

учебное
пособие

Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ



**Самаркандский государственный университет ветеринарной
медицины, животноводства и биотехнологий**

**Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия
ветеринарной медицины**

Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

Учебное пособие

*для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» и
«Ветеринарная фармация»*

Издательско-полиграфический центр

**Самаркандского государственного университета ветеринарной
медицины, животноводства и биотехнологий, 2025**

УДК 636:611.69

ББК 45.266

Ф34

Федотов Д. Н., Юнусов Х. Б. Общая гистология с основами эмбриологии : учебное пособие для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» и «Ветеринарная фармация» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов. – Самарканд, Издательско-полиграфический центр Самаркандского государственного университета ветеринарной медицины, животноводства и биотехнологий, 2025, 172 с.

Авторы:

Федотов Д. Н. – кандидат ветеринарных наук, доцент

Юнусов Х. Б. – доктор биологических наук, профессор

Рецензенты:

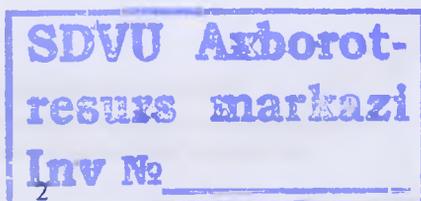
Красочко И. А. – доктор ветеринарных наук, профессор

Менькова А. А. – доктор биологических наук, профессор

Учебное пособие подготовлено в соответствии с образовательным стандартом для высших учебных заведений по специальностям «Ветеринарная медицина» и «Ветеринарная фармация». Содержит основную гистологическую характеристику тканей организма животных и их эмбриональное развитие.

Рекомендовано к печати решением Совета Самаркандского государственного университета ветеринарной медицины, животноводства и биотехнологий (№ 6, 30.01.2025 г.)

ISBN: 978-9910-640-12-4



СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА 1.	Строение, биологические свойства и развитие половых клеток.....	4
ГЛАВА 2.	Ранние этапы эмбрионального развития.....	39
ГЛАВА 3.	Эмбриогенез птиц (развитие куриного зародыша).....	51
ГЛАВА 4.	Внутриутробное развитие (эмбриогенез млекопитающих).....	61
ГЛАВА 5.	Плацента и ее типы у разных видов животных.....	73
ГЛАВА 6.	Определение понятия ткань, классификация тканей. Эпителиальные ткани и железы.....	76
ГЛАВА 7.	Морфофункциональная характеристика крови.....	89
ГЛАВА 8.	Ретикулярная, рыхлая и плотная соединительные ткани.....	101
ГЛАВА 9.	Мышечные ткани.....	113
ГЛАВА 10.	Хрящевая и костная ткани.....	126
ГЛАВА 11.	Нервная ткань.....	137
	Словарь гистологических терминов.....	149
	Литература.....	171

ГЛАВА 1. СТРОЕНИЕ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

1.1. 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 1— Карл Эрнст Риттер фон Бэр
Эдлер фон Хупхорн (фото 1865 г.)*

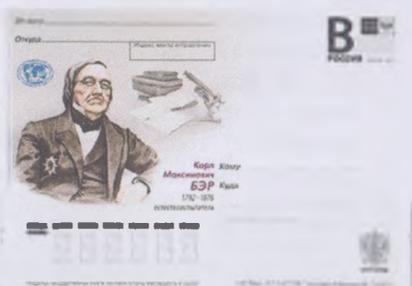


Рисунок 2— Символы памяти в честь Карла Бэра

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 Вифорта, 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.

1.2. 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 человечка, который, оказавшись в матке, вырастает в младенца. Первыми 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 4— Антони ван Левенгук
(24. 10. 1632 – 26. 08.1723)

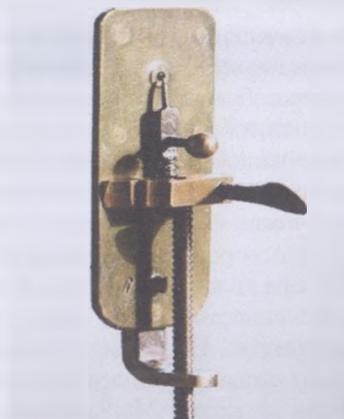


Рисунок 5— Микроскоп
Левенгука



Рисунок 6 – 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 сдвоенные 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 высоко конденсированного 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.

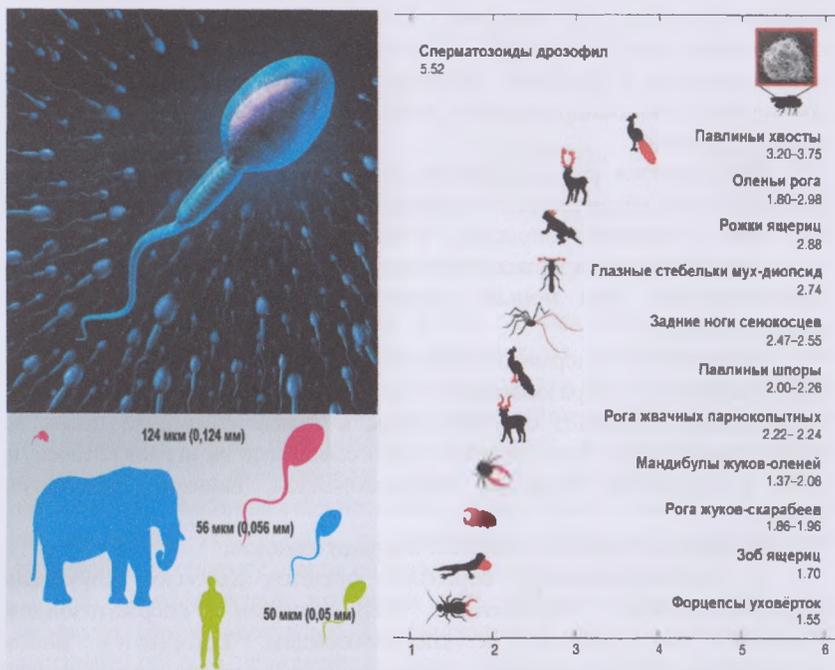


Рисунок 7– Размеры сперматозоидов

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 мт ДНК 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 крошечные, 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. **Глобозоспермия**, 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 постакросомальной 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 8 – 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 аксонемы, но митохондрии часто смещаются в передний выступ или луковичку 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 хвостики или синдром Картигенера.** 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 аксонеме, 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 серьезную мальформацию хвостика примерно на 1/3 нормальной длины (обычно с обильным проксимальным цитоплазматическим материалом вокруг укороченного хвостика и полной акинезией).

7. Даг дефект. Первоначально описанный у джерсейского быка по кличке Dag, 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, *капацитацией* – усиление двигательной активности сперматозоидов, под воздействием факторов организма самки;

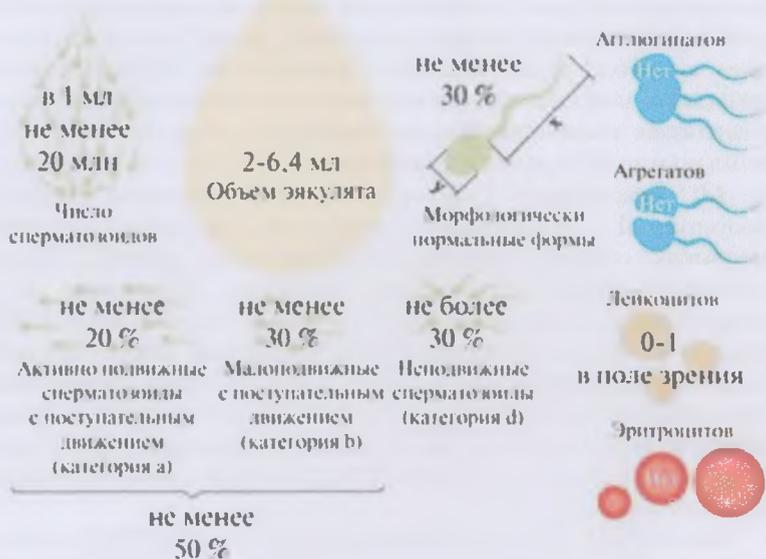


Рисунок 9– Биологические свойства сперматозоидов

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 (-196⁰С) 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 половые клетки и сам 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, секретируемой 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 витаминов 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.

1.3. 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 яйцеклетке 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 10– 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 накапливающих 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.

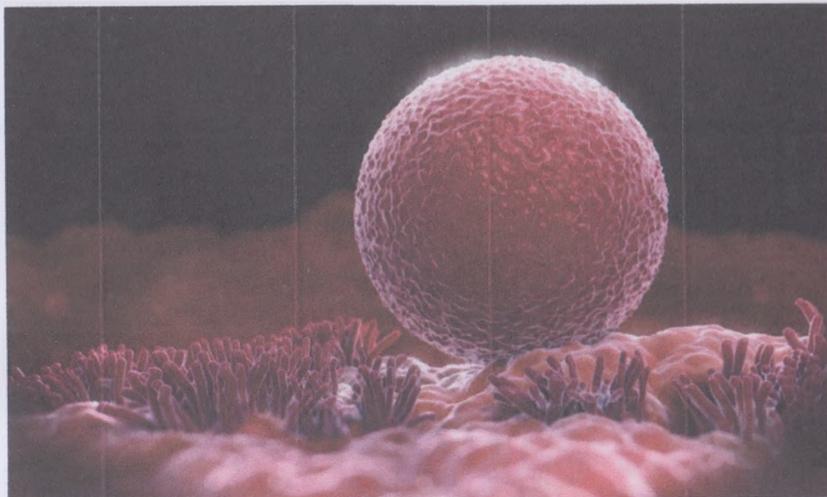


Рисунок 11 – 3D-модель яйцеклетки в яйцеводе

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.

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 расположение 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* (*animala* – 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 яйцеклетке 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, окруженным 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 удается 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. Ячей 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

оболочки. 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 сродство 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 мушиной кутикулой, открываются более крупные каналы.

1.4. 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).

1.4.1. 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 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.



Рисунок 12– Схема сперматогенеза

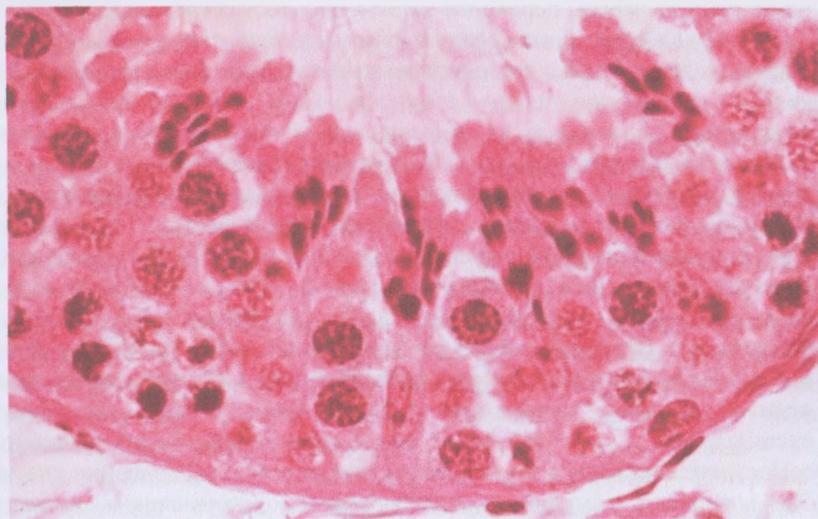


Рисунок 13 – Извитой каналец семенника половозрелого самца

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 (пета – нить). На следующем этапе природа роста все парные хромосомы притягиваются друг к другу, расправляются 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* (rachys – толстый), или *пахинема*.

