

А.А. Лешко, Г.А. Лешко

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

Учебно-методический комплекс

2-е издание, исправленное и дополненное

2008

УДК 591.8(075.8)
ББК 28.666я73
Л53

Авторы: заведующий кафедрой зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доцент, кандидат биологических наук **А.А. Лешко**; преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **Г.А. Лешко**

Рецензент: исполняющий обязанности заведующего кафедрой зоологии УО «ВГАВМ», старший преподаватель О.В. Кузьмич; доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук Н.И. Олехнович; декан биологического факультета УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доцент, кандидат биологических наук В.Я. Кузьменко

Учебно-методический комплекс по общей гистологии с основами эмбриологии включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, тесты, вопросы к экзамену и рекомендуемую основную и дополнительную литературу.

Предназначен для студентов всех специальностей биологического факультета.

УДК 591.8(075.8)
ББК 28.666я73

© Лешко А.А., Лешко Г.А., 2008
© Лешко А.А., Лешко Г.А., исправления и дополнения, 2008
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2008

ВСТУПЛЕНИЕ

В учебно-методическом комплексе представлены методические материалы по курсу «Общей гистологии с основами эмбриологии», которые включают примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с тестами (в тестах предусмотрен один правильный ответ) и вопросы для экзамена. Курс лекций рассчитан на 20 часов и изложен согласно базовой программы учреждения образования «Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка» и Образовательным стандартом. В данном учебном издании не излагаются вопросы частной гистологии, поскольку эти вопросы рассматриваются в курсе «Анатомии человека и животных». Изучение курса начинается с изложения раздела «Основы эмбриологии», в котором рассматриваются строение и развитие половых клеток, общие вопросы развития (дробление, образование бластул, гастрюляция и т.д.) и основные этапы развития хордовых животных: ланцетника, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих и человека, поскольку этот материал является базовым для изучения других биологических дисциплин.

Во втором разделе «Учение о тканях» рассматриваются вопросы строения, происхождения, развития и значение тканей.

Для самопроверки степени усвоения материала после каждой лекции предусмотрены тесты.

В учебно-методическом комплексе даны также вопросы к экзамену и список основной и дополнительной литературы.

Несмотря на то, что УМК предназначен для специальности «География. Биология» он будет полезен и для студентов специальностей «Биология» и «Биоэкология» при изучении дисциплин «Цитология. Гистология» и «Биология индивидуального развития».

Примерный план лекций и лабораторных занятий

№ п/п	Название темы	Количество часов	
		лекции	лабор. занятия
1.	Предмет и методы эмбриологии. Строение половых клеток и желез.	1	4
2.	Размножение и оплодотворение половых клеток.	1	–
3.	Дробление. Типы бластул.	1	–
4.	Гаструляция и способы образования мезодермы.	1	–
5.	Развитие ланцетника.	1	2
6.	Развитие рыб.	1	–
7.	Развитие земноводных.	1	2
8.	Развитие рептилий и птиц.	1	2
9.	Развитие млекопитающих.	1	–
10.	Коллоквиум.	–	2
11.	Предмет и методы гистологии. Краткие исторические данные.	1	–
12.	Общая характеристика тканей. Эпителиальная ткань.	2	2
13.	Общая характеристика соединительных тканей. Кровь и лимфа.	2	2
14.	Собственно соединительная ткань.	1	2
15.	Хрящевая ткань.	1	2
16.	Костная ткань.	1	2
17.	Мышечная ткань.	1	2
18.	Нервная ткань.	2	2
19.	Коллоквиум.	–	2
ИТОГО:		20 ч	28 ч

ЛЕКЦИЯ № 1

ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ЭМБРИОЛОГИИ.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ЖЕЛЕЗ

Эмбриология (embryo – зародыш, logos – учение) – наука о развитии зародыша. Однако такое определение не отражает всего содержания этой науки, так как она изучает развитие не только в зародышевом периоде. Правильнее определить ее как науку о закономерностях индивидуального развития организма.

В своих исследованиях эмбриология использует ряд методов: описательный, сравнительно-морфологический и экспериментальный.

Описательный метод состоит в наблюдении изменений, происходящих при развитии особи. Описание их было необходимо предпосылкой возникновения сравнительно-морфологического и экспериментального методов.

Сравнительно-морфологический метод состоит в сопоставлении эмбриональных стадий разных животных. С его помощью устанавливается сходство между этапами развития различных видов животных, чем значительно расширяет значение описательного метода.

Экспериментальный метод заключается в изучении развития особи в искусственно измененных условиях или в условиях нарушения типичных соотношений между ее частями. Последнее осуществляется путем пересадок (трансплантации) зачатков органов в необычные для них области зародыша. Экспериментальное исследование открывает широкие возможности для направленного изменения формообразовательных процессов в интересах человека.

Соответственно применяемым методам исследования эмбриологию разделяют на описательную, сравнительно-описательную и экспериментальную. Однако такое деление не оправдывает себя; достижения последних лет показывают, что только при сочетании всех методов можно исследовать сложную картину развития.

Строение половых клеток и желез.

Морфология половых клеток

Большинство животных и растений размножаются половым путем при участии 2-х типов половых клеток: мужских – сперматозоидов (Sperma – семя, zoo – животное, eidos – вид) и женских – яйцеклеток. Развиваются они в половых железах.

Сперматозоид – своеобразно измененная половая клетка, маленькая и подвижная. В ней содержится ядро и цитоплазма со всеми органоидами характерными и для других клеток. Движение обусловлено специально дифференцированной цитоплазмой.

У каждого вида определенная форма сперматозоида, но преобладает бичевидная. Некоторые ракообразные и круглые черви имеют сперматозоиды пузыревидной или иной формы.

В строении сперматозоидов различают головку, шейку и хвост. Головка сперматозоида расширена и содержит ядро с тонким слоем цитоплазмы. Впереди ядра располагается небольшая плотная гранула заключенная в вакуолю – которую называют акросомой (akros – верхний, soma – тело). Акросома прикрыта тонкой мембраной – головной шапочкой. В акросоме содержится фермент гиалуронидаза, которая принимает участие в растворении плотных оболочек яйцеклетки при оплодотворении.

Шейка более суженная часть сперматозоида в которой располагаются 2 центриоли: ближайшая к ядру центриоль называется проксимальной, а нижняя или дистальная играет роль базального тельца, от которого начинаются микротрубочки жгутика. За шейкой следует хвостик, который состоит из 3-х частей: средней, главной и концевой.

Средняя часть содержит пучок фибрилл составляющих осевую нить. В средней части осевой пучок окружен цитоплазмой с большим количеством митохондрий. Митохондрии располагаются друг за другом по спирали, за что и получили название митохондриальной спирали. В цитоплазме средней части сосредоточено большое количество гликогена и АТФ, что составляет основные энергетические ресурсы сперматозоида.

Главная часть содержит пучок фибрилл окруженный цитоплазмой и цитоплазматической мембраной.

В концевой части нет цитоплазмы, она состоит из пучка фибрилл прикрытых цитоплазматической мембраной.

Осевой пучок фибрилл хвостика является сократительным элементом и за счет его происходит движение сперматозоида в жидкой среде.

Длина сперматозоидов у разных животных различна, но в основном это мелкие клетки. Их длина от размеров животного не зависит. Сперматозоид морской свинки имеет длину 100 мкм, быка – 65 мкм, крокодила – 20 мкм, человека – 53 мкм.

В половые протоки добавочными железами выделяется жидкость. Вместе жидкость и сперматозоиды образуют сперму. В состав спермы могут входить лейкоциты и эпителиальные клетки. Количество выбрасываемых сперматозоидов животными очень велико, что выработалось в процессе эволюции как приспособление к более успешному оплодотворению яйцеклетки. Например, у человека, в 1 см³ спермы – содержится 60 млн. сперматозоидов. Активность их обуславливается энергией, которая продуцируется в митохондриях средней части хвостика. Наибольшая подвижность сперматозоидов наблюдается в нейтральной среде при температуре 35°C.

Продолжительность жизни сперматозоидов незначительна и различна у разных животных, например, у рыб сперматозоиды живут несколько минут, в половых путях свиньи они сохраняют активность в течение 22–30 часов, у овцы – 36 часов. Во влагалище женщины сперматозоиды активны в течение 2,5 часа, но в матке сохраняют жизнеспособность до 48 часов. Однако у многих насекомых, например, у пчел, самки имеют семяприемники, в которых сперматозоиды могут сохраняться в течение нескольких лет.

Вне организма, регулируя условия, сперматозоиды можно сохранять сколько угодно долго. Это имеет особенно большое значение в животноводческой практике, в мероприятиях по искусственному осеменению, когда сперму можно сохранять в течение длительных сроков.

Сперматозоиды обладают реакцией реотаксиса, т.е. передвижения против тока жидкости. У животных с внешним оплодотворением поступательное движение осуществляется по спирали, а при внутреннем – прямолинейно.

Яйцо или яйцеклетка – это специально дифференцированная клетка, приспособленная к оплодотворению и дальнейшему развитию. В отличие от сперматозоидов яйцеклетки не способны к активному движению и имеют однообразную форму: у большинства животных они округлые, могут быть овальные или вытянутые. Ядро, как правило, повторяет форму яйцеклетки. Для нее характерно большое количество цитоплазмы, в которой, помимо обычных органоидов, содержится большое количество желтка – запасного питательного материала для развития зародыша. Яйцеклетки с большим количеством желтка, как правило, больших размеров (рыбы, рептилии, птицы), яйцеклетки с малым количеством желтка (ланцетник) или не содержащие вообще (млекопитающие) не больших размеров, но всегда крупнее сперматозоидов. Строение яиц определяется содержанием и местоположением желтка. По этим признакам можно выделить следующие типы яйцеклеток. Алецитальные яйцеклетки вообще не содержат желтка. Такие яйцеклетки характерны для плацентарных млекопитающих. Гомолецитальные яйцеклетки содержат небольшое количество желтка, более или менее равномерно распределенного по всей цитоплазме (ланцетник). Следующий тип – телолецитальные. Они характеризуются содержанием среднего или большого количества желтка, расположенного полярно. Этот тип подразделяется на два подтипа: «средне» телолецитальный и «крайне» телолецитальный. «Средне» телолецитальные яйцеклетки содержат среднее количество желтка, расположенного в вегетативной части (земноводные). «Крайне» телолецитальный тип содержит большое количество желтка также сконцентрированного в вегетативной части (костистые рыбы, рептилии, птицы). Центролецитальный тип яйцеклетки так-

же характеризуется наличием большого количества желтка, который расположен в центре яйцеклетки (насекомые).

Наличие большого количества желтка обуславливает полярность яиц (исключение – центролецитальные клетки). Полярность яиц хорошо выражена у земноводных, рептилий, птиц. Верхняя часть яйца, бедная желтком, называется анимальным полюсом, а нижняя, содержащая большое количество желтка, – вегетативным. Мысленная линия соединяющая анимальный и вегетативный полюсы и проходящая через центр яйцеклетки, называется осью яйца.

Характерной особенностью для строения яйцеклеток является наличие у них оболочек. Оболочки сохраняют форму и строение яйца, предохраняют его содержимое от высыхания, защищают от механических и химических воздействий внешней среды.

Оболочки яйцеклеток подразделяют на три группы: первичные, вторичные и третичные. Первичная оболочка образуется самим яйцом и представляет собой ее поверхностный уплотненный слой, ее называют желточной оболочкой и образуется она до оплодотворения в процессе оогенеза.

Вторичные оболочки вырабатываются клетками, питающими яйцо. Примером могут служить фолликулярные клетки. Часто эти оболочки могут быть плотными и тогда у них имеются микропили – отверстия для проникновения сперматозоида.

Третичные оболочки служат для защиты яйца, они образуются во время прохождения яйцеклетки по яйцеводу. Примером третичных оболочек могут служить белковая, подскорлуповые и скорлуповая у птиц.

Яйцеклетки очень чувствительны к колебаниям температуры, ультрафиолетовым лучам, лучам Рентгена и радия.

При сравнительно небольшом повышении температуры, которое животные переносят безболезненно, яйцеклетки погибают. Повышение дозировки лучей Рентгена, радия, ультрафиолетовых лучей смертельно для яйцеклеток. Установлено, что чем моложе половые клетки, тем более они чувствительны к облучению.

Строение семенников

Семенники – мужские парные половые железы, в которых вырабатываются половые продукты и половые гормоны. По своему строению они различны у разных животных. У низших позвоночных (рыбы) семенники расположены в полости тела. У плацентарных млекопитающих они вынесены за пределы полости тела и располагаются в особом органе – мошонке в связи с высокой температурой тела.

Строение семенника мы рассмотрим на примере млекопитающих. У млекопитающих с поверхности семенник одет оболочками. Внутренняя часть соединительной тканью разделена на дольки. В каждой долке

расположен извитой семенной каналец. Извитой каналец представляет собой цилиндрическую трубку, которая с одной стороны заканчивается слепо, а с другой соединен с прямыми канальцами. Стенка канальца образована клетками Сертоли (клетки эпителиального происхождения). Клетки Сертоли крупные, их ядро смещено к внешней части, а цитоплазма обращена в просвет канальца. Она представляет собой синтициальную основу для развивающихся половых клеток.

В извитых семенных канальцах происходит развитие сперматозоидов. Это развитие осуществляется волнообразно, как по длине, так и по его поперечному сечению, а именно, у тупого конца находятся клетки на ранних стадиях развития, а ближе к просвету – зрелые сперматозоиды.

На поперечном разрезе можно обнаружить последовательно расположенные поколения половых клеток, начиная от сперматогоний у клеток Сертоли до готовых сперматозоидов в центре канальца.

У большинства позвоночных размножение связано с определенным сезоном, в связи с этим семенники функционируют ограниченное время, которое определяется периодом размножения. У человека, некоторых позвоночных животных (собака, морская свинка, крыса, мыши) семенники функционируют, начиная со времени половой зрелости, и развития сперматозоидов у них происходит непрерывно. На функционирование семенников оказывают неблагоприятное воздействие голодание, авитаминоз, отравление ядовитыми веществами, алкоголь, наркотики и т.д. Под действием лучей Рентгена развитие половых клеток может совсем останавливаться.

Строение яичника

Яичник у большинства животных представляет собой парную половую железу, в которой развиваются яйцеклетки. У птиц яичник непарный, что связано с приспособлением к полету. У некоторых животных он располагается в полости тела (рыбы), у млекопитающих и человека в полости малого таза. Яичники состоят из соединительнотканной основы – стромы. В ней различают внутреннюю – мозговую часть, и наружный – корковый слой. Снаружи железа покрыта однослойным зачатковым эпителием.

В процессе развития яичника в корковом веществе обособляются группы первичных половых клеток, которые заключены в пфлюгеровские мешки. Мешок образован плоскими фолликулярными клетками и содержит внутри несколько делящихся оогоний. К рождению девочки оогонии делиться прекращают и превращаются в ооциты. Ооциты выходят из мешков и лежат в строме яичника. У новорожденной девочки в яичниках содержится от 50 до 100 тыс. ооцитов, но превращаются в зрелые половые клетки около 500 штук.

Ооциты окружаются плоскими фолликулярными клетками и образуют первичный фолликул. С наступлением половой зрелости первичные фолликулы превращаются в граафовы пузырьки. Плоские фолликулярные клетки, окружающие ооцит, сначала превращаются в кубические, затем в высокопризматические. За счет размножения фолликулярных клеток однослойный эпителий превращается в многослойный и образуется вторичный или растущий фолликул. В это время ооцит окружается блестящей оболочкой и сильно увеличивается в размерах. Фолликулярный эпителий также разрастается, за счет чего фолликул значительно увеличивается в объеме. Затем в некоторых местах происходит растворение фолликулярных клеток и в оболочке образуются полости. В последующем они сливаются в общую полость, заполненную фолликулярной жидкостью. Таким образом, компактный фолликул превращается в граафов пузырек. Стенка пузырька многослойна, там, где расположено яйцо, образуется яйценосный бугорок (утолщение стенки пузырька).

С поверхности пузырек покрыт соединительнотканной оболочкой – текой. Ооцит окружен фолликулярными клетками, которые образуют лучистый венец.

К этому моменту граафов пузырек располагается на поверхности яичника, яйценосным бугорком он обращен к зачатковому эпителию. За счет механических причин стенка пузырька истончается и лопается. Яйцо, окруженное лучистым венцом, выпадает в брюшную полость. Затем она подхватывается воронкой яйцевода и вместе с током слизи передвигается по направлению к матке. Оплодотворение яйцеклетки происходит в яйцеводе.

Половой цикл

Выпадение яйцеклетки из граафова пузырька называется овуляцией. В случае оплодотворения в яичнике на месте бывшего граафова пузырька образуется желтое тело беременности. Развитие желтого тела начинается с развития фолликулярных клеток, в промежутке между которыми врастают кровеносные капилляры. Желтая окраска обусловлена пигментом лютеином. Сохраняется желтое тело в течение всего периода беременности. Оно представляет собой железу, которая задерживает овуляцию других яйцеклеток на весь период беременности. Если оплодотворение не произошло, образуется ложное желтое тело беременности. Оно овуляцию не задерживает и вскоре рассасывается. В этом случае слизистая оболочка матки отпадает и нарушается целостность кровеносных сосудов. Наблюдается обильное кровотечение, вместе с которым яйцеклетка выводится во внешнюю среду. Это явление называется менструацией (menstruus – месячный). После прекращения менструации начинает развиваться новый граафов пузырек. Пузырьки созревают ре-

гулярно с наступлением половой зрелости женщины и овуляция происходит примерно через 28 дней. К 45–50 годам жизни граафовы пузырьки развиваться прекращают и прекращаются менструации.

Процессы созревания яйцеклеток могут нарушаться при ненормальном питании, инфекционных заболеваниях, при отравлении наркотиками, ядами, алкоголем.

У животных овуляция сопровождается течкой, при которой лопаются один, а у многородящих животных, рождающих одновременно несколько детенышей, лопаются несколько пузырьков, причем в каждом из них могут созревать несколько яиц.

Тест

1. Каким методом изучают развитие зародыша в искусственно измененных условиях?:

- а – описательным;
- б – экспериментальным;
- в – сравнительно-морфологическим;
- г – эволюционным.

2. Эмбриология как наука изучает:

- а – развитие тканей;
- б – развитие органов и систем органов;
- в – развитие зародыша;
- г – развитие и строение зародыша и тканей.

3. Где в сперматозоиде располагается центриоль клеточного центра?:

- а – в головке;
- б – в шейке;
- в – в средней части хвостика;
- г – вообще отсутствует.

4. Часть хвостика сперматозоида содержит осевую нить, окруженную цитоплазматической мембраной. Какая это часть?:

- а – средняя;
- б – концевая;
- в – главная;
- г – во всем хвостике.

5. Зависят ли размеры сперматозоида от массы (размеров) животного?:

- а – да;
- б – нет;
- в – частично.

6. Чем отличаются яйцеклетки от сперматозоидов?:

- а – гаплоидным набором хромосом;
- б – диплоидным набором хромосом;
- в – наличием желтка.

7. Яйцеклетки содержат среднее количество желтка в вегетативной части. К какому типу относятся такие яйцеклетки?:

- а – алецитальные;
- б – «крайне» телолецитальные;
- в – гомолецитальные;
- г – «средне» телолецитальные;
- д – центролецитальные.

8. Яйцеклетки содержат малое количество желтка равномерно распределенного по всей цитоплазме. Кому принадлежат такие яйцеклетки?:

- а – окуню;
- б – миноге;
- в – воробью;
- г – ланцетнику.

9. Яйцеклетки содержат большое количество желтка в вегетативной части. Кому характерны такие яйцеклетки?:

- а – лосю;
- б – ланцетнику;
- в – тритону;
- г – щуке.

10. Алецитальный тип яйцеклетки характерен для:

- а – сумчатых млекопитающих;
- б – птиц;
- в – круглоротых;
- г – плацентарным млекопитающим.

11. Какие оболочки яйцеклетки образуются при прохождении яйцеклетки по яйцеводу?:

- а – третичные;
- б – первичные;
- в – вторичные.

12. Какие клетки образуют стенку извитого семенного канальца?:

- а – мышечные;
- б – соединительнотканые;

в – эпителиальные;
г – хрящевые.

13. Первичный фолликул – это?:

- а – ооцит окруженный двумя рядами фолликулярных клеток;
- б – ооцит окружен одним рядом фолликулярных клеток;
- в – ооцит окружен несколькими рядами фолликулярных клеток.

14. Графов пузырек покрыт:

- а – плоским эпителием;
- б – зачатковым эпителием;
- в – лучистым венцом;
- г – текой.

15. Лучистый венец – это:

- а – оболочка яичника;
- б – оболочка граафова пузырька;
- в – блестящие клетки, окружающие ооцит.

16. Овуляция – это:

- а – развитие яйцеклетки;
- б – оплодотворение яйцеклетки;
- в – выпадение яйцеклетки из граафова пузырька;
- г – выведение яйцеклетки из матки.

ЛЕКЦИЯ № 2

РАЗМНОЖЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Развитие половых клеток с момента их образования и до приобретения ими способности к оплодотворению называется гаметогенезом (gametes – муж, gamete – жена). Развитие половых клеток происходит в половых железах. Сперматозоиды развиваются в семенниках, а яйцеклетки в яичниках.

Цикл развития сперматозоидов называется сперматогенезом (sperma – семя, genesis – развитие). Цикл развития женских половых клеток называется оогенезом (ovum – яйцо).

Развитие сперматозоидов

Сперматогенез начинается с первичной половой клетки – сперматогонии и делится на 4 периода: размножения, роста, созревания, формирования или превращения. В периоде размножения сперматогонии делятся митотически. Сперматогонии – это обычные диплоидные клет-

ки с крупным ядром. В результате интенсивного деления число сперматогоний значительно увеличивается. Оболочки сперматогоний легко проницаемы для питательных веществ, которые служат источником энергии для интенсивного деления клеток. Часть клеток, которые прекратили деление, вступают в период роста. В периоде роста клетки увеличиваются в размерах за счет накопления цитоплазмы. В ядре происходят репликация хромосом, т.е. каждая хромосома состоит из 2-х хроматид, и образуются тетрады (tetra – четыре). Эти клетки называются сперматоцитами I-го порядка. В периоде роста происходит подготовка клеток к периоду созревания. У животных с сезонным циклом размножения между периодами роста и созревания наступает пауза. У остальных животных и человека созревание мужской половой клетки следует сразу за окончанием ее роста.

В периоде созревания происходят 2 мейотических деления. Во время первого мейоза в каждую дочернюю клетку расходятся пары хроматид из каждой тетрады. Эти хроматиды составляют гомологичные хромосомы. В результате образуются 2 сперматоцита II-го порядка. Во время второго мейотического деления каждая из этих клеток вновь делится на две дочерние. При этом делении в дочерние клетки расходятся хроматиды от каждой гомологичной хромосомы. Образуются сперматиды. Сперматиды – это округлые клетки с гаплоидным набором хромосом. В результате двух мейотических делений в периоде созревания происходит уменьшение числа хромосом до гаплоидного. Это происходит потому, что второе деление мейоза следует быстро после первого, и между ними нет периода интерфазы.

В периоде формирования происходит изменение сперматиды и она приобретает форму, характерную для сперматозоида того или иного вида животного. Формирование начинается с того, что сперматиды вытягиваются и ядро смещается в ту часть клетки, которая будет образовывать головку. Пластинчатый комплекс смещается в переднюю часть клетки и принимает участие в образовании акросомы.

Центриоли смещаются в противоположную от ядра часть клетки и располагаются последовательно друг за другом. Они окружаются цитоплазмой и образуют шейку сперматозоида. Та centriоль, которая располагается ближе к ядру, называется проксимальной, а более удаленная – дистальной. Проксимальная centriоль в процессе оплодотворения будет проникать вместе с головкой в яйцеклетку и принимать участие в делении зиготы. Дистальная centriоль образует базальное тельце, из которого образуется хвостик сперматозоида. При сперматогенезе из одной первичной половой клетки образуется 4 зрелых сперматозоида с гаплоидным набором хромосом. Причем, в результате сперматогенеза у млекопитающих и человека образуется 50% сперматозоидов, несущих

женскую наследственность (X – хромосомы) и 50% мужскую (Y–хромосомы).

Распределение хромосом во время сперматогенеза происходит следующим образом: сперматогонии обладают диплоидным набором ($2n2c$) хромосом, сперматоциты I-го порядка имеют диплоидный набор хромосом, но каждая хромосома состоит из двух хроматид ($2n4c$), у сперматоцитов II-го порядка уже гаплоидный набор, но еще каждая хромосома состоит из двух хроматид ($n2c$), сперматиды как и зрелые сперматозоиды имеют гаплоидный набор хромосом (nc).

Оогенез

Оогенез начинается с первичной половой клетки – оогонии и делится на три периода: размножения, роста, созревания. Здесь, в отличие от сперматогенеза, отсутствует период формирования, так как яйцеклетка не изменяет свою форму.

В периоде размножения происходит размножение первичных половых клеток оогоний обычным митозом. Но, в отличие от сперматогенеза, деление оогоний происходит в первой половине внутриутробной жизни девочки и затем деление прекращается. Накапливается большое количество оогоний. В последующем часть их рассасывается и к моменту рождения их остается в яичнике около 1000 штук. С наступлением половой зрелости они вступают в период роста и превращаются в ооциты I-го порядка.

Период роста в оогенезе продолжительнее, чем при сперматогенезе. Различают периоды малого и большого роста. В периоде малого роста происходит незначительное увеличение объема клетки за счет активного поступления питательных веществ и накопления цитоплазмы. Он также характеризуется удвоением числа хромосом. Как и при сперматогенезе образуются тетрады. Период большого роста характерен только для оогенеза. В этом периоде происходит накопление желтка и ооцит нередко очень сильно увеличивается в размерах, иногда в десятки, а у некоторых животных и в сотни раз.

Ооцит I-го порядка вступает в период созревания, в котором происходит два мейотических деления. После первого мейоза образуется одна крупная клетка – ооцит II-го порядка, в которую отходит основная масса цитоплазмы, и мелкая клетка – первое редукционное тельце или полоцит. В нем содержится незначительная часть цитоплазмы. Распределение наследственного материала идет одинаково в обе клетки, т.е. в каждую из этих клеток идет по две хроматиды гомологичных хромосом. После второго деления созревания из ооцита II-го порядка вновь образуются две клетки: одна крупная – оотида и второе направительное тельце. Первое направительное тельце также делится и образуются два полоцита. При этом делении в каждую из образующихся клеток идут

отдельные хроматиды гомологичных хромосом. В результате образуются гаплоидные клетки.

Ооотида является зрелой яйцеклеткой, способной к оплодотворению. Образовавшиеся три полоидита не жизнеспособны, погибают из-за нарушения ядерно-плазменного отношения. В результате оогенеза образуется только одна яйцеклетка, которая у млекопитающих и человека несет женскую наследственность (X-хромосому).

Распределение хромосом при оогенезе происходит также как и при сперматогенезе. Оогонии имеют диплоидный набор хромосом ($2n2c$), у ооцитов I-го порядка тоже диплоидный набор хромосом, но каждая хромосома состоит из двух хроматид ($2n4c$); ооциты II-го имеют гаплоидный набор хромосом, но хромосомы еще содержат две хроматиды ($n2c$) и ооотида, она же зрелая яйцеклетка, содержит гаплоидный набор хромосом (nc).

Следовательно, при оогенезе образование направительных телец приводит к уменьшению ядерного вещества. Хотя в развитии женских половых клеток нет периода формирования, однако и яйцеклетка приобретает специфические особенности для готовности к оплодотворению. Это выражается в росте ооцита I-го порядка, когда он увеличивается в объеме за счет накопления желтка, и затем в образовании оболочек яйцеклетки. В яйцеклетках некоторых животных первичная оболочка образуется на стадии ооцита и может достигать большой толщины. В этом случае в ней образуется канал – микропиле, через который проходит сперматозоид при оплодотворении. Этот канал может образовываться и во вторичных оболочках, если они формируются до окончания развития яйца. Образованием оболочек заканчивается весь период оогенеза.

При сравнении оогенеза со сперматогенезом видно, что сперматозоидов созревает намного больше, чем яйцеклеток. При оогенезе из одной оогонии образуется одна зрелая яйцеклетка, тогда как при сперматогенезе из одной сперматогонии образуется 4 сперматозоида. Кроме того, процесс развития женских половых клеток более длителен, чем мужских. Это связано с большей продолжительностью периода роста клеток.

Оплодотворение

Половое размножение связано с оплодотворением. Оплодотворение – это слияние ядер двух гаплоидных половых клеток мужской и женской. В результате оплодотворения образуется зигота, которая обладает материнской и отцовской наследственностью. Двойственная наследственность увеличивает приспособленность организмов к изменяющимся условиям внешней среды и их жизнеспособность.

Приспособления половых клеток к оплодотворению

Половые клетки после созревания самостоятельно не способны к делению. Без оплодотворения через некоторое время они погибают. В связи с тем, что половые клетки живут весьма непродолжительное время, для успешного оплодотворения необходима быстрая встреча половых клеток. Для обеспечения процесса оплодотворения половые клетки имеют ряд приспособлений. Участвовать в оплодотворении могут только зрелые половые клетки.

Как уже упоминалось ранее, плотные оболочки яйцеклетки имеет микропиле – отверстие для прохождения сперматозоида. Кроме того, яйцеклетки крупных размеров выделяют особые вещества фертилизины.

Сперматозоиды выделяют антифертилизины. Фертилизины и антифертилизины помогают сближению этих клеток и прикреплению сперматозоида к оболочкам яйцеклетки. Кроме того, после проникновения сперматозоидов в яйцеклетку фертилизины агглютинируют оставшиеся сперматозоиды. Сперматозоиды выделяют фермент гиалуронидазу, которая принимает участие в растворении плотных оболочек яйцеклетки. Характерной особенностью сперматозоидов является реакция реотаксиса, т.е. движение против тока жидкости.

Типы оплодотворения

Оплодотворение бывает наружное и внутреннее. При наружном типе оплодотворение происходит в воде, и развитие зародыша также происходит в водной среде (ланцетник, рыбы, земноводные). При внутреннем типе оплодотворение происходит в половых путях самки, а развитие зародыша может происходить или во внешней среде (рептилии, птицы), или внутри организма матери в особом органе – матке (плацентарные млекопитающие, человек).

При оплодотворении в яйцеклетку может проникать один или несколько сперматозоидов. Если в яйцеклетку проникает один сперматозоид, то такое явление называют моноспермией. Если проникает несколько сперматозоидов, то это полиспермия. Как правило, моноспермия характерна для яйцеклеток, не имеющих плотных оболочек, полиспермия – для яйцеклеток с плотными оболочками. В случае полиспермии оплодотворение яйцеклетки также происходит только одним сперматозоидом, остальные растворяются и принимают участие в разжижении желтка.

Успех оплодотворения зависит и от внешних условий. Основным условием является наличие жидкой среды с определенной концентрацией. Среда должна обладать нейтральной или слегка щелочной реакцией, в кислой среде оплодотворение не происходит.

Процесс оплодотворения мы рассмотрим на примере морского ежа.

Для морского ежа характерна моноспермия. Сперматозоид проникает через студенистую оболочку, после чего начинается изменение поверхностных слоев яйца, называемое кортикальной реакцией. Она заключается в том, что происходит распад кортикальных гранул и их содержимое сливается с желточной оболочкой. В результате образуется оболочка оплодотворения. Вначале оболочка оплодотворения плотно прижата к поверхности яйца, затем отделяется от нее, и между ними образуется перивителлиновое пространство, заполненное жидкостью. Оболочка оплодотворения защищает яйцо от проникновения других сперматозоидов. Соприкосновение яйца и сперматозоида составляет I-ую фазу оплодотворения и называется активацией яйца. В яйцеклетку проникает головка и шейка сперматозоида, хвостик остается снаружи. У некоторых животных, например, моллюсков, в яйцеклетку проникает весь сперматозоид, в этом случае хвостик растворяется в цитоплазме.

Внутри головка сперматозоида начинает продвижение к ядру, это движение осуществляется центриолью вперед. Ядра сперматозоида и яйцеклетки набухают. Ядро сперматозоида называют мужским пронуклеусом, а ядро яйцеклетки – женским пронуклеусом. В дальнейшем происходит их слияние, в результате которого образуется диплоидное ядро зиготы, начинающее митотически делиться. Слиянием ядер сперматозоида и яйцеклетки и образованием ядра зиготы заканчивается процесс оплодотворения.

Оплодотворение сопровождается существенными изменениями физических и физиологических свойств яйца: увеличивается вязкость цитоплазмы и ее проницаемость, резко изменяется обмен аминокислот, возрастает активность ферментов цитоплазмы. Все эти изменения указывают на то, что оплодотворение приводит к усилению обмена веществ, который в половой клетке до оплодотворения находился на значительно более низком уровне.

Искусственное осеменение

Исследование процессов оплодотворения привело к разработке методов искусственного осеменения. Осеменение не следует смешивать с оплодотворением. Оплодотворение, как уже указывалось, – это слияние ядер половых клеток, осеменение – это процесс обеспечения контакта между половыми клетками, т.е. осеменение предшествует оплодотворению.

Работы по искусственному осеменению были начаты еще в XVII веке. Вначале эти процессы изучались на лягушке, жабе, а затем и на теплокровных животных. В настоящее время метод искусственного осеменения применяется животноводами очень широко. Он позволяет рационально использовать сперму ценных производителей, что имеет большое народнохозяйственное значение. Благодаря разработке метода

искусственного разбавления, спермой одного производителя можно осеменить сотни и тысячи самок. Легкость транспортировки дает возможность использовать сперму ценных производителей в отдаленных районах. Успех этой работы зависит от получения стерильной спермы и способов ее сохранения, не снижающих жизнеспособность сперматозоидов.

Партеногенез

У многих животных происходит развитие яйца без оплодотворения. Такую форму полового размножения называют партеногенезом. Впервые это явление было описано у тлей. В настоящее время различают естественный и искусственный партеногенез.

Естественный партеногенез бывает периодическим и факультативным. При периодическом партеногенезе он чередуется с обычным половым размножением (тли). Факультативный партеногенез характерен для пчел, муравьев и т.д. У них матка откладывает оплодотворенные и неоплодотворенные яйца. У пчел из оплодотворенных яиц развиваются матка и рабочие пчелы, а из неоплодотворенных самцы (трутни).

Искусственный партеногенез вызывается у животных, которые в обычных условиях размножаются с оплодотворением. Впервые искусственный партеногенез получил А.А. Тихомиров у тутового шелкопряда. В последующем больших успехов в области искусственного партеногенеза на шелкопряде достиг Б.Л. Астауров. Искусственный партеногенез можно вызвать комбинацией различных факторов: потирание яиц щеточкой, воздействие на них слабой серной кислотой, сывороткой крови, жирорастворителями, электрическими воздействиями и т.д.

Тест

1. В первичную половую клетку активно поступают питательные вещества, и он увеличивается в размерах. В каком периоде сперматогенеза это происходит?:

- а – созревания;
- б – формирования;
- в – роста;
- г – размножения.

2. Для какой клетки при развитии сперматозоидов характерен набор хромосом $2n$?:

- а – сперматогонии;
- б – сперматиды;
- в – сперматоцита I порядка;
- г – сперматоцита II порядка.

3. В каком периоде сперматогенеза образуются тетрады?:
а – созревания;
б – формирования;
в – размножения;
г – роста.
4. Какое количество оогоний сохраняется в яичнике к моменту рождения девочки?:
а – около 300;
б – около 1000;
в – около 5000;
г – около 10000.
5. Более продолжительное время затрачивается на период роста:
а – при сперматогенезе;
б – при оогенезе;
в – время одинаково.
6. Какие хромосомы расходятся в клетки во время второго мейотического деления?:
а – тетрады;
б – пары гомологичных хромосом;
в – отдельные хроматиды гомологичных хромосом.
7. Какие клетки оогенеза содержат набор хромосом $2n4c$?:
а – оогонии;
б – ооциты I порядка;
в – ооциты II порядка и первый полоцит;
г – оотиды и II полоцит.
8. Какое из утверждений неверно при характеристике оплодотворения?:
а – зигота обладает материнской и отцовской наследственностью;
б – оплодотворение это слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида;
в – оплодотворение ослабляет приспособленность организма к условиям внешней среды;
г – оплодотворение возможно только во влажной среде.
9. Фертилизины помогают:
а – проникновению сперматозоида в яйцеклетку;
б – прикреплению сперматозоида к яйцеклетке и аглютинации лишних сперматозоидов;
в – нейтрализуют гиалуронидазу;
г – увеличивают продолжительность жизни яйцеклетки.

ЛЕКЦИЯ № 3

ДРОБЛЕНИЕ. ТИПЫ БЛАСТУЛ

Как Вы уже знаете, в результате оплодотворения образуется зигота, способная к дальнейшему развитию. Деление зиготы называют дроблением. Дробление – это многократное деление зиготы после оплодотворения, в результате которого образуется многоклеточный зародыш.

Зигота делится очень быстро, клетки уменьшаются в размерах и не успевают расти. Поэтому зародыш не увеличивается в объеме. Клетки, образующиеся в результате дробления, называются бластомерами, а перегородки, отделяющие их друг от друга, называются бороздами дробления.

