его прочно закрепляют винтовыми зажимами и располагают над блоком. После этого, регулируя винтами механизм подачи, блок устанавливают таким образом, чтобы верхняя его плоскость находилась в горизонтальном положении и не доходила до лезвия ножа на 0,5–1 мм. Когда предварительная подгонка блока к ножу закончена, устанавливают микрометрическую шкалу на получение толстых (25–30 мкм) срезов и движением ножевых салазок начинают подавать блок вверх до получения с него первых полных срезов. Затем производят моделирование блока: срезают скальпелем избыточный парафин, оставляя вокруг зали-того объекта слой не более 2–3 мм, и придают блоку прямоугольную форму. После этого устанавливают микрометрическую шкалу на нуж-ную толщину среза и приступают к окончательной резке материала.

Следует помнить, что перемещение ножевых салазок вдоль рель-сового пути нужно производить плавно и без излишних усилий. Нельзя надавливать на рукоятку сверху, так как это приводит к вытеснению слоя масла, находящегося между скользящими поверхностями, и опу-сканию ножа, вследствие чего срезы получаются неравномерными. Дви-жение микротомным ножом в момент прохождения над блоком надо производить быстро.

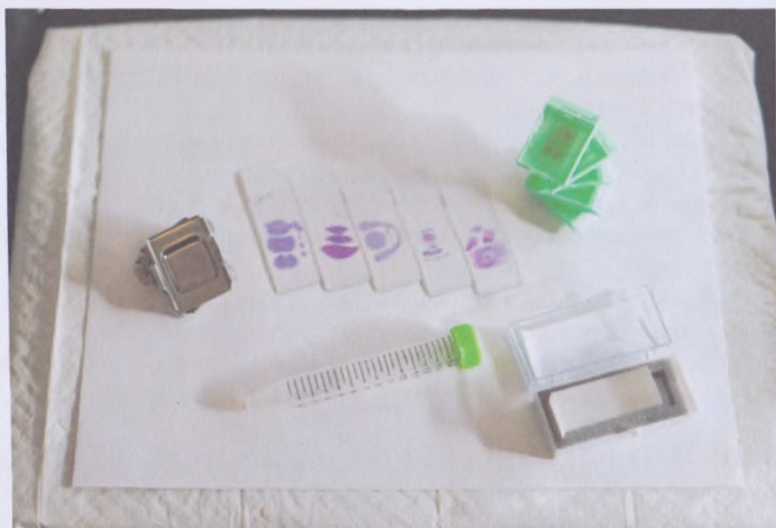


Рисунок 7 – Пластмассовые гистологические кассеты с органами в парафиновых блоках и готовые гистосрезы

1.5.2. Ошибки

Данные	Причина	Устранение
Крошится парафин	Слишком твёрд Медленно охлаждался при заливке Низкая температура окружающей среды Большой угол наклона ножа	Подышать на блок Изменить угол наклона ножа Перезалить объект
Ткань отделяется от парафина	Заливка проводилась холодным парафином Плохая пропитка материала При проводке остались следы спирта	Перезалить блок, предварительно поместив его в промежуточную среду для удаления спирта
Материал плохо режется ткань белесоватого цвета срезы сморщенные, плохо расправляются	Недостаточное обезвоживание ткани	Блок расплавляют в термостате и пропускают по батарее в обратном порядке до 100% спирта, затем снова заливают по схеме.
Нож «подскакивает», не срезая ткань, или на срезах образуются поперечные борозды	Переуплотнение или пересушивание материала при фиксации или обезвоживании	Резать материал, поместив на него кусочек льда Взять из архива новый и провести по схеме
Срезы сморщенные, прилипают к поверхности ножа, закручиваются	Недостаточный угол наклона ножа Высокая температура в помещении Материал залит в легкоплавкий парафин	Изменить угол наклона ножа Перед срезами материал поместить в холодильник Перезалить в более тугоплавкий парафин
Срезы покрыты полосоми и легко раскрываются	Плохое качество ножа: зазубрины Загрязнение парафина: плотные соринки Наличие в ткани солей кальция	Сменить или передвинуть нож Декальцинировать Использовать специальные ножи (для керамики, синтетики, плотных тканей)
Срез прилипает к ножу	электризация	Подышать на блок

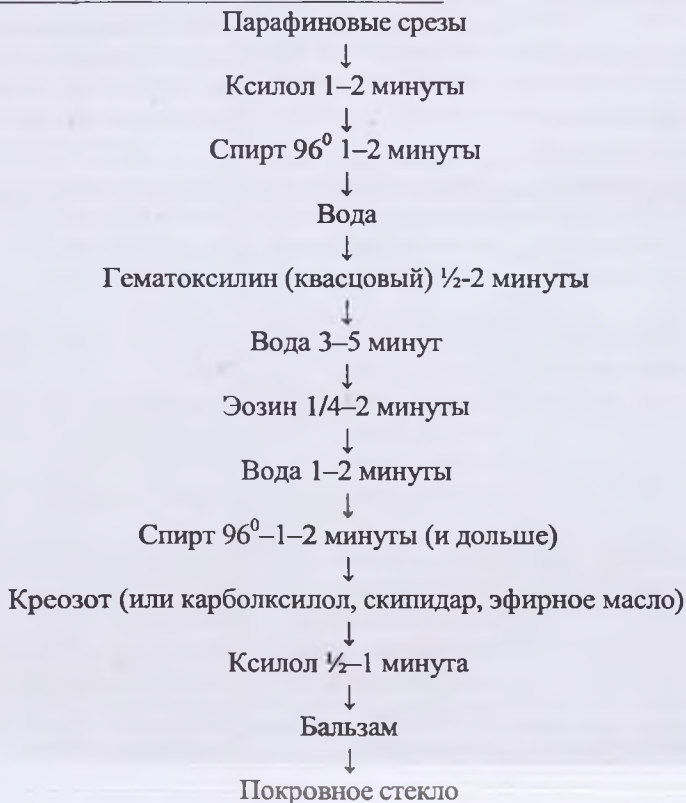
Наклеивание. Для того чтобы парафиновые срезы можно было подвергнуть дальнейшей обработке, их необходимо наклеить на предметное стекло в расправленном положении.

1.6. РАСПРОСТРАНЕННЫЕ МЕТОДЫ ОКРАСКИ ГИСТОСРЕЗОВ

Гематоксилин-эозиновая окраска – наиболее распространенный метод окраски срезов. Он хорошо выявляет клеточные элементы и некоторые неклеточные структуры. Даже если применяют специальные методы окраски, параллельно окрашивают несколько срезов гематоксилином с эозином. Основной краситель гематоксилин окрашивает ядра, кислый краситель эозин – цитоплазму и неклеточные структуры.

Эозин – цитоплазматический краситель, используется в виде спиртовых или водных растворов. Для приготовления эозина 0,1 г красителя растворяют в 100 мл дистиллированной воды.

Схема окраски гематоксилин-эозином:



Метод Ван-Гизона (для окрашивания соединительных и мышечных тканей). Этим популярным методом коллагеновые волокна окрашиваются в ярко-розовый цвет и хорошо выделяются между мышечных пучков, нейроглии, окрашенных в желтый цвет. Метод несъема удобен для получения обзорных препаратов при различной фиксации.

Приготовление растворов можно проводить двумя способами. Первый способ: 150 мл насыщенного водного раствора пикриновой кислоты смешивают с 2–5 мл насыщенного водного раствора фуксина. Второй способ: 100 мл ненасыщенного водного раствора пикриновой кислоты при комнатной температуре смешивают с 10 мл 1 % раствора кислого фуксина. В обоих случаях смеси имеют насыщенный красный цвет. Перед окраской обычно срезы подкрашивают гематоксилином Вейгерта или Эрлиха, чтобы выявить ядра клеток.

Методика окрашивания. Срез интенсивно окрашивают гематоксилином Вейгерта (в течение 2–5 минут), споласкивают в дистиллированной воде, помещают в смесь пикриновой кислоты и фуксина на 3–5 минут, быстро промывают в дистиллированной воде, обезживают 96 % спиртом, просветляют в ксилоле, заключают в бальзам. При окрашивании по Ван-Гизон ядра клеток темно-коричневые или фиолетово-черные (в зависимости от того, каким гематоксилином окрашивали срезы), коллагеновые волокна черного цвета, мышцы, цитоплазма различных клеток, клетки крови – желтого цвета.

Гематоксин Вейгерта: готовят из двух основных растворов (Вейгерт I и Вейгерт II) и только по мере надобности, так как в готовом виде краска скоро портится ввиду присутствия в ней сильных окислителей.

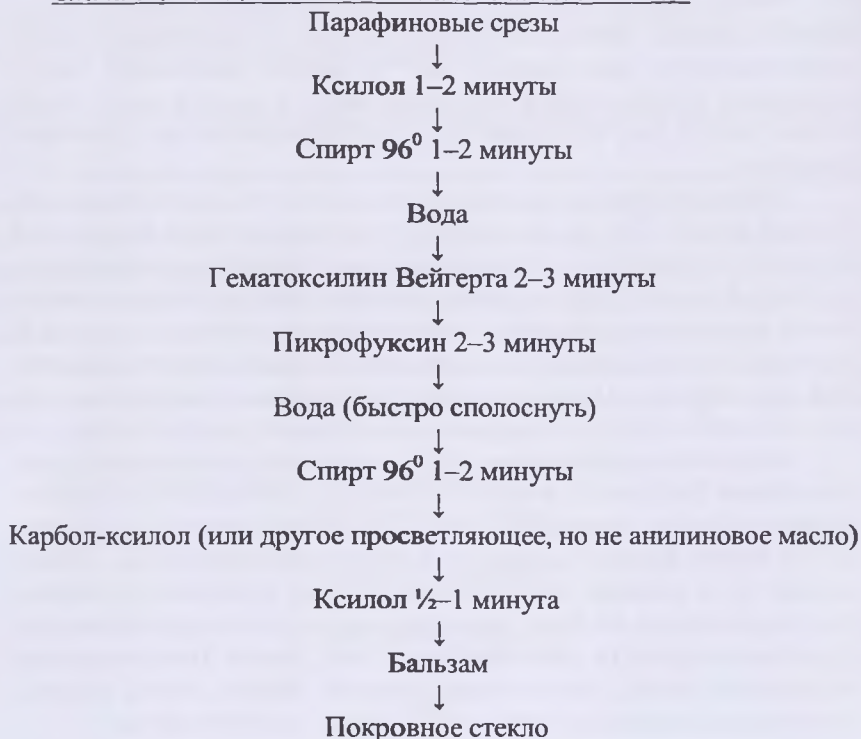
Раствор Вейгерта I представляет собой 1 %-ный раствор гематоксилина в 96⁰ спирте (в 100 мл спирта 1 г гематоксилина).

Раствор Вейгерта II имеет следующий состав:

- ✓ официальный раствор полуторахлористого железа (29 % раствор) – 4 мл;
- ✓ крепкая соляная кислота (удельный вес 1,15–1,19) – 1 мл;
- ✓ вода дистиллированная – 95 мл.

Перед употреблением сливают оба раствора. Срок годности раствора не более 3–4 месяцев.

Схема окраски (по несколько измененному методу):



Метод Маллори (окрашивание соединительной ткани). Метод позволяет выявлять элементы соединительной ткани, особенно коллагеновые и ретикулярные волокна. Хорошо удается окраска после сулемовых фиксаторов (смеси Ценкера), ее можно использовать и после фиксации формалином, но тогда перед окраской на 15–20 минут срезы помещают в жидкость Ценкера. От осадков сулемы срезы избавляют, помещая на несколько минут в спиртовую настойку йода, а потом в 0,25 % раствор натрия гипосульфита для удаления йода. При формалиновой фиксации хорошо удается окраска, если из последней красящей смеси (анилиновый синий, оранжевый G, щавелевая кислота) срезы переносятся не в дистиллированную воду, а в 96 %, потом в абсолютный спирт, ксилол и заключаются в бальзам. Одинаково хорошо окрашиваются и парафиновые, и целлоидиновые срезы.

Приготовление рабочих растворов: первый раствор – 0,1 % водный раствор фуксина; второй раствор – 1 % раствор фосфорномолибденовой кислоты; третий раствор – в 100 мл дистиллированной

ноды растворяют 0,5 г анилинового синего, 2 г оранжевого G, 2 г щавелевой кислоты (раствор имеет коричневый с зеленым оттенком цвет и пригоден сразу после приготовления, если длительно хранился – его необходимо прокипятить и профильтровать).

Методика окрашивания. Срезы из дистиллированной воды переносят на 3 минуты в 0,1 % раствор кислого фуксина, промывают 2 минуты в дистиллированной воде (срезы приобретают розовый цвет, если окрашены бледно – время окрашивания удлиняют или сокращают время промывки), из воды срезы переносят на 3–6 минут в 1% раствор фосфорно-молибденовой кислоты, которая закрепляет окраску кислым фуксином, ополаскивают водой и помещают на 2 минуты в смесь анилинового синего, оранжевого G, щавелевой кислоты. После окрашивания промывают в 96 % спирте, проводят через абсолютный спирт, ксилол, заключают в балъзам. Если материал фиксирован формалином, то после окрашивания его не промывают, а сразу помещают в 96 % спирт. При перекрашивании срезов межклеточное вещество окрашено в темно-синий цвет, а волокна теряют очертания. В этом случае срезы следует длительное дифференцировать 96 % спиртом или сократить время окрашивания смесью до 1 минуты. При правильном проведении окрашивания волокна темно-синие, слизь синяя, эритроциты красно-оранжевые, мышечные волокна ярко-оранжевые, хроматин – красно-желтый.

Метод Браше (выявление РНК). Готовят растворы: А (17,5 мл 5 % водного раствора метиленового зеленого смешивают с 250 мл дистиллированной воды); Б – 0,5 М ацетатный буфер с рН 4,8. Перед употреблением слить равные объемы растворов А и Б. Хранить не более 1 недели.

Окрашивание. Парафиновые срезы 5–7 мкм толщиной, доведенные до воды, помещают в смесь метилового зеленого и пиронина на 2–20 ч, промывают несколько секунд в дистиллированной воде, высушивают фильтровальной бумагой, быстро проводят через абсолютный ацетон, смесь равных частей ацетона-ксилола, просветляют в двух порциях ксилола, заключают в балъзам.

Результат: РНК ядрышек и цитоплазмы ярко-красного цвета, хроматин ядер зеленый или сине-зеленый. Специфичность окраски контролируют с помощью рибонуклеазы.

Выявление нуклеиновых кислот с помощью галлоцианина и хромовых квасцов. Лучшими фиксаторами являются жидкость Карнуа и фиксатор Бродского. При приготовлении рабочего раствора 5 г хромовых квасцов (пригодны прозрачные фиолетовые кристаллы) растворяют в 100 мл дистиллированной воды, добавляют 0,15 г галлоцианина и кол-

бу встряхивают. Постепенно смесь доводят до кипения и кипят 5 минут, затем охлаждают до комнатной температуры, фильтруют и в фильтрат доливают дистиллированную воду до 100 мл, pH должна быть 1,64.

Проведение реакции. Доведенные до воды срезы помещают в краситель на 48 ч при комнатной температуре. Быстро промывают, обезвоживают, заключают в бальзам.

Результат: структуры, содержащие нуклеиновые кислоты, ярко-синего цвета. Разделение РНК и ДНК проводят с помощью нуклеаз.

Жидкость Карнуа. Состав: спирт абсолютный — 60 мл, хлороформ — 30 мл, уксусная ледяная кислота — 10 мл.

Кусочки толщиной от 2 до 4 мм фиксируют в ней 30 минут, в некоторых случаях от 2 до 3–4 часов.

Окрашивание эластиновых волокон резорцин-фуксином по Вейгерту. Метод позволяет выявить эластические волокна на целлюлозиновых, парафиновых и замороженных срезах. Лучше удается после фиксации абсолютным спиртом, неплохо после формалиновой фиксации, если материал нестарый.

Приготовление рабочих растворов. В 100 мл дистиллированной воды растворяют 1 г основного фуксина и 2 г резорцина. Жидкость нагревают до кипения и добавляют в нее 12–13 мл официального раствора полуторахлористого железа (его можно приготовить самим, растворив 4 г хлористого железа в дистиллированной воде). Смесь кипят 5 минут, помешивая, затем охлаждают, фильтруют. Фильтрат на фильтре и сам фильтр заливают 140 мл 96 % спирта. Для растворения осадка колбу следует нагреть до закипания жидкости. Раствор охлаждают и к нему добавляют 1 мл 25 % соляной кислоты, затем фильтруют. Раствор может храниться несколько месяцев.

Окрашивание. Депарафинированные срезы из 80 % спирта переносят в раствор красителя на 10–30 минут, 1–2 минуты промывают в проточной воде, обесцвечивают общий фон в 96% спирте (под контролем микроскопа), обезвоживают, проводят через ксилол, заключают в бальзам. Карбол-ксилол не употребляют, так как он сильно обесцвечивает препарат.

Результат: эластические волокна окрашены в черно-синий цвет. Ядра клеток можно подкрасить квасцовым кармином или фуксинсернистой кислотой.

Выявление липидов суданом черным в парафиновых срезах. Судан черный лучше растворяется в фосфолипидах и цереброзидах. Лучше фиксация по Бэкеру или Мак-Манусу. Блоки обезвоживают в трех порциях ацетона (по 30 минут в каждой), и переносят в расплавленный парафин.

Методика. Депарафинированные и доведенные до 70% спирта срезы окрашивают 30 минут в насыщенном растворе Судана черного В в 70% спирте при температуре 60 °С (время окрашивания можно удлинить). Затем быстро споласкивают в 70% спирте, промывают в проточной воде, докрашивают кармином или нейтральным красным, промывают в воде, заключают в глицерин-желатин.

Результат: липиды окрашиваются в черный, черно-коричневый или синий цвет.

1.7. МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР

Морфологический метод изучения основан на оценке фиксированных, статичных моментов, соответствующих определённому состоянию органа. Это создаёт определённые трудности в формировании целостных представлений о структуре органа, поскольку не всегда можно точно определить степень, направление и закономерности наблюдаемых структурных изменений. С целью уточнения закономерностей строения применяется морфометрический анализ. *Морфометрический анализ* не только увеличивает точность описания изучаемой структуры, но и значительно усиливает логику выводов, сделанных на основе изучения морфологической картины.

Для примера взята морфометрия почки. Получите фотоснимки гистологических препаратов почки с использованием специальных компьютерных программ для микроскопа. Для этого измеряют: площади эпителия, полостей в эпителиальных структурах, сосудов, мезенхимы в срезе мезонефроса (объектив: 40; окуляр: 10); минимального диаметра канальца и просвета канальца в разных отделах нефрона (объектив: 40, 100; окуляр: 10); максимального и минимального диаметров ядра клетки проксимального и дистального канальцев, висцерального и париетального листков капсулы мальпигиевого тельца нефрона (объектив: 100; окуляр: 10).

На основе данных, полученных в результате проведённых измерений, вычисляются объёмные доли компонентов первичной почки (эпителия, полостей в эпителии, сосудов, мезенхимы); площади сечений канальцев (S_c), просветов канальцев ($S_{пр}$), эпителия канальцев ($S_э$) мезонефрона; объёмы клеток ($V_{кл}$) и ядер ($V_{я}$) эпителия проксимального и дистального канальцев, висцерального и париетального листков капсулы мезонефрона.

Площади канальцев и просветов канальцев вычисляются по формуле круга $S = \pi A^2 / 4$, где A – величина малого диаметра канальца в мкм.

Площадь эпителия стенки канальцев определите как разницу площади канальца и площади его просвета.

Объёмы клеток и их ядер, учитывая то, что форма ядер эллипсоидной, вычисляются по формуле $V = \pi/6 \cdot L \cdot B^2$, где L – большой диаметр; B – короткий диаметр ядра. Определите коэффициент элонгации ядра клетки: $E = L/B$.

Ядерно-цитоплазматические отношения для клеток канальцев и листов капсулы нефрона определяются как отношение объёма ядра клетки к объёму цитоплазмы.

Индекс митоза (ИМ) вычисляется как отношение числа митозов к общему количеству клеток и выражается в промиллях (‰). Индекс апоптоза (ИА) вычисляли как отношение числа клеток с признаками апоптоза к общему количеству клеток и выражается в промиллях (‰). Индекс секреторной активности (ИСКР) эпителиоцитов определяется как отношение числа клеток с признаками апокриновой секреции к общему количеству клеток и выражается в промиллях (‰).

Результаты измерений занесите в таблицу Excel.

1.7.1. Статистическая обработка полученных данных

Статистическую обработку результатов можно провести с использованием программы Excel и пакета «Statistica for Windows ver. 6.0». Для каждого параметра определяется средние значения и ошибка среднего. Для оценки достаточности объектов исследования и количества измерений используется показатель точности опыта (P), определяемый по формуле $P = (m/M) \times 100\%$, где M – среднее арифметическое площади, m – ошибка среднего. После проверки распределения на нормальность, достоверность различий средних величин определяется по t -критерию Стьюдента или по U -критерию Манна-Уитни. Для выявления различий между значениями индексов (ИМ, ИА, ИСКР) можно применить критерий согласия χ^2 . Оценку зависимости параметров проводят с использованием дисперсионного анализа.

Более подробную информацию о статистической обработке данных можно получить в учебниках по медицинской статистике.

ГЛАВА 2. ГИСТОЛОГИЯ КАК НАУКА, ЕЁ РОЛЬ ВО ВРАЧЕБНОМ ОБРАЗОВАНИИ И ВЕТЕРИНАРНОЙ ПРАКТИКЕ

«Давно уже стало очевидным, что в итоге ключ к решению любой биологической проблемы следует искать именно в клетке, ибо каждый живой организм – это, прежде всего, клетка или, во всяком случае, был клеткой на каком-то этапе своего развития».

Э. Б. Уилсон, 1925

2.1. ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ

Гистология (*histos* – ткань, *logos* – наука) – это наука, изучающая закономерности развития и жизнедеятельности, строения и функции клеток, тканей и органов, а также межтканевые взаимодействия, в историческом и индивидуальном развитии животных и человека. **Объект гистологии** – ткани – представляют собой филогенетически сложившиеся, топографически и функционально связанные клеточные системы и их производные, из которых образованы органы.

Как учебная дисциплина *гистология включает* в себя несколько разделов:

- 1) **цитология** – учение о строении и функции клеток;
- 2) **эмбриология** – науку о развитии зародыша, закономерностях закладки и образования тканей и органов;
 - 2.1) **общая эмбриология** – изучает наиболее ранние этапы развития зародыша, до возникновения органов присущих данному типу;
 - 2.2) **частная эмбриология** – изучает развитие органов и тканей у зародыша;
- 3) **общая гистология** – изучает развитие, структуру и функции тканей;
- 4) **частная гистология** – изучает развитие, микроскопическое строение и функции органов и систем.

Организмы животных являются целостными биологическими системами, в которых условно можно выделить несколько взаимосвязанных, взаимодействующих и соподчиненных уровней организации – молекулярный, субклеточный, клеточный, тканевой и органный. Каждый из этих уровней обладает известной автономностью и включает структурные единицы нижележащих уровней.

Организменный уровень — собственно организм — формируется как целостная биологическая система в процессе индивидуального развития, именуемого онтогенезом.

Органный и системный уровни — включают комплекс взаимодействующих тканей в процессе выполнения ими функций, свойственных данному конкретному органу или системе органов.

Тканевый уровень объединяет клетки и их производные. В состав тканей могут входить клетки различной генетической детерминации, однако основные свойства тканей определяются ведущими клетками.

Клеточный уровень — представлен основной структурно-функциональной единицей ткани — клеткой и ее производными.

Субклеточный уровень включает структурно-функциональные компоненты клетки — плазмалемму, ядро, органеллы и др.

Молекулярный уровень — характеризуется молекулярным составом клеточных компонентов и механизмами их функционирования.

Фундаментальные проблемы гистологии. Фундаментальными проблемами, решаемыми гистологией, являются:

- ✓ изучение закономерностей цитогенеза, гистогенеза, строения и функции клеток и тканей;
- ✓ изучение закономерностей дифференцировки и регенерации тканей;
- ✓ выяснение роли нервной, эндокринной и иммунной систем в процессе морфогенеза и функции клеток, тканей и органов;
- ✓ изучение возрастных особенностей клеток, тканей и органов;
- ✓ изучение адаптации клеток, тканей и органов к внешним воздействиям;
- ✓ изучение совместимости тканей и органов (переливание крови, трансплантация органов);
- ✓ изучение морфогенеза в системе мать-плод;
- ✓ изучение особенностей эмбриогенеза разных видов животных.

Задачи частной гистологии:

- ✓ определение схемы кровоснабжения и иннервационной структуры органа в связи с гистологической его топографией и со свойствами специализированных клеток;
- ✓ выяснение природы и значения внутренней полимерности органов, межтканевых и межклеточных взаимодействий в системе структурно-функциональной единицы, механизмов регуляции их согласованной работы;
- ✓ изучение гистологических и цитологических механизмов восстановительных процессов, происходящих в органах при их повреж-

дении (репаративная регенерация) или при возрастных изменениях их структуры и активности (физиологическая регенерация);

- ✓ выяснение гистологической и цитологической основы секреторных процессов, особенно вопросов взаимодействия концевых секреторных отделов и протоков, механизмов формирования и регуляции ритмической работы элементов железы;
- ✓ исследование структуры и трофики патологически изменённых органов и гистологических основ развития патологических процессов, например инфаркта миокарда или злокачественных опухолей;
- ✓ изучение органогенезов в индивидуальном развитии.

Задачи и значение гистологической науки:

- ✓ гистология вместе с другими науками формирует врачебное мышление;
- ✓ гистология создает общебиологический базис для развития ветеринарной медицины и животноводства;
- ✓ гистологические методы применяют при прижизненной и посмертной диагностике болезней животных;
- ✓ гистология обеспечивает контроль качества и эффективности применяемых кормовых средств, добавок, иммуностимуляторов, лечебных и профилактических препаратов;
- ✓ обеспечивает контроль за селекцией животных и воспроизводством стада.

Гистология тесно связана со следующими дисциплинами: нормальной и патологической анатомией, нормальной и патологической физиологией, биохимией, зоологией, терапией и диагностикой, генетикой и разведением, акушерством и гинекологией, общей и частной хирургией и другими.

2.2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГИСТОЛОГИИ

Успехи гистологии как науки о строении и происхождении тканей и их компонентов, прежде всего, связаны с развитием техники, оптики и методов микроскопирования. Микроскопические исследования позволили накопить данные по тонкому строению организма и на этом основании сделать теоретические обобщения. В истории учения о тканях и микроскопическом строении органов следует различать три периода: **1-й – домикроскопический** (продолжительностью около 2000 лет), **2-й – микроскопический** (около 300 лет), **3-й – современный**, сочетающий

достижения в области электронной микроскопии, иммуноцитохимии, цитофотометрии и др. (с середины XX столетия).

Первый период, наиболее продолжительный (с IV в. до н.э. и до середины XVII в.), является собственно предысторией гистологической науки, основанной на макроскопической технике. В этот период фактически создавались лишь общие представления о тканях как об «однородных» частях организма, отличающихся друг от друга физическими свойствами («твердые», «мягкие»), удельным весом («тонущие в воде», «нетонущие») и пр. Но так как представления о тканях в то время складывались лишь на основании анатомического расчленения трупов, то все классификации тканей строились на их внешнем сходстве и различиях. Вследствие этого в одну группу попадали иногда такие различные ткани, как нервная и соединительная (нерв и сухожилие), поэтому в середине XVII в., когда английским физиком Р. Гуком был усовершенствован микроскоп (1665), позволивший изучить тонкое строение тканей растений и животных, начинается **второй период** в учении о тканях.

Становление гистологии как самостоятельного раздела науки началось в 20-х гг. 19 в. и оно связано с развитием микроскопии.

Однако еще задолго до изобретения микроскопа естествоиспытатели отмечали, что органы животных состоят из компонентов, различающихся консистенцией и цветом. Еще Аристотель в 4 в. до н. э. выделял в составе органа «однородные части» (ткани). Классификация «однородных частей» Аристотеля на протяжении столетий воспроизводилась в трудах ученых древности и средневековья вплоть до эпохи Возрождения. Сведения об «однородных частях» имеются в книгах римского врача и естествоиспытателя К. Галена (2 в. н. э.), среднеазиатского учёного Авиценны (10 в.) и итальянского врача и анатома Г. Фаллопия (16 в.). Эти ученые внесли несомненный вклад в познание строения организмов и его органов.

Изобретение в 17 в. микроскопа не сразу сказалось на уровне знаний о тонком строении органов. Первые микроскописты (англичане Р. Гук, Н. Грю, итальянец М. Мальпиги и голландец А. Левенгук) видели и описали некоторые крупные клетки, кровеносные капилляры, нервы, но эти наблюдения не были систематизированы и связаны с данными анатомии того времени. Даже к началу 19 в. представление о тканях основывалось, как и во времена Аристотеля, на их визуальной оценке. «Макроскопический» (домикроскопический) период развития гистологии завершился фундаментальным трудом французского анатома и физиолога М. Биша «Общая анатомия в приложении к физиологии и медицине» (1802). Для обозначения частей органов Биша использовал термин «ткань», ранее предложенный Н. Грю в труде «Анатомия растений»

(1672). При разграничении тканей Биша не только описывал компоненты разреза органа, но пытался выявить их свойства: отношение к разным реактивам, нагреванию и др. воздействиям. Биша различал 21 ткань. Предложенная им классификация была несовершенна, но сыграла прогрессивную роль в становлении гистологии и позволила наряду с накоплением данных микроскопических исследований уже в 1-й четв. 19 в. сформулировать задачи гистологии как самостоятельной науки. В 1819 вышла работа немецкого учёного К. Майера «О гистологии и новом подразделении тканей человека», закрепившая понятие «ткань». В этой работе и особенно в монографии немецкого учёного К. Гейзингера «Система гистологии» (1822) были сформулированы задачи гистологии, отличные от задач анатомии.

Интенсивное развитие гистологии началось с 30-х гг. 19 в. В эти и последующие годы был существенно усовершенствован микроскоп. Развивалась и техника подготовки тканей для микроскопии. Методологической основой гистологии становится клеточная теория, окончательно обоснованная немецким биологом Т. Шванном в 1839. В 1-й пол. 19 в. большое количество данных о микроскопическом строении органов и тканей было получено чешским учёным Я. Пуркине, немецкими учёными И. Мюллером, Я. Генле, Т. Шванном, Р. Ремаком и русскими – Н.М. Якубовичем, Н.Ф. Овсянниковым. Обобщение обширной литературы и собственные исследования позволили немецким гистологам Ф. Лейдигу (1853) и А. Кёлликеру (1855) создать рациональную классификацию тканей, сохранившуюся в общих чертах до настоящего времени. В системах Лейдига и Кёлликера выделялись 4 группы тканей не только по структуре, но и по функциональному значению в организме: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Последующее углубление морфофизиологической классификации Лейдига и Кёлликера (главным образом при изучении развития тканей) заложило основы современной гистологии. Во 2-й пол. 19 – нач. 20 вв. были получены существенные данные об эпителиальных тканях (А. Кёлликером, французскими учёными Э. Лагесом, Л. Ранвье и русским учёным С. Г. Часовниковым), о тканях внутренней среды (немецкими учёными В. Эбнером, русскими учёными И. И. Мечниковым, Ф. Гойером, В. Данчаковой и особенно А.А. Максимовым, создавшим и детально обосновавшим оригинальную теорию гистогенетического единства тканей внутренней среды, получившую впоследствии, в частности в 50-60-е гг. 20 в., многочисленные экспериментальные подтверждения), о мышечных тканях (немецким гистологом М. Гейденгайном, русским биологом А.И. Бабухиным, Л. Ранвье), о нервной ткани (итал. гистологом К. Гольджи, русскими – М.Д. Лавдовским, В.Я. Рубашкиным, А.С. Догелем, испанским – С. Ра-

мон-и-Кахалем). К этому времени относятся крупные открытия в области общей цитологии: описание непрямого деления ядра и клетки – митоза (русские учёные А. Шнейдер, И.Д. Чистяков, немецкие — В. Флемминг, Э. Страсбургер), открытие и изучение цитоплазматич. органоидов – митохондрий, Гольджи комплекса (немецкие учёные Р. Альтман, К. Бенда, итальянский – К. Гольджи). Открытие И.И. Мечниковым клеточной природы воспалительного процесса сблизило цитологию и гистологию с проблемами патологии. Этому в большой мере способствовали труды немецкого учёного Р. Вирхова. Гистология всё более сближалась с физиологией, что прослеживается в трудах франц. учёных О. Пренана, А. Поликара, немецких – О. Гертвига, М. Гейденгайна, русского учёного И.Ф. Огнева. Большое значение для развития гистологии и цитологии имела книга О. Гертвига «Клетки и ткани» (1893–1898), в которой были обобщены многочисленные микроскопические исследования и сделан вывод, что углублённое изучение клетки – путь решения многих биологических проблем, в т. ч. и выяснения тканевых взаимоотношений.

2.3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ В ГИСТОЛОГИИ И КЛИНИЧЕСКОЙ ЦИТОЛОГИИ

Объекты исследования подразделяются на:

- живые (клетки в капле крови, клетки в культуре и другие);
- мертвые или фиксированные, которые могут быть взяты как от живого организма (биопсия), так и от трупов.

В любом случае после взятия кусочков они подвергаются действию фиксирующих растворов или замораживанию. И в научных, и в учебных целях используются фиксированные объекты. Приготовленные определенным способом препараты, используемые для изучения под микроскопом, называются *гистологическими препаратами*.

Гистологический препарат может быть в виде:

- тонкого окрашенного среза органа или ткани;
- мазка на стекле;
- отпечатка на стекле с разлома органа;
- тонкого пленочного препарата.

Методы исследования в гистологии включают приготовление гистологических препаратов и их изучение с помощью световых или электронных микроскопов.

Основным методом гистологического исследования клеток, тканей и органов является *световая микроскопия* – в световом микроскопе для освещения объекта используются лучи видимого света.

Электронная микроскопия – метод изучения клеток с помощью электронных микроскопов, для изучения ультраструктуры объекта. Разновидностью электронной микроскопии является *сканирующая электронная микроскопия*, при которой изучаются поверхностные структуры клеток.

Гистохимические методы – в их основе лежит применение химических реакций для выявления распределения химических веществ в структурах клеток, тканей и органов. Современные гистохимические методы позволяют обнаруживать аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, аскорбиновую кислоту, различные виды углеводов, липидов и др. Для выявления специфических белков используют иммуноцитохимические реакции.

Конфокальная микроскопия – современный метод, использующийся в качестве осветителя лазерный луч, который последовательно сканирует всю толщину препарата. Информация о полости объекта по каждой линии сканирования передается в компьютер, где специальная программа осуществляет трехмерную реконструкцию исследуемого объекта.

Существуют следующие виды микроскопии, которые более редко используются в ветеринарной практике:

- фазово-контрастная микроскопия
- интерференционная микроскопия
- люминесцентная микроскопия
- ультрафиолетовая микроскопия
- цитоспектрофотометрия
- радиоавтография
- метод культуры клеток, тканей
- микроскопическая хирургия клетки
- цейтраферная, или замедленная микрокиносъемка

Клиническая цитология – признанный полноценный метод морфологического анализа, основанный на изучении и оценке клеточного материала, полученного различными способами из патологического очага. В Республике Беларусь клиническая цитология является разделом клинической лабораторной диагностики (традиционно исследование клеточного состава входит в комплекс клинических лабораторных анализов, таких как кровь, пунктаты, экссудаты, отделяемого различных органов). Однако, в отличие от классических лабораторных методов, которые, как правило, являются количественными, клиническая цитология носит преимущественно описательный характер.

Характер и способы получения цитологического материала

1. Цитологическое исследование пунктирного материала. Цитологическое исследование пунктатов, полученных тонкой иглой (тонкоигольная биопсия) из опухолей, опухолеподобных образований, уплотнений любой локализации: головы, шеи, молочной, щитовидной железы, лимфатических узлов, костей, мягких тканей конечностей, кожи, легких, средостения, органов брюшной полости и забрюшинного пространства.

2. Цитологическое исследование эксфолиативного материала. Цитологическое исследование секретов, экскретов, отделяемого и соскобов с поверхности эрозий, язв, ран, свищей, мокроты, промывных вод, экссудатов, транссудатов.

3. Цитологическое исследование эндоскопического материала. Исследование материала, полученного при бронхоскопии, катетеризации бронхов, эзофаго-, гастро-, дуодено-, лапаро-, ректоромано-, колоно-, цистоскопии и других видах эндоскопического обследования при любой локализации патологического процесса.

4. Цитологическое исследование биопсийного и операционного материала. Цитологическое исследование мазков-отпечатков, соскобов с биопсийных кусочков и операционного материала.

5. Цитохимическое исследование материала. Гликоген, липиды, ДНК, РНК, ферменты и др.

6. Определение полового хроматина в клетках опухоли.

7. Исследование вагинального эпителия и уроцитогрaмм.

Описание цитологической картины. Описание цитологической картины должно проводиться по одной схеме и включать в себя: осмотр при малом увеличении (обзор) и при иммерсии. Особое внимание следует обращать на следующее:

1. Фон препарата, наличие и характер межучточного вещества.
2. Количество и расположение клеток, образование комплексов или структур, сохранность клеточных границ.
3. Размеры и формы клеток.
4. Ядро — форма и размеры, расположение и окрашиваемость.
5. Ядерно-цитоплазматическое соотношение.
6. Характер строения хроматина.
7. Ядрышки — количество, форма, размеры, четкость границ.
8. Цитоплазма — объем, окраска, четкость границ, секрeция, включения, вакуолизация.
9. Наличие многоядерных клеток, фигур деления (атипичные митозы).

ГЛАВА 3.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТОК. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ

3.1. КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ, ЕЕ ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Клеточная теория – одно из общепризнанных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира растений, животных и остальных живых организмов с клеточным строением, в котором клетка рассматривается в качестве единого структурного элемента живых организмов.

Наиболее часто историю создания микроскопа связывают с именами голландских шлифовальщиков стекла из Миддельбурга – братьев Захария и Фрэнсиса Янсен. В 1590 г. им удалось из двух выпуклых линз внутри трубки смастерить оптический прибор для увеличения небольших объектов. В 1610 г. гениальный ученый и блестящий инженер Галилео Галилей сконструировал первый оптический прибор.

1665 год – английский ученый Роберт Гук в работе «Микрография» описывает строение пробки, на тонких срезах которой он нашёл правильно расположенные пустоты и назвал «ячейками, или клетками».

Шведский ученый натуралист Карл Линей в 1739 г. в Стокгольме первый в мире добился права вскрывать трупы людей с целью определения причины смерти и в этом же году стал первым президентом Шведской академии наук. Одно из достоинств созданной Линеем бинарной номенклатуры – это включение человека в систему животного царства и отнесение к классу млекопитающих и к отряду приматов. Тем самым Карл Линей сделал вывод, что клетки, а также строение органов организма человека и млекопитающих животных полностью схожи между собой.

Рисунок 8 – Карл Линней (швед. Carl Linnaeus, Carl Linné, лат. Carolus Linnaeus, после получения дворянства в 1761 году – Карл фон Линней, Carl von Linné; 23 мая 1707, Росхульт – 10 января 1778, Уппсала) – шведский естествоиспытатель и медик, профессор Уппсальского университета



Клеточная теория была разработана немецким ученым *Теодором Шванном в 1839 г.*



*Рисунок 9 – Теодор Шванн
(нем. Theodor Schwann; 7 декабря 1810,
Нёйс, – 14 января 1882, Кёльн,
Германия) – немецкий цитолог и гистолог,
автор клеточной теории*

Теодор Шванн (нем. Theodor Schwann; 7 декабря 1810, Нёйс, - 14 января 1882, Кёльн, Германия) – немецкий цитолог и гистолог, автор клеточной теории. Кроме того: открыл пепсин (пищеварительный фермент) в 1836 г.; изучал клеточное строение хряща и хорды под микроскопом на личинках земноводных; изучал действие кислорода на развитие птиц из яйца; исследовал процесс гниения.

При написании книги о клеточной теории добавил раздел по растениям, который предоставил Маттиас Шлейден (и спонсировал издание книги Т. Шванна). **Маттиас Якоб Шлейден** (нем. *Matthias Jakob Schleiden*; 1804–1881) – немецкий ботаник и общественный деятель, двоюродный брат политика Рудольфа Шлейдена.

15 января 1839 г. (в печать отдана в декабре 1838 г.) вышла книга Т. Шванна *«Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений»*:

- в первой части книги он рассматривает строение хорды и хряща, показывая, что их элементарные структуры – клетки развиваются одинаково. Далее он доказывает, что микроскопические структуры других тканей и органов животного организма – это тоже клетки, вполне сравнимые с клетками хряща и хорды;

- во второй части книги сравниваются клетки растений и клетки животных, и показывается их соответствие;

- в третьей части развиваются теоретические положения и формулируются принципы клеточной теории. Именно исследования Шванна оформили клеточную теорию и доказали (на уровне знаний того времени) единство элементарной структуры животных и растений. Главной ошибкой Шванна было высказанное им вслед за немецким ботаником Шлейденом мнение о возможности возникновения клеток из бесструктурного неклеточного вещества.



Рисунок 10 – Титульный лист книги «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений»

Рисунок 11 – Памятник Т. Шванну у входа в Институт зоологии (г. Льеж, Бельгия). Установлен в 1954 году

Рудольф Вирхов (13 октября 1821 г. (Свидвин, Польша) – 5 сентября 1902 г., Берлин, Германия). В 1858 г. знаменитый немецкий врач, ученый Рудольф Вирхов впервые описал организм как клеточное государство и сформулировал положение: «каждая клетка может происходить только из другой клетки путем деления». Этот крылатый афоризм, выраженный на латинском языке – «*Omnis cellula e cellula*», – один из самых известных постулатов современной биологии «каждая клетка из клетки».

Рисунок 12 – Рудольф Вирхов (13 октября 1821 г. (Свидвин, Польша) – 5 сентября 1902 г., Берлин, Германия)



Макс Иоганн Сигизмунд Шульце (нем. *Max Johann Sigismund Schultze*; 25 марта 1825, Фрайбург – 16 декабря 1874, Бонн) – выдающийся немецкий зоолог, анатом и гистолог. Макс Шульце в 1863 г. подверг строгой критике Шванновскую клеточную теорию, основав вместо нее новую теорию протоплазмы и вводит термин протоплазма, как понятие «живое вещество», без которого не может существовать клетка. Однако его теория не стало убедительней клеточной теории.



Рисунок 13 – **Маттиас Якоб Шлейден** (нем. *Matthias Jakob Schleiden*; 1804–1881) – немецкий ботаник и общественный деятель, двоюродный брат политика Рудольфа Шлейдена



Рисунок 14 – Первое профессорское фото **Т. Шванна** (38 лет) (Льежский университет, Бельгия). 1848 г.

Ф. Энгельс утверждал, что создание клеточной теории Шванном было одним из трёх величайших открытий в естествознании XIX века, наряду с законом превращения энергии и эволюционной теорией.

Профессор Т. Шванн был легендой не только немецкой, но мировой медицины и биологии. В 1878 г. в Германии даже состоялся фестиваль в его честь. В качестве подарка ему преподнесли книгу с 263 автографами и портретами ученых из разных стран, которые в своих трудах ссылались на Шванна. Том подписали так: «Создателю теории клеток от современных биологов».

Положения клеточной теории актуальны до настоящего времени, хотя формулируются по-иному.

Современные положения клеточной теории:

- клетка является наименьшей единицей живого;
- все ткани растений и животных состоят из клеток;
- клетки животных организмов сходны по своему строению;

- размножение клеток происходит путем деления исходной клетки;
- каждой клетке присуща самостоятельная жизнедеятельность;
- организм - государство клеток, совокупность отдельных самостоятельных единиц, поставленных в тесную взаимозависимость друг от друга;
- многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток и их производных, объединенные в системы тканей и органов.



Рисунок 15 – Макс Иоганн Сигизмунд Шульце (нем. *Max Johann Sigismund Schulze*; 25 марта 1825, Фрайбург — 16 декабря 1874, Бонн) – выдающийся немецкий зоолог, анатом и гистолог



Рисунок 16 – Жан Батист Карнуа (фр. *Jean Baptiste Carnoy*; 11 января 1836, Румилье, ныне в составе города Турне – 6 сентября 1899, Шульс, Швейцария) – бельгийский биолог и зоолог.

Жан Батист Карнуа (фр. *Jean Baptiste Carnoy*; 11 января 1836, Румилье, ныне в составе города Турне – 6 сентября 1899, Шульс, Швейцария) – бельгийский биолог и зоолог. Впервые обобщенные сведения о строении клеток были собраны в книгу бельгийского ученого Ж.Б. Карнуа «**Биология клетки**», вышедшей в 1884 г. Карнуа ввел понятие «Биология клетки», положив начало цитологии как науке о строении, функции и происхождении клеток.

3.2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ «КЛЕТКА». ЕЕ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Как известно, весь окружающий мир состоит из атомов химических элементов, которые во многих веществах объединены в определенном порядке в молекулы.

В состав живых организмов постоянно входят 15 из 81 стабильного химического элемента периодической системы Д. И. Менделеева, встречающегося в природе. Еще 8–10 элементов присутствуют не во всех, а только в некоторых организмах.

Химические элементы, содержание которых в живых организмах составляет от десятков процентов до сотых долей процента, называются **макроэлементами**. Живые организмы более чем на 98% состоят из кислорода, углерода, водорода и азота. Это *основные элементы*. Кроме того, к макроэлементам относятся сера, фосфор, натрий, калий, магний, кальций, хлор.

Элементы, которые содержатся в живых организмах в исключительно малых количествах (менее 0,001 %), составляют группу **микроэлементов**. К ним относятся металлы: железо, цинк, медь, кобальт, марганец и некоторые неметаллы, такие, как йод, селен, фтор и др.

Процентное содержание того или иного элемента не характеризует степень его важности в организме. Например, йод, содержание которого в норме в организме человека не превышает 0,0001 %, входит в состав гормонов щитовидной железы тироксина и трийодтиронина. Эти гормоны регулируют обмен веществ, влияют на рост, развитие и дифференцировку тканей, на деятельность нервной системы.

Совокупность макро-, микроэлементов образует две группы химических соединений – органические и неорганические. Эти вещества могут быть: а) *гидрофильными*, т.е. растворимыми в воде; б) *гидрофобными* – не растворимыми.

Неорганические вещества клетки – вещества, в состав которых не входит углерод, кроме CO , CO_2 , H_2CO_3 и карбонатов. В клетках неорганические вещества представлены водой, минеральными солями, а также соответствующими анионами и катионами.

Органические вещества клетки – соединения, в состав которых входит углерод, образуя углеродный скелет (за исключением CO , CO_2 , H_2CO_3 и карбонатов). В живых клетках органические вещества представлены белками (10–20 %), липидами (1–5 %), углеводами (0,2–2,0%), нуклеиновыми кислотами (0,1–0,5%).

В количественном отношении вода занимает первое место среди химических веществ клетки. Ее содержание зависит от вида организма, условий его обитания, вида клеток и тканей и колеблется от 10% в клетках эмали зуба до 90% в клетках развивающегося зародыша. Роль воды в клетке определяется ее химическими и физическими свойствами. Молекула воды имеет нелинейную пространственную структуру. Атомы в молекуле удерживаются посредством *полярных ковалентных связей*, ко-

которые связывают один атом кислорода с двумя атомами водорода. Вода является универсальным растворителем для неорганических и простых органических веществ. Сложные органические соединения вместе с ионами неорганических соединений образуют сложную *коллоидную систему*, где вода является дисперсионной средой в коллоиде. В коллоидном растворе вещества находятся в растворенном виде или во взвешенном состоянии, так как эти вещества и частицы обладают электрическим зарядом, они не выпадают в осадок. Если в коллоиде увеличивается концентрация химических веществ, то он уплотняется, загустевает и получает название – *гель*. Состояние геля отражает низкий уровень обменных процессов в клетке. Если в коллоиде уменьшается концентрация веществ, то он разжижается и получает название – *золь*. Состояние золя отражает высокий уровень обмена веществ.

Минеральные соли. Для поддержания жизнедеятельности клеток и организма в целом важное значение имеют минеральные соли. В живых организмах они находятся либо в растворенном виде (диссоциированы на ионы), либо в твердом состоянии. Наиболее важны среди ионов катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и анионы HCO_3^- , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , HSO_4^- . Существенным является не только содержание, но и соотношение ионов в клетке.

Общее содержание неорганических веществ в различных клетках варьирует. Их роль в клетке разнообразна. От их наличия зависят буферные свойства клетки – способность поддерживать слабощелочную реакцию ($pH \approx 7,4$) внеклеточной среды (плазма крови) и слабокислую ($pH \approx 6,9$) внутриклеточной среды (анионы фосфорной кислоты). От наличия солей зависят осмотические свойства клетки. Нерастворимые соли (карбонат и фосфат кальция) входят в состав зубов, костей, раковин.

Белки – биологические полимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Белки могут быть простыми и сложными. *Простые* состоят только из аминокислот (их всего 20). Простыми белками являются сывороточный альбумин крови, фибрин, некоторые ферменты (трипсин) и др. *Сложные* белки в своем составе имеют остатки иных органических и неорганических веществ: фосфопротеиды содержат остаток фосфорной кислоты (казеин молока, белки яичного желтка); нуклеопротеиды – остаток нуклеиновой кислоты; гликопротеиды содержат углеводы (некоторые гормоны, антитела, рецепторы); липопротеиды – липиды (входят в состав биологических мембран) и т. д.

Белки могут иметь фибриллярную форму (в виде нитей) или глобулярную форму, т.е. шарообразную. Важнейшими представителями глобулярных белков являются альбумины и глобулины (белки плазмы

крови), фибриноген, гемоглобин, гистоны (ядерные белки), ферменты, некоторые гормоны и т. д. Большинство глобулярных белков растворимо в воде. Фибриллярные белки, полипептидные цепи которых располагаются упорядоченно относительно одной оси: *α -спираль*, *β -слой* или *суперспираль* (3–7 α -спиралей, свитых вместе). К ним относятся кератин, коллаген, миозин и др. Фибриллярные белки придают тканям жесткость, прочность, эластичность. Большинство фибриллярных белков нерастворимо в воде.

Белки обладают важным свойством — *конформация* — изменение пространственной конфигурации, при этом возможно: 1 — поступление химических веществ в клетку (натриево-калиевый насос); 2 — возникновение нервного импульса в рецепторах.

Уровни пространственной организации белков.

Первичная структура. Под ней понимают линейную последовательность аминокислот, соединенных друг с другом пептидными связями в полипептидную цепь. Первичная структура специфична для каждого белка и определяется генетической информацией. От первичной структуры зависят свойства и функции белков. Замена даже одной аминокислоты может изменить функцию белка.

Вторичная структура. Для всех белков в живых клетках характерна не только первичная, но и вторичная структура. Полярность пептидных групп (возле атома О собирается отрицательный заряд, а у N — положительный) обуславливает возможность возникновения водородных связей между этими группами разных аминокислот. Упорядочивание полипептидных цепей при помощи этих связей образует вторичную структуру. Она может представлять собой спиральную конфигурацию (*α -спираль*) или складчатый слой (*β -слой*).

α -спираль напоминает растянутую пружину и возникает в результате образования водородных связей между остатком карбоксильной группы одной аминокислоты и остатком аминогруппы другой аминокислоты соседнего витка. Такую конфигурацию имеет белок кератин (структурный белок волос, шерсти, ногтей, когтей, перьев и т. д., входит в состав наружного слоя кожи позвоночных), фибриноген (белок плазмы крови, участвующий в образовании тромба), инсулин. Также спиральная вторичная структура характерна для таких фибриллярных (нитевидных) белков, как миозин, коллаген, эластин. Они придают тканям жесткость, прочность, эластичность.

β -слой напоминает гармошку. В этом случае несколько полипептидных цепей (или участков одной полипептидной цепи) лежат параллельно, но по своему направлению противоположны (антипараллельны). Водородные связи возникают между остатками карбоксильных и

аминогрупп аминокислот, входящих в различные цепи. Такую структуру имеет, например, белок фиброин, составляющий основную массу шелкового волокна, выделяемого шелкоотделительными железами гусеницы шелкопряда.

Третичная структура. Большинство белков особым образом свернуто в компактное шаровидное образование – глобулу. Эта структура стабилизируется благодаря взаимодействиям между радикалами разных аминокислот. К таким взаимодействиям относятся ионные (возникшие между противоположно заряженными аминокислотными остатками), водородные и ковалентные дисульфидные связи S-S («дисульфидные мостики», образующиеся между атомами серы, входящими в состав аминокислоты цистеина). Также важны гидрофобные взаимодействия (образуются между неполярными радикалами в водной среде). Третичную структуру имеют такие белки, как миоглобин (белок, который участвует в создании запасов кислорода в мышцах) и трипсин (фермент, расщепляющий белки в кишечнике).

Четвертичная структура. Некоторые белки образуются при объединении нескольких полипептидных цепей с третичной структурой. Эти комплексы стабилизированы не ковалентными связями между субъединицами, а взаимодействием слабых межмолекулярных сил. Например, белок гемоглобин, содержащийся в эритроцитах, состоит из четырех белковых субъединиц (глобул) и небелковой части – гема.

Функции белков.

Структурная функция. Белки входят в состав всех биологических мембран и органоидов клетки. Кератин является компонентом перьев, шерсти, волос, рогов, копыт, ногтей, когтей. Эластин – эластичный компонент соединительной ткани связок, стенок кровеносных сосудов. Склеротин входит в состав покровов тела насекомых.

Транспортная функция. Некоторые белки принимают участие в активном транспорте веществ через клеточные мембраны против градиента концентраций (Na-K-АТФаза обеспечивает работу Na-K насоса). Также белки-переносчики осуществляют облегченную диффузию веществ через клеточные мембраны. Гемоглобин переносит кислород и углекислый газ в крови позвоночных, гемоцианин – у многих беспозвоночных. Сывороточный альбумин переносит жирные кислоты, глобулины – ионы металлов и гормоны.

Сократительная (двигательная) функция. Сократительные белки обеспечивают способность клеток, тканей, органов и целых организмов изменять форму, двигаться. Тубулины микротрубочек обеспечивают работу веретена деления клетки, движение ресничек и жгутиков эукариоти-

ческих клеток, флагеллин — движение жгутиков прокариот. Актин и миозин обеспечивают сокращение волокон поперечнополосатой мускулатуры.

Каталитическая (ферментативная) функция. Подавляющее большинство ферментов являются белками. Они катализируют (ускоряют) практически все химические реакции в клетке. Ферменты участвуют как в процессах синтеза, так и распада веществ, обеспечивая, например, фиксацию углерода при фотосинтезе, расщепление питательных веществ в пищеварительном тракте.

Регуляторная функция. Некоторые пептиды и белки являются гормонами. Они влияют на различные физиологические процессы. Гормоны-белки: инсулин, соматотропин, пролактин, паратгормон. Гормоны-пептиды: окситоцин, вазопрессин, кальцитонин. Гормоны-гликопротеины: лютеинизирующий, фолликулостимулирующий. Нейропептиды — пептиды, присутствующие в мозге и влияющие на функции центральной нервной системы.

Сигнальная функция. Некоторые белки клеточных мембран способны изменять свою структуру в ответ на действие факторов внешней среды. Так происходит прием сигналов из внешней среды и передача информации в клетку с участием гликопротеина, который является компонентом гликокаликса. Также примером могут служить гликопротеины — антигены тканевой совместимости, которые отвечают за распознавание «своих» и «чужих» клеток и тканей, опсин — составная часть светочувствительных пигментов родопсина и йодопсина, находящихся в клетках сетчатки глаза, фитохром — светочувствительный белок сложного строения, участвующий в регуляции реакции растений на изменение длины дня.

Защитная функция. Специфические белки — антитела — защищают организм от вторжения чужеродных тел — антигенов, образуя с ними комплексы и обеспечивая иммунитет. Интерфероны — универсальные противовирусные белки — блокируют синтез вирусного белка в инфицированной клетке. Тромбопластин, протромбин, тромбин и фибриноген предохраняют организм от кровопотери, образуя тромб. Антиоксидантные ферменты (например, каталаза), препятствуют развитию свободно-радикальных процессов, очень вредных для организма.

Токсическая функция. Самые сильные микробные токсины являются белками: ботулинический, столбнячный, дифтерийный, холерный. Многие живые организмы, защищаясь, выделяют белки-токсины, которые являются ядами для других организмов. Токсины синтезируются в организме некоторых змей, пауков, скорпионов. Токсины многих грибов, а также пчел являются пептидами.

Запасающая функция. Ферритин запасает железо в печени, селезенке, яичном желтке. Миоглобин содержит запас кислорода в мышцах позвоночных. Альбумин запасает воду в яичном желтке.

Энергетическая функция. Белки могут служить источником энергии в клетке (после гидролиза). Белки семян растений семейства бобовых – источник питания для зародыша. При полном окислении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии. Белки расходуются на энергетические нужды в крайних случаях, когда исчерпаны запасы углеводов и жиров.

Липиды (от греч. «*липос*» – жир) – обширная группа жиров и жироподобных веществ, которые содержатся во всех клетках живых организмов. Их молекулы неполярны либо имеют неполярные участки. Они хорошо растворимы в неполярных растворителях (бензине, хлороформе, эфире и др.), но нерастворимы в воде, т.е. гидрофобны. В воде они собираются в капли или образуют эмульсии. Многие позвоночные животные, могут усваивать липиды только в виде эмульсий. Для этого в пищеварительном тракте липиды эмульгируются желчными кислотами и в таком виде всасываются.

В некоторых клетках липидов очень мало (от 5 до 15% сухой массы). А вот в клетках жировой ткани (адипоциты) их содержание достигает 90%. Повышенное содержание жиров наблюдается в нервной ткани, подкожной клетчатке, молоке млекопитающих. В химическом отношении большинство липидов представляет собой сложные эфиры высших карбоновых (жирных) кислот и ряда спиртов. По химическому строению липиды разнообразны. Наиболее важными из них являются нейтральные жиры, фосфолипиды, воски, стероиды.

Нейтральные жиры – наиболее простые и широко распространенные липиды. Их молекулы образуются в результате присоединения к молекуле спирта глицерина трех остатков одинаковых, но чаще – разных, высших карбоновых кислот. У рыб арктических морей обычно содержится больше ненасыщенных кислот, чем у обитателей южных широт, поэтому их тело остается гибким и при низких температурах.

Фосфолипиды сходны с жирами, но в их молекуле один или два остатка высших карбоновых кислот замещены остатком фосфорной кислоты. Фосфолипиды – амфифильные (имеющие двойственную природу) соединения. Они имеют полярные головки, роль которых играет фосфатная группа, и два углеводородных хвоста (остатки жирных кислот). Головки гидрофильны (растворимы в воде), а хвосты гидрофобны (нерастворимы в воде). Это обуславливает ключевую роль фосфолипидов в организации биологических мембран.

Воски – сложные эфиры одноатомных (с одной спиртовой группой) высокомолекулярных (имеющих длинную углеводную цепь) спир-

тов и высших карбоновых кислот. У животных воски входят в состав липидных фракций мозга, лимфатических узлов, селезенки, желчных путей. У млекопитающих воски выделяются сальными железами кожи. Они смазывают кожу и волосы, делая их эластичными и уменьшая изнашиваемость волосяного покрова. У птиц воски, секретируемые копчиковой железой, придают перьям водоотталкивающие свойства. Обрабатываемый пчелами воск используется в строительстве сот.

Стероиды являются сложными циклическими соединениями. Их можно отнести к липидам, исходя из того, какие вещества участвуют в их синтезе, хотя молекулы стероидов и терпенов не содержат жирных кислот. Они плохо растворимы в воде. Наиболее важными стероидами являются *стерины* (например, холестерин), *желчные кислоты* (компоненты желчи), *стероидные гормоны* (половые гормоны, гормоны коры надпочечников).

Липиды способны образовывать сложные соединения с веществами других классов: с белками – липопротеины, с углеводами – гликолипиды.

Функции липидов.

Энергетическая. При окислении 1 г жира до углекислого газа и вода выделяется 38,9 кДж энергии. Это дает возможность животным, впадающим в спячку (гибернацию), поддерживать процессы жизнедеятельности в зимний период.

Структурная (строительная). Нерастворимость липидов в воде делает их важнейшими компонентами клеточных мембран (фосфолипиды, холестерин, липопротеиды, гликолипиды).

Защитная функция заключается в том, что они предохраняют внутренние органы от механических повреждений (например, почки млекопитающих покрыты жировым слоем, защищающим их от травм, сотрясения при ходьбе и прыжках).

Теплоизоляционная функция. Накапливаясь в подкожной жировой клетчатке некоторых животных (китов, тюленей) и птиц (пингвинов, уток), жиры плохо пропускают тепло и надежно защищают от охлаждения.

Регуляторная функция. Многие производные липидов (например, гормоны коры надпочечников, половых желез, витамины А, Д, Е, К) принимают участие в регуляции обмена веществ у животных, процессов линьки у насекомых и др.

Углеводы – это органические соединения, которые образованы атомами углерода, водорода и кислорода. У большинства углеводов водород и кислород содержатся в таком же соотношении, как и в воде, отсюда и название – углеводы. Углеводы входят в состав всех живых организмов. В сухом остатке животной клетки содержание углеводов не превышает 10 % (иногда 5 %).

Углеводы – представлены моносахаридами (рибоза и дезоксирибоза, глюкоза, галактоза), дисахаридами (мальтоза, лактоза) и полисахаридами (гликоген, хитин). Сложные углеводы называют гликозамингликанами.

Функции углеводов.

Энергетическая функция. Углеводы под влиянием ферментов легко расщепляются и окисляются с выделением энергии. При полном окислении 1 г углеводов высвобождается 17,6 кДж энергии. Углеводы способны расщепляться как при наличии кислорода, так и без него. Это имеет значение для организмов, живущих в условиях дефицита кислорода. Крахмал и гликоген составляют энергетический запас в клетках.

Структурная функция. Углеводы используются в качестве строительного материала. Целлюлоза входит в состав клеточных оболочек растений (20–40%), некоторых протистов, поэтому оболочки растительных клеток надежно защищают внутриклеточное содержимое и поддерживают форму клеток. Хитин является компонентом покровов членистоногих и клеточных оболочек некоторых грибов и протистов.

Рецепторная функция. Некоторые олигосахариды входят в состав цитоплазматической мембраны клеток животных и образуют надмембранный комплекс – гликокаликс. Углеводные компоненты цитоплазматической мембраны воспринимают сигналы из окружающей среды и передают их в клетку.

Метаболическая функция. Моносахариды являются основой для синтеза многих органических веществ в клетках – полисахаридов, нуклеотидов, спиртов, аминокислот и др.

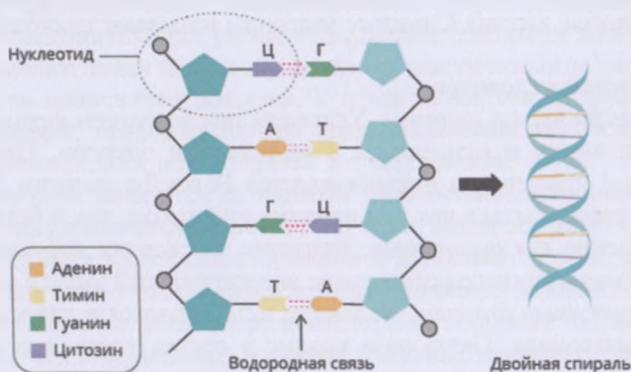
Запасающая функция. Полисахариды являются запасными питательными веществами всех организмов: у растений – крахмал, у животных и грибов – гликоген.

Защитная функция. Твердые клеточные оболочки протистов, грибов и покровы членистоногих, в состав которых входит хитин, тоже выполняют защитную функцию.

3.3. НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

ДНК – содержится в ядре и митохондриях. Молекула ДНК – это полимер, мономерами которой являются нуклеотиды. Каждый нуклеотид содержит фосфат, т.е. остаток фосфорной кислоты, сахар – дезоксирибозу и азотное основание (аденин, гуанин, цитозин и тимин). Таким образом, нуклеотиды различаются друг от друга только по азотистым основаниям.

Строение ДНК



Риснок 17 – Схема строения ДНК

Перед делением клетки молекула ДНК удваивается. Сама она построена из двух нуклеотидных цепочек, закрученных в спираль. При удвоении ДНК ее раскручивают и расшивают ферменты дезоксирибонуклеазы, затем ферменты ДНК – полимеразы достраивают каждую половину молекулы ДНК, т.е. вторую цепочку. При этом используется принцип комплементарности, т.е. аденин комплементарен тимину, а гуанин – цитозину.

Роль молекулы ДНК заключается в том, что на ней определенным образом закодировано строение всех белковых молекул, которые могут синтезироваться в данной клетке.

Молекулы РНК более короткие – это одноцепочные полимеры, мономерами которых также являются нуклеотиды. Нуклеотид РНК построен из остатка фосфорной кислоты, сахара рибозы и азотистого основания (аденин, гуанин, цитозин и урацил). Различают следующие *виды РНК*: информационная РНК (и-РНК), транспортная (т-РНК) и рибосомальная РНК (р-РНК).

Биосинтез белка. Информационная РНК выстраивается по принципу комплементарности на расшитой молекуле ДНК в ядре. При этом он копирует информацию о строении белка необходимого в данный момент времени. Затем и-РНК через поры ядерной оболочки перемещается в цитоплазму к рибосомам, в это время т-РНК захватывает молекулу аминокислоты и перемещает к рибосоме. Существует 20 видов транспортной РНК, т.е. каждая т-РНК присоединяет конкретную аминокислоту. Информационная РНК выстраивает между большой и малой субединицами рибосомы, где происходит образование молекулы белка.

Каждая аминокислота закодирована тремя нуклеотидами. Эти три последовательно расположенные нуклеотида называют *триплетами*. Участок триплета и-РНК называется *кодон*, а участок триплета т-РНК – *антикодон*. Соединения аминокислот в полипептидную цепь происходит тогда, когда антикодон т-РНК будет соответствовать по принципу комплементарности кодону и-РНК. Поскольку в связь вступает аденин с урацилом, а гуанин с цитозином. *Функция* т-РНК заключается в транспорте аминокислот, а р-РНК входит в состав рибосом. Повторно и-РНК не используется и распадается на нуклеотиды.

Молекула АТФ образуется в митохондриях – это макроэргическое соединение, при расщеплении которого в случаях отрыва остатка фосфорной кислоты выделяется большое количество энергии химических связей. При этом образуется АДФ и АМФ.

3.4. СТРОЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТКИ

Клетка (лат. – *Cellula*) – это микроскопической величины живая система, ограниченная биологической мембраной, состоящая из ядра и цитоплазмы, обладающая свойствами раздражимости и реактивности, регуляции состава внутренней среды и самовоспроизводства.

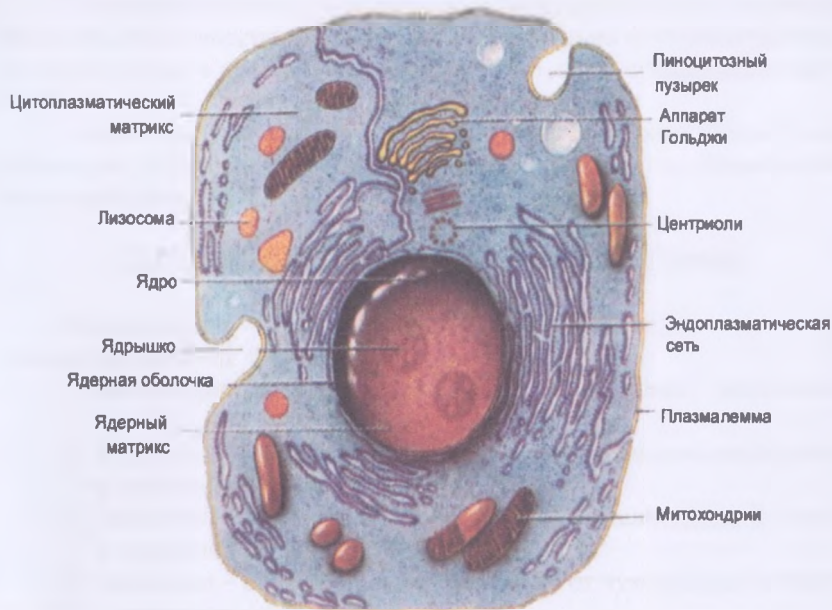


Рисунок 18 – Строение клетки

Клетке организма присущи следующие *жизненные свойства*: обмен веществ, рост, размножение и возбудимость. На основе этих функций осуществляется функционирование целого организма.

Состав цитоплазмы:

- гиалоплазма;
- плазмалемма;
- органеллы;
- включения

Состав ядра:

- ядерная оболочка;
- ядерный сок;
- ядрышко;
- хроматин

ГЛАВА 4. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТОК. МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ

4.1. СОСТАВ И НАЗНАЧЕНИЕ ЦИТОПЛАЗМЫ

Цитоплазма (от греч. *кѣτος* «клетка» и *πλάσμα* зд. «содержимое») – внутренняя среда живой клетки, отделённая от окружающей среды клеточной оболочкой и включающая в себя гиалоплазму, органеллы и включения. *Гиалоплазма* – бесцветный коллоидный раствор, в котором протекают различные биохимические реакции. Содержит простые и сложные органические вещества.

В состав цитоплазмы входят все виды органических и неорганических веществ. В ней присутствуют также нерастворимые отходы обменных процессов и запасные питательные вещества. Основное вещество цитоплазмы – вода.

Цитоплазма постоянно движется, перетекает внутри живой клетки, перемещая вместе с собой различные вещества, включения и органеллы. Это движение называется циклозом. В ней протекают все процессы обмена веществ.

Цитоплазма способна к росту и воспроизведению и при частичном удалении может восстановиться. Однако нормально функционирует цитоплазма только в присутствии ядра. Без него долго существовать цитоплазма не может, так же, как и ядро без цитоплазмы.

Важнейшая роль цитоплазмы заключается в объединении всех клеточных структур (компонентов) и обеспечении их химического взаимодействия.

4.2. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЛАЗМАЛЕММЫ

Плазмалемма – наружная оболочка клетки. Видная лишь в электронный микроскоп. **Функции плазмалеммы:**

1. *отграничительная*, так как оболочка отделяет содержимое клетки;
2. *связующая* – оболочка обеспечивает избирательное поступление и выведение веществ;
3. *обменная* – оболочка обеспечивает избирательное поступление и выведение веществ;
4. *защитная* – оболочка защищает клетку от чужеродных частиц и химических веществ;

5. *рецепторная* – её в оболочке выполняют рецепторные белки, обладающие явлением конформации, таким образом, она воспринимает раздражения, действующие на клетку.

Свойство плазмалеммы. В молекулярной организации плазмалеммы тесно связано такое важнейшее свойство живого как генетическая индивидуальность. Последняя обеспечивается следующими факторами и механизмами: а) непрерывностью плазмалеммы и ее регенерацией; б) наличием в составе плазмалеммы молекулы гистосовместимости (гликопротеина), которая определяет генетические отличия клеток одного организма от другого (за исключением клеток у монозиготных близнецов).

Плазмалемма состоит из 3-х частей:

- 1) *наружный слой* – надмембранный комплекс или гликокаликс;
- 2) *средний слой* – элементарная мембрана;
- 3) *внутренний слой* – подмембранный аппарат.

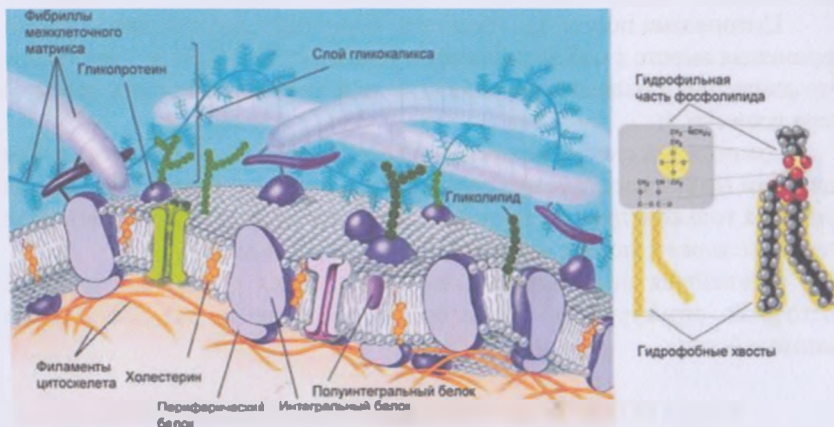


Рисунок 19 – Схема строения плазмалеммы клеток

Гликокаликс – образован углеводными участками гликолипидов и гликопротеинов плазмалеммы. Он придает мембране дополнительную механическую прочность, обеспечивает адгезивные свойства (способность плазмалеммы взаимодействовать с мембранами других клеток и межклеточным веществом), участвует в распознавании родственных клеток, рецепции специфических сигналов. Наиболее развит гликокаликс в клетках эпителия ЖКТ и имеет вид рыхлого слоя умеренной плотности.

Элементарная мембрана – это элементарная и универсальная структура, которая участвует в построении не только плазмалеммы, но и ядерной оболочки, а также стенки многих органелл.

Элементарная мембрана – это пласт, состоящий из бимолекулярного жирового слоя, в который мозаично встроены молекулы белков. При этом белки бывают:

- *поверхностные* – они расположены на поверхности липидов (строительная функция);
- *полуинтегральные белки* до середины пронизывают липидный слой (строительная функция);
- *интегральные белки* насквозь пронизывают липидный слой и частично располагаются на поверхности мембраны. Они выполняют не только строительную, но и транспортную функцию. Они обладают явлением конформации и, переворачиваясь, способны протаскивать в клетку водорастворимые вещества.

ЖИДКО-МОЗАИЧНАЯ МОДЕЛЬ ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ

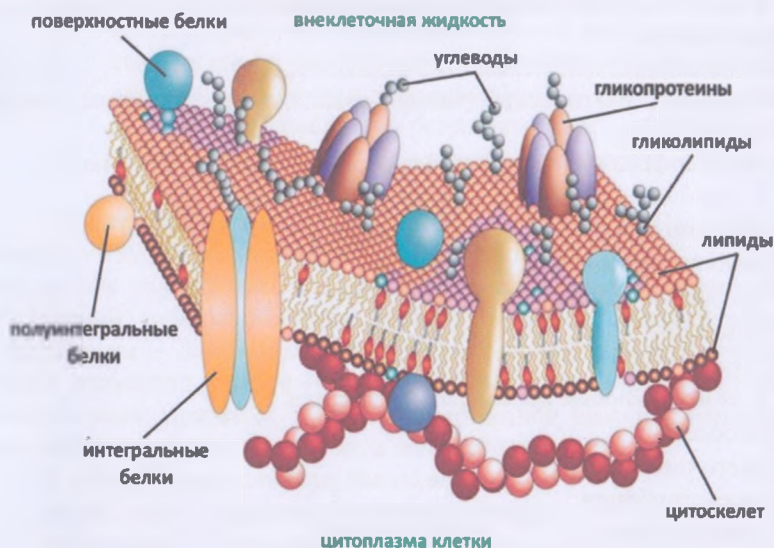


Рисунок 20 – Модель плазматической мембраны

Молекулы жира в элементарной мембране не симметричны по форме и имеют 2 полюса – гидрофильную головку и гидрофобный

хвост. Гидрофобные хвосты липидных молекул связываются друг с другом и образуют билипидный слой

Подмембранный аппарат представлен микротрубочками и микрофиламентами. *Микротрубочки* – это полые цилиндры из белка типа тубулина. Их функция опорная, так как они формируют цитоскелет клетки. *Микрофиламенты* – это короткие сократительные нити из белка актина и миозина. Они обеспечивают движение участков плазмалеммы при пиноцитозе и фагоцитозе или движение всей клетки.

4.3. ОРГАНЕЛЛЫ КЛЕТКИ

Органеллы – это постоянные структуры клетки, выполняющие определенные функции.

Классификация органелл:

1) общие органеллы, присущие всем клеткам и обеспечивающие различные стороны жизнедеятельности клетки;

2) специальные органеллы, имеющиеся в цитоплазме только определенных клеток и выполняющие специфические функции этих клеток.

В свою очередь, *общие органеллы* подразделяются на мембранные и немембранные.

Специальные органеллы подразделяются на:

1) цитоплазматические (миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы);

2) органеллы клеточной поверхности (реснички, жгутики).

К *мембранным органеллам* относятся:

- митохондрии;
- эндоплазматическая сеть;
- аппарат Гольджи;
- лизосомы;
- пероксисомы.

К *немембранным органеллам* относятся:

- рибосомы;
- клеточный центр;
- микротрубочки;
- микрофибриллы;
- микрофиламенты.

Специальные органеллы присутствуют в отдельных клетках и тканях, выполняя специальные функции:

- ✓ *миофибриллы* – нити из белка актина и миозина, обеспечивают сокращение мышц;

- ✓ *тонофибриллы* – это микротрубочки из белка типа тубулина, они укрепляют оболочки эпителиальных клеток;
- ✓ *нейрофибриллы* – микротрубочки из белка типа тубулина, они встречаются в клетках – нейронах. Вдоль трубочек перемещаются нервные медиаторы;
- ✓ *тигроидное вещество* – это шероховатая цитоплазматическая сеть с рибосомами, расположенная в клетках нейронов;
- ✓ *синаптические пузырьки* – это вакуоли, содержащие нервные медиаторы, окруженные элементарной мембраной в нейронах;
- ✓ *микроворсинки* – это многочисленные выпячивания клеточной оболочки, заполненные гиалоплазмой, они увеличивают площадь всасывания в клетку химических веществ (в тонком кишечнике);
- ✓ *мерцательные реснички* – в количестве до 100 штук присутствуют на верхнем полюсе клеток эпителия, выстилающие дыхательные пути, яйцевод. Ресничка представляет собой проросшую центриоль. Реснички изгибаются в одной плоскости и при этом перемещают слизь в дыхательных путях в сторону глотки или зародыш в яйцевод в сторону матки;
- ✓ *осевая нить хвоста сперматозоида* – это микротрубочки, которые образовались в результате прорастания дистальной центриоли спермия. Обеспечивает движение сперматозоидов.

Пластинчатый комплекс Гольджи или аппарат Гольджи – был описан в 1898 г. итальянский ученый Камило Гольджи; представлен скоплением уплощенных цистерн и небольших везикул, ограниченных билипидной мембраной. Пластинчатый комплекс подразделяется на субъединицы – *диктиосомы*. Каждая диктиосома представляет собой стопку уплощенных цистерн, по периферии которых локализуются мелкие пузырьки. При этом, в каждой уплощенной цистерне периферическая часть несколько расширена, а центральная сужена.

В диктиосоме различают два полюса:

- цис-полюс – направлен основанием к ядру;
- транс-полюс – направлен в сторону цитолеммы.

К цис-полюсу подходят транспортные вакуоли, несущие в пластинчатый комплекс продукты, синтезированные в шероховатой эндоплазматической сети. От транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмалемме для его выведения из клетки. Однако часть

мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом.

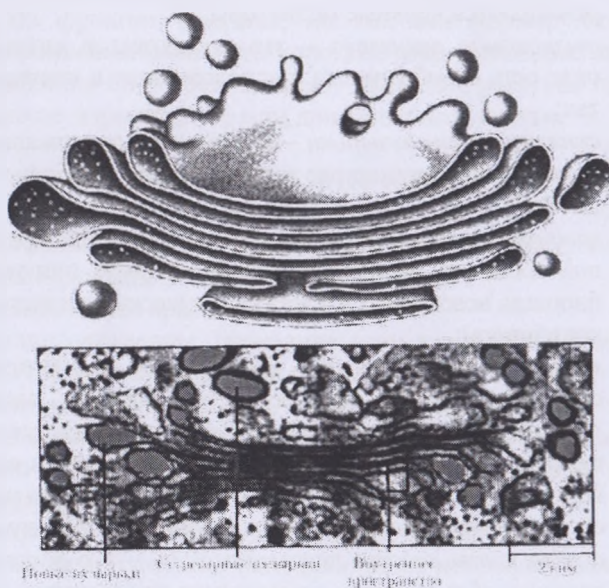


Рисунок 21 – Пластинчатый комплекс Гольджи

Функции пластинчатого комплекса:

- транспортная - выводит из клетки синтезированные в ней продукты;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой эндоплазматической сети;
- образование лизосом (совместно с зернистой эндоплазматической сетью);
- участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс цитолеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);
- модификация мембран, синтезированных в эндоплазматической сети и превращение их в мембраны плазмалеммы.

Среди многочисленных функций пластинчатого комплекса на первое место ставят транспортную функцию. Именно поэтому его нередко называют транспортным аппаратом клетки.

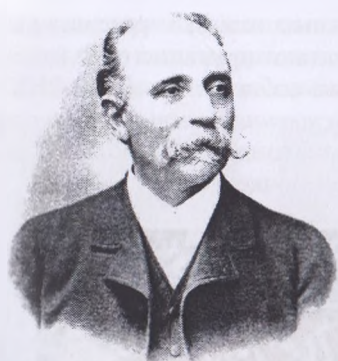


Рисунок 22 – Камилло Гольджи (1843–1926) — итальянский врач и учёный, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1906 году, совместно с Сантьяго Рамон-и-Кахалем, «в знак признания их трудов о структуре нервной системы».



Рисунок 23 – Рудольф Альберт фон Кёлликер (Rudolf Albert von Koelliker, 1817–1905) – швейцарский эмбриолог, зоолог и гистолог. Член Германской академии естествоиспытателей «Леопольдина», иностранный член-корреспондент Петербургской академии наук, иностранный член Лондонского королевского общества. Почетный член Московского университета с 1892 г.

Митохондрии – впервые описал в 1850 г. швейцарский эмбриолог Рудольф Кёлликер, а немецкий гистолог Рихард Альтман в 1890 г. дал им первое название «биобласты»; это органеллы энергообеспечения метаболических процессов в клетке. Размеры их варьируют от 0,5 до 7 мкм, количество в клетке составляет от 50 до 1000 и более. Форма митохондрий может быть овальной, округлой, вытянутой и даже разветвленной, но преобладает овально-вытянутая. Состоят из двух билипидных мембран: наружная мембрана – гладкая (отграничивает ее от гиалоплазмы), а внутренняя образует выпячивания – **кристы**, на которых располагаются ферменты метаболизма жирных кислот, фосфолипидов и липидов – ускоряющие химические реакции и рецепторные комплексы – распознающие и связывающие вещества, поступающие в митохондрию. В некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника) внутренняя мембрана образует не складки, а везикулы или трубочки – **трубчато-везикулярные кристы**. Содержимое митохондрий называется **матриксом** – он представляет собой гелеобразную структуру, содер-

жащую около 50% белков, осмиофильные тельца – резервы кальция, ферменты цикла лимонной кислоты, катализирующие окисления жирных кислот, более 40 ферментов, а также собственную ДНК, РНК и рибосомы. Митохондриям присуща *двойственная система воспроизводства* – помимо деления материнской митохондрии, возможно образование нескольких дочерних органелл путем почкования.

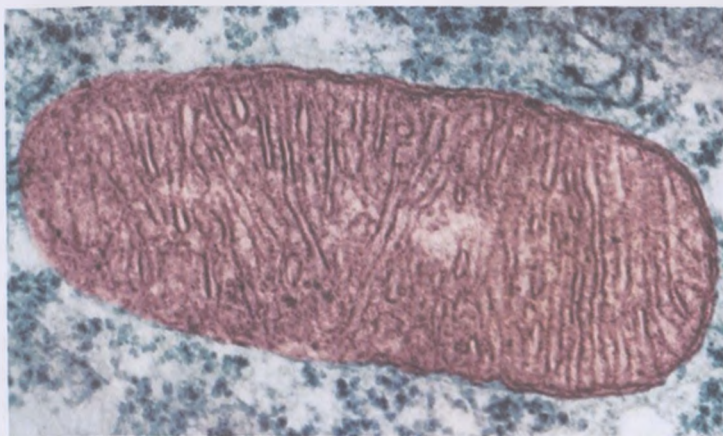


Рисунок 24 – Митохондрия под электронным микроскопом

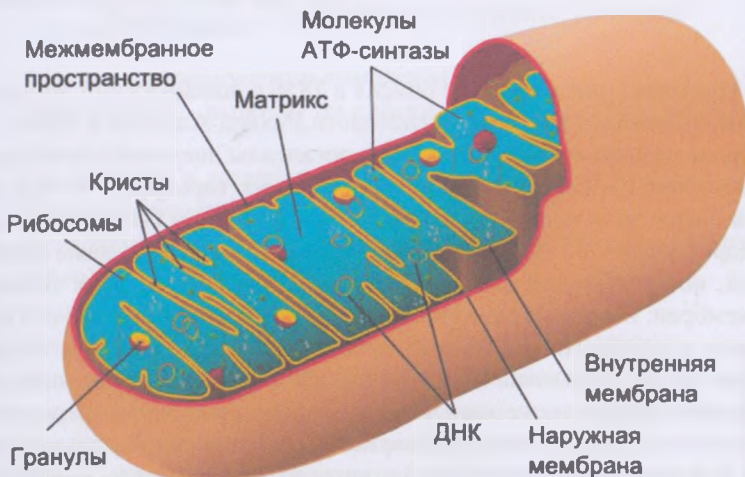
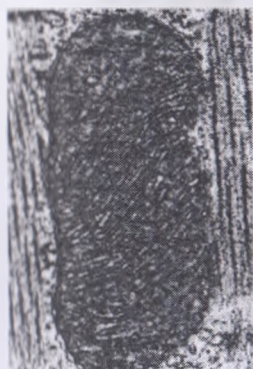


Рисунок 25 – Схема строения митохондрии

Функции: 1) здесь происходят процессы дыхания в клетке, т.е. окисление органических веществ; 2) в митохондриях идут процессы об-

рациона и расщепления молекул АТФ. Это *энергетическая станция клетки*, так как при расщеплении АТФ происходит отрыв остатков фосфорной кислоты и высвобождается 10 000 кал/моль.



*Мышечные волокна,
и митохондриях очень
много крист*



*Клетки печени,
количество крист
значительно меньше*



*Клетки коры надпо-
чечника,
кристы выглядят как
мелкие везикулы*

Рисунок 26 – Митохондрии в разных тканях.

Электронные микрофотографии (по H.G.Burkit, B. Young, J.W.Heath)

Центросома или клеточный центр – первый описал в 1877 г. бельгийский зоолог Эдвард ван Бенеден; в неделящейся клетке он состоит из двух основных структурных компонентов:

- диплосомы;
- центросферы.

Диплосома состоит из двух центриолей – материнской и дочерней, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из микротрубочек, образующих структуру в виде полого цилиндра. Микротрубочки объединяются в триплеты (по три трубочки), образуя 9 триплетов.

Центросфера – бесструктурный участок гиалоплазмы вокруг диплосомы, от которого радиально отходят микротрубочки (лучистая сфера).

Функции центросомы:

- образование веретена деления в профазе митоза;
- положение центриолей в некоторых эпителиальных клетках предопределяется их полярную дифференцированность;
- участие в формировании микротрубочек клеточного каркаса;
- в реснитчатых эпителиальных клетках центриоли являются базальными тельцами ресничек.



Рисунок 27 – Схема клеточного центра



Рисунок 28 – Мари Жозеф Эдуард ван Бенеден (Edouard Joseph Marie Van Beneden; 1846–1910) – бельгийский зоолог, цитолог и педагог, иностранный член-корреспондент Российской академии наук. В частности, им было сделано одно из основополагающих открытий в области зоологии и доказано (на примере *Ascaris*), что число хромосом постоянно для одного вида, а также то, что мужские и женские особи передают потомству свой набор хромосом.



Рисунок 29 – Де Дюв (De Duve) Кристиан Рене (2.10.1917, Темс-Диттон, Великобритания – 4.05.2013, Бельгия), бельгийский биохимик, член Королевской академии медицины и Бельгийской АН. В 1941 окончил университет в Лувене, в 1946 получил степень доктора; в 1947–51 преподаватель, с 1951 профессор этого университета; с 1962 профессор Рокфеллеровского университета в Нью-Йорке. Работы посвящены биохимии инсулина, применяемого в качестве препарата главным образом при лечении сахарного диабета, и глюкагона

Лизосомы – наиболее мелкие органеллы цитоплазмы, открытые бельгийским химиком, Нобелевским лауреатом Кристианом де Дюв в 1949 г. с использованием электронного микроскопа. Представляют собой тельца, ограниченные липидной мембраной и содержащие электронноплотный матрикс, состоящий из набора гидролитических белков-ферментов, способных расщеплять любые полимерные соединения (белки, липиды, углеводы и их комплексы) на мономерные фрагменты (аминокислоты, моносахара и так далее). Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза.

Функция лизосом – обеспечение внутриклеточного пищеварения, то есть расщепления как экзогенных, так и эндогенных веществ.

Классификация лизосом:

- первичные лизосомы - электронноплотные тельца;
- вторичные лизосомы - фаголизосомы, в том числе аутофаголизосомы;
- третичные лизосомы или остаточные тельца.

Истинными лизосомами являются мелкие электронноплотные тельца, образующиеся в пластинчатом комплексе Гольджи.



Рисунок 30 – Одна из популярных книг Де Дюва



Рисунок 31 – Структура лизосомы

Цитоплазматическая или эндоплазматическая сеть – впервые обнаружена при помощи электронного микроскопа в 1945 г. американским ученым Кристианом Портером; в разных клетках может быть представлена в форме: 1) уплощенных цистерн, 2) канальцев или отдельных везикул.

Стенка этих образований состоит из билипидной мембраны и включенных в нее некоторых белков и ограничивает внутреннюю среду эндоплазматической сети от гиалоплазмы.

Различают две разновидности эндоплазматической сети: 1) зернистая или шероховатая; 2) незернистая или гладкая.

На наружной поверхности мембран зернистой эндоплазматической сети содержатся прикрепленные рибосомы. В цитоплазме могут быть обе разновидности эндоплазматической сети, но обычно преобладает одна форма, что и обуславливает функциональную специфичность клетки. Следует помнить, что названные две разновидности являются не самостоятельными формами эндоплазматической сети, так как можно проследить переход зернистой эндоплазматической сети в гладкую и наоборот.



Рисунок 32 – Джордж Эмиль Паладе (George Emil Palade; 19.11.1912 Яссы, Румыния – 8.10.2008 Калифорния, США) – румынский и американский специалист по клеточной биологии. В 1974 году, совместно с двумя коллегами получил Нобелевскую премию по физиологии или медицине «за открытия, касающиеся структурной и функциональной организации клетки».

Функции зернистой эндоплазматической сети:

- синтез белков, предназначенных для выведения из клетки ("на экспорт");
- отделение (сегрегация) синтезированного продукта от гиалоплазмы;
- конденсация и модификация синтезированного белка;
- транспорт синтезированных продуктов в цистерны пластинчатого комплекса или непосредственно из клетки;
- синтез билипидных мембран.

Гладкая эндоплазматическая сеть представлена цистернами, более широкими каналами и отдельными везикулами, на внешней поверхности которых отсутствуют рибосомы.

Функции гладкой эндоплазматической сети:

- ✓ участие в синтезе гликогена;
- ✓ синтез липидов;

- ✓ дезинтоксикационная функция - нейтрализация токсических веществ, посредством соединения их с другими веществами.

Рибосома – впервые была обнаружена при помощи электронного микроскопа в 1950 г. румынским биологом, Нобелевским лауреатом Джорджем Паладе; это мелкая органелла, представляет собой гранулу, состоящую из большой и малой субъединиц, построенных из р-РНК и белков. В клетках эндокринных и пищеварительных органов их количество достигает до 30 и более, а в клетках крови их количество составляет от 3 до 10.

По локализации подразделяются на:

- ✓ свободные (находятся в гиалоплазме);
- ✓ несвободные или прикрепленные (связаны с мембранами эндоплазматической сети).

Функция: синтез молекул белка.

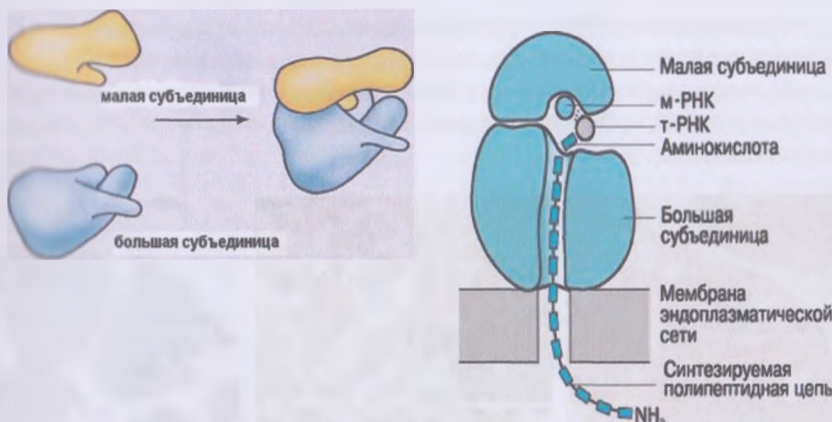


Рисунок 33 – Схема строения рибосомы

4.4. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛЕТОЧНЫХ ВКЛЮЧЕНИЙ

Включения – это непостоянные структуры клетки, которые появляются в ней и исчезают в процессе метаболизма. Включения в цитоплазме бывают:

- ✓ жидкими, образующими значительные капли – вакуоли;
- ✓ твердыми, в виде зернышек – гранул.

Нет стройной классификации включений, поэтому, в зависимости от природы вещества, которое в них накапливается, и для удобства изучения их традиционно разделяют на следующие группы:

1) **трофические:** из углеродистых трофических включений наиболее распространенными являются гранулы полисахарида гликогена в печени, а липидные включения имеют вид капель;

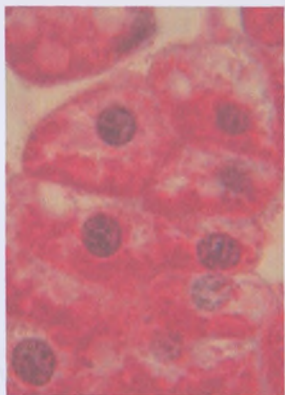
2) **пигментные включения** – это вещества, которые имеют определенную окраску: гемоглобина в эритроцитах, меланин – черный пигмент – синтезируется и накапливается в меланоцитах кожи, липофусцин собирается в виде мембранных гранул в нервных клетках;

3) **секреторные включения** – пузырьки, в которых собираются ферменты, продукты синтеза железистых клеток, например капельки слюны в клетках слюнных желез, гранулы зимогена в клетках поджелудочной железы;

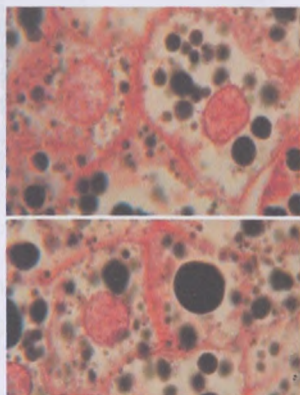
4) **экскреторные включения** содержат ненужные и даже вредные продукты метаболизма, которые подлежат удалению из клетки (и из организма), например, мочевая кислота (в клетках почки), желчные пигменты (в печеночных клетках);

5) **специфические** – группа включений, которые выполняют особую роль в клетках: например, витамин С в коре надпочечников и т.п.;

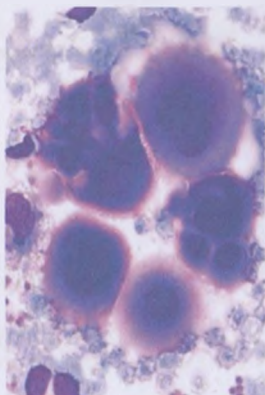
6) **неспецифические** – несвойственные живой нормальной клетке (частицы туши при татуировке, включение угля, оксида железа, кремния – в клетках легких).



Включения гликогена в клетках печени (окраска кармином с докраской ядер гематоксилином)



Жировые включения в клетках печени (окраска оксидом осмия с докраской ядер сафранином)



Неспецифические включения

Рисунок 34 – Различные включения

4.5. СПОСОБЫ ПОСТУПЛЕНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ ХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКУ И ИЗ КЛЕТКИ

Через плазмалемму происходит обмен веществ между клеткой и окружающей средой или с другими клетками. Вещества могут проходить через неё несколькими способами: 1) путём простой диффузии и пассивного переноса (для мелких молекул, из области их высокой концентрации в зону их низкой концентрации, то есть по градиенту концентрации); этот способ характерен для воды, кислорода, углекислого газа и ряда ионов; 2) путём активного транспорта с затратой энергии с помощью белков-транспортёров; 3) путём облегчённого транспорта ионов - механизм, обеспечивающий избирательный перенос некоторых ионов с помощью трансмембранных белков ионных каналов.

Процесс поступления веществ в клетку называется эндоцитозом. Различают пиноцитоз и фагоцитоз.

Фагоцитоз (греч. «фаго» – пожирать) – поглощение клеткой твердых органических веществ. Оказавшись около клетки, твердая частица окружается выростами мембраны, или под ней образуется впячивание мембраны. В результате частица оказывается заключенной в мембранный пузырек внутри клетки. Такой пузырек называют фагосомой. Термин «фагоцитоз» был предложен *И.И. Мечниковым* в 1882 г. Фагоцитоз свойствен лейкоцитам, а также клеткам капилляров костного мозга, селезенки, печени, надпочечников.

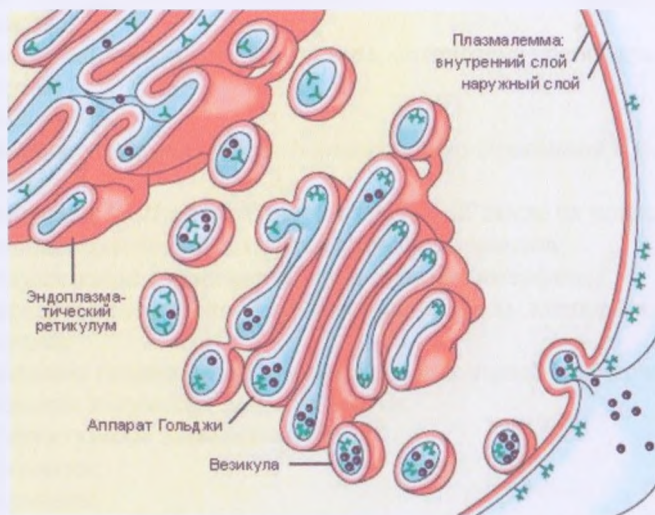


Рисунок 35 – Схема экзоцитоза

Второй способ поступления веществ в клетку называют **пиноцитозом** (греч. пино – пью) – это процесс поглощения клеткой мелких капель жидкости с растворенными в ней высокомолекулярными веществами. Осуществляется путем захвата этих капель выростами цитоплазмы. Захваченные капли погружаются в цитоплазму и там усваиваются. Явление пиноцитоза свойственно животным клеткам и одноклеточным простейшим. Процесс описан в 1931 г. Льюисом.

Фагоцитоз, пиноцитоз и натрий-калиевый насос – это примеры *активного транспорта*, а осмос и диффузия – *пассивного транспорта*.

Экзоцитоз – процесс обратный эндоцитозу. Таким способом различные материалы выводятся из клеток: из пищеварительных вакуолей удаляются оставшиеся непереваренными плотные частицы, а из секретарных клеток путем «пиноцитоза наоборот» выводится их секрет. Например, именно так секретируются, в частности, ферменты поджелудочной железы.

ГЛАВА 5. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЯДРА. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

5.1. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЯДРА

В 30-х годах 19 века шотландский ученый Роберт Браун (1773–1858) сделал очень важное открытие. Он обнаружил внутри растительной клетки архидеи плотное круглое образование, которое назвал ядром (1831 г.). В 1825 г. чешский ученый Ян Пуркине открыл и описал ядро в яйцеклетке птиц.

В организме позвоночных животных содержатся только *эукариотические* (ядерные) типы клеток, однако имеются *безъядерные структуры у млекопитающих* (эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки).

В большинстве клеток содержится одно ядро, но встречаются двуядерные (в печени) и даже многоядерные (остеокласты в костной ткани) клетки. Форма ядра в большинстве клеток круглая (сферическая) или овальная. В некоторых клетках ядра имеют вытянутую или палочковидную форму, отростчатую форму у нейроцитов, а в зернистых лейкоцитах ядро подразделяется на сегменты. Локализуется ядро обычно в центре клетки, но в клетках эпителиальных тканей ядра нередко сдвинуты к базальному полюсу.

По соотношению ядра и цитоплазмы (ядерно-цитоплазматическое отношение) клетки подразделяются на:

- клетки ядерного типа, объем ядра преобладает над объемом цитоплазмы;
- клетки цитоплазматического типа, цитоплазма преобладает над ядром.

Функции ядер:

- хранение генетической информации, закодированной в молекулах ДНК;
- репарация (восстановление) молекул ДНК после их повреждения с помощью специальных репаративных ферментов;
- редупликация (удвоение) ДНК в периоде интерфазы;
- передача генетической информации дочерним клеткам во время митоза;
- хранение генетической информации и ее передача при слиянии женских и мужских половых клеток.

Структурные элементы ядра:

- хроматин;
- ядрышко;
- кариоплазма;
- кариолема.



Рисунок 36 – Роберт Браун (англ. Robert Brown; 1773-1858) – британский ботаник конца XVIII – первой половины XIX века, морфолог и систематик растений, первооткрыватель «броуновского движения», член Лондонского королевского общества (1811), иностранный член Парижской академии наук (1858; корреспондент с 1814), иностранный член-корреспондент (1826) и почётный член (1827) Петербургской академии наук.



Рисунок 37 – Ян Пуркине (17 декабря 1787–28 июля 1869, Прага) чешский физиолог, анатом, политик, педагог. Член-корреспондент Прусской академии наук (1832), иностранный член-корреспондент Петербургской академии наук (1836), иностранный член Лондонского королевского общества (1850), член-корреспондент Парижской академии наук (1861).

Хроматин впервые открыл немецкий ученый Вальтер Флемминг в 1875 г.; он представляет собой вещество, хорошо воспринимающее краситель (хромос), откуда и произошло его название. Хроматин состоит из хроматиновых фибрилл, которые могут располагаться в ядре рыхло или компактно. На этом основании различают два вида хроматина:

- ✓ эухроматин – рыхлый или деконденсированный хроматин (активный), слабо окрашивается основными красителями;
- ✓ гетерохроматин – компактный или конденсированный хроматин (неактивный), хорошо окрашивается этими же красителями.

При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматиновых фибрилл и превращение хроматина в хромосомы.

- ✓ По химическому строению хроматин состоит из: дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) 40 %;
- ✓ ядерных белков (гистоны и кислые белки) около 60 %;
- ✓ рибонуклеиновой кислоты (РНК) 1 %.

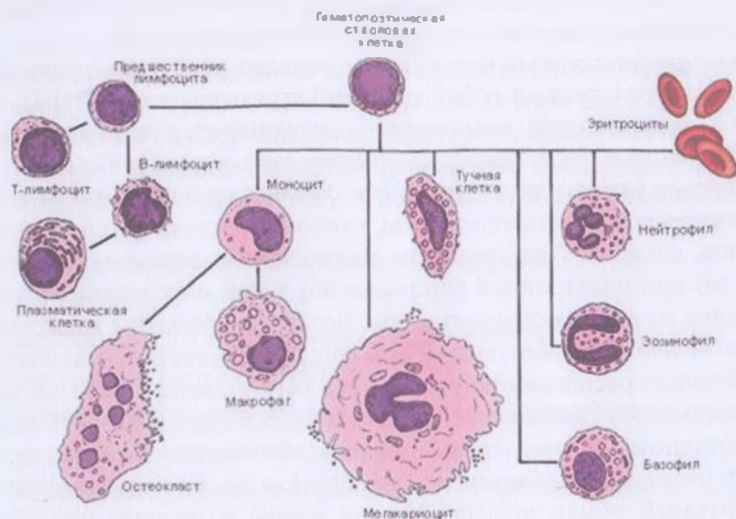


Рисунок 38 – Форма и размер ядер в клетках

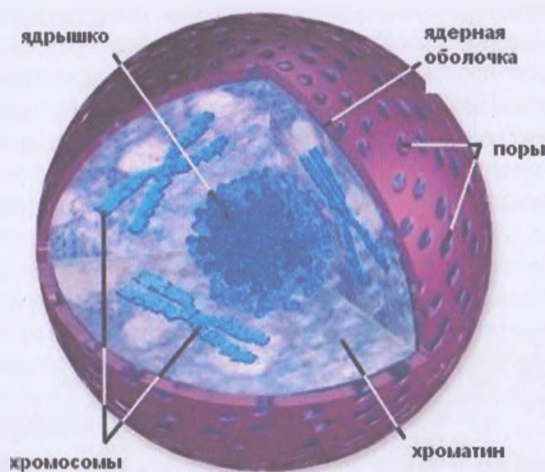


Рисунок 39 – Схема строения ядра

В 1842 г. немецкий ученый Маттиас Шлейден впервые обнаружил ядрышки в ядре. **Ядрышко** – это высокоорганизованная структура внутри ядра, сферическое образование, располагающееся среди хроматина. В одном ядре может содержаться от 1 до 4-х ядрышек. В ядрышке про-

исходит соединение рибосомальной РНК с белком и образование субъединиц рибосом. *Микроскопически в ядрышке различают:*

- ✓ фибриллярный компонент – локализуется в центральной части ядрышка и представляет собой нити рибонуклеопroteида (РНП);
- ✓ гранулярный компонент – локализуется в периферической части ядрышка и представляет скопление субъединиц рибосом.

Кариоплазма или ядерный сок состоит из воды, белков и белковых комплексов (нуклеопroteидов, гликопroteидов), аминокислот, нуклеотидов, сахаров. Под световым микроскопом кариоплазма бесструктурна, но при электронной микроскопии в ней определяются гранулы, состоящие из рибонуклеопroteидов. Белки кариоплазмы являются в основном белками-ферментами, в том числе ферментами гликолиза, осуществляющих расщепление углеводов и образование АТФ. При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре, взаимодействие ядра и цитоплазмы. **Кариолема** – ядерная оболочка отделяет содержимое ядра от цитоплазмы (барьерная функция), в то же время обеспечивает регулируемый обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Ядерная оболочка принимает участие в фиксации хроматина. Кариолема состоит из двух билипидных мембран – внешней и внутренней *ядерной мембраны*, разделенных перинуклеарным пространством. В кариолемме имеются поры, в области которых внешняя и внутренняя ядерные мембраны переходят друг в друга, а перинуклеарное пространство оказывается замкнутым. Просвет поры закрыт особым структурным образованием – *комплексом поры*, который состоит из фибриллярного и гранулярного компонента. Комплекс поры играет роль диафрагмы, регулирующей ее проницаемость. В ядрах сперматозоидов ядерные поры отсутствуют.

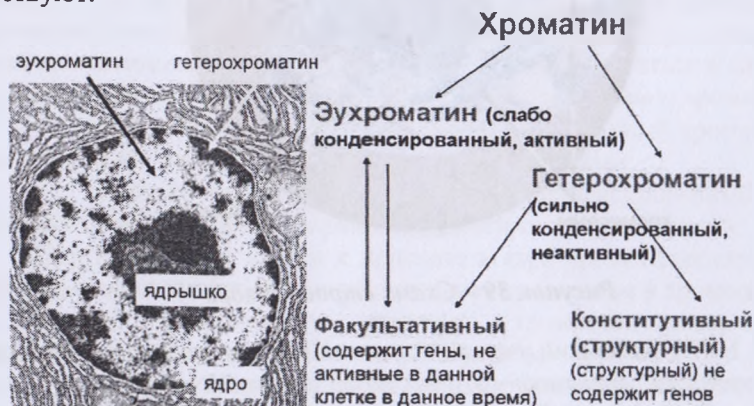


Рисунок 40 – Схема строения хроматина

5.2. МИТОЗ

Впервые подробно митоз описал итальянский эмбриолог Милано Рускони в 1826 г. Процесс деления ядер описал Карл Бэр в 1845 г., а немецкий гистолог Вальтер Флемминг ввел термин *митоз* в 1878 г.

Митоз – основной способ деления клеток, при котором из одной материнской клетки образуется две дочерние клетки с диплоидным набором хромосом.

Перед стадиями митоза проходит **интерфаза**:

- рост клетки;
- активизация процессов биологического синтеза;
- репликация (удвоение) ДНК;
- синтез и накопление белков и энергии для предстоящего деления;
- увеличение количества органелл;
- белок типа тубулина выстраивает нити веретена деления;
- удвоение центриолей.

Стадии митоза. Процесс митоза принято подразделять на четыре основные фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу*. Так как он непрерывен, смена фаз осуществляется плавно - одна незаметно переходит в другую.

В *профазе* увеличивается объем ядра, и вследствие спирализации хроматина формируются хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Постепенно растворяются ядрышки и ядерная оболочка, и хромосомы оказываются беспорядочно расположенными в цитоплазме клетки. Центриоли расходятся к полюсам клетки. Формируется веретено деления, часть нитей которого идет от полюса к полюсу, а часть – прикрепляется к центромерам хромосом. Содержание генетического материала в клетке остается неизменным.

В *метафазе* хромосомы достигают максимальной спирализации и располагаются упорядоченно на экваторе клетки. Содержание генетического материала не изменяется.

В *анафазе* каждая хромосома «расщепляется» на две хроматиды, которые с этого момента называются дочерними хромосомами. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, сокращаются и тянут хроматиды (дочерние хромосомы) к противоположным полюсам клетки. Содержание генетического материала в клетке у каждого полюса представлено диплоидным набором хромосом, но каждая хромосома содержит одну хроматиду.

В *телофазе* расположившиеся у полюсов хромосомы деспирализуются и становятся плохо видимыми. Вокруг хромосом у каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируется ядерная оболочка, в ядрах образуются ядрышки. Разрушается веретено деления. Одновременно идет деление цитоплазмы. Дочерние клетки имеют диплоидный набор хромосом, каждая из которых состоит из одной хроматиды.

Размножение клеток *митоз* и образование гаплоидных клеток *мейоз*

(n - набор хромосом = 2; c - количество ДНК в хромосоме)

Митоз	Мейоз	
	<i>Первое деление</i>	<i>Второе деление</i>
ПРОФАЗА $2n4c$	Профаза I $2n4c$	Профаза II $1n2c$
		
МЕТАФАЗА $2n4c$	Метафаза I $2n4c$	Метафаза II $1n2c$
		
АНАФАЗА $4n4c$	Анафаза I $2n4c$	Анафаза II $2n2c$
		
ТЕЛОФАЗА $2n2c$	Телофаза I $1n2c$	Телофаза II $1n1c$
		

Рисунок 41 – Сравнительная схема митоза и мейоза

5.3. ОСОБЕННОСТИ МЕЙОЗА

Впервые подробно мейоз описал немецкий гистолог Вальтер Флемминг в 1882 г.

Мейоз – это особый способ деления клеток, в результате которого происходит переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное – из одной материнской получают 4 дочерние клетки. Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная репликация ДНК.

Первое мейотическое деление (мейоз 1) называется редукционным, поскольку именно во время этого деления происходит уменьшение числа хромосом вдвое: из одной диплоидной клетки образуются две гаплоидные. Особенности в профазе, где появляется *конъюгация* – процесс сближения и переплетения гомологичных хромосом. и *кроссинговер* – процесс обмена гомологичными участками между гомологичными хромосомами.

Второе мейотическое деление (мейоз 2) называется эквационным.

Биологическое значение мейоза: мейоз является центральным событием гаметогенеза у животных, т.к. обеспечивает генетическое разнообразие гамет.

5.4. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТОК

Закономерные изменения структурно-функциональных характеристик клетки во времени составляют содержание жизненного цикла клетки (клеточного цикла).

Клеточный цикл – это период существования клетки от момента ее образования путем деления материнской клетки до собственного деления или смерти.

Компонентами жизненного цикла клетки являются:

- а) митотический (пролиферативный) период;
- б) период выполнения клеткой многоклеточного организма специфических функций;
- в) периоды покоя, в которые ближайшая судьба клетки не определена: она может либо начать подготовку к митозу, либо приступить к специализации в определенном функциональном направлении.

Продолжительность митотического периода для большинства клеток составляет от 10 до 50 ч. Длительность цикла регулируется путем изменения продолжительности всех его периодов.

Время протекания каждого этапа и продолжительность жизненного цикла для однотипных клеток в нормальных условиях практически одинаковы. Например, эритроциты живут 90-125 дней, а тромбоциты – всего 4 суток. Это говорит о том, что клетки используют для отсчета времени своей жизни некий механизм, *алгоритм*, заложенный в них

природой. И в каждый момент жизни *клетка строго следует законам, продиктованным этим алгоритмом.*

Биологическое значение клеточного цикла состоит в том, что он обеспечивает преемственность хромосом в ряду клеточных поколений, образование клеток, равноценных по объему и содержанию наследственной информации. Таким образом, цикл является всеобщим механизмом воспроизведения клеточной организации в индивидуальном развитии.

Этапы жизненного цикла клетки:

- 1) рождение;
- 2) созревание и дифференцировка (в этот период происходит дифференцировка клеток и становление ключевых ферментных систем; клетка готовится выполнять предназначенные природой функции, постепенно активизируя свой обмен веществ);
- 3) активное функционирование (в период активного функционирования интенсивность обмена веществ в клетке максимальна);
- 4) угасание или старение (этот процесс запрограммирован генетически и, в первую очередь, проявляется уменьшением выработки и активности ферментов в клетке; при этом замедляются биохимические реакции, тормозится обмен веществ);
- 5) запрограммированная клеточная гибель (апоптоз).

Вывод: следовательно, жизненный цикл клетки начинается с момента ее образования после деления родительской клетки и заканчивается либо новым делением, либо превращением в специализированную клетку или смертью.

ГЛАВА 6. СТРОЕНИЕ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И РАЗВИТИЕ ПО- ЛОВЫХ КЛЕТОК

6.1. ВВЕДЕНИЕ В ЭМБРИОЛОГИЮ

Эмбриология – наука о развитии зародыша, закономерностях закладки и образования тканей и органов. Она подразделяется:

а) **общая эмбриология** – изучает наиболее ранние этапы развития зародыша, до возникновения органов присущих данному типу;

б) **частная эмбриология** – изучает развитие органов и тканей у зародыша.

Эмбриогенез является частью онтогенеза. Онтогенез складывается из прогенеза, т. е. развития половых клеток, эмбриогенеза и постнатального периода, который начинается рождением и заканчивается смертью.

В процессе эмбриогенеза выделяют следующие стадии: зигота, которой предшествует оплодотворение; бластула, образующаяся в результате дробления; гастрюла, формирующаяся в результате гастрюляции; нейрула, возникшая после нейруляции; затем наступает гистогенез, органогенез и системогенез.

Основоположителем эмбриологии («отцом эмбриологии») является **Карл Эрнст (Максимович) Бэр** (1792–1876). Он открыл яйцеклетку, создал закон о зародышевых листках. В 1828 году написал труд «История развития животных», в котором первый описал детально эмбриогенез птиц и млекопитающих, что развиваются они по единому плану со всеми позвоночными животными и предложил изучать эмбриогенез с ланцетника для лучшего понимания эмбриологической мысли и эволюционной (также описал хорду у человеческого зародыша).

Законы Бэра. Карл Бэр в своих трудах по эмбриологии сформулировал закономерности, которые позднее были названы «законами Бэра»:

1. Наиболее общие признаки любой крупной группы животных появляются у зародыша раньше, чем менее общие признаки.
2. После формирования самых общих признаков появляются менее общие и так до появления особых признаков, свойственных данной группе.
3. Зародыш любого вида животных по мере развития становится всё менее похожим на зародыш других видов и не проходит через поздние стадии их развития.

4. Зародыш высокоорганизованного вида может обладать сходством с зародышем более примитивного вида, но никогда не бывает похож на взрослую форму этого вида.



*Рисунок 42 – Карл Эрнст Риттер фон Бэр
Эдлер фон Хутхорн (фото 1865 г.)*

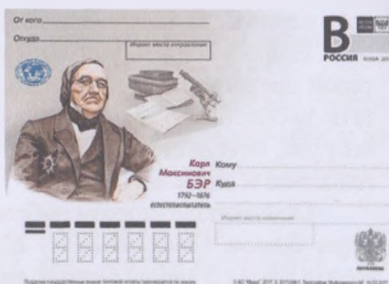


Рисунок 43 – Символы памяти в честь Карла Бэра

В ноябре 1886 года в Тарту (Эстония) был установлен памятник Бэру, позже памятники Бэру были установлены также у входа в Зоологический музей Зоологического института РАН (Россия), в Библиотеке Академии наук в Санкт-Петербурге (Россия) и бюст в Астрахани (Россия).

В 1864 году была утверждена премия имени Карла Бэра, учреждённая Петербургской Академией наук – премия в области биологии и естествознания, в честь 50-летия научной деятельности Бэра. Одновременно с премией была также учреждена золотая медаль его имени (надпись на медали гласила: *Orsus ab ovo hominem homini ostendit* – «Начав с яйца, он показал человеку человека»).

Карл Бэр первый ученый в мире, изображенный на деньгах – банкноте в 2 эстонские кроны. Русское географическое общество совместно с Федеральным агентством связи в марте 2017 года выпустило почтовую карточку, посвящённую 225-летию со дня рождения члена-учредителя РГО К. Бэра.

В честь Бэра названы: остров Бэра в Карском море, остров Бэра в заливе Батерст моря Бофорта, мыс Бэра на Канадском Арктическом архипелаге, горный хребет Бэра на Новой Гвинее, гора Бэра на Шпицбергене, нырок Бэра (из семейства утиных), улицы в Астрахани, в посёлке Кизань Астраханской области и в Тарту.

6.2. СТРОЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СПЕРМАТОЗОИДА

В 1677 году впервые сперматозоиды были описаны голландским торговцем тканей Антони ван Левенгуком при помощи линзы 300-кратного увеличения. По сообщению самого Левенгука о «семенных зверьках» (так назвал их Левенгук) сообщил специальным письмом в Британское Королевское научное общество, членом которого он стал в 1680 г.

Левенгук считал, что сперматозоид содержит внутри крошечного человека, который, оказавшись в матке, вырастает в младенца. Первые были открыты сперматозоиды человека, вскоре Левенгук описал сперматозоиды многих животных. Однако на протяжении ещё почти века в науке доминировала точка зрения, что сперматозоиды являются паразитическими организмами в сперме, а оплодотворяет сама семенная жидкость. Роль сперматозоидов в оплодотворении была оказана итальянским естествоиспытателем Ладзаро Спалланцани. Термин «сперматозоид» появился только в начале 19 века. Его ввёл академик, эмбриолог Карл Бэр и звучало определение, как сперматозоид – это специализированная клетка, строение которой позволяет ей выполнить

свою функцию: преодолеть половые пути женщины и проникнуть в яйцеклетку, чтобы внести в неё генетический материал мужчины.



Рисунок 44 – Антони ван Левенгук
(24. 10. 1632 – 26. 08. 1723)



Рисунок 45 – Микроскоп
Левенгука



Рисунок 46 – Строение сперматозоида

Строение сперматозоида. Сперматозоид — это высокоспециализированная клетка для доставки ДНК от самца к яйцеклетке. Сперматозоид состоит из головки, шейки, тела и хвостика.

Форма и размер *головки* сперматозоида находятся под строгим генетическим контролем и очень постоянны у большинства видов. Форма головки у рыб шаровидная, у птиц пиявкообразная, а грызунов — крючкообразная или серповидная, а у сельскохозяйственных животных — ковшеобразная, у человека головка сперматозоида яйцевидная, сплюснутая с боков, а у некоторых сумчатых животных сперматозоиды едвоенные и движутся в паре, при этом синхронно бьют хвостами (разделение происходит непосредственно перед оплодотворением яйцеклетки). Межпородные различия формы и размера головки выявлены у жеребцов, собак, быков и буйволов. Такая изменчивость может быть частично обусловлена генотипическими эффектами. По размеру головки и площади ядра соотношение между тремя видами продуктивных животных можно резюмировать как бык > баран > кабан. Морфологию сперматозоидов можно использовать в качестве диагностического признака, который четко различает виды.

Головку сперматозоида можно разделить на более крупную переднюю и заднюю область: акросомальную и постакросомальную области соответственно. Большую часть головки занимает ядро с гаплоидным набором хромосом. Ядро состоит из высококонденсированного хроматина, в котором белки гистоны, связанные с ДНК, в значительной степени заменены протаминами, образующими дисульфидные связи, что придает стабильность и обеспечивает высокую степень защиты от повреждения ДНК. В связи с сильной конденсацией хроматин неактивен, а это значит, что в ядре сперматозоида не синтезируется РНК. Ядерная оболочка сперматозоидов уникальна тем, что в ней отсутствуют ядерные поры. Ядерные поры не нужны сперматозоидам, поскольку хроматин плотно упакован и неактивен, а их отсутствие может обеспечивать защиту ядерного хроматина от гидролитических ферментов, высвобождаемых во время акросомной реакции.