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, прорвавший 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 II порядка*, располагающихся ближе к середине канальца семенника. От каждой тетрады сперматоцита I порядка в обе дочерние клетки, то есть в сперматоциты II порядка, переходит только одна хромосома, состоящая из двух хроматид. Таким образом, сперматоцит II 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*.

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 небольшое 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.

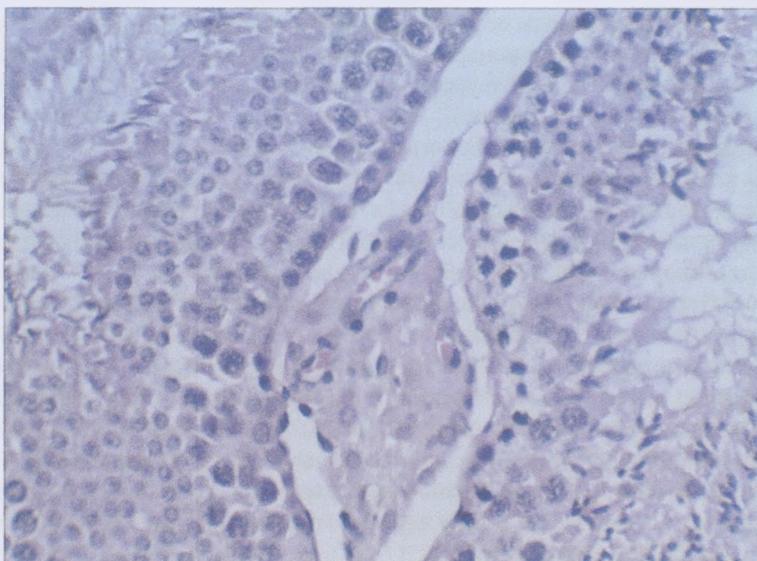


Рисунок 14 – Островок клеток Лейдига в семеннике енотовидной собаки

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
- а) первая половина эмбриогенеза

- б) препубертатный период
- 2) апоптоза (первая неделя и первый месяц после рождения)
- 3) период «покоя», когда в популяции практически отсутствуют зрелые клетки и не выражена пролиферативная активность их предшественников
- 4) регрессии

Источники дефинитивной популяции клеток Лейдига:

- а) малодифференцированные фибробластоподобные клетки
- б) 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:

- а) паренхиматозные (до 95%)
- б) 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 involuтионирующие 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 involuтивных 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).

1.4.2. 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 оогенезе 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 накапливание 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 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 накапливания 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 накапливания 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 накапливанием 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 околярное 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 сперматоцита в результате созревания образуются четыре сперматиды, и, следовательно, четыре сперматозоида.

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 количество 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.

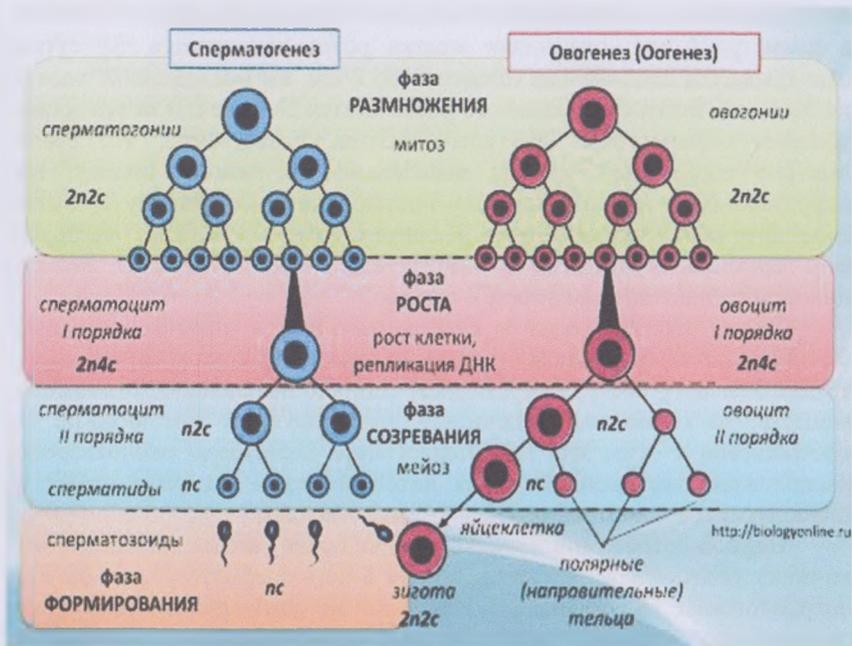


Рисунок 15– Сравнительная схема сперматогенеза и овогенеза

1.4.3. Особенности фолликулов

На месте лопнувшего Графова 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 I половой цикл и **желтое тело беременности** – функционирует в течение беременности.

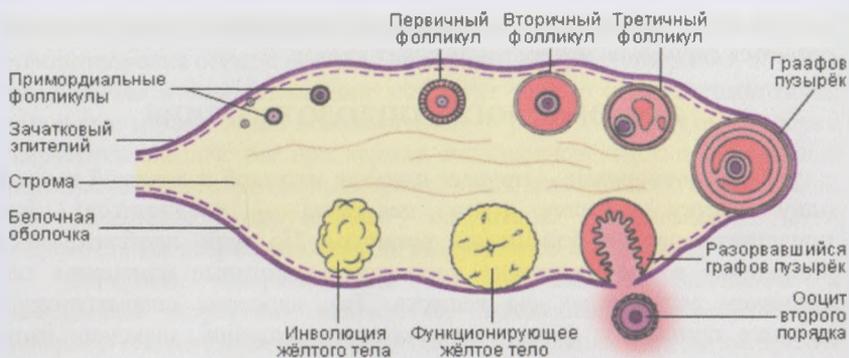


Рисунок 16– Схема овогенеза

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 венец* – 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.

1.5. МОРФОЛОГИЯ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Оплодотворение – процесс слияния мужской и женской гамет в одну клетку – *зиготу* (греч. *zeugnupai* – 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.

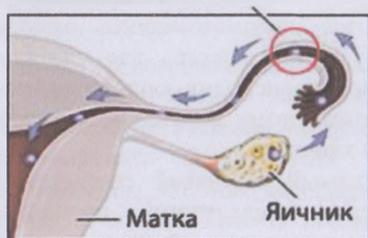
Сближаясь с яйцом, сперматозоиды начинают воздействовать на фолликулярные клетки, разрушая связывающий их мукополисахарид. Для достижения этого необходимо наличие большого количества сперматозоидов, поэтому разбавлять сперму при искусственном осеменении можно только до определенных пределов. Впрочем,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

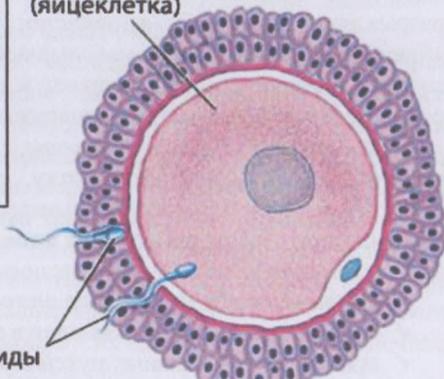
Внедрение сперматозоида обычно является сигналом к завершению созревания яйцеклетки, отделяющей от себя второе полярное тельце (первополярное тельце отделяется еще до внедрения сперматозоида). Естественно, что делящееся ядро яйцеклетки в это время находится у самой периферии. До окончания созревания 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

Ооцит (яйцеклетка)



Сперматозоиды

Рисунок 17— 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 сперматозидов, 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 сперматозидов выделяются сперматозилины, которые разрыхляют оболочки яйцеклетки. В том месте, где оболочка яйцеклетки истончается максимально, происходит оплодотворение, головка сперматозоида проникает в цитоплазму яйцеклетки, заноса 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 даст 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 оидит три основных элемента, дефект любого из которых может привести к неудаче оплодотворения.

1. После втягивания в ооплазму гаплоидное ядро сперматозоида деконденсируется, 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 соответствующие 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.

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.*

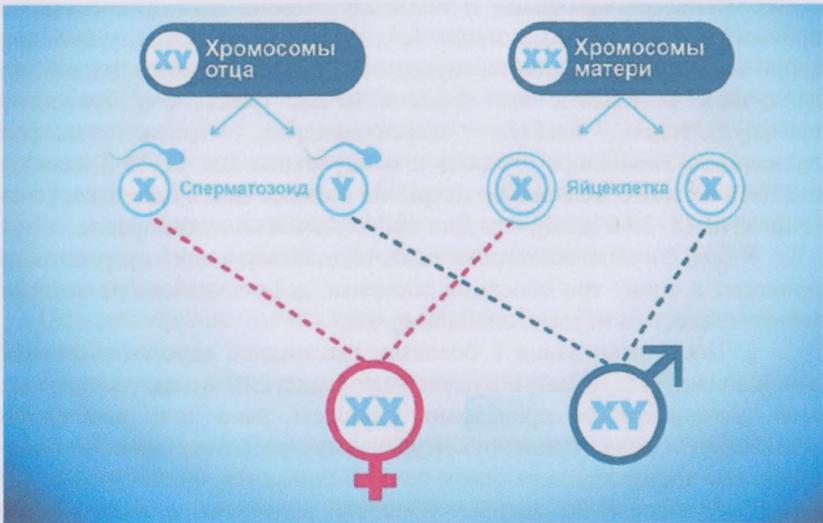


Рисунок 18 – Генетика оплодотворения

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 XXУ (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 особой женского пола. Если в оплодотворении будет участвовать сперматозоид, лишенный гетерохромосомы, то зигота окажется обладательницей набора X0. Пол зародыша будет женским, но возникнет ряд отклонений в развитии (укороченное туловище, глухота, бесплодие и пр.). В ядрах всех клеток такой женщины телец 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 XXY. 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 X0. 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 партеногонетически, 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. Передки 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 2. 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 делении возникают сразу две меридиональные 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).

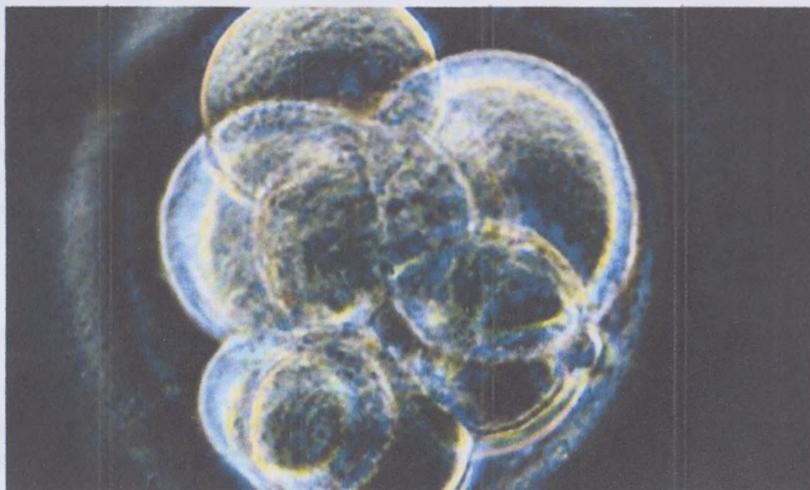


Рисунок 19– Бластомер розатого скота

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 дно бластулы,

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.