По направлению различают следующие борозды дробления: меридиональные – это борозды, которые делят зиготу от анимального к вегетативному полюсу; экваториальная борозда разделяет зиготу по экватору; широтные борозды проходят параллельно экваториальной борозде; тангенциальные борозды проходят параллельно поверхности зиготы.

Экваториальная борозда всегда одна, а меридиональных, широтных и тангенциальных может быть много. Направление борозд дробления всегда определяется положением веретена деления.

Дробление всегда проходит по определенным правилам:

Первое правило отражает местоположение веретена дробления в бластомере, а именно:

- веретено дробления располагается в сторону наибольшей протяженности цитоплазмы, свободной от включений.

Второе правило отражает направление борозд дробления:

- борозды дробления проходят всегда перпендикулярно веретену деления.

Третье правило отражает скорость прохождения борозд дробления:

- скорость прохождения борозд дробления обратно пропорционально количеству желтка в яйцеклетке, т.е. в той части клетки, где желтка мало, борозды будут проходить с большей скоростью, а в той части, где желтка больше, скорость прохождения борозд дробления замедляется.

Дробление зависит от количества и местоположения желтка в яйцеклетке. При небольшом содержании желтка дробится вся зигота, при значительном количестве дробится только часть зиготы, свободная от желтка. В связи с этим яйцеклетки разделяют на голобластические (дробящиеся полностью) и меробластические (с частичным дроблением). Следовательно, дробление зависит от количества желтка и с учетом ряда признаков подразделяется: по полноте охвата процессом материала зиготы на полное и неполное; по отношению размеров образующихся

бластомеров на равномерное и неравномерное и по согласованности делений бластомеров – синхронное и асинхронное.

Полное дробление может быть равномерным и неравномерным. Полное равномерное дробление характерно для яйцеклеток с небольшим количеством желтка и его более или менее равномерным расположением в яйцеклетке. Таким типом дробится яйцеклетка ланцетника. В этом случае первая борозда проходит от анимального к вегетативному полюсу, образуется два бластомера; вторая борозда тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой, образуются четыре бластомера. Третья – экваториальная, образуются восемь бластомеров. После этого идет чередование меридиональных и широтных борозд дробления. Количество бластомеров после каждого деления увеличивается кратно двум (2; 4; 16; 32 и т.д.). В результате такого дробления образуется шарообразный зародыш, который называется бластулой. Клетки, которые образуют стенку бластулы, называют бластодермой, а полость внутри бластоцелью. Анимальная часть бластулы называется – крышей, а вегетативная часть – дном бластулы.

Полное неравномерное дробление характерно для яйцеклеток со средним содержанием желтка, расположенным в вегетативной части. Такие яйцеклетки характерны для круглоротых и земноводных. При этом типе дробления образуются бластомеры неодинаковых размеров. В анимальном полюсе образуются мелкие бластомеры, которые называются микромерами, а в вегетативном – крупные – макромеры. Первые две борозды, как и у ланцетника, проходят меридионально; третья борозда соответствует экваториальной борозде, но сдвинута от экватора к анимальному полюсу. Поскольку в анимальном полюсе находится свободная от желтка цитоплазма, то здесь дробление происходит быстрее и образуются мелкие бластомеры. В вегетативном полюсе содержится основная масса желтка, поэтому борозды дробления проходят медленнее и образуются крупные бластомеры.

Неполное дробление характерно для телолецитальных и центролецитальных яйцеклеток. В дроблении принимает участие только часть яйца, свободная от желтка. Неполное дробление делится на дискоидальное (костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы) и поверхностное (членистоногие).

Неполным дискоидальным дроблением делятся телолецитальные яйцеклетки, у которых большое количество желтка сконцентрировано в вегетативной части. У этих яйцеклеток безжелтковая часть цитоплазмы в виде зародышевого диска распластана на желтке в анимальном полюсе. Дробление происходит только в области зародышевого диска. Вегетативная часть яйцеклетки, заполненная желтком, участия в дроблении не принимает. Толщина зародышевого диска незначительна, поэтому веретена дробления при первых четырех делениях располагаются гори-

зонтально, а борозды дробления проходят вертикально. Образуется один ряд клеток. После нескольких делений клетки становятся высокими и веретена дробления располагаются в них в вертикальном направлении, а борозды дробления проходят параллельно поверхности яйца.

В результате зародышевый диск превращается в пластинку, состоящую из нескольких рядов клеток. Между зародышевым диском и желтком возникает небольшая полость в виде щели, которая аналогична бластоцели.

Неполное поверхностное дробление наблюдается в центролецитальных яйцеклетках с большим количеством желтка в его середине. Цитоплазма в таких яйцеклетках располагается по периферии и незначительная ее часть в центре около ядра. Вся остальная часть клетки заполнена желтком. Через массу желтка проходят тонкие цитоплазматические тяжи, соединяющие периферическую цитоплазму с околоядерной. Дробление начинается с деления ядер, в результате количество ядер увеличивается. Они окружаются тонким ободком цитоплазмы, передвигаются к периферии и располагаются в свободной от желтка цитоплазме. Как только ядра попадают в поверхностный слой, он делится соответственно их количеству на бластомеры. В результате такого дробления вся центральная часть цитоплазмы перемещается к поверхности и сливается с периферической. Снаружи образуется сплошная бластодерма, из которой развивается зародыш, а внутри находится желток. Поверхностное дробление свойственно яйцеклеткам членистоногих.

На характер дробления оказывают влияние и свойства цитоплазмы, которые определяют взаимное расположение бластомеров. По этому признаку выделяют радиальное, спиральное и билатеральное дробление.

При радиальном дроблении каждый верхний бластомер располагается точно под нижним (кишечнополостные, иглокожие, ланцетник и др.). При спиральном дроблении каждый верхний бластомер смещен относительно нижнего наполовину, т.е. каждый верхний бластомер располагается между двумя нижними. В этом случае бластомеры располагаются как бы по спирали (черви, моллюски). При билатеральном дроблении через зиготу можно провести только одну плоскость, по обеим сторонам которой будут наблюдаться одинаковые бластомеры (круглые черви, асцидии).

Характеристика бластул

Дробление приводит к образованию шарообразного зародыша – бластулы. Если образуется сплошной шар без полости внутри, то такой зародыш называют морулой. Образование бластулы или морулы зависит от свойств цитоплазмы. Бластула образуется при достаточной вязкости цитоплазмы, морула – при слабой вязкости. При достаточной вяз-

кости цитоплазмы бластомеры сохраняют округлую форму и только в местах соприкосновения слегка сплюсчиваются. Вследствие этого между ними появляется щель, которая по мере дробления увеличивается, заполняется жидкостью и превращается в бластоцель.

При слабой вязкости цитоплазмы бластомеры не округляются и располагаются тесно друг возле друга, щели нет и полость не образуется. Бластулы различны по своему строению и зависят от типа дробления.

Различают целобластулу, амфибластулу, стерробластулу, дискобластулу и перибластулу. Целобластула образуется при полном равномерном дроблении из яйцеклеток гомолецитального типа (ланцетник). Бластодерма целобластулы состоит из одного ряда более или менее одинаковых бластомеров, внутри находится крупная полость – бластоцель.

Бластодерма амфибластулы состоит из нескольких рядов клеток. Бластодерма в анимальной части тоньше, чем в вегетативной. Бластоцель меньших размеров, чем у ланцетника, и смещена к анимальному полюсу. Такого типа бластула образуется при полном неравномерном дроблении и характерна для круглоротых и земноводных.

Стерробластула состоит из одного ряда крупных бластомеров, которые глубоко заходят в полость бластулы, бластоцель в связи с этим или очень малая, или отсутствует (некоторые членистоногие).

Дискобластула образуется при неполном дискоидальном дроблении. Бластоцель в виде узкой щели находится между зародышевым диском и желтком. Крыша бластулы представлена бластодермой, а дно желтком. Такая бластула характерна для костистых рыб, пресмыкающихся и птиц.

Бластодерма перибластулы состоит из одного ряда клеток, которые окружают желток. Полость в ней отсутствует. Перибластула наблюдается у некоторых насекомых.

Влияние среды на дробление

Развитие каждого организма происходит в тесной связи с окружающей средой. К незначительным отклонениям от нормы развивающийся организм приспосабливается, а от резких изменений погибает. К основным условиям среды, влияющим на развитие организма, относят: свойства жидкости, в которой происходит развитие (химический состав, осмотическое давление), температуру и содержание кислорода. Небольшие отклонения среды от нормы сказываются на темпе и характере дробления. При значительных отклонениях оно нарушается или совсем прекращается. Повышение содержания солей на ранних стадиях развития может сказываться на форме дробления. В гипертоническом растворе цитоплазма теряет воду, что приводит к повышению ее вязкости. В такой среде полное дробление яиц может происходить как неполное.

При недостаточном количестве ионов кальция в среде бластомеры не соединяются и расходятся. Повышение температуры приводит к ускорению скорости дробления, а понижение вызывает замедление дробления и всего развития в целом. Температура может оказывать и местное воздействие на дробление. Те части зародыша, которые попадают в условия более высокой температуры, развиваются быстрее. На дробление оказывает влияние и наличие в среде кислорода. При его отсутствии дробление не происходит. Яйца некоторых животных (земноводные, форель) могут дробиться и в бескислородной среде, но это развитие идет только до стадии бластулы, дальнейшее развитие в такой среде не происходит, а в случае дальнейшего развития наблюдаются уродства, которые приводят к гибели зародыша. У рыб, например, при недостатке кислорода происходит гибель икры.

Следует отметить, что во время дробления зародыш оказывается менее чувствителен к изменениям среды. Гораздо более резкие нарушения в развитии наблюдаются при воздействии тех же факторов на стадии нейрулы, когда начинается морфологическая дифференцировка материала.

Тест

1. При полиспермии в яйцеклетку проникает сперматозоидов:
а – один;
б – два;
в – много;
г – один или несколько.
2. Оболочка оплодотворения предохраняет от:
а – проникновения микроорганизмов;
б – проникновения химических веществ;
в – проникновения лишних сперматозоидов;
г – проникновения лишних сперматозоидов и микроорганизмов.
3. Искусственное осеменение – это:
а – слияние половых клеток;
б – предоставление возможности контакта половым клетками;
в – осеменение происходит после оплодотворения;
г – осеменение и оплодотворение это одно и то же.
4. Что такое партеногенез?:
а – это разновидность вегетативного размножения;
б – это развитие яйцеклетки без оплодотворения;
в – это развитие, которое приводит к полиплоидии.

5. Факультативный партеногенез – это:
а – чередование полового и бесполого размножения;
б – развитие, которое длится только до стадии бластулы;
в – откладывание самкой оплодотворенных и неоплодотворенных яиц.

6. Развитие происходит путем чередования полового и бесполого размножения. Какой это партеногенез?:

- а – гиногенез;
- б – периодический;
- в – факультативный.

7. Борозда дробления проходит параллельно экваториальной. Какая это борозда?:

- а – меридиональная;
- б – тангенциальная;
- в – широтная.

8. Что такое тангенциальная борозда дробления?:

- а – проходящая от анимального полюса к вегетативному;
- б – проходящая параллельно поверхности зиготы;
- в – проходящая по экватору;
- г – проходящая параллельно экваториальной борозде.

9. Сколько бывает экваториальных борозд дробления?:

- а – две;
- б – много;
- в – одна.

10. Яйцеклетка дробится полностью. К какому типу относится такая яйцеклетка?:

- а – меробластическому;
- б – голобластическому.

11. Для каких животных характерно полное равномерное дробление?:

- а – окунь;
- б – чайка;
- в – ланцетник;
- г – волк.

12. Яйцеклетка дробится полностью, но образуются неодинаковые по величине бластомеры. Какое это дробление?:

- а – полное равномерное;
- б – неполное дискоидальное;

- в – полное неравномерное;
- г – неполное поверхностное.

13. Неполное дискоидальное дробление характерно для:

- а – миноги;
- б – зайца;
- в – змеи.

14. В результате дробления образуется бластула, у которой бластодерма из одного ряда клеток, а внутри находится желток. При каком типе дробления образуется такая бластула?

- а – полном равномерном;
- б – неполном дискоидальном;
- в – полном неравномерном;
- г – неполном поверхностным.

15. Через бластулу можно провести только одну плоскость, по бокам которой будут одноименные бластомеры. Какое это дробление?:

- а – билатеральное;
- б – спиральное;
- в – радиальное.

16. При радиальном дроблении бластомеры располагаются:

- а – друг над другом;
- б – верхний бластомер смещен относительно нижнего на две трети;
- в – верхний бластомер располагается между двух нижних.

17. Морула – это:

- а – зародыш с полостью внутри;
- б – сплошной шар без полости;
- в – зародыш с небольшой полостью.

18. Бластула образуется:

- а – при слабой вязкости цитоплазмы;
- б – при достаточной вязкости;
- в – при сильной вязкости.

19. Бластодерма бластулы состоит из крупных бластомеров без полости внутри или с небольшой полостью. К какому типу относится такая бластула?:

- а – амфибластула;
- б – целобластула;
- в – стерробластула;
- г – периобластула.

20. Бластодерма состоит из одного ряда клеток с большой полостью внутри. Какого типа такая бластула?:

- а – дискобластула;
- б – амфибластула;
- в – целобластула;
- г – перибластула.

21. Бластодерма многоядная с небольшой полостью внутри, кому характерна такая бластула?:

- а – птицам;
- б – млекопитающим;
- в – круглоротым;
- г – рыбам.

22. Для птиц характерна:

- а – перибластула;
- б – дискобластула;
- в – целобластула;
- г – стерробластула.

23. Каким животным характерна перибластула?:

- а – птицам;
- б – рыбам;
- в – круглоротым;
- г – насекомым;
- д – млекопитающим.

ЛЕКЦИЯ № 4

ГАСТРУЛЯЦИЯ И СПОСОБЫ ОБРАЗОВАНИЯ МЕЗОДЕРМЫ

После образования бластулы или морулы в результате перемещения клеточного материала образуется двухслойный зародыш или гастрюла (gaster – желудок). Процесс, который приводит к образованию гастрюлы, называется гастрюляцией. Характерной особенностью этого этапа эмбрионального развития является интенсивное перемещение клеток, в результате которого будущие зачатки тканей перемещаются в места, предназначенные для них в соответствии с планом структурной организации организма. В процессе гастрюляции возникают клеточные слои, которые называются зародышевыми листками. Вначале образуется два зародышевых листка. Наружный из них получил название эктодермы (ectos – вне, derma – кожа), а внутренний – энтодермы (entos – внутри). У позвоночных животных в процессе гастрюляции образуется и

третий, средний зародышевый листок – мезодерма (mesos – средний). Мезодерма образуется всегда позже экто- и энтодермы, поэтому ее называют вторичным зародышевым листком, а экто- и энтодерму – первичными зародышевыми листками. Эти зародышевые листки вследствие дальнейшего развития дают начало эмбриональным зачаткам, из которых будут образовываться различные ткани и органы.

При гастрюляции продолжают изменения, начавшиеся на стадии бластулы, и поэтому разным типам бластул соответствуют и различные типы гастрюляции. Переход из бластулы в гастрюлу может осуществляться 4-мя основными способами: инвагинацией, иммиграцией, деламинацией и эпиболией.

Инвагинация или впячивание наблюдается в случае целобластулы. Это наиболее простой способ гастрюляции, при котором вегетативная часть впячивается в бластоцель. Вначале появляется небольшое углубление в вегетативном полюсе бластулы. Затем клетки вегетативного полюса все больше и больше впячиваются в полость бластоцеля. В последующем эти клетки доходят до внутренней стороны анимального полюса. Первичная полость, бластоцель, при этом вытесняется и видна только с двух сторон гастрюлы в местах изгиба клеток. Зародыш принимает куполообразную форму и становится двухслойным. Его стенка состоит из наружного листка – эктодермы и внутреннего – энтодермы. В результате гастрюляции образуется новая полость – гастрюцель или полость первичной кишки. Она сообщается с внешней средой с помощью кольцеобразного отверстия – бластопора или первичного рта. Края бластопора называются губами. Различают спинную, брюшную и две боковых губы бластопора.

По последующей судьбе бластопора всех животных разделяют на две большие группы: первично- и вторичноротых. К первичноротым относят животных, у которых бластопор остается постоянным или дефинитивным ртом у взрослой особи (черви, моллюски, членистоногие). У других животных (иглокожие, хордовые) бластопор или превращается в заднепроходное отверстие, или зарастает, а ротовое отверстие возникает заново на переднем конце тела зародыша. Таких животных называют вторичноротыми.

Иммиграция или вселение является наиболее примитивной формой гастрюляции. При этом способе происходит перемещение отдельных клеток или группы клеток из бластодермы в бластоцель с образованием энтодермы. Если вселение клеток в бластоцель происходит лишь со стороны одного полюса бластулы, то такая иммиграция называется униполярной, а с различных участков бластулы – мультиполярной. Униполярная иммиграция свойственна некоторым гидроидным полипам, медузам и гидромедузам. В то время, как мультиполярная иммиграция является более редким явлением и наблюдается у некоторых

гидромедуз. При иммиграции внутренний зародышевый листок – энтодерма может образовываться сразу в процессе проникновения клеток в полость бластоцеля. В других случаях клетки могут заполнять полость сплошной массой, а затем выстраиваться упорядоченно возле эктодермы и образовывать энтодерму. В последнем случае гастрощель появляется позднее.

Деляминация или расслаивание сводится к расщеплению стенки бластулы. Клетки, которые отделяются внутрь, образуют энтодерму, а наружные – эктодерму. Такой способ гастрюляции наблюдается у многих беспозвоночных и высших позвоночных животных.

У некоторых животных в связи с увеличением количества желтка в яйцеклетке и уменьшением полости бластоцеля гастрюляция только путем инвагинации становится невозможной. Тогда гастрюляция происходит способом эпиболлии или обрастания. Этот способ состоит в том, что мелкие анимальные клетки усиленно делятся и обрастают вокруг более крупных вегетативных. Мелкие клетки образуют эктодерму, а клетки вегетативного полюса формируют энтодерму. Такой способ гастрюляции наблюдается у круглоротых и земноводных.

Однако, все описанные способы гастрюляции редко встречаются отдельно, обычно они комбинируются. Например, вместе с обрастанием может происходить впячивание (земноводные). Расслаивание может наблюдаться вместе с инвагинацией и иммиграцией (рептилии, птицы и др.).

Следовательно, в процессе гастрюляции часть клеток из наружного слоя бластулы перемещается внутрь. Это вызвано тем, что в процессе исторического развития одни клетки приспособились к развитию в непосредственной связи с внешней средой, а другие – внутри организма.

На причины гастрюляции единого взгляда не существует. Согласно одним взглядам, гастрюляция происходит благодаря неравномерному росту клеток в разных частях зародыша. Румблер (1902) объяснял процесс гастрюляции изменением формы клеток внутри и снаружи бластулы. Он считал, что клетки имеют клиновидную форму, внутри бластулы шире, а снаружи уже.

Существуют взгляды, что гастрюляцию может вызывать резкая интенсивность поглощения воды отдельными клетками. Но наблюдения показывают, что эти различия очень невелики.

Гольтфретер (1943) считал, что анимальный полюс бластулы прикрыт тончайшей пленкой (coat) и поэтому клетки связаны в единую массу. Клетки вегетативного полюса не связаны между собой, имеют бутылковидную форму, удлиняются и втягиваются внутрь. В передвижении клеток может играть роль степень слипания и характер межклеточных пространств. Существует также мнение, что клетки могут передвигаться, благодаря их способности к амебоидному движению и фагоцитозу.

Образование третьего зародышевого листка в процессе эмбрионального развития животных осуществляется четырьмя способами: телобластическим, энтероцельным, эктодермальным и смешанным.

У многих беспозвоночных животных (первичноротые) мезодерма образуется из двух клеток – телобластов. Эти клетки обособляются рано, еще на стадии дробления. В процессе гастрюляции телобласты располагаются на границе между экто- и энтодермой, начинают активно делиться и образующиеся при этом клетки врастают тяжами между наружным и внутренним листками, образуя мезодерму. Такой способ образования мезодермы называется телобластическим.

При энтероцельном способе мезодерма образуется в виде карманообразных выростов по бокам энтодермы после гастрюляции. Эти выпячивания располагаются между экто- и энтодермой, образуя третий зародышевый листок. Такой способ образования мезодермы характерен для иглокожих, ланцетника.

У пресмыкающихся, птиц, млекопитающих и человека мезодерма образуется из эктодермы во время второй фазы гастрюляции. В течение первой фазы образуется экто- и энтодерма путем деления. Во время второй фазы наблюдается иммиграция клеток эктодермы в пространство между экто- и энтодермой. Они и образуют третий зародышевый листок – мезодерму. Этот способ образования мезодермы называется эктодермальным.

У земноводных наблюдается смешанный или переходный способ образования мезодермы. У них мезодерма формируется в процессе гастрюляции одновременно с экто- и энтодермой и в ее образовании принимают участие оба зародышевых листка.

Дифференцировка зародышевых листков

Зародышевые листки состоят из клеточных материалов, которые идут на развитие различных органов и тканей. По своему строению клетки различных зародышевых листков отличаются друг от друга; клетки энтодермы всегда крупнее и менее правильной формы, чем эктодермальные. Энтодерма отличается свойствами будущей закладки, имеющей трофическое значение. Эктодерма остается на поверхности и первоначально имеет защитное значение. В отличие от энтодермы она состоит из правильно расположенных клеток более однообразной формы. Гастрюляция приводит к заметному различию между наружным и внутренним листками и зародышевый материал становится неоднородным. Процесс, который приводит к появлению различий в первоначально однородном материале, называется дифференцировкой.

Большую роль в дифференцировке клеточного материала играют первичные организаторы или индукторы. Индукторы – это химические вещества, которые выделяются группами клеток и влияют на другие

группы клеток, изменяя их путь развития. В результате дифференцировки зародышевых листков образуются различные органы и ткани. При исследовании этих процессов у разных животных было установлено, что судьба каждого зародышевого листка у всех многоклеточных, как правило, одинакова.

Так, из эктодермы развивается эпителий кожи, кожные железы, многие роговые производные, нервная система и органы чувств. Из энтодермы у всех животных формируется эпителий средней части кишечного тракта, печень и пищеварительные железы. У хордовых животных формируется и эпителий дыхательных путей. Из мезодермы развиваются кровь, лимфа, мышечная, соединительная, хрящевая и костная ткани, эпителий почек, стенка вторичной полости тела, часть тканей половой системы.

Современные методы исследования эмбрионального процесса позволили установить, что зародышевые листки не имеют значения примитивного органа и не повторяют какую-то стадию филогенетического развития. Их следует рассматривать как материал определенного комплекса будущих органов, которые находятся на одном уровне развития и морфологически сходны. Процесс образования зародышевых листков означает определенную стадию в развитии органов, которую проходит подавляющее большинство животных.

Тест

1. Характерной особенностью гастрюляции является:

- а – не происходит изменения клеточных слоев;
- б – происходит интенсивное перемещение клеток;
- в – не образуются зародышевые листки;
- г – образуется однослойный зародыш.

2. В процессе гастрюляции происходит:

- а – образование мезодермы;
- б – образование эктодермы;
- в – образование зародышевых листков;
- г – образование эктодермы и мезодермы.

3. Вторичным зародышевым листком называют:

- а – эктодерму;
- б – энтодерму;
- в – мезодерму;
- г – мезодерму и энтодерму.

4. Гастрюляция происходит путем вселения клеток из наружного слоя в бластоцель. Какой это способ гастрюляции?:

- а – инвагинация;
- б – иммиграция;
- в – эпиболия;
- г – деляминация.

5. При каком типе иммиграции происходит перемещение клеток в бластоцель с одного полюса бластулы?:

- а – мультиполярной;
- б – биполярной;
- в – униполярной;
- г – униполярной и биполярной.

6. Какая полость образуется в процессе гастрюляции?:

- а – бластоцель;
- б – целом;
- в – гастроцель;
- г – первичная полость тела.

7. Средний зародышевый листок называется:

- а – эктодерма;
- б – мезодерма;
- в – энтодерма;
- г – бластодерма.

8. К первичноротым животным относятся:

- а – у которых окончательный рот образуется на месте бластопора;
- б – у которых рот прорывается на противоположном от бластопора конце тела;
- в – у которых рот образуется ниже места зарастания бластопора.

9. Гастрюляция осуществляется путем втягивания вегетативной части бластулы в полость бластоцеля. Какой это способ?:

- а – деляминация;
- б – инвагинация;
- в – эпиболия;
- г – иммиграция.

10. Гастрюляция осуществляется путем расщепления стенки бластулы на два листка. Какой это способ?:

- а – эпиболия;
- б – инвагинация;

- в – иммиграция;
- г – деляминация.

11. Гастрюляция осуществляется путем нарастания клеток животного слоя на вегетативные. Какой это способ?:

- а – инвагинация;
- б – эпигения;
- в – деляминация;
- г – иммиграция.

12. Гастрюляция способом эпигии характерна для:

- а – ланцетника;
- б – миноги;
- в – скворца;
- г – гадюки.

13. Мезодерма образуется в результате деления двух крупных клеток. Какой это способ?

- а – эктодермальный;
- б – энтероцельный;
- в – телобластический;
- г – смешанный.

14. Смешанный способ гастрюляции характерен для:

- а – ланцетника;
- б – лягушки;
- в – птицы;
- г – рептилии.

15. Мезодерма выделяется из эктодермы во время гастрюляции. Какой это способ?:

- а – энтероцельный;
- б – телобластический;
- в – эктодермальный;
- г – смешанный.

16. При каком способе гастрюляции мезодерма выделяется из эктодермы в виде карманообразных выростов после гастрюляции?:

- а – телобластическом;
- б – эктодермальном;
- в – смешанном;
- г – энтероцельном.

17. Энтероцельный способ образования мезодермы характерен для:

а – птиц;

б – рыб;

в – земноводных;

г – ланцетника.

ЛЕКЦИЯ № 5

РАЗВИТИЕ ЛАНЦЕТНИКА

Оплодотворение и дробление

Ланцетник – это типичное хордовое животное, у которого в течение жизни сохраняется скелет в виде хорды, недифференцированные нервная и пищеварительная трубки. Это морское животное, его размножение происходит на морских банках. Оплодотворение внешнее. Половые продукты самца и самки выбрасываются в воду к концу дня. Сперматозоид проникает в яйцеклетку после первого деления созревания. Как вы уже знаете, яйцо ланцетника гомолецитального типа, для него характерно полное равномерное дробление с образованием целобластулы.

Первая борозда дробления проходит меридионально, и образуются два бластомера, вторая тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой, образуя четыре бластомера; третья борозда – экваториальная – образуется восемь бластомеров; далее идет чередование меридиональных и широтных борозд дробления. Такое равномерное дробление происходит до восьмого деления, после стадии 128 бластомеров равномерность дробления нарушается. Это происходит по причине оседания желтка в вегетативном полюсе. Согласно третьему правилу дробления, борозды дробления в анимальной части будут проходить быстрее, а в вегетативной – медленнее. Образуются бластомеры неодинакового размера, в анимальной части более мелкие клетки, а в вегетативной несколько крупнее.

В результате такого дробления образуется целобластула, которая принимает форму купола. Ее бластодерма состоит из одного ряда клеток, а внутри находится крупная полость – бластоцель или первичная полость тела. Бластоцель заполнена жидкостью – продуктом выделения самих клеток. Анимальный полюс бластулы называют крышей, а вегетативный – дном. Мелкие клетки крыши бластулы представляют закладку будущей эктодермы, а крупные клетки дна – будущей энтодермы. Между ними располагается закладка будущей мезодермы. Кверху от энтодермы лежит несколько рядов клеток, из которых ближайшие к дну бластулы будут образовывать хорду, а клетки, расположенные выше материала хорды, будут развиваться в клетки нервной пластинки. Все остальные клетки крыши бластулы в последующем дадут начало эпителию кожи.

Гаструляция

Гаструляция осуществляется путем впячивания вегетативной части бластулы в бластоцель. Она начинается в области хордомезодермального участка в виде серповидной бороздки. По мере погружения дна бластулы бороздка увеличивается, закругляется и, наконец, замыкается, ограничивая отверстие бластопора. С погружением дна бластулы зародыш поворачивается, и бластопор оказывается сбоку. Клетки дна бластулы постепенно вытесняют бластоцель, и к концу гаструляции бластоцель остается в виде щели в участках, где наружный листок, перегибаясь, переходят во внутренний.

В результате активного перемещения материала все клетки вегетативной части бластулы оказываются внутри, и зародыш становится двухслойным. Бластула превращается в гастролу. Внутри зародыша образуется новая полость – гастроцель или полость первичной кишки. Гастроцель сообщается с внешней средой с помощью бластопора, или первичного рта. Бластопор ограничен губами. Со стороны нахождения нервной пластинки находится спинная губа бластопора, противоположная ей – брюшная, а по бокам – две боковые губы.

Стенка гастролы состоит из двух зародышевых листков, наружный – эктодерма, которая в своем составе содержит группу высоких цилиндрических клеток, представляющих собой медуллярную или нервную пластинку. Остальная эктодерма представлена мелкими клетками и является зачатком покрова животного. Стенка первичной кишки образована внутренним зародышевым листком – энтодермой. Энтодерма неоднородна и помимо материала кишечника содержит в своем составе материал хорды и мезодермы. Материал хорды составляет верхнюю часть первичной кишки и располагается под медуллярной пластинкой. Таким образом, внутри зародыша образуется единый зачаток хорды, мезодермы и энтодермы.

В процессе гаструляции материалы будущих внутренних органов, которые в бластуре находились снаружи, перемещаются внутрь зародыша и располагаются на тех местах, где из них будут развиваться соответствующие органы. Только нервная пластинка остается еще на поверхности. Она опустится внутрь зародыша на следующей стадии развития.

Закладка осевых органов

После гаструляции начинается дифференцировка зародышевых листков и закладка органов. На ранних стадиях развития у ланцетника образуется комплекс осевых органов, характеризующих тип Хордовые.

Хордовые животные обладают двусторонней симметрией и удлинённым телом. На переднем конце тела находится рот, а на заднем – анальное отверстие. Вдоль тела по спинной стороне зародыша располагается нервная трубка, а под ней хорда, которая у ланцетника сохраня-

ется в течение всей жизни. По бокам хорды и нервной трубки лежит сегментированная туловищная мускулатура. Под этими органами находится полость тела с кишечником и другими внутренними органами.

Стадия, на которой происходит закладка осевых органов, называется нейрулой. Все осевые органы у ланцетника начинают дифференцировку одновременно. На спинной стороне в эктодерме располагается группа клеток медуллярной или нервной пластинки. По краям нервной пластинки клетки приподнимаются и образуют нервные валики. Валики растут навстречу друг другу, и пластинка прогибается, образуя нервный желобок. Это происходит за счет размножения и нарастания клеток эктодермы. Затем валики смыкаются, образуя нервную трубку. Нервная трубка погружается внутрь зародыша. К концу образования нервной трубки в задней части зародыша она сообщается с кишечной полостью; канал, соединяющий их, называется нервно-кишечным каналом.

Одновременно с формированием нервной трубки существенные изменения происходят и во внутреннем зародышевом листке. Из него обособляется материал будущих внутренних органов. Зачаток хорды выгибается, отделяется от энтодермы и образует обособленный тяж в виде цилиндра.

В это же время происходит обособление мезодермы из внутреннего зародышевого листка. По бокам энтодермы появляются небольшие карманообразные выросты, они увеличиваются в размерах и отделяются от внутреннего зародышевого листка, располагаясь в виде двух тяжей с полостью внутри по всей длине зародыша. После отделения материалов хорды и мезодермы края энтодермы сближаются в спинной части, смыкаются, образуя кишечную трубку.

Тяжи мезодермы разделяются поперечно. Мезодерма располагается по обеим сторонам от хорды и нервной трубки. Сегментация мезодермы начинается в головном отделе зародыша и постепенно распространяется в хвостовую часть. У ланцетника мезодерма разделяется на спинную часть – сомиты и брюшную – спланхнотом. В дальнейшем из сомитов образуется туловищная мускулатура. Спланхнотом состоит из двух листков: наружного – париетального и внутреннего – висцерального. Одноименные листки правой и левой стороны срастаются в брюшной части зародыша, образуя целом или вторичную полость тела.

В дальнейшем зародыш растет. После образования хвоста нервно-кишечный канал исчезает. В головной части кишечной трубки прорывается рот, а на заднем конце тела образуется анальное отверстие путем прорыва стенки тела на месте закрывшегося бластопора.

Образуется свободноплавающая личинка. Личиночный период продолжается около трех месяцев. В течение этого времени завершается развитие органов и дифференцировка тканей, и личинка превращается во взрослое животное. Наличие свободноплавающей личинки имеет

большое значение для расселения ланцетника, поскольку взрослые особи проводят малоподвижный образ жизни.

Тест

1. Когда сперматозоид проникает в яйцеклетку при оплодотворении у ланцетника:

- а – во время роста;
- б – после второго деления созревания;
- в – после первого деления созревания;
- г – после образования яйцеклетки.

2. Когда происходит нарушение равномерности дробления у ланцетника?:

- а – после 3 деления;
- б – после 5 деления;
- в – после 7 деления;
- г – после 6 деления.

3. В каком участке бластулы начинается гастрюляция у ланцетника:

- а – в анимальном полюсе;
- б – в вегетативном полюсе;
- в – в области хордомезодермального зачатка;
- г – в области перехода энтодермы в мезодерму.

4. Какие зародышевые листки образуются в результате гастрюляции у ланцетника?:

- а – эктодерма и мезодерма;
- б – эктодерма и энтодерма;
- в – энтодерма и мезодерма.

5. На стадии гастрюляции у ланцетника клетки нервной пластинки расположены в:

- а – энтодерме;
- б – мезодерме;
- в – эктодерме;
- г – эктодерме и энтодерме.

6. На стадии гастрюляции у ланцетника нервная пластинка находится:

- а – внутри зародыша;
- б – на поверхности зародыша;
- в – частично внутри и частично на поверхности.

7. При развитии ланцетника зачаток хорды на стадии гаструлы находится:

- а – в эктодерме;
- б – в энтодерме;
- в – в мезодерме;
- г – частично в мезодерме и энтодерме.

8. При развитии ланцетника пищеварительная трубка образуется из:

- а – эктодермы;
- б – мезодермы;
- в – энтодермы;
- г – энтодермы и мезодермы.

9. При развитии ланцетника из сомита мезодермы образуется:

- а – эпителий кожи;
- б – стенки целома;
- в – соединительная ткань;
- г – мышечная ткань.

10. В эмбриогенезе ланцетника стенки целома образуются:

- а – из сомита мезодермы;
- б – из спланхнотома мезодермы;
- в – из париетального листка мезодермы;
- г – из висцерального листка мезодермы.

11. Целом – это:

- а – первичная полость тела;
- б – полость первичной кишки;
- в – вторичная полость тела;
- г – бластоцель.

12. Для ланцетника характерен:

- а – личиночный тип развития;
- б – не личиночный тип развития.

ЛЕКЦИЯ № 6

РАЗВИТИЕ РЫБ

Размножение

Подавляющее большинство рыб раздельнополые. Однако, для некоторых характерно явление гермафродитизма, например, морских окуней. Иногда встречаются гермафродитные особи у трески, макрели, сельди. Некоторым рыбам характерно партеногенетическое развитие, которое в большинстве случаев не приводит к формированию нормальной особи (лосось, салака, тихоокеанская сельдь). Для некоторых видов характерно явление гиногенеза (серебряный карась). В этом случае яйцеклетки оплодотворяются сперматозоидами близкородственных видов, спермии проникают в яйцо, но слияния ядер половых клеток не происходит. В потомстве получаются только одни самки. У подавляющего числа видов рыб оплодотворение и развитие протекает в водной среде, где они не защищены и не охраняются, что приводит к гибели большого числа икринок и молоди, поэтому для них характерна большая плодовитость. Луна-рыба откладывает сотни миллионов икринок, треска – до 10 млн., судак – до 900 тысяч, сазан – 1 млн. 500 тысяч икринок и т.д.

По способу и месту откладывания икры ее делят на пелагическую и донную. Наибольшей плодовитостью отличаются пелагические рыбы и рыбы, имеющие плавающую икру. Вероятность гибели ее особенно велика: легко может быть съедена другими рыбами, выброшена на берег и т.д. Размер икринок сильно варьирует. Диаметр икринки у тюльки от 0,6 до 0,8 мм, у лосося – до 1 см. Замечено, что у северных видов икринки всегда крупнее, чем у южных. Яйцеклетки рыб покрыты плотной и толстой желточной оболочкой. Снаружи к ней примыкает вторичная оболочка, выделяемая фолликулярными клетками. Вторичная оболочка может быть плотной, липкой, студенистой. Она может иметь выросты по типу ворсинок.

Осеменение у рыб внешнее и происходит в водной среде. Сперматозоиды в воде сохраняют способность к оплодотворению очень непродолжительное время. У рыб, которые нерестятся на быстром течении (кета, горбуша) спермии сохраняют подвижность в течение 10–15 секунд. У рыб, нерестующих в относительно малоподвижной воде, жизнедеятельность сперматозоидов 10–15 минут. Все это уменьшает вероятность оплодотворения. Для рыб характерно личиночное развитие.

