

Оглавление

Список сокращений.....	7
Лекция 1. Предмет и задачи гистологии, цитологии и эмбриологии. Цитоплазма клетки.	
Органеллы и включения	9
Структура предмета гистологии, цитологии и эмбриологии	9
Учение о клетке. Цитоплазма	10
Лекция 2. Ядро.....	21
Строение ядра	22
Клеточный цикл.....	25
Митоз.....	28
Патология митоза. Анеуплоидные клетки	30
Полипloidия. Эндорепродукция.....	31
Мейоз.....	33
Реакция клетки на внешние воздействия	35
Некроз и апоптоз клетки	37
Лекция 3. Сравнительная эмбриология.....	39
Оотипическая, бластомерная, зачатковая и гистогенетическая дифференцировка.....	52
Внезародышевые органы	55
Плаценты.....	57
Лекция 4. Общая гистология тканей.....	59
Классификация тканей.....	60
Регенерация тканей.....	61
Эпителиальные ткани.....	62
Железистый эпителий.....	73

Экзокринные железы	74
Эндокринные железы	76
Лекция 5. Кровь и лимфа	77
Кровь	77
Лимфа	93
Лекция 6. Соединительные ткани	94
Рыхлая соединительная ткань	95
Плотная соединительная ткань	104
Соединительные ткани со специальными свойствами	106
Лекция 7. Скелетные (хрящевая и костная) ткани	109
Хрящевые ткани	109
Костные ткани	114
Лекция 8. Мышечные ткани	126
Гладкая мышечная ткань	126
Скелетная мышечная ткань	129
Сердечная мышечная ткань	136
Лекция 9. Нервная ткань	138
Нервные окончания	146
Лекция 10. Частная гистология. Нервная система. Спинной мозг. Нерв. Спинальный ганглий	153
Развитие нервной системы	153
Нервные стволы	154
Чувствительные нервные узлы	154
Спинной мозг	156
Лекция 11. Головной мозг	164
Ствол головного мозга	164
Мозжечок	167
Кора головного мозга	171
Мозговые оболочки	176
Вегетативная нервная система	177
Лекция 12. Органы чувств	181
Орган зрения	182
Сетчатая оболочка глаза	188
Орган обоняния	197
Вомероназальный орган	198
Лекция 13. Орган слуха и равновесия. Орган вкуса	200
Орган слуха и равновесия	200
Орган вкуса	211
Лекция 14. Сердечно-сосудистая система	214
Кровеносные сосуды	214

Лекция 15. Лимфатические сосуды. Сердце	225
Лимфатические сосуды.....	225
Сердце.....	230
Лекция 16. Центральные органы эндокринной системы	238
Гипофиз	243
Лекция 17. Периферические эндокринные железы	250
Щитовидная железа	250
Паращитовидные железы	255
Надпочечные железы	257
Диффузная эндокринная система	263
Лекция 18. Органы кроветворения и иммунологической защиты	264
Красный костный мозг	265
Лекция 19. Лимфоидные органы. Лимфопоз	275
Тимус.....	275
Лимфатические узлы.....	279
Селезенка.....	285
Нёбные миндалины	291
Лекция 20. Пищеварительная система	294
Передний отдел пищеварительной системы.....	297
Язык.....	300
Большие слюнные железы	304
Пищевод	310
Лекция 21. Развитие и строение зубов	314
Развитие зубов.....	315
Строение зуба.....	318
Лекция 22. Желудок. Тонкий кишечник	327
Развитие желудка	327
Тонкая кишка	334
Лекция 23. Средний и каудальный отделы пищеварительного канала	344
Толстая кишка	344
Червеобразный отросток	347
Печень	348
Поджелудочная железа	355
Лекция 24. Дыхательная система	361
Полость носа	361
Глотка.....	363
Гортань.....	363
Трахея.....	364
Легкое	367

