

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ П.А. СТОЛЫПИНА»**

---

**В.В. СЕМЧЕНКО, Н.В. ГОЛЕНКОВА, Н.В. СТРЕЛЬЧИК**

**АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ  
И ГИДРОБИОНТОВ**

**Часть 2. ГИСТОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ  
И ГИДРОБИОНТОВ**

**ОМСК 2014**

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ П.А.СТОЛЫПИНА

---

В.В. СЕМЧЕНКО, Н.В. ГОЛЕНКОВА, Н.В. СТРЕЛЬЧИК

АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ  
И ГИДРОБИОНТОВ

Часть 2. ГИСТОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТ-  
НЫХ И ГИДРОБИОНТОВ

Одобрено ученым советом факультета пищевых технологий  
в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по  
специальности 260200.62 – Продукты питания животного  
происхождения

ОМСК 2014

УДК 619:611-018:636  
ББК 45.266  
С 30

Рецензенты: Мкртчян О.З. - доктор биологических наук, профессор кафедры биологии ГБОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»; Лютикова Т.М. - доктор биологических наук, профессор кафедры биологии ГБОУ ВПО «Омская государственная медицинская академия»

**С 30**

**Семченко В.В., Голенкова Н.В., Стрельчик Н.В.** Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов. Ч. 2. Гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов: Учебное пособие / Под ред. В.В.Семченко. – Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А.Столыпина, 2014. - 119 с., ил.

ISBN 978-5-89764-426-1

Пособие разработано на основе авторской программы учебной дисциплины «Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов» в соответствии с государственным образовательным стандартом для специальности 260200.62 – «Продукты питания животного происхождения». Содержит материал по цитологии, основам сравнительной эмбриологии, общей и частной гистологии сельскохозяйственных животных и гидробионтов.

Рекомендуется в качестве учебного пособия для студентов аграрных и ветеринарных вузов по специальности 260200.62 – «Продукты питания животного происхождения»; также может использоваться для освоения учебной дисциплины во время самостоятельной работы.

ISBN 978-5-89764-426-1

УДК 619:611-018:636  
ББК 45.266

© Семченко В.В., Голенкова Н.В., Стрельчик Н.В., 2014

© ФГБОУ ВПО «ОмГАУ им. П.А.Столыпина», 2014

© Издательство ФГБОУ ВПО «ОмГАУ им. П.А.Столыпина»

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	5
Введение.....	7
Глава 1. Цитология.....	8
1.1. Ядро.....	8
1.2. Цитоплазма и её органеллы.....	8
1.3. Плазмолемма.....	11
1.4. Деление клеток.....	12
Контрольные вопросы и задания.....	13
Глава 2. Сравнительная эмбриология .....	14
2.1. Половые клетки. ....	16
2.2. Этапы эмбриогенеза. Зародышевые листки и их дифференцировка.....	19
2.3. Развитие птиц.....	23
2.4. Ранние стадии развития млекопитающих.....	27
2.5. Развитие, строение и функциональное значение внезародышевых оболочек. Типы плацент.....	29
Контрольные вопросы и задания.....	33
Глава 3. Общая гистология .....	34
3.1. Эпителиальные ткани.....	34
3.2. Соединительные ткани.....	37
3.3. Волокнистые соединительные ткани.....	37
3.4. Ткани со специальными свойствами.....	39
3.5. Скелетные ткани.....	40
3.6. Кровь и лимфа.....	43
3.7. Кроветворение и иммунитет.....	44
3.8. Мышечные ткани.....	49
3.9. Нервная ткань.....	51
Контрольные вопросы и задания.....	54
Глава 4. Частная гистология.....	55
4.1. Опорно-двигательный аппарат .....	55
Контрольные вопросы и задания.....	55
4.2. Кожа и её производные.....	56
Контрольные вопросы и задания.....	57
4.3. Сердечно-сосудистая система.....	57
Контрольные вопросы и задания.....	58
4.4. Дыхательная система.....	58
Контрольные вопросы и задания.....	60
4.5. Органы кроветворения и иммуногенеза.....	60
Контрольные вопросы и задания.....	62
4.6. Пищеварительная система.....	63
Контрольные вопросы и задания.....	69
4.7. Мочевыделительная система.....	69
Контрольные вопросы и задания.....	71

4.8. Половая система самцов.....	71
Контрольные вопросы и задания.....	73
4.9. Половая система самок.....	73
Контрольные вопросы и задания.....	77
4.10. Эндокринная система.....	77
Контрольные вопросы и задания.....	80
4.11. Нервная система.....	80
Контрольные вопросы и задания.....	84
4.12. Органы чувств.....	84
Контрольные вопросы и задания.....	87
Глава 5. Особенности морфологии птиц и гидробионтов.....	88
5.1. Особенности морфологии птиц.....	88
Контрольные вопросы и задания.....	97
5.2. Особенности морфологии гидробионтов (рыб).....	98
Контрольные вопросы и задания.....	107
Заключение.....	108
Предметный указатель.....	109
Библиографический список.....	114

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В связи с интенсивным развитием современных пищевых технологий в процессе подготовки специалистов по переработке пищевых продуктов существенно повышается роль фундаментальных дисциплин, в том числе изучение морфологии животных, которая дает углубленные представления о структурно-функциональной организации млекопитающих и гидробионтов.

Поскольку в настоящее время отсутствует полноценное методическое оснащение учебной дисциплины «Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных и гидробионтов» по направлению подготовки «Продукты питания животного происхождения», постольку и возникла необходимость подготовки данного учебного пособия.

Учебное пособие написано в соответствии с авторской программой курса гистологии для студентов, обучающихся по направлению подготовки 260200.62 – «Продукты питания животного происхождения».

В предлагаемом студентам издании даются сведения о структурно-функциональной организации животной клетки и способах её размножения; с позиций эволюционного подхода разбираются вопросы сравнительной эмбриологии, приводится характеристика половых клеток, этапов эмбриогенеза, формирования и роли провизорных органов, развития птиц и млекопитающих; информация о строении всех тканей и органов животного организма, их способности к регенерации; даются сведения об особенностях морфологии птиц и гидробионтов. С целью более полного освоения материала в конце каждой главы имеются контрольные вопросы и задания. Авторы выражают благодарность доцентам И.И. Таскаеву, А.С. Хижняку, канд. мед. наук И.В. Хижняк за любезное разрешение использовать ранее изданные совместные материалы, а также доцентам Ю.М. Гичеву, Ю.С. Гайдученко, аспирантам А.Ю. Лесковой и Е.А. Гуляевой за участие в подготовке данного пособия к изданию.

Авторы:

Семченко Валерий Васильевич – доктор медицинских наук, профессор кафедры анатомии, гистологии, физиологии и патологиче-

ской анатомии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Голенкова Наталья Викторовна – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры анатомии, гистологии, физиологии и патологической анатомии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Стрельчик Наталья Валерьевна – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры продуктов питания и пищевой биотехнологии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Авторы с благодарностью примут все замечания и пожелания, касающиеся содержания и оформления учебного пособия: 644092 Омск, ул. Октябрьская, 92, институт ветеринарной медицины и биотехнологии ОмГАУ, курс цитологии, гистологии и эмбриологии; эл. адрес: [ivm\\_omgau\\_gistology@mail.ru](mailto:ivm_omgau_gistology@mail.ru).

## ВВЕДЕНИЕ

Гистология изучает развитие, строение и восстановление тканей животного организма. Она включает четыре связанных между собой отдела: цитологию, эмбриологию, общую гистологию и частную гистологию. Современная гистология основывается на самых последних достижениях молекулярной и клеточной биологии, физиологии, биохимии и генетики. Её изучение представляется важным для понимания современных технологий животноводства и пищевых технологий.

Развитие гистологии включает три этапа:

Домикроскопическая (донаучная) гистология. Исследования в этот период основывались на визуальном макроскопическом уровне получения информации, были очень неточными и служили начальным этапом (до середины XVII в.) накопления знаний в этой области.

Микроскопический период (насчитывает около 300 лет) связан с появлением и усовершенствованием микроскопа. В это время была открыта растительная и животная клетка, сформулированы основные постулаты клеточной теории.

Современный период (последние 60-70 лет) обусловлен развитием новейших высокоинформативных методов исследования, прежде всего электронной микроскопии, электронной цитохимии, качественного и количественного анализа гистологических структур, культивирования и трансплантации клеток и тканей. Качественно новый уровень исследования, иммуногистохимический, приближает гистологию к биохимии, молекулярной биологии, генетике, генным, клеточным и тканевым технологиям.

Гистология базируется на знании общебиологических дисциплин, и, в свою очередь, является основой для изучения последующих специальных дисциплин.



## 1. ЦИТОЛОГИЯ

Цитология – наука, изучающая общие закономерности развития, строения и функции клеток.

Клетка – наименьшая структурно-функциональная единица живого, состоящая из ядра, цитоплазмы, цитоплазматической мембраны и являющейся целостной, саморегулирующей и самовоспроизводящей системой.

Растительные и животные клетки имеют принципиально одинаковое строение. Животные клетки входят в состав тканей животных и образуют многоклеточные организмы. Все основные части клетки взаимосвязаны: ядро (наследственный аппарат), цитоплазма (метаболический аппарат), плазматическая мембрана (плазмолемма, поверхностный аппарат клетки).

### 1.1. ЯДРО

В нем находится генетический аппарат (хромосомы) клетки, который несет наследственную информацию и регулирует обмен веществ, прежде всего синтез белка. Преобладает округлая и овальная форма ядра, реже палочковидная, подковообразная, кольцевидная, сегментированная, лопастная. Содержит ядерный хроматин в виде эухроматина (активный, деконденсированный) или гетерохроматина (неактивный, конденсированный хроматин), основу которого определяет сложный комплекс: дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), белки-гистоны и частично рибонуклеиновая кислота (РНК).

В ядре находится ядрышко, в котором синтезируется рибосомальная РНК. Ядерная мембрана содержит внутреннюю и наружную мембраны, пронизана ядерными пораками, через которые происходит обмен веществ между кариоплазмой и цитоплазмой. На наружной ядерной мембране располагаются рибосомы и она соединена с канальцами гранулярной эндоплазматической сети. Вследствие этого поверхностный аппарат ядра представляет собой единую функциональную систему, обеспечивающую синтез белка и их транспорт между цитоплазмой и ядром (рис. 1).

### 1.2. ЦИТОПЛАЗМА И ЕЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Цитоплазма занимает основной объем тела клетки, где происходят основные процессы жизнедеятельности клетки: дыхание, синтез ве-

ществ, накопление энергии. Цитоплазма состоит из гиалоплазмы, органелл и включений. В состав гиалоплазмы входят вода, белки, жиры, углеводы, аминокислоты, азотистые основания, минеральные соли, ферменты.

Органеллы представляют собой постоянные специальные структурные образования цитоплазмы, обеспечивают общие и специфические функции клетки. Органеллы с учетом их строения и функции подразделяют на обще клеточные (мембранные и немембранные), специализированные органеллы и включения.

К органеллам мембранного типа относятся эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, митохондрии, лизосомы, пероксисомы, рибосомы, к органеллам немембранного типа – рибосомы, полирибосомы, клеточный центр (центросома), фибриллярные структуры (рис. 1).

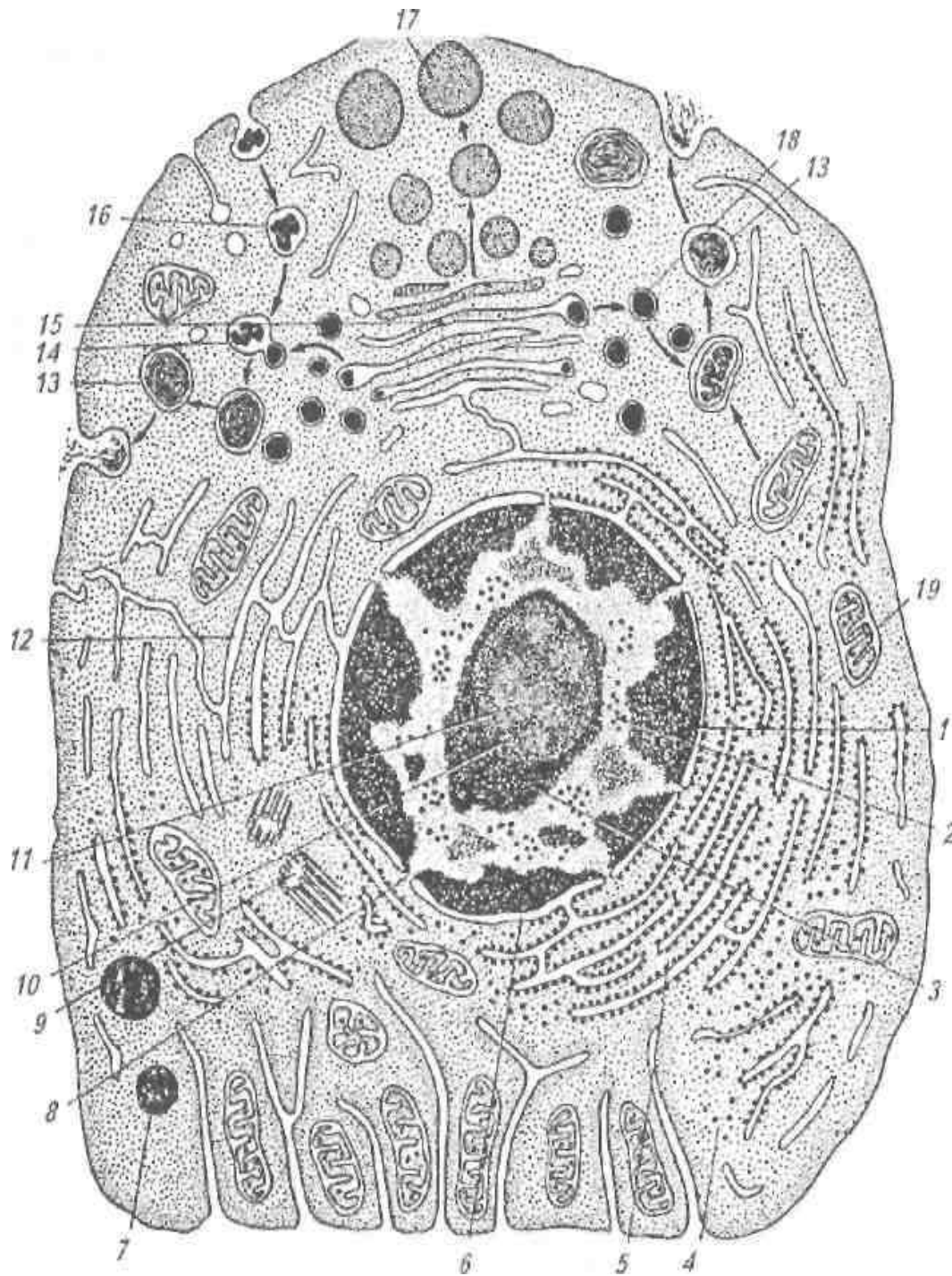
Мембранные органеллы.

Эндоплазматическая сеть образована системой связанных между собой тонких канальцев, цистерн и вакуолей. Гранулярная эндоплазматическая сеть на наружной поверхности содержит рибосомы, часть её канальцев связана с наружной ядерной мембраной. Она обеспечивает синтез белка в клетке. Гладкая эндоплазматическая сеть участвует в синтезе углеводов, липидов, детоксикации и выведении токсических веществ.

Пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи) представлен скоплениями уплощенных цистерн, секреторных вакуолей и транспортных пузырьков и связан с канальцами гранулярной эндоплазматической сети. В пластинчатом комплексе завершается синтез белков, происходит их соединение с углеводами, упаковка образовавшихся продуктов в виде секреторных гранул, лизосом и пероксисом и их транспортировка.

Лизосомы – округлой формы образования, ограниченные мембраной и содержащие широкий набор гидролитических ферментов. Они осуществляют внутриклеточное расщепление разрушенных и поврежденных органелл, фрагментов клетки и поступивших экзогенных органических соединений. Различают первичные, вторичные лизосомы и остаточные тельца.

Пероксисомы – мелкие ограниченные мембраной пузырьки, содержат гидролитические ферменты (наиболее важные каталаза, пероксидаза), осуществляющие расщепление внутриклеточных токсических веществ, прежде всего пероксид водорода.



*Рис. 1.* Схема ультраструктурной организации клетки.

1 – хроматин; 2 – перихроматиновые гранулы; 3 – околядрышковый хроматин; 4 – свободные рибосомы; 5 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 – перинуклеарное пространство; 7 – липидные включения; 8 – поры в ядерной оболочке; 9 – центриоль; 10 – гранулярный компонент ядрышка; 11 – ядрышко; 12 – гладкая эндоплазматическая сеть; 13 – аутофагосома; 14 – гетерофаголизосома; 15 – аппарат Гольджи; 16 – гетерофагосома; 17 – секреторные гранулы; 18 – лизосома; 19 – митохондрия

Митохондрии имеют различную форму и размер, образованы наружной и внутренней мембранами. Последняя образует кристы и содержит окислительные ферменты. Количество митохондрий в клетке сильно варьирует. Митохондрии вырабатывают энергию, регулируют водно-солевой обмен, содержат ДНК, обеспечивающую локальный синтез белка. Митохондрии способны быстро делиться.

Немембранные органеллы.

Рибосомы – мелкие гранулы размером 15-30 мкм, содержат рибосомальную РНК. На рибосомах происходит синтез белковых молекул. Скопления рибосом формируют полирибосомы, которые отличаются более интенсивным образованием белка.

Клеточный центр образован двумя центриолями (диплосома) и связанными с ними микротрубочками (центросфера). Центриоли располагаются взаимноперпендикулярно. Основная функция клеточного центра заключается в сборке микротрубочек, формировании веретена деления и осуществлении митоза клетки.

Фибриллярные структуры образуют цитоскелет и состоят из микрофиламентов, промежуточных филаментов и микротрубочек. Микротрубочки формируют центриоли, реснички, жгутики и митотический аппарат делящейся клетки.

К специализированным органеллам относятся тонофибриллы эпителиальных клеток, миофибриллы мышечных клеток и волокон, нейрофибриллы нервных клеток, глиофибриллы астроцитов, микроворсинки, реснички и жгутики.

Включения часто встречаются, но не являются постоянными структурными компонентами клетки. Они появляются в клетке и исчезают в зависимости от условий ее обмена и интенсивности функции. Различают трофические (капельки нейтрального жира, гранулы гликогена), секреторные (гормоны, нейромедиаторы, ферменты), экскреторные (желчные пигменты, мочевины) и пигментные (меланин, липофусцин, билирубин, гемоглобин, гемосидерин, каротин, пыльца растений) включения.

### **1.3. ПЛАЗМОЛЕММА**

Плазмолемма (плазматическая или клеточная мембрана) содержит билипидный слой, образованный полярными молекулами фосфолипидов (с гидрофильной головкой и гидрофобными хвостами) и

молекулами холестерина. В билипидном слое находятся интегральные, полуинтегральные и субповерхностные белки. Снаружи цитолемму покрывает гликокаликс, в котором содержатся молекулы олигосахаридов, гликолипидов и гликопротеинов.

Плазмолемма выполняет разграничительную (отделяет клетку от внешней среды), рецепторную (воспринимает раздражения), транспортную (обладает избирательной проницаемостью) функции, участвует в образовании межклеточных контактов (механических – простое соединение, изолирующих – плотный контакт, сцепляющих – адгезивный поясок, коммуникационных – синапсы, нексусы), в поддержании формы и движении клетки.

#### **1.4. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК**

Деление клеток (пролиферация или размножение) – свойство клеток воспроизводить себе подобное. Имеется три основных способа деления клеток: митоз (характерен только для соматических клеток), мейоз (типичен для образования половых клеток) и амитоз (встречается у стареющих или поврежденных клеток).

Митоз (кариокinesis) является частью жизненного цикла клетки. В интерфазе жизненного цикла (это период интенсивного синтеза веществ, роста и развития клетки) происходит подготовка клетки к делению, главным в котором является редупликация ДНК. Митоз значительно менее продолжительный, чем интерфаза. В митозе выделяют профазу, метафазу, анафазу и телофазу. В результате митоза из одной материнской клетки образуются две дочерние клетки с диплоидным набором хромосом, которые вновь вступают в жизненный цикл. Вследствие митоза увеличивается количество клеток, что обеспечивает рост и развитие тканей в онтогенезе. Митоз лежит в основе бесполого размножения одноклеточных и многоклеточных организмов, физиологической и репаративной регенерации.

Мейоз (редукционное деление) определяет образование гамет, когда из незрелой половой клетки образуется четыре дочерние клетки с редуцированным в 2 раза числом хромосом. Мейоз содержит два деления. Интерфаза перед вторым редукционным делением в нем короткая и в ней нет редупликации ДНК. В результате образуются зрелые половые клетки с гаплоидным набором хромосом.

Гибель клеток осуществляется путем апоптоза или некроза. Апоптоз – запрограммированная гибель клетки, когда в результате активации генов самоуничтожения усиливается действие особых

сигнальных молекул, которые вызывают изменение метаболизма клетки, происходит уплотнение, сморщивание и распад ядра на фрагменты, цитоплазма уплотняется и клетка погибает. Некроз развивается в ответ на действие повреждающих факторов.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Дайте определение клетки.
2. Чем можно объяснить многообразие форм клеток животного организма?
3. Чем проявляется общность и различия растительных и животных клеток?
4. Что содержит ядро и каковы его функции?
5. Что такое органеллы? Классификация органелл.
6. Строение и функция мембранных и немембранных органелл.
7. Назовите органеллы, участвующие в синтезе и транспортировке веществ и дайте им морфологическую характеристику.
8. Строение и функция плазмолеммы.
9. Что такое включения? Назовите и охарактеризуйте виды включений.
10. Что такое жизненный (клеточный) цикл?
11. Охарактеризуйте интерфазу.
12. Назовите способы деления соматических клеток?
13. Митоз, его характеристика.
14. В чем заключается биологический смысл мейоза?

## 2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Эмбриология - наука о развитии зародыша (по-гречески embryo – зародыш, logos – слово, наука). Под зародышевым, или эмбриональным развитием понимается тот ранний период индивидуального развития организма, который проходит от момента оплодотворения до рождения на свет у живородящих организмов или до вылупления из яйцевых оболочек у яйцекладущих животных.

Эмбриологию подразделяют на общую и частную. Общая эмбриология исследует закономерности индивидуального развития, проявляющиеся в развитии всех многоклеточных животных организмов, а частная - особенности индивидуального развития организма, характерные для представителей отдельных видов животных. Эмбриология охватывает изучение нормального развития, исследование патологических отклонений в ходе развития и возникновение врождённых аномалий и уродств.

Процессы эмбрионального развития являются результатом долгих преобразований процессов индивидуального развития животных предков и поэтому чрезвычайно сложны. Они могут быть поняты только при сопоставлении с процессами развития зародыша у животных, главным образом позвоночных, где многие сложные явления представлены в более простом виде. Иначе говоря, рассмотрению частной эмбриологии необходимо предпослать элементы сравнительной и эволюционной эмбриологии.

Задачами эмбриологи является изучение строения и развития половых клеток, механизмов эмбриогенеза, факторов, регулирующих эмбриогенез, критических периодов эмбриогенеза, влияния повреждающих факторов на развитие организма до полного становления всех органов и систем, онто- и филогенеза.

Методы исследования: описательный, сравнительный, экспериментальный.

Аристотель в IV веке до нашей эры, К.Ф. Вольф в XVIII столетии, изучая развитие цыплёнка в яйце установили, что части и органы зародыша не содержатся в яйце в готовом виде, а возникают заново из более простых и однородных частей. К.М. Бэр показал, что развитие идёт от простого к сложному, от общего к частному, от однородного к разнородному.

Сравнение процессов развития у разных животных – сравнительная эмбриология – даёт новый материал для обобщений. Примером

обобщений сравнительно-описательной эмбриологии являются вывод К.М. Бэра о том, что каждому типу животного мира присущ особый вид эмбрионального развития, и вывод А.О. Ковалевского о том, что при всех различиях в процессах развития животных разных типов имеется общая для всех последовательность стадий развития.

С выходом в свет книги «Происхождение видов» Ч. Дарвина (1859) и быстрым проникновением эволюционной идеи в биологию, сравнительный метод в эмбриологии приобрёл, благодаря трудам А.О. Ковалевского, И.И. Мечникова, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, новое эволюционное содержание. Общие черты в развитии различных животных стали рассматривать как проявление их генетического родства, и изучение эмбриологии стало одним из основных средств выяснения филогении животного мира и отдельных его групп. Эволюционная эмбриология второй половины XIX века, сыгравшая роль в утверждении эволюционной теории, выросла, прежде всего, из сравнительно - описательной эмбриологии.

В конце XIX столетия возникло новое направление исследований - механика развития. Основным методом эмбриологии был объявлен экспериментальный метод, а основной задачей – «причинный анализ» явлений развития. В. Ру, Г. Дриш, Г. Шпеман произвели множество тонких экспериментов над зародышем. Но трактовка результатов этих опытов велась нередко в отрыве от идеи исторического развития организмов, от эволюционной теории Дарвина.

Отечественную эмбриологию характеризуют, с одной стороны, творческое продолжение традиций дореволюционной русской эмбриологии, созданный трудами К.М. Бэра, А.О. Ковалевского, И.И. Мечникова эволюционный подход к явлениям эмбрионального развития, с другой стороны – широкое использование эксперимента, стремление к причинному объяснению изучаемых явлений.

Материалистическая биология исходит из признания теснейшей взаимообусловленности индивидуального и исторического развития. К.М. Бэр (1828), изучив эмбриональное развитие представителей различных классов позвоночных, установил, что зародышевые листки (эктодерма, энтодерма и мезодерма) образуются при развитии всех позвоночных. К.М. Бэр доказал, что в процессе эмбрионального развития раньше всего обнаруживаются общие типовые признаки, а затем последовательно всё более частные признаки класса, отряда, семейства, рода, вида. Иначе говоря, развитие идёт «от однородного и общего к разнородному и частному».



А.О. Ковалевский установил единый план в процессе эмбрионального развития всех многоклеточных животных и, вместе с И.И. Мечниковым, стал фактически основателем теории зародышевых листков как образований, лежащих в основе единства развития всех многоклеточных. Эти работы показали могущество эмбрионального метода в деле решения филогенетических вопросов. Они дали неопровержимое доказательство теснейшей связи между индивидуальным и историческим развитием организмов (или их онтогенезом и филогенезом).

Выдающийся немецкий биолог Э. Геккель сформулировал «основной биогенетический закон», гласящий, что онтогенез (индивидуальное развитие) есть сокращённое и частично искажённое повторение филогении (родового, исторического развития). В эмбриональном развитии высших млекопитающих примерами рекапитуляции, то есть частичного повторения филогении, являются: схема трёх форм скелета (хорда, хрящевой скелет, костный скелет), временное образование жаберных щелей, развитие густого волосяного покрова. Изучение проблемы взаимоотношения между индивидуальным и историческим в развитии организма вооружает специалиста историческим пониманием строения животного организма и процессов его индивидуального развития.

Для современной эмбриологии характерно применение исторического и экспериментального методов в интересах практики. Именно поэтому в отечественной эмбриологии особенную разработку получили вопросы взаимоотношения развивающегося организма и среды (И.И. Шмальгаузен, П.Г. Светлов, А.Г. Кнорре, М.Я. Субботин, А.П. Дыбан, П.В. Дунаев, П.А.Ильин, Л.П.Тельцов).

## **2.1. ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ ТИПЫ ЯЙЦЕВЫХ КЛЕТОК. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПОЯВЛЕНИЯ ВТОРИЧНО ИЗОЛЕЦИТАЛЬНЫХ КЛЕТОК У МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

**Первичная олигоизолецитальная яйцеклетка.** Встречается у яйцекладущих животных, которые имеют развитие с метаморфозом и проходят стадию личинок. Яйцеклетки в процессе своего формирования снабжаются небольшим количеством питательного материала, который в виде зёрнышек желтка почти равномерно распределяется в цитоплазме яйцеклетки. Такие яйцеклетки встречаются у губок, ки-

шечнополостных, иглокожих, большинства червей, некоторых моллюсков, бесчерепных (ланцетник).

**Мезотелолецитальная яйцеклетка.** Встречается у яйцекладущих, имеющих более крупные и сложнее организованные личинки. Количество желтка занимает основной объём цитоплазмы и нарастает от анимального полюса (ближе к которому располагается ядро) к вегетативному. Такие клетки встречаются у многих осетровых рыб, амфибий (лягушка).

**Центролецитальная яйцеклетка.** Питательного материала достаточно много, и он занимает центральную массу яйца, а цитоплазма окружает его тонким слоем. Такие клетки чаще встречаются у насекомых.

**Полителолецитальная яйцеклетка.** Встречается у яйцекладущих животных с прямым развитием, которое требует значительно большего количества питательного материала для своего формирования. Яйцеклетка имеет крупные размеры и резко выраженную неравномерность в распределении желтка. Такие яйцеклетки у акул и костистых рыб, рептилий и птиц, яйцекладущих млекопитающих и головоногих моллюсков.

**Вторичная олигоизолецитальная яйцеклетка.** С переходом животных к живорождению, к развитию зародыша внутри материнского организма яйцевые клетки в филогенезе утрачивают желток и становятся мелкими (изолецитальные яйцеклетки). Несмотря на большое сходство с первичными изолецитальными клетками в количестве и распределении желтка, яйцеклетка млекопитающих и человека носит вторичный характер, так как в процессе филогении она приобрела ряд свойств, не характерных для изолецитальной клетки ланцетника. Это своеобразный тип дробления, формирования бластоцисты, гастрюляции.

Таким образом, тип яйцевой клетки зависит от организации строения взрослых особей и их зародышей, длительности эмбрионального развития, наличия метаморфоза, а также среды развития (внешнее, внутриутробное).