Дробление

Яйцеклетки рыб «крайне» телелецитального типа, то есть они содержат большое количество желтка, сконцентрированного в вегетативной части. Дробление неполное дискоидальное. Оно начинается с появления меридиональной борозды, которая делит зиготу на небольшом

протяжении у анимального полюса. Образуется стадия двух бластомеров. Вторая борозда тоже меридиональная, но проходит перпендикулярно первой. Затем проходят еще две меридиональные борозды, а позже широтная, соответствующая экваториальной борозде зародышей ланцетника и земноводных. Далее происходит чередование меридиональных, широтных и тангенциальных борозд дробления. Такое дробление приводит к образованию дискобластулы, состоящей из внешнего слоя бластодермы и внутреннего перибласта. Между бластодермой и перибластом имеется щелевидное пространство – бластоцель. Бластодерма дискобластулы образует зародышевый диск. Клетки перибласта погружаются в желток и превращаются в мероциты – части клеток. Материал дискобластулы неоднороден и разделяется на зародышевую часть, из которой будет формироваться тело зародыша, и внезародышевую, из которой будут формироваться провизорные (временные) структуры.

Гастрюляция

Гастрюляция начинается в задней части бластодиска, где образуется небольшой вырез – краевая зарубка. Краевая зарубка соответствует бластопору зародышей ланцетника и амфибии. Через краевую зарубку происходит подворачивание материала энтодермы и мезодермы, и образуется два зародышевых листка: внутренний – энтодерма и наружный – эктодерма. Средняя часть краевой зарубки соответствует спинной губе, а боковые ее части – боковым губам бластопора. Полость впячивания, которая располагается между энтодермой и желтком, соответствует полости первичной кишки (гастроцели). Энтодерма в своей средней части содержит клеточный материал хорды, а по бокам материал мезодермы. В дальнейшем все три зародышевых листка переходят в одноименные листки внезародышевой бластодермы.

Закладка осевых органов

На стадии нейрулы нервная пластинка располагается на спинной стороне зародыша, а по бокам располагается материал эктодермы, который будет образовывать эпителий кожи. Под материалом нервной пластинки располагается материал хорды, по сторонам которой располагается мезодерма. Кишечная энтодерма лежит ниже хорды и мезодермы и открыта в сторону желтка.

Закладка осевых органов (нервной трубки и хорды) и дифференцировка мезодермы происходит примерно так же, как и у земноводных. Однако, в отличие от них у рыб формирование кишечной трубки происходит иначе, в связи с наличием большого количества желтка в яйцеклетке. Зародыш рыб продолжительное время располагается на желтке в распластанном виде. В это время кишечная энтодерма широко открыта в сторону желтка. Смыкание клеток энтодермы в трубку происходит

после обрастания внезародышевыми листками желтка и образованием желточного мешка.

Внезародышевый материал развивается одновременно с развитием зародыша. Край внезародышевого материала, который продвигается по поверхности желтка, называется краем обрастания. У рыб внезародышевая энтодерма, в отличие от зародышевой, возникает путем деления. Все три внезародышевых листка, благодаря активному размножению клеток, обрастают желток и образуют желточный мешок, который является временным органом.

Обособление зародышевого материала от внезародышевого происходит в результате появления туловищной складки. Туловищная складка постепенно углубляется между зародышем и желточным мешком. Сначала она возникает в передней части зародыша, а потом постепенно распространяется к задней его части. В результате зародыш приподнимается над желтком и остается связанным с желточным мешком только тонким тяжом или желточным стебельком. Здесь совершается переход кожной эктодермы во внезародышевую, кишечная энтодерма переходит в желточную энтодерму и зародышевая мезодерма – в желточную мезодерму.

Стенка желточного мешка подвергается дальнейшей дифференцировке, в результате которой эктодерма превращается в поверхностный эпителий, энтодерма в желточный эпителий и мезодерма в мезенхиму. Мезенхима дает начало кровеносным сосудам и клеткам крови.

Основная функция желточного мешка трофическая. Желточный эпителий выделяет фермент, который разжижает желток. Питательные вещества всасываются клетками эпителия и по кровеносным сосудам поступают в зародыш. Кроме того, желточный мешок выполняет кроветворную и дыхательную функции. Кроветворную функцию выполняет мезенхима желточного мешка, в которой образуются кровеносные сосуды и эритроциты крови. Дыхательную функцию выполняет эктодермальный эпителий. Кроме того, желточный мешок предохраняет желток от растекания. Следовательно, неполное дискоидальное дробление при «крайне» телолецитальном типе клеток создало новый этап в развитии позвоночных, характерной особенностью которого является возникновение внезародышевого временного органа – желточного мешка.

Из яйца у рыб выклеывается личинка. Личиночная стадия делится на три фазы:

I фаза – предличинка, ее питание происходит за счет остатков желтка;

II фаза – личинка, питание происходит с частичным использованием желтка, но уже может переходить на самостоятельное питание;

III фаза – малек – переходит на питание, характерное для взрослой особи.

У видов, яйцеклетки которых содержат много желтка, быстрее развивается малек.

У личинки хорошо сформированы плавники, личиночные органы дыхания, глаза. На конце головы имеются клейкие железы, с помощью которых личинки приклеиваются к подводным предметам. Период пассивной жизни длится около трех суток. Затем личинки начинают плавать и питаться планктоном. Через 23-е суток органами дыхания становятся жабры и личинка превращается в малька.

Тест

1. К какому типу относятся яйцеклетки рыб?
а – гомолецитальные;
б – «средне» телолецитальные;
в – «крайне» телолецитальные;
г – центролецитальные.
2. Какое дробление характерно для яйцеклеток рыб?
а – полное неравномерное;
б – неполное дискоидальное;
в – неполное поверхностное;
г – полное равномерное.
3. Из какого материала образуется желточный мешок у рыб?:
а – зародышевой бластодермы;
б – внезародышевой эктодермы и париетального листка мезодермы;
в – внезародышевой эктодермы, мезодермы и энтодермы;
г – эктодермы и висцерального листка мезодермы.
4. Дискобластула рыб состоит из:
а – зародышевой бластодермы;
б – внезародышевой бластодермы;
в – зародышевой и внезародышевой бластодермы;
г – перибласта.
5. За счет чего происходит отделение зародышевого материала от внезародышевого у рыб?:
а – амниотической оболочки;
б – туловищной складки;
в – серозной оболочки;
г – желточного мешка.

6. Чем питается предличинка рыб?:
а – пищей, характерной для взрослой особи;
б – частично остатками желтка и переходит на самостоятельное питание;
в – остатками желтка;
г – переходит на самостоятельное питание.
7. сколько времени длится пассивная жизнь личинки рыб?
а – около суток;
б – двое суток;
в – около 3 суток;
г – около 5 суток.

ЛЕКЦИЯ № 7

РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Размножение и оплодотворение

Земноводные являются переходной группой от рыб к наземным позвоночным. Подавляющее большинство видов земноводных откладывают икру в воду, где и происходит оплодотворение. Фауна Беларуси представлена двумя отрядами земноводных: бесхвостые (лягушки, жабы) и хвостатые (тритоны).

Лягушки откладывают крупные комки яиц. Жабы и чесночницы откладывают яйцеклетки в виде шнуров. Тритоны откладывают яйца поодиночке. Яйцеклетки земноводных окружены желточной, хорионом и белковой оболочками. Последняя в воде сильно разбухает. На анимальном полюсе сосредоточен темный пигмент, способствующий согреванию яйцеклетки, плавающей в воде.

Количество икринок, откладываемых самками у разных видов, неодинаково. В кладке травяной лягушки может содержаться от 1000 до 4000 икринок, у озерной – от 5000 до 10000 икринок. В воде прозрачная наружная оболочка сильно набухает и кладка увеличивается в объеме. У лягушек оплодотворение внешнее. Сперматозоид проникает в яйцеклетку до начала набухания наружной оболочки на границе анимального и вегетативного полюсов.

У тритонов оплодотворение внутреннее, хотя у них нет копулятивных органов. Самец выбрасывает в воду особые капсулы – сперматофоры, в которых заключены сперматозоиды, которые оседают на подводных частях растений. Эти сперматофоры втягиваются клоакой самки. Капсула сперматофора растворяется, сперматозоиды освобождаются и оплодотворяют яйцеклетку. Оплодотворенное яйцо окружено плотной третичной оболочкой – яйцевой капсулой. Самки откладывают яйца по-

одиноким на подводные части растений. Количество икринок, откладываемых самками тритона, невелико.

Дробление

Эмбриональное развитие у миног, хрящевых ганоидов и земноводных происходит одинаково. Этим группам животных свойственны общие черты дробления, гастрюляции и нейруляции. Как вы знаете, яйцеклетки этих животных относятся к «средне» телолецитальному типу, они содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена в вегетативной части. В связи с этим для них характерно полное, но неравномерное дробление. Первые две борозды проходят меридионально, а третья, соответствующая экваториальной борозде, смещена от экватора к анимальному полюсу. Далее происходит чередование меридиональных, широтных и тангенциальных борозд. До седьмого деления дробление в анимальной и вегетативной части происходит почти синхронно. Начиная с седьмого деления оба полюса зародыша начинают дробиться независимо друг от друга. Вследствие этого в анимальном полюсе образуются мелкие бластомеры (микромеры), а в вегетативном – крупные (макромеры). Кроме того, в связи с появлением тангенциальных борозд, стенка образующейся бластулы состоит из нескольких рядов клеток. Дробление у амфибий заканчивается образованием амфибластулы. Амфибластула отличается от целобластулы ланцетника тем, что ее бластодерма многорядна, бластоцель меньших размеров и смещена к анимальному полюсу. В амфибластуле различают крышу, соответствующую анимальному полюсу, имеющую 1–3 ряда клеток, и дно, соответствующую вегетативному полюсу, где насчитывается 11–13 рядов клеток.

Гастрюляция

Процесс гастрюляции у амфибий отличается по сравнению с ланцетником. Отягощенная желтком вегетативная часть бластулы не способна активно перемещаться в бластоцель. Поэтому одновременно с незначительным впячиванием вегетативного материала, происходит нарастание клеток анимальной части на вегетативную.

Перемещение материалов во время гастрюляции у амфибий изучено методами киносъемки и маркировки. Метод маркировки основан на способности прижизненного окрашивания клеток и сохранять краски довольно продолжительное время. Окрашивая определенные участки бластулы, можно проследить, в каких зародышевых листках они оказываются. Таким образом, удалось определить границы материалов экто-, энто- и мезодермы. Крыша бластулы соответствует будущей эктодерме, которая включает закладки нервной системы и кожного эпителия. Если

на бластулу смотреть сбоку, то ниже эктодермы находится закладки мезодермы и хорды, дно бластулы составляет зачаток энтодермы.

Гастрюляция у амфибий начинается с появления серповидной бороздки ниже области хордальной пластинки. Появление серповидной бороздки означает впячивание клеточного материала внутрь зародыша. Вначале подворачивается материал, который расположен ниже хордальной пластинки и называется прехордальной пластинкой. Вслед за прехордальной пластинкой идет подворачивание материала хорды и мезодермы. В результате концентрического продвижения клеточного материала внутрь зародыша бороздка замыкается в кольцо и образует бластопор. Та часть бластопора, которая соответствует месту появления бороздки, называется спинной губой, напротив располагается брюшная губа бластопора, по бокам располагаются боковые губы.

Еще до появления серповидной бороздки происходит нарастание клеток анимальной части на вегетативную. К концу гастрюляции вся энтодерма погружается внутрь зародыша и только ее часть, находящаяся возле бластопора, еще связана с внешней средой и называется желточной пробкой. В процессе гастрюляции бластоцель сокращается и к концу гастрюляции остается в виде щели. В результате инвагинации появляется новая полость гастрोцель или полость первичной кишки, которая соединяется с внешней средой бластопором. Одновременно с энтодермой продолжают свое передвижение внутрь зародыша материал хорды и мезодермы. У амфибий, в отличие от ланцетника, уже в процессе гастрюляции мезодерма отделяется от энтодермы и вырастает самостоятельно. В результате движения она на спинной стороне располагается с обеих сторон хорды между экто- и энтодермой. Энтодерма в это время имеет вид желоба, открытого к спинной стороне зародыша, причем в состав крыши первичной кишки входит зачаток хорды. Мезодерма с обеих сторон вырастает между эктодермой и стенкой первичной кишки, срастается в вегетативной части и зародыш становится трехслойным. На этом процесс гастрюляции заканчивается, зачатки будущих внутренних органов оказались внутри зародыша. Снаружи остается только материал нервной системы и часть энтодермы в вегетативном полюсе, которая называется «желточной пробкой».

Закладка осевых органов

После гастрюляции материал нервной пластинки находится в спинной части зародыша. Крупные и высокие клетки нервной пластинки резко отличаются от более мелких клеток остальной эктодермы. Края нервной пластинки приподнимаются, образуя нервные валики. Валики растут навстречу друг другу и нервная пластинка прогибается. В последующем края валиков смыкаются, образуя нервную трубку. Трубка опускается внутрь зародыша, а края эктодермы срастаются между собой.

Одновременно возникают изменения в материале мезодермы, которая распадается на спинную и брюшную части. Спинная часть более массивная и образует сомиты, начиная с передней части зародыша. Брюшная мезодерма не сегментируется и располагается по бокам зародыша в виде мезодермальных пластин. Сомиты распадаются на три участка: наружный – дерматом, средний – миотом и внутренний – склеротом. Из среднего участка сомита в последующем развивается скелетная мускулатура, из наружного и внутреннего образуется мезенхима, т.е. эмбриональная соединительная ткань. Мезенхима наружного листка дерматома развивается в соединительную ткань кожи, мезенхима внутреннего листка склеротома образует осевой скелет и часть соединительной ткани.

Боковые пластинки образуют мезодермальные мешки. Внутренняя стенка мешка называется висцеральным листком, а наружная – пристеночным или париетальным. Висцеральный листок прирастает к кишке, а париетальный к стенке тела. По мере развития одноименные листки срастаются, образуя общую полость – целом или вторичную полость тела.

Зачаток хорды отделяется от энтодермы, округляется и образует хорду.

Параллельно формируется кишка путем срастания стенок первичной кишки. Кишка в головном отделе прорывается, образуя ротовое отверстие. Бластопор зарастает, а анальное отверстие у бесхвостых амфибий возникает ниже места зарастания бластопора.

С погружением нервной трубки изменяется внешняя форма зародыша. Тело его удлиняется и обособливается головная часть. На заднем конце тела закладывается хвост. Хвост появляется в области бластопора в виде хвостовой почки и быстро растет. В связи с быстрым ростом хвоста происходит значительное удлинение тела зародыша. Головастики выходят из оболочек, без рта. Он прикрепляется с помощью присосок на нижней части головы к подводным предметам. После образования рта, он становится подвижным и начинает самостоятельно питаться. В результате из яйцевых оболочек выходит головастик, имеющий рыбообразную форму тела.

Органогенез головастика

Незадолго до выхода из яйца в головном отделе закладывается три мозговых пузыря: передний, средний и задний. Передний мозговой пузырь выдается вперед хорды и свисает. Образующийся изгиб определяет границу между передним и средним пузырями. Задний мозговой пузырь переходит в спинномозговую трубку. По бокам промежуточного мозга появляются парные выпячивания – глазные пузыри. Они подрастают к покровной эктодерме. Внешняя часть пузырей впячивается, и

образуются двустенные глазные бокалы. Внутренняя стенка бокала образует сетчатку, а наружная – пигментную оболочку. Напротив глазных бокалов происходит утолщение клеток эктодермы, это зачаток хрусталика. В последующем хрусталик отшнуровывается и погружается внутрь глазного бокала. По обеим сторонам заднего мозгового пузыря появляются парные выросты – зачатки слуховых плакод. Они отшнуровываются в виде слуховых пузырьков, из которых развивается внутреннее ухо. Вокруг пузырьков собираются мезенхимные клетки, которые охрящевевают и образуют слуховую капсулу. Одновременно с образованием органов слуха и зрения в передней части мозгового пузыря появляются выросты в виде эктодермального утолщения, из которых образуются обонятельные органы. К концу зародышевого развития формируются наружные жабры.

Таким образом, к моменту вылупления из оболочек у головастика хорошо развита нервная система и органы чувств, кишечник представлен прямой трубкой, органом дыхания служат жабры, а органом поступательного движения в воде является хвост. После окончания личиночного периода происходит сложное превращение личинки во взрослую форму (метаморфоз). В результате метаморфоза резорбируются наружные жабры и хвост, появляются органы дыхания в виде легких. Закладываются парные конечности. Сначала закладываются передние конечности, а затем задние. Но развитие передних конечностей приостанавливается, а задние развиваются очень быстро. В результате внешне первыми появляются задние конечности, а потом передние.

К концу метаморфоза появляется лягушонок, у которого хорошо развиты парные конечности, органом дыхания являются легкие и он переходит к наземному образу жизни.

Тест

1. Какими оболочками покрыта яйцеклетка земноводных?:

- а – желточной и белковой;
- б – желточной, белковой и скорлуповой;
- в – желточной, хорионом и белковой;
- г – белковой, хорионом и пергаментной.

2. Темный пегмент сосредоточен:

- а – на боковой стороне;
- б – на анимальном полюсе;
- в – на вегетативном полюсе;
- г – вся поверхность покрыта пегментом.

3. Сперматозоид при оплодотворении у земноводных проникает в яйцеклетку:

- а – на анимальном полюсе;
- б – на вегетативном полюсе;
- в – на границе анимального и вегетативного полюсов.

4. К какому типу относится яйцеклетка земноводных?:

- а – алецитальному;
- б – «средне» телолецитальному;
- в – «крайне» телолецитальному;
- г – центролецитальному.

5. Асинхронность в дроблении яйцеклетки земноводных наступает:

- а – с 4 деления;
- б – с 5 деления;
- в – с 6 деления;
- г – с 7 деления.

6. Благодаря каким бороздам дробления бластула земноводных становится многослойной?:

- а – меридиональным;
- б – экваториальным;
- в – широтным;
- г – тангенциальным.

7. Бластоцель у земноводных расположена:

- а – в центре;
- б – смещена к анимальному полюсу;
- в – смещена к вегетативному полюсу;
- г – смещена ко дну бластулы.

8. Какими способами осуществляется гастрюляция у земноводных?:

- а – деляминацией и инвагинацией;
- б – деляминацией и эпиболией;
- в – инвагинацией и эпиболией;
- г – инвагинацией и иммиграцией.

9. Из какого участка сомита образуется скелетная мускулатура у земноводных?:

- а – дерматома;
- б – склеротома;
- в – миотома;
- г – миотома и склеротома.

10. Мезенхима дерматома дает начало:
а – соединительной ткани кожи;
б – эпителию кожи;
в – стенкам целома;
г – скелету.
11. Из мезенхимы склеротома образуется:
а – эпителиальная ткань;
б – костная ткань;
в – мышечная ткань;
г – соединительная ткань кожи.
12. Анальное отверстие у зародышей бесхвостых амфибий возникает:
а – на месте бластопора;
б – выше бластопора;
в – ниже бластопора.
13. Глазные бокалы образуются из:
а – переднего мозгового пузыря;
б – среднего мозгового пузыря;
в – заднего мозгового пузыря.
14. Хрусталик глаза у земноводных образуется из:
а – энтодермы;
б – эктодермы;
в – мезодермы;
г – эктодермы и мезодермы.
15. Из какого мозгового пузыря образуются органы слуха у земноводных?:
а – из переднего;
б – из среднего;
в – из заднего;
г – из среднего и заднего.
16. Какое развитие характерно для земноводных?:
а – прямое;
б – с метаморфозом;
в – партеногенетическое.

ЛЕКЦИЯ № 8

РАЗВИТИЕ РЕПТИЛИЙ И ПТИЦ

Развитие рептилий, в отличие от ранее изученных животных, не связано с водной средой. Как приспособление к наземному развитию у них образуется волокнистые скорлуповые оболочки. Среди современных пресмыкающихся более примитивными формами в развитии яйцевых оболочек являются оболочки у ящериц и змей. Они представлены мягкой пергаментообразной волокнистой оболочкой. Эти оболочки не могут полностью предохранить яйца от высыхания, поэтому развитие идет нормально при влажности почвы не ниже 25%. Появление плотных оболочек является не только защитой от высыхания, но и приспособлением к развитию яйца на суше, где в развитии выпадает личиночная стадия. Исчезновение личиночной стадии сопровождается увеличением содержания в яйце питательных веществ, что приводит к увеличению размеров яйца. Появление твердых оболочек не позволяет яйцу растекаться и сохраняет его целостность. Следовательно, появление плотных оболочек у яиц ящериц и змей обеспечивает не только некоторую защиту от высыхания, но и увеличение количества желтка, и развитие без личиночной стадии.

Дальнейшим шагом в приспособлении яиц к развитию на суше было появление белковой оболочки, которая выделяется стенками яйцеводов. Она обеспечивает запас всей воды, необходимый для развития зародыша. Такая оболочка покрывает яйца черепах и крокодилов. Волокнистая оболочка у черепах и крокодилов заменяется известковой, которая не пропускает воду. Яйца, покрытые известковой оболочкой, защищены от высыхания и могут развиваться на суше в любых условиях. Однако, твердые скорлуповые оболочки могут представлять серьезную угрозу для развивающегося организма, так как зародыш может быть раздавлен или поврежден в результате соприкосновения с твердой скорлупой. Поэтому у пресмыкающихся, как и у других наземных позвоночных животных, появляются особые эмбриональные приспособления в виде провизорных или временных органов. К ним относятся амниотическая, серозная оболочки и сосудистая (аллантоис).

Амниотическая оболочка, ограничивающая амниотическую полость, обеспечивает жидкостью водную среду для развития зародыша и защищает его от соприкосновения с твердой скорлуповой оболочкой. Аллантоис выполняет функцию органа дыхания и выделения.

Благодаря этим эмбриональным приспособлениям пресмыкающихся, птиц и млекопитающих объединяют в группу Амниот, в отличие от ранее рассмотренных животных, объединенных в группу Анамний. Как приспособление к развитию на суше основу запаса питательных веществ в яйцах пресмыкающихся составляют не белки и жиры, кото-

рые распадаются на углекислый газ и воду, и газообразные продукты легко выделяются из яиц наружу; у пресмыкающихся также в процессе развития зародыша образуются продукты распада некоторого количества белков. Но у них конечным продуктом распада белков является не мочеви́на, как, например, у земноводных, а мочева́я кислота.

Эмбриональное развитие рептилий и птиц протекает сходно, поэтому в дальнейшем эмбриональное развитие этих животных мы рассмотрим на примере птиц. Наиболее изученным объектом в этом отношении является курица.

Строение яйца

Яйцеклетка птиц относится к «крайне» телолецитальному типу. Яйцеклеткой у птиц является образование, которое в повседневной жизни называют желтком. Яйцеклетка окружена толстой белковой оболочкой. На ранних стадиях белковая оболочка защищает яйцеклетку от соприкосновения с твердой скорлуповой оболочкой, позже она является источником жидкости и некоторым запасом питательных веществ для развития зародыша.

К острому и тупому концам яйца от яйцеклетки отходят плотные скрученные белковые тяжи – халазы. Благодаря халазам яйцеклетка не смещается от среднего положения. Снаружи белковая оболочка покрыта двумя подскорлуповыми. Подскорлуповая оболочка представлена двумя тонкими пленками, которые на твердом конце яйца расходятся, образуя воздушную камеру, в которой содержится кислород, необходимый для дыхания зародыша. Сверху яйцо покрыто плотной скорлуповой оболочкой. Яйцевые оболочки предохраняют яйцеклетку от растекания, высыхания и механических воздействий. Однако эти оболочки не создают влажной среды для развития зародыша. Влажность создают внезародышевые органы. К ним относится амниотическая или водная оболочка. Она ограничивает полость амниона, заполненную жидкостью, в которой развивается зародыш. Одновременно с амнионом образуются еще две оболочки: серозная и сосудистая или аллантоис. Аллантоис служит органом дыхания и выделения у рептилий и птиц.

Оплодотворение у птиц происходит в верхней части яйцевода. По мере прохождения яйца по яйцеводу начинается дробление. Дробление протекает по типу неполного дискоидального (см. лекцию «Дробление»). Поскольку дробление начинается уже в яйцеводе, отложенное яйцо у птиц может находиться на одной из стадий дробления (как у голубя) или даже гастрюляции (у курицы).

Первая фаза гастрюляции

Энтодерма у птиц образуется не впячиванием, как у ланцетника и земноводных, а отслаиванием внутреннего слоя диска, то есть путем делamination. Незначительную роль при этом играет и перемещение клеток наружного слоя внутрь. Обособление энтодермы от других зародышевых клеток происходит очень рано, что характерно для развития мезобластических яиц.

Еще до начала насиживания в зародышевом диске яйца обнаруживается разделение на центральное светлое поле и окружающее его темное поле. В области первого энтодермальные клетки свободно располагаются под эктодермой, во втором они образуют плотные слои, прижатые к желтку.

Образованием наружного и внутреннего зародышевых листков завершается первая фаза гастрюляции.

Вторая фаза гастрюляции

Развитие яиц кур, начавшееся в яйцеводе, протекает или под наседкой, или в инкубаторе при температуре 37⁰С и определенной влажности. Уже через 12 часов насиживания в зародышевом диске наблюдаются существенные изменения: в центре светлого поля довольно отчетливо выделяется утолщение – зародышевый щиток, из которого развивается зародыш. Его окружает внезародышевая бластодерма, которая состоит из темного поля и периферической части светлого.

В течение первых суток в центре зародышевого щитка обнаруживается полоска, получившая название первичной. Она образуется вследствие сгущения клеточного материала, которое начинается уже с первых часов насиживания и обуславливается активным перемещением клеток в области зародышевого щитка. Движение клеток приводит к тому, что первичная полоска быстро удлиняется. Одновременно весь зародышевый щиток вытягивается и приобретает грушевидную форму. В передней части первичной полоски образуется утолщение, которое получило название гензеновского узелка.

Первичная полоска представляет материал, развивающийся в мезодерму. Впереди от гензеновского узелка располагается материал хордальной пластинки, его окружает эктодерма будущей нервной пластинки. Остальная эктодерма из области зародышевого щитка развивается в кожный покров.

Движение материала не ограничивается образованием первичной полоски и гензеновского узелка. Клетки полоски начинают мигрировать внутрь зародыша, в результате чего в середине первичной полоски появляется продольное углубление – первичная бороздка. В передней ее части области гензеновского узелка возникает ямка, получившая название головной или первичной ямки.

Через передний край первичной ямки начинается перемещение материала внутрь зародыша. Первым в процессе гастрюляции смещается материал хорды, который, подворачиваясь через край ямки, продвигается между эктодермой и энтодермой в виде плотного тяжа, называемого головным или хордальным отростком.

Одновременно с этим материал первичной полосы подворачивается через края первичной бороздки и внутри зародыша продвигается вперед между эктодермой и энтодермой. Так возникает мезодерма, которая в результате перемещений оказывается по обе стороны хордального отростка.

На этом гастрюляция заканчивается, произошло образование трех зародышевых листков. Так же как у амфибий, материалы хорды и мезодермы активно перемещаются внутрь и располагаются вдоль тела зародыша на его спинной стороне, под эктодермой нервной пластинки. Передний край первичной ямки соответствует по своему значению дорзальной губе бластопора амфибий, так как именно в этой части будущая хордальная пластинка перемещается внутрь зародыша. Края первичной бороздки, через которые подворачивается мезодермальный материал, представляют боковые губы бластопора. Но если у амфибий в процессе гастрюляции все три зародышевых листка образуются одновременно, то у птиц гастрюляция распадается на последовательно протекающие процессы: раннее образование энтодермы (у кур, например, еще до снесения яйца), формирование первичной полосы и гензеновского узелка и, наконец, передвижение материалов хорды и мезодермы, которая благодаря раннему обособлению энтодермы у птиц совершается независимо от нее.

Закладка осевых органов

По окончании гастрюляции у птиц, как и у амфибий, материал нервной системы остается еще на поверхности и расположен над хордой в виде пластинки. В сравнении с остальной эктодермой нервная пластинка намного толще и состоит из высоких призматических клеток.

По краям нервной пластинки появляются нервные валики, которые развиваются в направлении от переднего конца тела к заднему. Так же как у амфибий, валики растут навстречу друг другу, а нервная пластинка сильно прогибается и превращается в желобок. Его края постепенно смыкаются, и образуется нервная трубка, которая вследствие срастания эктодермальных краев валиков погружается внутрь зародыша.

Одновременно внутри зародыша начинается дифференцировка мезодермы. Спинная мезодерма распадается на сомиты. Боковые пластинки, как и у амфибий, не сегментируются. Они расщепляются на внутренний (висцеральный) и пристеночный (париетальный) листки. Появляющаяся между листками полость представляет зачаток целома.

Параллельно с процессами формирования нервной трубки и дифференцировки мезодермы энтодермальная пластинка как бы впячивается внутрь зародыша и в виде складки проходит вдоль всего тела.

Таким образом, взаиморасположение закладок осевых органов, формирование нервной трубки и дифференцировка мезодермы у ланцетника, земноводных и птиц протекает сходно. Отличия касаются способов образования энтодермы и формирования кишечника. Это объясняется особенностями дискоидального развития, при котором осевые органы закладываются в то время, когда все зародышевые материалы, в том числе и энтодерма, распластаны на желтке. Образование кишечной трубки происходит позднее, при отделении тела зародыша от желтка. Оно связано с изменениями во внезародышевом материале.

Образование внезародышевых частей и обособление тела зародыша от желтка

Параллельно с процессами, идущими в щитке, продолжает разрастаться внезародышевая часть диска, которая также состоит из эктодермы, энтодермы и мезодермы, являющихся непосредственным продолжением одноименных зародышевых листков. При разрастании внезародышевой мезодермы сохраняется ее разделение на париетальный и висцеральный листки. Внезародышевая энтодерма и висцеральный листок мезодермы обрастают желток и образуют стенку желточного мешка.

Одновременно с формированием желточного мешка из частей внезародышевого материала, непосредственно прилегающих к зародышу, развивается очень сложная система оболочек. С началом их образования связано отделение тела зародыша от желтка. В связи с формированием нервной трубки и хорды зародыш начинает приподниматься над зародышевым диском, вокруг его тела появляется складка, которая подрастает под зародыш и отделяет его от бластодиска. Складка получила название туловищной. Она возникает в головной части зародыша и затем окружает его со всех сторон.

По мере подрастания туловищной складки с боков, спереди и сзади тело зародыша настолько обособляется от внезародышевых частей, что соединяется с ними только в одном месте при помощи так называемого пупочного стебелька. В это время края кишечной энтодермы внутри зародыша смыкаются почти на всем протяжении. Образуется энтодермальная трубка, которая только желточным протоком, проходящим по пупочному стебельку, соединяется с желточным мешком. Стенка протока образована энтодермой и висцеральным листком мезодермы, который выходит из зародышевой части и затем продолжается в стенку желточного мешка.

Почти одновременно с образованием туловищной складки развивается амниотическая складка, которая растет вверх. Она появляется в

головной части и распространяется на туловище. Амниотическая складка состоит из внезародышевых эктодермы и париетального листка мезодермы. Таким образом, эктодерма зародыша переходит в эктодерму туловищной и амниотической складок. За ней следует париетальный листок мезодермы, который, также не прерываясь, переходит с зародыша на части, расположенные вне его. Вследствие роста вверх амниотическая складка с одной стороны срастается над зародышем с амниотической складкой другой стороны так, что эктодерма соединяется с эктодермой, а мезодерма – с мезодермой.

В результате срастания амниотических складок возникают две оболочки, одна из которых, ближняя к зародышу, образует стенку полости амниона, а другая, наружная – серозную оболочку (*serum* – сыворотка). В стенке амниона снаружи оказывается мезодерма, а внутри эктодерма. Амнион охватывает только зародыш. Сначала это небольшая полость, стенка которой довольно плотно прилегает к зародышу, но затем полость амниона заполняется жидкостью и настолько увеличивается, что зародыш оказывается с ней связанным с помощью пупочного канатика. По пупочному канатику проходят желточный проток и кровеносные сосуды. Жидкость, наполняющая амнион, служит той средой, в которой развивается зародыш.

Еще до смыкания амниотических складок на брюшной стенке задней части кишки появляется мешковидный вырост. Это зачаток мочевого мешка, называемого аллантоисом (*allantoides* – колбасообразный). Появляясь в виде небольшого утолщения как вырост брюшной части задней кишки, он проходит по пупочному канатику, очень быстро разрастается между амнионом и серозной оболочкой в той части яйца, где расположен зародыш. Переходя с одной стороны зародыша на другую, аллантоис в конце концов охватывает амнион и желточный мешок, а позднее и белок, проникая между серозной оболочкой и желточным мешком. Та часть аллантоиса, которая остается в теле зародыша развивается затем в мочевой пузырь.

С аллантоисом из тела зародыша вырастают так называемые пупочные сосуды: в мезодермальном листке аллантоиса, который срастается с мезодермой серозной оболочки, они образуют густую сеть капилляров. Она особенно развита в той части аллантоиса, которая проходит в тупом конце яйца, около воздушной камеры, где происходит газообмен.

Сосуды, развивающиеся в стенке желточного мешка, способствуют использованию желтка, и, кроме того, на ранних стадиях они выполняют функцию дыхания зародыша. С развитием аллантоиса эта функция осуществляется его сосудами. У птиц аллантоис служит также важным органом выделения зародыша: в нем накапливаются продукты азотистого обмена, которые при развитии зародыша в скорлупе не могут вы-

водиться во внешнюю среду. Вещества, подлежащие выделению, попадают из крови в полость аллантоиса по его сосудам.

Следовательно, через пупочный канатик проходят желточный проток и аллантоис с пупочными сосудами. С развитием зародыша желток постепенно усваивается, желточный мешок уменьшается, и в конце концов остатки его втягиваются через пупочное отверстие внутрь зародыша. Серозная оболочка и аллантоис редуцируются, высыхает амнион. Цыпленок вдыхает воздух из воздушной камеры и проклеывает скорлупу.

Тест

1. К какому типу относятся яйцеклетки рептилий?:
а – алецитальным;
б – «средне» телолецитальным;
в – «крайне» телолецитальным;
г – центролецитальным.
2. К какому типу развития приводит увеличение количества желтка и появление плотных оболочек у яйцеклеток рептилий и птиц?:
а – к развитию с метаморфозом;
б – личиночному развитию;
в – прямому развитию;
г – партеногенезу.
3. Что обеспечивает водную среду в развитии рептилий и птиц?:
а – аллантоис;
б – серозная оболочка;
в – желточная оболочка;
г – амниотическая оболочка.
4. Что из перечисленного относится к провизорным (внезародышевым) органам?:
а – эктодерма;
б – аллантоис;
в – энтодерма;
г – мезодерма.
5. Какие из перечисленных животных относятся к группе Амниот:
а – окунь и ланцетник;
б – минога и лягушка;
в – крокодил и воробей;
г – тритон и черепаха.

6. Какое значение имеют холазы в яйце птиц?:
а – яйцеклетка не смещается со среднего положения;
б – яйцеклетка не растекается;
в – яйцеклетка получает питательные вещества;
г – яйцеклетка получает кислород.
7. Какое значение имеет воздушная камера в яйце птиц?:
а – содержит запас химических веществ;
б – содержит запас кислорода;
в – содержит запас питательных веществ;
г – содержит запас солей кальция.
8. По какому типу дробятся яйцеклетки рептилий и птиц?:
а – полному равному;
б – неполному поверхностному;
в – полному неравномерному;
г – неполному дискоидальному.
9. Каким способом осуществляется гастрюляция у птиц?:
а – инвагинацией и деляминацией;
б – деляминацией и частично инвагинацией;
в – деляминацией, иммиграцией и частично инвагинацией;
г – деляминацией, эпиболией и инвагинацией.
10. Какой материал находится в области первичной полосы у птиц?:
а – эктодермальный;
б – мезодермальный;
в – энтодермальный;
г – нервной пластинки.
11. Какой материал в процессе гастрюляции у птиц первым смещается через передний край головной ямки?:
а – кишечной трубки;
б – мезодермы;
в – нервной трубки;
г – хорды.
12. Какой зародышевый листок образуется в результате II фазы гастрюляции у птиц?:
а – эктодерма;
б – мезодерма;
в – энтодерма;
г – париетальный листок мезодермы.

13. На какой стадии развития находится снесенное яйцо курицей?:

- а – дробления;
- б – бластулы;
- в – I фазы гастрюляции;
- г – II фазы гастрюляции.

14. Из каких зачатков формируются стенки вторичной полости тела у птиц?:

- а – склеротома;
- б – спланхнотомы;
- в – миотома;
- г – дермотома.

15. Когда происходит образование пищеварительной трубки у птиц?:

- а – одновременно с нервной;
- б – после отделения тела зародыша от желтка;
- в – на стадии гастрюляции;
- г – до образования туловищной складки.

16. С участием каких образований происходит отделение тела зародыша от желтка у птиц?:

- а – туловищной складки;
- б – амниотической оболочки;
- в – желточной оболочки;
- г – аллантоиса.

17. Какое значение имеет серозная оболочка у птиц?:

- а – обеспечивает питание зародыша;
- б – обеспечивает дыхание зародыша;
- в – вместе с амниотической ограничивает полость амниона;
- г – обеспечивает выделение продуктов жизнедеятельности.