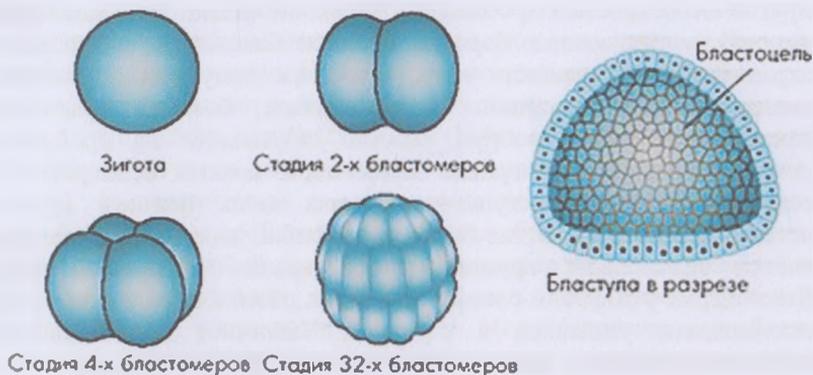


Рисунок 20– Дробление зиготы

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 получают 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 бластоцель относительно уменьшен в размерах. Частичное (дискоидальное) дробление (развитие акул 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 акул 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. Глубжележащие клетки концентрируются преимущественно в одной стороне диска будущей передней части зародыша, а в задней части образуется полость – бластоцель. 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, является 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.

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

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

Гастрюляция 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 крыше бластулы 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, бластоцель исчезает. Так зародыш превращается в гастрюлу (gaster – желудок), состоящую из двух слоев – эктодермы и энтодермы. Полость гастрюлы 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 ограничивает 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 втягивается при гастрюляции через дорсальную губу бластопора, образуя хорду. Материал желтого серпа, перемещаясь внутрь через боковые и вентральную губы, дает начало мезодерме. Так, намечившиеся 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

месток 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 сегментированной 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. наползание 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 наползают на состоящую из макромеров вегетативную половину. Естественно, при этом должна образовываться выпячивающаяся 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 гаструляции 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 окончанию гаструляции зародыш начинает усиленно расти. Последующие изменения определяются характером распределения материала в гастрале. 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 несегментированной 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 гастралы последняя, вентральная, часть бывшей краевой зоны. Она уходит недалеко и быстро распадается на отдельные клетки (мезенхиму), дающие начало кровеносным сосудам задней части тела.

В результате впячивания 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 гастраль. 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 связаны 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. Париетальный листок боковой пластинки превращается в выстилку париетального (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 гаструляции 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 условиях 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 3. 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 выводится 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 акулых 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 гастрюлы.

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 полоска 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 полоска 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 середине 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.

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

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 смешивается под дно желточного мешка. Серозная оболочка

обрастает его, и с этого времени (13-й 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. Аллантаис 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, аллантаис 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 кнаружи; 4) аллантаис, 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.

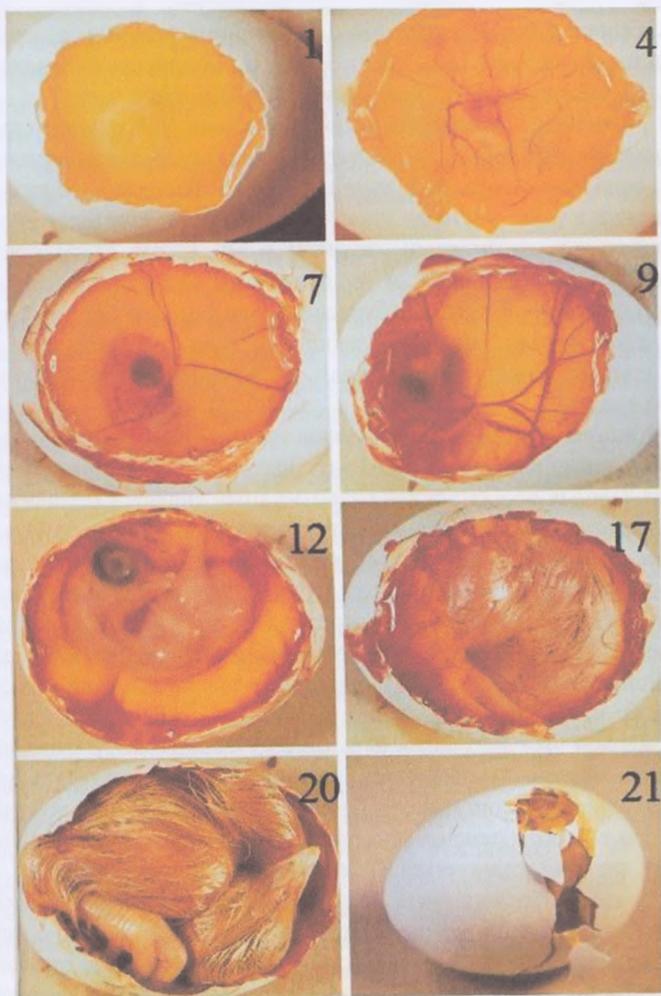


Рисунок 23– Схема развития куриного зародыша (в разрезе яйца)

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 перехода 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 латерального 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 латере; он еще мало нуждается в кислороде, т.к. источником энергии в это время служат углеводы (гликоген), распадающиеся и в отсутствии кислорода. В латере 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, начинает 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-м днем.

Значительно возрастает минеральный обмен вследствие начавшегося растворения скорлупы. Аммиак синтезируется в мочевую кислоту, откладывающуюся в полости аллантаоиса. Способность к такому синтезу очень характерна для птиц, она возникает в результате адаптации к длительному развитию в оболочках яйца. Мочевая кислота в отличие от мочевины нерастворима 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 аллантаоиса цыпленок к началу этого периода снова испытывает недостаток в кислороде. Он проклеивает 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. Аллантаоидное кровообращение прекращается, и все внезародышевые оболочки отмирают. Цыпленок, освободившийся от оболочек, проклеивает 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 латеры 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 аллантаоидному 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 аллантаоидного 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 латebre. 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 4.

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 разделиться только на два blastomera. Последующие деления наступают значительно неравномерно: одни blastomeres, более светлые, делятся значительно быстрее, поэтому в 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* (trophe – пища). Эмбриобласт в

основном используется на построение тела зародыша; трофобласт образует временную оболочку, обеспечивающую питание последнего.

Дробление осуществляется в то время, когда зародыш медленно продвигается по яйцеводу. Это движение происходит вследствие волнообразных сокращений яйцеводов, начинающихся со времени течки и продолжающихся несколько дней, пока яйцо или зародыш не переместится в полость матки. Нарушение правильности эти сокращений может привести к внематочной (трубной) беременности и к неправильному распределению зародышей в матке. У животных с многоплодной беременностью в яйцеводы поступает сразу несколько яиц; образующиеся из них зиготы движутся друг за другом к матке.

У кролика, собаки и лошади дробящийся зародыш покрывается в яйцевод толстым слоем белка. Зародыш в это время представляет собой еще замкнутую систему и не находится в обменных отношениях с окружающей средой, точнее с материнским организмом. Опыты с мечеными атомами убеждают в том, что зародыш может воспринимать вещества извне только после перемещения его в матку. Трофобласт начинает всасывать «маточное молоко» (секрет желез матки), зародыш быстро увеличивается и превращается в зародышевый (*бластодермический*) пузырь. У свиней, например, зародышевый пузырь увеличивается в длину на 1 мм в час. Эмбриобласт значительно отстает в развитии от трофобласта и еще сравнительно долго имеет вид небольшой кучки клеток – зародышевого узелка. Будучи первоначально сферическим, в дальнейшем этот пузырь у животных некоторых видов может менять форму. Так, у жвачных он рано начинает разрастаться по длинной оси рога матки, вытягиваясь в длинную трубку, врастающую впоследствии и в другой, «небеременный» рог матки. То же наблюдается и у свиней, с той только разницей, что из-за многоплодности этих животных растущий в длину зародышевый пузырь располагается зигзагообразно, закручиваясь по спирали и занимая, поэтому относительно небольшую площадь слизистой оболочки матки. В дальнейшем пузырь укорачивается, увеличиваясь в ширину. Зародышевый пузырь лошади и грызунов сравнительно долго остается округлым, что связано с длительным существованием в зародышевых оболочках этих животных сосудистого поля желточного мешка.

У млекопитающих многих видов стенка зародышевого пузыря в первое время еще не вступает в тесную связь с тканями матки. Так, у крупного рогатого скота на 17-е сутки стельности ворсинки, образующиеся на вентральной поверхности центральной части зародышевого пузыря, внедряются в толщу слизистой оболочки матки

вся средняя часть пузыря как бы спаивается с маткой. Стенка зародышевого пузыря лошади остается гладкой еще дольше, и только на 9–10 неделе на ней появляются тонкие ворсинки, растающие в специальные углубления матки (маточные железы). У плотоядных, грызунов и особенно у приматов создается гораздо более тесная связь между стенкой пузыря (трофобластом) и тканями матки. У приматов пузырь очень рано врастает в толщу слизистой оболочки матки; у обезьяны макака на 9-й, а у человека на 6–10 день беременности. Данный процесс вызывается *имплантацией*. Зародышевый пузырь прикрепляется к стенке матки и погружается в нее той стороной, где находится эмбриобласт. Трофобласт, пришедший в соприкосновение с тканями матки, быстро утолщается и входит в состав плаценты.

Таким образом, для раннего этапа развития млекопитающих характерно быстрое развитие внезародышевой части (трофобласта), вступающей в связь с материнским организмом. Объясняется это отсутствием у зародыша запаса питательных веществ. Установление тесной связи с маткой (имплантация) – первый критический период развития, исход которого определяет судьбу зародыша. Вторым критическим периодом считают плацентацию (образование плаценты).

Другой особенностью развития млекопитающих является то, что бластомеры располагаются кучкой (эту стадию называют *морулой*) и первичной полости тела (бластоцеля) не образуется. Полость зародышевого пузыря возникает вторично и расположена вне тела зародыша.

Гастрюляция, как и у птиц, осуществляется путем деламинации, то есть расщеплением эмбрионального узелка на два слоя – поверхностный слой высоких клеток эктодермы и глубокий слой плоских энтодермальных клеток. Последние быстро разрастаются во внутренней поверхности трофобласта, образуя энтодермальную стенку первичного желточного мешка. Понятно, что никакого желтка в этом мешке нет. Образование желточного мешка – процесс, унаследованный от предков. В стенке этого временного органа развиваются кровеносные сосуды. Энтодерма способна избирательно всасывать необходимые для зародыша вещества и препятствовать проникновению вредных для зародыша химических соединений.

Последующие этапы развития зародышей обнаруживают значительные видовые различия, но, если отвлечься от деталей, можно выделить два основных типа развития.