Половые клетки самца – **сперматозоиды** – имеют функциональные и морфологические приспособления, обеспечивающие оплодотворение и в филогенезе претерпели меньшие структурные изменения. Сперматозоид состоит из головки, среднего отдела и хвоста. Головка включает акросому и компактное ядро. Средний отдел подразделяется на шейку, где лежат центриоли, и связующий отдел, в ко-

тором располагаются митохондрии. От клеточного центра начинается осевая нить, проходящая, не прерываясь, через связующий отдел. Хвост сперматозоида образован осевой нитью, одетой в проксимальной и средней трети узким ободком цитоплазмы. Спермии в семеннике образуются в огромном количестве. В половых путях они сохраняют оплодотворяющую способность в течение 2-3 суток.

**Сперматогенез** – процесс созревания половых клеток самца. В семенниках из стволовых и полустволовых клеток образуются сперматогонии, которые продолжают размножаться в течение всего периода половой зрелости. Протекает сперматогенез в семенных извитых канальцах и включает четыре фазы.

1. Период размножения. Сперматогонии – мелкие округлые клетки с очень незначительным количеством цитоплазмы в виде тонкой каёмки вокруг ядра, энергично размножаются митозом. При этом ядро клетки содержит диплоидный набор хромосом.

2. Период роста. Часть сперматогоний прекращает делиться и дифференцируется в сперматоциты 1-го порядка. Клетки увеличиваются в объеме и готовятся к делению мейозом. Хромосомы в ядре попарно сближаются, утолщаются и одновременно удваиваются. В результате ядерной перестройки получают тетрады.

3. Период созревания. Созревание заключается в двух следующих друг за другом делениях сперматоцитов 1-го порядка, в результате чего сначала получают два сперматоцита 2-го порядка. В каждом сперматоците 2-го порядка содержатся диады. При последующем делении сперматоцита 2-го порядка каждая сперматиды получает гаплоидный набор монад.

4. Период формирования. Сперматиды больше не делятся. В результате сложной перестройки они дифференцируются в сперматозоиды, приобретая специальные морфо-функциональные свойства, необходимые для обеспечения процесса оплодотворения.

Таким образом, в результате сперматогенеза из одной сперматогонии образуются 4 сперматозоида с гаплоидным набором хромосом. Сперматозоиды продуцируются в очень больших количествах.

**Яйцевая половая клетка.** Вышедшая из яичника вторично изолецитальная яйцеклетка плацентарных млекопитающих представляет собой крупное (диаметром 100 мкм – 10 мм) шаровидное тело, окружённое плотной блестящей оболочкой (*zona pellucida*) и венцом фолликулярных клеток (*corona radiata*). В яйцеклетке имеется небольшое количество желточных включений, равномерно распределённых в

цитоплазме. Яйцеклетка в отличие от сперматозоидов созревает циклически и, как правило, в небольших количествах.

**Овогенез** – образование яйцеклеток – проходит в яичнике в течение периода половой зрелости и отличается от сперматогенеза рядом особенностей.

1. Период размножения. Осуществляется в период эмбрионального развития женского организма. В это время клетки полового зачатка представлены мелкими овогониями, которые интенсивно пролиферируют. К концу внутриутробного развития овогонии вступают в период роста, превращаясь в овоциты 1-го порядка.

2. Период роста протекает в две стадии: малый рост (десятки лет) и большой рост (продолжительностью несколько дней или недель) и заключается в превращении овоцита 1-го порядка примордиального фолликула в овоцит 1-го порядка зрелого фолликула. В овоците увеличивается размер ядра и цитоплазмы, накапливаются желточные включения.

3. Период созревания включает два последовательных редукционных деления овоцита, с образованием вначале овоцита 2-го порядка и редукционного тельца, а затем – яйцеклетки и еще одного редукционного тельца. В результате созревания образуется только одна зрелая яйцеклетка.

## 2.2. ЭТАПЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА.

### ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ И ИХ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА

1. Оплодотворение и образование зиготы.
2. Дробление – процесс образования из одноклеточного организма многоклеточного.
3. Гастрюляция – образование многослойного зародыша и комплекса осевых органов.
4. Обособление эмбриональных зачатков органов и тканей (гистогенез и органогенез).
5. Системогенез.

**Оплодотворение** – слияние яйцевой клетки и сперматозоида (гамет) в одну новую клетку – зиготу. Сперматозоид вносит в яйцеклетку, главным образом, свой ядерный материал, который объединяется с ядерным материалом яйцеклетки в единое ядро зиготы с диплоидным набором хромосом. В яйцеклетку проникает шейка спермато-

зоида, содержащая клеточный центр, который отсутствует в яйцеклетках большинства млекопитающих. Сперматозоид своим внедрением в яйцеклетку активирует её.

**Зигота** представляет собой одноклеточный зародыш, новый организм, приступивший к индивидуальному развитию. До начала дробления зародыш сохраняет одноклеточное строение, но в нём уже проходят сложные процессы перестройки, в значительной мере определяющие характер последующих процессов развития. Например, появляются разнородные участки цитоплазмы, соответствующие материалу возникающих в дальнейшем эмбриональных зачатков, определяется билатеральная симметрия зародыша.

**Дробление** – процесс размножения клеток, в результате которого одноклеточный зародыш (зигота) становится многоклеточным (бластула). Дробление всегда происходит путём митоза. В процессе дробления клетки не растут до размеров материнской и делаются более мелкими. Они получили особое название – бластомеры. Характер дробления у животных различных типов неодинаковый. Он зависит от многих факторов, в том числе от количества желтка в яйцеклетке (чем больше в цитоплазме желточных включений, тем медленнее делится эта часть цитоплазмы).

Полное равномерное деление характерно для первично олиголецитальных яйцеклеток с равномерно распределённым в цитоплазме желтком (например, у ланцетника). Первая и вторая борозды дробления проходят через полюса зиготы и называются меридиональными, третья борозда проходит по экватору. Затем следует друг за другом ряд чередующих широтных и меридианных борозд, в результате чего возникает зародыш, состоящий из 128 бластомеров. В процессе дробления в центре зародыша образуется полость - бластоцель, стенка которой (бластодерма) состоит из одного слоя бластомеров. Зародыш на этой стадии называется бластулой.

Полное неравномерное деление характерно для мезотеллецитальных оплодотворенных яйцевых клеток (например, у миноги). Дроблению подвергается также весь материал яйцеклетки, но ввиду значительного скопления желтка на вегетативном полюсе дробление в этой области идёт медленнее. Перегруженные желтком бластомеры значительно крупнее, чем бластомеры на анимальном полюсе. Помимо меридианных борозд присоединяются ещё тангенциальные борозды дробления, что обуславливает многослойность стенок бластулы.

Частичное, или меробластическое, дискоидальное дробление наблюдается у рыб, пресмыкающихся и птиц, обладающих полителецитальными яйцеклетками. Дробление совершается только на анимальном полюсе. Эта часть зиготы, разделяясь на бластомеры, имеет форму диска.

Полное неравномерное асинхронное дробление – голобластическое – характерно для вторично изолецитальных яйцеклеток плацентарных млекопитающих животных и человека. Количество бластомеров нарастает в неправильном и, притом, у различных животных в неодинаковом порядке (2, 3, 5, 7, 10, 13 и т.д.), поэтому его принято называть асинхронным. Асинхронность дробления связана со сложными процессами дифференцировки на уровне зиготы и последующих этапах дробления из-за необходимости перераспределения материала между будущим эмбриобластом и трофобластом.

Бластомеры будущего трофобласта содержат более однородный материал, и это не требует большого времени для подготовки к следующему делению. В результате дробления у млекопитающих рано образуется первый внезародышевый орган – трофобласт. Бластула двухслойная, поверхностные бластомеры образуют трофобласт, внутренние – эмбриобласт.

**Дифференцировка бластомеров.** Ещё в XVII столетии этот вопрос разрешался по-разному преформистами и эпигенетиками. Преформисты считали, что все части будущего зародыша с самого начала заложены в яйце или в сперматозоиде в уменьшенном виде. Развитие сводилось к простому росту. Условия развития были исключены. Эпигенетики, напротив, полагали, что разнородные части организма появляются из однородного материала яйца под влиянием внешних сил и условий. В. Ру, Г. Дриш, Г. Шпеманн показали в эксперименте, что бластомеры на ранних стадиях дробления способны при определённых условиях дать полноценно развивающихся зародышей. Следовательно, дифференцировка отдельных клеток зародыша не зависит непосредственно от содержащихся в этих клетках наследственных зачатков, а определяется их взаимодействием и условиями развития.

**Гастрюляция** - этап эмбрионального развития, наступающий после дробления зиготы. Однослойный зародыш (бластула), представленный только одним клеточным пластом (бластодерма), превращается в двухслойный, а у позвоночных затем в трехслойный зародыш – гастролу. Гастролу состоит из наружного зародышевого листка – эк-

тодермы и внутреннего зародышевого листка – энтодермы. У позвоночных образуется и третий, средний зародышевый листок – мезодерма.

Гастрюляция может осуществляться разными способами.

1. Иммиграция – часть клеток бластодермы, выселяясь из неё, уходит в бластоцель и там складывается во второй, внутренний зародышевый листок – энтодерму. Оставшиеся клетки образуют эктодерму. Это наиболее древний способ гастрюляции, распространён у губок и кишечнополостных.

2. Инвагинация – впячивание одного полушария бластулы (вегетативного) в другое (анимальное). Впячивающая часть становится внутренним зародышевым листком. Такой способ распространён у иглокожих и низших хордовых.

3. Эпиболия – нарастание (обрастание) анимальной части бластулы на вегетативную и, таким образом, переход последней во внутреннее положение.

4. Деламинация – расслоение, расщепление единого пласта - бластодермы на два – наружный и внутренний. Такой способ обособления энтодермы наблюдается у многих беспозвоночных (членистоногие) и у высших позвоночных.

У многих животных гастрюляция может осуществляться комбинацией двух или более способов (смешанный тип).

В ходе эволюции содержание процесса гастрюляции усложнилась. У хордовых не менее существенным результатом, достигаемым к концу гастрюляции, является возникновение характерного для этого типа животных осевого комплекса зачатков.

**Зародышевые листки** – эктодерма, мезодерма и энтодерма – отличаются друг от друга не только своей локализацией (наружный, средний, внутренний), но и величиной, формой и взаиморасположением их клеток, количеством желточных включений в клетках и, главное, направлением их дальнейшего развития. Каждый зародышевый листок впоследствии даёт начало определённым (при нормальных условиях развития) зачаткам и развивающимся из них тканям. В пределах каждого зародышевого листка намечаются разнородные участки, которые начинают отличаться по морфологическим и функциональным особенностям своих клеток, обособляются анатомически и становятся зачатками определённых органов и тканей. Их клетки приобретают специфическую тканевую дифференцировку, то есть специализируются в определённые структуры.

Наружный зародышевый листок – эктодерма – у зародышей всех животных даёт начало кожному эпителию (эпидермису) и его производным, а также нервной системе. Внутренний зародышевый листок – энтодерма – образует эпителий кишечной трубки и возникающие из него железы (печень, поджелудочная железа). Средний зародышевый листок – мезодерма – даёт наибольшее количество разнообразных производных. Из неё образуется мускулатура, эпителий брюшной и плевральной полостей (мезотелий), эпителий почек.

Часть мезодермы, разрыхляясь, превращается в мезенхиму, клетки которой заполняют промежутки между зародышевыми листками. Мезенхима является зачатком соединительной ткани, крови, скелетных тканей. У позвоночных часть клеток мезенхимы происходит из нейроэктодермы.

Параллельно с дифференцировкой зародыша развивается и усиливается интеграция, то есть объединение частей в одно гармонично развивающееся целое. При изменении условий развития (химическое, лучевое влияние) ход развития отдельных частей может измениться. Следовательно, условия развития в определенных наследственности (генотипом) рамках детерминируют (определяют) направление развития в сторону образования тех или иных структур.

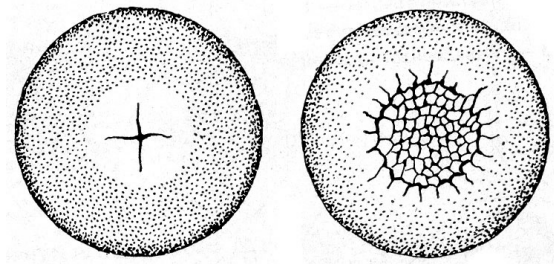
### **2.3. РАЗВИТИЕ ПТИЦ**

Яйцеклетка птиц резко телолецитальная (полителолецитальная), ядро и органеллы смещены к анимальному полюсу, а желток образует вегетативный полюс.

Оплодотворение происходит в проксимальном отделе яйцевода. В процессе продвижения по половым путям из слизи вокруг зиготы образуются защитные оболочки: белочная, подскорлуповая пленка и скорлупа.

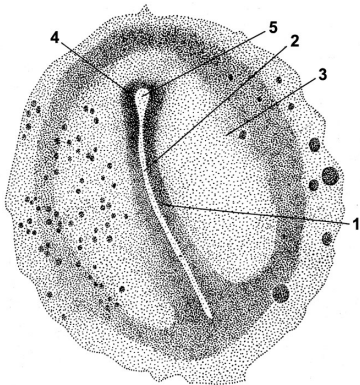
Дробление частичное, или дискоидальное, в результате которого образуется дискобластула (рис. 2). Гастрюляция протекает в два этапа (ранняя и поздняя). В результате деламинации еще в организме курицы образуется двухслойный зародыш (ранняя гастрюляция). На этом развитие временно приостанавливается – яйцо попадает во внешнюю среду.





*Рис. 2.* Дробление оплодотворенной яйцевой клетки курицы (по Пэттену)

Через 24 часа инкубации начинается поздняя гаструляция. При этом основные изменения происходят в наружном слое – эпибласте (рис. 3). В его центре располагается зародышевый щиток. Образовавшиеся на переднем конце щитка бластомеры начинают иммигрировать к заднему концу.



*Рис. 3.* Развитие куриного зародыша через 24 часа инкубации (по З.Д. Земцовой). 1. Первичная полоска. 2. Первичная бороздка. 3. Зародышевый щиток. 4. Первичный узелок (гензеновский узел). 5. Первичная ямка

Периферические потоки бластомеров перемещаются быстрее, чем центральные. Столкнувшись, краевые потоки начинают двигаться в противоположном направлении по центру, образуя первичную полоску. Поток бластомеров первичной полоски встречается с центральным потоком бластомеров, в результате чего образуется утолщение, называемое первичный узелок. Первичная полоска содержит презумптивный материал мезодермы, а первичный узелок – материал хорды, кпереди от первичного узелка располагается презумптивный материал нервной пластинки.

Через первичную бороздку начинают мигрировать бластомеры, попадая в пространство между наружным и внутренним листками, расходясь вправо и влево от бороздки. Так образуется мезодерма.

В первичном узелке появляется первичная ямка, и бластомеры первичного узелка начинают перемещаться вниз и попадают в пространство между наружным и внутренним листками. В результате образуется хорда. Затем из материала лежащего кпереди от первичного узелка образуется нервная пластинка. Она начинает прогибаться, превращаясь в нервный желобок. Его края отделяются от эктодермы и смыкаются, в результате образуется нервная трубка, а экто-

дерма над ней смыкается. Периферический отдел зародышевых листков идет на образование временных провизорных органов.

Внезародышевая часть зародышевых листков разрастается, отодвигая белок. Из зародышевой мезодермы образуются сомиты, а внезародышевая мезодерма расслаивается на париетальный и висцеральный листки, между которыми образуется целом (рис. 4). Затем начинается образование провизорных (временных) органов, существующих во время эмбриогенеза. Они создают условия для развития зародыша и отмирают с его рождением. У птиц 4 провизорных органа: желточный мешок, амниотическая оболочка, серозная оболочка, аллантоис.

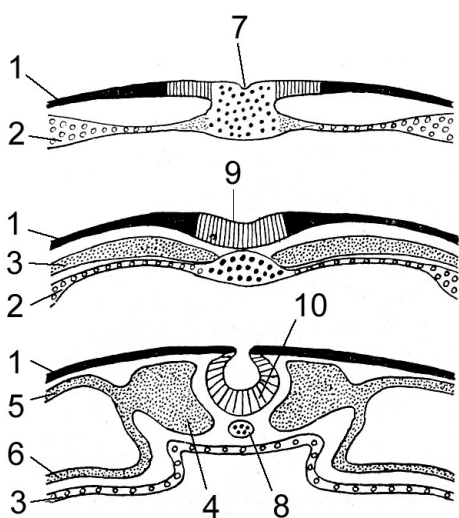


Рис. 4. Гастрюляция. Поперечный разрез зародыша цыпленка. 1. Эктодерма. 2. Энтодерма. 3. Мезодерма. 4. Зародышевая мезодерма. 5. Париетальный листок внезародышевой мезодермы. 6. Висцеральный листок внезародышевой мезодермы. 7. Головная ямка. 8. Хорда. 9. Нервная пластинка. 10. Нервная трубка

Стенка желточного мешка образована энтодермой и висцеральной мезодермой. Энтодерма стенки выделяет гидролитические ферменты, которые расщепляют желток; продукты расщепления всасываются в стенку желточного мешка и по кровеносным сосудам, образовавшимся в мезодерме, доставляются зародышу. Основная функция – трофическая (рис. 5).

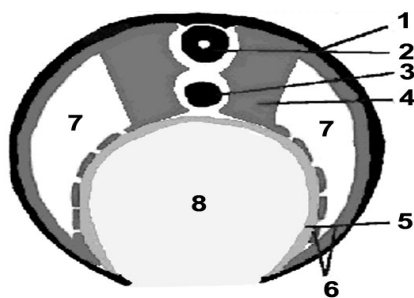
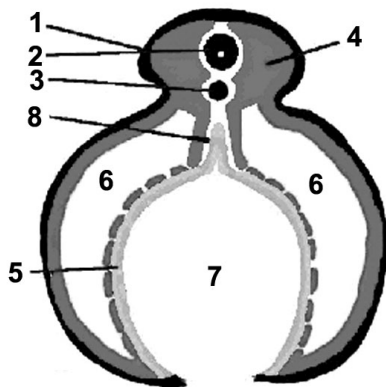


Рис. 5. Формирование провизорных органов. Образование желточного мешка. 1. Эктодерма. 2. Нервная трубка. 3. Хорда. 4. Сомиты мезодермы. 5. Энтодерма. 6. Висцеральный и париетальный листки мезодермы. 7. Целом. 8. Желточный мешок

Желточный мешок окончательно фор-

мируется после образования туловищной складки. Эта циркулярная складка образуется впячиванием внутрь эктодермы и париетальной мезодермы. В результате с помощью этой складки происходит отделение желтка от собственного материала зародыша (рис. 6).

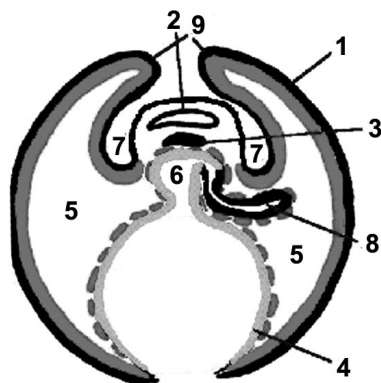
В стенке желточного мешка закладываются стволовые клетки крови, то есть желточный мешок выполняет функцию кроветворения, здесь же локализуются первичные половые клетки (половой зачаток).



*Рис. 6.* Формирование провизорных органов. Образование туловищной складки. 1. Эктодерма. 2. Нервная трубка. 3. Хорда. 4. Сомиты мезодермы. 5. Энтодерма. 6. Целом. 7. Желточный мешок. 8. Кишечный желобок

В противоположном направлении от туловищной складки (рис. 6) начинают расти амниотические складки, образованные внезародышевой эктодермой и внезародышевой париетальной мезодермой.

Амниотические складки в виде купола нарастают над зародышем и смыкаются над ним. В результате над зародышем образуется замкнутая амниотическая оболочка, ее стенки образованы эктодермой и париетальной мезодермой (рис. 7).



*Рис. 7.* Формирование провизорных органов. Образование амниотической складки. 1. Эктодерма. 2. Нервная трубка. 3. Хорда. 4. Энтодерма. 5. Целом. 6. Кишечная трубка. 7. Туловищная складка. 8. Аллантоис. 9. Амниотическая складка.

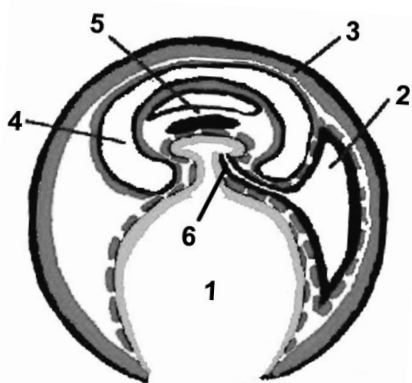
Амниотическая оболочка продуцирует амниотическую жидкость, которая создает водную среду для развития зародыша.

При слиянии амниотических складок образуется серозная оболочка. Ее стенки образованы также висцеральной эктодермой и внезародышевой париетальной мезодермой. Она прилегает к белку. Серозная оболочка отодвигает белок яйца, подрастает к воздушной камере яйца. В ее стенке образуются кровеносные сосуды. В них из воздушной камеры поступает кислород, который транспортируется к

зародышу. Кроме того, серозная оболочка со временем расщепляет белковую оболочку, а продукты её расщепления достигают зародыша. Таким образом, серозная оболочка как провизорный орган выполняет дыхательную и отчасти трофическую функции и является прообразом хориона.

При образовании туловищной складки формируется первичная кишка. Из ее заднего (клоачного) отдела образуется вырост – *аллантаис*. Его стенки образованы эктодермой и мезодермой. Аллантаис разрастается между серозной оболочкой и желточным мешком. Функция – выделительная. В него откладываются конечные продукты обмена (рис. 8).

К концу эмбриогенеза желток и белок полностью расходуются и идут на построение тела зародыша. Аллантаис оказывается полностью заполненным продуктами обмена. Цыпленок проклеивает скорлупу. Провизорные органы отмирают.



*Рис. 8.* Формирование провизорных органов. Образование амниона, серозной оболочки, аллантаиса. 1. Желточный мешок. 2. Аллантаис. 3. Серозная оболочка. 4. Амнион. 5. Эмбрион. 6. Клоачная эктодерма.

Таким образом, у птиц образование провизорных органов происходит после полного завершения гастрюляции.

## 2.4. РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Млекопитающие, произошедя от яйцекладущих предков - рептилий, перешли в процессе эволюции к живорождению. Зародыш развивается в специальном органе – матке и обеспечивается питательными веществами и кислородом за счёт материнского организма. В связи с этим отпала необходимость в накоплении большого количества желтка, и яйцеклетки млекопитающих приобрели микроскопическую величину – вторично изолецитальные. Внутриутробное развитие определило и внутреннее оплодотворение (в проксимальном отделе половых путях матери).

Дробление у млекопитающих полное, но неравномерное и асинхронное. В результате дробления вначале образуется морула – плот-

ное клеточное скопление. Однако с первых делений дробления (на стадии двух бластомеров) выявляются различия в бластомерах. Светлые бластомеры располагаясь поверхностно, делятся быстрее и образуют темные бластомеры, образуя трофобласт. Темные бластомеры в виде узелка располагаются в центре и образуют эмбриобласт.

Таким образом, трофобласт – это провизорный орган, формирующийся из внезародышевой эктодермы на этапе дробления. Он вступает в контакт с материнскими тканями и выполняет трофическую функцию. Всасываемая трофобластом жидкость из яйцеводов накапливается между трофобластом и эмбриобластом, образуется полость, и стадия морулы переходит в стадию бластоцисты (зародышевого пузырька). Полость бластоцисты увеличивается, возрастает объем жидкости, которая отодвигает эмбриобласт к одному из полюсов. Затем зародышевый узелок становится более плоским и образуется зародышевый диск (рис. 9).

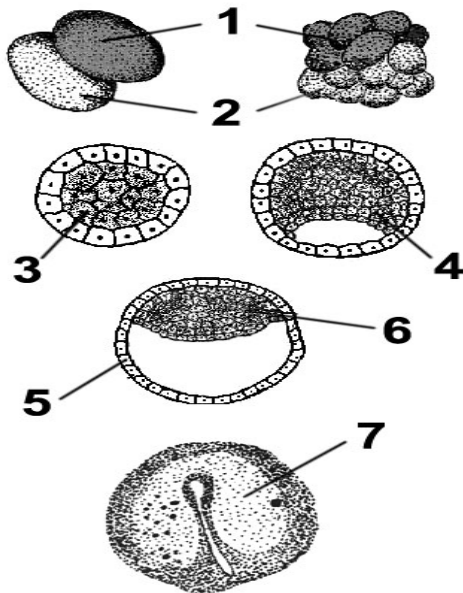
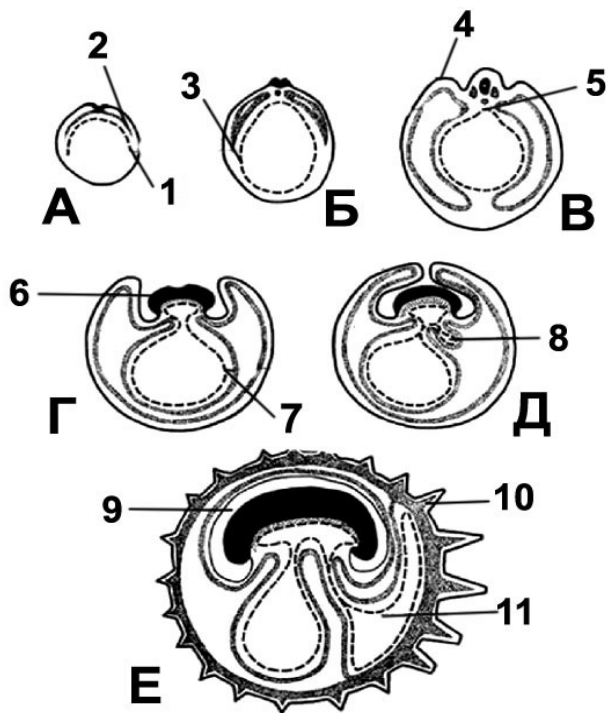


Рис. 9. Ранние стадии развития млекопитающих (на примере кролика). 1. Темные бластомеры. 2. Светлые бластомеры. 3. Стерробластула. 4. Бластоциста (зародышевый пузырек). 5. Трофобласт. 6. Эмбриобласт. 7. Зародышевый диск

Ранняя гаструляция, как и у птиц, происходит путем деламинации. Образуется двухслойный зародыш. Внутренний слой содержит материал энтодермы, а наружный (эпибласт) – экто- и мезодермы. У многих млекопитающих (например, кролик) трофобласт над эмбриобластом рассасывается и его место занимает наружный слой (эпибласт) зародыша.

Поздний период гаструляции протекает так же, как и у птиц. В эпибласте бластомеры пролиферируют, образуется первичная полоска, первичный узелок, презумптивный материал хорды, нервной пластинки, формируется мезодерма, хорда и нервная трубка – образуется трехслойный зародыш с комплексом осевых органов. Затем формируются провизорные органы (рис. 10)



*Рис. 10.* Схема образования провизорных органов. А. Обрастание полости плодного пузыря энтодермой и мезодермой. Б. Образование замкнутого энтодермального пузырька. В. Начало образования амниотических складок и кишечного желобка. Г. Обособление тела зародыша. Д. Смыкание амниотических складок, начало развития аллантаиса. Е. Формирование ворсин хориона. 1. Энтодерма. 2. Мезодерма. 3. Энтодермальный пузырек. 4. Амниотическая складка. 5. Кишечный желобок. 6. Тело зародыша. 7. Желточный мешок. 8. Развивающийся аллантаис. 9. Амниотическая полость. 10. Ворсинки хориона. 11. Развитый аллантаис

Основная особенность раннего развития млекопитающих заключается в обособлении внезародышевого материала еще до начала гаструляции. Вначале образуется провизорный орган (трофобласт), который обеспечивает связь зародыша с материнским организмом, тем самым создаются условия для развития зародыша, и только затем начинается гаструляция. Это обусловлено, в первую очередь, усложнением организации развивающегося организма и длительностью эмбрионального периода.

## **2.5. РАЗВИТИЕ, СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВНЕЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (ПРОВИЗОРНЫХ ОРГАНОВ). ТИПЫ ПЛАЦЕНТ**

Усложнение организации хордовых животных привело к образованию особых внезародышевых органов (оболочек), обеспечивающих развитие и жизнедеятельность их зародышей. Внезародышевые органы являются провизорными (временные) и исчезают к тому моменту, когда организм приобретает способность к самостоятельному существованию.

В ряду хордовых внезародышевые органы впервые появляются у некоторых видов рыб. У них формируется только желточный мешок, выполняющий трофическую и кроветворную роль.

Переход к наземному существованию пресмыкающихся и птиц обуславливает развитие их зародышей под плотной оболочкой - скорлупой яйца, поэтому кроме желточного мешка появляются новые внезародышевые органы: амнион, серозная оболочка и аллантоис.

У млекопитающих в связи с усложнением организации организма и внутриутробным развитием внезародышевые органы формируются в более ранние сроки эмбриогенеза. При этом механизмы их образования принципиально не отличается от таковых у пресмыкающихся и птиц.

Желточный мешок образует энтодерма и висцеральный листок мезодермы. У млекопитающих желточный мешок не содержит питательного материала и функционирует только на ранних стадиях эмбриогенеза. Он является, прежде всего, кроветворным органом – в его мезодермальной стенке образуются сосуды и клеточные элементы крови. В стенке желточного мешка локализуются также первичные половые клетки – гонобласты. В качестве кроветворного органа функционирует несколько недель, а затем редуцируется и в виде узкой трубочки входит в состав пупочного канатика.

Амнион. Одновременно с образованием туловищной складки и обособлением зародышевого материала от внезародышевого у птиц формируется амниотическая складка (эктодерма и париетальный листок мезодермы). Смыкание листков амниотической складки приводит к образованию сразу двух оболочек: амниотической и серозной. Для зародыша млекопитающих характерно более раннее появление амниотического пузырька (до гастрюляции) путем образования полости внутри эмбриобласта. Роль амниона заключается в создании жидкой среды, благоприятной для свободного развития зародыша и предохраняющей его от воздействия различных повреждающих агентов.