18. Какую функцию выполняет аллантоис у птиц?:

- а – питание зародыша;
- б – создает водную среду;
- в – орган дыхания и выделения;
- г – разжижает желток.

ЛЕКЦИЯ № 9

РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С выходом животных из воды на сушу сменились условия окружающей их среды, и развитие зародыша стало происходить либо в яйце, как у птиц и пресмыкающихся, либо в специальном органе – матке, как у большинства млекопитающих. В первом случае весь запас питательных веществ, необходимых для развития, содержит белок и желток яйца, во втором – источником питания зародыша служат вещества, получаемые от материнского организма. В связи с этим яйцеклетка в процессе эволюции подавляющего большинства млекопитающих вторично утратила желток и стала очень маленькой.

Развитие за счет питательных веществ матери обуславливает тесный контакт зародыша с материнским организмом и живорождение. Однако надо отметить, что последнее свойственно также и некоторым представителям низших позвоночных: рыбам, земноводным и др. Но в отличие от млекопитающих, у зародышей которых весь обмен веществ совершается через материнскую кровь, у низших позвоночных, как вы знаете, взаимоотношения зародыша с телом матери значительно проще. У них половые пути самки служат главным образом местом вынашивания зародыша, развитие которого осуществляется в основном за счет желтка яйца. Последнее в связи с этим сохраняет большие размеры.

Млекопитающие представляют обширную группу животных, эмбриональное развитие которых отличается большим разнообразием. Среди ныне живущих млекопитающих можно проследить постепенный переход от яйцекладущих форм, развивающихся за счет питательных запасов яйца, до таких, как приматы, яйца которых полностью утратили желток, а зародыши приобрели очень сложные взаимоотношения с материнским организмом.

Развитие яйцекладущих млекопитающих

К яйцекладущим млекопитающим относятся ехидна и утконос. Ехидна вынашивает обычно одно яйцо в сумке, утконос откладывает несколько яиц в гнездо. Яйца этих животных содержат желток, в связи с чем их размеры крупнее, чем у большинства других млекопитающих. Наличием в яйце желтка определяется дискоидальный тип дробления, и все развитие протекает подобно птицам. Из яйца вылупляется детеныш, который питается секретом кожных желез матери.

Развитие сумчатых млекопитающих

Внутриутробное развитие, сопровождающееся несложной формой взаимоотношения развивающегося зародыша с материнским организмом, среди млекопитающих впервые обнаруживается у сумчатых. Яй-

цеклетка этих животных содержит незначительное количество желтка, поэтому ее размеры намного меньше, чем у яйцекладущих. После оплодотворения яйцо окружается белковой и тонкой скорлуповой оболочками. С началом дробления желток выталкивается из яйцеклетки и остается в виде округлого образования. Яйцеклетка дробится полностью, но при этом проявляются сохраняющиеся еще черты неполного дробления: первые три борозды меридиональные, как это свойственно только дискоидальному типу дробления. Возникающие бластомеры обрастают желток и образуют стенку пузырька, внутри которого находится разжиженный желток, смешанный с белком. Однако желточной энтодермы у сумчатых не образуется вследствие малого количества желтка. На небольшом участке стенки пузырька появляется зародышевый щиток, в области которого развивается зародыш. Его питание осуществляется путем всасывания питательных веществ, вырабатываемых железами слизистой оболочки матки. Рождающиеся детеныши сумчатых очень маленькие, они заканчивают свое развитие в сумке матери.

Развитие плацентарных млекопитающих

Сложные взаимоотношения зародыша с организмом матери устанавливаются у плацентарных млекопитающих. Их яйцеклетки практически лишены желтка и дробятся целиком. Дробление полное неравномерное. Правильной последовательности в увеличении числа бластомеров не наблюдается. Такое нарушение обусловливается очень ранним разделением бластомеров на зародышевые и внезародышевые. У некоторых млекопитающих уже с первых стадий дробления обозначаются более крупные темные зародышевые и светлые внезародышевые бластомеры. Деление зародышевых и внезародышевых бластомеров протекает независимо, в связи с чем нарушается его синхронность. Это приводит к тому, что увеличение общего количества бластомеров у млекопитающих выражается числами: 1, 2, 3, 5, 9, ... или 1, 2, 4, 7, 10, ..., а не кратными двум, как это наблюдается при полном и равномерном дроблении (например, у ланцетника).

В результате дробления образуется бластодермический, или зародышевый, пузырек, в котором внезародышевые бластомеры располагаются вокруг зародышевых. Пузырек соответствует бластуле, но по своему строению с ней несходен. На этой стадии зародыш внедряется в стенку матки.

Так как зародыш получает питательные вещества от матери, важно, чтобы контакт с ее организмом установился возможно раньше. Этот контакт и осуществляется при участии внезародышевых частей, отделяющихся уже на стадии дробления. В раннем обособлении зародышевого материала от внезародышевого заключается одна из особенностей развития млекопитающих.

При помощи слоя клеток, который составляет внезародышевую часть бластодермического пузырька, сначала происходит укрепление зародыша в слизистой оболочке матки, а затем его питание. Этот клеточный слой называется трофобластом. Под его воздействием слизистая оболочка матки постепенно разрушается, и зародыш погружается в ее стенку. Продукты распада клеток стенки матки, а также выделения маточных желез служат питанием зародышу на ранних стадиях развития.

В дальнейшем обнаруживаются особенности, характерные для отдельных представителей плацентарных млекопитающих, очень различающихся, как уже было отмечено, по своему эмбриональному развитию. Ограничимся здесь описанием гастрюляции и закладки осевых органов у кролика.

Гастрюляция

После погружения в слизистую оболочку матки бластодермический пузырек кролика сильно увеличивается. Это происходит вследствие разрастания внезародышевой части, которая образует стенку пузырька. Зародышевые клетки в виде плотного скопления прижаты на этой стадии к небольшому участку стенки пузырька и в таком виде называются зародышевым узелком. По мере роста бластодермического пузырька характер расположения клеток в узелке изменяется. Они правильно распределяются по стенке пузырька, как бы распластываются, плотно прижавшись к ней. Узелок при этом уплощается и принимает форму пластинки. Все последующие процессы формирования зародышевых листков и тела зародыша протекают в этой пластинке, подобной диску у птиц.

Прежде всего, происходит расщепление клеточного материала пластинки и образование двух пластов: наружного – эктодермы, которая состоит из более высоких и крупных клеток, и внутреннего – энтодермы, состоящей из клеток мелких и плоских. Вслед за образованием листков в средней части пластинки отчетливо выделяется зародышевый щиток, вполне соответствующий щитку у птиц. И так же как у птиц, в его средней части образуется первичная полоска с гензеновским узелком, а затем головная ямка и первичная бороздка и происходит перемещение внутрь зародыша материалов хорды и мезодермы. Эктодерма, расположенная над хордой, представляет зачаток нервной системы.

Следовательно, образование зародышевых листков и весь гастрюляционный процесс протекает по тому типу, который свойственен мезобластическим яйцам, хотя яйцо млекопитающих по своему строению относится к голобластическим.

Закладка осевых органов и образование внезародышевых частей

Нервная пластинка, расположенная над хордой, превращается в нервную трубку. Мезодерма дифференцируется на сомиты и боковые пластинки. Полость, образующаяся между париетальным и висцеральным листками мезодермы, представляет зачаток целома. Из энтодермы формируется кишечная трубка, что, так же как у птиц, совершается одновременно с обособлением тела зародыша от желточного мешка.

Вместе с изменениями в зародышевой щитке, которые приводят к закладке органов, начинается образование внезародышевых органов: амниона, аллантоиса и серозной оболочки.

На стадии закладки осевых органов весь зародыш покрыт трофобластом. Та часть трофобласта, которая находится над щитком, существует лишь короткое время, перед образованием зародышевых оболочек она рассасывается и исчезает. В результате этого края эктодермы щитка срастаются с остающейся частью трофобласта. Образуется сплошной эктодермальный слой, в котором зародышевая эктодерма переходит в эктодерму трофобласта. Одновременно с этим начинается разрастание энтодермы: она выходит из области зародышевого диска, обрастает с внутренней стороны трофобласт и образует энтодермальный мешок, наполненный жидкостью. Стенка бластодермического пузырька состоит теперь из трофобласта и внезародышевой энтодермы. Образовавшийся мешок называют желточным по аналогии с подобным органом у эмбрионов пресмыкающихся и птиц. Что касается млекопитающих, то у них желточный мешок желтка не содержит и, хотя образуется как наследие от развития яйцекладущих предков – пресмыкающихся, играет большую роль на ранних стадиях развития зародышей млекопитающих. Во внезародышевой мезодерме, врастающей между трофобластом и энтодермой желточного мешка, развиваются кровеносные сосуды. С помощью трофобласта сосуды желточного мешка связаны со слизистой оболочкой матки и через них осуществляется питание и дыхание зародыша. Кроме того, в стенке желточного мешка начинается кроветворение, которое позднее происходит в теле зародыша.

Сейчас же после редукции участка трофобласта над щитком начинается обособление тела зародыша, который распластан на желточном мешке, как куриный зародыш на желтке. Появляются туловищная и амниотическая складки. По мере углубления туловищной складки тело зародыша все больше приподнимается над желточным мешком и отделяется от него. При этом энтодерма, расположенная, как у птиц, под зародышем, втягивается внутрь его и образует карманообразную складку. Последняя по мере отделения зародыша от мешка превращается в кишечную трубку, которая желточным протоком соединяется с желточным мешком.

Развитие амниотической и туловищной складок у птиц сопровождается разрастанием внезародышевых экто- и мезодермы. У млекопитающих происходит иначе. К началу образования амниона внезародышевая эктодерма уже представлена трофобластом, поэтому развитие амниотической складки сопровождается разрастанием только внезародышевой мезодермы.

При смыкании складок образуется амниотическая полость, в которой оказывается зародыш, и оболочка, соответствующая серозной у птиц. Эта оболочка окружает амнион вместе с зародышем и желточный мешок. С образованием амниотической полости тело зародыша связывается с внезародышевыми частями только при помощи пупочного канатика.

В отличие от птиц у млекопитающих большое значение приобретает серозная оболочка. На начальных стадиях развития на гладкой поверхности трофобласта появляются выросты – первичные ворсинки, образованные только трофобластом. Затем в них врастает внезародышевая мезодерма серозной оболочки и сосуды аллантаоиса; первичные ворсинки превращаются во вторичные. Образовавшаяся оболочка с ворсинками получила название хорион. Через нее происходит всасывание и проведение питательных веществ к зародышу. Развивающиеся ворсинки хориона увеличивают его всасывающую поверхность, что связано с ростом зародыша и его возрастающей потребностью в питательных веществах. Там, где хорион вступает в тесный контакт со слизистой оболочкой матки, образуется детское место, или плацента. Через этот важный орган осуществляется весь обмен веществ между зародышем и организмом матери.

Одновременно с образованием амниотической полости развивается аллантаоис. Он появляется в виде небольшого выроста на брюшной стенке заднего отдела кишки. Аллантаоис у млекопитающих не разрастается так сильно, как у птиц. По выходе из кишки он располагается около желточного мешка и подрастает к хориону. В аллантаоисе заключены пупочные сосуды, которые врастают в хорион и таким образом включаются в кровеносное русло материнского организма. С этого момента обмен веществ зародыша совершается по пупочным сосудам.

В связи с тем, что питание зародыша происходит за счет материнского организма, значение некоторых внезародышевых органов у млекопитающих иное, чем у птиц и пресмыкающихся. Особенно большое значение приобретает хорион. Аллантаоис служит только проводником пупочных сосудов, в то время как у птиц он является важным органом дыхания и выделения зародыша. Значение амниона не изменяется. Он значительно разрастается и настолько увеличивается, что в спинной части подходит к хориону, а в брюшной вплотную подрастает к пупочному канатику. Под давлением амниотической стенки аллантаоис и жел-

точный мешок сужаются. Последний, как уже отмечалось, играет роль в питании и дыхании зародыша только на ранних стадиях развития и поэтому довольно скоро редуцируется. Основную часть пупочного канатика составляют сосуды зародышевого кровообращения, для которых он служит проводником к материнскому организму. На более поздних стадиях развития амнион еще более увеличивается. Зародыш оказывается как бы подвешенным в нем на пупочном канатике. С внутренней стороны амниотическая полость выстлана эпителием, который покрывает пупочный канатик и переходит в кожный эпителий зародыша. Весь зародышевый пузырь, т.е. зародыш и его внезародышевые органы, покрыт хорионом.

Таким образом, и на более поздних стадиях развития млекопитающих проявляются признаки развития животных с меробластическими яйцами. И это происходит несмотря на то, что яйцеклетка млекопитающих не содержит желтка, и питание зародыша осуществляется исключительно за счет материнского организма.

Типы плацент

Для млекопитающих, кроме яйцекладущих (ехидны и утконосы), характерно живорождение.

При питании плода за счет организма матери весь обмен веществ зародыша осуществляется через специальный орган – плаценту, или детское место, которая всегда образуется из двух источников: слизистой оболочки матки и ворсинок хориона. Плаценты разных видов млекопитающих различны по своему строению: усложнение их структуры происходит параллельно с установлением более тесной связи развивающегося зародыша с материнским организмом. Наивысшего развития плацента достигает у приматов и человека. Что касается остальных млекопитающих, то среди них наблюдается постепенный переход к сложным формам взаимоотношения зародыша с материнским организмом от весьма простых, при которых плацента не образуется совсем. Наиболее просты эти взаимоотношения у сумчатых. Зародышевый пузырь у этих животных своей поверхностью просто соприкасается со слизистой оболочкой матки. Специального органа, за счет которого совершался бы приток питательных веществ, здесь нет. Сумчатые поэтому относятся к аплацентарным животным. У всех остальных млекопитающих зародыш входит в тесный контакт с материнским организмом, и образуется плацента. По степени сложности плаценты разделяются на эпителиохориальные, десмохориальные, эндотелиохориальные и гемохориальные.

Эпителиохориальная плацента, или полуплацента, имеет наиболее простую структуру. Такой плацентой обладают свиньи, лошади, верблюды и некоторые другие млекопитающие. При образовании ее на поверхности хориона появляются ворсинки в форме небольших бугорков.

Они как бы погружаются в соответствующие углубления слизистой оболочки матки, не производя никаких разрушений в ее тканях. При родах ворсинки выходят из своих углублений без всяких нарушений матки. Роды проходят безболезненно и без кровотечений.

Десмохориальная, или соединительнотканная, плацента свойственна жвачным. Она характеризуется установлением более тесной связи хориона зародыша со стенкой матки. В месте соприкосновения с ворсинками хориона эпителий слизистой оболочки матки разрушается. Разветвленные ворсинки погружаются в соединительную ткань, приближаясь, таким образом, к кровеносным сосудам матери.

Эндотелиохориальная плацента характеризуется разрушениями не только эпителия слизистой матки, но и соединительной ткани. Ворсинки хориона соприкасаются с сосудами и отделены от материнской крови только их тонкой эндотелиальной стенкой. Такой плацентой обладают хищники.

Гемохориальная плацента свойственна насекомоядным, грызунам, всем приматам и человеку. При установлении контакта плода с материнским организмом происходят глубокие изменения в матке: частично разрушается соединительная ткань и даже стенки сосудов. На месте разрушенных тканей образуются большие полости, наполненные кровью, которая изливается из сосудов. Ворсинки хориона омываются кровью и всасывают из нее питательные вещества. Прямого сообщения между сосудами ворсинок и матки нет, и весь обмен веществ совершается через сильно утонченную стенку ворсинки. Вследствие тесного контакта между зародышем и материнским организмом роды сопровождаются отторжением значительной части стенки матки и обильными кровотечениями.

Когда при родах плод проходит через шейку матки, его оболочки разрываются, и наружу выливается амниотическая жидкость. После родов выделяется плацента, и обильное сначала кровотечение постепенно приостанавливается. В матке начинается регенерация эпителия слизистой оболочки. Постепенно в яичнике возобновляется созревание граафовых пузырьков, происходит овуляция, и восстанавливается менструальный цикл.

Плаценты различаются по форме и размещению ворсинок. По этому признаку выделяют следующие типы плацент. Диффузная – вся поверхность плодного пузыря равномерно покрыта ворсинками. Такая плацента характерна для свиньи. У жвачных животных наблюдается котиледонная плацента, где ворсинки собраны в группы – котиледоны. Поясная плацента характерна для хищных млекопитающих. В этом случае ворсинки окружают плодный пузырь в форме широкого пояса. Следующий тип плаценты – дискоидальная. Она наблюдается у обезьян и человека, когда ворсинки располагаются на плодном пузыре в виде диска.

Плацента имеет громадное значение для развивающегося детеныша. Она выполняет ряд важных функций:

- 1) трофическую – посредством плаценты происходит питание плода;
- 2) дыхательную – осуществляет поступление кислорода;
- 3) экскреторную – происходит выделение в кровь материнского организма продуктов обмена;
- 4) защитную – предохраняет зародыш от проникновения различных бактерий;
- 5) барьерную – предохраняет зародыш от проникновения вредных веществ;
- 6) эндокринную – образуются женские половые гормоны (прогестерон, гонадотропин, лактоген и др.), которые компенсируют повышенную функцию эндокринных желез во второй половине беременности.

Эмбриональное развитие зародыша человека в общих чертах сходно с млекопитающими (обезьянами). Основные отличия заключаются в раннем развитии внезародышевой мезодермы, более мощном развитии центральной нервной системы, несоответствии зависимости размеров тела от длительности внутриутробного развития и относительное функциональное несовершенство новорожденного.

В отличие от животных на развитие человека оказывают влияние и социальные факторы.

В ходе эмбрионального развития человека выделяют наиболее повреждаемые стадии. Первая стадия (критический период) относится к первому началу второй недели после оплодотворения, второй – к 3–5 неделе, когда происходит закладка отдельных органов эмбриона. Воздействие вредоносных факторов в эти периоды может вызвать уродства, пороки развития и привести к гибели эмбриона. Третий период относится к 8–11 неделям, когда происходит формирование плаценты. В это время у зародыша могут проявляться общие аномалии в развитии, включая врожденные заболевания.

В указанные критические периоды эмбрион чувствителен к недостатку кислорода и питательных веществ, к ионизирующей радиации, перегреванию, охлаждению, лекарственным и ядовитым веществам. Перечисленные факторы могут выделять замедление и остановку развития, появление уродств и высокую смертность зародыша.

Следовательно, зародыш человека чрезвычайно чувствителен к изменениям условий внешней и внутренней среды. Эмбриональное развитие человека часто нарушается в связи с алкоголизмом отца или матери.

Итак, на эмбриональное развитие человека влияют не только биологические, но и социальные факторы.

Тест

1. К какому типу относится яйцеклетка млекопитающих?:
 - а – гомолецитальная;
 - б – центролецитальная;
 - в – алецитальная;
 - г – «средне» телолецитальная;
 - д – «крайне» телолецитальная.
2. Почему яйцеклетка плацентарных млекопитающих малых размеров?:
 - а – потому, что развитие происходит внутри организма самки;
 - б – потому, что она не содержит желтка;
 - в – потому, что питание происходит за счет организма матери;
 - г – потому, что содержит мало цитоплазмы.
3. По какому типу дробятся яйцеклетки яйцекладущих млекопитающих?:
 - а – неполному поверхностному;
 - б – полному равномерному;
 - в – билатеральному;
 - г – неполному дискоидальному.
4. Чем питается детеныш яйцекладущих млекопитающих?:
 - а – молоком матери;
 - б – секретом кожных желез матери;
 - в – желтком.
5. Происходит ли образование желточного мешка у сумчатых млекопитающих?
 - а – да;
 - б – нет.
6. Какой тип дробления характерен для плацентарных млекопитающих?:
 - а – полное равномерное;
 - б – неполное поверхностное;
 - в – неполное дискоидальное;
 - г – полное неравномерное;
 - д – билатеральное.
7. На какой стадии зародыш внедряется в стенку матки?:
 - а – гастрюляции;
 - б – зародышевого пузырька (соответствует бластуле);

- в – нейрулы;
- г – дробления.

8. При помощи чего происходит питание зародыша на ранней стадии развития?:

- а – трофобласта;
- б – хориона;
- в – плаценты;
- г – аллантоиса.

9. Какими способами осуществляется гастрюляция у плацентарных млекопитающих?:

- а – инвагинацией и эпиболией;
- б – эпиболией и деламинацией;
- в – деламинацией, иммиграцией и частичной инвагинацией;
- г – частичной инвагинацией, деламинацией и эпиболией.

10. Какую роль играет желточный мешок у млекопитающих?:

- а – предохраняет желток от растекания;
- б – в стенке мешка начинается кроветворение;
- в – секрет мешка разжижает желток;
- г – выполняет защитную функцию.

11. Образуется ли при развитии млекопитающих туловищная складка?

- а – да;
- б – нет.

12. Какая оболочка создает водную среду для развития зародыша?:

- а – серозная;
- б – амниотическая;
- в – туловищная;
- г – сосудистая.

13. Чем образован хорион у млекопитающих?:

- а – трофобластом;
- б – внезародышевой мезодермой;
- в – трофобластом, серозной оболочкой и сосудами аллантоиса;
- г – внезародышевой энтодермой.

14. Какое значение аллантоиса при развитии зародыша у млекопитающих?:

- а – осуществляет дыхание;
- б – осуществляет питание;

- в – проводник пупочных сосудов;
- г – осуществляет выделение продуктов распада.

15. Чем образована плацента?:

- а – слизистой оболочкой матки;
- б – ворсинками хориона;
- в – слизистой оболочкой матки и ворсинками хориона;
- г – слизистой оболочкой матки и трофобластом.

16. Ворсинки хориона в форме небольших бугорков погружены в углубления слизистой оболочки матки. Какая это плацента?:

- а – десмохориальная;
- б – эндотелиохориальная;
- в – эпителиохориальная;
- г – гемохориальная;
- д – поясная.

17. Ворсинки хориона разрушают слизистую оболочку матки. Какая это плацента?:

- а – гемохориальная;
- б – эпителиохориальная;
- в – эндотелиохориальная;
- г – десмохориальная;
- д – деффузная.

18. Роды протекают болезненно с обильными кровотечениями. При каком типе плаценты это происходит?:

- а – гемохориальной;
- б – эпителиохориальной;
- в – эндотелиохориальной;
- г – десмохориальной;
- д – котиледонной.

19. Как располагаются ворсинки хориона в диффузной плаценте?:

- а – в форме широкого пояса;
- б – в форме диска;
- в – вся поверхность пузыря покрыта ворсинками;
- г – ворсинки собраны в группы.

20. Для каких животных характерна котиледонная плацента?:

- а – свиней;
- б – хищных млекопитающих;
- в – обезьян;
- г – жвачных млекопитающих.

ЛЕКЦИЯ № 10

ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ГИСТОЛОГИИ. КРАТКИЕ ИСТОРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ.

Гистология (от греческого *histes* – ткань и *logos* – учение) в переводе означает «наука о тканях». Однако такое определение суживает объем этой науки, поскольку гистология изучает не только ткани, но и клетки и тонкое строение органов. Кроме того, в задачу гистологии входит выяснение эволюции клеток и тканей, становление и развитие их в организме, изучение функций клеток, тканей, органов и межклеточного вещества, в изучении регенерации тканей, обеспечивающих структурную и функциональную их целостность.

В связи с этим, гистологию принято делить на три раздела: цитологию, общую гистологию и частную гистологию (микроскопическую анатомию).

Как вы уже знаете, цитология – это наука о клетке – элементарной единице строения, функционирования и происхождения живой материи.

В задачу общей гистологии входит изучение строения, развития, функционирования и происхождения тканей.

Частная гистология – это учение о микроскопическом и ультрамикроскопическом строении органов.

Следует отметить, что выше указанное деление гистологии на разделы искусственно, поскольку клетки формируют ткани, ткани входят в состав органов, а органы формируют организм.

Следовательно, клетки, ткани и органы части целого организма. Целостностью обладает только организм в его единстве с внешней средой, а клетки, ткани и органы имеют подчиненное значение. Тем не менее с делением гистологии на разделы приходится мириться. Оно необходимо, в первую очередь, для удобства изложения материала. Кроме того, каждый из разделов призван решать определенный круг проблем.

Гистология не может развиваться без тесной связи с другими биологическими дисциплинами: анатомией, физиологией, генетикой, эмбриологией и т.д. Кроме того, гистология связана и с химией, физикой, поскольку в гистологических исследованиях все чаще применяются физико-химические методы исследования, различные химические вещества (фиксаторы, красители) и физические приборы (микроскопы, микротомы и т.д.).

Основным методом исследования гистологии является микроскопический, который заключается в специальной подготовке объектов и рассматривании их под микроскопом. Подготовка заключается в фиксации и окрашивании объекта тем или иным красителем и изготовлении тонких срезов с последующим изучением их в микроскопе. Изучать тонкое строение гистологических объектов можно и на живых препара-

тах. Однако изучение объекта в живом состоянии весьма затруднительно. Во-первых гистологические структуры в проходящем свете бесцветны и почти не различимы в микроскопе, во-вторых изучению их в микроскопе препятствуют большие размеры. Все это обуславливает необходимость исследования фиксированных объектов, т.е. мертвых клеток, обработанных разными веществами, которые сохраняют ее строение и химический состав. Каждый из этих способов имеет свои преимущества и недостатки, что указывает на необходимость применения их обоим, как дополняющих друг друга.

Современная техника открывает широкие возможности для исследования гистологических структур в живом виде. На живых объектах изучаются физические свойства и химический состав клеток. При помощи микроманипулятора можно проводить различные операции на клетках (удаление внутриклеточных структур, пересадка ядра из одной клетки в другую и т.д.).

Исторические данные

В течение длительного времени гистология не была самостоятельной наукой – она входила в состав анатомии только в начале XIX века в связи с развитием микроскопической техники и усовершенствованием оптических систем микроскопа гистология приобрела самостоятельные цели и средства исследования.

Появление гистологии как науки тесно связано с изобретением микроскопа. Первый микроскоп был сконструирован голландцем З. Янсеном в 1590 году. В 1612 году микроскоп изготовил Г. Галилей. Однако эти микроскопы не были использованы для гистологических исследований, вследствие их незначительных увеличений объекта. В 1659 году английский физик Х. Гюйгенс сконструировал микроскоп, которым воспользовался его соотечественник Р. Гук. В 1665 году Р. Гук применил этот микроскоп для изучения тонкого строения пробки. В пробке он обнаружил отделенные друг от друга ячейки на подобие пчелиных сот, которые назвал клетками (от греческого *kutos* – полость).

Естественно, что Гук не видел содержимое клетки (собственно клетку в современном понимании), поскольку он исследовал мертвую растительную ткань (опробковевшие оболочки растительных клеток), тем не менее этот термин сохранился по настоящее время. Исследования Гука положили начало микроскопическому изучению растений. Открытие клетки в растениях побудило интерес к изучению микроскопического строения органов животных. Однако здесь исследователи столкнулись со значительными трудностями. Во-первых, животные клетки мелкие по сравнению с растительными, во-вторых, в них отсутствуют плотные оболочки и они плохо отграничены друг от друга и в-третьих, они мягкие и из них труднее изготовить тонкие срезы. Поэтому

необходимо было найти возможность уплотнения материала (фиксация), его окраски и изготовление тонких срезов.

Первые исследования над животными объектами произвел итальянский исследователь М. Мальпиги. В период с 1676 по 1719 гг. А. Левенгук открыл красные кровяные тельца, мужские половые клетки и некоторых простейших животных. Исследованиями Левенгука заинтересовался Петр I. Однако нет точных сведений о покупке микроскопа Петром I за границей. В России микроскопы начали изготавливаться с первой четверти XVIII века. Однако они не были использованы для гистологических исследований. Они коллекционировались в кунсткамере. Первый усовершенствованный микроскоп был изготовлен русским механиком И.П. Кулибиным. Начало систематическому применению микроскопа в России было положено М.В. Ломоносовым, который применил его в химических исследованиях.

К микроскопическим исследованиям XVIII века следует отнести работы К.Ф. Вольфа, который исследуя развитие кишечника куриного зародыша, выступил против господствующих в то время метафизитических взглядов о развитии как росте уже готового организма, заложенного в половой клетке.

М.М. Тереховский, изучая развитие инфузорий, опроверг представление о зарождении их из пыли и грязи. Большой вклад в развитие гистологии внесли русские ученые А.М. Шумлянский (микроскопическое строение почек), Д.С. Самойлович (изучение чумной инфекции) и др.

В первой половине XIX века началось изучение внутреннего содержимого клетки (слизистого сока). В 1831 году в клетке обнаружено ядро (Р. Броун).

В 1840 году для обозначения внутреннего содержимого клетки введен термин протоплазма (Ян. Пуркине).

В 1838 году появилась работа немецкого ботаника М. Шлейдена, в которой была высказана мысль о том, что растительный организм есть агрегат клеток. В 1839 году немецкий зоолог Т. Шванн распространил представления Шлейдена на животных. В работе «Микроскопическое исследование о сходстве в структуре и росте животных и растений» он сформулировал клеточную теорию, утверждающую всеобщность клеточного строения животных и растений.

Основными положениями клеточной теории были следующие: все ткани растений и животных состоят из клеток, все клетки образуются единым способом и организм является суммой клеток с точки зрения строения и функции.

Открытие клеточной теории было очень высоко оценено Ф. Энгельсом. Он причислил ее к трем великим открытиям XIX века. Клеточная теория была поставлена рядом с законом превращения энергии и эволюционным учением Ч. Дарвина.

Однако клеточная теория Шлейдена-Шванна имела ряд недостатков: клетка многоклеточных организмов считалась самостоятельной живой единицей, клетка рассматривалась абстрактно, вне связи с организмом, признавалось возможность возникновения клетки из неклеточного вещества и считалось, что без клетки нет жизни.

Идею об автономности клетки развивал немецкий патолог Р. Вирхов. Он объяснял, болезнь организма нарушениями в отдельных клетках. Этим было положено начало целлюлярной патологии, которая представляла организм как простую сумму клеток.

Идеи Вирхова проникли и в физиологию. Немецкий физиолог М. Ферворн является основателем целлюлярной физиологии. Идея которой состояла в том, что все физиологические явления в многоклеточном организме определяются процессами, которые происходят в отдельных клетках.

Такое механистическое представление о клетке вызывало отрицательное отношение к клеточной теории в целом.

Противники клеточной теории упускали из виду, что многоклеточные организмы представляют собой живое тело, находящееся в непрерывном развитии, где клетка имеет соподчиненное положение. Это свойство не позволяет рассматривать клетку как самостоятельную единицу.

Таким образом, развитие зарубежной гистологии в XIX и начале XX века привело к механистическому представлению о клеточном строении организма.

Первыми гистологами в России были Н.М. Якубович и Ф.В. Овсянников. Работы этих ученых по микроскопическому строению мозга и нервов положили начало успешному развитию гистологии.

Дальнейшее развитие гистологии в России связано с именами А.И. Бабухина, К.А. Арнштейна, П.И. Перемежко, М.Д. Лавдовского и др.

Труды А.И. Бабухина по сравнительному изучению сетчатки глаза и развитию электрического органа у рыб сохранили свое значение и в настоящее время. М.Д. Лавдовский вместе с Ф.В. Овсянниковым создали первое русское руководство по гистологии.

К.А. Арнштейн, предложив метод метиленовой сини, провел серию работ по изучению окончаний нервных волокон в различных тканях.

Следовательно, основанная вначале на описательном, сравнительном и отчасти на экспериментальном методах изучения, современная гистология широко использует эволюционный, экологический, генетический и возрастной методы исследования.

Тест

1. Гистология – это:
а – наука о клетках;
б – наука о тканях;
в – наука о клетках и тканях;
г – наука о развитии зародыша.
2. Общая гистология изучает:
а – строение и функции клеток;
б – микроскопическое строение органов;
в – строение, развитие, функционирование и происхождение тканей;
г – микроскопическое строение органов и строение, развитие, функционирование и происхождение тканей.
3. Основным методом изучения гистологии является:
а – описательный;
б – эволюционный;
в – микроскопический;
г – сравнительный.
4. Тонкие срезы изготавливаются с помощью:
а – микроманипулятора;
б – микроскопа;
в – микротомы;
г – фиксаторов.
5. Первый микроскоп, который был применен для гистологических исследований, был сконструирован:
а – Г. Галилеем;
б – Р. Гуком;
в – З. Янсеном;
г – Х. Гюйгенсом;
д – И.П. Кулибиным.
6. Термин клетка был впервые введен в биологию:
а – К.Ф. Вольфом;
б – Р. Броуном;
в – Р. Гуком;
г – Х. Гюйгенсом.
7. Термин «клетка» был введен в биологию:
а – 1612 г.;

б – 1659 г.;
в – 1590 г.;
г – 1665 г.

8. Первые исследования над животными объектами произвел:

а – А. Левенгук;
б – М. Мальпиги;
в – Р. Гук;
г – Р. Вирхов.

9. Ядро в клетке было открыто:

а – М. Шлейден;
б – Т. Шванном;
в – Р. Броуном;
г – Я. Пуркине.

10. Термин протоплазма впервые применен:

а – Р. Броуном;
б – К.Ф. Вольфом;
в – Я. Пуркине;
г – Т. Шванном.

11. Авторами клеточной теории являются:

а – К.Ф. Вольф;
б – Р. Гук;
в – М. Шлейден;
г – М. Шлейден и Т. Шванн.

12. Клеточная теория утверждает:

а – сходство в строении клеток;
б – всеобщность клеточного строения животных и растений;
в – различия в строении животных и растительных клеток.

ЛЕКЦИЯ № 11

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТКАНЕЙ.

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Первое научное расчленение организма было сделано в IV веке до нашей эры Аристотелем. Он считал, что организмы состоят из трех основных образований: «элементов» (соответствующих клеткам), простых или «однородных» частей (соответствуют тканям) и «неоднородных» частей (соответствуют органам). Аристотель более или менее под-

робно описал «однородные» части: хрящ, кровь, кожу, волос, жир, желчь и т.д. Основываясь на исследованиях невооруженным глазом он допускал ряд ошибок смешивая нервы и сухожилия, спинной мозг с костным и т.д.

Дальнейшее развитие учение о тканях получает в XIV веке в трудах итальянского ученого Г. Фаллопия. В курсе лекций «Об однородных частях человеческого тела» он выделяет 13 однородных частей.

В конце XVIII начале XIX французский врач Ф. Линель изучая патологические изменения органов указал на сходство нарушений тканей в различных органах. На новую ступень учение о тканях поднял французский врач К. Биша. В труде «Общая анатомия» он описал в организме животных и человека 21 вид тканей: клетчатку, нервную, артериальную, венозную и т.д.

Новая классификация тканей появилась в XIX веке (Ф. Лейдиг, Р. Келликер). В это время сложилось мнение, что в организме животных и человека имеется 4 вида тканей: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Однако данная классификация была основана на описательном методе исследования.

В XX веке возникло эволюционное направление в учении о тканях, которое отразилось в работах А.А. Заварзина и Н.Г. Хлопина.

А.А. Заварзин, изучая соединительную ткань и кровь, пришел к выводу, что основой для развития различных тканей в организме служит разнообразие его функций. Теория эволюции тканей Н.Г. Хлопина основана на генетических принципах. Согласно этой теории, эволюция тканей, как и эволюция органического мира, совершается дивергентно (расхождением признаков) и этот процесс находит отражение в оогенезе.

Как вам уже известно, все ткани в период эмбрионального развития возникают, из трех зародышевых листков. Клеточный материал на ранних эмбриональных стадиях морфологически однороден. Первые различия появляются при гастрюляции с обособлением зародышевых листков. Появляющаяся неоднородность клеточного материала становится более отчетливой на стадии нейрулы, во время появления зачатков органов. При этом происходит не только изменение формы клеток и их расположения, но возникают более глубокие гистологические различия, определяющие дальнейшую судьбу клеточных структур. Возникновение из ранее однородного материала в течение индивидуального развития большого разнообразия клеточных форм, отличающихся по строению и функции, называют процессом дифференциации. Параллельно с дифференцировкой клеток в процессе развития происходит увеличение их количества, а следовательно, увеличение массы живого вещества. Этот процесс называют ростом, который, как и дифференцировка, является одним из проявлений индивидуального развития орга-

низма. Возникающие в результате дифференцировки сложные гистологические структуры получили название тканей.

Ткань, это неклеточное вещество и клетки, которые имеют сходную структуру, возникшую на основе единства происхождения и общей функции. Следовательно, ткани состоят из клеток и их производных, а также из межклеточного, или промежуточного вещества. Промежуточное вещество является продуктом жизнедеятельности клеток. Возникнув в процессе эмбрионального развития и приобретая определенные структурные и функциональные особенности, ткани продолжают развиваться на протяжении всей жизни организма. Даже во взрослом организме наблюдается дифференцировка клеток и межклеточного вещества. В каждой ткани имеются клетки различной степени зрелости: малодифференцированные, способные к размножению и высокодифференцированные, или специализированные, выполняющие функцию данной ткани. Специализированные клетки составляют основную массу клеточного состава ткани. Продолжая функционировать, специализированные клетки постепенно стареют и погибают. Обновление (регенерация) клеток в тканях происходит в течение всей жизни организма благодаря наличию в них малодифференцированных элементов. Различают физиологическую и репаративную регенерацию. Физиологическая регенерация представляет собой естественный процесс обновления клеток, тканей и органов. Репаративная регенерация представляет собой процесс восстановления целостности тканей и органов после повреждения.