I тип. Развитие копытных, хищных, кроликов и многих других млекопитающих. В общих чертах этот тип развития еще довольно близок к типу развития предков млекопитающих с

полилецитальными яйцами. Эмбриобласт после образования внутризародышевой и внезародышевой энтодермы, то есть первичного желточного мешка, начинает расплываться по поверхности зародышевого пузыря, превращаясь в зародышевый щиток, эктодерма которого продолжается непосредственно в трофобласт. При этом часть трофобласта, находившаяся над эмбриобластом, отмирает и разрывается, так что зародыш до образования амниона ничем не прикрыт.

В зародышевом диске возникает первичная полоска и генезовский 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 генезовского 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 мешком, кишечная энтодерма свертывается в трубку, сообщающуюся с желточным мешком только узким желточным протоком.

Наконец энтодерма задней части кишечника образует выпячивание – *аллантаис*. Так как у млекопитающих мочевины из тела зародыша сразу же выделяется через плаценту в кровь матери, то в отличие от птиц аллантаис 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*. Аллантаис, вначале небольшой, затем быстро развивается. Его сосуды вступают в связь с частью хориона, участвующей вместе с тканями матки в образовании *аллантаидальной плаценты*. По мере развития последней, желточная плацента утрачивает значение в питании зародыша. Из-за развития желточного мешка и аллантаиса 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 аллантаиса, 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 и 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 гаструляции 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 аллантоис, 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 аллантоиса. Обе эти оболочки подрастают к хориону, поэтому у зародышей млекопитающих существуют одновременно и желточная, и аллантоидная 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. Аллантоис появляется между 24-26-ми сутками, а аллантоидная плацента – у 28-суточного зародыша. По мере дальнейшего развития аллантоиса 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 порах 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 слабообразованные 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.



Рисунок 24 – Развитие эмбрионов кошки



Рисунок 25– 6-месячный эмбрион крупного рогатого скота

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, обуславливаемые потребностями развивающегося организма. Например, сердце и печень развиваются настолько быстро, что их закладки кажутся непропорционально большим. Ускоренное развитие сердца объясняется ранним возникновением желточного и

аллантаидного кровообращения. Печень у зародыша играет роль кроветворного органа, участвует в синтезе в обезвреживании веществ, поступающих через плаценту.

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 10–13–1 день беременности давать пищу, лишенную фолиевой кислоты (витамин В₉), 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°C, а также при гипоксии, то есть при недостаточности кислорода. Гипоксия может возникнуть и вследствие недостаточной функции органов дыхания и сердечно-сосудистой системы.

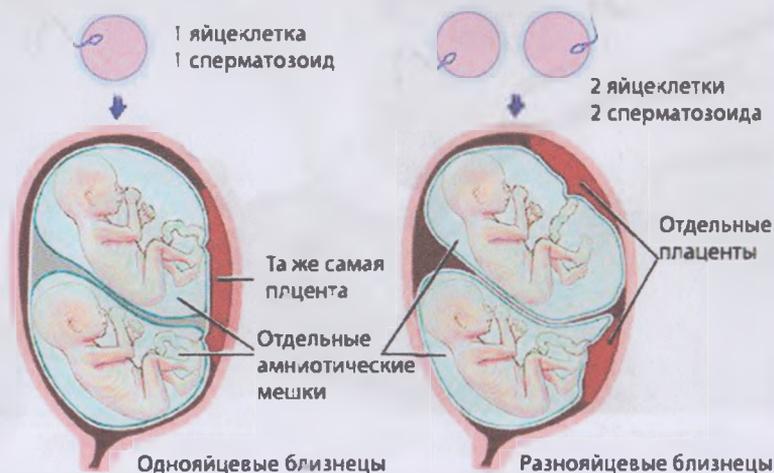


Рисунок 26 – Близнецы млекопитающих

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 *однойцовых близнецов* – общая плацента. Они имеют одинаковый генотип, всегда одного пола, имеют одинаковую группу крови и внешне очень похожи друг на друга. *Разнойцовые 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 мезонероса. 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 образуются 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 желёз и зубной железы. Дифференцировка мышц в почках конечностей. Закладка лёгких
26-27	Начало подразделения 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 5. 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 гистиотрофные, 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 27– 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 – котиледонами. Они соединяются с утолщениями стенки матки, которые именуются *карункулами*. Комплекс *котиледон – карункул* называется *плацентомом*.

Эндотелиохориальная плацента. Ворсинки хориона разрушают соединительную ткань слизистой оболочки матки и соприкасаются с эндотелием ее сосудов. Питательные вещества поступают через эндотелий 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 кровяные 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 6. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ТКАНЬ, КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ И ЖЕЛЕЗЫ

6.1. ПОНЯТИЕ И КОМПОНЕНТЫ, КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Ткань – исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и неклеточных 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 *дезадаптивные*, 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.

6.2. 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 28– 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 (кортиеv 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 29– Однослойный кубический эпителий почечных канальцев.

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

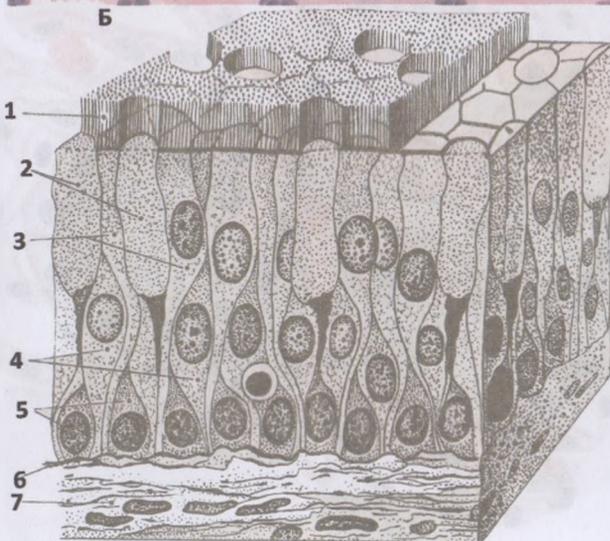


Рисунок 30 – Многорядный реснитчатый (мерцательный) эпителий:
 А – гистологический срез; Б – схематическое изображение;
 1 – клеточные реснички; 2 – бокаловидные железы (клетки);
 3 – реснитчатые (мерцательные) клетки; 4 – длинные вставочные
 клетки; 5 – короткие вставочные клетки; 6 – базальная мембрана;
 7 – соединительная ткань

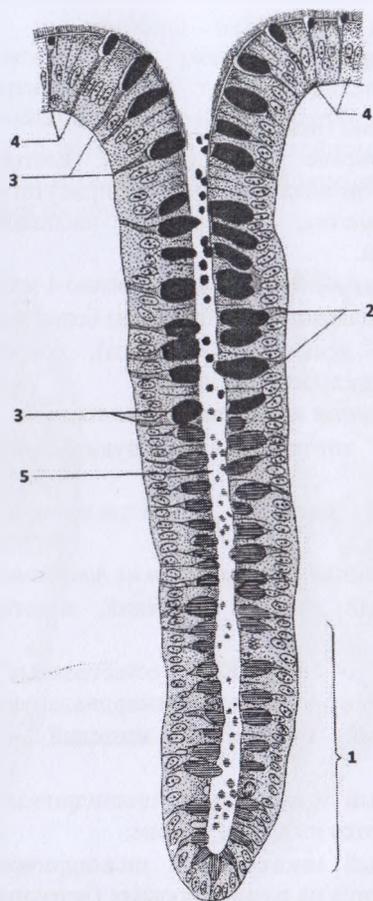


Рисунок 31– Простая неразветвленная трубчатая железа (кишечная крипта).

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.

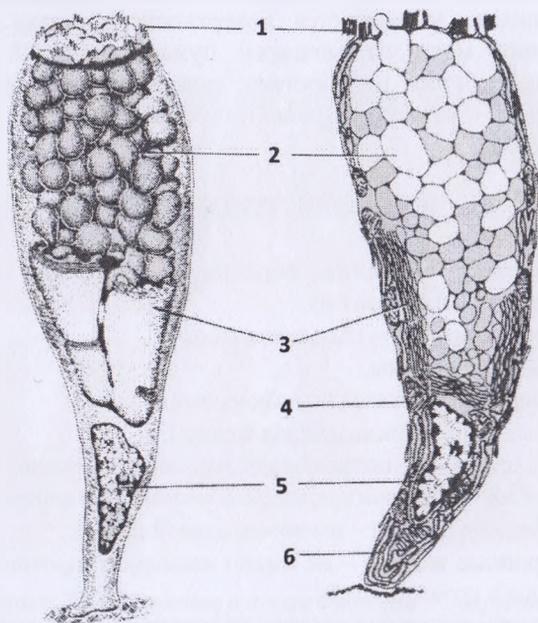


Рисунок 32 – Бокаловидная железа
(схема ультрамикроскопического строения).

- 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 аллантаоиса. 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).

6.3. 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.

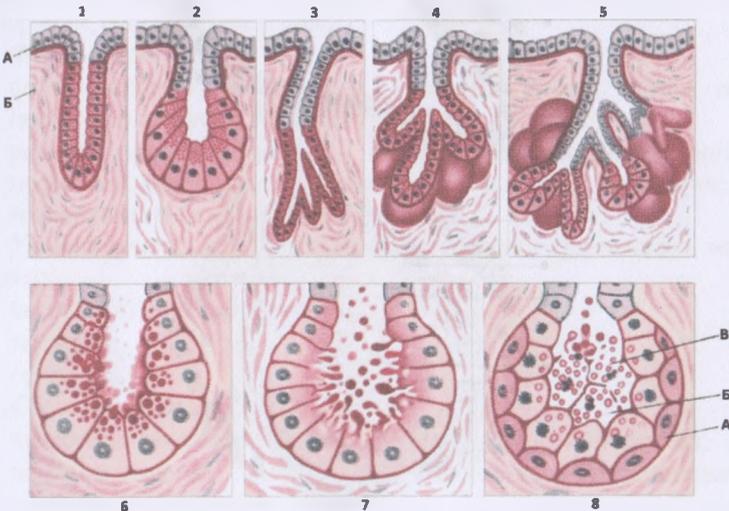


Рисунок 33– Строение и типы секреции экзокринных желез.

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 секреции; 7 – апокриновый тип секреции; 8 – голокриновый тип секреции (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 34– Альвеолы молочной железы (апокриновый тип секреции).

1 – железистая альвеола в недействительном 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 секретобразования;
- 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.

6.4. 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;
- органной.

Способы регенерации:

- клеточный способ (размножением (пролиферацией) клеток);
- внутриклеточный способ (внутриклеточное восстановление органелл, 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 7. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРОВИ

7.1. 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.

7.2. 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.

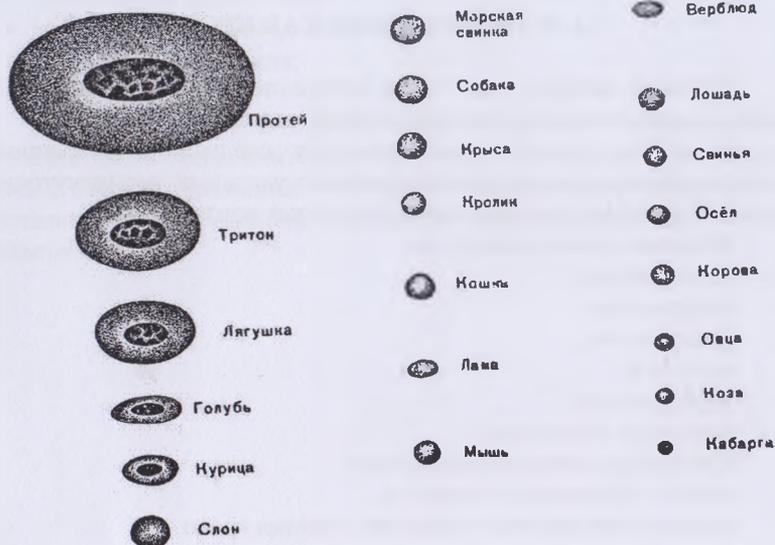


Рисунок 35– Эритроциты различных животных

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 – спектрины, которые обеспечивают постоянство двояковогнутой линзы;

е) ограничивающая – 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 гемоглобина эритроциты обладают оксифилией, окрашиваются в красный цвет эозином.