Впереди ядра находится чехлик *акросома* (видоизмененный аппарат Гольджи), который синтезирует фермент гиалуронидазу, расщепляющий вторичные оболочки яйцеклетки. В акросоме также содержится около 15 литических ферментов, основным из которых является акрозин. Акросома играет важнейшую роль в процессе оплодотворения яйцеклетки. У приматов и человека ядерная оболочка тесно связана с акросомой. Акросома представляет собой структуру, демонстрирующую наибольшую изменчивость, что позволяет четко различать сперматозоиды каждого вида. Размеры акросомы видоспецифичны: мелкая у

быка; крупная и широкая у барана; крупная, длинная и с выраженной кривой экваториального сегмента у кабана. Дефекты акросомы (отсутствие, наличие внутри нее вакуолей, дупликация) являются причиной бесплодия самцов, поскольку сперматозоид оказывается не в состоянии растворить оболочку яйцеклетки и проникнуть внутрь.

Головка сперматозоида имеет длину от 4,0 до 5,0 мкм и ширину от 2,0 до 3,0 мкм, при этом акросома покрывает 40–60% его передней области.

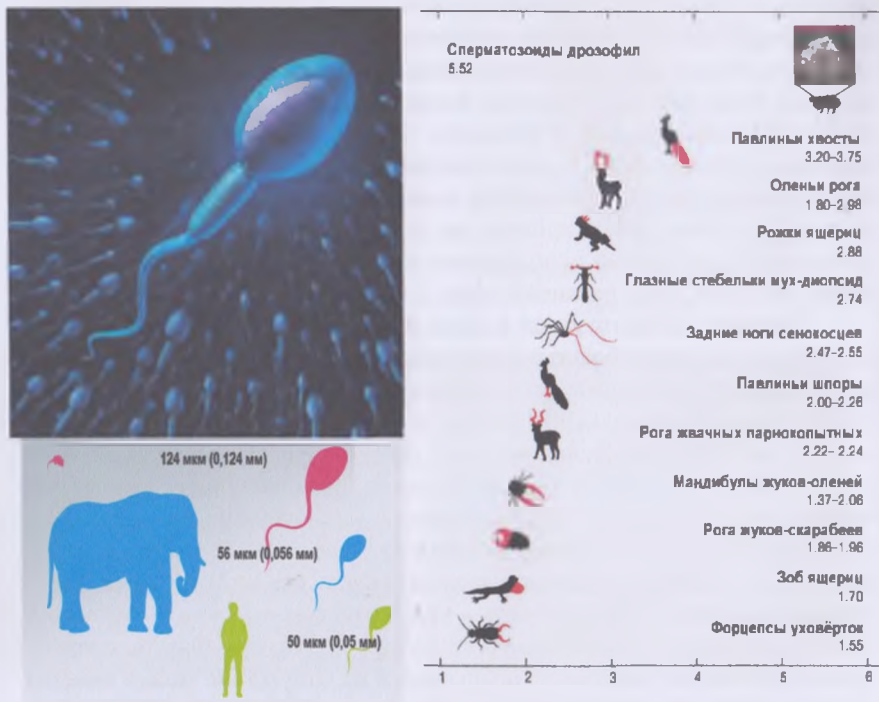


Рисунок 47 – Размеры сперматозоидов

В *шейке* сперматозоида располагаются проксимальная и дистальная центриоли. Проксимальная центриоль при оплодотворении переходит в яйцеклетку. Дистальная центриоль участвует в формировании осевой нити, которая покрывается плазмалеммой и образует тело и хвостик сперматозоида.

В области *тела* сперматозоида осевая нить окружена двойной спиральной спиралью удлинённых митохондрий. В среднем тело содержит от 50 до 75 митохондрий с одной копией мтДНК в каждой. Тело

сперматозоида не превышает 1,5 длины типичной головки и имеет толщину около 1 мкм.

Хвостик способствует прямолинейному, поступательно-вращательному движению сперматозоидов. В организме самцов сперматозоиды находятся в неактивном состоянии, а приобретают они активность после эякуляции. Хвостик длиной от 45 до 50 мкм без резких изгибов и изломов.

Сперматозоиды у видов животных с внутренним оплодотворением, как правило, длиннее, чем у видов с внешним оплодотворением, у которых влияние половых путей самки минимально или отсутствует. Исследования ученых показали, что сперматозоиды в среднем длиннее у полиандрических видов по сравнению с моноандрическими видами (самки спариваются с одним самцом за сезон).

Что касается сперматозоидов млекопитающих, которые обычно крупнее, но различаются по длине, начиная с 28 мкм у дикобраза до 349 мкм у медового опоссума, а средняя длина сперматозоидов у человека, обезьяны и крысы составляет 60 мкм, 70 мкм и 160 мкм соответственно. Чем меньше репродуктивный тракт, тем крупнее сперматозоиды.

Поверхность сперматозоидов покрыта углеводной оболочкой — гликокаликсом, образованным секретом придатка семенника. Гликокаликс защищает сперматозоиды в тракте самцов, а также во время прохождения через половой тракт самок, где он играет ключевую роль в регуляции функции сперматозоидов, включая иммунную защиту.

Морфологические дефекты сперматозоидов.

1. **Глобозооспермия**, вероятно, является наиболее известным морфологическим «дефектом стерилизации» сперматозоидов. Описание не относится к сперматозоидам, которые в целом морфологически нормальные, с более круглой, чем овальной формой головки; это специфический дефект, при котором у сперматозоидов отсутствует ядерная оболочка, акросома и постакрсомальная оболочка.

2. **Кратерный дефект.** Дефект кратера, наблюдаемый у некоторых одомашненных видов (кабанов, быков и жеребцов), также был описан у сперматозоидов человека. Дефект возникает во время сперматогенеза и обычно представляет собой единую массивную инвагинацию в акросому и ядро во всех сперматозоидах.

3. **Мини-акросома.** При этом дефекте, встречающемся у всей популяции сперматозоидов, ядро обычно цилиндрической формы с хорошо конденсированным хроматином, но без постакрсомальной оболочки. Ядро обычно окружено обширной цитоплазмой, содержащей везикулы и другие органеллы. Акросома обычно имеется, но небольшая и иногда смещенная, а экваториальный сегмент всегда отсутствует. Тело и

хвостик нормальные, что обеспечивает хорошую подвижность, но сперматозоиды неспособны оплодотворять ооциты.



Рисунок 48 – Возможные дефекты сперматозоидов

4. Обезглавленный дефект. В этих случаях наблюдается высокий процент ($>90\%$) безголовых сперматозоидов, т.е. «свободных хвостов», хотя в некоторых редких случаях видны головки без хвостиков. Многие из хвостиков содержат более или менее нормальные аксономы, но митохондрии часто смещаются в передний выступ или луковичу цитоплазмы. В окрашенных мазках эти свободные хвостики с передними цитоплазматическими выступами часто называют «булавочными головками», что является совершенно неправильным названием, поскольку они не содержат головных структур.

5. Неподвижные хвосты или синдром Картагенера. Это, вероятно, самый известный функциональный дефект сперматозоидов, который обычно проявляется при анализе спермы нормальным количеством сперматозоидов с явно нормальной морфологией в окрашенных мазках в сочетании с нормальным уровнем жизнеспособности сперматозоидов, но практически нулевая подвижность. Это связано с отсутствием динеиновых плеч в аксомене, что делает сперматозоиды полностью неподвижными.

6. Короткохвостый. Описаны различные формы дефектов сперматозоидов млекопитающих, проявляющиеся укороченными и утолщенными хвостиками сперматозоидов, некоторые из которых имеют удлиненные средние части (тела). Некоторые из аномалий напоминают дефекты стерилизации, обнаруженные у одомашненных видов, например, обрубленность хвоста, ранее описанная у быков, где она проявляется в виде зачатка хвостика или обрубка длиной 2-3 мкм, и короткий хвостик, ранее описанный у кабанов – где он представляет собой серье-

сную мальформацию хвостика примерно на $1/3$ нормальной длины (обычно с обильным проксимальным цитоплазматическим материалом вокруг укороченного хвостика и полной акинезией).

7. **Дэг дефект.** Первоначально описанный у джерсейского быка по свинке Дэг, этот дефект проявляется в виде сильно закрученных хвостиков с множественными поперечными сечениями аксоном, которые видны на срезах через растянутую среднюю область цитоплазматических остатков. Его можно увидеть под световой микроскопией, но часто ошибочно принимают за спиральный дефект хвоста. В более легких формах хвост выходит из проксимального витка и отклоняется над головой, оказываясь перед ней, так что, когда хвостик бьется, кажется, что сперматозоид плывет назад.

8. **Дефект акросомы или дефект Мейера.** Впервые был описан в 1931 году Карлом Мейером. Он характеризуется полной потерей акросомы и нарушением упаковки хроматина в сперматозоиде. Бывают случаи, когда акросома сформирована, однако хроматин деконденсирован. Отсутствие гиалуронидазы в сперматозоидах рассматривается как причина бесплодия.

Биологические свойства сперматозоидов:

1) носительство наследственной информации об отцовском организме;

2) ядро сперматозоидов несет гаплоидный набор хромосом, в результате они не способны к делению;

3) длина сперматозоидов не зависит от размера животного, например, у барана и быка она составляет – 57 мкм, у свиней – 25 мкм, а у морской свинки – 100 мкм;

4) чем меньше репродуктивный тракт самки, тем крупнее сперматозоиды;

5) скорость движения сперматозоидов в половых путях самок составляет 2–5 мм/мин.;

6) в придатке семенника плазмалемма сперматозоида покрывается защитной липопротеидной оболочкой, которая обеспечивает получение отрицательного электрического заряда, препятствующего склеиванию сперматозоидов, и маскирует их от лимфоцитов и макрофагов в половых путях самки;

7) сперматозоиды обладают *реотаксисом* – способностью передвигаться против слабого тока слизи в половых путях самки, *хемотаксисом* – движением на химические вещества, выделяемых яйцеклеткой, *каталитацией* – усиление двигательной активности сперматозоидов, под воздействием факторов организма самки;



Рисунок 49 – Биологические свойства сперматозоидов

8) сперматозоиды обладают малым запасом питательных веществ, поэтому они остаются жизнеспособными в половых путях, например, у рыб несколько минут, кролика и свиньи 24 часа, у овцы – 36 часов, у женщины и коровы – до 3 суток, у лошади – 5 суток, у птиц – 1 месяц, у летучих мышей – 6 месяцев, у некоторых видов кобр до 2-х лет, а у пчел (самки имеют семяприемники) – до 3-х лет;

9) при высокой температуре сперматозоиды погибают в результате коагуляции белков, но при очень низких температурах (-196°C) сперматозоиды сохраняют свою жизнеспособность годами (это свойство используют в акушерстве);

10) сперматозоиды чувствительны к изменению pH окружающей среды, т.к. в кислой pH они теряют отрицательный заряд, склеиваются и погибают;

11) губительно влияют на сперматогенез радиация, гиповитаминозы и микроэлементозы, яды, токсины, а также ряд лекарственных препаратов;

12) возрастной аспект, например, с увеличением возраста собак концентрация сперматозоидов в эякуляте снижается: 192 млн/мл у 4-5-летних кобелей против 110 млн/мл у 6-7-летних производителей.

13) сезон года может оказывать влияние на биологическую полноценность спермы у разных видов животных, например, у кобелей породы американский стаффордширский терьер объем эякулята в летнее время был самым высоким и превышал на 12,2% аналогичный показатель в зимнее время (но при этом в летнее время была отмечена самая низкая концентрация сперматозоидов в эякуляте собак – 145 млн/мл против 165 млн/мл в зимнее время).

14) совокупность сперматозоидов и семенной жидкости, секреторной добавочными половыми железами (придатки семенников, семенные пузырьки, предстательная железа), образуют биологически-активную жидкость – **сперму**. Количество в ней сперматозоидов составляет около 8% у хряков (эякулят 200 мл), 30% у человека и баранов (эякулят 4 мл). В сперме могут находиться сперматоциты, сперматиды и лейкоциты (до 1–2%). В химическом отношении сперма состоит из воды и белка. В ней содержится большое количество витамина С, В₁, В₂, А, макро- и микроэлементов (фосфор, калий, железо, цинк и др.), ферменты, холестерин, лимонная кислота, сахара (особенно фруктоза).

Еще в 1970-е годы концентрация сперматозоидов 40 миллионов на миллилитр считалась причиной бесплодия. В 1990-е годы Всемирная Организация Здравоохранения установила минимальный порог в 20 миллионов. А недавнее исследование британских ученых показало, что с 1938 года среднее содержание сперматозоидов снизилось на 42%. Теперь для врачей важнее не количество, а качество.

6.3. СТРОЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЯЙЦЕКЛЕТОК

В отличие от тканевых (соматических) клеток яйцеклетки способны развиваться в новый организм. Обычно это происходит только после оплодотворения, то есть слияния яйцеклетки с мужской гаметой, хотя в мире животных наблюдается и партеногенез (*parthenos* – девственный, *genesis* – рождение). Последний свидетельствует о том, что в яйцеклетки имеется все необходимое для превращения его в организм или по крайней мере для осуществления ранних стадий развития зародыша.

Естественно, что наряду с общими для всех клеток признаками яйцеклетка должна иметь и ряд особенностей, к числу которых относятся: 1) наличие большего или меньшего запаса питательных веществ, необходимых для развития нового организма; 2) существование особого поверхностного, или *кортикального* (*cortex* – кора), слоя цитоплазмы (цитоплазму яйцеклетки обычно называют *ооплазмой*) и специальных оболочек, покрывающих яйцеклетку и защищающих зародыш от вредных

воздействий окружающей среды; 3) поляризованное строение клетки, то есть наличие в ней полюсов с разной структурой.

Яйцеклетка чаще всего имеет округлую форму. Величина ее зависит от количества, отложенного в ооплазме желтка. Ядро клетки довольно крупное, с крупным ядрышком.



Рисунок 50 – Строение яйцеклетки млекопитающих

Желток – совокупность включений в ооплазму, состоящих из различных питательных веществ. В зависимости от их состава желток может быть углеводным, жировым и белковым. Последний имеет особенно большое значение – его количество учитывают при классификации яйцеклеток. Этот желток состоит из белковых гранул или пластинок, иногда в огромном количестве накапливающихся в яйцеклетке.

Кортикальный слой – самый периферический слой цитоплазмы яйцеклетки. Лишенный желтка и часто богатый митохондриями. Он активно участвует в оплодотворении, точнее в изменениях, происходящих в ранние фазы развития эмбриона. Этот слой особенно выражен в яйцеклетках рыб. Где он содержит много гранул кислого мукополисахарида, способных к сильному набуханию и превращению в крупные вакуоли. Над слоем гранул в яйцеклетке рыб образуется *радиальная зона*, состоящая из складок плазмалеммы, одевающей снаружи кортикальный слой.

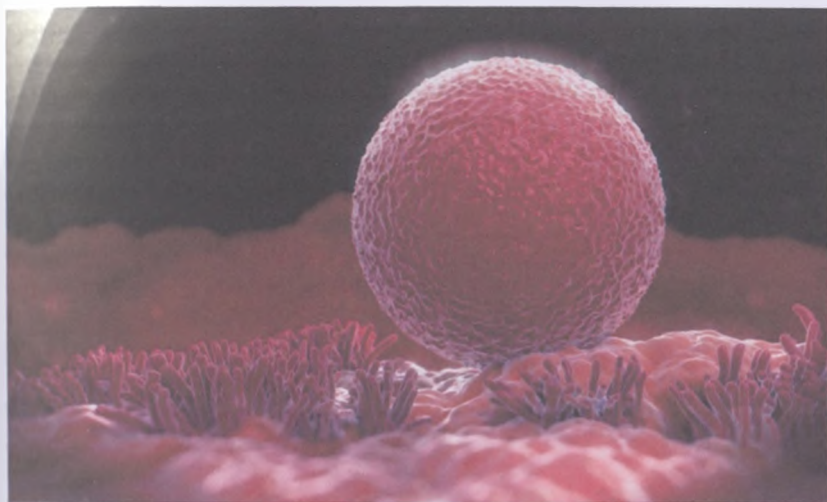


Рисунок 51 – 3D-модель яйцеклетки в яйцевом

Оболочки яйцеклетки. Различают первичную, вторичную и третичные оболочки. *Первичная оболочка* образуется самой яйцеклеткой за счет выделяемых ею веществ. Часто ее называют желточной или вителлиновой. Впрочем, определение границ этой оболочки до сих пор проводится еще не совсем точно, нередко к желточной оболочке относят и более наружные слои, в действительности, являющиеся уже вторичной оболочкой.

В образовании *вторичной оболочки* участвуют особые фолликулярные клетки яичника. Окружающие яйцеклетку (folliculus – мешочек). Эти клетки доставляют в яйцеклетку питательные вещества (впрочем, вторичная оболочка нередко возникает при одновременном участии как фолликулярных клеток, так и самой яйцеклетки; в таких случаях граница между первичной и вторичной оболочками может быть нерезкой). *Третичные оболочки* образуются уже после выхода яйцеклетки из яичника (обычно после оплодотворения). Они возникают из веществ, секретируемых клетками яйцевода.

6.3.1. Классификация и сравнительная морфология яйцеклеток

Классификация яиц основана на количестве желтка, содержащегося в оплодотворенной яйцеклетке, а это количество зависит от условий жизни зародыша. В ряде случаев зародыш, развивающийся в воде, быстро превращается в ли-

чинку, свободно плавающую и самостоятельно добывающую пищу. В таких случаях было бы вредным расточительством накопление излишнего желтка. Например, пчелиная матка откладывает день до 2500 яиц, что вдвое превышает ее собственный вес, причем яйцекладка продолжается у нее непрерывно на протяжении нескольких недель и даже месяцев. Поэтому максимальная экономия питательных веществ, откладываемых в яйце, — чрезвычайно важный фактор личиночной формы развития. Яйца, бедные желтком, называются олиголецитальными (oligos — малочисленный, малый, lekythos — желток). Такие яйца будут описаны при развитии ланцетника и млекопитающих. Яйца последних не имеют большого запаса желтка, так как зародыш развивается в утробе матери и в норме не испытывает недостатка в питании.

Яйцеклетки со средним количеством желтка — мезолецитальные (mesos — средний). Они характерны для амфибий, у которых личинка (головастик) выходит из яйца не так быстро, как ланцетника, и достигает поэтому более высокой ступени развития. Яйцеклетки с большим количеством желтка — полилецитальные (poly — много). Они присущи многим рыбам, всем рептилиям и птицам, то есть животным, развитие которых протекает во внешней среде и без происхождения личиночной стадии. Из полилецитального яйца вылупляется уже полностью сформированное животное.

При характеристике яйцеклеток учитывается и расположение желтка. В олиголецитальных яйцеклетках желток распределяется равномерно, поэтому их часто называют изолецитальными или гомолецитальными (isos, homos, — одинаковый, сходный). В телолецитальных (telos — край, конец) яйцеклетках желток концентрируется у одного полюса клетки.

Олиголецитальные яйца. В качестве примера можно взять яйцеклетку млекопитающих. У сельскохозяйственных животных диаметр яйцеклетке колеблется от 120 до 140 мкм. Это типично гомолецитальные яйцеклетки, желтка в них настолько мало, что иногда их называют даже алецитальными, то есть лишенными желтка. Тем не менее содержащиеся в ооплазме вещества распределены неравномерно. На одной стороне яйцеклетки скапливается РНП (рибонуклеопротеид), поэтому на данном участке поверхности яйцеклетке можно заметить серповидной формы скопление базофильного вещества. Считают, что этот *базофильный серп* соответствует будущей спинной стороне зародыша. На противоположной стороне, то есть на будущей вентральной стороне зародыша, скапливается жир. Таким образом, в яйцеклетке млекопитающих еще до оплодотворения можно установить полярное расположения веществ.

Кортикальный слой очень тонкий, образован наиболее поверхностной прослойкой ооплазмы и граничащей с ней плазмалеммой. Кнаружи от него расположена *прозрачная оболочка* – *zona pellucida*. В основном это уже вторичная оболочка яйцеклетки, состоящая преимущественно из кислых мукополисахаридов; последние выделяются фолликулярными клетками и откладываются в промежутке между этими клетками и плазмалеммой яйцеклетки. Самый внутренний слой прозрачной оболочки, вероятно, образован яйцеклеткой и состоит из нейтральных мукополисахаридов. При рассматривании в микроскоп прозрачная оболочка кажется радиально исчерченной, так как пронизана микроворсинками, образованными поверхностным слоем яйцеклетки, к тому же снаружи в нее внедряются отростки фолликулярных клеток.

Мезолецитальные яйцеклетки. В весенних лужах и других мелких водоемах нетрудно обнаружить яйца (икру) лягушек. Они имеют среднее количество желтка, сконцентрированного у одного полюса яйцеклетки, поэтому полярность последней видна уже невооруженным глазом. Один полюс – *анимальный* (*amina* – жизнь, душа) отличается черным цветом. В нем расположено ядро, окруженное наиболее активной цитоплазмой. Противоположный полюс *вегетативный* (то есть растительный), содержит главную массу желтка и имеет поэтому желто-бурый цвет.

Кортикальный слой толщиной в 1 мкм содержит гранулы, а также черный пигмент. Этот слой обладает значительной эластичностью. Оказывая постоянное давление на развивающийся зародыш, эластическая оболочка способствует перемещению его клеток. Наличие пигмента в анимальной половине яйцеклетки объясняется тем, что лягушки мечут икру ранней весной, когда вода не успела прогреться. Каждая икринка может свободно вращаться в окружающей ее студенистой оболочке и всегда повернута более тяжелым вегетативным полюсом вниз. Следовательно, анимальный полюс оказывается обращенным к солнцу и благодаря черному пигменту прогревается значительно лучше.

Радиальная мембрана у яйцеклетки амфибий выражена слабо. Наружный слизистый слой, окружающий яйцеклетку, представляет собой третичную оболочку, состоящую из мукополисахаридов. Попадая в воду, этот слой сразу же набухает и превращается в студневидную массу, что предупреждает взаимное срастание зародышей, мешает развитию бактерий и способствует размножению в ней микроскопических водорослей, увеличивающих содержание кислорода.

Полилецитальные яйцеклетки. Наибольшей сложностью отличаются яйца птиц. В качестве примера можно взять куриное яйцо, в котором различают желток, белок, подскорлуповую оболочку и скорлупу.

Желток — гигантская яйцеклетка с ядром у анимального (верхнего) полюса, окруженными небольшим скоплением активной ооплазмы, содержащей органоиды. Следует помнить, что яйцо, уже снесенное курицей, в действительности не является яйцом в подлинном смысле этого слова, так как, пока оно проходит по яйцеводу курицы и одевается третичными оболочками, в ней уже идет развитие зародыша. У анимального полюса снесенного яйца (если оплодотворение состоялось) находится уже не ядро яйцеклетки, а зародыш в ранней стадии развития — бластодиск (*blastos* — росток, зародыш, *discos* — круг, диск). Под бластодиском видно скопление «белого желтка», по форме напоминающее кувшин; его называют *латеброй*. Вся остальная яйцеклетка в основном содержит «желтый желток», в котором иногда удастся различить прослойки «белого желтка». Обе разновидности желтка являются клеточными включениями — *желточными шарами*. Желточные шары крупнее белых и содержат, кроме белка, много жира.

Кнаружи от кортикального слоя ооплазмы и от плазмалеммы расположена желточная (вителлиновая) мембрана, или оболочка. Она образуется за 7–10 дней до выхода яйца из яичника, состоит из белково-мукополисахаридного комплекса в виде гомогенной массы и сети тончайших субмикроскопических нитей (фибрилл), видимых только в электронный микроскоп. Ячеи этой сети шириной до 2 мкм свободно пропускают сперматозоиды при оплодотворении (сперматозоид петуха не превышает в толщину 0,5 мкм). Как и у яйцеклетки животных других видов, эта мембрана имеет радиальную исчерченность (*zona radiate*), обусловленную тем, что в нее вдаются отростки фолликулярных клеток. Однако никаких пор в оболочке нет, и она выполняет роль ультратонкого фильтра.

После выхода яйцеклетки из яичника и утраты ею связи с фолликулярными клетками она попадает в яйцевод, где оплодотворяется и где на нее начинают наслаиваться третичной оболочкой. Первой такой оболочкой является *наружный слой* вителлиновой мембраны. Он состоит из белков лизоцима — фермента, разрушающего бактерии, кональбумина, связывающего и задерживающего ионы металлов, и овидина, препятствующего проникновению микробов. В этом слое залегают тончайшие волокна довольно плотного слизеподобного белково-углеводного комплекса — муцина. В двух участках, расположенных по обе стороны желтка, упомянутые волокна собираются в пучки, где различимы в световом микроскоп. Из этих пучков образуются два скрученных тяжа — *халазы* (*chalaza* — градина), являющиеся своего рода связками, на которых подвешен желток. В целом желточная мембрана имеет вид тонкого

прозрачного мешка, защищающего яйцеклетку (а затем зародыш) от вредных агентов.

В электронный микроскоп видно, что между внутренним и наружным слоями вителлиновой мембраны расположен зернистый слой. Толщина внутреннего слоя 1–3,5 мкм, наружного – около 8,5 мкм. Однако в разных яйцах степень развития данной оболочки может сильно колебаться, а от этого зависят длительность возможного срока хранения яйца и его товарная ценность. Описываемая оболочка выполняет важную роль в развитии зародыша. В первые 60 часов инкубации она служит субстратом (основной), в котором растут и перемещаются клетки зародыша, имеющие специфическое родство к этой мембране. При культивировании тканей вне организма ее иногда используют в качестве субстрата для растущих клеток.

Белок расположен в три слоя – внутренний или наружный жидкие, средний плотный. Внутренний слой окружает желток, его пересекают халазы. За ним следует значительно более широкий слой плотного белка, прикрепленный у обоих концов яйца к подскорлуповой оболочке. У боковой поверхности яйца содержит наружный слой жидкого белка.

Подскорлуповая оболочка имеет два слоя, плотно прилегающих друг к другу и расходящихся только у тупого конца яйца, где в промежутке между ними образуется воздушная камера. Эта оболочка образована только сетью волокон, состоящих из оокератина – белка, сходного с кератином (роговым веществом).

Скорлупа состоит из органических волокон и отложенных на них минеральных солей (кальцита). Она прочно связана с подскорлуповой оболочкой. Волокна последней прямо переходит в «сосочки» скорлупы. У вершины каждого сосочка волокна образуют кольцевидное скопление, сросшееся с подскорлуповой оболочкой. Не вдаваясь в подробное изложение очень спорного вопроса о строении скорлупы, необходимо отметить, что эти сосочки являются центрами отложения кристаллов кальцита. Последние имеют округлую форму, располагаются в толще скорлупы радиально в форме колонок и пирамид, вершинами которых и являются сосочки. Волокна, поднимающиеся по сосочкам, трубчатого строения. Вероятно, эти волокна – трубки (микротубулы) и служат путями переноса ионов кальция из скорлупы в тело зародыша. Сосочки и ближайший к ним слой содержит мелкие кристаллы кальцита, которые и используются зародышем для построения своего скелета. В толще скорлупы между кератиновыми волокнами располагаются полости и мельчайшие сильно ветвящиеся субмикроскопические каналы, стенки которых образованы спирально закрученными фибриллами. На 1 см² скорлупы приходится до 20 млн таких пор, тогда как на поверхность

яйца, покрытую муциновой кутикулой, открываются более крупные каналы.

6.4. ГАМЕТОГЕНЕЗ (РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК)

Под гаметогенезом понимают развитие половых клеток с моментом их возникновения до приобретения ими способности к оплодотворению.

Первичные половые клетки появляются еще у зародыша, обычно на ранней стадии его развития. В это время они еще не обнаруживают никаких половых различий и представляют собой довольно крупные клетки, уже отличающиеся от остальных клеток зародыша некоторыми особенностями обмена веществ. Так, они обладают очень активными ферментами, например, щелочной фосфатазой, и по этому признаку их можно выявить с помощью соответствующих цитохимических реакций.

Возникают эти клетки не в теле зародыша (у птиц и млекопитающих), а в его временном органе (в энтодерме желточного мешка), где образуются первые кровеносные сосуды и где в этот момент создаются наилучшие условия питания. Позже первичные половые клетки переносятся с током крови или активно перемещаются вдоль по судам, пока не сконцентрируются в зачатках гонад (семенников или яичников), где их окружают особые клетки гонад, обеспечивающие дальнейшее развитие гамет.

К таким вспомогательным элементам относятся, в частности, фолликулярные клетки, окружающие яйцеклетку.

Все последующие этапы гаметогенеза будут протекать по-разному, в зависимости от пола зародыша. Поэтому гаметогенез подразделяют на *сперматогенез* и *оогенез* (овогенез).

6.4.1. Сперматогенез, или развитие мужских половых клеток

Сперматогенез – процесс образования мужских половых клеток (сперматозоидов), который происходит в извитых канальцах семенника половозрелого самца. Общая продолжительность сперматогенеза составляет у крыс 45 дней, у котов 50–55 дней, у баранов 55 дней, у жеребца 45–60 дней, у кобелей 62 дня, у быка 61–65 дней, мужчины примерно 74 дня.

До наступления половой зрелости половых клеток (гоноциты) еще весьма примитивны. Они расположены в особых канальцах семенников и окружены столь же недоразвитыми вспомогательными клетками. При половом созревании гоноциты начинают усиленно размножаться и пре-

превращаются в *сперматогенные клетки*, а вспомогательные элементы сильно увеличиваются в размерах и становятся так называемыми клетками Сертоли (суспендоциты или поддерживающие клетки), плотно одевающими своей цитоплазмой клетки сперматогенного эпителия.

Различают четыре периода сперматогенеза: размножения, роста, созревания и формирования.

Период размножения особенно характерен для половых клеток самцов. Размножающиеся мужские половые клетки называют *сперматогониями*. Это относительно мелкие клетки, располагающиеся по периферии канальца семенника. Существует две разновидности сперматогоний. Одни имеют овальное бледное ядро с пылевидным хроматином; делясь митозом, они дают начало совершенно таким же сперматогониям. Другими словами, это стволовые клетки. Сперматогонии другого типа отличаются округлым ядром, богатым глыбками хроматина. Такие клетки быстро перестают делиться, они как бы отщепляются от стволовой линии и переходят в период роста.

Период роста. Мужские гаметы периода роста называются *первичными сперматоцитами* или *сперматоцитами I порядка*. Они, действительно отличаются большим размером. Однако наиболее типичные и важные процессы происходят в этом периоде в их ядре.

Хромосомный набор (кариотип) представлен многими парными, гомологичными хромосомами (аутосомами) и двумя гетерохромосомами. Во всех соматических клетках, как и в сперматогониях, аутосомы, полученные от отца и от матери, не имеют видимых связей друг с другом, и только в период роста половых клеток гомологические хромосомы вступают в тесное взаимодействие. В первичном сперматоците, только что вышедшем из периода размножения, хромосомы обычно остаются спирализованными и поэтому видны в световой микроскоп. Правда, их спирализация выражена слабо, и они имеют вид еще очень тонких нитей. В генетике эту фазу называют *лептогенной* (*leptos* – тонкий, *taenia* – лента) или *лептонемой* (*nema* – нить). На следующем этапе природа роста все парные хромосомы притягиваются друг к другу, направляются в тонкую нить и плотно соединяются своими боковыми поверхностями, образуя как бы единое целое. Это так называемая *зиготенная фаза* (*zeuganinai* – соединяются), или *зигонема*, или *синапс* (*sinapsis* – прикосновение, соединение). В этот момент происходит обмен генами между обоими партнерами, то есть между отцовской и материнской аутосомами, после чего обе аутосомы сильно спирализуются и утолщаются – *пахитенная фаза* (*pachys* – толстый), или *пахинема*.



Рисунок 52 – Схема сперматогенеза

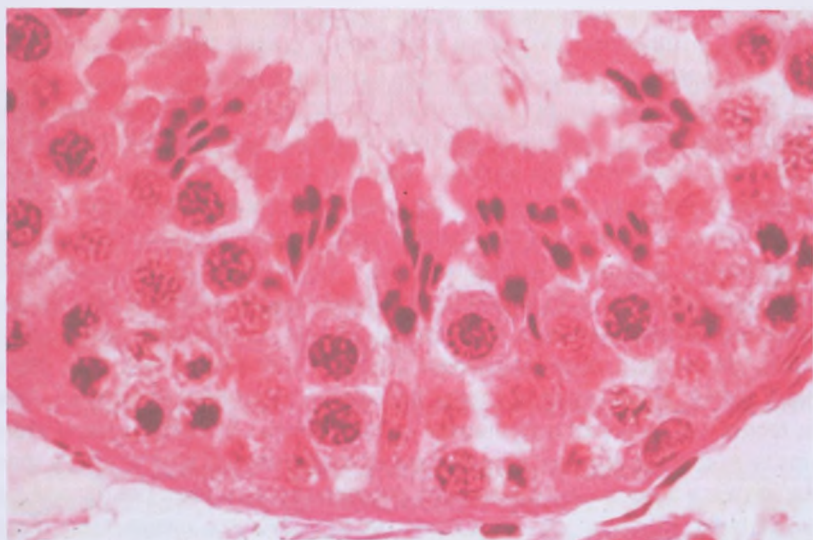


Рисунок 53 – Извитой каналец семенника половозрелого самца

Благодаря такому утолщению можно видеть, что каждая аутосома удвоена, то есть состоит из двух хроматид, соединенных центромерой. В дальнейшем поведении аутосом существенно меняется, вместо взаимного притяжения они начинают отходить друг от друга, наступает диплотенная фаза (diplos – двойной), или *диплонема*. Разъединившиеся

после синапса аутосомы представляют теперь как бы счетверенную группу, образованную двумя аутосомами, состоящими из двух хроматид каждая. Сперматоцит I порядка, проделавший этот цикл изменений хромосом переходит затем к процессу созревания.

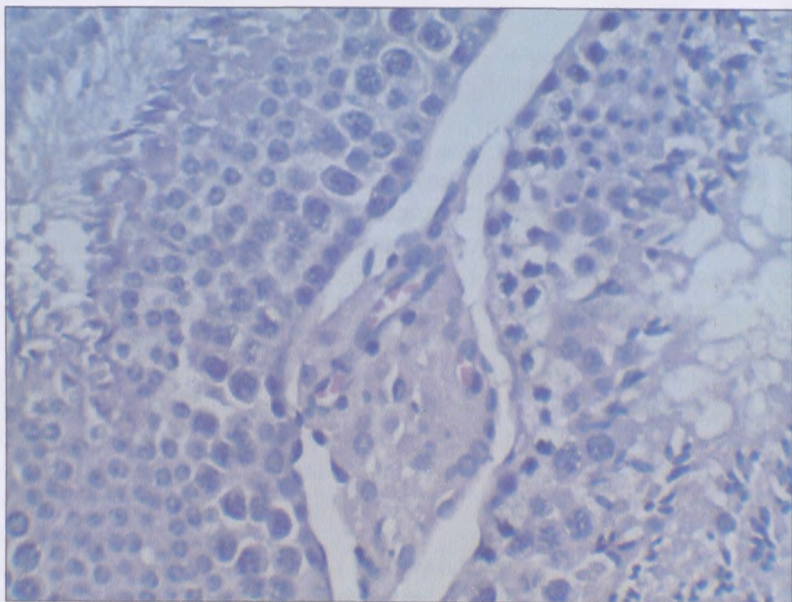
Период созревания следует рассматривать как переход половой клетки из диплоидного состояния в гаплоидное, когда в клетке остается только половинное число хромосом. Это осуществляется путем двукратного деления клетки, не переходящей в интерфазу и поэтому не удваивающей своих молекул ДНК. Первичный сперматоцит, переходя в период созревания, делится на два *вторичных сперматоцита*, или *сперматоцита I I* порядка, располагающихся ближе к середине канальца семенника. От каждой тетрады сперматоцита I порядка в обе дочерние клетки, то есть в сперматоциты I I порядка, переходит только одна хромосома, состоящая из двух хроматид. Таким образом, сперматоцит I I порядка получает гаплоидный набор хромосом. Далее очень быстро (минуя интерфазу) каждый вторичный сперматоцит вновь делится на две сперматиды. При втором делении благодаря расщеплению центромера обе хроматиды превращаются самостоятельные хромосомы, расходящиеся в разные дочерние клетки. Так возникают гаплоидные половые клетки – *сперматиды*, лежащие ближе к просвету канальца семенника и отличающиеся небольшим размером. Такой способ деления, при котором дочерние клетки получают вдвое меньшее число хромосом, наблюдается только в период созревания половых клеток. Его называют *редукционным* (лат. *reducere* – вести назад, уменьшать) или мейозом (греч. *meiosis* – уменьшение).

Следует обратить особое внимание на то, что наряду с аутосомами в клетках имеются и непарные гетерохромосомы. У млекопитающих они представлены или двумя X-хромосомами (у самок), или X- и Y-хромосомами (у самцов). Проследивая X-, Y-хромосом при сперматогенезе, можно убедиться в том, что они распределяются по разным сперматидам, то есть в результате двукратного деления из сперматоцита I порядка образуются четыре сперматиды, из которых две будут снабжены X-хромосомой, а другие две – Y-хромосомой. Во время оплодотворения это и определяет пол зародыша.

Период формирования. Сперматиды значительно мельче сперматоцитов I порядка, и они еще совсем не похожи на сперматозоиды. Меченые атомы уже через час после введения их в организм самца обнаруживаются в сперматогониях и сперматоцитах I порядка, что свидетельствует высокой активности обмена в этих клетках. В клетки, находящиеся в периоде созревания или формирования, меченые атомы уже

не проникают. Восприятие веществ извне резко тормозится, хотя внутри этих клеток происходит сложная перестройка.

Сперматиды погружаются в складки плазмалеммы *клеток Сертоли*. Эти клетки имеют призматическую форму и выделяют питательные вещества для сперматид, метаболизм которых регулирует *тестостерон* – мужской половой гормон, вырабатываемый интерстициальными эндокриноцитами – *клетками Лейдига*.



*Рисунок 54 – Островки клеток Лейдига в семеннике
енотовидной собаки*

В период формирования наиболее активная зона цитоплазмы сперматид – там, где пластинчатый комплекс подходит вплотную к ядру. В ней начинают откладываться мельчайшие зернышки, богатые мукополисахаридом, вскоре сливающиеся в одну *акросомную гранулу*. Эта гранула становится как бы центром, вокруг которого откладываются новые частицы мукополисахарида, постепенно распространяющиеся по поверхности ядра. Так образуется *акросома* (видоизмененный аппарат Гольджи), одевающая значительную часть передней поверхности будущей головки сперматозоида. На противоположной стороне ядра располагаются центриоли, формирующие будущую шейку сперматозоида. От дистальной центриоли начинает расти осевая нить хвостика. В этой же области возникает вследствие удвоения дистальной центриоли неболь-

шое замыкающее кольцо. По мере роста хвостика замыкающее кольцо смещается вдоль по осевой нити, увлекая за собой часть цитоплазмы и митохондрии. Так появляется связующий отдел с митохондриальной спиралью и цитоплазматической оболочкой. Цитоплазма продолжает смещаться в дистальном направлении и образует оболочку главного отдела хвостика. Сперматозоиды располагаются в самом внутреннем слое стенки канальца семенника, вдаваясь хвостиком в просвет последнего.

Части сперматиды, не вошедшие в состав сперматозоида, отбрасываются и рассасываются.

Особенности клеток Лейдига. Эндокринные клетки ненейрогенного происхождения составляют меньшинство. Они представлены клетками Лейдига в мужских половых железах и фолликулярными клетками в яичниках. Выделяют стероидные гормоны и развиваются из целомического эпителия. Клетки Лейдига расположены между семенными канальцами в семенниках, в них производится тестостерон и другие соединения андрогенного ряда, также в них образуется небольшое количество женских половых гормонов эстрогенов и прогестинов.

Классификация клеток Лейдига в семенниках млекопитающих:

В онтогенезе претерпевают периоды:

- 1) активной пролиферации и дифференцировки
- 2) первая половина эмбриогенеза
- 3) препубертатный период
- 4) апоптоза (первая неделя и первый месяц после рождения)
- 5) период «покоя», когда в популяции практически отсутствуют зрелые клетки и не выражена пролиферативная активность их предшественников
- 6) регрессии

Источники дефинитивной популяции клеток Лейдига:

- 1) малодифференцированные фибробластоподобные клетки
- 2) дифференцированные клетки Лейдига, способные к митотическому делению

По топографическому распределению:

- 1) кластерный (групповой) тип популяции, перивазальные зоны органа
- 2) одиночный тип, перитубулярное расположение

По локализации:

- 1) паренхиматозные (до 95%)
- 2) гетеротопические (внепаренхиматозные до 5%), локализованы преимущественно в средостении, способствуют транспорту тестостерона в головку придатка семенника

По содержанию липидов:

- 1) светлые клетки, содержащие мало липидов
- 2) темные клетки, почти вся цитоплазма заполнена липидными включениями

По размерам:

- а) малые инволюционирующие клетки
- б) большие клетки, содержащие крупные капли липидов
- в) средние – функционально активные клетки
- г) малые незрелые клетки (камбиальные элементы)

По форме клеток и ядер:

- 1) овальные или веретенообразные (малые клетки диаметром 10 мкм) клетки, ядра округлые (диаметром 6 мкм) в молодых клетках и формы тутовой ягоды в инволютивных клетках
- 2) полигональная или грушевидная форма (средние клетки диаметром 17 мкм), ядра округлые (диаметром 8 мкм)
- 3) округлые или неправильной формы (большие клетки диаметром 30 мкм), ядра шаровидные (диаметром 15 мкм).

6.4.1. Овогенез, или развитие женских половых клеток

Различают три периода овогенеза или оогенеза: размножения, роста и созревания.

Период размножения. Если размножение сперматогоний начинается только с наступлением половой зрелости и продолжается в течение всей половой активности самца, то в овогенезе период размножения происходит у плода и обычно заканчивается к моменту рождения, так что в дальнейшем никакого увеличения числа половых клеток уже не происходит (некоторые исследователи полагают, что у грызунов яйцеклетки образуются в течение всей жизни). Следовательно, период размножения заканчивается задолго до наступления половой зрелости. Размножающиеся женские половые клетки – *оогонии* – относительно мелкие и бедные цитоплазмой. Они окружены еще более мелкими вспомогательными (фолликулярными) клетками.

Период роста протекает значительно сложнее, чем в сперматогенезе, так как в это время, помимо подготовки к мейозу, происходит накопление питательных веществ. Клетки, находящиеся в периоде роста, называются *первичными ооцитами* или ооцитами I порядка. В начале этого периода, то есть вскоре после рождения животного, первичные ооциты еще бедны цитоплазмой, поскольку они незадолго до этого (в период размножения) многократно делились. Разделившись в последний раз и не переходя в состояние интерфазы, молодые первичные ооциты сразу же обнаруживают признаки подготовки к будущему мейозу.

зу и, подобно сперматоциту I порядка, последовательно проходят уже упоминавшиеся лептотенную, зиготенную, пахитенную и диплотенную фазы. После этого хромосомы расходятся, деспирализуются и перестают быть видимыми до конца периода роста. Это их кажущееся исчезновение объясняется тем, что первичный ооцит переходит к усиленному синтезу веществ, в котором хромосомы принимают активное участие. Процесс накопления веществ ооцитом I порядка подразделяют на две фазы – превителлогенез (фаза малого роста) и вителлогенез (фаза большого роста).

Превителлогенез характеризуется ростом цитоплазмы и преимущественным синтезом РНК. По мере накопления последней, то есть по мере образования все большего количества рибосом, цитоплазма становится базофильной. В ней образуются многочисленные органеллы, необходимые для синтеза, в особенности митохондрии и структуры пластинчатого комплекса, обычно скапливающиеся вблизи ядра в виде «митохондриального облака» или «желточного тела», в состав которого наряду с упомянутыми органеллами могут входить пузырьки цитоплазматической сети и капли жира. Существенную роль в синтезе РНК играет и ядрышко.

Вителлогенез характеризуется быстрым накоплением желтка, то есть интенсивным синтезом белков, активное участие в котором принимают и фолликулярные клетки, доставляющие ооциту необходимые для синтеза вещества. Поэтому упоминавшиеся выше органеллы (кроме центросомы) теперь расходятся по всей цитоплазме и в большом количестве накапливаются в ее периферическом слое, ближе к фолликулярным клеткам. Так формируется кортикальный слой весьма активной цитоплазмы, особенно богатый митохондриями и играющий важную роль на первых этапах развития зародыша.

В полилецитальных яйцах (например, у кур) желток откладывается с поразительной быстротой. Как только ооцит достигнет в диаметре 6 мм, отложение желтка резко усиливается. За сутки откладывается слой желтка толщиной до 2 мм, а в последние 24 часа – до 5000 мм. Всего фаза большого роста длится 5–8 дней, и за это время успевает образоваться 99% всего желтка. Естественно, что столь быстрое образование желтка непосильно ни самому ооциту, ни окружающим его фолликулярным клеткам, которые к этому времени даже начинают атрофироваться. В синтезе желтка в эти дни участвует весь организм курицы (особенно печень), образовавшийся желток приносится яйцеклеткам вместе с кровью.

Таким образом, если в фазе малого роста (превителлогенеза) синтез происходит в самом ооците и важную роль в этом играет ядро, то

для большого роста (вителлогенез) типично интенсивное отложение веществ, частично или полностью синтезируемых вне ооцита. В соответствии с этим для превителлогенеза характерно околоядерное расположение органоидов, а для вителлогенеза – их рассеивание в цитоплазме и концентрация в периферическом слое.

Период созревания происходит уже после выхода яйцеклетки из яичника, обычно даже после внедрения в него сперматозоида. Как и в сперматогенезе, этот процесс складывается из двух последовательных делений, переводящих клетку в гаплоидное состояние. Однако в созревании яйцеклеток имеется одно существенное отличие. При сопоставлении видно, что из первичного сперматогония в результате созревания образуются четыре сперматиды, и, следовательно, четыре сперматозоида.

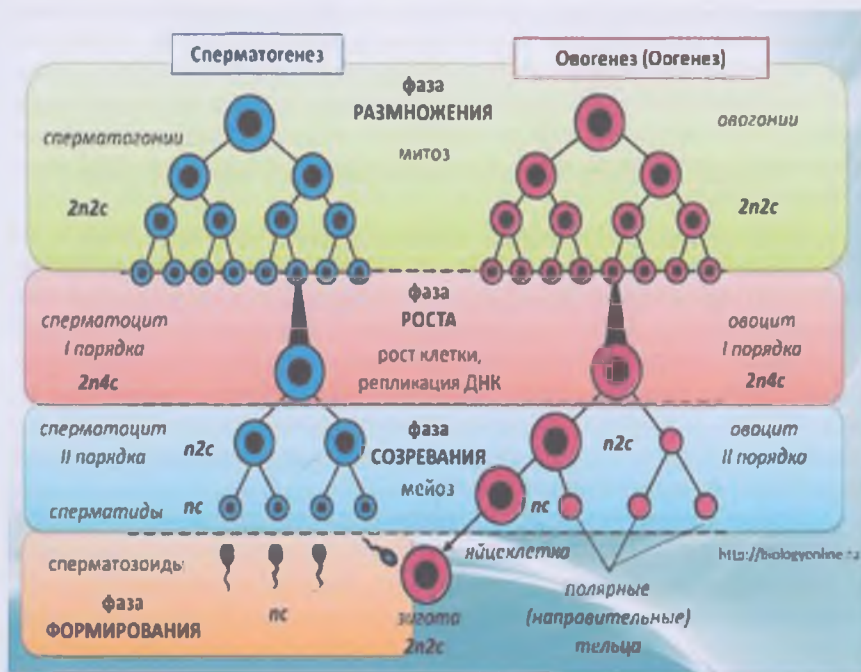


Рисунок 55 – Сравнительная схема сперматогенеза и овогенеза

6.4.3. Особенности фолликулов

В отличие от этого один первичный ооцит при созревании образует только одну зрелую яйцеклетку (оиду), полностью сохранившую накопленный ооцитом желток, три неполноценных клетки – *полярные тельца* (полоциты). Последние содержат только ядро и ничтожное ко-

личество цитоплазмы. Ооцит I порядка делится на крупный вторичный ооцит (ооцит II порядка) и на маленькое первое полярное тельце. Хотя это деление явно неравномерное, но ядро первичного ооцита делится поровну между этими двумя дочерними клетками, то есть между ооцитом II порядка и первым полярным тельцем. При следующем делении вторичный ооцит также делится неравномерно, давая начало крупной зрелой яйцеклетке и второму полярному тельцу. В это же время делится и первое полярное тельце на две еще более мелкие гаплоидные клетки. Все три полярных тельца быстро погибают, их назначение состоит лишь в том, что созревающее с их помощью яйцо освобождается от половины хромосом. Во время второго деления созревания яйцеклетка утрачивает свою центросому.

На месте лопнувшего Граафова пузыря размножаются фолликулярные клетки бывшего зернистого слоя. В их цитоплазме откладывается желтый пигмент лютеин. Поэтому эти клетки называются лютеиноцитами. Так формируется временная железа внутренней секреции — *желтое тело*. Лютеиноциты вырабатывают гормон прогестерон, тормозящий процессы овогенеза. Различают: *желтое тело полового цикла* — функционирует 1 половой цикл и *желтое тело беременности* — функционирует в течение беременности.

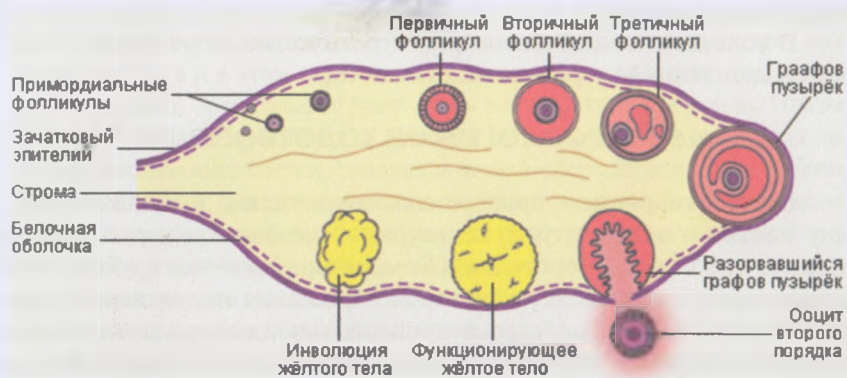


Рисунок 56 — Схема овогенеза

Первичный фолликул покрыт однослойным плоским эпителием. Вторичный фолликул, в центре которого находится растущий овоцит 1-го порядка, покрыт оволеммой (первичной оболочкой) и одним слоем фолликулярных кубических клеток, которые формируют *лучистый венiec* — вторичную оболочку будущей яйцеклетки. Овоцит 1-го порядка и клетки лучистого венца вырабатывают сложные белки и гликозаминогликаны, которые формируют *блестящую или прозрачную оболочку*.

Снаружи лучистого венца происходит размножение фолликулярных клеток, которые формируют третью оболочку овоцита 1-го порядка – *зернистый слой*, клетки которого обеспечивают питанием растущий овоцит, а также вырабатывают женские половые гормоны эстрогены (фолликулин). Вокруг фолликула формируется соединительнотканная оболочка – *тека*, которая снаружи построена из плотной неоформленной соединительной ткани, а внутри – из рыхлой соединительной ткани, содержащей сеть капилляров.

Атрезия фолликулов. Значительное число фолликулов не достигает стадии зрелости, а претерпевает атрезию – своеобразную перестройку деструктивного характера. Атрезия овоцитов начинается с лизиса органелл, кортикальных гранул и сморщивания ядра. При этом блестящая зона утрачивает свою шаровидную форму и становится складчатой, утолщается и гиалинизируется. Одновременно атрофируются и клетки зернистого слоя, а интерстициальные клетки оболочки при этом не только не погибают, но, наоборот, усиленно размножаются и, гипертрофируясь, начинают напоминать по форме и виду лютеиновые клетки желтого тела, находящиеся в расцвете. Так возникает *атретическое тело* (*corpus atreticum*), внешне несколько напоминающее желтое тело, но отличающееся от последнего наличием в центре блестящей зоны овоцита.

В ходе дальнейшей инволюции атретических тел на их месте остаются скопления интерстициальных клеток.

6.5. МОРФОЛОГИЯ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Оплодотворение – процесс слияния мужской и женской гамет в одну клетку – *зиготу* (греч. *zeugnynai* – соединяться), уже представляющую собой новый организм. По мере приближения к яйцеклетке в сперматозоиде происходят некоторые изменения под влиянием выделяемых ею веществ. Так, акросома сперматозоидов кролика принимает форму пуговчатого утолщения, передняя часть головки вытягивается в виде конуса. Опыты с оплодотворением показали, что в большинстве случаев сперматозоиды проникают через прозрачную оболочку яйцеклетки только после того, как они пробудут некоторое время в половых путях самки, где они, очевидно, подвергаются воздействию какого-то фактора.

Сближаясь с яйцом, сперматозоиды начинают воздействовать на фолликулярные клетки, разрушая связывающий их мукополисахарид. Для достижения этого необходимо наличие большого количества сперматозоидов, поэтому разбавлять сперму при искусственном осеменении

можно только до определенных пределов. Впрочем, у грызунов через 3–4 часа после выхода яйцеклетки из яичника фолликулярные клетки сами активно мигрируют, обнажая яйцо.

Затем сперматозоиды внедряется в прозрачную оболочку, проходя в ней под острым углом, и, наконец, ложится на желточную (вителлиновую) мембрану яйца, причем движения его хвостика прекращаются. Яйцо немедленно реагирует на прикосновение к нему сперматозоида изменением своего кортикального слоя. Содержавшиеся в этом слое гранулы мукополисахарида (особенно сильно выражены в яйцах рыб, морских ежей и др.) набухают и превращаются в вакуоли, которые через 10–20 секунд лопаются, а их водянистое содержимое образует под желточной оболочкой *перивителлиновое пространство* (peri – около, вокруг). Стенки лопнувших вакуолей превращаются в микроворсинки, вдающиеся в это пространство. В яйце млекопитающих тоже образуются многочисленные микроворсинки, охватывающие сперматозоид. Благодаря последующему слиянию микроворсинок сперматозоид вовлекается внутрь яйцеклетки. Быстрое образование перивителлинового пространства и утолщение вителлиновой мембраны, превращающейся в оболочку оплодотворения, предупреждают внедрение в яйцеклетку следующих сперматозоидов, поэтому в норме в яйцеклетку входит только один сперматозоид (*моноспермия*), и только в полилецитальных яйцах, где оболочка оплодотворения образуется медленнее, отмечают *полиспермию*, хотя и в этом случае в оплодотворении участвует только один сперматозоид, остальные играют лишь вспомогательную роль. Плазмалемма головки сперматозоида исчезает при первом соприкосновении с поверхностью яйцеклетки, головка и шейка сперматозоида, захваченного яйцеклеткой, непосредственно окружаются ооплазмой (остальные части сперматозоида отбрасываются или разрушаются в ооплазме).

Внедрение сперматозоида обычно является сигналом к завершению созревания яйцеклетки, отделяющей от себя второе полярное тельце (первоеполярное тельце отделяется еще до внедрения сперматозоида). Естественно, что делящееся ядро яйцеклетки в это время находится у самой периферии. До окончания созревания яйца головка сперматозоида не изменяется, но в созревшем яйце она набухает и принимает форму типичного ядра, правда, мелкого, имеющего только половинный набор хромосом и поэтому называемого *мужским пронуклеусом* (предъядрием). Сходное строение принимает и ядро зрелого яйца, называемое *женским пронуклеусом*. Оба пронуклеуса смещаются затем в центр зиготы. Центриоли, внесенные сперматозоидом, отходят друг от друга, образуя митотическое веретено. Мембраны предъядрий распадаются, и

хромосомы, полученные от отца и матери, располагаются вместе в экваториальную пластинку делящейся зиготы.

Оплодотворение происходит в фаллопиевой трубе

Увеличенное изображение

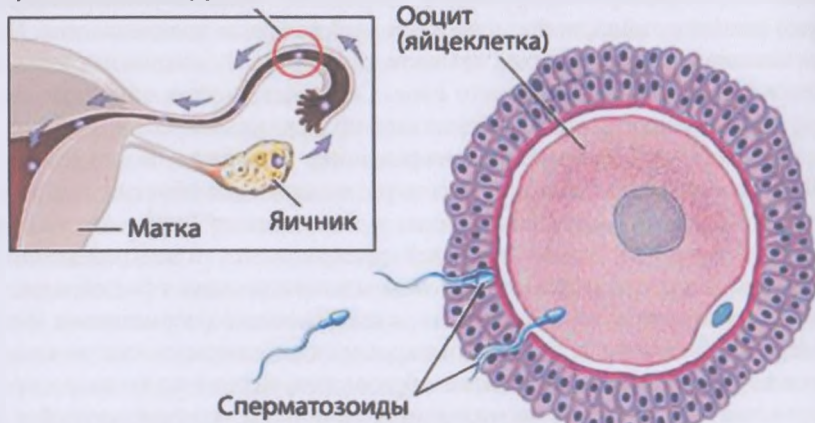


Рисунок 57 – Схема оплодотворения

Так начинается первый этап развития зародыша – дробление.

Таким образом, основными моментами оплодотворения являются: 1) внедрение сперматозоида в яйцеклетку; 2) образование последним перивителлинового пространства благодаря разрыву вакуолей или выжиманию жидкости сокращающимся желтком и превращение вителлиновой мембраны в утолщенную оболочку оплодотворения; 3) выталкивание яйцеклеткой второго полярного тельца (завершение созревания) и 4) сближение пронуклеусов и начало дробления.

Стадии оплодотворения. *Начало оплодотворения* – момент слияния мембран сперматозоида и яйцеклетки, *окончание оплодотворения* – момент объединения материала мужского и женского пронуклеусов.

Оплодотворение происходит в дистальном отделе яйцевода и проходит 3 стадии.

I стадия – дистантное взаимодействие, включает в себя 3 механизма:

- ✓ хемотаксис – направленное движение сперматозидов навстречу к яйцеклетке;
- ✓ реотаксис – движение сперматозидов в половых путях самки против тока жидкости;

- ✓ капацитация – усиление двигательной активности сперматозоидов, под воздействием факторов женского организма (рН, слизь и другие).

II стадия – контактное взаимодействие, за 2 ч сперматозоиды приближаются к яйцеклетке, окружают ее и приводят к вращательным движениям, со скоростью 4 оборота в минуту. Одновременно из акросомы сперматозоидов выделяются сперматозилины, которые разрыхляют оболочки яйцеклетки. В том месте, где оболочка яйцеклетки истончается максимально, происходит оплодотворение, головка сперматозоида проникает в цитоплазму яйцеклетки, занося с собой центриоли, но оставляя снаружи хвостик.

III стадия – проникновение, самый активный сперматозоид проникает головкой в яйцеклетку, сразу после этого в цитоплазме яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует полиспермии. Затем происходит слияние ядер, появляется диплоидная зигота (новый одноклеточный организм).

Условия, необходимые для оплодотворения:

- ✓ концентрация сперматозоидов в эякуляте, не менее 50 млн в 1 мл;
- ✓ проходимость половых путей самки;
- ✓ нормальная температура тела самки;
- ✓ слабощелочная среда в половых путях самки;
- ✓ сезон, возраст и порода животных.

У собак задача правильного выбора срока вязки осложняется существенными породными и индивидуальными вариациями сроков проявления тех или иных этапов течки у разных сук. Так, у болонок, керри-блютерьера, ризеншнауцеров, малого мюнстерлендера наилучшие результаты дает вязка в начале охоты, а у бульдогов, ньюфаундлендов, алабаев, цвергшнауцеров, черных терьеров, далматинов, командора – ближе к концу охоты (на 12–15-й день), у шарпеев же даже желательнее покрытие в самые последние часы течки (иногда на 18–20-й день), что даст эффективное оплодотворение.

У большинства млекопитающих, оплодотворяющий сперматозоид приносит в ооцит три основных элемента, дефект любого из которых может привести к неудаче оплодотворения.

1. После втягивания в ооплазму гаплоидное ядро сперматозоида конденсируется, образуя мужской пронуклеус. В некоторых случаях этап деконденсации происходит слишком рано или вообще не происходит и может привести к неудачному оплодотворению. Мужские и женские пронуклеусы на самом деле не сливаются, они сближаются, а затем окружающие их ядерные оболочки разрушаются, высвобождая соответ-

ствующие хромосомы в ооплазму, где они должны правильно выровняться, чтобы участвовать в первом делении эмбриональных клеток.

2. Поврежденная центриоль не мешает оплодотворению, но приведет к ранней гибели зародыша.

3. Сперматозоидный фактор активации ооцитов или «SOAF» – это сигнальная молекула, предположительно специфическая для сперматозоидов фосфолипаза, запускает осцилляции кальция и индуцирует возобновление второго мейотического деления.

Биологическое значение оплодотворения и некоторые практические выводы. Созревшие гаметы утрачивают способность синтезировать белки. Хотя рибосомы и и-РНК в яйцеклетке сохраняются, но они не взаимодействуют друг с другом, так как покрыты слоем белка. В течение первых 30 минут после внедрения сперматозоида в оплодотворенном яйце происходит усиленный распад белков. В кортикальном слое начинается синтез АТФ, то есть соединения, которое дает энергию нового синтеза белков. Вероятно, протеазы, или ферменты, вызвавшие временный распад части белков, освобождают рибосомы от одевающего их белкового слоя, обеспечивая этим новый синтез белка.

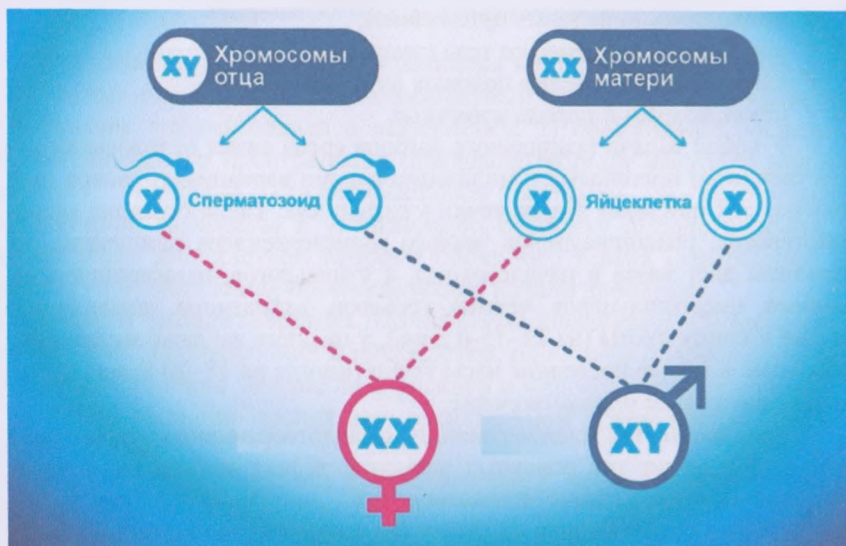


Рисунок 58 – Генетика оплодотворения

При слиянии мужской и женской гамет зигота восстанавливает нормальный диплоидный набор хромосом, полученных от отца и от матери. Следовательно, *оплодотворение является решающим моментом передачи наследственных свойств новому организму.* В предыдущих

разделах уже упоминались непарные гетерохромосомы (X и Y у млекопитающих, Z и W у птиц). Говорилось также о том, что половина сперматозоидов у млекопитающих содержит X-, а другая половина Y-хромосому, тогда как все зрелые яйцеклетки имеют только X-хромосому. У птиц, наоборот, все сперматозоиды имеют Z-хромосому, а яйца — или Z-, или W-хромосому. При оплодотворении яйца млекопитающих сперматозоидом, содержащим X-хромосому, в зиготе окажутся две X-хромосомы (XX); в случае внедрения в яйцо сперматозоида Y-хромосомой возникнет комбинация XY.

Понятно, что в первом случае зародыш будет женского пола, а во втором мужского.

Из медицинской и ветеринарной практики известны случаи неправильного распределения гетерохромосом. Если, например, при созревании мужских половых клеток гетерохромосомы не разойдутся по разным сперматидам, то получатся сперматозоиды с набором XY и сперматозоиды, лишенные гетерохромосом. При слиянии первых с нормальным яйцом возникнет уродливое сочетание XXU (синдром Клайнфельтера), потомство будет мужского пола, но ярко выраженного евнухоидного типа. В клеточных ядрах такого самца будет обнаружено тельце Барра, в норме встречающееся только у особей женского пола. Если в оплодотворении будет участвовать сперматозоид, лишенный гетерохромосомы, то зигота окажется обладательницей набора XO. Пол зародыша будет женским, но возникнет ряд отклонений в развитии (укороченное туловище, глухота, бесплодие и пр.). В ядрах всех клеток такой женщины тельце Барра обнаружить не удастся. Возможны нарушения и по материнской линии. При отсутствии расхождения гетерохромосом яйцо может иметь набор XX или же окажется совсем лишенным гетерохромосом. В случае оплодотворения яйца набором XX сперматозоидом, содержащим Y-хромосому, возникнет комбинация XXU. При участии в оплодотворении такого яйца сперматозоида с X-хромосомой будет иметь место так называемая трисомия (XXX). Пол будет женским, но окажется бесплодной, возможны нарушения психической деятельности, в клеточных ядрах будут содержаться по два тельца Барра. Внедрение сперматозоида с X-хромосомой в яйцо, лишенное гетерохромосом, приводит к возникновению упоминавшегося выше набора XO. Сочетание Y0 не встречается, так как такой зародыш быстро погибает.

В медицинской генетике хорошо известны многие случаи нерасхождения аутосом (парных хромосом), приводящие к тому, что у зародыша вместо двух в каждой клетке окажется по три аутосомы (трисомия). Причиной нерасхождения может явиться, например, то обстоятельство, что ядрышко не исчезает при делении клетки и прилегает

вплотную к хромосоме, снабженной сателлитом. При этом ядрышко мешает расхождению сестринских хромосом. Так бывает в случаях врожденного идиотизма (болезнь Дауна), соединения пальцев перепонкой и пр. С такими фактами встречаются и в ветеринарной практике, причем нарушения развития не всегда обнаруживают своевременно. Нередко они приводят к недостаточности функции сердечно-сосудистой системы, к бесплодию и т.д.

Судьба будущего зародыша во многом определяется состоянием гамет, а последнее, в свою очередь, зависит как от физиологического состояния родителей, так и от времени осеменения. Частота описанных выше нарушений в распределении хромосом в яйце заметно повышается с увеличением возраста матери. Большую роль играет «возраст» самих яиц, то есть время, протекавшее от момента выхода яйцеклетки из яичника до встречи со сперматозоидом. Задержка с осеменением на 7–8 часов приводит у хомяков к тому, что около 50% яиц теряют способность к оплодотворению, а 30% оплодотворившихся яйцеклеток развиваются неправильно. Сходные данные были получены в опытах с животными других видов.

Знание описанных выше закономерностей определения пола тоже имеет немаловажное практическое значение. В шелководстве особенно важно получение шелковичных червей мужского пола, так как они образуют более ценные коконы. С этой целью из яйца изгоняют женский пронуклеус (с помощью подогревания). Внедрившиеся в такое яйцо два сперматозоида (у шелкопрядов имеет место полиспермия) образуют два мужских пронуклеуса, соединяющихся друг с другом и обеспечивающих полноценное развитие личинки мужского пола (у шелкопрядов самцы имеют набор ZZ и, следовательно, все сперматозоиды имеют Z-хромосому), так что в результате слияния двух мужских предъядрий образуется мужской набор ZZ.

В природе известны случаи *партеногенеза*, или *девственного размножения* (*parthenos* – девица, *genesis* – рождение). Во многих озерах обитают караси только женского пола, и размножаются они партеногенетически, трутни в пчелиных семьях развиваются тоже из неоплодотворенных яиц. Партеногенез можно вызвать искусственно, действуя на неоплодотворенное, но зрелое яйцо различными раздражителями. Этим путем удавалось получить новое поколение амфибий, имеющих гаплоидный набор хромосом. Нередки случаи, особенно у грызунов, когда яйцеклетка начинает дробиться еще в яичнике, куда сперматозоиды никогда не проникают. Обычно такое дробление быстро прекращается, а разделившиеся клетки погибают.

ГЛАВА 7.

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Дробление. Дробление – самый ранний период эмбрионального развития, заключающийся в последовательном делении одноклеточной зиготы, то есть в превращении ее в многоклеточный зародыш. Заканчивается этот период образованием бластулы. Характер дробления определяется особенностями строения яйцевой клетки, и, в частности, количеством в ней желтка. Различают дробление полное равномерное, полное неравномерное и частичное, или дискоидальное. Полное равномерное дробление (развитие олиголецитальных яиц ланцетника). Классическим примером полного равномерного дробления олиголецитальных яйцевых клеток является развитие ланцетника, впервые изученное А.О. Ковалевским. Начинается оно с того, что после оплодотворения в зиготе происходит перераспределение веществ. Желток, ранее равномерно располагавшийся в цитоплазме, оседает в нижней части зиготы, определяя этим ее вегетативный полюс. Бывший кортикальный слой цитоплазмы, почти лишенный желточных включений, скапливается вблизи желтка, охватывая его в виде желтого серпа, часто называемого вентральным серпом, так как он расположен ближе к брюшной части будущей личинки. С противоположной стороны скопления желтка возникает очень слабо намеченный серый, или дорсальный, серп, также охватывающий массу желтка. Дорсальный серп хорошо выражен только у оболочников, зигота которых дробится так же, как у ланцетника и у амфибий; однако, учитывая последующий этап развития, целесообразно выделить область серого серпа и у ланцетника. Освободившийся от желтка анимальный полюс зиготы легко распознать по расположенному около него второму полярному тельцу.

Первая борозда дробления проходит через оба полюса (меридионально), деля зиготу на два бластомера. Эта борозда рассекает как раз посередине желтый (и серый) серп, намечая этим медианную плоскость зародыша, то есть деля зародыш на правую и левую половины.

Вторая борозда дробления также проходит меридионально, но в плоскости, перпендикулярной к плоскости первой борозды. Следовательно, она делит зародыш на дорсальную и вентральную половины.

Третья борозда перешнуровывает зародыш в плоскости, почти совпадающей с экваториальной, расположенной только немного ближе к анимальному полюсу. Так возникают уже восемь бластомеров, из которых четыре, ближайшие к анимальному полюсу и соответствующие передней части тела будущей личинки, немного мельче остальных четырех задних бластомеров вегетативной половины. При четвертом де-

лении возникают сразу двумеридиональные борозды, делящие зародыш на 16 бластомеров, при пятом делении – две широтные борозды (32 бластомера), при шестом — четыре меридиональные (64 бластомера) и при седьмом четыре широтные (128 бластомеров). Вновь образующиеся бластомеры сейчас же округляются и соприкасаются с соседними бластомерами только небольшой частью своей поверхности. Бластомеры располагаются не кучкой, а в один слой, образуя стенку полого шара, что облегчает доступ к ним кислорода. Таким образом, при полном равномерном дроблении все бластомеры делятся одновременно (синхронно), и их число возрастает в геометрической прогрессии (2, 4, 8, 16, 32, 64 и 128).

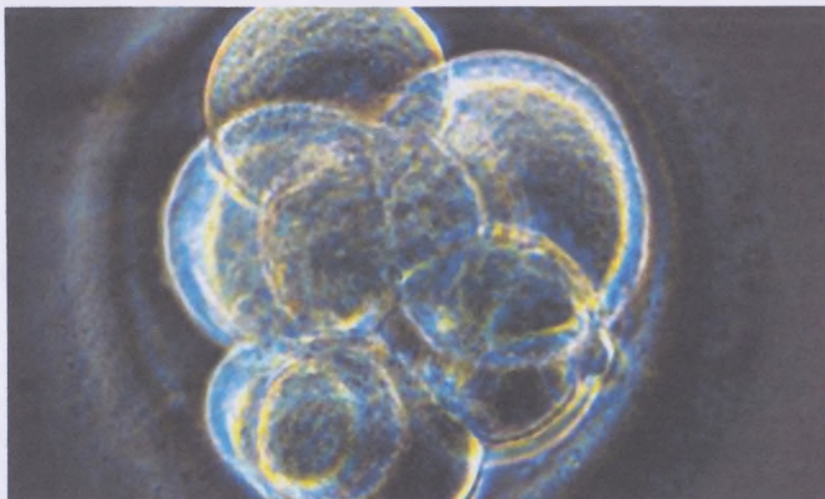


Рисунок 59 – Бластомер крупного рогатого скота

Последующие деления уже перестают быть синхронными, темпы деления более крупных клеток вегетативного полюса несколько замедляются. Очень скоро число клеток возрастает до тысячи. Так возникает однослойный зародыш бластула (blastos – зародыш). Состоящую из клеток стенку бластулы называют бластодермой, а заполненную студневидной массой полость – первичной полостью тела или бластоцелем. В бластодерме различают днобластулы, образованное более крупными и богатыми желтком клетками, возникшими на месте бывшего вегетативного полюса зиготы. Дно окружено краевой зоной, соответствующей желтому (и серому) серпу. Все остальные клетки бластодермы, появившиеся в анимальной половине яйца, образуют крышу бластулы.

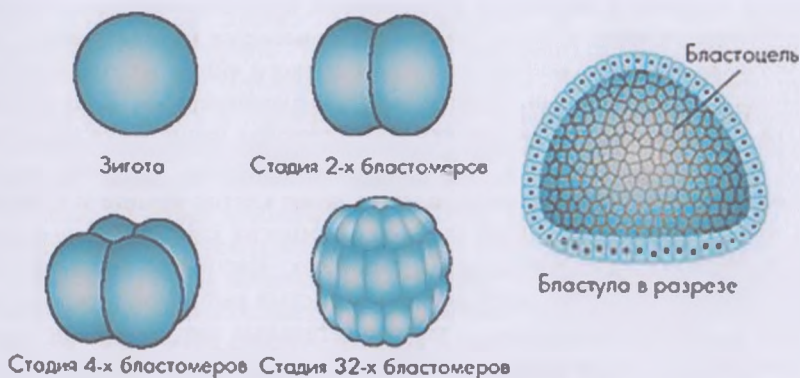


Рисунок 60 – Дробление зиготы

На примере развития ланцетника видно, что олиголецитальные яйца после оплодотворения подвергаются полному дроблению, охватывающему все яйцо, причем весь материал последнего идет на построение тела зародыша. Дробление яиц ланцетника называют равномерным, подчеркивая этим синхронность деления, вследствие которой все бластомеры получаются почти одинаковых размеров. Полное неравномерное дробление (развитие мезолецитальных яиц амфибии). В только что отложенных яйцах амфибий уже заметна некоторая асимметрия в расположении пигментной шапочки анимального полюса, несколько сдвинутой в сторону. Это начавшееся перемещение материала резко усиливается после внедрения сперматозоида. Если по экватору только что отложенного яйца нанести безвредными красителями ряд разноцветных меток (маркировка), то вскоре после оплодотворения расположение и форма меток меняются. На одной стороне яйца метки смещаются ближе к вегетативному полюсу, а на противоположной вытягиваются в длину. Все то происходит потому, что пигментная шапочка еще сильнее смещается в сторону. Там, где метки удлиняются, пигмента становится меньше, возникает отчетливо заметный серый (дорсальный) серп. Направление первых двух борозд дробления такое же, как у ланцетника, но третья борозда проходит значительно ближе к анимальному полюсу, деля зародыш на четыре мелкие клетки анимального полюса (микроммеры) и четыре крупные клетки вегетативного полюса (макроммеры). Меридиональные борозды возникают не сразу по всему яйцу, как у ланцетника, а сравнительно медленно распространяются от анимального полюса к вегетативному. Другой особенностью дробления у амфибий являются возникающие позднее тангенциальные

борозды, делящие бластомеры в плоскости, параллельной поверхности яйца, благодаря чему стенка бластулы оказывается многослойной. Таким образом, большее количество накопленного яйцом желтка заметно сказывается на дроблении, становящемся неравномерным. Бластомеры делятся асинхронно, и если клетки дна бластулы ланцетника лишь немного крупнее остальных клеток, то в дне бластулы амфибий заполненные желтком клетки значительно крупнее клеток крыши и краевой зоны. Бластодерма у амфибий состоит из многих слоев клеток, а blastocoel относительно уменьшен в размерах. Частичное (дискоидальное) дробление (развитие акуловых и костистых рыб). Наблюдения над развитием олиголецитальных и мезолецитальных яиц позволяет заранее предвидеть, что дальнейшее накопление желтка должно привести к глубокому изменению процесса дробления. Чем больше в яйце желтка, тем сильнее тормозится дробление вегетативного полюса и неудивительно, что в полилецитальных яйцах вегетативный полюс уже совсем не может участвовать в дроблении. Так возникает новый тип развития, характеризующийся тем, что дробление происходит только у анимального полюса и только часть образующихся при этом клеток входит в состав тела зародыша, тогда как другая часть идет на построение временных органов — внезародышевых частей (зародышевых оболочек), необходимых для осуществления питания и удовлетворения других потребностей развивающегося организма. Такой тип дробления получил название частичного или дискоидального. Он характеризует развитие акуловых и костистых рыб, рептилий и птиц. Первые борозды дробления в этом случае проходят меридионально. Они рассекают поверхностный слой активной цитоплазмы анимального полюса, но дальше в желток не проникают, так что первые бластомеры не отграничены от лежащего под ними желтка. Позже, как у амфибий, появляются тангенциальные борозды, обуславливающие отделение бластомеров от желтка и возникновение клеточного островка — зародышевого диска. Вследствие усиленного размножения поверхностные клетки зародышевого диска сдавливают друг друга и принимают форму высоких цилиндров и призм. Глубже лежащие клетки концентрируются преимущественно в одной стороне диска будущей передней части зародыша, а в задней части образуется полость — blastocoel. Возникшая таким образом бластула имеет ту особенность, что ее дно представлено не клетками, а совершенно нераздробившейся массой желтка, тогда как краевой зоне в известной мере соответствуют энергично разрастающиеся края зародышевого диска. Изучение дробления яиц различного типа показывает, что важнейшим фактором, определяющим развитие, явля-

ется накопление желтка. Оно и привело к тому, что полное, голобластическое (holos – весь, blastos – зародыш), дробление уступило место частичному, меробластическому (meros – часть). В соответствии с этим изменился и характер бластулы. Голобластическое дробление завершается образованием типичной для ланцетника и амфибий целобластулы примерно такого же размера, как и яйцо, из которого она образовалась (во время дробления ассимиляции и роста не происходит). Меробластическое дробление приводит к образованию дискобластулы, занимающей очень небольшую часть яйца. Таким образом, в распоряжении зародыша оказывается огромное количество нераздробившегося желтка. Этим и объясняется, почему примитивно организованные акуловые смогли выжить в борьбе за существование. Яйцо акулы (до 20 см в диаметре), надежно защищенное роговой оболочкой и обильно снабженное желтком, обеспечивает возможность длительного развития молодого организма в условиях почти полной безопасности.

Гастроуляция и закладка осевых органов. Гастроуляция – сложный процесс перемещения и дифференциации клеток, ведущий к формированию зародышевых листков: наружного эктодермы, внутреннего – энтодермы и среднего – мезодермы. В ходе гастроуляции выделяются зачатки осевых органов нервной трубки, хорды и первичной кишки.

Как особенности строения яйцеклетки определяют характер дробления, так и процесс гастроуляции зависит от специфических для разных классов животных характеристик бластул. Различают четыре способа гастроуляции: инвагинация (впячивание), иммиграция (перемещение клеток с погружением их), эпибolia (обрастание) и делиминация (расщепление слоя на два листка). В процессе гастроуляции все способы перемещения комбинируются в зависимости от характеристики бластулы данного вида животного, какой-то один из них доминирует, определяя специфику гастроуляции этого вида животных.

Гастроуляция и закладка осевых органов у ланцетника. Все процессы, обусловленные перемещением клеток зародыша ланцетника, легче понять на примере строения бластулы. При рассмотрении последней со стороны вегетативного полюса видно, что дно бластулы, то есть материал будущей энтодермы, имеет форму примерно полукруга. Краевую зону можно подразделить на две части: дорсальную, развивающуюся на месте серого серпа и представляющую собой материал будущей хорды, и вентролатеральную, соответствующую бывшему желтому серпу и дающую начало среднему зародышевому листку – мезодерме. В крышебластулы также можно различить две части: ближайшую к бывшему серому серпу, позже превращающуюся в нервную

систему, и всю остальную часть крыши, дающую начало эктодерме. Хорошо разобравшись в такой «карте» распределения материала, нетрудно представить, что произойдет, если краевая зона вместе с дном бластулы окажется впяченной внутрь. Такое впячивание (инвагинация) и происходит во время гастрюляции. Первым признаком гастрюляции является уплощение дна бластулы. Затем граничащая с дном дорсальная часть краевой зоны начинает впячиваться внутрь. Вскоре в этот процесс вовлекается вся краевая зона и дно бывшей бластулы; впятившаяся половина зародыша вплотную подходит к бывшей крыше бластулы, blastocoel исчезает. Так зародыш превращается в гастролу (gaster – желудок), состоящую из двух слоев – эктодермы и энтодермы. Полость гастролы называют полостью первичной кишки, а отверстие, которым эта полость сообщается с внешней средой, первичным ртом (бластопором). В бластопоре различают дорсальную, вентральную и боковые губы. Он расположен в задней части зародыша и разграничивает два первичных зародышевых листка. Если мысленно наложить бластопор на рассмотренную выше «карту» вегетативной половины бластулы, станет очевидным, что дорсальная губа отграничивает материал будущей хорды, впятившийся внутрь и вошедший в состав дорсальной части первичной кишки (крыши первичной кишки), от материала будущей нервной системы, остающегося пока в составе наружного зародышевого листка. Боковые и вентральные губы связаны с материалом будущей мезодермы, пока еще входящим в состав стенки первичной кишки. По окончании гастрюляции зародыш начинает быстро расти в длину. Дорсальная часть наружного листка уплощается и превращается в нервную пластинку. Остальная часть этого листка постепенно покрывает все тело зародыша, обрастает с боков нервную пластинку и превращается в наружную выстилку кожного покрова. Нервная пластинка, отделившаяся от эктодермы и оказавшаяся внутри зародыша, над крышей первичной кишки, изгибается в желобок (нервную бороздку), края которой позже смыкаются и образуют нервную трубку с центральным каналом. У ланцетника, относящегося к подтипу бесчерепных животных, нервная трубка в дальнейшем превращается в спинной мозг. У позвоночных передний конец нервной трубки расширяется, образуя головной мозг. На примере развития нервной системы и первичной кишки можно видеть, что перемещение клеточных пластов и свертывание их в трубку являются важным моментом закладки органов. В результате таких перемещений бывшие наружные концы клеток, обращенные к внешней среде, оказываются обращенными внутрь и граничат с просветом нервной трубки или кишки. Уже на стадии бластулы оба конца каждой

клетки приобретают разные свойства. Полюсы клеток, обращенные внутрь, к бластоцелю, в последующем легко соединяются друг с другом, а наружные полюсы как бы отталкиваются друг от друга. Вследствие этой особенности центральный канал нервной трубки не зарастает и превращается в систему мозговых желудочков и канала спинного мозга, по которым циркулирует цереброспинальная жидкость. Никогда не зарастает также просвет органов, происходящих из первичной кишки (органы пищеварения и дыхания). Внутренний листок гастролы, образующий стенку первичной кишки, также расщепляется на несколько частей. Дорсальная область ее уплощается, заворачивается в цилиндрический тяж, отделяется от кишки и превращается в хорду. Смежные с хордой участки первичной кишки также отделяются от последней, образуя мезодерму. Зачатки мезодермы образуют сначала два мешкообразных выроста, позже обособляющиеся и растущие между кишкой и эктодермой. Полость этих мешков, отделившаяся от полости первичной кишки, получила название вторичная полость тела целом. Впрочем, эта широко распространенная схема не совсем точна; возможно, что у ланцетника мезодерма возникает примерно также, как у амфибий.

Итак, развивающийся организм проходит через ряд закономерно сменяющих друг друга стадий, обусловленных всей предшествовавшей историей вида, то есть унаследованных от предков. Каждая стадия характеризуется своими особенностями обмена веществ и, следовательно, может протекать только в строго определенных условиях существования. Лишь глубокое усвоение этих закономерностей делает возможным предвидение дальнейшего хода развития и направленное воздействие на него извне. Еще на стадии гамет, зная, как располагается яйцо ланцетника в яичнике, можно определить место будущего анимального полюса: он образуется на стороне яйца, ближе всего находящейся к артериальным сосудам (анимальный полюс нуждается в большом притоке кислорода, так как обмен веществ протекает в нем более энергично). Сперматозоид внедряется в яйцо ближе к вегетативному полюсу. Вместе его внедрения возникает желтый серп, а по нему, зная дальнейший ход развития, удастся определить хвостовой конец будущей личинки и плоскость ее двусторонней симметрии, то есть правую и левую половину туловища. Впрочем, на этих ранних этапах развития структура еще очень подвижна и может легко перестраиваться в ответ на внешние воздействия. Можно, например, центрифугированием полностью перераспределить вещества в оплодотворенном яйце, и тем не менее из него развивается нормальный зародыш.

Анимальная половина яйца в нормальных условиях последовательно превращается в крышу бластулы и затем в эктодерму. Вегетативная половина после оплодотворения приобретает довольно сложное строение. Часть ее, содержащая желток, становится дном бластулы и впоследствии энтодермой. Материал серого серпа впячивается при гастрюляции через дорсальную губу бластопора, образуя хорду. Материал желтого серпа, перемещаясь внутрь через боковые и вентральную губы, дает начало мезодерме. Так, наметившиеся еще на самых ранних этапах развития морфологические различия между частями зародыша становятся все более заметными и приводят к значительным качественным различиям. Если, например, действуя хлористым литием, снизить скорость окислительных процессов, то развитие анимальной половины яйца, где окисление более энергичное, резко изменяется. Эктодерма перестает расти, гастрюла не образуется. Создавая в окружающей среде избыточную концентрацию солей кальция, можно, наоборот, затормозить развитие энтодермы. Следовательно, уже на этой стадии части зародыша различаются биохимическими свойствами. Меняя условия существования зародыша или воздействуя только на одну его часть, легко нарушить весь ход развития молодого организма.

Гастрюляция и закладка осевых органов у амфибий. Бластула амфибий в отличие от ланцетника имеет многослойную бластодерму с относительно тонкой крышей и массивным дном. Маленькая полость бластулы смещена к анимальному полюсу бластулы. У амфибий процессы гастрюляции изучены очень подробно. Нанесение цветных меток позволило создать точные карты, на которых за начальный меридиан принимают медиальную линию, пересекающую по середине дорсальную губу бластопора. Вегетативная половина зародыша в самом начале гастрюляции, когда уже наметилась дорсальная губа бластопора, расположена у переднего края бластулы, то есть будущей энтодермы. Небольшая часть этой энтодермы (прехордальная энтодерма) лежит выше дорсальной губы. Над ней видна *прехордальная пластинка*, за которой следует *хордальная пластинка*, то есть материал бывшего серого серпа, превращающаяся затем в хорду. По обе стороны от прехордальной пластинки заложен материал будущей *сегментированной мезодермы* (сомитов). Вся остальная вентролатеральная часть краевой зоны в дальнейшем служит источником возникновения *несегментированной мезодермы*.

В общих чертах это напоминает отношения, создающиеся при развитии ланцетников, где также материал хорды связан с дорсальной губой, а смежные с материалом хорды участки дают начало сегментиро-

ванной мезодерме. Однако значительный запас желтка в яйцах амфибий привел к образованию очень толстого дна бластулы, состоящего из пассивных макромеров, к значительному уменьшению бластоцеля. Понятно, что в этих условиях инвагинация может осуществляться лишь в ограниченных размерах. На первый план выступает другой тип гастрюляции — *эпиболия* (обрастание), т.е. напозание на вегетативную половину зародыша более активных клеток анимальной половины с последующим внедрением их внутрь зародыша.

Гастрюляция у амфибий заключается в том, что активные мелкие клетки напозают на состоящую из макромеров вегетативную половину. Естественно, при этом должна образовываться впячивающаяся внутрь складка. Следует, впрочем, иметь в виду, что здесь наблюдается не столько пассивное образование и выпячивание складки, сколько активный процесс массового вселения клеток внутрь зародыша. В свою очередь образуется щелевидная дорсальная губа бластопора, и через нее начинает подворачиваться сначала прехордальная, а затем и хордальная пластинка. Таким образом, образующаяся складка представляет собой первичную кишку, полость которой — *гастроцель* — быстро увеличивается вследствие уменьшения вытесняемого бластоцеля.

Наконец, тонкая клеточная перегородка, отделяющая остатки бластоцеля от гастроцеля, разрываются, обе полости сливаются в общую полость первичной кишки.

Так как во время гастрюляции клетки размножаются слабо, естественно, описываемое передвижение материала приводит к растягиванию и смещению клеток поверхностного слоя. Материал нервной пластинки растягивается по всей дорсальной поверхности зародыша, анимальный полюс оказывается на переднем конце зародыша как раз против бластопора.

По окончании гастрюляции зародыш начинает усиленно расти. Последующие изменения определяются характером распределения материала в гастрюле. Прехордальная пластинка с прехордальной энтодермой, пройдя первыми через дорсальную губу, окажутся в передней части зародыша, у сместившегося анимального полюса, и превратятся в *головную кишку*. Следом за ней пройдет через дорсальную губу материал хорды, образующий крышу первичной кишки. В отличие от ланцетника у амфибий хордальная пластинка сразу же свертывается в тяж — хорду и отрывается от первичной кишки, поэтому последняя на дорсальной стороне не замкнутая.

В тесной связи с материалом хорды начинает подворачиваться и уходить в глубь материал сегментированной, а затем и несегментиро-

ванной мезодермы. По мере перемещения материала мезодермы, подворачивающегося через боковые губы бластопора, последний приобретает подковообразную форму. В отличие от ланцетника мезодерма у амфибий сразу же отрывается от первичной кишки и самостоятельно перемещается вперед и вентрально, постепенно распространяясь между энтодермой и эктодермой. Наконец, начинает подворачиваться внутрь гастролы последняя, вентральная, часть бывшей краевой зоны. Она уходит недалеко и быстро распадается на отдельные клетки (мезенхимы), дающие начало кровеносным сосудам задней части тела.

В результате втягивания материала вентральной мезодермы возникает вентральная губа бластопора, которая замыкается в кольцо.

С полостью первичной кишки связана только дорсальная губа, поэтому бластопор амфибий, в отличие от ланцетника, вовсе не является широким отверстием, ведущим в гастроль. Его просвет остается закрытым *желточной пробкой*, то есть массой богатых желтком клеток бывшего дна бластулы, постепенно обрастаемой наружным листком. Существуют различные фазы этого процесса, начиная с появления серповидной бороздки и кончая полным смыканием бластопора и обрастанием желточной пробки.

В дальнейшем можно проследить перемещение зачатков, приводящее к возникновению осевых органов. Полость первичной кишки у амфибий, как отмечалось, не замкнута, так как закладки хорды и мезодермы инвагинировались отдельно от энтодермы. Свободные края энтодермы растут дорсомедиально под зачатком хорды и затем смыкаются, завершая этим обособление кишечника. Понятно, что при отсутствии прямой связи первичной кишки с мезодермой в последней в отличие от ланцетника сначала не бывает никакой полости (вторичной полости тела, целома); она появляется позже вследствие перераспределения клеток мезодермального зачатка на два листка.

На примере развития амфибий можно проследить дальнейшую судьбу мезодермы (с тем чтобы больше не возвращаться к этому вопросу при изучении эмбриогенеза других животных). Закладка мезодермы представляет собой два мешка. В каждом из них различают наружную стенку — *париетальный листок* и внутреннюю — *висцеральный листок*. Существует также постепенное разделение закладки на *спинные сегменты* — *сомиты*. Последующие изменения состоят в том, что дорсальная, сегментированная, часть начинает обособляться от вентральной, несегментированной. Первая превращается в ряд *миотомов* (мышечные пластинки). Вентральная, несегментированная часть называется *спланхнотомом* или боковой пластинкой. Некоторое время миотомы еще свя-

заны с боковой пластинкой тонкими трубочками — *сегментными ножками*, затем исчезает и эта связь.

Медиальная сторона миотома является миотомом в подлинном смысле этого слова и превращается в мускулы туловища. Клетки, составляющие вентромедиальную часть миотома, или *склеротом* — скелетный листок, выселяются по направлению к хорде и соединяются своими отростками, образуя эмбриональную ткань — *мезенхиму*, из которой в последствии развивается костная ткань позвоночника и другие скелетные части.

Латеральная пластинка миотома — *дерматом* — кожная пластинка полностью распадается на мезенхиму, из которой формируются глубокие слои кожного покрова. Сегментные ножки участвуют в образовании почечных канальцев. Висцеральный листок боковой пластинки дает клеточную выстилку висцерального (внутренностного) листка брюшины, плевры из сердечной сумки. Париеальный листок боковой пластинки превращается в выстилку париеального (пристеночного) листка брюшины и других перечисленных выше оболочек полостей тела. По всей вероятности, он имеет так же прямое отношение к образованию мышц конечностей.

Поражающие воображение сложность и точность процессов развития зародыша можно объяснить только унаследованной от предков взаимообусловленностью всех проявлений эмбриогенеза. У бластулы клетки области будущей дорсальной губы содержат втрое больше гликогена, чем другие клетки. В этой, самой активной части зародыша, протекают самые оживленные цитохимические реакции. Дорсальная губа оказывает влияние на развитие других частей («индуцирует» его). Материал, прошедший во время гастрюляции через дорсальную губу, превращается в хорду. Хорда, в свою очередь, влияет на расположенную рядом с ней область первичной эктодермы, обуславливая ее последующее развитие в закладку нервной системы. Часть мозга, образующая закладку сетчатки глаза, влияет на соседний участок эктодермы, побуждая его к превращению в роговицу. Короче говоря, все развитие животного и вообще вся его жизнь — единая цепь взаимообусловленных процессов. Вызванное внешними воздействиями изменение одного звена этой цепи может привести к изменению всех последующих звеньев. Можно, например, пересадить материал дорсальной губы бластопора в какую-либо другую часть тела зародыша, но и там он будет обнаруживать характерные для него перемещения клеточных масс. После такой операции эктодерма, оказавшаяся рядом с пересаженным кусочком губы бластопоры, образует нервную трубку там, где в нормальных усло-

виях ее не может быть. Развитие таких добавочных закладок нервной системы можно вызвать подсадкой под эктодерму кусочка печени или даже введением таких веществ, как нуклеопротеид.

Надо полагать, что в таких опытах вызывается раздражение эктодермы, оказавшейся рядом с пересаженным кусочком, и усиление интенсивности обмена веществ, что, в свою очередь, может привести к качественным изменениям биохимических процессов и всего направления дальнейшего развития эктодермы. С другой стороны, действием какого-нибудь фактора, слабо повреждающего зародыш, например, очень небольшого количества ядовитого вещества, можно повлиять только на наиболее чувствительные части зародыша, обладающие наиболее активным обменом веществ, и вызвать этим уродливое недоразвитие нервной системы. Благодаря взаимосвязи и строгой согласованности частей зародыша даже слабые воздействия могут оказать глубокое влияние на крайне пластичный молодой организм.

ГЛАВА 8.

ЭМБРИОГЕНЕЗ ПТИЦ (РАЗВИТИЕ КУРИНОГО ЗАРОДЫША)

Все птицы, используемые в сельском хозяйстве, относятся к выводковым, т.к. у них в отличие от птенцовых птиц из яйца выводиться уже вполне сформированный организм. Яйца выводковых птиц особенно богаты желтком. Сперматозоиды в количестве 5–24 свободно внедряются в яйцо через его первичную оболочку. Пока яйцо движется по яйцеводу оно одевается остальными (третичными) оболочками. В это время в нем уже происходит меробластическое (дискоидальное) дробление, напоминающее дробления яиц акулковых рыб. Яйцо может находиться в яйцеводу от 4 до 27 часов; естественно, что в зависимости от длительности пребывания в яйцеводу различной бывает степень развития зародыша в снесенном яйце; чаще всего зародыш находится в стадии бластулы или ранней гастролы.

Снесенное яйцо быстро охлаждается, и дальнейшее развитие зародыша приостанавливается до начала насиживания или инкубации. При охлаждении содержимое яйца сжимается, и наружный воздух входит в него через пористую скорлупу. При длительном хранении яйцо теряет значительную часть воды, в его тупом конце возникает воздушная камера. В передовых хозяйствах яйца помещают в инкубатор как можно скорее (хранить их рекомендуется не более 80 дней при температуре 3–6 градусов по Цельсию).

Гастрюляция у птиц еще плохо изучена, т.к. энтодерма появляется очень быстро, еще до откладывания яиц. Она происходит путем *деламинации*, то есть отщеплением клеток энтодермы от бластодиска. Большую роль в гастрюляции, по-видимому, играет и активное вселение (иммиграция клеток).

В снесенном, но еще не насиженном яйце, зародыш имеет вид небольшого беловатого пятнышка, расположенного на стороне желтка, обращенного вверх, и состоит из двух листов. Наружный листок представлен плотно лежащими клетками; клетки внутреннего листка расположены рыхло. Отдельные клетки внутреннего листка и ядра избыточных сперматозоидов внедряются в поверхностный слой желтка. Содержащимися в них ферментами желток переводится в растворимое состояние, что благоприятствует питанию зародыша.

В первые 12 часов инкубации бластодиск сильно разрастается. В его центре возникает зародышевый щиток – участок, идущий на построение тела зародыша. Ближайшая к нему зона отделена от поверхности желтка *подзародышевой полостью*, образующейся вследствие частичного использования желтка зародышем. Отделившиеся от желтка

клетки кажутся светлыми, поэтому вся эта зона называется *светлым полем*. Периферическая зона, растущая по поверхности желтка, кажется темной и называется *темным полем*. Таким образом, в это время уже отчетливо выражено разделение клеточного материала на зародышевую и внезародышевую части. Можно определить будущие оси тела зародыша: если повернуть яйцо тупым концом влево, то каудальный конец зародыша будет обращен к наблюдателю.

Гастрюляция. Изучение изменений связанных с закладкой осевых органов лучше изучить с рассмотрения “карты” распределения материала в бластодиске. Первый признак этих изменений – массовое движение клеток к заднему концу зародышевого диска, принимающего вследствие этого несколько вытянутую форму. Клетки движутся двумя потоками, причем оба потока сталкиваются в каудальном отделе у медиальной линии, сливаются и направляются к головному концу зародыша вдоль по средней линии, образуя утолщенный клеточный тяж – *первичную полосу*, передняя расширенная часть которой получила название *гензеновского (первичного) узелка*.

Следующий этап развития характеризуется подворачиванием клеточного материала под наружный листок. Начинается этот процесс с материала хордальной пластинки, расположенного впереди от гензеновского узелка.

Клетки будущей хорды смещаются назад к узелку, проходят вглубь под эктодерму и формируют растущий вперед между эктодермой и энтодермой *головной (хордальный) отросток*. Вслед за материалом хорды смещаются и клетки, лежащие по обеим сторонам от первичной полосы. Приближаясь к ней, они подворачиваются внутрь и движутся вперед в стороны, располагаясь по бокам от хорды. Это зачаток мезодермы, дающий начало сомитам. Материал, подворачивающийся в задней части первичной полосы, дает начало несегментированной мезодерме – боковой пластинке.

По мере того, как клетки первичной полосы уходят в закладки хорды и мезодермы, на поверхности первичной полосы появляется углубление – *первичная бороздка*. Сама первичная полоса при этом укорачивается, и, в конце концов, гензеновский узелок оказывается в задней части зародыша.

При сопоставлении описываемых процессов с гастрюляцией у амфибий и рыб становится очевидным, что первичная полоса играет роль боковых губ бластопоры, а гензеновский узелок соответствует дорсальной губе, появляющейся в связи с подворачиванием материала хорды. Если у рыб дорсальная губа (краевая зарубка) с самого начала возникает на задней стороне бластодиска, то у птиц она появляется в сере-

дине и только позже смещается назад. Дальнейшее развитие осевых органов в основном протекает так же и у других животных.

Образование внезародышевых органов птиц. По мере завершения процесса гастрюляции возникает *туловищная складка*, которая, погружаясь своей вершиной под зародыш, разграничивает зародышевый материал (входящий в состав тела зародыша) от внезародышевого, за счет которого в дальнейшем развивается *плодовые оболочки* птиц: желточный мешок, амнион, аллантоис и серозная оболочка.

Желточный мешок птиц. На примере рыб уже отмечалось, что зародышевые листки, продолжая обрастать желтком, образуют внезародышевую оболочку – желточный мешок, стенка которого состоит из всех трех листков – *эктодермы, мезодермы и энтодермы*. У птиц этот процесс значительно сложнее; обрастание идет с большой скоростью и распространяется во все стороны, тогда как у рыб задний край бластодиска почти не растет. Быстрее всего продвигается эктодерма; следом за ней по поверхности желтка распространяется энтодерма. Мезодерма вклинивается между ними, разделяясь на висцеральный и париетальный листки и значительно отставая в росте от двух других листков. Если у рыб стенка желточного мешка построена из всех трех листков, то у птиц она состоит только из энтодермы и висцерального листка мезодермы, т.к. эктодерма и париетальный листок мезодермы входят в состав других зародышевых оболочек.

Амнион (amnion – чаша), или водная оболочка, имеет громадное значение в жизни зародыша, создавая вокруг него жидкую среду. Он впервые появляется у рептилий – первых позвоночных, окончательно переселившихся на сушу. Все высшие позвоночные – рептилии, птицы и млекопитающие – относятся к группе амниот. В образовании водной оболочки первоначально большую роль играло погружение зародыша внутрь разжижающегося под ним желтка. Первым опускается наиболее тяжелый головной конец, и бластодиск смыкается над головой зародыша в виде *амниотических складок*. В дальнейшем постепенно погружается и все туловище, амниотические складки распространяются далее в каудальном направлении, срастаясь друг с другом и замыкая, таким образом, амниотическую полость. Незамкнутым остается только самый каудальный отдел, где сохраняется узкий серо-амниотический канал, связывающий амниотическую полость с остальными частями яйца. Позже в полости амниона накапливается амниотическая жидкость, со всех сторон окружающая зародыш.

Зародыш погружается только у рептилий, яйца которых часто лишены белковой оболочки (и зародыш, следовательно, начинается развиваться в непосредственной близости к твердой скорлупе); погружение

внутри желтка и водная оболочка предохраняют нежные клетки зародыша от соприкосновения со скорлупой.



Рисунок 61 – Развитие куриного зародыша

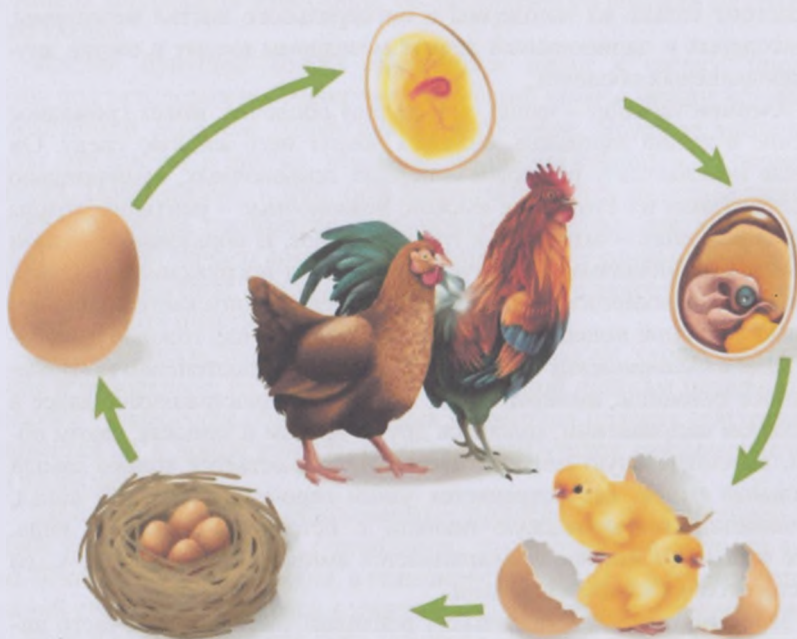


Рисунок 62 – Схема развития цыплят

Зародыш у рептилий начинает погружаться очень рано, когда в бластодиске еще нет мезодермы, поэтому и водная оболочка у них состоит только из эктодермы. Такой амнион лишен мышц и называется *проамнионом*. Погружение зародыша и образования вокруг него проамниона протекают не пассивно. Они связаны с формированием туловищной складки, посредством которой зародыш, первоначально распластанный в виде бластодиска, обособляется от желтка и от внезародышевых частей.

У птиц зародыш вначале отделен от скорлупы толстым слоем белковой оболочки, поэтому может развиваться, не погружаясь в желток. В первое время он тоже бывает распластанным на поверхности желтка, но в дальнейшем из-за неравномерного роста бластодиска формируется туловищная складка и разрастаются амниотические складки, приподнимающиеся сначала над головой, а затем и над всем телом зародыша. Водная оболочка строится только из внутренней части амниотических складок, причем эктодерма одной складки срастается с эктодермой другой, образуя внутреннюю выстилку полости амниона. Мезодерма обеих складок так же срастается в единый слой.

Амниотические складки у птиц образуются только на третий день инкубации, так как зародыш птиц хорошо защищен белковой оболочкой от соприкосновения с твердой скорлупой. К этому времени мезодерма уже успевает врасти в амниотические складки. Ее нет только в головной части амниона. Таким образом, амнион птиц почти на всем протяжении состоит из эктодермы и париетального листка мезодермы, и лишь в головной части водная оболочка построена по типу проамниона, формируемого только эктодермой. Мезодерма амниона в дальнейшем частично превращается в мышечную ткань, а мышцы в стенке амниона обуславливают периодические сокращения этой оболочки, способствующие постоянному перемешиванию амниотической жидкости. Последнее необходимо для того, чтобы вблизи зародыша не накапливались выделяемые им через кожный покров продукты обмена веществ.

Серозная оболочка. Наружная часть амниотических складок не входит в состав амниона, а продолжает разрастаться, образуя самую наружную — *серозную зародышевую оболочку*, участвующую наряду с аллантоисом в газообмене. Белок яйца, до образования амниона игравший для зародыша роль жидкой среды, теперь утрачивает это значение и смещается под дно желточного мешка. Серозная оболочка обрастает его, и с этого времени (13-ый день инкубации) зародыш, превратившийся во вполне сформировавшийся плод, начинает усиленно питаться белком. Последний перемещается по серо-амниотическому

каналу в полость амниона, где и проглатывается цыпленком. Перемещение белка объясняется тем, что к этому времени давление в окружающих зародышевых оболочках сильно повышается, а в амниотической полости, наоборот, понижается вследствие проглатывания цыпленком амниотической жидкости. Одной из важных функций серозной оболочки является участие ее клеток, прилегающих к сосочкам скорлупы яйца, в переносе ионов кальция в тело зародыша. Электронно-микроскопические исследования показывают, что эти клетки чрезвычайно богаты митохондриями и микроворсинками. Известно, что сходное строение имеют клетки, выделяющие хлориды (обкладочные клетки желудка, клетки солевых желез морских животных) и транспортирующие с помощью митохондрий минеральные вещества. Очевидно, описываемые клетки вводят в канальце скорлупы яйца соляную кислоту, растворяющую соль и кальций переносимые затем в тело зародыша и используемые для построения скелета.

Аллантоис (allantoides — колбасообразный) или мочевого мешок, появляется на третьи сутки инкубации и представляет собой вырост кишечной энтодермы, сопровождаемый висцеральным листком мезодермы. Аллантоис быстро разрастается, заполняя все промежутки между серозной оболочкой, желточным мешком и амнионом. Его мезодермальный слой плотно соединяется с серозной оболочкой и формирует густую сеть сосудов, располагающихся фактически у самой скорлупы. Эти сосуды выполняют важную функцию газообмена. Кроме того, аллантоис служит местом скопления продуктов выделения (главным образом мочевого кислоты), ввиду чего эту оболочку и называют мочевым мешком.

Итак, внезародышевые части образуют следующие оболочки: 1) желточный мешок, состоящий из энтодермы и висцерального листка мезодермы и содержащий сеть кровеносных сосудов; 2) амнион, образованный эктодермой и париетальным листком мезодермы; эктодерма обращена внутрь амниотической полости; 3) серозную оболочку, имеющую то же строение, что и амнион но эктодерма обращена наружу; 4) аллантоис, состоящий из энтодермы и висцерального листка мезодермы. Перед вылуплением цыпленка все эти оболочки подвергаются обратному развитию. Амниотические складки вновь расходятся, начиная с головной части, и сползают с тела цыпленка, остатки желточного мешка втягиваются внутрь тела цыпленка, аллантоис и серозная оболочка отсыхают.

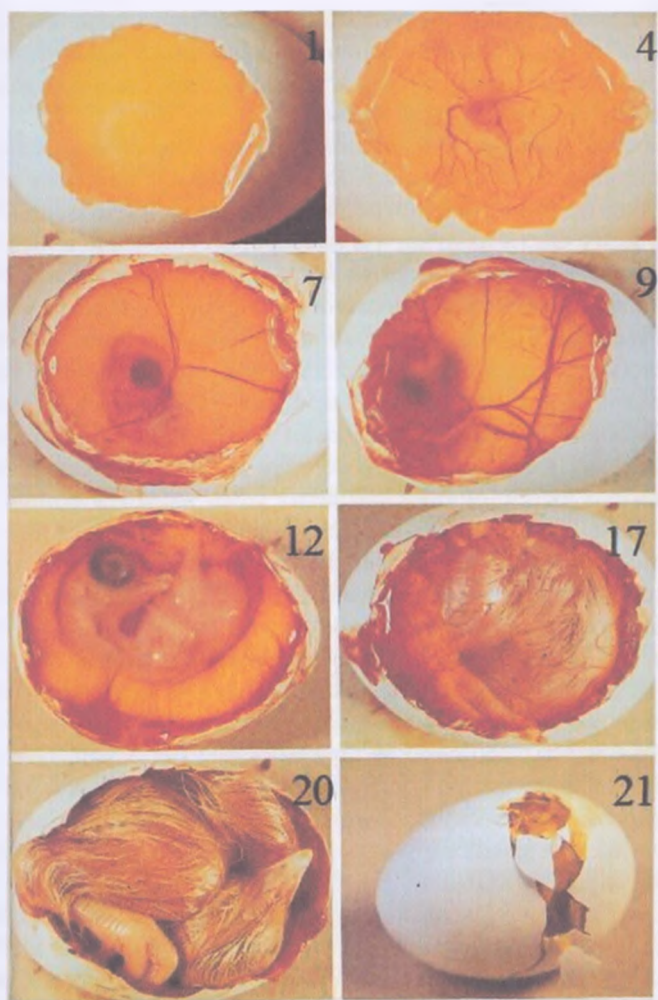


Рисунок 63 – Схема развития куриного зародыша (в разрезе яйца)

Стадии развития куриного зародыша. В практике инкубации большое значение имеет знание стадий развития, т.к. каждая из их характеризуется своими особенностями обмена веществ, и, во время инкубации не будут созданы условия, необходимые для перехода в следующую стадию развития, зародыш легко может погибнуть (не случайно наибольший процент смертности зародышей падает на так называемые критические периоды инкубации, соответствующие моментам пе-

рехода из одной стадии в другую). К сожалению, этот вопрос изучен еще недостаточно, и единого мнения о принципах классификации стадий еще нет. Ниже приводится классификация стадий, предложенная Н.П. Третьяковым и М.Д. Поповым.

1. *Стадия латентного питания*, характеризующаяся отсутствием кровообращения, охватывает период от начала развития до 30-36-го часа инкубации. Зародыш потребляет вещества, содержащиеся в ближайшей к нему части желтка, — в латebre; он еще мало нуждается в кислороде, т.к. источником энергии в это время служат углеводы (гликоген), распадающиеся и в отсутствии кислорода. В латebre содержатся все вещества, необходимые для данного периода развития (белки, соли, вода). Освобождающийся при расщеплении белков аммиак еще не может синтезироваться зародышем в мочевины или в мочевую кислоту.

2. *Стадия желточного питания при наличии желточного круга кровообращения* длится от 30-36-го часа до 7-8-го дня инкубации. Одной из важных особенностей развития птиц является ранняя закладка сердца и кровеносных сосудов. Биение сердца начинается уже через 30-ть часов после начала инкубации. Вместе с этим создается и специальный аппарат питания — желточный мешок с его кровеносными сосудами. В тело зародыша поступает и кислород (хотя и в ограниченном количестве), что облегчает использование белков и жиров. Запас гликогена почти исчерпывается, и задержка с развитием желточного круга кровообращения может оказаться катастрофической. В этот период формируются все органы зародыша и зародышевые оболочки. Быстро развивается нервная система, регулирующая жизнедеятельность органов, начинается сокращаться мускулатура, включается в работу печень; продукты распада белков синтезируются в мочевины, поэтому становятся менее вредными для зародыша.

3. *Стадия дыхания атмосферным кислородом и питания белком яйца* (длится от 7-8-го до 18-19-го дня) наиболее типично для этой стадии сильное развитие аллантоиса. Образующаяся в его стенке густая сеть сосудов вместе с серозной оболочкой прилегает непосредственно к подскорлуповой пленке, что резко улучшает снабжение кислородом. Обилие кислорода облегчает усвоение жиров. Зародыш за это время превращается в полностью сформированный плод, который питается преимущественно за счет белковой оболочки. Последняя к этому времени сильно уплотняется и обрастает серозной оболочкой. Особенно увеличивается использование белка между 13-м и 16-ым днем. Значительно возрастает минеральный обмен вследствие начавшегося растворения скорлупы. Аммиак синтезируется в мочевую кислоту, откладывающуюся в полости аллантоиса. Способность к такому синтезу очень характер-

на для птиц, она возникает в результате адаптации к длительному развитию в оболочках яйца. Мочевая кислота в отличие от мочевины нерасщепима и не оказывает на организм вредного воздействия.

4. *Стадия потребления кислорода воздушной камерой яйца* охватывает срок с 18-го дня до наклева. В связи с начавшимся обратным развитием аллантоиса цыпленок к началу этого периода снова испытывает недостаток в кислороде. Он проклеывает внутренний листок подскорлуповой пленки и начинает дышать воздухом, скопившимся в воздушной камере, т.е. переходит к легочному типу дыхания. Этим обуславливается включение малого круга кровообращения, в сосудах впервые появляется чистая артериальная кровь, ткани обогащаются кислородом, и обмен веществ значительно усиливается.

5. *Стадия вылупления* длится с 20-21-го дня. Цыпленок питается желтком, поступающим непосредственно в полость кишечника в следствии впячивания желточного мешка внутрь. Желточный мешок, вдавливаемый в полость тела сокращением брюшной мускулатуры, перемещается по пупочному канатику и сжимает его сосуды. Аллантоидное кровообращение прекращается, и все внезародышевые оболочки отмирают. Цыпленок, освободившийся от оболочек, проклеывает скорлупу и выходит из яйца.

Есть и другая, более простая периодизация (Г.А. Шмидт и М.Н. Рогозина), в соответствии с которой выделяются: 1) *зародышевый период* (1-7-ой день) – питание осуществляется сначала питательными веществами латексы и затем с помощью желточных сосудов, последние доставляют кислород. Желток сильно увеличивается в объеме и разжижается, так как в него входит основная масса воды и уплотняющегося белка; 2) *предплодный период* (8-12-й день) – постепенный переход к аллантоидному дыханию. Освобождающиеся от этой функции сосуды желточного мешка усиливают доставку питательных веществ. Эти сосуды теряют связь с поверхностью и врастают в образующиеся в это время складки стенки желточного желтка, т.е. проникают глубже в массу желтка; 3) *плодный период* (13-19-й день) – расцвет аллантоидного типа дыхания (в конце этого периода совершается переход к дыханию кислородом воздушной камеры), проглатывание белка, т.е. переход к кишечному типу дыхания; 4) *период вылупления* (20-21-й день) – кишечное питание желтком, дыхание легкими.

Можно пользоваться любой из этих классификаций. Важно помнить, что в их основе лежит смена способов питания. Через 30–36 часов инкубации зародыш неизбежно оказывается в критическом положении, так как только на этот срок ему хватает питательных веществ, заключенных в латексе. Выход из этого положения может быть только один –

своевременное и полное развитие сосудов желточного мешка. Неудивительно, что на второй третий день инкубации (1-й критический период) может погибнуть довольно значительное число эмбрионов. Вторым таким периодом (8–9 день инкубации) является переход от желточного питания к питанию белком и к аллантоидному дыханию. Третьим опасным критическим периодом считают (19–20 день) – переход к дыханию кислородом воздушной камеры.

В критические периоды развития зародыш или плод бывают наименее стойкими к внешним воздействиям, и птицевод должен считаться с множеством факторов, способных нанести молодому организму непоправимый вред. Например, недостаток витамина Е приводит к недоразвитию желточного кровообращения, гиповитаминоз Н (недостаток биотина) – к массовой гибели зародышей в первую неделю и в последние три дня.

ГЛАВА 9.

ВНУТРИУТРОБНОЕ РАЗВИТИЕ (ЭМБРИОГЕНЕЗ МЛЕКОПИТАЮЩИХ)

Млекопитающие по сравнению со своими предками – рептилиями и птицами – обладают значительно более высокой организацией и развиваются дольше. Низшие млекопитающие, утконос и ехидна, еще откладывают богатые желтком яйца, очень похожие на яйца рептилий. Утконос высиживает их в гнезде, а ехидна вынашивает в сумке, образованной складкой кожи, в которую открываются молочные железы. Дробление и дальнейшее развитие зародыша очень сходно с таковым у рептилий и птиц. У сумчатых зародыш некоторое время остается в матке, но связь его с материнским организмом еще очень несовершенна. Детеныш рождается недоразвитым, не способным к сосанию. Развитие продолжается в сумке матери: сосок, оказавшись во рту детеныша, вытягивается и встает в начальный отдел пищевода. Молоко вводится в пищевод детеныша сокращением мускулатуры молочной железы.

Детеныши высших млекопитающих рождаются уже вполне сформированными. Правда, и у высших млекопитающих есть существенные видовые различия в степени зрелости новорожденных. Хищники рожают еще слепых и неспособных к самостоятельному передвижению детенышей, так как мать может обеспечить им безопасность. У новорожденных копытных хорошо сформированы органы чувств, и животные почти сейчас же после рождения способны следовать за стадом. Длительность внутриутробного развития зависит от состояния зрелости рождаемых детенышей и степени совершенства связи между зародышем и маткой. Зародышевые оболочки и ткани матки вступают в тесное взаимодействие, образуя *детское место*, или *плаценту*, посредством которой зародыш снабжается всем необходимым, и удаляются продукты его обмена.

Дробление олиголецитальных яиц млекопитающих полное, неравномерное, происходит относительно медленно. Например, у кролика в течение первых суток зигота успевает разделить только на два blastomeres. Последующие деления наступают значительно неравномерно: одни blastomeres, более светлые, делятся значительно быстрее, поэтому и зародыше может быть нечетное число blastomeres – 3, 5, 7 и т.д. К концу дробления зародыш состоит из кучки темных клеток *зародышевого узелка* (эмбриобласта) и поверхностного слоя светлых клеток – *трофобласта* (tropho – пища). Эмбриобласт в основном используется на построение тела зародыша; трофобласт образует временную оболочку, обеспечивающую питание последнего.

но в трофобласт. При этом часть трофобласта, находившаяся над эмбриобластом, отмирает и разрывается, так что зародыш до образования амниона ничем не прикрыт.

В зародышесвом диске возникает первичная полоска и гензеновский узелок. Как и у птиц, материал хорды подворачивается внутрь в области узелка и растет вперед в виде головного отростка. Материал мезодермы перемещается в первичной полоске.

Уход многих клеток вглубь зародыша приводит к образованию на месте гензеновского узелка первичной ямки, а в области первичной полоски — первичной бороздки.

Таким образом, развитие зародышевых листков и закладка осевых органов при этом типе развития протекают почти так же, как у птиц. Эктодерма еще распластанного зародыша переходит в трофобласт. Последний в месте соприкосновения его со стенкой матки утолщается, образуя ворсинки (*первичные ворсинки*), вдающиеся в углубления слизистой оболочки матки. Внезародышевая эктодерма также является прямым продолжением внутризародышевой энтодермы. У кролика энтодерма не обрастает полностью всю внутреннюю поверхность трофобласта. В желточном мешке вскоре формируются внеэмбриональные кровеносные сосуды, соединяющиеся по периферии в одно общее кольцо — *краевой, или концевой синус*. Мезодермальные мешки разрастаются между экто- и энтодермой, образуя сомиты, то есть сегментированную часть мезодермы, а также боковые пластинки, внутренний и наружный листки которых выстилают *целом* (вторичную полость тела), переходящий во внезародышевую полость — *экзоцелом*.