Следовательно, все многообразие гистологических структур, которые обуславливают многостороннюю деятельность организма животных, разделяют на четыре группы тканей:

1. Эпителиальная, или пограничная ткань.
2. Ткани внутренней среды, или соединительные, куда входят кровь, лимфа, собственно соединительная, хрящевая и костная ткани.
3. Мышечная ткань.
4. Нервная ткань.

Эпителиальная, или пограничная ткань

Эпителий располагается на поверхности тела, выстилая полости тела и полые внутренние органы, и входит в состав желез. Все виды эпителия выполняют защитную функцию. Эпителий кожи, например, ограждает от повреждения другие ткани организма, кишечный эпителий защищает подлежащие ткани от вредного влияния пищеварительных соков и т.д. Кроме того, кишечному эпителию характерна трофическая и секреторная функции, поскольку он принимает участие в переваривании и всасывании питательных веществ.

Эпителию желез свойственна секреторная функция, а эпителию почек – выделительная. Эпителий легких выполняет функцию газообмена.

Эпителиальная ткань состоит только из эпителиальных клеток, которые образуют сплошные пласты. Между клетками может находиться очень небольшое количество промежуточного вещества.

В эпителии всегда имеются малодифференцированные клетки, что обуславливает его высокую регенерационную способность.

Эпителий всегда располагается на соединительной ткани и отделяется от нее тонкой пластинкой – базальной мембраной. В эпителии нет кровеносных сосудов, и питательные вещества проникают к эпителиальным клеткам из соединительной ткани через базальную мембрану.

Эпителиальные клетки всегда полярны. У них различают наружную, апикальную и внутреннюю, базальную части. Ядро округлой или овальной формы и занимает чаще всего базальное положение.

Существуют три классификации эпителиальной ткани: морфологическая, физиологическая (функциональная) и филогенетическая (генетическая).

Морфологическая классификация основана на количестве слоев и форме клеток. Поскольку клетки могут располагаться в один или несколько слоев, то соответственно этому эпителий делят на однослойный и многослойный.

Однослойный эпителий различается большим разнообразием составляющих его клеток. В зависимости от формы клеток однослойный эпителий делится на плоский, низкий призматический (кубический), высокий призматический (цилиндрический), многорядный и переходный.

Характерной особенностью однослойных эпителиев является то, что все его клетки касаются базальной мембраны.

Плоский эпителий состоит из клеток иногда неправильной формы, высота которых гораздо меньше их ширины. Он выстилает полости некоторых внутренних органов, внутреннюю поверхность легочных альвеол и стенку вторичной полости тела.

Низкий призматический эпителий образован клетками, высота которых примерно равна их ширине. Он выстилает протоки многих желез, каналы почек.

Высокий призматический эпителий состоит из клеток, имеющих форму четырех-, шестигранных призм. Высота этих клеток значительно превышает их ширину. Он выстилает кишечник, желудок, почечные каналы и некоторые другие органы.

Многорядный эпителий состоит из клеток разной формы и высоты. Часть клеток призматической формы доходят до апикальной поверхности. Другие клетки, имеющие веретенообразную или треуголь-

ную форму, до свободной поверхности эпителия не доходят и внедряются между призматическими клетками.

Вследствие различной формы и величины клеток ядра располагаются на разном уровне, отчего и создается впечатление многорядности. Такой эпителий выстилает дыхательные пути, выводные протоки мужского полового аппарата и т.д.

Переходный эпителий до недавнего времени относили к многослойному эпителию, однако исследование его с помощью электронного микроскопа показало, что все его клетки имеют связь с базальной мембраной, что характерно для однослойных эпителиев. В нем различают три слоя: базальный, промежуточный и поверхностный.

Клетки базального слоя расположены на базальной мембране, довольно мелкие. Границы между клетками выражены слабо. Это малодифференцированные клетки способные к размножению.

Клетки промежуточного слоя в большинстве имеют грушевидную форму и связаны цитоплазматическими мостиками с базальной мембраной. Клетки плотно прилегают друг к другу, и границы между ними становятся более заметными.

Поверхностный слой состоит из крупных клеток уплощенной или пирамидальной формы. Вершина пирамидальных клеток обращена в сторону базальной мембраны, с которой они соединены тонкими цитоплазматическими отростками. Эти клетки имеют одно или несколько ядер. Клетки поверхностного слоя секретируют слизеподобное вещество – кислый мукополисахарид, который защищает эпителий от вредного воздействия мочи и препятствует отложению солей. Поверхностные эпителиальные клетки постепенно отмирают, слущиваются и заменяются более молодыми клетками промежуточной зоны.

Переходный эпителий выстилает почечную лоханку, мочеточники, мочевой пузырь и выводные протоки предстательной железы. Поскольку он выстилает полости и протоки, которые испытывают периодическое растяжение и спадание их стенок, то форма клеток и количество слоев эпителия может изменяться. Эта особенность эпителиальных клеток и нашла свое отражение в названии – переходный эпителий.

Разнообразие однослойных эпителиев увеличивается за счет образования ресничек на апикальной поверхности клеток. Реснички могут образовываться на разных типах однослойного эпителия, и такой эпителий называют реснитчатым, или мерцательным. Реснитчатый эпителий выстилает центральный канал спинного мозга, дыхательные пути, слизистую оболочку матки, выносящие каналы придатка семенника и т.д.

Приведенная выше классификация основана исключительно на морфологических признаках и никак не отражает их физиологических свойств. Между тем функции эпителиев весьма разнообразны. Согласно

функциональной классификации различают следующие виды эпителия: кожный, кишечный, реснитчатый, или мерцательный и железистый.

Кожный эпителий очень разнообразен по строению. У беспозвоночных он однослойный, но покрыт кутикулой, у позвоночных – многослойный. Кожный эпителий млекопитающих и человека достигает весьма значительной толщины. Для него характерно резко выраженная зависимость каждой клетки от пласта: вне пласта клетки существовать не могут и отмирают.

Кожа состоит из двух частей: соединительнотканной (дерма) и эпителиальной (эпидермис).

Эпидермис расположен на соединительной ткани, которая вдаётся в него в виде сосочков, что увеличивает питание клеток эпителия. Кожный эпителий очень плотно соединен с соединительной тканью с помощью базальной мембраны. Эпидермис состоит из трех зон: ростковой, зоны зернистых и блестящих клеток и роговой.

Наиболее глубоко расположена ростковая зона. Она имеет несколько слоев клеток. Самый глубокий слой называется базальным и состоит из высоких призматических клеток. Остальные клетки неправильной формы и имеют отростки в виде шипов. Эти клетки называются шиповатыми. По мере приближения к зернистому слою, они уплощаются.

Способностью к размножению обладают только клетки базального слоя. Они соединены между собой с помощью десмосом, в результате чего между ними имеются межклеточные щели, по которым перемещаются питательные вещества из соединительной ткани.

За ростковой зоной следует зернистая, состоящая из 3–4 рядов клеток. Зернистые клетки переходят в блестящий слой. Он состоит из 2–4 рядов клеток. В цитоплазме зернистых клеток появляются мелкие зерна кератогиалина, которые в клетках блестящего слоя сливаются в сплошную гомогенную массу. В роговой зоне кератогиалин превращается в роговое вещество кератин.

Роговая зона состоит из большого числа плотно прилегающих друг к другу роговых чешуй. Верхние чешуйки рогового слоя постоянно слущиваются, но он сохраняет свою толщину за счет постоянного ороговения нижележащих клеток. Роговая зона обладает большой упругостью, низкой теплопроводностью и слабой проницаемостью для воды. Этот слой предохраняет организм от потерь тепла и чрезмерного испарения влаги. Кроме того, роговой слой имеет кислую реакцию и представляет собой неблагоприятную среду для размножения микроорганизмов. Следовательно, роговая зона кожного эпителия имеет защитное значение.

Производными кожного эпителия являются различные роговые образования: чешуи, перья, волосы. Помимо общих роговых покровов,

имеются и местные: клюв, когти, ногти, рога (полорогих животных), копыта. Рассмотрим строения некоторых из них.

Волос закладывается у зародыша в виде эпидермального утолщения, а затем погружается в глубокие слои кожи. Первоначально зачаток имеет вид эпидермального цилиндра, расположенного под углом к поверхности кожи. В нижней части цилиндра появляется скопление мезенхимы, которая врастает в основание цилиндра и образует зачаток волосяного сосочка. В него врастают кровеносные сосуды, которые питают волос.

Часть волоса над кожей, называется стержнем, а погруженная в нее – корнем. В нижней части корень расширяется и образует волосяную луковицу. В области луковицы находятся живые клетки, которые по мере удаления от нее ороговевают.

Корень волоса расположен в волосяной сумке, которая образована эпителием и соединительной тканью. К луковице корня прикрепляется мышца, за счет которой волос может изменять свое положение относительно кожи (ошетиживание зверя).

Наружная часть волоса (стержень) образована ороговевшими клетками. Основная масса стержня представлена корковым веществом, состоящим из плотно прилегающих роговых чешуек. Между чешуйками и внутри них находится пигмент, который окрашивает волос. Снаружи стержень покрыт кутикулой (пигмента не содержит).

Волос периодически может меняться. Это, по-видимому, связано с нарушением обмена веществ в клетках луковиц, которые подвергаются ороговению. В дальнейшем редуцирующая луковица отделяется от сосочка, а в основании волосяной сумки образуется новый волос, который растет и вытесняет остатки старого.

Ноготь – это участок рогового слоя кожного эпителия, состоящий из ногтевой пластинки, ногтевого ложа, ногтевых валиков, ногтевого корня и матрицы.

Ногтевое ложе состоит из соединительной ткани и росткового слоя эпидермиса. На ногтевом ложе расположена ногтевая пластинка. Часть ногтевой пластинки, погруженная в кожу, называется корнем ногтя. На края ногтевой пластинки налегают складки кожи – ногтевые валики. Между ними и ногтевой пластинкой имеется ногтевая щель. Она особенно глубока у корня ногтя. Участок эпителия ногтевого ложа, который располагается под корнем ногтя, называется матрицей. Клетки матрицы способны к размножению и за счет их ороговения происходит рост ногтя. У человека ногтевая пластинка заменяется на новую примерно в течение 200 дней. Коготь зверей построен по такому же плану.

Кишечный эпителий выстилает внутреннюю поверхность кишечника и желудка. Он принимает участие во всасывании питательных веществ и не дает возможности проникать внутрь тела бактериям, нахо-

дящимся в пищеварительном тракте. Кроме того, кишечный эпителий предохраняет стенки кишечника от воздействия пищеварительных ферментов.

По строению кишечный эпителий однослойный высокопризматический. Для него характерно ярко выраженная полярность клеток: ядро занимает базальную часть, а над ним в строгой последовательности располагаются органоиды. Клетки связаны между собой десмосомами, благодаря чему между ними имеются щели, по которым циркулирует жидкость.

На апикальной поверхности клеток расположены микроворсинки (щеточная каемка). На поверхности одной клетки может находиться до 3000 микроворсинок, а на 1мм^2 поверхности клеток около 200 миллионов, что существенно увеличивает всасывающую поверхность клеток. Клетки кишечного эпителия быстро изнашиваются и опадают в полость кишечника. Обновление клеток происходит за счет размножения малодифференцированных элементов, находящихся в углублениях кишечной стенки, в так называемых криптах. Обновление всех клеток кишечного эпителия происходит в течение 30–36 часов.

Реснитчатый, или мерцательный эпителий выстилает полости дыхательных путей, матки, яйцеводов и т.д. На апикальной стороне клеток этого эпителия имеются тончайшие выросты – реснички, строение которых вы уже знаете из курса цитологии. Реснички способны сокращаться. Сокращение совершается ритмически и распространяется в одну сторону. При нарушении целостности эпителия движение ресничек становится беспорядочным. Сокращение происходит только во влажной среде, где создается ток жидкости в одном направлении. Приводя в движение слизь, реснички обуславливают и перемещение различных частичек: перемещение яйцеклетки по яйцеводу в сторону матки, выведение наружу пыли в дыхательных путях и т.д. По строению реснитчатый эпителий у позвоночных животных бывает призматическим и многогранным, у беспозвоночных – плоским.

Целомический эпителий развивается из мезодермы, и получил название мезотелия. Он выстилает вторичную полость – целом, которая не граничит с внешней средой. Морфологически он представлен плоским эпителием и состоит из многоугольных клеток неправильной формы. Клетки соединены между собой с помощью неровностей цитоплазматических мембран. При раздражении эпителия клетки легко выпадают из общего пласта и в образовавшиеся полости проникают фагоцитарные клетки. Они очищают очаг раздражения, после чего происходит восстановление поврежденной ткани. Следовательно, он также выполняет защитную функцию, но это происходит путем нарушения его целостности.

Клетки железистого эпителия вырабатывают и выделяют различные вещества: секреты или экскреты. Секреты – это продукты анаболи-

ческих реакций, которые необходимы организму. К ним относятся: пищеварительные соки, слизь, желчь, сальные образования, гормоны, яды и т.д. Экскреты являются продуктами катаболических реакций и подлежат удалению из организма, как пот, моча и т.д.

Железистый эпителий входит в состав желез. Секрет из желез может выделяться через протоки на поверхность тела или в полость. Такая секреция называется внешней, а железы – экзокринными. Если секрет из железы выделяется в кровь, то такая секреция называется внутренней, а железы эндокринными. Последние выводных протоков не имеют.

Морфологически железы делятся на одноклеточные и многоклеточные. Примером одноклеточных желез могут служить бокаловидные клетки кишечного эпителия. Это видоизмененные эпителиальные клетки с микроворсинками на апикальном полюсе. При накоплении секрета клетки приобретают бокаловидную форму. По мере накопления клетки секретом микроворсинки укорачиваются и исчезают. После выделения секрета из клетки, она принимает свою обычную форму, и процесс накопления секрета возобновляется. Особенно много бокаловидных клеток в стенке толстой кишки, где выделяемая слизь смазывает внутреннюю поверхность кишки, чем облегчается продвижение непереваренных частичек и склеивает их в каловые массы.

Многоклеточные железы устроены часто весьма сложно. В их состав, кроме эпителиальной, входят и другие ткани, но секретирующей способностью обладает только эпителий. По существу многоклеточные железы – это большое количество одноклеточных объединенных общим выводным протоком. В них различают секреторный, или железистый отдел и выводной проток. Секреторный отдел выстлан железистым эпителием, а выводной проток несекретирующими эпителиальными клетками.

По строению выводного протока многоклеточные железы делят на простые и сложные. Простые железы имеют не разветвленный выводной проток, а у сложных желез выводной проток разветвлен.

По строению секреторного отдела простые железы подразделяются на трубчатые, альвеолярные и трубчато-альвеолярные. Трубчатые железы имеют вытянутый секреторный отдел в виде трубки (железы дна желудка, потовые железы). У альвеолярных желез секреторный отдел в виде пузырька (железы кожи земноводных). Простые трубчато-альвеолярные железы представляют собой комбинацию из первых двух типов (слизистые железы полости рта, гортани, пищевода).

Секреторные отделы сложных желез имеют такую же форму как и у простых, поэтому выделяют сложные трубчатые железы (слезные) и сложные альвеолярные (сальные).

Выделение секрета из клеток разных желез протекает неодинаково. В связи с этим, по способу выведения секрета, железы делят на ме-

рокриновые, апокриновые и голокриновые, которые мы здесь характеризовать не будем, поскольку вы знакомы с ними из курса цитологии.

Генетическая классификация эпителия подчеркивает происхождение ее из определенного зародышевого листка. Выделяют эктодермальный эпителий (кожный), энтодермальный (кишечный) и мезодермальный (целомический).

Все виды эпителия способны к регенерации. Это обусловлено наличием малодифференцированных клеток, способных к размножению. Регенерацию эпителия мы рассмотрим на примере заживления ран кожи.

Как правило, при порезе кожи повреждается не только эпителий, но и соединительная ткань. Процесс заживления начинается с остановки кровотечения, благодаря образованию сгустка на поврежденном месте. Эпителиальные клетки, прилегающие к порезу, отмирают. Не поврежденные клетки базального слоя активно размножаются и вклиниваются между соединительной тканью и сгустком крови. В результате порез затягивается тонкой пленкой – однослойным эпителием. Затем клетки эпителия, расположенные на некотором удалении от раны, размножаются и восстанавливается типичный многослойный кожный эпителий. На границе с соединительной тканью образуется базальная мембрана. Соединительная ткань в месте пореза также восстанавливается.

Тест

1. Из каких зародышевых листков развиваются эпителиальные ткани?:

- а – эктодермы и мезодермы;
- б – мезодермы и энтодермы;
- в – эктодермы, мезодермы и энтодермы;
- г – эктодермы и энтодермы.

2. Какой эпителий называется однослойным?

- а – у которого не все клетки связаны с базальной мембраной;
- б – у которого все клетки связаны с базальной мембраной;
- в – у которого часть клеток связана с базальной мембраной;
- г – кожный.

3. Для эпителиальной ткани характерно:

- а – клетки отделены друг от друга;
- б – много промежуточного вещества;
- в – клетки плотно прилегают друг к другу;
- г – клетки не образуют сплошного пласта.

4. Питание эпителиальной ткани происходит:

- а – за счет кровеносных сосудов;

- б – из соединительной ткани через базальную мембрану;
- в – с помощью мышечной ткани.

5. Многорядный однослойный эпителий состоит из:

- а – плоских клеток;
- б – кубических клеток;
- в – клеток разной формы и высоты;
- г – цилиндрических клеток.

6. Какие слои клеток входят в состав переходного эпителия?:

- а – базальный и шиповатый;
- б – базальный, переходный и поверхностный;
- в – зернистый и блестящий;
- г – базальный, шиповатый и поверхностный.

7. Из каких зон состоит кожный эпителий позвоночных?:

- а – ростковой, зоны зернистых и блестящих клеток и роговой;
- б – ростковой и шиповатой;
- в – ростковой, шиповатой и поверхностной;
- г – ростковой и роговой.

8. Сколько слоев клеток входит в состав зернистой зоны кожного эпителия?:

- а – 2–3;
- б – 3–4;
- в – 4–5;
- г – 5–6.

9. За счет чего роговая зона кожного эпителия сохраняет постоянную толщину?:

- а – за счет деления шиповатых клеток;
- б – за счет размножения клеток базального слоя;
- в – за счет размножения клеток зернистой зоны;
- г – за счет размножения клеток блестящей зоны.

10. Волос у зародыша закладывается в:

- а – соединительной ткани кожи;
- б – эпидермисе;
- в – эпидермисе и соединительной ткани.

11. Волосяная сумка образована тканями:

- а – соединительной и мышечной;
- б – эпителиальной и мышечной;
- в – эпителиальной и соединительной.

12. Чем образован стержень волоса?
а – живыми клетками;
б – соединительнотканными клетками;
в – ороговевшими клетками;
г – живыми эпителиальными клетками.
13. Что такое матрица ногтя?:
а – это часть ногтевой пластинки погруженная в кожу;
б – это складки кожи налегающие на ногтевую пластику;
в – это участок ногтевой пластинки расположенный под корнем ногтя;
г – это ногтевое ложе.
14. По строению кишечный эпителий:
а – многослойный;
б – однослойный низкий призматический;
в – однослойный многорядный;
г – однослойный высокий призматический.
15. В течение какого времени происходит обновление кишечного эпителия?
а – за трое суток;
б – за 12 часов;
в – за 30–36 часов;
г – за 40–46 часов.
16. В каком случае движение ресничек становится беспорядочным?
а – при авитаминозе;
б – при усиленном питании;
в – при нарушении целостности эпителия;
г – при слабом питании.
17. Целомический эпителий развивается из:
а – эктодермы;
б – мезодермы;
в – энтодермы;
г – мезодермы и энтодермы.
18. Простые многоклеточные экзокринные железы – это:
а – выделяющие секрет в кровь;
б – имеющие разветвленный выводной проток;
в – имеющие неразветвленный выводной проток;
г – имеющие секреторный отдел в виде трубки.

19. Какие многоклеточные экзокринные железы называют сложными?

- а – с разветвленным секреторным отделом;
- б – с трубчатым секреторным отделом;
- в – с альвеолярно-трубчатым секреторным отделом;
- г – с разветвленным выводным протоком.

20. Какой тип секреции называется мерокриновым?:

- а – секрет выделяется без разрушения клетки;
- б – секрет выделяется с частью цитоплазмы;
- в – секрет выделяется с полным разрушением клетки;
- г – секрет выделяется с нарушением апикальной части клетки.

21. Какой тип секреции называется голокриновым?:

- а – секрет выделяется без разрушения клеток;
- б – в секрет превращается вся клетка;
- в – секрет выделяется с разрушением микроворсинок клетки;
- г – секрет выделяется с частью цитоплазмы.

ЛЕКЦИЯ № 12

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ. КРОВЬ И ЛИМФА

Ткани внутренней среды объединяют большую и разнообразную группу, в которую входят кровь и лимфа, собственно соединительная, хрящевая и костная ткани. Все эти ткани по внешнему виду очень сильно отличаются друг от друга, но, тем не менее, они действительно представляют единую группу, так как имеют единое происхождение, общий план строения и выполняют общие функции. Все эти ткани развиваются из мезенхимы – эмбриональной соединительной ткани.

Мезенхима состоит из клеток с отростками, которые близко соприкасаются друг с другом. До изучения в электронный микроскоп мезенхиму считали синтицием. Электронномикроскопические исследования показали, что между отростками имеются границы. Сетевидным строением мезенхимы определяется общая характерная особенность тканей внутренней среды, а именно расположение клеток, при котором не образуется сплошного пласта. Вторая особенность этой группы тканей заключается в наличии большого количества аморфного и волокнистого межклеточного вещества. Клетки тканей внутренней среды аполярны, то есть все их части находятся в одинаковых условиях окружающей среды.

Мезенхима вначале заполняет промежутки между зародышевыми листками и представляет среду, через которую совершается обмен веществ (трофическая функция). Однако однородность мезенхимы у зародыша сохраняется недолго. В последующем из нее выделяются участки, которые связывают ткани и органы между собой. Таким образом, к трофической функции прибавляется опорно-механическая. По этим двум функциям и различаются все виды соединительной ткани.

Кровь и лимфа выполняют трофическую функцию. Для хрящевой и костной тканей характерна опорная функция. В собственно соединительной ткани совмещаются обе эти функции.

Функциональные особенности тканей внутренней среды тесным образом связаны с их гистологическим строением. Они отражаются на форме клеток, структуре промежуточного вещества и соотношении клеточных и механических элементов. Большое количество клеток встречается в тканях трофического значения (кровь и лимфа). Механические элементы достигают большого развития в тканях, выполняющих опорную функцию (сухожилия, хрящевая и костная ткани). В собственно соединительной ткани соотношение клеточных и механических элементов меняется в зависимости от преобладания той или иной функции. Ткань, имеющая трофическое значение (рыхлая соединительная), отличается большим количеством разнообразных клеточных элементов, а плотная соединительная ткань богата волокнами.

Рассмотрим строение и функции всех видов соединительных тканей.

Кровь и лимфа

Кровь, как ткань трофического и защитного значения, состоит из жидкого промежуточного вещества – плазмы и форменных элементов: эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов. Кровь имеет ярко красный цвет, который обуславливается наличием гемоглобина, содержащегося в эритроцитах. Общее количество крови в теле взрослого человека колеблется от 4 до 7 литров, что составляет 7–7,5% веса тела. Кровь находится в непрерывном движении. Благодаря крови к тканям доставляются питательные вещества и кислород и выносятся продукты распада. Следовательно, кровь обеспечивает внутренний обмен в организме.

Защитное значение крови выражается в способности некоторых форм лейкоцитов захватывать и переваривать чужеродные тела (вредные микроорганизмы, отмершие клетки). Таким образом, очищается внутренняя среда организма. Кроме того, в крови вырабатываются антитоксические вещества, которые имеют большое значение.

Плазма крови

Плазма крови представляет собой прозрачную бледно-желтую жидкость.

По химическому составу плазма крови содержит примерно 90% воды, около 7% белков и 3% других органических и неорганических веществ (жиры, глюкоза, гормоны, ферменты, минеральные соли и продукты распада).

Плазма крови принимает участие в переносе питательных веществ в организме.

Другой характерной особенностью плазмы является ее способность к свертыванию. Это обусловлено присутствием в ней белка фибриногена. При ранении ткани растворимый белок фибриноген переходит в нерастворимый фибрин. Фибрин имеет вид тонких белых нитей, которые на ране образуют сеть, в которой запутываются форменные элементы крови, и образуется сгусток, закупоривающий рану. Для перехода фибриногена в фибрин необходимо присутствие ионов кальция и тромбина. Однако тромбина в циркулирующей крови нет, его присутствие вызвало бы свертывание крови в сосудах. В крови имеется протромбин, который под действием тромбопластина, переходит в тромбин. Тромбопластин образуется только при разрушении клеточных элементов крови и распаде тканей. Следовательно, при ранении тканей выделяется тромбопластин, который действует на протромбин и образуется тромбин. Тромбин в присутствии ионов кальция действует на фибриноген, превращая его в нерастворимый белок – фибрин. При заболевании гемофилии свертывание крови не происходит, в этом случае даже самое незначительное ранение угрожает смертельным кровотечением.

Эритроциты

Эритроциты – красные кровяные клетки – разносят по всему организму кислород и выносят углекислый газ. Перенос кислорода осуществляется при помощи дыхательного фермента гемоглобина.

У низших позвоночных эритроциты овальной формы, содержат ядро и во взрослом состоянии, но к делению не способны. Эритроциты млекопитающих ядра не содержат и имеют округлую форму (за исключением верблюда и ламы). У человека эритроциты имеют вид двояковогнутого диска. Такая форма эритроцитов человека более чем в 1,5 раза увеличивает его поверхность по сравнению с округлыми.

Однако форма эритроцитов довольно изменчива. В кровеносном русле встречаются плоские клетки или вогнутые с одной стороны. Вследствие эластичности они могут растягиваться: проходя по капиллярам, просветы которых меньше диаметра эритроцита, они растягиваются, а, попадая в более крупные сосуды, принимают свою обычную форму. Величина эритроцитов от массы тела животного не зависит, напри-

мер, у протей их диаметр равен 58 мкм, у курицы 12 мкм, у слона 8–10 мкм, у козы 4 мкм, у овцы 4,3 мкм и т.д. Диаметр эритроцита человека равен 7,5 мкм, а поверхность 125 мкм^2 . В 1 мм^3 крови у мужчин в норме содержится 5–5,5 млн., а у женщин – 4,5–5,5 млн. эритроцитов.

В организме человека насчитывается примерно 25 триллионов эритроцитов с общей поверхностью 3200 м^2 . Такое количество эритроцитов содержит суммарно около 800 г гемоглобина. Количество эритроцитов может изменяться в зависимости от климатических условий, физического состояния организма и возраста. При подъеме в горы число эритроцитов увеличивается. То же наблюдается и при увеличении физических нагрузок. У новорожденных и пожилых людей число эритроцитов повышено до 6–7 млн. в 1 мм^3 .

Эритроциты весьма чувствительны к изменению условий среды. Особенно сильно они реагируют на изменение осмотического давления. В изотонических растворах они остаются неизменными, при повышении концентрации раствора они отдают воду и сморщиваются. В растворе с концентрацией соли 0,9% они набухают. При длительном воздействии таких растворов набухшие эритроциты лопаются, и гемоглобин выходит наружу, то есть происходит гемолиз. Такая кровь имеет ярко алую окраску и называется лаковой. Гемолиз можно вызвать воздействием на эритроциты и другими факторами: хлороформом, спиртом, замораживанием и последующим оттаиванием.

Гемоглобин эритроцитов представляет собой сложное белковое соединение, в состав которого входит железо. В легочных капиллярах он легко присоединяет кислород и образует нестойкое соединение – оксигемоглобин. С током крови эритроциты разносятся по всему организму, где в тканях при слабом парциальном давлении кислорода оксигемоглобин распадается на гемоглобин и кислород. Последний диффундирует в клетку и потребляется на окислительные процессы. Там же гемоглобин присоединяет углекислый газ и образуется карбогемоглобин, который переносится в легкие и выделяется во внешнюю среду.

Продолжительность жизни эритроцитов около 3–4 месяцев, в среднем 110 дней. Полный обмен крови у человека происходит примерно в течение 200 дней.

Лейкоциты

Лейкоциты (leucos – белый) в противоположность эритроцитам характеризуются наличием ядра и способностью к амебоидному движению. Они очень разнообразны как по морфологическим признакам, так и по физиологическим функциям.

Общее количество лейкоцитов в циркулирующей крови человека равно 6–8 тыс. в 1 мм^3 . Следовательно, в среднем один лейкоцит приходится на 600–700 эритроцитов. Однако число лейкоцитов сильно колеб-

лется под влиянием различных факторов. Так, принятие пищи и физическая работа вызывают его увеличение. В связи с этим изменение количества лейкоцитов в пределах от 3 тыс. до 12 тыс. в 1 мм³ крови принято считать нормальным. Дальнейшее их увеличение приводит к состоянию, которое называется лейкоцитозом. Ввиду того, что последний может наблюдаться и при различных заболеваниях, различают лейкоцитоз физиологический и патологический. Последний более стоек, особенно при некоторых заболеваниях, и имеет большое диагностическое значение в клинике. Уменьшение количества лейкоцитов в крови называется лейкопенией; она наблюдается, например, при большой дозе ионизирующего облучения.

Лейкоциты делятся на две большие группы: гранулоциты, или зернистые лейкоциты, и агранулоциты, или незернистые лейкоциты.

Гранулоциты характеризуются: 1) неправильной формой ядра, которое обычно бывает дольчатым; 2) способностью к амебоидному движению; 3) высокой специализацией, то есть приспособленностью к выполнению определенной функции, и 4) неспособностью делиться. Все гранулоциты содержат в плазме специфически окрашивающуюся зернистость, которая заполняет почти всю клетку. В зависимости от того, какими веществами окрашивается зернистость, гранулоциты делятся на три группы: нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

Нейтрофилы в крови взрослого человека составляют 50–60% всех лейкоцитов; у новорожденных их меньше – около 50%. Это небольшие округлые клетки, диаметр их равен 9 мкм. Зернистость мелкая, едва заметная, слабо окрашивающаяся смесью кислых и основных красителей, то есть имеющая как нейтральную реакцию, поэтому эти клетки и получили свое название. Периферические части цитоплазмы зернистости не содержат. В нейтрофилах хорошо развита центросфера, в середине которой находятся две центриоли. Клеточный центр занимает центральное положение в клетке, смещая ядро к периферии.

В процессе развития нейтрофилов изменяется форма их ядра: в молодых клетках оно не сегментировано, но по мере специализации изгибается, а затем распадается на дольки, число которых доходит до 3–5, а иногда и больше. Чем старше клетка, тем более сегментировано ее ядро. Соответственно изменению формы ядра различают нейтрофилы юные, палочкоядерные и сегментоядерные. Попадая из кровеносных органов в кровеносное русло, нейтрофил продолжает дифференцироваться, поэтому в циркулирующей крови можно найти эти клетки с различным количеством долек в ядре. Дольки соединяются между собой очень тонкой перемычкой, которая не всегда видна.

Зернистость нейтрофилов представляет скопление лизосом, которые содержат гидролитические ферменты и отличаются особенно высоким содержанием кислой фосфатазы. С лизосомами связано фагоцитар-

ная деятельность нейтрофилов (способность захватывать чужеродные тела). Активно перемещаясь при помощи псевдоподий, нейтрофилы выходят из сосудов и скапливаются в очагах воспаления, т.е. в местах распада тканей и скопления бактерий. При столкновении с бактерией нейтрофил захватывает ее, и бактерия подвергается расщепляющему действию ферментов лизисом. Через короткое время после этого погибает и сам нейтрофил. Обеззараживая таким образом очаг воспаления, эти клетки имеют большое защитное значение.

На способность клеток захватывать инородные тела, попадающие в организм, впервые обратил внимание И.И. Мечников, который и назвал эти клетки фагоцитами (phagos – пожирающий и cytos – клетка), т.е. пожирателями. Нейтрофилы относятся к малым фагоцитам и называются микрофагами.

Эозинофилы по размерам несколько больше нейтрофилов: их диаметр равен 10–12 мкм. Количество этих клеток в крови очень незначительно: у человека они составляют всего лишь 3–5% всех лейкоцитов. Зернистость их цитоплазмы крупная, красится кислыми красителями. Ядро дольчатое и расположено эксцентрично. Клетки амебоидно передвигаются, но бактерий не захватывают.

Функциональное значение эозинофилов остается невыясненным, хотя установлено, что при некоторых заболеваниях (гельминтозы, скарлатина) их количество в крови увеличивается. Предполагают, что они способны обезвреживать токсины.

Базофилы имеют диаметр 8–10 мкм. В крови этих клеток еще меньше, чем эозинофилов: у человека они составляют всего лишь от 0,5 до 1% всех лейкоцитов.

Зернистость цитоплазмы у базофилов очень крупная и сильно окрашивается основными красителями. Ядро занимает в клетке центральное положение, окрашивается слабо и поэтому резко контрастирует с темноокрашенной зернистостью цитоплазмы.

Полагают, что базофилы содействуют регуляции свертывания крови и проницаемости сосудов, благодаря наличию в них гепарина.

Незернистые лейкоциты, или агранулоциты, делятся на лимфоциты и моноциты. Объединение этих двух форм в одну группу производится главным образом по отсутствию специфической зернистости в их цитоплазме. Кроме того, и те и другие обладают меньшей, чем у зернистых лейкоцитов, специализацией. Последнее особенно относится к моноцитам, которые даже сохраняют способность к делению.

Лимфоциты имеют резко выраженную базофильную цитоплазму и очень интенсивно окрашивающееся ядро. Величина их у человека колеблется от 7 до 10 мкм в диаметре. Соответственно этому различают малые, средние и большие лимфоциты.

Малые и средние лимфоциты имеют круглое ядро, которое окрашивается настолько интенсивно, что структуры ни его, ни ядрышек обнаружить нельзя. Относительное количество цитоплазмы невелико: она окружает ядро узким слоем и в малых лимфоцитах едва заметна.

Большие лимфоциты имеют ядро, окрашивающееся слабее; иногда оно бобовидной формы, если вдавлено с той стороны, где расположен клеточный центр.

В крови взрослого человека лимфоциты составляют 25–35% всех лейкоцитов, а у новорожденных и эмбрионов они являются преобладающей формой: количество их достигает 60%.

При раздражении, например, при воспалительном процессе, лимфоциты выходят из кровеносных сосудов в соединительную ткань. Они перемещаются медленнее нейтрофилов и поэтому позднее них скапливаются в очагах воспаления. Здесь лимфоциты увеличиваются в размерах и превращаются в крупные фагоциты – макрофаги. Пожирая остатки мертвых клеток и чужеродные тела, они очищают воспаленное место. Следовательно, вместе с нейтрофилами лимфоциты несут в организме защитную функцию.

Моноциты – самые крупные клетки крови: их диаметр колеблется от 12 до 20 мкм. В крови человека они составляют 5–8% всех лейкоцитов.

Моноциты – это неспециализированные подвижные клетки. При воспалительных процессах они выселяются через стенки сосудов в соединительную ткань, где превращаются в активных макрофагов, пожирающих мелкие инородные тела и некротические (nekros – мертвый) остатки.

Сравнительное исследование клеточных элементов крови показывает, что лимфоциты и моноциты менее разнообразны, чем гранулоциты, и у всех позвоночных не специализированы.

Состав крови очень тонко и правильно отражает состояние обмена веществ.

Анализ крови имеет большое практическое значение для определения состояния организма. В сочетании с другими клиническими показателями он играет существенную роль в диагностике заболеваний. Особое значение при анализе крови придается относительному количеству разных форм лейкоцитов, которая получила название лейкоцитарной формулы. У здорового человека последняя выражается в следующем виде:

Базофилы	0,5–1%
Эозинофилы	3–5%
Нейтрофилы	50–60%
Лимфоциты	25–35%
Моноциты	5–8%

Кровяные пластинки

Кровяные пластинки – это маленькие тельца неправильной формы. Количество их подвержено большим колебаниям: в 1 мм³ крови от 200 тыс. до 400 тыс.

Непостоянство формы и резкие колебания количества кровяных пластинок объясняются их высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды. Основная функция тромбоцитов – участие в свертывании крови. Продолжительность жизни кровяных пластинок 5–8 дней.

Кроветворение

Продолжительность жизни форменных элементов крови очень невелика, поэтому ежедневно часть клеток погибает и замещается новыми. Можно считать, что в кровеносном русле человека ежедневно гибнет в среднем 1/130 часть всех эритроцитов, что приводит к полному обновлению их примерно в течение четырех месяцев. В большем или меньшем количестве происходит ежедневная убыль и лейкоцитов. Установить точно продолжительность существования их очень трудно, тем более, что она подвержена значительным колебаниям. Выселяясь из сосудов в соединительную ткань, лейкоциты могут прожить различное время в зависимости от условий, в которые попадают. Так, в очаге воспаления они быстро погибают, тогда, как в других условиях могут жить в течение 12–15 дней.