Аллантоис. Он образуется в заднем отделе кишки птиц в виде выпячивания клоачной эктодермы и покрывающего ее висцерального листка мезодермы. У некоторых млекопитающих аллантоис является так же, как и у птиц, экскреторным органом, куда выделяются продукты обмена веществ эмбриона. У большинства млекопитающих аллантоис имеет рудиментарный трубчатый просвет, врастает между желточным мешком и амнионом, в его мезодерме образуются сосуды,

врастающие в хорион. По сосудам к зародышу доставляется кислород и питательные вещества, а также выделяются продукты обмена.

Трофобласт образуется у животных с внутриутробным развитием зародышей и является аналогом серозной оболочки птиц. Образовавшийся в результате врастания кровеносных сосудов в ворсинки трофобласта *хорион* подвергается значительной перестройке. На поверхности хориона образуются вторичные ворсинки, которые внедряются в эндометрий и участвуют в образовании плаценты.

Связь зародыша с материнским организмом осуществляется при помощи плаценты, или детского места. Плацента состоит из двух частей: плодной и материнской. Плодная часть представлена ветвистым хорионом, материнская – участком слизистой оболочки матки, в который врастают ворсинки хориона.

Различают несколько анатомических типов плацент:

1. Диффузная плацента характерна для свиньи. Почти вся поверхность хориона у зародыша свиньи равномерно (диффузно) покрыта ворсинками, и хорион всей своей поверхностью прилегает к стенкам матки.

2. Котиледонная плацента характерна для жвачных. Ворсинки хориона собраны в группы, между которыми поверхность хориона лишена ворсинок.

3. Поясная плацента встречается у хищных. Снабжённая ворсинками часть хориона имеет форму широкого пояса или муфты, опоясывающей плодный пузырь.

4. Дискоидальная плацента встречается у павианов, человекообразных обезьян и человека.

Однако более существенное значение, чем анатомическая форма плаценты, имеет характер взаимоотношений ворсинок хориона с тканями слизистой оболочки матки.

Если ворсинки хориона, врастая в слизистую оболочку матки, только соприкасаются с эпителием, формируется эпителиохориальный тип плаценты. Такой тип плаценты встречается у свиньи, бегемота, верблюда, лошади и некоторых других млекопитающих.

У жвачных животных ворсинки ветвятся сильнее, разрушают эпителий слизистой оболочки матки и её желёз, внедряются в соединительную ткань – десмохориальный тип плаценты.

Связь зародыша с матерью у хищных становится еще более тесной. Ворсинки хориона разрушают не только эпителий слизистой



оболочки матки, но и соединительную ткань и стенки сосудов вплоть до их эндотелия – эндотелиохориальный тип плаценты.

Наиболее совершенным типом плаценты является гемохориальная плацента, в которой хорион разрушает не только эпителий и соединительную ткань слизистой оболочки, но и её сосуды, включая их эндотелий. Ветвящиеся ворсинки хориона непосредственно омываются материнской кровью. Однако в условиях столь тесного контакта плода с материнской кровью всё же не происходит смешивания крови зародыша с кровью матери. Питательные вещества и кислород из материнской крови, прежде чем попадут в кровь зародыша, должны диффундировать через слой трофобласта, покрывающий вторичные ворсинки, далее через соединительную ткань ворсинок и, наконец, через эндотелий сосудов, проходящих в ворсинках. Эти структуры составляют плацентарный барьер (рис. 11). Углекислый газ и азотистые продукты обмена веществ зародыша проникают в противоположном направлении.

Таким образом, плацента функционирует как орган питания, дыхания, выделения зародыша, осуществляет сложные эндокринные влияния на зародыш и материнский организм и, наконец, выполняет защитную функцию, в том числе иммунную, по отношению к зародышу.

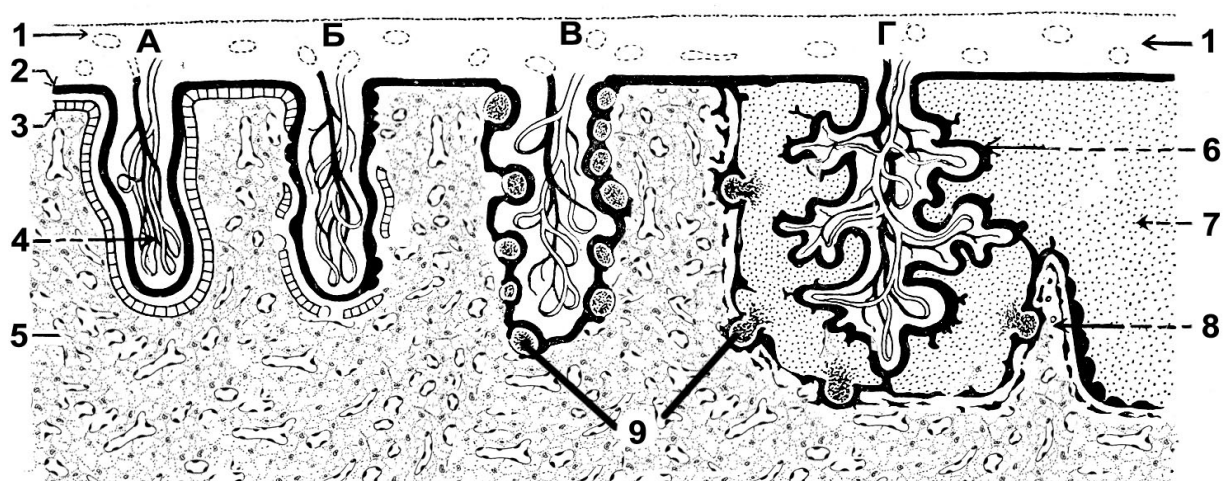


Рис. 11. Схема различных видов плацент (по И.Станеку).

А. Плацента эпителиохориального вида. Б. Плацента десмохориального вида. В. Плацента эндотелиохориального вида. Г. Плацента гемохориального вида.

1. Соединительнотканная строма хориона и хориальных ворсинок с капиллярами. 2. Эктодермальный эпителий хориона. 3. Эпителий эндометрия. 4. Сосуды в строме хориальных ворсинок. 5. Соединительная ткань слизистой матки. 6. Симпластотрофобласт хориальной ворсинки. 7. Межворсинчатое пространство с материнской кровью. 8. Перегородка плаценты. 9. Кровеносные сосуды эндометрия.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Половые клетки, их классификация.
2. Основные отличия половых клеток от соматических.
3. Какие этапы выделяют в эмбриогенезе?
4. Каковы особенности эмбрионального развития птиц?
5. Охарактеризуйте ранние стадии развития млекопитающих.
6. Строение и функция плодовых (внезародышевых) оболочек у млекопитающих.
7. Типы плацент, их морфофункциональная характеристика.

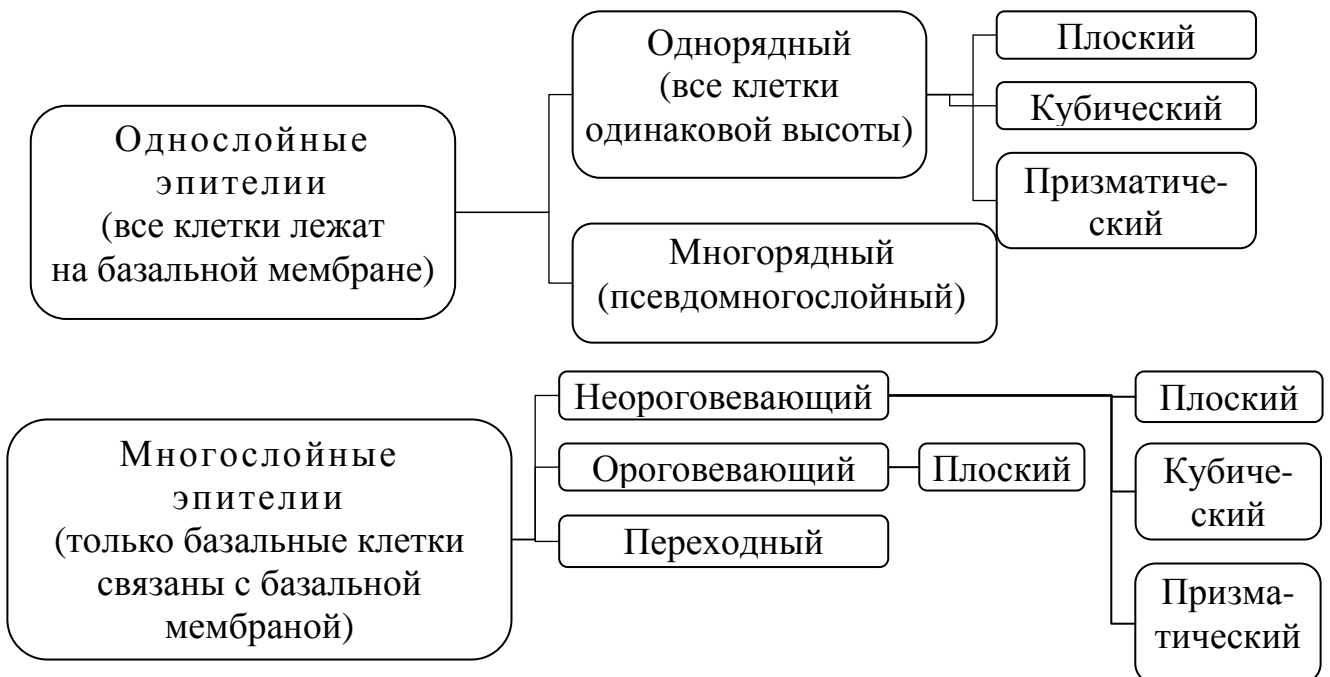
### 3. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

**Ткань** – это исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и неклеточных структур, обладающая общностью строения, иногда происхождения, и специализированная на выполнении определенных функций.

#### 3.1. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ (ЭПИТЕЛИИ)

Основные признаки эпителиев: пограничное положение; расположение клеток в виде пластов; наличие базальной мембраны; отсутствие межклеточного вещества и кровеносных сосудов; полярность клеток, то есть структурное и функциональное различие базальной и апикальной части эпителиоцитов; наличие контактов (десмосомы, полудесмосомы, замыкательные пластинки, плотные контакты и другие); высокая регенераторная способность.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ ЭПИТЕЛИЕВ



Однослойный плоский эпителий представлен мезотелием и эндотелием. Мезотелий покрывает листки плевры, брюшины и околосердечной сумки, то есть входит в состав серозных оболочек. Представляет собой пласт плоских полигональных клеток, которые имеют на апикальной поверхности микроворсинки. Границы между клетками неровные, за счет чего формируется прочное сцепление, которое утра-

чивается с возрастом и при воспалении. Мезотелий участвует в образовании серозной жидкости и создает благоприятные условия для скольжения органов относительно друг друга или своих частей.

Сосуды и камеры сердца выстланы эндотелием. Это также пласт уплощенных клеток, расположенных на базальной мембране. Эндотелиоциты обеспечивают обмен веществ между кровью и тканью и участвуют в синтезе и метаболизме биологически активных веществ. В различных участках сосудистой системы эндотелиоциты находятся в неодинаковых гемодинамических условиях и поэтому отличаются по форме, размерам и функциональным свойствам.

**Однослойный низкопризматический (кубический)** эпителий выстилает дистальные отделы мочевых канальцев почек, мелкие выводные протоки печени, поджелудочной железы. Кроме основной – отграничительной, может выполнять функцию всасывания и секреции.

**Однослойный призматический**, или цилиндрический, эпителий выстилает внутреннюю поверхность среднего отдела пищеварительной системы, мочевые канальцы почек и выводные протоки крупных желез – печени и поджелудочной. Клетки специализируются на выполнении функций всасывания и секреции в зависимости от локализации.

**Однослойный многорядный реснитчатый** эпителий выстилает воздухоносные и половые пути. Все клетки лежат на базальной мембране, но имеют разную высоту, в результате чего их ядра образуют несколько рядов. В эпителии дыхательных путей выделяют: малодифференцированные (короткие и длинные вставочные) и специализированные – главные (реснитчатые), бокаловидные и эндокринные клетки.

Реснитчатые клетки имеют призматическую форму тела, на их апикальной поверхности имеются реснички, мерцание которых способствуют удалению слизи вместе с прилипшими инородными частичками. Бокаловидные клетки выделяют слизистый секрет, который образует пленку на поверхности эпителиального пласта. Эндокринные клетки синтезируют биологически высокоактивные вещества.

**Многослойный плоский неороговевающий** эпителий выстилает слизистую оболочку ротовой полости, пищевода, влагалища, конечного отдела прямой кишки, а также конъюнктиву глаза и роговицу. В нем выделяют три слоя: на базальной мембране – базальный слой, представленный цилиндрическими клетками. Выше, образуя несколько этажей, располагается шиповатый слой из клеток неправильной формы, соединенных между собой десмосомами. Базальный и шипо-

ватый слой вместе образуют ростковый слой эпителия, но делятся, в основном, стволовые клетки базального слоя. Снаружи лежит слой плоских клеток, которые постепенно утрачивают связь с пластом, ядра в них уплощаются, органеллы утрачиваются и клетки слущиваются. При выраженном механическом и химическом воздействии способен ороговеть.

**Многослойный плоский ороговевающий** эпителий образует поверхностный слой кожи – эпидермис. В его состав входят несколько клеточных *дифферонов*, которые в эпидермисе рабочих поверхностей (ладони, подошвы) образуют пять слоев. 1. Базальный слой содержит цилиндрические стволовые и дифференцирующиеся кератиноциты, среди которых располагаются и пигментные клетки. 2. Шиповатый слой состоит из многоугольной формы клеток, связанных между собой десмосомами. Кроме кератиноцитов встречаются эпидермальные макрофаги и лимфоциты. 3. Зернистый слой образуют уплощенные кератиноциты, в цитоплазме которых содержатся базофильные кератогиалиновые гранулы. 4. Блестящий слой состоит из сильно уплощенных кератиноцитов, в которых происходит распад ядер и органелл. Цитоплазма содержит светопреломляющую волокнистую массу, в результате чего границы между клетками не видны. 5. Самый поверхностный роговой слой образован роговыми чешуйками - конечная стадия дифференцировки кератиноцитов. Они содержат кератин и склеены между собой содержащим липиды веществом, обладающим гидроизолирующим свойством. Чешуйки постепенно слущиваются с поверхности эпителиального пласта.

**Многослойный переходный** эпителий, или уроэпителий, выстилает мочевыводящие пути. В нём выделяют три слоя: базальный, промежуточный и покровный. В базальном – мелкие малодифференцированные клетки, в промежуточном – клетки полигональной формы. Покровные клетки, в отличие от многослойного плоского эпителия, крупные, имеют грушевидную, кубическую или цилиндрическую форму. Они могут делиться и обладают секреторной способностью. Секрет, выделяясь на поверхность эпителиального пласта, защищает его от действия мочи. Подобный эпителий встречается и в аллантоисе. Их общность строения объясняется единым происхождением – из эпителия клоачного отдела кишки в области впадения в неё мезонефрального протока.

Регенерация эпителиев происходит: в однослойных - за счет малодифференцированных клеток специальных зон или путем деления

сохранившихся клеток, в многослойных – путем деления клеток в базальном слое.

### 3.2. СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

В процессе эволюции вслед за эпителиальными образуются соединительные ткани. Соединительные ткани развиваются из мезенхимы и характеризуются разнообразием клеточных дифференцировок и хорошо развитым межклеточным веществом. Межклеточное вещество включает волокнистые структуры и аморфное вещество.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ



Основные функции: опорная, защитная, трофическая.

Количественное соотношение клеток и межклеточного вещества, особенности клеточного состава, плотность основного вещества определяют функции соединительных тканей. Чем плотнее ткань, тем более выражена опорная функция.

### 3.3. ВОЛОКНИСТЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Они характеризуются большим объемом межклеточного вещества. В рыхлой неоформленной волокнистой соединительной ткани в межклеточном веществе преобладает основное (аморфное) вещество, волокна располагаются рыхло в различных направлениях. В плотных тканях резко доминирует объем плотно расположенных волокнистых структур.

## КЛАССИФИКАЦИЯ ВОЛОКНИСТЫХ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ



**Рыхлая неоформленная соединительная ткань** располагается под эпителиальными пластами, сопровождает кровеносные и лимфатические сосуды, входит в состав всех внутренних органов, образуя их строму. Клеточный состав: фибробластический дифферон, макрофаги, плазматические, тучные, жировые, пигментные, адвентициальные клетки и лейкоциты крови.

Фибробласты — наиболее многочисленная группа клеток, способных синтезировать компоненты межклеточного вещества: белки – коллаген и эластин, протеогликаны, гликопротеины, гликозаминогликаны. Это крупные, отростчатые клетки с овальным ядром. Цитоплазма и ядро окрашиваются слабобазофильно.

Макрофаги, в отличие от фибробластов, имеют более четкие контуры, интенсивно окрашенную цитоплазму с выраженным лизосомальным аппаратом и плотное базофильно окрашенное ядро. В активном фагоцитирующем состоянии у макрофага появляются многочисленные выросты цитоплазмы – псевдоподии.

Межклеточное вещество, кроме волокнистых структур (коллагеновые, эластические и ретикулярные волокна), включает основное вещество. Содержание большого количества малодифференцированных клеток (фибробласты) определяет высокую пластичность данной ткани.

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется преобладанием волокнистых структур и менее разнообразным клеточным составом. Ведущая функция – опорная, механическая. Сила и на-

правление действующих на ткань нагрузок определяют расположение волокон.

**Плотная неоформленная волокнистая соединительная ткань** образует сетчатый слой кожи, капсулы различных органов. Её волокнистые структуры располагаются плотно и неупорядоченно, основного вещества мало, из клеточных элементов преобладают фиброциты, реже встречаются фибробласты и макрофаги.

**Плотная оформленная волокнистая соединительная ткань** характеризуется упорядоченным расположением волокнистых структур. В сухожилии между пучками коллагеновых волокон (пучки первого порядка) располагаются фиброциты. Крупные пучки коллагеновых волокон (пучки второго порядка) отделяются прослойками рыхлой соединительной ткани (эндотений), которая обеспечивает трофику и регенерацию сухожилия при травме. Крупные сухожилия образованы пучками третьего и даже четвертого порядков. Снаружи сухожилие покрыто волокнистой тканью, которая образует перитений.

Плотные волокнистые ткани менее пластичны, так как содержат мало камбиальных элементов. Для более быстрого и полного восстановления, например, при травме сухожилия, необходимо создать физиологическое напряжение вдоль основного расположения волокон (вдоль продольной оси сухожилия).

### 3.4. ТКАНИ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

Среди соединительных тканей со специальными свойствами выделяют жировую, ретикулярную, слизистую и пигментную ткани. **Ретикулярная ткань** образует строму кроветворных органов. Состоит из ретикулярных клеток и ретикулярных волокон, образующих сетевидную структуру – ретикулум. Волокна погружаются в отростки клеток, обеспечивая стабильность сетевидной структуры. В ячейках ретикулярной ткани располагаются макрофаги

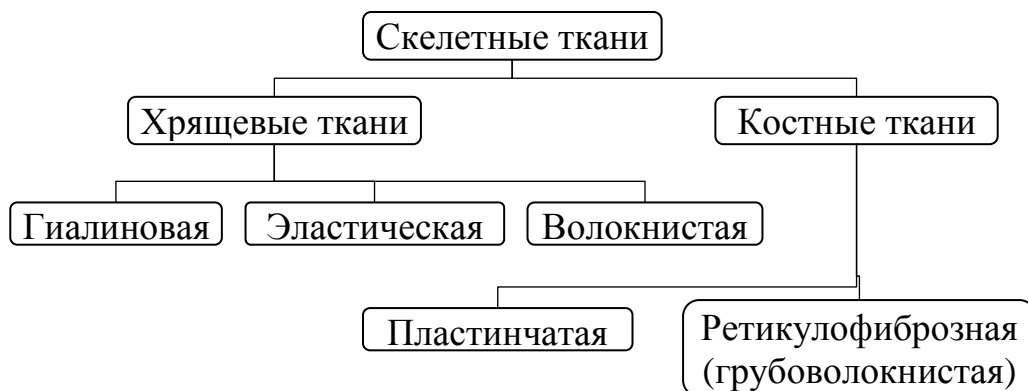
**Жировая ткань** является депо энергетического материала и выполняет механическую защиту, формируя ложе для некоторых структур и органов. В жировой ткани содержатся жировые клетки (липоциты, или адипоциты) и волокнистые структуры. Крупные жировые капли отодвигают ядро и органеллы с остатками цитоплазмы на периферию. Клетки приобретают перстневидную форму, а при растворении жира в результате приготовления гистологического препарата



– форму пустых ячеек. Жировая ткань делится на белую и бурую. Последняя распадается медленнее и является более энергоёмкой.

### 3.5. СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

Скелетные ткани выполняют опорную, защитную, механическую функции, а также участвуют в минеральном обмене.



#### КЛАССИФИКАЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ ТКАНЕЙ

**Хрящевые ткани** подразделяются на гиалиновую, эластическую и волокнистую. Соответственно выделяют гиалиновые, эластические и волокнистые хрящи.

**Гиалиновый хрящ** снаружи покрыт надхрящницей, которая состоит из двух слоёв. Наружный слой – грубоволокнистый, выполняет механическую функцию, в него вплетаются сухожилия мышц. Внутренний слой – нежноволокнистый, в нём лежат кровеносные сосуды, которые обеспечивают диффузную трофику хряща, так как хрящ сосудов не имеет. Кроме того, во внутреннем слое располагаются хондрогенные клетки, включая предшественники хондроцитов – хондробласты. Они участвуют в аппозиционном росте (новообразование хрящевой ткани по периферии хряща) и регенерации.

Под надхрящницей располагаются молодые хондроциты веретеновидной формы, обеспечивающие интерстициальный рост - увеличение массы хряща изнутри. В центральной части хряща находятся зрелые хондроциты и изогенные группы клеток. После деления хондроциты далеко не расходятся из-за плотного межклеточного вещества и лежат по 2-4 клетки в одной полости. Межклеточное вещество представлено основным веществом, состоящим из воды, протеогликанов, белков, и коллагеновыми волокнами, которые из-за одинако-

вого с основным веществом коэффициента светопреломления при обычной окраске не видны.

**Эластический хрящ**, в отличие от гиалинового, кроме прочности, упругости обладает эластичностью. Построены в принципе так же, как и гиалиновые, но в межклеточном веществе преобладают эластические волокна. Межклеточное вещество менее плотное и с возрастом не обызвествляется.

**Костные ткани**, как и все соединительные, состоят из клеток (остеобласты, остециты, остеокласты) и межклеточного вещества (коллагеновые волокна и минерализованное основное вещество). По расположению волокон выделяют два типа: грубоволокнистую костную ткань (пучки коллагеновых волокон расположены неупорядоченно) и пластинчатую (коллагеновые волокна образуют пластинки). Волокна в пределах пластинки ориентированы параллельно друг другу и лежат под углом к волокнам соседней пластинки, что обеспечивает большую прочность пластинчатой костной ткани. В процессе эмбриогенеза вначале образуется грубоволокнистая ткань, которая замещается впоследствии на пластинчатую. У взрослого животного кости построены из пластинчатой костной ткани. К костным тканям относятся также дентин и цемент зуба.

**Трубчатая кость** снаружи покрыта надкостницей (периост), состоящей из наружного (волоконистого) и внутреннего (клеточного) слоёв. Во внутреннем слое надкостницы располагаются остеогенные клетки. Под надкостницей располагается слой наружных генеральных костных пластинок, затем остеонный слой и внутренний слой общих пластинок. Со стороны костномозгового канала выделяют внутреннюю надкостницу – эндост.

Структурно-функциональной единицей трубчатых костей является остеон. В центре остеона располагается канал, где проходит кровеносный сосуд. Вокруг канала концентрически наслаиваются костные пластинки остеона. В костных полостях между пластинками лежат остециты, а их отростки располагаются в костных канальцах, которые анастомозируют между собой. Между остеонами располагаются вставочные пластинки.

**Прямой остеогенез** (развитие кости из мезенхимы) характерен для плоских костей. В процессе формирования кости выделяют стадию скелетогенного островка, остеонидную стадию, кальцификацию межклеточного вещества и замещение грубоволокнистой ткани пластинчатой. Мезенхимные клетки вначале образуют остеогенные ост-

ровки, из которых формируются костные балки (трабекулы). По краю трабекулы лежат остеобласты, а в центральной части - замурованные в оксифильное межклеточное вещество остециты. Остеокласты - макрофаги костной ткани – это крупные клетки, содержащие несколько ядер, располагаются по периферии трабекулы в углублениях.

**Непрямой остеогенез** (развитие кости на месте гиалинового хряща) наблюдается при образовании трубчатых костей. Вначале формируется модель будущей кости из гиалинового хряща. В области диафиза между надхрящницей и собственно хрящом образуется костная манжетка – это перихондральная костная ткань. В ней определяются остеобласты, остеокласты и замурованные в межклеточном веществе остециты. Костная манжетка нарушает процесс диффузного питания хряща, и в центре хрящевого зачатка происходят дистрофические изменения. Хондроциты вакуолизируются, образуются так называемые пузырьчатые хондроциты. Прорастание кровеносных сосудов вместе с остеогенными клетками приводит к образованию очагов энхондрального окостенения – формирование костной ткани внутри хрящевого зачатка. Энхондральная костная ткань, в отличие от перихондральной, содержит остатки обызвествленного хряща.

На границе диафиза с эпифизом, то есть в области метафиза, выделяется зона роста, где хрящевые клетки делятся, образуя монетные столбики. Таким образом, со стороны диафиза идёт разрушение хрящевой ткани, а со стороны эпифиза – пролиферация клеток. Полное окостенение метафиза указывает на окончание роста трубчатых костей в длину. Костные пластинки в центре диафиза впоследствии разрушаются остеокластами с образованием костно-мозгового канала.

**Регенерацию** костной ткани обеспечивают остеогенные клетки, расположенные в надкостнице, эндосте, каналах остеонов. При посттравматической регенерации (перелом кости) образуется костная мозоль, которая в своём формировании повторяет основные этапы эмбрионального остеогенеза. Вначале в зону повреждения вырастает рыхлая соединительная ткань с остеогенными элементами, затем образуется грубоволокнистая костная ткань, в толще которой могут формироваться хрящевые островки. Как правило, хрящевая ткань развивается в недостаточно кровоснабжаемых участках. При создании физиологического напряжения грубоволокнистая ткань замещается на пластинчатую костную ткань. Оптимальная репозиция фрагментов кости, иммобилизация и одновременное натяжение обеспечивают регенерацию без образования костной мозоли.

### 3.6. КРОВЬ И ЛИМФА

**Кровь** обеспечивает постоянство внутренней среды организма (гомеостаз), выполняет дыхательную, трофическую, экскреторную, регуляторную и защитную функции. Кровь является жидкой тканью и состоит из клеточных элементов и межклеточного вещества. Среди форменных элементов преобладают эритроциты, их содержание в 1000 раз больше, чем лейкоцитов. Это безъядерные клетки, утратившие ядро и органеллы в процессе дифференцировки. Подавляющее большинство эритроцитов имеют форму двояковогнутого диска и диаметр от 4.0 до 9.0 мкм. Основным объемом эритроцита занят гемоглобином. Эритроциты выполняют функцию газообмена, кроме того, на своей поверхности могут адсорбировать антитела, гормоны, аминокислоты, токсины.

Лейкоциты – это, шаровидные подвижные клетки, покидают кровеносное русло, мигрируют в ткани и в них выполняют защитные функции. Процентное соотношение различных видов лейкоцитов в периферической крови носит название лейкоцитарной формулы, которая имеет диагностическое значение.

Нейтрофильные лейкоциты в периферической крови по степени зрелости делят на юные, палочкоядерные и сегментоядерные. Цитоплазма этих клеток окрашивается слабо оксифильно, зернистость мелкая, пылевидная, розово-фиолетовая. У сегментоядерных ядро содержит 3-5 сегментов, которые соединены тонкими перемычками. Палочкоядерные имеют несегментированное ядро, чаще S-образной формы. Юные нейтрофильные гранулоциты встречаются редко и имеют бобовидное ядро. Нейтрофильные лейкоциты обладают фагоцитозом и обеспечивают начальную стадию воспалительной реакции.

Изменение лейкоцитарной формулы в сторону увеличения содержания незрелых, то есть палочкоядерных и юных нейтрофилов, принято называть «сдвигом влево», а их снижение и увеличение содержания сегментоядерных лейкоцитов – «сдвигом вправо», что отражает функциональное состояние костного мозга и реактивность организма.

Эозинофильные лейкоциты – более крупные клетки, чем нейтрофилы. Характерным признаком является наличие в цитоплазме крупных оксифильных гранул. Ядро обычно состоит из двух сегментов, соединенных между собой тонкой перемычкой. Количество эозинофилов возрастает при аллергических состояниях и глистных инвазиях.

Базофильные клетки по размеру близки нейтрофильным, ядро лопастное, цитоплазма заполнена крупными базофильными гранулами, содержащими гистамин, гепарин и другие биологически активные вещества. Регулируют проницаемость сосудов, свертываемость крови, участвуют в иммунных реакциях.

Лимфоциты по размеру делятся на малые, средние и большие. Большие лимфоциты в норме в периферической крови не встречаются. Они выполняют роль натуральных, или естественных киллеров дотимусной природы и локализуются в органах. Малые лимфоциты характеризуются резко базофильным ядром округлой формы, которое занимает почти всю клетку. Цитоплазма окрашивается базофильно и видна в виде узкого ободка. Средние лимфоциты на препарате несколько крупнее эритроцитов. Их ядра округлой формы, могут иметь глубокое вдавление. Лимфоциты являются иммунокомпетентными клетками. По своему происхождению и иммунологическим характеристикам подразделяются на В - и

Т-лимфоциты. Структурные различия между ними при обычной микроскопии не определяются.