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.

7.3. 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.

7.4. 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

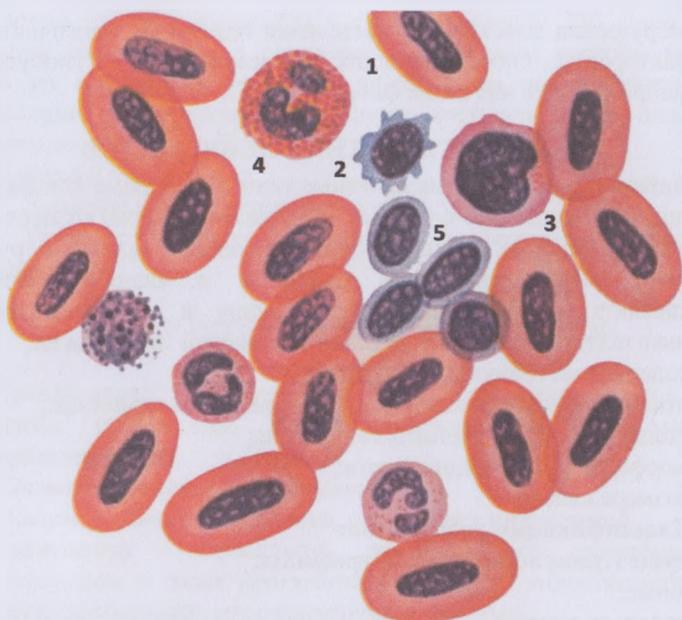


Рисунок 36 – Мазок крови лягушки.
 1 – эритроцит; 2 – лимфоцит; 3 – моноцит;
 4 – гранулоцит; 5 – тромбоциты

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, Z, и 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;
- шедление 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 – разнообразность лизосом, содержащих фермент пероксидазу,

неспецифические 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.

Участием 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 плазмощиты 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.

7.5. 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, яка – 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, крупного 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.

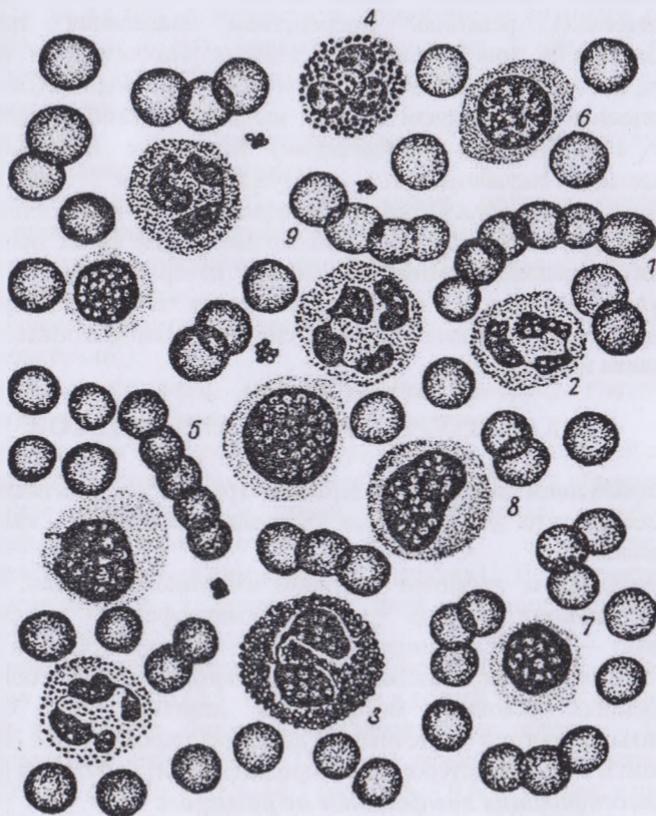


Рисунок 37– Мазок крови млекопитающего.

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% плазмочитов, 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 вначале выполняют рецепторные функции – распознают соответствующий 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 множественные 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 8. РЕТИКУЛЯРНАЯ, РЫХЛАЯ И ПЛОТНАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

8.1. 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 поперечно-полосатого 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 *аргирофильными*. СЛЕДУЕТ ПОМНИТЬ, однако, что аргиофильными свойствами обладают и незрелые коллагеновые волокна, состоящие из белка проколлагена. По своим физическим свойствам ретикулярные волокна занимают промежуточное положение между коллагеновыми и эластическими волокнами.

8.2. МЕЗЕНХИМА. РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ

Термин *мезенхима* (греч. *mesos* – средний, *enchyma* – наполняющая масса) был предложен братьями Гертвигами в 1881 г. Это эмбриональная ткань, представляющая собой разрыхленную часть среднего зародышевого листка – мезодермы. Клеточные элементы мезенхимы образуются в процессе дифференцировки дерматома, склеротома, висцерального и париетального листков спланхиотома.

Мезенхима состоит из отростчатых клеток, сетевидно соединенных своими отростками. Клетки могут высвобождаться от связей, амебодно перемещаться и фагоцитировать инородные частицы. Вместе с межклеточной жидкостью клетки мезенхимы составляют внутреннюю среду зародыша.

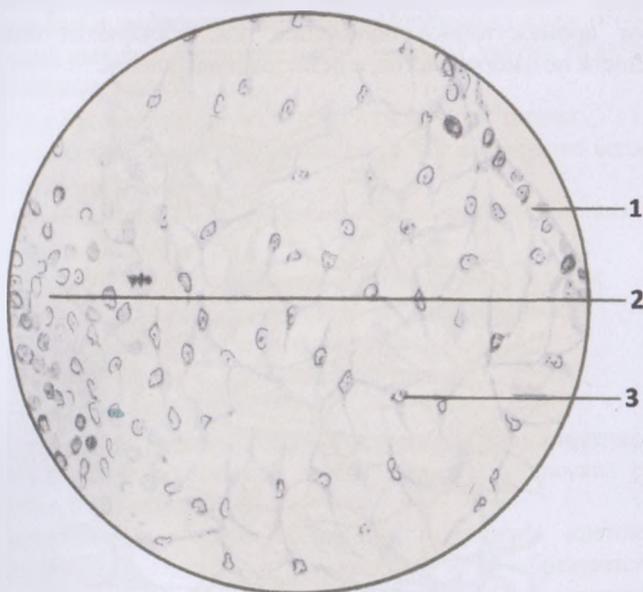


Рисунок 38 – Мезенхима (срез зародыша мыши).

1 – эктодерма; 2 – миотом мезодермы; 3 – мезенхима

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.

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.



Рисунок 39– Ретикулярная ткань.

1 – ретикулярные волокна; 2 – участки цитоплазмы с ядрами

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.

8.3. 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 (фиброциты) и разрушают его при определенных условиях (фиброкласты). Благодаря этим свойствам фибробластов осуществляется одна из функций волокнистой соединительной ткани – репаративная (пластическая).



Рисунок 40– 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 гемокпилляров 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 плазмочитов распределяется в соединительной ткани.

Функции плазмочитов заключаются в синтезе и выделении в межклеточную среду антител – иммуноглобулинов, которые подразделяются на пять классов.

Адипоциты (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 адипоциты** имеют характерную морфологию – почти вся цитоплазма заполнена одной жировой каплей, а органеллы и ядро отодвигаются на периферию. **Буряя жировая ткань** локализуется между лопатками, около почек, около щитовидной железы, ее много у плодов, после рождения ее количество сильно уменьшается. Цитоплазма **бурых адипоцитов** 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 адипоциты, а в мышечной ткани – также сателлитные клетки. Адипоциты 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 локализуются не только в соединительной ткани, но и в эпителиальной, а во-вторых, они образуются не из мезенхимальных клеток, а из нейробластов нервных гребешков. Синтезируют и накапливая в цитоплазме пигмент меланин (при участии специфических гормонов), пигментоциты 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.

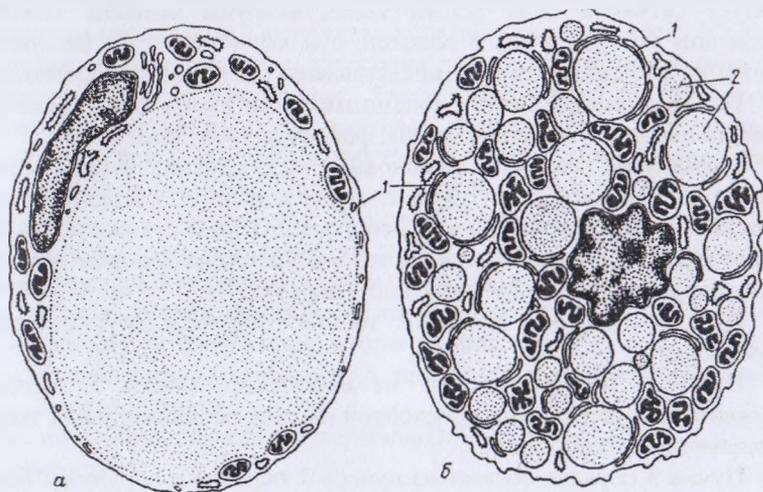


Рисунок 41– Адипоциты.

*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.

8.4. ПЛОТНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Плотная соединительная ткань отличается от рыхлой преобладанием в межклеточном веществе волокнистого компонента над аморфным. 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 порядка.

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 – ретенонием.

Все сухожилие окружено по периферии эпителием. В прослойках рыхлой соединительной ткани проходят сосуды и нервы, обеспечивающие трофику и иннервацию сухожилия.

ГЛАВА 9. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

9.1. 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.

9.2. 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,ходящие 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.

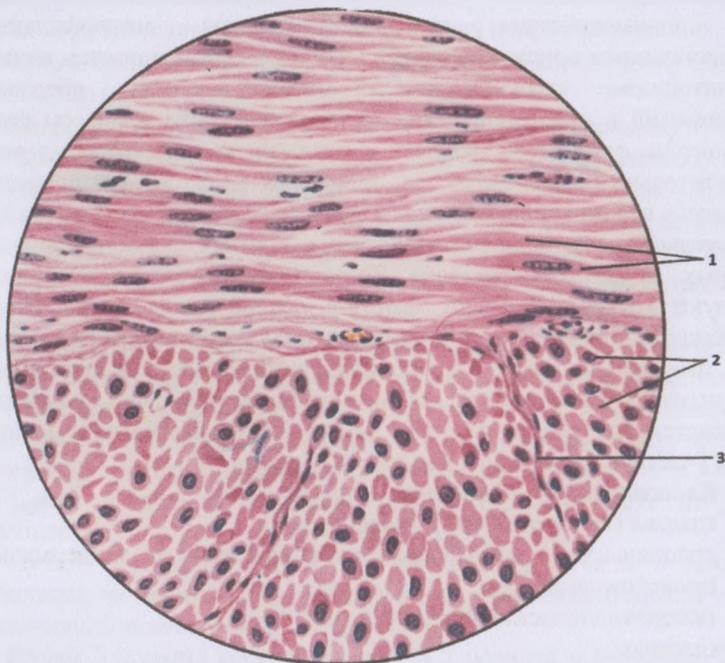


Рисунок 42— Гладкая мышечная ткань.