Однако при нормальном состоянии здоровья общее количество функционирующих клеток изменяется очень незначительно, так как убыль их непрерывно восполняется. Замещение погибших эритроцитов и лейкоцитов происходит благодаря процессу кроветворения. Последний имеет место в течение всей жизни, но во взрослом организме, когда происходит ежедневное пополнение форменных элементов крови, существенно отличается от кроветворения эмбрионального, при котором кровь развивается как ткань.

Эмбриональное кроветворение характеризуется тем, что вместе с развитием крови происходит и формирование сосудистой системы. Процесс кроветворения начинается в стенке желточного мешка, а несколько позднее переходит в тело зародыша. В участках, где возникает этот процесс, клетки мезенхимы группируются, утрачивают типичную отростчатую форму и округляются. Такие скопления получили название кровяных островков.

В кровяных островках между клетками постепенно накапливается тканевая жидкость, которая раздвигает их. Часть клеток, расположенная по периферии островков, уплощается и превращается в зачаток будущей стенки сосуда, внутри которого образуется полость. Другая часть остается в этой полости и превращается в первичные кровяные клетки – гемоцитобласты (haema – кровь, cytos – клетка, blastos – зачаток). По-

следние отличаются резкой базофилией цитоплазмы и способностью к амёбоидному движению. Они митотически делятся и увеличиваются в количестве. Число островков быстро растёт, и они принимают вид коротких трубок, которые в конце концов сливаются в общую сосудистую систему.

При эмбриональном кроветворении развитие форменных элементов крови начинается с образования эритроцитов, которое происходит в сосудах стенки желточного мешка. Развитие лейкоцитов происходит позднее, когда функция кроветворения переходит к печени.

Образование эритроцитов начинается с накопления гемоглобина в гемоцитобластах. Этот процесс происходит только в части гемоцитобластов, тогда как остальные продолжают увеличиваться в количестве путем деления и остаются в недифференцированном состоянии. Гемоцитобласты с гемоглобином называют первичным эритробластом. Эта клетка сохраняет еще способность к делению и продолжает размножаться. Постепенно количество гемоглобина в цитоплазме увеличивается, ядро распадается, и эритробласт превращается в первичный эритроцит. Это большая, очень изменчивой формы клетка, содержащая остатки ядра. В таком виде она становится функционирующим элементом эмбриональной крови.

Образование первичных эритроцитов заканчивается на ранних стадиях развития зародыша; функционируют они только в первой половине внутриутробной жизни.

Еще до гибели первичных эритроцитов в сосудах желточного мешка начинается образование из гемоцитобластов вторичных эритробластов, которые превращаются во вторичные эритроциты. Процесс развития последних протекает более медленно, они меньше первичных эритроцитов и по внешнему виду мало чем отличаются от эритроцитов взрослого организма.

После атрофии желточного мешка кроветворение переходит в печень, где совершается вне сосудов. Источником образования эритроцитов являются те же гемоцитобласты. К концу утробной жизни окончательным местом кроветворения становится красный костный мозг, в котором развитие кровяных клеток происходит тоже вне сосудов.

Развитие лейкоцитов в эмбриональном периоде начинается с образования гранулоцитов сначала в печени, а затем в костном мозге.

Кроветворение во взрослом организме млекопитающих и человека протекает значительно медленнее, чем у эмбриона. Эритроциты и гранулоциты развиваются в красном костном мозге, лимфоциты – в лимфоидной ткани лимфатических узлов.

Образующиеся при делении гемоцитобластов клетки отличаются более мелкими размерами. Такие клетки называются эритроблантами. Они размножаются и накапливают гемоглобин.

Часть эритробластов продолжает делиться, и они становятся меньше. Те, которые по размерам приближаются к зрелому эритроциту и содержат достаточное количество гемоглобина, называются нормобластами. Другая часть остается как запас для образования следующих поколений нормобластов. Нормобласты некоторое время еще делятся, но затем эту способность теряют; они утрачивают ядро и становятся зрелыми безъядерными эритроцитами.

Кровяные клетки все время делятся, поэтому, несмотря на то что часть их продолжает дифференцироваться и специализируется, количество их на каждой стадии не уменьшается.

Таким образом, развитие эритроцитов у эмбриона совершается значительно более укороченным путем. С возрастом процесс кроветворения протекает все медленнее и дает более специализированные клетки (с возрастающим количеством гемоглобина), чем у зародышей. Таким же укороченным путем идет и первоначальное развитие лейкоцитов.

Развитие гранулоцитов во взрослом организме происходит тоже в красном костном мозге. Источником для их образования служат гемоцитобласты. Гемоцитобласты, развивающиеся в гранулоциты, называются миелоцитами. Они дифференцируются в трех направлениях, соответственно трем формам зрелых гранулоцитов, и называются миелоцитами специальными, оксифильными и базофильными.

Начальные стадии развития миелоцитов называются промиелоцитами, а позднее – метамиелоцитами. Последние по мере дифференцировки превращаются в зрелые гранулоциты.

Миелоциты делятся и увеличиваются в количестве. Одновременно с размножением происходит специальная дифференцировка цитоплазмы, которая в конечном итоге приводит к образованию зернистости, специфической для одной из трех форм гранулоцитов.

Развитие лимфоцитов у человека и млекопитающих локализовано в определенных участках – в лимфатических узлах.

Лимфоциты развиваются из гемоцитобластов, которые делятся и дают начало средним и большим лимфоцитам; малые же образуются в результате их деления. В крови циркулируют только средние и малые лимфоциты; большие остаются в лимфатических узлах, где вместе со средними составляют резерв для образования лимфоцитов, циркулирующих в крови.

Моноциты развиваются как из гемоцитобластов красного костного мозга, так и из клеток соединительной ткани.

В костном мозге развиваются гигантские клетки – мегакариоциты. Во взрослом организме они встречаются часто и в селезенке. Образуются эти клетки из гемоцитобластов, ядра которых делятся без деления цитоплазмы. К размножению мегакариоциты, по-видимому, не способ-

ны. Эти клетки легко разрушаются; считают, что отделяющиеся от них небольшие участки цитоплазмы представляют кровяные пластинки.

Несмотря на ограничение очагов кроветворения, все клеточные элементы крови развиваются из гемоцитобластов, которые происходят из мезенхимы. Последняя служит источником образования, как элементов крови, так и всех клеток соединительной ткани.

Общность происхождения всех форменных элементов крови из гемоцитобластов общепризнана. Но существуют разногласия о генетическом родстве первичных гемоцитобластов, из которых развиваются форменные элементы. Существует несколько теорий кроветворения, из которых наиболее распространены унитарная и дуалистическая.

Унитарная теория родоначальником всех клеточных форм крови считает единую клетку – гемоцитобласт. Его дифференцировка в различных направлениях определяется условиями, существующими в тканях.

Дуалистическая теория утверждает, что зернистые и незернистые клеточные элементы крови развиваются из двух различных исходных форм: лимфобласта и миелобласта (производных гемоцитобластов).

Лимфа

Лимфа состоит из жидкой плазмы, которая близка по составу к кровяной, и взвешенных в ней клеток, главным образом, незернистых лейкоцитов, среди которых преобладают большие и средние лимфоциты, а также моноциты. Как и кровь, лимфа протекает по сосудам. Последние образуют лимфатическую систему, капилляры которой слепо оканчиваются в соединительной ткани. Через стенку капилляров тканевая жидкость из тканей попадает в лимфатические сосуды, а затем в крупные вены тела.

Обогащение лимфы клеточными элементами происходит в лимфатических узлах, которые обычно располагаются группами по ходу крупных сосудов.

Кровь, лимфа и тканевая жидкость составляют внутреннюю среду организма.

Тест

1. Какова общая характерная особенность тканей внутренней среды?:

- а – клетки плотно прилегают друг к другу;
- б – клетки не образуют сплошного пласта;
- в – отсутствие промежуточного вещества;
- г – клетки полярны.

2. Каков источник эмбрионального развития крови?:

- а – внезародышевая энтодерма;
- б – эктодерма;
- в – мезенхима;
- г – париетальный листок мезодермы.

3. Какой процент от веса тела человека составляет кровь?:

- а – 8–9,5%;
- б – 6–7,5%;
- в – 9,5–10%;
- г – 7–7,5%.

4. Сколько процентов воды содержится в плазме крови?:

- а – 80%;
- б – 85%;
- в – 90%;
- г – 95%.

5. Какие функции выполняет плазма крови?:

- а – перенос кислорода;
- б – перенос питательных веществ и участие в свертывании крови;
- в – вынос углекислоты;
- г – переваривание инородных частиц.

6. Что такое гемофилия?:

- а – усиленная свертываемость крови;
- б – увеличенная скорость оседания эритроцитов;
- в – уменьшенная скорость оседания эритроцитов;
- г – неспособность свертывания крови.

7. Каким млекопитающим характерна округлая форма эритроцитов?:

- а – человеку;
- б – земноводным;
- в – рыбам;
- г – млекопитающим.

8. Какое число эритроцитов в 1 мм^3 крови у мужчин?:

- а – 4,5–5,5 млн.;
- б – 4,0–4,5 млн.;
- в – 5–5,5 млн.;
- г – 5–6,5 млн.

9. Какое число эритроцитов в 1 мм^3 крови у женщин?:

- а – 5–5,5 млн.;
- б – 4,5–5,5 млн.;
- в – 5–5,5 млн.;
- г – 5–6,5 млн.

10. Какое суммарное количество гемоглобина содержится в эритроцитах человека?:

- а – 700 г;
- б – 750 г;
- в – 800 г;
- г – 850 г.

11. Какое явление называют гемолизом?:

- а – уменьшение гемоглобина в эритроцитах;
- б – выход гемоглобина в плазму крови;
- в – увеличение гемоглобина в эритроцитах;
- г – изменение окраски гемоглобина.

12. Какую функцию выполняют эритроциты?:

- а – защитную;
- б – выносят продукты распада;
- в – разносят кислород и выносят углекислый газ;
- г – захватывают инородные частицы.

13. Какое число лейкоцитов в норме 1мм^3 крови человека?:

- а – 6–8 тыс.;
- б – 12–14 тыс.;
- в – 200–400 шт.;
- г – 1–2 тыс.

14. Какое процентное содержание нейтрофилов в крови человека?:

- а – 3–5%;
- б – 0,5–1%;
- в – 50–60%;
- г – 25–35%.

15. Какая основная функция нейтрофилов?:

- а – транспортная;
- б – трофическая;
- в – защитная;
- г – выделительная.

16. Какое процентное содержание эозинофилов в крови человека?:

- а – 50–60%;
- б – 0,5–1%;
- в – 25–35%;
- г – 3–5%;
- д – 5–8%.

17. Какое процентное содержание базофилов в крови человека?:
а – 25–35%;
б – 1–2%;
в – 0,5–1%;
г – 5–8%;
д – 10–15%.
18. Какую функцию выполняют лимфоциты?:
а – трофическую;
б – транспортную;
в – защитную;
г – выделительную.
19. Какой процент лимфоцитов в крови человека?:
а – 25–35%;
б – 5–8%;
в – 0,5–1%;
г – 50–60%.
20. Что такое лейкоцитарная формула?:
а – это относительное количество клеток крови;
б – это относительное количество разных форм лейкоцитов;
в – это количество всех форм лейкоцитов в крови;
г – это относительное количество всех клеток крови за исключением тромбоцитов.
21. Какова в норме продолжительность жизни лейкоцитов?:
а – около 4 месяцев;
б – около 30 дней;
в – 12–15 дней;
г – 2–5 дней.
22. Какова продолжительность жизни эритроцитов?:
а – 1–2 месяца;
б – 5–6 месяцев;
в – 2–3 месяца;
г – 3–4 месяца.
23. Чем отличается эмбриональное кроветворение от кроветворения во взрослом состоянии?:
а – протекает медленнее;
б – образуются клетки крови и формируются кровеносные сосуды;
в – образуются только клетки крови;
г – клетки крови образуются вне сосудов.

24. Где начинается процесс эмбрионального кроветворения?:

- а – в печени;
- б – в красном костном мозге;
- в – в стенке желточного мешка;
- г – в трофобласте.

25. Где происходит обогащение лимфы клеточными элементами?:

- а – в печени;
- б – в лимфатических узлах;
- в – в красном костном мозге;
- г – в селезенке.

ЛЕКЦИЯ № 13

СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

В организме высших животных собственно соединительная ткань занимает значительный объем. Она сопровождает кровеносные сосуды вплоть до капилляров, всегда подстилает эпителиальную ткань, заполняет промежутки между органами и тканями в органах. Соединительная ткань является средой, через которую осуществляется внутренний обмен веществ. Вместе с кровью она составляет единую систему трофического и защитного значения. В оболочках органов эта ткань приобретает еще и механическую функцию.

Гистологическая структура ткани тесно связана с преобладанием той или иной ее функции. В тканях преимущественно трофического значения очень много клеток, тогда как механические элементы промежуточного вещества развиты слабо. И, наоборот, в ткани опорного значения сильно развиты механические образования, количество клеток относительно невелико. Соответственно этому различают несколько видов собственно соединительной ткани: ретикулярную, с преобладанием клеток, рыхлую соединительную ткань, или неоформленную, в которой примерно одинаково развиты клеточные элементы и механические образования, и, наконец, плотную, или оформленную, соединительную ткань, состоящую преимущественно из механических образований с незначительным числом клеточных форм.

Механические элементы, обеспечивающие прочность соединительной ткани, очень разнообразны и развиты исключительно в промежуточном веществе. Структура последнего, наличие в нем различных волокон и их расположение (ориентированное или беспорядочное) в значительной степени определяют строение ткани.

Клеточный состав соединительной ткани очень разнообразен. Это относится как к количеству, так и к характеру клеток, что особенно про-

является в рыхлой соединительной ткани, на примере которой целесообразнее всего с ними ознакомиться.

Промежуточное вещество

Промежуточное вещество соединительной ткани позвоночных состоит из большого количества различных волокон и основного аморфного вещества.

Волокна имеют значение механических приспособлений, обеспечивающих ткани определенную прочность и эластичность. Различают три вида волокон: коллагеновые, эластические и ретикулярные.

Коллагеновые волокна обладают большой прочностью на разрыв при растяжении и составляют механическую основу соединительной ткани. Коллагеновые волокна не ветвятся, в плотной соединительной ткани они собраны в правильные пучки, в рыхлой – располагаются в разных направлениях. На свежих препаратах они, как правило, не видны, так как очень слабо преломляют свет. При разваривании ткани волокна сначала набухают, а затем растворяются и переходят в клей. На этом основано получение столярного клея из кожи животных и других частей тела, богатых коллагеновыми волокнами.

Эластические волокна в противоположность коллагеновым обладают меньшей прочностью, но зато очень упруги, легко растягиваются. Эластические волокна тонки, ветвисты и сильно преломляют свет, вследствие чего хорошо видны на живых препаратах в форме блестящих нитей. При большом скоплении эластических волокон возникает характерная для них желтая окраска.

Ретикулярные волокна простыми методами обработки выявляются плохо. Волокна эти очень тонки, коротки, при большом скоплении образуют нежную густую сетку, откуда и получили свое название (*reticulum* – сетка). Особого развития они достигают в соединительной ткани, богатой клетками, где, по-видимому, служат той механической основой, по которой перемещаются клетки.

Основное аморфное вещество, в котором располагаются волокна соединительной ткани, кажется однородным. Однако при сильной прокраске обнаруживается, что оно состоит из очень тонких пластинок, между которыми и проходят волокна. Количество аморфного вещества в ткани различно: чем богаче она клеточными элементами, тем его меньше и наоборот.

Рыхлая соединительная ткань

Рыхлая соединительная ткань характеризуется большим количеством эластических и коллагеновых волокон, которые идут в самых различных направлениях. Между ними и пластинками аморфного вещества размещаются клетки: фибробласты, гистиоциты, авденцитиальные,

менее постоянные жировые, пигментные, плазматические и разные виды лейкоцитов. Клеточный состав ткани непостоянен, что обуславливается, во-первых, неодинаковым происхождением клеток, часть которых развивается из соединительной ткани, а часть попадает из кровеносного русла; во-вторых, непрерывным развитием клеток, вследствие чего они могут быть на различных стадиях дифференцировки; в-третьих, изменением количественного состава клеток в очагах воспаления.

Фибробласт (fibra – волокно, blastos – зачаток) – основная клеточная форма соединительной ткани, встречается во всех ее видах. Это большая вытянутая клетка с длинными отростками, очень неясно контурированная.

В фибробласте резко очерчена внутренняя зернистая эндоплазма, которая окружает ядро. Периферическая эктоплазма гомогенна и очень слабо окрашивается красителями. На препаратах она видна плохо и вообще может быть обнаружена только при специальной обработке. Относительное количество эндо- и эктоплазмы в разных клетках неодинаково, что определяется главным образом возрастом фибробласта, а также функциональным состоянием и видом животного.

Ядро фибробласта обычно имеет правильную овальную форму, иногда оно слегка вогнуто с несколькими ядрышками.

Фибробласты сохраняют способность к делению, хотя продолжительность их жизни ограничена. По мере дифференцировки, выражающейся в увеличении эктоплазмы, клетка постепенно стареет и перестает размножаться. В таком специализированном состоянии она называется фиброцитом.

В нормальных условиях фибробласты принимают участие в образовании промежуточного вещества соединительной ткани. В патологических случаях, например при ранениях, они образуют рубцовую ткань. Если в организм проникает инородное тело, фибробласты принимают участие в обволакивании его и изоляции от окружающих тканей.

Гистиоцит тоже постоянная клеточная форма соединительной ткани. Он легко отличается от фибробласта резко очерченными контурами. Характерная особенность его заключается в изменчивости формы: это то удлиненная клетка, то неправильной формы с небольшими округлыми отростками. Ядро имеет неправильную форму, содержит одно или несколько ядрышек.

Благодаря непостоянству формы и разнообразию физиологических свойств гистиоциты получили большое количество названий: полибласты, блуждающие клетки в покое, нефрофагоциты и др. Все эти названия относятся к одной и той же форме, сильно изменяющиеся в зависимости от тех условий, в которых она находится.

При воспалительном процессе в организме гистиоциты активно перемещаются к очагу воспаления из соседних участков соединитель-

ной ткани. Это свойство делаться в известных условиях подвижными клетками послужило основанием для того, чтобы назвать гистиоциты блуждающими клетками в покое. В очаге воспаления они увеличиваются в размерах, приобретают способность заглатывать отмершие клетки и участки тканей. Здесь они превращаются в макрофаги, которые не отличаются от макрофагов, развивающихся из клеточных элементов крови.

Весьма важное свойство гистиоцитов – способность захватывать инородные частицы, попадающие в окружающую их среду. Так, при введении в организм краски она через некоторое время забивает цитоплазму гистиоцитов, а тканевая жидкость оказывается от нее очищенной. Захватывая инородные частицы, гистиоциты обезвреживают внутреннюю среду организма и поэтому могут, рассматриваться как выделительные клетки. Это свойство дало основание называть их нефрофагоцитами (nephros – почка).

Развиваться гистиоциты могут из ретикулярной ткани, а также из лимфоцитов и моноцитов, попадающих из крови. Благодаря такому разнообразному происхождению они имеют весьма различную форму и часто называются поэтому полибластами.

Как и фибробласты, гистиоциты находятся в соединительной ткани на разных стадиях развития. Более молодые из них отличаются меньшими размерами и, кроме того, сохраняют способность к митотическому делению.

Адвенцитиальные клетки обычно сильно удлинены, имеют тонкие, но короткие отростки и интенсивно окрашивающееся ядро. По меньшим размерам ядра они легко отличаются от фибробластов, с которыми сходны по форме. Располагаются эти клетки по ходу капилляров, около эндотелия сосудов.

Адвенцитиальные клетки вместе с молодыми фибробластами и элементами ретикулярной ткани представляют собой малодифференцированные клетки соединительной ткани, которые в зависимости от условий могут развиваться в разных направлениях. Эти клетки служат источником для образования различных клеточных форм собственно соединительной ткани, сухожилий, хряща и т.д.

Жировые клетки не являются специализированными, и их следует рассматривать как некоторое функциональное состояние малодифференцированных клеток соединительной ткани. При усиленном питании жир может накапливаться в цитоплазме, адвенцитиальных клеток, гистиоцитов и т.д. Он появляется в цитоплазме в виде мелких капель, которые постепенно занимают центральную часть клетки, оттесняя к ее стенке ядро и цитоплазму.

Количество жира в клетках непостоянно. Оно уменьшается при голодании, так как жир потребляется организмом, и увеличивается при усиленном питании. В последнем случае жировых накоплений в клетке

так много, что они приобретают вид жировой капли, окруженной тонким слоем цитоплазмы. Такие сильно измененные клетки образуют жировые дольки, иногда больших размеров. Жировые участки в организме широко распространены и обнаруживаются в подкожной клетчатке, в сальнике, брыжейке и других местах. Основное значение их заключается в сохранении запасов питательного материала. У животных, впадающих в спячку, есть особые жировые тела, за счет которых совершается их питание зимой.

В соединительной части кожи жировые дольки образуют прослойку, называемую жировой клетчаткой. Последняя уменьшает теплоотдачу организма. Кроме того, жировая клетчатка имеет механическое значение как мягкая прокладка, особенно в местах, подвергающихся сильному трению и давлению (ладонь, подошва).

Пигментные клетки у высших позвоночных и человека встречаются только в некоторых участках кожи – околоанальном, в сосках; в большом количестве они имеются в радужине и сосудистой оболочке глаза.

Плазматические клетки имеют округлую, иногда многоугольную форму. Ядро в клетке расположено эксцентрично. В цитоплазме сильно развит гранулярный эндоплазматический ретикулум, что свидетельствует об активном синтезе белка в клетке. Установлено, что плазматические клетки выделяют белок γ -глобулин; усиленное образование этого белка плазматическими клетками является защитной реакцией организма на проникновение в него чужеродного белка.

Помимо описанных клеток в рыхлой соединительной ткани попадают лейкоциты, выселяющиеся в нее через стенку кровеносных сосудов. Чаще всего встречаются лимфоциты и нейтрофилы. Особенно много этих клеток в местах воспаления.

Все виды соединительной ткани, в том числе и рыхлая, развиваются из мезенхимы. В местах развития рыхлой соединительной ткани наблюдается митотическое деление ядер и увеличение мезенхимных участков. Между клетками скапливается тканевая жидкость. Наряду с клетками, отростки которых остаются в контакте, в тканевой жидкости появляются свободные подвижные клетки, дифференцирующиеся в гистиоциты. В результате продолжающегося разрастания мезенхимы она становится более рыхлой, в ее промежуточном веществе появляются тонкие волокна – преколлагеновые. Эти преколлагеновые волокна объединяются в более толстые пучки и превращаются в типичные коллагеновые волокна.

Среди пучков коллагеновых волокон возникают эластические волокна, и промежуточное вещество мезенхимы постепенно превращается в промежуточное вещество соединительной ткани.

Одновременно с продолжающейся дифференцировкой промежуточного вещества клетки мезенхимы расходятся, их отростки удлиняются, и они превращаются в фибробласты.

В образовании промежуточного вещества соединительной ткани активная роль принадлежит фибробластам: от них непрерывно отделяется эктоплазма, которая превращается в пластинки аморфного вещества. В последнем появляются фибриллярные структуры, дифференцирующиеся потом в коллагеновые и эластические волокна. Несомненно, что неясность контуров фибробласта объясняется тем, что его эктоплазматическая часть постепенно, без резких границ переходит в пластинки аморфного вещества.

Ретикулярная ткань

Ретикулярная ткань входит в структуру печени, слизистых оболочек. Больше всего ее в кроветворных органах: красном костном мозге, лимфатических узлах, селезенке. Здесь она служит тем элементом, из которого развиваются клетки крови. Образование их начинается с того, что цитоплазматические участки с ядрами обособляются и превращаются в гемоцитобласты. Последние в зависимости от условий дифференцируются либо в эритроциты, либо в гранулоциты.

Ретикулярная ткань, как и мезенхима, имеет сетевидное строение и, до исследования в электронном микроскопе относилась к синцитиям. В цитоплазматических участках, составляющих ретикулярную ткань, расположены ядра, промежутки между ними заполнены тканевой жидкостью. Цитоплазма пронизана ретикулярными волокнами, которые составляют опорный остов ткани. Ядро округло-овальное, слабо окрашивающееся ядерными красителями. Участки цитоплазмы, содержащие ядра, при некоторых условиях могут отделяться и превращаться в свободные ретикулярные клетки.

Образование клеток из ретикулярной ткани происходит при воспалительных реакциях, когда обособившиеся ретикулярные участки преобразуются в макрофаги. При заживлении ран и образовании рубцовой ткани отделившиеся клетки становятся фибробластами. Способность ретикулярной ткани образовывать клетки, превращающиеся в зависимости от окружающих условий в разные клетки соединительной ткани, указывает на то, что она представляет ткань малодифференцированную.

Ко всему этому следует добавить еще одно свойство ретикулярной ткани, заключающееся в ее способности накапливать в цитоплазме твердые частицы, например, туши, серебра, краски и пр. и, подобно гистиоцитам, превращаться в клетки, захватывающие вредные вещества из внутренней среды организма. Таким же свойством обладает и эндотелий капилляров почек, надпочечников и многих других желез. Все элементы

соединительной ткани, обладающими общими защитными свойствами, объединяют в единый аппарат, который называют ретикулоэндотелиальной системой. Последняя выполняет мощную защитную функцию в организме.

Кровь и рыхлая соединительная ткань как единая система

Кровь и рыхлая соединительная ткань выступает как единая система особенно наглядно в процессах, происходящих при воспалении.

Попадание инородного тела в соединительную ткань или поражение ее всегда вызывает образование очага некроза – омертвевшего участка. Возникает воспалительный процесс, который начинается с появления в месте повреждения отека в результате скопления тканевой жидкости. Затем сюда выселяются клетки крови и соединительной ткани. Первыми на поражение или проникновение инородных тел реагируют нейтрофилы. Они становятся очень подвижными. Активно проходят через стенку сосудов и, амeboидно передвигаясь, направляются к месту повреждения. Если с инородным телом попали бактерии, нейтрофилы захватывают их псевдоподиями и заключают в цитоплазму. Место воспаления, таким образом, обеззараживается.

Вслед за нейтрофилами из крови выселяются лимфоциты и моноциты. Лимфоциты претерпевают очень сильные изменения: они увеличиваются в размерах. Ядро их светлеет, и они превращаются в клетки, которые ничем не отличаются от моноцитов. Все моноциты, как выселившиеся из крови, так и образовавшиеся из лимфоцитов, становятся подвижными и превращаются в активных макрофагов. Такое же превращение испытывают и некоторые клетки соединительной ткани, как например гистиоциты, до того находившиеся в покое, а также клетки ретикулярной ткани. Это приводит к скоплению в очаге воспаления большого количества макрофагов различного происхождения. Они пожирают погибшие лейкоциты и остатки мертвых клеток. Таким образом, в то время как нейтрофилы обезвреживают очаг воспаления от бактерий, макрофаги очищают его от элементов разрушенной ткани. Пока рана не будет очищена, регенеративные процессы, приводящие к ее заживлению, не начинаются.

Если организм не может уничтожить инородное тело (например, в случае попадания пули), то регенеративные процессы приводят к образованию вокруг него плотной соединительнотканной капсулы, которая прочно изолирует это тело от окружающих тканей.

При ранениях развивается рубцовая ткань, заполняющая дефект.

И в том и в другом случае принимают участие фибробласты, постоянно находящиеся в соединительной ткани. Образование промежуточного вещества рубцовой ткани происходит так же, как и при развитии соединительной ткани.

Оформленная, или плотная, соединительная ткань

Плотная, или оформленная, соединительная ткань имеет механическое значение. Преобладающим элементом в ней являются волокна, а количество клеток очень незначительно. От рыхлой соединительной ткани ее отличает правильное расположение волокон. Плотная соединительная ткань составляет основу кожи, образует сухожилия и большую часть связок.

Основа кожи состоит главным образом из коллагеновых пучков, которые, правильно сплетаясь, образуют густую сеть. Именно эта часть кожи животных используется в кожевенном производстве. В петлях сети размещаются клетки, главным образом фиброциты и значительно реже гистиоциты.

Сухожилия служат в организме для прикрепления мышц к костям и состоят из коллагеновых волокон. Среди них только в очень небольшом количестве проходят эластические волокна. Коллагеновые волокна располагаются правильными параллельными пучками всегда в том направлении, по которому происходит натяжение сухожилий. Между пучками волокон лежат клетки – фиброциты. Последние окружены аморфным веществом и образуют правильные ряды. Пучки коллагеновых волокон, отделенные рядами фиброцитов, называются пучками 1-го порядка. Группы этих пучков, окруженные рыхлой соединительной тканью, образуют пучки 2-го порядка, которые объединяются в пучки 3-го порядка, и т.д. Все сухожилие в целом одето общей соединительнотканной оболочкой. Такое правильное пучковое строение характерно для сухожилия и имеет большое физиологическое значение, обуславливая его прочность на разрыв.

В прослойках соединительной ткани, которые отделяют пучки волокон, проходят кровеносные сосуды, питающие сухожилие, нервы, и находятся малодифференцированные элементы, за счет которых оно может восстанавливаться при повреждении.

Эластические связки состоят главным образом из эластических волокон. Как и в сухожилии, волокна лежат параллельно, но пучкового расположения не обнаруживают. Прослойки рыхлой соединительной ткани между волокнами прочно связывают их в единую ткань. Эластические связки обладают большой упругостью. В организме они имеются в тех органах, которые подвергаются периодическому расширению и где, следовательно, от связок требуется не только прочность, но также значительная упругость.

Эластические волокна желтого цвета, почему связки, в состав которых они входят нередко называются желтыми связками.

Тест

1. Назовите разновидность ткани относящейся к собственно соединительной?:

- а – кровь;
- б – ретикулярная ткань;
- в – гладкомышечная ткань;
- г – эпителиальная ткань.

2. Назовите источники развития собственно соединительной ткани?:

- а – эктодерма;
- б – мезодерма;
- в – энтодерма;
- г – энтодерма и мезодерма.

3. Какой морфофункциональный признак характерен для собственно соединительной ткани?:

- а – клетки образуют пласт;
- б – развиваются из энтодермы;
- в – выполняют функцию сокращения;
- г – содержат много межклеточного вещества.

4. Какие клетки характерны для собственно соединительной ткани?:

- а – остециты;
- б – хондроциты;
- в – гистиоциты;
- г – астроциты.

5. В состав каких органов входит плотная эластическая собственно соединительная ткань?:

- а – кожи;
- б – скелетных мышц;
- в – связок;
- г – хряща.

6. В состав каких органов входит плотная коллагеновая собственно соединительная ткань?:

- а – связок;
- б – скелетных мышц;
- в – хряща;
- г – сухожилий.

7. В состав каких органов входит ретикулярная ткань?:

- а – сосудов;

- б – красного костного мозга;
- в – желтого костного мозга;
- г – скелетных мышц.

8. Какие функции выполняют фибробласты?:

- а – фагоцитоз;
- б – образование антител;
- в – образование основного аморфного вещества;
- г – выведение вредных веществ.

9. Какие функции выполняют гистиоциты?:

- а – фагоцитоз;
- б – образование рубцовой ткани;
- в – образование основного аморфного вещества;
- г – продукция антител.

10. Определите функцию плазматических клеток?:

- а – продукция антител;
- б – фагоцитоз;
- в – образование межклеточного вещества;
- г – выведение вредных веществ.

11. Из каких клеток могут развиваться гистиоциты?:

- а – фибробластов и ретикулярных клеток;
- б – эритроцитов и моноцитов;
- в – лимфоцитов, моноцитов, ретикулярных клеток;
- г – из лимфоцитов и фибробластов.

12. Где располагаются адвентициальные клетки?:

- а – по ходу капилляров;
- б – по ходу коллагеновых волокон;
- в – по ходу эластических волокон;
- г – в ретикулярной ткани.

13. Какие клетки первыми направляются к очагу воспаления?:

- а – лимфоциты;
- б – моноциты;
- в – нейтрофилы;
- г – базофилы.

14. Какая из собственно соединительных тканей имеет пучковое строение?:

- а – связки;

б – основа кожи;
в – рыхлая соединительная;
г – сухожилия.

15. Какая собственно соединительная ткань имеет желтый цвет?:
а – основа кожи;
б – сухожилия;
в – связки;
г – ретикулярная.

ЛЕКЦИЯ № 14 ХРЯЩЕВАЯ ТКАНЬ

Хрящевая ткань относится к скелетным тканям и в организме выполняет механическую функцию. Благодаря плотности промежуточного вещества хрящевая ткань достигает большой прочности. Кроме того, она обладает еще и эластичностью. Это обеспечивает более тесное соприкосновение друг с другом костей, концы которых покрыты хрящом.

Хрящ особенно широко распространен в теле низших позвоночных и в зародышах высших. У последних он образует хрящевой скелет, который только впоследствии замещается костным. Во взрослом организме человека хрящ покрывает суставные поверхности костей, из него состоят концы ребер, скелет трахеи, гортани, бронхов, ушной раковины.

Через плотное промежуточное вещество хрящевой ткани не проникают ни клеточные элементы соединительной ткани, ни кровеносные сосуды и нервы, и поэтому питание хряща осуществляется диффузно через надхрящницу, или перихондр (peri – кругом, chondros – хрящ). По структуре промежуточного вещества хрящевой ткани различают три вида хряща: гиалиновый, эластический и волокнистый.

Гиалиновый хрящ

Гиалиновый хрящ распространен наиболее широко и представляет основной вид хрящевой ткани. Он тверд, упруг и полупрозрачен. Во взрослом организме млекопитающих он образует суставные поверхности, концы ребер, скелет трахей, бронхов и т.д.

Хрящевые клетки располагаются в особых полостях промежуточного вещества. В большинстве случаев они образуют группы, состоящие из трех – пяти клеток. Эти группы получили название изогенных, так как при развитии образуются в результате деления одной клетки. Форма хрящевых клеток довольно разнообразна: то они круглые, то слегка вытянутые – овальные, то угловатые, то дисковидные. Форма клеток зависит от состояния промежуточного вещества: в молодом

хряще оно менее плотно и клетки имеют округлую форму; при старении оно уплотняется, клетки сдавливаются и становятся дисковидными и угловатыми. Электронномикроскопическими исследованиями показано, что поверхность хрящевых клеток не гладкая, она имеет зубчатый контур вследствие образования микроворсинок.

В большинстве случаев клетки в хряще одноядерные, изредка попадаются двоядерные. Ядро округлое, бедное хроматином. Каждая клетка окружена капсулой, которая, как выявлено в электронном микроскопе, образована тонкими фибриллами, концентрически расположенными вокруг клетки.

Промежуточное вещество неоднородно: в нем обнаруживаются тонкие волокна и аморфное вещество.

Волокна промежуточного вещества хрящевой ткани представлены очень тонкими коллагеновыми фибриллами, которые образуют сеть, неразличимую в световом микроскопе. Большую долю промежуточного вещества хрящевой ткани составляет аморфное вещество.

Своеобразные особенности хрящевой ткани, отличающие ее от других тканей, богатых волокнами, определяются химическими свойствами ее аморфного вещества. Оно состоит из протеинов и углеводов, которые образуют прочное соединение, называемое хондромукоидом. Неравномерное распределение хондромукоида и коллагеновых волокон обуславливает значительную прочность хряща.

Возрастные изменения хряща выражаются в накоплении известковых солей и происходит, как говорят, обызвествление. Старый хрящ становится хрупким и ломким. Обызвествлению обычно подвергаются хрящи дыхательного горла и гортани. Этот процесс начинается с глубоких слоев стареющего хряща, удаленных от источника питания – надхрящницы.

Эластический хрящ

Эластический хрящ в основном построен так же, как гиалиновый. Клетки его окружены капсулами и образуют изогенные группы. Отличие заключается в том, что в его промежуточном веществе, помимо коллагеновых фибрилл, по-видимому, сходных с фибриллами гиалинового хряща, проходят толстые эластические волокна. Эластический хрящ легко узнать по желтому цвету, характерному для его волокон. В отличие от гиалинового он менее прозрачен.

Из эластического хряща построена ушная раковина, некоторые хрящи гортани, например, надгортанник и др.

Волокнистый хрящ

Волокнистый хрящ отличается от гиалинового тем, что коллагеновые волокна в промежуточном веществе собраны в пучки, в связи с чем он имеет ясно выраженное волокнистое строение.

Волокнистый хрящ занимает промежуточное положение между гиалиновым хрящом и оформленной соединительной тканью – сухожилиями. Без резких границ он переходит, с одной стороны, в гиалиновый хрящ, а с другой, – в оформленную соединительную ткань.

Волокнистый хрящ встречается в местах прикрепления сухожилий к костям, из волокнистого хряща построены межпозвоночные диски.

Надхрящница

Надхрящница представляет тонкий поверхностный слой хрящевой ткани. В жизни хряща она играет большую роль, обеспечивая его рост и питание. Клетки надхрящницы сохраняют способность к митотическому делению. За счет их дифференцировки осуществляются рост хряща и его восстановление при повреждениях. Следовательно, образование хряща происходит за счет элементов, расположенных вне его.

