

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РФ
ДЕПАРТАМЕНТ НАУЧНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ ПОЛИТИКИ И ОБРАЗОВАНИЯ
ФГБОУ ВО КОСТРОМСКАЯ ГСХА

Допущено учебно-методическим объединением
высших учебных заведений Российской Федерации
по образованию в области зоотехнии и ветеринарии
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности 36.05.01 «Ветеринария»
(квалификация ветеринарный врач)

Л.П. СОЛОВЬЁВА, М.Ю. ЯКУБОВСКАЯ

ЦИТОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

В двух частях

Часть I

Цитология, эмбриология, общая гистология

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

КАРАБАЕВО
Костромская ГСХА
2017

УДК 591.8 + 591.3
ББК 28.65 + 28.66
С 60

Авторы: д.б.н., профессор кафедры анатомии и физиологии животных Костромской ГСХА *Л.П. Соловьёва*; к.в.н., доцент кафедры анатомии и физиологии животных Костромской ГСХА *М.Ю.Якубовская*.

Рецензенты: д.б.н., профессор кафедры цитологии, гистологии и эмбриологии Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева *Т.А. Романова*; д.б.н., профессор, зав. кафедрой морфологии, физиологии и ветеринарно-санитарной экспертизы Ивановской ГСХА *В.В. Пронин*; д.в.н., профессор, зав. кафедрой анатомии и хирургии Воронежского ГАУ им. Императора Петра I, почетный работник высшего профессионального образования РФ *Л.П. Трояновская*.

С 60 **Соловьёва, Л.П., Якубовская, М.Ю.** Цитология, гистология, эмбриология : в 2 ч. : учебное пособие для студентов специальности 36.05.01 «Ветеринария» очной, очно-заочной и заочной форм обучения. — Караваево : Костромская ГСХА, 2017.

Ч. 1. Цитология, эмбриология, общая гистология. — Караваево : Костромская ГСХА, 2017. — 129 с. : цв. ил.

Данное учебное пособие отличается новизной, оно ориентирует на самостоятельную аудиторную и внеаудиторную работу студентов, обучающихся по специальности 36.05.01 «Ветеринария». В издание включены краткие теоретические сведения по темам разделов дисциплины: «Цитология», «Эмбриология», «Общая гистология», методические указания по их изучению, основные вопросы для усвоения.

Учебное пособие составлено в соответствии с учебной программой по курсу «Цитология, гистология и эмбриология» для студентов ветеринарного факультета. Оно рассчитано, прежде всего, на студентов заочной, очно-вечерней форм обучения, а также может быть использовано студентами, обучающимися на очной форме при подготовке к лабораторно-практическим занятиям.

Для самостоятельной работы студентов даны практические задания в виде таблиц и рисунков, вопросы для самопроверки знаний, приведенные в конце каждой темы.

УДК 591.8 + 591.3
ББК 28.65 + 28.66

© ФГБОУ ВО Костромская ГСХА, 2017
© Л.П. Соловьёва, М.Ю. Якубовская 2017
© РИО Костромской ГСХА, оформление, 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
1. Методические указания по изучению дисциплины.....	5
1.1. Предмет, цель и задачи дисциплины	5
1.2. Объект и методы изучения дисциплины	6
1.3. Требования к уровню освоения дисциплины.....	6
1.4. Программное содержание дисциплины и условия изучения ее студентами всех форм обучения.....	7
1.5. Структура учебного пособия	10
2. Предмет и методы исследования в гистологии	12
3. Цитология	15
3.1. Понятие о клетке. Клеточная теория	15
3.2. Химический состав клетки. Физико-химические свойства протоплазмы.....	17
3.3. Морфология клетки.....	19
3.4. Жизнедеятельность клетки.....	30
3.5. Воспроизведение клеток. Клеточный цикл	31
4. Эмбриология	40
4.1. Развитие и строение мужских половых клеток.....	40
4.2. Развитие и строение женских половых клеток	43
4.3. Морфология оплодотворения и его биологическое значение	49
4.4. Ранние этапы эмбрионального развития	50
4.5. Частная эмбриология	55
5. Общая гистология — учение о тканях	70
5.1. Эпителиальные ткани	70
5.2. Ткани внутренней среды, или опорно-трофические ткани	84
5.3. Мышечные ткани	103
5.4. Нервная ткань	110
Список рекомендуемых источников.....	121
Методические указания для выполнения контрольной работы....	122
Список микропрепаратов, выносимых на контрольные испытания.....	122
Вопросы для выполнения контрольной работы.....	124
Приложения.....	127

ВВЕДЕНИЕ

В новых экономических условиях специфика сельскохозяйственного производства обусловлена тем, что, несмотря на возрастные роли технических факторов, главными орудиями и средствами производства остаются биологические объекты. Следовательно, процессы интенсификации в сельском хозяйстве в значительной степени зависят от генетического потенциала растений, животных и микроорганизмов. В связи с этим необходимо развивать комплекс таких фундаментальных наук, как генетика и селекция, физиология и биохимия, эмбриология, микробиология, экология и охрана окружающей среды. Неуклонное требование времени — добиваться радикального поворота науки к нуждам производства, а производства — к науке.

Такое положение имеет прямое отношение ко всем отраслям научных знаний, в том числе и к ветеринарной науке. По числу объектов изучения и по своей глубине ветеринарию нельзя сравнивать ни с одной другой наукой, которая охраняла бы такое же количество представителей животного мира. В современных условиях биологический фундамент ветеринарии формируют биохимия и биофизика, радиобиология, цитология, гистология и эмбриология.

Цитология, гистология и эмбриология изучают закономерности структурной организации клеток, тканей, органов не только с целью познания общебиологических законов, определяющих жизнь, но и с целью управления жизненными процессами организма: обменом веществ, развитием, ростом, наследственностью, воспроизводством, продуктивностью. Это особенно важно не только сейчас, когда разрабатываются основы биотехнологии, но и на будущее — для дальнейшего развития теоретических исследований по молекулярной биологии, генетической инженерии, пересадке эмбрионов, клонированию и т.д. В связи с этим в настоящее время происходят существенные изменения в организации и содержании учебного процесса в вузах.

Для ветеринарного врача знания по этим дисциплинам являются базовыми, так как без них невозможен анализ изменений клеток, тканей и органов в условиях патологии, и абсолютно необходимы при лечении и направленном вмешательстве в жизнь животного.

Таким образом, цитология, гистология и эмбриология занимают важное место в системе ветеринарного образования, закладывая основы научного структурно-функционального подхода в анализе жизнедеятельности организма животных в норме и при патологии.

Поэтому в современных экономических условиях для реализации намеченных задач необходимы высококвалифицированные кадры, в том числе и специалисты — выпускники высших учебных заведений.

1. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

1.1. Предмет, цель и задачи дисциплины

Как дисциплина «Цитология, гистология и эмбриология» включает сведения о строении, функции и развитии клеток, тканей и органов систем целостного организма животных и человека, о жизнедеятельности их от возникновения (от оплодотворения яйцеклетки) до физиологической смерти, о возможностях направленного воздействия на развитие в интересах практики. В современной биологии эти науки являются самостоятельными дисциплинами. Однако в процессе их изучения в вузе они объединены в один предмет — «Цитология, гистология и эмбриология», так как имеют внутренние связи и общие закономерности.

Цитология (от греч. *kytos* — клетка, *logos* — учение) — наука о клетке. Она изучает вопросы строения, функций, развития клеток и их взаимодействия.

Гистология (от греч. *histos* — ткань, *logos* — учение) — наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей, из которых построены животные организмы. Ткани служат элементами развития, строения и жизнедеятельности органов и их морфофункциональных единиц. Поэтому гистологию подразделяют на общую и частную.

Общая гистология — это собственно учение о тканях, предметом ее изучения являются общие закономерности, характерные для тканевого уровня организации, и отличительные особенности конкретных тканей.

Частная гистология изучает закономерности строения, жизнедеятельности и взаимодействия различных тканей в органах на более высоких уровнях организации.

Эмбриология (от греч. *embryon* — зародыш, *logos* — учение) — учение о зародыше, закономерностях его развития, строения и функций. Эту науку нельзя изучать только по книгам, т.е. теоретически. Необходима практическая работа в лаборатории по изучению гистологических препаратов, микрофотограмм, методов гистологической техники и т.д.

Основной базой для изучения предмета являются знания в объеме средней школы по зоологии, анатомии, физиологии и гигиене человека, общей биологии, физике и химии; вузовской программы по анатомии сельскохозяйственных животных, основ физики и биофизики, латинского языка. Одновременно этот предмет является базой для изучения физиологии животных, патанатомии, вскрытия и судебной экспертизы, ветеринарной радиобиологии, генетики, патофизиологии и др. Уровень его изучения определяется качеством теоретической и практической подготовки, необходимой для глубокого освоения клинических дисциплин и практической деятельности. Поэтому учебное пособие включает все основные темы предмета, независимо от степени сложности и изложения их в других источниках.

Цель изучения дисциплины «Цитология, гистология и эмбриология» — дать обучающимся знания о структурной организации процессов жизнедеятельности клеток, тканей, органов сельскохозяйственных и домашних животных и закономерностей их развития в онтогенезе.

Главная задача дисциплины — сформировать у студентов умение свободно использовать знания нормальной структуры клеток, тканей и органов при изучении механизмов патологических изменений в них, тем самым, формируя у них основы врачебного мышления.

1.2. Объект и методы изучения дисциплины

Объектом изучения служат живые и фиксированные клетки, ткани, органы, их изображения, полученные от домашних млекопитающих животных (крупный рогатый скот, лошадь, свинья, собака, кошка и т.д.). Однако ветеринарному врачу в практических условиях зоопарка, музея природы, заказника, заповедника и т. д. приходится обслуживать и диких животных разных видов. Поэтому полученные во время учебы в вузе знания по цитологии, гистологии и эмбриологии наряду с другими общебиологическими дисциплинами (зоологией, анатомией, биохимией, физиологией и др.) являются фундаментом, на котором строится теория и практика ветеринарии.

Основными методами изучения биологических микрообъектов являются световая и электронная микроскопия, которые широко используются в учебных целях, экспериментальной и клинической практике. А также методы исследования гистологический, цито- и гистохимический, радиографический, иммунофлюоресцентный и т.д.