Моноциты – самые крупные клетки в мазке крови. Цитоплазма окрашивается слабо базофильно. Ядро крупное бобовидное или в виде подковы. Моноциты имеют развитый лизосомальный аппарат, и за пределами сосудистого русла образуют систему тканевых и органных макрофагов.

Кровяные пластинки – тромбоциты, в мазке крови образуют скопления. По периферии каждой пластинки выделяется светлая однородная зона – гиаломер, в центре – темная, зернистая (грануломер). Основная функция – участие в тромбообразовании.

**Лимфа** образуется из тканевой жидкости, состоит из плазмы и форменных элементов (около 1 % от её объема). Среди последних преобладают лимфоциты, значительно реже встречаются моноциты, гранулоциты и эритроциты.

### **3.7. КРОВЕТВОРЕНИЕ И ИММУНИТЕТ**

#### **СОВРЕМЕННАЯ СХЕМА КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНИТЕТ**

Современная схема кроветворения базируется на унитарной теории, согласно которой родоначальницей всех клеток крови является стволовая клетка крови (СКК). Она способна к самоподдерживанию, то есть производству себе подобных клеток, не все из которых после

деления вступают в дифференцировку. Впервые гипотеза о существовании СКК была сформулирована в 1908 г. выдающимся отечественным ученым А.А.Максимовым.

Развивающиеся кроветворные клетки подразделяют на шесть классов

Первый класс составляют полипотентные СКК. Полагают, что в красном костном мозге на  $10^5$  клеток приходится 50 стволовых. При этом суточный расход эритроцитов и лейкоцитов обеспечивает одна стволовая клетка.

Второй класс представлен двумя клетками: клеткой-предшественницей лимфоцитопоэза и клеткой-предшественницей миелоцитопоэза. Эти клетки относятся уже к частично детерминированным клеткам (полустволовые). Из клетки-предшественницы миелоцитопоэза не могут образовываться лимфоидные клетки, и, наоборот, из клетки-предшественницы лимфоцитопоэза не могут дифференцироваться другие клетки, кроме плазмочитов и лимфоцитов. Но они ещё полипотентны, то есть с широкими возможностями дифференцировки, ибо из одной клетки, в частности предшественницы миелоцитопоэза, образуются моноциты, сегментоядерные лейкоциты, эритроциты и тромбоциты. Для своего развития клетки-предшественницы миело- и лимфоцитопоэза требуют определенного микроокружения. В связи с этим у взрослого животного выделяют миелоидный орган – красный костный мозг и лимфоидные органы. Для миелоцитопоэза микроокружением является ретикулярная ткань. В тимусе, где микроокружение представлено эпителием, возможна только дифференцировка Т-лимфоцитов. В случае изменения микроокружения возможен миелоцитопоэз в печени, селезёнке, лимфоузлах, коже, что напоминает эмбриональное кроветворение в этих органах.

Третий класс составляют унипотентные клетки-предшественницы: это клетки-предшественницы В-лимфоцитов, Т-лимфоцитов, а также колониеобразующие в культуре клетки (КОЕ), являющиеся поэтинчувствительными клетками. Все они требуют определенного микроокружения и, кроме того, гормональной регуляции. Гуморальными регуляторными факторами являются: эритропоэтин, который образуется главным образом в почках, и различные колониестимулирующие факторы (КСФ) – цитокины, вырабатываемые макрофагами, лимфоцитами, эндотелиальными клетками, фибробластами и липоцитами.

Все три класса клеток относят к морфологически нераспознаваемым, для их дифференцировки требуются серологические исследования, культивирование клеток в специальных средах или пересадка донорского красного костного мозга смертельно облученным животным, в селезёнке которых после трансплантации определяются колонии клеток.

Четвёртый класс представлен морфологически распознаваемыми бластными клетками: плазмобласт, В-лимфобласт, Т-лимфобласт, монобласт, миелобласты, эритробласт и мегакариобласт. Само окончание – «бласт» подчеркивает низкую степень дифференцировки и возможность деления клеток. Количество митозов для каждой клетки этого класса в норме составляет 5-7. При патологии число митозов может резко возрасти или уменьшиться. В связи с этим возможна коррекция таких состояний или за счёт подавления клеточных митозов, например цитостатиками, или за счёт воздействия на клетки препаратами, стимулирующими их пролиферацию. Морфологически эти клетки отличаются от клеток других классов, но трудно идентифицируются между собой. Они имеют, как правило, большие размеры, базофильную цитоплазму и крупное круглое ядро.

Пятый класс образуют созревающие клетки. В этом классе способность к пролиферации затухает. По мере дифференцировки клетки постепенно уменьшаются в размерах, теряется базофилия цитоплазмы. В цитоплазме накапливается специфическая зернистость. Появляется неспецифическая зернистость, например, лизосомальный аппарат в промоноцитах. В проэритроцитах накапливается гемоглобин, в связи с чем меняется окраска их цитоплазмы от базофильной до оксифильной. В некоторых проэритроцитах не происходит полной потери органелл, в них выявляется остаток зернистости в виде сеточки. Это так называемые незрелые эритроциты, или ретикулоциты. Выраженные изменения происходят с ядром. В пролимфоцитах оно уменьшается. В промоноцитах и в промиелоцитах форма ядра становится бобовидной. В промиелоцитах ядро определяется в виде S-изогнутой палочки, с последующей его сегментацией. В проэритроцитах происходит утрата не только органелл, но и ядра, вследствие этого зрелый эритроцит приобретает форму двояковогнутого диска.

Шестой класс составляют зрелые клетки. При этом тромбоциты, или кровяные пластинки, представляют собой фрагменты цитоплазмы мегакариоцитов. Зрелые В- и Т-лимфоциты в условиях антигенного раздражения могут подвергаться бласттрансформации – пре-

вращаться в бластные клетки (иммунобласты) и в дальнейшем пролиферировать. В результате пролиферации образуются эффекторные иммунокомпетентные клетки, В- и Т-клетки памяти.

Лейкоциты крови выполняют свои функции в основном за пределами сосудистого русла, преимущественно в рыхлой соединительной ткани. Из них самой большой клеточной популяцией являются макрофаги, имеющие моноцитарное происхождение. Макрофаги распределяются в тканях и органах в местах возможного проникновения микроорганизмов, в так называемых «воротах» для проникновения антигена. Макрофаги составляют макрофагическую систему организма, или мононуклеарную фагоцитарную систему. Среди макрофагов выделяют: макрофаги соединительной ткани (гистиоциты), макрофаги печени (купферовские клетки), свободные и фиксированные макрофаги селезёнки, лимфоузлов, костного мозга, альвеолярные макрофаги лёгких, плевральные и перитонеальные макрофаги, макрофаги костной ткани (остеокласты) и макрофаги нервной системы (клетки микроглии).

## **СТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ ИММУНИТЕТА**

Иммунитет представляет собой систему специфических и неспецифических защитных механизмов, с помощью которых организм распознает и уничтожает все генетически чужеродное (микроорганизмы, чужие клетки или измененные собственные). С помощью этих механизмов поддерживается структурная и функциональная целостность организма. Основную роль в реализации иммунных реакций играют: Т-лимфоциты, В-лимфоциты, лимфоциты, обладающие естественными цитотоксическими свойствами (натуральные киллеры, нулевые клетки, Pit –клетки), макрофаги, а также другие антигенпредставляющие клетки. В зависимости от участия клеточных популяций в иммунных реакциях выделяют клеточный и гуморальный иммунный ответ.

Эффекторными клетками при клеточном иммунитете являются Т-цитотоксические лимфоциты (Т-киллеры). На поверхности всех ядросодержащих клеток организма имеются антигены главного комплекса гистосовместимости (МНС) класса 1. При появлении чужеродных клеток (трансплатационные, зараженные вирусом или опухолевые клетки) антигены МНС класса 1 представляют чужой антиген. Т-киллеры в процессе дифференцировки в тимусе приобретают мембранные рецепторы, способные распознавать чужие антигены, ассо-



цированные с собственными антигенами МНС класса 1. В результате «узнавания» чужой клетки Т-киллеры активируются, бласттрансформируются и пролиферируют. Количество Т-киллеров, специфичных к конкретному антигену, резко возрастает, и они атакуют чужеродные клетки. Т-киллер связывается с клеткой-мишенью, в результате изменяется проницаемость ее мембраны: натрий, расположенный в норме на наружной поверхности цитолеммы, перемещается в клетку, увлекая за собой воду. Вследствие осмотического шока происходит гибель чужеродных клеток. Подобный же эффект возможен и при выработке Т-киллером специального цитотоксина. Не исключен и запуск апоптоза чужеродной клетки после связывания ее с Т-киллером. Численность Т-киллеров регулируют Т-супрессоры.

В гуморальном иммунном ответе эффекторными клетками являются В-лимфоциты. Кроме них, участвуют макрофаги, Т-хелперы, Т-супрессоры. Гуморальный иммунитет направлен на любые антигены, поступающие в организм извне: микроорганизмы, метаболиты глистов, пищевые антигены, пыльца растений.

В-лимфоциты способны самостоятельно активироваться только при взаимодействии с некоторыми антигенами (например, липополисахаридами). При помощи рецепторов они распознают антиген, бласттрансформируются и пролиферируют. Контроль над количеством В-лимфоцитов осуществляют В-супрессоры. В дальнейшем В-лимфоциты дифференцируются в плазмочиты, синтезируют антитела, которые и связывают антиген.

В подавляющем большинстве гуморальных иммунных реакций для активации В-лимфоцитов требуется участие Т-хелперов. В свою очередь, Т-хелперы способны распознать «чужое» только в комплексе с антигеном МНС класса 2. Последние имеются на антигенпредставляющих клетках (макрофаги, дендритные клетки, клетки Лангерганса, В-лимфоциты). Макрофаги поглощают антиген и с помощью антигена МНС класса 2 представляют его Т-хелперам. Кроме того, макрофаги выделяют интерлейкины, также способствующие активации Т-хелперов. В результате активации Т-хелперы бласттрансформируются и пролиферируют (процесс регулируется Т-супрессорами). Их количество резко возрастает. Т-хелперы, в свою очередь, активируют В-лимфоциты посредством выделения лимфокинов (интерлейкинов).

В результате бласттрансформации, пролиферации и дифференцировки В-лимфоцитов в плазмочиты вырабатываются антитела, ко-

которые связывают антигены. При пролиферации Т-хелперов и В-лимфоцитов, кроме эффекторных клеток образуются соответствующие клетки памяти, которые при повторном поступлении антигена в организм обеспечивают более быстрый иммунный ответ.

### 3.8. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Ведущей функцией мышечных тканей является сокращение, то есть способность изменять свою форму под действием пусковых импульсов.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ МЫШЕЧНЫХ ТКАНЕЙ



**Гладкая мышечная ткань** встречается в стенке полых органов и кровеносных сосудов. Развивается из мезенхимы. Для нее характерны ритмические произвольные сокращения. Структурно-функциональной единицей является гладкий миоцит. Миоциты – это клетки, чаще веретеновидной формы, иногда отростчатые (в матке, в мочевом пузыре), располагаются пучками или слоями, а в промежутках между ними находится рыхлая неоформленная соединительная ткань. Ядро – в центре, большая часть цитоплазмы занята миофибриллами, которые располагаются неупорядоченно (преимущественно продольно) и очень плотно, в результате чего цитоплазма кажется гомогенной. В совокупности миофибриллы образуют сократительный аппарат.

Увеличение функциональной нагрузки приводит к гипертрофии клеток (например, при беременности). При репаративной регенерации восстановление ткани совпадает с этапами гистогенеза и осуществляется за счет деления молодых миоцитов. Однако, в высокоспециализированной мышечной ткани эволюционно молодых органов (мочевой пузырь, матка) посттравматическая регенерация неполная – мышечная ткань замещается волокнистой.

**Сердечная мышечная ткань** имеет также клеточное строение. Типичные кардиомиоциты, соединяясь, образуют волокна, которые

анастомозируют друг с другом. В области границ клеток определяются вставочные диски. Ядро располагается в центре, по полюсам – органеллы и сократительный аппарат (миофибриллы). Структурно-функциональной единицей миофибрилл является саркомер. Между мышечными волокнами видны прослойки рыхлой неоформленной соединительной ткани с кровеносными сосудами.

При длительной функциональной нагрузке происходит гипертрофия кардиомиоцитов. Репаративная регенерация неполная, так как кардиомиоциты не делятся, а камбиальные элементы отсутствуют.

**Скелетная мышечная ткань** образует скелетные мышцы, ее сокращения более мощные, произвольные. Состоит из мышечных волокон (симпласты) и клеток - миосателлитоцитов. Снаружи миосимпласт покрыт сарколеммой, под которой располагаются ядра, а центральную часть волокна занимают миофибриллы и органеллы общего значения. При световой микроскопии в волокнах чередуются А-диски (анизотропные) и светлые диски – I-диски (изотропные). Упорядоченное расположение темных и светлых дисков в каждой миофибрилле, а также упорядоченность расположения миофибрилл в волокне (под темными дисками одной - темные другой) определяют поперечную исчерченность всего волокна. Вокруг каждого волокна располагается рыхлая соединительная ткань с кровеносными капиллярами – эндомизий, а вокруг группы волокон – перимизий.

Миофибриллы в сердечных кардиомиоцитах и скелетных мышечных волокнах построены однотипно. Их структурно-функциональной единицей является саркомер. Светлый диск пересекает узкая темная полоса - Z-линия (телофрагма). К телофрагме прикрепляются концы тонких актиновых нитей, которые и образуют светлые диски. По середине темного диска располагается менее заметная светлая M-линия (мезофрагма), к которой прикреплены толстые миозиновые филаменты. Участок между двумя Z-линиями – саркомер. Формула саркомера:  $1/2 I + A + 1/2 I$  (рис. 12). При сокращении актиновые нити скользят между миозиновыми, при этом светлые диски саркомеров практически исчезают.

В саркоплазме кроме миофибрилл располагаются: саркоплазматический ретикулум (видоизмененная эндоплазматическая сеть) - депо ионов Ca, гранулы гликогена, и энергетический аппарат - митохондрии.

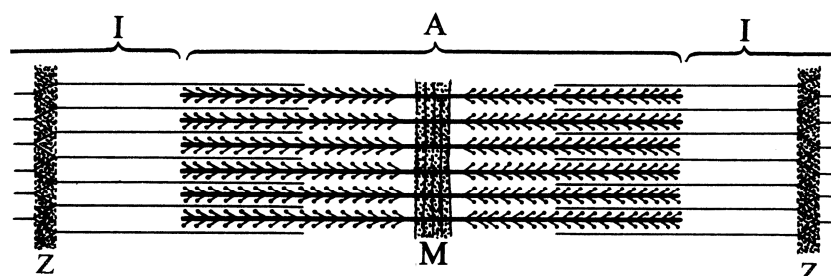


Рис. 12. Схема саркомера. I - изотропный диск, A - анизаторный диск, Z – телофрагма, M – мезофрагма

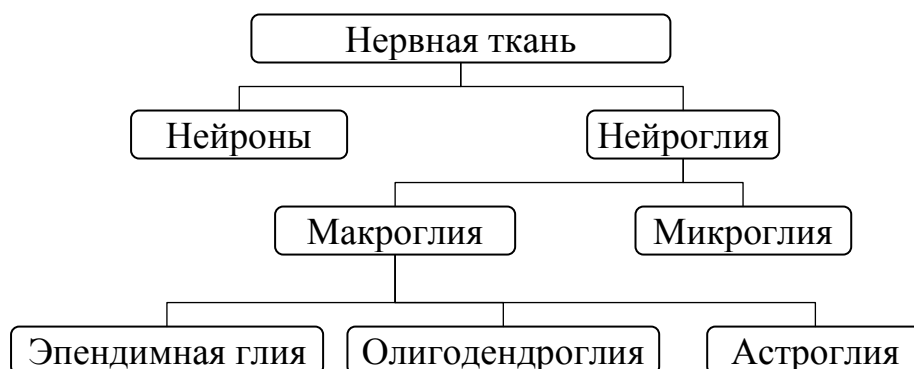
Длительная физическая нагрузка приводит к гипертрофии мышечных волокон за счет увеличения количества миофибрилл. После повреждения возможно восстановление мышечных волокон в результате деления и дифференцировки миосателлитов. При этом этапы регенерации совпадают с эмбриональным гистогенезом: клетки сателлиты - миобласты - миотубы - мышечное волокно.

### 3.9. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Составляет основу центральной и периферической нервной системы, обеспечивает специфические функции восприятия раздражений, возбуждения, выработки импульса и его передачи. Имеет нейроэктодермальное происхождение.

Нервная ткань образуется из нервной пластинки (дорсальное утолщение эктодермы). Из краев нервной пластинки формируются утолщения – нервные валики, между которыми располагается нервный желобок. Нервные валики замыкаются и из нервной пластинки образуется нервная трубка и нервный гребень. Стенка нервной трубки содержит камбиальные вентрикулярные клетки, из которых дифференцируются нейроны и клетки макроглии.

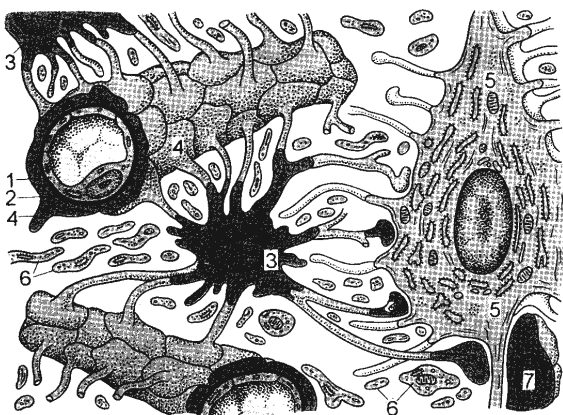
#### КЛАССИФИКАЦИЯ НЕРВНОЙ ТКАНИ



**Нейроны** отличаются количеством отростков: биполярные, псевдоуниполярные, мультиполярные, а также разнообразием формы тел нейронов: звездчатые, пирамидные, грушевидные, веретеновидные, клетки-зёрна. Ядра в нейронах светлые, в цитоплазме хорошо развиты органеллы. Отростки подразделяются на дендриты, проводящие импульс к телу клетки, и аксон, или нейрит, проводящий импульс от тела клетки на периферию. В цитоплазме нейронов происходит интенсивный синтез белков, в том числе нейропептидов, что обуславливает наличие хорошо развитой гранулярной эндоплазматической сети, скопления которой при специальном окрашивании выявляются в виде базофильных глыбок (вещество Ниссля) Глыбки базофильного вещества сосредоточены в теле нейрона, и дендритах. В аксоне они не выявляются.

Специфическим микроокружением для нервных клеток является глия, которая представлена различными клетками – глиоцитами. Среди них выделяют волокнистые астроциты и плазматические астроциты (рис. 13). Своими отростками они отделяют нейроны от окружающей ткани, участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера. Кроме того, они выполняют трофическую, опорную и защитную функции.

По функции нервные клетки делятся на чувствительные, вставочные и эффекторные. Нейроны располагаются цепочками и формируют рефлекторные дуги. Самые простые рефлекторные дуги двух- и трехнейронные. Усложнение рефлекторных дуг идет за счет увеличения количества вставочных нейронов. Рефлекторные дуги подразделяются на соматические – иннервируют скелетные мышцы, и вегетативные – иннервируют железы, сосуды и внутренние органы.



*Рис. 13.* Структурные элементы гематоэнцефалического барьера (по Ю.И. Афанасьеву и Н.А. Юриной). 1 – эндотелий гемокapилляра; 2 – базальная мембрана; 3 – тело астроцита; 4 – пластинчатые окончания отростков астроцитов; 5 – нейрон; 6 – отростки нейронов; 7 – олигодендроглиоцит

Эпендимоциты выстилают спинномозговой канал и желудочки мозга. Клетки лежат эпителиоподобно, то есть пластом. От их основания отходит отросток, который пронизывает вещество мозга и на его поверхности участвует в образовании отграничительных мембран.

Эпендимоглиоциты, помимо отграничительной и опорной функций, обладают способностью секретировать цереброспинальную жидкость.

Микроглия представлена глиальными макрофагами, которые имеют короткие слабоветвящиеся отростки и проявляют фагоцитарную способность, превращаясь в крупные округлые клетки – зернистые шары - при травме мозга или воспалительных процессах.

Леммоциты располагаются вокруг тел нервных клеток и создают условия для их жизнедеятельности, окружают отростки нервных клеток, в результате чего образуются миелиновые и безмиелиновые нервные волокна.

В нервном волокне выделяют осевой цилиндр (отросток нервной клетки) и глиальную оболочку. В центре миелинового нервного волокна располагается осевой цилиндр, то есть отросток нервной клетки. Структурные особенности волокон определяются глиальной оболочкой. Отросток нервной клетки прогибает плазмолемму глиоцита (леммоцита) и погружается в клетку. Плазмолемма глиоцита смыкается над отростком с образованием мезаксона. Так образуются безмиелиновые нервные волокна.

**Миелиновые нервные волокна.** Отросток нейрона также погружается в леммоциты (их на протяжении отростка много), образуется мезаксон, который закручивается вокруг осевого цилиндра. Многочисленные слои мезаксона (плазмолеммы) вокруг осевого цилиндра называются миелином, который представляет собой многократно закрученный двойной слой плазмолеммы глиоцита. По мере накручивания мезаксона на осевой цилиндр ядро и цитоплазма леммоцита смещается на периферию и образуют нейролемму (неврилемму). В образовании миелина на протяжении нервного отростка принимает участие большое количество леммоцитов. Места контактов соседних леммоцитов называются узловыми перехватами. Импульсы распространяются скачкообразно по перехватам, поэтому скорость проведения импульсов значительно больше, чем в безмиелиновых.

Миелиновые нервные волокна располагаются преимущественно в соматической нервной системе. Безмиелиновые нервные волокна встречаются, в основном, в вегетативной нервной системе

На периферии отростки нервных клеток образуют различного рода **нервные окончания**: эффекторные (двигательные и секретор-

ные), чувствительные (рецепторы) и контакты между нервными клетками (синапсы).

**Чувствительные нервные окончания** отличаются большим разнообразием. Среди них выделяют свободные и несвободные нервные окончания. Несвободные нервные окончания могут быть инкапсулированы и без капсулы. В инкапсулированном нервном окончании выделяют внутреннюю глиальную колбу, в которой разветвляется осевой цилиндр чувствительного нервного волокна, и наружную колбу, представленную пластинчатой соединительной тканью.

**Синапс** содержит пресинаптический полюс, синаптическую щель и постсинаптический полюс. В пресинаптической части определяются синаптические пузырьки с нейромедиатором, которые при поступлении нервного импульса связываются с пресинаптической мембраной, выделяя нейромедиатор в синаптическую щель. Медиатор воспринимается специальными рецепторами постсинаптической мембраны, вызывая деполяризацию цитолеммы постсинаптического полюса. Близко к этому построены и моторные бляшки – двигательные нервные окончания, которые заканчиваются на поперечно-полосатых мышечных волокнах.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Дайте определение ткани. Классификация тканей.
2. Каковы источники развития тканей?
3. Морфо-функциональная классификация и характеристика эпителиальных тканей.
4. Строение и функция железистых эпителиев.
5. Соединительные ткани, их строение и функция.
6. Охарактеризуйте костные и хрящевые ткани.
7. Что такое кровь, лимфа? Их характеристика и значение.
8. В чем заключаются основные отличия строения и регенерации мышечных тканей?
9. Дайте характеристику структурных элементов нервной ткани и рефлекторных дуг.

## 4. ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

### 4.1. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

Кости скелета образованы пластинчатой костной тканью. При этом диафиз трубчатых костей содержит компактную костную ткань, а эпифизы – преимущественно губчатую. Структурно-функциональной единицей пластинчатой костной ткани является остеон. Стенка диафиза трубчатой кости построена из компактной пластинчатой костной ткани и содержит периост, слой наружных костных пластинок, остеонный слой, вставочные костные пластинки, слой внутренних костных пластинок и эндост.

Соматическая мускулатура состоит из поперечно-полосатых скелетных мышц. Паренхима мышцы представлена красными, промежуточными и белыми мышечными волокнами. Каждое волокно оплетается тонкой прослойкой рыхлой волокнистой соединительной ткани (эндомизий), вокруг группы мышечных волокон располагается более широкая прослойка рыхлой соединительной ткани (перимизий). Снаружи волокно покрыто пластинкой из плотной волокнистой соединительной ткани (эпимизий). Мышцы переходят в сухожилия, которые представлены пучками плотной оформленной коллагеновой волокнистой соединительной ткани, погружаются в гиалиновый хрящ, затем в вещество кости.

#### Контрольные вопросы и задания

1. Какие тканевые особенности имеет структурная организация разных отделов трубчатых костей?
2. Что является структурно-функциональной единицей пластинчатой костной ткани?
3. Какие структуры формируют диафиз трубчатой кости?
4. Какие типы мышечных тканей Вы знаете?
5. Гистологическое строение скелетных мышц.
6. Как построен сократительный аппарат гладкой и исчерченной мышечных тканей.



## 4.2. КОЖА И ЕЁ ПРОИЗВОДНЫЕ

**Кожа** относится к жизненно важным органам. В коже выделяют эпидермис и дерму, под которой располагается гиподерма. Эпидермис рабочих поверхностей кожи представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором выражены все пять слоёв: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой. В дерме выделяют два слоя: сосочковый и сетчатый. Сосочковый слой образован рыхлой неоформленной соединительной тканью. В коже ладоней соединительнотканые сосочки вдаются глубоко в эпидермис, обеспечивая его прочную связь с дермой.

Сетчатый слой кожи представлен плотной неоформленной соединительной тканью с мощными пучками коллагеновых и сетью эластических волокон. Пучки волокон лежат в разных направлениях, что определяется функциональной нагрузкой на кожу. Гиподерма представлена жировым слоем, состоящим из долек жировой ткани и прослойки волокнистой соединительной ткани. В тонкой коже роговой слой эпидермиса тоньше, блестящий слой отсутствует, зернистый – слабо выражен. Соединительнотканые сосочки дермы сглажены.

В сетчатом слое дермы залегают секреторные отделы потовых желез. Это простые, трубчатые, неразветвленные железы. В секреторных отделах, кроме железистых клеток, располагаются миоэпителиальные клетки, то есть отмечается многослойность, обусловленная эктодермальным происхождением.

Сальная железа является простой, альвеолярной, слаборазветвленной железой. Она секретирует по голокриновому типу. Секреторные отделы состоят из двух типов клеток: мелких, малодифференцированных, способных к пролиферации, и клеток, находящихся на разных стадиях накопления секрета. По мере накопления секрета – кожного сала – клетки смещаются внутрь секреторного отдела и, постепенно разрушаясь, выталкиваются через короткий выводной проток в волосяную воронку.

Волосы, как и железы кожи, являются производными эпидермиса. В волосе выделяют две части: стержень, расположенный над поверхностью кожи, и корень волоса. Стержень волоса образован корковым веществом и кутикулой. Корень состоит из коркового вещества, мозгового вещества и кутикулы. Корень волоса заканчивается расширением – волосяной луковицей, которая обеспечивает рост волоса благодаря пролиферации малодифференцированных клеток. Пи-

тание волоса осуществляется сосудами, расположенными в соединительнотканном сосочке. Корень волоса окружен внутренним и наружным эпителиальными влагалищами и дермальным соединительнотканным влагалищем.

Производными кожи, помимо потовых, сальных желез и волос, также являются молочные железы и роговые образования (рога, копыта, копытца, когти, ногти).

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Дайте гистологическую характеристику отделов кожи.
2. Назовите производные кожи и опишите их строение.
3. Как построены потовые и сальные железы?
4. Охарактеризуйте строение волос?

## **4.3. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА**

**Сосуды микроциркуляторного русла** обеспечивают регуляцию кровенаполнения органов и транскапиллярный обмен. К ним относят артериолы, венулы и заключенные между ними капилляры. Внутренняя оболочка капилляров образована эндотелием и базальной мембраной. Между расщепленными листками базальной мембраны располагаются перициты. Наружная оболочка представлена, в основном, редкими волокнистыми структурами и клеточными элементами: адвентициальными клетками и фибробластами. Посткапиллярные венулы по своему строению напоминают капилляры. В артериолах средняя оболочка образованная гладкими миоцитами, расположенными по крутой спирали.

**Сосуды мышечного типа.** К артериям мышечного типа относятся большинство артерий организма. В стенке **артерии** выделяют три оболочки. Внутренняя оболочка образована эндотелием, подэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. Средняя оболочка содержит гладкие миоциты и расположенные между ними волокна (коллагеновые и эластические). На границе между средней и наружной оболочками располагается наружная эластическая мембрана. Эластические волокна средней оболочки сливаются с эластическими мембранами и образуют единый эластический каркас, который придает артерии эластичность при растягивании и упругость при

сдавливании. Наружная оболочка – адвентициальная – образована рыхлой соединительной тканью.

**Вены** мышечного типа имеют те же три оболочки, что и артерии. В отличие от артерий в них не выражены эластические элементы, что обусловлено гемодинамическими условиями (низкая скорость кровотока и невысокое кровяное давление).

В стенке **сердца** выделяют три оболочки: эндокард, миокард и эпикард. Внутренняя оболочка (эндокард) по строению соответствует стенке крупного кровеносного сосуда. В нем выделяют четыре слоя: эндотелиальный, подэндотелиальный, мышечно-эластический и наружный соединительнотканый. Под эндокардом располагается миокард, состоящий из проводящих кардиомиоцитов, которые образуют в совокупности проводящую систему сердца, и типичных сократительных кардиомиоцитов (поперечно-полосатая сердечная мышечная ткань). Снаружи сердце покрыто двумя листами серозной оболочки, которые образуют так называемую околосердечную сумку (перикард). Непосредственно к миокарду прилежит её внутренний листок – эпикард, представленный соединительнотканной пластинкой и мезотелием, который отграничивает эпикард от полости сердечной сумки.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Опишите особенности строения артерий разного типа.
2. Чем отличается строение стенки вен от стенки артерий?
3. Дайте характеристику сосудов микроциркуляторного русла.
4. Охарактеризуйте гистологическое строение проводящей системы сердца.
5. Назовите оболочки сердца и опишите их гистологическое строение.