Гиалиновый хрящ развивается, как и все виды соединительной ткани, из мезенхимы. Развитие начинается с уплотнения некоторых участков мезенхимы, возникающего в результате того, что мезенхимные клетки усиленно делятся и не расходятся. Появляющиеся уплотнения достаточно отчетливо обособляются от окружающей мезенхимы, они получили название скелетогенных участков. Одновременно со сближением клеток изменяются химические свойства омывающей их тканевой жидкости. В ней появляются вещества, близкие промежуточному веществу хряща (хондромукоиду), в котором позднее развиваются коллагеновые волокна. С этого момента намечаются уже две основные части хрящевой ткани: промежуточное вещество и клетки. Клетки продолжают размножаться, расти и сдавливают волокна, которые образуют уплотненные тонкие прослойки промежуточного вещества. На этой стадии развития эмбриональный хрящ очень сильно отличается от типичной хрящевой ткани. Во-первых, клетки в нем разбросаны поодиночке и не образуют еще типичных изогенных групп. Во-вторых, клеток так много, что их общий объем значительно превышает количество промежуточного вещества, которое преобладает в дифференцированном хряще.

Дальнейший рост и увеличение хрящевой закладки совершаются за счет окружающей ее мезенхимной ткани. Клетки мезенхимы делятся и, увеличиваясь в количестве, образуют уплотненный участок, в котором постепенно дифференцируется промежуточное вещество (как в скелетогенном участке), а клетки становятся хрящевыми. При увеличении объема цитоплазмы в ходе превращения мезенхимной клетки в хрящевую гладкая поверхность клетки становится зубчатой. В цито-

плазме развивается гранулярный эндоплазматический ретикулум и элементы пластинчатого комплекса, слабо развитые в недифференцированной клетке. Путем наложения на хрящевую закладку все новых и новых слоев молодой ткани происходит ее увеличение и рост хряща. Такой рост называется аппозиционным.

Наряду с аппозиционным ростом продолжается и рост внутри самой хрящевой закладки, что тоже приводит к разрастанию хряща.

Одновременно с дифференцировкой промежуточное вещество разрастается и раздвигает клетки. Последние к этому времени теряют отростки, но сохраняют еще способность к размножению. Каждая клетка путем деления дает несколько клеток, образующих изогенную группу. Именно вследствие роста внутривхрящевой закладки она превращается в типичный хрящ с характерным для него расположением клеток группами и разрастанием промежуточного вещества. Продолжающаяся дифференцировка последнего приводит к обособлению вокруг изогенных групп базофильных участков.

Рост хряща в тех частях скелета, где он остается в течение всей жизни, продолжается вместе с ростом организма и происходит за счет малодифференцированных клеток надхрящницы.

Развитие и рост эластического и волокнистого хрящей протекает так же, как гиалинового, но с той разницей, что в одном дополнительно образуются эластические волокна, а в другом – коллагеновые пучки.

Тест

1. Как происходит питание хрящевой ткани?:
 - а – за счет кровеносных сосудов;
 - б – диффузно через надхрящницу;
 - в – диффузно и за счет кровеносных сосудов.

2. Что такое изогенная группа клеток?:
 - а – это клетки в зоне молодого хряща;
 - б – это клетки, образующиеся при делении фиброцитов;
 - в – это группы из 3–5 клеток, образующиеся в результате деления одной клетки;
 - г – это группы из 6–7 клеток.

3. Какой хрящ полупрозрачен?:
 - а – волокнистый;
 - б – гиалиновый;
 - в – эластический;
 - г – волокнистый и гиалиновый.

4. Какие волокна входят в состав промежуточного вещества гиалинового хряща?:

- а – эластические;
- б – ретикулярные;
- в – коллагеновые;
- г – коллагеновые и эластические.

5. Что происходит в результате обызвествления хряща?:

- а – становится мягким;
- б – становится упругим;
- в – становится хрупким и ломким;
- г – становится мягким и упругим.

6. Какой хрящ имеет желтый цвет?:

- а – гиалиновый;
- б – эластический;
- в – гиалиновый и эластический;
- г – волокнистый.

7. Какие волокна входят в состав промежуточного вещества эластического хряща?:

- а – коллагеновые и ретикулярные;
- б – коллагеновые и эластические;
- в – ретикулярные и эластические;
- г – только эластические.

8. Чем отличается волокнистый хрящ от гиалинового?:

- а – в его составе есть эластические волокна;
- б – коллагеновые волокна собраны в пучки;
- в – коллагеновые волокна расположены поодиночке в виде сети;
- г – в его составе есть коллагеновые и эластические волокна.

9. Из какого зародышевого материала развивается хрящевая ткань?:

- а – эктодермы;
- б – мезенхимы;
- в – энтодермы;
- г – энтодермы и мезенхимы.

ЛЕКЦИЯ № 15

КОСТНАЯ ТКАНЬ

Костная ткань – одна из самых твердых в организме, по плотности ее превосходит только эмаль зуба. Из этой ткани состоит скелет позвоночных. Вместе с хрящом она обуславливает форму и механическую устойчивость тела. В черепной коробке, позвоночном канале, грудной клетке, тазе костная ткань несет защитную функцию.

В костной ткани, имеющей механическое значение, главную роль играет промежуточное вещество, которое придает ей твердость, соответствующую функциональному значению кости.

В промежуточном веществе костной ткани располагаются костные клетки – остециты (ос – кость). Они имеют своеобразную звездчатую форму, обычно слегка вытянутую и уплощенную. Ядро остецитов округлое или овальное, иногда расположено в клетке эксцентрично. В цитоплазме молодых клеток обнаруживаются митохондрии типичной для них субмикроскопической структуры, элементы эндоплазматической сети. Наличие последней свидетельствует о том, что остециты могут еще быть активными клетками.

В сформировавшейся ткани остециты – клетки высокоспециализированные, утратившие способность к делению.

Вследствие большой плотности основного вещества каждая клетка располагается в особой полости, которая точно соответствует ее форме. От полостей отходят каналы, соединяющие их в общую систему. Отростки остецитов заходят в эти каналы и у некоторых животных, например у рыб, соприкасаются.

Участки промежуточного вещества, непосредственно прилежащие к костным полостям и их каналам, коллагеновых волокон не содержат и на препаратах окрашиваются интенсивнее, чем остальное промежуточное вещество. Создается впечатление наличия оболочки вокруг полостей и каналов. Эти участки получили название ружеймановских оболочек.

Промежуточное вещество костной ткани неоднородно и состоит из основного аморфного вещества и коллагеновых волокон. В зависимости от характера их расположения различают грубоволокнистую костную ткань и пластинчатую костную ткань.

Грубоволокнистая костная ткань

Грубоволокнистая костная ткань характеризуется тем, что отдельные фибриллы или их пучки, имеющие неодинаковую толщину, располагаются в промежуточном веществе без всякого порядка, пересекаясь друг с другом в самых различных направлениях. Между ними беспорядочно разбросаны остециты. Из такой костной ткани построен

скелет низших позвоночных и скелет зародышей высших. В процессе развития последних грубоволокнистая костная ткань постепенно замещается пластинчатой.

Пластинчатая костная ткань

Пластинчатая костная ткань имеет более тонкое и сложное строение. Ее основу составляют костные пластинки, состоящие из плотных пучков коллагеновых фибрилл. Пучки имеют примерно одинаковую толщину и всегда идут в определенном направлении. Между пучками волокон располагаются остециты, сильно уплощенные и вытянутые. Характерная особенность пластинчатой костной ткани заключается в том, что фибриллы в двух смежных пластинках имеют различное направление и располагаются под углом друг к другу. Часть фибрилл переходит из одной пластинки в другую, чем обуславливается их плотное соединение. Такой сложной структурой достигается большая прочность костей.

Химический анализ показывает, что промежуточное вещество состоит из органических и неорганических соединений. Последних по количеству значительно больше. Общий анализ костной ткани показывает, что в ее состав входят: вода – 50%, жир – 15,7%, другие органические вещества – 12,45%, соли – 21,85%.

Из неорганических соединений, не считая воды, наибольший процент составляют фосфорные и углекислые соли кальция, дающие сложные соединения – кристаллы оксипатита. На электронных микрофотографиях кристаллы имеют вид игольчатых частиц, длина которых достигает 150 нм при толщине 1,5–7,5 нм. Размеры кристаллов с возрастом увеличиваются. Именно они и обуславливают твердость костной ткани. Кристаллы пронизывают все промежуточное вещество, оседая на коллагеновых фибриллах.

Если кость осторожно прокалить, то органические вещества сгорают и остаются неорганические соединения, хрупкие, но сохраняющие ее форму. При протравливании кости неорганическими кислотами кальциевые соли переходят в растворимое состояние, и остается основа, которая имеет форму и структуру кости. Такая декальцированная кость лишается твердости, легко гнется, и ее можно резать ножом.

С возрастом количество неорганических солей увеличивается, поэтому кости старых людей более хрупки и легче подвергаются переломам.

Микроскопическое строение промежуточного вещества костной ткани определяется расположением в нем коллагеновых фибрилл. Соответственно этому различают губчатое и плотное промежуточное вещество.

Губчатое вещество построено проще. Пластинки в нем образуют неодинаковой толщины перекладины, пересекающиеся между собой в различных направлениях. Расположение перекладин определяется ме-

ханическими условиями: более толстые из них, состоящие из большого количества пластинок, располагаются так, что наибольшее давление падает на их ребра. При таком строении костного вещества достигается наибольшая прочность при наименьшем весе. Промежутки между перекладинами заполнены красным костным мозгом. Из губчатого вещества построены, например, эпифизы длинных трубчатых костей.

Плотное вещество, находящееся в диафизах трубчатых костей, имеет более сложное строение. Распределение пластинок здесь определяется направлением кровеносных сосудов, которые в большом количестве пронизывают кость и расположены главным образом по ее длине. Сосуды проходят в полостях, называемых гаверсовыми каналами. Вокруг последних костные пластинки располагаются правильными, все расширяющимися кругами, образуя как бы цилиндры, вставленные один в другой.

Вся система пластинок с гаверсовым каналом в середине называется гаверсовой системой или остеонем. Трубчатая кость, богато снабженная кровеносными сосудами, состоит из большого количества плотно прилегающих друг к другу остеонов, которые располагаются вдоль ее длинной оси. В плоских костях остеоны идут параллельно их поверхности, а в телах позвонков перпендикулярно их оси.

Промежутки, остающиеся между остеонами, заполнены пластинками, которые получили название вставочных.

С наружной поверхности трубчатые кости охватываются системой наружных генеральных пластинок. Внутренние поверхности костных полостей выстилаются внутренними генеральными пластинками. Расположение генеральных пластинок, так же как и вставочных, не связано с кровеносными сосудами.

В костном веществе есть сосуды, не покрытые костными пластинками. Одни из них входят в кость через генеральные пластинки, другие соединяют гаверсовы каналы между собой, т.е. идут радиально.

Распределение губчатого и плотного вещества в различных костях не случайно и определяется функциональным значением кости, условиями давления, натяжения и т.д.

Надкостница

Вся кость, за исключением суставных поверхностей, покрыта соединительной оболочкой – надкостницей, или периостом. Последняя играет большую роль, как в нормальной деятельности костей, так и в случаях их повреждения. Она состоит из двух слоев: внутреннего и наружного.

Внутренний слой надкостницы содержит коллагеновые и эластические волокна. Между ними лежат в большом количестве скелетогенные клетки, не утратившие способности развиваться в специальные кос-

теобразовательные клетки – остеобласты (os – кость, blastos – зачаток). Особенно много таких клеток в периосте молодой растущей кости, где они, дифференцируясь, обеспечивают ее аппозиционный рост. Остеобласты – отростчатые клетки.

Местами от внутреннего слоя отходят пучки волокон, которые направляются в кость. В таких местах надкостницу трудно отделить от кости.

Наружный слой надкостницы более плотный. Он состоит из толстых пучков коллагеновых волокон, которые обуславливают его прочность. В этом слое проходят нервы и кровеносные сосуды. Отсюда они проникают в гаверсовы каналы и питают кость.

Со стороны внутренних генеральных пластинок кость выстлана тонкой соединительнотканной оболочкой – эндостом.

Костный мозг

Полости всех костей эмбриона заполняет красный костный мозг – орган кроветворения. Он состоит из ретикулярной ткани, в петлях которой располагаются кровяные клетки, находящиеся на разных стадиях развития. После рождения ребенка красный костный мозг остается лишь в эпифизах трубчатых костей, в телах позвонков и в некоторых плоских костях. В остальных местах он замещается желтым костным мозгом. Последний состоит из жировых клеток и в кроветворении не участвует.

Развитие костей

Развитие костей происходит двумя способами: 1) из эмбриональной соединительной ткани (кости черепной крышки и лицевые); 2) на месте хряща (позвоночник, кости конечностей, основания черепа и др.). В первом случае кости называются соединительнотканными, во втором – хрящевыми. В обоих случаях сущность процесса развития остается одинаковой и источником образования костной ткани служит мезенхима.

Развитие кости из эмбриональной соединительной ткани начинается раньше, чем происходит закладка ее на месте хряща.

В области образования костной ткани клетки мезенхимы очень интенсивно делятся. Так как они не расходятся, образуется плотное скопление. Одновременно с усиленным размножением клеток между ними появляется студневидное вещество с очень тонкими волокнами. Клетки сильно сдавливают волокна. Последние вследствие этого располагаются так плотно, что превращаются в тонкие прослойки. Такой вид имеет первая закладка промежуточного вещества. Процесс образования волокон продолжается. Прослойки становятся толще, и теперь уже они начинают давить на клетки и раздвигать их. В это время в закладке ясно различаются промежуточное костное вещество и будущие

остеоциты. В таком виде она уже отличается от окружающей мезенхимы и называется скелетогенной закладкой.

С момента образования в закладке остеоцитов и промежуточного вещества на ней оседают дифференцирующиеся из мезенхимы остеобласты, при участии которых образуется косное вещество. Цитоплазма остеобластов разделяется на наружный слой – эктоплазму и внутренний – эндоплазму. Первая превращается в промежуточное вещество кости. Вторая вместе с ядром или образует костную клетку, или дегенерирует, атрофируется. Промежуточное вещество закладки продолжает разрастаться, количество волокон в нем увеличивается, и они окружают остеобласты, как бы замуровывая их. Заключенные в промежуточное вещество, остеобласты постепенно теряют способность к делению и превращаются в остеоциты. Соответственно клеткам в промежуточном веществе образуются костные полости. Так как в процессе всего развития клетки остаются соединенными при помощи отростков, то и формирующиеся костные полости оказываются связанными каналцами.

Костная закладка растет за счет непрекращающейся дифференцировки расположенных на ее поверхности остеобластов. Количество последних увеличивается частично вследствие размножения уже имеющихся, а главным образом благодаря присоединению новых, образующихся из мезенхимных клеток. В результате дифференцировки остеобластов к зачатку присоединяются все новые и новые слои промежуточного вещества.

Так закладываются отдельные костные островки. Разрастаясь, они соединяются между собой и образуют губчатую массу грубоволокнистой кости. Соединительная ткань, окружающая костную закладку, превращается в периост, в котором уже можно очень скоро различить наружный слой, состоящий из более грубых коллагеновых пучков, в внутренний, богатый малодифференцированными элементами. В периост врастают кровеносные сосуды, которые сильно разрастаются, образуя густую сеть.

Грубоволокнистая костная ткань у высших позвоночных: в дальнейшем постепенно рассасывается и замещается пластинчатой. Эта перестройка происходит при одновременной деятельности двух видов клеток: разрушающих кость – остеокластов (os – кость, klastos – разбивать) и образующих ее – остеобластов. Остеокласты – это крупные многоядерные клетки с высоким содержанием в цитоплазме гидролитических ферментов.

Процесс перестройки грубоволокнистой костной ткани соединительнотканного происхождения протекает так же, как и при развитии кости на месте хряща.

Развитие кости на месте хряща протекает значительно сложнее, так как ему предшествует закладка как бы хрящевых моделей. Послед-

ние постепенно замещаются костной тканью, которая развивается так же, как в случае образования из соединительной ткани. Дифференцировка остеобластов приводит к образованию фибриллярного промежуточного вещества. При этом сначала возникает грубоволокнистая костная ткань, которая впоследствии замещается пластинчатой. Сложность процесса заключается в том, что параллельно с костеобразованием продолжается рост хряща и его разрушение.

Этот процесс удобнее всего проследить на длинной трубчатой кости, в хрящевой модели которой различают среднюю часть – диафиз и расширенные концы – эпифизы. Вся модель покрыта перихондром. Окостенение начинается в средней части диафиза. Здесь, в перихондре, появляются со стороны окружающей его мезенхимы остеобласты. Развитие костного вещества происходит описанным выше способом. Вокруг хряща оно образует кольцо, так называемую костную манжетку. Этот процесс отложения костного вещества, совершающийся в перихондре, называется перихондральным окостенением. Соединительнотканная оболочка, покрывающая молодую перихондральную кость, становится теперь уже периостом.

Манжетка растет и распространяется по поверхности хряща в направлении к обоим эпифизам. В это время к ней присоединяются новые слои костного вещества с периферических участков от периоста, в котором не прекращаются дифференцировка клеток и образование остеобластов. Накладывание этих слоев на поверхность манжетки приводит к росту кости в толщину.

На уровне образования манжетки начинаются изменения в хряще. В этом месте он оказывается изолированным от источника питательных веществ, так как покрыт теперь не надхрящницей, через которую они поступали, а молодой костной тканью. В связи с нарушением питания в хряще откладываются соли кальция и появляется так называемая точка обызвествления. Хрящевые клетки вакуолизируются, набухают и погибают. Через щели в перихондральной кости внутрь разрушающегося хряща проникает скелетогенная ткань, которая состоит из остеобластов и клеток, разрушающих хрящ, – хондрокластов. Вместе с этой тканью врастают и кровеносные сосуды. Процесс рассасывания промежуточного вещества хряща и разрушения его клеток усиливается. Образуются полости, которые заполняются разрастающейся скелетогенной тканью и кровеносными сосудами. Разрушение хряща, начавшееся в центре диафиза, распространяется в направлении к обоим эпифизам.

Около участков разрушения в хряще сохраняются клетки, способные к делению. Но так как вновь образующиеся клетки сдавливаются прослойками обызвествляющегося хряща, они не могут свободно распределяться и располагаются продольными рядами. Появляются так на-

зываемые столбики хрящевых клеток – структура, типичная для разрушающегося хряща.

Остеобласты, вросшие через перихондральную кость, оседают на остатках еще не разрушившегося промежуточного вещества хряща. Начинается костеобразование внутри хряща, называемое эндохондральным окостенением.

Теперь в развивающейся костной закладке идут параллельно уже два процесса окостенения: перихондральный – на поверхности хрящевой модели и эндохондральный – внутри нее, на месте разрушающегося хряща.

Однако в таком виде костная ткань остается недолго. Сейчас же, как только появляется эндохондральная кость, начинают свою деятельность остеокласты. Они образуются из клеток скелетогенной ткани, врастающей в хрящ. Сначала это одноядерные клетки, затем при быстром делении ядер они становятся многоядерными и высокоспециализированными. Остеокласты разрушают молодую эндохондральную кость, начиная с середины диафиза, в направлении к обоим эпифизам. Происходит образование еще больших полостей. Заполняющая их ткань превращается в ретикулярную; в ней позднее появляются гемоцитобласты, и она превращается в первичный костный мозг.

Образующаяся кость не имеет строения, которым обладают кости взрослого организма. При наслоении костного вещества оно появляется то в форме пластинок, то в виде перекладин, характерных для грубоволокнистой костной ткани. Одновременно с увеличением массы костного вещества начинается его перестройка, связанная с частичным разрушением. В нем появляются остеокласты, которые располагаются вокруг кровеносных сосудов и разрушают кость. Возникают широкие каналы, заполняющиеся мезенхимой. После этого начинают свою деятельность остеобласты, которые развиваются из мезенхимных клеток, расположенных вокруг сосудов. Образующееся при их участии костное вещество имеет теперь правильное пластинчатое строение. Развитие первых пластинок определяется направлением кровеносных сосудов: молодые волокна вытягиваются по их ходу и определяют этим направление роста всего костного вещества. Вслед за первыми пластинками появляются следующие, которые наслаиваются концентрически вокруг кровеносного сосуда. Так формируется гаверсова система первой генерации.

На этом перестройка кости не прекращается. У человека она происходит на протяжении всей жизни, но особенно активен этот процесс до тридцатилетнего возраста. Перестройка связана, во-первых, с ростом костей, а во-вторых, с изменением механической нагрузки на них. С возрастом последняя меняется и структура костей перестраивается соответственно оказываемому на них давлению. Гаверсовы системы первой генерации частично разрушаются и заменяются системами второй,

затем третьей генерации и т.д. Неразрушенные части этих систем более ранних генераций остаются между вновь образующимися остеонами в виде вставочных пластинок.

С начала нарастания костной манжетки на поверхность эпифизов в них происходят характерные изменения. Прежде всего, в этих участках перихондр перестраивается в периост. Затем в центре каждого эпифиза появляется точка обызвествления и начинается дегенерация хряща: его промежуточное вещество разрушается, а клетки набухают и погибают. Хрящевые клетки эпифиза на границе с диафизом уплотняются и располагаются правильными рядами, образуя колонки. Развивается хрящевая пластинка, клетки которой, обращенные в сторону эпифиза, сохраняют способность к делению. За счет их размножения пластинка не перестает расти. Это обуславливает рост всей кости в длину, почему пластинку и называют хрящевой пластинкой роста.

В точке обызвествления эпифиза начинается эндохондральное окостенение, которое идет в сторону эндохондрального окостенения диафиза. Распространение этих процессов навстречу друг другу приводит к постепенному сужению пластинки роста, которая, в конце концов, окостеневаает, и рост трубчатых костей в длину прекращается. У человека это происходит к 20–25 годам.

Сосуды, врастающие в эпифиз, системой пластинок не облекаются, поэтому остеоны в нем не формируются, и он состоит из губчатой кости. Поверхностная часть эпифиза остается хрящевой и растет за счет размножения клеток перихондра. В дальнейшем она превращается в суставной хрящ.

Таким образом, костеобразование на месте хряща складывается из нескольких взаимосвязанных процессов: образования костной ткани, которое начинается с момента перихондрального окостенения и продолжается во взрослом организме; изменений, происходящих при этом в хряще; длительной перестройки кости. Все эти процессы имеют весьма существенное значение для формирования кости взрослого организма, и нарушение даже одного из них приводит к ненормальному ее росту.

Одно из решающих условий правильного костеобразования – нормальное питание. Особенно это относится к развивающемуся организму. Если в крови ребенка мало кальция и фосфора, процесс обызвествления основного вещества задерживается, растущая кость становится мягкой и при незначительном давлении легко искривляется. Существенное значение имеют витамины. Одни из них действуют непосредственно, другие – косвенно на рост и развитие кости. Так, при отсутствии в пище витамина D или недостаточном его количестве задерживается образование эндохондральной кости в диафизах длинных костей. Это приводит к очень сильному разрастанию хрящевой пластинки роста, вследствие чего в месте ее расположения легко происходит перелом.

Отсутствие в пище витамина А вызывает сужение сосудов в надкостнице трубчатых костей. Это нарушает питание костеобразовательных клеток в хрящевой пластинке роста, и кости перестают расти. Существенную роль играет витамин С: при его отсутствии не образуются коллагеновые волокна, а следовательно, и костные пластинки.

Большое значение для нормального формирования костей имеет надкостница, через которую осуществляется их питание. При участии надкостницы происходит образование костного вещества в период роста кости и во время восстановительных процессов в ней.

Хорошо известно, что переломленные кости человека срастаются. Если умело свети их части, то восстановление происходит без дефекта. Оно объясняется частичной регенерацией, так как соединение кости осуществляется не за счет ее разрастания: в месте перелома начинается усиленное размножение клеток надкостницы; ее молодая ткань врастает между концами сломанной кости и соединяет их. В заполненное клетками надкостницы место проникают кровеносные сосуды и вслед за этим, начинается интенсивное костеобразование при участии остеобластов. Вновь образовавшаяся ткань отличается большой плотностью, хотя и не имеет остеонного строения.

Помимо описанной частичной регенерации, наблюдается и полная. Например, у хвостатых земноводных при восстановлении отрезанных конечностей развиваются и типичные для них кости.

Тест

1. Что придает твердость костной ткани?:
 - а – костные клетки;
 - б – промежуточное вещество;
 - в – остеобласты;
 - г – остеобласты и остеоциты.
2. Какую форму имеют остеоциты?:
 - а – овальную;
 - б – веретеновидную;
 - в – звездчатую;
 - г – пирамидальную.
3. Как располагаются коллагеновые фибриллы в грубоволокнистой костной ткани?:
 - а – вдоль кровеносных сосудов;
 - б – в различных направлениях без видимого порядка;
 - в – в одном направлении;
 - г – в сторону наибольшего давления на кость.

4. В состав скелета каких животных входит грубоволокнистая костная ткань?:

- а – низших позвоночных и зародышей высших позвоночных;
- б – высших позвоночных;
- в – высших позвоночных и их зародышей;
- г – низших и высших позвоночных.

5. Чем образуются кристаллы оксиапатита?:

- а – органическими веществами;
- б – органическими и неорганическими веществами;
- в – фосфорными и углекислыми солями кальция;
- г – фосфорными и углекислыми солями калия.

6. Какой формы и длины кристаллы оксиапатита?:

- а – округлой, 150 нм.;
- б – овальной, 120 нм.;
- в – игольчатой, 150 нм.;
- г – звездчатой, 150 нм.

7. Что такое декальцинированная кость?:

- а – это кость, протравленная органическими кислотами;
- б – это кость, прокаленная на огне;
- в – это кость, протравленная неорганическими кислотами;
- г – это кость, выдержанная в органических или неорганических кислотах.

8. Почему кости старых людей более хрупкие и легко подвергаются переломам?:

- а – в связи с увеличением содержания неорганических солей;
- б – в связи с увеличением содержания органических соединений;
- в – в связи с увеличением содержания неорганических кислот;
- г – в связи с уменьшением содержания неорганических солей.

9. Как располагаются перекладины в губчатом промежуточном веществе?:

- а – по ходу кровеносных сосудов;
- б – в сторону наибольшего давления на кость;
- в – в различных направлениях, но толстые ориентированы в сторону наибольшего давления на кость.

10. Чем определяется направление пластинок в плотном промежуточном веществе?:

- а – расположением клеток;

- б – формой кости;
- в – направлением кровеносных сосудов;
- г – размерами кости.

11. Что такое остеон?:

- а – это костная клетка;
- б – это система наружных генеральных пластинок;
- в – это гаверсов канал с расположенными вокруг него расширяющимися кругами пластинками;
- г – это костная клетка с расположенными вокруг нее пластинками.

12. Какие пластинки называются вставочными?:

- а – которые располагаются вокруг гаверсова канала;
- б – которые располагаются с наружной поверхности кости;
- в – которые располагаются с внутренней поверхности кости;
- г – которые заполняют промежутки между остеонами.

13. В каком слое надкостницы проходят нервы и кровеносные сосуды?:

- а – в наружном;
- б – внутреннем;
- в – в наружном и внутреннем;
- г – в диафизе в наружном, в эпифизах во внутреннем.

14. Какие кости называются соединительнотканными?:

- а – развивающиеся из хряща;
- б – развивающиеся из эмбриональной соединительной ткани;
- в – развивающиеся из ретикулярной ткани;
- г – развивающиеся из мезенхимы и ретикулярной ткани.

15. Какие клетки участвуют в развитии костной ткани?:

- а – остециты;
- б – остеокласты;
- в – остеобласты;
- г – остециты и остеобласты.

16. Какие клетки принимают участие в разрушении костной ткани?:

- а – остеобласты;
- б – остеокласты;
- в – остециты;
- г – хондрокласты.

17. При недостатке какого вещества происходит сужение кровеносных сосудов и задержка роста кости?:

- а – кальция и фосфора;
- б – витамина Д;
- в – витамина А;
- г – витамина С.

ЛЕКЦИЯ № 16

МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Мышечная ткань осуществляет двигательные процессы внутри организма. Например, передвижение крови в сосудах, пищи в кишечнике, перемещение организма или его частей в пространстве, выполнение механической работы, некоторые опорные функции (например, обеспечивающие устойчивость организма при различных его положениях). Вся эта многообразная деятельность мышечной ткани определяется основным ее свойством – сократимостью. Последняя зависит от наличия в ткани особых протоплазматических образований в виде тончайших нитей – миофибрилл, которые способны то укорачиваться и утолщаться, то удлиняться и утончаться.

Мышечную ткань делят на гладкую и поперечнополосатую. Они различаются по происхождению, структуре составляющих элементов и функциональным особенностям. Различия в структуре послужили основанием для названия: в гладкой мышечной ткани миофибриллы однородны, в то время как в поперечнополосатой мускулатуре они состоят из светлых и темных участков – дисков, различных по химическим и физическим свойствам. Правильное чередование дисков в смежных миофибриллах обуславливает общую поперечную исчерченность мышц.

Гладкая мышечная ткань у позвоночных входит в состав кожи и стенок внутренних органов: кишечника (начиная со средней части пищевода), мочеполовых выводных протоков, желез и сосудистой системы (кроме сердца). Гладкие мышцы характеризуются малой утомляемостью, но сокращения их медленны и длительны.

Из поперечнополосатой мышечной ткани построены мускулатура скелета, мышцы языка, глаз, глотки, верхней части пищевода, гортани. В противоположность гладким поперечнополосатые мышцы сокращаются быстро, энергично, но скорее утомляются.

Особое место занимает сердечная мышца. По часто формальному признаку – поперечной исчерченности составляющих ее миофибрилл – она относится к группе поперечнополосатых. Однако функциональные особенности, строение и происхождение отличают ее от обеих групп

мышц. Таким образом, следует различать не только гладкую и поперечнополосатую мускулатуру, но и сердечную.

Гладкая мышечная ткань

Структурным элементом гладкой мышечной ткани служит гладкомышечная клетка. Обычно она имеет длинную веретеновидную форму. Только в некоторых органах, например в стенке мочевого пузыря, эти клетки обладают отростками.

Гладкомышечные клетки небольшие: длина их колеблется от 60 до 250 мкм, при диаметре от 2 до 20 мкм. Однако в некоторых органах их длина не превышает 15–20 мкм, тогда как в стенке беременной матки достигает 500 мкм.

Гладкомышечная клетка содержит одно ядро. В веретеновидных клетках оно вытянутое, палочковидное и при их сокращении штопорообразно скручивается и укорачивается. Гладкомышечная клетка содержит все органоиды характерные для всех клеток. Цитоплазму заполняют миофибриллы, которые проходят вдоль клетки. Плазматическая мембрана гладкомышечной клетки построена по типу элементарной мембраны.

Клетки образуют пучки различной толщины. В пучке клетки располагаются так, что расширенная часть одной из них соприкасается с суженными частями соседних.

В пучках и между ними проходят тонкие прослойки соединительной ткани с большим количеством нежных коллагеновых и эластических волокон. Последние благодаря своим пружинящим свойствам способствуют возвращению в исходное положение растягивающихся мышечных пучков. По соединительной ткани проходят нервы и кровеносные сосуды.

Сокращение гладкомышечных клеток совершается ритмически и очень медленно. С этим и связана высокая сопротивляемость их утомлению.

Гладкая мышечная ткань развивается из мезенхимы. В той части мезенхимы, где она закладывается, клетки сильно вытягиваются и сближаются, располагаясь в одном направлении. Ядра тоже вытягиваются и принимают типичную для них палочковидную форму. С этого момента мезенхимная закладка уже ясно разделяется: одна ее часть состоит из удлинённых веретенообразных клеток – миобластов, которые превращаются в мышечные клетки, другая – развивается в межклеточные соединительнотканые прослойки. В миобластах начинается дифференцировка миофибрилл, количество которых возрастает до тех пор, пока они не заполнят всю цитоплазму. Увеличение мышечной закладки происходит за счет дифференцировки присоединяющихся мезенхимных клеток продолжающих размножаться.

При повреждении гладкая мускулатура может восстанавливаться. Новообразование клеток, по-видимому, происходит из недифференцированных соединительнотканых элементов – производных мезенхимы. В связи с этим можно считать, что всюду, где имеются малодифференцированные элементы соединительной ткани, возможно новообразование клеток гладкой мускулатуры.

Поперечнополосатая мышечная ткань

Структурным элементом поперечнополосатых мышц служит уже не клетка, а волокно, которое легко можно изолировать при мацерации.

Волокно имеет форму цилиндра с ровной, гладкой поверхностью и с закругленными концами. В мышце волокна располагаются продольно, причем длина их различна и достигает в некоторых случаях 12,5 см. В коротких мышцах она совпадает с их длиной, в длинных же волокна обычно заканчиваются, не доходя до их конца. Толщина волокон колеблется от 10 до 100 мкм. Снаружи мышца покрыта сарколеммой (sarcos – мясо, lemma – оболочка). Плазматическая мембрана сарколеммы через определенные промежутки вдается в цитоплазму (саркоплазму) волокна, пересекая его. Образующаяся таким образом система поперечных трубочек получила название Т-системы. Подобная структура способствует быстрому распространению импульса в мышечном волокне.

Основную массу мышечного волокна составляют миофибриллы, расположенные в цитоплазме, которая в мышечном волокне получила специальное название саркоплазмы. В волокне много ядер, число которых в зависимости от длины волокна доходит до нескольких десятков и даже сотен. Но, несмотря на это, общая масса ядер по сравнению с массой волокна невелика.

Ядра обычно овальной формы, иногда слегка вытянуты, с небольшим содержанием хроматина. В мышечных волокнах птиц, млекопитающих и человека ядра занимают периферическое положение. Что касается низших позвоночных и всех беспозвоночных, то у одних ядра лежат по всей толще волокна, у других занимают исключительно центральное положение.

При исследовании в электронном микроскопе в саркоплазме обнаружена хорошо развитая система трубочек и цистерн, ограниченных мембранами. По сходству строения с эндоплазматическим ретикулумом других клеток ее называют саркоплазматическим ретикулумом. В нем синтезируется гликоген и содержатся ионы кальция. Трубочки и цистерны ретикулума располагаются вдоль мышечного волокна в определенной связи с миофибриллами. В местах прохождения трубочек Т-системы компоненты саркоплазматического ретикулума вступают с ними в тесный контакт, и возникает единая проводящая система.

В мышечном волокне обнаруживается большое количество митохондрий, называемых здесь саркосомами. Высокое содержание в них окислительных ферментов определяет важную роль саркосом, как и митохондрий других клеток, в окислительном обмене и образовании энергии. Саркосомы имеются в мышцах любого типа, но количество их различно: чем выше двигательная активность мышцы, тем интенсивнее в ней обмен веществ и тем больше саркосом.

В цитоплазме имеются различные включения. Особенно много гликогена – основного источника энергии при сокращении мышц. Обнаруживается также жир.

Наиболее важным в функциональном отношении структурным элементом служат миофибриллы, которые обуславливают сократимость. В поперечнополосатых мышцах в отличие от гладких они неоднородны. Строение поперечно-полосатых миофибрилл вы знаете из курса цитологии.

Строение скелетной мышцы. Так же как и сухожилие, поперечно-полосатая скелетная мышца имеет сложное пучковое строение. Группы мышечных волокон объединяются в пучки сначала 1-го, а затем 2-го, 3-го и следующих порядков. Между пучками 1-го порядка находится рыхлая соединительная ткань, которая прочно связывает их между собой. Пучки 2-го и следующих порядков объединяются уже более плотными прослойками соединительной ткани, которая переходит в плотную оболочку, покрывающую всю мышцу в целом. По соединительной ткани проникают кровеносные сосуды, питающие мышцу, и нервы, которые передают раздражение. Таким образом, мышца состоит из структурных элементов – мышечных волокон и соединительной ткани и имеет значение органа.

Соединение мышцы со скелетом осуществляется при помощи сухожилий.

Величина мышц постоянно изменяется. От упражнения они становятся толще. Тонкое гистологическое исследование показало, что при увеличении мышцы утолщаются отдельные мышечные волокна, но количество их остается то же. Если мышца не функционирует, например, при перерезке нерва, она делается тоньше и постепенно атрофируется вследствие истончения ее волокон. При временном прекращении работы мышца атрофируется частично, и работоспособность ее легко восстанавливается.

Развитие поперечнополосатых мышц

Развитие поперечнополосатых мышц у разных животных протекает неодинаково. Однако источником их образования является один и тот же материал миотомов, и только некоторые мышцы головы, подобно гладким мышцам, образуются из мезенхимы.

Мышечные волокна формируются из миобластической ткани, в клетках которой – миоблестах – происходит усиленное размножение ядер без деления цитоплазмы. В результате получается многоядерное волокно, а в его цитоплазме появляются миофибриллы, сначала однородные. Позднее в саркоплазме обнаруживаются тонкие перегородки, расположенные через определенные интервалы и перпендикулярно волокнам. Она развиваются в мезо- и телофрагмы. Затем уже начинается дифференцировка светлых и темных дисков в миофибриллах.

Первоначально миофибриллы лежат только в периферических участках развивающегося волокна; увеличиваясь в количестве, они заполняют все волокно. Ядра, располагающиеся сначала в центре, перемещаются затем на периферию. Так образуется типичное поперечнополосатое волокно. Врастающая между развивающимися волокнами соединительная ткань образует прослойки.