Знания по цитологии, гистологии и эмбриологии имеют важное значение в практической деятельности ветеринарного врача при организации профилактических мероприятий, постановке диагноза и лечения заболеваний, организации полноценного кормления и содержания животных, экспериментальных исследованиях и т.д.

1.3. Требования к уровню освоения дисциплины

В результате изучения дисциплины студент должен

Знать:

- 1) общие закономерности структурной организации органов и систем органов на тканевом и клеточном уровнях организма млекопитающих и птиц;
- 2) гистофункциональные особенности тканевых элементов, участвующих в различных биологических процессах (защитных, трофических, пролиферативных, секреторных и др.) на основе данных световой, электронной микроскопии и гистохимии;

3) клинические аспекты функциональной гистологии и цитологии и эмбриологии систем и отдельных органов и современные методологические подходы и методы биологического анализа морфофункциональных изменений при изучении организма животных.

Уметь:

- 1) распознавать изменения структуры клеток, тканей и органов в связи с различными физиологическими и защитно-приспособительными реакциями организма;
- 2) микроскопировать гистологические препараты;
- 3) идентифицировать ткани, их клеточные и неклеточные структуры на микроскопическом и ультрамикроскопическом уровнях;
- 4) определять органы, а также их тканевые и клеточные элементы на микроскопическом и ультрамикроскопическом уровнях;
- 5) распознавать изменения структуры клеток, тканей и органов в связи с различными физиологическими и защитно-приспособительными реакциями организма;
- 6) проводить сравнительный анализ наблюдаемых структурных изменений, формулировать выводы и обоснования к ним;
- 7) устанавливать связь изученного материала с другими дисциплинами;
- 8) применять полученные знания в практической и научной деятельности.

Владеть:

- 1) конкретными теоретическими знаниями по дисциплине;
- 2) современными методами и способами изучения структурной организации биологических объектов на всех его уровнях;
- 3) современными информационными и инновационными технологиями.

**1.4. Программное содержание дисциплины
и условия изучения ее студентами всех форм обучения**

В структуре основной образовательной программы подготовки специалистов по направлению «Ветеринария» отведено 6 зачетных единиц или 216 часов для изучения дисциплины «Цитология, гистология и эмбриология» студентами всех форм обучения.

В Костромской государственной сельскохозяйственной академии факультет ветеринарной медицины и зоотехнии ведет подготовку по специальности «Ветеринария» по трем формам обучения: очной, очно-заочной и заочной.

Все студенты, обучающиеся по специальности 36.05.01 «Ветеринария» по учебному плану дисциплину «Цитология, гистология и эмбриология» изучают на втором курсе. Студенты очной и очно-вечерней форм

обучения изучают в течение всего учебного года. Для них промежуточной формой контроля в первую сессию (зимнюю) является зачет, во вторую (летнюю) – экзамен.

Для студентов-заочников знакомство с дисциплиной начинается на зимней сессии первого курса, где в течение четырех часов им читается лекционный курс. Далее на осенней сессии второго курса, они продолжают изучать дисциплину и итоговой формой контроля лабораторно-экзаменационной сессии у них является только экзамен.

Для студентов очной формы обучения учебным планом предусмотрено 108 часов аудиторных занятий и 108 часов самостоятельной работы, для студентов очно-заочной формы обучения — 90 аудиторных занятий и 126 часов отведено на самостоятельную работу, для студентов заочной формы обучения — 22 и 194 часа соответственно (табл. А).

Таблица А. Распределение аудиторной и самостоятельной нагрузки по разделам дисциплины на всех формах обучения

Наименование разделов	Очная форма обучения			Очно-заочная форма обучения			Заочная форма обучения		
	А	С	Всего	А	С	Всего	А	С	Всего
Цитология	16	11	27	11	20	31	3	20	23
Эмбриология	16	15	31	11	17	28	3	30	33
Общая гистология	30	20	50	14	35	49	4	47	51
Частная гистология	46	62	108	54	54	108	12	97	109
Итого	108	108	216	90	126	216	22	194	216

В настоящее время происходят коренные изменения в организации и содержании учебного процесса в вузах — сокращение количества учебных часов для аудиторных занятий и увеличение их доли на самостоятельную работу студентов не только заочной, но и других форм обучения.

Предмет «Цитология, эмбриология и гистология» трудный, требующий запоминания огромного количества фактического материала об эмбриогенезе и строении клеток, тканей, органов и систем органов, целостного организма животных. Так как целью образования становится не только усвоение студентом полученных знаний на лекциях и лабораторно-практических занятиях, но и приобретение их в результате самостоятельной работы вне учебных аудиторий, что, собственно, актуально для студентов всех форм обучения, изучающих данную дисциплину.

Следовательно, преподаватель должен оказать методическую помощь студентам по организации самостоятельной работы вне учебных аудиторий, что, собственно, важно для студентов любой формы обучения. Поэтому задача, которую поставил автор при составлении учебного пособия, — научить студентов, обучающихся по специальности 36.05.01 «Ветеринария» самостоятельно работать с учебниками, практикумами, атласами, микропрепаратами, слайдами и т.д.

Для студентов заочной формы обучения это основное пособие, которое можно использовать не только для самостоятельной работы в межсессионный период, но и во время сессии при проведении лабораторно-практических занятий. Для студентов очной формы обучения данное пособие будет полезным при самостоятельной подготовке к лабораторным занятиям, для студентов очно-заочной формы обучения оно может служить не только в качестве рабочего альбома на лабораторно-практических занятиях, но и при самостоятельном изучении дисциплины.

Учебное пособие подготовлено в соответствии с требованиями действующего стандарта по специальности 36.05.01 «Ветеринария» по дисциплине «Цитология, эмбриология и гистология», входящей в базовую часть общепрофессионального ветеринарно-биологического цикла.

Изучение предмета состоит из двух нижеследующих этапов

1. Самостоятельная работа студентов. Рекомендуем ознакомиться с рабочей программой курса, настоящим учебно-методическим пособием и списком рекомендуемой литературы.

Предмет необходимо изучать по разделам (темам, системам), составляя при этом краткий конспект, описывая рисунки, заполняя таблицы и отвечая на вопросы для самопроверки. Учебное пособие необходимо иметь на занятиях во время лабораторно-экзаменационной сессии. Оно поможет определить, насколько полно и правильно усвоен материал, и будет служить вспомогательным пособием при подготовке к экзамену. При работе с учебниками, кроме текстовой части, обращайтесь особое внимание на рисунки и обозначения к ним.

Для студентов заочной формы обучения обязательным итогом самостоятельной теоретической подготовки служит выполнение контрольной работы к лабораторно-экзаменационной сессии (осенней) второго курса, в которой описывают вопросы по цитологии, эмбриологии, общей и частной гистологии.

Контрольную работу следует прислать на рецензирование не позднее, чем за неделю до сессии или в первый день приезда на сессию и пройти собеседование на последнем занятии осенней сессии, т.е. до начала экзамена.

2. Лабораторно-экзаменационная сессия. Лекционный курс рассчитан на студентов, самостоятельно усвоивших теоретический материал в межсессионный период. Курс «Цитология, эмбриология и гистология» знакомит студентов со структурной организацией процессов жизнедеятельности клеток, тканей, органов сельскохозяйственных и домашних животных и с закономерностями их развития в онтогенезе.

Примечание. Студенты должны прибыть на сессию со своими халатами, учебными пособиями и цветными карандашами.

Учебное пособие окажет серьезную помощь студентам заочной формы обучения не только при самостоятельной работе в межсессионный период, но и во время сессии при проведении лабораторно-практических занятий.

Для студентов очной и очно-заочной форм обучения данное пособие будет полезным при самостоятельной подготовке к лабораторным занятиям. Во время самостоятельной работы с таким пособием у студентов развивается самостоятельность, активность, ответственность. У них формируется представление о строении организма животных как о целостной системе на разных уровнях организации: клетки, ткани, органы, системы органов, складываются знания о каждом уровне организации живой материи, т.е. идет процесс накопления сведений, на которых будет строиться последующее теоретическое образование их как специалистов.

1.5. Структура учебного пособия

Учебное пособие состоит из двух частей. Общий его объем составляет 38,88 печатных листа, в т.ч. первая часть — 15,36 печатных листа, она предназначена для учебного процесса I семестра, вторая — 23,52 печатных листа, для II семестра.

Первая часть содержит введение, общие методические указания, предмет и методы исследования в гистологии, и разделы дисциплины: цитология, эмбриология, общая гистология; вторая — частная гистология. Обе части пособия соответствуют количеству учебных часов — 216, предусмотренных учебным планом по изучению дисциплины. Каждый раздел содержит основные вопросы для изучения, краткие теоретические сведения по темам, задания в виде таблиц и рисунков, вопросы для самопроверки знаний и вопросы для выполнения контрольной работы студентами заочной формы обучения, которые включены во вторую часть учебного пособия. Все разделы освещены достаточно полно. Автор учебного пособия проделал кропотливую работу по составлению заданий по микроскопическому материалу, которые освещают основные вопросы тем в соответствующих разделах.

Важно еще раз отметить, что изучение предмета следует начинать со структурной единицы живого организма — клетки, поскольку клетка является основой строения, жизнедеятельности и развития животных и растительных организмов. Далее следует уделить внимание делению клетки — митозу, который лежит в основе форм размножения: вегетативной (бесполовой) и половой. При этом следует изучить развитие и строение половых клеток, дающих начало новой особи. Затем надо приступить к изучению эмбриологии. В данном разделе объясняется, как из одной клетки — зиготы, образовавшейся в результате слияния мужской и женской гамет, образуется сложный многоклеточный организм. Так, из зиготы у крупного рогатого скота в эмбриональный период образуется 10¹⁵ клеток. А если принять во внимание, что наряду с увеличением количества клеток происходят и качественные изменения, то налицо один из основных законов материалистической диалектики — переход количественных изменений в качественные. Этот закон вскрывает наиболее общие механизмы развития, в том числе и эмбриогенез, в процессе которого происходит дифференцировка клеток, дающая начало образованию тканей. Ткани же составляют более высокие по строению и функции единицы — органы, связанные, в свою очередь, многими сложными взаимоотношениями в единое целое — организм.

Перечисленная взаимообусловленность и определяет тот порядок и последовательность в изучении дисциплины, который не следует нарушать. Всякое нарушение последовательности изучения материала резко отражается на эффективности его усвоения. Никогда не следует переходить к изучению последующего материала, если не усвоен предыдущий, в противном случае, это приведет только к напрасной трате времени.