Вследствие быстрого разрастания эктодермы зародышевого диска последняя начинает изгибаться, образуя амниотические складки, срастающиеся затем в общий амнион. Следовательно, при этом типе развития, так же как у рептилий и птиц, амнион складчатый. Наружные листки складок, прямо переходящие в трофобласт, тоже смыкаются над зародышем в одну оболочку, напоминающую серозную оболочку птиц. К этой оболочке изнутри подрастает мезодерма, дающая начало кровеносным сосудам. Так возникает довольно сложно построенная наружная зародышевая оболочка — *хорион* (chorion — кожа). Вместо бывших ранее примитивных первичных ворсинок, представляющих собой простые выпячивания трофобласта, в хорионе развиваются *вторичные ворсинки*, значительно более крупные, ветвящиеся, снабженные кровеносным и сосудами. Хорион вместе с окружающими его тканями матки образует плаценту, описываемую в курсах микроскопической анатомии и акушерства. Одновременно с амниотическими складками закладывается туловищная складка: зародыш приподнимается над желточным меш-

ком, кишечная энтодерма свертывается в трубку, сообщающуюся с желточным мешком только узким желточным протоком.

Наконец энтодерма задней части кишечника образует выпячивание — *аллантоис*. Так как у млекопитающих мочевины из тела зародыша сразу же выделяется через плаценту в кровь матери, то в отличие от птиц аллантоис у них вовсе не является мочевым мешком (правда, его проксимальная часть позже участвует в образовании мочевого пузыря). Его мезодерма дает начало кровеносным сосудам, подрастающим к хориону.

Описанные выше отношения у животных разных видов сильно варьируются. У кролика и лошади желточный мешок подстилает довольно значительную часть хориона, входящую в состав *желточной плаценты*. Аллантоис, вначале небольшой, затем быстро развивается. Его сосуды вступают в связь с частью хориона, участвующей вместе с тканями матки в образовании *аллантоидальной плаценты*. По мере развития последней, желточная плацента утрачивает значение в питании зародыша. Из-за развития желточного мешка и аллантоиса амнион достигает больших размеров.

У многих млекопитающих желточный мешок не играет большой роли в питании, и желточная плацента не образуется. Можно проследить закладку и дальнейшую судьбу зародышевых оболочек во время развития. Отчетливо видно прогрессивное уменьшение, конечно, относительное, желточного мешка. Связанные с хорионом сосуды проходят в мезодерме аллантоиса, уже превратившейся во внезародышевую мезенхиму. Зародыш, окруженный объемистой амниотической полостью, как бы подвешен на пупочном канатике.

Итак, I тип развития млекопитающих, свойственный, в частности, сельскохозяйственным животным, характеризуется образованием «плевроамниона», то есть водной оболочки, возникающей путем слияния амниотических складок. Часть трофобласта, расположенная над зародышевым диском, временно разрывается, и зародыш вплоть до образования амниона лежит на самой поверхности, хотя и не соприкасается непосредственно с относительно грубыми тканями матки. Несмотря на значительное сходство в развитии с рептилиями птицами, у млекопитающих отмечают одну типичную особенность: значительно ускоряется развитие внезародышевых частей. Вместо эктодермальной серозной оболочки, постепенно обрастающей всю поверхность желтка, у них сразу, еще при дроблении, возникает трофобласт, даже опережающий развитие эмбрионального узелка.

Дальнейшее ускорение образования зародышевых оболочек привело к возникновению другого типа развития, свойственного в основном только приматам.

II тип. Развитие приматов. У человека и обезьян не только трофобласт, но и внезародышевая мезодерма развиваются независимо от зародыша. Бывают случаи, когда после гибели зародыша зародышевый пузырь продолжает расти, создавая картину ложной беременности. Даже в самом эмбриональном узелке при относительной задержке развития тела зародыша происходит быстрая закладка желточного мешка и амниона. Вторая особенность развития приматов — у них часть трофобласта, расположенная над эмбриональным узелком, не только не развивается, а наоборот, быстро утолщается, создавая тесную связь с материнским организмом. Зародыш приматов во все время развития окружен трофобластом. Последний содержит ферменты, разрушающие соединение ткани матки, вследствие чего зародышевый пузырь погружается вглубь слизистой оболочки, и обеспечивается непрерывный контакт трофобласта с кровью матери.

Зародышевый пузырь еще до гастрюляции содержит рыхлолежащие клетки внезародышевой мезодермы, отщепляющиеся от трофобласта. В эмбриональном узелке, отделенном от трофобласта внезародышевой мезодермой, обособляется путем деламинации слой энтодермы, разрастающейся затем в *желточный пузырек*. В остальной эктодермальной части эмбриобласта клетки также расщепляются, возникает сначала небольшая полость, вскоре увеличивающаяся и превращающаяся в *амниотический пузырек*. Таким образом, на месте бывшего зародышевого узелка (эмбриобласта) возникают желточный и амниотический пузырьки. Части этих пузырьков, обращенные друг к другу, утолщаются; утолщенная часть стенки желточного пузырька представляет собой энтодерму зародыша, а эктодермой его оказывается утолщенная часть стенки амниотического пузырька. Так возникает двухслойный зародышевый щиток, в котором затем образуются первичная полоска и гензеновский узелок, и происходит перемещение материала хорды и мезодермы. Внезародышевые части желточного и амниотического пузырьков разрастаются, превращаясь соответственно в желточный мешок и в амнион.

На поперечном разрезе через первичную полоску видно перемещение мезодермальных клеток, распространяющихся между экто- и энтодермой. Зародыш вместе с амнионом и желточным мешком прикреплен к трофобласту тяжом внезародышевой мезодермы, называемым *зародышевой ножкой*. Иногда эту ножку называют аллантоидной, так как позже в нее вырастает аллантоис. В амниотическую ножку уже вырастает

аллантаис, сосуды которого и создают связь зародыша с плацентой. Все последующие изменения протекают примерно так же, как и у остальных млекопитающих.

Таким образом, развитие приматов характеризуется особенно ускоренным образованием зародышевых оболочек. Вместо «складчатого» амниона птиц у большинства млекопитающих у них «расщепленный» амнион, возникающий путем расщепления зародышевого узелка и образования полости; у приматов мощно развит трофобласт и имеется плацента, обеспечивающая самый тесный контакт с материнским организмом.

Стадии внутриутробного развития млекопитающих. Выше были рассмотрены основные типы внутриутробного развития высших (плацентарных) млекопитающих, причем выяснилось, что в одних случаях (лошадь, кролик) в питании зародыша играют важную роль сосуды и желточного мешка, и аллантаиса. Обе эти оболочки подрастают к хориону, поэтому у зародышей млекопитающих существуют одновременно и желточная, и аллантаидная плаценты. У зародыша лошади желточная плацента сохраняется более полутора месяцев, а у кролика – в течение всего внутриутробного развития.

Эмбриогенез лошади пока еще изучен недостаточно. Известно, что на 28-е сутки желточный мешок занимает по объему более половины зародышевого пузыря. Аллантаис появляется между 24-26-ми сутками, а аллантаидная плацента – у 28-суточного зародыша. По мере дальнейшего развития аллантаиса и исчезновения желточной плаценты зародышевый пузырь лошади вытягивается в длину, становится похожим на толстое веретено, а затем принимает форму объемистого мешка длиной 140 см и более.

Значительно лучше изучено внутриутробное развитие жвачных и особенно крупного рогатого скота. Оно проходит в несколько периодов (по Г.А. Шмидту, в упрощенном виде).

Зародышевый (эмбриональный период). 1) 1-7-е сутки – *стадия дробления*. Зародыш еще не получает извне питательных веществ. Источником питательных веществ служит бескислородное расщепление веществ, содержащихся в яйце.

2) 9-19-е сутки – *стадия питания и дыхания трофобласта*. Формируется зародышевый пузырь, начинающий быстро разрастаться к концу этой стадии. Появляются зародышевый диск, зародышевые листки и осевые органы. Начинается развитие желточного мешка, формируется амнион.

3) 20-30-е сутки – *стадия питания и дыхания посредством сосудов желточного мешка*. Длится она очень недолго, так как у жвачных

желточный мешок быстро редуцируется, и настоящая желточная плацента не образуется. Формируется пищеварительный канал; каудальная часть последнего дает начало аллантоису, имеющему на первых порках вид веретенообразного тонкостенного мешка. Развивается первичная почка.

4) 24-35-е сутки – *стадия питания и дыхания с помощью сосудов аллантоиса*, образующего вместе с трофобластом (хорионом) пока еще примитивную плаценту. К концу этой стадии строение плаценты усложняется, появляются слабо развитые котиледоны – овальные утолщения, получившиеся из наиболее длинных ворсинок хориона, вступающих в тесный контакт с тканями матки. В результате усовершенствования связи с материнским организмом рост зародыша резко ускоряется. Закладываются все остальные органы тела, на чем и заканчивается эмбриональное развитие в собственном смысле этого слова. В длину такой зародыш достигает 4,6 см (по обводу).

Таким образом, в зародышевый период развиваются все временные органы зародыша (зародышевые оболочки), а в теле закладываются все системы органов, построенные еще очень примитивно.

Предплодный период. 5) 35–50 сутки (приблизительно) – *ранний предплодный период*. Число котиледонов увеличивается. Закладывается молочная железа. Формируется хрящевой скелет.

6) 50–60-е сутки – *поздний предплодный период*. Котиледоны появляются в части хориона, расположенной в другом, «небеременном» роге матки. Определяется пол плода. Начинается строение скелета.

Плодный период. 7) 61–120-е сутки – *ранний плодный период*. Плодный пузырь и плацента вполне развиты. Отчетливо видны не только видовые, но и породные признаки.

8) 5–9-й месяцы – *поздний плодный период*. Продолжается дальнейший рост уже сформированного в основном плода.

Подобным образом развиваются и овцы. Предплодный период у них начинается с 29-х, а плодный с – 45-х суток после оплодотворения. У свиней зародышевый период длится три недели, а предплодный – до начала второго месяца супоросности.

В общих чертах можно считать установленным, что в зародышевый период сначала появляются признаки, типичные для всех позвоночных (осевые органы), а затем – характеризующие млекопитающих. В предплодный период уже отчетливо выражены признаки семейства (например, парнокопытных животных), и, наконец, в плодный последовательно развиваются видовые, породные и индивидуальные особенности животного. Эту последовательность подметил еще Бэр. Конечно, из этого правила имеются и исключения, обусловливаемые потребностями

развивающегося организма. Например, сердце и печень развиваются настолько быстро, что их закладки кажутся непропорционально большим. Ускоренное развитие сердца объясняется ранним возникновением желточного и аллантоидного кровообращения. Печень у зародыша играет роль кроветворного органа, участвует в синтезе в обезвреживании веществ, поступающих через плаценту.



Рисунок 64 – Развитие эмбрионов кошки

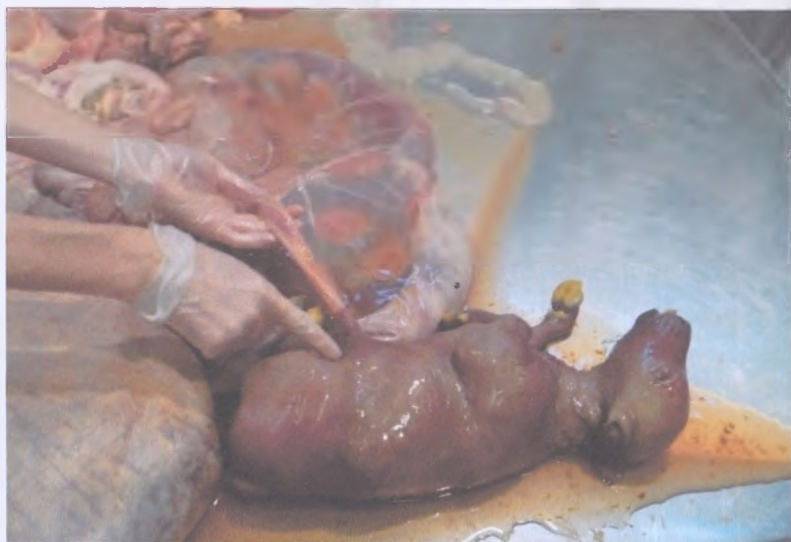


Рисунок 65 – 6-месячный эмбрион крупного рогатого скота

При взаимообусловленности процессов развития зародыша малейшее нарушение их, особенно в ранние стадии, может привести к самым тяжелым последствиям. Так случается, например, после воздействия даже слабых терапевтических доз ионизирующего облучения на организм матери. Недостаток витамина А у самки часто сказывается на ее потомстве, страдающем нарушением зрения, недоразвитием почек и половой системы. Если крысам на 10–13-й день беременности давать пищу, лишенную фолиевой кислоты (витамин В_с), то $\frac{2}{3}$ их потомства будут с различными уродствами. Высокая смертность зародышей наблюдается в случае, если беременную крысу подержать 1–4 часа при 39 °С, а также при гипоксии, то есть при недостаточности кислорода. Гипоксия может возникнуть и вследствие недостаточной функции органов дыхания и сердечно-сосудистой системы.

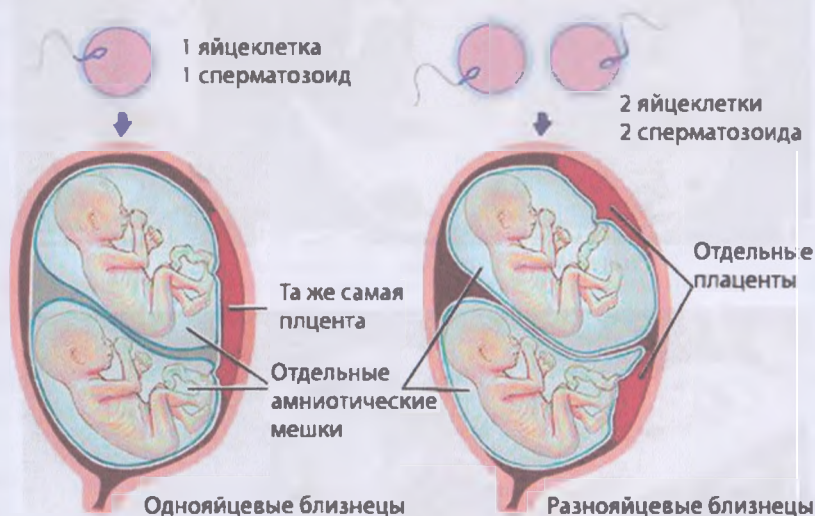


Рисунок 66 – Близнецы млекопитающих

При описании стадий развития у птиц уже говорилось об опасности для молодого организма критических периодов, сопровождающихся резким изменением условий его существования. В еще большей степени это относится к развитию млекопитающих. Успех имплантации и плацентации определяется физиологическим состоянием и зародыша, и матери. Экспериментальная эмбриология и эмбриология патологическая выявляют все новые и новые факторы, влияющие на течение и исход беременности, равно как и на жизнеспособность молодняка. Все более

очевидным становится громадное практическое значение этих наук в борьбе с бесплодием.

Близнецы у млекопитающих. У *однойяйцовых близнецов* – общая плацента. Они имеют одинаковый генотип, всегда одного пола, имеют одинаковую группу крови и внешне очень похожи друг на друга. *Разнойяйцовые близнецы* – развиваются из разных яиц, у каждого своя плацента. Они могут быть как разнополыми, так и однополыми и похожи друг на друга не более, чем братья и сестры от разных беременностей. Возникновение их возможно при одновременном созревании двух и более яйцеклеток.

Таблица 1 – Эмбриональные процессы у крупного рогатого скота

Крупный рогатый скот	
Возраст, сутки	Процессы
1-6	Дробление зиготы в яйцеводе и в роге матки
7-10	Образование бластоцисты, зародышевого диска, энтодермы
10-13	Освобождение бластоцисты от яйцевых оболочек. Увеличение размеров зародышевого пузыря
13-19	Образование вторичной полости тела. Появление амниона, желточного мешка, хориона, начало развития аллантоиса
20	Начало функционирования сердца, закладка сосудов в желточном мешке
21	Превращение нервной пластинки в трубку; начало бранхиомерии
22	Образование хорды, первых сомитов, кишечной трубки
23	Образование лёгких, первичного желудка, закладка органов чувств, эндокринных желёз, мезонефроса
25	Закладка передних конечностей; увеличение числа сомитов до сорока
27-28	Появление вторичной почки. Разделение желудочка сердца на две камеры. Распространение метамерии мезодермы (область хвоста)
31-32	Исчезновение сомитов в передней части тела. Закладка ушной раковины. Конечности имеют форму лопаточек
33-34	Редукция сомитов. Усиленный рост печени, сердца и мезомероса. Закладка гонад. Развитие головы и глазных яблок. Образование у эмбриона лицевых частей. В конечностях намечаются первые лучи (пальцы)

Таблица 2 – Эмбриональные процессы у овец

Овцы	
Возраст, сутки	Процессы
3-4	Дробление зиготы (в яйцеводах). Стадия морулы
5-7	Образование бластодермического пузырька и трофобласта
10	Редукция блестящей зоны (оболочки) на бластоцисте
12	Формирование энтодермы. Образование зародышевого диска, появление амниотических складок
13	Рост зародышевого пузыря в полости рогов матки. Выделение внезародышевой мезодермы. Начало формирования желточного мешка
15-16	Образование первичной полости, нервной пластинки, пяти пар сомитов. Появление альбуминоидных телец в клетках трофобласта. Образование амниона
16-17	Продолжение сегментации. Образование сердца, хорды, мезонефроса, печени. Возникновение первых висцеральных жаберных дуг и карманов. Замыкание кишечной трубки. Развитие сети сосудов в желточном мешке и его обособление. Закладка аллантоиса
19	Прорыв стомодеума в первичную кишку и образование ротовой полости. Возникновение глазных пузырей и слуховых ямок. Появление крупных кровеносных сосудов в аллантоисе
20	Закладка передних конечностей, увеличение количества висцеральных карманов и образование миотомов
21	Образование трахеи. Рост аллантоиса
22	Закладка конечностей: в коже образуется эктодермические колпачки, а в мезенхиме сосуды. Дифференциация пищевода, желудка и кишечника. Закладка поджелудочной железы и дефинитивных вторичных почек. Формирование хрусталика. Редукция желточного мешка
23-24	Закладка щитовидной железы. Срастание хориона с мезодермой. Появление первых котиледонов. Формирование пупочного стебля
25	Начало разделения конечностей на проксимальную и дистальную части; виден карман Ратке. Закладка паращитовидных желез и зубной железы. Дифференцировка мышц в почках конечностей. Закладка лёгких
26-27	Начало подразделение мышечных миотомов на спинную и брюшную части. Возникновение ушных раковин. Появление ареол в плаценте
29	Полная редукция сомитов и бранхиомеров. Образование мышечных трубочек. Дифференцировка пальцев

ГЛАВА 10.

ПЛАЦЕНТА И ЕЕ ТИПЫ У РАЗНЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Плацентой называется комплекс тканевых образований, развивающихся из сосудистой оболочки плода и слизистой оболочки матки для связи плода с материнским организмом, обеспечивающим питание плода.

Плацента – жизненно-важный орган является временно существующим, то есть формируется и функционирует только в период беременности.

В плаценте млекопитающих различают 2 части: материнскую и плодную. От плодной поверхности отходит пуповина. Пуповина представляет собой шнуровидное образование, соединяющая плод и плаценту. В пуповине находятся три сосуда: один несущий артериальную кровь и два – венозную кровь.

Функции плаценты:

- 1) обеспечение транспорта кислорода и углекислого газа плоду;
- 2) доставка к плоду необходимых ему питательных веществ;
- 3) гормональная функция, то есть обеспечивает выработку необходимых гормонов – хорионический гонадотропин и прогестерон, релаксин (единственный гормон у собак и кошек);
- 4) барьерная функция, с помощью плацентарного барьера, который обеспечивает избирательную проницаемость веществ (у многих животных барьерная функция считается слабо выраженной, так как многие, даже вредные вещества и микроорганизмы могут проникать к плоду);
- 5) участие в формировании иммунитета плода.

Материнская часть плаценты может быть:

1) отпадающей – у приматов; в процессе прививки зародыша плацентарный участок слизистой оболочки настолько разрушается под влиянием ферментативного действия ворсин хориона, что в результате растворения тканей слизистой оболочки и плотного сращения с ней плацентарной части хориона ворсины плодной плаценты оказываются погруженными в специальные лакуны, в которых циркулирует материнская кровь.

2) неотпадающей – у всех сельскохозяйственных животных.

По характеру связи плодной и материнской частей плаценты бывают:

- 1) ахориальная (кенгуру, самка кита);
- 2) эпителиохориальная (кобыла, свинья, верблюдица);
- 3) десмохориальная (корова, овца, коза);

- 4) эндотелиохориальная (плотоядные);
- 5) гемохориальная (крольчиха, крыса, обезьяна).

По характеру питания плода плаценты разделяются на гистiotрофные, при которых плодная часть плаценты всасывает питательные вещества, образовавшиеся вследствие разжижения и растворения тканей ферментами хориона, и на эмбриотрофные, когда материнская часть плаценты вырабатывает особый секрет-эмбриотроф (маточное молочко), всасываемый ворсинками плодной части плаценты.



Рисунок 67 – Типы плацент

Эпителиохориальная плацента. В ее составе эпителий хориона соприкасается с эпителием слизистой оболочки матки, причем ворсинки хориона проникают в маточные крипты. Питательным веществом является маточное молоко, выделяемое эпителием слизистой оболочки матки. Этот тип плаценты характерен для копытных млекопитающих. Анатомически она *диффузная плацента* – ее ворсинки развиваются по всей поверхности хориона.

Десмохориальная плацента. В этом случае ворсинки хориона разрушают эпителий слизистой оболочки матки и контактируют с ее соединительной тканью. Питательные вещества ворсинки берут из соединительной ткани той же слизистой оболочки. Из соединительной ткани эти вещества поступают в кровеносную систему зародыша. Этот тип плаценты встречается у жвачных. Анатомически она *котиледонная плацента* – ворсинки хориона расположены кустиками – котиладельонами. Они соединяются с утолщениями стенки матки, которые именуются *карункулами*. Комплекс *котиладельон – карункул* называется *плацентомом*.

Эндотелиохориальная плацента. Ворсинки хориона разрушают соединительную ткань слизистой оболочки матки и соприкасаются с эндотелием ее сосудов. Питательные вещества поступают через эндоте-

лий сосудов в ворсинки хориона. Этот тип плаценты наблюдается у хищных млекопитающих. Анатомически она **поясная плацента** – зона залегания ворсинок хориона в виде широкого пояса окружает плодный пузырь. У собак и кошек этот пояс окружает плодный пузырь полностью, а у хорьков и енотов – не полностью (то есть две половины пояса).

Гемохориальная плацента. Ворсинки хориона разрушают стенку кровеносных сосудов, на месте которых в дальнейшем образуются кровавые лакуны. Питание зародыша осуществляется осмотическим путем (через стенку ворсинок хориона) из крови матери. Однако кровь матери и плода никогда не смешивается! Этот тип плаценты встречается у приматов, а, следовательно, и у человека. Анатомически она **дискоидальная плацента** – зона контакта ворсинок хориона и стенки матки имеет форму диска.

ГЛАВА 11. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ТКАНЬ, КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ И ЖЕЛЕЗЫ

11.1. ПОНЯТИЕ И КОМПОНЕНТЫ, КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Ткань – исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и несклеточных структур, обладающая общностью строения, а иногда и происхождения, и специализированная на выполнение определенных функций.

Ткань – это новый (после клеток) уровень организации живой материи.

Ткань состоит из:

- а) клеток, которые формируют популяции и диффероны;
- б) межклеточного вещества;
- в) производных клеток – симпласта и синцития.

Клеточная популяция – это совокупность клеток данного типа. Например, в рыхлой соединительной ткани (самой распространенной в организме) содержится: популяция фибробластов, популяция макрофагов, популяция тканевых базофилов и другие.

Клеточный дифферон, или гистогенетический ряд – это совокупность клеток данной популяции, находящихся на разных этапах дифференцировки. Исходными клетками дифферона являются:

- стволовые клетки;
- полустволовые;
- молодые (бластные);
- созревающие клетки;
- зрелые или дифференцированные клетки.

Имеется несколько подходов к классификации тканей. Основными являются:

- морфофункциональная;
- генетическая.

Общепринятой является **морфофункциональная классификация**, в соответствии с которой выделяют четыре тканевые группы:

- эпителиальные ткани;
- соединительные ткани (ткани внутренней среды, опорно-трофические ткани);
- мышечные ткани;
- нервные ткани.

Различают *полный дифферон* – когда в ткани содержатся клетки всех этапов развития (например, эритроцитарный дифферон в красном костном мозге или эпидермальный дифферон в эпидермисе кожи) и *неполный дифферон* – когда в тканях содержатся только переходные и зрелые или даже только зрелые формы клеток (например, нейроны центральной нервной системы).

- Клетки в тканях оказывают влияние друг на друга или непосредственно через:
- а) щелевидные контакты – нексусы,
- б) посредством синапсов,
- в) на расстоянии (дистантно) – посредством выделения различных биологически активных веществ (например, лимфокинов, монокинов, келлонов и других).

Имеется несколько теорий развития тканей в филогенезе. Наиболее значительными из них являются:

- **закон параллельных рядов** (А. А. Заварзин) – ткани животных разных классов и видов, выполняющие одинаковые функции, имеют сходное строение, так как развиваются они параллельно у разных животных филогенетического древа;
- **закон дивергентной эволюции тканей** (Н. Г. Хлопин) – в филогенезе происходит расхождение признаков тканей и появление новых разновидностей ткани в пределах тканевой группы, что приводит к усложнению животных организмов и увеличению разнообразия тканей.

Состояние структурных компонентов тканей и их функциональная активность постоянно изменяются под воздействием внешних факторов. Прежде всего отмечаются ритмические колебания структурно-функционального состояния тканей – биологические ритмы:

- суточные;
- недельные;
- сезонные;
- годовые.

Внешние факторы могут вызывать *адаптивные* (приспособительные) изменения и *деадаптивные*, приводящие к распаду тканевых компонентов. Имеются регуляторные механизмы (внутриклеточные, межклеточные, организменные), обеспечивающие поддержание структурного гомеостаза.

Современная келлоновая теория: внутриклеточные регуляторные механизмы обеспечиваются, в частности, способностью зрелых клеток выделять биологически активные вещества – *келлоны*, угнетающие

размножение молодых (стволовых и бластных) клеток этой же популяции. При гибели значительной части зрелых клеток выделение кейлонов уменьшается, что стимулирует пролиферативные процессы и приводит к восстановлению численности клеток данной популяции.

11.2. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Эпителиальные ткани, или эпителий образуют внешние и внутренние покровы организма, а также большинство желез.

Функции эпителиальной ткани:

- защитная (барьерная);
- секреторная (секретирует ряд веществ);
- экскреторная (выделяет ряд веществ);
- всасывательная (эпителий желудочно-кишечного тракта, полости рта).

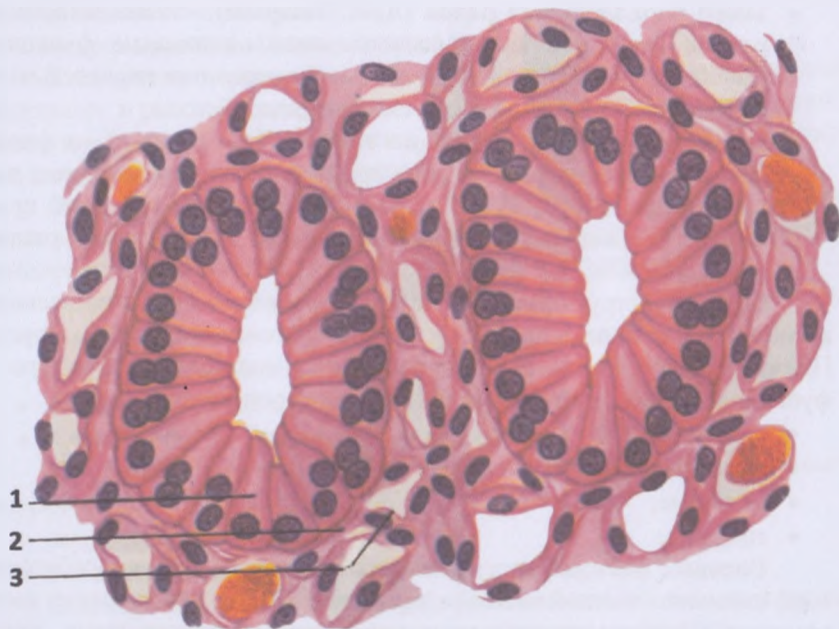


Рисунок 68 – Однослойный цилиндрический эпителий собирательных трубок почки.

*1 – клетки цилиндрической формы; 2 – базальная мембрана;
3 – соединительная ткань и сосуды*

Структурно-функциональные особенности эпителиальных тканей:

- 1) эпителиальные клетки всегда располагаются пластами;
- 2) эпителиальные клетки всегда располагаются на базальной мембране;
- 3) эпителиальные ткани не содержат кровеносных и лимфатических сосудов, **ИСКЛЮЧЕНИЕ** – сосудистая полоска внутреннего уха (кортиева орган);
- 4) эпителиальные клетки строго дифференцированы на апикальный и базальный полюс;
- 5) эпителиальные ткани имеют высокую регенераторную способность;
- 6) в эпителиальной ткани имеется преобладание клеток над межклеточным веществом или даже его отсутствие.

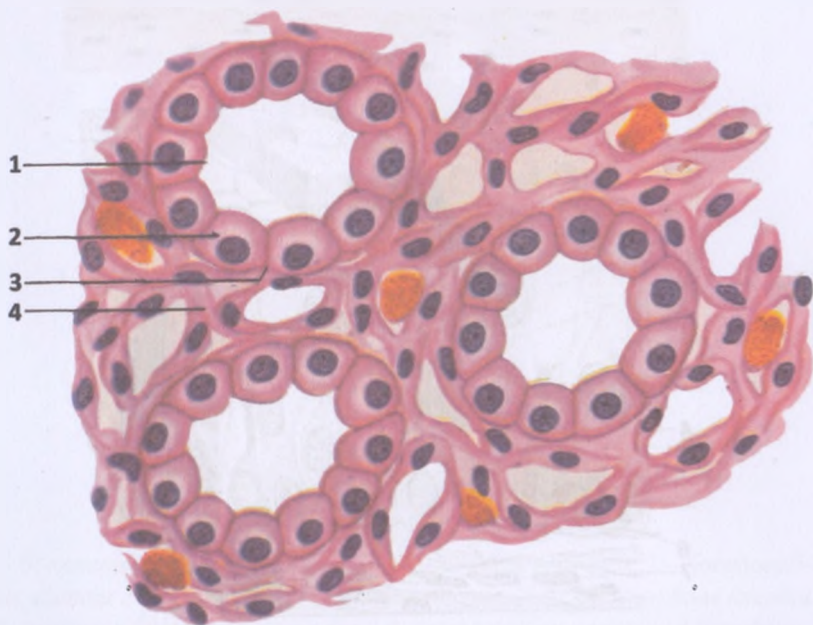


Рисунок 69 – Однослойный кубический эпителий почечных канальцев.

1 – просвет канальца; 2 – кубические клетки; 3 – базальная мембрана; 4 – соединительная ткань и сосуды

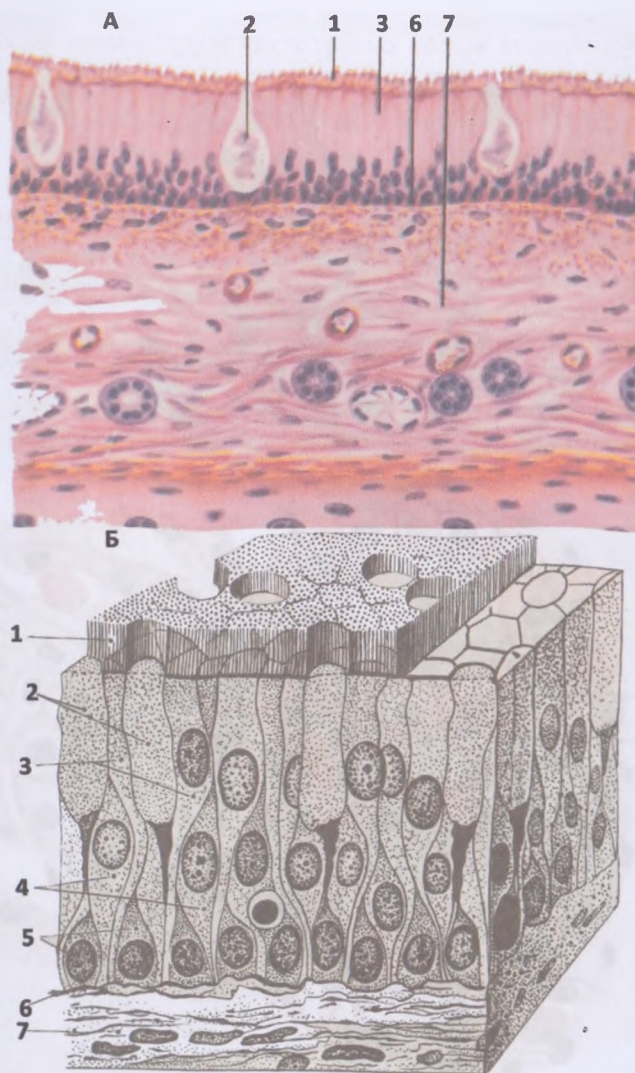


Рисунок 70 – Многорядный реснитчатый (мерцательный) эпителий.

А – гистологический срез; *Б* – схематическое изображение;

1 – клеточные реснички; *2* – бокаловидные железы (клетки);

3 – реснитчатые (мерцательные) клетки; *4* – длинные вставочные клетки; *5* – короткие вставочные клетки; *6* – базальная мембрана;

7 – соединительная ткань

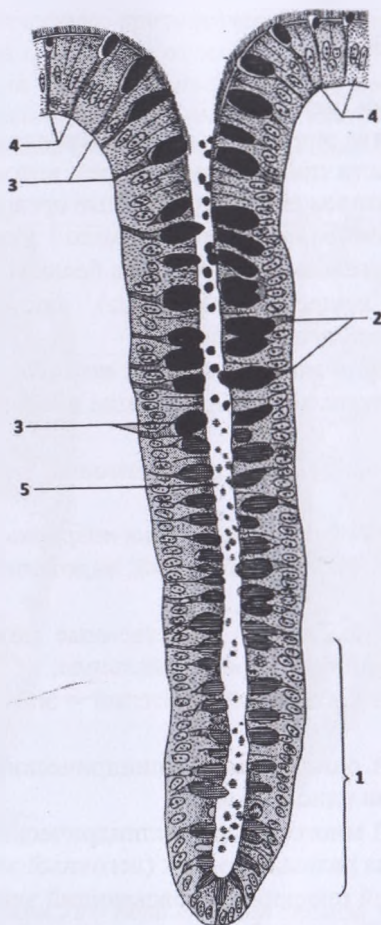


Рисунок 71 – Простая неразветвленная трубчатая железа (кишечная крипта).

1 – бокаловидные клетки в начале образования секрета; 2 – бокаловидные клетки с большим количеством секрета; 3 – бокаловидные клетки с меньшим количеством секрета; 4 – отмирающие клетки с остатками секрета; 5 – просвет железы

Структурные компоненты эпителиальной ткани:

Эпителиоциты – являются основными структурными элементами эпителиальных тканей. Располагаются в эпителиальных пластах вплотную и связаны между собой различными типами межклеточных контактов:

- простыми;
- десмосомами;
- плотными;
- щелевидными (нексусами).

В большинстве эпителиальных клеток ядро локализуется базально, а в апикальной части присутствует секрет, который вырабатывает клетка, в середине расположены все остальные органеллы клетки.

Базальная мембрана – толщина около 1 мкм, состоит из:

- тонких коллагеновых фибрилл (из белка коллагена 4 типа);
- аморфного вещества (матрикса), состоящего из углеводно-белково-липидного комплекса.

Классификация эпителиальных тканей:

- покровные эпителии – образующие внешние и внутренние покровы;
- железистые эпителии – составляющие большинство желез организма.

Морфологическая классификация покровных эпителиев:

- однослойный плоский эпителий, эндотелий – выстилает все сосуды;
- мезотелий – выстилает естественные полости животных: плевральную, брюшную, перикардальную;
- однослойный кубический эпителий – эпителий почечных канальцев;
- однослойный однорядный цилиндрический эпителий – ядра располагаются на одном уровне;
- однослойный многорядный цилиндрический эпителий – ядра располагаются на разных уровнях (легочный эпителий);
- многослойный плоский ороговевающий эпителий – кожа;
- многослойный плоский неороговевающий эпителий – полость рта, пищевод, преджелудки жвачных, влагалище (у коров только преддверие влагалища);
- переходный эпителий – форма клеток этого эпителия зависит от функционального состояния органа, например, мочевого пузыря.

Многослойный эпителий подразделяют на многослойный плоский ороговевающий, многослойный плоский неороговевающий, многослойный кубический (многослойный кубический и призматический всегда неороговевающий) и, наконец, переходный. Название плоский, кубический или призматический зависит от формы клеток поверхностного слоя. Если поверхностный слой клеток имеет уплощенную форму, то эпителий называется плоским, а все нижележащие слои могут иметь

различную форму: кубическую, призматическую, неправильную и т. д. Однослойный эпителий отличается от многослойного тем, что все его клетки располагаются на базальной мембране, в то время как в многослойном эпителии только один базальный слой клеток связан с базальной мембраной, а остальные слои располагаются один на другом.

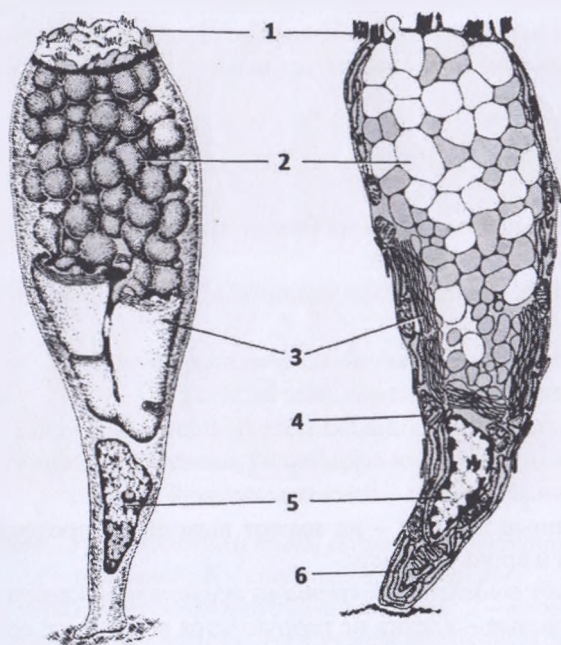


Рисунок 72 – Бокаловидная железа
(схема ультрамикроскопического строения).

- 1 – клеточные микроворсинки; 2 – гранулы слизистого секрета;
3 – внутриклеточный сетчатый аппарат; 4 – митохондрии; 5 – ядро;
6 – гранулярная эндоплазматическая сеть

Переходный эпителий (epithelium transitinale) выстилает мочевыделительные пути, развивается из мезодермы – частично из аллантоиса. Этот эпителий включает 3 слоя: базальный, промежуточный и поверхностный. Клетки базального слоя мелкие, темные; промежуточного – более крупные, светлые, имеют грушевидную форму; поверхностного слоя – самые крупные, содержат одно или несколько круглых ядер. В остальных многослойных эпителиях поверхностные клетки мелкие.

Эпителиоциты поверхностного слоя переходного эпителия соединяются друг с другом при помощи замыкательных пластинок. Эпителий называется переходным потому, что имеет черты многорядного однослойного и многослойного эпителия. При растяжении стенки мочевыделительных органов, например мочевого пузыря, в момент наполнения его мочой толщина эпителия уменьшается, поверхностные клетки уплощаются. При удалении мочи из мочевого пузыря эпителий утолщается, поверхностные клетки приобретают куполовидную форму. *Функция* этого эпителия – барьерная (препятствует выходу мочи через стенку мочевого пузыря).

11.3. ЖЕЛЕЗЫ И ТИПЫ СЕКРЕЦИИ

Железистый эпителий образует подавляющее большинство желез организма. Он состоит из:

- железистых клеток – glanduloцитов;
- базальной мембраны.

Классификация желез по количеству клеток:

- одноклеточные (бокаловидная железа);
- многоклеточные – подавляющее большинство желез.

По способу выведения секрета из железы и по строению:

- экзокринные железы – имеют выводной проток;
- эндокринные железы – не имеют выводного протока и выделяют гормоны в кровь и лимфу.

По способу выделения секрета из железистой клетки:

- мерокриновые – клетка не разрушается в процессе секреции (потовые и слюнные, поджелудочная железа);
- апокриновые – апикальная часть клетки немного разрушается в процессе секреции (молочная железа, некоторые потовые железы);
- голокриновые – в процессе секреции клетка полностью разрушается (сальные железы кожи).

По составу выделяемого секрета:

- белковые (серозные);
- слизистые;
- смешанные (белково-слизистые);
- сальные.

По источникам развития:

- эктодермальные;
- энтодермальные;
- мезодермальные.

По строению:

- простые – имеют неразветвленный выводной проток;
- сложные – имеют разветвленный выводной проток;
- разветвленные;
- неразветвленные.

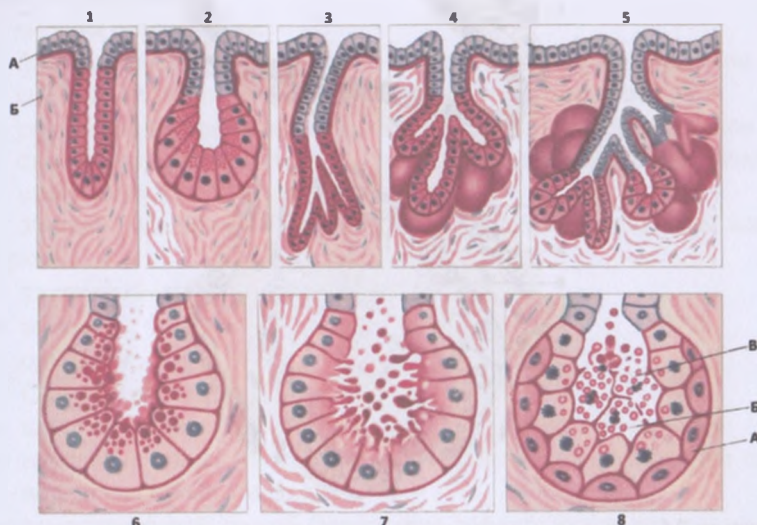


Рисунок 73 – Строение и типы секретиции экзокринных желез.

А – эпителий; Б – соединительная ткань;

1 – простая неразветвленная трубчатая железа; 2 – простая неразветвленная альвеолярная железа; 3 – простая трубчатая железа с разветвленным концевым отделом; 4 – простая альвеолярная железа с разветвленным концевым отделом; 5 – сложная альвеолярно-трубчатая железа; 6 – мерокриновый тип секретиции; 7 – апокриновый тип секретиции; 8 – голокриновый тип секретиции (А – клетки росткового слоя, Б – клетки в стадии гибели, В – распадающаяся клетка)

Экзокринные железы состоят из концевых, или секреторных отделов и выводных протоков. Концевые отделы могут иметь форму альвеолы или трубочки. Если в выводной проток открывается один концевой отдел – железа простая неразветвленная (альвеолярная или трубчатая). Если в выводной проток открывается несколько концевых отделов – железа простая разветвленная (альвеолярная, трубчатая или альвеолярно-трубчатая). Если главный выводной проток разветвляется – железа сложная, она же разветвленная (альвеолярная, трубчатая или альвеолярно-трубчатая).



Рисунок 74 – Альвеолы молочной железы (апокриновый тип секреции).
 1 – железистая альвеола в недейтельном состоянии: а – просвет альвеолы, б – низкопризматический железистый эпителий, в – ядро железистой клетки, г – соединительная ткань; 2 – железистая альвеола в состоянии лактации: а – просвет альвеолы, б – активные эпителиоциты, в – ядро клетки, г – капли секрета в цитоплазме, д – клетки с отпадающей частью цитоплазмы на апикальном конце, е – миоэпителиальная клетка, з – соединительная ткань

Фазы секреторного цикла железистых клеток:

- поглощение исходных продуктов секретообразования;
- синтез и накопление секрета;
- выделение секрета (по мерокриновому или апокриновому типу);
- восстановление железистой клетки.

Примечание: клетки, секретирующие по голокриновому типу (сальных желез), полностью разрушаются, а из камбиальных (ростковых) клеток образуются новые железистые сальные клетки.

11.4. РЕГЕНЕРАЦИЯ ТКАНЕЙ

Регенерация – восстановление клеток, направленное на поддержание функциональной активности данной системы. В регенерации различают такие понятия, как форма регенерации, уровень регенерации, способ регенерации.

Формы регенерации:

- физиологическая регенерация – восстановление клеток ткани после их естественной гибели (например, кроветворение);
- репаративная регенерация – восстановление тканей и органов после их повреждения (травмы, воспаления, хирургического воздействия и так далее).

Уровни регенерации соответствуют уровням организации живой материи:

- клеточный (внутриклеточный);
- тканевой;
- органный.

Способы регенерации:

- клеточный способ (размножением (пролиферацией) клеток);
- внутриклеточный способ (внутриклеточное восстановление оргanelл, гипертрофия и др.);
- заместительный способ (замещение дефекта ткани или органа соединительной тканью, обычно с образованием рубца, например: образование рубцов в миокарде после инфаркта миокарда).

Факторы, регулирующие регенерацию:

- гормоны – биологически активные вещества;
- медиаторы – индикаторы метаболических процессов;
- кейлоны – это вещества гликопротеидной природы, которые синтезируются соматическими клетками, основная функция – торможение клеточного созревания;
- антагонисты кейлонов – факторы роста;
- микроокружение любой клетки.

Интеграция тканей. Ткани, являясь одним из уровней организации живой материи, входят в состав структур более высокого уровня организации живой материи – структурно-функциональных единиц органов и в состав органов, в которых происходит *интеграция (объединение)* нескольких тканей.

Механизмы интеграции:

- межтканевые взаимодействия;
- эндокринные влияния;

- нервные влияния.

Например, в состав сердца входят сердечная мышечная ткань, соединительная ткань, эпителиальная ткань. При заболеваниях органов вначале обычно поражается одна ткань, что затем может сказаться и на состоянии других тканей, благодаря индуктивным межтканевым взаимодействиям.

ГЛАВА 12. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРОВИ

12.1. ФУНКЦИЯ И СОСТАВ КРОВИ

Кровь и лимфа – это ткани внутренней среды организма, они являются разновидностью соединительной ткани.

У данных видов тканей имеются следующие особенности: мезенхимальное происхождение, большой удельный вес межклеточного вещества, большое разнообразие структурных компонентов.

Функции крови делятся на:

- транспортная;
- трофическая;
- дыхательная;
- защитная;
- экскреторная;
- регуляция гомеостаза.

Составные компоненты крови:

- клетки – форменные элементы;
- жидкое межклеточное вещество – плазма крови.

Депо крови – печень, селезенка, кожа и кишечник, в кишечнике может депонироваться до 1 л крови. Потеря животным 1/3 объема крови ведет к летальному исходу. Соотношение частей крови: плазма – 60%, форменные элементы – 40%.

Плазма крови состоит из воды на 90–93% и содержащихся в ней веществ – 7–10%. В плазме содержатся белки, аминокислоты, нуклеотиды, глюкоза, минеральные вещества, продукты обмена. Белки плазмы крови: альбумины, глобулины (в том числе иммуноглобулины), фибриноген, белки-ферменты и другие. Функции плазмы – транспорт растворимых веществ.

Классификация форменных элементов:

- эритроциты;
- тромбоциты;
- лейкоциты.

12.2. ХАРАКТЕРИСТИКА ЭРИТРОЦИТОВ

Эритроциты – это желто-зеленые округлые безъядерные клетки крови, имеющие форму двояковогнутой линзы. Данная форма увеличивает площадь поверхности клетки на 30%, по сравнению с формой шара, что очень важно при газообмене. Имеются видовые особенности – у верблюда, оленя и ламы эритроциты периферической крови имеют

овальную форму. Эритроциты у рыб, амфибий и птиц — это ядросодержащие овальные клетки крови.

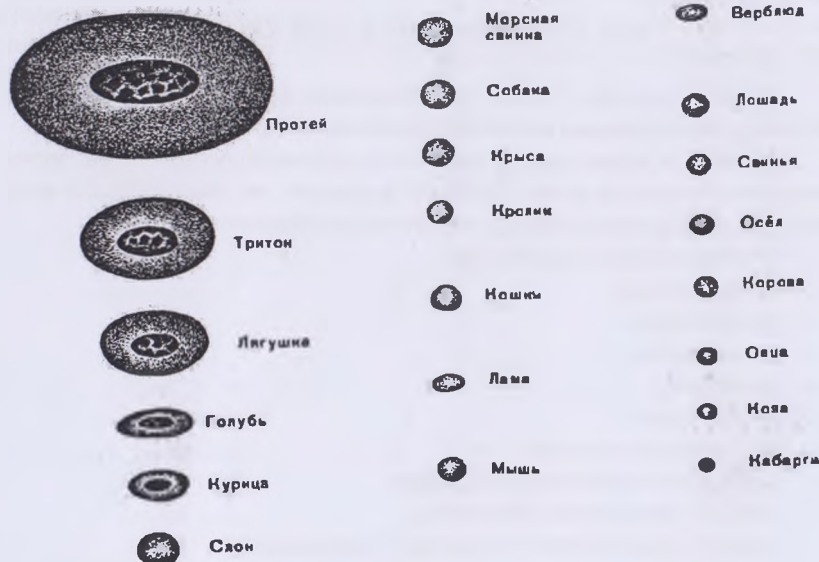


Рисунок 75 – Эритроциты различных животных

Форма эритроцитов:

- двояковогнутые диски – дискоциты (80%);
- остальные 20% составляют сфероциты (шаровидные), планоциты (с плоскими поверхностями), стоматоциты (с выпуклыми поверхностями), эхиноциты (с многочисленными зубчиками на поверхности), седловидные, двоямочные.

Диаметр эритроцитов для сельскохозяйственных и домашних мелких животных составляет 7–8 мкм. В зависимости от размера эритроциты имеют следующую классификацию: а) нормоциты – 7–8 мкм; б) микроциты – 5–6 мкм; в) макроциты – 8–9 мкм; г) гигантоциты – 10–12 мкм; д) ретикулоциты – менее 4 мкм, молодые эритроциты, бедные гемоглобином.

Средняя величина эритроцитов у разных видов животных различна: лошадь – 5,6 мкм, верблюд – 5,5–9,5 мкм, корова – 5,6 мкм, овца – 5,0 мкм, коза – 4,1 мкм, косуля – 4,0–7,5 мкм, собака – 7,3 мкм, кошка – 6,5 мкм, як – 4,6 мкм, слон – 9,4 мкм, свинья – 6,2 мкм, ёж – 6,0 мкм, белая мышь – 5,7 мкм. У птиц средний диаметр эритроцита следующий (в мкм): у гуся –

12,0×7,5, у курицы – 12,0×7,0, у перепелки – 10,0×5,5, у голубя – 14,5×5,5. Поверхность одного эритроцита у разных животных также неодинакова, например: у лошади – 79 мкм², у коровы – 95 мкм², у овцы – 64 мкм², у козы – 38 мкм², у свиньи – 107 мкм² и у гуся – 428 мкм².

Когда изменяется размер эритроцитов – это явление называется *анизоцитоз*, а когда меняется форма – *пойкилоцитоз*. Общее повышение числа эритроцитов в крови – *эритроцитоз*, а уменьшение – *эритропения*.

Эритроциты обладают *деформируемостью* – физиологической способностью изменять свою форму, обеспечивающей им проходимость по микроциркуляторному руслу, т.е. эритроцит без повреждения проходит через капилляры, диаметр которых меньше диаметра самого эритроцита. Данное явление происходит благодаря плазмалемме эритроцита, которая выполняет следующие функции:

а) избирательная проницаемость, которая обеспечивает деформируемость;

б) транспортная – обеспечивает перенос кислорода;

в) покровная – на поверхности располагаются двуокиси углерода, ионы натрия и калия;

г) рецепторная – на плазмалемме располагаются трансмембранные гликопротеины, которые обеспечивают антигенные характеристики эритроцитов;

д) формообразующая – в состав плазмалеммы входят белки – спектрин, которые обеспечивают постоянство двояковогнутой линзы;

е) отграничивающая – препятствует соединению гемоглобина с окисью углерода (угарным газом).

Строение эритроцита: 66% – вода и 33% – белок гемоглобин.

Гемоглобин состоит из белка глобина и железосодержащей части – гема. В легких гем легко присоединяет кислород, в результате гемоглобин превращается в оксигемоглобин. В органах и тканях происходит диссоциация оксигемоглобина на кислород и гемоглобин. Из-за глобина эритроциты обладают оксифилией, окрашиваются в красный цвет зоином.

По насыщенности гемоглобином эритроциты бывают:

- нормохромные;
- гипохромные;
- гиперхромные.

Различают две формы гемоглобина:

- гемоглобин А;
- гемоглобин F – фетальный.

Например, у коровы гемоглобина А – 98%, гемоглобина F – 2%. У новорожденного теленка гемоглобина А – 20%, гемоглобина F – 80%.

Время жизни эритроцитов в крови в среднем 120 суток, после этого они разрушаются в селезенке или красном костном мозге, а железо из них используется для образования новых эритроцитов. Образование эритроцитов из красного костного мозга называется *эритропоэзом*.

Функции эритроцитов:

1. Дыхательная – перенос кислорода в ткани.
2. Транспортная – перенос аминокислот, токсинов, антигенов, антител и др.

12.3. ХАРАКТЕРИСТИКА ТРОМБОЦИТОВ

Тромбоциты, или кровяные пластинки, представляют собой фрагменты цитоплазмы клеток красного костного мозга – мегакариоцитов.

Составные части тромбоцита:

- гиаломер – основа пластинки, окруженная цитолеммой;
- грануломер – зернистость, представленная специфическими гранулами, а также фрагментами зернистой эндоплазматической сети, рибосомами, митохондриями и другими.

Средний размер тромбоцитов – 2–3 мкм, форма округлая, овальная, отростчатая. Сравнительная величина кровяных пластинок у разных видов животных: лошадь – 1,5–3,2 мкм, овца – 1,1–4,8 мкм, коза – 1,1–4,45 мкм, свинья – 1,1–4,8 мкм, собака – 1,1–6,6 мкм, корова – 1,1–4,9 мкм, овца – 0,7–4,4 мкм, коза – 1,1–4,8 мкм, кошка – 0,8–1,0 мкм, кролик – 1,3–3,8 мкм.

По степени зрелости тромбоциты подразделяются на:

- юные;
- зрелые;
- старые;
- дегенеративные;
- гигантские.

Продолжительность жизни тромбоцитов – 7 дней.

У птиц вместо кровяных пластинок имеются истинные клетки – тромбоциты. Они вытянутой формы с крупным ядром, окруженным небольшим количеством цитоплазмы.

Функции тромбоцитов:

- участие в механизмах свертывания крови посредством склеивания пластинок и образования тромба;
- разрушения пластинок и выделения одного из многочисленных факторов, способствующих превращению глобулярного фибриногена в нитчатый фибрин.

12.4. ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕЙКОЦИТОВ

Лейкоциты, или белые кровяные тельца – ядерные клетки крови, выполняющие защитную функцию. Содержатся в крови от нескольких часов до нескольких суток, а затем покидают кровяное русло и проявляют свои функции в основном в тканях. Лейкоциты представляют собой неоднородную группу и подразделяются на несколько популяций.

Классификация лейкоцитов основана на:

- содержании гранул в цитоплазме;
- отношении к красителям по тинкториальным свойствам;
- степени зрелости клеток данного типа;
- морфологии и функции клеток;
- размере клеток.

Классификация лейкоцитов:

зернистые (гранулоциты) – нейтрофилы:

- юные;
- палочкоядерные;
- сегментоядерные;
- эозинофилы;
- базофилы;

незернистые (агранулоциты):

- лимфоциты;
- Т-лимфоциты;
- В-лимфоциты;
- моноциты.

Лейкоцитарная формула – это процентное соотношение различных форм лейкоцитов (к общему числу лейкоцитов – 100%).

Таблица 3 – Лейкограмма животных, %

Вид животного	Базофилы	Эозинофилы	Нейтрофилы			Лимфоциты	Моноциты
			Ю	П	С		
Лошадь	0-1,0 (0,5)	2-6 (4,0)	0-0,5 (0,25)	3-6 (4,5)	45-62 (53,5)	24-44 (34,5)	2-4 (0)
Корова	0-2,0 (1,0)	3-8 (5,5)	0-0,1 (0,05)	2-5 (3,5)	20-35 (27,5)	40-75 (57,5)	2-7 (0)
Свинья	0,3-0,8 (0,55)	4-12 (8,0)	0-2 (1)	3-6 (4,5)	25-35 (30,0)	40-50 (45,0)	2-5
Собака	0-1,0 (0,5)	2,5-9,5 (6,0)	–	1-6 (3,5)	43-72 (57,5)	21-40 (30,5)	1-5

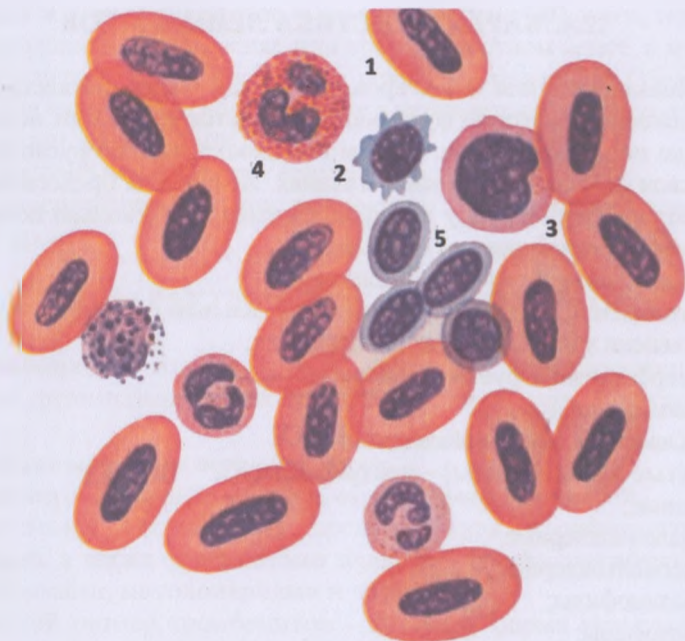


Рисунок 76 – Мазок крови лягушки.

1 – эритроцит; 2 – лимфоцит; 3 – моноцит;
4 – гранулоцит; 5 – тромбоциты

Нейтрофильные лейкоциты, или **нейтрофилы** – самая большая популяция лейкоцитов. У собаки, лошади (так же как у человека) преобладают в крови нейтрофилы, тогда как у коровы, овцы, свиньи и некоторых других животных значительно больший процент составляют лимфоциты.

Морфологические особенности нейтрофилов:

- сегментированное ядро;
- в цитоплазме имеются мелкие гранулы, окрашивающиеся в слабо оксифильный (розовый) цвет.

По степени зрелости нейтрофилы подразделяются на:

- юные (метамиелоциты);
- палочкоядерные;
- сегментоядерные (зрелые).

Юные нейтрофилы встречаются в нормальной крови животных от 0,5–1%. Величина их клетки несколько больше, чем у зрелых. Диаметр юных нейтрофилов (в мкм): у яка – 11,0–13,0, овцы – 10,0–20,0, козы – в среднем 14,2, кролика 7,0–12,0, верблюда – 12,2–13,8.

Палочкоядерные нейтрофилы периферической крови лошади отличаются от юных формой ядра. Ядро то вытянуто в виде палочки (как у многих сельскохозяйственных животных), то загнуто в виде букв С, З, а иногда – в виде цифры 6. Встречаются формы, напоминающие латинские буквы S, V. Диаметр палочкоядерных нейтрофилов (в мкм): лошади – 9,5–14,3, коровы – 11,0–13,0, яка – 11,0–13,0, верблюда – 12,3–13,6, козы – 9,5–14,0, овцы – 9,4–12,8, свиньи – 6,6–15,4, кролика – 7,0–12,0, курицы – 6,0–8,0.

Сегментоядерные нейтрофилы имеют правильную круглую, редко – овальную форму. Диаметр их (в мкм): у лошади – 9,3–13,8, крупного рогатого скота – 11,0–13,0, овцы – 9,0–12,8, козы – 9,3–13,8, верблюда – 12,2–14,0, свиньи – 6,6–15,4, собаки – 8,8–13,4, кролика – 7,0–12,0, курицы – 6,0–8,0. Ядро окрашивается в темно-фиолетовый цвет и разделено на отдельные сегменты, соединяющиеся нитевидной перемычкой. Количество сегментов колеблется от 2 до 5, редко – 6. Располагаются они или как звенья в цепи, или налегают друг на друга, давая причудливые формы L, W, 8, или в виде банта. Зрелые клетки встречаются в нормальной крови животных в большом количестве.

Увеличение процентного содержания юных и палочкоядерных форм нейтрофилов носит название сдвига лейкоцитарной формулы влево и является важным диагностическим показателем. Продолжительность жизни нейтрофилов 7 дней, из них 8–12 часов они находятся в крови, а затем выходят в соединительную и эпителиальную ткани, где и выполняют основные функции.

Функции нейтрофилов:

- фагоцитоз бактерий;
- фагоцитоз иммунных комплексов (антиген-антитело);
- бактериостатическая и бактериолитическая;
- выделение кейлонов и регуляция размножения лейкоцитов.

Эозинофильные лейкоциты, или эозинофилы. Содержание в норме – 1–5% у разных животных. Диаметр эозинофилов: у лошади – 11,9–15,8 мкм, верблюда – 11,3–14,5 мкм, крупного рогатого скота – 12,0–13,0 мкм, овцы – 9,9–14,2 мкм, яка – 12,0–13,0 мкм, косули – 11,0–15,5 мкм, козы – 10,5–16,2 мкм, свиньи – 11,4–13,5 мкм, собаки – 11,6–14,1 мкм, кролика – 8,0–12,5 мкм, морской свинки – 12,5 мкм, ежа – 9,0–13,5 мкм, курицы – 6,0–8,0 мкм.

Морфологические особенности эозинофилов:

- двухсегментное ядро;
- в цитоплазме крупная оксифильная (красная) зернистость, состоящая из двух типов гранул: специфические азурофильные – разновидность лизосом, содержащих фермент пероксидазу, неспецифи-

ческие гранулы, содержащие кислую фосфатазу, другие органеллы развиты слабо. Гранулы зрелых эозинофилов окрашиваются в интенсивно красный цвет (размеры и форма гранул у разных животных различны), но гранулы молодых форм окрашены базофильно (причем базофилия исчезает по мере созревания клетки). Например, гранулы эозинофилов у лошади имеют одинаковую величину, крупные (2–3 мкм в поперечнике), тесно лежат в протоплазме, их количество в эозинофилах лошади от 27 до 42 шт., а зернистость эозинофилов крупного рогатого скота, овец и коз значительно мельче; у свиней гранулы правильной круглой формы, величиной 0,5–1,0 мкм.

Функции эозинофилов:

- 1) участвуют в иммунологических (аллергических и анафилактических) реакциях;
- 2) угнетают (ингибируют) аллергические реакции посредством нейтрализации гистамина и серотонина несколькими способами:
- 3) фагоцитируют гистамин и серотонин, выделяемые базофилами и тучными клетками;
- 4) выделяют ферменты, расщепляющие гистамин и серотонин внеклеточно;
- 5) выделяют факторы, препятствующие выбросу гистамина и серотонина базофилами и тучными клетками;
- 6) способны фагоцитировать бактерии, но в незначительной степени.

Участвием эозинофилов в аллергических реакциях объясняется их повышенное содержание в крови при различных аллергических заболеваниях (гельминтозных инвазиях, бронхопневмонии, злокачественных новообразованиях и других). Продолжительность жизни эозинофилов в среднем 7 дней, из них нахождение в кровеносном русле составляет 3–8 ч.

Базофильные лейкоциты, или базофилы. Это наименьшая популяция лейкоцитов (0,5–1%), однако в общей массе в организме их огромное количество. Диаметр базофилов равен: лошади – 12,0–15,0 мкм, крупного рогатого скота – 11,0 мкм, овцы – 9,9–12,0 мкм, козы – 11,3–14,0 мкм, свиньи – 12,4–14,7 мкм, яка – 9,6–12,8 мкм, верблюда – 11,5–14,2 мкм, собаки – 10,7–12,4 мкм, кролика – 8,0–10,0 мкм, морской свинки – 13,5 мкм, ежа – 8,0–10,0 мкм, курицы – 7,0–12,0 мкм.

Морфологические особенности базофилов:

- крупное слабо сегментированное ядро;
- в цитоплазме содержатся крупные гранулы, окрашивающиеся основными красителями, метакроматично, за счет содержания в них гликозоаминогликанов – гепарина, а также гистамина, серотонина

и других биологически активных веществ (другие органеллы развиты слабо).

Базофилы всех животных в основном сходны между собой; варьируют лишь величина и форма зерен. У морской свинки и ежа, например гранулы очень крупные, яйцевидной формы и окрашиваются слабо, а у собаки — мелкие и собираются в компактную массу вокруг ядра.

Функции базофилов заключаются в участии в иммунных (аллергических) реакциях посредством выделения гранул и содержащихся в них вышеперечисленных биологически активных веществ, которые и вызывают аллергические проявления (отек ткани, кровенаполнение, зуд, спазм гладкой мышечной ткани и другие). При встрече с антигенами (аллергенами) некоторые В-лимфоциты и плазмоциты вырабатывают иммуноглобулины Е, которые адсорбируются на плазмалемме базофилов и тучных клеток. При повторной встрече базофилов с тем же антигеном на их поверхности образуются комплексы антиген-антитело, которые вызывают резкую дегрануляцию и выход в окружающую среду гистамина, серотонина, гепарина. Базофилы также обладают способностью фагоцитоза, но это не основная их функция.

12.5. ХАРАКТЕРИСТИКА АГРАНУЛОЦИТОВ

Агранулоциты не содержат гранул в цитоплазме и подразделяются на две различные клеточные популяции — *лимфоциты и моноциты*.

Лимфоциты являются клетками иммунной системы. Они при участии вспомогательных клеток (макрофагов) обеспечивают иммунитет — защиту организма от генетически чужеродных веществ. Лимфоциты являются единственными клетками крови, способными при определенных условиях митотически делиться. Все остальные лейкоциты являются конечными дифференцированными клетками. Лимфоциты — весьма гетерогенная (неоднородная) популяция клеток.

Классификация лимфоцитов по размерам:

- малые (4–6 мкм);
- средние (7–10 мкм);
- большие (больше 10 мкм).

Диаметр малых и средних лимфоцитов у разных видов животных составляет: лошади — 5,2–10,0 мкм, яки — 8,5 мкм, верблюда — 5,5 мкм, овцы — 7,8–11,7 мкм, козы — 5,8–10,0 мкм, свиньи — 8,5–11,4 мкм, собаки — 6,6–11,0 мкм, кролика — 4,5–7,5 мкм, морской свинки — 7,5–10,0 мкм, ежа — 4,5–7,7 мкм.

Большие лимфоциты, как показывает само название, отличаются большей величиной: у лошади колеблются от 10,0 до 14,8 мкм, крупно-

го рогатого скота – 11,5–19,0 мкм, яка – до 12,0 мкм, овцы – 11,5–16,0 мкм, козы – 10,4–19,2 мкм, свиньи – 12,8–16,0 мкм, собаки – 12,1–19,8 мкм, верблюда – 13,5 мкм, кролика – 7,5–10,0 мкм, морской свинки – 10,5–13,9 мкм.

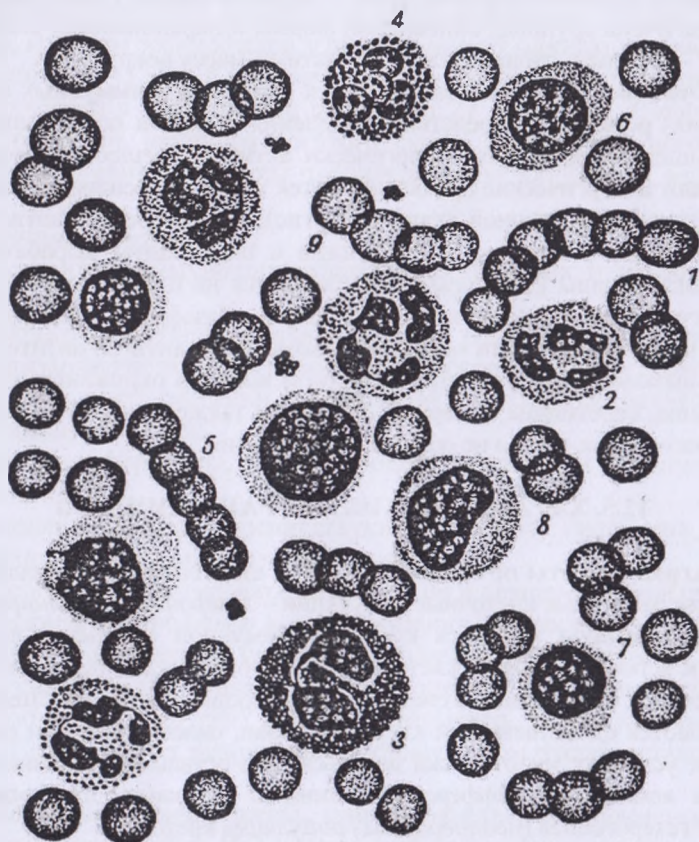


Рисунок 77 – Мазок крови млекопитающего.

1 – эритроцит; 2 – сегментоядерный нейтрофил; 3 – эозинофил; 4 – базофил; 5 – большой лимфоцит; 6 – средний лимфоцит; 7 – малый лимфоцит; 8 – моноцит; 9 – кровяные пластинки

В периферической крови около 90% составляют малые лимфоциты и 10% – средние лимфоциты. Большие лимфоциты в нормальных условиях в периферической крови не встречаются. Электронно-микроскопически малые лимфоциты подразделяются на светлые и темные.

Морфология малых лимфоцитов:

- относительно крупное круглое ядро, состоящее в основном из гетерохроматина (особенно в мелких темных лимфоцитах);
- узкий ободок базофильной цитоплазмы, в которой содержатся свободные рибосомы и слабо выраженные органеллы - эндоплазматическая сеть, единичные митохондрии и лизосомы.

Морфология средних лимфоцитов:

- более крупное и более рыхлое ядро, состоящее из эухроматина в центре и гетерохроматина по периферии;
- в цитоплазме более развиты гранулярная и гладкая эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, больше митохондрий.

В крови содержится также 1–2% плазмоцитов, образующихся из В-лимфоцитов.

По источникам развития лимфоциты подразделяются на:

- Т-лимфоциты, их образование и дальнейшее развитие связано с тимусом;
- В-лимфоциты, их развитие у птиц связано с особым органом – фабрициевой бурсой, а у млекопитающих – пока точно не установленным ее аналогом.

Кроме источников развития, Т- и В-лимфоциты отличаются между собой и по выполняемым функциям.

По функциям:

- В-лимфоциты превращаются в плазматические клетки, которые вырабатывают антитела;
- Т-лимфоциты: Т-хелперы – способствуют пролиферации и дифференцировке В-лимфоцитов и Т-лимфоцитов (киллеров, супрессоров, памяти, естественных киллеров);
- Т-киллеры обладают цитотоксичностью, т.е. убивают чужеродные и раковые клетки, вирусы, простейших;
- Т-супрессоры подавляют пролиферацию и дифференцировку Т-киллеров, памяти, хелперов;
- Т-памяти хранят информацию о попадающих в организм антигенах;
- Т-лимфоциты синтезируют активные вещества, включая интерферон;
- естественные киллеры – обладают цитотоксичностью по отношению к чужеродным и раковым клеткам, вирусам и др.

Кроме того, в процессе дифференцировки и Т- и В-лимфоциты сначала выполняют рецепторные функции – распознают соответствующих их рецепторам антиген, а после встречи с ним трансформируются в эффекторные или регуляторные клетки.

В пределах своих субпопуляций и Т- и В-лимфоциты различаются между собой по типу рецепторов к различным антигенам. При встрече лимфоцита с антигеном, к которому у него имеется рецептор, лимфоцит стимулируется, превращается в лимфобласт, а затем пролиферирует, в результате чего образуется клон новых лимфоцитов с одинаковыми рецепторами.

По продолжительности жизни лимфоциты подразделяются на:

- короткоживущие (недели, месяцы), преимущественно В-лимфоциты;
- долгоживущие (месяцы, годы), преимущественно Т-лимфоциты.

Моноциты – это наиболее крупные клетки крови (18–20 мкм), округлой или овальной формы, имеющие круглое бобовидное или подковообразное ядро и хорошо выраженную базофильную или дымчато-серую («цвет сигарного дыма») цитоплазму, в которой содержатся многочисленные пиноцитозные пузырьки, лизосомы и другие общие органеллы.

Диаметр моноцитов у лошади – от 12 до 20 мкм, у единичных клеток может достигать до 25 мкм, у крупного рогатого скота – 13,0–17,0 мкм, яка – 12,0–14,0 мкм, козы – 9,2–17,9 мкм, свиньи – 12,9–15,0 мкм, верблюда – 13,4–18,7 мкм, овцы – 10,8–16,2 мкм, собаки – 11,2–14,9 мкм, кролика – 8,0–13,5 мкм, морской свинки – 13,0–18,5 мкм, курицы – 8,0–17,0 мкм.

По своей функции моноциты являются фагоцитами. Моноциты являются не вполне зрелыми клетками. Они циркулируют в крови 2–е суток, после чего покидают кровеносное русло, мигрируют в разные ткани и органы и превращаются в различные формы макрофагов, фагоцитарная активность которых значительно выше моноцитов. Моноциты и образующиеся из них макрофаги объединяются в единую макрофагическую систему или мононуклеарную фагоцитарную систему.

ГЛАВА 13. РЕТИКУЛЯРНАЯ, РЫХЛАЯ И ПЛОТНАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

13.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУППЫ ОПОРНО-ТРОФИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ. СИМПЛАСТ И МЕЖКЛЕТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО

В понятие опорно-трофические ткани (ткани внутренней среды, соединительные ткани) объединяются неодинаковые по морфологии и выполняемым функциям ткани, но обладающие некоторыми общими свойствами и развивающиеся из единого источника – мезенхимы.

Структурно-функциональные особенности опорно-трофических тканей:

- внутреннее расположение в организме;
- преобладание межклеточного вещества над клетками;
- многообразие клеточных форм;
- общий источник происхождения – мезенхима.

Функции соединительных тканей:

- трофическая (метаболическая);
- опорная;
- защитная (механическая, неспецифическая и специфическая иммунологическая);
- репаративная (пластическая).

Классификация опорно-трофических тканей:

- кровь и лимфа;
- собственно соединительные ткани:

- волокнистые:

- рыхлая

- плотная (оформленная и неоформленная);

- специальные:

- ретикулярная,

- жировая,

- слизистая,

- пигментная;

- скелетные ткани – хрящевые: гиалиновая, эластическая, фиброзно-волокнистая; костные: пластинчатая, ретикуло-фиброзная.

Несмотря на сходство в строении и развитии различных подгрупп соединительной ткани, они существенно различаются между собой и прежде всего – по строению межклеточного вещества: от жидкого –

кровь и лимфа, до плотного – хрящевая ткань, и даже минерализованного – костная ткань.

Симпласт – образование (структура), содержащее в единой цитоплазме большое количество ядер и органелл (общих и специальных). Симпласт образуется посредством слияния отдельных клеток. Локализация в организме: симпластотрофобласт хориона, симпласт поперечнополосатого мышечного волокна.

Межклеточное вещество – также является продуктом деятельности определенных клеток. Межклеточное вещество состоит из:

- аморфного вещества;
- волокон – коллагеновых, ретикулярных, эластических.

Основное, или аморфное вещество состоит из:

- белков:
 - коллаген;
 - альбумины;
 - глобулины;
- углеводов (гликозаминогликанов):
 - сульфатированных: кератинсульфатом, гепаринсульфатом;
 - несulfатированных: гиалуроновой кислотой.

Углеводные компоненты, образуя длинные полимерные цепи, способны удерживать воду в различном количестве. В зависимости от содержания воды аморфное вещество может быть более или менее плотным (в форме золя или геля), что определяет и функциональную роль данной разновидности соединительной ткани.

Аморфное вещество обеспечивает транспорт веществ из соединительной ткани к эпителиальной ткани и обратно, в том числе транспорт веществ из крови к клеткам и обратно. Аморфное вещество образуется прежде всего за счет деятельности фибробластов (коллаген, гликозаминогликаны), а также за счет веществ плазмы крови (альбумины, глобулины).

Второй компонент межклеточного вещества соединительной ткани – *волокнистый компонент межклеточного вещества* – представлен волокнами:

- коллагеновыми;
- эластическими;
- ретикулярными.

В различных органах соотношение названных волокон неодинаково. В рыхлой соединительной волокнистой ткани преобладают коллагеновые волокна.

Коллагеновые волокна имеют белый цвет и различную толщину (от 1 до 10 и более мкм). Они обладают высокой прочностью и малой растяжимостью, не ветвятся, при помещении в воду набухают, при нахождении в кислотах и щелочах увеличиваются в объеме и укорачиваются на 30%.

Каждое *волокно состоит* из двух химических компонентов:

- фибриллярного белка коллагена;
- углеводного компонента: гликозаминогликанов и протеогликанов.

Оба эти компонента синтезируются фибробластами и выделяются во внеклеточную среду, где и осуществляется их сборка и построение волокна.

В структурной организации коллагенового волокна выделяют пять уровней:

- *первый (полипептидный) уровень* представлен полипептидными цепочками, состоящими из трех аминокислот: пролина, глицина, лизина;
- *второй (молекулярный) уровень* представлен молекулой белка коллагена (длина 280 нм, ширина 1,4 нм), состоящей из трех полипептидных цепочек, закрученных в спираль;
- *третий уровень – протофибриллы* (толщиной до 10 нм), состоящие из нескольких продольно расположенных молекул коллагена, соединенных между собой водородными связями;
- *четвертый уровень – микрофибриллы* (толщиной от 11–12 нм и более), состоящие из 5–6 протофибрилл, связанных боковыми цепями;
- *пятый уровень – фибрилла или коллагеновое волокно* (толщина 1–10 мкм), состоящее из нескольких микрофибрилл (в зависимости от толщины), связанных гликозаминогликанами и протеогликанами.

Коллагеновые волокна имеют поперечную исчерченность, обусловленную как расположением цепей в молекуле коллагена, так и расположением аминокислот в полипептидных цепях. Коллагеновые волокна с помощью углеводных компонентов соединяются в пучки толщиной до 150 нм.

В зависимости от порядка расположения аминокислот в полипептидных цепочках, от качества углеводного компонента различают 12 типов белка коллагена, из которых хорошо изучены 5 типов.

Эластические волокна характеризуются высокой эластичностью, то есть способностью растягиваться и сокращаться, но незначительной

прочностью, устойчивы к кислотам и щелочам, при погружении в воду не набухают. Эластические волокна тоньше коллагеновых (1–2 мкм), не имеют поперечной исчерченности, по ходу разветвляются и анастомозируют друг с другом, образуя часто эластическую сеть.

Химический состав:

- белок-эластин;
- гликопротеины.

Оба компонента синтезируются и выделяются фибробластами, а в стенке сосудов - гладкомышечными клетками. Белок-эластин отличается от белка-коллагена составом аминокислот.

Структурно эластическое волокно организовано следующим образом: центральная часть волокна представлена аморфным компонентом из молекул эластина, периферическая часть представлена мелкофибриллярной сетью. Соотношение аморфного и фибриллярного компонента в эластических волокнах может быть различным. В большинстве волокон преобладает аморфный компонент. Локализуются эластические волокна прежде всего в тех органах, которые постоянно изменяют свой объем (в легких, сосудах, аорте, связках и других).

Ретикулярные волокна по своему химическому составу близки к коллагеновым, так как они состоят из:

- белка коллагена (3 типа);
- углеводного компонента.

Ретикулярные волокна тоньше коллагеновых, имеют слабовыраженную поперечную исчерченность. Разветвляясь и анастомозируя, они образуют мелкопетлистые сети, откуда и происходит их название. В ретикулярных волокнах, в отличие от коллагеновых, более выражен углеводный компонент, который хорошо выявляется солями азотнокислого серебра, потому эти волокна еще называются *аргиروفильными*. **СЛЕДУЕТ ПОМНИТЬ**, однако, что аргирофильными свойствами обладают и незрелые коллагеновые волокна, состоящие из белка проколлагена. По своим физическим свойствам ретикулярные волокна занимают промежуточное положение между коллагеновыми и эластическими волокнами.

13.2. МЕЗЕНХИМА. РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ

Термин *мезенхима* (греч. *mesos* – средний, *enchyma* – заполняющая масса) был предложен братьями Гертвигами в 1881 г. Это эмбриональная ткань, представляющая собой разрыхленную часть среднего зародышевого листка – мезодермы. Клеточные элементы мезенхимы об-

разуются в процессе дифференцировки дерматомы, склеротома, висцерального и париетального листков спланхиотома.

Мезенхима состоит из отростчатых клеток, сетевидно соединенных своими отростками. Клетки могут высвобождаться от связей, амeboидно перемещаться и фагоцитировать инородные частицы. Вместе с межклеточной жидкостью клетки мезенхимы составляют внутреннюю среду зародыша.

Клетки мезенхимы обнаруживают способность к ранней дифференцировке. В составе провизорных органов мезенхима очень рано претерпевает тканевую специализацию, являясь источником развития соединительных тканей. Мезенхима существует только в эмбриональном периоде развития человека и животных. После рождения в организме сохраняются лишь малодифференцированные (полипотентные) клетки в составе рыхлой волокнистой соединительной ткани (адвентициальные клетки), которые могут дифференцироваться в различных направлениях, но в пределах определенной тканевой системы.

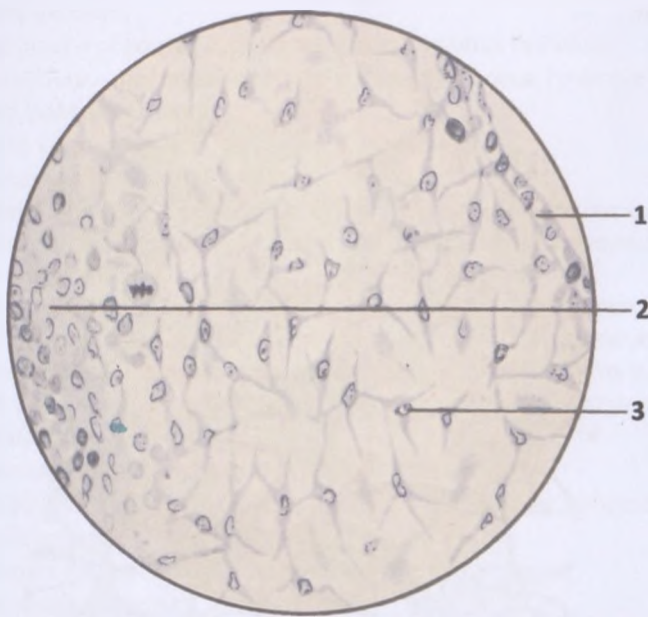


Рисунок 78 – Мезенхима (срез зародыша мыши).

1 – эктодерма; 2 – миотом мезодермы; 3 – мезенхима

Ретикулярная ткань – является производной мезенхимы, которая в организме животных сохраняет мезенхимоподобное строение. Она

входит в состав кроветворных органов (красного костного мозга, селезенки, лимфатических узлов) и состоит из звездчатых ретикулярных клеток, вырабатывающих ретикулярные волокна (разновидность аргирофильных волокон). Ретикулярные волокна имеют слабовыраженную поперечную исчерченность. Разветвляясь и анастомозируя, они образуют мелкопетлистые сети, откуда и происходит их название. По своим физическим свойствам ретикулярные волокна занимают промежуточное положение, т.к. образуются они за счет деятельности не фибробластов, а ретикулярных клеток.

Ретикулярные клетки неоднородны в функциональном отношении. Одни из них менее дифференцированы и выполняют камбиальную роль. Другие – способны к фагоцитозу и перевариванию продуктов распада тканей.

Ретикулярная ткань как остов кроветворных органов (составляя их строму) принимает участие в кроветворении и иммунологических реакциях, выполняя роль микроокружения для дифференцирующихся клеток крови.



Рисунок 79 – Ретикулярная ткань.

1 – ретикулярные волокна; 2 – участки цитоплазмы с ядрами

13.3. РЫХЛАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Наиболее распространенными в организме являются волокнистые соединительные ткани и особенно **рыхлая соединительная ткань**, которая входит в состав практически всех органов, образуя строму, слои и прослойки, сопровождая кровеносные сосуды.

Характеристика рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Она состоит из клеток и межклеточного вещества, которое, в свою очередь, состоит из волокон (коллагеновых, эластических, ретикулярных) и аморфного вещества. *Морфологические особенности*, отличающие рыхлую соединительную ткань от других разновидностей соединительных тканей:

- многообразие клеточных форм (9 клеточных типов);
- преобладание в межклеточном веществе аморфного вещества над волокнами.

Функции рыхлой волокнистой соединительной ткани:

- трофическая;
- опорная – образует строму паренхиматозных органов;
- защитная – неспецифическая и специфическая (участие в иммунных реакциях) защита;
- депо воды, липидов, витаминов, гормонов;
- репаративная (пластическая).

Функционально ведущими структурными компонентами рыхлой волокнистой соединительной ткани являются клетки различной морфологии и функции.

Фибробласты – преобладающая популяция клеток рыхлой соединительной ткани, которые образуются из малодифференцированных клеток мезенхимы. Они неоднородны по степени зрелости и функциональной специфичности и потому подразделяются на следующие 5 субпопуляций:

- малодифференцированные клетки (юные);
- дифференцированные, или зрелые клетки, или собственно фибробласты;
- старые фибробласты – дефинитивные фиброциты;
- миофибробласты;
- фиброкласты.

Преобладающей формой являются отростчатые клетки – зрелые фибробласты, функция которых заключается в синтезе и выделении в межклеточную среду белков – коллагена и эластина, а также гликозаминогликанов, из которых внеклеточно осуществляется образование

различных типов волокон и аморфного вещества. Следовательно, межклеточное вещество является в основном продуктом деятельности фибробластов, частично других клеток, а также плазмы крови.

Вывод: различные формы фибробластов образуют межклеточное вещество соединительной ткани (фибробласты), поддерживают его в определенном структурном состоянии (фиб्रोциты) и разрушают его при определенных условиях (фиброкласты). Благодаря этим свойствам фибробластов осуществляется одна из функций волокнистой соединительной ткани — репаративная (пластическая).

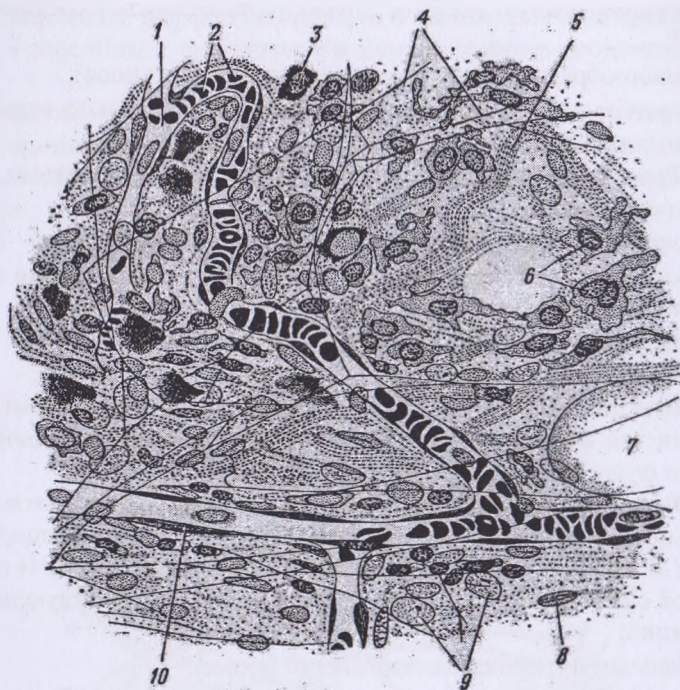


Рисунок 80 — Рыхлая соединительная ткань.

- 1 — капилляр; 2 — эритроциты; 3 — тканевой базофил;
4 — эластические волокна; 5 — коллагеновые волокна; 6 — гистиоцит;
7 — адипоцит; 8 — фиброцит; 9 — ядра клеток мезотелия;
11 — эндотелиоцит

Гистиоциты — клетки макрофаги, осуществляющие защитную функцию, прежде всего, посредством фагоцитоза крупных частиц. Однако фагоцитоз хотя и важная, но далеко не единственная функция этих

клеток. По современным данным, гистиоциты являются полифункциональными клетками. Образуются макрофаги из моноцитов крови после их выхода из кровеносного русла. Макрофаги соединительной ткани являются подвижными или блуждающими. Наиболее характерной структурной особенностью макрофагов является выраженный лизосомальный аппарат, то есть в их цитоплазме содержится много лизосом и фагосом. Особенностью гистиоцитов является также наличие на их поверхности многочисленных складок, инвагинаций и псевдоподий, отражающих передвижение клеток или захват ими разнообразных частиц. В плазмалемме макрофагов содержатся разнообразные рецепторы, с помощью которых они распознают различные, в том числе антигенные частицы, а также разнообразные биологически активные вещества.

Защитная функция макрофагов проявляется в разных формах:

- неспецифическая защита – защита посредством фагоцитоза экзогенных и эндогенных частиц и их внутриклеточного переваривания;
- выделение во внеклеточную среду лизосомальных ферментов и других веществ: пирогена, интерферона, перекиси водорода;
- специфическая или иммунологическая защита - участие в разнообразных иммунных реакциях.

Макрофаги соединительной ткани также синтезируют и выделяют в межклеточную среду около 100 различных биологически активных веществ. Поэтому гистиоциты можно отнести к секреторным клеткам.

Тканевые базофилы (тучные клетки, лаброциты) являются истинными клетками рыхлой соединительной ткани. Функция этих клеток заключается в регуляции местного тканевого гомеостаза, то есть в поддержании структурного, биохимического и функционального постоянства микроокружения. Это достигается посредством синтеза тканевыми базофилами и последующим выделением в межклеточную среду гликозаминогликанов (гепарина), гистамина, серотонина и других биологически активных веществ, которые оказывают влияние как на клетки и межклеточное вещество соединительной ткани, так и особенно на микроциркуляторное русло, повышая проницаемость гемокapилляров и тем самым усиливая гидратацию межклеточного вещества. Кроме того, продукты тучных клеток оказывают влияние на иммунные процессы, а также на процессы воспаления и аллергии.

Между тучными клетками и базофилами наблюдается определенная зависимость: у животных, не имеющих в крови базофилов (например, крысы), в соединительной ткани находят много тучных клеток; у кролика базофилов в крови больше, чем у других млекопитающих, а тучных клеток в соединительной ткани очень мало.

Плазматические клетки (плазмоциты) являются клетками иммунной системы – эффекторными клетками гуморального иммунитета. Образуются плазмоциты из В-лимфоцитов при воздействии на них антигенных веществ. Большинство их локализуется в органах иммунной системы (лимфоузлах, селезенке, миндалинах, фолликулах), но значительная часть плазмоцитов распределяется в соединительной ткани.

Функции плазмоцитов заключаются в синтезе и выделении в межклеточную среду антител – иммуноглобулинов, которые подразделяются на пять классов.

Адиipoциты (жировые клетки) содержатся в рыхлой соединительной ткани в разных количествах, в разных участках тела и в разных органах. Располагаются они обычно группами вблизи сосудов микроциркуляторного русла. При значительном скоплении они образуют **белую жировую ткань**, которая локализуется по всему организму. **Белые адиipoциты** имеют характерную морфологию – почти вся цитоплазма заполнена одной жировой каплей, а органеллы и ядро отодвигаются на периферию. **Бурая жировая ткань** локализуется между лопатками, около почек, около щитовидной железы, ее много у плодов, после рождения ее количество сильно уменьшается. Цитоплазма **бурых адиipoцитов** содержит много мелких капелек жира, ядро и органоиды расположены в центре клетки, имеется много митохондрий. Бурый цвет клеток обусловлен наличием большого количества железосодержащих пигментов – цитохромов в митохондриях.

Функции жировых клеток:

- депо энергетических ресурсов;
- депо воды;
- депо жирорастворимых витаминов;
- теплопродукция и регуляция термогенеза (только для бурой жировой ткани);
- опорная и защитная.

Источником образования жировых клеток являются адвентициальные клетки, которые при определенных условиях накапливают липиды и превращаются в адиipoциты, а в мышечной ткани – также сателлитные клетки. Адиipoциты не способны делиться.

Пигментные клетки (пигментоциты, меланоциты) – это клетки отростчатой формы, содержащие в цитоплазме пигментные включения – меланин. Пигментные клетки не являются истинными клетками соединительной ткани, так как, во-первых, они локализируются не только в соединительной ткани, но и в эпителиальной, а во-вторых, они образуются не из мезенхимальных клеток, а из нейробластов нервных гребешков. Синтезируя и накапливая в цитоплазме пигмент меланин (при

участии специфических гормонов), пигментциты выполняют защитную функцию (защиту организма от избыточного ультрафиолетового излучения).

Адвентициальные клетки локализуются в адвентиции сосудов. Имеют вытянутую и уплощенную форму. Цитоплазма слабо базофильна и содержит незначительное число органелл.

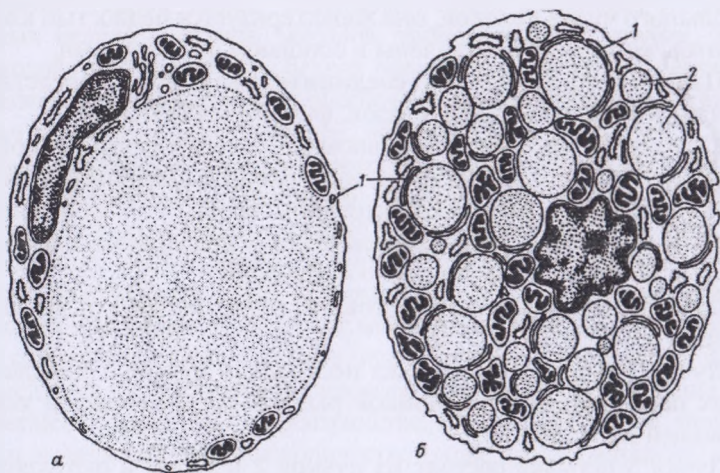


Рисунок 81 – Адипоциты.

а – белые адипоциты; б – бурые адипоциты;

1 – гладкая ЭПС; 2 – липидные включения

Перициты – клетки уплощенной формы, локализуются в стенке капилляров, в расщеплении базальной мембраны. Они способствуют передвижению крови в капиллярах, перенимая их.

Лейкоциты – лимфоциты и нейтрофилы. В норме в рыхлой соединительной ткани они обязательно содержатся в различных количествах. При воспалительных состояниях количество их резко увеличивается (лимфоцитарная или нейтрофильная инфильтрация). Эти клетки выполняют защитную функцию.

13.4. ПЛОТНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Плотная соединительная ткань отличается от рыхлой преобладанием в межклеточном веществе волокнистого компонента над аморф-

ным. В зависимости от характера расположения волокон плотная неоформленная соединительная ткань подразделяется на:

- оформленную – волокна располагаются упорядочено, то есть обычно параллельно друг другу;
- неоформленную – волокна расположены неупорядочено.

Плотная неоформленная соединительная неоформленная ткань образует сетчатый слой дермы кожи, капсулы органов. Помимо содержания большого числа волокон, она характеризуется бедностью клеточных элементов, которые представлены в основном фиброцитами.

Плотная оформленная соединительная ткань представлена в организме в виде сухожилий, связок, фиброзных мембран.

Сухожилие состоит в основном из плотной оформленной соединительной ткани, но содержит также и рыхлую соединительную ткань, образующую прослойки. На поперечном срезе сухожилия видно, что оно состоит из параллельно расположенных коллагеновых волокон, образующих пучки 1, 2, 3 и возможно 4 порядков.

Пучки 1 порядка, наиболее тонкие, отделены друг от друга фиброцитами.

Пучки 2 порядка состоят из нескольких пучков 1 порядка, окруженных по периферии прослойкой рыхлой соединительной ткани, составляющей эндотений.

Пучки 3 порядка состоят из пучков 2 порядка и окружены более выраженными прослойками рыхлой соединительной ткани – перитением.

Все сухожилие окружено по периферии эпителием. В прослойках рыхлой соединительной ткани проходят сосуды и нервы, обеспечивающие трофику и иннервацию сухожилия.

ГЛАВА 14. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

14.1. ВИДЫ И КЛАССИФИКАЦИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Свойством сократимости обладают практически все виды клеток, благодаря наличию в их цитоплазме сократительного аппарата, представленного сетью тонких микрофиламентов, состоящих из сократительных белков – актина, миозина, тропомиозина и других. За счет взаимодействия названных белков микрофиламентов осуществляются сократительные процессы и обеспечивается движение в цитоплазме гиалоплазмы, органелл, вакуолей, образование псевдоподий и инвагинаций плазмалеммы, а также процессы фаго- и пиноцитоза, экзоцитоза, деления и перемещения клеток. Содержание сократительных элементов, а, следовательно, и сократительные процессы неодинаково выражены в разных типах клеток. Наиболее выражены сократительные структуры в клетках, основной функцией которых является сокращение. Такие клетки или их производные образуют мышечные ткани, которые обеспечивают сократительные процессы в полых внутренних органах и сосудах, перемещение частей тела относительно друг друга, поддержание позы и перемещение организма в пространстве. Помимо движения, при сокращении выделяется большое количество тепла, а, следовательно, мышечные ткани участвуют в терморегуляции организма.

Классификация мышечных тканей:

- гладкая (неисчерченная) – мезенхимная;
- специальная – нейрального происхождения и эпидермального происхождения;
- поперечнополосатая (исчерченная):
 - скелетная;
 - сердечная.

14.2. ГЛАДКАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Гладкая мышечная ткань, входящая в состав внутренних органов и сосудов, развивается из мезенхимы.

В стенках вен и артерий обнаруживаются овоидные, веретеновидные, отростчатые миоциты длиной 10–40 мкм, доходящие иногда до 140 мкм. Наибольшей длины гладкие миоциты достигают в стенке матки – до 500 мкм. Диаметр миоцитов колеблется от 2 до 20 мкм.

В зависимости от характера внутриклеточных биосинтетических процессов различают контрактильные и секреторные миоциты. Первые

специализированы на функции сокращения, но вместе с тем сохраняют секреторную активность. Плазмалемма расслабленной клетки имеет ровную поверхность, а при сокращении становится складчатой. В центре клетки имеется палочковидное ядро, которое при сокращении клетки спиралевидно изгибается. Практически все ядра миоцитов содержат диплоидное количество ДНК.

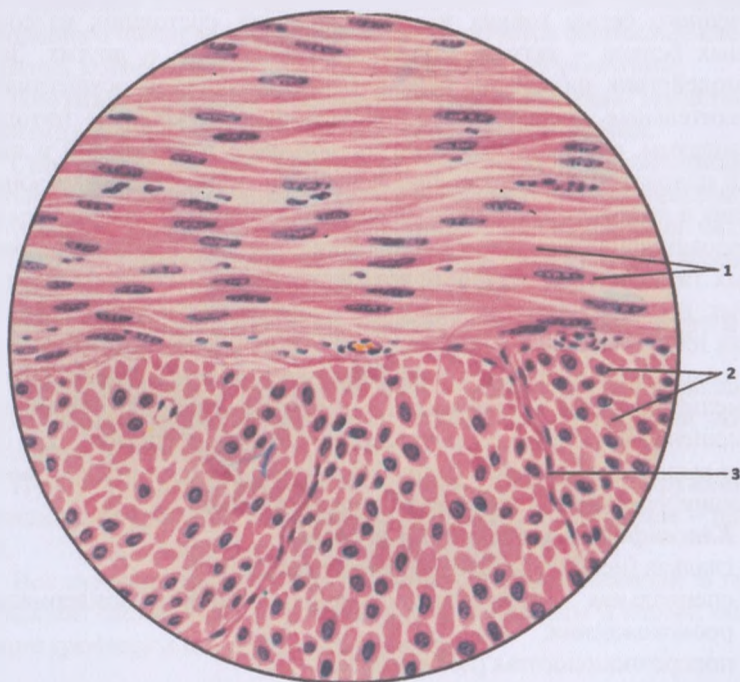


Рисунок 82 – Гладкая мышечная ткань.

1 – продольный разрез гладких миоцитов; 2 – поперечный разрез гладких миоцитов; 3 – рыхлая соединительная ткань

Секреторные миоциты (синтетические) содержат в цитоплазме пучки тонких миофиламентов, расположенные на периферии клетки. По степени зрелости такие клетки относят к малодифференцированным.

Сократительный аппарат миоцитов представлен тонкими актиновыми филаментами, связанными с тропомиозином. Толстые нити состоят из миозина, мономеры которого располагаются вблизи филаментов актина. Соотношение актиновых и миозиновых филаментов в гладком миоците составляет 12 к 1.

Гладкие миоциты синтезируют протеогликаны, гликопротеиды, проколлаген, проэластин, из которых формируются коллагеновые и эластические волокна и основное вещество межклеточного матрикса.

14.3. ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТОЙ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Поперечнополосатая мышечная ткань – основа мяса. Именно эта ткань составляет наибольшую часть организма животного:

- у крупного рогатого скота – 50–70% массы всей туши;
- у свиней – 35–65%;
- у овец – 45–65%.

Ее количество изменяется обратно пропорционально содержанию в туше жировой ткани, которое зависит от возраста, породы и кормления.

Поперечнополосатая мышечная ткань подразделяется на скелетную и сердечную. Обе эти разновидности развиваются не только из мезодермы, но из разных ее частей:

- скелетная – из миотомов сомитов;
- сердечная – из висцерального листка спланхнотома.

Каждая разновидность мышечной ткани имеет свою структурно-функциональную единицу. Структурно-функциональной единицей гладкой мышечной ткани внутренних органов и радужной оболочки является гладкомышечная клетка – *миоцит*; специальной мышечной ткани эпидермального происхождения – *корзинчатый миоэпителиоцит*; сердечной мышечной ткани – *кардиомиоцит*; скелетной мышечной ткани – *мышечное волокно*.

Структурно-функциональной единицей поперечнополосатой мышечной ткани является **мышечное волокно**. Оно представляет собой вытянутое цилиндрическое образование с заостренными концами. Мышечное волокно окружено оболочкой – *сарколеммой*, в которой выделяются два листка: внутренний – является типичной плазмалеммой, а наружный представляет собой тонкую соединительнотканную пластинку – базальную пластинку. В узкой щели между плазмалеммой и базальной пластинкой располагаются мелкие клетки – *миосателлиты*. Таким образом, мышечное волокно является комплексным образованием и состоит из следующих основных структурных компонентов:

- миосимпласта;
- клеток миосателлитов (камбиальные);
- базальной пластинки.

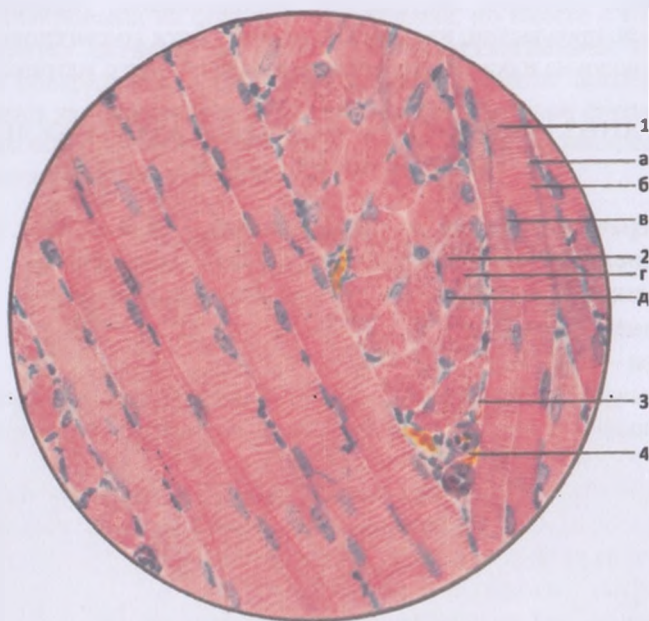


Рисунок 83 – Поперечнополосатая мышечная ткань.

1 – продольно срезанные поперечнополосатые мышечные волокна; а – диски «А» (анизотропные, темные диски), б – диски «I» (изотропные, светлые диски), в – ядра; 2 – поперечно разрезанные поперечнополосатые мышечные волокна; г – поперечнополосатые миофибриллы (поперечно срезанные), д – ядра; 3 – эндомизий; 4 – кровеносные сосуды

Миосимпласт является основным структурным компонентом мышечного волокна как по объему, так и по выполняемым функциям. Он образуется посредством слияния самостоятельных недифференцированных мышечных клеток - миобластов. Миосимпласт можно рассматривать как вытянутую гигантскую многоядерную клетку, состоящую из большого числа ядер, цитоплазмы (саркоплазмы), плазмалеммы, включений, общих и специальных органелл. Центриоли в симпласте отсутствуют. Отличительной особенностью миосимпласта является также наличие в нем специализированных органелл, к которым относятся:

- миофибриллы;
- саркоплазматическая сеть;
- каналыцы Т-системы.

14.4. МИОФИБРИЛЛЫ. ПРОЦЕСС СОКРАЩЕНИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Миофибриллы – сократительные элементы миосимпласта – в большом количестве (до 2000) локализуются в центральной части саркоплазмы миосимпласта. Они объединяются в пучки, между которыми содержатся прослойки саркоплазмы. Между миофибриллами локализуется большое число митохондрий (саркосом). Каждая миофибрилла простирается продольно на протяжении всего миосимпласта и своими свободными концами прикрепляется к его плазмалемме у конических концов.

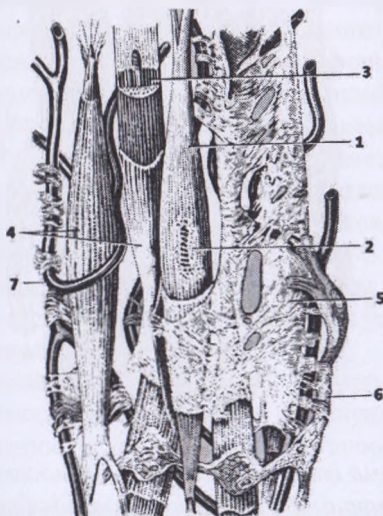


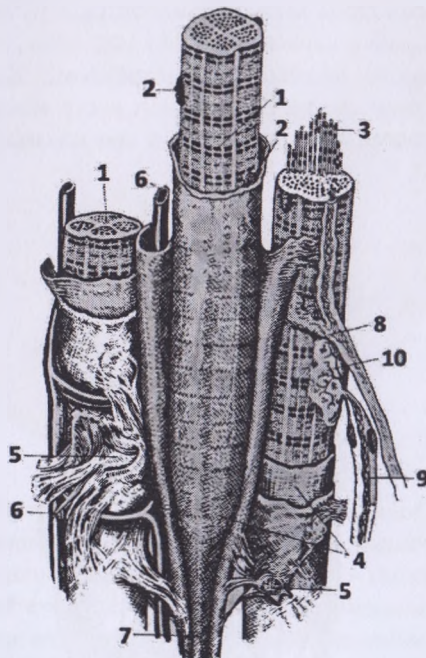
Рисунок 84 – Схема строения гладкой мышечной ткани.

1 – гладкий миоцит; 2 – ядро гладкомышечной клетки; 3 – миофибриллы в саркоплазме; 4 – сарколемма; 5 – эндомизий; 6 – нерв; 7 – кровеносный капилляр

По своему строению миофибриллы неоднородны по протяжению и подразделяются на:

- темные (анизотропные) или А-диски, которые образованы более толстыми миофиламентами (10–12 нм), состоящими из белка миозина;
- светлые (изотропные) или I-диски, которые образованы тонкими миофиламентами (5–7 нм), состоящими из белка актина.

Саркомера является структурно-функциональной единицей миофибриллы. Саркомер включает в себя А-диск и расположенные по сторонам от него две половины I-диска. Следовательно, каждая миофибрилла представляет собой совокупность саркомеров. Их длина у коров и свиней не превышает 4 мкм.



*Рисунок 85 – Схема строения поперечнополосатой мышечной ткани.
 1 – мышечные волокна; 2 – их ядра; 3 – миофибриллы; 4 – сарколемма;
 5 – эндомизий; 6 – кровеносные капилляры; 7 – сухожильная нить;
 8 – вегетативное нервное волокно; 9 – соматическое (двигательное)
 нервное волокно; 10 – моторная бляшка*

Процесс сокращения осуществляется посредством взаимодействия актиновых и миозиновых филаментов и образования между ними актин-миозиновых мостиков, посредством которых происходит втягивание актиновых миофиламентов в А-диски укороченного саркомера. Для развития этого процесса необходимы три условия:

- наличие энергии в виде АТФ;
- наличие ионов кальция;
- наличие биопотенциала.

Одновременное содружественное сокращение всех саркомеров каждой миофибриллы приводит к сокращению всего мышечного волокна. Благодаря сокращению мышц происходит перемещение частей или всего организма, а также изменение рельефа лица.

14.5. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Структурно-функциональной единицей сердечной поперечнополосатой мышечной ткани является клетка -- *кардиомиоцит*. По строению и функциям кардиомиоциты делятся на три вида:

- *рабочие кардиомиоциты* составляют основную массу миокарда, они имеют прямоугольную форму и соединяются друг с другом с помощью специальных контактов – вставочных дисков. За счет этого они образуют функциональный синтиций;
- *проводящие, или атипичные, кардиомиоциты* формируют проводящую систему сердца, которая обеспечивает ритмическое координированное сокращение его различных отделов;
- *секреторные кардиомиоциты* располагаются в предсердиях, основной функцией этих клеток является синтез натрийуретического гормона. Он выделяется в кровь тогда, когда в предсердие поступает большое количество крови, то есть при угрозе повышения артериального давления.

Эти клетки являются генетически и структурно мышечными, в функциональном отношении напоминают нервную ткань, так как способны к формированию и быстрому проведению электрических импульсов.

Различают три вида проводящих кардиомиоцитов:

- *Р-клетки (пейсмекерные клетки)* образуют синоаурикулярный узел. Они отличаются от рабочих кардиомиоцитов тем, что способны к спонтанной деполяризации и образованию электрического импульса. Волна деполяризации передается через нексусы типичным кардиомиоцитам предсердия, которые сокращаются. Кроме того, возбуждение передается на промежуточные атипичные кардиомиоциты предсердно-желудочкового узла. Генерация импульсов Р-клетками происходит с частотой 60-80 в 1 мин.;
- *промежуточные (переходные) кардиомиоциты* предсердно-желудочкового узла передают возбуждение на рабочие кардиомиоциты, а также на третий вид атипичных кардиомиоцитов – клетки-волокна Пуркинье. Переходные кардиомиоциты также способны самостоятельно генерировать электрические импульсы,

однако их частота ниже, чем частота импульсов, генерируемых пейсмекерными клетками, и составляет 30–40 в мин.;

- *клетки-волокна* – третий тип атипичных кардиомиоцитов, из которых построены пучок Гиса и волокна Пуркинье. Основная функция клеток-волокон – передача возбуждения от промежуточных атипичных кардиомиоцитов рабочим кардиомиоцитам желудочка. Кроме того, эти клетки способны самостоятельно генерировать электрические импульсы с частотой 20 и менее в 1 минуту.



Рисунок 86 – Схема строения мышцы сердца.

1 – мышечные волокна; 2 – ядра мышечных волокон; 3 – миофибриллы; 4 – сарколемма; 5 – вставочный диск; 6 – эндомизий; 7 – кровеносные капилляры; 8 – вегетативные нервные волокна

14.6. ТИПЫ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН

В мышечной ткани различают два основных типа мышечных волокон, между которыми имеются промежуточные, отличающиеся между собой, прежде всего особенностями обменных процессов и функциональными свойствами и в меньшей степени – структурными особенностями.

Волокна I типа – красные мышечные волокна – характеризуются прежде всего высоким содержанием в саркоплазме миоглобина (что и придает им красный цвет), большим числом саркомеров, высокой активностью АТФ-азы медленного типа. Эти волокна обладают способно-

стью медленного, но длительного тонического сокращения и малой утомляемостью.

Волокна II типа – белые мышечные волокна - характеризуются незначительным содержанием миоглобина, но высоким содержанием гликогена, высокой активностью АТФ-азы быстрого типа. Функционально характеризуются способностью быстрого, сильного, но непродолжительного сокращения. Между двумя крайними типами мышечных волокон находятся промежуточные, характеризующиеся различными сочетаниями названных включений и разной активностью перечисленных ферментов.

Мышца как орган состоит из мышечных волокон, волокнистой соединительной ткани, сосудов и нервов. Мышца – это анатомическое образование, основным и функционально ведущим структурным компонентом которого является мышечная ткань. Поэтому *не следует* рассматривать как синонимы понятия мышечная ткань и мышца.

Рыхлая соединительная ткань образует прослойки в мышце:

- эндомизий;
- перимизий;
- эпимизий;
- а также сухожилия.

Эндомизий окружает каждое мышечное волокно, состоит из рыхлой соединительной ткани и содержит кровеносные и лимфатические сосуды, в основном капилляры, посредством которых обеспечивается трофика волокна. Коллагеновые и ретикулярные волокна эндомизия проникают в базальную пластинку мышечного волокна, тесно с ним связаны и передают силы сокращения волокна на точки скелета.

Перимизий окружает несколько мышечных волокон, собранных в пучки. В нем содержатся более крупные сосуды (артерии и вены, а также артериоло-венулярные анастомозы).

Эпимизий, или фасция окружает всю мышцу, способствует функционированию мышцы как органа. Любая мышца содержит все типы мышечных волокон в различном количественном соотношении. В мышцах, обеспечивающих поддержание позы, преобладают красные волокна. В мышцах, обеспечивающих движение пальцев и кистей, преобладают белые или переходные волокна. Характер мышечного волокна может меняться в зависимости от функциональной нагрузки и тренировки. Установлено, что биохимические, структурные и функциональные особенности мышечного волокна зависят от иннервации.

14.7. ПОНЯТИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА САТЕЛЛИТНЫХ КЛЕТОК

Сателлитные клетки («клетки-спутники») – моноядерные миогенные стволовые клетки, расположенные между базальной пластинкой и клеточной мембраной (сарколеммой) скелетного мышечного волокна и являющиеся главными участниками постнатального мышечного роста. Сателлитные клетки впервые описаны в 1961 г. ученым А. Мауро. Это открытие позволило решить многолетнюю проблему: почему растет число ядер и размер миофибриллы без видимых ядерных делений? В результате последующих электронно-микроскопических исследований покоящиеся клетки, лежащие на поверхности мышечного волокна под его базальной мембраной, получили название – сателлитные. Они составляют 2–5% субламинальных ядер и в нормальных условиях митотически инертны, однако активируются к пролиферации при постнатальном росте и регенерации мышцы в ответ на повреждение или физические упражнения и начинают делиться, проходя через самообновление и дифференциацию в зрелую мышечную клетку. С возрастом способность скелетных мышц к регенерации снижается.

Обычно стволовые (прогениторные) клетки характеризуются с помощью молекулярных маркеров, типичных для каждой стадии их развития. Сателлитные клетки, покоящиеся в нормальной взрослой мышце, могут активироваться, делиться, образуя миобласты, которые затем проходят стадии пролиферации, дифференцировки и слияния в незрелые миоциты, образующие после созревания миофибриллы. Следовательно, сателлитные клетки дают начало миобластам, дифференцирующимся в многоядерные миофибриллы.

Одной из важнейших характеристик стволовых клеток является способность к самообновлению – долгосрочной пролиферации без сопутствующей дифференцировки. Самообновление сателлитных клеток может происходить при начальном асимметричном делении сателлитной клетки и/или при возвращении в покоящееся состояние миобластов, образованных этими клетками.

Сателлитные клетки могут сойти с миогенного пути (проявить пластичность) при обработке, например, адипогенными факторами. В культуре сателлитных клеток из одиночной миофибриллы была обнаружена экспрессия остеогенных и адипогенных (жировых) маркеров. Поэтому сателлитные клетки, находящиеся в соответствующем миогенном окружении, входят в миогенную дифференцировку, образуя миобласты, переходящие в миофибриллы. Другая субпопуляция сателлитных клеток, подвергаясь де-хоумингу, т.е. теряя миогенное окружение, идут

по другому пути – *мезенхимной альтернативной дифференцировки*, давая не миогенные клетки, как адипоциты и остеобласты. Таким образом, сателлитные клетки обладают мультипотентностью.

Взрослая мышечная ткань может восстанавливаться в ответ на непосредственное повреждение, неврологическую дисфункцию и генетические дефекты. Процесс регенерации начинается с активации сателлитных клеток. Активировавшись один раз, они множатся, дифференцируются в специфические типы мышечной ткани и, в конечном счете, сливаются с восстанавливаемой тканью. Скелетные мышцы могут повреждаться при травмах, болезнях и некоторых типах физических нагрузок. Активная регенерация мышцы обычно длится 2–3 недели после травмы. Основную роль в регенерации поврежденных скелетных мышечных волокон играют именно сателлитные клетки. В ответ на повреждение они активируются и с этого момента могут рассматриваться как миобласты, которые объединяются вместе у базальной пластины поврежденного волокна и сливаются, образуя новую миофибриллу. Каждый миобласт добавляет в миофибриллярный синцитий небольшое количество цитоплазмы и новое ядро.

Известно, что стволовые клетки не существуют в организме сами по себе, они находятся в микроокружении, которое обычно обозначают термином *ниша*. В настоящее время под этим термином обычно понимают совокупность факторов, которые обеспечивают жизнеспособность и самовоспроизведение стволовых клеток и дифференциацию дочерних транзиторных клеток. Для сателлитных клеток к таким факторам необходимо отнести наличие базальной мембраны, молекул внеклеточного матрикса и присутствие соседних клеток, продуцирующих факторы роста и различные регуляторные молекулы. Важным компонентом стволовой ниши сателлитной клетки является базальная пластинка, которая состоит из матричных белков – ламинина, коллагена и протеогликанов, взаимодействующих с мембранными белками сателлитной клетки, и является резервуаром для некоторых факторов роста. Кроме того, на активность сателлитных клеток влияют другие типы клеток из локальной среды (например, фибробласты, секретирующие паракринные факторы, нервы, действующие через миофибриллу, эндотелиальные клетки, выделяющие ростовые факторы, иммунные клетки, способствующие регенерации мышцы за счет фагоцитарной активности и секреции цитокинов).

В работах Томаса Пандо (Stanford, USA) показано, что при старении происходят существенные изменения в стволовой нише сателлитных клеток.

При старении происходит изменение сигналов от постепенно атрофирующегося мышечного волокна, утолщается базальная пластина, что нарушает функции сателлитных клеток. Кроме того, изменяется состав локальной среды за счет возрастания компонентов соединительной ткани (фибробластов и адипоцитов), происходят также функциональные изменения в клетках эндотелия и иммунных клетках.

Поэтому старение является одним из факторов, существенно влияющих на поведение сателлитной клетки. Они медленнее входят в клеточный цикл, проявляют пониженную способность к пролиферации и дифференцировке, повышенную чувствительность к апоптозу и ограниченную возможность активации.

Снижение способности скелетных мышц к регенерации в процессе старения приводит к саркопении – возраст-зависимому уменьшению количества и величины мышечных волокон, старческой мышечной слабости, проявляющейся в нарушении движений, риске падений, снижении физической активности. Кроме того, старение сопровождается общим снижением регенеративной способности – большой чувствительностью к повреждениям мышц и длительным восстановлением после травм.

Для старой скелетной мышцы характерно меньшее число сателлитных клеток на миофибриллу, у собак это снижение становится значительным после 7-летнего возраста, у свиней – после 3-летнего возраста, у крупного рогатого скота – после 17-летнего возраста, у людей это снижение становится значительным после 70 лет. С другой стороны, показано, что при старении у одних видов млекопитающих в значительной степени сохраняются миогенные свойства, а у других видов с возрастом пролиферативный потенциал сателлитных клеток снижается.