Лекция 25. Кожа и ее производные	376
Волосы.....	386
Ноготь.....	389
Лекция 26. Мочевыделительная система	391
Развитие почки.....	391
Строение почки.....	393
Мочевыводящие пути.....	403
Лекция 27. Мужская половая система	405
Яичко.....	407
Сперматогенез.....	409
Семявыносящие пути.....	415
Добавочные железы мужской половой системы.....	416
Лекция 28. Женская половая система	422
Половой цикл.....	433
Молочные железы.....	437
Лекция 29. Эмбриогенез человека	440
1-я неделя эмбриогенеза.....	443
2-я неделя эмбриогенеза.....	449
3-я неделя эмбриогенеза.....	453
Лекция 30. 4-я неделя развития. Внематочные органы	460
Внематочные органы.....	463
Плацента.....	466
Развитие и строение плаценты человека.....	467
Система мать—плод.....	473
Критические периоды.....	476
Дифференцировка плода человека по мужскому типу.....	476

Лекция 2

ЯДРО

Ядро (nucleus) имеет различную форму, чаще — округлую, овальную, реже — палочковидную или неправильную. Форма ядра иногда зависит от формы клетки. Так, например, у гладких миоцитов, которые имеют веретеновидную форму, ядро палочковидной формы. Обычно в круглых клетках или кубических эпителиоцитах ядра имеют круглую форму. Например, лимфоциты крови имеют круглую форму и ядра у них обычно круглые. Но часто форма ядра не зависит от формы клеток. Например, в гранулоцитах крови, которые имеют круглую форму, ядро может иметь сегментированную или палочковидную форму. В нейтрофильных гранулоцитах крови женщины ядра могут иметь спутник или сателлит, который представляет собой половой хроматин, имеющий форму барабанной палочки.

Что же такое ядро? Ядро — это система генетической детерминации и регуляции синтеза белка. Что такое детерминация? Детерминация — это предопределение или, проще говоря, программа, по которой развивается клетка.

Таким образом, ядро выполняет 2 функции: 1) хранение и передача наследственной информации дочерним клеткам; 2) регуляция синтеза белка.

Как осуществляется 1-я функция? Хранение наследственной информации обеспечивается тем, что в ДНК хромосом есть репарационные ферменты, которые восстанавливают хромосомы ядра после их повреждения. Как передается

наследственная информация дочерним клеткам? Во время интерфазы к каждой молекуле ДНК пристраивается ее точная копия. Затем эти совершенно одинаковые копии ДНК равномерно распределяются между дочерними клетками при делении материнской клетки. Как же ядро участвует в регуляции синтеза белка? Синтез белка регулируется благодаря тому, что на поверхности ДНК хромосом транскрибируются все виды РНК: информационные, рибосомные и транспортные, которые участвуют в синтезе белка на поверхности гранулярной ЭПС цитоплазмы клеток. В том случае, если увеличивается количество всех этих РНК и рибосом, повышается синтез белка. Если же в ядре вырабатывается малое количество РНК, то синтез белка снижается. Так ядро участвует в регуляции белкового синтеза.

Строение ядра

Ядро включает хроматин (*chromatinum*), ядрышко (*nucleolus*), ядерную оболочку (*nucleolemma*) и ядерный сок (*nucleoplasma*). *Хроматин* интерфазного ядра называется так потому, что способен воспринимать (окрашиваться) основные красители. Что же такое хроматин? Хроматин — это деспирализованные хромосомы, т.е. хромосомы, утратившие свою обычную форму. В том случае, если участок ДНК хромосомы наиболее диспергирован, то в этом месте образуется рыхлый хроматин, называемый *эухроматином* (*euchromatinum*), который обладает высокой активностью. В том случае, если участок ДНК хромосом не диспергирован, то он имеет уплотненную структуру. Такой хроматин называется *гетерохроматином* (*heterochromatinum*). Гетерохроматин не активен.