Надеемся, что данное методическое пособие окажет существенную помощь студентам всех форм обучения по специальности «Ветеринария» в самостоятельном изучении дисциплины. Контроль за качеством усвоения материала можно осуществлять самостоятельно путем ответов на вопросы для самопроверки, которые даются после разбора каждой темы.

2. ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В ГИСТОЛОГИИ

Выясните место предмета «Цитология, эмбриология и гистология» в системе биологических наук, связь со специальными науками, значение для формирования врачебного мышления и для практических навыков ветеринарных врачей. Основным объектом исследования являются гистологические препараты, приготовленные из фиксированных структур. Познакомьтесь с основными этапами изготовления гистологического препарата для световой микроскопии: 1) взятие материала и его фиксация; 2) уплотнение материала; 3) приготовление срезов; 4) окрашивание срезов; 5) заключение в канадский бальзам. Заполните таблицу 1, отметив в ней название основных этапов изготовления гистологических препаратов, и укажите кратко сущность каждого из них.

Таблица 1. Микроскопический метод исследования

Этапы изготовления гистологического препарата	Сущность этапа
1.	
2.	
3.	
4.	
5.	

Для увеличения контрастности изображения отдельных структур при рассматривании в микроскоп применяют окрашивание срезов. Гистологические красители подразделяют на *кислые*, *основные* и *нейтральные*. Заполните таблицу 2, перечислив основные группы красителей, укажите название структур, воспринимающих краситель, и приведите примеры красителей.

Таблица 2. Гистологические красители

Группы красителей	Название окрашиваемых структур	Пример красителя

Далее следует познакомиться с основными методами микроскопирования гистологических препаратов. Заполните таблицу 3, отметив в ней основные виды микроскопии, их разновидности, кратко сформулируйте цели использования каждой разновидности.

**Таблица 3. Методы микрофотографирования
гистологических препаратов**

Виды микроскопии	Разновидности	Цели использования

Вопросы для самопроверки

1. Для изучения каких дисциплин необходимы знания курса «Цитология, эмбриология и гистология».
2. В чем значение данной дисциплины для ветеринарии?
3. Что является предметом изучения наук цитологии, эмбриологии и гистологии?
4. Назовите основной классический метод исследования.
5. Перечислите основные этапы изготовления гистологического препарата.
6. Как называются приборы для получения срезов и какие основные части в них выделяют?
7. Какие основные группы гистологических красителей вы знаете?
8. Назовите основные гистологические красители.
9. Назовите кислые гистологические красители.
10. Назовите нейтральные гистологические красители.
11. Какова цель окрашивания гистологического препарата?
12. Какие структуры при окрашивании называются оксифильными, а какие базофильными?
13. Какие методы исследования применяют в цитологии, эмбриологии и гистологии?
14. Какие методы микроскопии вы знаете?
15. Чему равна разрешающая способность светового и электронного микроскопа?

3. ЦИТОЛОГИЯ

- История развития дисциплины.
- Клеточная теория и ее основные положения.
- Методы исследования в цитологии, гистологии и эмбриологии.
- Физико-химические свойства протоплазмы.
- Распознавание клеток и неклеточных структур на микропрепаратах.
- Структурная организация животной клетки.
- Роль органелл в жизнедеятельности клеток.
- Идентификация различных видов включений в цитоплазме клеток.
- Жизненный цикл клеток.
- Механизм деления клеток (митоза, эндомиоза, амитоза и мейоза).

3.1. Понятие о клетке. Клеточная теория

Приступая к изучению данного раздела, следует обратить внимание на основные этапы развития гистологии: 1-й — домикроскопический (продолжительностью около 2 000 лет), 2-й — микроскопический (около 300 лет), 3-й — современный, сочетающий достижения в области электронной микроскопии, иммуноцитохимии, цитофотометрии и др. (с середины XX столетия). Первый период, наиболее продолжительный (с IV в. до н.э. и до середины XVII в.), является собственно предысторией гистологической науки, основанной на микроскопической технике. В этот период создавались лишь общие представления о тканях как об «однородных» частях организма, отличающихся друг от друга физическими свойствами («твердые», «мягкие»), удельным весом («тонущие в воде», «нетонущие») и пр. Вследствие этого в одну группу попадали иногда различные ткани, например нервная и соединительная (нерв и сухожилие). В середине XVII в., когда английским физиком Р. Гуком (1665) был усовершенствован микроскоп, позволивший изучить тонкое строение тканей растений и животных, начинается второй период. С этого времени усилились разработка технических методов исследования невидимых невооруженным глазом структурных единиц и накопление фактического материала об их строении. Поэтому обратите внимание на первые микроскопические исследования второй половины XVII в., которые проводили физик Р. Гук, анатом М. Мальпиги, ботаник Н. Грю, оптик-любитель А. Левенгук и др. Они с помощью микроскопа описали строение кожи, селезенки, крови, мышц, семенной жидкости и др. Каждое исследование, по существу, являлось открытием, которое плохо уживалось с метафизическим взглядом на природу, складывавшимся веками. Случайный характер открытий, несовершенство микроскопов, метафизическое мировоззрение не позволили в течение 100 лет (с середины XVII до середины XVIII в.) сделать существенные шаги вперед в познании закономерностей строения животных и растений.

В конце XVIII – начале XIX вв. люди с пытливым умом и искусными руками (петербургские и голландские ученые) сконструировали ахроматические микроскопы, которые сделали более достоверными микроскопические наблюдения и позволили перейти к систематическому изучению структурных элементов животных и растительных организмов. К этому периоду следует отнести исследования Я. Пуркинье, Р. Броуна, А. Дютроше, П. Горянинова, Г. Валентина, Я. Генле, А. Шумлянского, И. Мюллера, М. Шлейдена и особенно Т. Шванна, который обобщил все предыдущие исследования и сформулировал клеточную теорию. Создание клеточной теории оказало огромное прогрессивное влияние на развитие биологии и медицины. В середине XIX в. начался период бурного развития описательной гистологии. В этот период были усовершенствованы старые и изобретены новые микроскопы, изобретен микротом, применены новые фиксаторы, разработаны методы культивирования клеток и тканей. Особое внимание обратите на исследования К. Гольджи, Р. Кахаля, И.П. Скорцова, Р. Гаррисона, А. Карреля и др.

Затем обратите внимание на современный период развития цитологии, гистологии и эмбриологии, который характеризуется широким и комплексным использованием электронной микроскопии, метода замораживания — скалывания, количественных методов, электронно-микроскопической цитохимии (Е.П. Елисеев, А.С. Догель, И.И. Мечников, А.О. Ковальский, И.Ф. Иванов, Б.И. Лаврентьев, А.В. Немилов, А.В. Румянцев, А.А. Заварзин, Г.К. Хрущев, Н.Г. Хлопин, Д.П. Филатов, П.П. Иванов, А.Г. Кнорре и др.).

Далее следует изучить этапы развития клеточной теории. Запомните основные положения клеточной теории.

1. Клетка — это основная структурная и функциональная единица животных и растений, лежащая в основе их строения. Клетки всех организмов, несмотря на их различия, имеют общие принципы строения и образуются в результате деления.

2. Клетка является основной, но не единственной формой организации живой материи (в природе существуют доклеточные формы — вирусы, бактериофаги, а в организме животных неклеточные формы — волокна, межклеточное вещество).

3. Клетки различных тканей различных органов гомологичные (все имеют ядро, цитоплазму, органеллы, оболочку).

4. Клетка имеет длительную историю развития, свой филогенез. Она возникла на определенной ступени развития органической материи из более простых форм.

5. Клетка имеет индивидуальную историю развития, свой онтогенез, в процессе которого клетка многоклеточного организма изменяется, развивается, приобретает новые качества. Онтогенез клетки подчинен онтогенезу организма.

6. Размножение клеток происходит путем деления исходной клетки.

7. По мере развития организма, создаются условия для образования разнокачественных клеток. Это явление называется дифференцировкой.

Затем следует дать определение клетки и понять основные принципы клеточной организации.

Вопросы для самопроверки

1. Что такое клетка?
2. Охарактеризуйте основные этапы развития гистологии.
3. Назовите основные этапы развития клеточной теории.
4. Перечислите основные положения клеточной теории.

3.2. Химический состав клетки.

Физико-химические свойства протоплазмы

Для того чтобы четко представлять себе биологические и физико-химические свойства тканей, изучите химический состав клетки. Гистохимическими исследованиями обнаружено, что из 110 элементов периодической системы Д.И. Менделеева в состав протоплазмы входит 104. В зависимости от процентного соотношения массы элементов, их делят на три группы: *макроэлементы* (кислород, водород, азот, углерод, сера, фосфор, калий, кальций, натрий, магний, железо, хлор), *микроэлементы* (алюминий и др.) и *ультрамикроэлементы* (золото, платина). Выясните, сколько процентов приходится на ту или иную группу элементов, какую роль они выполняют в жизнедеятельности клетки и в организме в целом. Заполните таблицу 4, отметив в каждой группе основные элементы и их процентное содержание.

Таблица 4. Химические элементы протоплазмы

Макроэлементы, %	Микроэлементы, %	Ультрамикроэлементы, %

В клетках химические элементы находятся в виде *органических* (белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты, аденозинтрифосфорная кислота и др.) и *неорганических* (вода и минеральные вещества) соединений. Следует знать, из каких химических элементов построены важнейшие органические соединения. Запомните, какие функции они выполняют в клетке. Вода — необходимая составная часть протоплазмы, в ней протекают все жизненные процессы. Выясните, что такое свободная и связанная вода. Обратите внимание, какие *минеральные вещества* чаще встречаются и за какие процессы они отвечают в организме. Для закрепления материала по химическому составу клетки выполните следующее задание: опишите органические и неорганические вещества протоплазмы (табл. 5).