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.

9.3. 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.

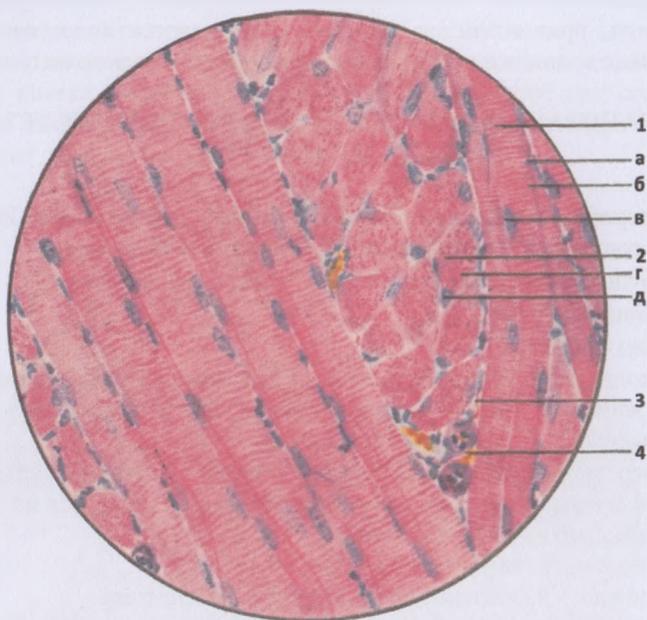


Рисунок 43– Поперечнополосатая мышечная ткань.

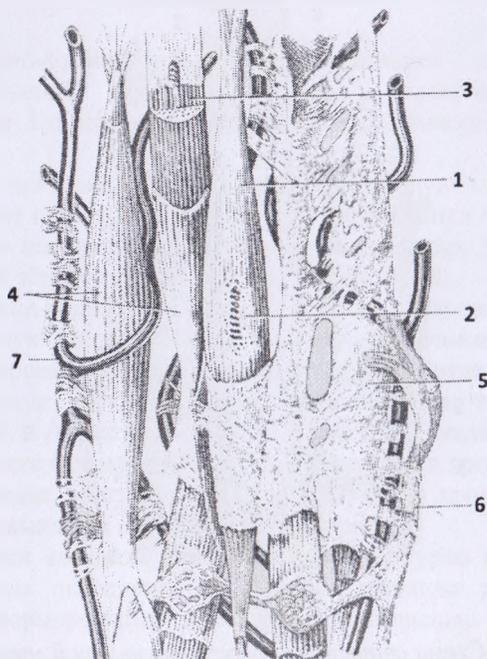
1 – продольно срезанные поперечнополосатые мышечные волокна: а – диски «А» (анизотропные, темные диски), б – диски «I» (изотропные, светлые диски), в – ядра; 2 – поперечно разрезанные поперечнополосатые мышечные волокна: г – поперечнополосатые миофибриллы (поперечно срезанные), д – ядра; 3 – эндомизий; 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;
- каналцы Т-системы.

9.4. 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 44– 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.

Саркомер является структурно-функциональной единицей миофибриллы. Саркомеры включают 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.

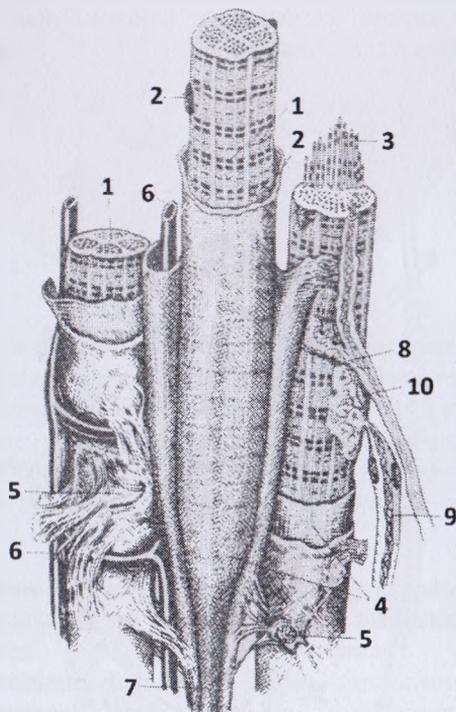


Рисунок 45 – Схема строения поперечнополосатой мышечной ткани.
1 – мышечные волокна; 2 – их ядра; 3 – миофибриллы; 4 – сарколемма;
5 – эндомизий; 6 – кровеносные капилляры; 7 – сухожильная нить;
8 – вегетативное нервное волокно; 9 – соматическое (двигательное)
нервное волокно; 10 – моторная бляшка.

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.

9.5. 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:

- *P-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 некусы типичным кардиомиоцитам предсердия, которые сокращаются. Кроме того, возбуждение передается на промежуточные атипичные кардиомиоциты предсердно-желудочкового узла. Генерация импульсов *P*-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 Пуркинью. 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 Пуркинью. 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.

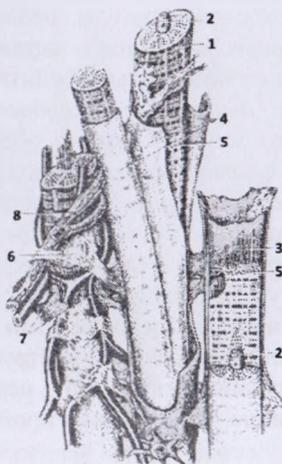


Рисунок 46 – Схема строения мышцы сердца.

- 1 – мышечные волокна; 2 – ядра мышечных волокон; 3 – миофибриллы; 4 – сарколемма; 5 – вставочный диск; 6 – эндомизий; 7 – кровеносные капилляры; 8 – вегетативные нервные волокна.*

9.6. 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 саркосом, высокой активностью АТФ-азы медленного типа. Эти волокна обладают способностью 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.

9.7. 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 Рандо (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 пластинка, 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 10.

ХРЯЩЕВАЯ И КОСТНАЯ ТКАНИ

10.1. 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 клеток:

- 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 дочерние 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.**

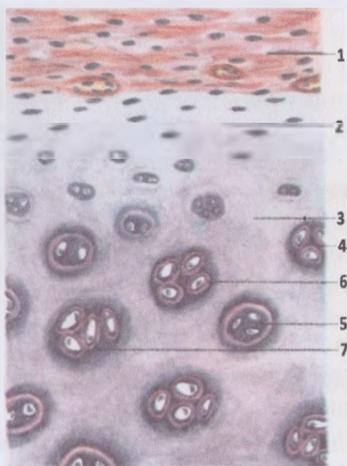


Рисунок 47– Гиалиновый хрящ ребра.

- 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

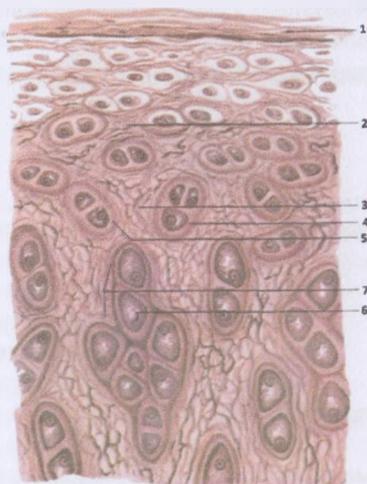


Рисунок 48– Эластический хрящ ушной раковины.

- 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.

10.1.1. 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 характеризуется 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.

10.1.2. 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 гликозаминогликаны и протеогликаны, 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.

10.2. 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:

- osteобласты;
- osteоциты;
- osteокласты.

Основными клетками в сформированной костной ткани являются **osteоциты**. Это клетки отростчатой формы с крупным ядром и слабовыраженной цитоплазмой (клетки ядерного типа). Тела клеток локализуются в костных полостях – лакунах, а отростки – в костных

канальцах. Многочисленные костные каналцы, 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.

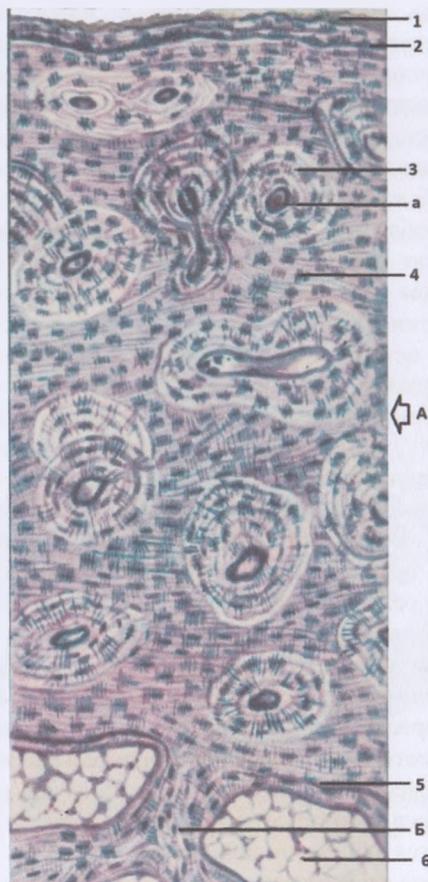


Рисунок 49 – Пластинчатая костная ткань (поперечный срез).
А – плотное (компактное) вещество кости: 1 – надкостница, 2 – наружные облицы пластинки, 3 – остеоны, а – канал остеона, 4 – система вставочных пластинок, 5 – внутренние облицы пластинки; Б – губчатое вещество кости: 6 – желтый костный мозг

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 секреторирующими. 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 соли кальция. Постепенно, выделяя межклеточное вещество, они как бы замуровываются и превращаются в остеоциты. При этом внутриклеточные органеллы в значительной степени редуцируются, синтетическая и секреторная активность снижается и сохраняется функциональная активность, свойственная остеоцитам.

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.

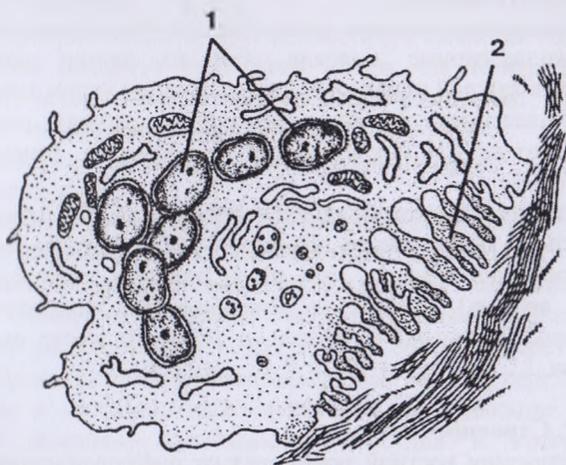
Остеокласты имеют характерную морфологию:

- 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 угольная 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, мигрирующих из соединительной ткани сосудов, происходит построение новой костной ткани.