Почему же эухроматин активен, а гетерохроматин не активен? Активность эухроматина объясняется тем, что фибриллы ДНК хромосом при этом деспирализованы, т.е. гены, на поверхности которых происходит транскрипция РНК, открыты. Благодаря этому создаются условия для транскрипции РНК. В том случае, если ДНК хромосом не деспирализованы, то гены здесь закрыты, что затрудняет транскрипцию РНК с их поверхности. Следовательно, уменьшается коли-

чество РНК и снижается синтез белка. Вот почему гетерохроматин не активен.

Фибриллы ДНК. И в состав митотических хромосом, и в хроматин интерфазного ядра входят нити — примитивные, или элементарные фибриллы, которые состоят из ДНК в количестве 1 единицы, гистоновых и негистоновых белков, составляющих 1,3 единицы, и РНК, количество которых равно 0,2 единицы. Длина фибрилл может составлять от нескольких сот микрометров до 7 см. Суммарная длина фибрилл всех хромосом ядра человека составляет 170 см. В фибриллах имеются участки независимой репликации хромосом, называемые *репликонами*; их длина составляет 30 мкм, общее количество репликон в геноме человека до 50 000.

Гистоновые белки образуют блоки, каждый из которых состоит из 8 молекул. Эти блоки называются *нуклеосомами*. На нуклеосомы наворачивается фибрилла ДНК толщиной 5 нм, толщина нуклеосомы вместе с фибриллой составляет 10 нм. При дальнейшей спирализации этой уже спирализованной фибриллы ее толщина достигает 20 нм. Среди белков хроматина гистоновые белки составляют до 80 %. *Функции гистоновых белков* заключаются в: 1) особой укладке ДНК хромосом и 2) регуляции синтеза белка. Регуляция синтеза белка осуществляется через укладку фибрилл ДНК хромосом. Если при укладке фибрилл ДНК имеет место резкая конденсация, то образуется плотный хроматин (гетерохроматин), который, как уже известно, не активен, если при укладке фибрилл они слабо спирализуются, то образуется активный эухроматин. *Функция негистоновых белков* заключается в том, что они формируют ядерный матрикс.

Количество РНК в составе хроматина составляет 0,2 единицы. Это нити РНК транскрибированные с поверхности генов ДНК. Они называются *перихроматиновыми*. Имеются РНК в виде гранул. Они могут быть интрахроматиновыми и перихроматиновыми; представляют собой соединение и РНК с белками и называются *информосомами*.

Ядрышки. Ядрышек в ядре — от 1 до 3. Формируются ядрышки на поверхности ядрышковых организаторов хромосом. Если ядрышковые организаторы сконцентрированы в одном месте, то в ядре будет только одно ядрышко, а если в нескольких местах — несколько ядрышек. В том месте, где

находятся ядрышковые организаторы хромосом, имеется несколько сот генов, на поверхности которых транскрибируются рибосомные РНК, из которых затем формируются субъединицы рибосом. Ядрышки состоят из двух компонентов: 1) фибриллярного, расположенного в центре; 2) гранулярного, локализованного на поверхности. Фибриллярный компонент — это фибриллы РНК, транскрибированные с поверхности генов ядрышковых организаторов. Гранулярный компонент — это субъединицы рибосом. Субъединицы рибосом образуются в результате комплексования (соединения) рибосомных белков с фибриллами рибосомных РНК. Рибосомные белки синтезируются на поверхности гранулярной ЭПС цитоплазмы и через ядерные поры поступают в ядро, где соединяются с рРНК. Образовавшиеся субъединицы рибосом через ядерные поры транспортируются в цитоплазму клетки, где объединяются в рибосомы, которые оседают на поверхности гранулярной ЭПС или же образуют скопления в цитоплазме. Такие объединения рибосом в цитоплазме называются *полисомами*. Таким образом, регуляцию синтеза белка в клетке осуществляет ядрышко, так как на рибосомах, образующихся в ядрышках, происходит синтез белков.