Таблица 5. Химические вещества протоплазмы

Органические вещества			
Белки	Нуклеиновые кислоты	Углеводы	Липиды
Группы	Группы	Группы	Группы
Функции	Функции	Функции	Функции
Неорганические соединения			
Вода		Минеральные вещества	
Группы	Функции	Группы	Функции

Клетка представляет собой живую коллоидную систему (протоплазма), состоящую из двух компонентов: *дисперсной среды* (жидкость) и *дисперсной фазы* (взвешенные частицы, т.е. мицеллы). Вещества, находящиеся в коллоидном состоянии, не способны проходить через полупроницаемые (коллоидные) мембраны. В зависимости от характера частиц, различают два вида коллоидных систем (эмульсии и суспензии). Запомните, что в эмульсиях дисперсная фаза представлена жидкими, а в суспензиях — твердыми частицами. Необходимо знать физико-химические свойства коллоидных систем. Обратите внимание, какие коллоидные растворы называют гидрофильными и гидрофобными. Выясните, что такое *желатинизация*, *коагуляция*, *коацерцация*.

Вопросы для самопроверки

1. Перечислите макро-, микро- и ультрамикроразмеры.
2. Из каких химических элементов построены белки, углеводы, жиры?
3. Назовите органические и неорганические вещества клетки.
4. Опишите функции и химический состав белков.
5. Опишите функции и химический состав углеводов.
6. Нуклеиновые кислоты и их роль в жизнедеятельности клеток.
7. Опишите функции и химический состав жиров.
8. Опишите неорганические вещества протоплазмы и их биологическую роль.
9. Из каких систем состоят коллоидные растворы?
10. Как называются коллоидные частицы?
11. Какие процессы претерпевают коллоидные растворы?
12. Дайте характеристику процессам желатинизации, коагуляции, коацерцации.
13. Какие коллоидные растворы называют гидрофильными, а какие гидрофобными?

3.3. Морфология клетки

Далее изучите морфологию клетки. Обратите внимание на размеры и форму клеток. Они очень разнообразны. Клетка состоит из сложноорганизованного живого вещества — *протоплазмы*, разделенного с помощью мембран на цитоплазму и ядро с их компонентами (рис. 1).

Основа структурной организации клетки — клеточная оболочка. Она ограничивает клетку от внешней для нее среды, ядро — от цитоплазмы. В состав клеточной оболочки входят: плазматическая мембрана, надмембранный комплекс (гликокаликс) и субмембранный опорно-сократительный аппарат.

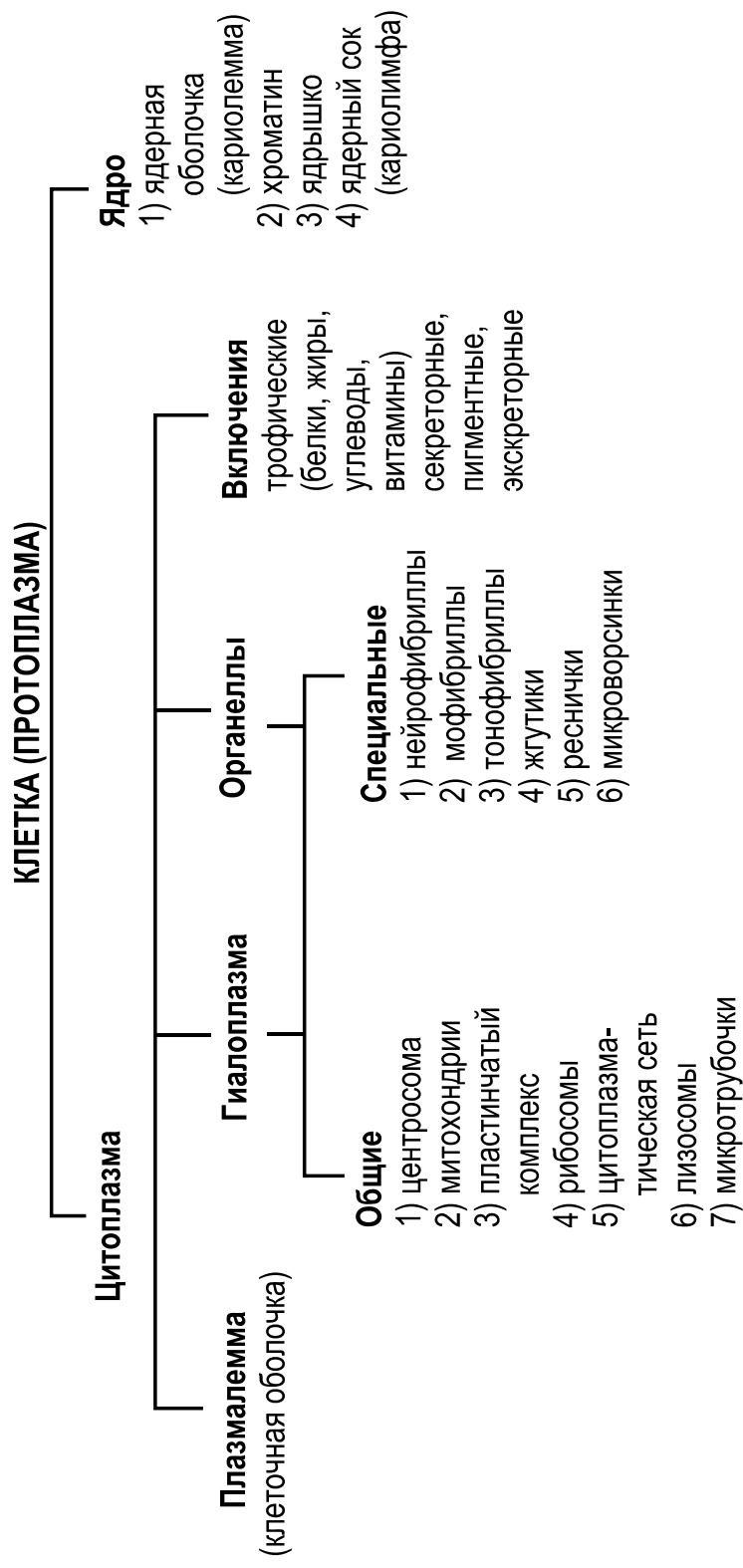
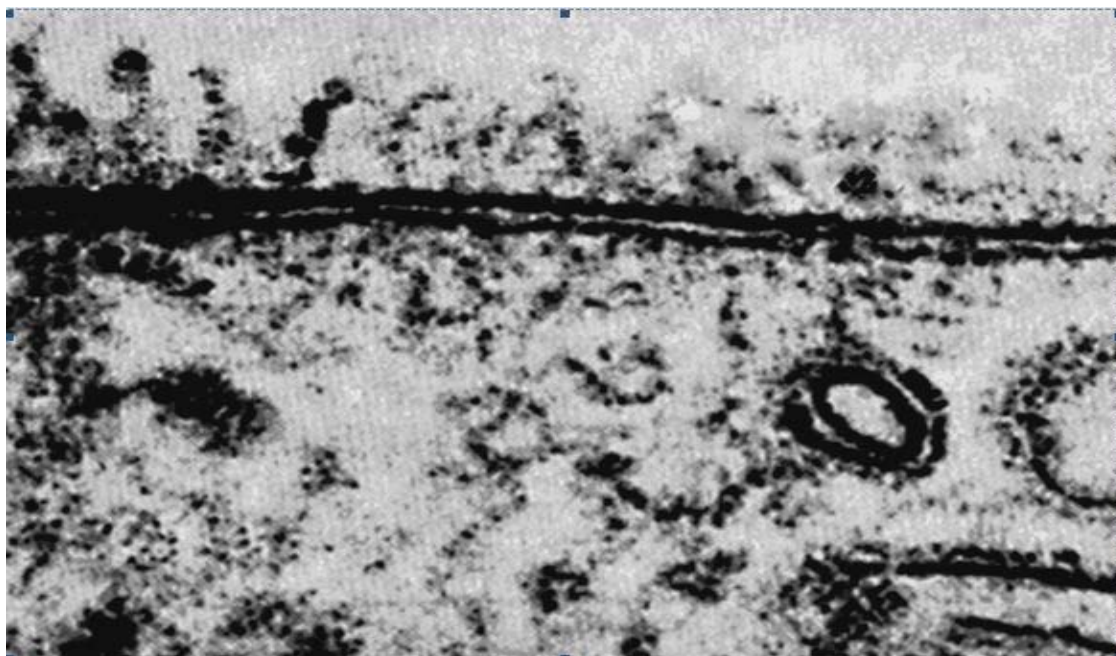


Рис. 1. Схема протоплазмы клетки

Обратите внимание на их строение и функции (участвуют в поддержании формы клетки, избирательной проницаемости, межклеточных взаимодействиях, выполняют рецепторную функцию, а также эндоцитоз, экзоцитоз, опосредуемый рецепторами эндоцитоз, двигательные реакции и обладают способностью замыкаться). Изучите химический состав плазмолеммы и опишите рисунок 2.



**Рис. 2. Электронная микрофотография
клеточной мембраны:**

1 — наружный слой; 2 — внутренний слой; 3 — средний слой; 4 — гликокаликс

Изучите по учебнику морфологию клетки и опишите её ультрамикроскопическое строение на представленной схеме (рис. 3). Субмикроскопическая организация клетки включает три составные части: клеточную мембрану, цитоплазму и ядро.

Запомните, что цитоплазма состоит из гиалоплазмы — это истинная среда клетки, которая служит поддерживающей средой для ядра, органелл и включений. В ней содержится большое количество ферментов, необходимых для обменных процессов.

Затем перейдите к изучению обязательных клеточных компонентов — органелл. Органеллы — постоянные структуры цитоплазмы, выполняющие в ней определенные функции. Обратите внимание на классификацию органелл (общие и специальные или мембранные и немембранные). *Органеллы общего назначения:* эндоплазматическая сеть, рибосомы, лизосомы, микротрубочки, пластинчатый комплекс (комплекс Гольджи), центросома (клеточный центр), митохондрии. Изучите микроскопическое и ультрамикроскопическое строение. Запомните их основные формы существования, значение и как происходит обновление органелл общего назначения. Определите и опишите их на рисунке 4.