Стволовая ниша играет важнейшую роль в поддержании регенеративных свойств скелетной мышцы при старении. Ученый Карлсон Б. (1989 г.) доказал, что при трансплантации мышц молодых животных старым регенеративная способность этих мышц соответствует мышцам старых организмов. Напротив, пересадка мышц старых крыс молодым приводит к регенерации, сравнимой с регенерацией у молодых. Таким образом, плохая регенерация старых скелетных мышц не вызвана дисфункцией мышечных волокон или их рецепторов, а является следствием регуляции со стороны системных факторов, обеспечивающих регенеративную способность сателлитных клеток.

ГЛАВА 15. ХРЯЩЕВАЯ И КОСТНАЯ ТКАНИ

15.1. СТРОЕНИЕ ХРЯЩЕВОЙ ТКАНИ

К скелетным соединительным тканям относятся хрящевые и костные ткани, выполняющие опорную, защитную и механическую функции, а также принимающие участие в обмене минеральных веществ в организме.

Хрящевая ткань состоит из:

- хондробластов;
- хондроцитов

Плотного межклеточного вещества, состоящего из:

- аморфного компонента
- и волокнистого компонента.

Хондробласты располагаются одиночно по периферии хрящевой ткани. Представляют собой вытянутые уплощенные клетки с базофильной цитоплазмой, содержащей хорошо развитую зернистую эндоплазматическую сеть и аппарат Гольджи. Эти клетки синтезируют компоненты межклеточного вещества, выделяют их в межклеточную среду и постепенно дифференцируются в дефинитивные клетки хрящевой ткани – *хондроциты*. Хондробласты обладают способностью митотического деления. В надхрящнице, окружающей хрящевую ткань, содержатся неактивные, малодифференцированные формы хондробластов, которые при определенных условиях дифференцируются в хондробласты, синтезирующие межклеточное вещество, а затем и в хондроциты. *Функция* – синтез межклеточного вещества хряща; при определенных обстоятельствах способны вырабатывать ферменты, разрушающие межклеточное вещество – коллагеназу, эластазу, гиалуронидазу.

Хондроциты по степени зрелости, по морфологии и функции подразделяются на клетки I, II и III типа. Все разновидности хондроцитов локализуются в более глубоких слоях хрящевой ткани в особых полостях – лакунах.

Молодые хондроциты (I типа) митотически делятся, однако дочерные клетки оказываются в одной лакуне и образуют группу клеток – изогенную группу. *Изогенная группа* является общей структурно-функциональной единицей хрящевой ткани. Расположение хондроцитов в изогенных группах в разных хрящевых тканях неодинаково.

Межклеточное вещество хрящевой ткани состоит из:

- волокнистого компонента (коллагеновых или эластических волокон);

- аморфного вещества, в котором содержатся главным образом сульфатированные гликозаминогликаны, которые связывают большое количество воды и обуславливают плотность межклеточного вещества. Кроме того, в аморфном веществе содержится значительное количество минеральных веществ, не образующих кристаллы.

Сосуды в хрящевой ткани в норме отсутствуют.

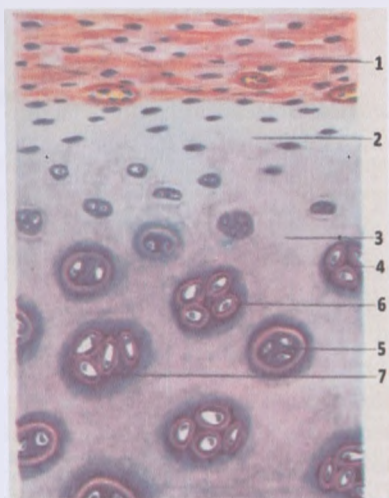


Рисунок 87 – Гиалиновый хрящ ребра.

1 – надхрящница; 2 – зона хряща с молодыми хрящевыми клетками;
3 – основное вещество;
4 – высокодифференцированные хрящевые клетки; 5 – капсула хрящевых клеток; 6 – изогенные группы хрящевых клеток;
7 – базофильные слои основного вещества вокруг хрящевых клеток

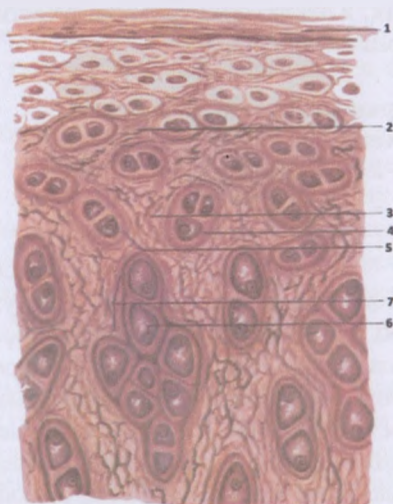


Рисунок 88 – Эластический хрящ ушной раковины.

1 – надхрящница; 2 – основное вещество; 3 – сеть эластических волокон; 4 – хрящевые клетки;
5 – капсула хрящевых клеток;
6 – ядра хрящевых клеток;
7 – изогенная группа хрящевых клеток

В зависимости от строения межклеточного вещества хрящевые ткани подразделяются на:

- гиалиновую;
- эластическую;
- волокнистую хрящевую ткань.

15.1.1. Виды хрящевой ткани

Гиалиновая хрящевая ткань характеризуется наличием в межклеточном веществе только коллагеновых волокон. При этом коэффициент преломления волокон и аморфного вещества одинаков и потому на гистологических препаратах волокна в межклеточном веществе не видны. Этим же объясняется определенная прозрачность хрящей, состоящих из гиалиновой хрящевой ткани. *Хондроциты* в изогенных группах гиалиновой хрящевой ткани *располагаются в виде розеток*. По физическим свойствам гиалиновая хрящевая ткань характеризуется:

- прозрачностью,
- плотностью и
- малой эластичностью.

В организме животных гиалиновая хрящевая ткань широко распространена и входит в состав:

- крупных хрящей гортани (щитовидный и перстневидный);
- трахеи и крупных бронхов;
- составляет хрящевые части ребер, соединяя их с грудиной;
- покрывает суставные поверхности костей.

Кроме того, почти все кости организма в процессе своего развития проходят через стадию гиалинового хряща.

Эластическая хрящевая ткань характеризуется наличием в межклеточном веществе как коллагеновых, так и эластических волокон. При этом коэффициент преломления эластических волокон отличается от преломления аморфного вещества и потому эластические волокна хорошо видны в гистологических препаратах. *Хондроциты* в изогенных группах в эластической ткани *располагаются в виде столбиков или колонок*. По физическим свойствам эластическая хрящевая ткань:

- непрозрачна,
- эластична,
- менее плотная и менее прозрачная, чем гиалиновая хрящевая ткань.

Она входит в состав эластических хрящей:

- ушной раковины и хрящевой части наружного слухового прохода;
- хрящей наружного носа;
- средних бронхов;
- а также составляет основу надгортанника, формирует рожковидные и клиновидные хрящи гортани.

Волокнистая хрящевая ткань характеризуется содержанием в межклеточном веществе мощных пучков из параллельно расположенных коллагеновых волокон. При этом *хондроциты* располагаются между пучками волокон *в виде цепочек*. По физическим свойствам характе-

ризуется высокой прочностью. В организме встречается лишь в ограниченных местах:

- составляет часть межпозвоночных дисков (фиброзное кольцо);
- также локализуется в местах прикрепления связок и сухожилий к гиалиновым хрящам.

Различают следующие два понятия, которые нельзя путать:

- хрящевая ткань;
- хрящ.

Хрящевая ткань – это разновидность соединительной ткани, строение которой изложено выше.

15.1.2. Строение хряща

Хрящ – это анатомический орган, который состоит из хрящевой ткани и надхрящницы. *Надхрящница* покрывает хрящевую ткань снаружи (за исключением хрящевой ткани суставных поверхностей) и состоит из волокнистой соединительной ткани.

В надхрящнице выделяют два слоя:

- наружный – фиброзный;
- внутренний – клеточный или камбиальный (ростковый).

Во внутреннем слое локализуются малодифференцированные клетки – прехондробласты и неактивные хондробласты, которые в процессе эмбрионального и регенерационного гистогенеза превращаются вначале в хондробласты, а затем в хондроциты. *В фиброзном слое* располагается сеть кровеносных сосудов. Следовательно, надхрящница, как составная часть хряща, выполняет следующие функции:

- обеспечивает трофикой бессосудистую хрящевую ткань;
- защищает хрящевую ткань;
- обеспечивает регенерацию хрящевой ткани при ее повреждении.

Трофика гиалиновой хрящевой ткани суставных поверхностей обеспечивается *синовиальной жидкостью* суставов, а также из сосудов костной ткани.

Развитие хрящевой ткани и хрящей (хондрогистогенез) осуществляется из мезенхимы. Вначале мезенхимные клетки в местах закладки хрящевой ткани усиленно пролиферируют, округляются и образуют очаговые скопления клеток – хондрогенные островки. Затем эти округленные клетки дифференцируются в хондробласты, синтезируют и выделяют в межклеточную среду фибриллярные белки. Затем хондробласты дифференцируются в хондроциты I типа, которые синтезируют и выделяют не только белки, но и гликозоаминогликаны и протосгликаны, то есть формируют межклеточное вещество. Следующей стадией развития хрящевой ткани является стадия дифференцировки хондроцитов,

при этом появляются хондроциты II, III типа и формируются лакуны. Из мезенхимы, окружающей хрящевые островки, формируется надхрящница.

В процессе развития хряща отмечается два вида роста хряща:

- интерстициальный рост – за счет размножения хондроцитов и выделения ими межклеточного вещества;
- оппозиционный рост – за счет деятельности хондробластов надхрящницы и наложения хрящевой ткани по периферии хряща.

Возрастные изменения в большей степени отмечаются в гиалиновой хрящевой ткани. В старческом возрасте в глубоких слоях гиалинового хряща отмечается отложение солей кальция (омеление хряща), прорастание в эту область сосудов, а затем замещение обызвествленной хрящевой ткани костной тканью – оссификация. Эластическая хрящевая ткань не подвергается обызвествлению и окостенению, однако эластичность хрящей в пожилом возрасте также снижается.

15.2. КОСТНАЯ ТКАНЬ

Костная ткань является разновидностью соединительной ткани и состоит из клеток и межклеточного вещества, в котором содержится большое количество минеральных солей, главным образом фосфат кальция. Минеральные вещества составляют 70% от костной ткани, органические – 30%.

Функции костных тканей:

- опорная;
- механическая;
- защитная;
- участие в минеральном обмене организма – депо кальция и фосфора.

Клетки костной ткани:

- остеобласты;
- остеоциты;
- остеокласты.

Основными клетками в сформированной костной ткани являются **остеоциты**. Это клетки отростчатой формы с крупным ядром и слабо-выраженной цитоплазмой (клетки ядерного типа). Тела клеток локализуются в костных полостях – лакунах, а отростки – в костных канальцах. Многочисленные костные канальцы, анастомозируя между собой, пронизывают всю костную ткань, сообщаясь с периваскулярными пространствами, и образуют дренажную систему костной ткани. В этой дренажной системе содержится тканевая жидкость, посредством которой обеспечивается обмен веществ не только между клетками и тканевой жидкостью, но и межклеточным веществом.

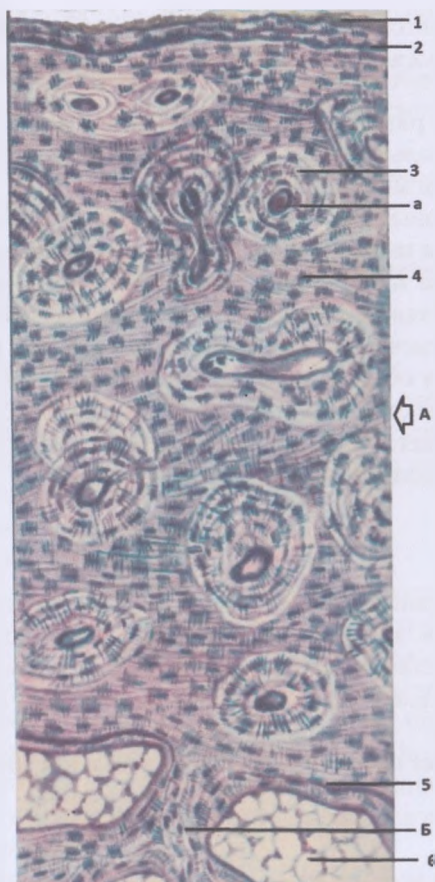


Рисунок 89 – Пластинчатая костная ткань (поперечный срез).

А – плотное (компактное) вещество кости: 1 – надкостница, 2 – наружные общие пластинки, 3 – остеоны, а – канал остеона, 4 – система вставочных пластинок, 5 – внутренние общие пластинки;
Б – губчатое вещество кости: б – желтый костный мозг

В остеоцитах небольшое число митохондрий и лизосом, центриоли отсутствуют, а в ядре преобладает гетерохроматин. Все эти данные свидетельствуют о том, что *остеоциты* обладают незначительной функциональной активностью, которая заключается в поддержании обмена веществ между клетками и межклеточным веществом. *Остеоциты* являются дефинитивными формами клеток и не делятся. Образуются они из остеобластов.

Остеобласты содержатся *только в развивающейся костной ткани*. В сформированной костной ткани они *отсутствуют*, но содержатся обычно в неактивной форме в надкостнице. В развивающейся костной ткани они охватывают по периферии каждую костную пластинку, плотно прилегая друг к другу, образуя подобие эпителиального пласта. Форма таких активно функционирующих клеток может быть кубической, призматической, угловатой. В цитоплазме остеобластов содержится хорошо развитая зернистая эндоплазматическая сеть и пластинчатый комплекс Гольджи, много митохондрий. Такая ультраструктурная организация свидетельствует о том, что эти клетки являются синтезирующими и секретирующими. Действительно, остеобласты синтезируют белок коллаген и гликозаминогликаны, которые затем выделяют в межклеточное пространство. За счет этих компонентов формируется органический матрикс костной ткани. Затем эти же клетки обеспечивают минерализацию межклеточного вещества посредством выделения солей кальция. Постепенно, выделяя межклеточное вещество, они как бы замуровываются и превращаются в остециты. При этом внутриклеточные органеллы в значительной степени редуцируются, синтетическая и секреторная активность снижается и сохраняется функциональная активность, свойственная остецитам.

Остеокласты – костеразрушающие клетки, в сформированной костной ткани *отсутствуют*. Но содержатся в надкостнице и в местах разрушения и перестройки костной ткани. Поскольку в онтогенезе непрерывно осуществляются локальные процессы перестройки костной ткани, то в этих местах обязательно присутствуют и остеокласты. В процессе эмбрионального остеогистогенеза эти клетки играют важную роль и определяются в большом количестве.

Остеокласты имеют характерную морфологию:

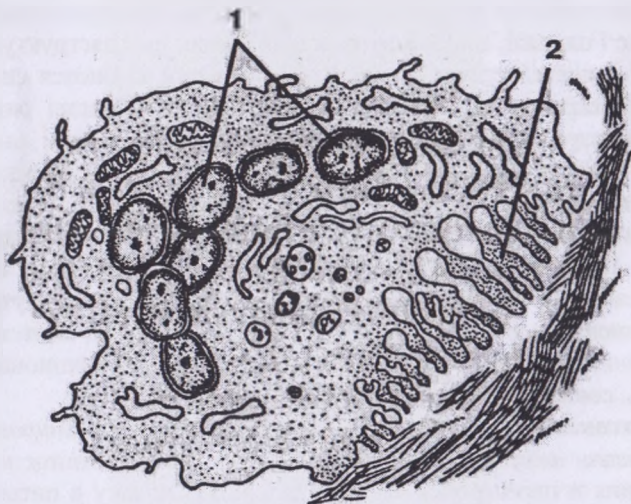
- эти клетки являются многоядерными (3-5 и более ядер);
- это довольно крупные клетки (диаметром около 90 мкм);
- они имеют характерную форму - клетка имеет овальную форму, но часть ее, прилежащая к костной ткани, является плоской.

При этом в плоской части выделяют две зоны:

- центральная часть – гофрированная, содержит многочисленные складки и островки;
- периферическая (прозрачная) часть тесно соприкасается с костной тканью.

В цитоплазме клетки, под ядрами, располагаются многочисленные лизосомы и вакуоли разной величины. Функциональная активность остеокласта проявляется следующим образом: в центральной (гофрированной) зоне основания клетки из цитоплазмы выделяются уголь-

ная кислота и протеолитические ферменты. Выделяющаяся угольная кислота вызывает деминерализацию костной ткани, а протеолитические ферменты разрушают органический матрикс межклеточного вещества. Фрагменты коллагеновых волокон фагоцитируются остеокластами и разрушаются внутриклеточно. После разрушения костной ткани за счет деятельности остеобластов, выселяющихся из соединительной ткани сосудов, происходит построение новой костной ткани.



*Рисунок 90 – Схема ультраструктуры остеокласта.
1 – ядра; 2 – щеточная каемка*

Межклеточное вещество костной ткани состоит из:

- основного вещества
- и волокон, в которых содержатся соли кальция.

Волокна состоят из коллагена I типа и складываются в пучки, которые могут располагаться параллельно (упорядоченно) или неупорядоченно, на основании чего и строится гистологическая классификация костных тканей.

Основное вещество костной ткани, как и других разновидностей соединительных тканей, состоит из:

- гликозоаминогликанов
- и протеогликанов.

Обеспечивая прочность костей, фосфорноокислые соли кальция одновременно являются депо кальция и фосфора в организме. Поэтому костная ткань принимает участие в минеральном обмене.

15.2.1. Классификация костных тканей

Различают две разновидности костных тканей:

- ретикулофиброзную (грубоволокнистую);
- пластинчатую (параллельно волокнистую).

В *грубоволокнистой костной* ткани пучки коллагеновых волокон толстые, извилистые и располагаются неупорядоченно. В минерализованном межклеточном веществе в лакунах беспорядочно располагаются остециты.

Пластинчатая костная ткань состоит из костных пластинок, в которых коллагеновые волокна или их пучки располагаются параллельно в каждой пластинке, но под прямым углом к ходу волокон в соседних пластинках. Между пластинками в лакунах располагаются остециты, тогда как их отростки проходят в канальцах через пластинки.

В организме млекопитающих костная ткань представлена почти исключительно пластинчатой формой. Ретикулофиброзная костная ткань встречается только как этап развития некоторых костей (теменных, лобных). У взрослых животных они находятся в области прикрепления сухожилий к костям, а также на месте окостеневших швов черепа.

15.2.2. Строение кости

При изучении костной ткани следует дифференцировать понятия «костная ткань» и «кость».

Кость – это анатомический орган, основным структурным компонентом которого является костная ткань. Кость как орган состоит из следующих элементов:

- костная ткань;
- надкостница;
- костный мозг (красный, желтый);
- сосуды и нервы.

Надкостница (периост) окружает по периферии костную ткань (за исключением суставных поверхностей) и имеет строение, сходное с надхрящницей. В надкостнице выделяют наружный фиброзный и внутренний клеточный или камбиальный слой. Во внутреннем слое содержатся остеобласты и остеокласты.

В надкостнице локализуется выраженная сосудистая сеть, из которой мелкие сосуды через прободающие каналы проникают в костную ткань.

Красный костный мозг рассматривается как самостоятельный орган и относится к органам кроветворения и иммуногенеза.

Костная ткань в сформированных костях представлена только пластинчатой формой, однако в разных костях, в разном участке одной кос-

ти она имеет разное строение. В плоских костях и эпифизах трубчатых костей костные пластинки образуют перекладины (трабекулы), составляющие губчатое вещество кости. В диафизах трубчатых костей пластинки прилежат друг к другу и образуют компактное вещество. Однако и в компактном веществе одни пластинки образуют остеоны, другие пластинки являются общими.

Строение диафиза трубчатой кости. На поперечном срезе диафиза трубчатой кости различают следующие слои:

- надкостница (периост);
- наружный слой общих или генеральных пластин;
- слой остеонов;
- внутренний слой общих или генеральных пластин;
- внутренняя фиброзная пластинка (эндост).

Наружные общие пластинки располагаются под надкостницей в несколько слоев, не образуя, однако полные кольца. Между пластинками располагаются в лакунах остециты. Через наружные пластинки проходят прободающие *заверсовы* каналы, через которые из надкостницы в костную ткань проникают прободающие волокна и сосуды. С помощью прободающих сосудов в костной ткани обеспечивается трофика, а прободающие волокна связывают надкостницу с костной тканью.

Слой остеонов состоит из двух компонентов: остеонов и вставочных пластин между ними. Остеон является структурной единицей компактного вещества трубчатой кости. Каждый остеон состоит из:

- 5-20 концентрически наложенных пластин;
- канала остеона, в котором проходят сосуды (артериолы, капилляры, вены).

Остеоны составляют основную массу костной ткани диафиза трубчатой кости. Они располагаются продольно по трубчатой кости соответственно силовым и гравитационным линиям и обеспечивают выполнение опорной функции. При изменении направления силовых линий в результате перелома или искривления костей остеоны, не несущие нагрузку, разрушаются остеокластами. Однако такие остеоны разрушаются не полностью, а часть костных пластин остеона по его длине сохраняется, и такие оставшиеся части остеонов называются *вставочными пластинками*. Внутренний слой общих пластинок имеет строение, аналогичное наружному, но он менее выражен, а в области перехода диафиза в эпифизы общие пластинки продолжают в трабекулы.

Эндост — тонкая соединительно-тканная пластинка, выстилающая полость канала диафиза. Слои в эндосте четко не выражены, но среди клеточных элементов содержатся остеобласты и остеокласты.

ГЛАВА 16. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

16.1. ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВНОЙ ТКАНИ

Значение нервной ткани в организме определяется основными свойствами нервных клеток (нейронов или нейроцитов) воспринимать раздражение, приходить в состояние возбуждения, вырабатывать импульс и передавать его. Нервная ткань осуществляет регуляцию деятельности тканей и органов, их взаимосвязь и связь с окружающей средой.

Нервная ткань состоит из:

- нейроцитов, выполняющих специфическую функцию,
- нейроглии, обеспечивающей существование и специфическую функцию нервных клеток и осуществляющей опорную, трофическую, разграничительную, секреторную и защитную функции.

Особенностью нервной ткани является полное отсутствие межклеточного вещества. Нервная ткань развивается из дорсального утолщения эктодермы – нервной пластинки.

16.1.1. Особенности строения нервных клеток и волокон

Цитологическая характеристика нейрона: в подавляющем большинстве содержат одно ядро, расположенное в центре, реже – эксцентрично. Двухядерные нейроны, и тем более многоядерные, встречаются крайне редко, например: нейроны в предстательной железе и шейке матки. Форма ядер нейроцитов округлая. В ядре имеется 1, а иногда 2 и 3 крупных ядрышка. В цитоплазме хорошо развита эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, комплекс Гольджи, лизосомы, нейрофиламенты. Плазмалемма нейроцитов, кроме типичных функций, характеризуется способностью проводить возбуждение. **Нейрофибриллы:** выявляются при импрегнации нервной ткани серебром в цитоплазме нейроцитов, состоят из пучков нейрофиламентов и нейротрубочек, расположенных преимущественно в дендритах и ориентированных параллельно аксону.

Отростки нервных клеток, обычно покрытые оболочками, называются *нервными волокнами*:

- миелиновые;
- безмиелиновые.

Те и другие состоят из отростка нервной клетки, который лежит в центре волокна и поэтому называется осевым цилиндром, и оболочки,

образованной клетками олигодендроглии, которые здесь называются нейролеммоцитами (шванновскими клетками).

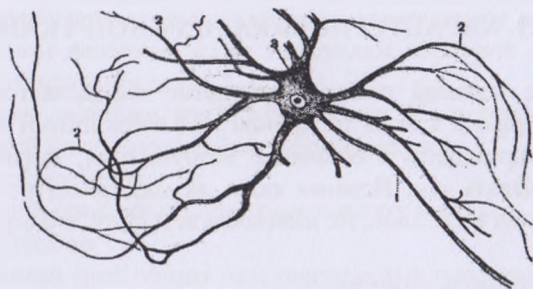


Рисунок 91 – Мультиполярный нейрон из спинного мозга зародыша коровы.

1 – аксон; 2 – дендриты; 3 – тело клетки с ядром



Рисунок 92 – Биполярный нейрон.

1 – тело клетки; 2 – дендрит; 3 – аксон

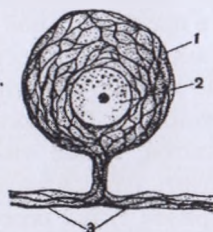


Рисунок 93 – Униполярный нейрон.

1 – тело клетки; 2 – ядро;
3 – отростки

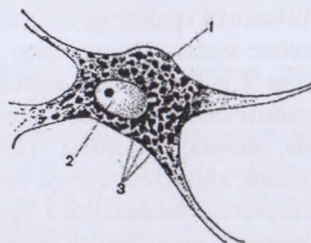


Рисунок 94 – Тигроидное вещество в мультиполярном нейроне.

1 – тело клетки; 2 – ядро;
3 – глыбки тигроидного вещества

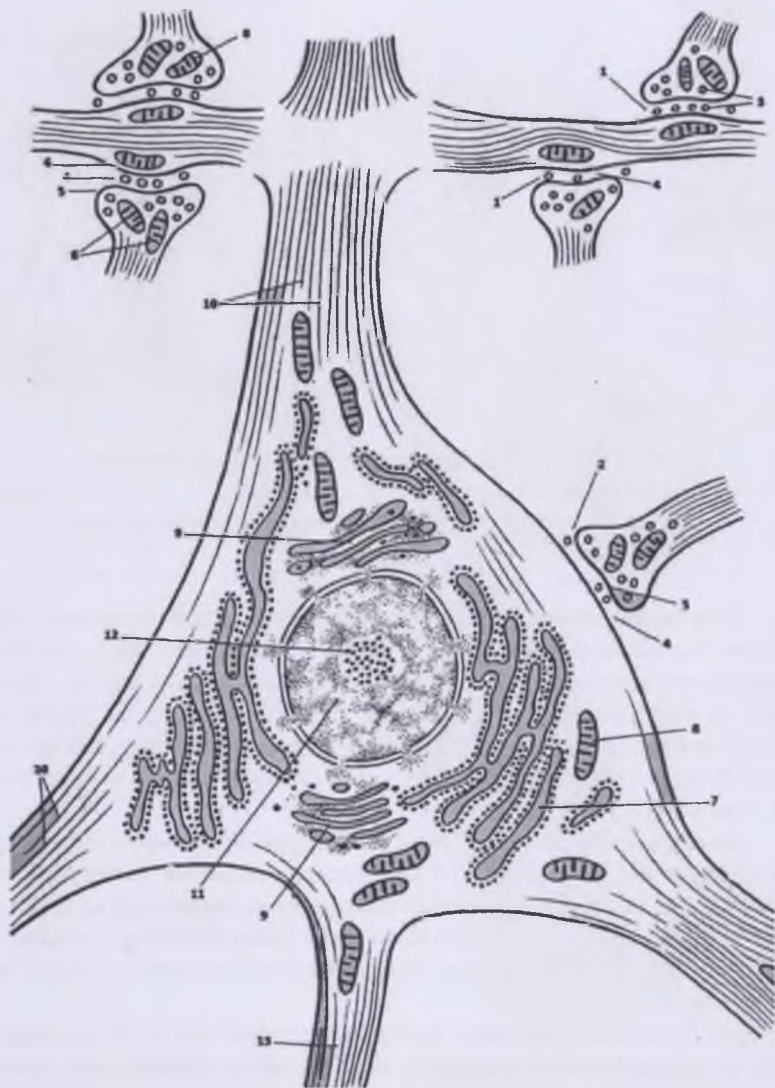


Рисунок 95 – Схема ультрамикроскопического строения нейрона.
 1 – аксонодендритический синапс; 2 – аксоносоматический синапс; 3 – пресинаптические пузырьки; 4 – синаптическая щель; 5 – пресинаптическая мембрана; 6 – постсинаптическая мембрана; 7 – эндоплазматическая сеть; 8 – митохондрии; 9 – внутриклеточный сетчатый аппарат; 10 – нейрофибриллы; 11 – ядро; 12 – ядрышко; 13 – аксон

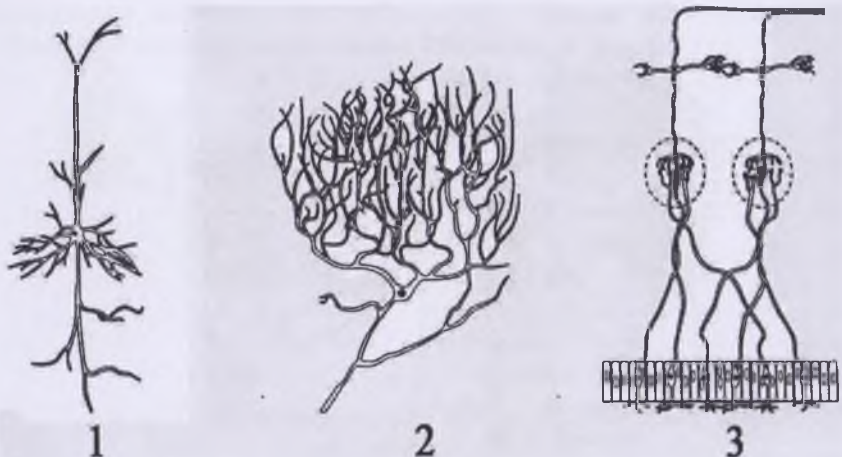


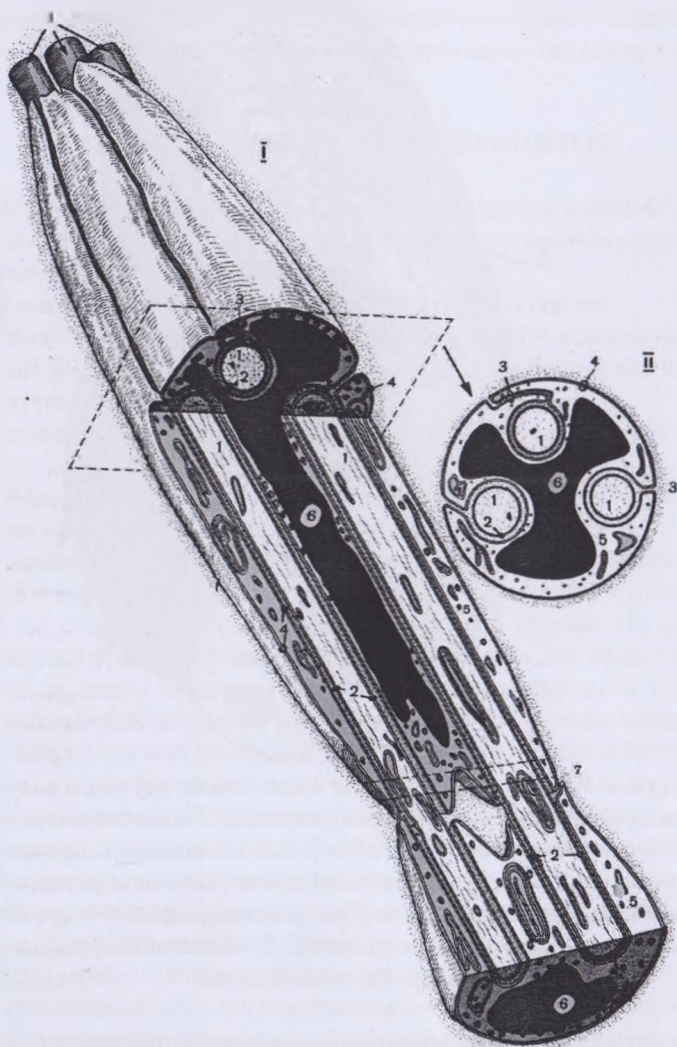
Рисунок 96 – Виды нейроцитов млекопитающих.

1 – пирамидальный нейронит головного мозга; 2 – клетка Пуркенье коры мозжечка; 3 – нейрониты обонятельной зоны

Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы. Клетки олигодендроглии оболочек безмиелиновых нервных волокон, располагаясь плотно, образуют тяжи, в которых на определенном расстоянии друг от друга видны овальные ядра. В нервных волокнах внутренних органов, как правило, в таком тяже располагается не один, а несколько (10–20) осевых цилиндров, принадлежащих различным нейронам.

По мере погружения осевых цилиндров в тяж леммоцитов последние одевают их как муфтой. Оболочки леммоцитов при этом прогибаются, плотно охватывают осевые цилиндры и, смыкаясь над ними, образуют глубокие складки, на дне которых и располагаются отдельные осевые цилиндры. С поверхности каждое нервное волокно покрыто базальной мембраной.

Миелиновые нервные волокна встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Они значительно толще безмиелиновых нервных волокон. Диаметр поперечного сечения их колеблется от 1 до 20 мкм. Они также состоят из осевого цилиндра, «одетого» оболочкой из нейролеммоцитов, но диаметр осевых цилиндров этого типа волокон значительно толще, а оболочка сложнее.



**Рисунок 97 – Объемная реконструкция безмиелинового
нервного волокна.**

I – продольный срез; II – поперечный срез

*1 – осевые цилиндры; 2 – аксолема; 3 – мезаксон; 4 – клеточная оболочка леммоцита (шванновской клетки); 5 – цитоплазма леммоцита;
6 – ядро леммоцита (пунктиром обозначена плоскость поперечного среза); 7 – контакт двух леммоцитов*

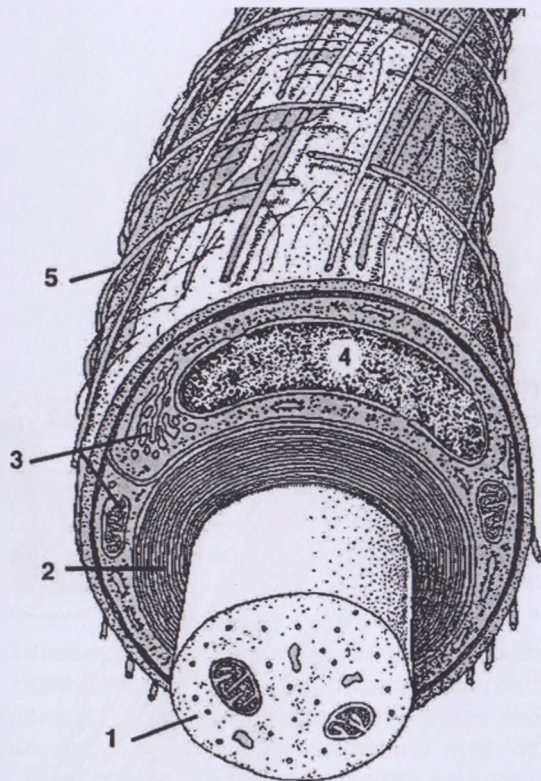


Рисунок 98 – Схема строения миелинового нервного волокна.

1 – осевой цилиндр (отросток нейрона); 2 – миелиновый слой оболочки волокна (несколько слоев мембраны шванновских клеток); 3 – цитоплазма леммоцита; 4 – ядро леммоцита (вместе с цитоплазмой оттеснено к периферии волокна и образует нейролемму – наружный слой оболочки миелинового волокна); 5 – базальная мембрана, окружающая волокно

В сформированном миелиновом волокне принято различать два слоя оболочки:

- внутренний, более толстый,
- миелиновый слой наружный, тонкий, состоящий из цитоплазмы и ядер нейролеммоцитов.

Осевой цилиндр нервных волокон состоит из нейроплазмы – цитоплазмы нервной клетки, содержащей продольно ориентированные нейрофиламенты и нейротрубочки. С поверхности осевой цилиндр покрыт

мембраной – аксолеммой, обеспечивающей проведение нервного импульса. Скорость передачи импульса миелиновыми волокнами больше, чем безмиелиновыми.

16.2. КЛАССИФИКАЦИЯ НЕЙРОЦИТОВ

Нейроны, или нейроны различных отделов нервной системы значительно отличаются друг от друга по функциональному значению и морфологическим особенностям.

В зависимости от функции нейроны делятся на:

- рецепторные (чувствительные, афферентные) – генерируют нервный импульс под влиянием различных воздействий внешней или внутренней среды организма;
- вставочные (ассоциативные) – осуществляют различные связи между нейронами;
- эффекторные (эфферентные, двигательные) – передают возбуждение на ткани рабочих органов, побуждая их к действию.

Характерной чертой для всех зрелых нейронов является наличие у них отростков. Эти отростки обеспечивают проведение нервного импульса по телу животного из одной его части в другую. По функциональному значению отростки нейронов делятся на два вида. Одни выполняют функцию отведения нервного импульса обычно от тел нейронов и называются *аксонами, или нейритами*. Аксон заканчивается концевым аппаратом или на другом нейроне, или на тканях рабочего органа.

Второй вид отростков нервных клеток называется *дендритами*. В большинстве случаев они сильно ветвятся, чем и определяется их название. Дендриты проводят импульс к телу нейрона.

По количеству отростков нейроны делятся на три группы:

- униполярные – клетки с одним отростком;
- биполярные – клетки с двумя отростками;
- мультиполярные – клетки, имеющие три и больше отростков.

Мультиполярные клетки наиболее распространены у млекопитающих. Из многих отростков такого нейрона один представлен аксоном, тогда как все остальные являются дендритами.

Биполярные клетки имеют два отростка – аксон и дендрит. Истинные биполярные клетки в теле млекопитающих встречаются редко. К ним относятся часть клеток сетчатки глаза, спирального ганглия внутреннего уха и некоторые другие.

Истинных **униполярных клеток**, то есть клеток с одним отростком – аксоном, в теле млекопитающего нет.

16.3. СТРОЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ НЕЙРОГЛИИ

Классификация нейроглии:

- макроглия (глиоциты):
 - эпендимоциты;
 - астроциты;
 - олигодендроциты;
- микроглия.

Эпендимоциты образуют плотный слой клеточных элементов, выстилающих спинномозговой канал и все желудочки мозга. Эпендимоциты кубической формы, а у новорожденных они имеют на своей поверхности реснички, которые позднее редуцируются. Основной функцией эпендимоцитов является процесс образования цереброспинальной жидкости и регуляция ее состава.

Астроциты образуют опорный аппарат центральной нервной системы. Они представляют собой мелкие клетки с многочисленными расходящимися во все стороны отростками. Различают два вида астроцитов:

- протоплазматические (располагаются преимущественно в сером веществе центральной нервной системы);
- волокнистые (располагаются главным образом в белом веществе мозга).

Основная функция астроцитов – опорная и изоляция нейронов от внешних влияний, что необходимо для осуществления специфической деятельности нейронов.

Олигодендроциты – это самая многочисленная группа клеток нейроглии. Они окружают тела нейронов в центральной и периферической нервной системе, находятся в составе оболочек нервных волокон и в нервных окончаниях. В разных отделах нервной системы олигодендроциты имеют различную форму и представлены тремя разновидностями:

- *мантйные клетки* – формируют разные структуры в нервной ткани;
- *леммоциты* – окружают отростки нервных клеток, формируя чехлы из миелиновых структур;
- *концевые* – расположены на конце отростков – концевые глиальные компоненты, например, инкапсулированные нервные окончания в сосочковом слое дермы.

Микроглия – это клетки прищельцы, предполагается, что они имеют промоноцитарное происхождение, то есть из красного костного мозга. Микроглия являются глиальными макрофагами, они имеют не-

большие размеры, преимущественно отростчатой формы, способны к амебoidalным движениям. На поверхности микроглии имеются 2–3 более крупных отростка, которые в свою очередь делятся на вторичные и третичные ветвления. В составе микроглии имеются все органеллы, но наиболее активен лизосомальный аппарат. При раздражении клеток микроглии их форма меняется, отростки втягиваются, клетки приобретают специфический характер, округляются. В таком виде они называются *зернистыми шарами*.

16.4. СИНАПС

Синапс (греч. *synapsis* – соединение, связь) – зона контакта между нейронами и другими образованиями (нервными, мышечными или железистыми клетками), служащая для передачи информации от клетки, генерирующей нервный импульс, к другим клеткам. Термин ввел английский ученый нейрофизиолог, нобелевский лауреат Чарльз Скотт Шеррингтон в 1987 г.

Компоненты синапса: пресинаптическая мембрана, синаптическая щель, постсинаптическая мембрана.

Пресинаптическая мембрана – нервное окончание, которое, подходя к мышце, лишается миелиновой оболочки и «погружается» внутрь мышечной ткани.

В пресинаптической области есть:

- 1) **везикулы** – замкнутая полость, содержащая медиатор. Они находятся в постоянном движении. Когда подходят к мембране нервного окончания, они сливаются с ней, а медиатор поступает в синаптическую щель. Содержание одной везикулы – квант медиатора;
- 2) **митохондрии** – основной источник энергии для синтеза медиатора (ацетилхолин синтезируется из холина).

Синаптическая щель – между пре- и постсинаптическими мембранами. Величина щели неодинакова в различных синапсах. Это пространство заполнено межклеточной жидкостью, в которой находится медиатор.

Постсинаптическая мембрана – покрывает иннервируемую клетку в месте контакта с нервным окончанием. В мионевральном синапсе – концевая пластинка. В некоторых синапсах постсинаптическая мембрана образует складки, тем самым увеличивая площадь контакта.

Синапс состоит из трех отделов:

- *пресинаптического* (нейрон, посылающий сигналы),
- *постсинаптического* (клетка, принимающая сигналы) и

о соединяющего их структуры (*синаптическая щель*).

По выполняемым функциям:

- возбуждающие;
- тормозящие.

В зависимости *от способа передачи возбуждения* выделяют:

- химические (наиболее распространенные);
- электрические синапсы;
- смешанные синапсы (сочетающие оба механизма передачи).

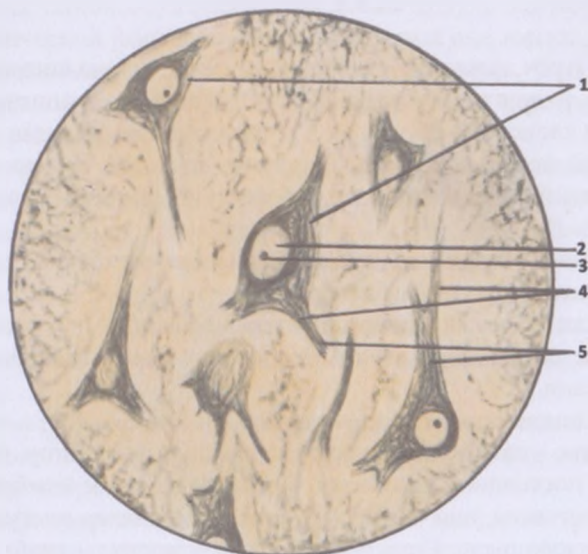


Рисунок 99 – Нейрофибриллы.

1 – пирамидальные нервные клетки; 2 – ядро нервной клетки;
3 – ядрышко; 4 – отростки; 5 – нейрофибриллы

16.5. НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ И РЕГЕНЕРАЦИЯ НЕЙРОНОВ

Нервные окончания. Все нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами, которые получили название *нервные окончания*.

По функциональному значению нервные окончания можно разделить на три группы:

- эффекторные (эффекторы);
- рецепторные (аффекторные или чувствительные);
- концевые аппараты, образующие межнейронные синапсы, осуществляющие связь нейронов между собой.

Эффекторные нервные окончания представлены двумя типами:

- двигательные;
- секреторные.

Двигательные нервные окончания — это концевые аппараты аксонов двигательных клеток соматической или вегетативной нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов. Двигательные окончания в поперечнополосатых мышцах называются нервно-мышечными окончаниями. Они представляют собой окончания аксонов клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга. Нервно-мышечное окончание состоит из концевого ветвления осевого цилиндра нервного волокна и специализированного участка мышечного волокна.

Секреторные нервные окончания имеют простое строение и заканчиваются на железе. Они представляют собой концевые утолщения, или четковидные расширения волокна с синаптическими пузырьками, содержащими главным образом ацетилхолин.

Особенности регенерации нейронов. Нейроны являются несменяемой клеточной популяцией. Им свойственна только внутриклеточная физиологическая регенерация, заключающаяся в непрерывной смене структурных белков цитоплазмы.

Отростки нейронов и соответственно периферические нервы обладают способностью к регенерации в случае их повреждения. При этом регенерации нервных волокон предшествуют явления дегенерации.

Долгое время считалось аксиомой, что нейроны головного мозга не способны после рождения к делению. В последующем было показано, что в постнатальном периоде продолжается деление нейронов в обонятельной луковице, коре мозжечка, зубчатой фасции гиппокампа (Е.В. Максимова, 1990). В последующие годы было обнаружено, что в коре мозжечка и после рождения имеются полипотентные предшественники нейронов, более того, они обнаружены даже у взрослых людей (Y. Arsenijevic et al. 2001). А у птиц активный нейрогенез на протяжении всей жизни идет в гиперстриатуме — участке мозга, аналогичном коре млекопитающих.

16.5.1. Рецепторы нервных окончаний

Главная функция афферентных нервных окончаний — восприятие сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды.

Рецептор — это терминальное ветвление дендрита чувствительной (рецепторной) нервной клетки.

Классификация рецепторов по происхождению:

- нейросенсорные — нейральный источник происхождения, представляют собой рецепторы нервных клеток — первично-чувствительные;
- сенсоэпителиальные — имеют не нейральное происхождение, представлены специальными клетками, которые способны воспринимать раздражение — вторично-чувствительные, например: инкапсулированные и неинкапсулированные нервные окончания.

По морфологии:

- свободные;
- несвободные (инкапсулированные: пластинчатые тельца Фатера-Пачини, осязательные тельца Мейснера; неинкапсулированные).

По специфичности восприятия (по модальности):

- терморецепторы;
- барорецепторы;
- хеморецепторы;
- механорецепторы;
- болевые рецепторы.

По количеству воспринимающих раздражителей:

- мономодальные;
- полимодальные.

ГЛАВА 17.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Органы дыхания выполняют функцию обмена газами между кровью и окружающей средой организма. Этот обмен происходит в легочных альвеолах – тонкостенных пузырьках, представляющих собой слоенные окончания самых мелких дыхательных путей и опутанную сеть кровеносных капилляров. Внутри альвеол кислород воздуха косметическим путем проникает внутрь кровеносного русла, а из крови в полости дыхательных путей выделяются продукты обмена веществ – углекислоты и вода. Прежде чем попасть в альвеолы, вдыхаемый воздух проходит через носовую полость, глотку, гортань, трахеи и бронхи, где нагревается и очищается (это функция слизистой оболочки дыхательных путей). Слизистая покрыта мерцательным эпителием, содержит слизистые железы, в некоторых местах в ней заложены тонкостенные венозные сплетения. Мерцательные реснички способны передвигать осевшие на слизистой твердые частички в сторону носовой полости. С такими природными телами смешивается слизь и во время кашля также увлекает их наружу. Венозные сплетения, наполненные кровью, нагревают вдыхаемый воздух. С органами дыхания находятся в близких взаимоотношениях органы обоняния, расположенные в носовой полости, и орган голоса – в гортани.

Органы дыхания развиваются в тесном комплексе с органами пищеварения. Носовая полость образуется путем деления твердым небом первичной ротовой полости на ротовую и носовую. Эктодерма, покрывающая первичные ноздри, через множество тонких обонятельных нервов вступает в связь с выпучиваниями полушарий конечного мозга – обонятельными луковицами – превращается в слизистую оболочку обонятельной области носовой полости.

Гортань, трахея и легкие формируются за счет вентральной стенки пищевода в виде слепого отростка. Сначала на этой стенке появляется желобок, который, превращаясь в трубку, отщепляется. В результате в области шеи и груди образуются две трубки: дорсальная – пищевода и вентральная трахея, из ее переднего участка берет начало гортань. В дальнейшем слепой конец зачатки трахеи разделяется на две ветви, в процессе роста продолжающие ветвиться. Каждая концевая ветвь заканчивается расширением – будущим альвеолярным мешком. Так формируется бронхиальное дерево, которое ветвится дальше и в конце концов становится сходным со сложной аль-

веолярной железой. Одновременно в развивающиеся легкие вырастают кровеносные сосуды и мезенхима. Из последней получают среднюю и наружную оболочку бронхов, а также междольковая соединительная ткань.

17.1. НОСОВАЯ ПОЛОСТЬ

Гистологическое строение стенок носовой полости определяется ее функцией – очищать вдыхаемый воздух от примесей (пылевых частиц, микроорганизмов и др.) и регулировать его температуру. Одновременно с этим носовая полость является органом обоняния. Поэтому по строению слизистой оболочки в ней различают дыхательную и обонятельную области и, кроме того, преддверие носовой полости, выстланное многослойным плоским эпителием (например, таким же эпителием покрыта ложная ноздря лошади).

Дыхательная область занимает переднюю часть носовой полости, отличается ярко-розовым цветом слизистой оболочки. Ее эпителиальный слой состоит из многоядерного мерцательного эпителия, между клетками которого вкраплены одиночные бокаловидные клетки. Кроме того, эпителий образует расположенные в собственном слое слизисто-серозные железы трубчато-альвеолярного типа. Секрет их служит для смачивания слизистой и увлажнения проходящего воздуха. В глубине эпителиального слоя клетки быстро размножаются и одновременно слущиваются с поверхности. По мере загрязнения выдыхаемого воздуха толщина эпителия дыхательной области увеличивается. Собственная пластинка слизистой построена главным образом из ретикулярной ткани, переходящая в глубоких слоях в рыхлую, богатую эластическими волокнами и включающую в себе лимфатические узелки. Этот слой тесно соединяется с надкостницей стенок носовой полости и надхрящницей носовой перегородки. Слизистая оболочка добавочных полостей по структуре такая же, как и дыхательной области, только она значительно тоньше, главным образом за счет собственной пластинки.

Обонятельная область выполняет функцию органа обоняния, она занимает верхнюю и заднюю части носовой полости, характеризуется желтоватой или темно-бурой окраской. Эпителий этой области формирует разветвленные трубчатые железы, их секрет увлажняет слизистую и, очевидно, служит для растворения веществ, испарение которых вызывают обонятельные ощущения. Собственный слой состоит из рыхлой и ретикулярной соединительной ткани. *Обонятель-*

ный эпителий является многорядным призматическим с поддерживающими и обонятельными клетками. Поддерживающие клетки имеют вид довольно высоких призм, и на поверхности большинство из них лишено ресничек. Ядра этих клеток вытянуты и обычно лежат в самом верхнем ряду ядер эпителия. Обонятельные клетки, или клетки Шмальца – биполярные нейроны, похожие на длинные палочки, расширенные в средней части, где находится ядро.

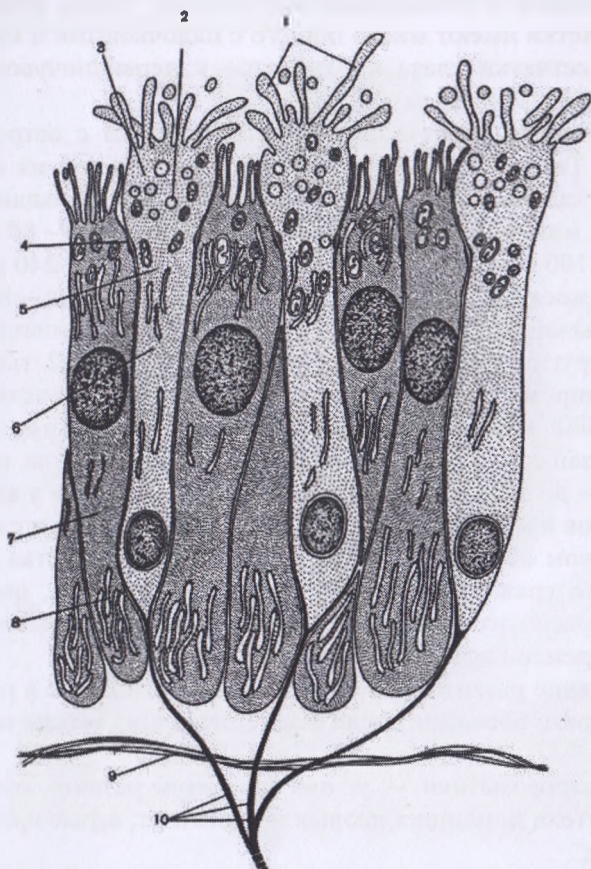


Рисунок 100 – Строение обонятельного эпителия.

Схема: 1 – микроворсинки; 2 – пузырьки; 3 – обонятельная булавка; 4 – замыкательные пластинки (десмосомы); 5 – дендриты; 6 – тело обонятельной клетки; 7 – поддерживающая клетка; 8 – эндоплазматическая сеть; 9 – базальная мембрана; 10 – нейриты обонятельных клеток, образующие обонятельные нити

Эти ядра располагаются глубже ядер поддерживающих клеток. Короткий периферический отросток клеток Шульце направляется между поддерживающими клетками на поверхность эпителия и оканчивается *обонятельной булавой*, на которой имеется 2–6 подвижных ресничек. В основе каждой из них находятся девять пар периферических и две пары центральных микронитей. Центральные отростки обонятельных клеток (аксоны) проходят в составе обонятельных нервов в обонятельные луковицы. Таким образом, обонятельные клетки имеют много общего с палочковыми и колбочковыми клетками сетчатки глаза и относятся к первичночувствующим или невросензорным клеткам.

Количество обонятельных клеток связано с остротой чувства обоняния. Так, у человека во всей носовой полости их насчитывают 10 млн, у гладконосых рукокрылых – 2 млн, диких мышевидных грызунов – 12 млн, у обезьян – 30 млн, у рыси и пумы – 80 млн, у ежа и кролика – 100 млн, у овчарки – 224 млн, у крысы – 240 млн, у льва – 250 млн, у лося – 280 млн, у волка – 300 млн, а у акул – 10 млрд.

Необычайно развитое обоняние волка, енотовидной собаки, гиены и других хищных способно различать до 12 тысяч запахов. Волк, например, способен распознать присутствие одной-единственной молекулы пахучего вещества в 1 литре воздуха. Он чувствует запахи на расстоянии до 100 м, лоси, бизоны, косули – до 1 км, слоны – до 5 км. Очень хорошо развито обоняние у акул, лососей, угрей, сомов и многих других рыб, но имеются виды и с менее развитым чувством обоняния – щука, окунь. У большинства птиц обоняние развито сравнительно слабо. Следует признать, что интимный механизм распознавания запахов у продуктивных животных до последнего времени остается неясным.

Обоняние развито у большинства животных, но в разной степени. По остроте обоняния среди млекопитающих можно выделить три группы:

1) макросоматики – у них обоняние развито очень хорошо (представители домашних псовых и кошачьих, серые крысы и другие животные);

2) микросоматики – обоняние развито гораздо хуже по сравнению с первой группой (тюлени, усатые киты, приматы, к которым относится и человек);

3) аносоматики – органы обоняния отсутствуют (зубатые киты).

17.2. ЯКОБСОНОВ ОРГАН

Якобсонов орган (вомероназальный орган) следует отнести к органам обоняния, так как выстилающая его изнутри слизистая оболочка покрыта обонятельным эпителием и иннервирует терминальным нервом – ветвью обонятельного нерва. Располагается этот орган на дне носовой полости у основания носовой перегородки. У домашних животных, за исключением лошади, он сообщается через носонебный канал с ротовой полостью.

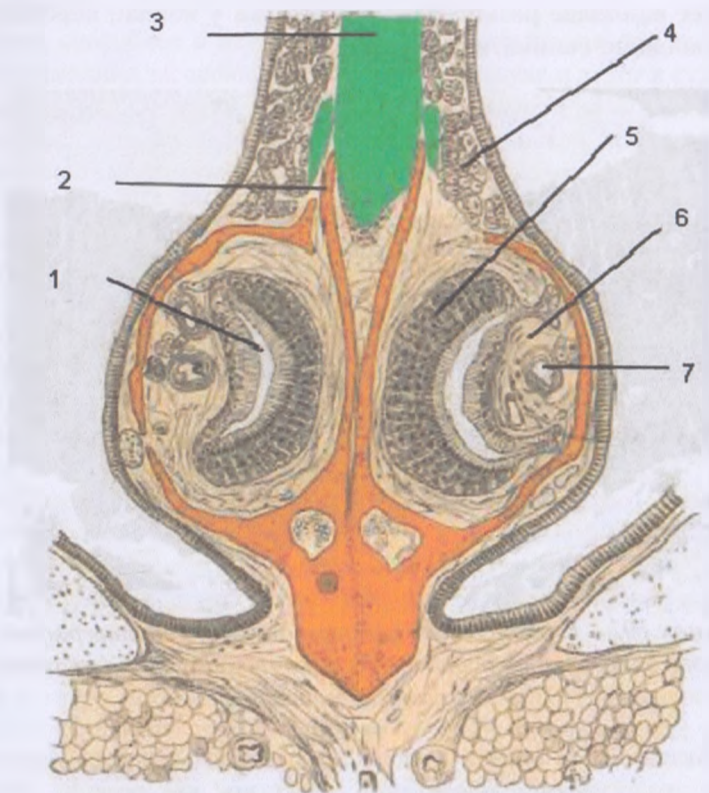


Рисунок 101 – Поперечное сечение вентральной области носовой перегородки мыши, на уровне середины вомероназального органа (орган инкапсулирован в сошнике). Сенсорный эпителий находится на медиальной стенке

1 – просвет, 2 – сошник, 3 – носовая перегородка, 4 – железы, 5 – сенсорный эпителий, 6 – кавернозная ткань, 7 – кровеносный сосуд

Еще два века назад датчанин Людвиг Якобсон (1783–1843) описал группу клеток, расположенных в костях черепа между носом и ртом. Эти островки рецепторов, отличные от обонятельных и вкусовых, позже и назовут вомероназальным органом – органом Якобсона. Вомероназальный орган отсутствует у рыб и птиц. Орган Якобсона не найден у крокодилов и хамелеонов, но у других рептилий присутствует и является важным обонятельным органом, например, хорошо развит у змей. Просвет органа открывается в рот. Расколотый язык змей и ящериц проникает в вомероназальный орган. Из млекопитающих наиболее развит якобсонов орган у кошки, коровы, собаки, козы, лошади, свиньи, овцы и других.

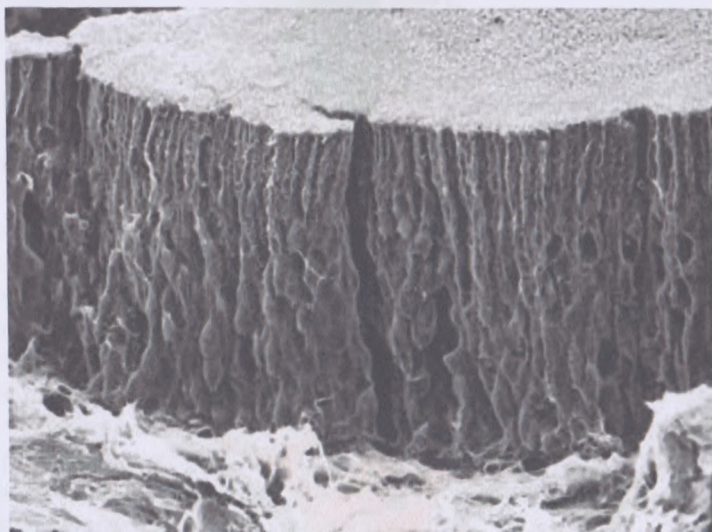


Рисунок 102 – Сканирующая электронная микрофотография сенсорного эпителия якобсонового органа дикой крысы (столбчатая структура эпителия)

Активизация органа Якобсона у лошадей и кошек имеет своеобразие этологическое проявление, известное как реакция Флешмана. Животное поднимает и сморщивает верхнюю губу и нос, что придает им забавный «смеющийся» вид. С полуоткрытым ртом животное совершает движения языком, напоминающие процесс лакания жидкости. На самом деле таким приемом животное нагнетает воздух в ротовую полость и закачивает его в каналы органа Якобсона. Далее пахучие вещества адсорбируются на поверхности слизистой оболочки каналов и

связываются специфическими белками – G-протеинами. Таким образом, орган Якобсона служит прежде всего инструментом, который позволяет самцам дистантно выявлять в своем окружении самок, готовых или готовящихся к спариванию. Его функциональная активность возникает на фоне высокого уровня тестостерона в крови животных, а следствием его активизации является формирование половой доминанты самца с соответствующими поведенческими стереотипами.

Васкуляризация и иннервация слизистой носовой полости. Артериальные сети слизистой оболочки питают капилляры, окружающие эпителий и железы. Из капилляров кровь собирается в венозное сплетение, способное в некоторых местах к набуханию, что происходит при вдыхании засоренного и холодного воздуха и ведет к сужению носовых ходов. Это и есть *венозные синусы* носовой полости. В поляризованном свете на вертикальных срезах слизистой оболочки носа они видны как поперечно срезанные светлые трубки, на которых отлично выражены поляризационные кресты. Это свидетельствует о том, что их стенка состоит из двояколучепреломляющих соединительнотканых волокон, располагающихся в кольцевом или спиральном направлении. Нервы слизистой направляются к кровеносным сосудам и двигательным окончаниям их стенки. В последней находятся также различной формы чувствительные окончания, лежащие под эпителием и в эпителии слизистой, образуя в некоторых местах рефлексогенные зоны. Часть нервных волокон оплетает железы и их выводные протоки и образует на них окончания – тельца Краузе.

Анализатор обоняния. Обонятельные клетки являются чувствительными нейронами, соответствуют клеткам спинальных ганглиев и представляют первое звено в анализаторе обоняния. Их аксоны формируют обонятельные нервы и заканчиваются в виде клубочков в обонятельных луковицах на дендритах *митральных клеток*, по форме напоминающих шапки. Эти клетки – второе звено рефлекторной дуги; их аксоны в мозге формируют *обонятельные пути*. Третьи нейроны – клетки обонятельных путей, отростки которых заканчиваются в лимбической области коры полушарий.

17.3. ГОРТАНЬ

Из носовой полости вдыхаемый воздух попадает через глотку в гортань – часть дыхательной трубки, исполняющую роль голосового органа. В гортани различают три оболочки: внутреннюю, среднюю и наружную.

Внутренняя, или слизистая, оболочка. Эпителиальный слой представлен многоядерным мерцательным эпителием с большим количеством бокаловидных клеток. Лишь на обеих поверхностях надгортанника и в складках, покрывающих голосовые связки, эпителий многослойный плоский, причем переход к нему от мерцательного постепенный. Иногда между эпителиальными клетками, выстилающими надгортанник, встречаются вкусовые луковицы. В некоторых местах слизистая содержит железы трубчато-альвеолярного типа — серозные, слизистые и смешанные. Гортанные кармашки покрыты у лошади многоядерным мерцательным эпителием, а у свиньи и хищных — многослойным плоским эпителием (у жвачных гортанных кармашков нет). *Собственная пластинка* построена из ретикулярной и рыхлой соединительной ткани; местами в ней встречаются скопления жировой ткани и подэпителиальные лимфатические узелки. Располагаются они главным образом в слизистой оболочке кармашков.

Средняя оболочка соответствует мышечной оболочке других трубчатых органов и состоит из анатомически оформленных хрящей и мышц. Большинство хрящей гортани построено из гиалинового хряща, и лишь надгортанник и рожковые хрящи — из эластического. У старых особей в щитовидном хряще появляется костная ткань. Основу связок, соединяющих отдельные хрящи, составляет фиброзная соединительная ткань, а основу голосовых связок — эластическая. Мышцы гортани поперечнополосатые.

Наружная оболочка гортани оформлена в виде фасции.

Нервы гортани обслуживают мышцы и слизистую оболочку. Их чувствительные волокна оканчиваются под эпителием и в нем самом в форме кустиков, клубочков, свободных нитей, а иногда и инкапсулированных окончаний. Особенно богата чувствительными волокнами слизистая задней поверхности надгортанника, черпалонадгортанных складок и оснований голосовых складок. Двигательные волокна направляются в мышцы. Вегетативные волокна образуют сосудистые нервы.

17.4. ТРАХЕЯ

Трахея — это трубка, по которой проходит воздух от гортани к легким и обратно. В ее стенке три оболочки: слизистая, волокнисто-хрящевая и адвентиция. В средней оболочке заключен хрящевой скелет.

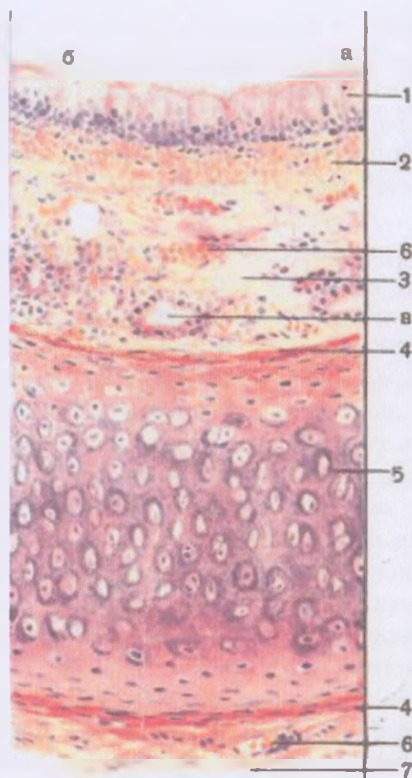


Рисунок 103— Трахея. Поперечный разрез.

1 — многорядный мерцательный эпителий; а — клеточные реснички;
 б — бокаловидная железистая клетка; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки (продольно расположенные эластиновые волокна);
 3 — подслизистая основа; в — железа трахеи; 4 — надхрящница; 5 — волокнисто-хрящевая оболочка с гиалиновым хрящом; б — кровеносный
 сосуд; 7 — адвентициальная оболочка

Слизистая оболочка. Эпителиальный слой образован из такого же, как в гортани, мерцательного эпителия. Выпячивание последнего в глубь слизистой формируют большое количество желез, чаще смешанных; располагаются они главным образом в подслизистом слое. Особенно много желез там, где в средней оболочке нет хряща. Мерцательные реснички колеблются в сторону носовой полости и передвигают оседающие на них из вдыхаемого воздуха твердые частички и микробы. Собственная пластинка состоит из рыхлой соединительной ткани, богата эластическими волокнами. Они ориентированы в основном в про-

дольном направлении и образуют сеть, соответствующую мышечной пластинке слизистой других органов. Вследствие этого собрана в мало-заметные продольные складки и не может образовывать поперечных складок. На препаратах поперечных срезов трахеи эти волокна видны как светлые, блестящие точки. *Подслизистая основа* состоит из соединительной ткани; она тесно срастается с волокнисто-хрящевой оболочкой.

Волокнисто-хрящевая оболочка — соединительнотканый слой: между его листками находятся кольца из гиалинового хряща, края которых не прилегают плотно один к другому, между ними остается соединительная ткань, представляющая продолжение их надхрящницы. При наличии твердой хрящевой ткани трахея не спадает во время вдоха, а разделение хряща на отдельные кольца не препятствует движениям шеи, в результате чего трахея может растягиваться и укорачиваться. На дорсальной поверхности эти хрящи не замкнуты, поэтому трахея не давит на пищевод во время прохождения по нему пищи. На внутренней поверхности дорсальных частей хрящевых колец в составе этой оболочки у жвачных, лошади и свиньи располагаются в поперечном направлении гладкие мышечные клетки, образующие *поперечную мышцу трахеи*. При их сокращении сужается просвет трахеи и увеличивается складчатость слизистой.

Наружная оболочка, или адвентиция, построена из соединительной ткани, а у собаки, кошки и кролика на дорсальной поверхности трахеи, где нет хрящевого скелета, образует поперечную мышцу трахеи, описанную у животных других видов в средней оболочке. Иннервируется трахея в основном так же, как и гортань.

17.5. ЛЕГКИЕ

Легкие представляют систему воздухоносных путей, разделяющихся в виде *бронхиального дерева*, и их продолжения — специализированных для обмена газами структур, формирующих *альвеолярное дерево*. Мелкие бронхи вместе с их еще более мелкими ветвями, заканчивающимися альвеолами, образуют дольки легких, в состав которых входят кровеносные сосуды и капилляры. Связываются все эти структуры внутريدольковой соединительной тканью. Между дольками залегает междольковая соединительная ткань: в ней проходят разного калибра бронхи, кровеносные сосуды и нервы.

Бронхиальное дерево. Два главных бронха или первые ветви трахеи направляются в легкие своей стороны. Они находятся вне легочной ткани и построены так же, как трахеи, но их хрящевые кольца замк-

нуты. Перед вступлением внутрь легких они соответственно количеству долей каждого легкого отдают им крупные бронхи. Внутри долей бронхи разветвляются на сегментарные бронхи, которые вместе с прилегающими к ним участками легочной ткани образуют *легочные сегменты*. Крупные бронхи после нескольких ветвлений, количество которых непостоянно для различных видов животных, переходят в средние, а потом в мелкие бронхи.

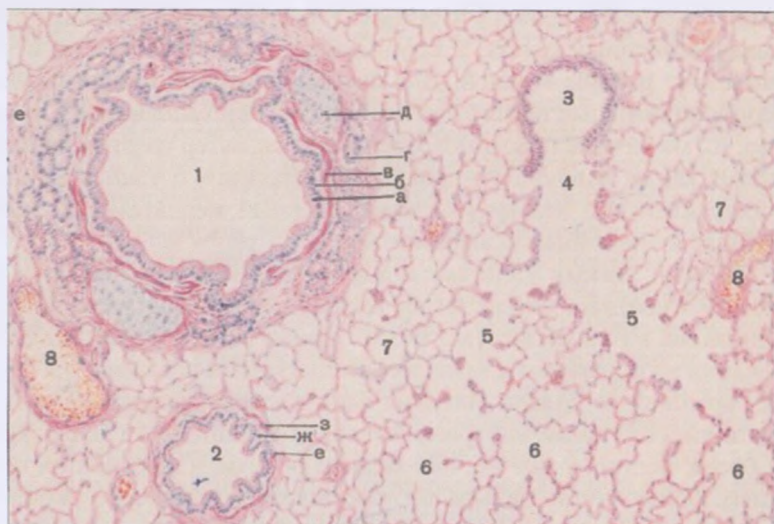


Рисунок 104 – Лёгкое собаки.

1 – стенка среднего бронха: *а* – многорядный реснитчатый эпителий; *б* – собственная пластинка слизистой оболочки; *в* – мышечная пластинка слизистой оболочки; *г* – подслизистая основа с бронхиальными железами; *д* – хрящевая пластинка волокнисто-хрящевой оболочки; *е* – адвентиция; *2* – мелкий бронх; *е* – двурядный реснитчатый эпителий; *ж* – собственная пластинка слизистой оболочки; *з* – мышечная пластинка слизистой оболочки; *3* – концевая бронхиола; *4* – дыхательная бронхиола; *5* – альвеолярный ход; *6* – альвеолярный мешочек; *7* – альвеола; *8* – кровеносные сосуды

Крупные бронхи структурно сходны с главными, однако по мере уменьшения диаметра в их волокнисто-хрящевой оболочке хрящевой ткани становится меньше, а мышечной – больше. В результате хрящевые кольца принимают форму решетки или распадаются на отдельные частички (на гистологических срезах видны только фрагменты хрящевых колец). Кроме того, в слизистой оболочке появляется тонкая мы-

шечная пластинка из кольцевых, слегка спиральных гладких мышечных клеток, собирающих слизистую оболочку в складки. *Средние бронхи* отличаются от крупных тем, что в них еще меньше хрящевой ткани и больше мышечной. От хрящевых колец остаются лишь отдельные хрящевые пластинки; мышечная пластинка становится относительно толще, количество желез уменьшается, встречаются подэпителиальные лимфатические узелки. У лошади в бронхах желез мало, у жвачных их больше и особенно много у хищных. У кошки их обнаруживают даже в бронхах, лишенных хряща. У крупного рогатого скота железы исчезают значительно раньше хрящей. Для свиньи характерны периваскулярные и перибронхиальные пространства. В *мелких бронхах* меньше хрящей и желез, их мышечная пластинка принимает характер средней оболочки, в то время как от волокнисто-хрящевой постепенно остаются только следы. Выстилающий эти бронхи многоядерный мерцательный эпителий переходит в однослойный мерцательный.

Дольки легких у свиньи и жвачных различимы невооруженным глазом. У животных других видов междольковая ткань развита слабее и неодинакова в разных местах. Форма долек близка к пирамидальной – основания их обращены к поверхности легкого, а вершины – в глубину. Через вершину из дольки выходит вена и входят дольковый бронх, артерия и вместе с ними внутридольковая соединительная ткань. Дольковый бронх построен так же, как мелкие бронхи, и является их продолжением. Войдя внутрь дольки, он совсем теряет хрящевую и железистые ткани и разветвляется на *бронхиолы*.

В бронхиолах нет ни хрящей, ни желез и мерцательный эпителий постепенно заменяется однослойным призматическим. По мере растяжения он может превращаться в кубический и даже плоский. Здесь очень мало мышечных клеток и становится еще меньше по мере уменьшения диаметра бронхиол. Сеть эластических волокон, наоборот, сильно развита, вследствие чего бронхиолы могут растягиваться даже шире мелких бронхов. Наиболее мелкие разветвления бронхиол – *концевые бронхиолы*, представляющие последние отделы воздухоносных путей. Они переходят в *респираторные (альвеолярные) бронхиолы*, на стенках которых появляются одиночные выпячивания – альвеолы из респираторного эпителия. Респираторные бронхиолы проходят в более широкие отделы – *альвеолярные ходы*, которые отдают две или три мешкообразных ветви – *альвеолярные мешочки*. Стенки альвеолярных ходов и мешочков образуют множество тесно прилегающих одно к другому выпячиваний – *альвеол*. Общая площадь альвеол образует дыхательную поверхность легких. Так, у кошки она равна $7,2 \text{ м}^2$, у лошади – 500 м^2 , у человека 50 м^2 . Эти величины зависят не только от величины тела, но и

от интенсивности обмена веществ организма. Общая площадь внутренней поверхности альвеол меняется между выдохом и вдохом у горилл от 40 м² до 120 м² (для сравнения, площадь кожного покрова гориллы равна 1,2–2,0 м²).

У китообразных легкие однодольчатые с сильно развитой гладкой мускулатурой, позволяющей за один выдох-вдох обновлять воздух на 80–90 % (у приматов в норме – только на 15 %). Число альвеол больше и размеры их крупнее, чем у наземных млекопитающих. Китообразные способны находиться под водой от 2–10 до 30–40 минут (кашалот – до 1,5 часов).

Стенки соседних альвеол сливаются, образуя межальвеолярные перегородки, в результате чего их обслуживает одна находящаяся между ними сеть капилляров и эластических волокон, а толщина стенок сводится к минимуму. С возрастом эти перегородки становятся толще и в них появляются мельчайшие отростки – альвеолярные поры. Изнутри стенки альвеол, альвеолярных мешочков и ходов покрыты специализированной для газообмена тканью – респираторным эпителием, представляющим сплошную тонкую выстилку альвеол. Лишь в тех местах, где имеются ядра, образуются возвышения. Соседние клетки своими безъядерными участками иногда наползают одна на другую в виде черепицы. Поэтому, кроме клеток, здесь различают пластинки без ядер. Эпителий тесно связан с эндотелием капилляров и отделяется от него лишь базальной мембраной. Под эпителием между капиллярами разбросаны еще альвеолярные клетки типа гистиоцитов. Отличить их от эпителиальных и эндотелиальных под световым микроскопом очень трудно и еще труднее выявить их границы. Поэтому были различные представления о строении респираторного эпителия.

Ученые при помощи электронной микроскопии показали, что респираторный эпителий представляет сплошной тонкий слой цитоплазмы, которая в местах расположения ядер образует возвышения. Никаких отверстий, каналов или люков в этой оболочке нет. Эти факты свидетельствуют о том, что обмен газами в легких осуществляется путем осмоса (при воспалении и отеке легких здесь появляются отверстия). На поверхности, обращенной к просвету альвеолы, в цитоплазме различают микроворсинки – мельчайшие неравномерно расположенные выпячивания, которые значительно ниже, чем в каемчатом эпителии кишечника. Многочисленные митохондрии и включения различных посторонних частиц в цитоплазме (пыли и др.), а также данные изучения респираторного эпителия в культурах указывают на его способность к фагоцитозу. Однако могут ли, кроме альвеолярных клеток, этим свойством обладать другие клетки, – вопрос еще спорный.

Под эпителиальной выстилкой находится тонкая базальная мембрана с сетью эластических волокон, к которым с наружной поверхности прилегает эндотелий капилляров с хорошо заметными под электронным микроскопом клеточными границами. Эластические волокна сходятся к основанию альвеол и формируются здесь мощные кольца. Все эластические элементы альвеол и бронхов растягиваются при вдохе и сокращаются при выдохе, способствуя выведению воздуха из альвеол. Эластическим помогает в этом сокращение гладких мышечных клеток заложенных между волокнами эластических колец в основании альвеол.

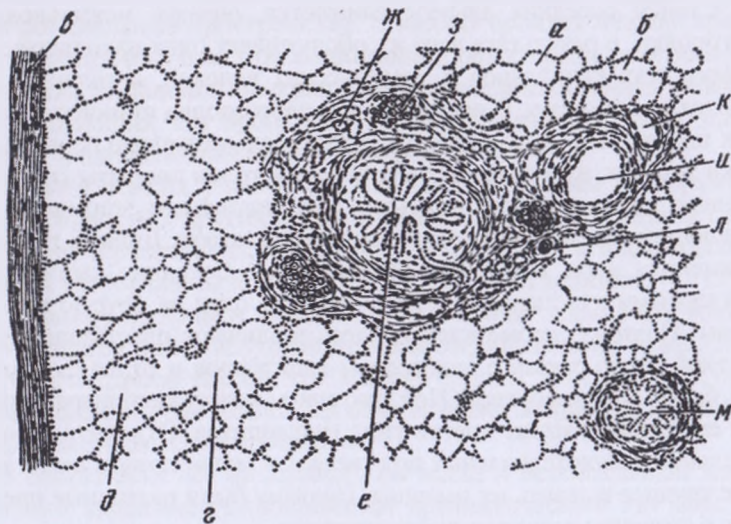


Рисунок 105 – Лёгкое крупного рогатого скота:
а – поперечный разрез альвеолы; *б* – вертикальный разрез альвеолы; *в* – плевра; *г* – альвеолярный ход; *д* – альвеолярный мешочек; *е* – средний бронх; *ж* – железы; *з* – остатки хряща; *и* – артерия; *к* – вена; *л* – нерв; *м* – мелкий бронх

17.6. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛЕГКИХ ПТИЦЫ

Легкие птицы не покрыты плеврой, срастаются с грудной клеткой, и по гистологическому строению в отличии от легких млекопитающих их воздухоносные пути заканчиваются не слепо, а сетью анастомозирующих воздушных капилляров.

Главные бронхи разветвляются на бронхи I порядка, которые образуют бронхи II порядка, ветви же последних называют парабронхами. Просвет их – от 100 до 150 м. Вместе с системой ответвляющихся от

них воздушных капилляров они составляют дольки легких. У бегающих птиц в отличие от летающих системы капилляров соседних долек не анастомозируют. Парабронхи выстланы часто слущивающимся однослойным плоским эпителием; в подэпителиальной соединительной ткани содержатся гладкие мышечные клетки и сеть эластических волокон. В сетке парабронхов возникают углубления – преддверия; от них отходят воздушные капилляры, располагающиеся в радиальном направлении по отношению к долке. Эти капилляры со своими анастомозами, а также переплетающиеся с ними кровеносные капилляры и внутридольковая соединительная ткань и есть основная масса долек легких. Стенки воздушных и кровеносных капилляров срастаются, и полости их отделяются респираторным эпителием и эндотелием; базальные мембраны этих тканей сливаются в одну. В междольковой соединительной ткани проходят артерии, вены и бронхи разных калибров.

Воздушные мешки птиц представляют расширенные, заканчивающиеся слепо ответвления бронхов. Их стенка относительно тонкая, построена из соединительнотканной пластинки, в которой имеются гладкие мышечные клетки и эластические волокна. Изнутри она покрыта призматическим эпителием. Снаружи мешки выстланы в зависимости от их расположения серозной оболочкой (адвентицией).

ГЛАВА 18. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

18.1. ГИПОФИЗ

Гипофиз – центральный орган эндокринной системы, выделяет комплекс гормонов, влияющих на различные жизненные процессы, в частности на деятельность большинства других желез внутренней секреции. Это округлое тельце размещается в гипофизарной ямке турецкого седла основной кости и соединяется с промежуточным мозгом воронкой. На продолговатом срезе гипофиза видны три его части: наибольшая по величине *передняя*, несколько меньшая *задняя* и расположена между ними в виде темной полоски *промежуточная*. Происхождение, гистологическая структура и функция этих частей различны, как неодинаково и положение их у домашних животных разных видов.

Гипофиз состоит из двух принципиально различных тканей – эпителиальной (железистой) и нервной (нейросекреторной). Поэтому его разделяют на *аденогипофиз*, которому принадлежит передняя, промежуточная и туберальная части, и *нейрогипофиз*, состоящий из задней части и воронки.

Передняя доля состоит из эпителиальных тяжей трабекул, между которыми проходят фенестрированные капилляры. Клетки аденогипофиза называются аденоцитами. В передней доле их 2 вида: хромофильные и хромофобные аденоциты.

Хромофильные аденоциты располагаются по периферии трабекул и содержат в цитоплазме гранулы секрета, которые интенсивно окрашиваются красителями и делятся на: оксифильные и базофильные. Оксифильные аденоциты средней величины, многоугольной или яйцевидной формы, прилегают непосредственно к капиллярам. Как видно из названия этих клеток, их цитоплазма окрашивается кислыми красителями. Поскольку различные красители этой группы вызывают разные оттенки в окраске оксифильных аденоцитов, а субмикроскопически установлено, что окрашивающиеся гранулы цитоплазмы имеют различную величину и расположение (особенно у крупных животных). Оксифильные аденоциты делятся на две группы:

- ✓ соматотропоциты вырабатывают гормон роста (соматотропин), стимулирующий деление клеток в организме и его рост;

- ✓ лактотропоциты вырабатывают лактотропный гормон (пролактин, маммотропин), который усиливает рост молочных желез и секрецию ими молока во время беременности и после родов, а также способствует образованию в яичнике желтого тела и выработке им гормона прогестерона.

Базофильные аденоциты – наиболее крупные из имеющихся здесь клеток. Их базофильность объясняется наличием большого количества глюкопротеидных включений. Эти клетки имеют округлую и овальную форму, сдвинутое к периферии ядро, в центре располагается макула – видоизмененный пластинчатый комплекс. Зернистость очень мелкая, при недостаточности же половых гормонов она делается крупнее. После кастрации среди этих клеток появляются кольцевидной формы «клетки кастрации», для которых характерно наличие крупной вакуоли. Базофильные аденоциты подразделяются также на два вида:

- ✓ тиротропоциты – вырабатывают тиреотропный гормон, этот гормон стимулирует выработку щитовидной железой тиреоидных гормонов;

- ✓ гонадотропоциты подразделяются на два вида – фоллитропоциты вырабатывают фолликулостимулирующий гормон, в организме самок он стимулирует процессы овогенеза и синтез эстрогенов, а в организме самцов – активирует сперматогенез; лютропоциты вырабатывают лютеотропный гормон, который в организме самок стимулирует развитие желтого тела и секрецию им прогестерона.

Еще одна группа хромофильных аденоцитов – *адренкортикотропоциты*. Они лежат в центре передней доли и вырабатывают адренкортикотропный гормон, стимулирующий секрецию гормонов пучковой и сетчатой зон коры надпочечников. Благодаря этому адренкортикотропный гормон участвует в адаптации организма к голоданию, травмам, другим видам стресса.

Хромофобные аденоциты сравнительно небольшие, плохо окрашивающиеся и нерезко отграниченные один от другого, располагаются в глубине клеточных рядов и сосредоточены в центре трабекул; среди них встречаются клетки, находящиеся в стадии митоза. Они способны к дальнейшей дифференцировке в другие клетки передней части, а некоторые из них представляют сформированные железистые клетки, уже выделившие свои продукты. Эта неоднородная группа клеток, в которой выделяют следующие разновидности:

- ✓ незрелые, малодифференцированные клетки, играющие роль камбия для аденоцитов;

- ✓ выделившие секрет и потому не окрашивающиеся в данный момент хромофильные клетки;

- ✓ фолликулярно-звездчатые клетки – небольших размеров, имеющие небольшие отростки, при помощи которых они соединяются друг с другом и образуют сеть (функция их не ясна).

Промежуточная часть (у птиц отсутствует) имеет вид эпителиальной полоски, покрывающей заднюю долю, называемой еще эпители-

альным краем. На периферии эта часть (особенно хорошо видно у жвачных) переходит в переднюю, а в центре обе части разделяются щелью. В некоторых местах эпителиальной части выделяют гормон интермедин (меланоцитостимулирующий гормон), регулирующий в организме обмен пигмента, и у млекопитающих при помощи других гормонов приспособливает сетчатку к сумеречному зрению. Поэтому аденоциты промежуточной доли вырабатывают два гормона:

- ✓ меланоцитостимулирующий гормон, он регулирует пигментный обмен, стимулирует выработку меланина в коже, адаптирует сетчатку к видению в темноте, активирует кору надпочечников;

- ✓ липотропин, который стимулирует жировой обмен.

Нейрогипофиз (задняя доля) имеет нейроглиальное строение. В нем гормоны не вырабатываются, а лишь накапливаются. Сюда поступают по аксонам и депонируются в *тельцах Геринга* вазопрессин и окситоцин нейрогормоны переднего гипоталамуса. Состоит нейрогипофиз из *эпендимных клеток* – питуицитов и аксонов нейронов паравентрикулярных и супраоптических ядер гипоталамуса, а также кровеносных капилляров и телец Геринга – расширений аксонов нейросекреторных клеток гипоталамуса. Питуициты занимают до 30% объема задней доли. Они имеют отростчатую форму и образуют трехмерные сети, окружая аксоны и терминали нейросекреторных клеток. Функциями питуицитов является трофическая и поддерживающая, а также регуляция выделения нейросекрета из терминалей аксонов в гемокапилляры.

Гипофизарно-гипоталамическая нейросекреторная система. Инкрет задней части гипофиза вырабатывается в невроплазме клеток ядер гипоталамической области промежуточного мозга путем невросекреции, причем супраоптическое ядро выделяет вазопрессин, а паравентрикулярное – окситоцин. Инкрет продвигается в виде капель под оболочками нервных волокон в заднюю часть гипофиза и при помощи питуицитов проникает из нервных окончаний в капилляры. Таким образом, гипофиз находится в тесной нейрогуморальной связи с гипоталамусом, образуя единую гипофизарно-гипоталамическую систему. В состав этой системы входит не только задняя часть, но и передняя. Как показывают экспериментальные и клинические данные, повреждение другой части гипоталамуса – серого бугра – ведет к нарушению нормального образования гормонов передней части и может дать картину нарушения роста, половых функций, а также работы щитовидной железы и коры надпочечников. Следует отметить, что серый бугор оказывает не общее стимулирующее воздействие на переднюю часть: его отдельные ядра раздельно влияют на клетки, продуцирующие разные гормоны. Некоторые из таких гормонов уже получены.

Путь этих гормонов следующий. Гипофиз, как и другие железы внутренней секреции, густо пронизан кровеносными сосудами, образующими своеобразную *воротную систему*. Отходящие от артериального круга большого мозга артерии гипофиза направляются прежде всего в гипоталамус, где вблизи серого бугра распадаются на капилляры – *первичную капиллярную сеть*, собираются в *воротную вену гипофиза*, которая следует вдоль его ножки и потом вновь распадается на капилляры-синусоиды – *вторичную капиллярную сеть*, располагающуюся между клетками передней доли. В гипоталамусе капилляры первичной сети образуют клубочки, окруженные сплетениями волокон, происходящих от ядер серого бугра. Здесь осуществляется переход в кровеносную систему нейросекрета, который по венам приносится в переднюю долю и возбуждает секреторную деятельность соответствующих клеток.

Источником иннервации гипофиза служат описанные выше ядра гипоталамуса; отростки клеток этих ядер направляются во все доли. Кроме того, к гипофизу от солнечного сплетения подходят вместе с кровеносными сосудами симпатические нервные волокна. В ткани, окружающей ножку гипофиза, встречаются пластинчатые тельца (тельца Фатера-Пачини).

18.2. ЭПИФИЗ

Эпифиз, или шишковидная железа, лежит между полушариями большого мозга и мозжечком, развивается в виде непарного выпячивания крыши промежуточного мозга. В эволюции его происхождение связывают с теменным глазом, остатки которого имеются у некоторых рыб и рептилий. По соседству, как выстилка задней части третьего мозгового желудка, образуется *субкомиссуральный орган*, вместе эпифизом принадлежащий к единой функциональной системе – *эпиталамусу*. Известно, что эпифиз и субкомиссуральный орган в известной степени обладают антагонизмом по отношению к гипофизарно-гипоталамической системе. Так же как, гипофиз, они участвуют в управлении ростом организма, связаны с надпочечниками, щитовидной железой, выполняя противоположную гипофизу функцию. Что касается влияния эпифиза на половые железы, то здесь мнения ученых противоречивы.

Один из наиболее изученных гормонов эпифиза – *мелатонин* (антагонист интермедины) – участвует в обмене пигмента. Вызывая скопление гранул пигмента, мелатонин обуславливает просветление окраски клеток пигментного эпителия сетчатки, что имеет большое значение в регуляции осветления палочек и колбочек.

От капсулы эпифиза в глубь органа отходят пластинчатые соединительнотканые отростки, разделяющие его на дольки. Паренхима органа состоит из клеточных тяжей с *пинеальными* и *глиальными клетками*. Первые снабжены отростками, которыми они соприкасаются друг с другом, и округлыми ядрами. Это секреторные клетки и происходят они из глиальных клеток. Последние своими отростками также соприкасаются, образуя сеть. Вместе с имеющимися в эпифизе соединительноткаными волокнами клетки формируют остов органа, окутывающий пинеальные клетки. Ядра глиальных клеток темные, более вытянуты. Кроме названных двух видов клеток, существует ряд переходных форм. Между клетками проходят кровеносные капилляры, окруженные периваскулярными пространствами. В пинеальных клетках встречается пигмент меланин, представляющий побочный продукт гормонообразования. Иногда его бывает так много, что клетки превращаются в типичные пигментные клетки, которых много у животных, особенно у лошади.

К старости количество соединительной ткани и нейроглии увеличивается и часто появляются в паренхиме железы и отростках стромы шаровидные или каплевидные образования, сходные с коллоидом других желез внутренней секреции. Со временем коллоид переходит из состояния золя в гель, обызвествляется и превращается в мозговой песок. Начальные стадии этих процессов осуществляются в цитоплазме пинеальных клеток.

В эпифизе имеются нервные сплетения из миелиновых и безмиелиновых волокон. Некоторые исследователи обнаруживали здесь и нервные клетки.

18.3. ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа играет очень большую роль в регуляции всех видов обмена веществ в организме. Железа состоит из двух долей и соединяющего их перешейка – соединительнотканного у лошади и некоторых видов хищных и железистого у крупного рогатого скота. У свиньи перешеек отсутствует, железа на доли не разделена и представлена в виде тела железы.

Функции железы связаны с выработкой гормонов:

✓ трийодтиронин (T_3) и тироксин (T_4), которые воздействуют на митохондрии, способствуют выделению энергии в виде тепла, поддерживают постоянную температуру тела животных; выработка этих гормонов контролируется тиротропным гормоном (ТТГ) аденогипофиза;

✓ кальцитонин, который, являясь функциональным антагонистом паратирина, регулирует процессы всасывания, выделения, содержания в крови и костях ионов кальция.

Щитовидная железа – это паренхиматозный орган, окруженный капсулой из рыхлой соединительной ткани с большим количеством коллагеноволокнистых пучков, от капсулы внутрь органа отходят соединительнотканые перегородки, которые делят железу на дольки. Паренхиму образуют фолликулы и интерфолликулярные островки.

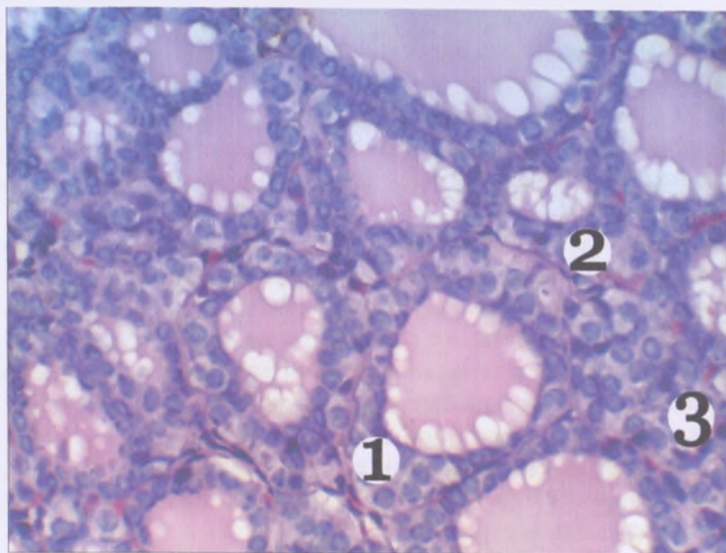


Рисунок 106 – Гистологическое строение щитовидной железы.

1 – резорбция коллоида в фолликуле, 2 – островок С-клеток,
3 – «подушечка» Сандерсона

Фолликул является структурно-функциональной единицей щитовидной железы и образован эпителиальными клетками – тироцитами (вырабатывают тироидные гормоны) и С-клетками – кальцитонинпродуцирующие клетки. Фолликулярные тироциты имеют кубическую форму, достигают просвета фолликулов. С-клетки треугольной формы (у жвачных и птиц – округлой формы), основанием обращены к базальной мембране и просвета фолликула не достигают. У парнокопытных, хищников, рептилий могут локализоваться в составе клеток интерфолликулярных островков и лежат отдельно. *Интерфолликулярные островки* – это скопление тироцитов без полости или «подушечка» Сандерсона. Тироциты островков в небольшом количестве продуцируют тирео-

идные гормоны. При функциональной нагрузке на железу эти островки могут активироваться, при этом тироциты начинают вырабатывать коллоид, и островок превращается в фолликул. Таким образом, островки являются резервом для образования новых фолликулов.

При гиперфункции тироциты высокие, цилиндрические, при пониженной функции щитовидной железы – низкие, плоские. Фолликул содержит коллоид, консистенция которого в значительной степени варьирует в зависимости от состояния щитовидной железы: более густая – при гипофункции и более жидкая, с наличием резорбционных вакуолей – при гиперфункции. В состав коллоида входит сложный белок тиреоглобулин и содержится до 95% всего йода щитовидной железы. В нормальном состоянии диаметр фолликулов щитовидной железы в среднем 50–60 мкм. Но у разных животных железа может быть крупнофолликулярной (преобладание крупных фолликулов), мелкофолликулярной и смешанной (одинаковый процент крупных, средних и мелких фолликулов).

В зависимости от возраста, а также видовой принадлежности у продуктивных животных различают *три типа строения* железы: фолликулярный, десквамативный и смешанный. При фолликулярном типе строения структура железы не отличается от таковой у взрослого животного, при десквамативном типе в фолликулах отсутствует коллоид, и паренхима железы представляет собой скопления эпителиальных клеток, окруженных соединительной тканью с сосудами, что связано с массивным выбросом в кровь тиреоидных гормонов (встречается у новорожденных животных). Встречается также и смешанный тип, с сочетанием первого и второго типов строения.

Коллоид щитовидной железы образуется в тироцитах, где происходит, как показывают исследования с меченым йодом, освобождение йода из минеральных солей, приносимых сюда с кровью, путем их окисления. Здесь же осуществляется синтез гликопротеинов, но окончательно белки щитовидной железы – тиреоглобулины – образуются в коллоиде, внутри фолликулов. Этот процесс выделения инкрета в полость фолликула происходит по типу непрерывной мерокриновой секреции.

Одновременно с образованием коллоида, тоже непрерывно, происходит и выведение его из фолликулов. Апикальные части тироцитов выделяют протеолитические ферменты, разрушающие тиреоглобулины. Коллоид становится более жидким и при помощи микроворсинок всасывается тироцитами, внутри которых и синтезируются тироксин и другие гормоны.

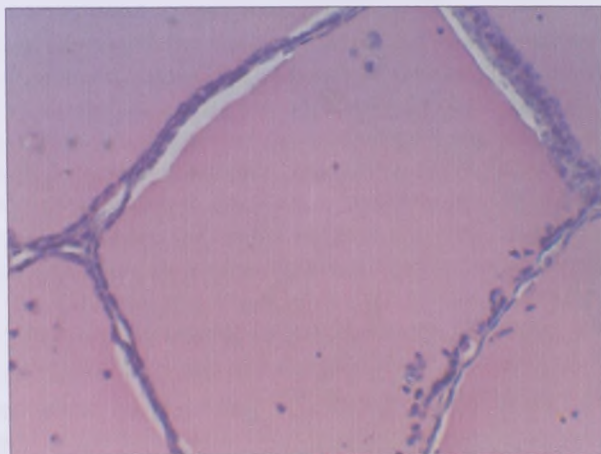


Рисунок 107 – Гистологическое строение щитовидной железы.
Гипофункция

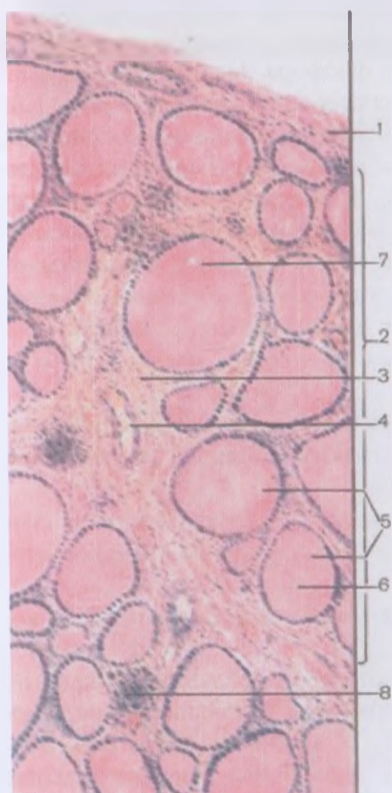


Рисунок 108 – Щитовидная железа.
1 – волокнистая капсула; 2 – долька;
3 – соединительнотканые междоль-
ковые перегородки; 4 – кровеносный
сосуд; 5 – фолликулы щитовидной
железы; 6 – коллоид щитовидной
железы; 7 – вакуоли в коллоиде; 8 –
межфолликулярные островки

Имея густую сеть кровеносных сосудов и капилляров, отходящих от крупного артериального ствола – сонной артерии, щитовидная железа занимает по скорости кровоснабжения одно из первых мест в организме. Так, на единицу веса в 1 минуту в ней проходит крови почти в 4 раза больше, чем в почке, и в 48 раз больше, чем в покоящейся мышце.

Иннервируется железа ветвями симпатического и блуждающего нервов. Они сначала проникают в капсулу и формируют там широкопетлистое сплетение. Внутри железы нервы сопровождают кровеносные сосуды, образуя тонкое, отчасти окружающее их сплетение, которое регулирует накопление железы кровью. Значительная часть отделившихся отсюда нервов оплетает очень тонкими волокнами фолликулы. Самые тонкие нервные волокна проникают в эпителий фолликулов и заканчиваются между клетками или внутри клеток.

18.4. ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Паращитовидные железы выделяют гормоны, которые регулируют кальциевый и фосфорный обмен в организме, повышая содержание кальция в крови и понижая количество фосфора. Поэтому они играют большую роль в процессах роста и регенерации костной ткани. При удалении их возникает тетания – периодические судорожные припадки, часто ведущие к смерти, так как недостаток кальция в крови сильно повышает возбудимость нервной системы. Установлено также, что один из паратиреоидных гормонов способен выключать синтез АТФ и одновременно включать передвижение ионов через оболочку митохондрий, для чего используется энергия уже имеющейся АТФ. Таким образом, этот гормон, стимулируя проникновение некоторых веществ через мембраны, регулирует два противоположных процесса – синтез АТФ и ее использование.

Основная функция паращитовидных желез – секреция гормона паратиринина, который является антагонистом кальцитонина, он повышает уровень кальция в крови двумя способами:

- ✓ путем разрушения минерального компонента кости за счет активации остеокластов, при этом кальций идет в кровь, где его содержание повышается;
- ✓ путем активации образования в кишечнике витамина D, который усиливает всасывание кальция.

Эти железы (две пары) представляют собой небольшие тельца (до 8–12 мм длины), расположенные на поверхности долей щитовидной железы, а иногда погружены в ее паренхиму. У некоторых животных, особенно часто у травоядных, встречаются добавочные паращитовидные

железы в перитрахеальной ткани, средостении, на поверхности или в паренхиме тимуса.

Развиваются парацистовидные железы из эпителия передних стенок третьего и четвертого плоточных карманов. Окружая эти зачатки, мезенхима врастает вместе с сосудами внутрь их и образует строму. Из зачатков возникают скопления эпителиальных клеток (эти железы называют еще *эпителиальными тельцами*). Покрывающая их капсула отдает тонкие пластинки внутрь железы; они сопровождают кровеносные сосуды, распадающиеся на густую сеть капилляров. Такая интерстициальная ткань наиболее развита у крупных жвачных и свиньи. Меньше всего соединительной ткани у хищных и мелких жвачных. Между капиллярами залегают железистые клетки – *паратироциты*. В зависимости от окраски и величины их разделяют на *главные* – небольшие и плохо окрашивающиеся и *оксифильные* – крупные и окрашивающиеся кислыми красителями; их обнаруживают обычно у старых животных и являются дегенерирующими. Главные клетки делятся в зависимости от функционального состояния на светлые (функционально малоактивные) и темные (активно функционирующие и цитоплазма содержит гранулы с паратиринном).

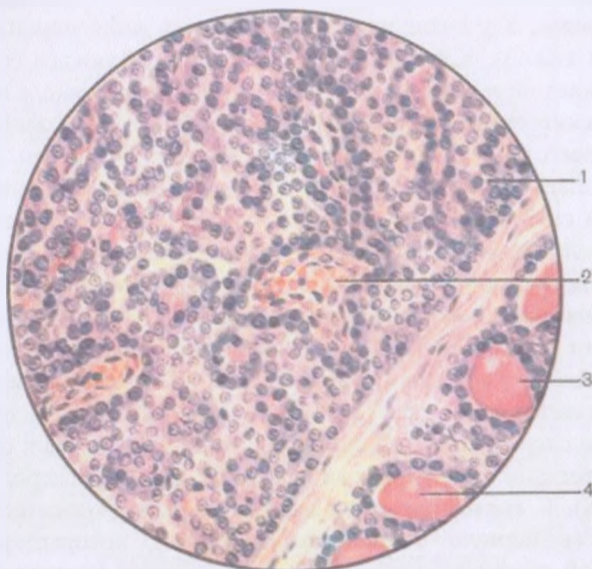


Рисунок 109 – Парацистовидная железа.

1 – клетки околоцистовидной железы; 2 – кровеносный сосуд; 3 – фолликул щитовидной железы; 4 – коллоид

Для железистых клеток собаки, кошки и жвачных характерны крупные ядра и узкая цитоплазматическая каемка; у лошади и свиньи эти клетки богаты цитоплазмой, ядра в них мельче, поэтому весь препарат кажется светлее. Между тяжами эпителиальных клеток заметны щели, заполненные жидкостью, называемой, как и в щитовидной железе, коллоидом, но она другого состава и содержит другие гормоны. У эмбрионов и молодых животных коллоида нет.

Паращитовидные железы известны как наиболее васкуляризированные органы. На клетках и сосудах их лежат ретикулиновые волокна. В капсуле обнаружено нервное сплетение, от которого отходят внутри органа, следуя главным образом вблизи кровеносных сосудов, нервные волокна, заканчивающиеся на поверхности железистых клеток.

18.5. НАДПОЧЕЧНИКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В надпочечниках различают корковое и мозговое вещество; каждое из них следует рассматривать как отдельный орган внутренней секреции. Они образовались из разных зачатков и выделяют разные гормоны, но в процессе развития слились в один орган (у низших позвоночных корковое и мозговое вещество существуют всю жизнь в виде отдельных органов, а у птиц они перемешаны в виде переплетающихся между собой тяжей). К группе надпочечников относятся еще расположенные в брюшной и грудной полостях довольно мелкие, а иногда даже видимые невооруженным глазом образования: тельца, построенные из ткани коркового вещества, называются *интерреналовыми*, а из ткани, соответствующей мозговому веществу, — *параганглиями*, так как они лежат вблизи симпатических нервных узлов. Параганглий, сросшийся с интерреналовым тельцем, называют *добавочным надпочечником*. Корковое вещество надпочечников вместе со всеми интерреналовыми тельцами объединяется в *интерреналовую систему*, а мозговое вещество с параганглиями — в *хромаффинную систему*. У последней клетки способны окрашиваться солями хромовой кислоты в коричневый цвет.

Интерреналовая система выделяет ряд гормонов, в том числе и гормоны типа стероидов (стероиды — группа органических соединений, характеризующихся наличием в молекуле 17 атомов углерода и 28 атомов водорода). К гормонам коры надпочечников относятся *минералокортикоиды* (в первую очередь альдостерон), которые регулируют водно-солевой обмен, поддерживая определенный уровень концентрации в крови натрия для осмотического равновесия между кровью и тканями.

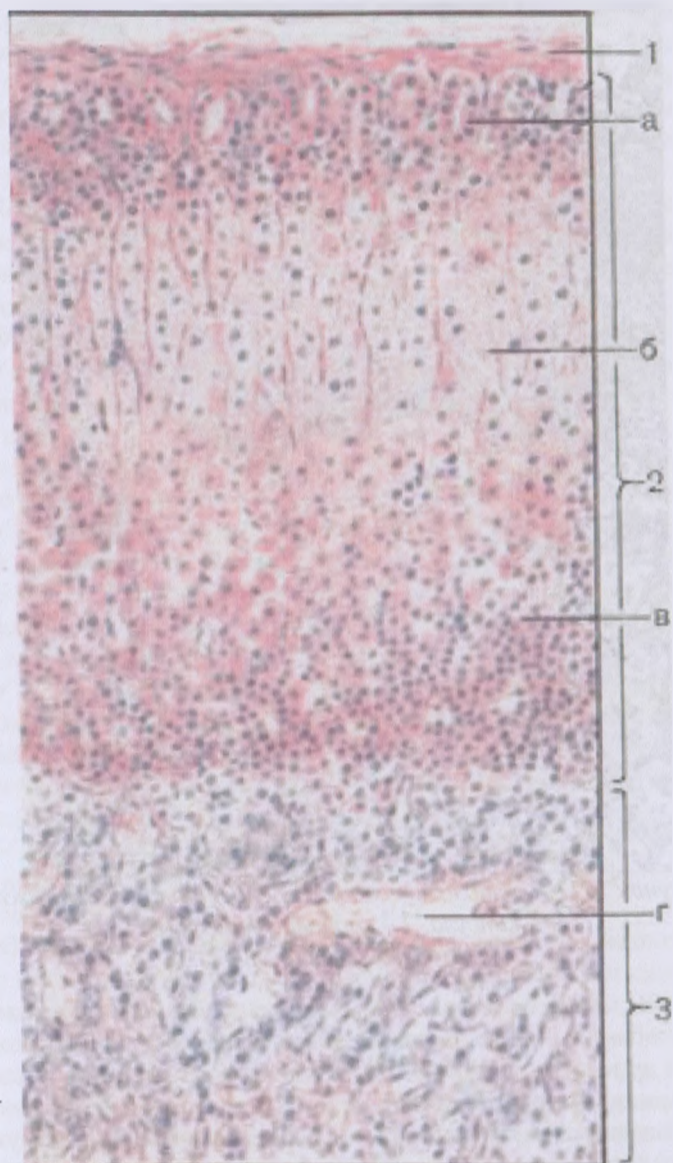


Рисунок 110 – Надпочечник кошки.

1 – капсула надпочечника; 2 – корковое вещество; а – клубочковая зона;
 б – пучковая зона; в – сетчатая зона; 3 – мозговое вещество; г – веноз-
 ный синус

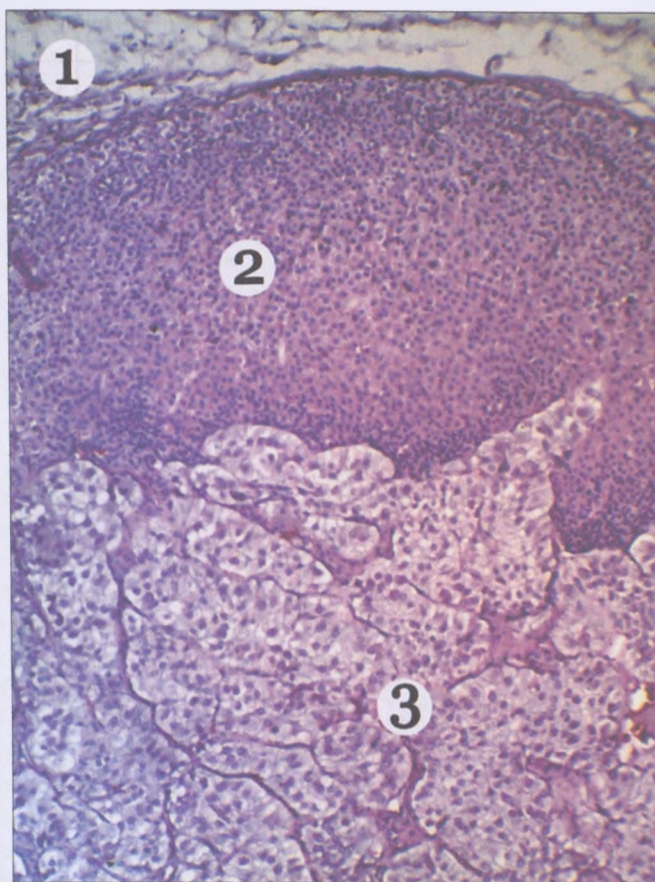


Рисунок 111 – Гистологическое строение надпочечника ежа.

1 – капсула, 2 – корковое вещество,

3 – мозговое вещество

Вместе с этим они стимулируют воспалительные процессы и способствуют образованию коллагена. Глюкокортикоиды (кортикостерон, кортизон и др.) влияют на обмен углеводов и стимулируют окислительное фосфорилирование. Кроме того, кора надпочечников выделяет вещества, аналогичные по своим физиологическим действиям мужскому (андрогены) и женскому (эстрогены) половым гормонам. Гормоны коры надпочечников являются жирорастворимыми веществами и легко преодолевают клеточную оболочку, поэтому в кортикоцитах секреторные гранулы отсутствуют.

Хромаффинная система выделяет *кахетоламины* (адреналин и норадреналин), вызывающие распад гликогена в печени и выделение его в кровь, а также повышающие тонус гладкой мускулатуры (гладкая мускулатура бронхов отвечает на введение адреналина расслаблением). Норадреналин отличается от адреналина более сильным и продолжительным действием.

Некоторые параганглии, например сонная железа (лежит в месте бифуркации общей сонной артерии), содержащие большое количество чувствительных нервных элементов, кроме инкреторной функции, выполняют роль рефлексогенной зоны.

Функции надпочечников:

- ✓ выработка минералокортикоидов (альдостерона, дезоксикортикостерона ацетата и других), регулирующих водно-солевой обмен, а также активирующих воспалительные и иммунные реакции. Минералокортикоиды стимулируют реабсорбцию натрия почками, что ведет к задержке в организме воды и повышению артериального давления;

- ✓ выработка глюкокортикоидов (кортизола, гидрокортизона и других). Эти гормоны повышают уровень глюкозы в крови за счет синтеза ее из продуктов распада жиров и белков. Гормоны подавляют воспалительные и иммунные реакции, что используется в медицине для лечения аутоиммунных, аллергических реакций и так далее;

- ✓ выработка половых гормонов, в основном андрогенов (дегидроэпиандростерона и андростендиона), которые имеют слабо выраженный андрогенный эффект, но выделяясь при стрессе, стимулируют рост мускулатуры. Выработку и секрецию андрогенов стимулирует адренотропный гормон;

- ✓ мозговое вещество продуцирует катехоламины - гормон адреналин и нейромедиатор норадреналин, которые вырабатываются при стрессе.

Онтогенез надпочечников. Корковое вещество надпочечников, также как и интерреналовые тельца, развивается из эпителия, выстилающего вторичную полость тела, то есть из мезодермы, а именно из той ее части, которая образует и половые складки. Поэтому его эмбриональная связь с половой системой отражается и на функции, сходной с гормональной деятельностью половых желез. Закладка коркового вещества появляется в виде округлых телец, состоящих из тяжелой эпителиальных клеток, которые мигрируют из целомической выстилки в мезенхиму и располагаются по сторонам корня брыжеечной артерии.

В этом же месте возникает крупное скопление хромаффинных клеток, в которые превращается часть нейробластов симпатических ганглиев. В дальнейшем эти клетки вырастают внутрь коркового вещества и пе-

ремешиваются с ним, но в последствии мезодермальные клетки оттесняются на периферию, и корковое вещество обособляется от основного.

Микроструктура надпочечников. С поверхности надпочечники покрыты соединительнотканной капсулой, которая посылает в паренхиму органа прослойки рыхлой соединительной ткани. В капсуле находятся гладкие миоциты, вегетативные ганглии, скопления жировых клеток, нервы, сосуды. Корковое вещество состоит из клеток – андренокортикоцитов, образующих тяжи, между которыми проходят кровеносные капилляры. В соответствии с формой этих тяжей в корковом веществе различают три зоны.

1. *Клубочковая зона* (zona glomerulosa) включает тяжи плазматических клеток, многократно изгибающиеся наподобие клубочков; у лошадей тяжи изгибаются под капсулой в виде дуг и разделяются капиллярами. На этом основании наружную зону коркового вещества у лошади принято называть *дуговой зоной* (zona arcuata).

2. *Пучковая зона* (zona fasciculata) складывается из параллельных тяжей клеток кубической формы, направленных радиально и соединяющихся между собой. В этой зоне среди других клеток выделяются *спонгеоциты* – клетки, имеющие сильно вакуолизированную цитоплазму. Этих клеток иногда бывает так много, что в пучковой зоне становится заметным особый *зубчатый слой*. Объясняется это тем, что при обработке пучковой зоны жирорастворяющими веществами в клетках растворяются имеющиеся в большом количестве жировые включения. Наличие липидов можно здесь установить также гистохимически и при помощи электронного микроскопа. У жвачных липиды выявляются плохо, так как они связаны с белками. В коре надпочечников липиды являются материалом для синтеза стероидов. Между пучками в тонких прослойках рыхлой соединительной ткани лежат синусоидные капилляры. Различают два вида пучковых кортикоцитов: темные и светлые. Это один тип клеток, находящихся в разных функциональных состояниях. Функция пучковой зоны – выработка глюкокортикоидов (преимущественно кортизола и кортизона). Видовые особенности: у морских свинок, песчанок, угрей основной является кортизол; у собаки, обезьяны, овцы и свиньи – кортизол и кортикостерон; у крысы, мыши, птицы, рептилий и амфибий – исключительно кортикостерон.

3. *Сетчатая зона* (zona reticularis) характеризуется тем, что в ней разветвляющиеся клеточные тяжи формируют сети, смешанные с сетями кровеносных капилляров. Она занимает около 10–15% всей коры и в ней образуются глюкокортикоиды и мужские половые гормоны, в частности, андростендион и дегидроэпиандростерон, а также в небольшом количестве женские половые гормоны (эстрогены и прогестерон). Андро-

гены коры надпочечников, в отличие от андрогенов половых желез, обладают слабо выраженным андрогенным эффектом, однако их анаболический эффект на скелетную мускулатуру сохранен, что имеет важное адаптивное значение.

У некоторых видов домашних млекопитающих иногда сетчатая зона не выявляется самостоятельной и входит в состав пучковой, таким образом две зоны представлены одной – пучково-сетчатой зоной.

В цитоплазме клеток коркового вещества гистохимически обнаружены зернышки витамина С.

У некоторых видов продуктивных животных у новорожденных корковое вещество надпочечника состоит из так называемой *фетальной коры*, которая в течение периода новорожденности инволюирует и заменяется дефинитивной корой, состоящей из описанных трех зон. Значение фетальной коры еще неизвестно, и она очень вариабельна у различных отрядов млекопитающих. У некоторых жвачных остатки фетальной коры имеются даже у взрослых особей. У кролика по развитию и гистохимическим особенностям наружная зона фетальной коры является зачатком постоянной коры, а внутренняя, не претерпевая обратного развития, остается в составе коры.

В глубокой части коркового вещества на границе с мозговым у некоторых грызунов была описана так называемая Х-зона. Она состоит из недифференцированных клеток, появляется после рождения. У золотистого хомячка эта зона имеется лишь у самок, а у самцов возникает только после кастрации.

Описанная гистология коры надпочечников у различных млекопитающих говорит о большой видовой и индивидуальной вариабельности функций этих органов, а также их половом диморфизме.

Добавочные надпочечники чаще всего встречаются у лошади. В них иногда можно найти слои, соответствующие трем зонам коркового вещества.

Мозговое вещество располагается сразу под сетчатой зоной коры, а у некоторых видов животных отделяется от коры тонкой капсулой из рыхлой соединительной ткани. Оно образовано скоплением клеток хромаффиноцитов, которые хорошо окрашиваются солями хрома. Эти клетки делятся на два вида:

- крупные светлые клетки-продуценты гормона адреналина (*адреналиновые, или А-клетки*), содержащие в цитоплазме умеренно электронноплотные гранулы;
- темные мелкие хромаффиноциты (*норадреналиновые, или Н-клетки*), содержащие большое число плотных гранул, они секретируют норадреналин.

В мозговом веществе обнаруживаются также вегетативные нейроны (ганглиозные клетки) и опорные клетки – разновидность нейроглии. Своими отростками они окружают хромаффиноциты.

В клетках, вырабатывающих норадреналин, зернышки большей величины с сильной флуоресценцией в ультрафиолетовом свете, и их легко обнаружить при помощи люминесцентной микроскопии. Однако у копытных их выявляют и без специальных методов – в центральных отделах мозгового вещества они имеют вид округлых скоплений, разделенных тонкими капиллярами. Границы между клетками заметны слабо. Адреналиновые же клетки располагаются на периферии вещества и содержат более мелкие зерна. После выделения их из клеток внутри цитоплазмы остаются оболочки этих зерен. Следовательно, зерна не просто гранулы секрета, а органеллы.

Параганглии построены из такой же хромаффинной ткани, как и мозговое вещество надпочечников. В виде телец их находят в разных местах брюшной, а иногда и грудной полости по соседству с вегетативными ганглиями. Наибольшее количество их бывает в молодом возрасте.

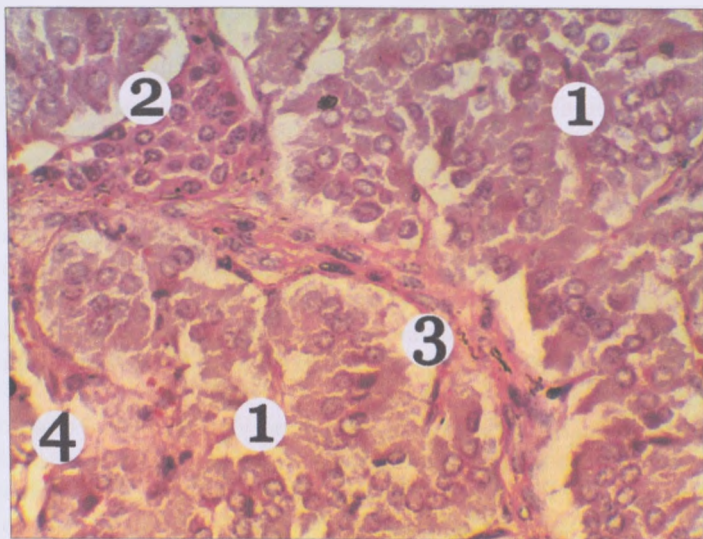


Рисунок 112 – Обособленные островки Н-клеток и крупные ядра.

А-клеток в медулле надпочечника крупного рогатого скота
1 – А-клетки, 2 – Н-клетки, 3 – прослойки соединительной ткани,
4 – синусоиды

Кровоснабжение и иннервация надпочечников. Артерии, входящие в капсулу, распадаются до артериол, образующих густую субкап-

сулярную сеть, и капилляров фенестрированного и синусоидного типа, снабжающих кровью кору. Из сетчатой зоны капилляры проникают в мозговое вещество, где превращаются в широкие синусоиды, сливающиеся в вены. Вены переходят в вены, формирующие венозное сплетение мозгового вещества. Из подкапсулярной сети в мозговое вещество проникают также артериолы, распадающиеся в нем до капилляров. Надпочечники получают нервные волокна от блуждающих и чревных нервов, формирующих под капсулой органа густое сплетение. Отсюда волокна проникают вглубь, окружая капилляры и синусоидные вены. В глубоких слоях коркового вещества на границе его с мозговым сплетения становятся особенно густыми. Особенно много нервных волокон и ганглиев в мозговом веществе, что объясняется происхождением последнего из клеток вегетативных ганглиев. Поэтому на железистых клетках заканчиваются преганглионарные волокна симпатического нерва. Вокруг синусоидных вен и капилляров много нервных окончаний чувствительного типа. В параганглиях также обнаруживаются многочисленные симпатические и чувствительные нервные волокна и клетки.