## **4.4. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА**

Воздухоносные пути представлены преддверием полости носа, собственно носовой полостью, гортанью, трахеей и разветвленным бронхиальным деревом. В стенке трахеи выделяют четыре оболочки: слизистую, подслизистую основу, фиброзно-хрящевую и адвентициальную. Слизистая оболочка трахеи состоит из двух пластинок: однослойного многорядного реснитчатого эпителия и соединительноткан-

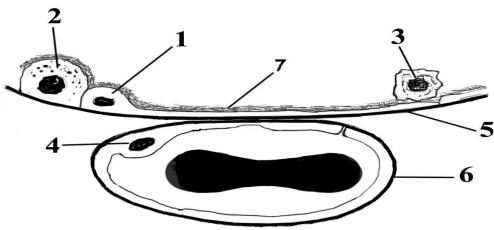
ной пластинки, богатой кровеносными сосудами и продольно расположенными эластическими волокнами.

В подслизистой основе располагаются секреторные отделы белково-слизистых желёз. Фиброзно-хрящевая оболочка представлена незамкнутыми на задней поверхности кольцами гиалинового хряща. Гиалиновый хрящ покрыт надхрящницей, под которой располагаются молодые хондроциты, зрелые хондроциты и глубже – изогенные группы клеток, окруженные межклеточным веществом. Снаружи трахея покрыта адвентициальной оболочкой, обеспечивающей прикреплению трахеи к окружающим органам.

Главные бронхи и часть бронхов крупного калибра лежат вне легких. Строение их стенки близко строению стенки трахеи. Внутрилегочные бронхи делятся на бронхи крупного, среднего и малого калибра. В стенке бронха среднего калибра выделяют четыре оболочки: слизистую, подслизистую основу, фиброзно-хрящевую и адвентициальную. Слизистая оболочка выстлана однослойным многорядным реснитчатым эпителием, под которым располагаются собственная соединительнотканная пластинка и мышечная пластинка. В подслизистой основе лежат концевые отделы смешанных слизисто-белковых желез. В фиброзно-хрящевой оболочке гиалиновый хрящ меняется на эластический и образует небольшие пластинки или островки хрящевой ткани. Адвентициальная оболочка переходит в соединительную ткань межальвеолярных перегородок. Бронхи сопровождаются кровеносными сосудами.

Ацинус является структурно-функциональной единицей респираторного отдела. В состав ацинуса входит дихотомически разветвленные респираторные бронхиолы, альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки, в стенке которых находятся альвеолы. В межальвеолярных перегородках располагается сеть эластических волокон, оплетающих альвеолы и большое количество кровеносных капилляров.

Аэрогематический барьер осуществляет диффузию газов, а также является защитным механизмом на границе с внешней средой. Он представлен цитоплазмой респираторного альвеолоцита, базальной мембраной альвеолы, базальной мембраной кровеносного капилляра и цитоплазмой эндотелиоцита (рис. 14). Поверхность респираторных альвеолоцитов покрыта сурфактантом, который вырабатывается секреторными альвеолоцитами, начиная с седьмого месяца внутриутробного развития.



*Рис. 14.* Аэрогематический барьер.

1. Респираторный альвеолоцит. 2. Секреторный альвеолоцит. 3. Макрофаг.
4. Эндотелиоцит. 5. Базальная мембрана альвеолы. 6. Базальная мембрана капилляра.
7. Сурфактант

Сурфактант предотвращает слипание альвеол. Он включает мембранный компонент и жидкую фазу. В его состав входят белки, фосфолипиды и гликопротеиды. При вдохе мембранная решетка сурфактанта образует один тонкий слой в виде клеточной мембраны, а при выдохе сурфактант собирается в трехслойную решетку.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите отделы воздухоносных путей и дайте им сравнительную гистологическую характеристику.
2. Дайте характеристику гистологического строения бронха малого калибра, терминальной бронхиолы.
3. Опишите строение ацинуса.
4. Какова гистофизиология респираторного отдела дыхательной системы?
5. Перечислите структурные компоненты аэрогематического барьера.

## 4.5. ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОГЕНЕЗА

**Красный костный мозг** – центральный орган кроветворения – является источником стволовых клеток и универсальным органом гемопоэза. Строму органа составляет ретикулярная ткань, которая служит микроокружением для кроветворных клеток. В красном костном мозге встречается небольшое количество жировых клеток. Его строма пронизана синусоидными капиллярами, через стенку которых в норме проходят только созревшие форменные элементы крови. Среди клеток крови, находящихся на различных стадиях созревания, выделяются мегакариоциты. Это крупные многоядерные клетки. Путём отщепления фрагментов цитоплазмы мегакариоцитов образуются кровяные пластинки (тромбоциты).

**Тимус** – центральный орган лимфоцитопоэза и иммуногенеза, в нем происходит антигеннезависимая дифференцировка Т-

лимфоцитов. Строму органа составляет эпителиальная ткань, которая является микроокружением для дифференцирующихся клеток. Тимус разделен на дольки. В каждой дольке различают более тёмное корковое вещество и светлое мозговое вещество. В корковом веществе происходит пролиферация и дифференцировка всех разновидностей Т-лимфоцитов, в мозговом находятся, преимущественно рециркулирующие Т-лимфоциты. Под капсулой тимуса находится субкапсулярная зона, в которой локализуются малодифференцированные лимфоциты (около 5%). Они устойчивы к действию повреждающих факторов и к глюкокортикоидам коры надпочечников.

При стресс-реакции происходит выброс Т-лимфоцитов в периферический кровоток и массовая гибель их в тимусе, что приводит к акцидентальной (временной) инволюции. По мере старения идет физиологическая атрофия (инволюция) тимуса. Восстановление тимуса происходит за счёт пролиферации и дифференцировки клеток субкапсулярной зоны. В мозговом веществе встречаются слоистые эпителиальные тельца (тельца тимуса), количество которых увеличивается с возрастом.

**Лимфатический узел** относится к органам, где после рождения образуются лимфоциты только в ответ на антигенное раздражение. Узел покрыт соединительнотканной капсулой, от которой в паренхиме отходят волокнистые трабекулы. Под капсулой располагается корковое вещество, представленное совокупностью лимфатических узелков. Центральную часть узла занимает мозговое вещество, в нем переплетаются мозговые (мякотные) тяжи.

Между корковым и мозговым веществом находится паракортикальная тимус-зависимая зона. Лимфатические узелки имеют округлую форму. При наличии антигена в них происходит пролиферация В-лимфоцитов, что приводит к появлению светлых центров. Поступая в мозговые тяжи, В-лимфоциты превращаются в плазматические клетки, которые вырабатывают антитела. В паракортикальной тимус-зависимой зоне сосредоточены Т-лимфоциты.

В лимфатическом узле имеется система синусов, по которым протекает лимфа. Приносящие лимфатические сосуды, расположенные с выпуклой стороны узла, впадают в краевой синус, который ограничен капсулой и лимфатическими узелками. Между узелками и трабекулами лежат промежуточные корковые синусы, а между трабекулами и мозговыми тяжами – мозговые синусы, которые, сливаясь, образуют центральный, или воротный синус.

В синусах мозгового вещества лимфатического узла, как и в других синусах, определяются ретикулярные клетки, связанные с ретикулярными волокнами и соединенные между собой своими отростками. В результате чего образуется сеть, в ячейках которой находятся макрофаги лимфоузла, поэтому лимфа протекая по синусам, очищается и обогащается лимфоцитами.

**Селезёнка** – периферический орган кроветворения, который образует защитный барьер на пути кровотока. Снаружи селезенка покрыта соединительнотканной капсулой и отграничена серозной оболочкой. Лимфатические узелки в селезёнке располагаются диффузно и в совокупности составляют белую пульпу. В каждом лимфатическом узелке проходит центральная артерия, которая располагается эксцентрично. Вокруг артерии выделяют периартериальную тимус–зависимую зону. При поступлении антигена в лимфатических узелках образуются светлые, или реактивные центры, в которых происходит пролиферация В-лимфоцитов. Вокруг светлого центра определяется интенсивно окрашенная перифолликулярная зона, снаружи от которой лежит маргинальная зона. Эти зоны относятся к тимус–независимым и содержат Т- и В-лимфоциты.

**Нёбная миндалина** – это одно из скоплений лимфоидной ткани в складках слизистой оболочки на границе ротовой полости и глотки. Углубления эпителия в подлежащую соединительную ткань образуют крипты. Слизистая оболочка со стороны ротовой полости выстлана многослойным плоским неорговевающим эпителием. В криптах эпителий инфильтрирован лимфоцитами и полиморфноядерными лейкоцитами. В собственной пластинке слизистой оболочки располагаются многочисленные лимфатические узелки. В них хорошо выражены светлые центры, что свидетельствует об интенсивной пролиферации лимфоцитов и о возможностях местного иммунного ответа.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Перечислите органы кроветворения и иммуногенеза и опишите особенности их гистологического строения и функции.
2. Дайте структурно-функциональную характеристику красного костного мозга.
3. Опишите строение и функцию тимуса.
4. Приведите отличительные черты строения периферических органов кроветворения и иммуногенеза.
5. Охарактеризуйте клеточные основы иммунитета.

## 4.6. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Передний отдел пищеварительного канала представлен ротовой полостью с её органами, глоткой и пищеводом. В губе выделяют три отдела: кожный, промежуточный и слизистый. Слизистая оболочка внутренней части губы образована многослойным плоским неороговевающим эпителием и собственной пластинкой слизистой. Мышечная пластинка в слизистой оболочке отсутствует, и поэтому слизистая без резкой границы переходит в подслизистую основу, в которой располагаются секреторные отделы губных слюнных желёз. Выводные протоки желез открываются на поверхность эпителия.

В толще губы находится поперечно-полосатая мышечная ткань круговой мышцы рта. Наружная (кожная) часть губы имеет строение тонкой кожи. В её дерме располагаются корни волос, сальные, потовые железы, то есть производные кожи. Переходная часть губы, или красная кайма, подразделяется на гладкую часть - до линии смыкания губ, и ворсинчатую часть – по линии смыкания губ. Ворсинчатая часть в период новорожденности имеет высокие эпителиальные сосочки, которые раздражают материнский сосок в период акта сосания.

Слизистая оболочка **языка** на верхней и боковой поверхностях образует многочисленные сосочки. Самые распространенные - нитевидные сосочки с частично ороговевающим эпителием, между ними располагаются более крупные грибовидные сосочки. На боковых поверхностях располагаются листовидные сосочки. С возрастом эти сосочки редуцируются. Самые крупные – желобоватые, или сосочки, окруженные валом, лежат на границе тела и корня языка.

В эпителии листовидных, грибовидных и желобоватых сосочков располагаются вкусовые почки. Между сосочками и в желобоватых сосочках открываются протоки слюнных желёз. Спинка языка так же, как и слизистая твёрдого нёба и дёсен, не имеет подслизистой основы, что обусловлено высокой механической нагрузкой на нее. Основную массу языка составляет поперечнополосатая мышечная ткань, между пучками волокон которой лежат белковые, слизистые и смешанные слюнные железы.

В ротовую полость кроме огромного числа мелких слюнных желез открываются выводные протоки трех парных больших слюнных желез. Это сложные, разветвленные альвеолярно-трубчатые железы. Они состоят из секреторных отделов и выводных протоков. Вывод-



ные протоки подразделяются на внутридольковые (вставочные и исчерченные), междольковые и общий выводной проток. Междольковые выводные протоки выстланы вначале двухслойным, затем многослойным эпителием. Многослойность эпителия в секреторных отделах и выводных протоках обусловлена эктодермальным происхождением железы.

В **околоушных слюнных железах** белковые секреторные отделы состоят из пирамидной формы белковых клеток, снаружи от которых располагаются миоэпителиальные клетки. Внутридольковые выводные протоки (вставочные и исчерченные) хорошо выражены и сильно разветвлены.

Секреторные отделы **поднижнечелюстной и подъязычной желез** трех типов: слизистые, белковые и белково-слизистые, или смешанные. Слизистые отделы содержат конические слизистые клетки. Белково-слизистые отделы более крупные, в центре их расположены светлые с уплощенными ядрами слизистые клетки, а по периферии в виде полулуний – белковые клетки. Белковые секреторные отделы содержат серозные секреторные клетки. Снаружи секреторных клеток на базальной мембране так же располагаются миоэпителиальные клетки. Внутридольковые вставочные протоки менее выражены в связи с ослизнением в процессе развития, исчерченные выводные протоки длинные и сильно ветвятся. На базальной мембране секреторных отделов и внутридольковых выводных протоков желез располагаются мелкие миоэпителиальные клетки, длинные тонкие отростки которых снаружи охватывают эпителиальные клетки.

Важным аппаратом в механической переработке пищи в ротовой полости являются **зубы**, которые образуются в виде двух генераций – молочные и постоянные. В эмбриогенезе из эпителия преддверия ротовой полости образуется эпителиальный тяж, растущий в подлежащую соединительную ткань. Из этого эпителиального тяжа формируется зубная пластинка, от которой начинается рост зубных почек, превращающихся в эмалевые органы. В эмалевом органе на ранней стадии развития зуба выделяют наружные, промежуточные и внутренние клетки. Из окружающей мезенхимы формируется зубной сосочек, который как бы вдавливаются в эмалевый орган, образуя из него «двустенный бокал».

На поздней стадии развития зуба усиленной дифференцировке подвергаются внутренние клетки эмалевого органа, которые превращаются в высокие призматические клетки – энамелобласты (клетки,

образующие эмаль). Наружные клетки зубного сосочка дифференцируются в одонтобласты (клетки образующие дентин). Из остальной части зубного сосочка образуется пульпа зуба, а из прилежащей мезенхимы – цемент зуба и периодонт.

Слизистая оболочка **пищевода** образует продольные складки. Она имеет три пластинки: эпителиальная, образованная многослойным плоским неороговевающим эпителием, собственная пластинка, представленная рыхлой неоформленной соединительной тканью, и мышечная пластинка слизистой оболочки – пучки гладких миоцитов. Мышечная пластинка максимально выражена в нижней трети пищевода. В подслизистой основе лежат секреторные отделы собственных желёз пищевода, выводные протоки которых открываются на поверхность эпителиального пласта.

Мышечная оболочка пищевода образует два слоя: внутренний – циркулярный, наружный – продольный. Поперечнополосатая мышечная ткань в верхнем отделе пищевода постепенно меняется к нижнему отделу пищевода на гладкую мышечную ткань. Снаружи пищевод покрыт адвентициальной оболочкой, а в абдоминальном отделе – серозной.

**При переходе пищевода в желудок** происходит резкая смена многослойного эпителия на однослойный. Эти эпителии отличаются по происхождению: многослойный эпителий образуется из эктодермы, а однослойный – из энтодермы. Подобные эпителиальные стыки встречаются ещё в конечном отделе прямой кишки и в области шейки матки. Стыки эпителиев разного происхождения более уязвимы при чрезмерных функциональных нагрузках и действии патологических факторов.

Слизистая оболочка **фундальной части и тела желудка** образует неглубокие желудочные ямки, складки и поля. Число желудочных ямок достигает нескольких миллионов. Желудочные ямки выстланы однослойным цилиндрическим железистым эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки располагаются простые неразветвленные или слаборазветвленные трубчатые железы. Клеточный состав: главные клетки, которые вырабатывают пепсиноген; париетальные клетки (окрашиваются оксифильно), вырабатывающие хлориды, добавочные слизистые клетки, вырабатывающие слизь, мало дифференцированные клетки в области шеек желёз и эндокринные клетки APUD системы. Глубже располагается мышечная пластинка слизистой оболочки. Подслизистая основа содержит крупные сосуды

и нервное сплетение. Мышечная оболочка образована тремя слоями: косым, циркулярным и продольным, содержит межмышечные нервные сплетения. Снаружи желудок покрыт серозной оболочкой.

Стенка желудка **в пилорическом отделе** имеет ряд отличий: желудочные ямки более глубокие, пилорические железы с коротким выводным протоком, разветвленные, с широким просветом секреторных отделов. Среди клеток желез преобладают слизистые секреторные клетки, париетальные клетки отсутствуют, а эндокринных клеток на единицу площади больше, чем в других отделах желудка. Между секреторными отделами лучше выражены прослойки соединительной ткани. Циркулярный слой мышечной оболочки образует мощный сфинктер, между слоями мышечной оболочки чаще определяются крупные нервные ганглии.

У жвачных имеется **преджелудок**, который у большинства животных состоит из трех камер. Они имеют сложный внутренний рельеф и высланы многослойным плоским эпителием. В рубце слизистая оболочка образует сосочки, в сетке слизистая формирует гребневидные складки, а в книжке – слизистая, подслизистая и мышечная оболочки - многочисленные тонкие листовидной формы складки.

Слизистая оболочка **тонкой кишки** образует многочисленные выросты, или кишечные ворсинки. Эпителий, углубляясь в собственную пластинку слизистой оболочки, образует многочисленные кишечные крипты (кишечные железы). Слизистая выстлана однослойным высокопризматическим каёмчатым эпителием. В составе эпителия ворсинок выделяют каёмчатые клетки и их разновидность - М-клетки (антигенпредставляющие), бокаловидные и эндокринные клетки диффузной эндокринной системы. В криптах, кроме этих клеток, встречаются бескаёмчатые энтероциты – источник регенерации кишечного эпителия, и клетки с ацидофильной зернистостью. В тонкой кишке хорошо выражена мышечная пластинка слизистой оболочки, подслизистая основа, мышечная оболочка с внутренним циркулярным и наружным продольным слоями и наружная серозная оболочка.

В **двенадцатиперстной кишке** в подслизистой основе располагаются секреторные отделы дуоденальных желёз, выводные протоки которых открываются в крипты. Дополнительные железы участвуют в выработке кишечного сока и обеспечивают защиту слизистой от действия кишечного содержимого.

Слизистая оболочка **толстой кишки** характеризуется наличием большого количества циркулярных складок и глубоких крипт. В эпителии крипт преобладают бокаловидные клетки, встречаются каемчатые энтероциты, эндокринные клетки и малодифференцированные. В собственной пластинке слизистой оболочки и подслизистой основе чаще, чем в тонкой кишке, встречаются лимфатические узелки, которые осуществляют местную иммунную защиту.

**Печень** относится к крупным железам пищеварительной системы. Структурно-функциональной единицей является печеночная долька. Междольковая соединительная ткань развита слабо, поэтому дольчатость печени не выражена. В центре условной печеночной дольки располагается одиночный сосуд – центральная вена, а на периферии дольки определяются кровеносные сосуды и желчные протоки, образующие печеночные триады. Паренхима дольки представлена радиально расположенными печеночными балками и идущими между ними от периферии к центру синусоидными капиллярами. Каждая печеночная балка состоит из двух рядов гепатоцитов. Между рядами гепатоцитов располагаются желчные капилляры. Таким образом, желчные капилляры не имеют собственной стенки, а образованы соприкасающимися поверхностями гепатоцитов (рис. 15).

В состав печеночной триады входят артерия, вена и желчный проток. Междольковые сосуды разветвляются на вокругдольковые артерии и вены, которые распадаются на артериальные и венозные капилляры. Капилляры входят в периферическую часть дольки, сливаются, образуя радиально идущие к центру внутريدольковые синусоидные капилляры, которые впадают в центральную вену. Желчные капилляры находятся внутри печёночных пластинок и сливаются на периферии долек, образуя вокругдольковые и междольковые желчные протоки.

Стенка внутريدольковых синусоидных капилляров имеет ряд особенностей: в ней практически отсутствует базальная мембрана, между эндотелиоцитами имеются широкие промежутки. Капилляры окружены перисинусоидальным пространством (пространство Диссе), в которое свободно выходит плазма крови, омывая гепатоциты печёночной пластинки. Кроме того, между эндотелиоцитами располагаются купферовские клетки (макрофаги печени), Pit-клетки (натуральные киллеры дотимусной природы), а в перисинусоидальном пространстве - липоциты (депонируют жирорастворимые витамины).

Желчь и кровь в дольке отделены печеночным барьером и в норме не смешиваются.

Основным компонентом печёночного барьера являются гепатоциты. Мембраны соседних гепатоцитов в печеночной пластинке плотно прилегают друг к другу, образуя замыкательные пластинки. При разрушении печеночных клеток нарушается целостность печеночного барьера, в результате чего компоненты желчи попадают в кровоток.

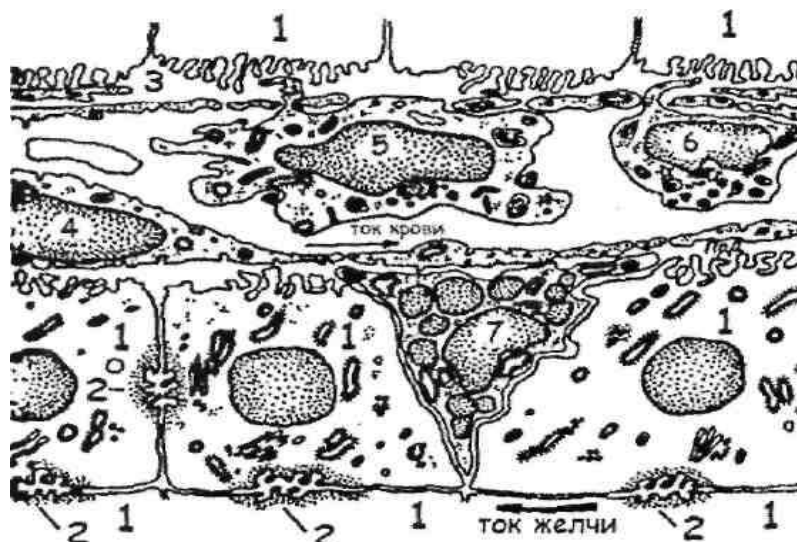


Рис. 15. Взаимоотношение стенки синусоидного капилляра с клетками печеночной пластинки (по В.В. Серову и К. Лапину с изменениями). Печеночный барьер.

1. Гепатоциты.
2. Желчный капилляр.
3. Пространство Диссе.
4. Эндотелиоцит.
5. Звездчатый ретикулоэндотелиоцит (клетка Купфера).
6. Натуральный киллер (большой зернистый лимфоцит).
7. Липоцит.

**Поджелудочная железа** имеет выраженную дольчатость. В дольках железы располагаются экзокринные отделы и в виде островков скопления эндокринных клеток, относящихся к диффузной эндокринной системе. Секреторные отделы экзокринной части железы представлены ацинусами. Они образованы пирамидной формы белковыми секреторными клетками. Базальная часть клеток называется гомогенной, окрашивается основными красителями (базофильная). Апикальная (оксифильная) зона содержит гранулы просекрета и называется зимогенной.

Секреторные отделы и вся система выводных протоков выстланы однослойным эпителием, что обусловлено энтодермальным происхождением железы. Крупные выводные протоки чаще встречаются в области тела и головки железы. В таком протоке хорошо определяет-

ся однослойный призматический эпителий, собственная пластинка, элементы мышечной и адвентициальной оболочек.

Среди эндокриноцитов панкреатических островков выделяют А-клетки, вырабатывающие глюкагон, В-клетки – инсулин, Д-клетки – соматостатин, D<sub>1</sub>-клетки – вазоинтестинальный полипептид, и РР-клетки, синтезирующие панкреатический полипептид.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Опишите общие закономерности гистологического строения пищеварительной трубки.
2. Каковы особенности строения перехода пищевода в желудок?
3. В чем заключаются видовые особенности строения желудка?
4. Дайте гистологические особенности строения тонкой и толстой кишки.
5. Охарактеризуйте гистофизиологию застенных желез пищеварительной системы.
6. Чем представлен эндокринный аппарат пищеварительной системы.

## **4.7. МОЧЕВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА**

**Почка** покрыта тонкой соединительнотканной капсулой и окружена слоем жировой ткани. На разрезе хорошо различимы темного цвета кора и более светлое мозговое вещество, образованные разными отделами нефронов. Нефрон – структурно-функциональная единица почки. Он состоит из капсулы клубочка, проксимального извитого канальца, прямых канальцев петли и дистального извитого канальца. Нефрон переходит в собирательные трубочки. В корковом веществе располагаются почечные тельца и извитые канальцы. В мозговом веществе – прямые канальцы, в основном, собирательные трубочки. Некоторые собирательные трубочки в виде мозговых лучей заходят в корковое вещество.

Почечное тельце образовано сосудистым капиллярным клубочком, окруженным двумя листками капсулы. Между внутренним и наружным листками имеется полость капсулы, в которую фильтруется плазма крови с образованием первичной мочи. Диаметр выносящей артериолы значительно меньше, чем приносящей, в результате чего создается высокое кровяное давление в капиллярах сосудистого клубочка, что и является определяющим условием первой фазы мочеобразования – фильтрации (рис. 16).

Почечный барьер, через который происходит фильтрация плазмы

крови, представлен эндотелиальными клетками капилляра, единой базальной мембраной капилляра и внутреннего листка капсулы и подоцитами. Подоциты – это клетки внутреннего листка капсулы, которые соприкасаются короткими отростками – цитоподиями – с базальной мембраной. Через почечный барьер из крови фильтруются: вода, простые белки и глюкоза, электролиты, мочевины и азотистые шлаки. Первичной мочи образуется у некоторых видов животных до 150-200 литров в сутки.

В проксимальных извитых канальцах, выстланных призматическим каемчатым эпителием, полностью обратно всасываются (реабсорбируются) белки, глюкоза, часть воды и электролиты. Канальцы петли нефрона выстланы однослойным плоским эпителием, через который происходит пассивная реабсорбция воды вследствие разности осмотического давления между мочой в канальцах и тканевой жидкостью. В дистальных канальцах, которые выстланы кубическим эпителием, осуществляется реабсорбция электролитов под влиянием гормона альдостерона. Реабсорбция воды в собирательных трубках регулируется антидиуретическим гормоном гипофиза. Здесь же происходит секреция ионов водорода, в результате чего моча приобретает кислую реакцию.

Эндокринная система почки участвует в регуляции мочеобразования и оказывает общее влияние на гемодинамику и водно-солевой обмен. Юкстагломерулярный аппарат включает юкстагломерулярные клетки, плотное пятно и юкставаскулярные клетки. Клетки плотного пятна (в составе дистального извитого канальца) улавливают содержание натрия в моче, активируют юкстагломерулярные и юкставаскулярные клетки, которые вырабатывают ренин. Ренин активирует ангиотензиновую систему, которая обладает сосудосуживающим действием. Кроме того, ренин стимулирует образование гормона альдостерона в клубочковой зоне коры надпочечников, который усиливает реабсорбцию ионов натрия в дистальном извитом канальце.

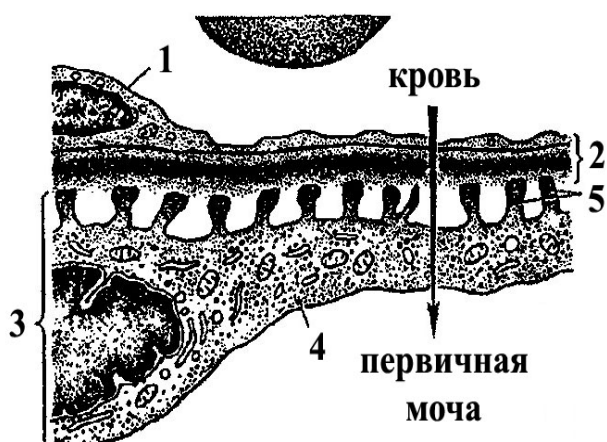


Рис. 16. Фильтрационный (почечный) барьер. 1. Эндотелиоцит  
2. Базальная мембрана. 3. Подоцит. 4. Цитотрабекула.  
5. Цитоподии

**Мочевыводящие пути** (почечные чашечки, лоханки, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал) построены однотипно. В них выделяют слизистую оболочку, слабо выраженную подслизистую основу, мышечную оболочку и наружную (адвентициальную или серозную) оболочку. Слизистая оболочка образована уроэпителием (многослойный переходный эпителий) и собственной пластинкой слизистой. Поверхностные клетки уроэпителия крупные, цилиндрической, кубической или грушевидной форм, обладают способностью вырабатывать слизистый секрет, который защищает слизистую от действия мочи. В нижнем отделе мочеточников и в стенке мочевого пузыря (в начальном отделе мочеиспускательного канала) располагаются мелкие слизистые железы.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Охарактеризуйте строение и мочевыделительную функцию почек.
2. Гистофизиология коркового нефрона.
3. Дайте характеристику эндокринной системы почек.
4. Опишите строение мочевыводящих путей.

## **4.8. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦОВ**

К органам половой системы самцов относят гонады (семенники), выполняющие репродуктивную и эндокринную функции, и добавочные органы – семявыносящие пути. **Семенник** снаружи покрыт плотной соединительнотканной оболочкой (белочной), тонкие перегородки которой делят орган на дольки. В каждой дольке находится от одного до четырех извитых семенных канальца. В стенке канальца выделяют базальный слой, миоидный и волокнистый слои. Внутренняя выстилка представлена поддерживающими клетками (суспензотциты) и половыми клетками разной степени дифференцировки, отражающими стадии сперматогенеза.

У базальной мембраны канальца располагаются сперматогонии (стволовые и полустволовые клетки). Деление сперматогоний характеризует первую фазу сперматогенеза – размножение. Выше сперматогоний лежат сперматоциты первого порядка. В период роста в сперматоцитах первого порядка происходят сложные изменения в ядерном аппарате, что соответствует профазе первого деления мейоза.