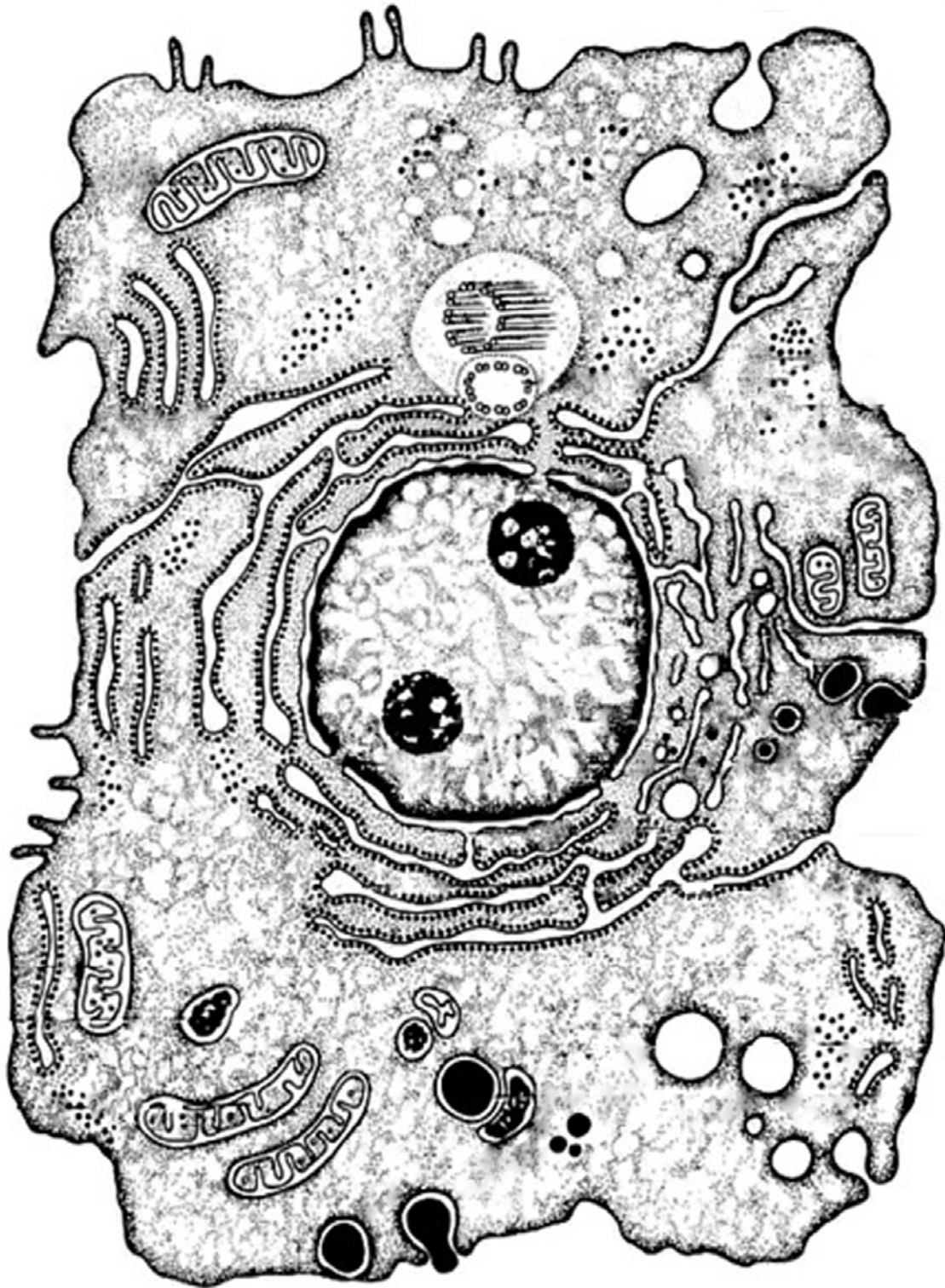


Рис. 3. Схема строения животной клетки:

1 — цитолемма (оболочка клетки); 2 — пиноцитозные пузырьки; 3 — centrosома (клеточный центр); 4 — гиалоплазма; 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть: а — альфа-цитомембрана, б — рибосомы; 6 — ядро; 7 — ядерные поры; 8 — ядрышко; 9 — аппарат Гольджи; 10 — секреторные вакуоли; 11 — митохондрии; 12 — лизосомы; 13 — последовательные стадии фагоцитоза; 14 — микроворсинки

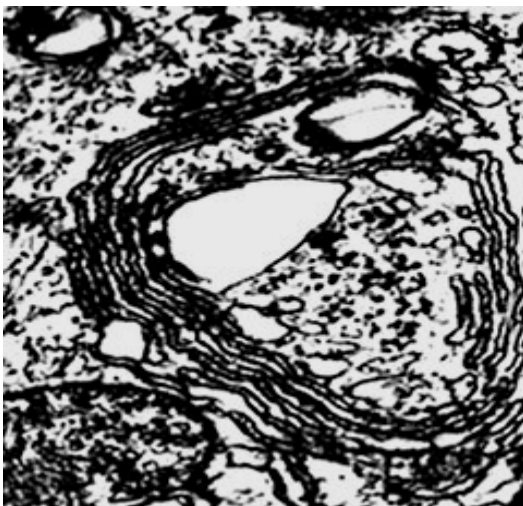
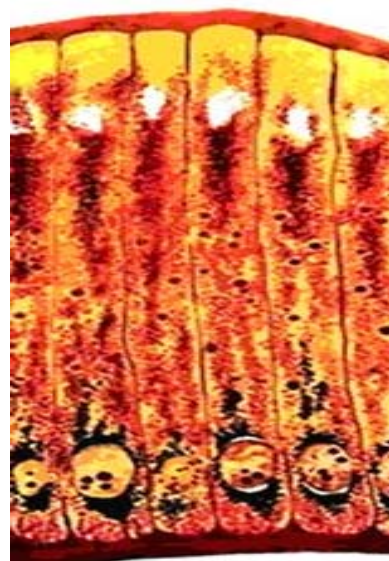
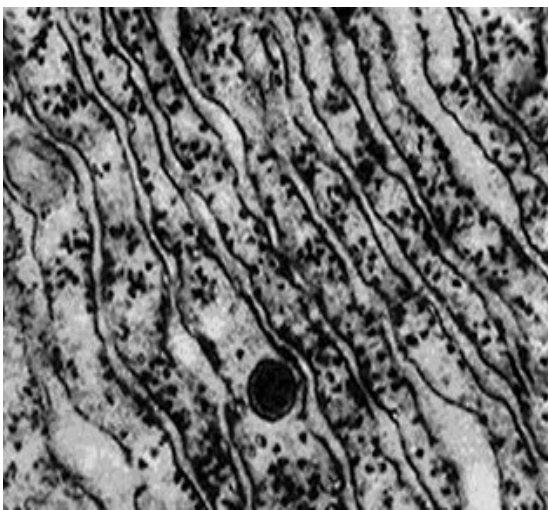
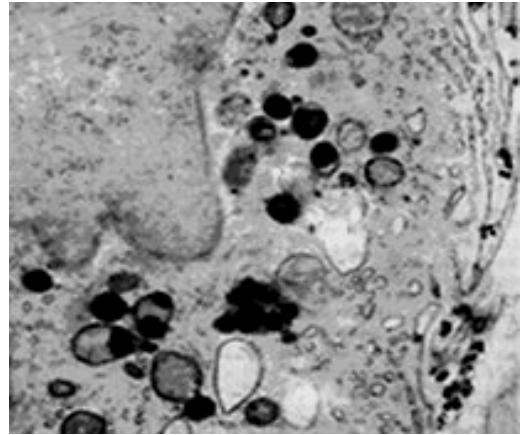


Рис. 4. Общие органеллы животной клетки:

1 — аппарат Гольджи в нервных клетках спинного ганглия; 2 — лизосомы макрофага крысы; 3 — гранулярная эндоплазматическая сеть аденоцита гипофиза крысы в эпителиальных клетках кишечника; 4 — митохондрии; 5 — агранулярная эндоплазматическая сеть; 6 — центриоли эпидимы крысиного зародыша; 7 — ядро; 8 — цитоплазма; 9 — митохондрии в виде зернышек; 10 — митохондрии в виде палочек; 11 — рибосомы; 12 — каналцы гранулярного ретикулома

Органеллы специального назначения: нейро-, мио-, тонофибриллы, мерцательные реснички, жгутики, микроворсинки. Изучите строение, функции органелл специального назначения, определите и опишите их на рисунке 5.



Рис. 5. Специальные органеллы:

1 — нейрофибриллы в нервных клетках спинного мозга собаки; 2 — реснички мерцательных клеток эпителия яйцевода мыши; 3 — микроворсинки эпителия кишечника; 4 — жгутики (сперматозоиды) морской свинки; 5 — миофибриллы в гладкой мышечной клетке

Для закрепления материала по классификации органелл заполните таблицу 6.

Таблица 6. Классификация органелл

Органеллы	
мембранные	немембранные

Необходимо запомнить строение и функции органелл, как происходит их обновление в клетке. Отрадите эти сведения в таблице 7.

Трехмерная цитоплазматическая сеть белковых волокнистых и трубчатых структур различного рода формирует цитоскелет, выполняющий как каркасную, так и двигательную функции в клетке (подвижность, внутриклеточный транспорт). К цитоскелету относят микротрубочки, промежуточные филаменты, микрофиламенты, микротрабекулы.

Обратите внимание на состав и назначение включений, которые встречаются в цитоплазме в виде различных гранул и капель. Запомните принципиальное различие между органеллами и включениями. Включения — это временные образования, вещества, поступающие в клетку для целей питания, или продукты ее жизнедеятельности. Различают трофические (белковые, углеводные, жировые, витаминные), секреторные, экскреторные и пигментные включения. Определите и опишите их на рисунке 6. Выясните их значение в жизнедеятельности клеток.