*Рисунок 50 – Схема ультраструктуры остеокласта.
1 – ядра; 2 – щеточная кайма*

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:

- гликозаминогликанов
- и протеогликанов.

Обеспечивая прочность костей, фосфорнокислые соли кальция одновременно являются депо кальция и фосфора в организме. Поэтому костная ткань принимает участие в минеральном обмене.

10.2.1. 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.

10.2.2. 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 слои. 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 разной части одной кости 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 прилегают 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 *гаверсовы 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 11. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

11.1. 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.

11.1.1. 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).

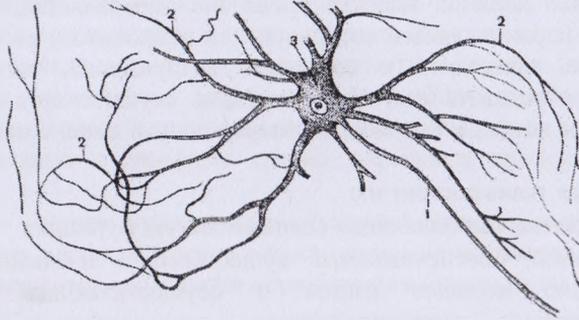


Рисунок 51— Мультipoлярный нейрон из спинного мозга зародыша коровы. 1 — аксон; 2 — дендриты; 3 — тело клетки с ядром



Рисунок 52 — Биполярный нейрон.
1 — тело клетки; 2 — дендрит; 3 — аксон

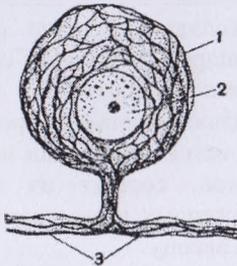


Рисунок 53— Униполярный нейрон.
1 — тело клетки; 2 — ядро;
3 — отростки

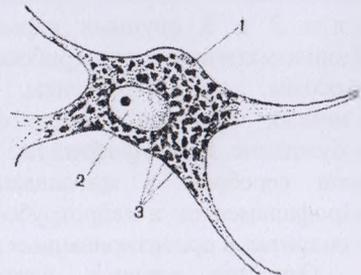


Рисунок 54 — Тигроидное вещество в мультipoлярном нейроне.
1 — тело клетки; 2 — ядро;
3 — глыбки тигроидного вещества

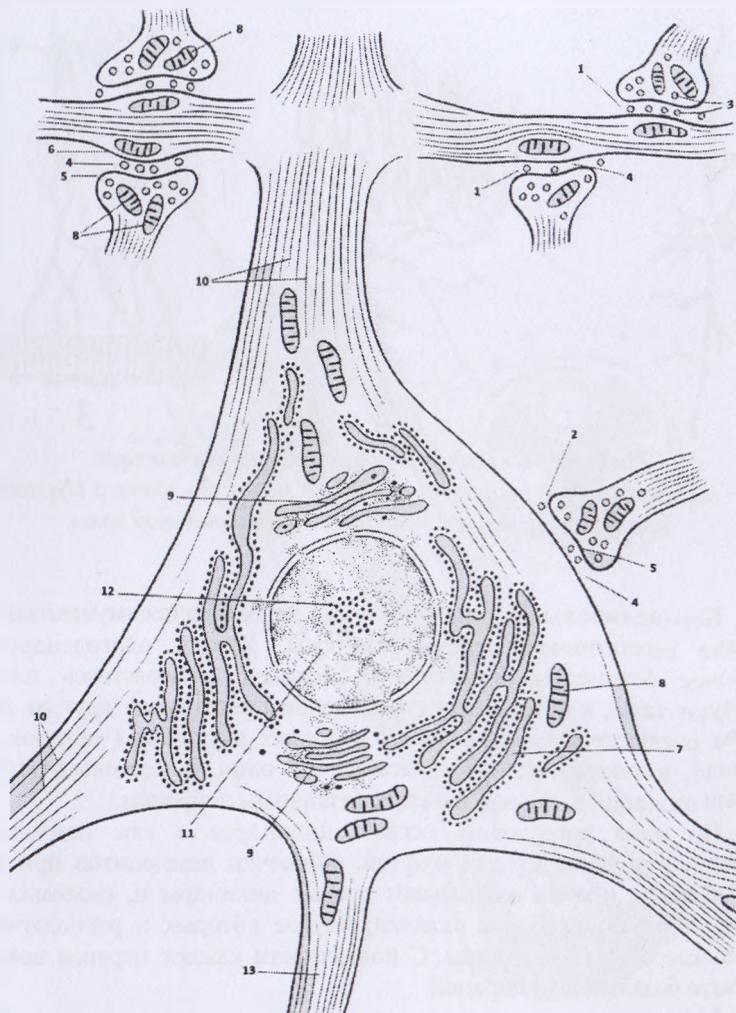
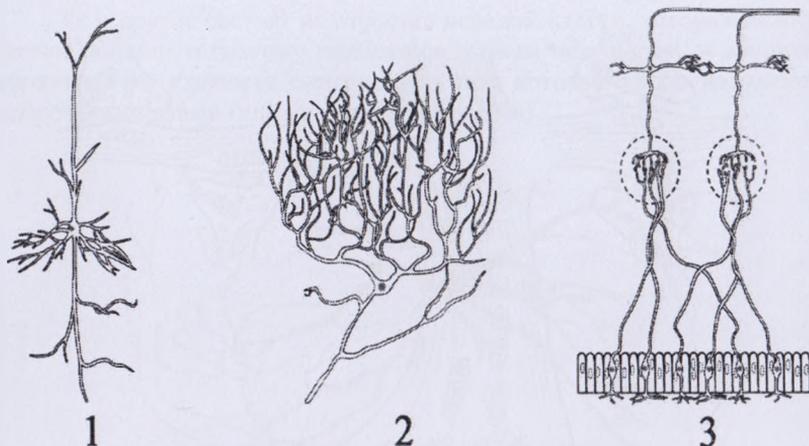


Рисунок 55– Схема ультрамикроскопического строения нейрона.
 1 – аксонодендритический синапс; 2 – аксоносоматический синапс;
 3 – пресинаптические пузырьки; 4 – синаптическая щель;
 5 – пресинаптическая мембрана; 6 – постсинаптическая мембрана;
 7 – эндоплазматическая сеть; 8 – митохондрии; 9 – внутриклеточный
 сетчатый аппарат; 10 – нейрофибриллы; 11 – ядро; 12 – ядрышко;
 13 – аксон



*Рисунок 56— Виды нейроцитов млекопитающих.
 1 — пирамидальный нейрочит головного мозга; 2 — клетка Пуркенье
 коры мозжечка; 3 — нейрочиты обонятельной зоны*

Безмиелиновые первные 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.

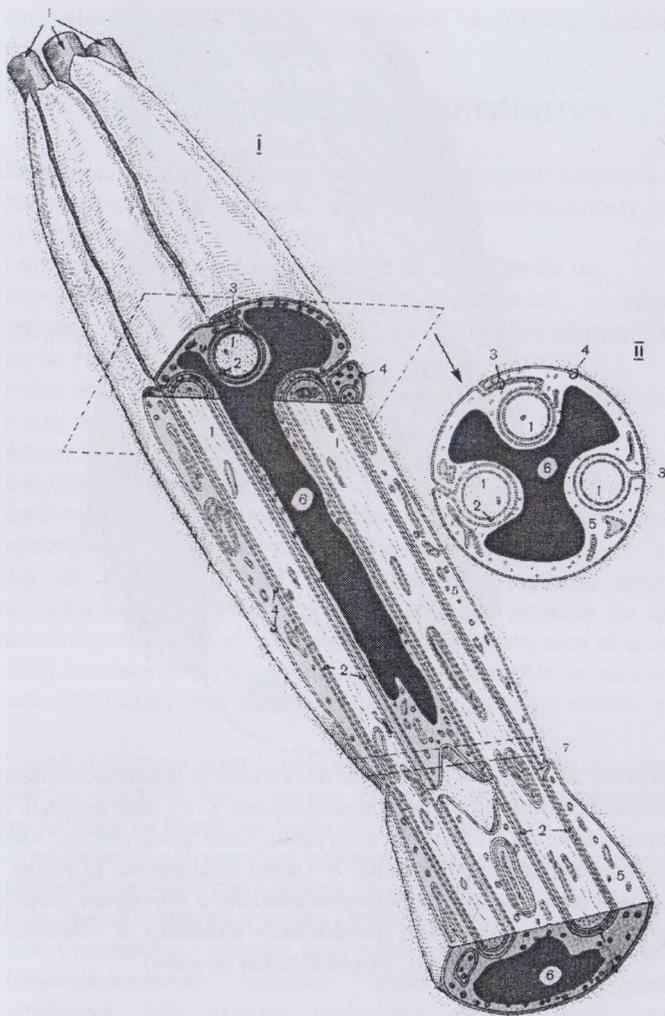


Рисунок 57 – Объемная реконструкция безмиелинового
нервного волокна.

I – продольный срез; *II* – поперечный срез

1 – осевые цилиндры; *2* – аксолема; *3* – мезаксон; *4* – клеточная оболочка леммоцита (иванновской клетки); *5* – цитоплазма леммоцита; *6* – ядро леммоцита (пунктиром обозначена плоскость поперечного среза); *7* – контакт двух леммоцитов

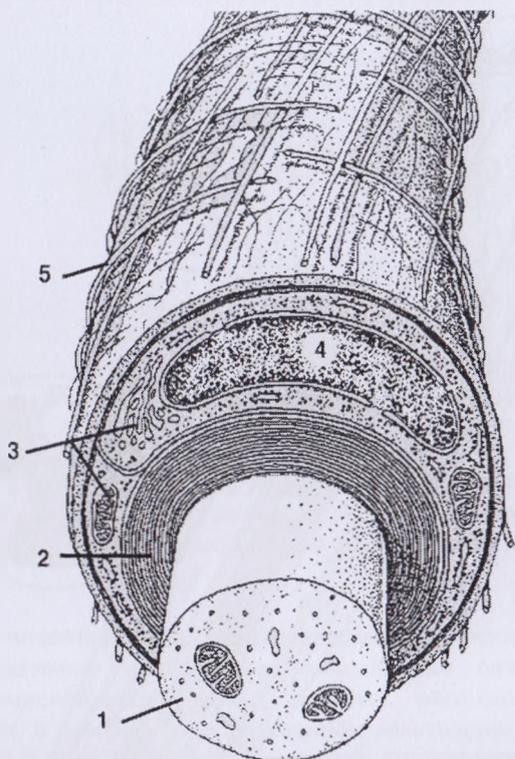


Рисунок 58 – Схема строения миелинового нервного волокна.
 1 – осевой цилиндр (отросток нейрона); 2 – миелиновый слой оболочки волокна (несколько слоев мембраны шванновских клеток);
 3 – цитоплазма леммоцита; 4 – ядро леммоцита (вместе с цитоплазмой оттеснено к периферии волокна и образует нейролемму – 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.

11.2. 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.

11.3. 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 cerebrospinalной 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:

- *манжийные 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. Микроглии являются глиальными макрофагами, они имеют небольшие размеры, преимущественно отростчатой формы, способны к

амебодным 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*.

11.4. 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

○ 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).