Ядрышки могут исчезать и в норме, и при патологии. Когда ядрышки исчезают в норме? В норме ядрышки исчезают в том случае, когда приходит период деления клетки и начинается спирализация фибрилл ДНК, в том числе и в области ядрышковых организаторов; тогда закрываются гены ядрышковых организаторов, на которых транскрибируются рРНК, прекращается транскрипция рРНК и ядрышко исчезает. Это может быть и в том случае, если на клетку воздействуют какие-то токсические вещества. Перед исчезновением ядрышко расчленяется, т.е. обособляется внутренняя фибриллярная часть от внешней гранулярной части. Затем исчезает гранулярный компонент ядрышка, т.е. субъединицы рибосом, и исчезает фибриллярный компонент, т.е. молекулы рРНК. Таким образом, чем больше размеры ядрышек или больше их количество, тем интенсивнее образуются субъединицы рибосом и повышается синтез белка в клетке.

Ядерная оболочка. Ядерная оболочка (*nucleolemma*) состоит из двух мембран: наружной (*membrana nuclearis externa*)

и внутренней (*membrana nuclearis interna*). Между мембранами имеется пространство (*cysterna nucleolemmae*).

Наружная ядерная мембрана покрыта рибосомами и тесно связана с ЭПС. Нередко можно видеть, как наружная мембрана продолжается в каналцы гранулярной ЭПС.

Внутренняя ядерная мембрана связана с хроматином и фибриллярным ядерным компонентом. В нуклеолемме имеются ядерные поры (*pori nuclearis*). В их состав входят порозые комплексы (*complexus pori*), в составе которых имеются: отверстие поры (*annulus pori*) диаметром около 90 мкм, гранулы поры (*granula pori*) и мембрана поры (*membrana pori*).

Отверстие поры образуется в результате слияния наружной и внутренней мембран. **Гранулы поры** располагаются в 3 ряда, по 8 гранул в каждом ряду. Размеры гранул около 25 нм. Гранулы каждого ряда располагаются по периферии порового отверстия. Наружный слой гранул обращен в сторону цитоплазмы, внутренний слой — в сторону кариоплазмы, третий слой размещен между наружным и внутренним.

От гранул отходят фибриллы. Эти фибриллы соединяются с центральной гранулой, образуя **мембрану поры** (*membrana pori*).

Функция ядерных пор заключается в том, что через них происходит обмен веществ между кариоплазмой и цитоплазмой клетки. Чем больше пор в нуклеолемме, тем активнее ядро. Если активность ядра снижена, то количество пор уменьшается; если синтетическая активность ядра близка к нулю, то поры в ядре отсутствуют. Например, поры отсутствуют в кариолемме ядра сперматозоида.

При различных неблагоприятных воздействиях в ядре могут наблюдаться патологические изменения: пикноз — конденсация хроматина ядра, кариорексис — распад ядра на части, может быть отечность перинуклеарного пространства.

Клеточный цикл

Клеточный цикл (*cyclus cellularis*) — это период от одного деления клетки или же период от деления клетки до ее гибели. Клеточный цикл разделяется на 4 периода. Пер-

Лекция 29

ЭМБРИОГЕНЕЗ ЧЕЛОВЕКА

Эмбриогенез — это одна из составных частей онтогенеза. Онтогенез складывается из 3 частей: 1) прогенеза; 2) эмбриогенеза; 3) постнатального периода. *Прогенез* — это развитие половых клеток, *эмбриогенез* — развитие зародыша, *постнатальный период* начинается с момента рождения и заканчивается в конце жизни.

Эмбриогенез человека продолжается 280 сут (40 недель или 10 лунных месяцев). Эмбриогенез делится на 3 периода: 1) начальный период (1-я неделя); 2) эмбриональный период (2—8-я недели) и 3) плодный период (9—40-я недели).