Таблица 7. Морфофункциональная характеристика органелл

Органеллы	Форма существования	Функции	Обновление
<i>Общего назначения</i>			
Центросома			
Митохондрии			
Пластинчатый комплекс			
Рибосомы			
Лизосомы			
Цитоплазматическая сеть			
Микротрубочки			
<i>Специального назначения</i>			
Нейрофибриллы			
Тонофибриллы			
Миофибриллы			
Реснички			
Жгутики			
Микроворсинки			

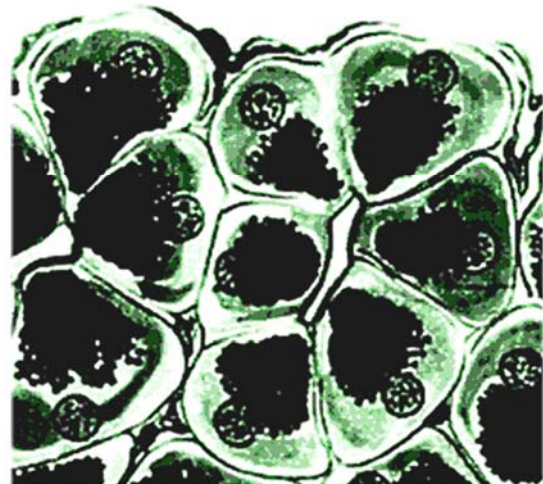
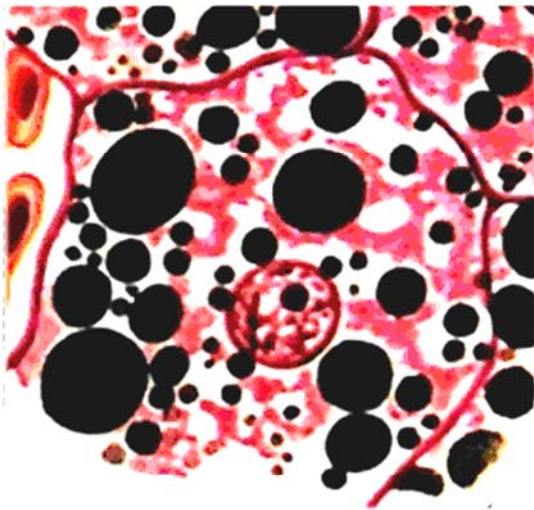
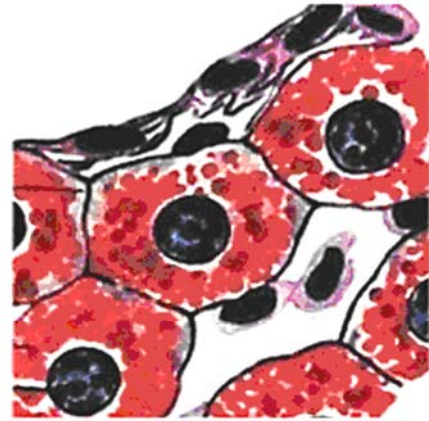
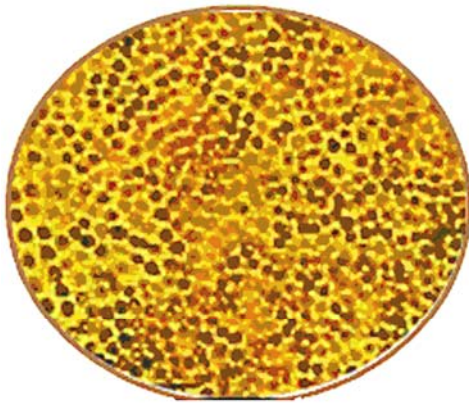


Рис. 6. Включения:

1 — желточные включения в яйцеклетке лягушки; 2 — гликоген в клетках печени свиньи; 3 — жировые включения в клетках печени свиньи; 4 — пигментные включения в пигментных клетках (меланоцитах) кожи головастика; 5 — включения слизи в бокаловидных клетках эпителия тонкой кишки крысы; 6 — секреторные включения (гранулы зимогена) в клетках поджелудочной железы крысы

При изучении морфологии клетки необходимо помнить, что встречаются еще неклеточные структуры (поперечно-полосатые волокна в скелетной мышце, межклеточное вещество и волокна в опорно-трофических тканях). Определите эти структуры на рисунке 7.

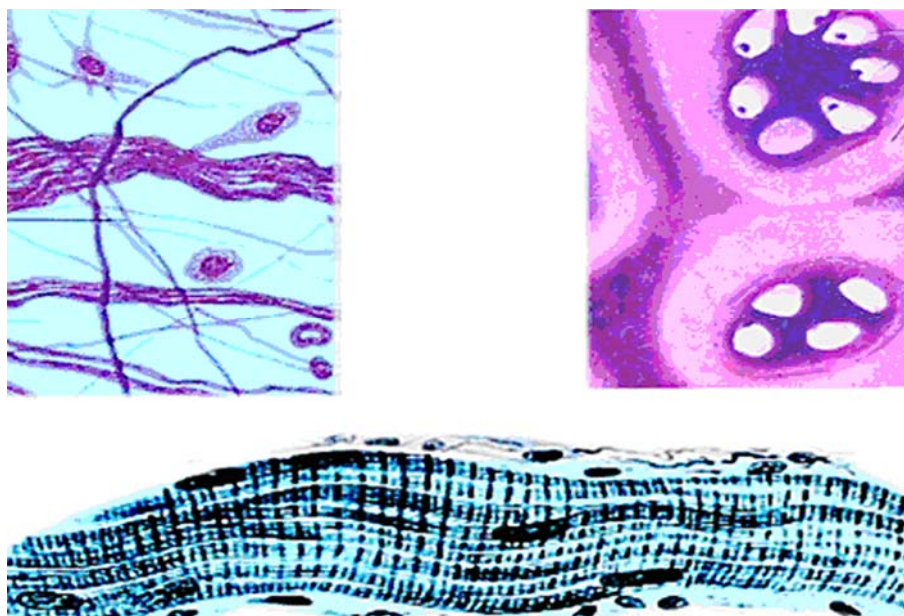


Рис. 7. Неклеточные структуры:

1 — неклеточные структуры в рыхлой соединительной ткани крысы; 2 — неклеточные структуры гиалинового хряща кролика; 3 — поперечно-полосатые волокна в скелетной мышце крысы

Далее изучите ядро клетки. Ядро обеспечивает две группы общих функций: одну, связанную собственно с хранением и передачей генетической информации, другую — с ее реализацией, т.е. регуляцию белкового синтеза. Необходимо знать его обязательные компоненты: хроматин, кариолемма, кариолимфа, ядрышко. *Хроматин* — комплекс ядерной ДНК с гистоновыми и негистоновыми белками (форма существования хромосом). Различают эухроматин (деконденсированный — «хороший» хроматин, т.к. он работает: с него списывается наследственная информация на иРНК и идет активный синтез белка) и гетерохроматин (конденсированный, т.е. хроматин другого рода). Хромосомы видны при митозе или мейозе, когда хроматин конденсирован полностью. *Ядрышко* — компактная структура в ядре интерфазной клетки. Его функции — синтез рРНК и образование субъединиц рибосом. *Кариолемма* состоит из наружной и внутренней мембран, перинуклеарных цистерн, ядерной пластинки и ядерных пор. На наружной ядерной мембране расположены рибосомы, где синтезируются белки, поступающие в перинуклеарные цистерны. Часть перинуклеарных цистерн связана с гранулярной эндоплазматической сетью. Внутренняя ядерная мембрана отделена от содержимого ядра ядерной пластинкой. Содержимое ядра сообщается с цитозолем через 3-4 тысячи ядерных пор, по которым осуществляется транспорт (молекул РНК) между ядром и цитоплазмой.

Кариоплазма (нуклеоплазма, коллоидная среда ядра) содержит ядерный матрикс (остатки ядрышек, сеть рибонуклеопротеидов, ядерные рецепторы) и ядерные частицы, она обеспечивает размещение ядерных структур и их химическое взаимодействие. Для закрепления материала по морфологии ядра опишите рисунок 8 и заполните таблицу 8.

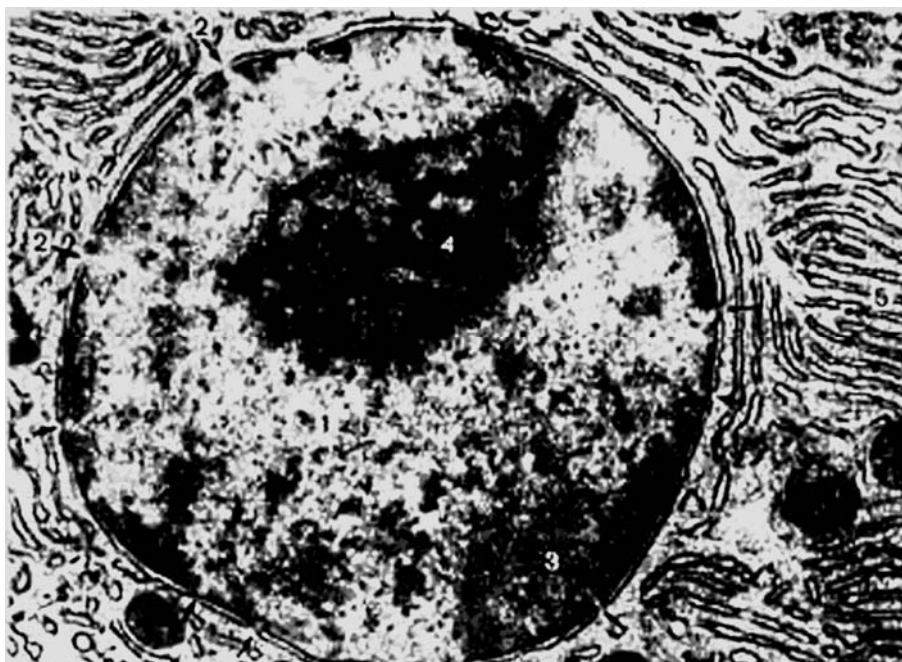


Рис. 8. Электронная микрофотография ядра клетки поджелудочной железы крысы:

1 — ядро с ядерной оболочкой; 2 — поры в ядерной оболочке; 3 — глыбки хроматина; 4 — ядрышко; 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть

Таблица 8. Строение и функции ядра

Составные компоненты ядра	Их функциональное назначение

Вопросы для самопроверки

1. От чего зависят размер и форма клеток?
2. Какие клетки в организме млекопитающих не имеют ядра?
3. Как построена плазмалемма? Какие функции она выполняет?
4. Перечислите мембранные органеллы.
5. Перечислите немембранные органеллы.
6. Какие органеллы участвуют в синтезе белков?
7. Какие органеллы участвуют в синтезе липидов и углеводов?
8. Какие органеллы выполняют защитную и пищеварительную функции?
9. Что такое «включения»? Назовите их разновидности.
10. Перечислите структурные компоненты ядра и их функции.
11. Опишите строение и функции хромосом. Дайте понятие о кариотипе.