18.6. НАДПОЧЕЧНИКИ ПТИЦ

В зависимости от соотношения количества мозгового и коркового вещества, а также содержания железа и липохрома надпочечники имеют серовато-желтый, оранжевый или бледно-красный цвет. У взрослых птиц они темно-коричневые, расположены по обе стороны брюшной аорты на вентральной поверхности почек. У самцов надпочечники соединены с придатками семенников, у самок – с яичником. При помощи соединительной ткани он свободно прикрепляется к брюшной аорте. Форма разнообразна – от округлой до треугольной (зависит от вида птиц). Правый надпочечник крупнее левого, так у взрослых кур правый надпочечник весит 0,10 г, а левый – 0,08 г. Левый надпочечник снабжается кровью по артерии, которая берет начало от аорты или почечной артерии. Правый надпочечник снабжается кровью по ветви, начинающейся от правой почечной артерии. Центральной вены в надпочечниках птиц нет, венозная кровь вытекает из них через несколько сосудистых ветвей.

Тенденция к сближению интерреналовой и супрареналовой желез и объединению их в один орган – надпочечник по-разному завершается у двух высших классов позвоночных – птиц и млекопитающих.

У птиц обе железы образуют шнурообразные тяжи клеток, которые тесно перебиваются друг с другом, благодаря чему создаются условия тесного контакта клеток интерреналовой и супрареналовой железы.

В 1891 г. немецкий эмбриолог Н. Rabl для тяжей, образованных из интерреналовых клеток, ввел понятие «главные тяжи» (нем. *hauptstränge*), а для тяжей супрареналовых (хромаффинных) клеток – «промежуточные тяжи» (нем. *zwischenstränge*). Данные понятия иногда применяются и теперь, но, на наш взгляд, едва ли есть целесообразность в их сохранении, так как, во-первых, в надпочечнике обе железы «равноправны» и нет основания считать производные одной главными, а другой промежуточными, а во-вторых, термины интерреналовые и супрареналовые тяжи лучше показывают связь этих структур с источниками их в филогенезе.

Надпочечник птиц является парным паренхиматозным органом зонального типа. Снаружи покрыт капсулой из плотной волокнистой неоформленной ткани, от которой отходят прослойки вглубь органа – трабекулы. В капсуле находятся гладкие миоциты, вегетативные ганглии, скопления адипоцитов, нервы, сосуды.

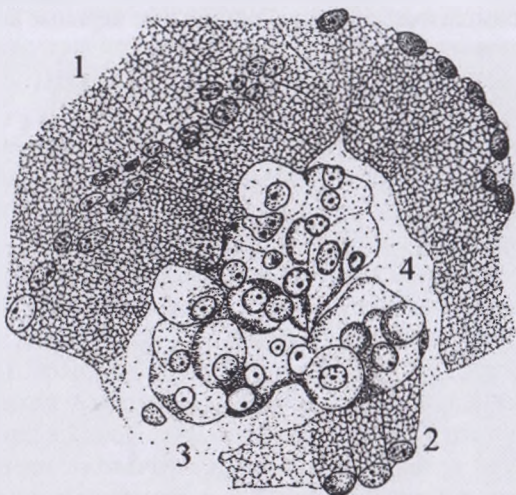


Рисунок 113 – Схема. Интерреналоциты и хромаффиноциты надпочечника птиц.

1 – интерреналоциты I типа, 2 – интерреналоциты II типа, 3 – адренолиноциты, 4 – синусоид и норадренолиноциты

У многих видов птиц соединительнотканная капсула надпочечника имеет два слоя – наружный (плотный) и внутренний (более рыхлый). Капсула и прослойки рыхлой соединительной ткани образуют строму органа. Паренхима представлена совокупностью клеток: интерренало-

цитов в интерреналовой железе и хромаффиноцитов в супрареналовой железе. Каждая из этих желез является самостоятельной железой внутренней секреции, вырабатывающей свои гормоны – регуляторы защитно-приспособительных реакций организма. Интерреналовая ткань – это аденогипофиззависимая, а супрареналовая – аденогипофизнезависимая эндокринные железы.

Интерреналовая ткань надпочечника птиц делится на две зоны: субкапсулярную и внутреннюю. Клеточный состав подразделяется на четыре типа интерреналоцитов – I, II, III, IV. Клетки I типа субкапсулярной зоны имеют столбчатую форму, формируют тяжи, организованные в два ряда, которые идут изогнуто вдоль капсулы, образуя петли, тем самым, ограждая медуллярные островки клеток. Промежутки между эпителиальными тяжами заполнены рыхлой соединительной тканью, по которой проходят кровеносные капилляры и нервные волокна, оплетающие тяжи. Интерреналоциты I типа с плотной мелкозернистой, ацидофильной и слабо вакуолизированной цитоплазмой; ядра округлой или овальной формы, содержат эухроматин с четкими ядрышками. Клетки II типа столбчатые, со сферическими ядрами и менее плотной гранулированной, но пенистой цитоплазмой, и они расположены во внутренней зоне надпочечника птиц. Интерреналоциты III типа располагаются на границе двух зон, образуя прямые тяжи, местами переплетающиеся с хромаффиноцитами. Клетки IV типа кубической формы, со слабо гранулированной цитоплазмой и ядром, содержащим гетерохроматин. Интерреналоциты этого типа рассеяны внутри надпочечника группами.

Супрареналовая ткань представлена хромаффинноцитами, образующими сеть островков, оплетенных прослойками рыхлой соединительной ткани или сопровождаемых часто синусоидами. Медуллярные островки имеют как округлую, так и овально-удлиненную форму. Хромаффинноциты имеют крупное ядро, мелкозернистую или вакуолизированную цитоплазму. Они полигональной формы и больше, чем интерреналоциты. При окраске гистосрезов надпочечника птиц гематоксилин-эозином интерреналовая ткань окрашивается эозинофильно, а супрареналовая – базофильно. Выделяют два типа хромаффинноцитов: А-клетки (адренолиноциты), вырабатывающие адреналин и Н-клетки (норадренолиноциты) – норадреналин. Они содержат мелкие митохондрии, крупный комплекс Гольджи, многочисленные секреторные гранулы – с умеренно плотным (в А-клетках) или уплотненным в центре и светлым по периферии (в Н-клетках) матриксом. Электронно-плотные хромаффинные гранулы, помимо катехоламинов, содержат пептиды – энкефалины и хромогрании, что подтверждает их принадлежность к нейроэндокринным клеткам APUD-системы птиц. В отличие от млекопитающих у

птиц в надпочечниках отсутствуют закономерности в распределении А- и Н-клеток. Например, у курицы, утки, гуся и индейки различными методами можно отчетливо обнаружить два типа клеток, а у голубя находятся лишь А-клетки.

Особенности кровоснабжения надпочечника птиц: сосуды проникают через капсулу и распадаются на капилляры (синусоидного типа), которые сначала проходят по интерреналовым тяжам, а потом входят в медуллярные островки, где собираются в артерию, которая покидает надпочечник. Таким образом, кровь сначала течет по интерреналовой железе, где обогащается гормонами, а потом попадает в супрареналовую железу, где также наполняется гормонами-катехоламинами.

Гистофизиология надпочечника птиц. Интерреналоциты субкапсулярной зоны надпочечников птиц вырабатывают *минералокортикоиды*, главным из которых является альдостерон. Однако у многих хищных, а также водоплавающих птиц основным естественным минералокортикоидом является дезоксикортикостерон, а не альдостерон, а у некоторых птиц, например, у уток, синтезируются и выделяются сразу два гормона.

Основная функция минералокортикоидов – поддержание гомеостаза электролитов в организме. Минералокортикоиды влияют на реабсорбцию и экскрецию ионов в почечных канальцах. В частности, альдостерон увеличивает реабсорбцию ионов натрия, хлора, бикарбоната и усиливает экскрецию ионов калия и водорода.

На синтез и секрецию дезоксикортикостерона и альдостерона влияет ряд факторов. Гормон эпифиза адреногломерулотропин стимулирует их образование. Стимулирующее влияние на синтез и секрецию альдостерона оказывают компоненты ренин-ангиотензиновой системы, а тормозящее – натрийуретические факторы. Простагландины могут оказывать как стимулирующее, так и тормозящее влияние.

При гиперсекреции минералокортикоидов происходят задержка натрия в организме, обуславливающая повышение артериального давления, и потеря калия, сопровождающаяся мышечной слабостью птиц.

При пониженной секреции минералокортикоидов отмечаются потеря натрия, сопровождающаяся гипотензией, и задержка калия, ведущая к нарушениям сердечного ритма. Кроме того, минералокортикоиды у птиц усиливают воспалительные процессы.

В интерреналоцитах внутренней зоны надпочечников птиц образуется и выделяется непрерывно *кортикостерон*. Максимальные уровни гормона в крови у птиц отмечаются в утренние часы, а минимальные – вечером и ночью. Однако, у хищных птиц, например совы, с точно-

стью наоборот, максимальный уровень кортикостерона в крови – ночью, а минимальный – в солнечное время суток.

Поступающий от интерреналоцитов в кровь кортикостерон транспортируется к тканям в свободной форме и связанной (до 85%) с альфа2-глобулином плазмы форме. Глюкокортикоиды прямо или опосредованно регулируют практически все виды обмена веществ и физиологические функции. Метаболические эффекты глюкокортикоидов проявляются, прежде всего, со стороны углеводного, белкового и жирового обменов. Обобщенно эти сдвиги можно свести к распаду белков и липидов в тканях, после чего метаболиты поступают в печень, где из них синтезируется глюкоза, использующаяся как источник энергии.

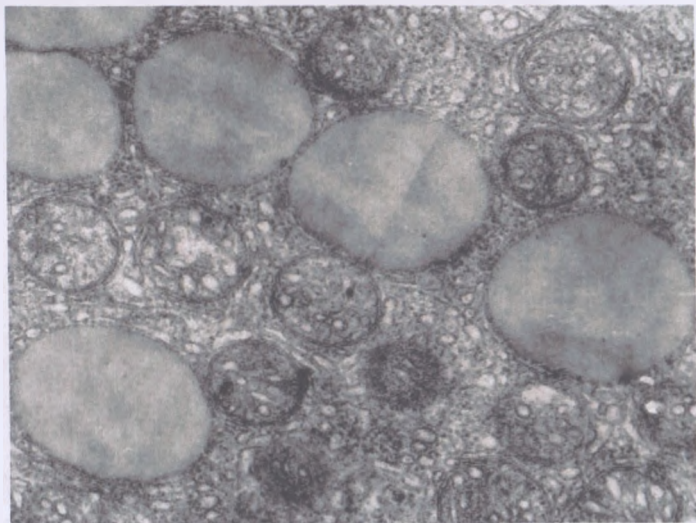


Рисунок 114 – Митохондрии с тубуло-везикулярными кристами и липидные включения в интерреналоцитах надпочечника птицы

Кортикостерон у птиц повышает устойчивость организма к действию чрезмерных раздражителей, подавляет сосудистую проницаемость и воспаление (поэтому его называют адаптивным), из-за катаболизма белка в лимфоидной ткани и угнетения иммунных реакций он оказывает антиаллергические эффекты.

Интерреналоциты IV типа вырабатывают половые стероидные гормоны, имеющие андрогенное действие, идентично клеткам сетчатой зоны млекопитающих. Нередко многие ученые у некоторых видов птиц вообще не обнаруживают настоящих клеток.

Гормоны интерреналовой ткани надпочечников совместно со щитовидной железой регулируют рост птенцов. Поэтому птенцы выводковых птиц растут медленнее, чем птенцовых, так как имеют низкий эндокринный статус в организме, из-за постоянных стресс-факторов в условиях внешней среды, где приходится самостоятельно разыскивать и собирать корм. У мелких птиц рост птенцов происходит относительно быстрее, чем крупных.

Важную роль гормоны надпочечников играют в линьке птиц. Благодаря линьке обеспечивается непрерывное выполнение перьевым покровом таких важнейших функций, как полет и терморегуляция.

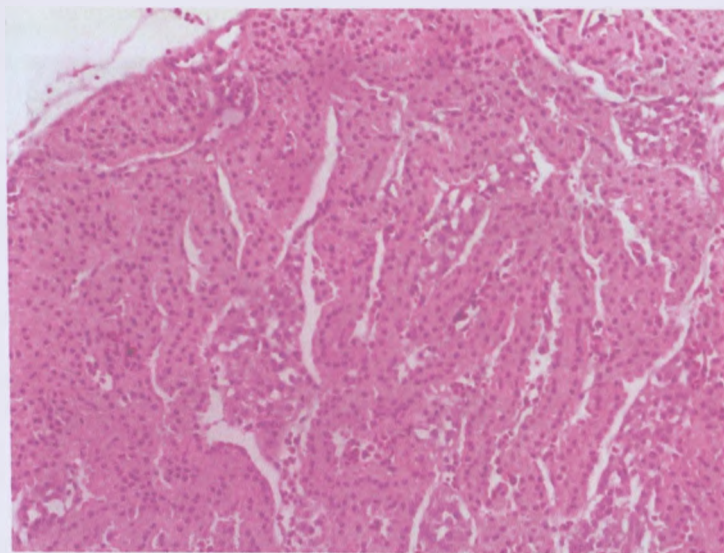


Рисунок 115 – Гистологическое строение надпочечника утки

Во время линьки у птиц повышенный уровень гормонов надпочечников и щитовидной железы и низкий уровень в крови половых гормонов. Интенсивная фаза линьки происходит по окончании размножения и предшествует миграциям. Активное состояние половых желез тормозит линьку, и она начинается только со времени инволюции половой системы, важную роль в которой играют надпочечники. Это объясняется тем, что и размножение, и линька требуют больших затрат энергии (поэтому в эти периоды наблюдается гиперфункция щитовидной железы) и далеко не у всех птиц могут протекать одновременно. Тироксин и кортикостерон необходимы для нормального перообразования.

Супраренальная железа надпочечника птиц выделяет *катехоламины: адреналин и норадреналин*. Катехоламины являются нейромедиаторами, которые служат передатчиками нервного импульса в симпатической нервной системе. Синтез их происходит из аминокислоты тирозина. Катехоламины также принимают участие в регуляции секреции некоторых гормонов в организме, влияют на обмен веществ организма птиц. Норадреналин отличается от адреналина значительно меньшим стимулирующим влиянием на сокращения сердца, слабым действием на гладкую мускулатуру кишечника, слабым влиянием на обмен веществ (отсутствием выраженного гипергликемического, липолитического и общего катаболического эффекта).

ГЛАВА 19. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

19.1. ГУБЫ

Губы представляют складки кожи на краях ротовой щели, в которых многослойный плоский эпителий переходит на слизистую оболочку, где у животных всех видов, за исключением собаки, он не теряет рогового слоя, хотя последний становится значительно тоньше. В глубине соединительной ткани видны губные железы, строение которых и характер выделяемого ими секрета очень разнообразны у животных разных видов. Кожная поверхность верхней губы у хищных не имеет желез, у жвачных и свиньи богата сложными трубчатыми железами серозного типа. Толща губ состоит из поперечнополосатой мышечной ткани, анатомически оформленной в круговую мышцу рта.

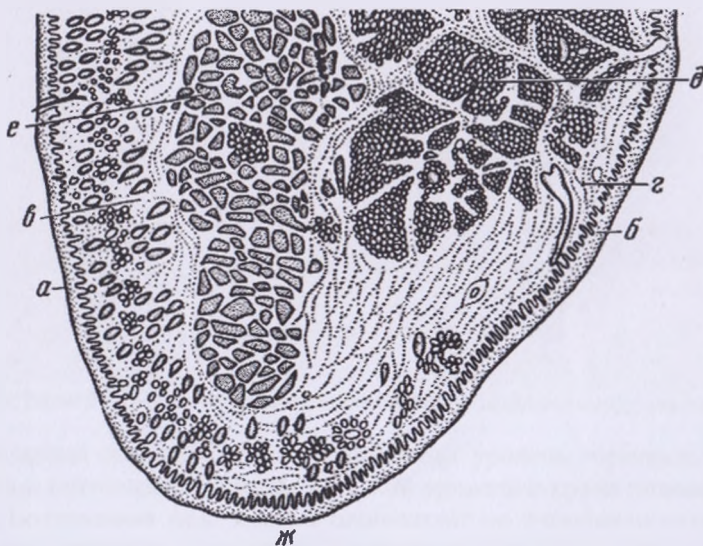


Рисунок 116 – Сагиттальный разрез губы лошади:

а – эпителий кожи; б – эпителий слизистой оболочки;
в – соединительнотканый слой кожи; г – соединительнотканый слой
слизистой оболочки; д – губные железы; е – волокна круговой мышцы
рта; ж – губной край

Как органы, выполняющие осязательную функцию, губы очень богаты чувствительными окончаниями. Кроме разных свободных нерв-

ных окончаний, здесь встречаются инкапсулированные тельца (чаще всего тельца Фатера-Пачини), главным образом концевые колбы, неравномерно сосредоточены преимущественно в соединительной ткани. В эпителии есть древовидные разветвления, а из специализированных окончаний – тельца Меркеля в пяточке свиньи.

19.2. ЩЕКИ

Наружной оболочкой щек служит кожа, средней – поперечнополосатые мышцы, между которыми располагаются щечные железы. Посредине у животных разных видов очень различны по морфологическому типу и характеру секрета. Внутренняя, или слизистая, оболочка сходна со слизистой губ. Здесь нет подслизистого слоя. Через нее проходят выводные протоки щечных желез, находящихся за пределами слизистой. У жвачных в слизистой оболочке встречаются отдельные железы и многочисленные высокие сосочки с соединительнотканной основой. У собаки в этой оболочке обнаруживают пигмент.

19.3. ТВЕРДОЕ И МЯГКОЕ НЕБО

Твердое небо отличается очень плотной слизистой оболочкой с поперечными валиками. Ее эпителий сильно ороговеет, а обильная соединительная ткань содержит широкопетлистые сплетения тонкостенных вен, способных к набуханию, что особенно хорошо выражено у лошади. Эта оболочка тесно срастается с надкостницей костного неба.

Мягкое небо – складка слизистой оболочки, выступающая между ротовой полостью и глоткой, основу его составляет поперечнополосатая мышечная ткань. На ротовой поверхности слизистая оболочка представляет продолжение слизистой ротовой полости. Под многослойным плоским эпителием в ней залегает большое количество соединительной ткани, пакеты слизистых желез и скопления подэпителиальных лимфатических узелков – небные миндалины. На глоточной поверхности слизистая оболочка покрыта мерцательным эпителием, таким же, как в носовой полости. Железы здесь подобны таковым на ротовой поверхности, но их меньше, слой соединительной ткани тоньше.

19.4. ДЕСНЫ

Слизистая оболочка десен лишена желез и лимфоидных узелков. Эпителий их сильно ороговеет, особенно у жвачных в области рото-

вого валика верхней челюсти. Подэпителиальная соединительная ткань плотно срастается с надкостницей челюстных костей.

19.5. ЯЗЫК

Зачаток языка появляется у зародыша довольно рано, когда жаберные борозды еще хорошо заметны снаружи в виде непарного бугорка. Лежит он между первой и второй жаберными дугами впереди зачатка щитовидной железы. В области нервных жаберных дуг он разрастается вперед в два парных утолщения – боковые валики. В области вторых жаберных дуг позади зачатка щитовидной железы возникает второе непарное утолщение. В процессе развития эти образования увеличиваются и сливаются в один орган. Из непарного бугорка происходит задняя часть тела языка. Парные утолщения срастаются между собой в переднюю большую часть тела языка, а также его верхушку. Задний зачаток превращается в корень языка.

Гистологическое строение языка. Слизистая языка, так же, как и других органов ротовой полости, покрыта многослойным плоским эпителием, снабженным на спинке языка мощным роговым слоем. Соединительная ткань внедряется в эпителий довольно высокими сосочками. Боковая и нижняя поверхности слизистой оболочки, а также ее переход на дно ротовой полости, или уздечка языка, на свободной поверхности довольно гладкие и неороговевающие. На спинковой поверхности слизистая оболочка выступает многочисленными выпячиваниями – сосочками языка четырех видов: нитевидными, грибовидными, желобоватыми и листовидными.

Нитевидные сосочки играют механическую роль, препятствуя скольжению пищи, и выполняют также осязательную функцию. Это тонкие выросты соединительной ткани, покрытые эпителиальными чехликами. У хищных такой вырост сложный: его осевая ветвь направляется каудально и покрывается очень толстым ороговевающим эпителием в виде крючка. Подобные сосочки дают возможность животным обглатывать кости. У лошади и свиньи сосочки узкие и высокие. У жвачных основной соединительнотканый стержень отдает вторичные ответвления, но покрывается общим эпителиальным чехликом. Кроме того, у них встречаются особые сосочки кеглевидной формы. *Грибовидные сосочки* воспринимают вкусовые, осязательные и температурные ощущения. Они рассеяны по поверхности языка между нитевидными сосочками. Их соединительная ткань образует широкий выступ, но основание сосочка в большинстве случаев более уз-

кое, чем расширенная головка, что делает его сходным с грибком. Между клетками эпителия видны вкусовые луковицы. У лошади и крупного рогатого скота луковицы в этих сосочках встречаются редко. Их больше у других парнокопытных, особенно у козы, а также много у хищных. *Желобоватые (валиковидные) сосочки* вкусовые, отграничиваются от эпителия поверхности языка, кольцевидными бороздами. У лошади их только два и располагаются они в области корня языка. У остальных домашних животных, особенно у крупных жвачных, сосочков много. В эпителии борозд есть вкусовые луковицы, концентрирующиеся группами. Особенно много луковиц в этих сосочках у свиньи и собаки. У лошади, жвачных и свиньи луковицы располагаются по всей боковой поверхности сосочка, но их нет на противоположных стенках борозд. *Листовидные сосочки* – вкусовые. У жвачных их нет; у животных других видов два этих сосочка размещаются в боковых частях корня языка в виде неглубоких поперечных складок эпителия слизистой оболочки, разделенных бороздами. Эпителий сравнительно тонок, между его клетками видны вкусовые луковицы. У лошади дно борозды между складками разделяется небольшим возвышением. У свиньи основание сосочков сужено, у собаки средняя борозда сосочка идет отвесно, а боковая – под углом, в крайних бороздах луковиц нет.

Вкусовые луковицы – тельца эллипсоидной формы, лежащие в эпителии, от свободной поверхности которого они отделяются 2–3 рядами эпителиальных клеток с коротким каналом – вкусовой порой – между ними. Своим основанием они лежат на базальной мембране. Вкусовые луковицы состоят из вытянутых клеток, лежащих вертикально по отношению к поверхности эпителия и соединяющихся между собой наподобие долек в апельсине или лимоне. Клетки из периферии луковицы со светлой цитоплазмой и светлым ядром. На наружных концах клеток есть своеобразные образования – штифтики, которые, по всей вероятности, являются частями клеток, воспринимающими вкусовые ощущения. Они представляют пучки микроворсинок, соединенные каким-то веществом, кажущимся очень темным в электронном микроскопе. Центральные клетки луковицы также со штифтиками, несколько короче и иногда не доходят до базальной мембраны эпителия. Цитоплазма их окрашивается интенсивнее, ядро более темное и вытянутое. Как светлые, так и темные вкусовые клетки следует рассматривать как вторично-чувствующие клетки органа вкуса.

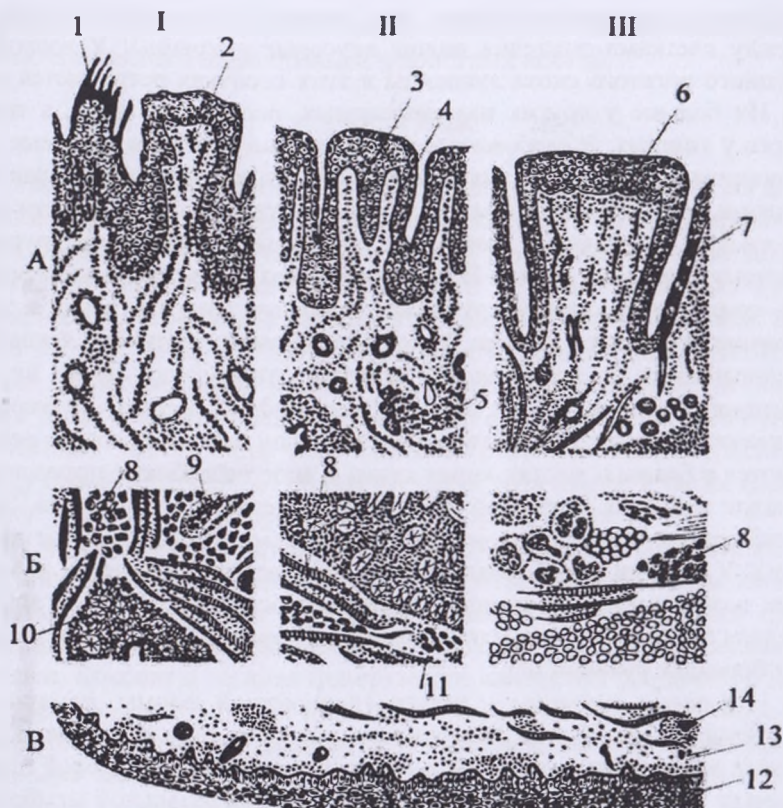


Рисунок 117 – Схематическое изображение гистологического строения языка (в продольном разрезе на разных уровнях).

А – верхняя поверхность языка – спинка языка, *Б* – средняя часть языка, *В* – нижняя поверхность языка; *I* – кончик языка, *II* – боковая поверхность языка, *III* – корень языка; 1 – нитевидный сосочек, 2 – грибовидный сосочек, 3 – листовидный сосочек, 4 – вкусовые луковицы, 5 – серозные железы, 6 – валиковидный сосочек, 7 – эпителий валиковидного сосочка, 8 – поперечнополосатая мускулатура, 9 – кровеносные сосуды, 10 – смешанная слюнная железа, 11 – слизистая слюнная железа, 12 – многослойный плоский эпителий, 13 – собственная пластинка слизистой оболочки, 14 – лимфоидные фолликулы

Вокруг них нервные волокна формируют концевые разветвления в виде перичеселлюляров и разнообразные рецепторы, которые также участвуют в восприятии вкусовых раздражений. У лошади вкусовые луко-

вицы овальные, у жвачных – яйцевидные, у свиньи – веретенообразные, у собаки – почти круглые. Вкусовые луковички встречаются иногда также в твердом небе, миндалинах, глотке, на внутренних поверхностях щек и в надгортаннике. Несмотря на сравнительно однородную структурную организацию вкусовых луковичек и их клеток, в последнее время доказана их специализация в отношении восприятия отдельных видов ощущений.

Основу языка образует *поперечнополосатая мышечная ткань* из трех групп волокон, идущих в трех взаимно перпендикулярных направлениях: продольном, поперечном и вертикальном. У лошади в среднюю часть языка заложен хрящ спинки.

Железы языка находятся в соединительной ткани под эпителием и между пучками мышечных волокон. По структуре они сложные альвеолярные и трубчато-альвеолярные, а по характеру клеток – серозные, слизистые и смешанные. Первые лежат под желобоватыми и листовидными сосочками, и их выводные протоки открываются в дно окружающих их желобков и между листочками. Выделяющийся секрет промывает борозды от частичек пищи, освобождая место для новой их порции, что поддерживает продолжительность вкусоощущения. Выводные протоки слизистых желез открываются у мелких жвачных на поверхности языка, у хищных – в желобки желобоватых сосочков и между листками в листовидных. Смешанные железы находятся у края языка у лошади и крупных жвачных.

У собаки по срединной линии языка на вентральной его поверхности заметен длинный тяж, называемый лисой. Функция этого образования неизвестна. Построено оно из фиброзной ткани, внутри которой проходят поперечнополосатые мышечные волокна, ретикулярная и жировая ткань и нервные стволы.

Анализаторы вкуса. Вкусовые клетки окружены конечными ветвями вкусовых нервов. Нервные волокна, связанные с грибовидными сосочками, являются дендритами биполярных нервных клеток коленчатого ганглия лицевого нерва. Эти отростки направляются сюда в составе язычного нерва, в который они переходят из лицевого через барабанную струну.

Нервные волокна, разветвляющиеся в валиковидных и листовидных сосочках, следуют в составе язычной ветки языкоглоточного нерва и представляют периферические отростки биполярных клеток каменистого узла. Из сказанного видно, что такая двойная иннервация языка подтверждает его происхождение из нескольких зачатков. Как коленчатый, так и каменистый ганглий состоят из чувствительных нейронов и, следовательно, соответствуют спинальным ганглиям. Центральные от-

ростки клеток обоих ганглиев заканчиваются на клетках вкусового ядра продолговатого мозга. Аксоны этих мультиполярных клеток направляются в зрительный бугор ганглиев и заканчиваются на клетках вкусового ядра продолговатого мозга. Аксоны этих мультиполярных нейроцитов направляются в зрительный бугор, где располагаются вкусовые центры коры. Отсюда можно заключить, что вкусовой анализатор представляет цепь из трех нейроцитов.

19.6. СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Крупные слюнные железы – околоушные, подчелюстные и подъязычные – по микроскопическому строению делят на три группы: 1) серозные железы – выделяют слюну, содержащую белки, у некоторых животных – ферменты; 2) слизистые – выделяют слюну, богатую муцином; 3) смешанные железы. В основе морфологического различия этих желез лежит характер их концевых отделов, которые построены из таких же клеток, как мелкие слюнные железы, то есть из серозных и слизистых. Большие слюнные железы развиваются из выпячиваний эпителия стенки ротовой полости; в процессе развития они растут и распадаются на все более мелкие веточки, заканчивающиеся слепо. Окружающая эпителиальные выпячивания мезенхима превращается в соединительную ткань, концентрирующую как внутри, так и на поверхности желез.

Околоушная железа – сложная альвеолярная, а по характеру концевых отделов чисто серозная. Лишь у свиньи и овцы в ней встречаются небольшие группы слизистых клеток, а у хищных млекопитающих она представляет переход к смешанным железам. У новорожденных в ней бывают слизистые клетки. Число этих клеток с возрастом уменьшается, а у лошади и крупных жвачных они вообще исчезают. Отходящие от капсулы соединительнотканые перегородки проникают внутрь железы и разделяют ее паренхиму на дольки, которые, в свою очередь, состоят из более мелких долек.

Разделение околоушной железы на дольки играет большую роль для регуляции ее кровообращения во время пережевывания корма, так как в междольковых перегородках проходит большое количество кровеносных сосудов. Изменение их просвета во время жевательных движений оказывает присасывающее действие и увеличивает количество приносимой крови. Околоушную железу можно сравнить с «деревом», от магистрального ствола которого отходят «побеги, многократно ветвящиеся и заканчивающиеся сложными листьями». Магистральному стволу соответствует главный выводной проток, ветвям его – вся система более мелких выводных протоков, «сложным листьям» – концевые

отделы. Между всеми этими трубчатыми образованиями находится соединительная ткань с кровеносными сосудами, лимфатическими узелками и ганглиями.

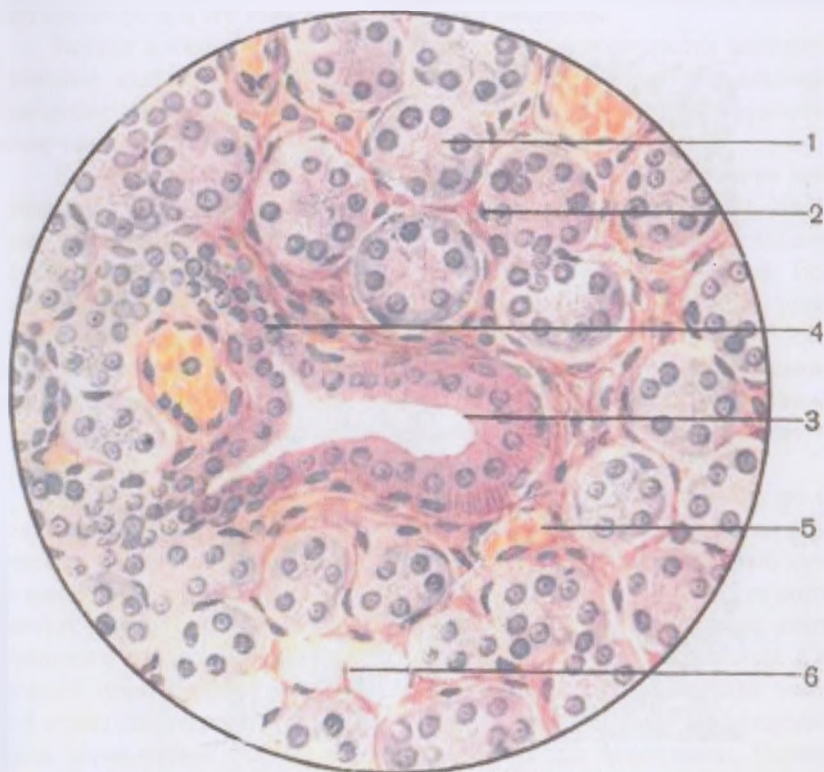


Рисунок 118 – Околоушная железа.

1 – серозный концевой отдел; 2 – миоэпителиальная клетка; 3 – исчерченный проток; 4 – вставочный проток; 5 – кровеносный сосуд; 6 – адипоциты (жировые клетки)

Главный выводной проток, или *околоушной проток*, выстлан двухслойным призматическим эпителием, а снаружи окружен плотной соединительной тканью. Внутри железы он распадается на выводные протоки, проходящие в междольковой ткани; выстилающий эпителий в них становится однослойным призматическим. Разветвляясь далее, выводные протоки проникают в ткань между самыми мелкими дольками и, наконец, внутрь последних. Эпителий по мере ветвления выводных протоков становится все ниже и переходит в кубический. Внутри долек вы-

водные протоки продолжаютс в виде так называемых исчерченных протоков. Их эпителий отличается палочковидной исчерченностью, так как базальные части плазмалеммы клеток образуют складки, между которыми располагаются митохондрии.

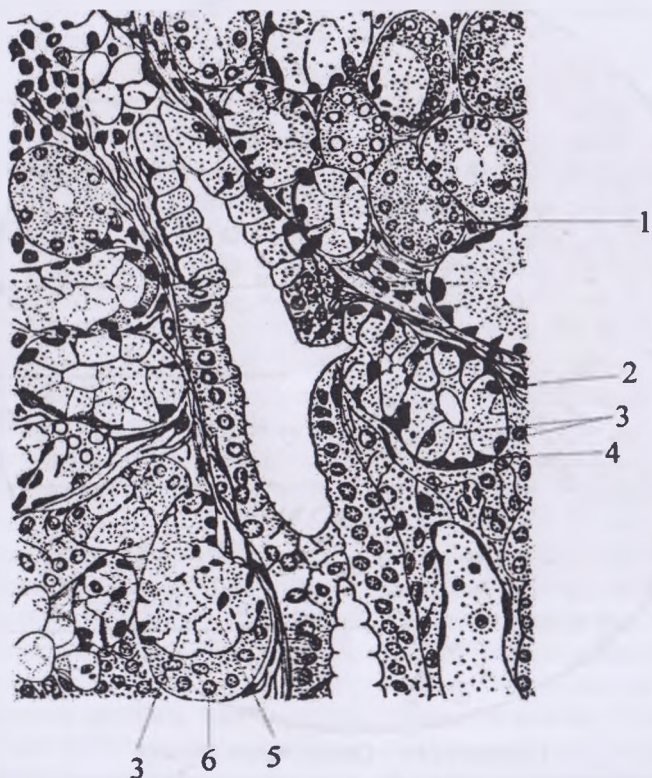


Рисунок 120 – Схематическое изображение строения подчелюстной слюнной железы свиньи.

1 – серозные концевые отделы, 2 – слизистые концевые отделы,
3 – слизисты клетки, 4 – их ядра, 5 – смешанные концевые отделы,
6 – слизистые клетки

Это говорит о том, что в данных отделах осуществляется секреторная деятельность. Исчерченные протоки, разветвляясь, резко суживаются и переходят во *вставочные протоки*, стенки которых построены из низкого кубического эпителия. Эти отделы также ветвятся и превращаются в *концевые секреторные отделы*, представляющие альвеолы, а

у животных некоторых видов трубко-альвеолы, состоящие из серозных клеток, подобных описанным выше в мелких серозных железах ротовой полости. У жвачных железа функционирует непрерывно. У животных других видов фазы секреции меняются: можно проследить накопление в клетках секрета и его выведение в просвет альвеолы.

Вокруг концевых и вставочных отделов располагаются миоэпителиальные клетки, которые своими разветвлениями оплетают альвеолы наподобие корзинки (отдельные миоэпителиальные клетки окружают и исчерченные протоки).

На гистологических препаратах околоушной железы видны междольковые соединительнотканые прослойки разной толщины, паренхима в виде множества разрезанных в различных направлениях альвеол, между которыми заметны вставочные и исчерченные протоки. Если срез совпадает с продольным направлением выводных протоков, удастся различить их ветвление и переход одних протоков в другие. Между ними находятся прослойки внутридольковой соединительной ткани и жировые клетки. В междольковой соединительной ткани проходят более крупные выводные протоки различных калибров, кровеносные сосуды и пучки нервных волокон.

Подчелюстная железа — сложная трубчато-альвеолярная, по характеру выделяемого секрета — смешанная. Междольковой ткани в ней меньше, чем в околоушной железе, и потому дольчатость заметно хуже. В некоторых концевых ее отделах обнаруживаются только слизистые клетки, а в других — клетки обоих типов. В последнем случае основа концевого отдела формируется из слизистых клеток, высланных с наружной поверхности группами серозных клеток, покрывающий концевой отдел своего рода колпачком. На гистологических срезах последний из-за характерной формы называется *серозным полулунием*. Наличие двух видов клеток в одном концевом отделе объясняется тем, что слизистые клетки происходят за счет вставочных протоков, и потому серозные клетки оттесняются на вершину концевого отдела. В остальном подчелюстная железа не отличается от околоушной.

Подъязычная железа по структуре также сложная, трубчато-альвеолярная. У лошади и свиньи она смешанная, как по гистологическому строению, так и по составу секрета. У хищных и жвачных смешанным бывает лишь отдел, имеющий большой выводной проток, остальная ее часть — чистая слизистая. В смешанной части подъязычной железы по сравнению с подчелюстной железой значительно больше слизистых клеток.

Иннервация слюнных желез. Нервы слюнных желез состоят из миелиновых и безмиелиновых волокон, содержат многочисленные

ганглии и в функциональном соотношении делятся на сосудистые, секреторные и чувствительные. Сосудистые нервы заканчиваются в средней оболочке кровеносных сосудов слюнных желез. В них перемешаны симпатические (сосудосуживающие) и парасимпатические (сосудорасширяющие) нервные волокна. К вегетативным элементам относятся также и ганглии. Роль сосудистых нервов в слюнных железах особенно велика, так как они регулируют количество приносимой крови, а вместе с ней и материала для образования слюны. Секреторные нервы оплетают выводные протоки, исчерченные протоки и концевые отделы безмиелиновыми концевыми разветвлениями, которые проникают даже между отдельными железистыми клетками и заканчиваются здесь. Нервы исчерченных протоков являются черепно-мозговыми, а концевых отделов — симпатическими. На чувствительных нервных волокнах формируются типичные чувствительные окончания в междольковой соединительной ткани, на кровеносных сосудах и железистых трубках.

19.7. ЗУБЫ

Зубы рассматривают как производное слизистой оболочки рта. Выполняя механическую функцию переработки корма, они приобрели значительную крепость, и их ткани по твердости превосходят кость. Наиболее твердая из тканей зуба — эмаль — производное эпителия слизистой ротовой полости, находящаяся в основе зуба зубная кость, или дентин, — производное соединительной ткани этой оболочки.

Гистогенез зубов. Зачатком зубной аркады каждой челюсти служит *зубная пластинка* — врастание эпителия слизистой оболочки рта в соединительную ткань в области альвеолярного края будущей челюсти. Соответственно челюсти эта пластинка имеет форму подковы, а в поперечном разрезе — палочки. В дальнейшем со стороны будущего поддверия ротовой полости от зубной пластинки отделяется по числу будущих молочных зубов выросты — *колпачки* — *эпителиальные губные органы*, открывающиеся в глубину челюсти. Внутри этих колпачков внедряется уплотненная мезенхима — *зубные сосочки*. Кроме того, мезенхима уплотняется и вокруг всего зачатка зуба, формируя его наружную оболочку, или *зубной мешочек*.

Впоследствии в эпителиальном зубном органе дифференцируются клетки. На его наружной и внутренней поверхностях они располагаются в один ряд и образуют *наружный и внутренний зубной эпителий*. Клетки же, находящиеся внутри зубного органа, вследствие образования межклеточного вещества, раздвигаются, их десмосомы удлиняются и превращаются в отростки, которыми они соединяются друг с другом.

Сами же клетки принимают звездчатую форму. Эта ткань, внешне сходная с мезенхимой, называется *пульпой зубного органа*. В зависимости от формы в будущем изменяются и очертания зубного органа. От него образуются выросты по числу корней в зубе.

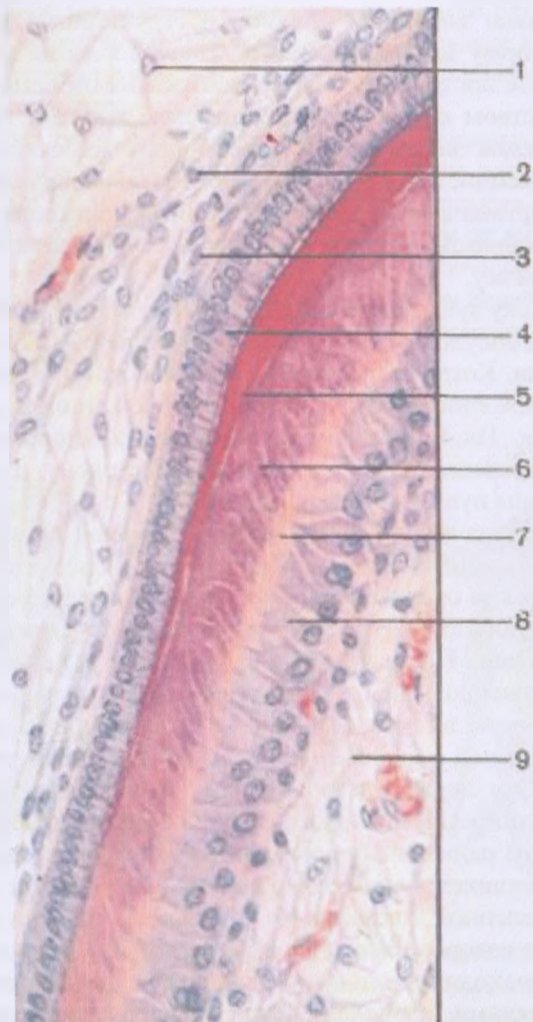


Рисунок 121 – Развитие зуба. Поздняя стадия.

1 – мезенхима; 2 – наружный эмалевый эпителий; 3 – промежуточный слой; 4 – внутренний эмалевый эпителий (адамантобласты); 5 – эмаль; 6 – дентин; 7 – предентин; 8 – одонтобласты; 9 – пульпа зуба

При развитии многобугорчатых или складчатых зубов зубной орган воспроизводит соответствующие складки или бугорки. Клетки внутреннего зубного эпителия называют *энамелобластами*. Их обращенные к зубному сосочку концы вытягиваются и образуют отростки, дающие начало *эмалевым призмам* — структурным элементам эмали, имеющим форму длинных палочек. Энамелобласты продуцируют гранулы, которые постепенно перемещаются в их отростки и пропитывают своим веществом образующиеся эмалевые призмы. Одновременно за счет эктоплазмы энамелобластов продуцируется склеивающее вещество, расположенное между призмами. Такая первичная эмаль состоит сначала из органических веществ, а потом происходит ее обызвествление. Таким образом, каждая эмалеобразующая клетка превращается в эмалевую призму.

Поскольку зубной орган — образование эпителиальное, он не имеет кровеносных сосудов и питается за счет тканей зубного сосочка и зубного мешочка. Когда же между зубным сосочком и энамелобластами начинается отложение дентина, питание этих клеток с данной стороны прекращается. Их пластинчатый комплекс со стороны выпуклой поверхности переходит на противоположную сторону, и питание начинается со стороны пульпы зубного органа.

Несмотря на то, что эпителиальный зубной орган появляется довольно рано, основная ткань зуба — дентин — появляется раньше эмали. Она образуется за счет самих наружных клеток зубного сосочка — *одонтобластов*; они призматической формы, лежат непосредственно под энамелобластами. Последние и стимулируют развитие дентина, в то время как развивающийся дентин стимулирует развитие эмали. Дентин возникает сначала на вершине зубного сосочка при участии одонтобластов в виде тонкой перепонки — *предентина* — между энамело- и одонтобластами. Эта перепонка образуется на месте базальной мембраны, отделяющей эпителий эмалевого органа от мезенхимы зубного сосочка. Она состоит из радиальных ретикулиновых волокон, имеющих вид щеточки и теряющихся в мезенхиме и основном веществе. Когда она достигает определенной толщины, то оттесняется новыми слоями предентина, волокна которого лежат не в радиальном, а в продольном направлении и, не проходя стадии преколлагеновых, становятся сразу коллагеновыми волокнами, а предентин превращается в дентин. После этого дентин обызвествляется.

Одонтобласты остаются на внутренней поверхности дентина как постоянные клетки.

Остальная масса зубного сосочка, особенно богатая сосудами и нервами, превращается в зубную пульпу, а зубной мешочек дает цемент.

Остатки зубного органа сохраняются в виде тонкой оболочки, покрывающей эмаль, — *кутикулы эмали*. Такой сформированный молочный зуб залегает сначала в глубине челюсти, но по мере роста в длину достигает ее края и прорезывается. После этого рост продолжается, и коронка зуба полностью выступает над десной. Зачатки различных зубов зубной аркады возникают неодновременно, в результате чего зубы прорезываются и затем стираются в различное время, на основе чего определяется возраст животного.

Количество зубов у свиньи составляет 44, у кошки, льва и тигра (как и большинство других кошачьих) — 30, у собаки, волка — 42, у лисы — 44, у куницы — 38, у зайца — 28, у ежа — 34, у бегемота — 36, у енотовидной собаки — 42-44, у медведей (в зависимости от вида) — 32-42, у овцы, косули — 32-34, у коровы, а — 32, у слона — 2 бивня и 4-6 коренных зубов, у крокодила — 66-68, (у аллигаторов до 80), у белой акулы — 300-400. Количество зубов у узконосых обезьян 32, у цепкохвостых и большинства полуобезьян — 36.

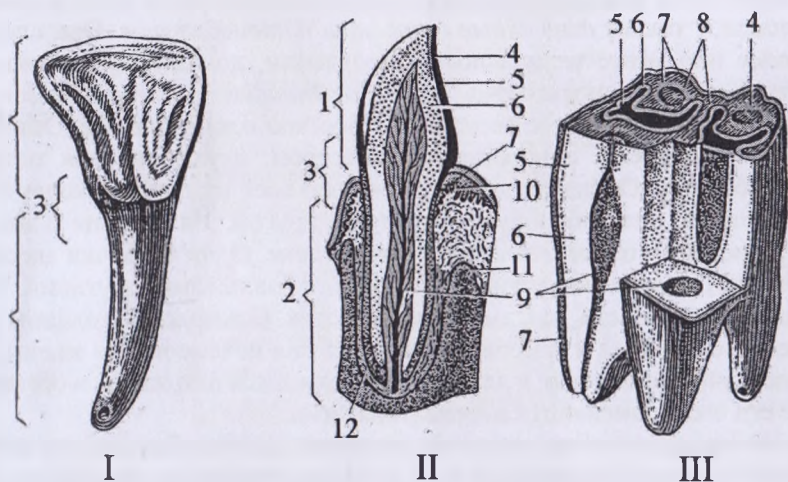


Рисунок 122 — Строение зубов нижней челюсти жвачных.

- I** — резцовый зуб; **II** — продольный распил резцового зуба;
III — строение коренного зуба; 1 — коронка; 2 — корень; 3 — шейка;
 4 — жевательная поверхность; 5 — цемент; 6 — эмаль; 7 — дентин;
 8 — чашечки; 9 — полость зуба, заполненная пульпой; 10 — десна;
 11 — нижнечелюстная кость с зубной альвеолой;
 12 — надкостница луночки

Гистологическое строение зуба. В развивающемся зубе различают три части: коронку, шейку и корень. *Коронкой* именуется его часть, свободно выступающая над поверхностью края челюсти, корнем — часть, заключенная в альвеоле кости, *шейкой* — промежуточная часть, покрытая только десной. Внутри коронки находится *полость зуба*, заполненная зубной пульпой; она пронизана кровеносными сосудами и нервами. Эта полость продолжается к вершине корня в виде *корневого канала*, через него внутрь зуба проникают кровеносные сосуды и нервы. Во многокорневых зубах число корневых каналов соответствует числу корней. Основной структурный элемент зуба — дентин. Поверх дентина в области коронки лежит эмаль, а в области корня — цемент. В коренных зубах жвачных, а также во всех зубах лошади цемент располагается и на коронке поверх эмали.

Дентин — видоизмененная, очень твердая костная ткань. По микроскопическому строению он отличается от кости тем, что его одонтобласты концентрируются только на внутренней поверхности и в молочных зубах непосредственно граничат с пульпой. С возрастом между ними появляется бедная клетками волокнистая прослойка. Внутри дентина проникают только *дентинные отростки одонтобластов*. Они следуют в более или менее радиальном направлении, доходят до поверхности дентина и лежат внутри очень тонких *дентинных трубочек*, диаметр которых несколько больше толщины отростков одонтобластов. Они в канальцах окружены однородным веществом, служащим для питания одонтобластов. От дентинных трубочек по всей их длине отходят боковые веточки, анастомозирующие друг с другом. На границе с эмалью или цементом эти разветвления более мелкие. Одни трубочки здесь обрываются, а другие внедряются в эмаль колбовидными вздутиями. К наружной поверхности дентина они сужаются. С возрастом толщина трубочек уменьшается и наиболее тонкие из них исчезают. Это значит, что процесс обызвестления в дентине продолжается всю жизнь и органические его части заменяются неорганическими.

В последнее время в литературе появились сообщения, что внутри зубных канальцев проникают безмиелиновые нервные волокна и образуют на отростках одонтобластов богатые митохондриями синаптические окончания.

Вследствие неравномерного обызвестления в дентине видны обызвестленные участки — *интерглобулярные пространства*, а также выраженная в разной степени слоистость — *контурные линии*. Самые крупные интерглобулярные пространства встречаются в коронке постоянных зубов, наиболее мелкие — в корне и шейке. Здесь их бывает очень много, что они образуют так называемый *зернистый слой*.

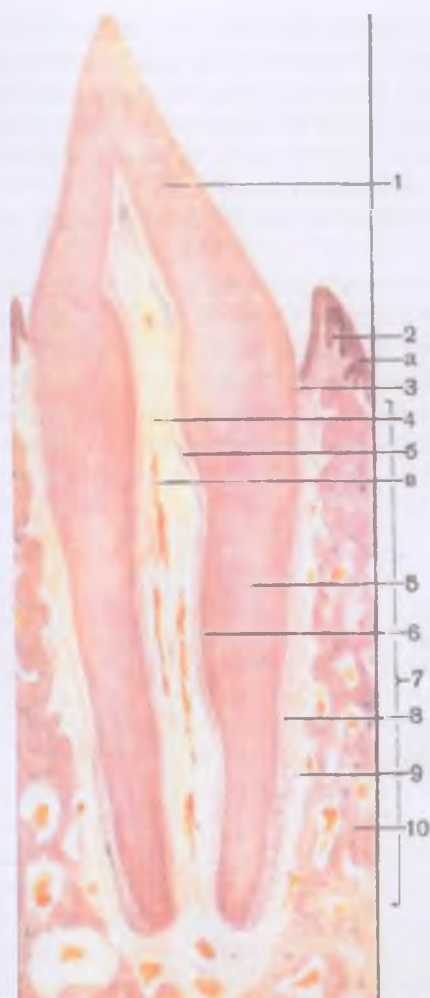


Рисунок 123 – Декальцированный зуб. Гистологический препарат декальцированного резца собаки. Окраска гематоксилин-эозином.

1 – коронка зуба; 2 – десна: а – многослойный плоский эпителий; 3 – шейка зуба; 4 – пульпа зуба; 5 – одонтобласты; 6 – кровеносный сосуд; 7 – дентин; 8 – предентин; 9 – корень зуба; 10 – цемент; 11 – периодонт; 12 – кость зубной альвеолы

Эмаль – наиболее твердая из всех тканей зуба; она содержит около 97% неорганических веществ и построена из длинных и тонких палочек – эмалевых призм – производных энамелобластов. Призмы несколько от-

клоняются от радиального направления, слегка изгибаются и тесно прилегают друг к другу. В эмали видны различной толщины и степени окраски параллельные линии желтовато-коричневого цвета, которые идут отвесно под острым углом к поверхности зуба. Образование их объясняется и, как считают многие исследователи, зависит от проникновения в эмаль красящих веществ из слюны.

Поверхность эмали защищена тонкой бесструктурной оболочкой — *кутикулой эмали*.

Цемент по составу и гистологическому строению очень близок к грубоволокнистой костной ткани. В нем видны характерные для этой ткани костные полости. Питается он в отличие от дентина и эмали не со стороны пульпы, а снаружи, от стенки зубной альвеолы. На поверхности цемент иногда приобретает строение, типичное для пластинчатой кости, но гаверсовы каналы в нем находятся лишь в патологических случаях.

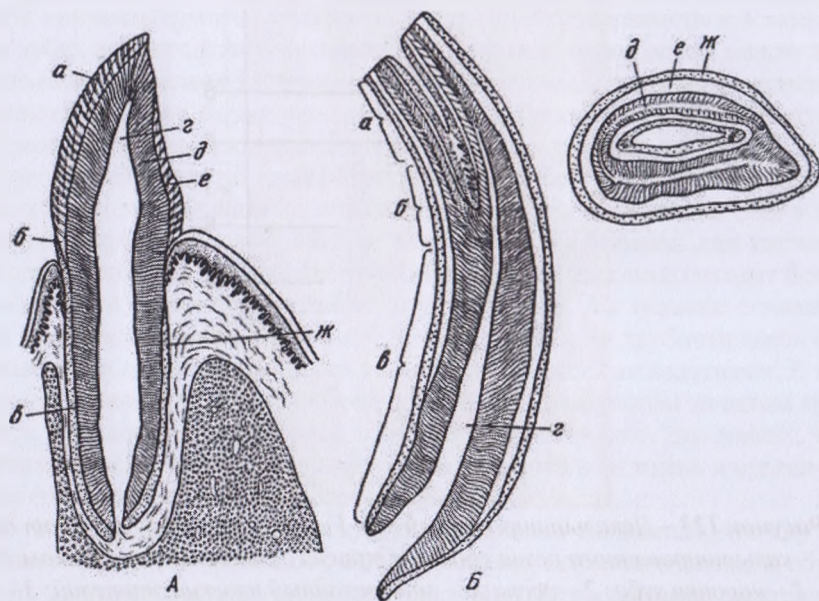


Рисунок 124 — Продольный разрез резца жвачных.
(А) и лошади (Б): а — коронка; б — шейка; в — корень; г — полость зуба;
д — дентин; е — эмаль; ж — цемент

Зубная пульпа представляет рыхлую соединительную ткань своеобразного строения с большим количеством студенистого межклеточ-

ного вещества, коллагеновых и преколлагеновых волокон, богатую оседлыми и блуждающими клетками. Самым наружным слоем пульпы, непосредственно граничащим с дентином, служат одонтобласты – клетки призматической формы, тесно прилегающие друг к другу. Они напоминают однослойный призматический эпителий. Одонтобласты взрослого зуба не продуцируют дентин, но способность к этому не утрачивают, и она может проявляться при кариозных процессах.

В пульпе проходит много нервов, часть которых иннервирует одонтобласты.

Смена зубов начинается с рассасывания остеокластами корня молочного зуба. В результате отпадает коронка. Одновременно закладывается постоянный зуб из зубной пластинки, от которой произошел молочный зуб.

До этого времени она не рассасывается и остается в глубине челюсти. Так же, как у зародыша, на этой пластинке появляются эмалевые органы; в них вырастают зубные сосочки. Дальнейшее развитие постоянных зубов происходит так же, как и молочных.

19.8. ГЛОТКА

Глотка – воронкообразный мешок, сокращение которого представляет акт глотания. Расширенной частью она открыта в ротовую полость; в глотке перекрещиваются пищеварительный и дыхательные пути.

Слизистая оболочка в гортанном, вентральном, отделе выстлана многослойным плоским эпителием, таким же, как на ротовой поверхности мягкого неба, в носовом, дорсальном, отделе – многорядным мерцательным эпителием переходят один в другой так же постепенно, как в мягком небе. Подэпителиальная соединительная ткань содержит примесь ретикулярной ткани и на границе с мышечной оболочкой образует *внутреннюю фасцию глотки*. Мышечная оболочка представляет анатомически оформленные мышцы глотки из поперечнополосатой мышечной ткани. Адвентиция покрывает глотку в виде фиброзной пластинки, играющей роль *наружной фасции глотки*.

Иннервация глотки. В слизистой оболочке глотки рассеяны разнообразные чувствительные окончания, они служат началом рефлекторных дуг глотательных рефлексов. Мышечная оболочка глотки иннервируется так же, как поперечнополосатая мышечная других органов.

19.9. ПИЩЕВОД

По пищеводу пища быстро продвигается в желудок и пищеварительным процессам не подвергается, поэтому в нем нет пищеварительных желез; внутренняя поверхность защищена от трения слизистой оболочкой. Мышечная оболочка значительной толщины и, сокращаясь, активно помогает быстрому продвижению кома. Развивается пищевод из переднего отдела первичной кишки.

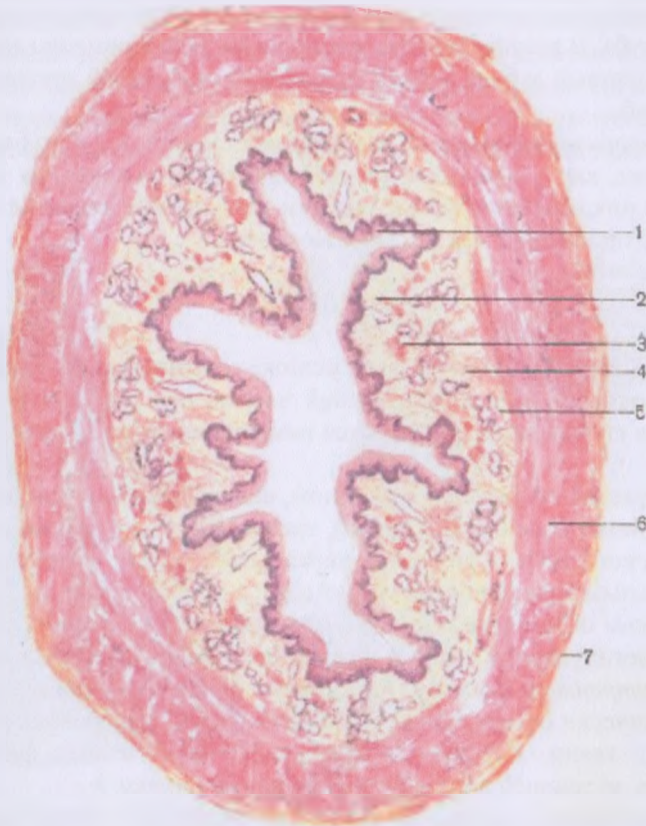


Рисунок 125 – Пищевод свиньи.

1 – многослойный плоский эпителий слизистой оболочки; 2 – собственная пластинка слизистой оболочки; 3 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 – подслизистая основа; 5 – железы пищевода; 6 – мышечная оболочка; 7 – адвентициальная оболочка

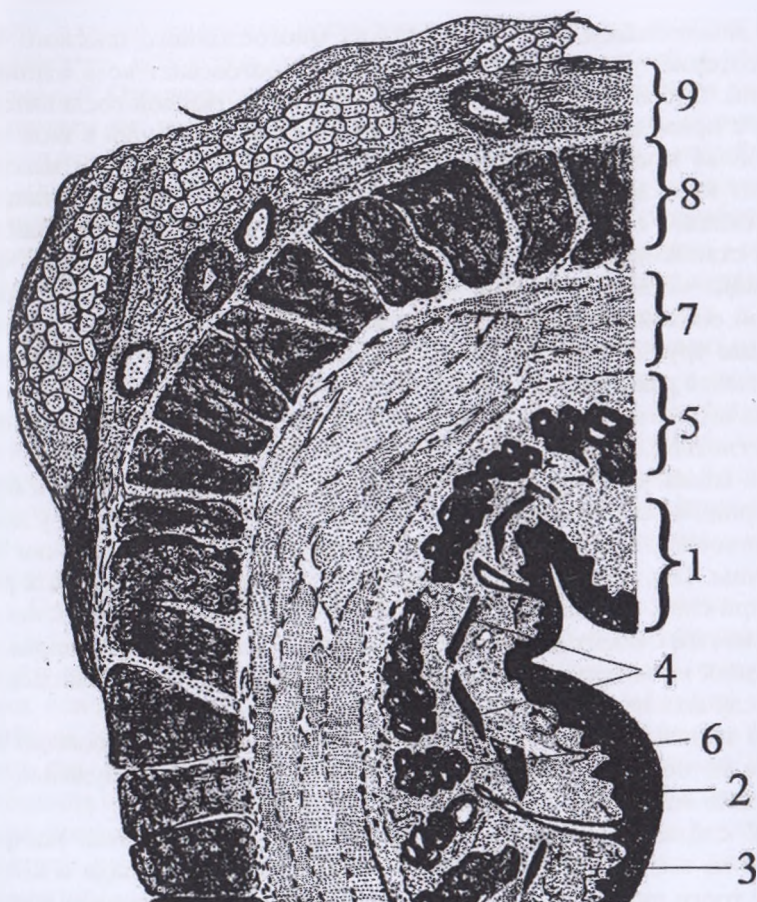


Рисунок 126 – Схематическое изображение поперечного разреза пищевода собаки.

1 – слизистая оболочка, 2 – ее многослойный эпителий, 3 – собственный слой слизистой оболочки, 4 – миоциты, 5 – подслизистая основа, 6 – железы в ней, 7 – внутренний кольцевой и 8 – наружный продольный слои мышечной оболочки, 9 – адвентициальная оболочка

Слизистая оболочка пищевода покрыта многослойным плоским эпителием. Вследствие большого количества рыхлой соединительной ткани в подслизистой основе слизистая оболочка собирается в глубокие продольные складки, которые расправляются при прохождении корма.

Эпителиальный слой состоит из многослойного плоского эпителия, который у животных разных видов ороговеет не в одинаковой степени. *Собственная пластинка* построена из рыхлой соединительной ткани с примесью ретикулярной. Она вдается в эпителий в виде сосочков, более высоких у крупного рогатого скота. *Мышечная пластинка* состоит из отдельных пучков продольных (в соответствии с направлением складок слизистой) гладких мышечных клеток и лишь вблизи желудка становится сплошной. У собаки и свиньи в краниальных частях пищевода мышечная пластинка отсутствует. *Подслизистая основа* из рыхлой соединительной ткани включает в себе разветвленные, иногда сложные трубчато-альвеолярные слизистые железы. У собаки они располагаются равномерно по всей длине пищевода, у свиньи — лишь в передней его половине, а у лошади, жвачных и кошки — только по соседству с глоткой. У свиньи здесь есть также лимфоидные узелки.

В мышечной оболочке два слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Однако это только исходная схема, так как у домашних животных число и расположение слоев мышечной оболочки очень различны. Так, у хищных и кролика, а часто у лошади и жвачных различают три слоя, а у свиньи — даже четыре, вследствие того, что к ней присоединяются с обеих сторон дополнительные слои. Часто и направление последних из-за примеси спиральных волокон бывает неправильным. В таких случаях нередко выступает разделение на слои.

В начальных частях пищевода мышечная оболочка состоит в основном из поперечнополосатых мышечных волокон; в каудальном направлении они постепенно заменяются гладкими.

У собаки и жвачных животных мышечная оболочка построена сплошь из поперечнополосатой мышечной ткани; у лошади и кошки в задней трети пищевода есть только гладкая мышечная ткань, а у свиньи такое строение свойственно лишь небольшому участку пищевода, вблизи желудка.

Наружная оболочка пищевода в его шейной части представлена волокнистой тканью, или *адвентицией*, в грудной части — *плеврой*, в брюшной — *брюшиной*. Последние две оболочки — серозные.

19.10. ЖЕЛУДОК

Зачаток желудка возникает в виде расширения кишечной трубки, расположенного параллельно продольной оси тела и подвешенного на двух брыжжейках — дорсальной и вентральной. Намечающаяся большая кривизна находится со стороны дорсальной брыжейки, а малая — со стороны вентральной. В дальнейшем в результате развития диафрагмы и

печени, а также усиленного роста дорсальной брыжейки желудок переворачивается, и большая кривизна становится вентральной, а малая — дорсальной. Одновременно в связи с ростом кишечной трубки в длину и появлением ее изгибов желудок принимает поперечное положение. Дорсальная брыжейка продолжает расти и превращается в малый сальник; между его листками развивается печень и поджелудочная железа. У жвачных зачаток желудка вначале принимает вид веретенообразного расширения кишки, в котором различают две части: переднюю — общий зачаток рубца и сетки и заднюю — зачаток сычуга. Книжка появляется значительно позже, отделяясь от передней части зачатка сычуга.

Однокамерные желудки домашних млекопитающих делят на *простые*, выстланные слизистой оболочкой железистого типа, и *сложные*, в которых ближайшая часть к пищеводу покрыта таким же эпителием, как и слизистая пищевода. В многокамерных желудках три или четыре камеры. Первые две у верблюда и первые три у коровы, овцы и козы называют *преджелудками*; они выстланы многослойным плоским эпителием — продолжением эпителия пищевода. Последняя камера — истинный желудок, покрыта железистым эпителием.

Однокамерный желудок. *Слизистая оболочка* в разных частях желудка макроскопически отличается по цвету. По этому признаку различают три отдела: *вход в желудок*, или *кардиальную часть*, *выход желудка*, или *пилорическую часть*, и *дно желудка*, или *фундальную часть*. Наиболее светлая слизистая оболочка в выходе, наиболее темная — в области дна. Причина такой окраски в различной интенсивности кровоснабжения в связи с неодинаковой функцией желез. У животных разных видов площадь указанных частей также неодинакова из-за различного характера корма и потому неодинаковой потребностью тех или иных ферментов.

Эпителиальный слой слизистой оболочки желудка образован однослойным призматическим эпителием, наиболее типичным в дне желудка, где располагаются *донные железы*, выделяющие основную массу желудочного сока.

На поверхности слизистой лежат высокие призматические клетки эпителия; ядра в них располагаются в основании; цитоплазма богата слизистыми включениями, которые выделяются так же, как в бокаловидных клетках. Выпячивания этого эпителия в собственный слой дают начало железам желудка. *Собственная пластинка* слизистой оболочки представляет собой рыхлую соединительную ткань с примесью ретикулярной. Вокруг желез она образует нежные переплетения волокон в виде тонких оболочек и содержит отдельные гладкие мышечные клетки. У свиньи этот слой особенно сильно инфильтрирован лейкоцитами. Мы-

шечная пластинка слизистой оболочки подразделяется на внутренний кольцевой и наружный продольный слои. Отдельные веточки мышечного слоя внедряются между железами в соединительную ткань собственного слоя.

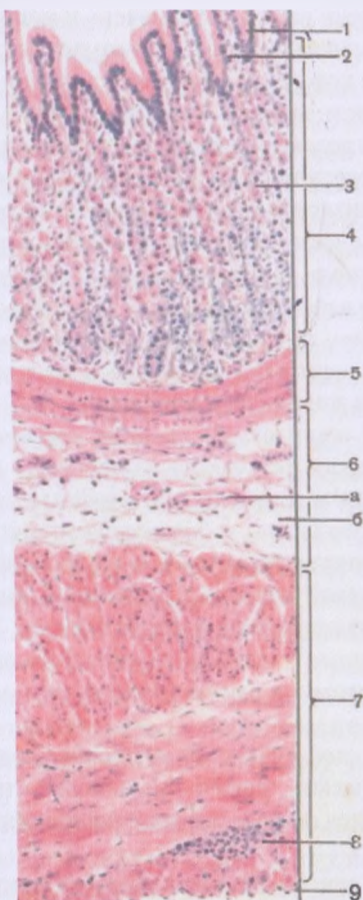


Рисунок 127 – Дно желудка собаки.

1 – эпителий слизистой оболочки; 2 – желудочная ямочка; 3 – собственные (фундальные) железы желудка; 4 – собственная пластинка слизистой оболочки; 5 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 6 – подслизистая основа: а – кровеносный сосуд; б – жировая клетка; 7 – мышечная оболочка; 8 – узел межмышечного сплетения; 9 – серозная оболочка

Подслизистая основа из рыхлой соединительной ткани очень толстая и содержит сети кровеносных и лимфатических сосудов, а также подслизистое нервное сплетение. У свиньи в этом слое расположены лимфоидные узелки: особенно много их в боковом выросте кардиальной части.

Слизистая слепого мешка лошади и небольшой зоны вблизи пищевода у свиньи построена так же, как слизистая пищевода.

Мышечная оболочка вследствие неравномерного роста стенки желудка во время его развития отличается по сравнению с другими частями кишечной трубки рядом особенностей в расположении и направлении слоев. Часть кольцевых волокон внутреннего слоя превратилась в дополнительный внутренний косой слой, ясно выраженный во входной части желудка. В остальных отделах внутренним слоем остается кольцевой. Он особенно сильно развит в пилорической части, где формируется мощный сфинктер привратника. Наружный слой остается продольным на большой и малой кривизнах, а на боковых стенках желудка становится наружным косым слоем.

Серозная оболочка состоит из однослойного плоского эпителия типа мезотелия; под ним лежат сложно построенный тонкий соединительный слой.

Железы желудка делят на донные, пилорические и кардиальные.

Донные железы – трубчатые разветвленные, открываются в глубине *желудочных ямок* – углублений эпителия желудка. В такую ямку впадают две или три железистые трубочки; в каждой из них различают концевую часть, или *дно железы*, средняя часть – *тело железы* и суженное устье – *перешеек (шейка) железы*. Стенки железистой трубки выстланы однослойным низким призматическим эпителием, в котором различают три вида клеток – главные, обкладочные и добавочные.

Главные клетки – *главные glandулоциты* – кубической формы, образуют стенку железы. Цитоплазма их окрашивается основными красителями. В ней различают митохондрии, органеллы, связанные с синтезом белка и образованием секрета, хорошо развитую и расположенную в основании клетки цитоплазматическую сеть с рибосомами и пластинчатый комплекс. Здесь также имеются зернышки пепсиногена – предшественника главного фермента желудочного сока – пепсина. У голодных животных эти клетки большие и мутные, во время пищеварения они уменьшаются. Субмикроскопическое изучение главных glandулоцитов установило наличие на их поверхности редко расположенных низких микроворсинок.

Обкладочные клетки – париетальные glandулоциты – грушевидной формы, в значительном меньшем количестве разбросаны по одной между главными или прилегают к ним снаружи.

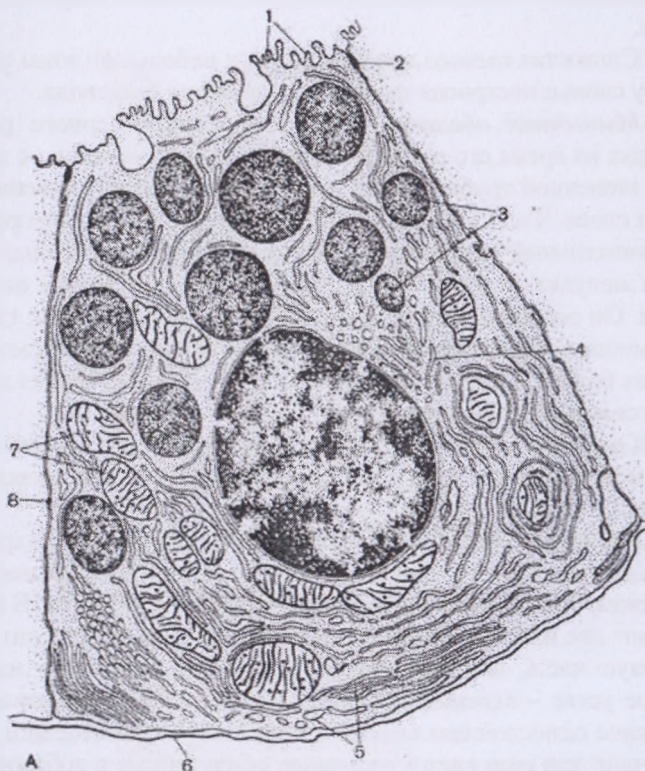


Рисунок 128 – Главная клетка собственной железы желудка. Схема.

- 1 – клеточные микроворсинки; 2 – замыкательные пластинки;
3 – гранулы зимогена; 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат;
5 – эндоплазматическая сеть гранулярного типа; 6 – базальная мембрана; 7 – митохондрии; 8 – десмосома

Цитоплазма их хорошо окрашивается кислыми красителями и имеет отчетливо выраженные внутриклеточные каналцы, открывающиеся между главными клетками в просвете железы. Как на поверхности клеток, так и в этих каналцах имеются неравномерно расположенные микроворсинки. Во время секреции в обкладочных клетках появляются очень мелкие зернышки, которые во время пищеварения собираются в группы, разделенные светлыми тяжами цитоплазмы. Это вы-

деляется богатый хлоридами секрет — материал для образования соляной кислоты. Поскольку этот секрет небелкового характера, в обкладочных клетках цитоплазматическая сеть малоразвита и рибосомы имеются в очень небольшом количестве. В то же время митохондрий здесь много, так как образование секрета связано с окислительными процессами.

Добавочные клетки, или мукоциты, встречаются главным образом в начальной части тела железы, вблизи перешейка; они выделяют слизь, подобно покровным клеткам эпителия слизистой желудка. Ядра их вытянуты и лежат у основания. Часть клетки, обращенная к просвету железы, содержит слизистые включения. В отличие от слизи слюнных желез слизь, выделяемая желудком, щелочной реакции. Это предохраняет его стенку от действия кислоты желудочного сока. В добавочных клетках встречаются картины митоза, в связи с чем можно полагать, что за счет их происходит обновление эпителия как желез, так и слизистой оболочки желудка.

Железы дна у хищных с очень короткими выводными протоками, а у лошади извитые, иногда анастомозирующие между собой, вследствие чего эти железы превращаются в сетчатые. У свиньи они ветвятся и извиваются еще сильнее, чем у лошади, но не анастомозируют.

Пилорические железы выделяют, кроме ничтожного количества пепсина, слизистый секрет. Они связаны с более глубокими желудочными ямками, менее густо расположены, сильнее ветвятся и имеют большие просветы концевых отделов, чем донные железы. Стенки их построены лишь из одного ряда клеток с оксифильной цитоплазмой. Иногда среди них встречаются аргентофиновые клетки с темной цитоплазмой. Вследствие ветвления, а иногда закручивания железистых трубочек их концевые отделы значительно чаще, чем в дне желудка, попадают в косые и поперечные разрезы. Секреторные клетки значительно светлее клеток желудочных ямок, овальные, с базофильной цитоплазмой, оттесненным к основанию ядром, выделяют слизистый секрет. Выводные протоки этих желез у лошади длинные, у хищных — очень короткие.

Кардиальные железы имеют длинные выводные протоки и широкие концевые отделы. У хищных они слабо развиты и сосредотачиваются в узком пояске вблизи пищевода, у свиньи сильно ветвятся и извиваются, распространяясь на значительную часть дна желудка и дивертикул. Их железистая часть состоит из одинаковых плазматических или кубических клеток с расположенными базально круглыми ядрами. В противоположной части клетки появляются зернышки, по-

добные тем, которые встречаются в обкладочных клетках донных желез и также окрашиваются кислыми красителями. Подобно серозным клеткам околушной железы, их микроструктура изменяется в зависимости от функционального состояния. Выделяют они не слизь, а амилолитический фермент, действующий на крахмал.

19.11. МНОГОКАМЕРНЫЙ ЖЕЛУДОК ЖВАЧНЫХ

У жвачных первые три камеры: рубец, сетка и книжка – лишь подготавливают корм к желудочному пищеварению. Здесь происходят механическая обработка пищи и бактериальные процессы, ведущие к разложению веществ, переработка которых не может начаться в желудке (сычуге) или кишечнике. Слизистая этих отделов выполняет также всасывающую функцию, что отражается на ее структуре. Эпителий слизистой – многослойный плоский ороговевающий – является продолжением эпителия пищевода, не образует желез и имеет морфологические отличия, характеризующие его многогранные функции.

Прежде всего процесс ороговеивания здесь происходит не так, как в эпидермисе. Здесь нет блестящего слоя, но есть несколько видов зернистых (содержащих кератогиалин) и роговых (с включениями кератина) клеток. Между клетками эпителия имеется система щелей, через которые проходят их цитоплазматические отростки, связывающиеся между собой в десмосомы. Эти щели представляют пути всасывания веществ по направлению к кровеносным сосудам, хорошо развитые в сосочках рубца. Гистохимически доказана активная роль эпителия в этих процессах.

Рубец. Поверхность *слизистой оболочки* рубца неровная, образует множество различной величины и формы сосочков. Собственная пластинка вырастает в эпителий многочисленными высокими соединительнотканными выступами. Мышечная пластинка слизистой оболочки представляет лишь отдельные пучки, хорошо заметные в основании сосочков и внутри них. В *мышечной оболочке* клетки внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев расположены правильно. Кольцевой слой, который входит внутрь перегородок рубца, особенно хорошо развит. От наружного слоя в эти места внедряется лишь его внутренняя часть. К гладкой мышечной ткани рубца примешиваются и поперечнополосатые мышечные волокна, больше всего их в области входа в желудок. *Серозная оболочка* особенностей не имеет.

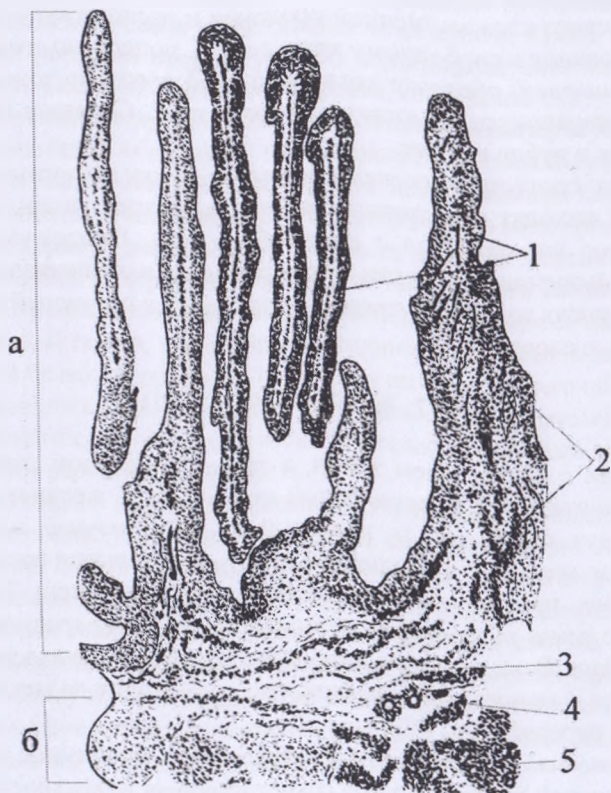


Рисунок 129 – Схематическое изображение гистологического строения стенки рубца.

1 – многослойный плоский ороговевающий эпителий, 2 – собственный слой слизистой оболочки, 3 – подслизистая основа, 4 – внутренний мышечный кольцевой слой, 5 – продольный слой; а – слизистая оболочка, б – мышечная оболочка

Книжка. Слизистая оболочка собрана в продольные складки в виде листов. Покрывающий ее эпителий многослойный, плоский, с низкими сосочками. Хорошо выражена мышечная пластинка, волокна которой направляются продольно и вместе с эпителием и собственным слоем образуют внутри листков продольные складки. На вершинах этих складок мышечный слой утолщается в довольно мощную продольную мускулатуру края листка. В больших и самых больших листках внутри

мышечных складок проникают пластинчатой формы отростки внутреннего кольцевого слоя мышечной оболочки и располагаются в направлении от основания к свободному краю листка, поперечно его длине.

В *мышечной оболочке* кольцевой слой довольно тонок, но на дне книжки превращается в мощную мускулатуру. *Серозная оболочка* построена, как в рубце и сетке.

Сычуг соответствует железистому желудку животных других видов. В нем находят желудочные железы всех трех типов. Железы дна сравнительно короткие, но с длинной шейкой. Пилорические железы длинные. Мышечная оболочка истончается по направлению к привратнику и содержит только внутренний кольцевой и наружный продольный слои, а косых слоев нет.

19.12. ЖЕЛУДОК ПТИЦЫ

В связи с отсутствием зубов, а также характером пищи, которая требует значительной механической переработки, желудок у птиц состоит из двух соединенных короткой *промежуточной зоной* частей: *железистого желудка*, выделяющего пищеварительные соки, и *мышечного желудка*, приспособленного для перстирания пищи. Такое разделение более резко выражено у зерноядной птицы по сравнению с хищными птицами. В железистом желудке пища почти не задерживается и направляется в мышечный желудок, где происходит ее механическая и химическая переработка.

Железистый желудок представляет лишь небольшое расширение пищеварительной трубки, но его секретирующая поверхность очень велика из-за образования складок, а также специальных углублений. Он выстлан *слизистой оболочкой*, эпителиальный слой которой состоит из однослойного призматического эпителия, выделяющего слизь. *Желудочные ямки* здесь открываются на возвышениях слизистой, видимых даже невооруженным глазом, и на срезах представляют *железистые мешочки*, глубиной до 4 мм. Кроме того, эпителий образует более мелкие углубления в виде трубчатых желез. На поверхности слизистой в устьях мешочков это *поверхностные железы*; трубки их состоят из кубических клеток, содержащих в цитоплазме крупные зернышки секрета. Собственная пластинка слизистой оболочки представлена соединительной тканью, окружающей также и мешочки, в виде богатых кровеносными сосудами перегородок, напоминающих междольковую ткань, в которой встречаются скопления лимфоцитов. Здесь также есть пучки продольных гладких мышечных волокон.

Мышечная оболочка состоит из внутреннего продольного и наружного кольцевого слоев гладких мышечных клеток. Кроме того, имеется тонкий (местами отсутствующий) подсерозный слой из продольных волокон. Серозная оболочка построена, как обычно.

Мышечный желудок в связи с функцией характеризуется очень мощной мышечной оболочкой, на поверхностях богатой сухожильной тканью. Его *слизистая оболочка* покрыта эпителиальным слоем из кубического эпителия, который образует впячивание в виде простых трубчатых желез, слегка расширенных в области дна. Эти железы выделяют секрет, который, затвердевая, образует на поверхности слизистой роговой слой. Вертикальными линиями в нем отграничиваются один от другого столбики секрета, выделенные соседними железами. Вещество рогового слоя белковой природы, по составу не имеет ничего общего с рогом производных кожи и подобно ему лишь по механическим свойствам; в механической обработке пищи этот слой играет роль терки, чему способствует неровная поверхность.

Собственная пластинка слизистой представляет подэпителиальную, межжелезистую и поджелезистую соединительную ткань. Мышечный слой отсутствует, подслизистой основе соответствует плотная соединительная ткань, представляющая внутреннее сухожилие мышечной оболочки. *Мышечная оболочка* очень мощная, состоит из пучков гладких мышечных волокон, образующих анатомически оформленные мышцы. Между пучками находятся соединительнотканые прослойки, представляющие отростки сухожильного слоя слизистой оболочки. *Серозная оболочка* особенностей не имеет.

19.13. ТОНКАЯ КИШКА

В тонкой кишке завершаются процессы пищеварения и питательные материалы всасываются в кровеносное и лимфатическое русло. Эти физиологические свойства находят свое отражение в строении тонкой кишки: она имеет железы, выделяющие пищеварительные секреты, и специальные органы всасывания — кишечные ворсинки, а также мышечную оболочку, благодаря которой кишка способна передвигать свое содержимое в следующие отделы кишечной трубки.

Первичная кишечная трубка зародыша изгибается к вентральной стенке, принимая форму римской цифры V. Эта первичная кишечная петля; в ней различают переднюю и заднюю части, или *нисходящее* и *восходящее* колена. От изгиба петли у зародыша отходит *желточный стебелек*. В дальнейшем в результате поворота желудка и перемещения его выходной части вправо тонкая кишка отходит туда же. Одновремен-

но она удлинняется, и начальная ее часть оказывается справа и дорсально в брюшной полости. Эта часть в последующем дает начало двенадцатиперстной кишке. Затем на восходящем колене появляется небольшой выступ – зачаток будущей слепой кишки, служащий границей между тонким и толстым отделами кишечника. Нисходящее колено, а именно его часть, лежащая за двенадцатиперстной кишкой, особенно быстро растет в длину, извиваясь петлями, заполняющими всю левую часть брюшной полости, и превращается в тощую кишку. Большая часть восходящего колена, выше зачатка слепой кишки, дает ободочную кишку. У отдельных видов домашних животных отмечают некоторые особенности в сравнении с этой схемой развития. Так, у жвачных тонкая кишка располагается справа.

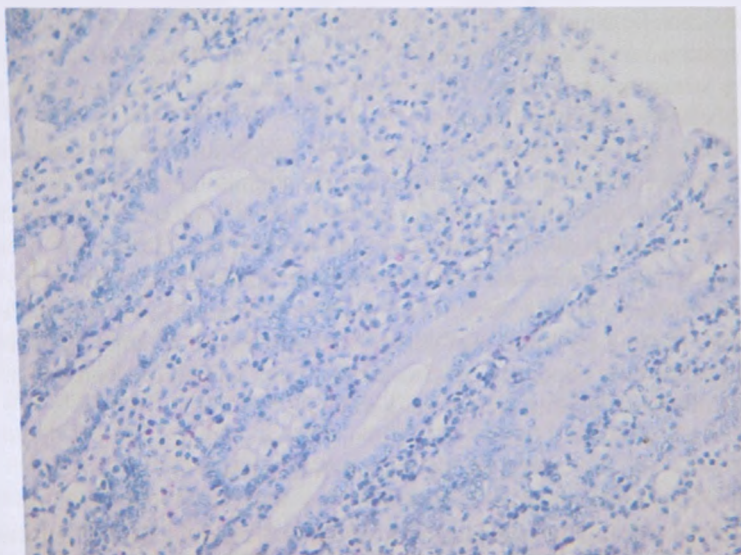


Рисунок 130 – Гистологическое строение тонкого кишечника козы

Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные *кишечные складки*, которые располагаются не совсем правильно и соответствуют кольцевым кишечным складкам как у человека; эти складки более чем в 2 раза увеличивают поверхность слизистой оболочки.

Кроме того, слизистая на всем протяжении густо усеяна выступами – *кишечными ворсинками*, что придает ей бархатистый вид.

Эпителиальный слой слизистой оболочки образован однослойным призматическим каемчатым эпителием, между его клетками – *кишечный эпителиоциты* – имеются одиночные бокаловидные клетки. Как показывает электронная микроскопия, совокупность микроворсинок рас-

полагается равномерно или кустиками. Их в каждой клетке до 3000, что увеличивает всасывающую поверхность в 30 раз. Эти микроворсинки обуславливают функцию пристеночного пищеварения. Дело в том, что многие ферменты проявляют свою активность не в растворах, а будучи связанными с клеточными мембранами и располагаясь на их поверхности в определенном порядке. Это объясняется тем, что происходящие здесь процессы гидролиза пищевых веществ и перенос их через мембрану внутрь клетки представляют целую цепь химических реакций, которые протекают в строгой последовательности и на каждую требуется отдельный фермент, образующийся после того, как закончится предыдущая реакция. Каждая микроворсинка имеет субмикроскопический каналец, и это не только увеличивает всасывающую поверхность, но также придает ей свойства пористого катализатора.

Вместе с этим проникновение веществ в эпителиальную клетку при помощи микроворсинок осуществляется также путем пиноцитоза. Из клетки же эти вещества переносятся через мембраны из боковых поверхностей в межклеточные щели, а оттуда через мембрану попадают в кровеносное и лимфатическое русло. Обратное же из щелей в полость кишки они попасть не могут, так как между клетками находятся *закрывающие пластинки*, закрывающие межклеточные щели со стороны полости кишки.

Гистохимически в микроворсинках выявлены мукополисахариды, а также связанные с ними ферменты. Этот вид сахаридов препятствует проникновению в клетки микробов. В цитоплазме видна слоистость в связи с неравномерностью ее гистохимического строения и распределения в ней органелл, что является отражением процессов обмена веществ. Так, мельчайшие жировые капельки проникают между микроворсинками и подвергаются действию липаз. Эти ферменты здесь же выделяются и расщепляют нейтральные жиры на глицерин и жирные кислоты, которые при помощи холестерина и холинэстеразы переводятся в растворимое состояние и проникают внутрь эпителиальной клетки. Здесь они снова синтезируются в нейтральный жир при помощи пластинчатого комплекса и митохондрий. Кроме того, эмульгированные жиры могут проникать и непосредственно через кутикулярную каемку внутрь клетки, а также и между клетками.

Белки в виде включений в эпителиальных клетках встречаются у плодов и новорожденных, где они образуются за счет заглатывания амниотической жидкости. Происхождение же более мелких белковых включений, встречающихся у взрослых животных, и механизм всасывания еще неясен. Углеводы всасываются в виде моносахаридов, причем

эпителиальные клетки способны превращать их в гликоген путем фосфорилирования, поскольку в них имеется фермент фосфатаза.

Эпителий между ворсинками образует выпячивания, или *кишечные крипты* — простые, иногда разветвленные трубчатые недоразвитые (либеркюновы) железы, располагающиеся под ворсинками в собственном слое. Форма их у животных разных видов неодинакова: у хищных они прямые, у лошади и жвачных косо поставленные и слегка изгибающиеся, у свиньи более извитые. Наиболее плотно они расположены у хищных, наиболее рыхло — у лошади и свиньи. Кутикула в эпителии железы выражена слабее, чем на поверхности слизистой, а в нижних частях железы отсутствует.

Эпителиоциты крипты способны к митотическому делению. Гисторадиографические исследования, проведенные при помощи включения меченых предшественников ДНК, показали, как размножающиеся клетки крипт передвигаются по направлению к вершине ворсинки, заменяя старые, отпадающие клетки каемчатого эпителия. У лабораторных животных в течение 2–3 суток происходит полная замена эпителия кишки. Бокаловидные энтероциты разбросаны поодиночке в кишечном эпителии как на ворсинках, так и в криптах. Они обладают микроворсинками, пластинчатым комплексом, митохондриями и цитоплазматической сетью.

Ядро находится в основании клетки, а цитоплазма заполнена зернышками секрета.

Слизистая оболочка *двенадцатиперстной кишки* отличается тем, что в ней, кроме крипт, есть еще специальные *дуоденальные (бруннеровы) железы*. Они залегают в подслизистой основе, иногда заполняя ее целиком. По форме эти железы разветвленные, трубчато-альвеолярные, у жвачных — трубчатые. Их выводные протоки прободают мышечную пластинку слизистой оболочки и открываются между криптами или на дне их. Клетки в концевых отделах дуоденальных желез и в пилорических железах часто сходны. Между ними также встречаются аргентофиновые клетки.

Собственная пластинка слизистой тонких кишок построена из ретикулярной и рыхлой соединительной ткани. В ней содержатся макрофаги, плазмоциты и лимфоциты. Кроме того, здесь имеются подэпителиальные лимфоидные узелки и их скопления — *пейровы бляшки*. Крупные лимфоидные узелки встречаются в слизистой крупных жвачных, мелкие — у лошади, свиньи и хищных. У мелких жвачных сочетаются крупные и мелкие лимфоидные узелки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки из гладкой мышечной ткани образует внутренний кольцевой и наружный продольный слои.

Такая двухслойность объясняется пересечением мышечных пучков, следующих в направлениях правой и левой спиралей, угол которых имеет большие видовые различия.

Подслизистая основа построена из соединительной ткани, обильно снабжена кровеносными сосудами и нервами. В двенадцатиперстной кишке между железами этой оболочки встречаются и гладкие мышечные клетки.

Кишечные ворсинки, представляющие собой выросты слизистой оболочки, являются органами всасывания. Их соединительная ткань содержит пучки гладких мышечных клеток, ответвляющиеся от мышечной пластинки слизистой. Под эпителием лежит сеть кровеносных капилляров, а в центре – лимфатический капилляр. На вершине ворсинки короткая артериальная веточка продолжается непосредственно в вену, которая потом принимает в себя капилляры от всей ворсинки. Во время всасывания кровь проходит через капилляры, а в фазе покоя направляется в этот артериальный анастомоз. Все сосуды соединены между собой ретикулярной тканью; волокна ее образуют строуму ворсинки и связывают сосуды с эпителием.

Функционирует ворсинка, подобно всасывающему насосу, в результате сокращения ее мышечных элементов. Во время сокращения содержимое ее капилляров продвигается в более крупные сосуды. Когда ворсинка расправляется, капилляры наполняются вновь, так как между эпителием и строумой образуются щели, способствующие всасыванию. Самые длинные ворсинки – у хищных, наиболее короткие – у жвачных. У овцы они толще, чем у животных других видов, и пронизаны несколькими лимфатическими капиллярами.

Артериальная веточка ворсинки у свиньи и собаки распадается на капилляры высоко – в виде фонтана; у лошади разветвляется в средней части ворсинки. В двенадцатиперстной кишке ворсинки короче и толще, чем в тощей.

Мышечная оболочка. Внутренний кольцевой слой очень мощный, наружный продольный – тонкий. Между ними залегает соединительная ткань, богатая кровеносными сосудами и нервами.

Серозная оболочка особенностей не имеет.

У свиньи в брыжейке на расстоянии 10–15 см от кишки тянется *сосудистый валик* – пучок сосудов, формирующий артериальные, венозные и артерио-венозные анастомозы. В просветах последних имеются подушечные клапаны из эпителиоидно-мышечных клеток, которыми сосуды в определенных местах могут замыкаться. Этим достигается регуляция кровотока. Клапаны позволяют переключать его по ходу и направлять в тот или иной участок кишки в соответствии с их физиологи-

ческими потребностями, а также возвращать кровь в сердце по венозным сосудам. Валик обильно иннервируется и содержит мелкие ганглии с инкапсулированными и свободными нервными окончаниями.

В тонком отделе кишечника ганглии подслизистого и межмышечного сплетений окружены мелкими капиллярными сетями. Они питают нервные элементы даже при обескровливании кишечной стенки, во время сокращения мышечной оболочки.

19.13. ТОЛСТАЯ КИШКА

В толстых кишках пищеварительные процессы играют значительно меньшую роль, чем в тонких; здесь происходит интенсивное всасывание, главным образом воды и минеральных веществ, а также развиваются бродильные процессы; особенности функции отражаются на гистологическом строении стенки толстых кишок.

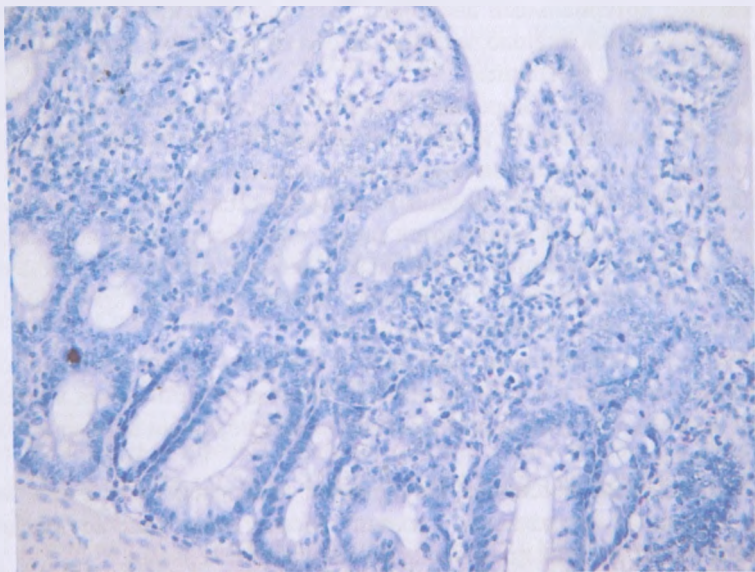


Рисунок 131 – Гистологическое строение толстого кишечника козы

У зародыша после поворота желудка и формирования первых петель кишечника все восходящее колено перемещается вперед и влево. Развивающиеся новые петли тонких кишок заполняют левую сторону брюшной полости, а толстая кишка еще более поднимается дорсально, сдвигается вправо к медиальной плоскости и прилегает к корню брыжейки с левой стороны. В дальнейшем передняя часть толстого отдела

кишечника с формирующейся слепой кишкой, поднимаясь, отгибает корень брыжейки спереди и заворачивает на правую сторону. Так возникает ободочная кишка с ее тремя коленами.

Наиболее просто развивается толстый отдел кишечника у хищных. У домашних животных остальных видов этот процесс значительно сложнее в связи с более сложным их анатомическим строением.

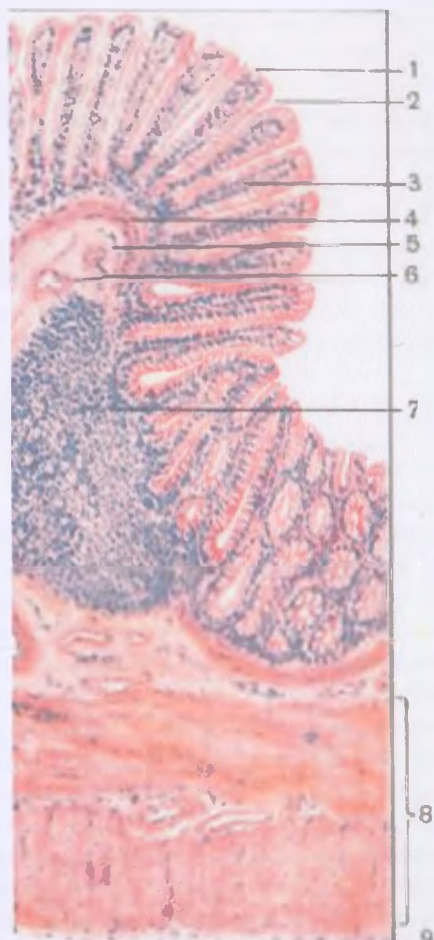


Рисунок 132 – Толстая кишка собаки.

1 – эпителий слизистой оболочки; 2 – кишечная крипта; 3 – собственная пластинка слизистой оболочки; 4 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 5 – подслизистая основа; 6 – кровеносные сосуды; 7 – лимфатический фолликул; 8 – мышечная оболочка; 9 – серозная оболочка

В соответствии с функциями толстая кишка по сравнению с тонкой имеет следующие особенности гистологического строения: 1) крипты лишены энтероцитов с ацидофильной зернистостью и служат главным образом для всасывания воды, а также выделяют незначительное количество ферментов; 2) кишечные ворсинки существуют лишь в задышевом состоянии, у взрослых животных их нет; 3) каемка кишечного эпителия выражена очень слабо; 4) в толстой кишке значительно больше бокаловидных желез (особенно в криптах) и лимфоидных узелков; 5) у животных с тениями на кишке продольный мышечный слой последних очень утолщен, а между тениями состоит только из отдельных пучков; 6) расположение сосудов и нервов более простое, так как отсутствуют ворсинки и крипты построены проще.

Стенка *прямой кишки* содержит особенно много лимфоидных узелков и пронизана множеством эластических волокон. В задней ее части призматический эпителий слизистой резко заменяется многослойным эпителием кожного типа. У свиньи здесь обнаруживаются *анальные железы* слизистой типа, а у хищных, кроме того, *вокруганальные железы* (паранальные синусы), сходные с слюнными железами.

19.14. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа (*pancreas*), состоит из двух разных отделов – *экзокринного*, выделяющего поджелудочный сок, и *эндокринного*, продуцирующего гормоны. Дорсальный зачаток возникает в виде выпячивания дорсальной стенки двенадцатиперстной кишки. Обособляясь, он формирует свой выводной проток – *добавочный поджелудочный проток*. Парный *вентральный зачаток* представляет выросты желчного протока у места впадения его в кишку. Эти выросты вскоре срастаются и соединяются с двенадцатиперстной кишкой *главным поджелудочным протоком*. Некоторое время железа функционирует с двумя выводными протоками. У собаки и лошади такое состояние сохраняется на всю жизнь; у животных других видов один из протоков редуцируется. В зачатке поджелудочной железы сначала различают лишь сильно разветвленные трубки; в дальнейшем на них появляются выросты извитых клеточных тяжей, которые впоследствии концентрируются в группы – альвеолы. Между несколькими альвеолами остается неизменная ткань, превращающаяся в *панкреатические островки* (*инсулоциты* или *островки Лангерганса*) – эндокринная часть железы.

По строению поджелудочная железа сложная, альвеолярная. В стенке ее выводного протока выделяют три оболочки: *слизистую*, собирающуюся в продольные складки и выстланную однослойным призма-

тическим эпителием, мышечную — из кольцевых мышечных волокон и серозную. В выводных протоках свиньи и добавочном протоке лошади и собаки мышечной оболочки нет. Серозная оболочка есть лишь на незначительном отрезке протока.

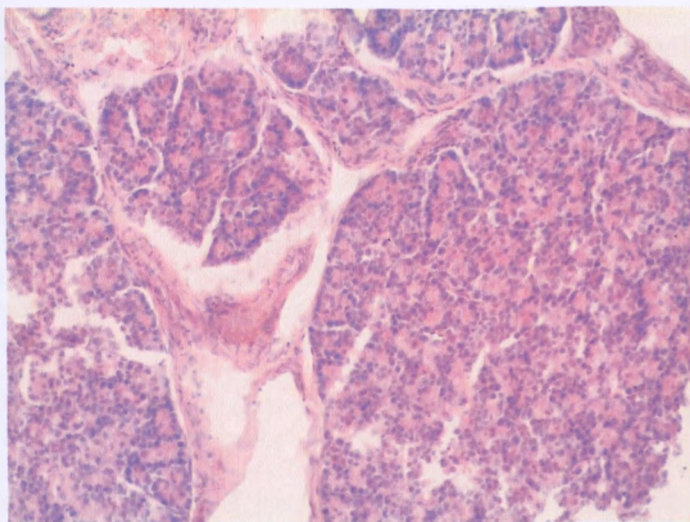
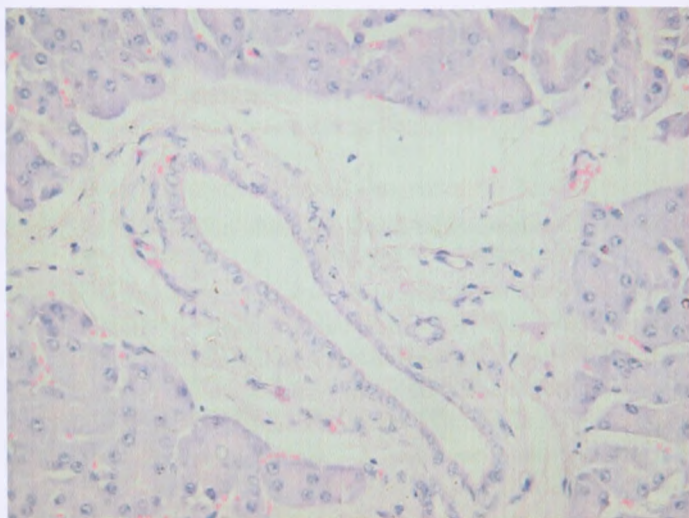


Рисунок 133 – Гистологическое строение поджелудочной железы



*Рисунок 134 – Гистологическое строение поджелудочной железы.
Выводной проток.*

По мере уменьшения калибра протока внутри органа эти оболочки истончаются, и в конце концов от них остается лишь эпителий с собственной пластинкой.

Особенности гистологического строения: экзокринный отдел представлен сложными, трубчато-альвеолярными, разветвленными протоками и концевыми отделами — мешочками ацинусов. Стенка ацинуса состоит из одного слоя клеток кубического эпителия. Они имеют коническую форму. Клеткам концевых отделов поджелудочной железы присущи способность двойной окраски.

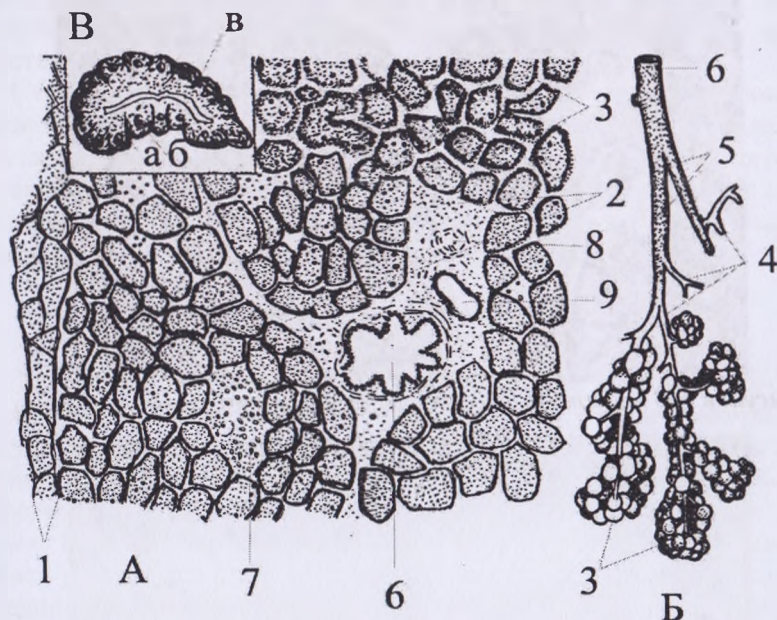


Рисунок 135 — Схематическое изображение строения поджелудочной железы.

А — участок железы на разрезе, *Б* — схема паренхимы железы, *В* — концевой отдел железы (большое увеличение); 1 — соединительнотканная капсула, 2 — междольковая соединительная ткань, 3 — концевые отделы экзокринного отдела: а — апикальный (оксифильный) участок клетки, б — базальный участок клетки, в — просвет концевой части, 4 — вставочные отделы, 5 — внутридольковые выводные протоки, 6 — междольковый выводной проток, 7 — островок Лангерганса, 8 — артерия, 9 — вена

Центральная часть альвеолы, соответствующая апикальным полюсам железистых клеток, окрашивается кислыми красителями, а ее периферическая зона – основными. В центральной части окрашиваются *зерна зимогена* (продукт секреторной деятельности клеток – неактивный фермент для переработки углеводов, жиров и белков). Количество его зависит от функционального состояния клетки. У голодающих животных внутренняя часть клетки широкая и заполнена многочисленными зернышками. Во время пищеварения эти зернышки выделяются в просвет альвеолы, и центральная часть клетки становится значительно уже периферической. В этой последней цитоплазма базофильна, с очень хорошо развитой цитоплазматической сетью и прилегающими к ней в большом количестве рибосомами.

В паренхиме поджелудочной железы разбросаны островки Лангерганса – скопления эпителиальных клеток (инсулоцитов), пронизанных густыми сетями кровеносных капилляров и окрашивающиеся слабее, чем концевые отделы железы. Число и величина островков у домашних животных различны и, по-видимому, подвержены изменениям.

Клетки островков Лангерганса:

1. *В-клетки* (базофильные) – кубической формы с темным гетерохромным ядром, располагаются в центре островков. Вырабатывают гормон инсулин, который усиливает синтез гликогена в тканях из глюкозы крови.

2. *А-клетки* (ацидофильные) – крупные округлые клетки с бледным ядром, рассеяны по всему островку. Вырабатывают глюкагон (антагонист инсулина), который расщепляет гликоген в тканях с образованием глюкозы, тем самым повышая уровень сахара в крови. Преобладание этих клеток над В-клетками может создать условия для развития сахарного диабета.

3. *Д-клетки* (дендритические) – звездчатой формы, располагаются на периферии островков, секретируют соматостатин, подавляющий секрецию В- и А-клеток и секрецию эндокриноцитов желудочно-кишечного тракта.

4. *ВИП-клетки* – округлой формы с крупным ядром, рассеяны по всему островку, синтезируют вазоактивный интестинальный полипептид, который расширяет сосуды, снижающий артериальное давление, угнетает секрецию соляной кислоты в желудке, стимулирует гормонопоз В- и А-клеток.

5. *РР-клетки* – полигональной формы, расположены на периферии островков, синтезируют панкреатический полипептид, регулирующий скорость и количество экзокринной секреции поджелудочной железы, желчи и печени.



Историческая справка. Сегодня каждый студент, изучающий гистологию, знает имя немецкого анатома и гистолога Пауля Лангерганса. За 40 лет жизни он сделал больше открытий в разных областях науки, чем иная группа ученых. Пауль Лангерганс родился 25 июля 1847 г. в Берлине. Отец, в честь которого и назвали мальчика, был известным врачом. Когда Паулю было шесть, его мать умерла от туберкулеза, оставив супругу трех детей: Пауля и его младших сестер Элизу и Гертруду. Отец женился

снова, и два сына от второго брака также связали свою жизнь с медициной (Рихард Фридрих – стал врачом и практиковал в Берлине, а Эрнст Роберт – возглавил кафедру патологической анатомии). Юный Пауль всегда опережал сверстников в учебе. Он был принят в старейшую и престижнейшую берлинскую гимназию, и за выдающиеся академические успехи был освобожден от устных выпускных экзаменов.

Два года молодой Лангерганс изучал медицину в Йенском университете, а затем перевелся в Берлинский университет, под начало Рудольфа Вирхова.

Важнейшие свои открытия Пауль Лангерганс сделал, будучи еще студентом. В 1867 г. Пауль описал дендритные клетки кожи (названные впоследствии его именем). Его рисунки и описания этих клеток, выполненные с использованием примитивного микроскопа, поразительно точны. Тогда же, в 1867 г., студент Лангерганс начал собирать материал для диссертации, однако приостановил работу над этим проектом, чтобы побороться за приз университетского факультета медицины. Он получил эту награду за исследование осязательных телец при заболеваниях кожи и центральной нервной системы. Затем он вернулся к работе над диссертацией, которую защитил (под руководством Рудольфа Вирхова) сразу после окончания университета 18 февраля 1869 г. (название работы: «Beitrage zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldruse»). В своей диссертации Пауль Лангерганс впервые описал скопления гормон-продуцирующих клеток в хвосте поджелудочной железы. Именно они были названы впоследствии островками Лангерганса. Впоследствии ученые выяснили, что островки Лангерганса отвечают за выработку инсулина в организме человека и животных, и прекращают вырабатывать инсулин при диабете I типа.

После получения диплома Лангерганс путешествовал по Египту, Сирии, Палестине и Иордании вместе с географом Рихардом Кипертом. Пауль изучал проказу, а также проводил этнографические исследова-

дования и антропологические наблюдения в Палестине, интерес к которым он унаследовал от своего наставника и друга Рудольфа Вирхова.

Еще одно важное открытие в области макрофагальной системы было сделано доктором Лангергансом совместно с Фридрихом Хоффманом в лаборатории Рудольфа Вирхова. В ходе экспериментов ученые выяснили, что окрашивающее вещество (киноварь), введенное внутривенно подопытным животным, всегда захватывалось только белыми кровяными тельцами, и никогда красными. Впоследствии краситель накапливался в костном мозге, капиллярах и соединительной ткани печени (в начале двадцатого века эта работа легла в основу концепции Людвига Ашоффа о ретикулоэндотелиальной системе).

Позже из-за франко-прусской войны ученый вынужден был прервать свою научную деятельность. Лангерганс вступил в армию в качестве врача и работал в немецком военном госпитале.

В 1871 г. при поддержке Вирхова Лангерганс получил место профессора в университете Фрейбурга, а через два года — профессорскую должность там же. Считается, что именно в тот период жизни доктор Лангерганс заразился туберкулезом. Он пытался победить болезнь, лечился в Германии, Италии и Швейцарии, но безуспешно. В итоге Лангерганс вынужден был оставить работу в университете.

В октябре 1875 г. Пауль Лангерганс переехал на Мадейру. Ему стало лучше, и он с новыми силами принялся за медицинские и зоологические исследования. Он вел медицинскую практику в главном городе Мадейры, Фуншале, по большей части пытаясь лечить товарищей по несчастью, больных туберкулезом. Помимо научных работ по анатомии и гистологии нервной системы, сердца, кожного покрова и костей, эмбриологии, патологических явлений чахотки и проказы, из-под пера доктора Лангерганса в 1885 году вышла книга об острове Мадейра — «Справочник по Мадейре».

Пауль Лангерганс был настоящим врачом. Он известен также своим вкладом в литературу о беспозвоночных, земноводных и других животных, описал десятки новых видов морских червей, за исследование которых Берлинская Академия выплатила ему 2000 золотых марок. Один из открытых Паулем Лангергансом видов был назван им в честь учителя Рудольфа Вирхова — *Virchowiana*. Некоторые другие носят имя самого Пауля.

Незадолго до смерти Лангерганс женился на Маргарет Эбарт, вдове своего пациента. Свадьба состоялась в 1885 г. в Берлине, и тогда Пауль Лангерганс в последний раз виделся с родными.

Осенью 1887 г. Пауль Лангерганс вынужден был оставить меди-

цинскую практику из-за прогрессирующей почечной недостаточности на фоне туберкулеза. К концу жизни он страдал от отеков, головных болей и временной потери памяти.

20 июля 1888 г., за 5 дней до 41 дня рождения, его не стало. Пауль Лангерганс похоронен на английском церковном кладбище Мадейры, которое сам выбрал и считал «хорошим местом для отдыха». У входа в Немецкий Институт патологии поставлен бюст Лангергансу.

19.15. ПЕЧЕНЬ

Печень – многофункциональный орган, поэтому ее часто называют центральной лабораторией организма. Она является пищеварительной железой, так как выделяет желчь, служащую для переработки жиров; из вредных продуктов азотистого обмена продуцирует мочевину и участвует в выделительной функции; здесь синтезируются белки кровяной плазмы; сюда поступают продукты разрушенных эритроцитов, которые перерабатываются в желчные пигменты; печень представляет склад, в котором в виде гликогена сохраняются запасы углеводов; играет защитную роль, так как в ней биологически фильтруется проходящая через нее от желудка и тонких кишок кровь, содержащая воспринятые организмом пищевые вещества; наконец, у зародыша печень – орган кроветворения.

Таким образом, печень участвует в обмене углеводов, жиров и белков. Из этого видно, что одни функции печень выполняет путем обмена веществ с кровью, а другие – путем выделения выработанных ею продуктов в кишечный канал. Следует отметить, что большинство указанных функций выполняется одними и теми же клетками, из которых построена паренхима печени. Поэтому каждая клетка имеет связь как с кровеносными сосудами, так и с выводными протоками. Это и определяет гистологическое строение печени, совсем не похожее на строение какой-либо другой железы, и характерное расположение кровеносных сосудов, желчных протоков и рядов клеток в виде сетей.

У млекопитающих печень закладывается раньше поджелудочной железы в виде желобкообразного выпячивания вентральной стенки двенадцатиперстной кишки. В процессе развития зачаток разделяется на две части: краниальную, или *печеночную*, которая затем превращается в ткань печени, и каудальную, или *пузырную*, дающую начало желчному пузырю. Особенно быстро растет печеночная часть. В ней появляются эпителиальные выросты, соединяющиеся между собой в сети. Пространства между ними занимают кровеносные капилляры. В дальнейшем печень увеличивается за счет новых выростов и скоро становится

самым большим органом зародыша. Одновременно перестраивается эпителий, формируются печеночные балки и выводные протоки. Из мезенхимы образуются защитные и кровеносные элементы, а также соединительнотканная строма.

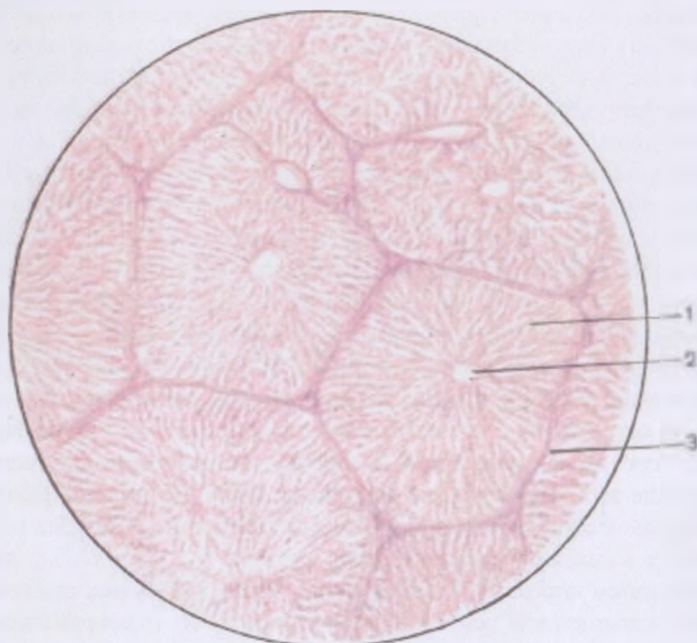


Рисунок 136 – Печень свиньи.

1 – дольки печени; 2 – центральная вена; 3 – междольковая рыхлая волокнистая соединительная ткань

Гистологическое строение печени. С поверхности печень покрыта брюшиной; под ней лежит *волокнистая капсула печени* из плотной соединительной ткани, проникающая внутрь органа и разделяющая его паренхиму на дольки. Капсула из плотной неоформленной соединительной ткани, которая срастается с висцеральным листком брюшины, носит название *капсула Глиссона*. Наибольшее количество междольковой ткани у свиньи, поэтому у них лучше, чем у животных других видов, выражена дольковая структура; дольки видны даже невооруженным глазом. Значительно хуже заметна дольчатость у лошади, еще хуже – у жвачных и особенно плохо – у хищных и грызунов вследствие того, что дольки отграничиваются одна от другой лишь междольковыми сосудами и желчными протоками.

Дольки – это небольшие участки печеночной паренхимы многогранной формы, размером от 0,5 до 1 мм. Внутри них довольно правильно размещаются печеночные клетки, которые группируются в двухрядные радиальные тяжи – *печеночные балки*, которые разветвляются и соединяются в сеть. В промежутках между балками находится сеть синусоидных капилляров. Приблизительно в центре дольки, а иногда немного в стороне от него проходит в продольном направлении центральная вена; в нее собираются все капилляры дольки. Многогранные клетки печеночных балок – гепатоциты – часто содержат по два ядра, а также обнаруживают другие признаки амитоза, в то время как митотическая функция в печени подавлена. В средней зоне печеночной дольки, где синтезируется большая часть белков кровяной плазмы, встречаются клетки максимальной величины. Вместе с этим в печени имеется много полиплоидных клеток (их число с возрастом увеличивается). Таким образом, двуядерность и полиплоидия компенсируют размножение клеток печени, которое в постнатальном онтогенезе тормозится.

Форма клеток может изменяться в зависимости от функционального состояния. Так, после приема корма они увеличиваются и становятся более округлыми. Их цитоплазма приобретает зернистость, а ядро светлеет. Через некоторое время в клетках появляются включения гликогена в виде зернышек разной величины (хорошо выявляющихся гистохимическим методом). В дальнейшем скопления гликогена начинают уменьшаться в связи с выделением его в кровь.

Если прием корма не возобновится, через 1–2 суток, смотря по интенсивности мышечной деятельности, гликоген из печени исчезает. Такие изменения в меньшей степени ритмически появляются и в течение суток. У домашних животных днем в гепатоцитах более выражены явления, характерные для секреции (зернистость цитоплазмы), в ночное время – синтез гликогена.

Иногда в печеночных клетках удается обнаружить липиды (лецитин, холестерин, а также миелин как продукт распада мембранных структур). Эти включения, характерные для определенных физиологических состояний печени, не следует принимать за патологические явления жирового перерождения, когда количество жира значительно превышает возможности его использования. Имеются также белки, в частности фермент уриказа (медьсодержащий фермент) в виде микросом, участвующая в синтезе мочевой кислоты и потому отсутствующая у человека. Из пигментов следует отметить липофусцин и гемосидерин, а также другие продукты распада эритроцитов и образования желчи.