Прогенез. Строение мужских половых клеток. Сперматозоид (spermatozoon) имеет длину около 70 мкм, состоит из головки и хвоста. В состав **головки** входит ядро уплощенной формы. Его ядерная оболочка (кариолемма) не имеет ядерных пор. Передняя половина ядра покрыта чехликом, т.е. акробластом. В центре акробласта находится акросом, в которой содержатся ферменты гиалорунидаза, трипсин, протеазы, фосфатазы. На цитолемме имеются андрогамон I и андрогамон II. Андрогамон I — это химическое вещество, при выделении которого прекращается движение сперматозоида; андрогамон II — это химическое вещество, с которым соединяется гиногамон II яйцеклетки, что заканчивается обездвиживанием и смертью сперматозоида. Головка покрыта тонким слоем цитоплазмы. Цитолемма головки содержит гликозилтрансферазу, из которой состоят рецепторы, позво-

ляющие сперматозоидам соединяться с рецепторами яйцеклетки.

Хвост состоит из 4 отделов: 1) шейки (cervix); 2) промежуточной части (pars intermedia); 3) главной части (pars principalis); 4) терминальной части (pars terminalis).

Шейка, или связующий отдел, расположена между проксимальной центриолью и проксимальным кольцом дистальной центриоли.

Промежуточная часть расположена между двумя кольцами дистальной центриоли. Здесь находятся митохондрии, расположенные по спирали. Митохондрии выделяют энергию, за счет которой происходят колебания жгутика и движение сперматозоида в жидкости.

Главная часть отходит от промежуточного отдела, покрыта тонкой волокнистой оболочкой и без резкой границы переходит в *терминальную часть*. Весь сперматозоид покрыт гликокаликсом.

В основе жгутика проходит осевая нить, состоящая из 9 пар периферических и 1 пары центральных микротубул. Осевая нить начинается от проксимального кольца дистальной центриоли. Микротубулы в каждой паре осевой нити имеют неодинаковое строение. Одна из микротубул называется полной, она состоит из 13 филаментов. Вторая микротубула называется S-образной, она включает 11 филаментов. От микротубул отходят «ручки», состоящие из белка динеина. Динеин — это фермент, способный превращать химическую энергию АТФ в механическую. Если в микротубулах нет динеина, то сперматозоиды утрачивают способность двигаться. Это одна из причин мужского бесплодия.

Разовый эякулят мужчины составляет 3 мл. В нем содержится около 350 млн сперматозоидов, среди которых более 60 % — полноценные, около 2 % — незрелые (сперматиды) и около 30 % — неполноценные (с увеличенной головкой — макроголовка, с уменьшенной головкой — микроголовка, с неправильной формой головки и акросомы, с неправильной формой жгутиков, с двумя жгутиками — двухжгутиковые, с двумя головками — двуголовые). Особенно много атипичных (неполноценных) сперматозоидов у заядлых курильщиков и алкоголиков. По нормативам Всемирной организации здра-

воохранения (ВОЗ) в 1 мл эякулята должно быть 20–200 млн сперматозоидов, среди них: нормальных — не менее 60 %, аномальных (ненормальных) — не более 30 %, живых — не менее 75 %, активно подвижных — не менее 50 %, незрелых (сперматид, сперматоцитов) — не более 2 %.

В ядре сперматозоида содержится 22 аутосомы и 1 половая X- или Y-хромосома. X-хромосома более массивная, поэтому сперматозоиды, содержащие X-хромосому, менее подвижны. Количество сперматозоидов с X- и Y-хромосомой примерно одинаково. Сперматозоиды движутся в жидкости со скоростью до 3 мм/мин. В кислой среде сперматозоиды неподвижны.

Сперматозоиды сохраняют способность к оплодотворению в женских половых путях до 2 сут, живут они до 5 сут.

Женские половые клетки (яйцеклетки). Яйцеклетки отличаются большим количеством желтка в их цитоплазме. В зависимости от количества желтка яйцеклетки подразделяются на безжелтковые (алецитальные), маложелтковые (олиголецитальные), многожелтковые (полилецитальные). Желток (lekythos) представлен в виде желточных шаров, гранул и пластинок.

В зависимости от распределения желтка в цитоплазме яйцеклетки подразделяются на изолецитальные (равномерное распределение желтка в цитоплазме), которые, в свою очередь, делятся на первично изолецитальные и вторично изолецитальные, и телолецитальные (желток сконцентрирован в вегетативном полюсе). Телолецитальные яйцеклетки делятся на умеренно телолецитальные и резко телолецитальные.