3.4. Жизнедеятельность клетки

В основе жизненных проявлений клеток лежит обмен веществ. Это определенный порядок превращения веществ, приводящий к сохранению и самообновлению клетки. Химически обмен веществ выражается в автоматически следующих друг за другом в определенном порядке химических реакциях. Катализатором обмена веществ являются ферменты, гормоны, а движущей силой — закон единства и борьбы противоположностей: ассимиляция и диссимиляция. *Ассимиляция*, или *анаболизм* (синтетический), — это процесс усвоения клеткой питательных веществ, поступающих из внешней среды, из которых что-то будет строиться. *Диссимиляция*, или *катаболизм*, — процесс распада сложных веществ, который сопровождается выделением большого количества энергии. Когда клетка растет, живет, эти процессы равны. В клетках молодых организмов преобладают процессы ассимиляции, в старых же, наоборот, процессы диссимиляции. Необходимо запомнить частные процессы, из которых складывается обмен веществ, и что происходит на каждом этапе.

1. Проникновение веществ в клетку: *пассивный* (диффузия и осмос) и *активный* (фагоцитоз и пиноцитоз).
2. Переработка этих веществ внутри клетки при помощи процессов питания и дыхания (аэробное и анаэробное).
3. Синтетическая фаза (образование секрета).
4. Выведение продуктов жизнедеятельности клетки (экзоцитоз).

Обмен веществ определяет все жизненные проявления клетки (рост, дифференциацию, раздражимость, движение, проводимость, самовоспроизведение). Изучите их самостоятельно.

Вопросы для самопроверки

1. Какой процесс лежит в основе жизни клеток?
2. Из каких частных процессов складывается обмен веществ?
3. Перечислите основные жизненные проявления клетки.
4. Что такое эндоцитоз и экзоцитоз?
5. Опишите нормальную реакцию клетки.
6. Охарактеризуйте состояние паранекроза клетки.
7. Охарактеризуйте некроз клетки.

3.5. Воспроизведение клеток. Клеточный цикл

Способность клеток к самовоспроизведению — важнейшее свойство живой материи, и происходит оно делением. Различают *непрямое* (митоз или кариокинез) и *прямое* (амитоз) деление клеток. Время существования клетки как таковой, от деления до деления или от деления до смерти, обычно называют *клеточным*, или *жизненным, циклом*. Продолжительность клеточного цикла у разных типов клеток зависит от особенностей ткани, которой принадлежит клетка.

Во взрослом организме высших позвоночных клетки различных тканей и органов имеют неодинаковую способность к делению. Встречаются популяции клеток, полностью потерявшие свойство делиться (например, нейроны, зернистые лейкоциты крови). В организме есть постоянно обновляющиеся ткани — различные эпителии, кроветворные клетки. Например, эпителиальные клетки слизистой оболочки желудка у человека сменяются каждые трое суток. Некоторые клетки (костные, хрящевые, эритроциты), закончив свое развитие, полностью теряют способность к размножению, а нейроны (нервные клетки) прекращают размножаться на ранней стадии развития организма. В некоторых случаях смена идет довольно быстро.

Весь клеточный цикл состоит из *митоза* (М-фаза) и *интерфазы* (рис. 9). В интерфазе последовательно различают фазы G₁, S и G₂. Выясните, что такое интерфаза, почему этот период всегда предшествует митозу. Подробно изучите процессы, происходящие в фазах клеточного цикла G₁, S и G₂.

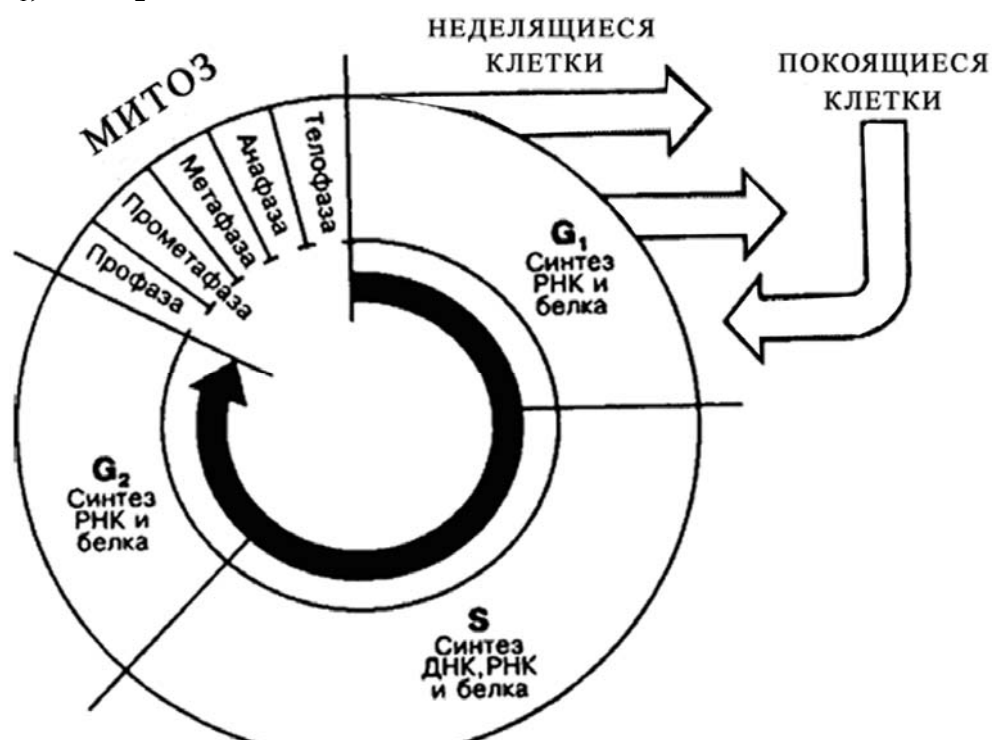


Рис. 9. Схема клеточного цикла

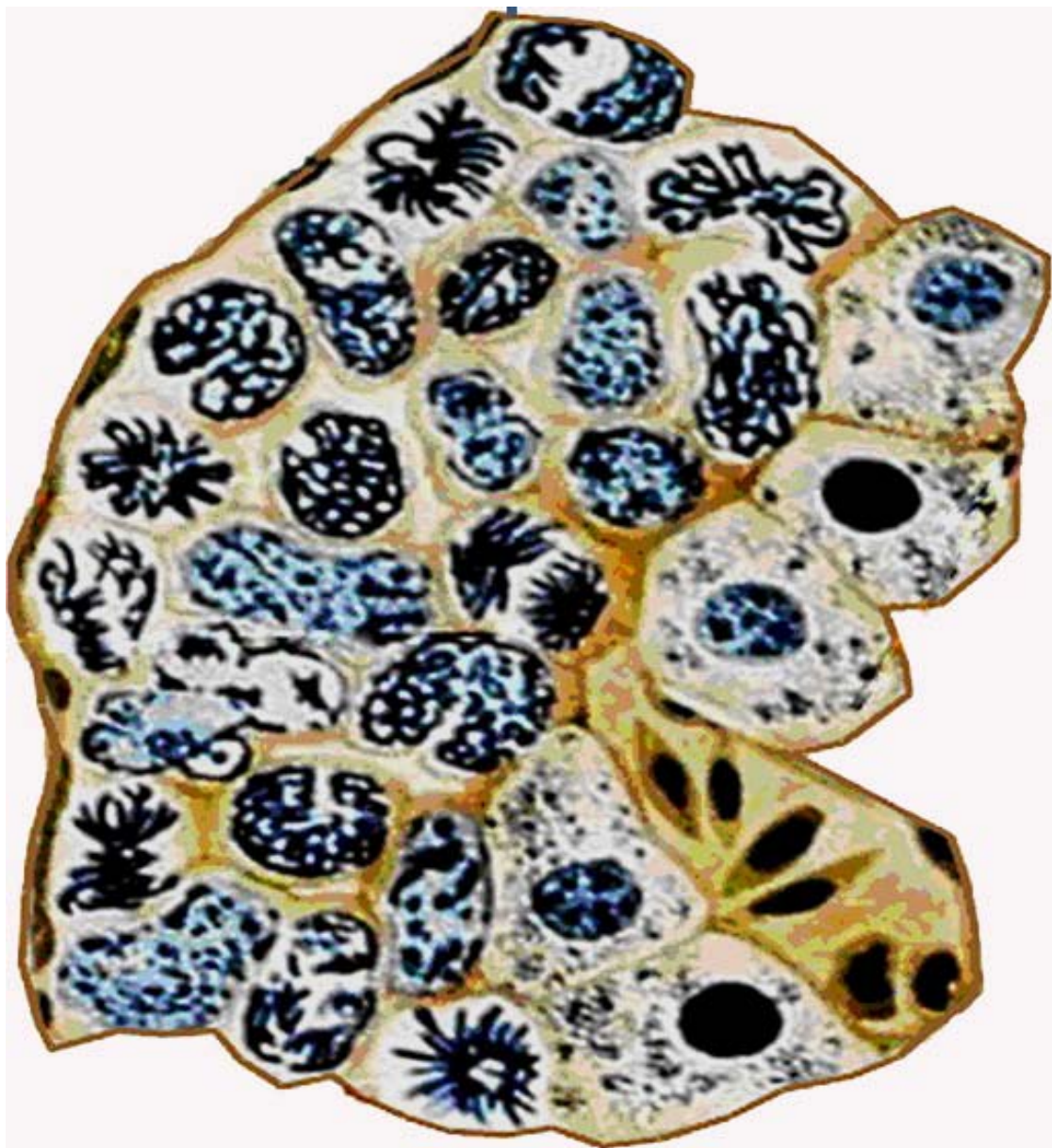
Если клетка находится в клеточном цикле, ее рост идет на протяжении G_1 -периода и завершается началом редупликации ДНК — клетка переходит в S-период и далее проходит все этапы клеточного цикла. Обратите внимание, что клетки могут выходить из клеточного цикла в G_1 -периоде. Наряду с ростом, они начинают дифференцироваться, и в них наблюдается становление того типа обмена веществ, который характерен для клеток данного вида. Запишите основные события периодов интерфазы и их буквенные обозначения в таблице 9.