Регенерация поперечнополосатой мускулатуры протекает двумя способами: либо путем образования почки, либо путем дифференцировки специальных мышечных элементов, называемых миоблестами.

В первом случае из саркоплазмы и ядер на конце поврежденного волокна образуется почка. Ядра в почке усиленно размножаются, почка увеличивается и врастает в очаг повреждения вместе с соединительной тканью. Постепенно в почке начинают дифференцироваться миофибриллы, которые соединяются с концами неразрушенных старых миофибрилл.

Во втором случае происходит образование миобластов из разрушающихся мышечных волокон. Миобласты путем деления ядер превращаются в многоядерные удлинённые образования. В последних начинается дифференцировка фибрилл, и они превращаются в типичные мышечные волокна, замещающие поврежденный участок.

Однако полная регенерация поперечнополосатых мышц происходит только у низших позвоночных – рыб и земноводных. У млекопитающих она хотя и наблюдается, но оказывается ограниченной.

Строение сердечной мышечной ткани

По структуре сократительных элементов сердечная мышца сходна с поперечнополосатыми, хотя по своим физиологическим свойствам от них и отлична: она, как гладкая мускулатура, обладает свойством ритмического сокращения. Кроме того, сердечная мышца отличается и некоторыми особенностями строения. Ее своеобразная структура заключается в наличии так называемых вставочных полосок, идущих поперек мышечных волокон. Полоски эти проходят через группы миофибрилл на разном уровне, образуя своеобразную сетевую структуру. Долго оставался неясным и спорным вопрос о значении вставочных полосок. Он разрешен электронной микроскопией, установившей, что полоски образованы плазматическими мембранами двух смежных мышечных клеток,

разделенных межклеточным пространством. Миофибриллы через этот слой не проходят, и нет никаких признаков их непрерывного перехода из одной клетки в другую. Таким образом, подтвердилось предположение о том, что территории, ограниченные вставочными полосками, представляют отдельные клетки.

В клетках сердечной мышцы млекопитающих имеется одно ядро в центре клетки, около него расположены элементы пластинчатого комплекса. Для этих клеток характерно высокое содержание саркоплазмы с большим количеством саркосом и гликогена, что связано с непрерывной активностью сердечной мышцы и интенсивностью протекающих в ней метаболических процессов.

Тест

1. Какая мышечная ткань участвует в перемещении организма в пространстве?:

- а – гладкая;
- б – поперечнополосатая;
- в – сердечная;
- г – гладкая и поперечнополосатая.

2. Из каких источников развивается мышечная ткань?:

- а – эктодермы;
- б – энтодермы;
- в – мезодермы;
- г – склеротома.

3. Из какого эмбрионального зачатка развивается скелетная мышечная ткань?:

- а – из мезенхимы;
- б – из дерматома;
- в – из склеротома;
- г – из миотома.

4. Что входит в состав саркомера?:

- а – диск А и диск I;
- б – половина диска I, диск А и половина следующего диска I;
- в – диск А и половина диска I;
- г – диск I и половина диска А.

5. Какой белок входит в состав тонких миофиламентов?:

- а – актин;
- б – кератин;
- в – миозин;
- г – коллаген.

6. Какой белок входит в состав толстых миофиламентов?:
а – коллаген;
б – кератин;
в – актин;
г – миозин.
7. Какая ткань расположена между мышечными волокнами скелетной мускулатуры?:
а – ретикулярная;
б – рыхлая соединительная;
в – плотная соединительная;
г – сухожилия.
8. Какие органоиды содержатся в клетках мышечной ткани?:
а – тонофибриллы;
б – нейрофибриллы;
в – миофибриллы;
г – реснички.
9. Чем отличается сердечная мышечная ткань от других мышечных тканей?:
а – наличием миофибрилл;
б – наличием общих органоидов;
в – наличием вставочных пластинок;
г – наличием гликогена.
10. Мышечная ткань характеризуется утомляемостью, медленными и длительными сокращениями. Какая это ткань?:
а – поперечнополосатая;
б – гладкая;
в – сердечная;
г – гладкая и сердечная.
11. Клетки какой мышечной ткани имеют одно ядро?:
а – поперечнополосатой;
б – поперечнополосатой и гладкой;
в – поперечнополосатой и сердечной;
г – гладкой и сердечной.
12. Что такое Т-система?:
а – это эндоплазматическая сеть;
б – это вставочные диски;
в – это цитоплазматическая мембрана, пронизывающая цитоплазму;
г – это пластинчатый комплекс.

13. За счет чего происходит регенерация поперечнополосатой мускулатуры?:

- а – образования почки и миобластов;
- б – образования миоцитов;
- в – за счет соединительной ткани;
- г – за счет миоцитов и миобластов.

ЛЕКЦИЯ № 17

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная система приспособливает действия всего организма как целостной системы к постоянно изменяющимся условиям среды. Через нервную систему устанавливается связь различных органов тела между собой.

Как мы уже знаем, способность отвечать на внешнее раздражение – одна из функций живого. Ответная реакция организма на внешнее раздражение, осуществляемая при помощи нервной системы, называется рефлексом. Путь, по которому проходит возбуждение, называется дугой рефлекса.

При помощи рефлексов происходит приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды.

Нервная система прошла длительную эволюцию в процессе филогенетического развития животных: одновременно с повышением их организации шло усложнение нервной системы и форм ответных реакций на воздействие внешней среды.

Первичные чувствительные клетки появляются в эктодерме и энтодерме кишечнополостных. Просто дифференцированные и рассеянные по всему телу, они образуют диффузную нервную систему.

Усложнение такой примитивной нервной системы шло в направлении концентрации нервных элементов в определенной части тела и привело к образованию нервных центров, которые у примитивно устроенных животных располагаются в нервных стволах.

В дальнейшей эволюции происходит скопление нервных клеток в нервных узлах (ганглиях), которые образуют цепочечную нервную систему беспозвоночных.

У хордовых развивается нервная трубка, которая состоит из головного и спинного мозга. Нервная система подразделяется на центральный отдел, включающий головной и спинной мозг и содержащий огромное количество нервных клеток разного типа, и на периферический отдел, в состав которого входят нервы и концевые аппараты. Небольшое количество нервных клеток скапливается в нервных узлах – ганглиях, которые находятся в разных частях тела и входят в периферический отдел нервной системы. Кроме того, нервную систему делят на

соматическую, иннервирующую органы движения, и вегетативную, которая иннервирует все внутренние органы. Обе части неразрывно связаны в своей деятельности.

Нервная система состоит из элементов, приспособленных для восприятия нервных раздражений и их передачи в организме. Основным элементом ее служит нервная клетка – нейрон. Нейрон всегда обладает отростками, которые выполняют роль проводников возбуждения. При помощи отростков нейроны осуществляют связь между органами и центральной нервной системой. Кроме того, различают нейроглию – вспомогательную ткань опорного и трофического значения.

Нейрон – это сложно устроенная высокоспециализированная клетка, которая воспринимает раздражения, перерабатывает их и передает различным органам тела. Сложное функциональное значение нейрона обуславливает особенности его строения. В нем различают тело и отростки: аксон (axis – ось) и дендриты (dendron – дерево).

Тело нейрона содержит плазму, ядро, органоиды и специальные структуры, присущие только ему.

Аксон, или нейрит, бывает в клетке один. Он отличается большой длиной, которая измеряется сантиметрами и может достигнуть 1–1,5 м. Это тонкий отросток приблизительно одинаковой толщины на всем протяжении. От него отходят боковые отростки – коллатерали. Его конец распадается на короткие тонкие веточки.

Дендриты представляют собой менее длинные отростки, сильно ветвящиеся. Они продолжают тело нейрона и отходят от него широким, быстро сужающимся основанием. Число их бывает различно.

Морфологическая характеристика нейрона определяется прежде всего количеством отходящих от него отростков. По этому признаку различают нейроны: мультиполярные – с большим количеством отростков; биполярные – с двумя отростками; униполярные – с одним отростком. Униполярные и биполярные клетки обычно круглые или овальные, в то время как мультиполярные имеют неправильную многоугольную форму.

Мультиполярный нейрон имеет отростки, которые отходят в разные стороны, причем среди них всегда различают один аксон, остальные – дендриты. Последних может быть настолько много, что они по объему иногда в несколько раз превышают объем тела нейрона. Примером типичной мультиполярной клетки может служить двигательный нейрон спинного мозга.

Биполярный нейрон обладает отростками, отходящими от его противоположных полюсов. По одному из этих отростков – дендриту – возбуждение проводится с периферии в клетку, а по другому – аксону – направляется в мозг. Примером биполярных нейронов могут служить чувствительные клетки в органах обоняния и в сетчатке глаза позвоночных, клетки Пуркине мозжечка и т.д.

Униполярный нейрон имеет всего лишь один отросток, который на некотором расстоянии от клетки распадается на две ветви. Одна из них направляется к какому-либо органу, а другая – в центральную нервную систему. При развитии нейрона закладываются два отростка, которые впоследствии срастаются своими основаниями, и первоначально биполярный нейрон превращается в ложноуниполярный. Эти нейроны характерны для спинальных ганглиев высших позвоночных.

Ядро в нервной клетке круглое или овальное и почти всегда занимает центральное положение. Особенность зрелых нервных клеток заключается в их неспособности к митотическому делению.

Органоиды в нейронах содержатся в большом количестве, что связано, по-видимому, с высокой активностью этих клеток. Из органоидов, общих для всех клеток, хорошо развит пластинчатый комплекс и большое количество митохондрий. В некоторых клетках мозжечка обнаруживаются центриоли, они отсутствуют в большинстве нейронов коры головного и спинного мозга, очевидно, в связи с их неспособностью к митотическому делению.

Из включений много гликогена и липидов. Специфическими образованиями нервной клетки являются тигроидное вещество и нейрофибриллы.

Тигроидное вещество, или вещество Ниссля находится в теле нервной клетки и в основаниях дендритов, в аксонах не обнаруживается. При исследовании в световом микроскопе тигроид выявляется в виде глыбок или зерен. Крупные глыбки придают цитоплазме пятнистый вид. С помощью электронного микроскопа установлено, что тигроидное вещество представляет собой мощно развитый эндоплазматический ретикулум такой же структуры, как и в других клетках. Ретикулум состоит из системы мембран, ограничивающих цистерны с большим количеством рибосом. Высокое содержание в них РНК обуславливает базофилию тигроида. В нем содержится и белок.

Тигроидное вещество – обязательное образование нервной клетки, легко меняющееся в зависимости от ее функционального состояния. Хорошо известно, что, например, при переутомлении нервной системы количество этого вещества резко уменьшается, причем сначала оно исчезает из дендритов, а затем из тела клетки. При особо сильном возбуждении нейрона тигроид может исчезнуть совсем. Закономерное уменьшение тигроида и изменение его положения в нервных клетках наблюдается также в результате патологических процессов. Это дает основание рассматривать количество тигроида, форму его глыбок, характер их расположения как показатели физиологического состояния нейрона.

Нейрофибриллы на гистологическом препарате имеют вид очень тонких нитей, расположенных в теле клетки и ее отростках. В живых клетках они трудноразличимы, и поэтому видимые в световом микро-

скопе фибриллярные структуры некоторые ученые рассматривали как артефакты гистологической обработки. Электронной микроскопией установлено, что фибриллярные элементы нервной клетки, аксона и дендритов состоят из трубочек диаметром 20–30 нм. Кроме того, обнаруживаются и более тонкие нити – нейрофиламенты – толщиной 10 нм. При фиксации нейротрубочки и нейрофиламенты, по-видимому, сливаются в пучки, на которых при импрегнации (специальная обработка коллоидным серебром) откладываются зерна серебра, и они легко обнаруживаются при исследовании в световом микроскопе в виде фибрилл. В теле нейрона и в дендритах нейрофибриллы образуют густую сеть. В аксоне они, переплетаясь между собой, вытягиваются по его длине.

Характер расположения нейрофибрилл в клетке иногда изменяется: вместо густой сети они образуют отдельные пучки. Возможно, что тот или иной порядок расположения связан с физиологическим состоянием клетки, хотя данных для решения этого вопроса очень мало. Известно, что в нейронах бешенных животных нейрофибриллы образуют пучки. Но такое же расположение этих нитей наблюдается и в нейронах животных, впадающих в зимнюю спячку. Поскольку животные, находящиеся в различных состояниях, имеют одинаковое распределение нейрофибрилл, постольку оно не может служить специфическим признаком, указывающим на определенное состояние нервной клетки.

Нейроглия

В состав нервной системы входит, как уже указывалось, и вспомогательная ткань опорно-трофического значения, которая называется нейроглией. По морфологическим и физиологическим свойствам, а также по происхождению нейроглию делят на макроглию и микроглию.

Макроглия, как и вся нервная система, развивается из эктодермы. В состав макроглии входят астроглия, олигодендроциты и эпендима.

Астроглию образуют характерные звездчатые клетки – астроциты, небольшие по размерам, с длинными радиально расходящимися тонкими отростками. Ядро в них округлое, иногда овальное, для него характерно отсутствие ядрышка. В цитоплазме обнаруживаются органоиды, общие для всех клеток, но эндоплазматический ретикулум развит слабо.

Астроциты делятся на волокнистые и протоплазматические. В цитоплазме первых содержатся пучки фибрилл. Волокнистые астроциты свойственны белому веществу мозга, а протоплазматические – серому.

Астроциты располагаются очень густо, вследствие чего их отростки сильно переплетаются и образуют подобие нежного волокна, в котором лежат нейроны. Таким образом, астроциты имеют опорно-механическое значение. Но они выполняют и трофическую функцию, по ним к нейронам поступают питательные вещества.

Олигодендроглия образована мелкими клетками, которые в отличие от астроцитов характеризуются небольшим количеством коротких отростков. Клетки олигодендроглии располагаются близ тела нейрона и его отростков, образуя вокруг них плотные скопления. В них обнаружен хорошо развитый эндоплазматический ретикулум, что указывает на активный синтез клетками белков. Функции клеток олигодендроглии разнообразны: при их участии осуществляется питание нейронов, происходит синтез белковых и липидных веществ, существенна роль этих клеток в процессах восстановления нервов.

Клетки эпендимы выстилают канал спинного мозга и желудочки мозга. Эпендима хорошо развита у низших позвоночных и на ранних стадиях развития высших позвоночных. Составляющие эпендиму клетки обычно вытянутые, плотно прилежащие друг к другу. На поверхности клетки, обращенной в полость канала, имеются реснички. Эпендима составляет опорный остов нервной ткани.

Микроглия состоит из небольших круглых или слегка вытянутых клеток с короткими отростками. Эти клетки способны к активному перемещению и заглатыванию различных отмерших элементов и посторонних частичек, т.е. ведут себя как типичные фагоциты, выполняющие в нервной системе защитную функцию.

Нервные волокна

Тела нервных клеток образуют серое вещество головного и спинного мозга, а также нервные ганглии позвоночных и беспозвоночных животных. Связь центральной нервной системы и ганглиев с органами осуществляется при помощи проводящих элементов – нервов, основу которых составляют нервные волокна. Главную часть нервного волокна образуют осевой цилиндр, представляющий собой аксон.

Осевой цилиндр обычно одет оболочками, которые в некоторых волокнах обуславливают их весьма сложное строение. Но вместе с тем бывают и голые осевые цилиндры. Среди оболочек особенно выделяется толстая мякотная оболочка. В зависимости от наличия или отсутствия ее нервные волокна делятся на мякотные и безмякотные.

Безмякотное нервное волокно, включает несколько осевых цилиндров окруженных шванновскими клетками. Миелина, входящего в состав мякотной оболочки, эти волокна не содержат. Осевые цилиндры волокна погружены как бы в желобок шванновской клетки, при этом ее цитоплазма и плазматическая мембрана охватывают осевой цилиндр и соединяются над ним. Вместе их срастания образуется двойная плазматическая мембрана – мезаксон. Аксон и окружающая его шванновская клетка – морфологически два самостоятельных образования, их мембраны разделены щелью шириной 10–15 нм. Однако физиологически они тесно связаны.

Шванновская клетка у высших позвоночных одноядерная, в ее цитоплазме обнаружены хорошо развитые компоненты гранулярного эндоплазматического ретикулума, мембраны пластинчатого комплекса и большое количество митохондрий. Наличие этих органоидов указывает на высокую активность этих клеток. Последнее имеет большое значение в отношениях между безмякотными волокнами и шванновскими клетками, которые на всем протяжении окутывают волокно, препятствуя его соприкосновению с окружающей средой.

Мякотное нервное волокно периферической нервной системы состоит из одного осевого цилиндра и расположенных вокруг него шванновских клеток. Характерная особенность этих волокон заключается в наличии в них сильно преломляющего свет липоидного вещества – миелина, который образует вокруг осевого цилиндра мякотную – миелиновую – оболочку.

Миелиновая оболочка примыкает непосредственно к осевому цилиндру и окружает его как чехликом. Предполагается, что она выполняет роль изолятора. Этим объясняется большая скорость проведения нервных импульсов миелинизированными нервными волокнами. Через определенные промежутки миелиновая оболочка прерывается, обуславливая образование сегментов. Места перерывов называются перехватами Ранвье. Перехват Ранвье образуется в месте соединений шванновских клеток, в котором отсутствует миелин. Каждый миелиновый сегмент пересекается воронкообразными целями, идущими в косом направлении от наружной поверхности оболочки к внутренней. Они называются шмидтлантермановскими насечками. В зависимости от длины миелинового сегмента количество шмидтлантермановских насечек бывает различным. Миелиновая оболочка состоит из концентрически расположенных липоидных и белковых слоев.

Мякотные нервные волокна, так же как и безмякотные, встречаются и в центральной нервной системе, и в периферической.

В нерве может быть множество волокон только мякотных или, наоборот, только безмякотных. Есть нервы, в состав которых входят и те и другие. Весь нерв в целом покрыт соединительной оболочкой, внутри нерва соединительная ткань образует прослойки.

Соединение нейронов между собой

Нейроны, рассмотренные нами как отдельные единицы нервной системы, функционируют не изолированно. Они соединяются между собой и образуют единую систему, которая передает возбуждение от рецепторов в центральную нервную систему и из нее в различные органы.

В настоящее время установлено, что передача нервных импульсов осуществляется при контакте нейронов через синапсы. Следовательно, общее признание получила нейронная теория.

Специализированные зоны контакта как нейронов между собой, так и нейронов с клетками исполнительных органов получили название синапсов (sinapsis – соединение). В месте контакта нейронов между собой или с другими клетками плазматические мембраны контактирующих клеток разделены реально существующим пространством – синаптической щелью – шириной 20–30 нм. В световом микроскопе она не видна. Одна мембрана, граничащая с синаптической щелью, называется пресинаптической, другая – постсинаптической. При образовании синапса концевой участок аксона на некотором расстоянии от иннервируемой клетки теряет миелин и расширяется в пресинаптический мешочек. Мешочек содержит синаптические пузырьки диаметром 30–50 нм и митохондрии. Таково субмикроскопическое строение пресинаптической части синапса. Другая его часть – постсинаптическая – ни пузырьков, ни митохондрий не содержит. Такая структура синапсов соответствует данным физиологических наблюдений об одностороннем характере проведения возбуждения между нейронами.

Передача возбуждения в синапсах связана с выделением особого химического вещества – медиатора. Оно накапливается только в пресинаптических пузырьках и освобождается в достаточном количестве при стимуляции пресинаптического аксона. Медиаторы выходят из пузырьков в синаптическую щель, и быстро диффундирует к постсинаптической мембране, вступая в контакт с ее компонентами. Медиаторы осуществляют передачу импульса с нейрона на нейрон, с нейрона на мышечные элементы или секреторные клетки.

Концевые нервные аппараты

Связь нейронов с различными тканями и органами устанавливается при помощи нервных волокон, которые образуют в них концевые нервные аппараты или нервные окончания.

Нервный процесс в периферических органах и тканях состоит, с одной стороны, из восприятия концевым аппаратом раздражения, которое вызывается воздействием на него различных видов энергии: световой, механической, тепловой и др. С другой стороны, нервный процесс проявляется в передаче вызванного раздражением процесса возбуждения в центральную нервную систему, а из нее в разные органы, которые тем или иным образом отвечают на внешние раздражения. Эти ответные реакции могут быть двигательными или секреторными.

Приспособления, которые воспринимают раздражение, называются рецепторными аппаратами или чувствительными нервными окончаниями, а нервы, проводящие возбуждение, – чувствительными. Реализация нервных импульсов осуществляется эффекторными аппаратами (двигательными нервными окончаниями), а проведение возбуждения к ним происходит по двигательным нервам.

Концевые нервные аппараты представляют сложные образования: в их состав входят не только нервные волокна, но также и ткани, в которых они оканчиваются. Структура концевых аппаратов очень разнообразна, так как меняется в зависимости от ткани, в которой они находятся.

Эффекторный аппарат может быть рассмотрен на примере двигательной бляшки. В ее образовании участвуют волокно поперечнополосатой мышцы и разветвления в нем осевого цилиндра мякотного нервного волокна, которое здесь теряет миелин. Для двигательной бляшки характерно отчетливое разграничение нервной и мышечной частей. Разветвления аксона в местах соприкосновения с мышечным волокном погружаются в углубления, образованные сарколеммой. Между плазмой аксона и саркоплазмой имеется разграничительная мембрана сложного субмикроскопического строения. Она состоит из плазматической мембраны нервных окончаний и сарколеммы, разделенных промежуточным слоем. В концевых нервных разветвлениях обнаруживается скопление митохондрий и мелких пузырьков, аналогичных синаптическим. Наличие их указывает на несомненное сходство структуры двигательной бляшки со структурой синапса. Плазматическая мембрана разветвлений аксона и сарколемма представляют соответственно пресинаптическую и постсинаптическую мембраны, разделенные, как и в синапсе, синаптической щелью.

В гладких мышцах двигательная иннервация осуществляется безмякотными нервными волокнами. Разветвления последних оканчиваются утолщениями на мышечной клетке (на уровне ядра), но внутрь ее не проникают.

Рецепторные аппараты, воспринимающие раздражения, расположены в поперечнополосатой мускулатуре, коже, во всех органах тела. Концевые разветвления нервных волокон могут быть или свободными, или инкапсулированными, т.е. заключенными в особые соединительнотканые капсулы.

Чувствительные концевые аппараты в поперечнополосатой мышце представлены так называемыми мышечными веретенами. В их состав обычно входит несколько мышечных волокон, которые окружаются соединительнотканной капсулой. Врастающие под нее нервные волокна теряют мякотную оболочку, сильно разветвляются и густой сетью окружают мышечные волокна. В чувствительных аппаратах концевых расширений выявлено образование с высоким содержанием в них митохондрий и мелких пузырьков. Плазматическая мембрана аксона тесно соприкасается с сарколеммой, но никакого слияния аксоплазмы с саркоплазмой не происходит. Таким образом, и в структуре чувствительного концевого аппарата обнаруживаются черты сходства со структурой синапса.

Инкапсулированные концевые аппараты, которые встречаются в глубоких слоях кожи и в соединительнотканых оболочках внутренних органов, например в плевре, брыжейке, связках, называются тельцами Фатер – Пачини.

Фатер-пачиниево тельце состоит из чувствительного нервного окончания и большого количества цилиндрических пластинок. В наружной части тельца – капсуле – они расположены концентрически, во внутренней – колбе – билатерально. Пластинки, как предполагают, соединительнотканного происхождения. Чувствительное нервное волокно, приближаясь к капсуле, теряет свои оболочки и входит в колбу в виде голого осевого цилиндра. В месте контакта осевого цилиндра с внутренней пластинкой колбы обнаружено концевое расширение с многочисленными пузырьками, около 50 нм в диаметре, и митохондриями.

Кроме фатер-пачиниевых телец, к инкапсулированным окончаниям относятся и другие аппараты, которые в некоторых тканях достигают еще более сложного строения.

Рефлекторная дуга

Рассмотренные тканевые элементы нервной системы обуславливают сложную деятельность организма. Они образуют нейронные связи, благодаря которым осуществляется рефлекс – ответная реакция организма на внешнее раздражение. Простейший рефлекс осуществляется в аппарате спинного мозга без участия головного. Реакция начинается с раздражения чувствительного нервного окончания на периферии и возникновения в нем возбуждения, которое и передается в спинной мозг, где перерабатывается в двигательный импульс, направляемый к мышце или железе.

Простейший рефлекс осуществляется при участии трех типов нейронов: чувствительных, связующих и моторных.

Чувствительные нейроны, воспринимающие раздражение, находятся у высших позвоночных и человека в спинальных ганглиях, или узлах, располагающихся по обеим сторонам спинного мозга. Строму узлов составляет соединительная ткань, в которой группами размещаются чувствительные униполярные клетки. Единственный отросток, представляющий Т-образный вырост их тела, разветвляется на два отростка. Один из них, более длинный, направляется по спинномозговому нерву на периферию. Здесь он заканчивается чувствительным концевым аппаратом, который воспринимает раздражение. Другой отросток, более короткий, входит в спинной мозг и служит проводником в него возбуждения от чувствительного концевого аппарата. В белом веществе этот центральный отросток разветвляется, причем одна его ветвь направляется вверх, в другая – вниз. Пройдя некоторое расстояние, обе ветви

входят в серое вещество и заканчиваются на телах нейронов, называемых связующими, вставочными или промежуточными.

Связующие нейроны – это небольшие мультиполярные клетки со сравнительно короткими и малоразветвленными дендритами. Их единственный аксон выходит в белое вещество и разделяется здесь на две ветви, одна из которых направляется вверх, а другая – вниз. В выше- и нижележащих отделах спинного мозга они опять заходят в серое вещество и вступают в контакт с двигательными, или моторными, нейронами.

Моторные нейроны располагаются в передних рогах серого вещества отдельными группами, которые называются ядрами. Это самые крупные клетки спинного мозга. Они принадлежат к мультиполярным и, в противоположность связующим, отличаются сильно разветвленными дендритами. Их аксон выходит из спинного мозга по переднему корешку и направляется к мышце. Следовательно, двигательный импульс по волокнам этих клеток попадает к исполнительному органу, который и совершает работу. На этом заканчивается путь того чувствительно импульса, который возникает в рецепторе.

Развитие и регенерация элементов нервной системы

Нервная система развивается из эктодермы. На ранних стадиях развития стенка нервной трубки состоит из одного слоя цилиндрических клеток, границы которых видны довольно отчетливо. Вскоре, однако, вследствие усиленного размножения клеток стенка становится многослойной. Границы клеток при этом исчезают, и образуется многоядерный синцитий. Внутренняя часть его называется эпендимой. Для нее характерно более или менее радиальное расположение удлиненных ядер. Последние усиленно делятся, и часть их перемещается в толщу боковых стенок нервной трубки. Здесь начинается дифференцировка нейрального синцития на первичные нервные клетки – нейробласты и первичные клетки нейроглии – спонгиобласты.

Нейробласты имеют круглую или грушевидную форму. Первые признаки их дифференцировки выражаются в образовании фибрилл, с момента появления которых уже можно говорить о формировании специальных нервных клеток. Одновременно с дифференцировкой фибрилл развиваются отростки.

Закладка аксона появляется в виде небольшого булавовидного выроста, который довольно быстро растет. Дендриты обычно закладываются немного позднее и, не вырастая сильно в длину, начинают ветвиться около тела клетки. С образованием отростков нейробласт превращается в нейрон с одним аксоном и разным количеством дендритов.

Дендриты остаются короткими отростками, в структуре которых с момента их закладки существенных изменений не происходит. Аксон, который в дальнейшем принимает участие в образовании нервного во-

локна, на первых стадиях развития представлен только осевым цилиндром, лишенным оболочек. Таким он остается недолго: его окружают со всех сторон клетки, выселяющиеся из нервной трубки и превращающиеся в шванновские клетки. При развитии мягкотного волокна из плазматических мембран шванновских клеток начинается образование миелиновых пластинок, окружающих аксон.

Спонгиобласты идут на образование макроглии. Одна часть этих клеток остается в эпидерме и дает выстилку спинномозгового канала, другая – дифференцируется в многоотростчатые астроциты, которые составляют синцитиальную строму мозга.

У высших животных все нейробласты, появляющиеся в нервной закладке, превращаются в нейроны – высокоспециализированные клетки. Восстановление утраченных нейронов в центральной нервной системе неизвестно. Однако некоторые специализированные элементы обладают частичной восстановительной способностью. Например, отростки нейронов способны восстанавливаться после повреждения.

Что касается нейроглии, то она и во взрослом состоянии содержит малодифференцированные клетки, способные к размножению и развитию в течение всей жизни.

Тест

1. Из каких эмбриональных источников развивается нервная ткань?:

- а – энтодермы;
- б – мезодермы;
- в – мезенхимы;
- г – эктодермы.

2. Сколько отростков имеет униполярный нейрон?:

- а – один;
- б – два;
- в – много;
- г – не имеет отростков.

3. Какие типы нейронов наиболее распространены у млекопитающих?:

- а – униполярные;
- б – биполярные;
- в – мультиполярные;
- г – псевдоуниполярные.

4. Где локализуется тигроидное вещество в нервной клетке?:

- а – в аксонах и дендритах;

- б – в теле клетки и у основания дендритов;
- в – в основаниях дендритов;
- г – в теле клетки и в основании аксона.

5. Какой структурой образовано тигроидное вещество?:

- а – пластинчатым комплексом;
- б – скоплением рибосом;
- в – гранулярной эндоплазматической сетью;
- г – скоплением лизосом.

6. Какими структурами клетки образованы нейрофибриллы?:

- а – диктиосомами пластинчатого комплекса;
- б – нейрофиламентами;
- в – тонофиламентами;
- г – лизосомами.

7. Как располагаются нейрофибриллы в теле нервной клетки у здорового организма?:

- а – пучками в одном направлении;
- б – пучками в разных направлениях;
- в – беспорядочно;
- г – упорядоченно.

8. Каковы источники развития макроглии?:

- а – энтодерма;
- б – париетальный листок спланхнотома;
- в – эктодерма;
- г – висцеральный листок спланхнотома.

9. Каковы источники развития микроглии?:

- а – энтодерма;
- б – эктодерма;
- в – париетальный листок мезодермы;
- г – мезенхима;
- д – висцеральный листок мезодермы.

10. Чем отличается мякотное нервное волокно от безмякотного?:

- а – отсутствием миелина;
- б – наличием шванновских клеток;
- в – наличием миелина;
- г – наличием нескольких осевых цилиндров.

11. Сколько осевых цилиндров содержится в мякотном нервном волокне?:

- а – два;
- б – много;
- в – один;
- г – три.

12. Какую роль выполняет миелиновая оболочка?:

- а – проводит нервный импульс;
- б – выполняет роль изолятора;
- в – защищает осевой цилиндр;
- г – замедляет проведение нервного импульса.

13. Сколько осевых цилиндров содержится в безмякотном нервном волокне?:

- а – один;
- б – много;
- в – вообще нет.

14. Где локализованы митохондрии в синапсе?:

- а – в пресинаптической мешочке;
- б – в постсинаптической мешочке;
- в – в пре- и постсинаптической мешочках;
- г – в синаптической щели.

15. Каким химическим веществом передается возбуждение в синапсе?:

- а – ферментом;
- б – медиатором;
- в – гормоном;
- г – гормоном и медиатором.

16. Сколько типов нейронов принимает участие в простой рефлекторной дуге?:

- а – два;
- б – четыре;
- в – три;
- г – один.

17. Где в спинном мозге локализуются двигательные нейроны?:

- а – в задних рогах серого вещества;
- б – в передних рогах серого вещества;
- в – в столбах белого вещества.

ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ

1. Предмет и методы эмбриологии. Задачи и значение эмбриологии.
2. Основные закономерности эволюции организмов. Закон зародышевого сходства и биогенетический закон.
3. Строение сперматозоидов. Форма, продолжительность жизни, приспособления к оплодотворению яйцеклеток.
4. Строение яйцеклеток. Типы яйцеклеток.
5. Строение семенников.
6. Строение яичников.
7. Сперматогенез. Распределение хромосом при сперматогенезе.
8. Оогенез. Распределение хромосом при оогенезе.
9. Оплодотворение. Биологическое значение полового размножения.
10. Искусственное осеменение и его значение. Партеногенетическое развитие.
11. Дробление. Правила дробления. Борозды дробления.
12. Типы дробления. Влияние среды на дробление.
13. Характеристика бластулы. Типы бластул.
14. Процесс гастрюляции. Типы гастрюляции. Образование зародышевых листков.
15. Способы образования мезодермы.
16. Дифференцировка зародышевых листков.
17. Особенности развития ланцетника.
18. Особенности развития рыб.
19. Развитие амфибий.
20. Развитие рептилий и птиц.
21. Особенности развития млекопитающих.
22. Типы плацент.
23. Предмет и методы гистологии. Связь гистологии с другими дисциплинами. Основные этапы развития гистологии.
24. Определение ткани. Тканевые структуры и их компоненты.
25. Общая характеристика эпителиальных тканей (строение, функции, происхождение).
26. Типы эпителиальных тканей и их морфофизиологическая классификация.
27. Роговые образования кожи.
28. Филогенетическая классификация эпителиальных тканей.
29. Функциональная классификация эпителиальных тканей.
30. Железистый эпителий. Классификация желез. Типы секреции.
31. Виды соединительных тканей и их общая характеристика.
32. Общая характеристика крови. Плазма крови и ее значение.
33. Строение и функции эритроцитов и тромбоцитов.
34. Лейкоциты, их строение и функции.

35. Классификация лейкоцитов. Характеристика гранулоцитов.
36. Строение и функции агранулоцитов.
37. Эмбриональное кроветворение.
38. Кроветворение во взрослом состоянии. Теории кроветворения.
39. Собственно-соединительная ткань. Общая характеристика и функции.
40. Строение и функции рыхлой соединительной ткани.
41. Ретикулярная ткань. Эндотелий.
42. Плотная соединительная ткань коллагенового типа.
43. Плотная соединительная ткань эластического типа.
44. Общая характеристика хрящевой ткани. Строение гиалинового хряща.
45. Строение волокнистого и эластического хрящей.
46. Общая характеристика костной ткани. Грубоволокнистая костная ткань.
47. Пластинчатая костная ткань. Строение и функции. Надкостница и ее значение.
48. Надкостница и ее строение.
49. Развитие кости из мезенхимы.
50. Развитие кости на месте хряща. Регенерация кости.
51. Общая характеристика и классификация мышечной ткани.
52. Гладкая мышечная ткань. Ее морфология и функции.
53. Поперечно-полосатая мышечная ткань. Строение и функции.
54. Морфологические и функциональные особенности сердечной мышечной ткани.
55. Общая характеристика нервной ткани. Нейроны и их классификация.
56. Строение мякотных и безмякотных нервных волокон.
57. Строение рефлекторной дуги.
58. Нейроглия. Классификация, строение и функции.
59. Соединение нейронов между собой.
60. Строение концевых нервных аппаратов.
61. Развитие и регенерация элементов нервной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Мануилова Н.А. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1973.
2. Антипчук Ю.П. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1973.
3. Рябов К.П. Гистология с основами эмбриологии. – Мн.: Вышэйшая школа, 1990.
4. Кирпичникова Е.С., Левинсон Л.Б. Практикум по общей гистологии. – М., 1962.
5. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. – М., 1970.
6. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического строения тканей и органов. – М., 1961.

Дополнительная

1. Иванов И.Ф., Ковальский П.А. Цитология, гистология, эмбриология. – М., 1969.
2. Новиков А.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1984.
3. Гистология. Под ред. В.Г. Елисеева, проф. Ю.И. Афанасьева, проф. Ю.Н. Копаева, проф. Н.А. Юриной. – М., 1972.
4. Кнорре А.Г. Краткий очерк эмбриологии человека. – Л., 1967.
5. Кацнельсон З.С., Рихтер И.Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. – М., 1963.
6. Фалин Л.И. Атлас микрофотографий по нормальной гистологии и эмбриологии. – М., 1957.
7. Алов И.А., Брауде А.И., Аспиз М.Е. Основы функциональной морфологии клетки. – М., 1969.

СОДЕРЖАНИЕ

Вступление	3
Примерный план лекций	4
Лекция № 1. Предмет и методы эмбриологии. Строение половых клеток и желез	5
Лекция № 2. Размножение и оплодотворение половых клеток	13
Лекция № 3. Дробление. Типы бластул	21
Лекция № 4. Гастрюляция и способы образования мезодермы	28
Лекция № 5. Развитие ланцетника	35
Лекция № 6. Развитие рыб	40
Лекция № 7. Развитие земноводных	44
Лекция № 8. Развитие рептилий и птиц	51
Лекция № 9. Развитие млекопитающих	60
Лекция № 10. Предмет и методы гистологии. Краткие историче- ские данные	71
Лекция № 11. Общая характеристика тканей. Эпителиальная ткань ...	76
Лекция № 12. Общая характеристика соединительных тканей. Кровь и лимфа	88
Лекция № 13. Собственно соединительная ткань	102
Лекция № 14. Хрящевая ткань	112
Лекция № 15. Костная ткань	117
Лекция № 16. Мышечная ткань	128
Лекция № 17. Нервная ткань	135
Вопросы к экзамену	148
Список литературы	150