Яйцеклетка человека и млекопитающих относится к олиголецитальным и вторично изолецитальным. Яйцеклетка человека имеет шаровидную форму, диаметр около 130 мкм; покрыта 3 оболочками: 1) внутренняя — овоlemma; 2) блестящая зона; 3) лучистый венец. Ядерно-цитоплазматическое отношение низкое, так как объем ядра очень мал по сравнению с цитоплазмой. В ядре содержится 23 хромосомы, из них 22 аутосомы и 1 половая X-хромосома.

В ядре происходит снятие копий генов РНК с поверхности участков ДНК, или *амплификация*. Какие виды РНК копируются? Копируются все виды РНК, т.е. информационная, транспортная и рибосомная. С этих копий снимаются новые

В цитоплазме яйцеклетки отсутствует клеточный центр, он утрачивается при первом делении созревания. В то же время хорошо развиты митохондрии, гранулярная ЭПС. Комплекс Гольджи распадается на кортикальные гранулы, в которых содержатся ферменты. Эти гранулы располагаются под оволеммой. В цитоплазме яйцеклетки имеются кальциевые депо, в которых содержатся ионы Ca^{2+} .

Яйцеклетка может находиться в автономном режиме существования 24 ч за счет желтка. Если в течение этого времени яйцеклетка не будет оплодотворена, то она погибает.

Количество яйцеклеток очень мало по сравнению со сперматозоидами. В течение месяца в яичниках женщины созревает только 1 яйцеклетка.

Оплодотворение (fertilisatio). Это слияние мужской и женской половых клеток, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом и образуется качественно новая клетка — зигота.

С момента оплодотворения и начинается эмбриогенез. В эмбриогенезе различают стадии и процессы. Каждой ста-

Пенетрация, т.е. проникновение сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки происходит после слияния цитолеммы сперматозоида с оволеммой яйцеклетки. Сперматозоид проникает в яйцеклетку до главного отдела хвоста, но его цитолемма остается на поверхности оволеммы. После пенетрации, главный отдел хвоста отпадает.

Предупреждение полиспермии. После проникновения сперматозоида в яйцеклетку, в ней начинаются процессы, направленные против полиспермии, т.е. против проникновения других сперматозоидов. Предупреждение полиспермии обеспечивается тремя процессами: 1) образованием оболочки оплодотворения; 2) кортикальной реакцией; 3) выделением яйцеклеткой гиногамона II.

Образование оболочки оплодотворения происходит благодаря тому, что из цитоплазмы яйцеклетки в разрыхленную блестящую зону поступают гликозаминогликаны, мукопротеины, белки, в результате чего блестящая зона превращается в оболочку оплодотворения, непроницаемую для сперматозоидов. Эта оболочка сохраняется до конца дробления (до образования бластоцисты).

Кортикальная реакция характеризуется тем, что кортикальные гранулы поступают в пространство между оболочкой оплодотворения и оволеммой. При выделении ферментов из кортикальных гранул, проникших между цитолеммой и оболочкой оплодотворения, происходит отделение (отслаивание) этих двух оболочек друг от друга, и между ними образуется перивителлиновое пространство. В это пространство проникают гидрофильные белки, которые притягивают в него воду.

Кортикальная реакция запускается ионами Na^+ , которые поступают в цитоплазму яйцеклетки с внутренней поверхности цитолеммы сперматозоида. Эта цитолемма, как уже известно, осталась на поверхности оволеммы, после проникновения сперматозоида в яйцеклетку. Проникшие в цитоплазму яйцеклетки ионы Na^+ , вызывают выход из кальциевых депо ионов Ca^{2+} , под влиянием которых кортикальные гранулы поступают под оболочку оплодотворения. После образования оболочки оплодотворения и кортикальной реакции рецепторы яйцеклетки не удерживают сперматозоидов.

В этот момент яйцеклетка похожа на средневековую крепость, которая окружена каменной стеной (оболочкой