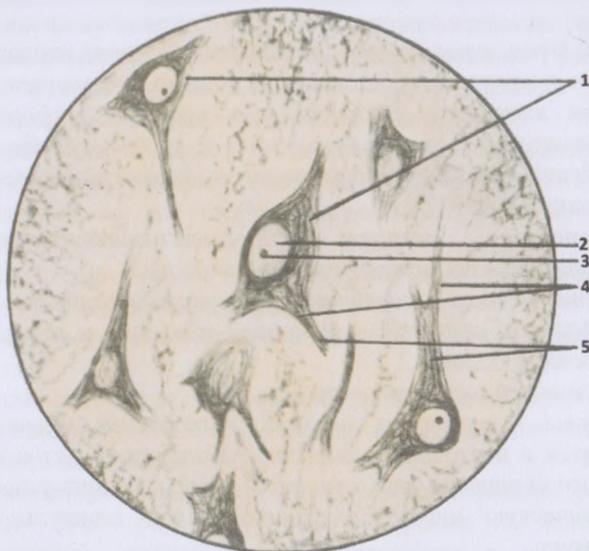


Рисунок 59 – Нейрофибриллы.

1 – пирамидальные нервные клетки; 2 – ядро нервной клетки;

3 – ядрышко; 4 – отростки; 5 – нейрофибриллы

11.5. 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 (У. Arsenijevic et al. 2001). А у птиц активный нейрогенез на протяжении всей жизни идет в гиперстриатуме – участке мозга, аналогичном коре млекопитающих.

11.5.1. 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 – нейтральный источник происхождения, представляют собой рецепторы нервных клеток – первично-чувствительные;
- сенсоэпителиальные – имеют не нейтральное 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.

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, кожица 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 + *hupo* 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 адепогипофиза.

АКРОСОМА, *acrosoma*, atis, n (гр. *acros* верхний, крайний + *soma* тело) – чехликообразная структура, окружающая переднюю

часть головки сперматозоида. Она состоит из наружной и внутренней акросомальной мембран, окружающих акросомальное содержимое с гидролитическими ферментами (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 алланта-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 внутренняя 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. *apocřino*) — 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 эккринных потовых желез) не на поверхность кожи, а в волосяное влагалище. Секрет А. п. ж. имеет характерный для каждого отдельного индивидуума запах.

АПОКРИННАЯ СЕКРЕЦИЯ (гр. *apocriño* 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; медиа 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. а без + *trema* отверстие) – дегенерирующий яичниковый фолликул.

АТРОФИЯ, *atrophia*, ае, f (от гр. а 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, onis, 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, artis беловатый) – беловатое волокнистое образование, заменяющее обратно развивающееся желтое тело в яичнике.

БЕЛОЕ ВЕЩЕСТВО, *substantia alba* (лат. substantia, ae, f вещество и albus, a, um 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 orpsis 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, паращитовидные железы и тимус.

БРОНХИОЛА, *bronchiolus*, i, m (гр.) – одно из подразделений бронхиального дерева, отличающееся от бронхов отсутствием хрящевых 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 контракцию мышечных клеток капилляров и артериол, повышая кровяное давление.

ВАКУОЛЬ, *vacuola*, ae, 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*, ae, f – пузырьковидная структура, содержащая жидкость.

ВЕНУЛА, *venula*, ae, 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*, e (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, a, m 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 тройкого 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 выростами (волосками), расположенные в улитковом и вестибулярном лабиринтах уха.

ВОЛОСЯНАЯ ЛУКОВИЦА, *bulbus pili* (лат. bulbus, i, m луковица и pilus) – нижний утолщенный отдел волосистой луковички; содержит впадину луковички и переходит в шейку луковички. В. л. является той частью луковички, 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 тонкофибрилярного 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 гландулоцитов (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*, ае, f различие) – развитие клеток, проявляющееся в их превращении из ранее однородных (индифферентных) структур в неоднородные (специализированные) клетки.

ДИФФЕРОН (от лат. *differo* 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).

3

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 отшнуровываются 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 внутрисстенными 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 соединительно-тканной части кожи. Из нефротомов образуются почечные трубочки, а боковые листки мезодермы дают начало весьма различным соединительно-тканным 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 blastocysta, 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, m 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, *interstitiocyty*, i, m (от лат. interstitium + гр. kytos клетка) – эпителиоидная клетка мезенхимного происхождения, встречающаяся в яичнике (овариальные И.) и в яичке (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 паратиринина (гормона паратироидных желез).

КАПСУЛА, *capsula*, ae, f (лат.) – соединительнотканый (иногда с примесью мышечных элементов) покров компактных (обычно железистых) органов.

КАРДИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, *glandulae cardiacae* (от лат. glandula, ae, f железа + от гр. cardia, ae, 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, ae, f пластинка + os) – слои костной ткани, состоящие из остеоцитов, 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 остеона. 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 плацентому. К. у человека – доля плаценты.

Л

ЛАКТОЦИТ, *lactocytus*, i, m (от лат. *lac*, *lactis*, n молоко + гр. *kytos* f) – эзкокриноцит 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* повертывание, направление) – пролактин, белковый гормон передней доли гипофиза. Стимулирует секрецию молока после родов у самок млекопитающих; активизирует функцию желтого тела.

ЛЮТЕОЦИТЫ, *luteocytii* (от лат. *luteus* + гр. *kytos* клетка) – паренхимные клетки желтого тела; согласно своему происхождению распадаются на крупные гранулезолютеоциты, продуцирующие прогестерон, и на мелкие теколютеоциты, продуцирующие эстрогены.

М

МАКРОГЛИЯ, *macrogliа*, 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 мезодермы 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

плазмолеммой 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 исчерпанных скелетных миоцитов. В миокарде они отсутствуют.

МИОЭПИТЕЛИОЦИТЫ, *myoepitheliocytī* (от гр. *mys* f + *epithelium*, ii, n околососковая (эпителиальная) пластинка + *kytos*) – контрактильные эпителиальные клетки; встречаются в железах эктодермального происхождения (слезных, слюнных, эзофагеальных, потовых и молочных).

МУКОЦИТЫ, *mucocytī* (лат. *mucus*, i, m слизь + гр. *kytos* клетка) – секреторные клетки слизистых желез. Имеют менее базофильную 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*, ae, f (гр. *neurōn* + *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**, *neurōnum*, i, n (от гр. *neurōn*) – 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 именуется 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 – нуклеопротеидов.

О

ОБОЛОЧКА, *tunica*, *ae*, *f* (лат. *tunica* нижняя одежда римлян, оболочка, кожаца) – тканевый слой определенного органа (адвентициальная, белочная, волокнистая О.) или совокупность разнородных смежных слоев (слизистая, мышечная, серозная О.).

ОБОНЯТЕЛЬНАЯ СЛИЗИСТАЯ ОБОЛОЧКА, *tunica mucosa olfactoria* (лат. *tunica f mucosa*, *ae*, *f* слизистая оболочка, *olfactorius*, *a*, *m* 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 миелинопозитическими 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 зарожение, образование) – процесс образования органов при развитии организма. Различают О. онтогенетический и филогенетический.

ОСТЕОКЛАСТ, *osteoclastocytus*, i, m (от гр. osteon + klasto 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 околотитовидных 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*, ае, f железа + гр. *pylogos* сторож, привратник) – простые или разветвленные извитые трубчатые железы в пилорической области желудка; открываются в глубокие желудочные ямки. Их клетки (пилорические экзокриноциты), подобно шеечным мукоцитам, окрашиваются слабо базифильно и имеют базально расположенные ядра. Секреторные отделы П. ж. имеют широкие просветы.

ПИНОЦИТОЗ, *pinocytosis*, is, f (от гр. *pinō* пью, впитываю + *kytos* клетка) – процесс поглощения, клеткой жидкости и переноса ее вглубь в виде пузырьков субмикроскопического размера.

ПОРТАЛЬНАЯ ДОЛЬКА ПЕЧЕНИ (от лат. *porta* ае, 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*, opis, 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, перикардиальная, 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 сыровотка + 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 обмена 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 которых равна толщине С. э.

СТРОМА, *stroma, matis, n* (гр. stroma подстилка) – соединительная ткань, соединяющая паренхиматозные элементы и разделяющая орган (особенно железы) на отдельные дольки; однозначна термину интерстициальная ткань (от лат. interstitium промежутки, щель).

Т

ТЕКА Фолликула, *theca folliculi* (от гр. theca, ae, 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*, ae, 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 дольки.

У

УЛИТКА, *cochlea*, ae, 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. *chromium* 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

1. Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Стугулов. – Москва : Медицина, 1978. – 544 с.
2. Жуков, А. И. Патологическая анатомия органов животных : практические рекомендации для ветеринарных специалистов Республики Беларусь / А. И. Жуков, М. П. Кучинский, Д. Н. Федотов. – Минск, 2017. – 116 с.
3. Леонтьюк, А. С. Основы возрастной гистологии : учебное пособие / А. С. Леонтьюк, Б. А. Слука. – Минск : Выш. шк., 2000. – 415 с.
4. Тиняков, Г. Г. Гистология мясопромышленных животных / Г. Г. Тиняков. – Москва : Пищевая промышленность, 1980. – 416 с.
5. Федотов, Д. Н. Общая гистология : учебно-методическое пособие / Д. Н. Федотов, Е. А. Карпенко. – Витебск: ВГАВМ, 2013. – 56 с.
6. 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.
7. Федотов, Д. Н. Гистология : практические и ситуационные задачи : учеб.-метод. пособие / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2014. – 16 с.
8. Федотов, Д. Н. Гистология диких животных : монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 212 с.
9. Федотов, Д. Н. Общая ветеринарная гистология : учебно-методическое пособие для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная санитария и экспертиза» / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 55 с.
10. Федотов, Д. Н. 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 : издательство «Fan ziyosi», 2022. – 468 с.
11. Junqueira, L. C. Basic histology : text & atlas (eleventh edition) / L. C. Junqueira, J. Carneiro. – New York : McGraw-Hill, 2005. – 502 p.
12. Nomina histologica veterinaria : International Committee on Veterinary Histological Nomenclature. – Leipzig : World Association of Veterinary Anatomist, 2017. – 66 p.
13. Veterinary Hematology and Clinical Chemistry : 1st edition / M. A. Thrall [et al.]. – Blackwell Publishing Ames, 2006. – 312 p.

Федотов Д. Н., Юнусов Х. Б.

Общая гистология с основами эмбриологии

учебное пособие

**Издательско-полиграфический центр
Самаркандского государственного университета ветеринарной
медицины, животноводства и биотехнологий, 2025 год, 172 стр.**

Права на издательско-полиграфический деятельность на основании
подтверждений Агентства информации и массовых коммуникаций при
Администрации Президента Республики Узбекистан
от 10.05.2024 г. № 273109 и от 24.05.2024 г. № 283607



Директор
Редактор
Тех. редактор

Ж.Шукуров
Л.Хошимов
А.Умаров

ISBN: 978-9910-640-12-4

8280



Подписано в печать 19.02. 2025 г. Формат 60x84_{1/16}.

Печать офсетная. Гарнитура Times New Roman.

Ус. п. л.: 10.75. Изд. п. л.: 10.25

Тираж 30 экз. Заказ № 20.

**Отпечатано в Издательско-полиграфическом центре
Самаркандского государственного университета ветеринарной
медицины, животноводства и биотехнологий
г. Самарканд, ул. Мирзо Улугбека, 77**