Над сперматоцитами первого порядка лежат сперматоциты второго порядка и сперматиды. Эти клетки образуются в результате двух последовательных редукционных делений (период созревания). В центральной части извитого канальца располагаются сперматозоиды с хвостовыми нитями, которые находятся в стадии формирования (рис. 17). Продолжительность сперматогенеза составляет до 2,5 месяцев, он происходит постоянно в течение репродуктивного периода и волнообразно на протяжении семенного канальца.

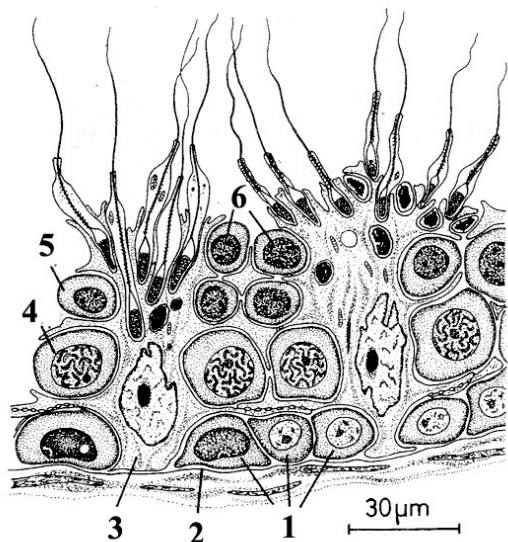


Рис. 17. Структурные элементы гемотестикулярного барьера (по Р. Кристичу с изменениями) 1. Сперматогонии. 2. Базальная мембрана. 3. Сустентоцит. 4. Сперматоцит 1 порядка. 5. Сперматоцит 2 порядка. 6. Сперматиды

Между извитыми семенными канальцами в прослойках рыхлой соединительной ткани около кровеносных капилляров локализуются интерстициальные клетки, синтезирующие стероидные половые гормоны, основной из которых – тестостерон.

**Придаток семенника** анатомически представлен головкой, телом и хвостовой частью. Головка придатка построена из выносящих извитых канальцев семенника, которые выстланы эпителиальными клетками разной высоты. Высокие цилиндрические клетки со стереоцилиями чередуются с железистыми клетками кубической формы. Выносящие канальцы головки придатка соединяются, образуя проток придатка. Проток придатка выстлан двурядным эпителием, в котором определяются короткие вставочные клетки и высокие призматические клетки со стереоцилиями. Собственная пластинка слизистой, мышечная и адвентициальная оболочки протока незначительной толщины.

**В семявыносящем протоке** слизистая оболочка образует 3–4 продольные складки, эпителий двурядный. Хорошо развита мышечная оболочка, состоящая из трёх слоёв гладкой мышечной ткани.

Наиболее выражен средний (циркулярный) слой. Снаружи проток покрыт адвентициальной оболочкой.

**Предстательная железа** охватывает верхнюю часть мочеиспускательного канала, представляет собой мышечно-железистый орган. Состоит из многочисленных отдельных слизистых желез, выводные протоки которых открываются в простатическую часть мочеиспускательного канала. В раннем постнатальном периоде простата представлена слабо развитыми секреторными отделами и хорошо выраженными соединительнотканными перегородками с пучками клеток гладкой мышечной ткани. В период полового созревания максимальной дифференцировки достигают секреторные отделы, в широких просветах которых определяется слизистый секрет.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Дайте характеристику гистологического строения семенника
2. Опишите этапы сперматогенеза.
3. Какие железы половой системы Вы знаете?
4. Укажите особенности гистологического строения разных отделов семявыводящих путей.

## **4.9. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМОК**

**Яичник** снаружи покрыт белочной оболочкой и мезотелием. В корковом веществе располагаются фолликулы на различных стадиях развития. Мозговое вещество содержит кровеносные, лимфатические сосуды и окружающую их рыхлую волокнистую соединительную ткань.

Под капсулой находится большое количество мелких примордиальных фолликулов. Примордиальный фолликул представлен овоцитом первого порядка в стадии малого роста, который окружен одним слоем уплощенных фолликулярных клеток.

В начале большого роста под действием фолликулостимулирующего гормона передней доли гипофиза овоцит увеличивается в размерах, вокруг него формируется блестящая оболочка, а клетки фолликулярного эпителия становятся кубическими, затем цилиндрическими (первичный фолликул). При дальнейшем росте фолликулярный эпителий пролиферирует, образуя многослойный зернистый слой, и секреторирует жидкость, которая накапливается в полости фолликула (вторичный фолликул).

Фолликулярный эпителий отграничивается от окружающей ткани базальной мембраной, вокруг которой формируется соединительнотканная оболочка с кровеносными сосудами. В оболочке выделяют два слоя: внутренний представлен нежноволокнистой тканью с капиллярами, наружный слой – более плотный фиброзный. Во внутреннем слое дифференцируются интерстициальные клетки, вырабатывающие половые гормоны. В зрелом (третичном) фолликуле овоцит первого порядка окружен толстой блестящей оболочкой и фолликулярным эпителием, которые в совокупности образуют лучистый венец (рис. 18).

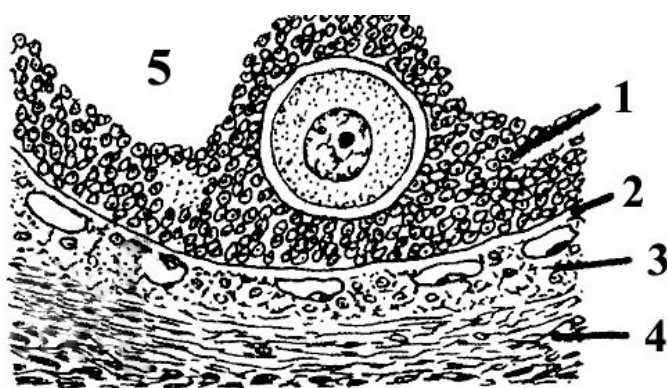


Рис. 18. Структурные элементы гомоовариального барьера (по Р. Кристичу с изменениями).

1. Зернистый слой.
2. Базальная мембрана.
3. Внутренний слой теки.
4. Наружный слой теки.
5. Плотность фолликула

Плотность фолликула заполнена жидкостью, богатой

эстрогенами, при этом овоцит смещается на один из полюсов и удерживается фолликулярными клетками яйценосного бугорка.

Стадии зрелого и овуляции достигает один или несколько фолликулов. Вступившие в большой рост овоциты в других фолликулах под действием ингибинов погибают. Фолликулярный эпителий замещается пролиферирующими интерстициальными клетками оболочки. Так формируются атретические фолликулы, которые превращаются в атретические тела. В их центре обнаруживаются остатки блестящей оболочки.

После овуляции на месте разорвавшегося фолликула формируется желтое тело. В его развитии выделяют четыре стадии: пролиферации и васкуляризации (размножение клеток зернистого слоя и вращание сосудов внутренней теки), железистого метаморфоза (гипертрофия клеток, накопление пигмента лютеина), расцвета (синтез прогестерона) и, если беременность не состоялась, жёлтое тело переходит в стадию обратного развития. Стимулирует образование желтого тела лютеинизирующий гормон передней доли гипофиза.

**Матка** – непарный орган для внутриутробного развития зародыша и плода. У сельскохозяйственных животных относится к типу двурогих. Она состоит из рогов, тела и шейки. Матка представляет собой трубкообразный орган. Ее стенка образована слизистой, мышечной и серозной оболочками.

Слизистая оболочка – эндометрий – выстлана у большинства млекопитающих однослойным цилиндрическим эпителием, вырабатывающим слизь. В определенные периоды цикла эпителий может меняться на многорядный или многослойный. Встречаются в нем и реснитчатые клетки, особенно в рогах матки. Собственная пластинка слизистой образована соединительной тканью с большим количеством разнообразных клеток. В ней в области рогов и тела залегают простые разветвленные трубчатые железы, секретирующие по мерокринному типу. Секрет желез используется для питания зародыша на ранних этапах развития.

У жвачных стенка слизистой образует выпячивания – карункулы, богатые кровеносными сосудами, но не содержащие желез. В период беременности они становятся крупными макроскопическими образованиями и как шапочками покрываются выростами хориона – котилодонами. Слизистая оболочка шейки образует многочисленные крупные и мелкие складки, продольные у крупного рогатого скота и лошади, волнообразные у свиньи. В ее эпителии много слизистых клеток.

Мышечная оболочка – миометрий – образована гладкой мышечной тканью, расположенной в два слоя. Гладкие миоциты миометрия имеют крупные размеры, могут ветвиться. Внутренний кольцевой слой развит лучше продольного. В области шейки кольцевой слой особенно мощный, формирует сфинктер, удерживающий канал шейки в закрытом состоянии. Открывается канал во время охоты и при изгнании плода. Между кольцевым и продольными слоями у хищных, а из сельскохозяйственных животных у жвачных, особенно в области рогов, заметен средний сосудистый слой, в котором разветвляется большое количество сосудов. У свиньи этот слой не выражен, у коровы заметен плохо. Мышечная оболочка матки сильно утолщается во время беременности.

Серозная оболочка – периметрий – состоит из собственной пластинки и мезотелия. Собственная пластинка, построенная из рыхлой соединительной ткани, утолщается и перестраивается в период беременности.

## **Изменения половых органов самок в разные периоды полового цикла**

Развитие фолликулов, овуляция, образование желтого тела в яичниках происходит циклически. Одновременно отмечают изменения и в других органах половой системы самки. Половой цикл – это период времени между двумя течками. Продолжительность его зависит от вида животного. У диких животных течка обычно протекает один раз в год, роды проходят в теплое время года, что необходимо для развивающихся новорожденных животных.

У домашних животных время года играет второстепенное значение, поэтому половые циклы у них значительно короче: у коров, свиней, мелких жвачных – через каждые 17-21 день, у кобылы – через 21-28 дней и больше, часто имеет место нерегулярность.

Половой цикл включает следующие фазы: предтечку, течку, послетечку и межтечку.

Предтечка – подготовительная фаза.

Течка – характеризуется овуляцией и готовностью слизистой оболочки матки к восприятию плода. У коров течка длится 2-30 ч, у кобыл 5-15 дней, у собак 9-14 дней. Овуляция может протекать при ее затухании (у коровы через 24 ч после начала и 14 ч после окончания). В течение течки отмечают наибольшие изменения полового аппарата самки.

Послетечка – фаза формирования желтого тела, дальнейшее набухание всех оболочек матки и влагалища. Развитие клеток секреторного эпителия и желез достигает максимума.

Межтечка – фаза обратного развития симптомов течки.

Если наступает беременность, то в слизистой матки образуется маточная плацента, размножаются и гипертрофируют гладкомышечные клетки мышечной оболочки, интенсивно разрастаются кровеносные сосуды, утолщается соединительнотканый слой слизистой оболочки матки.

**Молочные железы** являются видоизмененными потовыми железами, секретируют по апокриновому типу. Секреторные отделы наибольшего развития получают в период беременности и лактации. В секреторных отделах кроме железистых клеток располагаются миоэпителиальные клетки, что обусловлено эктодермальным происхождением железы. Каждая долька железы открывается собственным выводным протоком в кожной части материнского соска. Выводные протоки в дистальной части имеют широкие синусы для депонирования молока.

## Контрольные вопросы и задания

1. Дайте характеристику гистологического строения яичника.
2. Каково строение и функция разных отделов половых путей?
3. Назовите фазы овогенеза.
4. В чем заключаются отличия овогенеза от сперматогенеза?
5. Опишите строение молочной железы.

## 4.10. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринную систему составляют эндокринные железы и клетки с эндокринной функцией, которые выделяют специфические активные биологические вещества (гормоны) во внутреннюю среду организма.

### КЛАССИФИКАЦИЯ ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ



**Щитовидная железа** регулирует уровень основного обмена и участвует в поддержании уровня кальция в крови. Она имеет хорошо выраженное дольчатое строение. Структурно-функциональной единицей железы является фолликул. Стенка фолликула образована тироцитами, высота которых зависит от функционального состояния железы. Основная масса тироцитов в норме имеет кубическую форму. Тироциты вырабатывают гормоны тироксин и трийодтиронин,

которые в связанном состоянии в виде тироглобулина накапливаются в полости фолликула.

При гипофункции железы количество тироглобулина увеличивается, он становится более густым, фолликул увеличивается в размерах, а тироциты уплощаются. При интенсивном выделении гормонов (гиперфункции) происходит разжижение коллоидного вещества – гидролиз, и он принимает пенистый вид, фолликул уменьшается, тироциты приобретают высокую призматическую форму.

Между тироцитами в стенке фолликула и в межфолликулярных прослойках соединительной ткани располагаются интерфолликулярные клетки (кальцитониноциты), которые синтезируют и выделяют в кровь гормон кальцитонин. Кальцитонин снижает уровень кальция в крови (тормозит резорбцию костной ткани и реабсорбцию кальция в почках).

**Паращитовидная железа**, представленная обычно несколькими дольками, состоит из тяжелой эпителиальных железистых клеток – паратироцитов, которые вырабатывают гормон паратирина. Эпителиальные тяжи разделены между собой прослойками рыхлой соединительной ткани с сетью сосудов. Снаружи каждая долька окружена тонкой капсулой. Паратирина повышает уровень кальция в крови: стимулирует работу остеокластов, усиливает реабсорбцию кальция в почках, опосредованно через витамин Д<sub>3</sub> усиливает всасывания кальция в кишечнике.

**Надпочечники** состоят из коркового вещества (эпителиального происхождения) и мозгового (видоизмененный симпатический ганглий). Корковое вещество подразделяется на клубочковую, пучковую и сетчатую зоны.

В клубочковой зоне, которая лежит сразу под капсулой железы, эпителиальные тяжи подворачиваются, образуя структуры, похожие на клубочки. В клубочковой зоне вырабатываются гормоны - минералокортикоиды, которые регулируют минеральный обмен в организме, усиливают при воспалительной реакции коллагенообразование фибробластами, а альдостерон стимулирует реабсорбцию электролитов в почках.

Пучковая зона представлена параллельно расположенными эпителиальными тяжами, идущими радиально. Между тяжами клеток видны тонкие прослойки соединительной ткани с сетью сосудов. Клетки этой зоны вырабатывают глюкокортикоиды, которые регулируют белковый и углеводный обмен веществ, ответственный за глю-

конеогенез, то есть образование глюкозы из белков. Глюкокортикоиды ослабляют коллагенообразование фибробластами и замедляют образование соединительнотканного рубца. Их избыток при стрессовом состоянии приводит к разрушению Т-лимфоцитов крови, эозинофильных лейкоцитов, Т-лимфоцитов тимуса. Это вызывает акцидентальную инволюцию тимуса и резкое снижение в связи с этим иммунитета.

В сетчатой зоне эпителиальные тяжи образуют рыхлую сеть, в которой залегают синусоидные гемокапилляры. Клетки этой зоны вырабатывают мужские и в незначительном количестве женские половые гормоны.

В мозговом веществе надпочечников располагаются крупные хромоаффинные клетки, развивающиеся из зачатков симпатического ганглия. Эти клетки секретируют адреналин и норадреналин, которые относят к катехоламинам. Между клетками лежат крупные кровеносные сосуды (синусоиды). Выделение гормонов клетками мозгового вещества приводит к развитию в организме адаптивной реакции при стрессовых состояниях: усиление работы сердца, скелетной мускулатуры, учащение дыхания и улучшение кровоснабжения мозга.

**В гипофизе** выделяют три доли: переднюю и среднюю, образующие аденогипофиз, и заднюю долю - нейрогипофиз. Аденогипофиз имеет эпителиальное происхождение, и он связан с гипоталамусом единой сосудистой сетью (гуморально). Нейрогипофиз связан с гипоталамусом с помощью аксонов нейросекреторных клеток супраоптического и паравентрикулярного ядер, в которых вырабатываются вазопрессин и окситоцин. По аксонам через гипоталамо-гипофизарный тракт эти гормоны транспортируются в заднюю долю, где депонируются в накопительных тельцах и поступают в кровь.

В передней доле гипофиза различают хромофобные, или главные клетки, и хромофильные клетки. Среди хромофильных клеток выделяют базофильные и ацидофильные клетки. Ацидофильные клетки выделяют тропные гормоны: соматотропный – регулирует рост организма, и лактотропный – активизирует образование молока в молочной железе. Базофильные эндокриноциты вырабатывают: тиротропный гормон – активизирует деятельность тироцитов щитовидной железы и гонадотропные (фолликулостимулирующий и лютеинизирующий) – регулирует работу гонад.



Еще одна группа хромофильных клеток – адренкортикоциты – вырабатывает адренкортикотропный гормон, влияющий на работу коры надпочечников (клубочковой и пучковой зоны).

Средняя доля представлена узкой полоской эпителиальных клеток. В ней секретятся меланоцитостимулирующий и липотропный гормоны.

Синтез и выделение гормонов аденогипофизом зависит от действия либеринов и статинов гипоталамуса. Эти релизинг-факторы, в основном, вырабатываются в аркуатных и вентромедиальных ядрах гипоталамуса, поступают в первичную капиллярную сеть, затем через систему портальных вен и вторичную капиллярную сеть достигают аденогипофиза, где сосуды вторичной капиллярной сети омывают аденотропоциты.

**Эпифиз** относится к центральным органам, регулирующим все биологические ритмы в организме и связанный с ними обмен веществ. Его деятельность зависит от количества светового потока. Выработка серотонина в светлое время и образование из него мелатонина в темное время вызывает торможение или стимуляцию работы гипоталамуса и аденогипофиза. Основными структурными элементами эпифиза являются пинеалоциты и глиальные клетки. Пинеалоциты, кроме серотонина, антигонадотропного гормона, вырабатывают регуляторные пептиды, которые способны контролировать состояние минерального углеводного и жирового обмена также в связи с биологическими ритмами.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Как классифицируются эндокринные железы?
2. В чем заключаются особенности гистофизиологии эндокринных желез?
3. Охарактеризуйте гистологическое строение эпифиза, гипоталамуса и гипофиза.
4. Дайте характеристику гистологического строения щитовидной, паращитовидной желез и надпочечника.

## **4.11. НЕРВНАЯ СИСТЕМА**

Органы нервной системы условно подразделяются на центральные и периферические. К периферическим органам относят ганглии, нервные стволы и нервные окончания (рецепторы и эффекторы). На

поперечном срезе **в периферическом нерве** можно выделить несколько нервных стволиков. В нервном стволике располагаются десятки миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, которые окружены тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани – эндоневрием. Каждый стволик окружен плотной оболочкой, представленной плотной волокнистой соединительной тканью – периневрием. Снаружи периферический нерв покрыт эпиневрием, который вместе с другими оболочками выполняет защитную, опорную и трофическую функции.

**Спинномозговой узел** окружен соединительнотканной капсулой. Под капсулой по периферии органа располагаются чувствительные псевдоуниполярные нейроны. Тело каждого нейрона снаружи отграничено леммоцитами (клетки глияльной природы) и окружено соединительнотканной оболочкой. Ядра нейронов светлые, хорошо контурируются ядрышки. Центральная часть узла занята отростками нейронов, участвующими в образовании миелиновых нервных волокон, и тонкими соединительнотканными прослойками, которые образуют эндоневрий.

Аксоны чувствительных нейронов, образуя задний корешок, уходят в задние рога спинного мозга, а их дендриты в составе спинномозгового нерва идут на периферию и заканчиваются рецепторами. Из спинного мозга выходит передний корешок, в составе которого находятся аксоны двигательных нейронов передних рогов спинного мозга. Передний и задний корешки сближаются, образуя периферический нерв.

К центральным органам нервной системы относят спинной и головной мозг.

**Спинной мозг** состоит из двух симметричных половин, отграниченных внизу вентральной срединной щелью, а сверху – дорсальной срединной перегородкой. В центре спинного мозга располагается центральный канал спинного мозга, выстланный эпендимоглиоцитами. По периферии органа выделяют белое вещество, а в центральной части – более темное серое вещество. В сером веществе на поперечном срезе различают узкие дорсальные рога, промежуточную часть с боковыми рогами и массивные вентральные рога. Левая и правая половины серого вещества соединены сверху и снизу от центрального канала, соответственно дорсальной и вентральной серыми спайками.

В дорсальных рогах выделяют желатинозное вещество и губчатый слой. В их составе располагаются мелкие мультиполярные вста-

вочные нейроны, которые передают нервный импульс с аксонов чувствительных нейронов спинномозговых узлов на другие нейроны внутри данного сегмента спинного мозга или смежных отделов. В середине дорсального рога располагается собственное ядро, отростки нейронов которого уходят на противоположную сторону в белое вещество спинного мозга, участвуя в образовании спинномозжечковых путей. Кроме того, в медиальной части основания заднего рога располагается дорсальное (грудное) ядро, отростки нейронов которого уходят в белое вещество этой же половины, так же как и отростки нейронов медиального ядра промежуточной зоны, участвуя в образовании спинномозжечковых путей.

В вентральных рогах спинного мозга располагаются крупные мультиполярные нейроны, которые образуют группы медиальных и латеральных моторных ядер. Аксоны этих двигательных нейронов и аксоны ассоциативных нейронов латерального ядра боковых рогов вегетативной нервной системы уходят из спинного мозга в составе передних корешков.

Белое вещество спинного мозга образовано миелиновыми нервными волокнами, которые формируют проводящие пути собственного аппарата спинного мозга, расположенного во всех трех канатиках, непосредственно примыкающие к серому веществу, а также восходящие пути, занимающие дорсальный канатик и латеральную часть бокового канатика и, наконец, нисходящие пути, расположенные в медиальной части бокового канатика и в вентральном канатике. Между пучками миелиновых волокон проходят соединительнотканно-глиальные перегородки.

**В мозжечке** серое вещество, в основном, располагается на поверхности органа, образуя его кору. Небольшие участки серого вещества формируют ядра в белом веществе мозжечка. В коре мозжечка выделяют три слоя: молекулярный слой с небольшим количеством корзинчатых и звездчатых нейронов; ганглионарный слой, представленный одним слоем грушевидных клеток, и зернистый слой с многочисленными клетками-зернами и звездчатыми клетками.

Грушевидные нейроны являются единственными эфферентными нейронами коры мозжечка. Они формируют тормозной импульс, уходящий на периферию по аксонам, которые составляют первое звено эфферентных тормозных путей. Все остальные нейроны коры мозжечка относятся к вставочным нейронам. От грушевидных нейронов в молекулярный слой отходят древовидно разветвляющиеся ден-

дриты, которые формируют синапсы с корзинчатыми и звездчатыми нейронами.

Афференты коры мозжечка представлены двумя видами – лазящие и моховидные волокна. Лазящие волокна поступают из белого вещества, пронизывают зернистый слой и заканчиваются на дендритах грушевидных нейронов, преимущественно в молекулярном слое, то есть оказывают непосредственное возбуждающее влияние на грушевидные нейроны. Моховидные волокна заканчиваются синапсами на дендритах клеток-зерен зернистого слоя (действуют опосредованно). Аксоны клеток зерен поднимаются через все слои коры мозжечка, Т-образно ветвятся и идут параллельно поверхности извилин, образуя синапсы с нейронами молекулярного слоя и дендритами грушевидных нейронов.

В целом мозжечок, являясь органом равновесия и координации движения, также координирует работу большого мозга, участвует в регуляции перистальтики кишечника, уровня артериального давления и выполняет эндокринные функции, связанные с выработкой серотонина, мелатонина и различных олигопептидов.

**В коре большого мозга** клеточные элементы располагаются послойно, образуя определенную citoархитектонику разных отделов коры. Под мягкой мозговой оболочкой располагается молекулярный слой с небольшим числом мелких горизонтальных нейронов. Ниже находится наружный зернистый слой, образованный мелкими нейронами округлой или пирамидной формы. Далее самый широкий слой – пирамидный, в нем локализуются средние и большие пирамидные нейроны. Следующий слой – внутренний зернистый – хорошо выражен в чувствительной коре, в нем преобладают мелкие нейроны звездчатой формы. Ганглионарный слой отличается самыми крупными нейронами. Он образован большими и гигантскими пирамидами, лучше выражен в двигательной коре. Самый нижний – слой полиморфных клеток – образован нейронами различной формы. Глубже находится белое вещество.

Структурно-функциональной единицей коры большого мозга является **модуль** – вертикальная колонка диаметром около 300 мкм, проходящая через все слои коры, являющаяся элементарной единицей переработки информации. В модуле различают три основных отдела.

Вход в кору мозга образован таламокортикальными и кортикокортикальными нервными волокнами, по которым информация по-

стует из таламуса и других отделов коры большого мозга. Зона переработки информации – система связанных между собой пирамидных и звездчатых нейронов. В состав модуля входит тормозная система – звездчатые и корзинчатые нейроны, которые тормозят пирамидные клетки, и возбуждающая система – нейроны, которые возбуждают пирамидные клетки или угнетают тормозные нейроны, тем самым, растормаживая пирамиды.

Выход из коры мозга формируют аксоны пирамидных нейронов, по которым нервный импульс выходит из колонки. Аксоны больших и гигантских пирамидных клеток пятого слоя двигательной коры образуют первое звено двигательных эфферентных путей. Именно в этих нейронах в ответ на афферентные раздражители, поступающие из чувствительных отделов коры и таламуса, происходит выработка эфферентного сигнала, который в конечном итоге передается к скелетным мышцам. Все остальные клетки коры являются вставочными клетками и в составе модулей участвуют в обработке и передаче по ассоциативным, комиссуральным и проекционным волокнам определенной порции информации. При этом процесс возбуждения распространяется по вертикали в составе колонки и передается на другие колонки этого и противоположного полушарий.

### **Контрольные вопросы и задания**

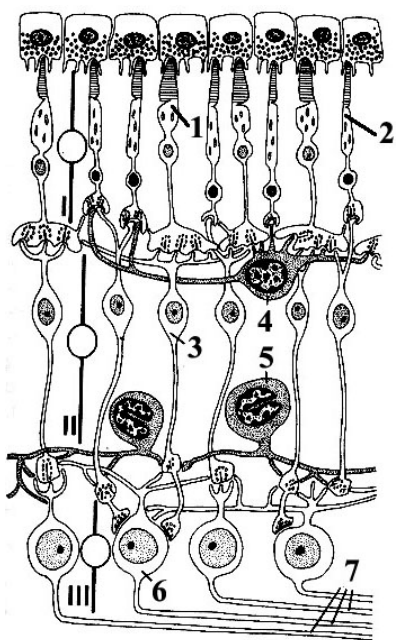
1. Каковы особенности гистологического строения спинного мозга?
2. Каковы особенности строения разных отделов головного мозга?
3. Опишите гистологическое строение органов периферической нервной системы.
4. Охарактеризуйте вегетативную нервную систему.
5. Какие структурные элементы содержит рефлекторная дуга? Их виды и особенности строения.

## **4.12. ОРГАНЫ ЧУВСТВ**

**В задней стенке глаза** выделяют три оболочки. Наружная – склера, которая спереди переходит в роговицу, средняя – сосудистая оболочка, участвующая в образовании цилиарного тела и радужки, и внутренняя – сетчатая оболочка. Склера представлена плотной волокнистой соединительной тканью. Среди клеточных элементов которой встречаются фиброциты, а в области выхода зрительного нерва – макрофаги. В сосудистой оболочке выделяют надсосудистую, сосудистую

пластинки, хориокапиллярную и базальную пластинки. В своей основе сосудистая оболочка состоит из рыхлой неоформленной соединительной ткани, в которой располагаются кровеносные сосуды и большое количество пигментных клеток.

В сетчатке выделяют: пигментный слой (экранирует световой поток); фоторецепторный слой (слой палочек и колбочек образован периферическими отростками фоторецепторных клеток); наружная пограничная мембрана (отростки глиальных клеток); наружный ядерный слой (тела фоторецепторных клеток); наружный сетчатый слой (аксоны фоторецепторных клеток и дендриты биполярных нейронов); внутренний ядерный слой (тела биполярных, горизонтальных, амакринных и центрифугальных нейронов); внутренний сетчатый слой (аксоны биполярных клеток и дендриты ганглионарных нейронов);



*Рис. 19.* Схема строения сетчатки (по Р. Кристичу с изменениями). 1. Колбочковая нейросенсорная клетка. 2. Палочковая нейросенсорная клетка. 3. Биполярный нейрон. 4. Горизонтальный нейрон. 5. Амакринный нейрон. 6. Ганглионарный нейрон. 7. Волокна зрительного нерва

ганглионарный слой (крупные тела ганглионарных клеток) и слой нервных волокон (аксоны ганглионарных нейронов), которые, соединяясь вместе в области слепого пятна (диск зрительного нерва), формируют зрительный нерв. И, наконец, сетчатка глаза отграничена от стекловидного тела внутренней пограничной мембраной, образованной отростками глиальных клеток. (рис. 19)

Таким образом, в сетчатке глаза имеется цепь нейронов, и восприятие светового раздражителя передаётся в виде импульса от палочек и колбочек, где изображение воспринимается и кодируется в виде сигнала, ассоциативным, ганглионарным нейронам и по зрительному нерву в подкорковые центры и в зрительную область коры большого мозга..

**Орган обоняния** представлен обонятельной эпителиальной выстилкой каудо-дорсальной части носовой полости, покрытой обонятельной слизью, в которую погружены обонятельные реснички нейросенсорных обонятельных клеток. Периферический отросток хеморецепторных обонятельных клеток имеет периферическое булаво-

видное утолщение (обонятельная булава), на апикальной поверхности которого находятся погруженные в слизь обонятельные волоски. В их цитолемме располагаются хеморецепторы, реагирующие на пахучие вещества. Между обонятельными клетками лежат поддерживающие и камбиальные базальные клетки. Последние обеспечивают регенерацию обонятельного эпителия.