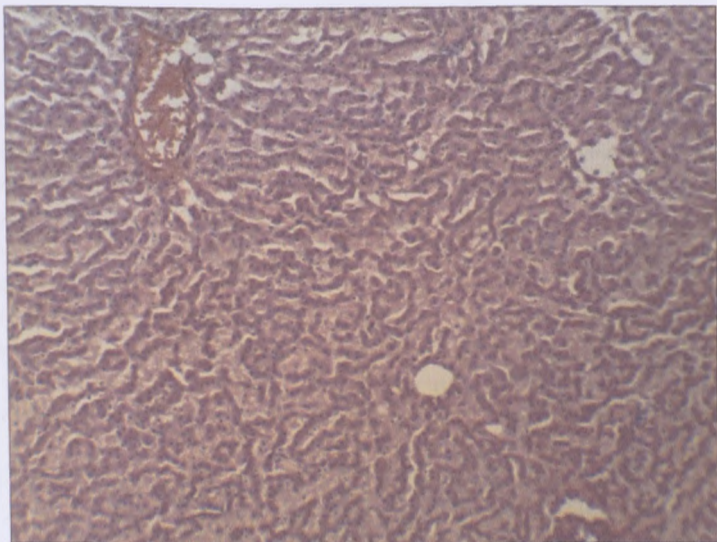


Рисунок 137 – Гистологическое строение печени куницы

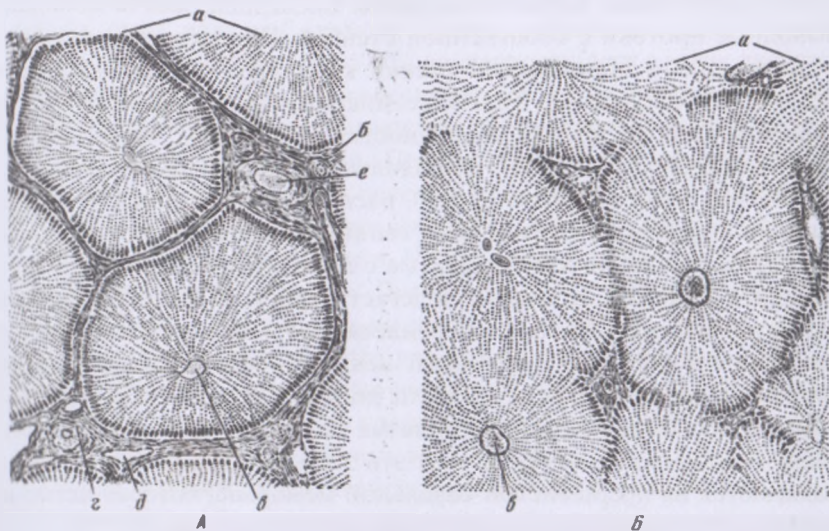


Рисунок 138 – Гистологическое строение печени свиньи (А) и лошади (Б): а – дольки; б – междольковая ткань; в – центральная вена; г – междольковая артерия; д – междольковая вена; е – желчные выводные протоки

Отложение всех запасных веществ осуществляется главным образом на периферии дольки. Поскольку гепатоциты вырабатывают также в большом количестве и белки крови, цитоплазматическая сеть с рибосомами в них развита очень хорошо. У голодных животных она в значительной степени исчезает. Встречаются, кроме того, мембраны без рибосом, регулирующие синтез гликогена. С секретацией желчи связано наличие аппарата Гольджи, который в процессе желчеобразования настолько увеличивается, что превращается в зернистость. Для выполнения присущих печени многообразных функций требуется большое количество энергии. Поэтому печень является одним из органов, богатых митохондриями, размножающимися в ее клетках. Обнаруживают здесь также и лизосомы, действующие на продукты пищеварения, не растворившиеся в кишечнике.

Кровеносные синусоидные капилляры, проникая между балками, оставляют на ребрах их клеток следы вдавлений, а между соприкасающимися поверхностями клеток остаются округлые щели, являющиеся желчными капиллярами, по ним течет желчь к периферии дольки. Лишь выйдя за пределы последней, желчь попадает в выводные протоки с собственной стенкой. Поверхность гепатоцита, участвующая в образовании стенки капилляра, неровная, образует редкие микроворсинки. Такие же микроворсинки имеются и на обращенных одна к другой поверхностях этих клеток, между которыми находится узкая щель — продолжение *вокругсинусоидного пространства* (пространство Диссе), расположенного между эндотелием капилляров и поверхностями гепатоцитов. Наличие пространств Диссе объясняет, почему принятые с пищей вещества быстро могут попадать в желчь. В дольке залегает строма из ретикулярных решетчатых волокон, которые переплетаются в нежные сети, прикрепляющиеся к стенке центральной вены и продолжающиеся между балками и капиллярами за пределы дольки к стенкам междольковых сосудов. *Pit-клетки* — их цитоплазма содержит много секреторных гранул различного цвета, так как это эндокринные клетки. Они располагаются на прерывистой базальной мембране, которая четко выражена в периферическом и центральном отделах долек.

Внутридольковые синусоидные капилляры — очень мелкие сосуды, их стенки построены из тонкой прозрачной пленки эндотелия, границ между клетками которого на обычных препаратах не видно. На внутренней его поверхности, особенно в местах ветвлений капилляров, встречаются *клетки Купфера* (звездчатые макрофаги),

связанные своими отростками с эндотелием и представляющие специфическую дифференцировку его клеток. В некоторых из них часть отростков в виде щупалец направлена в просвет капилляра. Таким образом, большая часть поверхности таких клеток омывается кровью, что облегчает выполнение присущих им фагоцитарных функций. Эти клетки также обладают микроворсинками, располагающимися в вокругсинусоидном пространстве. Вместе с микроворсинками гепатоцитов они представляют мощный аппарат для всасывания в печень различных веществ из крови. В перисинусоидном пространстве залегают также клетки *Ито* (перисинусоидальные адипоциты), которые депонируют жирорастворимые витамины А, Д, Е, К. Клетки Ито способны функционировать в двух различных состояниях — спокойном и активированном. Активированные клетки Ито играют главную роль в фиброгенезе — формировании рубцовой ткани при повреждениях печени. В неповрежденной печени эти клетки находятся в спокойном состоянии — имеют несколько выростов, охватывающих синусоидный капилляр. Другой отличительной чертой клеток Ито является присутствие в их цитоплазме запасов витамина А (ретиноида) в форме жировых капель, особенно много у жирафа, овец, ряда рыб (трески, палтуса, морского окуня). Спокойные клетки Ито составляют 5–8% численности всех клеток печени.

Ткань печени легко регенерирует. Ее физиологическая регенерация, компенсирующая постоянную гибель клеток, осуществляется путем амитоза и эндомитоза. При восстановлении печеночных балок и даже после травмы и некоторых инфекционных заболеваний регенерация происходит путем митотического деления клеток.

Кровообращение печени. Печень получает кровь от *воротной вены и печеночной артерии*. Первая приносит кровь от желудка и тонких кишок, содержащую питательные вещества, вторая — артериальную кровь, необходимую для дыхания ткани печени. Капилляры, произошедшие в результате ветвления этих сосудов, сливаются в одну общую сеть. Из печени кровь выносятся по *печеночной вене*.

Воротная вена, проникнув внутрь печени через ворота, отдает ветви к отдельным долям. При дальнейших ветвлениях она образует микроскопической величины сосуды, называемые *междольковыми венами*. Последние внедряются между дольками — *вокругдольковые вены* — и отдают в соседние дольки множество мелких сосудов в виде сети синусоидных капилляров, заполняющие пространство между печеночными балками и собирающиеся в *центральную вену*. Таким образом, кровь внутри дольки течет от периферии к центру.

Центральная вена направляется к основанию дольки и, выйдя за ее пределы, впадает в более крупные сосуды – *собирательные*, или *поддольковые вены*. Последние сливаются с другими такими же венами в более крупные стволы и формируют *печеночные вены*.

Печеночная артерия тоже вступает в ворота печени и внутри нее разветвляется так же, как воротная вена. Ее конечными стволиками служат междольковые артерии. Они посылают ветви внутрь долек и через них соединяются с синусоидными капиллярами.

Желчные протоки. Стенки междольковых желчных протоков, в которые собираются из печеночных долек желчные капилляры, построены из однослойного кубического эпителия. По мере увеличения их диаметра клетки эпителия становятся все выше и принимают призматическую форму. Соединительнотканый слой также утолщается. В крупных протоках появляется настоящий мышечный слой из кольцевидно расположенных гладких мышечных клеток. Таким образом, между долками артерия, вена и желчный капилляр следуют вместе, образуя *печеночную триаду*. Артерия и вена отличаются друг от друга по величине просвета и толщине стенки, а желчный капилляр – по однослойному кубическому эпителию с круглыми ядрами.

19.16. ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь построен из таких же трех оболочек, как и крупные желчные протоки. Его слизистая оболочка собрана в множество складок и покрыта однослойным призматическим эпителием, у жвачных – с бокаловидными железами. Кроме того, у жвачных здесь много сезонных слизистых трубчатых желез. У свиньи и хищных последние встречаются в небольшом количестве и в отношении места расположения содержатся подэпителиальные лимфоидные узелки. Мышечная оболочка, особенно ее кольцевой слой, выражена лучше, чем в желчных протоках. У однокопытных, у которых желчный пузырь отсутствует, для слизистой оболочки желчных протоков характерно наличие большого количества продольных складок.

Среди млекопитающих желчного пузыря нет у многих грызунов (мыши, крысы, хомяки), китообразных, слонов, непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), а также некоторых парнокопытных (косули, олени, верблюды).

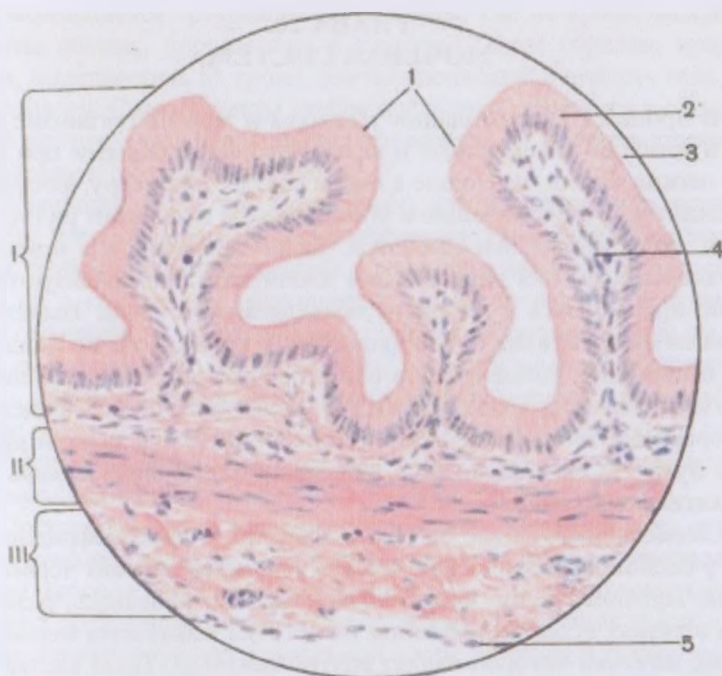


Рисунок 139 – Желчный пузырь. Гистологический препарат.

Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение: об. 40, ок. 7.

I – слизистая оболочка и подслизистая основа; II – мышечная оболочка;
 III – наружная оболочка; 1 – складки слизистой оболочки; 2 – эпителий
 слизистой оболочки; 3 – всасывающая кайма; 4 – собственная пла-
 стинка слизистой оболочки; 5 – мезотелий

ГЛАВА 20. МОЧЕВАЯ СИСТЕМА

В процессе диссимиляции углеводы и жиры в организме распадаются в итоге до углекислоты и воды, которые выводятся при дыхании через легкие. Белки, имеющие в своем составе азот, серу, фосфор и другие вещества, отсутствующие в углекислоте и воде, дают ряд продуктов обмена, содержащих эти элементы. Такие продукты для организма не нейтральны, а иногда даже бывают ядовитыми. Нейтрализуются они в печени, превращаясь в мочевины, выделяемую в кровь. Выделение же мочевины из организма путем фильтрации крови, а также поддержание в нем постоянной концентрации солей при помощи одновременного обратного всасывания воды и является функцией органов выделения. К этим органам относятся почки, в которых образуется моча, и мочевыводящие пути — почечная лоханка, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал.

Самые примитивные органы выделения — протонефридии; их находят у бесполостных плоских червей, у личинок высших червей и моллюсков. Протонефридии представляют систему канальцев, разветвляющихся в тканях всего тела. Каждая их веточка замыкается мерцательной клеткой, жгутики которой входят внутрь канальца. Такая клетка осуществляет функцию выделения путем всасывания, а ее жгутики создают ток жидкости по направлению наружу. С появлением вторичной полости тела, например у кольчатых червей, эти органы превращаются в метанефридии. Поскольку концы канальцев этого органа омываются в полости тела жидкостью, мерцательная клетка теряет свое значение, и ее место занимает открытый, расширенный в виде воронки конец канальца, окаймленный мерцательными ресничками.

Эмбриогенез органов выделения млекопитающих. Закладка органов выделения появляется в виде предпочки, соответствующей почке круглоротых рыб. Затем на смену ей приходит первичная почка, подобная почке большинства рыб и амфибий. Первичная почка потом также дегенерирует, и при участии ее развивается постоянная почка.

Предпочка, или пронефрос, развивается из сегментных ножек или нефротомов, соединяющих у зародыша вентральную мезодерму с сомитами. В области шеи на 4–5 таких ножках с каждой стороны образуются слепые выпячивания — канальцы предпочки. После отделения дорсальной мезодермы от вентральной, канальцы остаются в связи с последней, и их полость является продолжением вторичной полости тела. Основания их расширены в виде воронок, открывающихся в полость тела и покрытых мерцательным эпителием. По соседству с воронкой под эпите-

лием располагается артериальный клубочек, где из крови выделяются продукты обмена, попадающие в каналец. Таким образом, продукты обмена, выделившись из крови, сначала попадают в полость тела, а потом в каналец. Слепые концы трубок предпочки сливаются в общий выводной проток — выводной проток предпочки; он растет в каудальном направлении и открывается в клоаку.

Первичная почка, или мезонефрос, или вольфово тело, возникает на смену предпочке еще до ее исчезновения. Развивается она также из слепых трубок, но расположенных в грудной и поясничной частях тела. Число их в каудальном направлении все увеличивается и превышает число сегментов, с которыми они связаны. Мочевые каналы здесь также имеют воронки, но, кроме того, стенки канальцев образуют капсулы — двойные выпячивания, куда врастают артериальные клубочки. Проток предпочки, после того как в него откроются каналы первичной почки, становится протоком последней и называется мезонефральным (вольфовым) протоком.

Постоянная почка, или метанефрос, развивается из двух источников: ее мозговое вещество образуется из выпячивания мезонефрального протока, которое дает также мочеточник и почечную лоханку; корковое вещество постоянной почки образуется из нефрогенной ткани — густо расположенных трубочек каудальной части первичной почки, переплетающихся в сплошной клубок. Отдельные трубочки постоянной почки лишены воронок, поэтому продукты обмена попадают из крови в мочевые каналы только через почечную капсулу.

Мочевой пузырь развивается в результате слияния аллантоиса с центральным отделом клоаки. Его основание, или треугольник, представляет производное мочеточников. У зародыша мочевого пузыря открыт со стороны верхушки, где отходит первичный мочеточник, являющийся частью аллантоиса. После рождения он запустевает и преращается в связку.

20.1. ПОЧКИ

Основной почечной паренхимы служат мочевые каналы, ход которых и ветвление довольно сложны, но подчиняются определенной закономерности. Так, в глубоких частях почки они приблизительно прямые и следуют в радиальном направлении к почечной лоханке, в поверхностных частях извиваются. В соответствии с этим, а также вследствие неодинаковой насыщенности кровеносными сосудами ткань почки даже макроскопически разделяется на поверхностное, или корковое, и глубокое, или мозговое, вещество. Первое обильнее снабжено крове-

носными сосудами и потому более темного цвета. Для него характерны почечные (мальпигиевы) тельца. На границе между корковым и мозговым веществом, где проходят крупные артерии и вены, заметна особенно темная полоска.

Корковое вещество делится идущими в радиальном направлении кровеносными сосудами на мелкие дольки. В их центральные части проникают в виде лучей прямые канальцы мозгового вещества. Канальцы коркового вещества, в отличие от канальцев мозгового вещества, не ветвятся. Каждый такой каналец отделяется от более крупного канальца мозгового вещества, расположенного по оси луча. Противоположный его конец слепой и образует расширение, которое связывается с артериальным клубочком, образуя почечное тельце. Такой неразветвляющийся каналец – структурный и функциональный элемент почки – нефрон, так как большая его часть обладает свойствами всасывания и секреции, то есть участвует в образовании мочи. В нефроне различают: капсулу нефрона (капсулу Шумлянско-Боумана), проксимальный отдел, петлю Генле (в части нефронов, называемых юкстамедуллярными, петля заходит в мозговое вещество), дистальный отдел и связующий отдел.

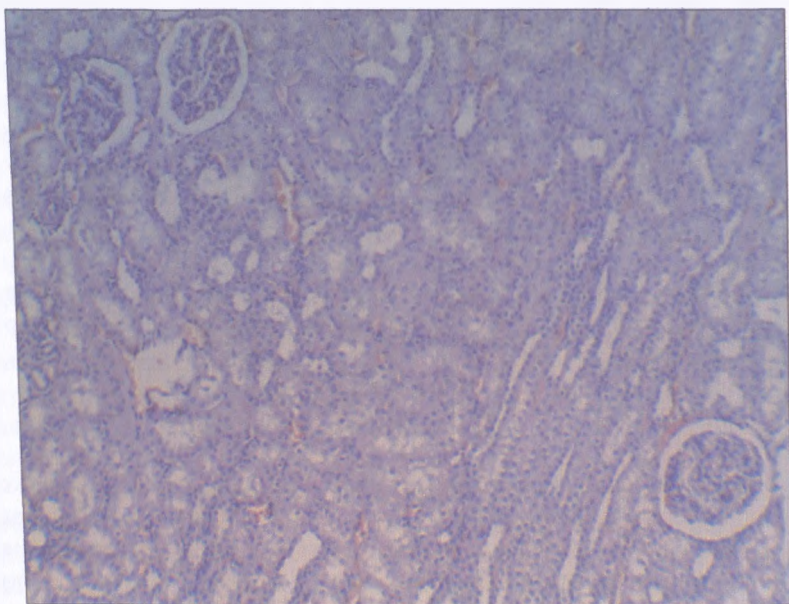


Рисунок 140 – Гистологическое строение почки

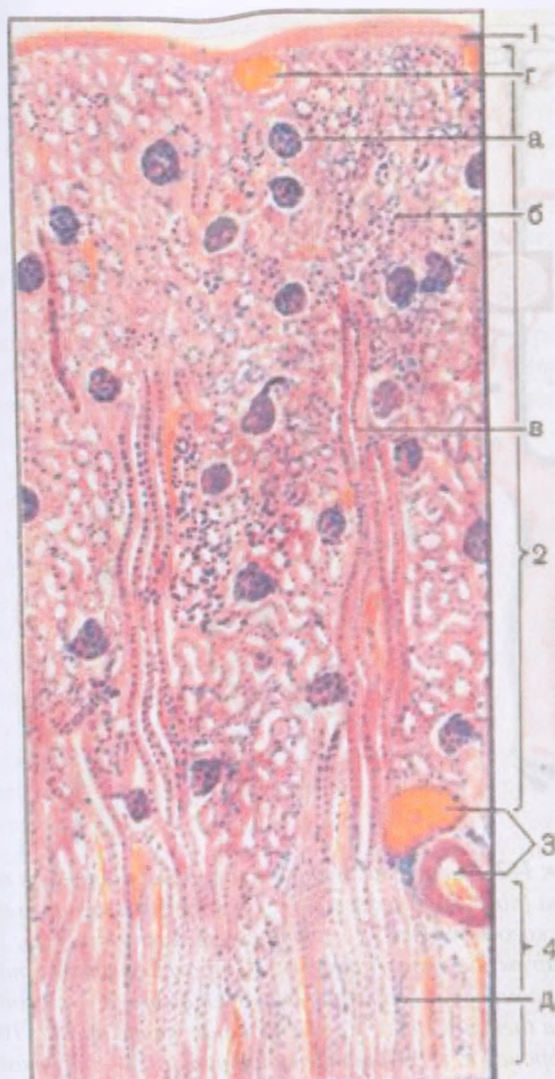


Рисунок 141 – Почка кошки.

- 1 – волокнистая капсула; 2 – корковое вещество: а – почечное тельце;
 б – проксимальные и дистальные отделы нефронов; в – мозговые лучи;
 г – звёздчатая вена; 3 – дуговые сосуды; 4 – мозговое вещество;
 д – прямые канальцы (нисходящие и восходящие части петли нефрона, собирательные трубочки)

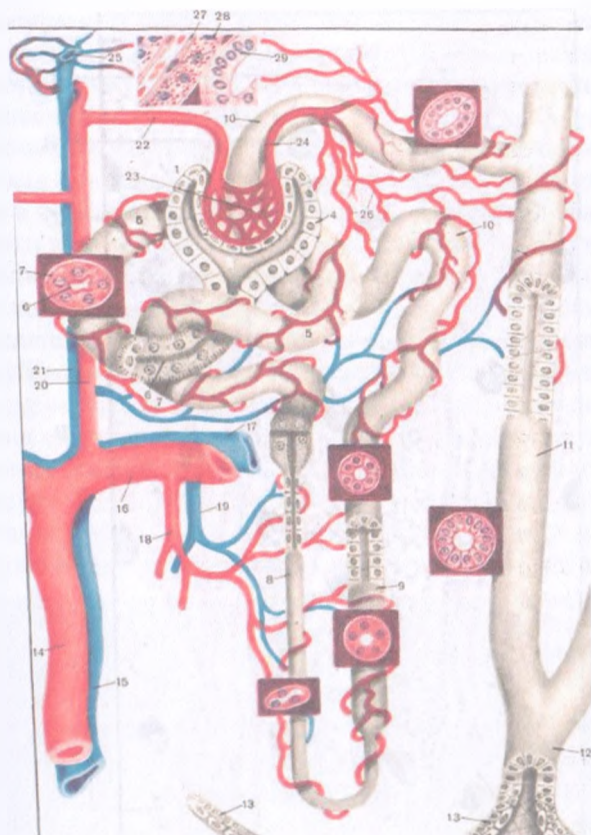


Рисунок 142 – Строение нефрона и кровообращение в почке.

Схема нефрона (по Е. Ф. Котовскому): 1 – капсула почечного тельца (капсула Шумлянского-Боумана); 2 – внутренняя часть капсулы; 3 – просвет капсулы; 4 – наружная часть капсулы; 5 – проксимальный отдел нефрона; 6 – щётчатая каёмка; 7 – базальная исчерченность; 8 – нисходящая часть петли нефрона (петли Генле); 9 – восходящая часть петли; 10 – дистальный отдел нефрона; 11 – собирательная трубка; 12 – сосочковый проток; 13 – переходный эпителий почечной чашечки; 14 – междольковая артерия почки; 15 – междольковая вена; 16 – дуговая артерия; 17 – дуговая вена; 18 – прямая артериола; 19 – прямая венула; 20 – междольковая артерия; 21 – междольковая вена; 22 – приносящий сосуд (артериола); 23 – кровеносные капилляры клубочка; 24 – выносящий сосуд (артериола); 25 – звёздчатая венула; 26 – кровеносные капилляры коркового вещества; 27 – эндотелиальные клетки приносящего сосуда (артериолы); 28 – параволомерулярные клетки; 29 – плотное пятно дистального отдела

Капсула нефрона – расширенный слепой конец мочевого канальца из однослойного плоского эпителия. Он вдавливаются сам в себя, поэтому стенка его двойная. Щель между наружным и внутренним листками стенки является продолжением полости канальца. Внутренний листок срастается с залегающим внутри капсулы артериальным клубочком (мальпигиевым клубочком), вместе с которым образует почечное тельце. Во время эмбрионального развития этот листок имеет вид сплошной эпителиальной пленочки. Однако потом, в связи с разрастанием клубочка, эпителий натягивается, его клетки расходятся, а связанные с десмосомами участки цитоплазмы превращаются в очень разветвленные отростки, мелкие веточки которых видны лишь под электронным микроскопом. Таким образом, внутренний листок капсулы нефрона представляет сетевидную структуру, внешне напоминающую мезенхиму. Клетки его называются подоцитами.

Через внутренний листок капсулы нефрона и стенку капилляров артериального клубочка выделяется в полость капсулы первичная моча – фильтрат кровяной плазмы, свободный от белков и содержащий глюкозу, с такой же концентрацией мочевины, как и в крови. Электронно-микроскопическое изучение этого барьера между кровеносным руслом и мочевыми канальцами дает представление о том, как происходит фильтрация. Стенка капилляра состоит только из эндотелия, в виде сита с мельчайшими отверстиями, и базальной мембраны, между волокнами которой происходит фильтрация, и потому в полость капсулы не могут проникать из крови молекулы белка. Подоциты покрывают эту оболочку, не прилегая к ней плотно, а образуя между ней и своими разветвленными отростками систему щелей, сообщающихся с полостью капсулы нефрона. Таким образом, продукты обмена попадают из крови в мочевые канальцы не осмотическим путем, а в результате фильтрации.

Короткая суженая часть канальца непосредственно за капсулой называется шейкой капсулы. Ее стенки образованы эпителием, представляющим переход от плоского к кубическому. Шейка продолжается в проксимальный отдел – довольно длинную, изгибающуюся, с узким просветом трубку. Ее стенки состоят из кубического однослойного эпителия. Для его клеток характерна мутная цитоплазма с бурым оттенком на свежих препаратах, щетковидная каемка на поверхности и палочковидная исчерченность в основании. Границы между клетками извилисты и становятся заметными только после обработки препарата азотно-кислым серебром. Чем ближе к капсуле нефрона, тем эти признаки выражены более ярко.

В проксимальном отделе первичная моча превращается во вторичную путем поглощения из нее сахара и одновременного всасывания

значительного количества воды (десятки литров в сутки, у крупных животных даже свыше сотни литров), а также хлоридов. В результате этого мочевины в почках концентрируется, а организм защищается от обезвоживания. Как показывают электронно-микроскопические исследования, щетковидная каемка представляет собой, подобно каемке эпителия кишечника, приспособление для всасывания – комплекс микроворсинок. В ней гистохимически можно обнаружить фермент – щелочную фосфатазу; при его недостатке задерживается всасывание, что ведет к выделению сахара с мочой.



Рисунок 143 – Мозговое вещество почки кошки.

1а – нисходящая часть петли нефрона; 1б – восходящая часть петли нефрона; 2 – собирательная трубка; 3 – кровеносный сосуд

Палочковидная исчерченность возникает от расположенных вертикально митохондрий, которые отделяются одна от другой мембранами, являющимися складками плазмалеммы. Между листками каждой складки остается щель, сообщающаяся с окружающей соединительной тканью. Здесь плазмалемма в комплексе с митохондриями продуцирует

ферменты, необходимые для освобождения энергии, потребляемой в процессе обратного всасывания. Все эти гистофизиологические особенности характерны не только для почки млекопитающих, но и для канальцев мезо- и пронефроса низших позвоночных.

Проксимальный отдел выполняет также и секреторную функцию. Так, можно наблюдать, как от щетковидной каемки отделяются пузырьки, накапливающиеся в полости канальца в виде пенистого секрета, в состав которого входят соединения йода. По мере удаления от капсулы нефрона щетковидная каемка и палочковидная исчерченность постепенно становятся менее выраженными. Эти структуры изменяются также при различных функциональных состояниях канальца.

За проксимальным отделом следует петля нефрона (открытая в 18 столетии А. М. Шумлянским и через 50 лет вторично описанная Генле). Это прямой каналец, направляющийся радиально из коркового вещества в мозговое — нисходящая часть — и возвращающийся оттуда, не извиваясь, в корковое вещество — восходящая часть. Поскольку диаметр этих частей различный, в петле, кроме того, отмечают тонкую и толстую части. Эпителий тонких частей, занимающий главным образом нисходящую часть петли, низкий и напоминают эндотелий; эпителий толстых частей почти такой, как в проксимальных отделах. Клетки его с мутной цитоплазмой, однако они несколько ниже, у них не так отчетливо выражена исчерченность и нет щетковидной каемки. По направлению к поверхности почки диаметр толстых частей увеличивается, а цитоплазма клеток делается более прозрачной.

За петлей нефрона (петля Генле) начинается извитой дистальный отдел. Выстилающий его эпителий отличается от эпителия проксимальных отделов отсутствием щетковидной каемки и более бледной окраской. Здесь происходит обратное всасывание воды и хлоридов, но отсутствует секреция. Каналец дистального отдела в одном месте прилегает к артерии, приносящей кровь к артериальному клубочку капсулы нефрона. Этот участок эпителия канальца отличается скоплением ядер, небольшим количеством митохондрий и мембранных структур и образует так называемое плотное пятно.

Конечной частью дистальных отделов служит менее извитый связующий отдел, переходящий в канальцы, относящиеся к системе выводных протоков и впадающие в собирательные трубки. Все эти отделы построены из кубического эпителия с выраженными клеточными границами.

Мозговое вещество. Граница между корковым и мозговым веществом неровная, так как канальцы мозгового вещества впячиваются вглубь коркового в виде мозговых лучей. Каждый луч складывается из

комплекса собирательных канальцев. В средней части луча они сливаются и дальше соединяются, чаще всего попарно, в более крупные. В глубоких частях мозгового вещества сливаются канальцы различных лучей. Самые крупные из таких собирательных канальцев – сосочковые. Они открываются на вершинах мальпигиевых пирамид и заметны на поверхности каждой из них как решетчатое поле. Канальцы мозгового вещества построены из однослойного кубического эпителия; он становится все выше по мере увеличения калибра канальца и переходит в призматический. В сосочковых канальцах эпителий многослойный. Вокруг канальцев залегает небольшое количество соединительной ткани, в основном ретикулярной; она сопровождает кровеносные сосуды, нервы и соединяет между собой канальцы. В этой ткани много малодифференцированных клеток и ретикулиновых волокон.

20.2. МОЧЕОТВОДЯЩИЕ ПУТИ

Почечная лоханка – расширенная часть мочеточника, находящаяся внутри почки. В стенке ее три оболочки: слизистая, мышечная и адвентиция.

Слизистая оболочка выстлана характерным для мочеотводящих путей переходным эпителием. У лошади и собаки в ней содержатся слизистые железы трубчато-альвеолярного типа.

Слизь в мочевых канальцах предохраняет эпителий от раздражающего действия мочи и, как защитный коллоид, способствует растворению труднорастворимых солей. Собственный слой состоит из рыхлой и ретикулярной тканей. Он обрывается у основания сосочков, и сосочек бывает покрыт только эпителием. Мышечная оболочка построена из отдельных пучков мышечных клеток, которые распределяются во внутренний продольный, средний кольцевой и очень слабо выраженный наружный продольный слой. Адвентиция представлена рыхлой и ретикулярной тканью, у жвачных и хищных с примесью мышечных волокон. Все эти оболочки очень богаты нервами. Местами встречаются и мелкие ганглии.

Мочеточники. В стенке мочеточников также три оболочки. Слизистая покрыта переходным эпителием; вследствие большого количества соединительной ткани она собрана в глубокие продольные складки, которые при растягивании стенок мочеточника расправляются. У лошади в начальных частях мочеточников, как и в почечной лоханке, есть слизистые трубчато-альвеолярные железы. Мышечной пластинки в слизистой оболочке нет, поэтому не выделяется и подслизистая основа. Мышечная оболочка состоит из трех слоев: двух тонких продольных и

одного толстого кольцевого между ними. Наружной оболочкой в некоторых местах служит адвентиция, большая же часть мочеточников покрыта серозной оболочкой. Мочеточники очень богаты кровеносными и лимфатическими сосудами. Они формируют две основные сети — в наружной и слизистой оболочках. Нервов в мочеточниках также много. Два нервных сплетения находятся в наружной и слизистой оболочках. От этих сплетений отходят чувствительные нервные волокна ко всем трем оболочкам, двигательные — к мышечной.

Мочевой пузырь. Слизистая оболочка покрыта переходным эпителием. Его поверхностные клетки часто бывают многоядерными, размножаются амитотически, на свободной поверхности образуют кутикулы, препятствующие проникновению мочи в стенку мочевого пузыря. Эти клетки отторгаются, а лежащие под ними набухают и также становятся непроницаемыми для мочи. Слизистая оболочка собрана в многочисленные складки, за исключением области треугольника. В этой части эпителия заметны впячивания в виде желез; однако признаков секреции не обнаружено. Собственная пластинка из волокнистой соединительной ткани пронизана многочисленными эластическими волокнами. У крупного рогатого скота есть мышечная пластинка слизистой, а под ней — подслизистый слой из соединительной ткани. Мышечная оболочка состоит из трех слоев гладких мышечных клеток: внутреннего и наружного продольных и среднего кольцевого, располагающихся неправильно и содержащих много спиральных и косых клеток. В шейке мочевого пузыря средний мышечный слой образует мощный внутренний сфинктер мочевого пузыря. На верхушке, в том месте, где у зародыша начинается первичный мочеточник, мышечной оболочки нет. Наружная оболочка той части мочевого пузыря, которая выступает в брюшную полость, особенно при его наполнении, серозная. Остальная часть, особенно шейка, покрыта адвентицией.

Сосуды и нервы мочевого пузыря. Кровеносные сосуды очень многочисленны. Одна основная сеть их лежит очень близко к эпителию в наружной оболочке, а другая — во внутренней оболочке. От этих сетей отходят ветви во все слои стенки органа. Расположение нервных элементов соответствует схеме строения трубчатого органа. Кроме двигательных нервных волокон для мышечной оболочки и сосудов, в мочевом пузыре встречаются и чувствительные, заканчивающиеся не только в слизистой и ее эпителии, но и в мышечной оболочке. Они, очевидно, играют роль проприорецепторов и посылают в центральную нервную систему сигналы о состоянии натяжения и тонуса стенки мочевого пузыря, то есть об его наполнении. Нервные окончания поливалентные, а чувствительные и двигательные нервные волокна проходят в общих ка-

белых пучках. В наружной оболочке обнаруживают пластинчатые тельца.

Мочеиспускательный канал самки – короткая трубка, открывающаяся в преддверие влагалища. Её слизистая оболочка покрыта многослойным плоским эпителием. Собственная пластинка из рыхлой соединительной ткани содержит густое венозное сплетение широких тонкостенных вен, способных к набуханию. Мышечная оболочка построена из отдельных гладких мышечных волокон, идущих в кольцевом и продольном направлениях. Наружная оболочка из волокнистой соединительной ткани включает пучки поперечнополосатых мышечных волокон, образующих наружный сфинктер мочевого пузыря. Иннервация мочеиспускательного канала самки очень богатая. Основное нервное сплетение со множеством ганглиев находится в наружной оболочке, откуда отходят волокна во все оболочки. Очень густое и тонкое сплетение находится под эпителием. В подэпителиальной соединительной ткани имеются своеобразные свободные нервные окончания.

Мочеиспускательный канал самца входит в состав полового члена, поэтому описывается вместе с органами размножения.

ГЛАВА 21. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦОВ

21.1. СЕМЕННИКИ

Семенники покрыты собственной влагиалищной оболочкой, то есть висцеральным листком брюшины. Она тесно срастается с плотной соединительнотканной белочной оболочкой семенника, содержащей много эластических волокон. От этой оболочки проникают внутрь органа радиальные перегородки, между которыми залегает паренхима семенника. Кроме того, белочная оболочка врастает плотным тяжем внутрь семенника и со стороны его вогнутой поверхности, там, где к семеннику прилегает его придаток, и образует средостение семенника, пронизанное множеством щелей, которые соединяются между собой, образуя сеть. При повышении внутреннего давления натягивается не только белочная оболочка и ее перегородки, но и средостение, в результате чего остаются открытыми щели сети семенника, через которые оттекает семенная жидкость в придаток. У жеребцов в белочной оболочке много мышечных клеток; они располагаются в три слоя и проникают в перегородки семенника.

Паренхима семенника состоит из извитых семенных канальцев донольно большого диаметра; они начинаются слепо или образуют дуги.

В промежутке между каждыми двумя перегородками все семенные канальцы представляют одну систему – сливаются в общий каналец и направляются в средостение. Здесь извитые канальцы переходят в прямые и продолжают в сеть семенника; от них начинаются выносящие канальцы. Они сливаются в канал придатка, переходящий в семяпровод. Выносящие канальцы в совокупности формируют головку придатка, а канал придатка – его тело.

Стенки семенных канальцев построены из половых и соматических клеток, перемешавшихся между собой в процессе развития половой закладки. В результате дальнейшей дифференцировки из первых образовался сперматогенный эпителий, из вторых – клетки Сертоли (трофические, сустентоциты, поддерживающие клетки). Цитоплазма последних содержит много включений и потому имеет пенистый характер. В нее погружены клетки сперматогенного эпителия, представляющие различные переходные формы – от первичных половых клеток до сперматозоидов. Сперматогенные клетки, погружаясь в цитоплазму фолликулярных клеток, тянут за собой их плазмалемму. Поэтому границы между этими клетками различимы лишь на субмикроскопическом уровне. Выступы цитоплазмы сустентоцитов в сторону просвета канальца

служат для питания созревающих сперматозоидов. В таких случаях образуются широкие основания, которыми клетки соединяются друг с другом. Ядра клеток Сертоли часто треугольной формы, довольно большие, светлые, с хорошо выраженными ядрышками и лежат в основании. В различных местах извитых канальцев sustentocytes выделяют-ся не с одинаковой четкостью, что зависит от стадии сперматогенеза.

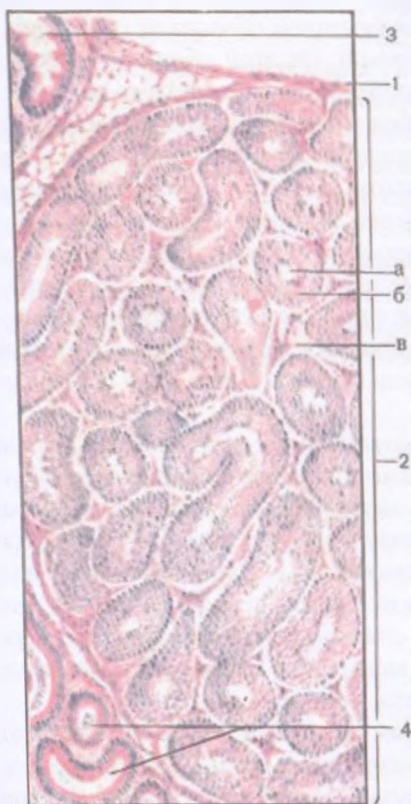


Рисунок 144 – Семенник с придатком.

1 – белковая оболочка; 2 – семенник: а – извитые семенные канальцы; б – сперматогенный эпителий; в – интерстиций; 3 – выносящий канал семенника; 4 – проток придатка семенника

Стенки извитых канальцев представляют структурные образования, в которых происходит развитие сперматозоидов – сперматогенез. В этом процессе различают четыре периода: размножения, роста, созревания и формирования. Самые молодые половые клетки, находящиеся в

стадии размножения, называются сперматогониями. Это наиболее мелкие клетки, концентрирующиеся на периферии канальца; в весенний сезон (сезон гона домашних животных) в них можно часто видеть фигуры митоза. Через некоторое время сперматогонии утрачивают способность размножаться и переходят в стадию роста; это сперматоциты 1 порядка. Они крупнее и занимают в стенке канальца более центральное положение. После этого наступает стадия созревания, или мейоз, которая сводится к двум последовательным делениям, ведущим к уменьшению количества хромосом вдвое. Клетки, образовавшиеся в результате первого деления, именуются сперматоцитами 2 порядка. Поскольку они, едва образовавшись, вновь делятся, не проходя стадии интерфазы, на препаратах их обнаруживают очень редко. В результате второго деления из сперматоцитов 2 порядка образуются сперматиды; число хромосом в них будет вдвое меньше по сравнению со всеми соматическими клетками организма. Сперматиды располагаются в несколько рядов на внутренней поверхности извитого канальца. Они меньше сперматоцитов и отличаются более светлой окраской ядра.

Сперматиды в процессе превращения в сперматозоиды притягивают к себе цитоплазму клеток Сертоли, в результате чего образуются ее выступы по направлению к просвету канальца, которые вместе с находящимися на них сперматозоидами образуют фигуру, напоминающую «колосок».

В разных местах канальца видны неодинаковые микроскопические картины сперматогенеза, так как этот процесс совершается не одновременно по всей длине канальца, а волнами и в некоторых местах может даже отсутствовать. Такие канальцы называют запустевающими; сперматогенный эпителий в них сползает, а цитоплазма sustentocитов оказывается обнаженной.

Микроскопическое исследование семенников разных видов домашних млекопитающих показывает, кроме того, что в одних и тех же участках канальцев новый цикл сперматогенеза начинается еще до того, как заканчивается образование предыдущего поколения сперматозоидов. Так, в некоторых местах видны первые стадии сперматогенеза — размножение сперматогониев, и одновременно на поверхности этих клеток располагаются в несколько рядов сперматиды, представляющие конечную стадию завершившегося в этом участке предыдущего цикла сперматогенеза.

Каждый каналец окружен соединительнотканным собственным слоем. Между канальцами залегает рыхлая соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды и нервы. В ней находятся группы округлых и многоугольных клеток с зернистой цитоплазмой и включениями,

называемых интерстициальными — клетки Лейдига. Этим клеткам свойственна способность выделять мужской половой гормон — тестостерон, обуславливающий развитие вторичных половых признаков и развитие добавочных половых желез. Стимулятором их деятельности является лютеинизирующий гормон гипофиза. В интерстициальных клетках у жеребца и кота содержатся желтоватый пигмент, жировые включения и кристаллы белка. Больше всего клеток Лейдига наблюдается у половозрелых самцов в период гона (брачный период).

Прямые канальцы и сеть семенника выстланы однослойным эпителием из клеток разной высоты — от высоких призматических до плоских. Нервы проникают в семенник вместе с кровеносными сосудами по семенному канатику. Основное нервное сплетение находится в соединительной ткани, а большая часть нервных волокон заканчивается в кровеносных сосудах. Вокруг извитых канальцев также есть сплетения; от них мелкие варикозные веточки следуют в промежутки между сперматогенными клетками.

21.1.1. Видовые особенности семенников

I. Семенники пожизненно лежат высоко в брюшной полости.

В этом случае семенники остаются лежать в своем исходном положении, высоко в брюшной полости, а именно под поясницей, позади почек, придаток отставлен внутрь. Это положение является первичным. Оно наблюдается у однопроходных, многих насекомоядных и якобы у даманов.

II. Семенники лежат в брюшной полости, но смещены назад.

Это положение отличается от первого тем, что семенники смещены назад, ближе к тазовой полости, и одеты дубликатурой брюшины. Мошонки нет. Такое положение свойственно некоторым насекомоядным (например, еж), неполнозубым (ленивец, муравьед) и носит у них, очевидно, первичный характер, а также свойственно хоботным и сиреновым (вторичный характер).

III. Семенники еще лежат в брюшной полости, но сильно опущены книзу — в паховую область. При таком положении обозначены паховые каналы. Подобная картина имеет место, очевидно, в результате вторичных изменений у выших, специализированных к особым условиям жизни, млекопитающих (китообразные, броненосцы).

IV. Семенники периодически (во время яра) временно опускаются из брюшной полости под кожу. У ряда примитивных млекопитающих наблюдаются резкие сезонные изменения положения семенников: во время яра они набухают от прилива крови, становятся больше и

тяжелее (возможно также, что при этом расслабляются связки), в силу чего они опускаются под кожу. По прекращении же полового сезона семенники приходят в нормальное состояние (связки несколько стягиваются) и подтягиваются в брюшную полость. К таким животным относят многих насекомоядных и рукокрылых. Некоторые авторы считают, что периодическое опускание семенников имеет место и у некоторых грызунов и даже у ряда высших млекопитающих, а именно у некоторых обезьян, а также у хорьков и даже оленей.

V. Крупные семенники находятся в подтазовых кожных мешках и могут легко уходить в брюшную полость. У ряда грызунов (морская свинка, крыса и др. и некоторые насекомоядные) очень крупные семенники лежат в особых парных кожных мешках снизу дна таза, которые можно рассматривать как упрощенные гомологи будущей мошонки. Эти кожные мешки спереди сообщаются прямыми короткими широкими ходами с брюшной полостью, продолжением которой они фактически и являются (паховые каналы и кольца не развиты).

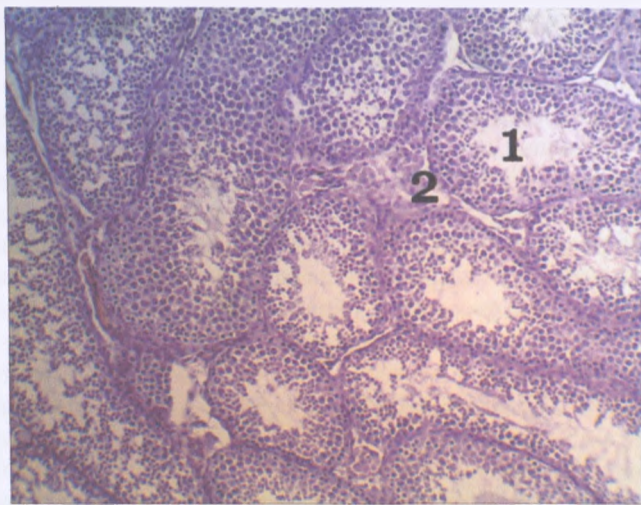


Рисунок 145 – Гистологическое строение семенника половозрелого самца.

1 – извитые семенные канальцы, 2 – клетки Лейдига

Семенники под действием сильного наружного поднимателя, играющего в данном случае роль констриктора, могут легко выжиматься из мошоночных мешков в смежные паховые ходы (крысы) или даже в брюшную полость (морские свинки).

Иногда семенники находятся в парных упрощенных мошонках, но могут уходить (втягиваться) в широкие паховые каналы. Упрощенная мошонка является парной, в виде небольших кожных выростов (отсутствует мышечно-эластическая оболочка) и лежит снизу таза. Сюда следует отнести трубкузуба и отдельных грызунов (кролик, заяц и др.), у которых это явление носит первичный характер. При этом семенники под действием сильного наружного поднимателя легко уходят в паховые ходы, не имеющие паховых колец (кролик), а отчасти также и дальше в брюшную полость (заяц).

VI. Семенники находятся постоянно в упрощенной парной мошонке. Семенники находятся постоянно в небольших парных мошоночных выростах. Последние представляют лишь выступы кожи и не являются еще типичной мошонкой. Сюда относятся ластоногие, якобы отдельные хищные (выдра, вивверы), тапиры, носороги, а также многие обезьяны, у которых упрощение мошонки можно рассматривать как вторичное явление, некоторые сумчатые (вомбат и др.), грызуны (бобер, нутрия и др.), ящеры, у которых это носит упрощенное строение (отсутствует мышечно-эластичная оболочка), а в других они приближены к обычному строению.

VII. Семенники находятся постоянно в типичной одиночной мошонке. В данном случае семенники пожизненно расположены в типичной непарной мошонке. К таким животным относится большинство высших плацентарных (многие сумчатые, копытные, хищные, некоторые полуобезьяны, широконосые и узконосые обезьяны, человек). При этом у ряда обезьян имеется сидячая мошонка (некоторые ее вторичные упрощения в связи с древесным образом жизни), и семенники якобы могут втягиваться внутрь, особенно у молодых.

21.2. ПРИДАТОК СЕМЕННИКА И СЕМЯВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Придаток семенника — орган, в котором накапливается семенная жидкость и происходят процессы секреции и всасывания, а на сперматозоидах образуется цитоплазматическая вакуоль, то есть осуществляются условия для окончательной подготовки спермы в семявыносящих путях. Головка придатка построена из узких выносящих канальцев. В их стенке различают эпителий и соединительный слой. Одни клетки эпителия — призматические мерцательные, содержат липоидные включения, другие — более низкие, лишены ресничек и выделяют в просвет канальца капельки секрета, отрывающиеся от их верхушек. Эти клетки, кроме того, способны захватывать твердые частички, а также обладают всасываю-

щей деятельностью. Движение ресничек служит для перемешивания сперматозоидов с секретом и облегчает дальнейшее продвижение семенной жидкости. Из-за неодинаковой высоты клеток контур просвета канальца на поперечном разрезе неровный, и там, где клетки низкие, образуются бухтовидные углубления. Собственный соединительнотканый слой пронизан отдельными гладкими мышечными клетками.

Вносящие канальцы сливаются в канал придатка, который сильно извивается, поэтому попадает на препаратах в срез несколько раз. Стенка канала у половозрелых самцов покрыта двухслойным эпителием. В основании его располагаются очень низкие базальные клетки, а между ними находятся высокие, способные к секреции. В зависимости от состояния секреции на их поверхности появляются бугорки, или реснички, а иногда и выросты наподобие булав (в зависимости от семейств и отрядов животных).

В их цитоплазме заметны зернышки, разные по величине и расположению в клетке. Эти картины представляют последовательные стадии образования и отделения секрета. Эпителий окружен соединительной тканью и кольцевым слоем гладких мышечных клеток, пронизанным эластической сетью.

Кровеносных сосудов в придатке меньше, чем в семеннике, а лимфатических – больше.

Семявыносящий проток. Слизистая этого протока покрыта сначала двухрядным, местами с ресничками, а потом однослойным призматическим эпителием без ресничек и собрана в глубокие продольные складки, иногда сложные. В клетках эпителия имеется много гранул гликогена. У крупных копытных под эпителием много адипоцитов.

Дистальная часть семявыносящего протока называется ампулой (у кота нет) и представляет добавочную железу полового аппарата самца, секрет которой служит питательной средой для сперматозоидов. В области ампул для слизистой оболочки характерно множество углублений и выпячиваний. Собственно железами в ампулах являются такие углубления или более крупные выпячивания эпителия. Они очень мелкие у хряка, несколько крупнее у кобеля, еще больше и бухтовиднее у быка и наиболее крупные и ветвящиеся у жеребца. В крупных полостях желез у быка и жеребца встречаются амилоидные тела (амилоид – своеобразное белковое вещество). Мышечная оболочка состоит из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев гладких мышечных клеток, отчетливо выраженных у барана и хряка, перемешанных у жеребца, быка и кобеля. Рефлекторное сокращение этих волокон вызывает перистальтику, в результате чего секрет выделяется в полость протока, где быстро смешивается со спермой. Серозная оболочка без особенностей.

В стенке семявыносящего протока заключено нервное сплетение из миелиновых и безмиелиновых волокон с большим количеством мелких ганглиев. Двигательные нервные окончания разветвляются на кровеносных сосудах и в мышечной оболочке, а чувствительные — и в слизистой и мышечной оболочках, а также и в сосудах.

21.3. ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМЦА

У лошадей, грызунов, кроликов, крупного рогатого скота и приматов имеются все добавочные железы полового аппарата.

Семенные пузырьки, или пузырьковидные железы, как и ампулы семявыносящего протока, генетически являются производными последнего и открываются в него выводными протоками. У жеребца и грызунов это слепые трубки. Слизистая оболочка их способна выделять секрет и покрыта призматическим эпителием, собранным вместе с собственной пластинкой в многочисленные складки. У жвачных и всеядных они представляют ветвящиеся трубчато-альвеолярные железы и окружены капсулой из плотной соединительной ткани, содержащей гладкие мышечные волокна и разделяющей железу на дольки. В полостях долек собирается секрет железы, перемещающийся в главный выводной проток. У грызунов секрет семенных пузырьков выделяется лишь с последней порцией спермы.

Семенные пузырьки отсутствуют у однопроходных, сумчатых, плотоядных, китообразных и некоторых насекомоядных, приматов, исключительно велики у макаков-резусов и малы у человека. Они отсутствуют у одомашненных кроликов, мелкие или зачаточные — у некоторых мышевидных, крупные — у броненосцев и средние — у ленивцев.

Предстательная железа. Тело предстательной железы заключено в капсулу из гладких мышечных клеток. Отходящие от капсулы перегородки проникают внутрь железы и разделяют ее на дольки. Каждая долька у жеребца и хряка имеет центральную полость с большим количеством выростов, в которые впадают широкие трубчатые концевые отделы. Центральная полость сообщается с главными выводными протоками, открывающимися в мочеиспускательный канал. Концевые отделы, центральные полости и их выросты покрыты однослойным призматическим эпителием неодинаковой высоты в разных местах. Главные выводные протоки выстланы переходным эпителием, таким же, как в начальной части мочеиспускательного канала. В разбросанной части (а у жвачных и хищных и в теле железы) центральных полостей нет, и в выводных протоках часто встречаются сгустки секрета. Они иногда пропитываются минеральными солями и превращаются в простатиче-

ские камни. Секрет предстательной железы, возможно, стимулирует движение сперматозоидов после длительного их пребывания в придатке, и нейтрализуют кислую реакцию влагалища. У кастрированных самцов эта железа атрофируется, а у старых – часто гипертрофируется. Она очень богата мелкими ганглиями и нервами (у некоторых видов – крупными двудерными мышечными клетками). Двигательные окончания последних достигают кровеносных сосудов и мышц капсулы железы. Еще больше здесь чувствительных окончаний в виде древовидных разветвлений и разных инкапсулированных образований между железистыми клетками, а также мелких ганглиев.

Только наличие предстательной железы и отсутствие других добавочных желез полового аппарата наблюдается у китообразных (китов, морских свиней), некоторых хищников, включая собак, ласок, хорьков и медведей.

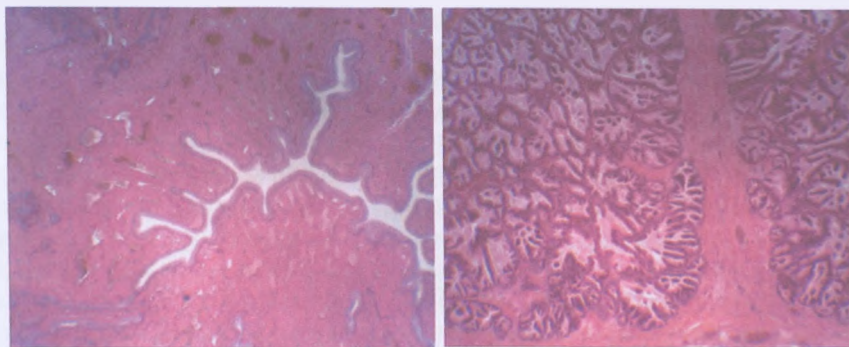


Рисунок 146 – Гистологическое строение предстательной железы собаки

Многие грызуны, насекомоядные и зайцеобразные имеют три отдельные доли простаты; у некоторых млекопитающих (некоторые приматы и плотоядные) предстательная железа представляет собой единую массу с долями и охватывает мочеиспускательный канал у основания мочевого пузыря.

Собаки могут вырабатывать за один час столько же простатической жидкости, сколько человек за один день. Они выделяют эту жидкость вместе с мочой, чтобы пометить свою территорию.

Луковичные (куперовы) железы у домашних животных представлены одной парой. Они очень велики у жеребца и хряка, слабо развиты у кота и отсутствуют у кобеля.

Морфологически это сложные трубчато-альвеолярные железы, причем концевые отделы их у домашних животных одних видов больше

приближаются к трубчатым, у других – к альвеолярным. Концевые отделы построены из однослойного призматического эпителия с довольно большими просветами, переходят в выводные протоки, сливающиеся в главный выводной проток (таких протоков может быть несколько). Между концевыми отделами соединительной ткани больше, чем в других железах. В иннервации луковичных желез и предстательной полное сходство. О значении секрета куперовых желез пока единого мнения нет. Большинство ученых считают, что секрет желез способствует освобождению мочепополового канала от остатков мочи и смазыванию слизистой оболочки уретры перед прохождением сперматозоидов. Секрет желез у хряка и большинства видов грызунов свертывается и образует слизистую пробку в шейке матки, препятствуя вытеканию из нее спермы после оплодотворения.

21.4. МОЧЕИСПУСКАТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ И ПОЛОВОЙ ЧЛЕН

Слизистая оболочка *мочеиспускательного канала* самца в тазовой части, вблизи мочевого пузыря, покрыта переходным эпителием, таким же, как в мочевом пузыре, а дальше эпителий становится многослойным призматическим. Под эпителием залегает соединительная ткань, в которой встречаются лимфатические узелки, а в глубоких слоях своеобразного строения венозная сеть, переходящая дальше в пещеристое тело мочеиспускательного канала. Вблизи мочевого пузыря в подэпителиальной соединительной ткани под венозной сетью находятся дольки разбросанной части предстательной железы. Таким образом, слизистая стенка тазовой части мочеиспускательного канала состоит из четырех слоев: эпителиального, собственного, сосудистого и железистого. Каудальнее предстательной железы в слизистой лишь два слоя: эпителиальный и пещеристое тело мочеиспускательного канала. Последнее представляет продолжение венозной сети и построено из плотной соединительной ткани с многочисленными различной формы и величины, напоминающими губку полостями, выстланными эндотелием. Снаружи оно образует белочную оболочку; от нее отходят отростки, или балки, формирующие внутреннюю ткань пещеристого тела. В наружных частях последнего полости большие и наполнены венозной кровью, которая собирается сюда из центральных частей и капилляров балок. Вблизи просвета мочеиспускательного канала имеются мелкие артериальные пространства, анастомозирующие с венозными полостями, вследствие чего пещеристое тело быстро наполняется кровью, и мочеиспускательный канал во время проведения спермы превращается в эластическую трубку.

Мышечная оболочка представлена мускулом мочеиспускательного канала из кольцевых волокон поперечнополосатой мышечной ткани. У жеребца этот слой неясно разделяется на два слоя с преимущественно продольным направлением волокон вблизи слизистой и кольцевым на периферии. Наружной оболочкой служит поверхностный слой соединительной ткани. Кавернозная часть мочеиспускательного канала входит в состав полового члена. Ее просвет покрыт многослойным плоским эпителием, окруженным пещеристым телом мочеиспускательного канала.

Половой член состоит из двух пещеристых тел полового члена. На их вентральной поверхности (у кота на дорсальной) образуется желобок для мочеиспускательного канала. Пещеристые тела полового члена, как и мочеиспускательного канала, покрыты богатой эластическими волокнами белочной оболочкой, образующей медианную фиброзную перегородку; у жеребца она имеет множество щелевидных отверстий, в результате чего первоначальная парность пещеристых тел теряется. От перегородки отходят внутрь отростки в виде балок и пластинок, формирующие пещеристую ткань, в которой есть и гладкие мышечные клетки.

У жеребцов, у которых половой акт относительно продолжителен и во время эрекции половой член значительно увеличивается, пещеристые тела сосудистого типа. На всем протяжении они построены из пещеристой ткани; пещеры при наполнении кровью значительно расширяются, превращаясь из щелей в округлые пространства. Для жвачных характерен фиброзно-эластический тип пещеристых тел полового члена. Из настоящей пещеристой ткани построена только проксимальная часть тела, а в дистальном направлении она переходит в фиброзно-эластическую со значительной примесью адипоцитов. Удлинение полового члена происходит вследствие выпрямления его S-образной извилины при сокращении мышц. Адипоциты из-за их тургора играют механическую роль. У жеребцов и хищных — сосудистый или васкулярный тип строения пещеристых тел. У хряка и кобеля пещеристые тела промежуточного типа.

Полости пещеристой ткани полового члена являются прямым продолжением просветов кровеносных сосудов и заполнены венозной кровью. Артерии в пещеристой ткани образуют множество разветвлений, которые переходят в артериовенозные анастомозы, называемые улитковыми артериями. Они извиваются напоподобие штопора, имеют утолщенную интиму, формирующуюся из вытянутых вдоль эпителиоидно-мышечных клеток подушечный клапан. Прямое сообщение артерий и венозных пространств пещеристой ткани обеспечивает очень быстрое наполнение кровью полового члена во время эрекции. Это происходит в результате расслабления подушечных клапанов и открытия просветов улитковых артерий, которые в этот момент выпрямляются. Одновремен-

но затрудняется отток венозной крови из-за растяжения белочной оболочки, в результате чего вены, расположенные в ее поверхностных слоях, сдавливаются.

С прекращением возбуждения клапаны улитковых артерий закрываются, и приток крови по ним к пещерам приостанавливается. Наполняющая их кровь оттекает вследствие эластичности пещеристой ткани и сокращения ее гладких миоцитов. У жеребца и кобеля их очень много, у быка и хряка значительно меньше, а эластических волокон, наоборот, больше. В спокойном состоянии пещеристые тела получают венозную кровь в основном из капилляров. Отсюда кровь собирается в вены.

Основу головки полового члена составляет также пещеристое тело, сосудистая система которого у жеребца и хищных анастомозирует с пещеристым телом мочеиспускательного канала. У хряка и жвачных имеется только субэпителиальный кавернозный слой, и потому во время эрекции в противоположность жеребцу и кобелю увеличения головки полового члена не происходит.

Покрывающая головку крайняя плоть, или препуций, представляет кольцевидную складку кожи; наружный листок ее по гистологическому строению не отличается от кожи других участков тела. Внутренний, или париетальный, листок препуция покрыт многослойным плоским эпителием и посредством рыхлой соединительной ткани связан с наружным листком. Он не покрыт волосами, в слизистой содержит тельца Фатера-Пачини и половые тельца Догеля, а в месте перехода к обычной коже содержит сальные и разветвленные трубчато-альвеолярные железы, выделяющие смегму – смесь секретов этих желез и продуктов распада клеток покрывающего париетальный листок эпидермиса. Висцеральный листок препуция представляет дальнейшее продолжение этого эпидермиса и покрывает головку, где он неподвижно срастается с ее фиброзной тканью, лишен волос и желез, но содержит множество нервных окончания и инкапсулированных телец.

Внутренняя поверхность крайней плоти увлажнена препуциальными железами, а внешняя поверхность иногда покрыта шипами или твердыми чешуйками, как у представителей кошачьих.

Иннервация полового члена. Все пещеристые тела очень богаты сосудодвигательными и чувствительными нервами. Свообразными нервными окончаниями в наружных половых органах являются инкапсулированные генитальные тельца Догеля округлой или овальной формы. Внутри них находятся клубочки соединяющихся друг с другом нервных волокон. Тельца Фатера-Пачини и Мейснера концентрируются главным образом в коже, покрывающей головку полового члена.

ГЛАВА 22. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМОК

22.1. ЯИЧНИКИ

Половозрелый яичник периодически продуцирует готовые к оплодотворению яйцеклетки, а также половые гормоны. У взрослых самок домашних животных яичник парный, чаще овальной формы.

Яичники покрыты однослойным кубическим зачатковым эпителием, представляющим продолжение эпителия брюшины. Под эпителием лежит белочная оболочка из плотной соединительной ткани.

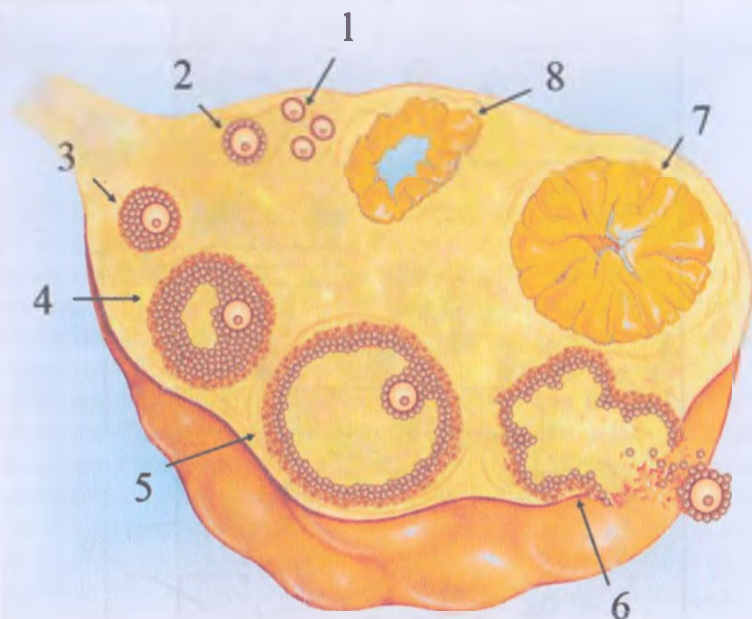


Рисунок 147 – Схема гистологии яичника енотовидной собаки.

1 – примордиальные фолликулы, 2 – первичные фолликулы, 3 – растущий фолликул, 4 – вторичный фолликул, 5 – Граафов пузырь, 6 – лопнувший фолликул, 7 – желтое тело, 8 – атретическое тело

В яичнике различают корковое и мозговое вещество. Остов того и другого сформирован из соединительной ткани, в мозговом веществе рыхлой, отчасти ретикулярной, в корковом – представленной тонкими пучками коллагеновых волокон и веретеновидными фиброцитами. Эластическими волокнами эта ткань крайне бедна. Для коркового вещества характерно большое количество фолликулов, для мозгового – крупных

кровеносных сосудов. У лошади корковому веществу соответствует только часть яичника с углублением – овуляционной ямкой. Остальная часть яичника соответствует мозговому веществу. В соединительной ткани яичника как в корковом, так и в мозговом веществе есть интерстициальные клетки, которых больше всего у кошки. Они мезенхимного происхождения, участвуют как в трофической, так и в эндокринной функциях, выделяя женские половые гормоны.

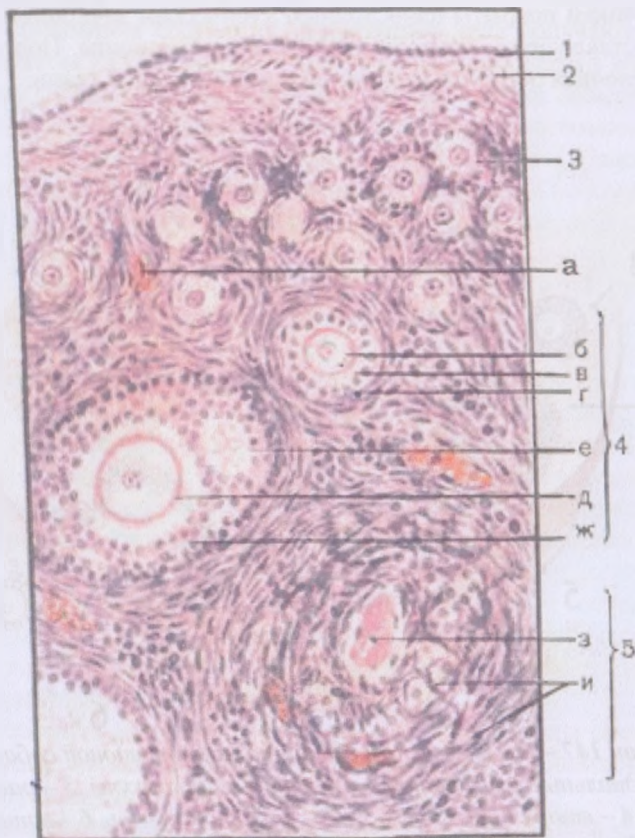


Рисунок 148 – Корковое вещество яичника.

1 – серозная оболочка; 2 – белочная оболочка; 3 – первичные фолликулы;
 а – кровеносный сосуд; 4 – растущие фолликулы: б – яйцеклетка;
 в – блестящая зона; г – фолликулярные клетки; д – лучистый венец;
 е – образование полости; ж – соединительнотканная покрывка фолликула; 5 – атретическое тело: з – блестящая зона; и – фолликулярные и соединительнотканые клетки

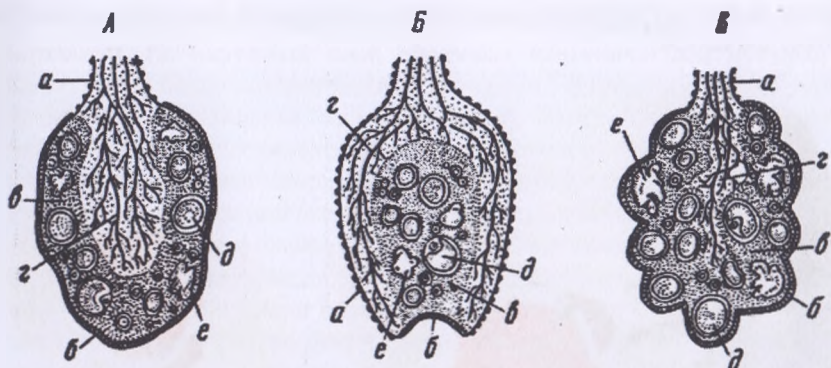


Рисунок 149 – Схема взаимоотношения между корковым и мозговым веществом яичника у коровы (А), лошади (Б) и свиньи (В):

а – брюшина; б – зачатковый эпителий; в – корковое вещество; г – мозговое вещество; д – фолликул; е – жёлтое тело

В самом наружном слое коркового вещества располагаются наиболее молодые половые клетки. Однако это не овогонии, размножение которых прекращается еще в зародышевый период развития самки (за исключением некоторых случаев у собаки, кролика и морской свинки), а овоциты I порядка, находящиеся в стадии длительного роста или покоя и представляющие как бы запас яйцеклеток на всю жизнь самки. Они сначала окружены только одним слоем плоских клеток и вместе с ними называются первичными фолликулами. Сначала некоторый рост фолликула может происходить до наступления половой зрелости, однако в дальнейшем он осуществляется лишь под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза. Количество таких фолликулов обычно связано с числом будущих эмбрионов. Вместе с фолликулом растут и овоциты за счет включений различных веществ, необходимых для дальнейшего развития.

По мере развития фолликулы постепенно перемещаются в глубину коркового вещества, и фолликулярный эпителий из плоского становится кубическим, а потом – призматическим. Затем на овоцитах образуется как продукт их метаболизма блестящая оболочка, и эпителий становится многослойным. Это уже будут растущие фолликулы; в них различают самый внутренний слой фолликулярного эпителия – лучистый венец, для которого характерно правильное радиальное расположение клеток. Для созревающей яйцеклетки клетки этого слоя играют трофическую роль. Их длинные отростки проникают через тончайшие отверстия в блестящей оболочке между микроворсинками цитоплазмы, не прободая плазмалеммы яйцеклетки. Между клетками лучистого венца находятся

полисахариды и гиалуроновая кислота. Остальной эпителий называется зернистым слоем.



*Рисунок 150 – Разрез яичника стельной коровы.
Желтое тело беременности*



*Рисунок 151 – Атретическое тело яичника.
1 – волокнистая соединительная ткань; 2 – фолликулярные клетки;
3 – блестящая оболочка*

Соединительнотканная тека фолликула формируется на его поверхности. Ее наружный слой образован пластинчатыми пучками и клетками и беден кровеносными сосудами. Внутренний слой богат клетками и капиллярами; он отделяется от эпителия тонкой базальной мембраной. Сеть соединительнотканных волокон, окружающая фолликул на границе с эпителием, принимает субмикроскопические размеры, связывается с базальной мембраной и проникает в зернистый слой.

С развитием фолликула вследствие выделения жидкости между клетками появляются щели. Постепенно увеличиваясь, они сливаются в одну полость, а фолликул наполняется жидкостью и превращается в пузырьчатый фолликул (граафов пузырь), который продолжает расти и становится видимым с поверхности невооруженным глазом. Внутри него выступает утолщение фолликулярного эпителия – яйценосный бугорок с яйцеклеткой.

В фолликулярной жидкости можно обнаружить биологическими реакциями женский половой гормон – эстроген, который синтезируется как интерстициальными клетками, так и клетками зернистого слоя под влиянием лютеинизирующего гормона гипофиза. Этот гормон появляется в период полового созревания. Он вызывает развитие вторичных половых признаков и вместе с этим молочной железы, стимулируя рост ее выводных протоков. У взрослых животных он вызывает течку, в то время как для роста и размножения клеток фолликула требуется фолликулостимулирующий гормон.

В результате дальнейшего накопления жидкости и повышения внутреннего давления стенка фолликула разрывается. У домашних животных это совпадает с сезоном года, то есть со временем течки, когда яичник и все половые органы самки особенно сильно снабжаются кровью, что усиливает образование фолликулярной жидкости. Непосредственная причина разрыва фолликула – нервный импульс, вызывающий расширение сосудов оболочки граафова пузыря. Если овуляция осуществляется во время полового акта, этот импульс связан с половым возбуждением. Во время спонтанной овуляции, когда случка не происходит, наблюдается влияние на нервную систему эндокринных факторов, вследствие чего и возникает вызывающий разрыв граафова пузыря нервный импульс.

После разрыва фолликула жидкость из него выливается, и вместе с ней выносятся яйцеклетка, окруженная лучистым венцом. Яйцеклетка попадает на воронку яйцевода и поступает в последнюю, где и встречается со сперматозоидом. Процесс выведения яйцеклетки из граафова пузыря называется овуляцией. Он обуславливается рядом факторов, главным образом – внутренней секрецией гипофиза, регулируемого нервной

системой. У однородящих животных, как правило, овулирует одна яйцеклетка, а у многоплодных – несколько. Созревание яйцеклетки происходит в связи с овуляцией и заключается в выделении двух редукционных телец. В результате выделения первого тельца, которое происходит до овуляции, овоцит I порядка превращается в овоцит II порядка, в результате выделения второго тельца – в зрелую яйцеклетку. Таким образом, этот процесс мейоза происходит так же, как и при созревании мужских половых клеток, и превращения хромосом будут такими же.

После овуляции фолликул превращается в желтое тело. Сначала его полость заполняется сгустком крови из разорвавшихся сосудов оболочки фолликула. Затем начинают размножаться клетки зернистого слоя и внутреннего слоя теки фолликула, которые постепенно замещают кровяной сгусток. В клетках откладывается желтый пигмент лютеин. Они располагаются рядами, принимают многоугольную форму. Сюда же врастает соединительная ткань со стороны оболочки вместе с кровеносными сосудами и образует радиальные перегородки, разделяющие желтое тело на дольки. Сосуды проникают внутрь долек и, разветвляясь, опутывают клетки. Желтое тело под влиянием пролактина выделяет гормон прогестерон, подготовляющий слизистую оболочку матки к восприятию оплодотворенной яйцеклетки и вызывающий изменения слизистой во время беременности, а также стимулирующий рост концевых отделов молочной железы. У овцы, козы и свиньи в связи с отсутствием лютеина это тело не желтое, а серо-белое. Образование желтого тела стимулируется лютеинизирующим гормоном гипофиза. Этот же гормон при взаимодействии с фолликулостимулирующим гормоном вызывает овуляцию. Просуществовав известное время, желтое тело рассасывается. Клетки его съеживаются, распадаются, а соединительная ткань разрастается. В конце концов, от него остается лишь беловатый соединительнотканый рубец.

У жвачных мелкие фолликулы рассеяны равномерно, у хищных концентрируются в хорошо заметные группы. У лошади яйцевые клетки видны не отчетливо, у овцы и кошки различимы очень хорошо. В фолликуле, как правило, находится одна яйцеклетка, но у некоторых видов хищных, свиньи и овцы иногда бывает от двух до шести яйцеклеток.

Поскольку размножение яйцеклеток происходит лишь в эмбриональный период, к рождению самка имеет запас их на всю жизнь. У половозрелой коровы в обоих яичниках около 120 тыс. яйцеклеток, из которых каждый 21 день созревает и овулирует одна или редко – две. Однако число их резко уменьшается, и через 6–8 лет остается около 2000 яйцеклеток. Следовательно, значительная часть их не доживает до созревания и гибнет на разных стадиях развития. Этот процесс называется

атрезией фолликулов, а фолликулы в состоянии обратного развития именуются атретическими. При атрезии фолликулярный эпителий разрушается, а яйцевая клетка перерождается. Сюда также врастают и интерстициальные клетки. По истечении довольно длительного времени от нее остается лишь собранная блестящая оболочка, которая впоследствии тоже исчезает. Значение такого большого количества недозревших фолликулов заключается в том, что на их долю приходится выделение полового гормона, которым одни созревающие фолликулы обеспечить организм не могут.

Нервы проникают внутрь яичника вместе с кровеносными сосудами. Часть нервов заканчивается в стенках сосудов, а более значительная часть внедряется в корковое вещество, формируя сплетения вокруг фолликулов. Некоторые волокна направляются внутрь фолликулов. Иногда удается проследить их ход до самой яйцеклетки. Нервные сплетения опутывают также желтые тела, атретические фолликулы и интерстициальные клетки, что свидетельствует о нервной регуляции деятельности этих структурных образований. У половозрелых животных в яичнике нервных элементов значительно больше, чем у новорожденных и неполовозрелых.

22.2. ЯИЧНИК ПТИЦ

Яичная продуктивность птиц зависит от морфогенетических процессов яичника. Известно, что правый яичник, как правило, не созревает после вылупления птенца и остается только в зачаточном состоянии. Тем не менее появление функционального (способного к овуляции) правого яичника встречается у нескольких видов хищных птиц — ушастая сова, канюк, ястреб-перепелятник и тетеревятник.

Морфологические перестройки в яичнике часто зависят от двух факторов — сезона года и возраста птицы. Рост и созревание фолликулов яичника у домашних голубей и цесарок не зависит от сезона года, однако для некоторых птиц сезонность морфологических перестроек железы характерна. Так, у ворон масса яичника с декабря по июнь увеличивается в 373 раза, а наибольший диаметр фолликула увеличивается в 8 раз.

Количество снесенных яиц в гнезде разных видов *домашних птиц* зависит от морфогенетических процессов их яичника. У них правый яичник, как правило, не созревает после вылупления птенца и остается только в зачаточном состоянии.

Левый яичник у половозрелых птиц гроздевидной формы, состоит из долей разной величины. В нем, как и у млекопитающих, имеется корковое и мозговое вещество. В корковом находятся фолликулы на разных

стадиях развития, в которые заключены овоциты в состоянии роста. Самые молодые из них величиной около 40 мкм, с пузырьковидными ядрами. Перед овуляцией они достигают размеров желтка. Стенка фолликула состоит из соединительнотканного и зернистого слоя – представляет одно- или двухслойный кубический эпителий. При овуляции разрыв фолликулярной стенки происходит по так называемой стигме – месту, лишенному крупных сосудов. Желтое тело после овуляции не образуется, благодаря чему происходит ежедневная кладка яиц в период яйценоскости. В то же время прогестерон продуцируется и вызывает секрецию желез яйцевода.

У птиц бывают и атретические фолликулы, особенно при скудных условиях кормления. Как рудиментарный орган у птиц редко встречается и правый яичник, который состоит лишь из мозгового вещества, то есть без фолликулов и яйцеклеток.

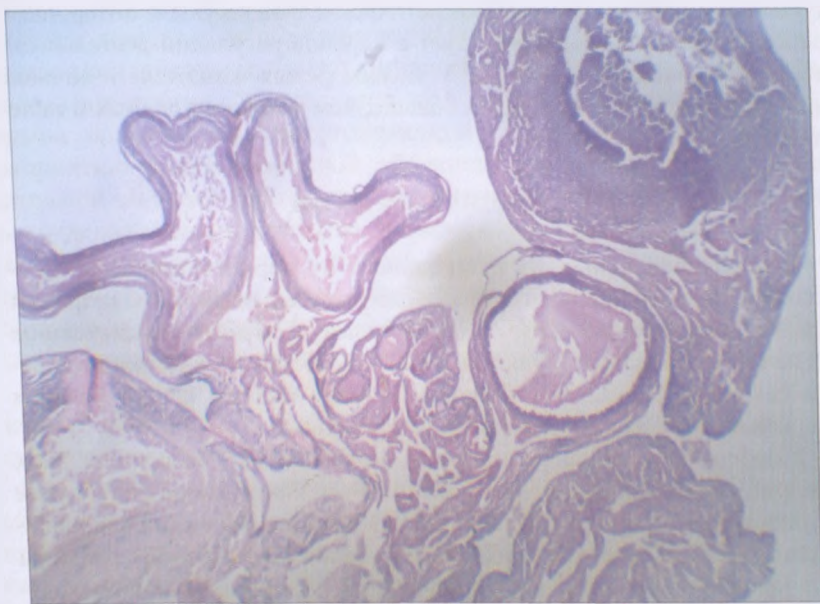


Рисунок 152 – Гистологическое строение яичника птиц

22.3. ЯЙЦЕВОД

Яйцевод не только проводит яйцеклетку в матку, но выполняет и ряд других функций. Труба принимает овулировавшую яйцеклетку, является органом, в котором происходит оплодотворение, при помощи выделяемого секрета создает для этого условия, направляет движение

сперматозоидов навстречу яйцеклетке и, наконец, транспортирует оплодотворенную яйцеклетку к матке. Строение яйцевода приспособлено к выполнению этих функций.

Слизистая оболочка покрыта мерцательным эпителием, реснички которого движутся по направлению к матке. Желез в эпителии нет, секретирует вся его поверхность, так как между мерцательными клетками располагаются слизистые клетки; количество и расположение последних изменяется в различные стадии полового цикла. Так, во время межтечки большинство клеток является мерцательными, а секретирующих очень мало. Во время течки отмечают обратные отношения. Реснички мерцательных клеток движутся в направлении к матке, вызывая этим движение зиготы. Во время межтечки такое движение играет защитную роль от попадания посторонних веществ и микроорганизмов через половые органы самки из внешней среды в брюшную полость. Как мерцательные, так и слизистые клетки обладают микроворсинками.

Под эпителием находится собственная пластинка слизистой оболочки из ретикулярной ткани, в которой находят и отдельные мышечные клетки. Поскольку оформленного мышечного слоя нет, то нет и подслизистой основы. Из-за мощной собственной пластинки слизистая оболочка собрана в многочисленные продольные складки, часто даже сложные, которые распрямляются при передвижении по яйцеводу оплодотворенной яйцеклетки. Образующиеся на них вторичные и третичные складки правильного направления не имеют. Больше всего их в слизистой жвачных и часто — у лошадей. По направлению к матке их высота и число уменьшаются, но особенно сильно они развиты в области перешейка фаллопиевой трубы, где образуют своеобразный клапанный аппарат, участвующий в механизме передвижения оплодотворенной яйцеклетки из яйцевода в матку и в нагнетании спермы в яйцевод.

Мышечная оболочка в виде кольцевого слоя гладких мышечных клеток в области ампул и вблизи матки очень тонкая и подкрепляется малочисленными косыми мышечными клетками.

Серозная оболочка представляет продолжение брыжейки фаллопиевой трубы и построена, как и в других органах брюшной полости.

22.4. ЯЙЦЕВОД ПТИЦ

У самок птиц развит только левый яйцевод. Он начинается хорошо выраженной воронкой, где происходит оплодотворение. Дальше яйцевод суживается, образуя шейку воронки, а потом снова расширя-

ется в виде длинного и толстостенного белкового отдела. Далее следует перешеек, резко расширяющийся в матку. Конечная часть – влагалище – открывается в клоаку.

Слизистая оболочка образует продольные складки. Она покрыта одно- или двухслойным призматическим мерцательным эпителием, в котором разбросаны отдельные бокаловидные железы. В матке мерцательные клетки разделяются на апикальные и базальные. Все они обладают ресничками и достигают свободной поверхности. Они также имеют и микроворсинки, что говорит об их способности к всасыванию. Под эпителием находится собственный слой. Мышечного слоя слизистой нет. Железы слизистой трубчатые и размещаются в собственном слое. В области воронки они продуцируют белок халаз. В белковом отделе клетки желез очень богаты РНК, так как здесь производится основная масса белка яйца. Железы матки представляют извитые трубки, для клеток которых характерно наличие вакуолей, гранул и микроворсинок. Они продуцируют минеральную часть скорлупы, в то время как органическая ее основа выделяется эпителием слизистой матки. Мышечная оболочка построена из решеткообразно расположенных гладких миоцитов, иногда разделяющихся на два слоя, из них внутренний слой заходит в складки слизистой. Серозная оболочка построена, как обычно. В стенке яйцевода хищных птиц находятся скопления лимфоцитов и многочисленные плазматические клетки.

Яичная скорлупа состоит на 95–97% из карбоната кальция, поэтому изначально она белого цвета. Красноватый и коричневый цвет она приобретает во время продвижения яйца по яйцеводу птицы, клетками желез которого также выделяют пигмент протопорфирин. Насыщенность окраски и рисунок яйца зависят не только от вида птицы, но и от скорости продвижения по яйцеводу: чем медленнее движется яйцо, тем больше пигмента оно получит и тем будет темнее. Протопорфирин покрывает скорлупу только снаружи, изнутри скорлупа остается белой.

Зеленая и голубая окраска получается иначе: за нее отвечает зеленый желчный пигмент биливердин (промежуточный продукт распада гемоглобина) и его производный ооцианин. Оба пигмента закладываются еще на этапе формирования скорлупы и проникают в ее структуру, так что краска как бы пропитывает всю скорлупу. Поэтому у певчих птиц – зяблик, дрозд и скворец и даже у некоторых пород кур скорлупа яйца голубая как снаружи, так и изнутри; у страуса Эму скорлупа яйца – темно-зеленого цвета.

22.5. МАТКА

Все оболочки матки, и в первую очередь слизистая, приспособлены к изменениям, подготовляющим этот орган к восприятию оплодотворенной яйцеклетки и осуществлению связи между организмом матери и зародышем, что достигается богатой васкуляризацией и большой пластичностью всех оболочек матки.

Тело матки у некоторых млекопитающих (например, кролики, слоны и некоторые грызуны, летучие мыши, насекомоядные) содержит два отдельных канала (двудольную матку). У других млекопитающих (копытных, многие китообразные, большинство плотоядных и летучих мышей) тело матки имеет одно тело, от которого идут два рога. У обезьян и человека рогов нет, а маточные трубы опорожняются прямо в тело матки.

Слизистая оболочка матки – эндометрий – покрыта призматическим эпителием, клетки его частично и непостоянно, главным образом вблизи маточной трубы, являются мерцательными, а их реснички движутся в сторону влагалища. Остальные клетки выделяют слизисто-серозный секрет и располагаются на поверхности слизистой в виде тонкого слоя. Ядра клеток круглые, с центральным расположением. От соединительной ткани эпителий отделяется базальной мембраной. В зависимости от фазы полового цикла эпителий приобретает количественные и качественные изменения в морфологии и секреторной деятельности.

У жвачных на 10–11-й день после овуляции, когда желтое тело достигает наибольшей величины, эпителий матки однослойный, высокопризматический, способный к мерокриновой секреции. При обратном развитии желтого тела эпителий становится двухрядным. Цитоплазма поверхностных его клеток делается пятнистой и клетки дегенерируют. Отмечают кровоизлияния, секреция эпителия голокриновая; при развитии следующего желтого тела эпителий снова становится однослойным.

В процессе полового цикла изменяется активность ферментов секреторных клеток, а также содержание в них гликогенов и гликопротеидов. Так, в различные фазы развития фолликулов наблюдают различие количества расположения в клетках секреторных гранул, рибосом, митохондрий, а на поверхности – микроворсинок. Для предтечки и течки характерно скопление рибосом в полисомы, развитие цитоплазматической сети, что осуществляет подготовку клеток эпителия к продуцированию секрета. Такие ультрамикроскопические явления происходят под воздействием гормонов яичника.

Эпителий образует многочисленные впячивания – маточные железы. Они бывают простыми или разветвленными трубчатыми и распола-

гаются по всей поверхности слизистой, за исключением области впадения фаллопиевых труб, где эпителий, вместо упомянутых углублений, образует складки, продолжающиеся в трубу.

Железы построены из такого же эпителия, как и в эндометрии — однослойного, местами мерцательного, призматического. У хищных железы матки ветвятся и извиваются очень мало, неодинаковой длины, у кобылы извиваются и разветвляются больше, а у жвачных и свиньи еще больше и в глубине становится более узкими. По направлению к шейке матки число их уменьшается. У коровы железы располагаются параллельными рядами под косым углом поверхности слизистой и проникают довольно глубоко, почти в мышечную оболочку. В зависимости от толщины собственной пластинки, которая в различные фазы полового цикла неодинакова, изменяется степень ветвистости и извитости желез.

Залегающая под эпителием собственная пластинка значительной толщины, содержит много соединительной ткани, которая особенно богата клетками под эпителием (подэпителиальную часть собственной пластинки поэтому иногда называют зернистым слоем) и в окружении желез. В щелях между соединительнотканными волокнами лежит основное студенистое вещество. Для глубокой же части собственной пластинки характерно большое количество кровеносных сосудов. У жвачных собственная пластинка местами утолщается, вследствие чего в соответствующих участках поверхности слизистой получают возвышения — карункулы, служащие для соединения с котиледонами хориона. В этих местах имеется густая сеть кровеносных сосудов и гладкие миоциты.

Слизистая оболочка шейки матки характеризуется наличием множества продольных складок, которые разветвляются на вторичные. Это значительно увеличивает секреторирующую поверхность, а также обеспечивает во время родов необходимое расширение цервикального канала. Трубчатые железы в шейке имеются только у плотоядных. У остальных домашних животных густая и липкая слизь шейки выделяется исключительно однослойным высокопризматическим эпителием. В этом эпителии различают клетки двух типов: слизистые и промежуточные, последние снабжены ресничками. На краях и боковых поверхностях складок слизистой оба типа клеток в процессе полового цикла испытывают большие изменения, в то время как в основании складок эпителия никаких изменений не обнаружено. У многократно рожавших животных в шейке появляется многослойный плоский эпителий.

Мышечная оболочка матки — миометрий — состоит из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоя гладких мышечных клеток

(оба слоя спиральные и только приближаются к кольцевому и продольному; в правом роге спираль правая, а в левом — левая). Эти слои разделяет соединительная ткань, очень богатая кровеносными сосудами и нервами, — сосудистый слой. У коровы он развит слабо и иногда располагается внутри наружной половины кольцевого мышечного слоя. У коровы и кобылы в этом слое встречаются в различном количестве гладкие мышечные клетки. У свиньи сосудистого слоя нет.

Мышечная ткань миометрия построена из очень длинных, часто разветвляющихся мышечных клеток. У одноплодных животных наружный слой мышечной оболочки матки тоньше кольцевого, а у многоплодных оба слоя примерно равной толщины. У свиньи, собаки, кошки на границе рогов матки с телом кольцевой слой образует сфинктер рогов путем соединения и взаимного перекрещивания их мышечных пучков. Во время родов поочередно сокращается правая и левая части сфинктера, благодаря чему при закрытом одном роге второй остается открытым. В шейке матки особенно сильный кольцевой слой, образующий главную массу этой части матки. Здесь мышечные клетки соединяются в пучки, напоминающие пластинки, последние располагаются уступами.

Серозная оболочка, или периметрий, характеризуется обычным для брюшины строением.

Кровеносные сосуды матки образуют основную сеть в сосудистом слое; от нее отходят ветви во все оболочки. Очень густая сеть капилляров лежит непосредственно под эпителием слизистой оболочки. Из всех оболочек кровь собирается в вены; основное сплетение их также находится в сосудистом слое.

ГЛАВА 23. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердечно-сосудистая система принимает участие в обмене веществ организма. Она порождает движение и определяет пути тока крови, служащей посредником между внешней средой и тканями организма. Сосудистая система представляет комплекс разветвленных трубок разного диаметра, по которым вместе с кровью приносятся к тканям кислород, питательные материалы и гормоны, а уносятся продукты обмена веществ. Таким образом, сосудистая система разделяется на две части – *кровеносную и лимфатическую*.

23.1. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

В состав кровеносной системы входят сердце, приводящее в движение кровь, и кровеносные сосуды: *артерии*, по которым кровь течет на периферию, *вены*, несущие кровь к сердцу, и *капилляры*, соединяющие концы самых мелких артерий и вен. Кроме того, различают *артериолы*, представляющие переходы артерий в капилляры, и *венулы*, являющиеся продолжением капилляров в сторону вен. Стенки артерий и вен состоят из трех оболочек – внутренней, средней и наружной. Внутренняя оболочка – *интима* – построена из эндотелия с находящимися под ним элементами соединительной ткани; средняя оболочка – *медиа* – мышечная или мышечно-эластическая; наружная – *адвентиция* – образована из волокнистой соединительной ткани. В кровеносных капиллярах сплошной и постоянной оболочкой служит только эндотелий. Поскольку функцией их является не столько проведение крови, сколько обмен веществ между нею и тканями, то они построены по другому принципу.

Кровеносные сосуды. Развитие кровеносных сосудов в стенке желточного мешка и в теле зародыша происходит неодинаково. В стенке желточного мешка они образуются из *кровеных островков* – скоплений, отцепившихся от мезенхимной ткани клеток в результате втягивания их отростков. Эти клетки развиваются в двух направлениях: лежащие в центральных частях островка (первичные кровяные клетки) превращаются в форменные элементы крови; находящиеся на периферии островка становятся плоскими, располагаются в один слой, тесно прилегая друг к другу, они дают начало эндотелию будущих капилляров. В результате непрерывного появления новых островков и соединения их между собой образуются сплошные сосудистые трубки – капилляры,

которые, сливаются с другими такими же трубками и формируются в капиллярную сеть.

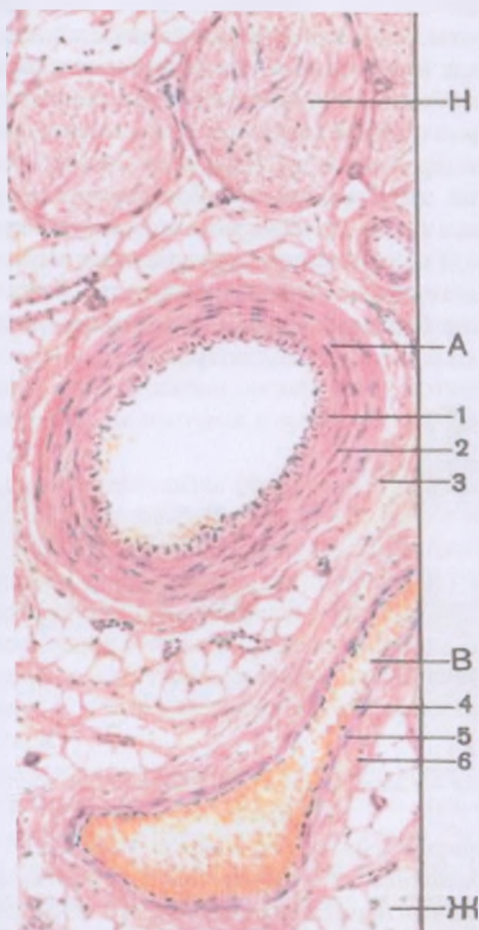


Рисунок 153 – Сосудисто-нервный пучок.

A – артерия мышечного типа; 1 – внутренняя оболочка; 2 – средняя оболочка; 3 – наружная оболочка; В – вена мышечного типа; 4 – внутренняя оболочка; Н – мякотный нерв; Ж – адипоциты

В теле зародыша кровеносные сосуды закладываются в виде неправильной формы щелей, заполненных тканевой жидкостью. Стенкой их является окружающая мезенхима; ее клетки становятся плоскими и теряются связь с остальной мезенхимой. Когда по сосудам начинается движение крови, эти клетки принимают более правильные, соответ-

вующие эндотелию очертания, а из окружающей мезенхимы формируются средняя и наружная оболочки.

Сосудистая система обладает очень большой пластичностью. Прежде всего отмечается значительная изменчивость густоты сосудистой сети, так как в зависимости от потребностей органа в питательных веществах и кислороде в широких пределах колеблется количество приносимой ему крови. Это вызывает, в свою очередь, изменения скорости движения крови, кровяного давления и др., что ведет к образованию новых сосудов или загустеванию и обратному развитию старых. Одновременно с этим в соответствии с новыми условиями перестраиваются и стенки сосудов. Так происходит превращение мелкого сосуда в более крупный с характерными особенностями строения его стенки, или наоборот. Особенно большие изменения возникают в сосудистой системе при развитии окольного, или коллатерального, кровообращения.

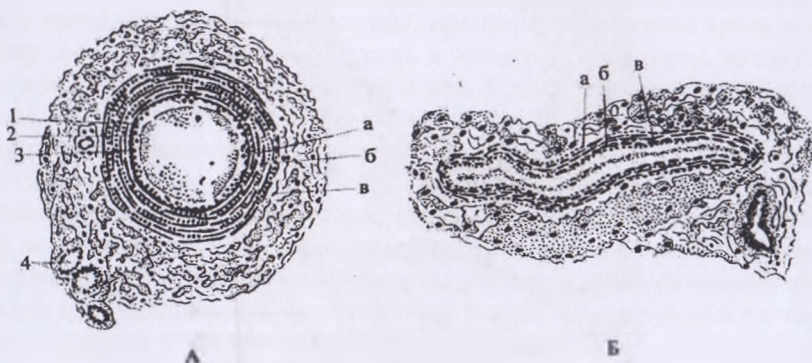


Рисунок 154 – Схематическое изображение гистологического строения сосудов.

А – артерия мышечного типа: а – интима, б – медиа, в – адвентиция, 1 – эндотелий, 2 – удлиненные ядра, 3 – внутренняя эластическая мембрана; Б – вены среднего калибра: а – интима, б – медиа, в – адвентиция

Это наблюдается, когда на пути движения крови встречается какое-либо препятствие. Тогда формируются новые капилляры и сосуды. Существующие превращаются в сосуды большего калибра. Если у животного вырезать участок артерии и на ее место вшить вену, то последняя в условиях артериального кровообращения будет перестраиваться и превратится в артерию.

Переход артериальных сосудов в венозные осуществляется в организме по-разному, но большей частью посредством *капилляров общего*

типа. При этом артериола распадается на сеть капилляров, которые собираются в венулу. Внутри некоторых органов (селезенка, гипофиз, печень и некоторые другие) имеются *синусоидные капилляры*. Такие капилляры отличаются непостоянством своей формы, которая зависит от строения органа. Они тесно прилегают к его тканям и клеткам, часто образуя расширения, а между эндотелиальными клетками – отверстия или щели. Клетки эндотелия синусоидных капилляров способны к фагоцитозу и превращениям в блуждающие элементы. Кроме того, почти во всех органах есть *артериовенозные анастомозы*, обеспечивающие очень быстрый переход крови из артерии в вены. Они представляют собой довольно короткие сосуды, соединяющие мелкие артерии с мелкими венами и способны к быстрому замыканию своего просвета. Эти анастомозы играют большую роль в регуляции количества приносимой органам крови.

Так, при пониженной функции органа, когда потребность в крови уменьшается, излишек ее, не поступая в орган, через анастомозы проходит в вены.

Существуют также капилляры (*чудесная сеть*), соединяющие артериальные сосуды с артериальными или венозные – с венозными. Артериальные чудесные сети имеются, например, в почках. Это мелкие капиллярные клубочки, происходящие от приносящих артерий и собирающиеся в выносящие артерии. Последние распадаются на капилляры общего типа, переходящие в вены. Венозные чудесные сети встречаются в печени и гипофизе. Здесь вена распадается на капилляры, вливающиеся вновь в вену. К такой капиллярной сети присоединяются и капилляры общего типа.

Капилляры выполняют основную функцию кровеносной системы по обмену веществ между кровью и тканями, играя роль гистогематического барьера и осуществляя пути микроциркуляции. Это и определяет их структуру как самых мелких кровеносных сосудов. Просвет капилляров очень небольшой, иногда даже меньше диаметра эритроцита. В таких случаях они, проходя по капиллярам, вытягиваются. Капилляры всегда формируют различной формы сети, что зависит от строения органа и расположения его клеток. Наиболее развита капиллярная сеть в сером веществе центральной нервной системы и в эндокринных железах, особенно в парашитовидных железах. Далее следуют скелетная мускулатура, сердце и жировая ткань животных. У человека на 1 мм³ коры больших полушарий общая протяженность капилляров более 1 м, а в белом веществе – лишь до 30 см. Даже в одном и том же органе капиллярная сеть разветвлена неодинаково и в разные периоды его деятельности и изменяется вследствие заустевания и атрофии капилляров

или их новообразования. Длина капилляров может достигать нескольких миллиметров.

Стенки капилляров построены из эндотелия и окружены базальной мембраной. Мышечных элементов в них нет. В зависимости от непрерывности эндотелия капилляры делят на три типа: 1) капилляры со сплошной эндотелиальной выстилкой, в клетках или между клетками которой нет никаких отверстий или щелей (основной тип), а проницаемость осуществляется путем пиноцитоза; 2) капилляры, клетки эндотелия которых имеют мельчайшие отверстия – поры (почки, тонкая кишка, железы внутренней секреции); 3) капилляры с широкими межклеточными щелями (печень, селезенка, костный мозг), через которые могут проникать форменные элементы крови.

Клетки эндотелия плоские, неправильной формы, вытянуты по отношению к продольной оси сердца. Их ядродержащая часть имеет самую большую толщину, а по направлению к периферии постепенно истончается и на краях клетки может исчисляться лишь сотнями ангстрем.

Присоединяются клетки эндотелия друг к другу своими свободными краями или накладываются в виде черепицы. Встречаются и другие виды соединения клеток между собой – пальцевидные выпячивания (наподобие зубчатого шва), десмосомы, иногда периферические части смежных клеток образуют отвороты, заходящие друг за друга в виде крючков, а также замыкающие пластинки. Доказано, что между клетками имеется особое цементирующее вещество. Внутренняя поверхность эндотелия неровная – плазмалемма образует впячивания в виде кармашков и различных по форме и по-разному расположенных выростов цитоплазмы, в числе которых больше всего микроворсинок. Эти образования, увеличивая площадь клеточной мембраны, играют большую роль в обменных процессах, перенося через клетку питательные вещества и газы из крови в ткани и обратно. Некоторые выросты цитоплазмы могут быть настолько велики, что выполняют роль клапанов, препятствующих движению крови в обратном направлении.

Эндотелиальные клетки одноядерные, реже – двоядерные, но встречаются и безъядерные клетки – заканчивающие путь своего развития и отмирающие. В наиболее мелких капиллярах ядра обладают способностью набухать, захватывая воду, и потому часть клетки, в которой располагается ядро, может достигать такой толщины, что просвет капилляра становится замкнутым. Таким образом, ядра в этих мелких сосудах принимают участие в регуляции кровотока. Эндотелиальные клетки обладают разнообразными потенциями и способны не только осуществлять проницаемость капилляра. Они могут округляться, оставлять капиллярную стенку и превращаться в различные клетки соедине-

тельной ткани, гладкой мускулатуры или участвовать в различных защитных реакциях.

Во взрослом организме клетки эндотелия находятся на разных стадиях развития и дифференцировки. В кроветворных органах они непосредственно связаны с окружающей ретикулярной тканью и, так же как ее клетки, способны к многообразным превращениям. В других местах они высокодифференцированы. Эндотелий синусоидных капилляров печени, селезенки и костного мозга обладает защитными свойствами и относится к ретикулоэндотелиальной системе.

Базальная мембрана капилляров в большинстве случаев построена только из основного вещества. Фибриллы же, связанные с ним, располагаются в окружающей соединительной ткани.

В капиллярах ряда органов между их базальной мембраной и базальной мембраной клеток органа находится *перизнотелиальное пространство*, заполненное непрерывно меняющим свой состав гомогенным веществом, а также пре- и коллагеновые фибриллы. Здесь встречаются и соединительнотканые клетки. Значение этого пространства и заключенных в нем структур опорное и трофическое.

В базальной мембране капилляров встречаются также *перипиты* (адвентициальные клетки, клетки Руже), которые охватывают капилляр своими отростками и соединяются при помощи их одна с другой. Отмечено, что отростки перипитов вступают в контакт с плазмалеммой эндотелиальных клеток. В местах таких контактов и в отростках перипитов имеются фибриллы, осуществляющие передачу нервного импульса от нервного окончания к эндотелиальной клетке при помощи образующейся жидкости, которая накапливается в эндотелии, в результате чего изменяется просвет капилляра. Вместе с этим не отвергаются и старые представления о механизме изменения диаметра капилляров при помощи сокращения и расслабления прекапиллярных артерий, что происходит независимо от изменений просвета более крупных сосудов и влечет за собой растяжение капиллярной стенки.

Артерии проводят кровь к капиллярам под давлением со стороны сердца. Механические условия течения крови в артериях не такие, как в венах; давление крови и скорость течения ее в артериях значительно больше. Это отражается на строении их стенок, которое отличается от строения вен. Особая прочность артериальных стенок обуславливается высоким внутренним давлением, а наличие в них эластической ткани — быстрым движением крови, меньшим диаметром артерий по сравнению с венами, а также неравномерностью давления и толчками.

В зависимости от диаметра и связанного с этим гистологического строения стенки различают артерии мышечного, мышечно-

эластического и эластического типов. Механические условия для кровотока в них неодинаковы: по направлению к периферии скорость течения крови и кровяное давление в артериях падают. Артерии эластического типа имеют особенно много эластических волокон и пластин, обладают большой прочностью и в то же время смягчают толчки кровяного тока, благодаря чему струя крови приближается к непрерывной. Мышечно-эластические артерии вследствие сокращения их средней оболочки активно участвуют в продвижении крови. Артерии мышечного типа, проводя кровь, более активно регулируют ее приток к тканям. Надо также иметь в виду, что в различных областях тела и в разных органах в связи с местными условиями кровообращения имеются свои особенности строения артериальной стенки.

Артерии мышечного типа наиболее типичны по строению: в них хорошо и равномерно представлены все три оболочки.

Внутренняя оболочка, или интима (*tunica intima*), состоит из *эндотелия*. Между клетками последнего при импрегнации серебром и в электронном микроскопе хорошо видны границы, а в цитоплазме клеток — митохондрии. Как показывают субмикроскопические наблюдения, поверхность эндотелия не гладкая, а образует многочисленные выпячивания, в некоторых местах принимающие форму кармашков. В ближайшей к поверхности зоне в цитоплазме клеток много пузырьков, которые представляют субмикроскопические включения воспринятых из крови поверхностью эндотелия веществ. Эти пузырьки есть, но в меньшем количестве и в наружных частях клетки, и даже в коротких клеточных отростках, которые проникают через мельчайшие отверстия внутренней эластической мембраны и доходят до поверхности мышечных клеток. Под эндотелием располагаются отдельные плоские клетки, имеющие защитное и опорное значение. При увеличении калибра артерии увеличивается и число этих клеток, появляются коллагеновые и эластические волокна и образуется соединительнотканый *подэндотелиальный слой*. На границе со средней оболочкой лежит *внутренняя эластическая мембрана* — эластическая окончатая пластинка, заметная на препаратах в виде волнообразной блестящей линии вследствие предсмертного сокращения мышечной оболочки. Эта мембрана представляет комплекс наложенных одна на другую эластических сетей и пластинок, поэтому пронизана отверстиями различной величины — от видимых в световом микроскопе до доступных наблюдению лишь при электронной микроскопии. Толщина эластических мембран увеличивается с увеличением диаметра артерий.

Внутренняя оболочка с возрастом утолщается за счет подэндотелиального слоя.

Средняя оболочка артерий (tunica media) построена из гладкой мышечной ткани, волокна которой идут в спиральном направлении, что играет роль при растяжении артерий во время движения тела животных. Во всех артериях правой стороны мышечные витки в проксимальном направлении поднимаются по часовой стрелке, а в левых и непарных — наоборот. Их сокращение вызывает уменьшение диаметра сосуда, чем регулируется приток крови к органам и тканям, а также осуществляется дальнейшее проталкивание ее к капиллярам. На границе между средней и наружной оболочками находится *наружная эластическая мембрана* — комплекс эластических волокон и пластин. Она отличается от внутренней мембраны меньшей толщиной и встречается непостоянно.

Между мышечными волокнами в средней оболочке залегают эластические волокна, связанные друг с другом в сеть. Они располагаются не только в кольцевом, но и в других направлениях и представляют единую систему с эластическими волокнами подэндотелиального слоя и наружной оболочки. Это объясняет эластичность не только при растяжении, но и постоянное сужение артерии. Поскольку на трупах артерии находятся в сокращенном состоянии, все эластические структуры в поперечном разрезе имеют вид волнистых линий. Между мышечными волокнами размещаются также и тонкие коллагеновые пучки. Вокруг них находится основное вещество соединительной ткани, богатое кислыми мукополисахаридами, которое играет большую роль в сосудистой патологии. Особенно большое значение оно имеет для бессосудистых слоев мышечной оболочки.

Наружная оболочка (tunica externa) в основе содержит волокнистую соединительную ткань с множеством тонких эластических волокон в форме нежной сети, вытянутой в продольном направлении. Особенно большой толщины эта оболочка достигает у крупного рогатого скота. Она играет также роль своеобразного сухожилия, так как в нее проникают концы мышечных клеток средней оболочки, изменяя свое спиральное направление на продольное.

В наружной оболочке проходят и кровеносные сосуды, называемые *сосудами сосудов (vasa vasorum)*. Она равным образом служит проводником и для нервов, часть которых в ней не заканчивается, а направляется в среднюю и внутреннюю оболочки.

Питание артериальной стенки осуществляется как извне — через сосуды сосудов, так и изнутри — за счет проходящей внутри сосуда крови. Сосуды сосудов — обычно ветви тонких околососудистых артерий и вен (обязательно других сосудов), из которых может развиваться и коллатеральное кровообращение, поэтому при образовании тромба питание сосудистой стенки поддерживается посредством другого нормального

сосуда. В наружной оболочке ветвятся артериальные веточки, а в среднюю проникают лишь капилляры. Собирается кровь в вены, которые также являются сосудами сосудов.

Внутренняя зона меди и интима не имеют капилляров и питаются со стороны просвета сосуда. Описанные выше мелкие углубления, кармашки и пузырьки в эндотелии представляют проникающие из крови в виде субмикроскопических включений питательные вещества. Они продвигаются от поверхности эндотелия в глубину и через отростки его клеток попадают в мышечные клетки. Внутренняя эластическая мембрана играет роль насасывающего механизма, так как во время пульсации величина ее отверстий изменяется и проходящие через них в средней оболочке отростки эндотелиальных клеток и вместе с ними пузырьки во время расширения сосуда присасываются к мышечным клеткам. Поскольку в этом процессе большое значение имеет вязкость цитоплазмы эндотелиальных клеток, которая к старости увеличивается, с возрастом питание артерии со стороны эндотелия ухудшается. Работа этого питательного механизма нарушается и при заболеваниях, связанных с уменьшением эластичности артериальных стенок, утолщается интима, и в ней откладываются известь, холестерин и другие вещества.

Такое нарушение питания в известной степени компенсируется разрастанием капилляров средней оболочки в интиму.

По мере уменьшения диаметра артерий подэндотелиальный слой их стенки постепенно истончается и от него остаются лишь отдельные клетки. Становятся тоньше, а затем исчезают и эластические элементы. От средней оболочки остается в конце концов лишь несколько рядов мышечных клеток. В *артериолах* же сохраняется всего один ряд их, а затем — только отдельные клетки.

Артерии мышечно-эластического, или смешанного, типа характеризуются наличием гладких мышечных клеток и эластических волокон и пластин примерно в равных количествах. В проксимальном направлении в таких артериях эластических элементов становится все больше за счет мышечных клеток, в средней оболочке появляются окончательные эластические пластинки, внутренняя эластическая мембрана утолщается и выражается все более отчетливо. В наружной оболочке увеличивается количество и калибр сосудов, а также появляются отдельные гладкие мышечные клетки. К таким артериям относятся, например, крупные ветви аорты.

Артерии эластического типа характеризуются еще большим количеством в их стенке эластических элементов. Подэндотелиальный слой артерий более мощный. По направлению к сердцу в этих артериях увеличивается кровяное давление и сильнее выражена пульсация, что

усиливает износ эндотелия. В средней оболочке эластические волокна заменяются эластическими пластинками. В наружной оболочке эластических волокон также становится больше. Вследствие этого стенка артерий может значительно растягиваться.

Примером артерии этого типа служит аорта. Во внутренней ее оболочке, непосредственно под эндотелием, преобладает тонковолокнистая ткань с множеством вытянутых или звездчатых недифференцированных клеток. Их пронизывает сеть эластических волокон, и между ними нередко встречаются отдельные продольные гладкие мышечные волокна. Внутреннюю эластическую мембрану в аорте также заменяет густая сеть эластических волокон. Поскольку эта сеть связана с эластическими сетями соседних оболочек, она не имеет отчетливого очертания. Средняя оболочка аорты состоит из кольцевых гладких мышечных клеток и множества эластических волокон и пластин. Наружная оболочка аорты построена из соединительной ткани, волокна которой следуют в основном в продольном направлении. Сосуды сосудов в связи с большой толщиной стенки имеются в большом количестве, и они крупнее, чем в других артериях. Поскольку аорта и начала большинства ее ветвей находятся в полости тела, то снаружи они покрыты еще серозной оболочкой. Количество эластических волокон в средней оболочке крупных артерий у лошади уменьшается резко, у животных других видов — постепенно, причем не на одинаковом расстоянии от сердца.

Поэтому одна и та же артерия у домашних животных разных видов может принадлежать неодинаковым типам.

Вены. Строение стенки вен отличается от артерии и является довольно разнообразным в связи с условиями течения крови, которая движется пассивно под влиянием силы тяжести или давления окружающих органов (сокращение мышц, давление со стороны кожи и др.). Поскольку давление, скорость течения крови в венах меньше, то диаметр их просвета больше, чем в артериях. В противном случае через вену прошло бы меньше крови, чем через артерию того же калибра, и из сердца выталкивалось бы крови больше, чем возвращалось к нему. По сравнению с артериями стенки вен тоньше, главным образом вследствие меньшего развития средней оболочки.

Различают вены безмышечного и мышечного типов.

Вены безмышечного типа характеризуются наличием эндотелия с более извилистыми границами клеток, чем в артериях, и наличием окружающей его базальной мембраны. Наполняясь кровью, эти вены легко растягиваются (сетчатка глаза, мозговые оболочки), но в то же время под действием собственной силы тяжести кровь от них легко оттекает в более крупные венозные стволы. В других случаях (кость, селезенка,

плацента) движение крови при пассивности вен объясняется тем, что они крепко срастаются с тканями органа, а отток крови по различным причинам происходит легко.

Вены мышечного типа в зависимости от калибра имеют мышечную оболочку различной толщины. Для таких вен характерно отсутствие резких границ между оболочками в связи с тем, что не все соединительнотканые волокна и мышечные клетки занимают правильное кольцевое и продольное положение. Такие вены отличаются от соответствующих артерий меньшей толщиной стенки и большим просветом. В подэндотелиальном слое их внутренней оболочки эластических волокон мало. В мелких венах нет внутренней эластической мембраны, а в крупных и средних она представляет утолщение сети эластических волокон подэндотелиального слоя. Камбиальные клетки имеют вытянутую форму. В средней оболочке малочисленные эластические элементы образуют сеть волокон, связывающих пучки гладких мышечных клеток, смешанных с коллагеновыми волокнами. Наружная оболочка в венах мышечного типа часто более мощная, чем средняя.

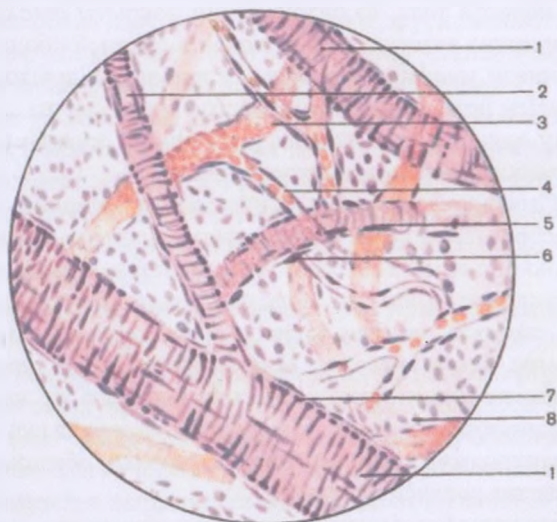


Рисунок 155 – Мелкие кровеносные сосуды. Сосуды мягкой мозговой оболочки головного мозга.

- 1 – артерия; 2 – артериола; 3 – венула; 4 – кровеносный капилляр;
5 – ядро эндотелиальной клетки; 6 – ядро адвентициальной клетки;
7 – ядро гладкомышечной клетки; 8 – ядра клеток рыхлой волокнистой соединительной ткани

По направлению к сердцу строение вен претерпевает различные изменения. Объясняется это тем, что механические условия движения крови в крупных венах более разнообразны, чем в средних и мелких, так как оно зависит от положения вены и окружающих тканей. Например, в венах головы и шеи, где кровь движется в силу своей тяжести, средняя оболочка развита меньше, чем в венах конечностей (по которым кровь поднимается). Для многих крупных вен характерны в подэндотелиальном слое продольно расположенные мышечные клетки и хорошо развитые продольные и косые пучки их в наружной оболочке, а также пропикнование сосудов в среднюю оболочку.

В дистальном направлении вены постепенно теряют среднюю оболочку, а затем – и наружную. Самыми мелкими венами, в которые сливается кровь из крупных капилляров, являются *венулы*. Они большего калибра, чем капилляры, и у них более толстая стенка за счет соединительной ткани. Иногда в венулах находятся отдельные мышечные клетки.

О *питании венозной стенки* известно меньше, чем о питании артериальной. Источником его являются также сосуды – ветви артериальных стволов, сопровождающие вены и анастомозирующие между собой. В наружной оболочке располагаются артериальные сети, ветви которых заходят глубже, чем в артериях, и посылают в среднюю оболочку капилляры. В связи с меньшей толщиной меди, наличием только остатков внутренней эластической мембраны или ее отсутствием и значительной волной механизм питания вены изнутри почти не имеет значения.

Клапаны вен – складки интимы в виде карманов. В их формировании участвует эндотелий и подэндотелиальный слой, представляющий собой прочный скелет из косо расположенных и переплетающихся коллагеновых волокон, препятствующих растяжению клапанов. Стенки вены в области клапанов, наоборот, растягиваются, образуя расширение. В основании клапанов может быть некоторое количество гладкой мышечной ткани. Располагаются клапаны в основном в тех венах, в которых кровь поднимается против силы тяжести (например, в венах конечностей), препятствуя обратному току крови. Однако клапаны встречаются и в мелких венах, даже в венулах, главным образом в устьях венозных веточек, впадающих в более крупные стволы.

Очевидно, клапаны играют еще какую-то роль, возможно, выравнивают колебательные движения крови от внешних воздействий, что облегчает работу сердца.

Артерио-венозные анастомозы – микроскопической величины кровеносные сосуды, по которым, минуя капилляры, кровь вливается из

артериального русла в венозное, большей частью из артериол в вены. При помощи сократительных механизмов анастомозы могут полностью замыкать просвет, в результате чего ток крови через них прекращается и направляется в капиллярную сеть. Благодаря этому органы получают кровь в зависимости от потребности, связанной с их работой. Если орган или его часть не функционирует, основная масса крови направляется в вены, чем облегчается работа сердца, так как излишек крови не проталкивается через капилляры. Кроме того, высокое давление артериальной крови передается через анастомозы в венозное русло, способствуя этим лучшему передвижению крови в венах, а венозная кровь, получая примесь артериальной, обогащается кислородом. Участвуя в регуляции местного кровообращения, артерио-венозные анастомозы играют большую компенсаторную роль при различных патологических состояниях органа: расстройствах капиллярного кровообращения, развитии опухолей, гипертонии и др. Артерио-венозные анастомозы имеются во всех органах, но особенно их много там, где они играют роль в терморегуляции (ушная раковина кролика, гребень петуха и др.).

По строению артерио-венозные анастомозы отличаются от артерий и вен наличием под их эндотелием продольно расположенных гладких миоцитов.

В результате сокращения и набухания они утолщаются, полностью замыкая просвет сосуда, чего не может вызвать в такой степени сокращение кольцевых волокон. В местах расположения эпителиоидно-мышечных клеток обычно отсутствует внутренняя эластическая мембрана. В средней оболочке имеется кольцевой слой гладких мышечных клеток, а в наружной оболочке – отдельные продольно расположенные мышечные клетки. Такие анастомозы могут быть простыми, представляющими собой довольно короткие, иногда разветвленные *мостики*, соединяющие артерии в вены (слюнные железы, кишки, почки), или сложными в виде завитых клубочков – *гломусы* с множеством чувствительных нервных окончаний. Их эпителиоидно-мышечные клетки вместе с окончаниями способны выделять действующие на кровеносные сосуды вещества (ацетилхолин).

Регенерация кровеносных сосудов. Кровеносные сосуды обладают хорошей регенерационной способностью. Разрастание их начинается от уже существующих капилляров. Эндотелий дает конические выросты из плотных тяжёлых клеток. В дальнейшем в тяжах появляются просветы, служащие продолжением капилляров. Иногда в этом процессе участвуют и связанные с капиллярами соединительной ткани клетки. В дальнейшем формируются мышечная оболочка и адвентиция из окружающей соединительной ткани, и капилляры становятся более крупными

сосудами. При регенерации кровеносных сосудов после разрыва их стенки все восстановительные процессы происходят за счет внутренней оболочки. При сращивании поврежденных концов их соединительнотканый рубец получается также из интимы. Регенерационные процессы в этой оболочке осуществляются подэндотелиальным слоем, клетки которого, так же как и при развитии коллатерального кровообращения, могут превращаться в другие ткани сосудистой стенки.

23.2. СЕРДЦЕ

В стенке сердца различают три оболочки: внутреннюю – *эндокард*, среднюю – *миокард* и наружную – *эпикард*. Эндокард соответствует стенке кровеносных складок серозной оболочки, срастающихся вентрально от сердца между собой и с грудной костью, и находящейся между их листками волокнистой соединительной ткани. В области корней крупных сосудов внутренний листок переходит на поверхность сердца и далее на эпикард, а наружный листок перикарда продолжается на поверхность крупных артерий и вен. Вентрально в области верхушки сердца этот же листок следует на внутреннюю поверхность грудной стенки и образует плевру. В остальных участках поверхности сердца эпикард и перикард не срастаются; между ними находится щель, заполненная: прозрачной соломенно-желтого цвета перикардиальной жидкостью.

У млекопитающих сердце закладывается обычно в виде пары сосудистых трубок между эндотелием и висцеральным листком мезодермы еще тогда, когда зародыш имеет вид трехслойной пластинки. Эти трубки, как и вообще сосуды, развиваются из мезенхимы и представляют будущий эндокард. Покрывающая их мезодерма *миоэпикардиальная пластинка*, утолщаясь, превращается в миокард и эпикард. В дальнейшем, когда формируется тело зародыша и энтодерма принимает форму трубки, две сердечные закладки, располагающиеся под пищеводом и параллельно ему, сливаются в одну. Каудальная расширенная часть этой закладки сердца называется *венозным синусом*, а заостренная краниальная – *артериальным конусом*. Кровь поступает в синус и выходит через конус. Следовательно, эти части сердца соответствуют будущим предсердиям и желудочкам. Потом между ними возникает перегородка, и соответствующая суженная часть полости сердца называется *ушковым карманом*. Впоследствии из-за неравномерного роста закладка сердца изгибается в виде контура буквы S. Артериальный конус оказывается вверху и образует колено, открытое вверх. Изогнутая часть его разрастается в желудочек. Венозный синус сначала располагается внизу, а потом под-

нимается вверх и охватывает артериальный конус, превращаясь в предсердие. Затем появляются *перегородки*, и двухкамерное сердце становится четырехкамерным. Перегородка развивается как со стороны предсердий, так и со стороны желудочков, но после срастания она известное время остается не сплошной, так как в ней сохраняются отверстия: *овальное* – между предсердиями и второе – между желудочками. Первое не закрывается в течение всей внутриутробной жизни, второе скоро зарастает. Образующиеся перегородки распространяются на артериальный конус и разделяют его на аорту и легочную артерию.

Эндокард (*endocardium*) наибольшей толщины достигает на левой поверхности перегородки между желудочками; тоньше всего он на трабекулах. В его толстых частях различают три слоя – внутренний, средний и наружный, границы между которыми не ясны. *Внутренним слоем эндокарда*, соответствующим интиме артерий, является эндотелий с подэндотелиальной тонковолокнистой тканью, содержащей малодифференцированные клетки. Средним слоем, соответствующим средней оболочке сосудов, служит мышечно-эластическая ткань из гладких мышечных клеток и эластических волокон. *Наружный слой*, соответствующий адвентиции, построен также из соединительной ткани; в отличие от первых двух слоев он содержит кровеносные сосуды, что еще больше сближает его с адвентицией, которая имеет сосуды сосудов. В тонких участках эндокарда подразделение на слои отчетливо не выражено. Сердечные клапаны формируются на складках эндокарда; в их состав входит не только эндотелий, но и описанные выше слои, а соединительная ткань здесь становится значительно плотнее.

Миокард (*myocardium*). Структурно-функциональной единицей сердечной мышечной ткани является клетка – *кардиомиоцит*. По строению и функциям кардиомиоциты делятся на три вида:

- *рабочие кардиомиоциты* составляют основную массу миокарда, они имеют прямоугольную форму и соединяются друг с другом с помощью специальных контактов – вставочных дисков. За счет этого они образуют функциональный синцитий;
- *проводящие, или атипичные, кардиомиоциты* формируют проводящую систему сердца, которая обеспечивает ритмическое координированное сокращение его различных отделов;
- *секреторные кардиомиоциты* располагаются в предсердиях, основной функцией этих клеток является синтез натрийуретического гормона. Он выделяется в кровь тогда, когда в предсердие поступает большое количество крови, то есть при угрозе повышения артериального давления.

Эти клетки являются генетически и структурно мышечными, в функциональном отношении напоминают нервную ткань, так как способны к формированию и быстрому проведению электрических импульсов.

Различают три вида проводящих кардиомиоцитов:

- *Р-клетки (пейсмекерные клетки)* образуют синоаурикулярный узел. Они отличаются от рабочих кардиомиоцитов тем, что способны к спонтанной деполяризации и образованию электрического импульса. Волна деполяризации передается через нервные пучки типичным кардиомиоцитам предсердия, которые сокращаются. Кроме того, возбуждение передается на промежуточные атипичные кардиомиоциты предсердно-желудочкового узла. Генерация импульсов Р-клетками происходит с частотой 60-80 в 1 мин.;

- *промежуточные (переходные)* кардиомиоциты предсердно-желудочкового узла передают возбуждение на рабочие кардиомиоциты, а также на третий вид атипичных кардиомиоцитов – клетки-волокна Пуркинье. Переходные кардиомиоциты также способны самостоятельно генерировать электрические импульсы, однако их частота ниже, чем частота импульсов, генерируемых пейсмекерными клетками, и составляет 30-40 в мин.;

- *клетки-волокна* – третий тип атипичных кардиомиоцитов, из которых построены пучок Гиса и волокна Пуркинье. Основная функция клеток-волокон – передача возбуждения от промежуточных атипичных кардиомиоцитов рабочим кардиомиоцитам желудочка. Кроме того, эти клетки способны самостоятельно генерировать электрические импульсы с частотой 20 и менее в 1 минуту.

К вышеизложенному необходимо добавить описание всей конструкции проводящей системы сердца. Мышечная ткань предсердий и желудочков анатомически изолирована фиброзными кольцами из плотной соединительной ткани; они служат опорой для клапанов. Однако тщательное препарирование дает возможность обнаружить пучок мышечных волокон, который переходит в желудочки из правого предсердия. Этот *атриовентрикулярный пучок* играет большую роль в регуляции поочередных сокращений предсердий и желудочков. Со всеми своими разветвлениями он образует *проводящую систему сердца*, передающую импульсы с предсердий на желудочки. К ней относятся следующие структуры: перегородки между предсердиями и переходящий в *атриовентрикулярный пучок* (пучок Гиса). Последний продолжается к вершине сердца, разделяясь на две ножки, идущие по обеим поверхностям перегородки между желудочками. От узлов и ножек, а также от других участков пучка отделяются его ответвления. Вся проводящая

система сердца построена из мышечных волокон, которые образуют сеть, как и остальная ткань миокарда. Однако эти волокна отличаются от сердечной мышечной ткани, поэтому называются атипическими. Особенно хорошо изучены атриовентрикулярного пучка — проводящие мышечные волокна. Атипические волокна без ясных границ переходят в основные мышечные волокна миокарда, которые являются *типическими*. У лошади, коровы и овцы проводящие мышечные волокна очень толсты и богаты саркоплазмой, содержащей включения гликогена (его особенно много у лошади). Миофибрилл здесь мало. По этой причине не видно общей поперечной исчерченности волокон (последнюю можно заметить лишь в миофибраллах и их пучках). То же относится и к другим животным с редким пульсом. У собаки, кошки и других животных с частым пульсом эти волокна более тонкие

Функция проводящей системы сердца, как показывает ее название, заключается в передаче возбуждения, благодаря чему поочередно сокращаются предсердия и желудочки. У зародыша, таким образом, сердце функционирует еще до установления связи его с нервной системой. Однако в сердце есть своя иннервация, а атриовентрикулярный пучок с атипическими волокнами также снабжен нервами, и значительно обильнее, чем типические мышечные волокна сердца. Хотя этот пучок и регулирует сокращения сердца, он сам, в свою очередь, подчиняется нервной системе. Следовательно, миогенная регуляция как самостоятельная функционирует лишь на ранних стадиях развития зародыша, когда в сердце еще нет своих нервов. В дальнейшем она сохраняется наряду с нервной регуляцией, и от нее зависит лишь поочередность сокращений предсердий и желудочков. Нервная же система регулирует частоту и силу сокращений сердца. Таким образом, миогенная регуляция подчиняется нервной.

Эпикард (*epicardium*) состоит из тонкого слоя соединительной ткани, богатой жиром в местах прохождения венечных кровеносных сосудов. Снаружи он покрыт мезотелием, клетки которого имеют многоугольную форму и фестончатые края.

Перикард (*pericardium*) — складка серозной оболочки; между его листками находится соединительная ткань.

Иннервация сердца осуществляется ветвями симпатического и блуждающего нервов; последние образуют на всех трех оболочках нервные сплетения синтрамуральными ганглиями. В сплетениях есть чувствительные и двигательные нервные волокна. Окончания чувствительных нервов в миокарде можно разделить на две группы; механорецепторы и мышечные рецепторы. Первые в виде сложных нервных аппаратов залегают в соединительнотканых прослойках и оплетают ве-

точки артерий и капилляров. Они воспринимают любые изменения просвета кровеносных сосудов и растяжения соединительной ткани. Вторые оплетают спиралями мышечные клетки и напоминают чувствительные окончания в поперечнополосатой мышечной ткани. Они специализированы для сигнализации о сокращении мышечных волокон. Боли при спазматических сокращениях миокарда объясняются функцией мышечных рецепторов. Окончания мышечных нервов миокарда сходны с таковыми в гладкой мышечной ткани.

Нервные клетки сердечных ганглиев, связанные с миокардом, принадлежат к парасимпатической системе, так как на них оканчиваются волокна блуждающего нерва. Нервные волокна сердца происходят от отростков клеток, находящихся в симпатических ганглиях. Эндокард тоже содержит нервное сплетение из миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, оканчивающихся на сосудах и гладких мышечных волокнах. Здесь равным образом встречаются чувствительные элементы.

23.3. ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Самый крупный из лимфатических сосудов – *грудной проток* – впадает в краниальную полую вену. Таким образом, лимфа происходит из крови и в кровь возвращается.

Лимфатические капилляры служат для удаления из тканей продуктов обмена веществ. Они шире кровеносных капилляров и начинаются слепо в виде выростов или сетей. Их стенка построена из одного эндотелия, для клеток которого у животных характерны фестончатые края. Перицитов нет; отсутствует также базальная мембрана, но имеются ретикулярные волокна, охватывающие капилляр и связанные с его эндотелием. Поперечный разрез лимфатического капилляра не круглый, а плоский и напоминает узкую щель.

В лимфатических сосудах много клапанов, позволяющих лимфе продвигаться лишь в одном направлении – к центру. Это продвижение осуществляется по тем же причинам, что и в венах. Однако при затрудненном оттоке лимфы внутри сосудов может повышаться давление, вызывающее их расширение, в результате чего края клапанов не смыкаются. Это может вызвать обратный ток лимфы, что очень важно иметь в виду при туберкулезе, злокачественных опухолях и некоторых других заболеваниях.

В местах прикрепления клапанов лимфатические сосуды при наполнении лимфой расширяются и по форме напоминают четки.

Мелкие лимфатические сосуды уже, чем лимфатические капилляры. Это эндотелиальные трубки, окруженные тонкой оболочкой, иногда бесструктурной, иногда соединительнотканной, в которой по мере увеличения калибра могут встречаться гладкие миоциты.

В крупных лимфатических сосудах хорошо выражены все три оболочки. Интима их состоит из эндотелия и слоя подэндотелиальной ткани. Внутренняя эластическая мембрана отсутствует. Средняя оболочка построена из гладких мышечных клеток, проходящих в разных направлениях, эластических и коллагеновых волокон. Наружная оболочка содержит соединительнотканые пучки и незначительное количество продольных гладких мышечных клеток.

Лимфатических сосудов нет в тех органах, где отсутствует волокнистая соединительная ткань, — в эпителиях и крупных железах с чисто эпителиальной паренхимой (печень), в центральной нервной системе, в некоторых иммунных органах (селезенка, костный мозг), пупочном канатике, хрящевой ткани, роговице и хрусталике.

ГЛАВА 24. СИСТЕМА ГЕМОЦИТОПОЭЗА И ИММУННОЙ ЗАЩИТЫ

24.1. КРАСНЫЙ КОСТНЫЙ МОЗГ

Костный мозг – орган мезенхимального происхождения, представленный миелоидной тканью, состоящей из трехмерной сети клеток ретикулярной ткани, ретикулярных и коллагеновых волокон, гематopoэтических клеточных элементов на различных стадиях развития, а также разветвленной сети капилляров.

Красный костный мозг – центральный орган гемопоэза. В нем находится основная часть стволовых кроветворных клеток и происходит развитие клеток миелоидного и лимфоидного рядов, осуществляется антиген независимая дифференцировка В-лимфоцитов.

В эмбриогенезе у лошади костный мозг появляется впервые на 2–3-м месяцах в плоских костях и позвонках, на 4-м месяце – в трубчатых костях конечностей.

Различают красный костный мозг и желтый костный мозг. Красный костный мозг находится в эпифизах трубчатых костей, в губчатом веществе плоских костей, в лопатках, грудице, позвонках и костях черепа.

Масса костного мозга у крупных домашних животных составляет от 1,6 до 3,7 кг, что составляет 3–6% от живой массы тела. Он имеет темно-красный цвет. Консистенция его полужидкая. Это позволяет делать из него тонкие мазки, изучение которых имеет большое диагностическое значение в клинической ветеринарии.

Строма красного костного мозга образована костными перекладинами, идущими от эндооста. Между ними располагается ретикулярная ткань, которая состоит из трехмерной сети гетероморфных ретикулярных клеток.

В петлях ретикулярной ткани красного костного мозга расположено множество кроветворных клеток, в том числе стволовых кроветворных, клеток-предшественников миело- и лимфопоэза, клеток гранулоцитарного, эритроцитарного, лимфоцитарного, моноцитарного и тромбоцитарного рядов на различных стадиях дифференцировки.

Паренхима (функциональная часть органа) костного мозга называется миелоидной тканью. Она состоит из: 1) ретикулярной ткани, составляющей основы костного мозга; 2) размножающихся клеток крови, которые залегают группами или островками.

Желтый костный мозг расположен в диафизах трубчатых костей. Он представлен преимущественно жировой тканью. В жировых клетках

содержится пигмент липохром, имеющий желтый цвет. Желтый костный мозг рассматривается, как кроветворный резерв, и в случае больших кровопотерь он начинает функционировать как кроветворный орган. Желтый и красный костный мозг – это два функциональных состояния одного кроветворного органа.

24.2. ТИМУС

Тимус, или вилочковая железа – центральный орган иммунной системы, который у большинства млекопитающих лежит по бокам трахеи в области шеи и в краниальном отделе грудной полости, по цвету и консистенции напоминает слюнные железы и лимфатические узлы. После рождения животного рост тимуса продолжается; наибольшей величины он достигает к периоду полового созревания, после чего подвергается возрастной инволюции (т.е. паренхима замещается жировой и соединительной тканью) у лошади в возрасте 2-2,5 лет, у крупного рогатого скота – 4-5 лет, у овцы и козы – 2 лет, у свиньи и собаки на втором году жизни.

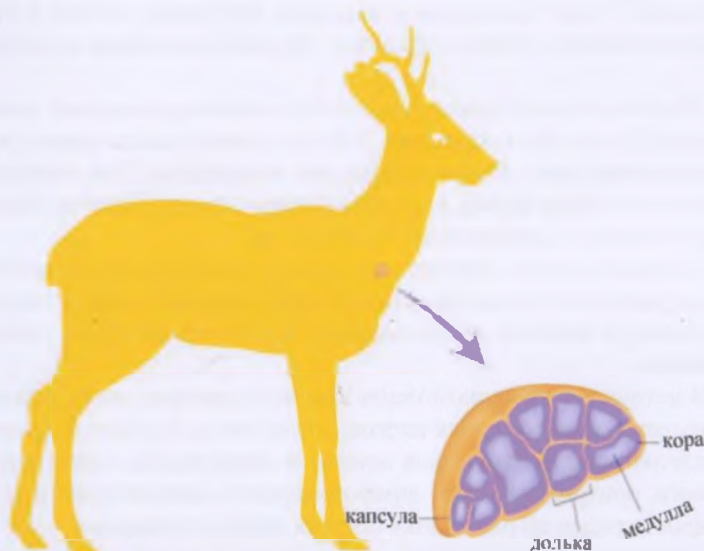


Рисунок 156 – Схема расположения и анатомии тимуса у европейской косули

Развивается тимус из энтодермы задних стенок третьего и четвертого глоточных карманов, образующих выросты (у свиньи из эктодермы третьего жаберного кармана). В окружающей их мезенхиме очень рано

начинают дифференцироваться лимфоциты. В дальнейшем вырасты двух карманов с каждой стороны срастаются в один продольный тяж; на нем появляются утолщения в виде ветвей (будущие дольки). В промежутки между ними врастает соединительная ткань. Одновременно лимфоциты проникают в щели между эпителиальными клетками, последние раздвигаются, их десмосомы вытягиваются в отростки, вследствие чего клетки принимают звездчатую форму (ретикулоэпителиоциты).

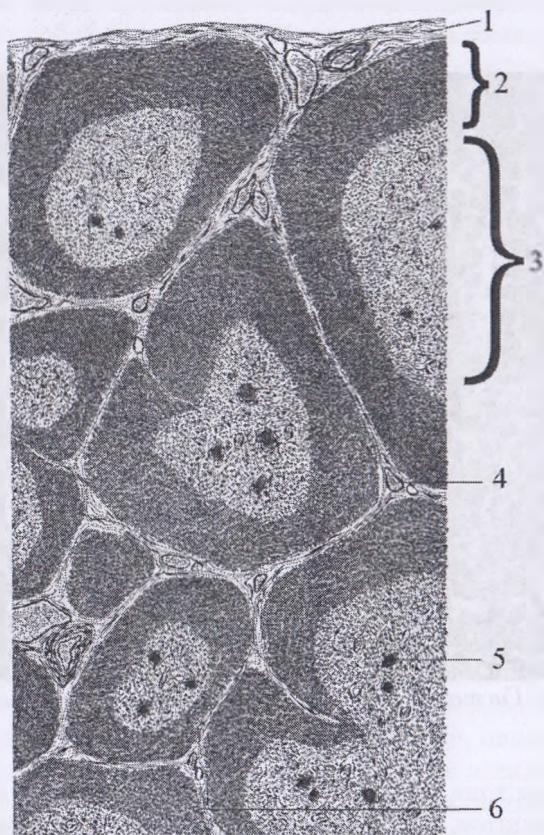


Рисунок 157 – Схема гистологии тимуса млекопитающего.

1 – капсула, 2 – корковая зона, 3 – мозговая зона, 4 – сосуды, 5 – тельца Гассалья, 6 – соединительнотканые прослойки

По строению тимус – дольчатый орган, покрытый соединительнотканной капсулой. Паренхима долек представлена лимфоэпителиальной тканью, которая состоит из: а) отростчатых ретикулоэпителиоцитов,

составляющих основу долек; б) размножающихся Т-лимфоцитов. В дольках тимуса различают периферическую корковую зону (более темную, т.к. в ней располагается большое количество Т-лимфоцитов) и центральную мозговую зону (более светлую, с меньшим количеством лимфоцитов). У продуктивных животных довольно часто дольки отделяются одна от другой не полностью и остаются соединенными. В корковой зоне происходит размножение, антигеннезависимая дифференцировка и селекция Т-лимфоцитов, которые обучаются своей «профессии» и трансформируются в Т-киллеры, Т-хелперы и др.

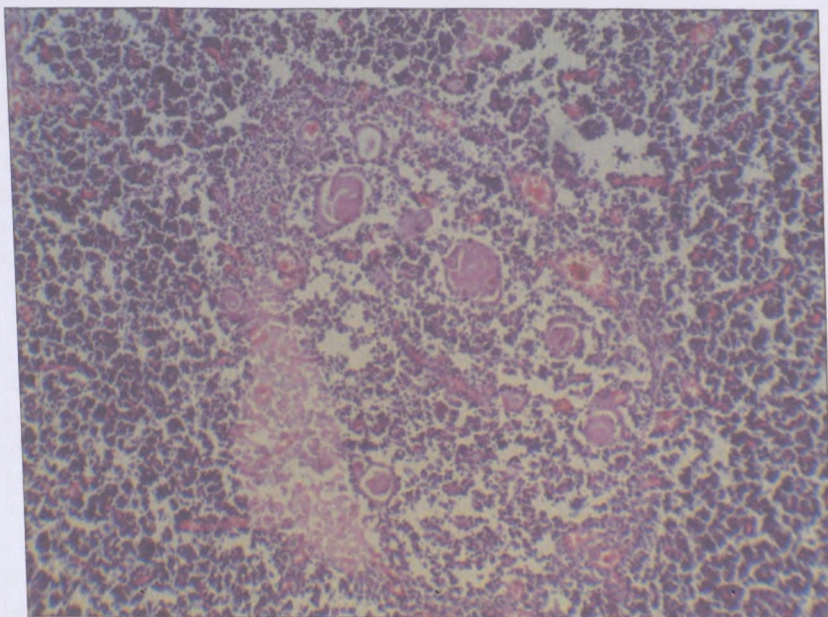


Рисунок 158 – Гистологическое строение тимуса енотовидной собаки.
Множество телец Гассалья

Мозговая зона долек представлена густой сетью крупных ретикулоэпителиоцитов, небольшим количеством Т-лимфоцитов, а также большим количеством макрофагов. Внутри зоны обнаруживаются *тельца Гассалья*, или *тимусные тельца* – представляющие собой концентрически наложенные друг на друга эпителиоциты. Тельца Гассалья дифференцируются из медуллярных эпителиальных клеток тимуса после того, как они теряют экспрессию аутоиммунного регулятора (AIRE). Их функция до конца не известна, однако доказано, что в них выявляется активная экспрессия некоторых пептидных гормонов.

Размеры телец Гассалья (от 20 до более 100 мкм) и их численность увеличивается с возрастом и при стрессах. Однако у некоторых видов домашних животных тимусные тельца – очень динамические сферические и яйцевидные образования, которых у новорожденных очень мало. У большинства мышевидных грызунов тельца Гассалья отсутствуют.

Известно, что тельца Гассалья являются мощным источником цитокиновой TSLP. Тимусный стромальный лимфопоэтин (TSLP) представляет собой белок, принадлежащий к семейству цитокинов, и играет важную роль в созревании популяций Т-клеток посредством активации антигенпрезентирующих клеток.

Тельца Гассалья названы в честь Артура Хилла Гассалья, который открыл их в 1846 году.

Внешние и внутренние факторы (острые или хронические заболевания, интоксикации, облучение, стресс, беременность) вызывают обратимые и не обратимые изменения тимуса, так называемую акцидентальную его эволюцию. В этих случаях из коркового вещества выселяются лимфоциты, уменьшается количество мозгового вещества, происходят значительные колебания количества тимусных телец и изменение клеток паренхимы.

Орган очень богат сосудистыми нервами; помимо них, есть еще нервные волокна, заканчивающиеся в его паренхиме.

В настоящее время функции тимуса связывают с явлениями иммунитета. Однако для него характерна и эндокринная функция. **Гормоны тимуса:** 1) *тимулин* – главный гормон в тимусе, регулирует состав Т-лимфоцитов, играет важную роль в посттимусном «дозревании» Т-лимфоцитов и поддержании их функциональной активности; 2) *тимозин и протимозин* – регулируют изготовление хроматина и размножение (митоз) лимфоцитов; 3) *тимопоэтин* – влияют на нервно-мышечную проводимость и дифференцировку Т-лимфоцитов; 4) *цитокины* – группа регуляторных молекул, в отличие от тимических гормонов – далекодействующих агентов, они короткодистантного действия, участвуют в дифференцировке и пролиферации лимфоцитов. Общая роль гормонов тимуса заключается в способности препятствовать иммунодефицитным состояниям и регулировать иммунные процессы, особенно при иммунопатологии. Максимальный уровень выработки гормонов тимуса в раннем возрасте – до начала полового созревания, но в старости гормоны присутствуют, однако в небольшой концентрации.



Историческая справка.

Артур Хилл Гассаль (13 декабря 1817 года, Теддингтон – 9 апреля 1894 года, Сан-Ремо), британский врач, эпидемиолог, химик, который прежде всего известен своими работами в области общественного здравоохранения и безопасности пищевых продуктов.

Гассаль родился в Мидлсексе, как младший сын из пяти детей в доме хирурга Томаса Гассалья (1771–1844). Он провел свои школьные годы в Ричмонде и поступил в медицинский университет в 1834 году. В 1846 году он опубликовал двухтомное исследование «Микроскопическая анатомия человеческого тела в области здравоохранения и болезней» (первый учебник английского языка по этому вопросу).

Стал знаменитым ученым, когда привлек внимание Королевы Англии и общественности своей книгой 1850 года «Микроскопическое исследование воды, поставляемой жителям Лондона и пригородных районов».

24.3. БУРСА ФАБРИЦИУСА

Историческая справка. Бурса присутствует в клоаке птиц и названа в честь итальянского ученого в области анатомии и хирургии Иеронима Фабрициуса (20 мая 1533 – 21 мая 1619), который описал ее в 1621 году в рукописи «De Formatione Ovi et Pulli» (вышедшая после его смерти). В 1594 году Фабрициус произвел революцию в преподавании анатомии, когда спроектировал первый постоянный театр для публичных анатомических вскрытий.

Бурса Фабрициуса, или клоакальная сумка птиц – это центральный орган системы крове- и лимфопозза птиц, который функционирует, по отношению к В-лимфоцитам, аналогично костному мозгу млекопитающих и ответственен за развитие гуморального иммунитета. У большинства видов домашних птиц она представляет собой небольшое выпячивание стенки клоаки в сторону позвоночника; строение ее подобно толстой кишке. Слизистая оболочка образует здесь высокие складки, расположенные в радиальном направлении по отношению ко входу в сумку. Покрыта она многорядным призматическим эпителием, и лишь в глубине между складками эпителий однослойный призматиче-

ский или кубический. В складках находятся подэпителиальные лимфоидные фолликулы.

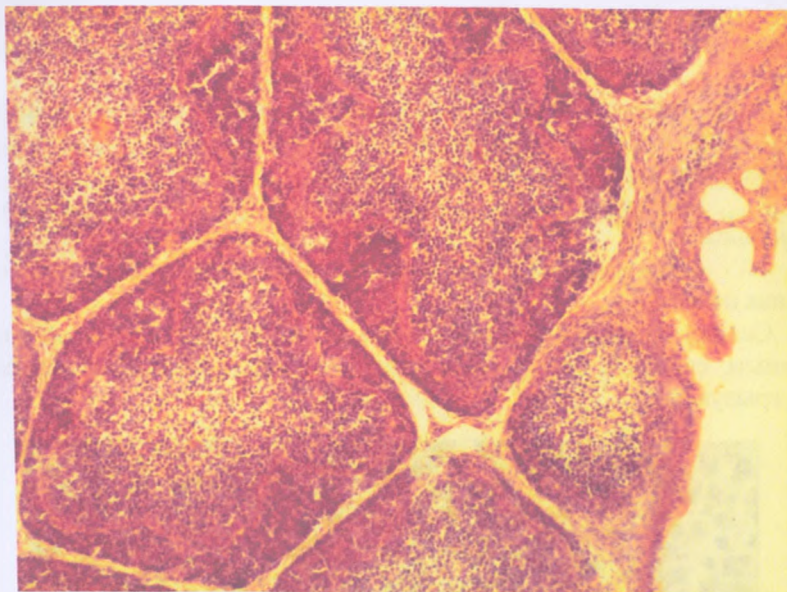


Рисунок 159 – Гистологическое строение бursы Фабрициуса птиц

Фолликулы бursы образованы лимфоидными и ретикулярными клетками, которые образуют:

- корковое вещество (по периферии) – это плотное скопление малых лимфоцитов, занесенных с током крови из костного мозга; макрофагов и ретикулярных клеток;

- мозговое вещество (в центре) - более светлое, т.к. плотность лимфоцитов здесь значительно меньше и они расположены более рыхло, а также имеют большие размеры. Так же здесь присутствуют плазматические клетки, макрофаги, гранулоциты, многоотростчатые дендритные и ретикулярные клетки.

Бурса Фабрициуса, как и тимус, подвергается возрастной инволюции.

24.4. СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка у домашних животных – это кроветворный орган (образование лимфоцитов), который также осуществляет иммунные реакции (фагоцитоз бактерий), гемолитическую (при участии лизолецитина раз-

рушает старые эритроциты, а также в селезенке разрушаются стареющие и поврежденные тромбоциты) и эндокринную (синтез эритропоэтина, стимулирующего эритропоэз) функции, депонирование крови и тромбоцитов. У большинства животных селезенка регулирует обмен углеводов, железа, стимулирует синтез белков, факторов свертывания крови.

В зависимости от того, какая функция выражена больше (соотношение белой и красной пульпы может быть различным), в связи с этим выделяют два типа селезенок:

- *иммунный тип* характеризуется выраженным развитием белой пульпы;
- *депонирующий тип*, при котором значительно преобладает красная пульпа.

Селезенки депонирующего типа свойственны лошади, хищным, жвачным, свинье, а иммунного типа – человеку, кролику и мышевидным грызунам.

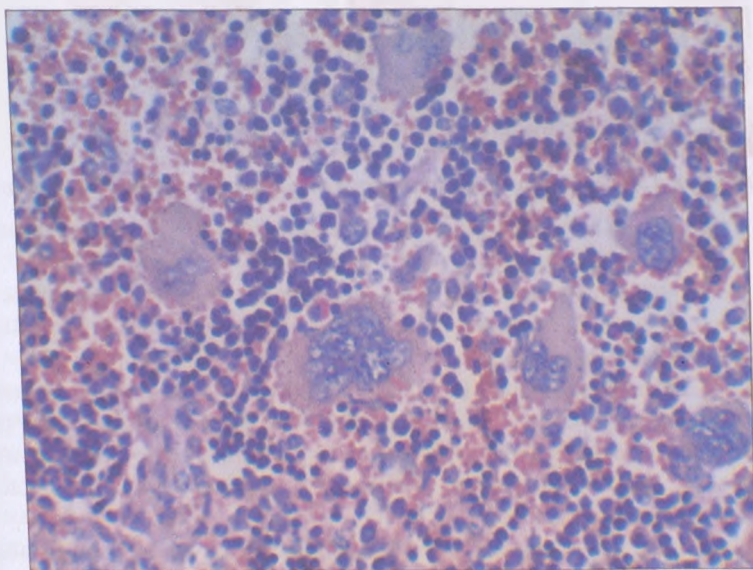


Рисунок 160 – Мегакариоциты селезенки белогрудого ежа

В 2019 году Федотовым Д.Н. впервые установлено, что для белогрудого ежа (обитающего на территории Республики Беларусь) характерен в норме экстрамедуллярный гемопоэз (возникает из красной пульпы селезенки). У ежей вся красная пульпа селезенки пронизана крупными мегакариоцитами. До недавнего времени экстрамедуллярный гемопоэз в

селезенке был установлен в норме трех видов диких животных – у игрунковой мартышки, многозубовой белозубки (семейства землеройковых) и тенрека (щетиновые ежи). Экстрамедуллярный гемопоэз может включать увеличение количества предшественников эритроида, предшественников миелоидов, мегакариоцитов.

В 2009 году коллектив европейских ученых (Swirski F.K., Nahrendorf M., Etzrodt M. и другие) провели исследование на мышах, которое показало, что красная пульпа селезенки образует резервуар для более половины моноцитов организма. Эти моноциты при перемещении в поврежденную ткань превращаются в дендритные клетки и макрофаги, способствуя заживлению тканей.

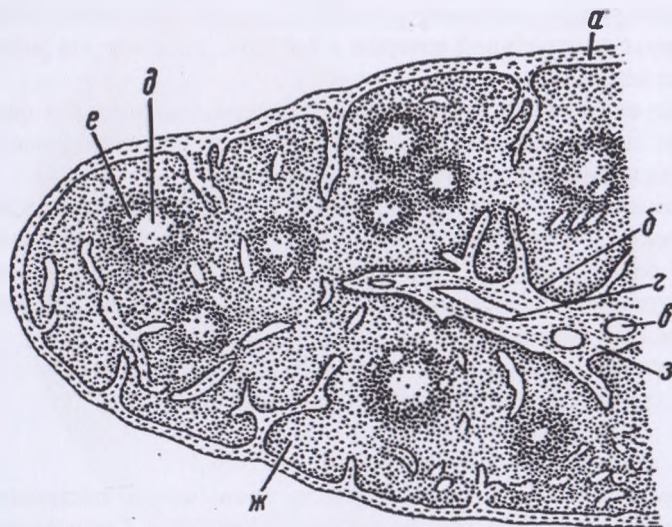


Рисунок 161 – Селезёнка кошки:

а – капсула; б – трабекулы; в – артерия; г – вена; д – лимфоидный фолликул селезёнки; е – центральная артерия; ж – красная пульпа; з – сосудистое влагалище

Микроскопическая структура селезенки. Капсула селезенки в отличие от капсулы лимфатического узла более плотная, построена из соединительной и гладкой мышечной тканей и покрыта серозной оболочкой. От нее внутрь органа отходят трабекулы, также богатые гладкой мышечной тканью. Они разветвляются и соединяются одна с другой, формируя губчатый остов селезенки. Вместе с ними внутрь органа проникают и кровеносные сосуды. У жвачных и свиньи гладкие мышечные клетки из трабекул переходят в пульпу. Особенно много таких волокон

у козы. Между трабекулами селезенки лежит паренхима, или пульпа (белая и красная).

Белая пульпа – это совокупность лимфоидных узелков (фолликулов), лежащих вокруг центральных артерий (которые большей частью лежат эксцентрично). Лимфоидные фолликулы селезенки отличаются по строению от фолликулов лимфатического узла, так как содержат и Т-зоны, и В-зоны. Каждый фолликул имеет 4 зоны:

- реактивный центр (центр размножения);
- мантийная зона – корона из малых В-лимфоцитов памяти;
- маргинальная зона (лимфоциты, макрофаги, ретикулоциты);
- периартериальная зона, или периартериальная лимфоидная

муфта – зона вокруг центральных артерий.

Т-лимфоциты, составляющие 60% всех лимфоцитов белой пульпы, лежат вокруг центральной артерии в 4-й зоне, поэтому эта зона является Т-зоной селезенки.

Следует отметить, что число и размеры лимфоидных фолликулов зависит от типа селезенки, а, следовательно, от вида животных, а также от возраста и иммунного состояния организма.

Красная пульпа селезенки состоит из пульпарных сосудов, пульпарных тяжей и нефилтрующих зон. Пульпарные тяжи в своей основе содержат ретикулярную ткань. Между ретикулярными клетками находятся эритроциты, зернистые и незернистые лейкоциты, плазмоциты на разных стадиях созревания.

Функциями пульпарных тяжей являются:

- распад и уничтожение старых эритроцитов;
- созревание плазмоцитов;
- осуществление обменных процессов.

Синусы красной пульпы – это часть кровеносной системы селезенки. Они составляют большую часть красной пульпы. Относятся к венозной системе. Кровь из синусов может поступать сразу в ретикулярную основу селезенки. Функции синусов – транспорт крови, обмен кровью между сосудистой системой и стромой, депонирование крови. По наличию венозных синусов селезенка подразделяется на два типа: синусный (жвачные, кролики, собаки) и безсинусный (свиньи).

24.5. ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы закладываются во второй половине эмбриональной жизни в виде уплотнений мезенхимы, опутанных сетью лимфатических сосудов. В дальнейшем эти сосуды на периферии зачатка узла сливаются в краевой синус, а стенки их вместе с окружающей

мезенхимой образуют капсулу. От места, где в зачаток вступают кровеносные сосуды, краевой синус отдает множество выростов в виде анастомозирующих лимфатических сосудов, представляющих зачаток центрального синуса узла. Они разделяют ретикулярную ткань на мягкотные тяжи, а потом, когда центральный синус сливается с краевым, отделяют лимфатические узелки. Реактивные центры появляются в узлах еще позже.

К старости лимфоидная ткань частично перерождается, исчезают центры размножения и разрастаются соединительнотканые перегородки.

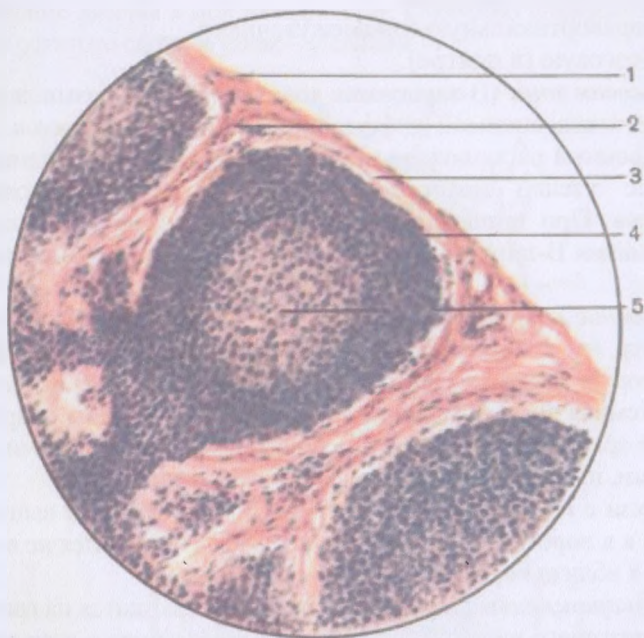


Рисунок 162 – Корковое вещество лимфатического узла.

1 – капсула лимфатического узла; 2 – трабекула лимфатического узла; 3 – краевой синус; 4 – лимфоидный узелок (фолликул) лимфатического узла; 5 – реактивный центр

У взрослых животных лимфатические узлы в разных местах тела неодинаковой величины и формы, приближающиеся к бобовидной. На выпуклой стороне в узле впадают приносящие лимфатические сосуды. Вогнутая его сторона называется воротами – в нее входит артерия, а выходит вена и выносящий лимфатический сосуд. У свиньи приносящий лимфатический сосуд впадает в ворота, а выносящие выходят с выпук-

лой стороны. С поверхности лимфатический узел покрыт плотной соединительнотканной капсулой, от которой внутрь узла отходят перекладины – трабекулы. Приближаясь к центру, они могут разветвляться, соединяться одна с другой и формировать сеть. Капсула и трабекулы содержат гладкие мышечные клетки. Их особенно много у крупных жвачных.

Между трабекулами находится ретикулярная ткань, заполненная лимфоцитами; в ней хорошо заметны участки с большими (на периферии узла) или меньшими (центральные части) их скоплениями.

На срезе лимфоузла различают зоны:

- корковую (снаружи);
- паракортикальную (промежуточная);
- мозговую (в центре).

Корковая зона (В-зависимая зона) – это зона размножения и вторичной антигензависимой дифференцировки В-лимфоцитов. В этой зоне В-лимфоциты расположены компактно в виде лимфоидных узелков. Первичные узелки неактивные, т.к. состоят из покоящихся В-лимфоцитов. При попадании в организм антигена происходит бластотрансформация В-лимфоцитов и формируются вторичные лимфоидные узелки.

Строение вторичного лимфоидного узелка: 1) светлый (реактивный) центр, в котором находятся бластные (незрелые) формы В-лимфоцитов (у крупных жвачных реактивные центры особенно большие); 2) темная зона лимфоидного узелка расположена снаружи – это скопление зрелых В-лимфоцитов с плотными, окрашенными в темный цвет ядрами, и узким ободком цитоплазмы.

В связи с тем, что у свиньи лимфа приносится не к выпуклой стороне узла, а в воротах, эти лимфоидные узелки находятся не в корковом веществе, а вблизи ворот, то есть в глубине узла.

Паракортикальная зона (Т-зависимая) находится на границе коркового и мозгового веществ. Здесь идет размножение и вторичная антигензависимая дифференцировка Т-лимфоцитов, т.е. клетки размножаются при наличии антигена.

Мозговая зона (В-зависимая). В нее из лимфоидных узелков корковой зоны поступают В-лимфоциты и располагаются диффузно в виде тяжей. Их называют мозговыми тяжами или мякотными шнурами. Здесь происходит окончательное созревание поступающих из корковой зоны бластных форм В-лимфоцитов в:

- плазмocyты – вырабатывают антитела, которые позже с лимфой и кровью разносятся по организму;

- В-клетки памяти, которые реагируют на повторное попадание антигена в организм.

От лимфоидных узлов скопления лимфоцитов направляются к центру в виде неправильной формы тяжей – *мякотных тяжей*, положение которых соответствует движению лимфы. Участки лимфоидной ткани, заполненные небольшим количеством лимфоцитов и поэтому более светлой окраски, называют *лимфатическими синусами*. Различают *краевые синусы* – непосредственно под капсулой и *центральные синусы* – в центре узла между мякотными тяжами. Синусы рассматривают как продолжение сильно расширенной полости лимфатических сосудов, поэтому течение лимфы в ней замедленное. Особенно широкие синусы у крупного рогатого скота, а узкие – у свиней.

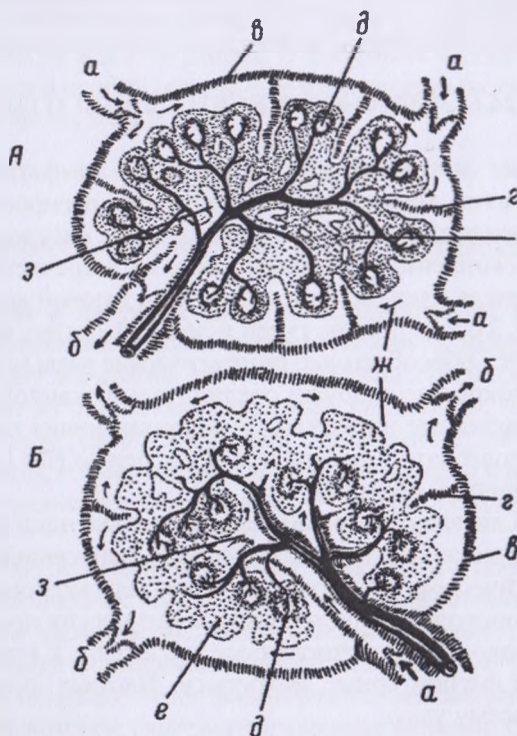


Рисунок 163 – Схема строения лимфатического узла.

А – собаки; Б – свиньи;

а – приносящие лимфатические сосуды; б – выносящий лимфатический сосуд; в – капсула; г – трабекулы; д – лимфатические узелки; е – мякотные тяжи; ж – краевой синус; з – центральный синус

Кровеносные сосуды проникают в лимфатический узел через ворота, следуют по трабекулам и попадают в ткань мягкотных тяжей и лимфоидных узелков. В лимфатических синусах кровеносных сосудов нет. В лимфоидных узелках венозные отделы капилляров имеют щели между клетками эндотелия, через которые форменные элементы крови могут выходить за пределы кровяного русла. Из-за наличия мышечных элементов лимфатические узлы в некоторой степени выполняют депо-нирующую функцию, при их сокращении, участвуют в продвижении лимфы. Такая структура лимфатических узлов определяется их функцией. Фильтрация лимфы осуществляется в узлах в результате замедленного ее продвижения в петлях ретикулярной ткани, как через губку. Кроме того, лимфоциты, а равным образом и клетки ретикулярной ткани и эндотелия, в первую очередь клетки синусов (береговые), выстилающих внутреннюю поверхность капсул и трабекул, способны адсорбировать твердые частички и выделять защитные вещества.

24.6. ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ ПТИЦ

Отсутствие анатомически выраженных лимфатических узлов у многих видов птиц компенсируется широким распространением лимфоидных образований в стенках лимфатических сосудов в виде одиночных узелков и скоплений. Особенно много их встречается в лимфатических сосудах крыла (голуби, вороны, совы) и тазовой конечности (куропатки, тетерева). Только у уток, гусей и лебедей так же, как и у млекопитающих, имеются обособленные лимфатические узлы (шейно-грудные и поясничные), покрытые снаружи соединительнотканной капсулой и содержащие лимфоидные элементы. У водоплавающих птиц лимфатические узлы продолговатой формы и малочисленны (по 1 или 2–3 узла в шейной и поясничной области).

В каждый лимфоузел кряквы впадает только один крупный приносящий лимфатический сосуд и выходит один выносящий.

В лимфатическом узле птиц нет коры или мозгового вещества, и фильтрация происходит в обширных лимфатических пространствах, через которые проходят многочисленные трабекулы, к которым прикреплены округлые фагоцитарные макрофаги. Плотная лимфоидная ткань разбросана по всему узлу.

ГЛАВА 25. СИСТЕМА КОЖНЫХ ПОКРОВОВ

Кожа выполняет разнообразные функции. Как пограничная ткань, она защищает организм от механических, тепловых и других раздражителей, благодаря богатой васкуляризации представляет депо крови и поэтому регулирует теплоотдачу, играет большую роль в водном обмене, дыхании и выделении. Будучи одним из органов чувств, кожа у домашних животных участвует в осуществлении связи организма и окружающей его среды; при помощи разнообразных чувствительных окончаний она выполняет функцию осязания.

Такое многообразие функций кожи определяется не только ее сложным строением, но также говорит о значении ее здорового состояния и вместе с этим о значении ухода за кожей как средства стимулирования деятельности всего организма. В некоторых частях организма кожа превращается в особые органы – ее производные (волосы, когти, рога, копыта, молочная железа и др.).

25.1. КОЖА

Кожа животных состоит из трех слоев – эпидермиса, дермы и гиподермы.

Эпидермис – наружная часть кожи, представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием неодинаковой толщины в разных местах; особенно значителен его пласт в безволосых местах кожи. Эпидермис состоит из пяти слоев: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой (самый наружный). Эпидермис у домашних животных, как правило, пигментирован по всей поверхности или в виде пятен, и пигмент сосредоточен в шиповатом и главным образом в базальном слоях.

Базальный слой является основой эпидермиса и построен из одного ряда призматических клеток – базальных кератиноцитов, связанных друг с другом десмосомами. Митотическая активность клеток этого слоя обеспечивает формирование выпшележащих структур эпидермиса. Среди клеток базального слоя располагаются меланоциты – дендритические клетки, которые синтезируют пигмент меланин. Отростки меланоцитов распространяются между кератиноцитами. Меланин накапливается в базальных кератиноцитах над апикальной частью ядра, образуя защитный экран от ультрафиолетового и радиоактивного излучения. Различают два основных класса меланинов: эумеланины – придающие коже и волосам коричневый и черный цвет; феомеланины – обуслови-

вающие цвет волос от желтого до красно-коричневого. Уменьшение с возрастом у домашних животных количества и активности фолликулярных меланоцитов приводит к прогрессирующему поседению волос.

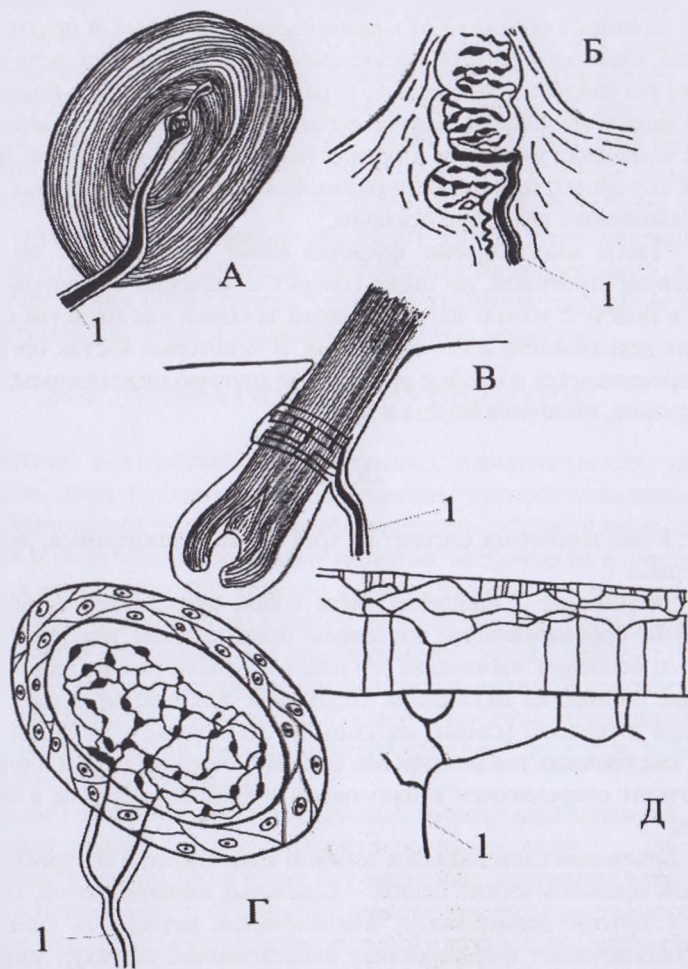


Рисунок 164 – Схематическое изображение рецепторов кожи. А – тельце Фатера-Пачини, Б – мейснерово тельце, В – нервное сплетение вокруг волосяной луковицы, Г – колба Краузе, Д – свободное нервное окончание: 1 – нерв

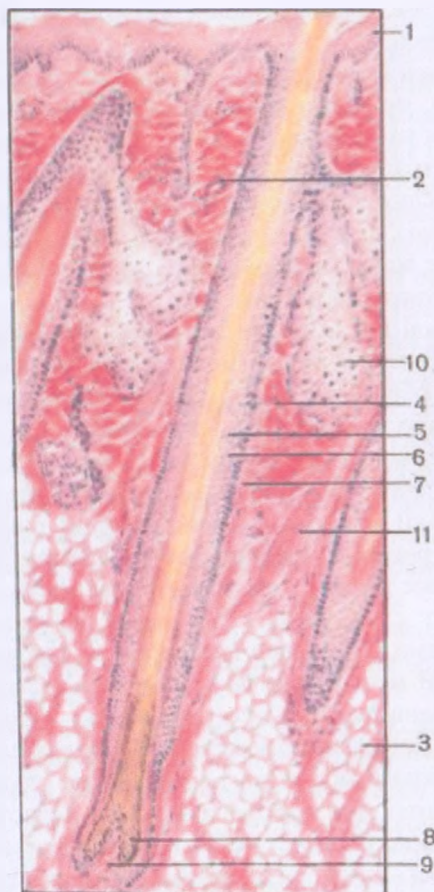


Рисунок 165 – Кожа с волосом.

1 – эпидермис; 2 – собственно кожа; 3 – подкожная клетчатка; 4 – корень волоса; 5 – внутреннее корневое влагалище; 6 – наружное корневое влагалище; 7 – волосяная сумка; 8 – волосяной фолликул; 9 – сосочек волоса; 10 – сальная железа; 11 – мышца, поднимающая волос.

В базальном слое также располагаются отростчатые клетки Лангерганса – внутриэпидермальные макрофаги, выполняющие антиген-представляющую функцию для Т-хелперов.

Шиповатый слой состоит из клеток многоугольной формы – шиповатых кератиноцитов с множеством коротких отростков в виде шипов, при их помощи они соединяются, образуя десмосомы. В этом слое (иногда и в базальном) встречаются клетки Гринштейна – разновидность

тканевых макрофагов, выполняющих антиген-представляющую функцию для Т-супрессоров.

Зернистый слой охватывает 2–4 ряда клеток, содержащих включения кератогиалина; он окрашивается ядерными красителями, поэтому хорошо выделяется на препаратах. В его клетках много РНК, что говорит о происходящем здесь синтезе белков, очевидно кератогиалина, материалом для чего служат тонофибриллы (правда, происхождение этого вещества неизвестно). Клетки зернистого слоя, будучи еще живыми, участвуют в обмене веществ, однако в их цитоплазме и ядрах уже появляются первые признаки дегенерации.

Блестящий слой представлен полоской, отличающейся оксифильностью и блеском. В ней не видно ни ядер, ни клеточных границ.

Роговой слой образован полностью ороговевшими безъядерными клетками — корнеоцитами, которые складываются в роговые чешуйки или пластины, образовавшиеся в результате полной дегенерации клеток и появления настоящего рогового вещества кератина. Между чешуйками имеются пузырьки воздуха, способствующие сохранению тепла. С поверхности кожи роговые чешуйки слущиваются. Чем быстрее размножаются базальные клетки, тем более усиливается ороговение и тем быстрее происходит слущивание. Эти процессы находятся в прямой связи с механическими влияниями на кожу и на снабжение ее питательными веществами. В местах, где кожа покрыта волосами и эпидермис бывает меньшей толщины, процесс ороговения упрощается; на таких участках эпидермис построен менее сложно и состоит лишь из трех слоев — базального, шиповатого и рогового. После слущивания роговые чешуйки задерживаются между волосами в виде перхоти.

У птиц эпидермис образует на поверхности защитные складочки (щитки). Процесс ороговения здесь происходит без образования кератогиалина, так как зернистый и блестящий слои не выражены. Кожный пигмент образуется не в клетках производящего слоя эпидермиса, а проникает сюда вторично от клеток дермы, имеющих звездчатую форму.

Дерма — соединительнотканная часть кожи — состоит из трех компонентов: волокон, основного вещества и немногочисленных клеток.

Дерма является опорой для волос, когтей, потовых и сальных желез, сосудов и нервов. В дерме выделяют два слоя: сосочковый и сетчатый.

Тонкий верхний сосочковый слой, состоящий из аморфного бесструктурного вещества и тонких соединительнотканых (коллагеновых, эластических и ретикулярных) волокон, образует сосочки, залегающие между эпителиальными гребнями шиповатых клеток. Более *толстый*

сетчатый слой распространяется от основания сосочкового слоя до подкожной жировой клетчатки (гиподермы); строма его состоит главным образом из пучков толстых коллагеновых волокон, расположенных параллельно поверхности кожи. Дерма относительно бедна клетками. В некоторых участках сосочкового слоя расположены гладкие мышечные волокна, преимущественно связанные с волосными луковицами (мышцы, поднимающие волос). В сосочковом слое дермы у домашних млекопитающих располагаются *эрогенные зоны*, пронизанные инкапсулированными нервными окончаниями, состоящие из внутренней колбы и окружающей ее капсулы, выполняют специфические функции. Так, пластинчатые *тельца Фатера-Пачини* и осязательные *тельца Мейснера* — в коже мякишей (у человека — в коже ладоней), стенках ушных раковин, губ, век, половых органов (головка полового члена, половые губы, клитор), в сосках молочных желез. Тельца Фатера-Пачини (открыты в 1835 г.) состоят из отростков измененных клеток реснитчатого эпителия с вторично-чувствующими ресничками, контактирующими с мембраной конца нервного отростка, а сердцевина тельца — из видоизмененных шванновских клеток. В дерме в области клитора, половых губ и головке члена присутствуют также *тельца Догеля* — округлые инкапсулированные чувствительные окончания миелиновых нервных волокон, которые своим расположением создают половые эрогенные зоны (реагируют только на давление).

Сосочковый слой у некоторых домашних животных содержит обилие клеток гистиоцитарного ряда (определяет защитную функцию сосочкового слоя), а находящиеся здесь пигментные клетки вместе с меланоцитами эпидермиса осуществляют пигментацию кожи.

Характер переплетений и толщина сетчатого слоя определяют толщину кожи в целом, зависят от вида животного, возраста, пола, механических условий данной области и играют большую роль в приспособлении кожи к движению тела.

У свиней дерма не подразделяется на слои, поскольку корни щетины пронизывают всю дерму насквозь и погружаются в подкожную клетчатку. Во всех полях зрения выступы эпидермиса внедряются в дерму в косом направлении, их длина составляет от 80 до 300 мкм.

У птиц дерма построена по такому же типу, как и у млекопитающих, но гораздо меньшей толщины.

Гиподерма (подкожная клетчатка) связывает кожу с более глубоко лежащими тканями; в ней откладывается жир, являющийся не только запасом для питания, но одновременно смягчающий толчки и удары. В состав этого слоя входит типичная рыхлая соединительная ткань, преобразующаяся в жировую.

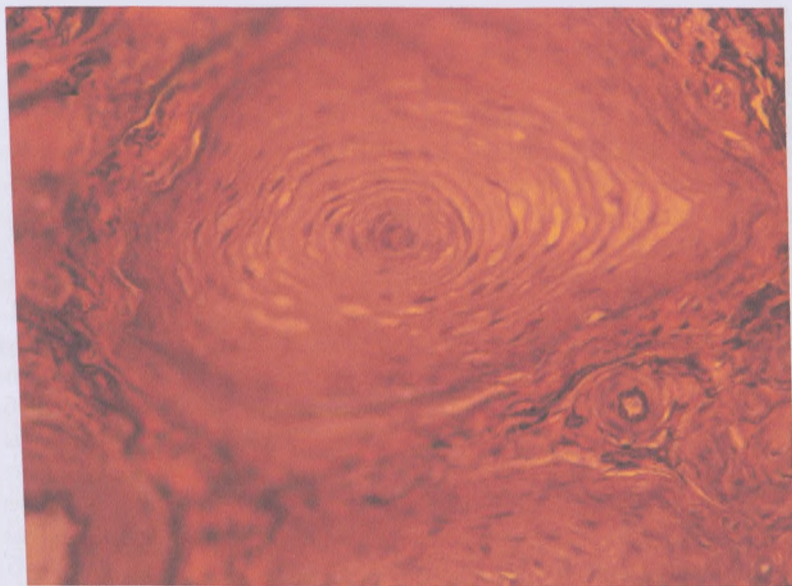
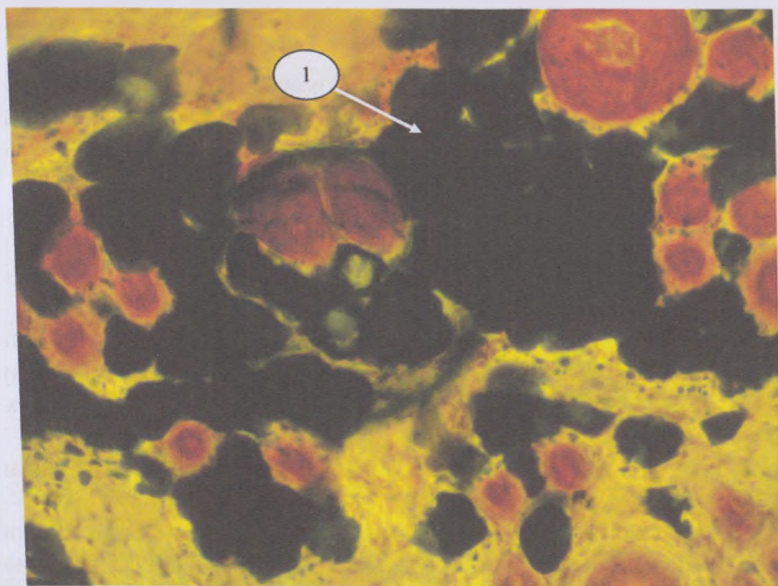


Рисунок 166 – Тельце Фатера-Пачини в коже губ половых самки



*Рисунок 167 – Строение гиподермы кожи (окраска суданом черным В)
1 – адипоциты*

Там, где кожа малоподвижна, подкожный слой пронизан туго натянутыми соединительнотканными пучками, прикрепляющими ее к фасциям и надкостнице; где кожа более подвижна, но мало жировых отложений, подкожный слой образован из соединительнотканных пластинок. В большинстве участков этого слоя есть жировая ткань в виде жировых долек, форма и расположение их определяются ходом кровеносных сосудов, положением соединительнотканных пластинок, окружающих эти дольки, и механическими факторами. В гиподерме расположена крупноячеистая глубокая венозная сеть.

25.2. САЛЬНЫЕ И ПОТОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

В коже расположены сальные и потовые железы.

Сальные железы продуцируют кожное сало – секрет, служащий для смазки поверхности кожи и волос. По строению их относят к простым, а у лошади и собаки – к разветвленным, трубчато-альвеолярным железам; их короткий выводной проток открывается во влагалище волоса. Сальные железы всегда находятся по соседству с волосами между их корнями и мышцами, поднимающими волосы. Последние при сокращении прижимают железы к волосному влагалищу и дерме, что способствует выведению секрета. Чем больше величина волоса, тем больше и железа. На периферии концевого отдела сальной железы находятся вполне жизнеспособные клетки, размножающиеся митотически. По мере образования новых клеток старые оттесняются к центру. В связи с этим они теряют контакт с окружающими железу капиллярами и потому, лишаясь питательных веществ и кислорода, подвергаются жировому перерождению и постепенно превращаются в жировые тельца, представляющие секрет, то есть сальные железы являются голокриновыми.

Распределены эти железы в коже неравномерно. Их нет в коже сосков вымени жвачных, в коже носогубного зеркала, в коже носового зеркала хищных и мелких жвачных, на подошвенных мякишах, костях, рогах. Форма желез на поперечных срезах различная. Так, встречаются поперечные сечения сальных желез в виде треугольника, круга или овала. Для коз характерно то, что альвеолы сальных желез часто вытянуты в сторону наклона волос и плотно прилегают одна к другой. Протоки обеих желез ампуловидно расширяются и впадают в полость фолликулов недалеко друг от друга или перед впадением объединяются. У пуховых волос коз сальные железы не обнаружены.

Потовые железы – простые трубчатые железы, вырабатывающие и выделяющие пот. Их концевые отделы лежат также в дерме (глубже сальных желез) в виде длинных слепых трубок, завитых в клубок у ло-

шади, собаки и свиньи и лишь немного извитых у жвачных и кошки. Основу их стенки составляет однослойный кубический эпителий. Снаружи от последнего располагаются миоэпителиальные клетки. Секреторный отдел потовой железы переходит постепенно в выводной проток. Проток открывается в волосяное влагалище выше устья сальных желез и лишь иногда свободно на поверхности кожи. В последнем случае, проходя через эпидермис, он извивается в виде штопора.

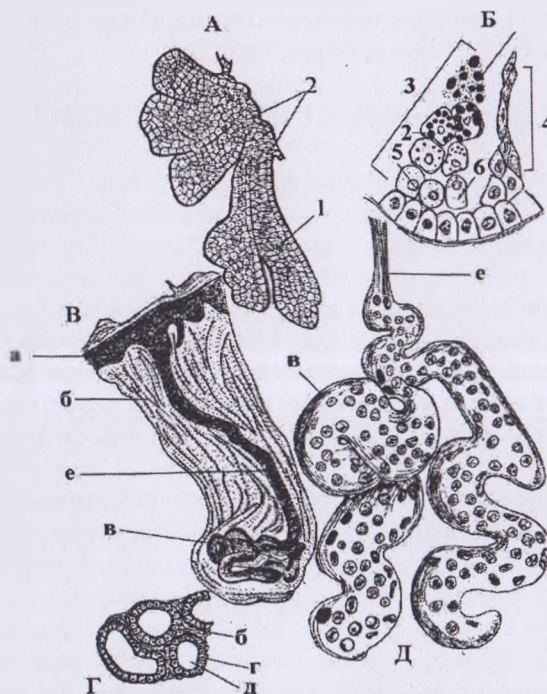


Рисунок 168 — Схематическое изображение кожных желез млекопитающего.

Продольный разрез сальной железы при слабом (А) увеличении и образовании жирового секрета в участке конечного отдела (Б); 1 — конечный отдел железы, 2 — секрет, 3 — последовательные стадии образования жирового секрета, 4 — образование роговых чешуек, 5 — ядро железистой клетки, 6 — ее цитоплазма; В — общий вид потовых желез, Г — конечный отдел потовой железы (поперечный разрез), Д — общий вид потовой железы; а — эпидермис кожи, б — соединительная ткань кожи, в — конечный отдел, г — эпителий конечного отдела, д — просвет конечного отдела, е — выводной проток железы.

По характеру секреции потовые железы бывают мерокриновые (экриновые) и апокриновые. Первые содержат в клетках включения гликогена, жиров, солей мочевых кислот. Секрет их на 98–99% состоит из воды и представляет собственно кожный пот, содержащий ничтожное количество органических веществ и лишенный запаха. Развиваются эти железы большей частью без связи с зачатками волос, поэтому располагаются на маловолосистых или безволосых участках кожи. Они широко распространены у человека (особенно на ладони и подошве); у животных они есть лишь в ограниченных безволосых местах (в мякишах). Эти железы служат для выделения воды и вместе с этим – для терморегуляции.

Апокриновые железы, с более широкими просветами, всегда связаны с волосными влагалищами, поэтому распространены по всей коже. Их секрет отрывается в виде частичек цитоплазмы железистых клеток. Поэтому он более концентрированный, содержит частички цитоплазмы и обладает запахом, специфичным не только для животных разных видов, но имеющим даже индивидуальные оттенки.

У птиц кожа не участвует в экскреторной функции, что выполняется органами дыхания и выделения. Поэтому у них кожные железы отсутствуют, а из региональных желез имеется *копчиковая железа*, представляющая комплекс сальных желез, служащих для предохранения перьевого покрова от смачивания.

25.3. ЦЕРУМИНОЗНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Церуминозные железы – это специализированные потовые железы, расположенные подкожно во внешнем слуховом канале. Церуминозные железы – это простые спиральные трубчатые железы, состоящие из внутреннего секреторного слоя клеток и наружного миепителиального слоя клеток. Они классифицируются как апокринные железы, которые объединяются в более крупные протоки, которые затем стекают в защитные волоски во внешнем слуховом канале. Здесь они производят ушную серу, смешивая их секрецию с кожным салом и мертвыми эпидермальными клетками. Ушная сера сохраняет барабанную перепонку податливой, смазывает и очищает наружный слуховой канал, герметизирует канал, убивает бактерии и служит барьером для улавливания посторонних частиц (пыли, грибковых спор и т. д.), покрывая защитные волоски уха, делая их липкими.

25.4. АНАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Анальные железы (параанальные железы, или перианальные синусы) – производные потовых и сальных желез у млекопитающих. Открываются в полость задней кишки или рядом с анусом. Выделяют пахучую жидкость (секрет). Используются животными для узнавания друг друга (внутривидовой идентификации), привлечения партнеров (апелленты), отпугивания врагов (служат в качестве репеллента), а также для мечения занятой территории.

Анальные железы встречаются у многих хищных (скунс, морская выдра, почти все собачьи), но их нет, в частности, у таких хищных, как медведи и каланы. У собак железы опорожняются в норме при дефекации, но могут «выстрелить» также при активных движениях или при стрессе.

Анальные железы по гистологическому строению напоминают в большей степени сальные железы и содержат расширенные выводные протоки. У большинства хищных животных анальные железы – трубчатые, изредка альвеолярные. По бокам протоков располагаются секреторные эпителиоциты с пенистой или зернистой цитоплазмой (в зависимости от назначения секретов у разных животных). В составе железы характерно большое наличие миоэпителиальных клеток.

25.5. ТАЙСОНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Препуциальные или тайсоновые железы были впервые открыты Эдвардом Тайсоном, а в 1694 году полностью описаны Уильямом Купером, который назвал их железами Тайсона (в честь Тайсона). Они описаны как модифицированные сальные железы, гроздевидной формы, расположенные вокруг короны и внутренней поверхности крайней плоти пениса. Эти железы многочисленны во внутреннем листке крайней плоти полового члена у млекопитающих, но функциональное значение их точно не установлено. Считается, что они чаще всего встречаются в баланопрепуциальной борозде. Их секрет может быть одним из компонентов смегмы. У некоторых грызунов имеют значение при внутривидовых и половых взаимоотношениях (пахучие железы). Тайсонова железа самцов кабарог производит сильно пахнущие вещества, которые имеют экономическое значение, так как они используются в парфюмерии. Иногда секрет железы играет роль в мечении территории (у серых волков и африканских гиеновых собак).

Тайсоновые железы у некоторых животных представляют собой видоизмененные сальные железы, которые появляются парами в виде

отверстий с обеих сторон уздечки полового члена. У разных животных количество желез не постоянно, а число их варьирует 10–100. Иногда они настолько слабо развиты, что не имеют характера гроздевидных, а являются в виде разветвленных или даже простых трубочек.

Преуциальные железы самок животных иногда называют *клиторальными железами*.

25.5.1. Перламутровые (жемчужные) папулы полового члена

У самцов приматов часто встречаются *перламутровые (жемчужные) папулы полового члена*, которые представляют собой крошечные комочки, видимые в аккуратных рядах вокруг короны головки полового члена. Они могут встречаться в виде одного ряда или нескольких упорядоченных колец, окружающих корону. Они многочисленны, однородны, симметричны и имеют форму купола и размер до 3 мм. Гистологически они напоминают ангиокератомы. Перламутровые (жемчужные) папулы полового члена не являются железами (часто *ошибочно их называют преуциальными железами*), а являются просто утолщениями кожи и не участвуют в образовании смегмы.

25.6. СЛЕЗНЫЙ АППАРАТ

Слезная железа по гистологической структуре сложная трубчато-альвеолярная. Ее выводные протоки открываются вблизи складки конъюнктивы верхнего века. Они выстланы двухслойным кубическим эпителием или призматическим эпителием. Последний с уменьшением диаметра протоков становится все ниже, постепенно превращается в низкий однослойный кубический эпителий и переходит в узкие вставочные отделы, где становится почти плоским. В клетках концевых отделов, выделяющих слезы, круглое ядро занимает центральное положение, цитоплазма окрашивается кислыми красителями. У мелких жвачных и хищных попадают отдельные клетки с базофильной цитоплазмой и включениями слизи. У свиньи концевые отделы содержат в основном такие клетки. Слезные железы обильно снабжаются нервами, связанными не только с сосудами и соединительной тканью, но и с железистыми клетками.

Слезный бугорок покрыт многослойным плоским эпителием с бокаловидными клетками на поверхности. У парно- и непарнокопытных, а иногда у хищных в основной соединительной пластинке встречаются лимфатические узелки, а у лошади и собаки здесь еще находят добавочные слезные железы.

Слезный мешок покрыт изнутри многослойным призматическим, а у свиньи – переходным эпителием. Его соединительнотканная основа богата лимфоидной тканью.

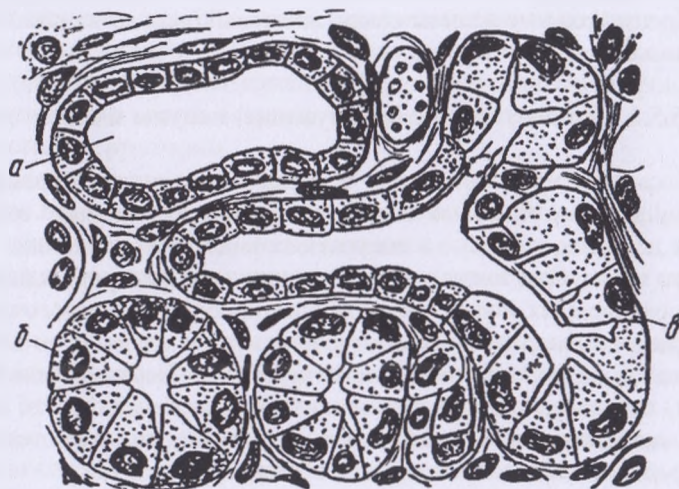


Рисунок 169 – Слёзная железа овцы:

а – мелкий выводной проток; б – железистые клетки с круглыми ядрами; в – слизистые клетки

Слезно-носовой канал также выстлан многослойным призматическим эпителием. В его собственной пластинке часто встречаются подэпителиальные лимфатические узелки, венозные сплетения, образующие даже кавернозный слой, а иногда – небольшие слезные железки в концевом отделе.

Гистофизиологические особенности. Слезы образуют на поверхности роговицы, склеры и конъюнктивы слезную пленку, выполняющую защитную функцию. Кроме собственно слез, секретлируемых главной и добавочными слезными железами, в образовании слезной пленки и слезной жидкости, из которой она состоит, принимают участие и секреты расположенных на конъюнктиве век – мейбомиевых желез, крипт Генле, бокаловидных желез конъюнктивы Бехера, на конъюнктиве склер – желез Манца, на ресничном крае век – желез Цейса (сальные) и Молля (потовые), а у некоторых животных еще и железы Гардера или железы мигательной перепонки.

Со слезой после ее секреции слезными железами смешиваются секреты других желез и секреторных клеток, которые в совокупности образуют слезную жидкость:

- бокаловидные железы конъюнктивы Бехера – секретируют муцины, распределены диффузно по всему эпителию конъюнктивы, больше всего сконцентрированы на слезном мясе (*caruncula lacrimalis*) у внутреннего (медиального) угла глаза;

- крипты Генле – секретируют муцины, располагаются в конъюнктиве век у дистального края хряща;

- железы Манца – секретируют муцины, располагаются в конъюнктиве склер у лимба роговицы;

- мейбомиевы железы – секретируют холестерин и триглицериды (придающие гидрофобные свойства краю век), представляют собой видоизмененные сальные железы, располагаются в хрящах век, выводные протоки открываются в ресничном крае век, ближе к конъюнктивальной поверхности;

- железы Цейса – секретируют липиды, сальные железы, располагаются под эпителием возле волосяных фолликул ресниц, в которые открываются выводные протоки;

- железы Молля – видоизмененные потовые железы, выводные протоки находятся на ресничном крае век, за ресницами снаружки от выводных протоков мейбомиевых желез (секрет содержит липиды);

- эпителиальные клетки роговицы и конъюнктивы – выделяют продукты жизнедеятельности, среди которых: иммуноглобулины класса Е, гидролитические ферменты, аминокислоты, мочевины, эпидермальный фактор роста и другие.

В нормальных условиях слезные железы у животных вырабатывают от 0,5 до 3 мл слезной жидкости в сутки, так называемую базовую слезу. Во время сна ее секреция значительно снижается. У человека при плаче, вызванном психоэмоциональными состояниями (гнев, боль, радость, депрессивное состояние), также происходит рефлекторное выделение слезы, обусловленное близким расположением в головном мозге слезовыделительных и эмоциональных нервных центров, механизм его эволюционного возникновения до конца не выяснен. Плачут ли животные при психоэмоциональном состоянии – вопрос остается спорным.

25.7. ВОЛОСЫ

Волосы – производные кожи, представляющие врастания в ее глубину как эпидермиса, так и дермы – *фолликулы волос*. Наружная соединительнотканная оболочка фолликула называется *волосяной сумкой*. Ба-

зальной мембраной она отделяется от эпителиальных частей — *эпителиального фолликула волоса*. Переход эпидермиса в эпителиальный фолликул образует воронку, продолжающуюся в эпителиальный канал, заполненный корнем волоса. Если бы ороговение эпителиального фолликула происходило так, как эпидермиса, — перпендикулярно к базальной мембране, то закономерно построенный волос образоваться не мог. В действительности волос растет за счет концевой части эпителиального фолликула, так называемой *луковицы волоса*: различные части ее продуцируют отдельные слои волоса и определяют его рост в дистальном направлении.

Строение волоса. В развитом волосе различают стержень и корень. *Стержень волоса* — это его часть, находящаяся на поверхности кожи. В нем три слоя: центральный — мозговое вещество, периферический — корковое вещество и наружная тонкая оболочка — кутикула волоса. *Мозговое вещество* содержит еще не совсем ороговевшие клетки с остатками ядер и, если волос пигментирован, с зернышками пигмента. В тонких волосах мозгового вещества может и не быть. *Корковое вещество* — основная масса волоса. Оно состоит из веретенообразных ороговевших клеток с остатками ядер, пронизанных тонофибриллами, придающими волосу прочность. Эти клетки содержат пузырьки воздуха и гранулы пигмента меланина. Они возникают как в эпидермисе, так и в меланоцитах волосяной сумки под влиянием фенолоксидазы. *Кутикула волоса* построена из роговых чешуек, лишенных ядер. Форма и расположение чешуек подобны черепице и типичны для домашних животных разных видов, что позволяет под микроскопом определить их видовую принадлежность.

Различают волосы покровные — длинные, всегда с мозговым веществом; щетинистые (ость) — тонкие у основания и утолщенные у вершины, немного извитые, часто с мозговым веществом; шерстные — нежные, сильно извитые, большей частью без мозгового вещества. *Корень волоса* представляет часть его, скрытую в глубине кожи. По отношению к поверхности кожи корень волоса располагается под углом. Расширенный конец его называется волосяной *луковицей* — без границ переходит в живые клетки эпителиального фолликула, а растающая в нее дерма — *волосяным сосочком*.

Окружающий корень волоса эпителиальный фолликул разделяется на наружное и внутреннее корневые влагалища, а покрывающая его соединительная ткань называется волосяной сумкой.

Наружное корневое влагалище служит продолжением эпидермиса. Выше устья сальных желез (как и в эпидермисе) в нем различают три слоя — базальный из высоких призматических клеток, шиловатый из уп-

лющеных ромбовидных клеток и роговой. По направлению к луковице влагалище становится тоньше вследствие исчезновения рогового слоя и в области луковицы переходит в один ряд клеток. От соединительнотканых частей оно отграничивается бесструктурной пластинкой – стекловидной оболочкой, играющей роль базальной мембраны.

Внутреннее корневое влагалище располагается центральнее наружного влагалища, ниже устья сальных желез. В нем несколько рядов пигментированных клеток. Самый наружный (бледный эпителиальный слой) из них граничит с наружным корневым влагалищем и состоит из одного ряда плоских клеток, посылающих свои отростки в щели между клетками следующего слоя (гранулодержающий эпителиальный слой). Эти клетки очень оксифильны и сильно преломляют свет. В них имеются зернышки трихогиалина – промежуточного продукта при образовании кератина. С усилением ороговения количество трихогиалина уменьшается. От корня волоса внутреннее влагалище отграничивается *кутикулой влагалища* – продолжением кутикулы волоса.

У крупного рогатого скота часто можно видеть, что внутреннее корневое влагалище лежит не только ниже устья сальных желез, но и переходит в эпидермис. В таких случаях кутикула влагалища является продолжением рогового слоя эпидермиса, внутреннее корневое влагалище – блестящего и зернистого слоев, а наружное – шиповатого и базального слоев.

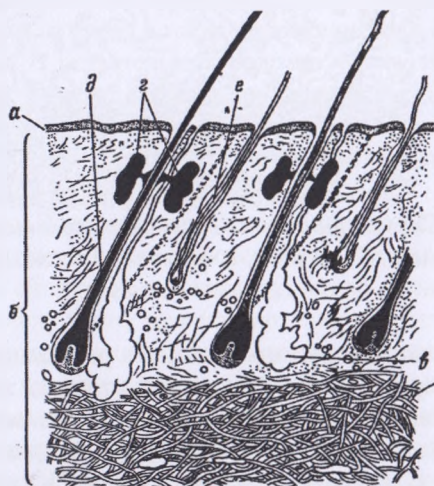


Рисунок 170 – Схема строения кожи с волосом грубошёрстных овец:

а – эпидермис; б – дерма; в – потовая железа; з – сальная железа;
д – первичный фолликул; е – вторичный фолликул

Волосная луковица представляет матрикс, за счет которого растет волос и внутреннее корневое влагалище. Ороговение клеток в области луковицы только начинается. Чем дальше от луковицы вверх, тем ороговение интенсивнее как в корне волоса, так и во внутреннем корневом влагалище.

Волосная сумка состоит из соединительнотканых пучков (наружных продольных и внутренних кольцевых) и хорошо развита лишь в толстых волосах. Покрыта она сетью кровеносных капилляров; дно ее утолщено и вдается в виде волосаного сосочка в волосаную луковицу. Со стороны волоса, образующей с эпидермисом острый угол, прикрепляется мышца – *подниматель волоса*. Между мышцей и корнем волоса залегают сальные железы.

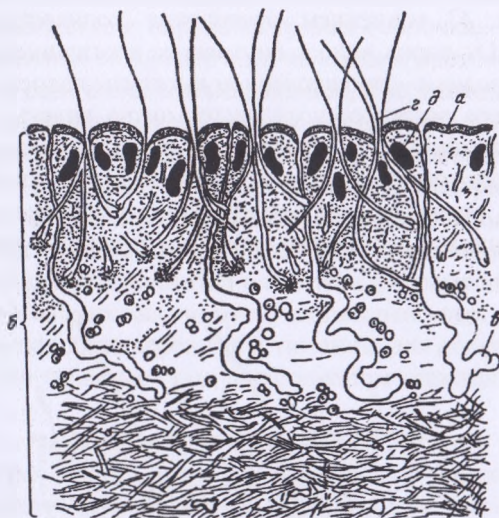


Рисунок 171 – Схема строения кожи с волосом тонкорунных овец:

а – эпидермис; б – дерма; в – потовая железа; г – волос;
д – сальные железы

Щетинистые волосы свиньи на концах раздваиваются.

Извитость шерсти у некоторых продуктивных животных, рассматриваемая как признак хорошего ее качества, объясняется тем, что извитыми являются волосаные сумки. Поэтому и каждая шерстинка становится извитой уже с момента ее возникновения. У грубошерстных овец имеются первичные и вторичные волосаные фолликулы. В первичных находится *ость*, или грубый волос, а во вторичных – тонкие шерстинки, или *пух*.

У крупного рогатого скота волосяные фолликулы отчетливо разграничены на первичные и вторичные. Первичные фолликулы прямые, групп и пучков не образуют, располагаются одиночно, наклонно по отношению к поверхности кожи. Перед волосяной луковицей отмечаются резкое истончение фолликулов и загибание их в сторону, противоположную наклону. Вторичные фолликулы, как правило, располагаются скоплениями до восьми штук и выстроены в ряд.

Волосяные фолликулы коз отчетливо разграничены на первичные и вторичные, залегают наклонно. В месте окончания внутреннего волосяного влагалища отмечается отчетливое углубление в стенке волосяного фолликула с внутренней его стороны. Перед волосяной луковицей волосяной фолликул истончается и загибается под тупым углом в сторону, противоположную наклону. Вторичные волосяные фолликулы прямые, располагаются скоплениями по 2–5 штук.

В коже свиней волосяные фолликулы располагаются одиночно. Групп и пучков не образуют, внедряются в кожу в различных направлениях. Дистальные участки многих фолликулов погружены в подкожную жировую клетчатку. Встречаются фолликулы, которые в области волосяных луковиц крючковидно загибаются в различных направлениях. Вторичные фолликулы, как правило, волнообразно изогнуты.

Осязательные волосы толстые, длинные и упругие. Концентрируются обычно возле губ, век, ноздрей. Как показывает название, они обладают наполненными кровью синусами, или полостями между слоями волосяной сумки, которая в таких волосах развита очень хорошо, как и сальные железы. В осязательных волосах у копытных между двумя слоями волосяной сумки проходит множество соединительнотканых перекладин, вследствие чего синус напоминает пещеристое тело. У хищных перекладин нет и синус принимает форму кольца. У этих волос отсутствуют мышцы-подниматели волос.

Смена волос. Волосы растут только до определенной длины, оставаясь в таком положении, сменяются. Если это происходит с волосяным покровом на обширной площади, то такую смену называют линькой. Различают смену волос возрастную, происходящую до половозрелого возраста, периодическую, связанную со временем года, и перманентную, которая происходит у животных непрерывно. Линька начинается с прекращения кровообращения в сосочке и новообразования клеток в корне волоса, который отделяется от производящих его клеток. Новый волос отрастает в результате регенерации луковицы и волосяного сосочка, которые развиваются так же, как и в эмбриональный период. Когда новый волос достигнет места прикрепления мышцы, старый волос вследствие ее сокращения выталкивается и выпадает.

Кровеносные сосуды и нервы волос. Кровеносные сосуды проходят только в соединительнотканых частях корня волоса. В волосяной, как правило, проникает специальная веточка артерии. Волос получает нервы от кожных нервных сплетений.

Мышцы, поднимающие волос, снабжены собственными симпатическими нервами.

25.8. КОПЫТО

Зачаток копыта появляется у зародыша в виде небольшого заострения кожного покрова на свободном конце конечности, которое потом расширяется. На вершине этого зачатка потом вырисовывается небольшая площадка — намечающаяся подошва; она постепенно переходит на велярную, или плантарную поверхность конечности. Площадка увеличивается, распространяясь назад. После этого в зацепной части возникает упрощение: оно растет в стороны и служит зачатком венчика. В последнюю очередь формируются зачатки мякишей и стрелки. Когда имеются закладки всех анатомических частей копыта, начинают развиваться специализированные его ткани — сначала листочки, а потом сопочки. Как защитное образование, предохраняющее от повреждений плодные оболочки, в области зацепной части копыта развивается из каймы мягкая эпидермальная подушка. В дальнейшем она не ороговеет, а после рождения высыхает и отпадает.

Анатомическое понятие «копыто» означает только производные кожи в области третьей фаланги. Клиницисты же под копытом понимают весь комплекс тканей в области третьей фаланги.

Видоизмененная кожа здесь тоже состоит из эпидермиса и дермы. Первый характеризуется особенно мощным роговым слоем; он образует твердый наконечник пальца — роговую капсулу. В дерме проходят многочисленные кровеносные сосуды; их значительно больше, чем в коже, что необходимо для питания весьма толстого эпидермиса. Обильная сеть кровеносных сосудов придает дерме красный цвет.

Копытный рог — не беспорядочное скопление роговых чешуек, а закономерная структура, неодинаковая в разных частях копыта, так как построенный из него роговой башмак служит органом опоры с определенными физическими свойствами, и притом неодинаковыми в разных местах. Наибольшей твердостью он обладает в зацепной части, а наибольшей эластичностью — в области стрелки.

Поскольку рог происходит из эпидермиса копыта, непосредственно прилегающего к дерме, от формы последней зависит структура продуцируемого рога. В роговой капсуле два структурных типа рога —

трубчатый и листочковый. Первый развивается из сосочковидных выступов эпидермиса, покрывающих сосочки дермы; второй – на поверхности листочков. Из трубчатого рога построены роговая подошва, роговая стрелка и средний слой роговой стенки; из листочкового рога – внутренний слой стенки. Рог растет в области подошвы и стрелки перпендикулярно к поверхности, а в области каймы, венчика и стенки – по направлению к свободному краю копыта. Рог, происходящий из трех последних источников, входит в состав роговой стенки и формирует в ней три слоя.

Ткань роговой капсулы соответствует роговому слою эпидермиса (базальный слой после снятия рогового башмака остается на поверхности дермы копыта). Дерма копыта сформирована из богатой кровеносными сосудами соединительной ткани.

Копытная стенка. Наиболее сложно построена роговая стенка, которая развивается из разных зачатков, поэтому состоит из рога неодинаковых структурных типов. Наружный ее слой – глазурь – продуцируется эпидермисом, лежащим на дерме каймы. На поверхности последнего разрастается роговая кайма; продолжаясь дальше на стенку, она переходит в глазурь. Из слабо ороговевших плоских клеток глазурь образует тонкий верхний слой роговой стенки. Она более развита у жеребят. Ее нет на заворотных частях стенки, а также у старых животных.

Следующий защитный слой самый мощный и прочный во всей роговой стенке. Он происходит из эпидермиса, покрывающего дерму венчика, растет сверху вниз. Поскольку на венчике поверхность дермы неровная, усеяна сосочками, то и лежащий за ней эпидермис в процессе ороговения превращается в роговые столбики. В центре столбиков рыхло размещающиеся роговые чешуйки образуют их сердцевину в отличие от более плотных периферических частей, превращающихся в роговые трубочки. Это объясняется тем, что роговые чешуйки, образующиеся в области боковых поверхностей сосочков, прилегают друг к другу плотно, в результате чего стенка трубочки обладает значительной прочностью.

Эта прочность усиливается благодаря правильному спиралевидному расположению чешуек. Центральная часть трубочки заполнена лишь отдельными чешуйками, образующимися в небольшом количестве на вершине сосочка. Между трубочками можно видеть промежуточный рог, продуцируемый эпидермисом, находящимся между сосочками. Роговые трубочки залегают параллельно поверхности стенки копыта по направлению от венчика к свободному краю; они наиболее прочны в зацепной части.

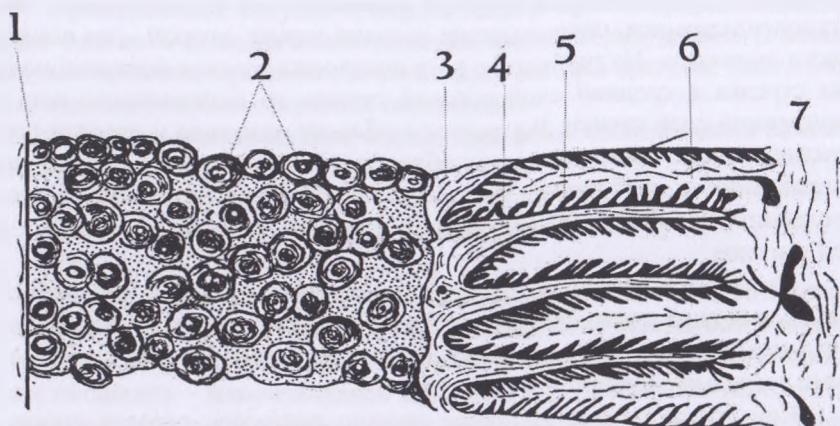


Рисунок 172 – Схематическое изображение поперечного разреза стенки копыта.

- 1 – глазурь, 2 – трубчатый рог стенки копыта (перерезанный поперек),
3 – надлисточковый участок листочкового рога,
4 – листочковый рог, 5 – ростковый слой эпидермиса копытной стенки,
6 – листочковый слой основы кожи копытной стенки,
7 – сетчатый слой основы кожи стенки копыта*

Самый внутренний слой роговой стенки – листочковый. Его продуцирует эпидермис, покрывающий дерму стенки. Этот слой менее плотный, чем предыдущий, в нем отсутствует пигмент. Поскольку дерма стенки построена из параллельно идущих сверху вниз листочков, то и расположенный на нем эпидермис продуцирует листочковый рог. Величина листочков и твердость листочкового рога увеличиваются в дистальном направлении. Из-за отсутствия пигмента листочковый слой резко выделяется здесь в виде белой линии, разграничивающей стенку и подошву.

Дерма венчика характеризуется густыми, особенно длинными сосочками (до 0,5 см). Вершины их направлены дистально. Подкожный слой выражен хорошо.

Копытная подошва и стрелка. Роговая подошва и роговая стрелка построены из трубчатого рога, но более мягкого, чем роговая стенка. Трубочки здесь расположены вертикально по отношению к поверхности. Дерма подошвы усеяна довольно длинными и направленными дистально сосочками. Так же, как и в стенке, в ней имеется периостальный слой.

В дерме стрелки различают сосочки и подкожный слой.

Пальцевый мякиш содержит в своей основе плотную соединительную ткань с сетью эластических волокон и прослойку жировой ткани.

Мякишные хрящи состоят преимущественно из гиалинового хряща. В периферических участках эта ткань заменяется волокнистым хрящом, а сзади, где во время опоры деформация бывает наибольшей, даже эластическим.

Иннервируется копыто тремя нервными сплетениями – подэпителиальным, подсосочковым и сосудистым. Большинство безмиелиновых нервных волокон сопровождает кровеносные сосуды и в них заканчивается или проникает с ними же в копытную кость. Мякотные волокна в основном чувствительные. Для нервных пучков характерно хорошее развитие периневральных влагалищ.

Часть концевых волокон проникает в эпидермис. Сосочки снабжены своими нервными элементами в виде пучочков нервных волокон, проходящих в их осевых частях.

Копытца жвачных и свиньи построены более просто, чем копыто лошади (в стенке нет вторичных листочков). Роговые массы роговых мякшей сильно расщеплены. Медиальные и латеральные их части также усеяны поперечными листочками – продолжением листочков роговой стенки. Своеобразную структуру дермы в копытцах представляет фиброзная подушка мякшей. Она соответствует подкожному слою и богата жировой и эластической тканью.

25.9. КОГОТЬ ХИЩНЫХ

Рог когтя в виде чехлика одевает конец пальца. В нем различают роговую пластинку в дорсальной и боковых частях чехлика и роговую подошву в волярной части, а в дерме когтя – дерма венчика, стенки и подошвы.

Роговая пластинка из твердого пигментированного рога достигает наибольшей толщины в дорсальной части. По направлению в стороны она истончается. Трубочек здесь нет. Лишь на боковых поверхностях имеется немного листочков. Поэтому среднюю, или дорсальную, часть роговой пластинки следует рассматривать как производное эпидермиса, покрывающего венчик, а боковые ее части – как производное эпидермиса, лежащего на стенке. Роговая подошва содержит следы роговых трубочек и состоит из зернистого и прозрачного рога. Развивается она из эпидермиса, одевающего дерму подошвы, которая отдает многочисленные сосочки, направленные к вершине когтя и переходящие в дерму стенки.

Дерма венчика очень узкая с боков, в дорсальном направлении становится толще, формируя дорсальный валик. По спинке когтя он направляется к его вершине и здесь переходит в подошву. В проксимальной части встречаются зачатки сосочков. Дерма стенки делится дорсальным валиком на две боковые части, следовательно, в средней части когтя ее нет. На ней видны маленькие сосочки, несущие рудиментарные листочки параллельные дорсальному валику. Окружающая основания рога кожа собрана в складку – кожный валик, лишенный на внутренней поверхности волос; по бокам эта кожа продолжается в мякиш пальца.

25.10. МЯКИШИ

Мякиши хищных представляют утолщения кожи, лишенные волос, с сильно развитым роговым слоем. Здесь очень хорошо выражены сосочки дермы, гребешки эпидермиса и много потовых желез с сильно извитыми выводными протоками. В эпидермисе отчетливо заметны все его пять слоев.

25.11. РОГА

Роговая ткань рога состоит из трубочек и промежуточного рога. В дерме рога различают сосочки и рудиментарные листочки, направляющиеся к вершине рога. Эти образования сильно развиты у корня рога наподобие венчика.

25.12. ПЕРЬЯ ПТИЦ

Перья птиц также производные кожи, однако, несмотря на анатомические особенности и их разнообразие, гистологически они построены по типу волос. Здесь имеются соединительнотканная перьевая сумка, перьевой сосочек, корневые влагалища, мышцы-подниматели пера, которые образуют несколько пучков. В перьевых влагалищах часто встречаются инкапсулированные нервные окончания – *тельца Гранди*.

25.13. МОЛОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Молочная железа – парный орган, относящийся к типу апокриновых желез кожи. Различают три формы молочной железы у разных видов млекопитающих: 1) множественная молочная железа – состоит из отдельных молочных холмов, лежащих двумя параллельными ря-

дами вдоль белой линии живота от подмышечной впадины до паховой области (собака, кошка, многие виды грызунов, хищные, свинья); 2) вымя – расположено в паховой области и представляет собой концентрацию разветвленных трубчато-альвеолярных желез, объединенных в одну или две пары холмов (большинство копытных и китообразные); 3) грудные железы – находятся в грудной области (приматы, слоны) или в подмышечной (летучие мыши), с хорошо развитой парой комплексов трубчато-альвеолярных желез.

Сосок – выступ кожи, на вершине которого открываются выводные протоки молочной железы, дерма области соска содержит большое количество пигментных клеток. Количество сосков варьируется от 2 (у человека) до 18 (у свиньи). Как более или менее общее правило, число сосков приблизительно соответствует числу детенышей в помете; на одну пару сосков приходится один детеныш. В исходном положении соски молочных желез тянутся парными рядами от подмышечной впадины до паховой области. Такое расположение сосков свойственно насекомоядным, хищным и свиньям, многим грызунам. Иногда из этого парного ряда утрачиваются только средние соски, но чаще либо все передние, так что соски сохраняются только в паховой области (большинство копытных), либо, наоборот, утрачиваются все задние, так что сохраняется только грудная пара (обезьяны).

Лактация характерна только для самок, однако в биологии есть исключение – явление лактации у самцов встречается у некоторых видов рукокрылых, в частности у фруктовой летучей мыши (*Dyacopterus spadiceus*) и летучей лисицы (*Pteropus capistratus*). Лактирующие самцы выделяют молоко и могут помочь кормить молочной железой своих детенышей.

Количество выделяемого молозива и молока у разных самок животных является разным, однако рекордсменами считаются самки китов, которые продуцируют в сутки от 200–1200 г (дельфины) до 90–150 л (финвал) и 200 л (синий кит) молока.

Развитие молочной железы продолжается и после рождения животного, особенно интенсивно – в период полового созревания. Лишь во время первой беременности железа окончательно подготавливается к секреции.

Строение молочной железы до родов. Молочная железа состоит из долек, отделенных друг от друга прослойками соединительной ткани. В каждой такой долеке находится сложная альвеолярно-трубчатая молочная железа. Выводной проток такой железы открывается на поверхности соска, т. е. на поверхности соска открывается столько протоков, сколько и долек. Сосок представляет собой утол-

щение пигментированной кожи. Перед тем, как протоки молочных желез открываются на поверхности соска, они расширяются. Эти расширения называются молочными синусами (*sinus lactiferis*). В молочные синусы впадают млечные протоки (*ductus lactiferis*), или внутريدольковые протоки. В млечные протоки впадают млечные альвеолярные ходы (*ductus lactiferis alveolaris*). В зависимости от фазы полового цикла животных молочная железа подвергается изменениям. Перед наступлением менструальной фазы на стенках млечных альвеолярных ходов образуются альвеолы, поэтому молочная железа увеличивается и уплотняется. Во время эструса альвеолы подвергаются обратному развитию, масса и плотность молочной железы уменьшаются.

Строение лактирующей молочной железы. Окончательно молочная железа развивается во время беременности. К середине беременности в стенках альвеолярных млечных ходов появляются альвеолы, в которых начинает накапливаться молозиво (*colostrum*). К концу беременности молочные синусы заполнены молозивом. После родов молозиво сцеживается и начинается синтез молока в лактоцитах железы. Такие железы называются лактирующими. В это время в стенке альвеолярных млечных ходов имеется много альвеол, состоящих из лактоцитов и миоэпителиоцитов. Миоэпителиоциты располагаются между базальной мембраной и базальной поверхностью лактоцитов. Лактоциты имеют призматическую, иногда – коническую форму. На апикальной поверхности лактоцитов есть микроворсинки. Соединяются лактоциты друг с другом при помощи десмосом и замыкательных пластинок. В цитоплазме хорошо развит синтетический аппарат, включающий гладкую и гранулярную ЭПС, митохондрии, комплекс Гольджи; содержится фермент лактосинтетаза, имеются микрофиламенты и микротубулы. Микротубулы от центральной части лактоцита направляются к апикальной поверхности. По микротубулам капельки липидов поступают к апикальной поверхности лактоцита и накапливаются в микроворсинках. Микроворсинки увеличиваются в объеме, затем отрываются от лактоцита и входят в состав молока (апокриновый тип секреции). Параллельно с этим в лактоцитах синтезируются углеводы (лактоза), белки: казеин, лактоглобулины, лактоальбумины. Углеводы и белки выделяются из клетки путем экзоцитоза. Из лактоцитов в молоко выделяются витамины, антитела, минеральные соли и вода. Все эти компоненты входят в состав молока самок – самого ценного и незаменимого питания для потомства новорожденного периода.

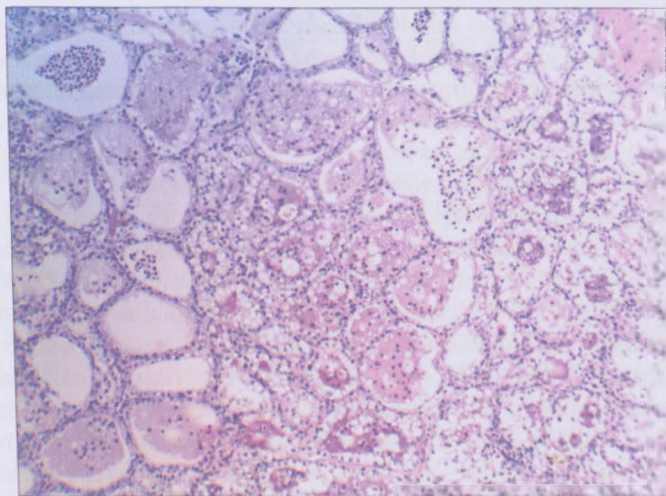


Рисунок 173 – Гистологическое строение молочной железы во время лактации коровы

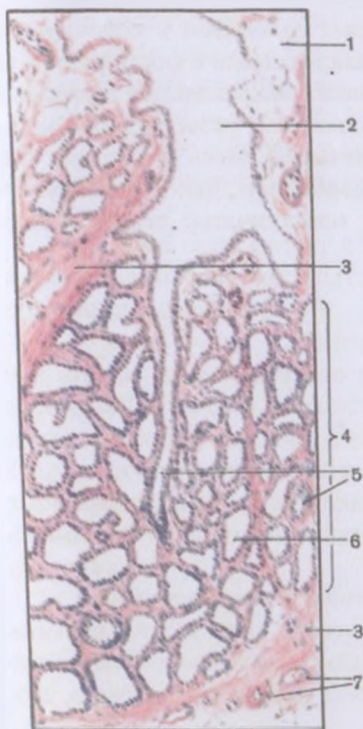


Рисунок 174 – Лактирующая молочная железа.

- 1 – адипоциты (жировые клетки); 2 – междольковый млечный проток;
- 3 – междольковая соединительнотканная перегородка; 4 – долька железы;
- 5 – млечный ход; 6 – секреторный концевой отдел; 7 – кровеносные сосуды.

Регуляция функции молочных желез осуществляется гуморальным путем и при помощи нервной системы. Эндокринная регуляция синтеза молока стимулируется пролактином гипофиза. Пролактин синтезируется под влиянием тиролиберина гипоталамуса. Подавление синтеза молока в молочных железах начинается с того, что из гипоталамуса выделяется дофамин, который угнетает синтез пролактина.

Без пролактина прекращается синтез молока в лактоцитах. Выделение молока стимулируется окситоцином гипоталамуса, который вызывает сокращение миоэпителиальных клеток концевых отделов молочной железы. Нервная регуляция выделения молока основана на рефлекторном принципе. В соске молочной железы заложено много рецепторов, которыми заканчиваются дендриты чувствительных нейроцитов спинальных ганглиев. От спинальных ганглиев импульс поступает на ассоциативно-эфферентные нейроциты латерально-промежуточного ядра спинного мозга, затем – на эфферентные нейроциты симпатических ганглиев и по постганглионарным безмиелиновым адренергическим симпатическим волокнам на гладкие миоциты концевых отделов молочной железы.

Иннервация молочной железы: нервы проникают в молочную железу вместе с междольковой соединительной тканью и формируют в ней сплетения. От сплетений отдельные волокна направляются к кровеносным сосудам, в собственную оболочку альвеол и разветвляются между их клетками, образуя секреторные окончания. Здесь же, кроме того, много чувствительных окончаний, как свободных, так и инкапсулированных (тельца Краузе, генитальные и пластинчатые тельца Фатера-Пачини).

ГЛАВА 26. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

26.1. ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения, или глаз, – рецептор, воспринимающий световые раздражения. Его внутренняя оболочка, или *сетчатка*, играет роль светочувствительного экрана. Отростки ее нервных клеток собираются в один пучок и формируют зрительный нерв. Остальные оболочки – средняя и наружная – имеют механическое значение (обеспечивают питание глаза). В число преломляющих сред глаза входят прозрачная *роговица*, служащая передней стенкой наружной оболочки, *водянистая влага*, заполняющая пространство между роговицей и хрусталиком, хрусталик – прозрачный двояковыпуклый орган, имеющий форму линзы, и *стекловидное тело*, заполняющее полость газа позади хрусталика. В результате преломления световых лучей изображение наблюдаемых предметов строится на сетчатой оболочке. Интенсивность освещения регулируется *радужной оболочкой* с отверстием и в центре – *зрачком*. Гладкие мышечные волокна радужной оболочки могут сокращаться и этим изменять диаметр зрачка. Аккомодация наведения глаза на фокус осуществляется хрусталиком, изменяющим свою выпуклость сокращением *ресничной мышцы*. Вследствие такого сокращения хрусталик становится более выпуклым, а при расслаблении мышцы занимает первоначальное положение, ввиду чего световые лучи преломляются под другим углом.

В состав глаза входит и вспомогательный аппарат, служащий для движения и защиты: мышцы глаза, веки с ресницами и слезная железа (с отводящими слезы путями).

У позвоночных животных глаз развивается из выпячивания боковой стенки промежуточного мозга. Оно быстро растет в длину, и его свободный конец расширяется в *глазной пузырь* – зачаток внутренней оболочки глазного яблока. Остальная часть выпячивания – *глазной стебелек* – служит зачатком зрительного нерва. В дальнейшем глазной пузырь превращается в двустенный *глазной бокал*. Наружный его листок формирует пигментный эпителий сетчатки, внутренний – все остальные ее слои.

Одновременно с развитием глазного яблока эктодерма, покрывающая зачаток глаза, образует утолщение – *хрусталиковую пластинку*, через некоторое время преобразующуюся во выпячивание – *хрусталиковый мешочек*. Последний затем отщепляется в виде *хрусталикового пу-*

зырька, остается в пространстве между свободными краями глазного бокала и становится *хрусталиком*.

Покрывающая хрусталик кожа, от эпителия которой он отщепляется, просветляется и дает начало *роговице*.

Мезенхима, скапливающаяся в большом количестве в этом участке, является продолжением развивающихся мозговых оболочек. Наружные ее слои представляют твердую оболочку, покрывающую зрительный нерв, а в области глаза превращающуюся в склеру и в соединительнотканную основу роговицы. Глубже расположенные слои мезенхимы дают начало внутренним оболочкам зрительного нерва и продолжаются в среднюю оболочку глаза.

Некоторое количество мезенхимы вырастает внутрь глаза и принимает участие в формировании *стекловидного тела*, которое развивается в основном из нейроглии сетчатки. Из остальной мезенхимы образуется соединительная ткань, окружающая глаз. Миотомы области головы участвуют в образовании мышц глазного яблока, складки кожи превращаются в веки и конъюнктиву, а разрастания эпителия – в слезную железу.

26.2. ГЛАЗНОЕ ЯБЛОКО

Внутренняя, или сетчатая, оболочка глаза (retina) разграничивается на *зрительную часть*, выстилающую изнутри заднюю, большую часть глазного яблока, и *слепую часть*. Последнюю делят на *ресничную часть*, покрывающую ресничное тело, и *радужную*, прилегающую изнутри к радужной оболочке. Слепая часть отграничивается от зрительной зубчатым краем.

Клетки сетчатки. В самом наружном слое сетчатки заложен ее *пигментный эпителий*. От внутренней поверхности его клеток в глубину сетчатки отходят отростки, или *бороды*, они окружают светочувствительные клетки, лежащие в следующем слое. При сильном освещении пигментные зернышки перемещаются из тела эпителиальной клетки в бороду и этим заслоняют от света охватываемые ими палочки и колбочки. В темноте они передвигаются в обратном направлении (у млекопитающих такое движение пигмента еще недостаточно доказано). Кроме того, клетки пигментного эпителия играют определенную роль в питании палочковых и колбочковых клеток, участвуя в образовании светочувствительных белков.

Следующий слой сетчатки образован *палочковыми и колбочковыми* клетками. Эти первично чувствующие клетки имеют продолговатую форму и состоят из наружных отделов, называемых *палочками* и *колбочками* (периферические волокна), и внутренних, вытянутых в виде

нолокон (центральные волокна) с расширением — ядросодержащей частью. *Палочки*, в свою очередь, состоят из наружных и внутренних члеников. Как показывает электронная микроскопия, *наружный членик* содержит множество тонких дисков, наложенных друг на друга, наподобие монетных столбиков, и распадающихся под действием ультразвука. Эти диски представляют двойные мембраны и их можно изолировать. Они также состоят из белковых и липидных слоев, причем последние обладают свойством двойного лучепреломления и потому хорошо видны в поляризованном свете. Кроме того, в наружном членике имеется пучок из 9 пар протофибрилл, что позволяет рассматривать палочки как видоизмененные реснички. *Внутренний членик* соединяется с наружным при помощи узкого перешейка, вблизи которого находится сосредоточение митохондрий. Здесь же имеется базальное тельце, на котором заканчиваются протофибриллы, приходящие сюда через перешеек из наружного членика.

В состав белков наружных члеников палочек входит светочувствительное вещество *зрительный пурпур*, или *родопсин*, которое разлагается на свету и вновь восстанавливается в темноте. Он представляет соединение белка с витамином А, недостаточность которого вызывает «куриную слепоту» и ведет к регенерационным процессам. При заболеваниях, связанных с отслоением сетчатки, когда происходит разрушение зрительного пурпура, образуются промежуточные продукты между ним и витамином А (ретинолом).

Как показывают гистохимические исследования, во внутреннем членике находятся разнообразные ферменты, главным образом окислительные, а также гликоген и другие вещества, что позволяет рассматривать эту часть клетки как своего рода силовую станцию, вырабатывающую энергию, необходимую для восприятия зрительных ощущений.

Наружные отделы колбочковых клеток, то есть *колбочки*, как показали новейшие электронно-микроскопические исследования, имеют не только коническую, но нередко и палочковидную форму. Отличием их от палочек служит иная форма дисков. Диски колбочек не являются двойными мембранами, изолированными от плазмалеммы, как в палочках, но представляют складки клеточной оболочки. Поэтому колбочковые клетки отличаются от палочковых не формой наружного отдела, а наличием или отсутствием связи дисков с клеточной оболочкой. Поэтому и диски палочек можно рассматривать как отщепившиеся складки плазмалеммы. Светочувствительному белку в колбочках — *иодопсину* — приписывают участие в осуществлении цветово-

го зрения. Полагают, что имеется три вида колбочек в связи с восприятием трех основных цветов. У домашних животных с дневным зрением колбочек в сетчатке больше, чем палочек, а с сумеречным — меньше.

Электрофизиологические исследования установили, что нервные импульсы возникают только при изменении силы света, действующего на сетчатку, и продолжаются лишь несколько секунд. Поэтому в процессе зрения происходит непрерывное движение глаз, в результате чего изображение падает все на новые участки сетчатки.

Нейроцитами, в которые вступает воспринятое светочувствительными клетками раздражение, являются *биполярные клетки*. Они формируют следующий клеточный слой и, как показывает их название, обладают двумя отростками. Один из них (дендрит) следует к наружной поверхности сетчатки и связывается здесь с внутренними отростками палочковых или колбочковых клеток, глубоко вдавливаясь в их концы, образуя с ними синаптические соединения, а другой (аксон) направляется в глубину и оканчивается синапсами на дендритах и телах, лежащих в следующем слое ганглиозных клеток. Тела биполярных клеток округлы и в основном заняты ядром.

Биполярные клетки являются чувствительными; составляемый ими слой сетчатки соответствует чувствительным ганглиям черепно-мозговых нервов и называется *ганглием сетчатки*. Ядра некоторых биполярных клеток особенно близко лежат к следующему за ним слою. Клетки, которым принадлежат эти ядра, проводят раздражение в противоположном направлении — к зрительным клеткам и называются *центрифутальными биполярными клетками*. В этом же слое (в наружной зоне) располагаются и клетки, образующие горизонтальные связи, — *горизонтальные клетки*. Их короткие дендриты направлены к светочувствительным клеткам, а более длинный аксон следует в горизонтальном направлении. Все эти отростки заканчиваются между палочками и колбочками. Во внутренней зоне этого же слоя находятся *амакриновые клетки* круглой или грушевидной формы. Короткий отросток каждой из них тут же рассыпается на множество мельчайших ветвей, которые направляются к внутренней поверхности сетчатки и, разветвляясь дальше, образуют ассоциативные горизонтальные связи между ганглиозными клетками, а также между собой.

От биполярных клеток раздражение передается мультиполярным *ганглиозным клеткам*, образующим ганглиозный слой, называемый также *ганглием зрительного нерва*.

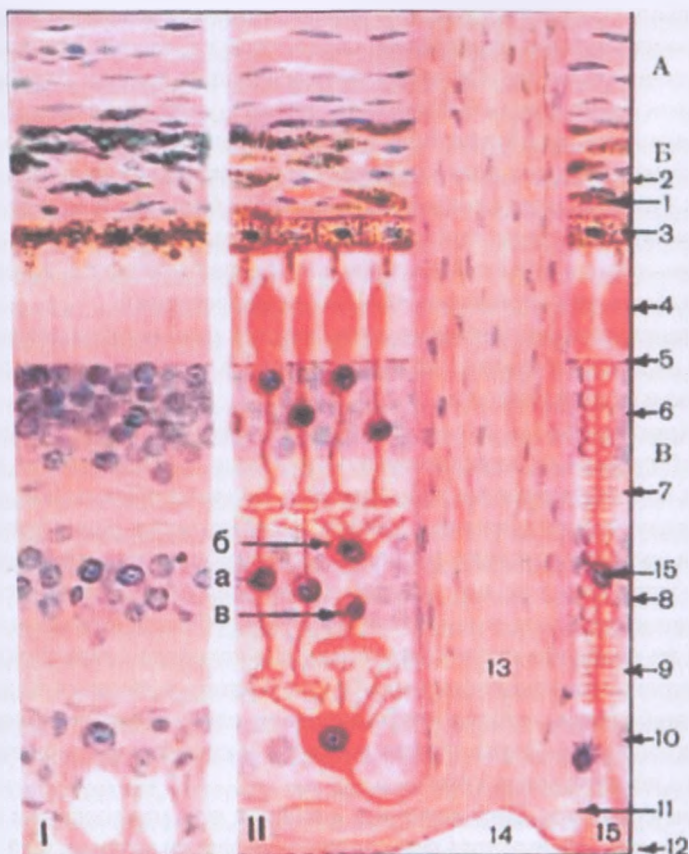


Рисунок 175 – Задняя стенка глаза. I – рисунок с гистологического препарата. Окраска гематоксин-эозином. Увеличение: об. 40, ок. 15. II – схема; А – склера; Б – сосудистая оболочка.

1 – пигментная клетка; 2 – кровеносный сосуд; В – сетчатка; 3 – пигментный слой (эпителий); 4 – слой палочек и колбочек; 5 – наружная глиальная пограничная мембрана; 6 – наружный зернистый слой (тела зрительных клеток); 7 – наружный сетчатый слой; 8 – внутренний зернистый слой: а – тело биполярной нервной клетки; б – горизонтальная нервная клетка; в – центрофугальная биполярная нервная клетка (амакриновая клетка); 9 – внутренний сетчатый слой; 10 – ганглионарный слой; 11 – слой нервных волокон; 12 – внутренняя глиальная пограничная мембрана; 13 – зрительный нерв; 14 – диск зрительного нерва; 15 – поддерживающая глиальная клетка-волокно (Мюллерово волокно)

Поскольку сетчатку следует рассматривать как выпячивание стенки мозгового пузыря, этот слой соответствует ассоциативным ядрам промежуточного мозга. Одна часть ганглиозных клеток соединяется с отдельными биполярными клетками, другая – с их группами. В первом случае, очевидно, возможен более дробный анализ зрительного ощущения, во втором каждая клетка получает раздражение от большей области сетчатки. Есть два вида ганглиозных клеток – большие и малые. Первые участвуют в проведении зрительных ощущений, вторые (их больше) – вегетативные и связаны с центрами продолговатого мозга. Кроме того, периодически в них возникают явления нейросекреции.

За ганглиозными клетками размещается *слой нервных волокон*, состоящий из аксонов клеток, которые сходятся к месту выхода зрительного нерва и формируют его.

Нейроглиальный остов сетчатки. Нейроглия сетчатки представляет собой строму, поддерживающую описанные выше клетки. В ней в вертикальном направлении размещаются *опорные клетки-волокна*, которые образуют на внутренней поверхности сетчатки расширенные основания и, суживаясь в виде волокон, достигают палочек и колбочек. Их овальные ядра лежат во внутреннем ядерном слое. Посылая в стороны пластинчатые отростки, эти клетки образуют губчатой структуры скелет сетчатки, из особенно густых переплетений которого создаются наружная и внутренняя пограничные мембраны. Первая находится под палочками и колбочками, вторая отграничивает слой нервных волокон от стекловидного тела. Помимо этих волокон, в сетчатке встречаются астроциты и элементы микроглии.

Слой сетчатки. При изучении сетчатки под микроскопом видны, считая снаружи, следующие одиннадцать слоев: 1) пигментный эпителий; 2) слой палочек и колбочек; 3) наружная пограничная мембрана (уплотненные отростки опорных клеток-волокон в области нижних участков палочковых и колбочковых клеток); 4) наружный зернистый слой (ядра палочковых и колбочковых клеток); 5) волокнистый слой (волоконнообразные внутренние отделы палочковых и колбочковых клеток); 6) наружный сетчатый слой (разветвления дендритов биполярных клеток); 7) внутренний зернистый слой (ядра биполярных, горизонтальных, амакриновых клеток и опорных клеток-волокон); 8) внутренний сетчатый слой (разветвления невритов биполярных и дендритов ганглиозных клеток); 9) ганглиозный слой (мультиполярные ганглиозные клетки); 10) слой нервных волокон (невриты ганглиозных клеток); 11) внутренняя пограничная мембрана (уплотненная сеть отростков оснований опорных клеток-волокон).

Особенности строения сетчатки в разных отделах определяются тем, что не все отделы сетчатки имеют одинаковое значение, так как изображение чаще всего попадает на ее центральную часть. Эта область наилучшего зрения называется у животных *центральным участком сетчатки*. Здесь отмечается наибольшая концентрация светочувствительных клеток. Другой областью сетчатки, характеризующейся физиологическими и гистологическими особенностями, является *слепое пятно*. Здесь нет светочувствительных клеток, и слой нервных волокон достигает очень большой толщины, так как в этом участке находится выход из сетчатки зрительного нерва. Число светочувствительных клеток в сетчатке уменьшается и по направлению вперед, к ее радужной части. Они замещаются опорными клетками-волоконками, а в зубчатом крае, ресничной и радужной частях сетчатки вообще отсутствуют.

Анализатор зрения. Световые раздражения, воспринятые светочувствительными клетками, передаются чувствительным биполярным нейронам сетчатки, далее направляются к ганглиозным клеткам и по их аксонам проходят в составе зрительного нерва. Внутри черепа зрительные нервы перекрещиваются (у млекопитающих лишь часть их волокон, а именно идущие от медиальной половины сетчатки), благодаря чему сетчатка каждого глаза связана с обоими полушариями мозга. После перекреста волокна зрительного нерва продолжают в виде зрительных путей, и основная их масса достигает зрительных бугров – латерального коленчатого тела. Клетки, на которых оканчиваются эти волокна, располагаются в такой же, но обратной последовательности, что и клетки сетчатки, которым эти волокна принадлежат. Поэтому коленчатое тело служит как бы зеркальным изображением сетчатки.

Отростки клеток зрительного бугра направляются в затылочную область коры.

Таким образом, в зрительном анализаторе насчитывается три нейрона (без палочковых и колбочковых клеток, относящихся к первично-чувствующим клеткам, и без боковых ответвлений к четверохолмью нейронам коры): биполярные клетки, ганглиозные клетки и клетки латерального коленчатого тела.

Средняя оболочка глаза распадается на три части: сосудистую, входящую в число элементов стенки глазного яблока; ресничное тело, охватывающее хрусталик, и радужную оболочку, находящуюся в передней части глаза.

Сосудистая оболочка представляет сеть соединительнотканых волокон, смешанную с пигментной тканью и, как показывает ее название, богатую кровеносными сосудами. Последние образуют две сети: одну из крупных сосудов и вторую, центральнее от нее, из капилляров.

Снаружи и изнутри эта оболочка специальными пластинками соединяется со склерой и сетчаткой. Считая снаружи, в ней различают следующие четыре слоя: 1) *надсосудистую пластинку* (*lamina fuscascerae*), представляющую собой сплетение эластических волокон и пластин; она соединяет сосудистую оболочку со склерой; в ней содержатся пигментные клетки и имеются щели, заполненные цереброспинальной жидкостью и сообщающиеся с субарахноидальным пространством; 2) *сосудистую*, или *основную, пластинку* (*lamina vasculosa*) – самую большую по толщине, построенную из такой же соединительной ткани, что и предыдущая, и заключающую в себе густую сеть кровеносных сосудов; эта пластинка богато пигментирована; 3) *хориокапиллярную пластинку* (*lamina choriocapillaris*) в виде густой сети капилляров, окруженных гомогенным веществом; 4) *базальную пластинку* (*lamina basilaris*) – очень тонкую нежнотоволокнистую оболочку, кажущуюся однородной и связанную с пигментным эпителием сетчатки. Между сосудистой и хориокапиллярной пластинками у хищных животных лежит безсосудистая *клеточная выстилка* (*tapetum cellulosum*), обуславливающая свечение глаз в темноте отраженным светом; у копытных *фиброзная выстилка* (*tapetum fibrosum*), а у всеядных – сеть тонких эластических волокон.