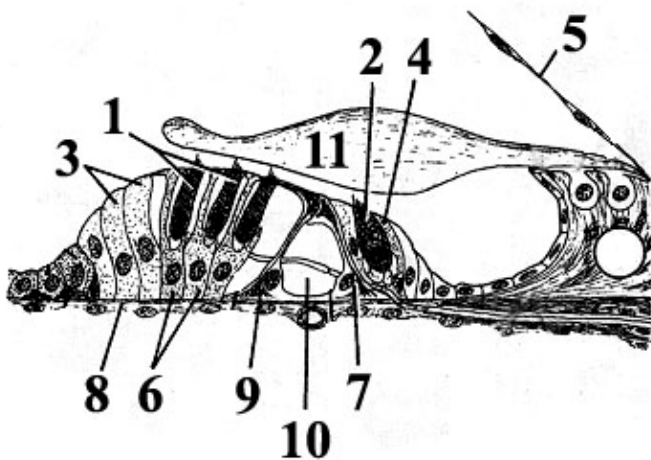
**Орган вкуса** представлен вкусовыми почками, которые в основном располагаются в многослойном эпителии желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков, а так же в эпителии слизистой оболочки внутренней поверхности губ, щек, твердого и мягкого неба и верхних дыхательных путей. На поверхность они открываются вкусовой порой, заполненной слизистым секретом. Вкусовые почки содержат сенсорные эпителиальные клетки. На их апикальной поверхности располагаются погруженные в слизь микроворсинки, в цитолемме которых имеются рецепторы, воспринимающие действие вкусовых веществ. Чувствительные клетки окружены поддерживающими и мелкими базальными клетками. Вкусовые почки с возрастом постепенно атрофируются.

Чувствительные клетки **органа слуха** располагаются в перепончатом лабиринте, который локализован в костном улитковом канале. На поперечном срезе улитки в центральной ее части располагаются костный стержень и спиральный ганглий, а слева и справа от него определяются полости костного канала улитки на протяжении двух с половиной ее завитков. Перепончатый лабиринт улитки занимает среднюю часть костного канала улитки, заполнен эндолимфой и имеет треугольную форму. Его стенки образованы вестибулярной мембраной, отделяющей вестибулярную лестницу, сосудистой полоской, расположенной на спиральной связке и участвующей в образовании эндолимфы, и базилярной пластинкой, отграничивающей барабанную лестницу. Вестибулярная и барабанная лестницы заполнены перилимфой и сообщаются между собой на верхушке улитки (рис. 20).

Базилярная пластинка образована пучками коллагеновых волокон, которые тянутся от спиральной костной пластинки до спиральной связки и имеют разную длину на протяжении улиткового канала. На базилярной мембране располагается спиральный (кортиев) орган. Он состоит из двух типов клеток: чувствительных, имеющих стереоцилии, и опорных. На базальной мембране, покрывающей базилярную пластинку, располагаются опорные клетки. Среди опорных вы-

деляют клетки-столбы, ограничивающие туннель, в котором проходят отростки нейронов спирального ганглия. Внутренние и наружные чувствительные (волосковые) клетки лежат на соответствующих поддерживающих клетках по разным сторонам от клеток-столбов. Внутренние образуют один ряд, наружные лежат в 3-5 рядов. Внутренние волосковые клетки наиболее чувствительны к действию повреждающих факторов.

Над спиральным органом нависает покровная пластинка. Изменение взаимоотношения между стереоцилиями чувствительных клеток и покровной мембраной, при колебании базилярной пластинки в результате прохождения звуковой волны, приводит к раздражению стереоцилий и возбуждению чувствительных клеток. Афферентная информация снимается отростками нервных клеток спирального ганглия и передается в подкорковые центры и кору большого мозга, где и анализируется звуковой сигнал. При этом наружные чувствительные клетки воспринимают звуки большей интенсивности, чем внутренние. Высокие звуки раздражают только клетки, расположенные у основания улитки, а низкие звуки – на вершине улитки.



*Рис. 20.* Кортиев орган (по Р. Кристичу с изменениями). 1. Наружные волосковые клетки. 2. Внутренние волосковые клетки. 3. Наружные поддерживающие клетки. 4. Внутренние фаланговые клетки. 5. Вестибулярная мембрана. 6. Наружные фаланговые клетки. 7. Внутренние клетки-столбы. 8. Базилярная мембрана. 9. Наружные клетки-столбы. 10. Туннель. 11. Покровная мембрана

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие органы сенсорных систем Вы знаете?
2. Дайте морфологическую характеристику функциональных систем глаза.
3. В чем заключаются особенности строения органа вкуса и органа обоняния?
4. Дайте характеристику клеточного состава органа слуха и опишите его гистофизиологию.



## 5. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПТИЦ И ГИДРОБИОНТОВ

### 5.1. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ПТИЦ

Для птиц характерна высокая интенсивность протекания жизненных процессов и способность к полету, что коренным образом отличает их от других групп позвоночных и в процессе эволюции существенно сказалось на их структурно-функциональной организации.

Кости **скелета** у птиц образованы пластинчатой костной тканью, отличаются высокой степенью минерализации, пористостью, пневматизацией.

**Скелетные мышцы** состоят из поперечно-полосатой мышечной ткани. Белые мышцы содержат преимущественно толстые мышечные волокна с малым количеством миоглобина, красные – тонкие мышечные волокна с плотно расположенными миофибриллами и большим количеством миоглобина. Во всех мышцах встречаются также и промежуточные мышечные волокна.

**Кожа и её производные.** Кожа у птиц тонкая и сухая, образует продольные складки. Содержит эпидермис, дерму, тонкую гиподерму. В области птерилий подкожно располагаются мышцы, связанные с покровными перьями. Производные кожи: роговые образования эпидермиса (перья, чешуйки, когти, клюв) и кожные складки (гребень, сережки мочки, кораллы, летательные перепонки). Отсутствуют потовые и сальные железы, но имеется копчиковая железа (сложная разветвленная трубчатая сальная железа).

**Сердечно-сосудистая система** включает сердце, кровеносные и лимфатические сосуды, кровь и лимфу, обеспечивает крове- и лимфообращение. Стенка сердца содержит эндокард, миокард и эпикард. Миокард образован сердечной мышечной тканью и характеризуется высокой степенью васкуляризации. Проводящая система сердца обеспечивает его ритмичную работу, частота которой у взрослой птицы достигает 200-300 сокращений в минуту. По строению и выполняемой функции кровеносные сосуды разделяются на магистральные (артерии, вены, артериовенозные анастомозы) и обменные (капилляры).

По мере удаления от сердца артерии эластического типа заменяются на сосуды мышечно-эластического, затем на сосуды мышечного типа. Артериолы распадаются на капилляры, образующие капиллярные сети, капилляры переходят в веноулы, последние – в ве-

ны. Артериолы, капилляры и венулы составляют микроциркуляторное русло, располагаются внутриорганно и обеспечивают тканевой метаболизм. Стенка большинства сосудов содержит внутреннюю, среднюю и наружную оболочки.

**Лимфатическая система** включает лимфатические пространства, капилляры, лимфатические сосуды, лимфатические узлы и лимфу. Выполняет дренажно-детоксикационную функцию. Лимфа – бесцветная мутноватая жидкость, по химическому составу близка плазме крови, содержит 94-95% воды, липиды, фибриноген, продукты метаболизма, антигены. Из форменных элементов преобладают лимфоциты, также встречаются эритроциты, моноциты, гранулоциты, атипичные и деструктивно измененные клетки. Образуется путем фильтрации тканевой жидкости интерстициального пространства (прелимфатики) через стенку лимфатических капилляров. Лимфа движется по лимфатическим капиллярам и сосудам, впадает в яремные вены и смешивается с венозной кровью.

Лимфатические капилляры начинаются слепо, у них прерывистая стенка, слабо развитая базальная мембрана, между эндотелиальными клетками имеются щели, вокруг капилляров располагаются интерстициальные пространства и тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани. Строение стенки лимфатических сосудов близко строению стенки вен. В каудальной части тела лимфатические сосуды расширяются, и в их стенке возрастает содержание пучков гладкой мышечной ткани. Приносящие лимфатические сосуды доставляют лимфу к лимфатическим узлам, лимфа протекает через синусы лимфоузла, фильтруется (очищается), обогащается лимфоцитами и оттекает через выносящие лимфатические сосуды.

У водоплавающих имеется два лимфатических узла (в нижней части шеи и в области поясницы). Они ограничены соединительнотканной капсулой, трабекулы развиты слабо, кровеносных сосудов мало, строму образует ретикулярная ткань, нет четкого деления на корковое и мозговое вещество, содержат лимфатические узелки, внутри которых находятся реактивные центры, где при антигенном раздражении происходит бласттрансформация и пролиферация лимфоцитов (преимущественно В-лимфоцитов), возможно и гранулоцитопоз.

У кур типичные лимфатические узлы отсутствуют, диффузно по всему телу располагаются мелкие скопления лимфоидной ткани в виде лимфатических узелков, окруженных рыхлой соединительной

тканью. При антигенной стимуляции в них также появляются реактивные центры. Наиболее часто лимфоидные скопления находятся в печени, коже, стенке кишечника, легких, глотке, небе.

**Органы дыхания** у птиц обеспечивают газообмен между организмом и окружающей средой, участвуют в регуляции водного, теплового обмена и кислотно-щелочного равновесия. Воздухоносные пути включают носовую полость, верхнюю гортань, трахею, нижнюю (певчая) гортань, легкие, в которых имеется бронхиальная система, представленная эндобронхами и эктоbronхами. Респираторный отдел содержит дольки, в центре которых проходит парабронх, распадающийся на воздушные капилляры, в которых осуществляется газообмен. С легкими связаны воздухоносные мешки, стенка которых образована слизистой и серозной оболочками. Они служат дополнительным резервуаром воздуха.

**Органы кроветворения и иммуногенеза.** Вырабатывают клетки крови и иммунокомпетентные клетки. В центральных органах (красный костный мозг, тимус, клоакальная сумка) вырабатываются все клетки крови и осуществляется антигеннезависимое образование лимфоцитов. В периферических органах лимфоидного кроветворения (селезенка, лимфатические узлы, лимфатические узелки) происходит антигензависимое образование лимфоцитов (клетки-памяти и эффекторные клетки), которые локально осуществляют защитные специфические (иммунные) реакции и обезвреживают антигенные структуры.

У птиц в отличие от млекопитающих имеется клоакальная сумка (фабрициева сумка). Фабрициева сумка является мешковидным образованием у молодняка птиц, расположена на дорсальной стенке в клоаке, в которую и открывается. Стенка сумки состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка образует 12-14 продольных складок, покрытых по краям и сторонам многорядным призматическим эпителием, а в глубине между складками - однослойным цилиндрическим и кубическим эпителием, содержащим отдельные бокаловидные клетки. В продольных складках имеется лимфоидная ткань в виде узелков (40-50), которые состоят из центрального мозгового вещества и периферического коркового. Вырабатывает В-лимфоциты, выполняет защитную функцию.

**Пищеварительная система** обеспечивает поступление (механическая и химическая обработка корма, всасывание) пластического и энергетического материала в животный организм для обеспечения его жизнедеятельности.

Ротовая полость птиц образуется верхней и нижней частями клюва; зубов, губ и щек у них нет. У уток и гусей края клюва имеют мелкие кожные поперечные пластинки с большим количеством в них нервных окончаний. У водоплавающих птиц эту роль выполняет идущая от основания к верхушке клюва мягкая, богатая нервными окончаниями кожа, называемая восковой. Узкое твердое небо покрыто слизистой оболочкой, которая формирует различной длины конусообразные сосочки, способствующие продвижению корма в пищевод.

У водоплавающих птиц на боковой поверхности языка имеются два ряда выступов, окруженных сосочками и отверстиями мелких желез, вырабатывающие слизь. Движение языка осуществляется с помощью трех пар скелетных мышц подъязычной кости и собственных мышц языка, которые более развиты у водоплавающих птиц. На кончике языка есть роговой слой с большим количеством сосочков, а на корне – нитевидные сосочки, которые способствуют продвижению пищи в глотку. У водоплавающих птиц имеются вкусовые почки.

Железы ротовой и глоточной полостей хорошо развиты у зерноядных птиц (куры, индейки, цесарки), слабее – у водоплавающих (утки, гуси): подчелюстные слюнные железы, подъязычные, ушные, верхнечелюстные, а также небные. Железы выстланы высоким призматическим эпителием. Выводные протоки расширены и заполнены секретом, который увлажняет корм и способствует продвижению его по пищеводу в зоб.

В собственной пластинке слизистой оболочки пищевода располагаются слизистые железы, более развитые у уток и гусей. Средняя оболочка пищевода включает в себя два слоя гладких мышц: циркулярных и продольных, между ними располагается межмышечное нервное сплетение. Мышцы сжимают пищевод и проталкивают корм. Зоб (расширение пищевода) хорошо развит у кур, индеек, цесарок, голубей. В зобе корм размягчается и перемешивается.

Стенка железистого отдела желудка состоит из слизистой, подслизистой, мышечной и серозной оболочек. Его железы выделяют пепсин и соляную кислоту. Мышечный отдел желудка имеет толстую стенку за счет сильно развитой мышечной оболочки, что позволяет механически растирать пищевую массу. У кур, индеек и цесарок мышечный отдел желудка развит лучше, чем у водоплавающих птиц.

Стенка тонкого и толстого отделов кишечника состоит из слизистой, подслизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая

оболочка имеет большое количество ворсинок. В собственной пластинке слизистой оболочки содержится большое количество простых трубчатых кишечных желез. В толстом отделе ворсинки короче, трубчатых желез меньше, но больше бокаловидных клеток, вырабатывающих слизь. В слизистой оболочке двух слепых отростков кишок находятся лимфоидные скопления, которые на отдельных участках занимают всю ее толщину.

Расширенная каудальная часть прямой кишки образует клоаку, которая выстлана однослойным призматическим эпителием. Около отверстия клоаки слизистая оболочка покрыта многослойным эпителием. Слизистая оболочка образует складки. Железы и ворсинки в ней отсутствуют. В собственной пластинке слизистой оболочки клоаки находятся лимфоидные образования. В дорсальной части клоаки имеется мешковидное выпячивание с плотными железистыми стенками – клоакальная, или фабрициева сумка (лимфоидный орган).

Поджелудочная железа имеет трубчато-альвеолярное строение (эпителиальный секреторный отдел) и эндокринный отдел, более развитый у гусей и уток. Печень – наиболее крупная пищеварительная железа. Обладает выраженной детоксикационной функцией. В ней откладываются гликоген и некоторые витамины, образуется желчь, белки крови. Печень является сложной разветвленной трубчатой железой. Её структурно-функциональной единицей является печеночная долька, содержащая тонкие пластинки из печеночных клеток и внутридольковые синусоидные капилляры. Характеризуется выраженной циркадной активностью.

**Мочевыделительная система** содержит почки и мочеточники. Через нее выводятся продукты распада белков. Почки поддерживают водно-солевое равновесие и осмотическое давление в крови и тканях, регулируют кровообращение. Почка – паренхиматозный орган, имеет нечетко разделенные доли, в которых находятся мелкие дольки и в них выделяется слабо разграниченное корковое и мозговое вещество. Структурно-функциональной единицей почки является нефрон.

Корковые нефроны вырабатывают гипотоническую мочу, а мозговые нефроны – гипертоническую мочу. Собирательные трубочки открываются в мочеточники. Последние начинаются внутри почечных долей, их стенка содержит слизистую (выстлана многорядным цилиндрическим эпителием с бокаловидными клетками), мышечную и серозную оболочки. В отличие от млекопитающих у птиц

отсутствуют железы в мочеточниках, нет почечных сосочков, почечной лоханки и мочевого пузыря.

**Половая система** (органы размножения) птиц служат для воспроизведения потомства. У самки птиц половая система состоит из яичника и яйцевода, у уток иногда развиты оба яичника. У взрослой птицы яичник гроздевидный. В нем образуются яйцевые клетки, обогащенные питательным веществом. В яичнике различают сосудистый слой, имеющий большое количество отростков, и наружный корковый слой, который придает яичнику складчатость и содержит шаровидные желтки различной величины, покрытые тонкой оболочкой, богатой сосудами. Каждая яйцеклетка с желтком, заключенная в оболочку (фолликул), подвешена к строме на стебельке.

В плотной основе яичника, особенно, у ее основания, заложено большое количество гладких мышечных волокон. Яичник продуцирует гормоны эстроген, андроген и прогестерон. Стенка яйцевода содержит слизистую (имеет многочисленные складки с большим количеством желез), сосудистую, мышечную и серозную оболочки. По яйцеводу проходит яйцо. В воронке яйцевода идет оплодотворение и образование белка халаз, в белковом отделе – белочной оболочки, в перешейке – подскорлуповых оболочек, в матке (скорлуповый отдел) – яйцо покрывается скорлупой, во влагалище – бактерицидной надскорлуповой пленкой.

Половая система самца состоит из семенников и семяпроводов. Семенники покрыты тонкой белочной оболочкой, в их паренхиме отсутствуют соединительнотканые перегородки. В семенниках содержатся короткие извитые канальцы, выстланные изнутри сперматогенными клетками. Места активного размножения половых клеток имеют веретенообразное расширение. Придаток семенника хорошо виден только в период половой активности, содержит большое количество мельчайших канальцев, которые соединены с выводными канальцами семенника через проток, расположенный на наружной поверхности семенника. Проток придатка переходит в семяпровод, который при входе в клоаку образует расширение.

**Эндокринные железы** (железы внутренней секреции) вырабатывают и выделяют в кровь и тканевую жидкость гормоны, которые разносятся по всему организму к органам и клеткам-мишеням, участвуют в регуляции процессов обмена веществ, функции клеток, тканей и органов. К центральным эндокринным железам относятся: эпифиз, гипофиз, гипоталамус, к периферическим: щитовидная и околощито-

видная железы, надпочечники, панкреатические островки, эндокринная часть половых желез (фолликулы яичника, гландулоциты семенника), эндокринные клетки диффузной эндокринной системы. Все железы внутренней секреции построены по типу паренхиматозных органов и содержат плотную капиллярную сеть.

**Нервная система** регулирует все функции организма, осуществляет свою деятельность, как и эндокринная, по принципу обратной связи. По анатомическому строению её разделяют на центральную (спинной и головной мозг) и периферическую (периферические нервы, нервные узлы и нервные окончания). По функциональному признаку нервную систему разделяют на соматическую (регулирует аппарат движения) и автономную (вегетативную: симпатическую и парасимпатическую; регулирует внутренние органы, сосуды и железы). Благодаря хорошо развитым рецепторам у птиц быстро осуществляется ответная реакция организма и они хорошо адаптируются к факторам внешней среды и условиям существования.

Головной мозг у птиц в отличие от головного мозга рептилий имеет более сильно развитые полушария в результате разрастания полосатых тел. Большие полушария не имеют извилин. Затылочная часть больших полушарий сильно развита и касается мозжечка, а с боков охватывает зрительные доли среднего мозга. Мозолистое тело представлено небольшим количеством поперечных нервных миелиновых волокон. Свод и боковые стенки желудочков образованы очень тонким слоем серого вещества.

В месте соединения полушарий у птиц имеются слабо развитые мозговые ножки. В больших полушариях различают плащ и обонятельный мозг, разделенные боковыми желудочками. К обонятельному мозгу относятся обонятельные луковицы и обонятельные тракты, грушевидные доли, бугорки дна боковых желудочков. Обонятельные луковицы (их две) развиты слабо, имеют яйцевидную форму, расположены на вентральной поверхности полушарий большого мозга, позади переднего конца мозга. В них заканчиваются обонятельные нервы, идущие из обонятельной части слизистой оболочки носа.

Средний мозг, особенно зрительные доли, у птиц развит хорошо. Промежуточный мозг у птиц очень короткий, в зрительных буграх располагаются все чувствительные центры наружных (кожных) и внутренних органов, ниже зрительных бугров расположен гипоталамус, где сосредоточены высшие подкорковые центры вегетативной

иннервации. Мозжечок занимает относительно большой объем, обеспечивает координацию движения.

Продолговатый мозг короткий и широкий, содержит скопления мультиполярных нервных клеток (ядра), в которых находятся жизненно важные центры (дыхания, секреции пищеварительных желез, сердечной деятельностью, регуляции обмена веществ, защитных рефлексов). От продолговатого мозга отходят V-XII пары черепно-мозговых нервов.

У птиц серое вещество спинного мозга контурируется слабо, в нем выделяются дорсальные, вентральные и слабо выраженные боковые рога, в которых диффузно и в виде ядер располагаются пучковые, корешковые и вставочные нервные клетки. Периферическое белое вещество состоит из миелиновых нервных волокон, образующих восходящие и нисходящие центральные проводящие пути. Дорсальные и вентральные спинномозговые корешки, соединяясь между собой, образуют смешанные периферические нервы.

У птиц поясничная часть позвоночника срастается с крестцовой, поэтому спинномозговые нервы разделяются у них на шейные, грудные (спинные), позвоночно-крестцовые и хвостовые. В шейном отделе спинного мозга находится слаборазвитый центр диафрагмальных нервов. В шейном, грудном и пояснично-крестцовом отделах расположены двигательные нервные центры, управляющие мышцами крыльев, груди, спины, нижних конечностей. В пояснично-крестцовом отделе имеются центры мочеотделения, дефекации, эякуляции и яйцекладки (в крестцовом отделе). Через симпатические и парасимпатические нервные волокна центры спинного мозга оказывают влияние на внутренние органы.

**Органы чувств** относятся к периферическому отделу сенсорных систем (анализаторы), содержат рецепторы и позволяют обеспечивать адекватную рефлекторную деятельность птиц в ответ на действие внутренних и внешних раздражителей. В организме птиц имеются различные по структуре и функции рецепторы: механорецепторы, к ним относятся тактильные рецепторы – воспринимают прикосновение к телу; пресси- и барорецепторы – растяжение и давление; фонорецепторы – звуковые колебания; хеморецепторы – раздражение от действия химических веществ; терморецепторы – изменение температуры; фоторецепторы – раздражение светом; осморецепторы – изменения осмотического давления. Экстерорецепторы воспринимают действие внешних раздражителей, интерорецепторы воспринимают



ют раздражения, связанные с изменением состояния и деятельности органов, тканей и внутренней среды организма, проприорецепторы воспринимают раздражение в мышцах и сухожилиях.

Зрение у птиц развито хорошо. Глаза у большинства сельскохозяйственных птиц расположены по бокам головы. Роговица у гусей и уток уплощенная, у кур более выпуклая. Склера состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, она частично окостеневшая и в области, примыкающей к роговице, имеет чешуйчатое строение. Налегающие одна на другую чешуйки образуют кольцо склеры и придают форму глазу. Склера бедна кровеносными сосудами, в ней имеется хрящевая капсула, охватывающая яблоко от зрительного нерва до его середины.

В сосудистой оболочке у выхода зрительного нерва имеется многослойная пластинка - гребень, он проходит через стекловидное тело до капсулы хрусталика, имеет большое количество кровеносных сосудов, соединенных с сосудами влагалища зрительного нерва, которые способствуют регулированию внутриглазного давления и питанию хрусталика. Радужная оболочка со стороны хрусталика сильно пигментирована.

Зрительная сетчатка не имеет сосудов и содержит палочковые и колбочковые фоторецепторные нейросенсорные клетки, содержащие зрительный пигмент. Палочковые клетки преобладают у ночных птиц, колбочковые – у дневных. В сетчатке имеются два пятна с центральными ямками (место наилучшего видения), одно в центре глаза, другое в каудальном углу. Слезные железы имеют трубчатое строение и их мало.

У птиц имеется очень тонкое полупрозрачное третье веко (мигательная перепонка), расположенная во внутреннем углу глаза. Она служит для равномерного смачивания слезной жидкостью, состоит из эластичных волокон и хорошо развитых мышц. Она может закрывать всю переднюю часть глазного яблока. У птиц нет ресниц, у них имеются очень маленькие перышки в веках. Мышцы глаза развиты слабо, поэтому глаз малоподвижен.

Слуховой аппарат у птиц развит хорошо. Орган слуха воспринимает и дифференцирует звуковые раздражения. У сельскохозяйственных птиц наружная раковина отсутствует, а вместо нее имеется веночек из перьев, которые улавливают звуковые волны. Внутри среднего уха имеется одна цилиндрической формы слуховая косточка – столбик. Один ее конец присоединен к барабанной перепонке, на

другом конце имеется маленькая пластинка, которая заходит в овальное окошечко внутреннего уха. Костный лабиринт внутреннего уха состоит из трех полукружных каналов и лагены.

Улитка у птиц слабо извита, имеет вид притупленного конуса, чуть изогнутого в конце. Улитковый канал перепончатого лабиринта имеет удлиненную форму, изогнут и заканчивается мешочком. Он сжат в полости лагены и удерживается на месте выступающими в ее полость двумя хрящевыми гребнями - задним хрящевым и передним (нервным). Стенка улиткового канала имеет чувствительное пятно – слуховой сосочек лагены. Он встречается у низших позвоночных, но отсутствует у млекопитающих. Спиральный орган птиц содержит эпителиосенсорные волосковые клетки (воспринимают звуковые колебания), расположенные на базилярной пластинке.

Органы вкуса и обоняния у птиц развиты слабо. Орган вкуса у уток более чувствителен, чем у кур. Вкусовые почки, содержащие вкусовые хеморецепторные и опорные клетки, расположены в эпителии дистальной части языка и мягкой части неба. Орган обоняния представлен обонятельной выстилкой в носовых ямках носовой полости, содержит нейросенсорные, опорные и базальные клетки.

Органы осязания представлены большим числом периферических нервных окончаний (рецепторов), расположенных в коже, особенно в покровном эпителии и в участках кожи без оперения, также в ее производных (клюв, перья, особенно нитевидные, чешуя, гребень, кораллы).

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Какие особенности гистологического строения имеются в разных группах мышц у птиц?
2. Какие форменные элементы крови и лимфы птиц вы знаете и отличия от таковых у млекопитающих?
3. В чем заключаются особенности строения кожного покрова у птиц?
4. Охарактеризуйте гистофизиологию органов сердечно-сосудистой и дыхательной системы у птиц?
5. В чем заключаются особенности строения лимфатической системы у птиц.?
6. Дайте сравнительную характеристику гистологического строения разных отделов пищеварительной системы у птиц.
7. Опишите гистофизиологию органов мочевого выделения птиц.

8. Дайте характеристику гистофизиологии органов половой системы у птиц.
9. Каково строение эндокринных органов у птиц?
10. Укажите особенности структурной организации отделов центральной нервной системы и органов чувств у птиц.

## **5.2. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ГИДРОБИОНТОВ (РЫБ)**

Гидробионты - морские и пресноводные организмы, постоянно обитающие в водной среде. К гидробионтам относятся рыбы, являющиеся важным источником пищевых продуктов.

**Скелет** у рыб состоит из позвоночника, рёбер, плавников и черепа. Череп имеет сложное строение. У костистых рыб он состоит из большого количества хрящей и костей различного происхождения. Хрящи сформированы гиалиновой, эластической и волокнистой хрящевыми тканями. Кости у взрослых рыб образованы в основном пластинчатой костной тканью. В черепе различают черепную коробку, заключающую в себе головной мозг и органы чувств, и расположенные под ней верхнюю и нижнюю челюсти с коническими зубами и кости жаберной крышки.

Основой скелета у рыб служит позвоночный столб, который подразделяют на туловищной и хвостовой отделы. Позвоночник рыб состоит из различного числа двояковогнутых позвонков. Все позвонки имеют сверху пару отростков, образующих поперечный канал, в котором расположен спинной мозг. В туловищном отделе к парным поперечным отросткам позвонков прикрепляются саблевидно изогнутые рёбра, охватывающие брюшную полость. Плавники формируются лучами, между которыми натянута кожистая перепонка.

**Мышечную систему** подразделяют на соматическую и висцеральную. Соматические мышцы образованы поперечно-полосатыми мышечными волокнами, среди которых преобладают белые и промежуточные волокна. Красные мышечные волокна встречаются значительно реже и в основном в поверхностно расположенных мышцах туловища.

Скелетные мышцы располагаются сегментарно. В пределах одного мышечного сегмента (миомер) мышечные волокна расположены в краниально-каудальном направлении. С помощью

соединительнотканного сегмента (миосепт) отдельное мышечное волокно в составе миомера присоединяется к костям скелета. Прослойки рыхлой соединительной ткани, образующие эндомизий и перимизий, а также фасциальные образования в мышцах очень тонкие.

Каждое мышечное волокно покрыто сарколеммой. Саркоплазма содержит многочисленные ядра и миофибриллы, структурно-функциональной единицей которых является саркомер. Гладкие мышцы состоят из веретеновидных мышечных клеток, встречаются в стенке внутренних трубчатых органов и кровеносных сосудов. В гладкомышечных клетках нет Т-трубочек, саркомеров и слабо развита саркоплазматическая сеть канальцев. Производными скелетной мышечной ткани являются электрические органы. Они расположены по бокам тела, содержат мышечные (электрические) пластинки, разделенные студенистой соединительной тканью, и генерируют электрический ток.

**Кожный покров** рыб содержит наружный (эпидермис), внутренний (собственно кожа, дерма) отделы и подлежащую жировую ткань. Эпидермис представлен многослойным эпителием, содержащим 2-15 рядов клеток. Часть плоских клеток верхнего слоя ороговеет и отторгается. Ороговение усиливается перед нерестом. Ростковый (базальный) слой содержит малодифференцированные цилиндрические клетки, которые обеспечивают регенерацию эпителия. В эпидермисе содержатся секреторные клетки: бокаловидные, колбовидные и округлые, которые выделяют секрет преимущественно слизистого характера.

Интенсивность слизиобразования выше у рыб без чешуи или со слабо развитым чешуйчатым покровом. В одноклеточных железах образуются и выделяются в составе слизи специфические пахучие вещества – ферромомоны.

В глубоких слоях эпидермиса и в поверхностных слоях дермы располагаются отростчатые пигментные клетки – хроматофоры, определяющие окраску рыбы. Кожу большинства рыб покрывает чешуя, которая выполняет защитную механическую функцию. Чешуя отличается высокой прочностью, покрыта слизью. В образовании чешуек большую роль играют специализированные дермальные клетки – склеробласты. В коже располагается много рецепторных нервных окончаний.