Сосудистая оболочка играет большую роль в питании сетчатки и регуляции внутриглазного давления.

Ресничное тело (*corpus ciliare*) выполняет функции фиксации и растяжения хрусталика, то есть наводит глаз и имеет вид окружающего его пояса, представляющего утолщение сосудистой оболочки. Разделяется она на две части: периферическую гладкую – ресничный кружок и центральную, покрытую складками, – ресничный венчик.

Ресничный кружок построен подобно описанной выше сосудистой оболочке, только в нем нет хориокапиллярной пластинки. *Ресничный венчик* является продолжением ресничного кружка и собран в радиальные складки – *ресничные отростки*, обращенные свободными утолщенными концами к хрусталику. Они заключают в своей основе богатую кровеносными сосудами соединительную ткань и покрыты ресничной частью сетчатки. Последняя продуцирует водянистую влагу – жидкость, заполняющую пространства между роговицей, радужной оболочкой и хрусталиком. В треугольном пространстве между ресничным телом и склерой размещается *ресничная мышца* из гладких мышечных клеток, расположенных в кольцевом, радиальном и меридиональном направлениях. На передней поверхности ресничного тела находится кольцевидной формы нервное *ресничное сплетение*. От него отходят двигательные и чувствительные волокна в ресничное тело и его мышцу,

в радужную оболочку, а также сосудистые нервы. Для ресничного тела характерна только парасимпатическая иннервация.

Радужная оболочка (*iris*) занимает переднюю часть средней оболочки под роговицей. Суживая и расширяя зрачок, она регулирует количество лучей, попадающих внутрь глазного яблока, то есть играет роль диафрагмы. Пространство между радужной оболочкой и роговицей называется *передней камерой глаза*, а между радужной оболочкой и хрусталиком – *задней камерой глаза*; оба пространства сообщаются между собой через зрачок и содержат прозрачную жидкость – *водянистую влагу*. Изнутри стенки камер покрыты особым видом однослойного плоского эпителия.

Радужная оболочка в своей основе имеет гладкую мышечную и рыхлую соединительную ткани, а у жвачных и всеядных – более плотную. Ее наружная поверхность покрыта *эпителием*. Далее следует *сосудистый слой*, состоящий из рыхлой соединительной ткани с многочисленными кровеносными сосудами. Со стороны задней камеры глаза лежит *радужный отдел сетчатки* из одного ряда многогранных крупных клеток, представляющих продолжение его пигментного слоя. Сосудистый слой отделяется от эпителия и сетчатки *наружным и внутренним пограничными слоями* из основного вещества и фиброцитов. Во всех перечисленных пяти слоях имеются в различном количестве пигментные клетки, которые обуславливают цвет глаз. Исключение составляет радужная оболочка альбиносов; у них из-за отсутствия пигмента хорошо проявляются кровеносные сосуды, пигментные клетки отсутствуют.

В радужной оболочке имеются гладкие мышечные клетки, регулирующие величину зрачка. *Сфинктер зрачка* находится в сосудистом слое и состоит из плоских пучков гладких мышечных клеток. У домашних животных, обладающих зрачком овальной формы, пучки переплетаются под острым углом, величина которого зависит от направления длинной оси зрачка.

Дилатор зрачка по происхождению является производным сетчатки и потому находится между сосудистым слоем радужной оболочки и радужным отделом сетчатки. Он состоит из радиальных, косо расположенных гладких мышечных клеток в области периферии радужины. Их основания содержат ядра и пигмент. Наружная часть дилатора, прилегающая к соединительной ткани, лишена пигмента, поэтому кажется светлее. У домашних птиц мускулатура радужной оболочки поперечнополосатая.

В радужной оболочке рассеяны многочисленные кровеносные сосуды, а также нервы.

У жвачных у верхнего края зрачка находятся соединительнотканые «виноградные зерна» – выросты радужной оболочки, пронизанные кровеносными сосудами и содержащие сильно пигментированные клетки.

Наружная оболочка глаза состоит из двух частей: склеры плотной оболочки глазного яблока, играющей в основном механическую роль, и роговицы – прозрачного переднего отдела.

Склера (sclera) построена из плотной соединительной ткани, переходящей к поверхности в более рыхлую. Волокна этой ткани собраны в пучки и плотные пластинки, переплетающиеся между собой наподобие корзинки. Расположение волокон отвечает механическим воздействиям глазных мышц и внутриглазного давления. В месте выхода зрительного нерва в склере находится *решетчатое поле* – множество мелких отверстий, через которые проходят нервные пучки, формирующие зрительный нерв. На границе с роговицей на внутренней поверхности склеры выступает утолщение – *валик склеры*, хорошо видимый у плотоядных животных. За ним следует *пограничное кольцо* из эластических и коллагеновых пучков, особенно хорошо выраженное у лошади и крупного рогатого скота. Между пограничным кольцом и валиком склеры располагается кольцевидной формы *ресничное венозное сплетение*. Снаружи склера покрыта соединительной тканью и в передней части – конъюнктивой.

У птиц в связи с неполным окостенением стенок орбиты склера вблизи роговицы содержит мелкие костные чешуйки, располагающиеся в виде черепицы и играющие роль защиты глазного яблока. Отсюда в направлении к месту выхода зрительного нерва они в склере заменяются гиалиновым хрящом.

В склере мало кровеносных сосудов; представлены они широко петливой сетью капилляров. Это объясняет слабые регенерационные способности данной оболочки. Среди нервов склеры встречаются миелиновые и безмиелиновые нервные волокна. Они переплетаются в виде корзинки, так же, как и соединительнотканые волокна. В состав нервов входит много чувствительных волокон; они воспринимают изменения внутриглазного давления и заканчиваются петельками и древовидными разветвлениями.

Роговица построена из плотной соединительной ткани собственной оболочки, покрывающего ее снаружи многослойного плоского эпителия и выстилающего ее изнутри однослойного плоского эпителия. Между поверхностными оболочками и собственной оболочкой с обеих сторон хорошо выражены пограничные пластинки. Таким образом, в роговице имеются следующие слои: 1) многослойный плоский *передний*

эпителий роговицы, – продолжение эпителия конъюнктивы глазного яблока. Его поверхностные клетки не ороговевают и содержат ядра; 2) *передняя пограничная пластинка* (хорошо развита у крупного рогатого скота, слабее – у овцы, у свиньи и лошади ее нет); 3) *собственная оболочка роговицы* из плоских коллагеновых пучков, между которыми находится склеивающее вещество. Пучки расходятся во всевозможных направлениях и обмениваются волокнами, в связи с чем лучепреломляющая способность роговицы одинакова в разных местах. Между пучками остается система щелей, в которых помещаются плоской формы отростчатые фиброциты; 4) *задняя пограничная пластинка* большей толщины, чем передняя. Под электронным микроскопом видно, что она состоит из тончайших фибрилл, очевидно коллагеновых, которые, пересекаясь, образуют темные узелки и составляют довольно правильные шестиугольные фигуры; 5) *задний эпителий роговицы* из одного слоя плоских клеток, переходящий в эпителий радужной оболочки. Кровеносные сосуды проходят в роговице лишь в узкой краевой зоне в виде капиллярных сетей. Однако при воспалительных процессах они разрастаются и могут проникать даже в ее центральную часть, что ведет к помутнению роговицы. Лимфатическая система этой оболочки формируется из узких лимфатических щелей звездчатой формы, сообщающихся с ресничным венозным сплетением. Заполняющая щели жидкость роговицы служит не только для питания тканей, но также является источником образования волокон. В ее состав входят мукополисахариды, изменение которых может вызвать помутнение роговицы. Роговица очень богата нервами, особенно чувствительными; своими многочисленными окончаниями они достигают соединительной ткани и эпителия. Все нервы лишены оболочек и образуют сплетения в собственной оболочке роговины и непосредственно под эпителием.

Преломляющие среды глазного яблока. К ним относятся описанные выше роговица и водянистая влага, а также хрусталик и стекловидное тело.

Хрусталик состоит из капсулы хрусталика, эпителия хрусталика и собственного вещества хрусталика.

Капсула хрусталика – тонкая прозрачная оболочка, сходная с кутикулой. *Эпителий хрусталика* происходит из передней стенки хрусталикового пузырька. Его клетки в процессе развития становятся ниже и занимают переднюю поверхность хрусталика. *Собственное вещество хрусталика* состоит из хрусталиковых волокон – шестигранных, сильно вытянутых и совершенно прозрачных палочек. Они развиваются из эпителия задней стенки хрусталикового пузырька, клетки которого очень сильно удлиняются и совершенно заполняют его полость. Одни из них

имеют ядра, другие, располагающиеся преимущественно в центре, безъядерные. При приближении к краям хрусталика клетки его эпителия становятся все выше, принимают меридиональное положение и постепенно переходят в хрусталиковые волокна. Кровеносных сосудов и нервов в хрусталике нет.

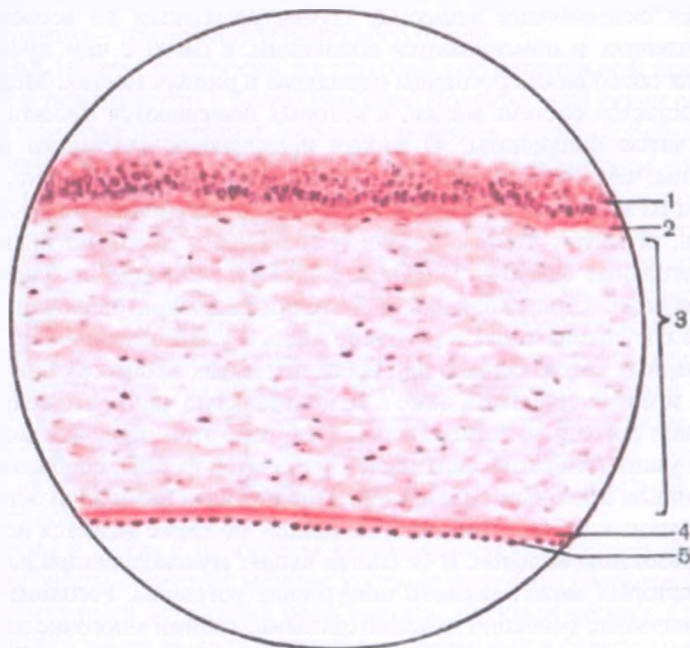


Рисунок 176 – Роговица.

1 – передний (многослойный плоский) эпителий роговицы; 2 – передняя пограничная пластинка; 3 – собственное вещество роговицы; 4 – задняя пограничная пластинка; 5 – «эндотелий» передней камеры (однослойный плоский эпителий)

Фиксируется хрусталик ресничной связкой волокнистым кольцом, внутренний край которого прикрепляется к хрусталику, а наружный – к ресничной мышце. Волокна связки оканчиваются на капсуле хрусталика, охватывая последнюю передней и задней поверхностей.

Стекловидное тело (*corpus vitreum*) напоминает войлоковидное переплетение перепутывающихся в разных направлениях тончайших волокон, и пропитанных жидкой массой – водянистой влагой. В ней встречаются и отдельные лимфоциты. На поверхности волокна становятся все более плотными и переходят во внутреннюю пограничную

мембрану ресничного отдела сетчатки. Во всей этой массе видна зернистость.

Жидкости глазного яблока не только играют роль преломляющих сред, но также поддерживают постоянное внутриглазное давление, повышение которого ведет к тяжелым заболеваниям и даже может вызвать отслоение сетчатки.

Сосудистая система глазного яблока служит источником питания всех оболочек глаза и образования его жидких сред. Глаз получает кровь из центральной артерии сетчатки и ресничных артерий.

Центральная артерия сетчатки проходит внутри зрительного нерва и вместе с ним проникает в сетчатку. Здесь она отдает ряд радиальных ветвей, которые на периферии сетчатки распадаются на капилляры, формирующие широко петлистую сеть, питающую все глубокие слои сетчатки. В наружном зернистом слое и в слое палочек и колбочек сосудов нет; эти слои получают питательные вещества от капиллярной пластинки сосудистой оболочки. Капиллярная сеть сетчатки собирается в вены; они сливаются во все более крупные стволы, идущие параллельно артериям и впадающие в *центральную вену сетчатки*.

Ресничные артерии – ветви глазничной артерии и артерий глазных мышц – питают главным образом сосудистую оболочку и склеру. Эта группа сосудов включает следующие артерии: 1) *короткие задние ресничные артерии* – питают сосудистую оболочку; 2) *длинные задние ресничные артерии* (две) – проходят между сосудистой оболочкой и склерой и вблизи наружного края радужной оболочки образуют *большое артериальное кольцо*. Отсюда ветви направляются в ресничное тело и радужную оболочку, где у зрачкового края сходятся и образуют *малое артериальное кольцо*; 3) *передние ресничные артерии* – происходят от артерий глазных мышц. Они анастомозируют с ветвями задних ресничных артерий и разветвляются в конъюнктиве и склере, а также в периферических частях роговицы и ресничной мышце. Капилляры, происходящие от этих артерий, собираются в вены, следующие параллельно артериям. Их наиболее крупные ветви сливаются в области экватора глазного яблока в несколько стволиков, так называемые *вихревые вены*.

Лимфатическая система глазного яблока представлена лимфатическими пространствами. Лимфатических сосудов в нем нет.

Зрительный нерв покрыт мозговыми оболочками, между которыми находятся такие же подоболочечные пространства, и в области мозга. С этими пространствами сообщаются щели между склерой и сосудистой оболочкой. Отсюда жидкость продвигается в камеры глаза, лимфатические щели и пространства.

26.3. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА

Веки – складки кожи, выполняющие функцию защиты глаза. На их краях кожа переходит в слизистую оболочку глаза – конъюнктиву, которая продолжается дальше с век на глазное яблоко и покрывает его переднюю поверхность. Кожа век тонкая и построена, как в других местах. Края век усажены 2–3 рядами чувствительных волос – ресниц. Под кожей небольшое количество подкожной клетчатки, а за ней – слой поперечнополосатых мышечных волокон круговой мышцы века. Следующий слой – фасция, в которой лежит сухожилие мышцы, поднимающей верхнее или опускающей нижнее веко.

Продолжением фасции на край века служит *тарсальная пластинка* из плотной соединительной ткани, заключающая в себе разветвленные альвеолярные *тарсальные железы*, по форме напоминающие кукурузный початок. У свиньи они очень коротки и изогнуты в виде рожка. Их выводные протоки (несколько десятков) открываются в один ряд на внутренней поверхности края века. Гистологически они построены, как сальные железы, и продуцируют жировую глазную смазку, покрывающую ресницы. Есть предположение, что их секрет содержит бактерицидные вещества. У птиц веки не имеют тарсальной пластинки и тарсальной железы. Однако часто в нижнем веке имеется хрящевая пластинка.

Внутренняя оболочка века, или *конъюнктивa*, имеет в основе соединительнотканную собственную пластинку, часто содержащую лимфатические узелки. Покрыта она призматическим (лошадь, хищные) или смешанным (жвачные, свиньи) многослойным эпителием, содержащим в верхних рядах бокаловидные клетки. При переходе на глазное яблоко эпителий постепенно становится многослойным плоским. *Третье веко* представляет складку конъюнктивы; в основе его лежит скелет в виде *хряща третьего века* (у лошади, свиньи и кошки – из эластической хрящевой ткани, у животных других видов – из гиалиновой). Здесь встречаются также лимфатические узелки и мелкие железки типа слезной.

У птиц третье веко развито хорошо и способно полностью закрывать роговицу.

Веко очень богато нервами, что важно для осуществления мигательного рефлекса. Они образуют чрезвычайно густое сплетение в конъюнктиве и тарсальной пластинке. Многочисленные нервные волокна оплетают корни ресниц и тарсальные железы. Свободные нервные окончания проникают в эпителиальную ткань, а различные клубочки и

инкапсулированные тельца рассеяны в соединительной ткани. Кожная поверхность век имеет такие же нервы, как кожа в других местах.

26.4. ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния – это периферическая часть обонятельного анализатора. Рецепторными элементами в нем являются первичночувствующие нейросенсорные обонятельные клетки – специализированные биполярные афферентные нейроны.

По степени развития органа обоняния животных делят на макроматиков – с хорошо развитым обонянием (большинство животных), микроматиков – со слабо развитым обонянием (приматы) и аносматиков – вторично утративших обоняние (дельфины, киты).

Орган обоняния заложен в слизистой оболочке верхней и частично средней раковины носа, покрытой обонятельным эпителием. Четкой границы между респираторным и обонятельным эпителием не обнаруживается, ибо в оральном направлении снижается плотность расположения обонятельных клеток до их полного исчезновения. Обонятельному эпителию у рогатого скота и свиней свойствен желтый цвет, у лошадей – коричневый.

В составе однослойного многорядного призматического обонятельного эпителия различают клетки трех типов: рецепторные (обонятельные), опорные (поддерживающие) и камбиальные.

Обонятельная клетка или клетка Шульце – это типичный биполярный нейрон. Тело клетки характеризуется овальной формой и содержит хорошо выраженные обще клеточные органеллы. В его центральной части залегает крупное круглое ядро. Короткий дендрит направлен в сторону носовой полости. Он заканчивается расширением – обонятельной булавой диаметром 1–2 мкм, которая выступает над поверхностью эпителия. На вершине булавки расположены подвижные реснички длиной 50–100 мкм, воспринимающие пахучие вещества (в обонятельных клетках рогатого скота их около 17, овец – 40–50, собак – 100–150). Реснички от булавки отходят в разные стороны параллельно поверхности эпителия.

От базального полюса рецепторных клеток отходят длинные и тонкие аксоны. Они пробивают базальную мембрану эпителия, выходят в собственную пластинку слизистой оболочки, окружаются леммоцитами и формируют безмиелиновые нервные волокна, объединяющиеся в обонятельные нити, которые проникают в черепную полость через отверстия решетчатой кости. Их совокупность и представляет собой обо-

нительный нерв, который приносит чувствительные импульсы к промежуточным нейронам обонятельных луковиц головного мозга.

Поддерживающие клетки расположены между рецепторными нейронами. Это высокие призматические эпителиальные клетки с овальными ядрами и микроворсинками на широких апикальных полюсах. В клетках хорошо развиты органеллы общего назначения, выражены тонофибриллы, секреторные гранулы, а также пигментные включения, придающие обонятельной выстилке соответствующий цветовой оттенок.

Поддерживающие клетки выполняют опорную, защитную и трофическую функции по отношению к рецепторным нейронам.

Базальные клетки – кубические по форме, расположены на базальной мембране, интенсивно делясь, обеспечивают камбиальную функцию.

В собственной пластинке слизистой оболочки, лежащей под обонятельным эпителием, расположены простые, иногда разветвленные, трубчато – альвеолярные железы. Выделяемый ими слизисто-серозный секрет покрывает поверхность обонятельного эпителия. В нем растворяются некоторые химические вещества вдыхаемого воздуха, которые действуют на рецепторные белки, встроенные в плазмалемму обонятельных ресничек. В результате явления конформации белковых молекул раздражение трансформируется в нервный импульс, который по аксону передается в головной мозг.

26.5. ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса – это периферическая часть вкусового анализатора. Рецепторными элементами в периферическом отделе анализатора являются сенсоэпителиальные вкусовые клетки – видоизмененные эпителиоциты и вторичночувствующие биполярные афферентные нейроны. Их основная локализация – вкусовые сосочки языка: грибовидные, валиковидные и листовидные. Каждый вкусовой сосочек представляет собой определенной формы складку слизистой оболочки.

Вкусовым рецепторным органом являются вкусовые почки (луковицы). Почки расположены на боковых поверхностях сосочков языка среди клеток многослойного плоского неороговевающего эпителия. Наибольшее количество вкусовых почек содержит листовидный сосочек языка (до 7 000).

Вкусовая почка – это тельце яйцевидной формы у жвачных, веретеновидной – у свиньи и овальной – у лошади. Почка состоит из 30–80 удлинённых эпителиальных клеток, плотно прилегающих друг к дру-

гу. Продольная ось почки ориентирована перпендикулярно поверхности языка. Почка отделена базальной мембраной от подлежащей соединительной ткани.

На поверхности плоского многослойного неороговевающего эпителия сосочков языка вкусовая почка открывается отверстием – вкусовой порой. Пора ведет в небольшое углубление – вкусовую ямку.

На дне валиковидных и листовидных сосочков открываются протоки разветвленных, трубчатых слюнных желез. Железы выделяют жидкий серозный секрет. Он растворяет частицы корма, увеличивая возможность вкусового анализа.

Во вкусовой почке различают несколько типов клеток. Рецепторные сенсорноэпителиальные вкусовые клетки составляют 10–15% от общего числа дифференцированных клеток вкусовой почки. Апикальный полюс вытянутых по длине рецепторных клеток снабжен ресничками, которые увеличивают воспринимающую поверхность. Ядра клеток овальные, расположены базально.

Дендриты вторичночувствующих биполярных нейроцитов из соединительной ткани собственной пластинки проникают во вкусовую почку и заканчиваются синаптическими нервными окончаниями на боковой поверхности рецепторных клеток.

Опорные (поддерживающие) клетки составляют основную клеточную популяцию (до 70%) вкусовой почки, выполняя опорную и защитную функции. Они расположены между рецепторными клетками. Опорные клетки имеют призматическую форму, с удлинненными крупными ядрами и темноокрашенной цитоплазмой.

Продолжительность жизни большинства клеток вкусовой почки равна в среднем 10 дням. Постепенно клетки отмирают и фагоцитируются. Обновление клеток осуществляется за счет дифференциации камбиальных базальных клеток. Они залегают на дне вкусовой почки и не достигают вкусовой поры.

Вещества корма, растворенные в слизисто-серозном секрете слюнных желез, попадают через вкусовую пору в луковцу. Сигнальные белки плазмалеммы ресничек сенсорноэпителиальных рецепторных клеток обеспечивают возникновение возбуждения, которое переводится в типичный нервный импульс вторичночувствующими афферентными нервными клетками, аксоны которых в составе языкоглоточного нерва передают его в промежуточный центр вкусового анализатора, расположенный в продолговатом мозге.

26.6. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Орган слуха и равновесия является периферическим звеном слухового и вестибулярного анализаторов. Рецепторные клетки, воспринимающие звуковые, вибрационные и гравитационные сигналы, находятся в перепончатом лабиринте внутреннего уха и сопряжены с биполярными афферентными нейронами вестибулярного и спирального ганглиев, формируя в совокупности вторичночувствующий экстерорецептор.

Располагаясь во внутреннем ухе, рецепторный аппарат слуха и равновесия надежно защищен от повреждающих факторов внешней среды. Но чтобы обеспечить передачу колебаний звуковой волны непосредственно на рецептор, необходимо иметь целый ряд вспомогательных морфологических образований, формирующих наружное и среднее ухо, структурные компоненты которого улавливают звуковую волну и передают ее через барабанную перепонку на подвижно соединенные слуховые косточки среднего уха, на соединительнотканную перепонку овального окошка, отделяющую среднее ухо от внутреннего. Ее колебательные движения теперь передаются на перилимфу, заполняющую вестибулярную лестницу улитки, а через отверстие в куполе последней – на перилимфу барабанной лестницы.

На основной пластинке барабанной лестницы, прикрепленной к концу спиральной костной пластинки и к наружному краю костного лабиринта, и располагается спиральный (кортиев) орган из слуховых сенсоэпителиальных и поддерживающих клеток. За счет секрета поддерживающих эпителиоцитов над слуховыми клетками формируется неподвижная покровная (кортиева) пластинка, а над ней косо возвышается вестибулярная мембрана, отграничивающая внутренний лабиринт от вестибулярной лестницы. Таким образом, внутренний перепончатый лабиринт улитки имеет в поперечном сечении треугольную форму, заполнен эндолимфой и отграничен от костного двумя соединительнотканноэпителиальными мембранами, прикрепленными с одной стороны к костной спиральной пластинке, а с другой – к внешнему краю костного лабиринта через его соединительнотканнососудистый слой.

Слуховые (волосковые) клетки имеют несколько десятков коротких, в виде волосков, ресничек с включенными в их плазмалемму рецепторными белками. При колебании перилимфы в барабанной лестнице колеблется в такт звуковой волны основная мембрана вместе с поддерживающими и волосковыми клетками. Волоски слуховых клеток упираются при этом в неподвижную кортиеву мембрану, вследствие чего и возникает первичное их возбуждение, которое переводится в нервный импульс биполярными чувствительными нейронами спирального

ганглия, лежащими в канале спиральной костной пластинки. Их аксоны формируют акустический корешок слухового нерва, входящего в слуховые центры продолговатого мозга.

Орган равновесия представлен также сенсоэпителиальными, поддерживающими и нервными клетками. Они формируют в перепончатом лабиринте круглого и овального мешочков преддверия внутреннего уха слуховые пятна, а в ампулах полукружных каналов – слуховые гребешки.

Поддерживающие клетки этих структур образуют за счет своих секретов вокруг длинных ресничек чувствительных клеток своеобразный студневидный купол, на поверхности которого оседают кристаллы солей кальция и фосфора – отолиты.

При изменении положения головы и тела в пространстве за счет переливания пери- и эндолимфы отолиты смещаются, деформируют купол статических пятен, вследствие чего изгибаются реснички волосковых клеток и возникает первичное их возбуждение.

В слуховых гребешках полукружных каналов реснички у волосковых клеток длиннее. При изменении угловых скоростей и вращении тела они перекручиваются, создавая при участии вторичночувствующих вестибулярных нейроцитов ощущение ускорения движения и ориентации тела в пространстве. Аксоны биполярных афферентных нейронов вестибулярного ганглия формируют статический корешок слухового нерва.

ГЛАВА 27. ОРГАНЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

27.1. КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Кора больших полушарий головного мозга образована перикарионами различных по размерам и функциям нейронов, нервными волокнами и клетками нейроглии — олигодендроцитами и протоплазматическими астроцитами. Структурно-функциональной единицей коры является модуль — это совокупность нейронов разных типов, сгруппированных вокруг одного центрального кортико-кортикального волокна

Цитоархитектоника (закономерности в расположении клеток), различают 6 слоев клеток:

- 1) молекулярный слой
- 2) наружный зернистый слой
- 3) пирамидный слой
- 4) внутренний зернистый слой
- 5) ганглионарный слой
- 6) слой полиморфных клеток

Миелоархитектоника (закономерности хода нервных волокон), номера в скобках показывают какому клеточному слою соответствует слой волокон:

- тангенциальный слой
- надполосковый слой
- наружный полосковый слой
- межполосковый слой
- внутренний полосковый слой
- ассоциативные волокна — связывают участки одного полушария
- комиссуральные волокна — соединяют кору разных полушарий
- проекционные волокна — связывают кору с подкорковыми структурами

В состав *коры головного мозга* входит до 14 миллиардов нейронов различной формы. Больше всего пирамидных нейронов, есть также звездчатые, веретеновидные, корзинчатые, паукообразные и другие формы.

Пирамидные нейроны имеют пирамидную форму, размеры их — от 10 до 140 мкм. От верхушки отходит верхушечный дендрит, который направляется в молекулярный слой; от боковых поверхностей — боковые дендриты. Боковые дендриты, отходящие от основания, называются *основными*. От основания пирамиды отходит аксон.

Молекулярный слой (stratum moleculare) содержит мало нейронов и состоит преимущественно из горизонтально расположенных волокон. В этот слой поступают дендриты от всех слоев коры головного мозга. Здесь видны мелкие веретеновидные клетки, отростки которых располагаются параллельно поверхности коры.

Наружный зернистый слой (stratum granulosum externum) состоит из мелких нейронов различной формы: пирамидных, звездчатых, овальных. Пирамиды этого слоя имеют размеры около 10 мкм. Их верхушечные дендриты направляются в молекулярный слой, боковые – ветвятся здесь же, аксоны выходят в белое вещество и снова возвращаются в кору, образуя кортико-кортикальные нервные волокна.

Пирамидный слой (stratum pyramidale) состоит из мелких и средних пирамид (10–40 мкм). Мелкие пирамидные нейроны располагаются более поверхностно, средние – глубже. Верхушечные дендриты пирамид направляются в молекулярный слой, боковые – образуют синапсы с нейронами этого слоя, аксон – направляется в белое вещество, образует кортико-кортикальное волокно, которое возвращается в кору и направляется в молекулярный слой. Одни кортико-кортикальные волокна заканчиваются синапсами в своем полушарии и называются *ассоциативными*, другие проходят через мозолистое тело на противоположное полушарие и называются *комиссуральными*.

Внутренний зернистый слой (stratum granulosum internum) состоит из мелких нейронов овальной, пирамидной формы, шипиковых звездчатых нейронов. Дендриты нейронов этого слоя направляются в молекулярный слой, аксоны выходят в белое вещество.

Ганглионарный слой (stratum ganglionare) состоит из гигантских пирамид – клеток Беца. (В.А. Беца – это киевский ученый, который впервые увидел и описал эти клетки). Верхушечные дендриты этих клеток направляются в молекулярный слой, боковые – располагаются в этом же слое, контактируя с соседними нейронами. Часть аксонов гигантских пирамид направляется в спинной мозг, образуя пирамидные, или кортикоспинальные, пути, которые заканчиваются на моторных нейронах спинного мозга. Другая часть аксонов направляется к ядрам ствола головного мозга, образуя кортиконуклеарные пути, заканчивающиеся в красном ядре, ядрах нижних олив, моста, откуда поступают в мозжечок в виде моховидных волокон.

От аксонов пирамид, образующих кортикоспинальные пути, отходят коллатерали, которые возвращаются в кору головного мозга, а также к красному ядру, хвостатому ядру, ядрам нижних олив, моста и др.

Полиморфный слой (stratum multiformis) называется так потому, что здесь имеются различные формы нейронов: веретеновидные, пира-

мидные и др. Денриты этих нейронов поднимаются в молекулярный слой, аксоны выходят в белое вещество и принимают участие в образовании кортикоспинальных (пирамидных) путей.

Рефлекторная дуга с заходом в кору головного мозга. 1-й нерон расположен в чувствительном спинном ганглии или в ганглии головы, аксоны нейронов спинных ганглиев направляются либо в собственное ядро заднего рога, либо к нежному и клиновидному ядрам продолговатого мозга. В этих ядрах заложен 2-й нейрон. Аксоны вторых нейронов направляются к зрительным буграм. В зрительных буграх заложен 3-й нейрон. Аксоны третьих нейронов в виде специфических волокон направляются к нейронам коры головного мозга, которые являются 4-м нейроном. Аксоны четвертых нейронов в составе пирамидного пути направляются к моторным нейронам спинного мозга, являющимися 5-м нейроном, аксон которого направляется к скелетным мышцам.

Существуют 2 типа коры: 1) гранулярный и 2) агранулярный. *Гранулярный тип коры* характеризуется тем, что в нем хорошо развиты зернистые слои (II и IV). Такой тип коры находится в области чувствительных центров (слухового, зрительного). *Агранулярный тип коры* характеризуется слабым развитием зернистых и сильным развитием пирамидных (III и V) слоев и слоя полиморфных клеток.

Модули коры головного мозга представлены макроколонками, диаметр которых составляет около 300 мкм. Модуль – это многократно повторяющаяся структура, выполняющая одни и те же функции. В коре головного мозга человека имеется около 3 миллионов модулей. Каждая макроколонка формируется вокруг кортико-кортикального волокна (аксона пирамидного нейрона II или III слоев коры). В состав макроколонки входят микроколонки, диаметр которых менее 100 мкм. В каждой макроколонке имеется возбуждающая и тормозная системы.

Возбуждающая система модуля состоит из волокон и нейронов. К макроколонке от зрительных бугров подходят 2 специфических волокна, которые заканчиваются синапсами на шипиковых клетках внутреннего зернистого слоя или на базальных дендритах пирамид III слоя. Шипиковые и пирамидные нейроны, таким образом, относятся к возбуждающей системе. Среди шипиковых нейроцитов есть 2 разновидности: 1) клетки фокального типа, аксоны которых заканчиваются на верхушечных дендритах пирамид; 2) клетки диффузного типа, аксоны которых заканчиваются на базальных дендритах пирамидных нейронов. Аксоны пирамидных нейронов являются кортико-кортикальными волокнами.

От пирамидных нейронов каждой колонки отходят 3 кортико-кортикальных волокна, которые после выхода в белое вещество возвра-

щаются в кору своей половины полушария. Они называются *ассоциативными кортико-кортикальными волокнами*. Вокруг каждого из этих волокон формируется макролонка. Кроме того, от каждого модуля отходит еще 2 кортико-кортикальных волокна, которые через мозолистое тело переходит во вторую половину полушария; эти волокна называются *комиссуральными*. Вокруг каждого из них тоже формируется по макролонке.

Таким образом, каждый модуль связан с 3 модулями своей половины и 2 модулями противоположной половины полушария.

Кортико-кортикальное волокно поднимается от VI слоя коры к I — молекулярному слою. На своем пути кортико-кортикальное волокно отдает веточки к нейронам каждого слоя, на которых образуются синаптические связи. Достигнув молекулярного слоя, кортикокортикальное волокно разделяется Т-образно на 2 веточки, которые распространяются далеко за пределы макролонки.

Таким образом, к возбуждающей системе относятся два специфических нервных волокна, идущих от зрительных бугров, шипиковые клетки фокального и диффузного типов, пирамидные нейроны и кортико-кортикальные волокна, являющиеся аксонами пирамидных нейронов.

Тормозная система модуля включает 4 разновидности тормозных нейронов: 1) нейроны с аксональной кисточкой; 2) корзинчатые большие и малые; 3) аксо-аксональные и 4) нейроны с двойным букетом дендритов.

Тормозные нейроны с аксональной кисточкой располагаются в пределах молекулярного слоя и образуют тормозные синапсы на веточках кортико-кортикальных волокон, препятствуя прохождению импульса по горизонтали.

Малые корзинчатые тормозные нейроны располагаются в V, III и II слоях. Их аксоны образуют тормозные синапсы на пирамидах этих трех слоев. **Большие корзинчатые нейроны** образуют тормозные синапсы на пирамидах вышеуказанных 3-х слоев, но за пределами своей колонки.

Аксоаксональные тормозные нейроны располагаются в III и II слоях, и образуют тормозные синапсы на пирамидных нейронах этих двух слоев.

Тормозные нейроны с двойным букетом дендритов характеризуются тем, что их аксоны образуют тормозные синапсы на всех остальных тормозных нейронах, растормаживая, таким образом, пирамидные нейроны. Эти тормозные нейроны получают импульсы от шипиковых клеток, а шипиковые клетки одновременно передают возбуждающие

импульсы на пирамидные нейроны. Поэтому одновременно с растормаживанием происходит возбуждение пирамидных нейронов.

Миелоархитектоника коры головного мозга. В коре головного мозга имеются ассоциативные нервные волокна, которые связывают отдельные участки одного полушария; комиссуральные волокна, соединяющие участки разных полушарий; проекционные нервные волокна, идущие от коры к нижележащим центрам нервной системы; горизонтальные нервные волокна, расположенные на уровне молекулярного, внутреннего зернистого и ганглионарного слоев.

27.2. МОЗГОВЫЕ ОБОЛОЧКИ

Мозг покрыт 3 оболочками: 1) мягкой мозговой оболочкой (pia mater); 2) паутинной оболочкой (arachnoidea); 3) твердой мозговой оболочкой (dura mater).

Мягкая мозговая оболочка представлена рыхлой соединительной тканью, повторяет ход извилин, в ней проходят кровеносные сосуды, нервные волокна, есть отдельные нейроны.

Паутинная оболочка не повторяет ход извилин, она как бы натянута между гребнями этих извилин. Между мягкой и паутинной оболочкой имеется субарахноидальное пространство, заполненное жидкостью. От мягкой мозговой к паутинной оболочке проходят коллагеновые волокна.

Твердая мозговая оболочка прилежит к надкостнице, состоит из плотной оформленной соединительной ткани. Между твердой и паутинной оболочкой имеется субдуральное пространство, также заполненное жидкостью.

В спинном мозге между твердой мозговой оболочкой и надкостницей позвонков имеется эпидуральное пространство, заполненное соединительной тканью.

Кровоснабжение мозга. В спинной мозг проникают переднекорешковые и заднекорешковые артерии, которые разветвляются в мягкой мозговой оболочке. Их мелкие ветви заходят в белое и серое вещество спинного мозга. Крупный артериальный ствол в основном проходит в области передней центральной вырезки спинного мозга. Вены проходят отдельно от артерий и локализируются в дорсальной части мягкой спинномозговой оболочки. Венозная кровь оттекает от спинного мозга через переднекорешковые и заднекорешковые вены.



Рисунок 177 – Кора больших полушарий головного мозга.

1 – молекулярная пластинка; 2 – наружная зернистая пластинка (нервные клетки-зёрна и малые пирамидальные клетки); 3 – пирамидальная пластинка: а – слой малых и средних пирамидальных клеток; б – слой больших пирамидальных клеток; 4 – внутренняя зернистая пластинка (звёздчатые клетки и клетки-зёрна); 5 – ганглиозная пластинка (большие и гигантские пирамидальные клетки); 6 – пластинка многоформных клеток; 7 – кровеносные сосуды

Кровеносная система головного мозга складывается из позвоночных и сонных артерий, которые сливаются, образуя базальные артерии. Базальные артерии разветвляются в мягкой мозговой оболочке, откуда мелкие артериальные ветви проникают в белое и серое вещество. Капилляры мозга имеют непрерывную эндотелиальную выстилку и хо-

рошо развитую базальную мембрану. Снаружи капилляры покрыты отростками волокнистых глиальных астроцитов. Поэтому стенка капилляров обладает строго избирательной проницаемостью, предотвращающей пропуск вредных веществ в ткань мозга, – гематоэнцефалический барьер.

27.3. СПИННОЙ МОЗГ

Источником развития спинного мозга является туловищный отдел нервной трубки и мезенхима. Спинной мозг расположен в позвоночном канале животных, является трубчатым образованием и частью центральной нервной системы. Анатомически спинной мозг состоит из двух симметричных половинок, отграниченных друг от друга вентральной срединной щелью, содержащей рыхлую соединительную ткань, и дорсальной срединной перегородкой из плотной неоформленной соединительной ткани.

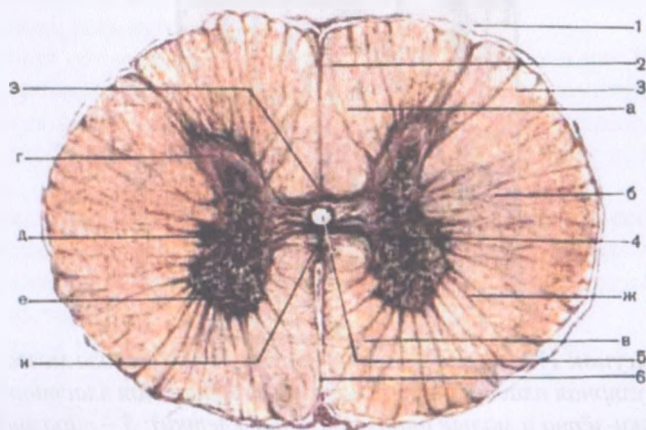


Рисунок 178 – Спинной мозг. Гистологический препарат поперечного среза спинного мозга на уровне грудных сегментов. 1 – мягкая оболочка; 2 – задняя срединная перегородка; 3 – белое вещество: а – задние канатики; б – боковые канатики; в – передние канатики; 4 – серое вещество: г – задние рога; б – боковые рога; е – передние рога; ж – мозговые перегородки; з, и – центральное промежуточное вещество; 5 – центральный канал; б – передняя срединная вырезка

Функции спинного мозга: 1) собственная сегментарно-рефлекторная; 2) проводниковая, обеспечивающая связь между головным мозгом, туловищем, конечностями, внутренними органами и др.

Строение. В спинном мозге различают серое и белое вещество.

Серое вещество. На поперечном срезе спинного мозга серое вещество имеет вид буквы «Н». Выделяют вентральные, латеральные (шейные, грудные, два поясничных) и дорсальные рога серого вещества.

Серое вещество представлено:

- 1) телами нейроцитов и их отростками;
- 2) нервными окончаниями с синаптическим аппаратом;
- 3) макро- и микроглией;
- 4) сосудами.

Нейроциты серого вещества спинного мозга являются *мультиполярными*. Они делятся на:

а) нейроны с немногочисленными слабоветвящимися дендритами;

б) нейроны с ветвящимися дендритами;

в) переходные формы нейроцитов.

В зависимости от того, куда идут отростки нейроцитов, выделяют:

а) внутренние нейроны – отростки (аксоны) которых заканчиваются синапсами в пределах спинного мозга;

б) пучковые нейроны – аксон которых идет в составе пучков (проводящих путей) в другие отделы спинного мозга или головного мозга;

в) корешковые нейроны – отростки которых покидают спинной мозг и образуют вентральные двигательные корешки.

На поперечном срезе нейроны группируются в *ядра*, в составе которых находятся сходные по строению и функции нейроны. Эти ядра классифицируются на:

1) собственное ядро – располагается в центре дорсального рога;

2) грудное ядро или ядро Кларка-Штиллинга – локализуется у основания дорсального рога;

3) базиллярное ядро – латеральнее и несколько глубже располагается у основания дорсального рога;

4) промежуточное медиальное ядро – располагается в промежуточной зоне.

В передних рогах располагаются двигательные (моторные) нейроны – это крупные мультиполярные клетки, диаметром 100 мкм, их количество составляет более 1 млн. Аксоны двигательных нейроцитов выходят из спинного мозга по передним корешкам и в составе периферических нервов достигают скелетных мышц, где заканчиваются на каждом мышечном волокне нервно-мышечным синапсом (моторной бляшкой). На продольном срезе спинного мозга моторные нейроны груп-

пируются в колонки, на поперечном срезе – в ядра. Моторные нейроны каждой колонки иннервируют только одну мышцу.

Различают следующие *группы ядер моторных нейроцитов*:

- а) медиальная группа – иннервирует мышцы туловища;
- б) центральная группа – иннервирует мышцы тазового и плечевого пояса;
- в) латеральная группа – иннервирует мышцы конечностей.

В каждой группе ядер моторные нейроны в функциональном отношении подразделяются на:

- а) альфа моторные нейроны большие – передают импульс на мышечные волокна, вызывая быстрые сокращения;
- б) альфа моторные нейроны малые – поддерживают тонус скелетных мышц;
- в) гамма моторные нейроны – направляют аксоны к мышечным волокнам нервно-мышечного веретена.

В дорсальной части заднего рога из глубины кнаружи последовательно располагаются мелкие нейроны, которые формируют:

1) студневидное вещество – также содержит интернейроны, продуцирующие опиоидные пептиды, которые влияют на болевые ощущения и создают «ворота боли»;

- 2) губчатую зону;
- 3) пограничную зону.

Самые боковые части серого вещества в шейном и грудном отделах называются сетчатой формацией. Здесь залегают нейроны, которые гасят нервные импульсы и предохраняют головной мозг от перегрузок.

Белое вещество. Белое вещество окружает снаружи серое вещество. Белое вещество представлено:

- 1) пучками миелиновых нервных волокон, которые формируют проводящие пути на протяжении всего спинного мозга;
- 2) астроцитами и отдельными нейронами;
- 3) гемокapиллярами.

В белом веществе различают 4 вида проводящих путей:

- 1) пути собственного рефлекторного аппарата спинного мозга;
- 2) пути, соединяющие спинной и головной мозг;
- 3) восходящие (афферентные) пути;
- 4) нисходящие (эфферентные) пути.

27.4. МОЗЖЕЧОК

Мозжечок – крупная часть головного мозга, борозды и извилины на разрезе имеют характерную для него картину – «дерево жизни».

Функции: координации движения и равновесия.

Строение. Мозжечок состоит из коры и белого мозгового вещества.

Кора мозжечка содержит 3 слоя:

- 1) молекулярный (наружный);
- 2) ганглионарный (средний);
- 3) зернистый (внутренний).

Молекулярный слой содержит:

а) корзинчатые клетки, которые имеют длинные аксоны, образующие многочисленные коллатерали вокруг тел грушевидных нейроцитов в нижней трети этого слоя;

б) звездчатые клетки, которые лежат выше корзинчатых и бывают 2-х видов – 1) небольшие клетки с короткими отростками и 2) крупные нейроциты с длинными отростками.

Корзинчатые и звездчатые клетки представляют собой ассоциативные нейроциты и оказывают тормозное действие на грушевидные клетки ганглионарного слоя мозжечка.

Ганглионарный слой содержит грушевидные нейроциты (клетки Пуркина), которые располагаются в один ряд, под слоем корзинчатых клеток. От основания грушевидных клеток отходит аксон в сторону зернистого слоя, а от вершины тела отходят 2–3 дендрита в молекулярный слой и располагаются в одной плоскости, перпендикулярной длине извилины. На дендритах имеются многочисленные синапсы в виде шипиков.

Зернистый слой содержит: а) главные клетки – зерновидные нейроциты (клетки-зерна) и б) вспомогательные клетки – звездчатые тормозные нейроциты или клетки Гольджи.

Зерновидные нейроциты – это клетки с небольшим ядром и узким ободком цитоплазмы, которые имеют 3–6 тонких дендритов с концевыми веточками наподобие птичьей лапки и 1 аксон, идущий в молекулярный слой, где Т-образно делится. Параллельно идущие волокна аксона образуют синаптические связи с дендритами корзинчатых, звездчатых и грушевидных нейроцитов.

Клетки Гольджи делятся на 3 вида: 1) звездчатые с коротким аксоном, 2) звездчатые с длинными аксонами и 3) веретенообразные горизонтальные нейроциты. Первые два вида клеток тормозят передачу нервного импульса грушевидным клеткам и также обеспечивают связь

между разными областями мозжечка. Третий вид клеток – горизонтальные нейроны лежат между зернистым и ганглионарным слоями. Они имеют длинные горизонтально идущие дендриты, а аксон их уходит в белое вещество мозжечка.

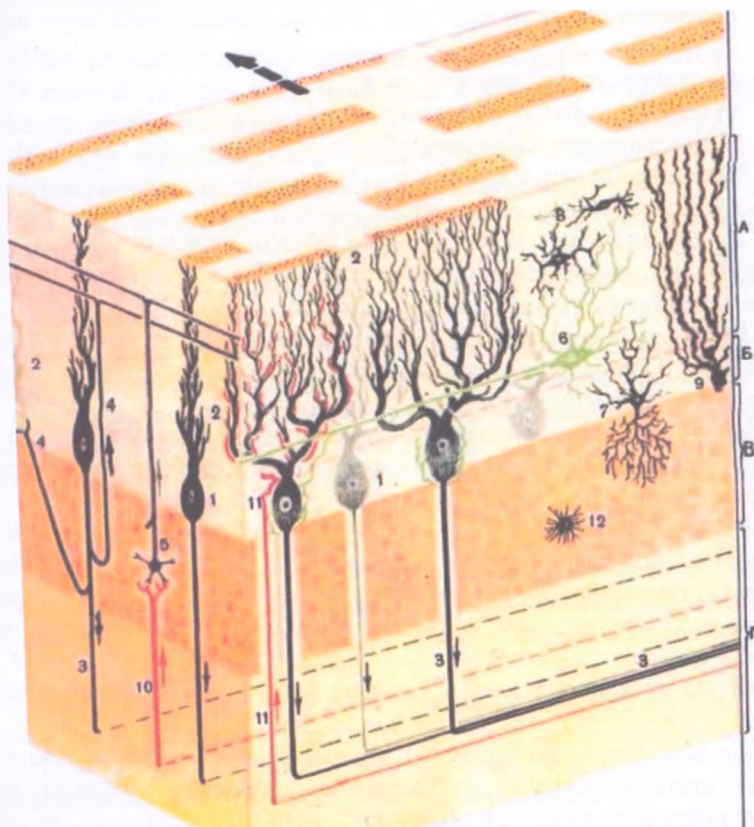


Рисунок 179 – Строение и ассоциативные связи мозжечка. Схема. Широкой пунктирной стрелкой указано направление извилины мозжечка. А – молекулярный слой; Б – ганглиозные нервные клетки; В – зернистый слой; Г – белое вещество; 1 – ганглиозная нервная клетка (клетка Пуркинье); 2 – дендриты ганглиозных нервных клеток; 3 – нейриты ганглиозных нервных клеток; 4 – коллатерали ганглиозной нервной клетки; 5 – нервные клетки-зёрна; 6 – корзинчатая нервная клетка; 7 – большая клетка-зерно (клетка Гольджи); 8 – звёздчатая нервная клетка; 9 – глиальная клетка с сультаном (бергмановское волокно); 10 – моховидное нервное волокно; 11 – лазающее нервное волокно; 12 – астроглиальная клетка

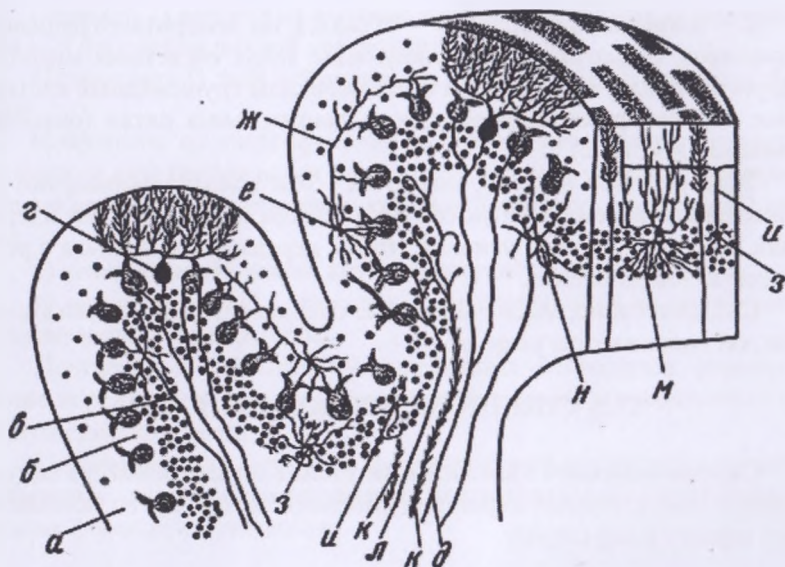


Рисунок 180 – Схема строения коры мозжечка.

а – молекулярный; *б* – ганглиозный слой; *в* – зернистый слой; *г* – грушевидные клетки; *д* – их нейриты с коллатеральями; *е* – корзинчатые нейроны; *ж* – их нейриты; *з* – малые нейроны-зёрна; *и* – их нейриты; *к* – моховидные волокна; *л* – ползущие волокна; *м* – короткие нейриты больших нейронов-зёрен; *н* – длинные нейриты больших нейронов-зёрен

Нейроглия в мозжечке – представлена волокнистыми и протоплазматическими астроцитами, а также олигодендроцитами. Микроглия в виде глиальных макрофагов представлена в молекулярном и ганглионарном слоях.

Белое вещество находится под корой мозжечка и составляет мозговое тело. Оно состоит:

- 1) ядра мозжечка;
- 2) афферентных и эфферентных волокон;
- 3) нейроглии.

Афферентные волокна делятся на 2 вида, по которым возбуждающие импульсы поступают в кору мозжечка:

1 – *моховидные волокна* – обеспечивают передачу импульса аксонами примерно на 10 зерновидных клеток, а после на грушевидные нейроны;

2 — лиановидные волокна — стелятся по дендритам грушевидных нейроцитов, а импульсы (регулирующие тонус скелетных мышц) проектируются в кору мозжечка на специфические грушевидные клетки, которые корректируют информацию о двигательных актах (оказывается тормозное действие).

Эфферентные волокна мозжечка — эти волокна формируют пути, составленные аксонами грушевидных клеток и нейроцитами ядер мозжечка. Волокна создают условия, чтобы передавать импульсы о регулирование актов движения.

Следовательно, мозжечок сам не сохраняет память о двигательных актах, он только их регулирует.

27.5. СПИННОМОЗГОВОЙ ГАНГЛИЙ

Спинномозговой ганглий или узел. Ганглии лежат по ходу ventральных двигательных корешков спинного мозга. Орган компактный, имеет строму и паренхиму.

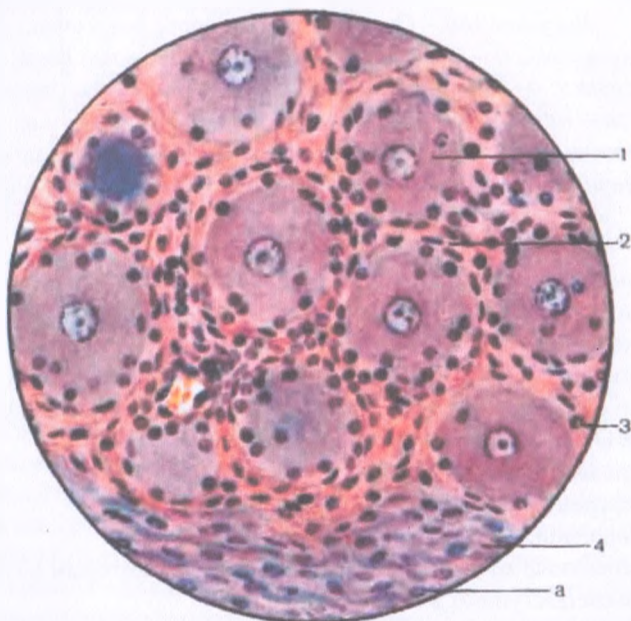


Рисунок 181 — Спинномозговой узел кошки.

1 — нервная клетка; 2 — соединительнотканная капсула; 3 — мандриная глиальная клетка; 4 — нервные волокна; а — ядро леммоцита (шванновской клетки)

Строма: 1) капсула из плотной неоформленной соединительной ткани и 2) прослойки рыхлой соединительной ткани.

Паренхима: 1) тела нейроцитов и их отростки, 2) клетки нейроглии.

Нейроциты по классификации являются псевдоуниполярными по строению и чувствительными по функции. От тела псевдоуниполярного нейрона отходит один отросток, который Т-образно делится на 2 отростка:

а) *центральный* – аксон, который вступает в спинной мозг;

б) *периферический* – отросток, направляющийся на периферию и заканчивающийся рецептором.

Центральные отростки чувствительных нейроцитов формируют задние корешки и передают нервные импульсы на ассоциативные нейроны спинного мозга.

Периферические отростки чувствительных нейроцитов в составе смешанных спинномозговых нервов направляются на периферию и в органах формируют рецепторы.

СЛОВАРЬ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

А

АГРАНУЛОЦИТ, *agranulocytic*, i, m (от гр. а частица отрицания + лат. *granulum*, i, m зерно + гр. *kytos* клетка) – лейкоцит, не содержащий в своей цитоплазме специфической зернистости (лимфоциты и моноциты).

АДВЕНТИЦИАЛЬНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunica adventitia* (лат. *tunnica*, ae, f оболочка, кожа и *adventitius*, a, um пришлый) – рыхлая соединительная ткань, соединяющая трубчатые органы (пищевод, трахея, каудальные отделы прямой кишки и влагалища, сосуды) со смежными структурами.

АДЕНОГИПОФИЗ, *adenohypophysis*, is, f (от гр. *aden* железа + *hypo* под + *physis* образование) – железистая доля гипофиза, образующаяся от эктодермы первичной ротовой полости. В А. различают: инфундибулярную часть, охватывающую в области гипофизарной ножки проксимальную часть нейрогипофиза снаружи; промежуточную часть, которая располагается между дистальными частями аденогипофиза и нейрогипофиза, и дистальную часть аденогипофиза.

АДРЕНАЛИН, *adrenalinum*, i, m – гормон мозгового вещества надпочечников; образуется также на концах постганглионарных симпатических волокон при их возбуждении. А. суживает сосуды брюшной полости; при этом происходит опорожнение кровяных депо (особенно сосудов селезенки и печени) и увеличение количества циркулирующей крови; сосуды сердца и мозга расширяются.

АДРЕНАЛОВАЯ СИСТЕМА – часть эндокринной системы позвоночных животных, состоящая из микро- и макроскопических скоплений хромаффинных клеток, вырабатывающих и выделяющих в кровеносное русло адреналин и норадреналин. Клетки А. с. называются хромаффинными из-за их свойства легко окрашиваться слоями хромовой кислоты. Самым крупным скоплением хромаффинных клеток является мозговое вещество надпочечников; отсюда и название А. с. (лат. *ad* при + *ren* почка).

АДРЕНОКОРТИКОТРОПНЫЙ ГОРМОН (АКТГ) – гормон дистальной части аденогипофиза, стимулирующий функцию коры надпочечника. АКТГ вырабатывается хромофобными клетками аденогипофиза.

АКРОСОМА, *acrosoma*, atis, n (гр. *acros* верхний, крайний + *soma* тело) – чехликообразная структура, окружающая переднюю часть головки сперматозоида. Она состоит из наружной и внутренней акро-

сомальной мембран, окружающих акросомальное содержимое с гидролитическими энзимами (гиалуронидаза, арилсульфатаза, акрозин), способствующими проникновению сперматозоида через прозрачную зону яйца.

АКСОЛЕММА, *axolemma*, atis, n (гр. axon f + lemma кожа) — плазматическая мембрана, покрывающая снаружи цитоплазму аксона (аксоплазму).

АКСОН, *axon*, i, n (гр. axon) — нитевидный отросток нейрона, в котором большинство клеточных органелл отсутствует. В физиологическом смысле А. называется тот единственный отросток, по которому импульсы передаются от тела нейрона к другим нейронам или к тканям рабочих органов. Согласно физиологической концепции, существуют лишь монаксонные нейроны, морфологи же различают и биаксонные нервные клетки (чувствительные нейроны).

АКТИН (от гр. aktis луч) — белок микрофиламентов мышечных и других клеток. А. соединяется с миозином, образуя актомиозин, обуславливающий сократительную способность мышц.

АЛЛАНТОИС, *allantois*, idis, f (гр. alias колбаса + eidos вид) — плодная оболочка, развивающаяся из задней кишки зародыша; заполнена плодной мочой. А. размещается между хорионом и амнионом, окружая последний у лошади и плотоядных полностью, а у парнокопытных — частично. С телом плода А. соединяется посредством тонкого протока. А. содержит кровеносные сосуды, идущие к фетальной плаценте и от нее. Срастаясь с хорионом, А. участвует в образовании аллanto-хориона.

АЛЬВЕОЛА, *alveolus*, i, m (лат. ячейка, луночка, пузырек) — овальная или мешкообразная структура с просторным просветом (концевые отделы некоторых желез, легочные пузырьки и зубные ячейки верхней и нижней челюстных костей).

АЛЬВЕОЛЯРНАЯ БРОНХИОЛА, *bronchiolus alveolaris* (от гр. bronchos воздухоносная труба и лат. alveolus) — бронхиола, в стенке которой встречаются отдельные легочные альвеолы, благодаря которым она участвует в дыхании. А. б. называется также респираторной бронхиолой.

АЛЬВЕОЛЯРНЫЙ МЕШОЧЕК, *sacculus alveolaris* (от лат. sacculus, i, m мешочек и alveolus) — неопределенной формы полое пространство в конце альвеолярных протоков, окруженное легочными альвеолами.

АМИТОЗ, *amitosis*, is, f (гр. а без + mitos нить) — изредка встречающийся тип клеточного деления, при котором сохраняется внут-

ренная структура ядра (хромосомы не выявляются, и веретено деления не образуется).

АМНИОН, *amnion*, ii, n (гр.) — водная оболочка, внутренняя плодная оболочка, окружающая зародыш или плод в виде замкнутого пузыря; соединен с телом плода посредством пупочного канатика (который он охватывает снаружи) и заполнен амниотической жидкостью.

АМПУЛЛЯРНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae ampullares* (лат. *glandula*, ae, f железа и *ampulla* f) — разветвленные трубчато-альвеолярные железы концевой отдела семявыводящего протока; встречаются также у животных, не имеющих ампулообразного расширения семявыводящего протока (хряк, кот).

АНАЛИЗАТОРЫ (от гр. *analysis* разложение) — органы чувств, состоящие из воспринимающей части (рецептора), проводникового отдела, передающего возбуждение в центральную нервную систему, и высшего центра в коре большого мозга (термин И. П. Павлова).

АНАСТОМОЗ, *anastomosis*, is, f (гр. соединение) — соединение между двумя сосудами, нервами или мышцами, между двумя каналами или двумя полыми внутренними органами.

АНАФАЗА, *anaphasis*, is, f (гр. *ana* обратно и *phasis* фаза) — фаза расхождения парных хромосом в процессе клеточного деления — митоза и мейоза.

АНГИОЛОГИЯ, *angiologia*, ae, f (гр. *angeion* сосуд и *logos* учение) — раздел морфологии, посвященный учению о кровеносных и лимфатических сосудах, о сердце и кроветворных органах.

АНИМАЛЬНЫЙ (лат. *animal*, *alis*, n животное) — животный, относящийся к животному.

АПИКАЛЬНЫЙ (лат. *apex*, *picis*, m верхушка) — верхушечный, обращенный кверху.

АПОКРИННАЯ ПОТОВАЯ ЖЕЛЕЗА, *glandula sudorifera apocrina* (гр. *apocrino*) — вид потовых желез, который встречается у человека в аксиллярной, лонной и перинеальной областях, а у животных — по всей коже. Их секрет содержит некоторое количество органических веществ (особенно у лошади). Проток А. п. ж. открывается (противоположно протоку меро-, или эккринновых потовых желез) не на поверхность кожи, а в волосяное влагалище. Секрет А. п. ж. имеет характерный для каждого отдельного индивидуума запах.

АПОКРИННАЯ СЕКРЕЦИЯ (гр. *apocrino* отделяю) — вид выделения секрета, который сопровождается отторжением верхушечных частей секреторных клеток. Свойственна апокринным потовым и частично добавочным мужским половым и молочным железам.

APUD-СИСТЕМА – см. *Диффузная эндокринная система*.

АРГИРОФИЛЬНЫЕ ВОЛОКНА (гр. *argyros* серебро и *philein* любить) – вид соединительнотканых волокон, способных связывать соли серебра, из которых металлическое серебро восстанавливается под действием света или редуцирующих веществ в виде черного осадка (гранул). А. в. называются также ретикулярными волокнами.

АРТЕРИОЛА, *arteriole*, ае, f – тончайшие артериальные сосуды, переходящие в капилляры. Внутренней и наружной эластической мембран у них нет; медия состоит из одного или двух слоев мышечных клеток.

АРТЕРИЯ, *arteria*, ае, f (гр. *aer* воздух и *terein* содержать) – кровеносный сосуд, через который кровь направляется от сердца к различным частям тела; содержит в большом круге кровообращения артериальную, а в малом, или легочном, круге – венозную кровь. Стенка А. состоит из внутренней, средней и наружной оболочек. В соответствии с функцией и структурным составом средней оболочки артерии разделяются на эластические, или проводящие, и на мышечные, или распределяющие.

АСТРОЦИТ, *astrocytus*, i, m (от гр. *aster* звезда + *kytos* клетка) – нейроглиальная клетка эктодермального происхождения, которая характеризуется наличием волокнистых или цитоплазматических отростков (волокнистый и протоплазматический астроциты).

АТРЕТИЧЕСКИЙ ФОЛЛИКУЛ, *folliculus atreticus* (гр. *a* без + *trema* отверстие) – дегенерирующий яичниковый фолликул.

АТРОФИЯ, *atrophia*, ае, f (от гр. *a* отрицание + *trophe* питание) – уменьшение объема ткани или органа в результате общего или местного нарушения питания. А. бывает физиологическая и патологическая. Развивается А. медленно и является хроническим процессом.

АУТОЛИЗ, *autolysis*, is, f (от гр. *autos* сам + *lysis* растворение) – посмертное растворение клеток и тканей под действием собственных ферментов.

АЦИДОФИЛИЯ, *acidiphilia*, ае, f (лат. *acidum*, i, n кислота + гр. *philein* любить) – свойство клеток окрашиваться кислыми красителями (в противоположность базофилии – окрашиваемости основными красителями).

АЦИНУС ЛЕГКОГО, *acinus pulmonis* (лат. *acinus*, i, m ягода, *pulmo, opis*, m легкое) – структурная единица легкого, к которой подходит терминальная бронхиола.

АЦИНУС ПЕЧЕНИ, *acinus hepatis* (лат. *acinus* f, *hepar*, *patis*, n) – структурно-функциональная единица печени; в его состав входят части двух рядом расположенных соседних классических долек, снабженные терминальными ветвями воротной вены и печеночной артерии в совокупности с конечными желчными канальцами. На срезе А. п. имеет форму ромба. У его острых углов проходят центральные вены, а у тупого угла – триада.

АЦИНУС ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ, *acinus pancreatis* (лат. *acinus* f, *pancreas*, *atis*, n поджелудочная железа) – концевой секреторный отдел экзокринного панкреаса, состоящий из секретирующих ацинарных клеток и из центрoацинарных клеток, составляющих начальное звено проводящей системы и имеющих у домашних животных форму банана. Некоторые из них разветвляются. Толщина их в среднем – 20–30 мкм.

Б

БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА, *membrana basalis* (лат. *membrana*, ae, f и *basalis* базальный) – внеклеточный конденсированный слой гликопротеина, мукополисахарида и белков, встречающийся под базальной поверхностью любых эпителиев. Б. м. состоит из плотного филаментозного листка, базального слоя и из расположенного глубже ретикулярного слоя.

БАЗОФИЛИЯ, *basophilia*, ae, f (от гр. *basis*, *is*, f основа и *philia* любовь) – свойство структурных компонентов клетки окрашиваться основными красителями. Интенсивная Б. хроматин зависит от наличия в ней дезоксирибонуклеиновой кислоты, а в цитоплазме базофильными являются структуры, содержащие рибонуклеиновую кислоту, мукополисахариды, белки и другие соединения. Б. характерна для активно растущих, интенсивно синтезирующих белок клеток.

БАРОРЕЦЕПТОРЫ (от гр. *baros* тяжесть и лат. *recipio* принимаю) – рецепторы сосудов, реагирующие на повышение кровяного давления и участвующие в регуляции его уровня.

БЕЛОВАТОЕ ТЕЛО, *corpus albicans* (лат. *corpus*, *poris*, n тело и *albicans*, *antis* беловатый) – беловатое волокнистое образование, заменяющее обратно развивающееся желтое тело в яичнике.

БЕЛОЕ ВЕЩЕСТВО, *substantia alba* (лат. *substantia*, ae, f вещество и *albus*, a, m белый) – вещество центральной нервной системы, состоящее преимущественно из миелинизированных нервных волокон (в отличие от серого вещества, содержащего тела нейроцитов с начальными участками их отростков).

БЕЛОЧНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunica albuginea* (лат. tunica, ae, f оболочка и albus) – беловатая оболочка из коллагеновых волокон между поверхностным эпителием и кортикальным веществом (белочная оболочка яичника) или между серозной оболочкой и дольками яичка (белочная оболочка яичка).

БЕРЕМЕННОСТЬ, *graviditas*, atis, f (лат.) – физиологическое состояние оплодотворенных самок. Названия Б. у животных: жеребость – у кобыл, ослиц и верблюдиц; стельность – у коров; суягность – у овец и коз; супоросность – у свиней; сукрольность – у крольчих; щенность – у сук; окот – у кошек.

БИОПСИЯ, *biopsia*, ae, f (гр. bios жизнь и opsis вид, зрелище) – прижизненное микроскопическое исследование пунктатов, кусочков тканей или органов, взятых из живого организма.

БИФУРКАЦИЯ, *bifurcatio*, onis (лат. bis дважды и furca, ae, f вилка) – разделение трубчатого органа на две ветви одинакового диаметра.

БЛАСТОДЕРМА, *blastoderma*, atis, f (от гр. blastos + derma кожа) – единый слой клеток бластоцита, из которого впоследствии образуются зародышевые листки (экто-, мезо- и энтодерма).

БЛАСТОМЕР, *blastomerus*, i, m (гр. blastos и meros доля) – клетка, образующаяся в результате дробления зиготы.

БЛАСТУЛА, *blastula*, ae, f (гр. blastos) – шаровидная, заполненная жидкостью зародышевая структура анимниот, возникшая в результате дробления зиготы. Вся клеточная масса Б. употребляется на образование тела развивающегося организма.

БЛЕСТЯЩАЯ ЗОНА, *zona pellucida* (гр. zona, ae, f зона, область и лат. pellucidus блестящий) – гликопротеиновый слой, толщиной в 3–5 мкм, окружающий первичный овоцит в растущем яичниковом фолликуле. Б. з. пронизана канальцами, в которые проникают микроворсинки яйцеклетки и клеток гранулезы.

БОКАЛОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА (КЛЕТКА), *exocrinocytus caliciformis* (от лат. ex из, от + гр. krino выделяю + kytos, calyx, lycis, m чашечка + лат. formis подобный) – одноклеточная железа, выделяющая слизь; встречается в эпителии слизистых оболочек дыхательных путей и кишечника.

БРАНХОГЕННЫЕ ОРГАНЫ, *organa branchiogenici* (гр. branchia жабры и genesis происхождение) – органы, развивающиеся из жаберных дуг – щитовидная железа, парашитовидные железы и тимус.

БРОНХИОЛА, *bronchiolus*, i, m (гр.) – одно из подразделений бронхиального дерева, отличающееся от бронхов отсутствием хряще-

вых пластинок и желез. Концевая часть Б., единственной функцией которой является проведение воздуха, называется терминальной, или конечной, бронхиолой; за ней следует альвеолярная, или респираторная, бронхиола.

В

ВАЗОПРЕССИН – гормон, продуцируемый нейронами гипоталамических ядер и депонированный в нейрогипофизе. В. стимулирует сокращение мышечных клеток капилляров и артериол, повышая кровяное давление.

ВАКУОЛЬ, *vacuola*, ае, f – внутриклеточная шаровидная полость, окруженная мембраной и содержащая жидкость, или плотное вещество, или то и другое вместе.

ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ, *vascularisatio*, onis, f (лат. *vas* f) – снабжение ткани или органа кровеносными сосудами.

ВЕЗИКУЛА, *vesicula*, ае, f – пузырьковидная структура, содержащая жидкость.

ВЕНУЛА, *venula*, ае, f (лат.) – посткапиллярный отдел вен диаметром 30–50 мкм, собирающий кровь из капиллярного русла. В стенках В., переходящих в вены мышечного типа, появляются единичные гладкомышечные клетки. В. выполняют дренажную функцию, удаляя продукты метаболизма тканей. Они являются также местом депонирования крови.

ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ, *visceralis*, е (от лат. *viscera* внутренние органы) – относящийся к внутренним органам или принадлежащий им.

ВКУСОВЫЕ ПОЧКИ, *caliculi gustatorii* (от лат. *caliculus*, i, m чашечка, почка и *gustatorius*, а, um вкусовой) – химические рецепторы, адекватным раздражителем которых являются растворившиеся в жидкости вещества. В ротовой полости они представлены шарообразными (плотоядные), яйцевидными (жвачные) или веретеновидными (свинья) образованиями в поверхностном эпителии вкусовых сосочков. Начинаются В. п. от базальной мембраны; с наружной поверхностью они соединены посредством вкусовой ямки. В. п. состоят из тройкового вида клеток: из чувствительных вкусовых эпителиоцитов, из поддерживающих эпителиоцитов и из менее длинных базальных эпителиоцитов. Первые из них носят на своей апикальной поверхности нежные отростки длиной 2–5 мкм.

ВОЛОСКОВЫЕ КЛЕТКИ, *cellulae sensoriae pilosae* (лат. *pilus* f) – чувствительные клетки с длинными цитоплазматическими вырост-

тами (волосками), расположенные в улитковом и вестибулярном лабиринтах уха.

ВОЛОСЯНАЯ ЛУКОВИЦА, *bulbus pili* (лат. *bulbus*, *i*, *m* луковица и *pilus*) – нижний утолщенный отдел волосяной луковицы; содержит впадину луковицы и переходит в шейку луковицы. В. л. является той частью луковицы, за счет которой растет волос; она состоит из размножающихся эпителиальных (эпидермальных) клеток.

ВОЛОСЯНАЯ СУМКА, *bursa pili* (от лат. *bursa*, *ae*, *f* кошелек, сумка и *pilus* *f*) – соединительнотканная оболочка, охватывающая эпителиальный фолликул волоса снаружи. В. с. распадается на внутренний, циркулярный, и наружный, продольный, слои. К В. с. прикрепляется мышца, поднимающая волос.

Г

ГАНГЛИОНАРНЫЕ ГЛИОЦИТЫ, *gliocyti ganglii* (гр. *gliocytus*, *i*, *m* глиальная клетка) – клетки глиального происхождения, окружающие одним слоем тела ганглионарных нейроцитов. Снаружи глиальная капсула покрыта нежной тонковолокнистой соединительнотканной оболочкой.

ГАПЛОИДНОЕ ЧИСЛО ХРОМОСОМ (гр. *haploos* единый, простой) – половинное число хромосом, образующееся в зрелых половых клетках (сперматозоидах и яйцеклетках) в результате редукционного деления. У домашних животных Г. ч. х. следующее: у лошади – 32, крупного рогатого скота – 30, овцы – 27, свиньи – 19, собаки – 39 и у кошки – 19.

ГЕМОГЛОБИН, *haemoglobinum*, *i*, *n* (гр. *haima* кровь + *globinum*, *i*, *n* глобин, белок, принадлежащий к группе альбуминов) – сложный белок из группы хромопротеидов, содержащийся в эритроцитах. Обладает свойством легко окисляться и быстро восстанавливаться, отдавая кислород клеткам.

ГЕМОЛИЗ, *haemolysis*, *is*, *f* (гр. *haima* + *lysis*) – растворение эритроцитов в крови.

ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ (лат. *generare* порождать, производить) – половые органы, органы размножения.

ГИАЛИНОВЫЙ (гр. *hyalos* стекловидный) – прозрачный, без включений.

ГИСТОГЕНЕЗ, *histogenesis*, *is*, *f* (гр. *histos* ткань + *genesis* образование, развитие) – процесс образования и развития тканей животного организма.

ГЛАНДУЛОЦИТ, *glandulocytus*, i, m (лат. glandula, ae, f железа + гр. kytos клетка) – секреторная клетка железы (экзокриноцит или эндокриноцит).

ГЛИКОКАЛИКС, *glycocalyx*, lycis, m (гр. glykos сладкий + calyx чашечка) – гликопротеидный материал тонкофибриллярного характера, покрывающий поверхность всех клеток, независимо от того, соприкасаются они с поверхностями других клеток или являются свободными. Г. очень тесно связан с плазмалеммой (поверхностный слой плазмалеммы).

ГЛИОЦИТ, *gliocytus*, i, m (гр. glis, ae, f клей + kytos) – клетка, входящая в состав нейроглии. Развивается из нервной пластинки и мезенхимы.

ГОЛОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae holocrinae* (лат. glandula, ae, f железа + гр. holos целый, весь) – железы, секреторный процесс которых сопровождается полным разрушением glandулоцитов (сальные железы и их производные).

ГРАНУЛОЦИТ, *granulocytic*, i, m (от лат. granulum, i, n + kytos) – белая кровяная клетка, содержащая в цитоплазме специфическую зернистость. В зависимости от окрашиваемости зерен Г. подразделяют на эозинофильные, базофильные и нейтрофильные.

ГРИБОВИДНЫЕ СОСОЧКИ, *papillae fungiformes* (лат. papilla, ae, f сосочек, fungus, i, m гриб + forma, ae, f форма) – вид вкусовых сосочков на спинке и на краях языка, снабженных незначительным количеством (у собаки до 12 и у свиньи до 93) вкусовых почек. Общее количество Г. с. является наименьшим у кошки и крупного рогатого скота (от 160 до 300) и наибольшим у свиньи (от 700 до 1200).

Д

ДЕСКВАМАЦИЯ, *desquamation*, onis, f (от лат. desquamare снимать чешую) – слущивание ороговевших эпидермоцитов или эпителиальных клеток слизистых оболочек.

ДИПЛОИДНЫЙ НАБОР ХРОМОСОМ (от гр. diploos двойной) – наличие в клетках полного набора пар гомологичных хромосом.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК (от лат. differentia, ae, f различие) – развитие клеток, проявляющееся в их превращении из ранее однородных (индифферентных) структур в неоднородные (специализированные) клетки.

ДИФФЕРОН (от лат. *differe* различаться, разниться) – совокупность по одной линии дифференцированных тканевых клеток, берущих начало от одного вида стволовых клеток.

ДИФФУЗНАЯ ПЛАЦЕНТА, *placenta diffusa* (от лат. *placenta*, ае, f лепешка и *diffusio, onis, f* разлитие) – тип плаценты, хориальные ворсинки которой равномерно покрывают весь хорион (плацента лошади, ослицы, верблюдицы и свиньи).

ДИФФУЗНАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА – группа эндокринных клеток, секретирующих пептидные гормоны и обладающих общими цитохимическими характеристиками. Общими особенностями этих клеток являются происхождение из нейрального гребня, выработка биогенных аминов и способность к их захвату и декарбоксилированию. К этой группе клеток называемой APUD-системой, причисляют энтерохромаффинные клетки, панкреатические эндокриноциты, парафолликулярные эндокриноциты щитовидной железы, кортикальные эндокриноциты надпочечника и тканевые базофильные гранулоциты (тучные клетки). Акроним APUD произведен из начальных букв английских слов – *amine precursor uptake and decarboxylation* – поглощение и декарбоксилирование аминов и их предшественников.

ДРОБЛЕНИЕ, *fissio, onis, f* (лат. разделение, разрезание) – митотическое деление оплодотворенного яйца (зиготы); величина развиваемой структуры (морулы) остается при этом сперва неизменной, ибо клетки дробления (бластомеры) при каждом дроблении становятся все меньше и меньше. Д. заканчивается стадией бластоцисты.

Ж

ЖЕЛЧЬ, *bilis, is, f* (лат.) – экскреторный продукт печени. Основными составными частями Ж. являются желчные кислоты (гликохолевая и таурохолевая) и пигменты (билирубин и биливердин). В Ж. содержатся также холестерин, муцин, лецитин, жирные кислоты, минеральные и другие вещества.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ, *textus adiposus* (лат. *textus, us, m* ткань и *adeps, dipis, m, f* жир) – разновидность соединительной ткани, содержащая плотно прилегающие друг к другу жировые клетки (адипоциты).

З

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ, *strata germinalia* (лат. *stratum, i, n* слой и *germino* произрастать) – первичные клеточные слои зародыша – экзо-, эндо- и мезодерма. Из них, в свою очередь, выделяется еще

один зародышевый зачаток — мезенхима, отличающаяся диффузным клеточным строением. Из названных зачатков в процессе дальнейшего развития возникают следующие дериваты (производные). Из состава эктодермы выделяется нейральная пластинка, заворачивающаяся в нервную трубку. По бокам от нервной трубки из эктодермы отщипываются нервные валики. Из нервной трубки в дальнейшем образуются спинной и головной мозг, а из нервных валиков — спинальные и автономные ганглии и мозговое вещество надпочечников. Оставшаяся на поверхности зародыша эктодерма образует эпидермис с его производными (волосы, кожные железы). Из состава кожной эктодермы выделяются специальные участки — плакоды, из которых формируются органы слуха, равновесия и обоняния. За счет энтодермы образуется эпителиальный покров пищеварительного канала (с его внутренними и придаточными железами), воздухоносных путей и легких. Мезодерма дифференцируется сперва на сомиты, нефротомы и боковые листки, из которых первые при дальнейшем дифференцировании дают начало осевому скелету, большей части скелетной мускулатуры и соединительнотканной части кожи. Из нефротомов образуются почечные трубочки, а боковые листки мезодермы дают начало весьма различным соединительнотканным и мышечным структурам, а также эпителиальной выстилке серозных оболочек (мезотелии).

ЗАРОДЫШЕВЫЙ ДИСК, *discus embryonicus* (лат. discus, i, m диск + embryo) — менее прозрачный участок в стенке бластоцита, возникающий из внутренней клеточной массы или зародышевого узелка и дающий начало образованию тела зародыша; состоит из экто- и энтодермы и частично из мезодермы.

ЗВЕЗДЧАТЫЙ НЕЙРОЦИТ, *neuronum stellatum* (от гр. neuron нерв и лат. stella, ae, f звезда) — нейрон, дендриты которого отходят во все стороны клетки, имея более или менее одинаковую длину (дендритное поле — шаровидное).

ЗУБЧАТЫЙ КРАЙ, *ora serrata* (лат. ora, ae, f край, граница и serratus, a, um зубчатый, пилообразный) — граница между зрительной и слепой частями сетчатки.

И

ИНСУЛИН, *insulinum*, i, n (от лат. insula остров) — гормон, вырабатываемый бета-клетками панкреатических островков; регулирует содержание сахара в крови.

ИНТЕРСТИЦИОЦИТЫ, *interstitiocytus*, i, m (от лат. interstitium + гр. kytos клетка) — эпителиоидная клетка мезенхимного происхожде-

ния, встречающаяся в яичнике (овариальные И.) и в яйчке (интестициальные эндокриноциты семенника). И. продуцируют в яичнике эстрогены с прогестероном, а в семеннике – тестостерон.

К

КАЛЬЦИТОНИН, *calcitoninum* – белковый гормон, понижающий уровень кальция в крови и являющийся антагонистом паратирину (гормона паратироидных желез).

КАПСУЛА, *capsula*, ае, f (лат.) – соединительнотканый (иногда с примесью мышечных элементов) покров компактных (обычно железистых) органов.

КАРДИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae cardiacaе* (от лат. *glandula*, ае, f железа + от гр. *cardia*, ае, вход в желудок) – мукоидные железы, окружающие вход пищевода (у жвачных желудочной борозды) в желудок в виде узкой полосы (исключая свинью, у которой К. ж. охватывают почти половину желудка). Это простые или разветвленные извитые трубчатые железы, близко напоминающие пилорические железы.

КОСТНЫЕ ПЛАСТИНКИ, *lamellae osseae* (лат. *lamella*, ае, f пластинка + *os*) – слои костной ткани, состоящие из остецитов, минерализованного аморфного вещества и коллагеновых (оссеиновых) волокон. Волокна К. п. лежат параллельно друг другу, имея в соседних пластинках разное направление. В компактной части трубчатых костей различают наружные и внутренние окружающие пластинки, интерстициальные пластинки и пластинки остеонов. Окружающие К. п. окружают кость снаружи или выстилают костную полость, а пластинки остеона, в количестве 3–10, окружают концентрически центральный канал, содержащий кровеносные сосуды и нервы. Совокупность концентрических пластинок вокруг одного центрального канала составляет остеон (*osteonum*). К. п., заполняющие пространство между остеонами, называются интерстициальными, или вставочными. Диаметр остеонов колеблется в пределах от 150 до 400 мкм. Архитектоника К. п. у с.-х. животных в разных костях крайне пестрая. Так, напр., в плечевой и бедренной костях у кр. рог. скота остеоны совсем отсутствуют, будучи заменены циркулярно ориентированными комплексами пластинок.

КОТИЛЕДОН, *cotyledo, onis*, f (от гр. *kotyledon* чаша) – кустовидное скопление ворсинок хориона жвачных; совместно с маточной карункулой образует плаценту. К. у человека – доля плаценты.

Л

ЛАКТОЦИТ, *lactocytus*, i, m (от лат. lac, lactis, n молоко + гр. kytos f) – экзокриноцит молочной железы.

ЛЕПТОТЕНА, *phasis leptotenica* (от гр. leptos тонкий, длинный + tainia нить, лента) – ранняя стадия мейотической профазы, в которой хромосомы имеют форму тонких непарных нитей.

ЛУЧИСТЫЙ ВЕНЕЦ, *corona radiata* (лат. corona, ae, f корона + radiatus, a, um лучистый) – слой радиально расположенных столбчатых клеток гранулезы (фолликулярного эпителия), непосредственно окружающих яйцеклетку в зрелом овариальном фолликуле.

ЛЮТЕИНИЗИРУЮЩИЙ ГОРМОН (от лат. luteus, a, um золотисто-желтый) – гонадотропный гормон передней доли гипофиза; гликопротеид. У самок стимулирует овуляцию и образование желтого тела, у самцов – развитие интерстициальных эндокриноцитов яичка.

ЛЮТЕОТРОПНЫЙ ГОРМОН (от лат. luteus + от гр. trepos поворачивание, направление) – пролактин, белковый гормон передней доли гипофиза. Стимулирует секрецию молока после родов у самок млекопитающих; активирует функцию желтого тела.

ЛЮТЕОЦИТЫ, *luteocyti* (от лат. luteus + гр. kytos клетка) – паренхимные клетки желтого тела; согласно своему происхождению, распадаются на крупные гранулелютеоциты, продуцирующие прогестерон, и на мелкие теколютеоциты, продуцирующие эстрогены.

М

МАКРОГЛИЯ, *macroglia*, ae, f (от гр. macros + glia клей) – астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты, вместе взятые.

МЕГАКАРИОЦИТ, *megakaryocytus*, i, m (от гр. megas большой + karyon ядро + kytos клетка) – гигантские клетки костного мозга с полиплоидным овальным или дольчатым ядром. От них отделяются участки цитоплазмы в виде тромбоцитов, или кровяных пластинок.

МЕЗЕНХИМА, *mesenchyme*, matis, n (от гр. mesos + enchyma налитое) – зародышевый родоначальник всех видов соединительных тканей, крови и кровеносных сосудов; характеризуется отростчатыми клетками и аморфным межклеточным веществом.

МЕЗОДЕРМА, *mesoderma*, matis, n (от гр. mesos + derma, matis, n кожа) – средний зародышевый листок, расположенный между эктодермой и энтодермой.

МЕЗОТЕЛИЙ, *mesothelium*, ii, n (от гр. mesos + thele грудной сосок) – однослойный плоский эпителий, развивающийся из мезодер-

мы и покрывающий серозные оболочки (плевру, перикард, брюшину и вагинальную оболочку).

МЕЛАНОЦИТЫ, *melanocytus*, i, m (от гр. melanos f + kytos) – отростчатые клетки в эпидермисе, вырабатывающие меланин (кожный пигмент). Гранулы меланина, вырабатываемые М. и выделяемые на концах их отростков, проникают в цитоплазму эпидермальных клеток.

МЕНТАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА, *glandula mentalis* (от лат. glandula, ae, f железа и mentum, i, n подбородок) – подбородочная железа – округлое скопление весьма развитых сальных и апокринных потовых желез свиньи, расположенных в подбородке, за нижнечелюстным углом.

МЕРОКРИННАЯ СЕКРЕЦИЯ (от гр. meros часть и krinein отделять) – тип образования и выделения секрета без разрушения железистых клеток. М. с. свойственна большинству экзокринных и эндокринных желез. Железы с М. с. называются мерокринными.

МИКРОГЛИОЦИТЫ, *microgliocytus*, i, m (от гр. micros + glia клей + kytos) – глиальные макрофаги центральной нервной системы; производные мезенхимы.

МИКРОМЕТР (мкм) – тысячная часть миллиметра.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ, *microfilamenta* (от гр. micros + лат. filamentum, i, n тонкая нить) – филаменты диаметром в 5–6 нм, состоят из белка, называемого актином; встречаются, кроме мышечных элементов, в самых разнообразных клетках, участвуя в механизме клеточного сокращения.

МИОСАТЕЛЛИТЫ, *mysatellitocytus*, i, m (от гр. mys + от лат. satelles спутник + гр. kytos) – клетки, располагающиеся под плазмалеммой скелетного миоцита, но отделенные отчетливо от нее. Количество М. изменяется в зависимости от возраста; в молодом возрасте их больше. От типичных мышечных ядер ядра М. отличаются периферическим расположением хроматина и отсутствием ядрышка. Их считают резервными клетками молодых истощенных скелетных миоцитов. В миокарде они отсутствуют.

МИОЭПИТЕЛИОЦИТЫ, *myoepitheliocyti* (от гр. mys f + epithelium, ii, n околососковая (эпителиальная) пластинка + kytos) – контракильные эпителиальные клетки; встречаются в железах эктодермального происхождения (слезных, слюнных, эзофагеальных, потовых и молочных).

МУКОЦИТЫ, *mucocyti* (лат. mucus, i, m слизь + гр. kytos клетка) – секреторные клетки слизистых желез. Имеют менее базофиль-

ную цитоплазму, чем сероциты; ядра в них уплощенные и прижаты к основанию клеток; между ядром и верхушкой мукоцита находятся слизистые пузырьки, окрашивающиеся специфическими красителями муцикармин, тионин и др.).

Н

НАНОМЕТР (нм) – одна тысячная часть микрометра.

НЕЙРОГЛИЯ, *neuroglia*, ае, f (гр. *neuron* + *glia* клей) – компонент нервной ткани; ее элементы – глиоциты выполняют в нервной ткани опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции. Глиоциты развиваются одновременно с нейронами из нервной трубки. Клетки нейроглии делятся на центральные глиоциты (эпендимоциты, астроциты, олигодендроциты и микроглиоциты, или глиальные макрофаги) и на периферические глиоциты (ганглионарные глиоциты, нейролеммоциты и терминальные глиоциты).

НЕЙРОН, или **НЕЙРОЦИТ**, *neuronum*, i, m (от гр. *neuron*) – нервная клетка, структурная единица нервной системы, стоящая из тела, или сомы, из цитоплазматических отростков – дендритов и из нитевидного отростка – аксона, или нейрита.

НЕРВНЫЕ ЦЕНТРЫ – скопления нейронных тел в определенном участке центральной нервной системы, обуславливающих своей деятельностью какую-либо функцию органа или системы органов. Одни и те же группы нейронов при разных условиях могут участвовать в осуществлении различных реакций. Н. ц. являются физиологическим термином, не всегда совпадающим с анатомическим термином «нервные ядра».

НЕРВНЫЕ ЯДРА, *nuclei nervorum* (от лат. *nucleus*, ei, m ядро и *nervus*) – скопления нейронных тел в центральной нервной системе, дающие начало определенным нервам, пучкам нервных волокон или проводящим путям; морфологический термин. Н. я. редко именуются по функциональным признакам (моторные или чувствительные ядра), чаще – по их форме, местонахождению, структуре, окраске и т.д. Раньше Н. я. назывались ганглиями, ныне же термин «ганглий» применяется только в значении нервных узлов периферической нервной системы.

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ – высокомолекулярные соединения, содержащиеся во всех биологических объектах. Различают рибонуклеиновые кислоты (РНК) и дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК). В состав РНК входят: пуриновые основания – аденин и гуанин, пиримидиновые основания – цитозин и урацил, углевод рибоза и

остаток фосфорной кислоты. В ДНК урацил заменен тиминном, а рибоза — дезоксирибозой. В клетке Н. к. находятся как в свободном состоянии, так и в виде комплексов с белком — нуклеопротендов.

О

ОБОЛОЧКА, *tunica*, ae, f (лат. *tunica* нижняя одежда римлян, оболочка, кожа) — тканевый слой определенного органа (адвентициальная, белочная, волокнистая О.) или совокупность разнообразных смежных слоев (слизистая, мышечная, серозная О.).

ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СЛИЗИСТАЯ ОБОЛОЧКА, *tunica mucosa olfactoria* (лат. *tunica f mucosa*, ae, f слизистая оболочка, *olfactorius*, a, um обонятельный) — слизистая обонятельной области носовой полости. Она отличается от окружающей слизистой содержанием пигмента (у жвачных и лошади — желтой, у свиньи — коричневой и у плотоядных — серой окраски), большей толщиной и различающимся клеточным составом эпителия и содержанием специфических обонятельных желез.

ОКСИФИЛЬНЫЙ — окрашивающийся кислыми красителями.

ОЛИГОДЕНДРОЦИТЫ, *oligodendrocyti*, m (от гр. *oligo* малый + *dendron* дерево + *kytos* клетка) — глиоциты центральной нервной системы, окружающие тела нейронов и окутывающие своими миелиноподобными отростками несколько (в зрительном нерве крысы — от 40 до 50) интернодальных сегментов нескольких нервных волокон. Их разновидностями являются ганглионарные глиоциты, нейролеммоциты и терминальные глиоциты.

ОЛЬФАКТОРНЫЙ, *olfactorius*, a, um — обонятельный.

ОРГАНОГЕНЕЗ, *organogenesis*, is, f (от гр. *organ* + *genesis* зарождение, образование) — процесс образования органов при развитии организма. Различают О. онтогенетический и филогенетический.

ОСТЕОКЛАСТ, *osteoclastocytus*, i, m (от гр. *osteon* + *klaos* ломать, разбивать + *kytos*) — гигантская (около 90 мкм и более) многоядерная клетка, разрушающая основное вещество костной ткани. В том месте, где О. соприкасается с костной тканью, в последней образуется эрозивная лакуна.

ОСТЕОН, *osteonum*, i, n (от гр. *osteon*) — основная структурная единица компактных костей, заключающая в себе центральный канал и расположенные вокруг него концентрические пластинки остеона в количестве от 4 до 20, толщиной 3–7 мкм. Подобные единицы расположены главным образом по длинной оси костей.

П

ПАРАГАНГЛИЙ, *paraganglion*, ii, n (от лат. para около+гр. ganglion опухолевидный узел) – скопление хромаффинных клеток по ходу симпатического отдела автономной нервной системы. П. чаще встречаются у плодов и новорожденных, но многие из них сохраняются и функционируют пожизненно. Состоят они из зернистых эндокриноцитов и из опорных эпителиоцитов. Эндокринные клетки П. дают положительные хромаффинные реакции; на этом основании П. вместе с медуллой надпочечников относят к единой хромаффинной системе.

ПАРАТГОРМОН – гормон околощитовидных желез, который воздействует на почки, уменьшая выведение кальция с мочой, усиливает всасывание кальция в кишечнике и стимулирует резорбтивную активность остеокластоцитов, побуждая их разрушать костный матрикс и, следовательно, высвобождать кальций в кровь.

ПАРЕНХИМА, *parenchyma*, matis, n (от гр. parenchyma налитое) – ткань, выполняющая основную функцию органа.

ПАРИЕТАЛЬНЫЙ, *parietalis*, e (лат. paries, ietis, m стена, стенка) – пристеночный, принадлежащий к стенкам какой-либо полости.

ПЕРИМИЗИЙ, *perimysium*, ii, n (от гр. peri + mys, myos мышца) – соединительная ткань, разграничивающая пучки скелетных мышечных клеток.

ПИЛОРИЧЕСКИЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae pyloricae* (от лат. glandula, ae, f железа + гр. pyloros сторож, привратник) – простые или разветвленные извитые трубчатые железы в пило-рической области желудка; открываются в глубокие желудочные ямки. Их клетки (пилорические экзокриноциты), подобно шеечным мукоцитам, окрашиваются слабо базофильно и имеют базально расположенные ядра. Секреторные отделы П. ж. имеют широкие просветы.

ПИНОЦИТОЗ, *pinocytosis*, is, f (от гр. pino пью, впитываю + kytos клетка) – процесс поглощения, клеткой жидкости и переноса ее вглубь в виде пузырьков субмикроскопического размера.

ПОРТАЛЬНАЯ ДОЛЬКА ПЕЧЕНИ (от лат. porta ae, f ворота) – участок печени, включающий сегменты трех соседних печеночных долек, окружающих триаду. Имеет треугольную форму, в ее центре лежит триада, а по углам — центральные вены. В П. д. п. кровоток направлен от центра к периферии.

ПРОЛИФЕРАЦИЯ, *proliferatio*, onis, f (от лат. proles отпрыск, потомство + fero носить, приносить) – разрастание тканей организма путем размножения его клеток.

ПУЛЬПА, *pulpa*, ае, f (от лат. *pulpa* мякоть) – интертрабекулярная мягкая ткань селезенки (селезеночная П.) и зубной полости (зубная П.). Ретикулярные клетки зубной П. называются пульпоцитами.

Р

РЕТИКУЛОЦИТ, *reticulocyte*, i, m (от лат. *reticulum*, i, сеточка + гр. *kytos* клетка) – клетка ретикулярной соединительной ткани; применяется также в смысле созревающего безъядерного эритроцита.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА (от лат. *reflexus*, а, um повернутый назад, отраженный) – нервный путь, по которому проходит ответная реакция организма на раздражение рецепторов. В ней различают рецептор, афферентный путь, путь в пределах центральной нервной системы, эфферентный путь и реагирующий орган (эффектор).

С

СЕРОЗНАЯ ОБОЛОЧКА, *tunica serosa* (от лат. *tunica*, ае, f оболочка и *serum* сыворотка) – тонкая блестящая оболочка, выстилающая замкнутые полости тела (грудная, перикардальная, брюшная и вагинальная полости) и покрывающая органы, заключенные в них (плевра, серозный перикард, брюшная и вагинальная оболочки). С. о. состоит из соединительнотканного собственного слоя и из покрывающего его однослойного плоского эпителия, называемого мезотелием. С. о. вырабатывает серозную жидкость, облегчающую движение внутренних органов.

СЕРОЦИТЫ, *serocyti* (лат. *serum*, i, n сыворотка + гр. *kytos* клетка) – экскреторные клетки серозных желез, характеризующиеся округлым ядром, базофильной цитоплазмой (богатством гранулярной эндоплазматической сети) в базальной части клетки и эозинофильными секреторными гранулами в апикальной цитоплазме.

СОМАТОТРОПНЫЙ ГОРМОН (от лат. *soma* f + *tropos* поворот, направление) – гормон роста, вырабатываемый соматотропными эндокриноцитами аденогипофиза; оказывает прямое действие на белковый, углеводный и жировой обмены и контролирует скорость роста костей.

СПЕРМАТОГЕННЫЙ ЭПИТЕЛИЙ, *epithelium spermatogenicum* (от гр. *epi* около, над + *thele* грудной сосок и *sperma* + *genesis*) – эпителий, выстилающий каналы семенника; состоит из сперматогенных клеток и из поддерживающих эпителиоцитов. Длина последних равна толщине С. э.

СТРОМА, *stroma, matis*, n (гр. *stroma* подстилка) – соединительная ткань, соединяющая паренхиматозные элементы и разделяющая орган (особенно железы) на отдельные доли; однозначна термину интерстициальная ткань (от лат. *interstitium* промежуток, щель).

Т

ТЕКА Фолликула, *theca folliculi* (от гр. *theca*, ае, f вместилище, капсула и лат. *folliculus*, i, m мешочек, пузырек) – покров из уплотненной соединительной ткани, окружающий фолликулярный эпителий (гранулезу); состоит из внутреннего, сосудистого, слоя, богатого клетками (внутренняя тека), и из наружного, волокнистого, слоя (наружная тека).

ТЕЛО АТРЕТИЧЕСКОЕ, *corpus atreticum* (от лат. *corpus*, *poris*, n тело + *atretos* без отверстия) – дегенерирующий яичниковый фолликул. При этом третичные фолликулы, заполняясь соединительной тканью текального происхождения, подвергаются облитерации; если же всасывания фолликулярной жидкости не происходит, то атретические фолликулы превращаются в яичниковые кисты.

ТИРОКСИН – тетраиодтиронин, гормон щитовидной железы, выделяемый фолликулярными эндокриноцитами.

ТРАБЕКУЛА, *trabecula*, ае, f (лат. небольшая балка, перекладина) – общий термин, обозначающий опорные тяжи из соединительной, мышечной или костной тканей (трабекулы лимфоузлов, селезенки, сердца и костные трабекулы).

ТРИАДА ПЕЧЕНОЧНАЯ, *trias hepatica* (лат. *trias*, *adis*, f сочетание трех, гр. *hepar*, *patis*, n печень) – параллельно проходящие афферентные кровеносные сосуды (почечная артерия и воротная вена) совместно с желчным протоком, которые располагаются рядом с гребнями печеночной доли.

У

УЛИТКА, *cochlea*, ае, f (лат.) – часть костного лабиринта, в спиральном канале которого помещается в качестве пластинчатого лабиринта улитковый проток.

Ф

ФОЛЛИКУЛ, *folliculus*, i, m (лат.) – мешкообразная полая структура (яичниковый Ф., Ф. щитовидной железы) или впадина (волосной, тонзиллярный и язычный Ф.).

ФОЛЛИКУЛОСТИМУЛИРУЮЩИЙ ГОРМОН – гонадотропный гормон, образующийся в дистальной части аденогипофиза; гликопротеид. В яичниках стимулирует рост и созревание фолликулов и образование эстрогенов, в семенниках – начальные стадии сперматогенеза.

Х

ХОРИОН, *chorion*, ii, n (гр. chorion кожа, ворсинчатая оболочка) – наружная плодная оболочка, контактирующая с эндометрием; участвует в образовании плодной плаценты.

ХРОМАТИН, *chromatinum*, i, n (от гр. chroma) – вещество хромосом; состоит из дезоксирибонуклеиновой кислоты и гистона.

ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ, *chromaffinocyti* (от лат. chromi-um хром + finis, e сродство + kytos клетка) – клетки, окрашивающиеся хромовой кислотой или ее солями; Х. к. встречаются в пищеварительном тракте, в симпатической части нервной системы и в мозговом веществе надпочечников. Х. к. принадлежит к клеткам APUD-системы.

Ц

ЦЕМЕНТ, *cementum*, i, n (лат.) – модифицированная, бессосудистая костная ткань, покрывающая корень зуба (у лошади – в резцовых и коренных зубах, у жвачных – только в коренных зубах цементом покрыта вся коронка). Ц. состоит из основного вещества, из цементальных волокон и из отростчатых цементоцитов (клеточный цемент). Большинство цемента является бесклеточным. В области корня зубов Ц. пронизан прободающими коллагеновыми волокнами.

ЦИСТЕРНА, *cisterna*, ae, f (лат.) – замкнутое пространство неопределенной формы в клетке или органе, заполненное жидкостью.

Ч

ЧУДЕСНАЯ СЕТЬ, *rete mirabile* (от лат. rete, retis, n сеть и mirabilis, e странный, необыкновенный) – нахождение двоекратного капиллярного русла на пути определенного кровеносного сосуда (например, в воротном круге печени кровь протекает сперва через капиллярную сеть стенки желудочно-кишечного тракта, а вторично – через расширенные венозные капилляры — синусоидные сосуды печени). Ч. с. представляют собой также гипофизарная портальная система и система кровоснабжения почечных телец и почечных трубочек (в последних выносящая клубочковая артериола почек, в свою очередь, переходит в сеть перитубулярных капилляров).

Щ

ЩЕТОЧНАЯ КАЕМКА, *limbus striatus* (от лат. *limbus*, i, m кайма, ободок и *stria*, ae, f полоска) – слой микроворсинок на свободной поверхности кишечного эпителия. Увеличивает всасывающую поверхность клеток.

Э

ЭКЗОКРИНОЦИТЫ, *exocrinocyti* (от гр. *ex* из, от + *krino* отделять, выделять + *kytos* клетка) – секреторные клетки экзокринных желез, т. е. желез, которые направляют свой секрет на поверхность слизистых оболочек или кожи. См. *Эндокриноциты*.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА, *systema endocrinae* (от гр. *systema*, matis, n целое, составленное из частей, *endon* f + *krino*) – совокупность эндокринных желез и рассеянных клеток с эндокринной функцией.

ЭНДОКРИНОЦИТЫ, *endocrinocyti* (от гр. *endon* + *krino* + *kytos* клетка) – клетки с эндокринной секрецией: секреторные клетки эндокринных желез и диффузные эндокринные клетки; Э. именуются по окрашиваемости (оксифильные, базофильные, хромофобные, хромофильные, светлые, плотные Э.), местонахождению (парафолликулярные, кортикальные, медуллярные Э.), по названию выделяемого гормона (соматотропные, гонадотропные Э.) или при помощи названий греческих букв (альфа-, бета-, дельта-Э.).

ЭНДОТЕЛИЙ, *endothelium*, ii, n (от гр. *endon* + *thele* грудной сосок) – слой плоских клеток мезенхимального происхождения, выстилающий полости сердца, кровеносные и лимфатические сосуды.

ЭНДОТЕЛИОХОРИАЛЬНАЯ ПЛАЦЕНТА, *placenta endotheliochorialis* (от лат. *placenta*, ae, f лепешка, гр. *endothelium* f + *chorion*, ii, n ворсинчатая оболочка) – тип плаценты, в которой маточный эпителий и подлежащая ему соединительная ткань отсутствуют, так что только капиллярный эндотелий отделяет кровь матери от плодной ткани (плацента домашних плотоядных – собаки и кошки).

ЭСТРУС, *oestrus*, i, m (гр. *oistros*) – половая охота, или течка.

ЭФФЕРЕНТНЫЙ, *efferens*, entis (лат. *выносящий*) – выносящий, передающий импульсы от нервных центров к рабочим органам (эфферентные, или центробежные, нервные волокна).

ЛИТЕРАТУРА

- Александровская, О. В. Цитология, гистология и эмбриология / О. В. Александровская, Т. Н. Радостина, Н. А. Козлов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 448 с.
- Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Сугулов. – Москва : Медицина, 1978. – 544 с.
- Антипова, Л. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л. В. Антипова, В. С. Слободяник, С. М. Сулейманов – М.: КолосС, 2005. – 384 с.
- Афанасьев, В. А. Гистология / В. А. Афанасьев, Н. А. Юрина, В. Ф. Котровский – М.: Медицина, 2002. – 744 с.
- Белоусов, Л. В. Введение в общую эмбриологию / Л. В. Белоусов. – Москва : Изд-во МГУ, 1980. – 216 с.
- Браун, А.А. Гистологическое строение кожи сельскохозяйственных животных / А.А. Браун; отв. ред. С.И. Фарсыханов; Таджикский НИИ животноводства. - Душанбе: Дониш, 1983. - 79 с.
- Голубев, Д. С. Органы чувств : учеб.-метод. пособие для студентов факультета ветеринарной медицины по специальности 1 – 74 03 02 «Ветеринарная медицина» / Д. С. Голубев, Д. Н. Федотов. – Витебск: ВГАВМ, 2021. – 16 с.
- Дзержинский, Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных / Ф. Я. Дзержинский. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 208 с.
- Дилмуродов, Н.Б. Хайвонлар морфологияси: “Зоотехния (тармоқлар буйича)” таълим йўналиши талабалари учун ўқув қўлланма / Н.Б.Дилмуродов, М.Г.Каримов, З.Ф.Нормуродова. – Тошкент: Чўлпон, 2018. – 432 б.
- Дониёров, Ш.З. Бройлер жўжалар постнатал онтогенезида елка суяги айрим гистологик кўрсаткичларининг ўзгариши / Ш.З.Дониёров, Н.Б.Дилмуродов // Самарқанд, СамДВМЧБУ, 2022. –Б. 68-70.
- Жеденов, В. Н. Общая анатомия домашних животных / В. Н. Жеденов. – М.: Высшая школа, 1958. – 320 с.
- Заварзин, А. А. Основы сравнительной гистологии многоклеточных животных / А. А. Заварзин. – Л.: Наука, 1976. – 385 с.
- Зиматкин, С.М. Гистология, цитология и эмбриология: учебное пособие / С.М. Зиматкин. – Мн., 2012. – 229 с.
- Ибрагимов, Ш.И. Цитология, гистология ва эмбриология: “Ветеринария”, “Зооинженерия”, “Қорақўлчилик” таълим йўналишлари талабалари учун дарслик / Ш.И.Ибрагимов, Н.Ш.Шодиев, М.И.Исаев, А.С.Даминов. Тошкент, 2006. – 378 б.
- Иванов, И. Ф. Цитология, гистология и эмбриология : учебник / И. Ф. Иванов, П. А. Ковальский. – Москва : Колос, 1976. – 448 с.
- Ковальский, П. А. Частная гистология домашних животных с основами эмбриологии / П. А. Ковальский. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 272 с.

Леонтьук, А.С. Основы возрастной гистологии : учебное пособие / А.С. Леонтьук, Б.А. Слука. – Минск : Выш. шк., 2000. – 251 с.

Малашко, В.В. Анатомия мясопромышленных животных : учебное пособие / В.В. Малашко. – Мн. : Ураджай, 1998. – 136 с.

Международная гистологическая номенклатура (на латинском, русском и английском языках) / под ред. В.В. Семченко [и др.]. – Омск : ОмМА, 1999. – 156 с.

Микулич, Е. Л. Морфология сельскохозяйственных животных. Висцеральные системы. Система органов кожного покрова : учебно-методическое пособие / Е. Л. Микулич, С. Н. Лавушева, Д. Н. Федотов ; Белорусская государственная сельскохозяйственная академия. – Горки, 2015. – 116 с.

Мухторов, Э.А. Ҳисори зогли қўйлар соннинг тўрт бошли мускули толасининг ядроси диаметрини постнатал онтогенезда ўзгариши / Э.А.Мухторов, Н.Б.Дилмуродов // International Conference on Agriculture Sciences, Urban and Rural Development Morocco, 2021. –Р. 49-52.

Мяделец, О. Д. Гистология, цитология и эмбриология человека/ О. Д. Мяделец ; М-во образования Респ. Беларусь, Витеб. гос. мед. ун-т. - Витебск: ВГМУ, 2010. – 188 с.

Организация гистологических исследований, техника изготовления и окраски гистопрепаратов: учебно-методическое пособие / В.С. Прудников, И.М. Луппова, А.И. Жуков, Д.Н. Федотов. – Витебск: ВГАВМ, 2011. – 28 с.

Основы гистохимии : учебное пособие / Х. Б. Юнусов, Д. Н. Федотов, И. Ю. Лялина, Ш. А. Чалабоев. – Ташкент : издательство «Fan ziyosi», 2021. – 152 с.

Патогистологическая диагностика болезней животных : учебно-методическое пособие / В.С. Прудников, А.И. Жуков, Д.Н. Федотов [и др.]. – Витебск ВГАВМ, 2012. – 16 с.

Практикум по анатомии с основами гистологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных / Вракин В.Ф., Панов В.П. [и др.]. – М. : Колос, 2003. – 272 с.

Руководство по гистологии : учебник в 2 т. / ред. И.Г. Акмаев, В.Л. Быков [и др.]. – СПб. : «СпецЛит», 2001. – 735 с.

Слесаренко, Н. А. Анатомия собаки. Висцеральные системы (спланхнология) / Н. А. Слесаренко, Н. В. Бабичев, А. И. Торба, А. Е. Сербский. – СПб: Лань, 2004. – 84 с.

Соболевская, И. С. Гистология сальных желез человека и млекопитающих в сравнительно-видовом аспекте / И. С. Соболевская, О. Д. Мяделец, Д. Н. Федотов // Ученые записки учреждения образования «Витебская областная академия» государственная академия ветеринарной медицины : научно-практический журнал. – Витебск, 2013. – Т. 49, вып. 1, ч. 2. – С. 178–182.

Соколов, В. И. Цитология, гистология и эмбриология / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. - М.: «КолосС», 2004. - 350 с.

Структурно-функциональное развитие волос памирского экотипа яков северного Таджикистана / Н. Ш. Камолов, А. Р. Мухиддинов, Х. Б. Юнусов,

Д. Н. Федотов // Ветеринарный журнал Беларуси : научно-практический журнал. – Витебск, 2021. – Вып. 2 (15). – С. 106–110.

Тиняков, Г. Г. Гистология мясопромышленных животных / Г. Г. Тиняков. – Москва : Пищевая промышленность, 1980. – 416 с.

Федотов, Д. Н. Пауль Лангерганс – яркая фигура в истории гистологии и медицины / Д.Н. Федотов // Вестник академии ветеринарной медицины. – Витебск, 2016. – № 5 (64) декабрь. – С. 8.

Федотов, Д. Н. История развития ветеринарной гистологии в Беларуси / Д. Н. Федотов, И. А. Анисим, Ф. Д. Гуков // Вестник академии ветеринарной медицины. – Витебск, 2014. – № 1 (48) март. – С. 4.

Федотов, Д.Н. Общая гистология : учебно-методическое пособие / Д.Н. Федотов, Е.А. Карпенко. – Витебск: ВГАВМ, 2013. – 56 с.

Федотов, Д.Н. Железы внутренней секреции / Д.Н. Федотов // Выращивание и болезни птиц: практическое пособие; под общ. ред. А.И. Ятусевича, В.А. Герасимчика. – Витебск: ВГАВМ, 2016. – С. 45.

Федотов, Д. Н. Гистологическое изучение микропрепаратов тканей и органов : учеб. - метод. пособие для студентов биотехнологического факультета по специальности 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2018. – 34 с.

Федотов, Д. Н. Гистология : практические и ситуационные задачи : учеб.-метод. пособие / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2014. – 16 с.

Федотов, Д.Н. Сравнительная гистологическая организация надпочечников у новорожденных детей, взрослых людей и долгожителей / Д.Н. Федотов, О.Д. Мяделец // Вестник Витебского государственного медицинского университета. – 2011. – № 3, т. 10. – С. 20–24.

Федотов, Д.Н. Морфология надпочечников животных : монография / Д.Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2011. – 80 с.

Федотов, Д.Н. Становление компонентов надпочечников у человека и животных (гистофизиологические фундаментальные и экспериментальные аспекты) : монография / Д.Н. Федотов, В.А. Косинец. – Витебск : ВГМУ, 2012. – 130 с.

Федотов, Д. Н. Общая ветеринарная гистология : учебно-методическое пособие для студентов по специальностям 1 - 74 03 02 «Ветеринарная медицина», 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 58 с.

Федотов, Д. Н. Гистология вымени коровы : учеб. - метод. пособие для студентов по специальностям 1 - 74 03 02 «Ветеринарная медицина» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 14 с.

Федотов, Д. Н. Гистология эндокринной системы животных : учеб. - метод. пособие для студентов биотехнологического факультета по специальности 1 - 74 03 04 «Ветеринарная санитария и экспертиза» и 1 - 74 03 01 «Зоотехния» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2018. – 14 с.

Федотов, Д. Н. Гистология органов пищеварения : учеб.-метод. пособие / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2013. – 26 с.

Федотов, Д. Н. Морфологические исследования надпочечников птиц в ветеринарной и биологической практике : рекомендации / Д. Н. Федотов, М. П. Кучинский. – Минск, 2014. – 42 с.

Федотов, Д. Н. Гистология диких животных : монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 212 с.

Федотов, Д. Н. Экологические и морфологические аспекты мониторинга органов гомеостатического обеспечения у енотовидной собаки в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС : монография / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, К. Д. Ковалев. – Ташкент : издательство «Наврӯз», 2021. – 92 с.

2. Федотов, Д. Н. Морфология, экология и болезни белогрудого ежа на территории Беларуси : монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2021. – 178 с.

Федотов, Д. Н. Эмбриология животных : учебное пособие для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина» и «Ветеринарная фармация» / Д. Н. Федотов. – Ташкент : издательство «Fan ziyosi», 2022. – 104 с.

Федотов, Д. Н. Морфофункциональная характеристика нижнечелюстной слюнной железы белогрудого ежа / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов // Veterinaria Meditsinasi. – Ташкент, 2021. – № 1 (158). – С. 25–27.

Федотов, Д. Н. Анатомические и гистологические характеристики селезенки у белогрудого ежа в постнатальном онтогенезе / Д. Н. Федотов // Международный вестник ветеринарии : научно-производственный журнал. – Санкт-Петербург, 2021. – № 1. – С. 302–306.

Федотов, Д. Н. Особенности морфологических механизмов адаптаций эндокринных желез у млекопитающих на территории высокого радиоактивного загрязнения и снятия антропогенной нагрузки / Д. Н. Федотов // Ученые записки учреждения образования «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины» : научно-практический журнал. – Витебск, 2022. – Т. 58, вып. 2. – С. 23–26.

Федотов, Д. Н. Основы общей гистологии : учебник для студентов по специальности 5440100 (5111009) «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Самарканд : издательство «Fan bulog'i», 2021. – 124 с.

Федотов, Д. Н. Частная гистология : учебник для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Самарканд : издательство «Fan bulog'i», 2021. – 224 с.

Шодиев, Н.Ш. Цитология, гистология ва эмбриология: “Ветеринария”, “Қасб таълими (ветеринария)” таълим йўналишлари талабаларига дарслик / Н.Ш.Шодиев, Н.Б.Дилмуродов. – Самарканд: “F.Nasimov” ХК., 2015. – 339 б.

Junqueira, L.C. Basic histology: text & atlas (eleventh edition) / L.C. Junqueira, J. Carneiro. – New York: McGraw-Hill, 2005. – 502 p.

Døving K. B. Structure and function of the vomeronasal organ / K. B. Døving, D. Trotter // The Journal of Experimental Biology. – 1998. – Vol. 201. – P. 2913–2925.

Morphological development of ovaries in ostrich (*Struthio camelus*) embryo / M. Kheirabadi [et. al.] // Comparative Clinical Pathology. – 2015. – Vol. 24, Iss. 5. – P. 1185-1191.

Mukhtorov, E.A. Changes In The Postnatal Ontogenesis Of Histological Indicators Of The Four-Headed Muscle Number Of Hisori Sheep / E.A.Mukhtorov, N.B.Dilmurodov // Natural Volatiles Essential Oils, 2021; 8(4): 15705-15709 p.

Nomina embryologica veterinaria : International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature. – Ghent (Belgium) : World Association of Veterinary Anatomist, 2006. – Second edition. – 40 p.

Veterinary Hematology and Clinical Chemistry : 1st edition / M. A. Thrall [et al.]. – Blackwell Publishing Ames, 2006. – 312 p.

Pancreatic islet plasticity: Interspecies comparison of islet architecture and composition / D.J. Steiner [et. al.] // Islets. – 2010. – Vol. 2 (3). – P. 135-145.

Pinard, C. L. Normal Anatomical and Histochemical Characteristics of the Lacrimal Glands in the American Bison and Cattle / C.L. Pinard, M. L. Weiss, A. H. Brightman, B.W. Fenwick, H. J. Davidson // J. Anat. Histol. Embryol.- 2003.- Vol. 32.- P. 257- 262.

Rodler, D. Observations on the right ovary of birds of prey: a histological and immunohistochemical study / D. Rodler, K. Stein, R. Korbel // Anat. Histol. Embryol. – 2015. – Vol. 44(3). – P. 168-177.

Seasonal morphological changes in the ovary of the Jungle crow (*Corvus macrorhynchos*) / M. N. Islam [et al.] // Anat. Sci. Int. – 2010. - № 85 (4). – P. 224-234.

White AW, Harrop CJF. The islets of Langerhans of the pancreas of macropodid marsupials: a comparison with eutherian species. Aust J Zool. 1975; 23:309–19.

Fiadotau, D. The histology of thyroid gland of gray heron (*Ardea cinerea*) regarding its age / D. Fiadotau // Journal of Veterinary Anatomy. – 2013. – Vol. 6, №2. – P. 87–91.

Fiadotau, D.N. The age morphology of the thyroid gland of the European roe deer / D.N. Fiadotau // Proceedings of the 1st European Conference on Agriculture: «East West», June 2, Vienna, Austria, Association for Advanced Studies and Higher Education GmbH. – Vienna, 2014. – P. 57–59.

Fiadotau, D. The histomorphology of adrenal glands in marten of northern Belarus / D. Fiadotau // 68° Congresso Nazionale SIAI – Società Italiana di Anatomia e Istologia: Facoltà di Medicina e Chirurgia, Università Politecnica delle Marche Ancona, 18 – 20 September 2014. – P. 76.

Fiadotau, D.N. The age histology adrenal medulla of the cattle / D.N. Fiadotau // Theoretical & Applied Science: International Scientific Journal (Sweden). – Malmö, 2015. – Vol. 22, Iss. 2. – P. 8–10.

Fiadotau, D.N. Anatomy and histology of thyroid gland of the hedgehog (*Erinaceus concolor*) in Belarus / D.N. Fiadotau // Biological Markers in Fundamental and Clinical Medicine : official specialized scientific journal of The Czech Republic. – Brno, 2017. – Vol.1, №4. – P. 63–64.

Д.Н. Федотов, Х.Б. Юнусов, Н.Б. Дилмуродов

Цитология. Эмбриология. Гистология

**учебник для студентов по специальностям
«Ветеринарная медицина», «Ветеринарная диагностика
и лабораторное дело», «Ветеринарно-санитарная экспертиза»
и «Ветеринарная фармация»**

Ташкент, Издательство “Fan ziyosi”, 2022, 468 стр

Издательство “Fan ziyosi”

Лицензия 3918. 18.02.2021.

Адрес: Ташкент, ул. Навои, 30

**Директор издательство
Редактор
Технический редактор**

**И.Халилов
Н. Шахназарова
Л.Файзиев**

ISBN: 978-9943-8766-3-7

Подписано в печать 04. 12. 2022 г.

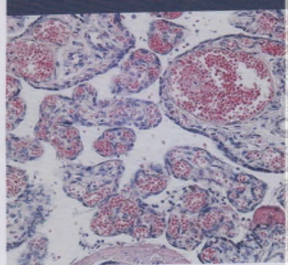
Формат 60x84_{1/16} Печать офсетная.

Гарнитура Times New Roman.

Ус .п. л.: 29,5. Изд. п. л.: 30,0.

Тираж 100 экз. Заказ № 10/4.

**Отпечатано в ООО «Согдиана идеал принт»
г. Самарканд, ул. Тонг, 55**



978-9943-8766-3-7



9 789943 876637 >