Дерма включает тонкий верхний соединительнотканый слой, средний из сетевидного сплетения коллагеновых и эластических волокон и тонкого базального, содержащего высокие призматические клетки, обеспечивающие регенерацию дермы. Помимо продольных в дерме имеются также поперечно расположенные пучки соединительной ткани. В дерме располагается капиллярная сеть, которая обеспечивает кожное дыхание. В глубоких слоях кожи фиксируются мышечные волокна скелетной мускулатуры. Железистыми образованиями кожи являются органы свечения и ядоотделительные железы.

**Сердечно-сосудистая система** содержит двухкамерное сердце, артерии, вены, капилляры. У рыб с жабрами имеется один круг кровообращения, у двоякодышащих два (большой и малый). Сразу же позади жабр, на брюшной стороне тела, у рыб расположено сердце, состоящее из одного предсердия и одного желудочка. Эндокард и перикард очень тонкие.

Миокард у рыб образован сердечной мышечной тканью, пронизанной трабекулами и сосудами микроциркуляторного русла. Диаметр сердечных мышечных волокон у рыб значительно меньше, чем у теплокровных. От брюшной аорты отходят четыре пары жаберных артерий, которые поднимаются к жаберным лепесткам, где и разветвляются на капилляры. Здесь происходит обогащение крови кислородом и выделение углекислого газа. Часть венозной крови проходит через печень, часть – через почки.

У рыб имеется специальный **орган дыхания** – жабры. Они могут быть различной формы. Обычно по бокам жаберных щелей располагаются 4-5 пар жаберных лепестков, поперёк которых идут мелкие жаберные лепесточки, покрытые эпителием, содержащим респираторные, слизистые и опорные клетки. Жаберные лепестки обильно снабжаются кровью по капиллярам. Вода, омывающая жабры, отдаёт растворённый в ней кислород крови и уносит выделенный из крови углекислый газ.

Многие виды рыб способны дышать кожей или набирать кислород в полость плавательного пузыря, напоминающую по форме лёгкие. Сомовые и вьюновые могут набирать воздух в кишечник при помощи анального отверстия.

**Органы кроветворения и иммуногенеза.** У рыб отсутствует красный костный мозг. У взрослых рыб кроветворение осуществляется в почке (каудальный, головной и периферический

отделы), сердце (эндотелий), жабрах (ретикулярный синцитий, эндотелий кровеносных сосудов), тимусе, селезенке, образованиях лимфоидной ткани кишечника, лимфоидном органе и в рыхлой соединительной ткани. Миело- и лимфопоэз идут в селезенке, частично в лимфоидном органе, а в других органах осуществляется лимфопоэз. К иммунокомпетентным клеткам относятся Т- и В-лимфоциты, макрофаги, в том числе и антигенпрезентирующие клетки, и некоторые эпителиальные клетки.

Кровь рыб имеет выраженную классовую и видовую специфичность. Эритроциты у них крупнее, чем у теплокровных животных, овальной формы, содержат ядро, имеют выраженный полиморфизм. Гемоглобин рыб по своим физико-химическим свойствам отличается от гемоглобина других позвоночных. Количество эритроцитов в крови рыб в 5-10 раз меньше, чем в крови млекопитающих. У пресноводных костистых рыб их в 2 раза меньше, чем в крови морских рыб.

Лейкоцитов в крови рыб больше, чем у млекопитающих. Более 90 % лейкоцитов составляют лимфоциты (лимфоцитарный профиль крови). В небольших количествах определяются моноциты, полиморфноядерные клетки, нейтрофилы и эозинофилы. Тромбоциты у рыб характеризуются большим морфологическим разнообразием, по размеру близки малым лимфоцитам.

В тканях и органах образуется тканевая жидкость (лимфа), которая поступает в лимфатические сосуды, лимфатические узлы, обеспечивает отток продуктов метаболизма и рециркуляцию лимфоцитов, которые участвуют в иммунном ответе.

**Пищеварительная система** включает в себя ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, кишечник, заканчивающийся анусом. Ротовая полость у рыб снабжена зубами. У нехищных рыб на челюстях зубов нет, но имеются широкие, большие глоточные зубы на пятой жаберной дуге, которые служат для перетирания пищи. Глоточные зубы наиболее развиты у карповых рыб.

Желудок имеют не все виды рыб. У лососевых и окуневых в начальном отделе кишечника имеются мешковидные отростки – пилорические придатки. У карпообразных желудок отсутствует, поэтому нет и пепсиновых желез; у других рыб желудок имеет сифонообразную форму, передняя часть которой прямая, а задняя изогнута вниз и вперед. Эпителий желудка однослойный призматический каемчатый, содержит слизистые клетки. В

желудочных железах содержатся секреторные клетки, вырабатывающие зимоген (пепсиноген) и соляную кислоту.

Строение и длина пищеварительной трубки различны у разных рыб. У лососевых кишечник короткий и прямой, у карповых длинный и изогнутый. В стенке кишечника выделяется 4 оболочки (слизистая, подслизистая, мышечная и наружная). При этом у большинства рыб слабо развита или отсутствует подслизистая основа. Слизистая оболочка выстлана однослойным каемчатым эпителием. Помимо энтероцитов в составе слизистой встречаются бокаловидные, кубические безкаемчатые клетки, грушевидные, эндокринные, лимфоциты и гранулоциты. Кишечные железы у большинства рыб отсутствуют.

К органам пищеварения относятся печень и поджелудочная железа. Печень крупная, у большинства рыб она многодольчатая, имеет балочное строение, печеночные баки тонкие, вырабатывает желчь, собирающуюся в желчном пузыре. Поджелудочная железа – сложная альвеолярная, у большинства рыб диффузно внедряется в печень, лишь у немногих видов формирует отдельный компактный орган. У карповых рыб она представлена диффузными скоплениями панкреатических клеток в печени, селезенке, брыжейке и в жировой ткани кишечника. В поджелудочной железе имеются эндокринные клетки и островки, в которых вырабатывается и выделяется в кровь инсулин.

**Мочевыделительная система.** У рыб отмечается большое разнообразие строения почек. Примитивная почка у рыбообразных в виде воронкообразного скопления клеток реснитчатого эпителия (нефростом). Нефростом работает малоэффективно. У более развитых видов рыб эта система представлена мезонефросом (туловищная почка), который в виде двух паренхиматозных тяжей располагается вдоль тела параллельно спинной аорте. Тяжи могут сливаться в проксимальной, дистальной и даже средней части. Проксимальная (головная) часть почки отвечает за кроветворение, иммунитет и выполняет эндокринную функцию. А выделительная функция выполняется средней и дистальной частями почки.

У рыб имеется два мочеточника. Они открываются в мочеполовой синус или клоаку, или самостоятельно наружу. Структурно-функциональной единицей почки является нефрон, который имеет аналогичное с другими позвоночными строение. У морских рыб клубочковой фильтрации нет – агломерулярные рыбы.

**Половая система.** Способы размножения рыб различны. Некоторые живородящие – из тела матери выходит активная молодежь. Остальные – яйцекладущие, то есть мечут икру, оплодотворяемую во внешней среде. У более высокоразвитых рыб в одной и той же группе можно встретить и живородящие, и яйцекладущие виды. Рыбы, как правило, раздельнополые. Половые железы самца представлены парными семенниками (молоками), содержащими в период размножения огромное количество сперматозоидов. От семенников идут протоки, которые открываются в половое отверстие.

Половые железы самки состоят из парных (редко из одного) яичников, переходящих в короткие выносящие протоки, открывающиеся в половое отверстие. В яичниках находятся икринки (яйца). Количество икринок зависит как от возраста и размеров рыб (чем старше и крупнее рыба, тем больше икры), так и от их биологических особенностей (как правило, чем меньше данный вид рыбы проявляет заботы о потомстве, тем больше икры мечут самки). Икринки в большинстве своём очень мелкие, круглые, богатые желтком.

**Эндокринная система** включает центральные и периферические отделы. Их гормоны обладают преимущественно паракринным действием. Эпифиз и ядерные образования гипоталамуса развиты слабо. Главной железой является гипофиз. Его передняя, средняя и задняя доли разграничены нечетко. В железистых клетках аденогипофиза вырабатываются тиротропный, соматотропный, лактотропный и адренкортикотропный гормоны. Нейрогипофиз содержит глиальные клетки и нервные отростки нейроэндокринных клеток гипоталамуса, которые диффузно внедряются в аденогипофиз. Из гипоталамуса по нервным отросткам в нейрогипофиз поступают вазопрессин и окситоцин.

Щитовидная железа представлена небольшими скоплениями фолликулов в рыхлой соединительной ткани около аорты и частично на мышцах нижней челюсти, в головной почке и селезенке, а у двоякодышащих фолликулы располагаются в виде компактного скопления. Фолликулы ограничены базальной мембраной и изнутри выстланы железистыми эпителиальными клетками. Полость фолликула содержит коллоид, в котором накапливается тироглобулин. Они вырабатывают тироидные гормоны.

Интерреналовые тельца образованы мелкими диффузными скоплениями железистых эпителиальных клеток в ткани головной



почки. Вырабатывают минерало- и глюкокортикоиды. Хромаффинные железы представлены скоплениями крупных хромаффинных железистых клеток в головной почке в области её прилегания к задней кардиальной вене. Ренин-ангиотензиновая система содержит парагломерулярные клетки почек, вырабатывающие ренин. В каудальной части почек находятся два мелких скопления эндокринных клеток, которые вырабатывают гормоны, регулирующие водно-солевой обмен.

Ультимобранхиальные железы в виде одиночных или небольших групп крупных эндокринных клеток диффузно расположены в рыхлой соединительной ткани супраперибранхиально или под пищеводом. Клетки железы секретируют гормон кальцитонин. У рыб выделяется нейросекреторная зона (урофиз) в концевом отделе спинного мозга, в которой образуются уротензины и ацетилхолин. Гонады имеют хорошо развитый эндокринный аппарат, в котором вырабатываются половые гормоны (эстрогены, прогестерон, андрогены),

**Нервная система** содержит нервную ткань, головной и спинной мозг. В головном мозге различают обонятельные доли, слабо развитые полушария переднего мозга, промежуточный мозг с гипофизом, зрительные доли среднего мозга, мозжечок и продолговатый мозг. От этих отделов отходят десять черепно-мозговых нервов. Особенно развит мозжечок.

В веществе мозга отсутствуют выраженные ядерные скопления нервных клеток, преобладают отделы серого вещества с невысоким диффузным содержанием нейронов, в том числе и очень крупных, например гигантские маутнеровские клетки в продолговатом мозге. Дендритное дерево у большинства нейронов слабо разветвленное и образует небольшое число межнейронных связей.

**Органы чувств.** Орган зрения (глазное яблоко) имеет наружную, среднюю (сосудистая) и внутреннюю (сетчатая) оболочки. Роговица уплощенная, реже умеренно выпуклая, век нет. Снаружи глазное яблоко покрыто прозрачной роговой оболочкой, являющейся продолжением кожи, может содержать хрящевые и роговые образования. Радужная оболочка образует зрачок, который не меняет своего размера. Хрусталик сформирован хрусталиковыми волокнами, шарообразной формы, подвижен, фокусирует зрение. Глазное яблоко заполнено стекловидным телом.

Зрительная сетчатка построена примерно также, как и у высших позвоночных, инвертирована. Основу сетчатки составляют фоторецепторные, ассоциативные (биполярные, амакринные, горизонтальные) и ганглионарные нервные клетки. Слой пигментных клеток средней оболочки граничит со слоем фоторецепторных клеток. Последний образован тремя типами клеток: палочками, единичными колбочками и сдвоенными колбочками. В области центральной ямки резко преобладают колбочки, по периферии сетчатки располагаются только палочки.

Органы обоняния рыб довольно хорошо развиты, расположены в ноздрях и представляют собой простые ямки, покрытые слизистой оболочкой, пронизанной разветвлением нервов, идущих от обонятельной доли мозга. Обонятельный эпителий содержит рецепторные обонятельные (биполярные палочковидные, колбовидные и нитевидные нейроны) клетки, малые и большие слизистые клетки, опорные, базальные клетки и выстилает обонятельные мешки. Слизистая оболочка в области дна мешка имеет складчатое строение, что увеличивает поверхность обонятельной выстилки.

Периферическая часть чувствительных нервных клеток содержит булавовидное расширение с одной или несколькими обонятельными ресничками. Обонятельные реснички погружены в обонятельную слизь. Между булавой и телом клетки находится миоид – структура способная к сокращению. Различают поверхностный и базальный слои опорных клеток. Аксоны обонятельных клеток группируются и дают начало обонятельному нерву.

Органы вкуса представлены вкусовыми сосочками, которые располагаются в слизистой оболочке области рта, глотки, на жабрах, голове, плавниках и даже по бокам тела. Особенно высокая концентрация вкусовых почек отмечается на усиках. Наружных вкусовых почек больше всего у костистых рыб. Осязание хорошо развито у большинства рыб. Усики рыб – их органы осязания. Вкусовая почка имеет овальную форму, снаружи покрыта слоем слизи, содержит вкусовые рецепторные клетки, окруженные опорными и секреторными клетками, продуцирующими на поверхность слизистый секрет.

Апикальная мембрана хеморецепторных клеток формирует волоски, погруженные в слизь, рецепторы которых обеспечивают

восприятие химических веществ. Структурной основой «общего химического чувства рыб» служит их собственный рецепторный аппарат, представленный свободными периферическими нервными окончаниями блуждающего тройничного и некоторых спинномозговых нервов. Хеморецепторы обнаружены в начальном отделе боковых линий рыб.

Органы слуха и равновесия представлены латеральной (боковая) линией, лабиринтом внутреннего уха и плавательным пузырем. Внутреннее ухо состоит из трёх полукружных каналов с ампулами, овального мешочка и круглого мешочка с выступом. Слуховые волосковые клетки в больших количествах присутствуют в двух нижних полостях лабиринта: лагене (расширение нижней части круглого мешочка – зачаток улитки) и утрикулюсе (овальный мешочек), меньше в саккуле (круглый мешочек). Волоски чувствительных клеток контактируют с отолитами и при смещении эндолимфы происходит возбуждение рецепторных волосковых клеток.

В коже боковой поверхности расположен своеобразный орган чувств – боковая линия. Она представляет собой сеть углублений или каналов в коже головы и туловища с нервными окончаниями в глубине или на поверхности кожи. Эти каналы у костных рыб обычно открываются на поверхности порами. Восприятие раздражителей происходит при помощи специальных структур – невромастов, объединяющих несколько чувствительных волосковых клеток. Невромаст с поверхности покрыт слизисто-студенистым веществом, в которое погружены волоски чувствительных клеток. Закрытые невромасты сообщаются с внешней средой небольшими прободающую чешую отверстиями, открытые невромасты (канальные) характерны для каналов латеральной системы боковой линии.

У рыб описаны и свободные невромасты, расположенные в разных частях тела. Вся система соединена нервными волокнами с внутренним ухом. Она служит для восприятия средне- и низкочастотных колебаний, что позволяет обнаруживать движущиеся объекты. Плавательный пузырь является резонирующим органом, усиливающим колебания среды. Стенка плавательного пузыря состоит из внутреннего эпителиального, мышечного, внутреннего и наружного соединительнотканного слоев с развитой внутриванной сосудисто-капиллярной сетью.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Какие ткани внутренней среды рыб Вы знаете?
2. Из каких частей состоит кровь рыб?
3. Охарактеризуйте форменные элементы крови у рыб.
4. В чем заключаются особенности строения мышц у рыб?
5. Опишите структурную организацию кожного покрова у рыб.
6. В чем заключаются особенности гистологического строения разных отделов пищеварительной системы у рыб?
7. Опишите строение и функцию мочевыделительных органов у рыб.
8. Дайте сравнительную характеристику строения внутренних органов у рыб.
9. Опишите особенности строения нервной системы у рыб.
10. В чем заключается особенность строения органов сенсорной системы рыб?
11. Охарактеризуйте гистофизиологию органов размножения у рыб.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данное пособие разработано в соответствии с требованиями к подготовке квалифицированных специалистов в области производства продуктов питания и пищевой биотехнологии. Гистология является фундаментальной биологической дисциплиной. Современный этап развития гистологии как науки и учебной дисциплины характеризуется ростом фактического материала, получаемого благодаря применению высокоинформативных методов исследования, позволяющих углубленно изучать структурно-функциональные свойства тканей и органов сельскохозяйственных животных. Актуальной стала задача синтеза, обобщения, теоретического анализа большого числа фактов, использования их в образовательном процессе. Пособие содержит современный материал по цитологии, основам сравнительной эмбриологии, общей и частной гистологии сельскохозяйственных животных и гидробионтов. Главной целью деятельности профессорско-преподавательского состава является непрерывное совершенствование качества подготовки работников по направлению 260200.62 – «Продукты питания животного происхождения», что и послужило основанием для издания данного учебного пособия.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Агранулоциты 44  
Аденогипофиз 79  
Актин 50  
Аллантоис 30  
Амитоз 12  
Амнион 30  
Анализатор зрения 85  
-слуха 86  
Анафаза 12  
Апоптоз 12  
Артерии 57  
Артериолы 57  
Астроциты 52  
  
Бронхи 59  
  
Венулы 57  
Вены 58  
Веретено митотическое 11  
-мышечное 49  
Вещество белое спинного  
мозга 81  
-серое спинного мозга 81  
Включения жировые 11  
-гликогена 11  
-пигментные 11  
-секреторные 11  
-трофические 11  
В-лимфоциты 44  
Волокна коллагеновые 38  
-лазающие 83  
-моховидные 83  
-нервные 53  
-безмиелиновые 53  
-миелиновые 53  
-ретикулярные 38  
-эластические 38  
Волос 56  
Гастроуляция 21  
Гемоцитопоз 44  
Гипоталамус 80  
Гипофиз 79  
Гистиоциты 47  
Гистогенез кости 41  
Глаз 84  
Гликокаликс 12  
Глотка 66  
Гортань 58, 90  
Гранулоцитопоз 89  
  
Дезоксинуклеопроteid  
(ДНП) 8  
Деление клеток 12  
Дендриты 52  
Дентин 65  
Десмосомы 34  
Десны 63  
Дробление 20  
-дискоидальное 21  
-полное неравномерное 20,21  
-равномерное 20  
-у млекопитающих 27  
-у птиц 23  
-частичное 21  
  
Железа  
-вилочковая 60  
-околоушная 64  
-околощитовидные 78  
-молочные 76  
-поджелудочная 68  
-подчелюстная 64  
-потовые 63  
-предстательная 73

- сальные 63
- слюнные 64
- щитовидная 77
- экзокринные 68
- эндокринные 77, 93
  
- Желудок 65
  
- Зигота 20
- Зубы 64
  
- Иммиграция 22
- Иммунитет клеточный 47
- Инвагинация 22
- Интеграция 23
- Интерфаза 12
  
- Канал мочеиспускательный 71
- Капилляры 57
- Кардиомиоциты 49
- Кариолемма 8
- Кариоплазма 8
- Кислота 8
  - дезоксирибонуклеиновая (ДНК) 8
  - рибонуклеиновая (РНК) 8
- Кишка толстая 67
  - тонкая 66
- Классификация желез 77
  - эпителия 88
- Клетка (и)
  - адвентициальные 38
  - базальные 68
  - бокаловидные 92
  - жировые 39
  - звездчатые 52
  - корзинчатые 82
  - костной ткани 41
  - нервные 52
  - остеогенные 42
  - пигментные 38
  - плазматические 38
  - половые 16
  - поддерживающие 71,86
  - полустволовые 45
  - Пуркинье 58
  - рецепторные 85
  - стволовые 44
  - тучные 38
  - хрящевой ткани 40
- Книжка 66
- Коготь 57
- Кожа 56
- Комплекс Гольджи 9
  - пластинчатый 9
- Копыто 57
- Кора полушарий головного мозга 94
- Кость грубоволокнистая 41
  - пластинчатая 55
- Котиледоны 75
- Кроветворение 44
- Кровь 43
  
- Легкие 90
- Лейкоциты 43
  - зернистые 43
  - незернистые 44
  - нейтрофильные 43
  - эозинофильные 43
- Лизосомы 9
- Лимфа 44
- Лимфоциты 44,48
- Липоциты 39
- Макроглия 51
- Макрофаги 38

Матка 75  
 Мезаксон 53  
 Мезодерма 15,23  
 Мезотелий 23  
 Мейоз 12  
 Мембрана биологическая 48  
 -плазматическая 8  
 -постсинаптическая 54  
 Метафаза 12  
 Мешок желточный 25  
 Микротрубочки 11  
 Микрофаги 38  
 Микрофиламенты 11  
 Миобласты 51  
 Миозин 50  
 Миофибриллы 50  
 Миофиламенты 50  
 -актиновые 50  
 -миозиновые 50  
 Митоз 12  
 Митохондрии 11  
 Мозг головной 83  
 -костный 60  
 Мозжечок 82  
 Моноциты 44  
 Мочеточники 71  
  
 Надкостница 41  
 Надпочечники 78  
 Нейрогипофиз 80  
 Нейроглия 51  
 Нейроны 52  
 Небо 63  
  
 Область гипоталамическая 80  
 Образование внезародышевых органов 29  
 Окончания нервные 54  
 -моторные 54  
 -чувствительные 54  
 -эффektorные 53  
 Олигодендроглиоциты 52  
 Оплодотворение 19  
 Орган Кортиев 87  
 Органеллы 9  
 Органы дыхания 90  
 -обоняния 85  
 -провизорные 27  
 -чувств 84  
 Остеоциты 41  
  
 Периост 41  
 Печень 67  
 Пищевод 65  
 Плазмолемма 11  
 Пластинка костная 41  
 Плацента 31  
 Полость носа 58  
 -ротовая 63  
 Пора ядерная 8  
 Почки 69  
 Профаза 12  
 Пузырь мочево́й 71  
  
 Регенерация 42,49  
 Реснички 35,105  
 Рецепторы 81  
 Рибонуклеопротеид (РНП) 8  
 Рибосомы 11  
 Рога 57  
 Рубец 66  
  
 Селезенка 62  
 Семенники 71  
 Сердце 58,88  
 Сетка 66



Сетчатка 85,96  
Сеть эндоплазматическая 8

Система мочеполовая 69,92,102  
-нервная 80,94,104  
-половая самок 73,93  
-самцов 95  
-сердечно-сосудистая 57,100

Склера 84  
Слой базальный 36,99  
-зернистый 36,56  
-роговой 36  
-ростковый 36,99  
-шиповатый 35

Сосуды кровеносные 57  
-лимфатические 61,89

Сперматогенез 18  
Ствол мозга 94  
Сумка фабрициева 90

Тело ресничное 85  
-стекловидное 85,104  
-цилиарное 84

Тимус 60  
Ткань (и) 34  
-внутренней среды 43  
-белая 40  
-костная 41  
-лимфоидная 62  
-мышечная 49  
-гладкая 49  
-исчерченная 50  
-сердечная 49  
-скелетная 50  
-нервная 51  
-опорно-трофическая 52  
-ретикулярная 39  
-соединительная 38

-плотная неоформленная 39  
-оформленная 39  
-рыхлая 38  
-хрящевая 40  
-эпителиальная 34

Т-лимфоциты 44  
Тонофибриллы 11  
Тромбоцитопоз 45  
Тромбоциты 44

Узлы гемолимфатические 62  
-лимфатические 61  
-спинномозговые 81  
Улитка 97  
Ухо 106

Фибробласты 38

Хондробласты 40  
Хондроциты 40  
Хорда 16  
Хорион 31  
Хроматин 8  
Хрусталик 105  
Хрящ волокнистый 40  
-гиалиновый 40  
-эластический 41

Центр клеточный 11  
Центриоли 11  
Центросома 9  
Цитоскелет 11

Щеки 86

Эмбриогенез 19  
-птиц 23  
Эмбриология 14

Энтодерма 22  
Эпендимоглиоциты 81  
Эпиболия 22  
Эпикард 58  
Эпителий железистый 35  
-кубический 35  
-многослойный 35  
-плоский неороговевающий 35  
-ороговевающий 36  
-однослойный 34  
-однорядный столбчатый 34  
-мерцательный 35  
-переходный 36  
-плоский 35  
-реснитчатый 35  
Эпифиз 80  
Эритроциты 43  
Эухроматин 8

Яблоко глазное 84  
Ядро 8  
Ядрышко 8  
Язык 64  
Яичник 73  
Яйцеклетки 16  
-изолецитальные 17  
-мезолецитальные 17  
-олиголецитальные 16  
-полилецитальные 17  
-телолецитальные 17

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Акмаев И.Г.* Руководство по гистологии. В 2 т. / И.Г. Акмаев, Ю.И. Афанасьев, Л.П. Боровая, А.И. Брусиловский и др. – СПб.: СпецЛит, 2011. – Т. 1. – 831с.
2. *Акмаев И.Г.* Руководство по гистологии. В 2 т. / И.Г. Акмаев, Ю.И. Афанасьев, Л.П. Боровая, А.И. Брусиловский и др. – СПб.: СпецЛит, 2011. – Т. 2. – 511 с.
3. *Анисимова И.М.* Ихтиология: Учебное пособие / И.М. Анисимова, В.В. Лавровский. – М.: Высш. школа, 1983. – 255 с.
4. *Антипова Л.В.* Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л.В. Антипова, В.С. Слободяник, С.М. Сулейманов. – М.: КолосС, 2005. – 384 с.
5. *Васильев Ю.Г.* Цитология. Гистология. Эмбриология: учебник / Ю.Г. Васильев, Э.И. Трошин, В.В. Яглов. – 2-е изд., испр. – СПб.: Лань, 2013. – 576 с.
6. *Вракин В.Ф.* Морфология сельскохозяйственных животных (анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии) / В.Ф. Вракин, М.В. Сидорова, В.П. Панов, А.Э. Семак. – М.: ООО «Гринлайт», 2008. – 616 с.
7. *Егорова Э.Н.* Промысловые перспективные для промысла и кормовые беспозвоночные российских морей / Э.Н. Егорова, Б.И. Сиренко. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 285 с.
8. *Вракин В.Ф.* Практикум по анатомии, гистологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных: Учебное пособие / В.Ф. Вракин В.Ф., М.В. Сидорова, В.П. Панов, А.Э. Семак. – СПб.: Лань, 2013. – 352 с.
9. *Иванов А.А.* Физиология рыб: учебное пособие / А.А. Иванов. – СПб.: Лань, 2011. – 288 с.
10. *Калайда М.Л.* Общая гистология и эмбриология рыб: учебное пособие / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова. – СПб.: Проспект Науки, 2011. – 144 с.
11. *Козлов Н.А.* Общая гистология. Ткани домашних млекопитающих: учебное пособие / Н.А. Козлов. – СПб.: Лань, 2004. – 224 с.
12. *Мишанин Ю.Ф.* Биотехнология продуктов животного сырья: учебное пособие / Ю.Ф. Мишанин, Г.И. Касьянов, Т.Ю. Хворостова. – Краснодар: Изд-во ФГБОУ ВПО «Куб ГТУ», 2012. – 305 с.

13. *Рябиков А.Я.* Физиология и этология птиц: учебное пособие / А.Я. Рябиков. – Омск: Изд-во ОмГТУ, 2012. – 352 с.
14. *Семченко В.В.* Гистологическая техника: учебное пособие / Семченко В.В., Барашкова С.А., Ноздрин В.Н., Артемьев В.Н. – 3-е изд., доп. и перераб. – Омск-Орел: Омская областная типография, 2006. – 290 с.
15. *Семченко В.В.* Регенеративная биология и медицина. Книга 1. Генные технологии и клонирование / В.В. Семченко, К.Н. Ярыгин, С.И. Ерениев / Под ред. В.П. Пузырева, К.Н. Ярыгина, В.Н. Ярыгина, В.В.Семченко. – Омск: Омская областная типография, 2012. – 296 с.
16. *Скопичев В.Г.* Сравнительная анатомия рыб: учебное пособие / В.Г. Скопичев. – СПб.: Проспект Науки, 2012. – 224 с.
17. *Соколов В.И.* Цитология, гистология, эмбриология / В.И. Соколов, Е.И. Чумасов. – М.: КолосС, 2004. – 351 с.
18. *Спиридонов И.П.* Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы: Справочник / И.П. Спиридонов, А.Б. Мальцев. – Омск: Омскбланкиздат, 2013. – 699 с.
19. *Таскаев И.И.* Экскурс в медицинскую эмбриологию и практическую гистологию: учебное пособие / И.И.Таскаев, В.В.Семченко, А.С.Хижняк. – Омск: Омская медицинская академия, 2005. – 105 с.
20. *Таскаев И.И.* Возрастная гистофизиология: учебное пособие / И.И.Таскаев, В.В.Семченко, А.С.Хижняк, И.В.Хижняк. – 2-е изд., доп. – Омск: Омская медицинская академия, 2009. – 135 с.
21. *Хонин Г.А.* Морфологические методы исследования в ветеринарной медицине: учебное пособие / Г.А. Хонин, С.А. Барашкова, В.В. Семченко. – Омск: Омская областная типография, 2004. – 198 с.
22. *Чернявский М.В.* Анатомио-топографические основы технологии, ветеринарно-санитарной экспертизы и товароведческой оценки продуктов убоя животных / М.В. Чернявский. – М.: Колос, 2002. – 376 с.

## **Авторский коллектив**

Семченко Валерий Васильевич – доктор медицинских наук, профессор кафедры анатомии, гистологии, физиологии и патологической анатомии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Голенкова Наталья Викторовна – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры анатомии, гистологии, физиологии и патологической анатомии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Стрельчик Наталья Валерьевна – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры продуктов питания и пищевой биотехнологии ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П.А.Столыпина».

Рег. № 32 (от 03.04.14) Подписано в печать 03.04.14  
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс».  
Печать на ризографе. Усл. печ. л. 7,0  
Уч.-изд. л. 7,2. Тираж 300 экз.

ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А. Столыпина  
644008, Омск, Институтская площадь, 2