Таблица 9. Характеристика периодов интерфазы клетки

Интерфаза		
Принятые буквенные обозначения	Периоды	Основные процессы
	Постмитотический	
	Синтетический	
	Премитотический	
	Выход из цикла	
	Дифференцировка	

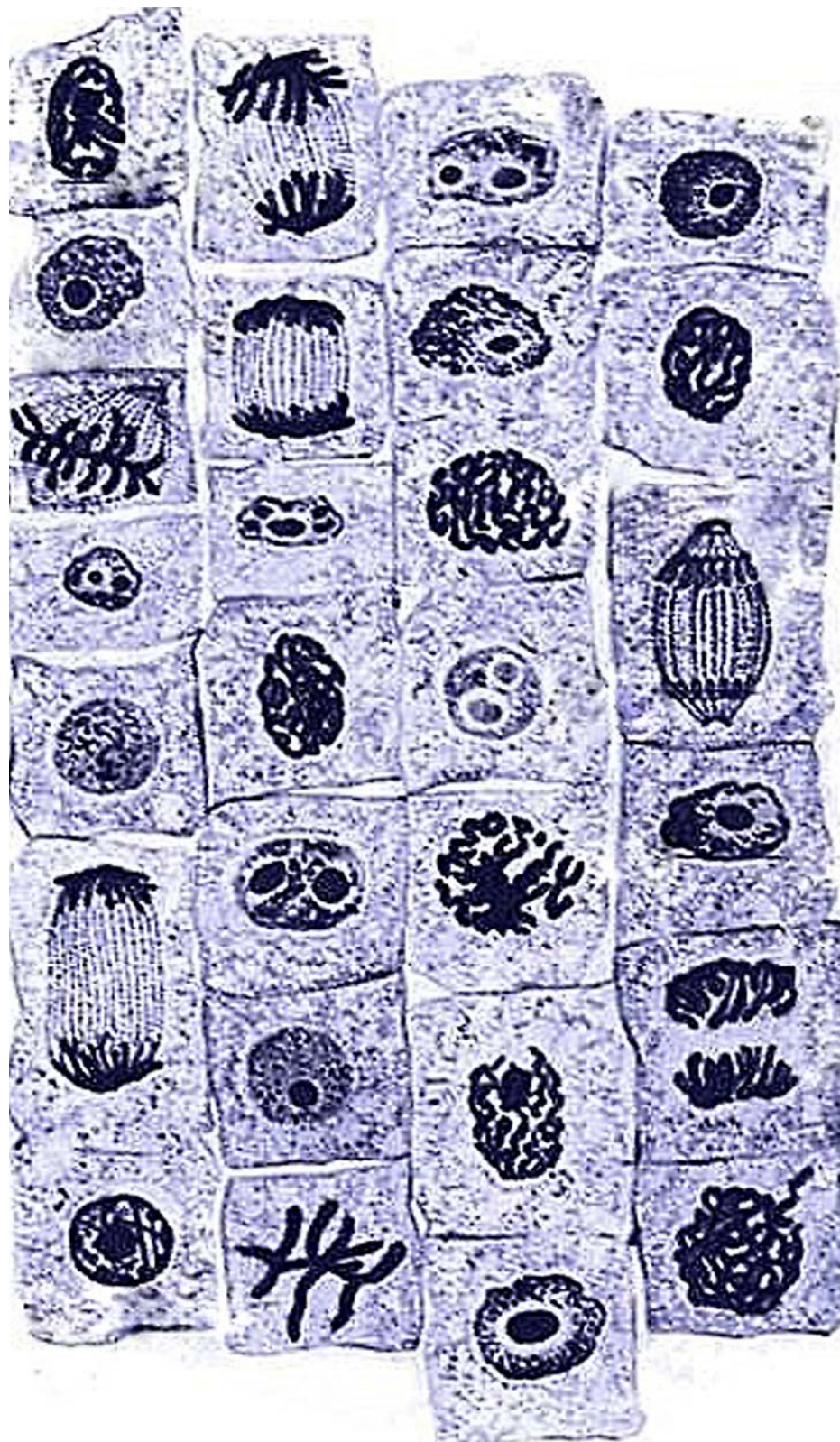
В результате митоза каждая дочерняя клетка получает то же количество хромосом (ДНК), которое имела материнская клетка. Митоз невозможен без предварительного увеличения вдвое (редупликация) количества ДНК в клетке, готовящейся к делению. Удвоение ДНК и митоз разъединены во времени.

Митоз, кариокинез, или не прямое деление, — универсальный способ деления любых эукариотических клеток. Определите и опишите основные фазы митоза на рисунках 10, 11.



**Рис. 10. Митоз животной клетки
(краевая зона печени аксолотля):**

1 — неделящиеся клетки; 2 — профаза (стадия плотного клубка); 3 — профаза (стадия рыхлого клубка); 4 — метафаза (экваториальная пластинка); 5 — анафаза



**Рис. 11. Кариокинез (непрямое деление)
или митоз (корешок лука):**

1 — интерфаза; 2 — профаза (стадия плотного клубка); 3 — профаза (стадия рыхлого клубка); 4 — метафаза (стадия материнской звезды, или экваториальной пластинки); 5 — веретено деления; 6 — анафаза (стадия дочерних звезд); 7 — телофаза

Митоз — наиболее распространенный полноценный способ деления эукариотических клеток. Запомните основные события, происходящие в фазы митоза: *профаза*, *метафаза*, *анафаза*, *телофаза*. Для лучшего усвоения данного материала заполните таблицу 10.

Таблица 10. Митоз

Фазы	Основные процессы
Профаза	
Метафаза	
Анафаза	
Телофаза	

Биологическая сущность митоза состоит в точном распределении парных хромосом по дочерним клеткам, благодаря чему дочерние клетки получают совершенно одинаковую наследственную информацию.

Обратите внимание, что в результате незавершенности отдельных фаз митоза могут образовываться полиплоидные клетки с увеличенным количеством ДНК, а вследствие нарушения цитокинеза (разделения цитоплазмы) — двухъядерные клетки. Такое деление называется эндоцитоз.

Существует еще прямое деление — *амитоз*. Запомните, что при данном делении не происходит конденсации хромосом, не образуется веретено деления. Ядро находится в интерфазном состоянии. Деление начинается с размножения или разделения ядрышка перетяжкой. Затем перетяжкой делится ядро и цитоплазма. Ознакомьтесь с динамикой амитоза на рисунке 12.

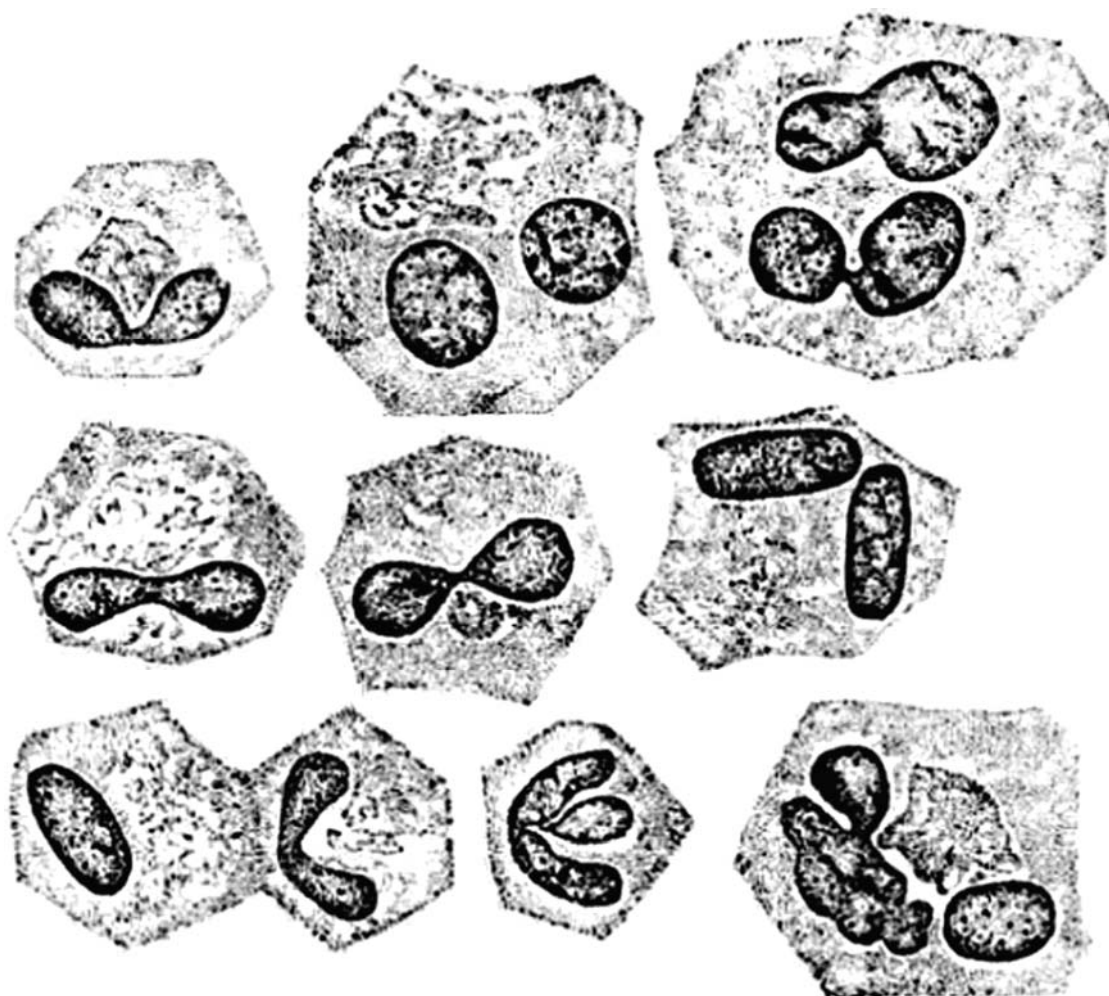


Рис. 12. Амитоз в эпителиальной клетке мочевого пузыря мыши

По физиологическому значению различают три нижеследующих вида амитоза.

1. *Генеративный амитоз* — полноценное деление клеток, дочерние клетки способны к митотическому делению.
2. *Реактивный амитоз* — вызывается какими-либо неадекватными воздействиями на организм.
3. *Дегенеративный амитоз* — деление, связанное с процессами дегенерации и гибели клеток.

Мейоз встречается у всех живых организмов, размножающихся половым путем. В ходе мейоза образуются половые клетки с гаплоидным набором хромосом. Необходимость мейоза в развитии половых клеток диктуется необходимостью сохранения из поколения в поколение кариотипа, характерного для вида. Мейоз включает в себя два деления: *редукционное* — уменьшительное и *эквационное* — уравнивательное, быстро следующих друг за другом. Определите и подчеркните эти деления на рисунке 13.

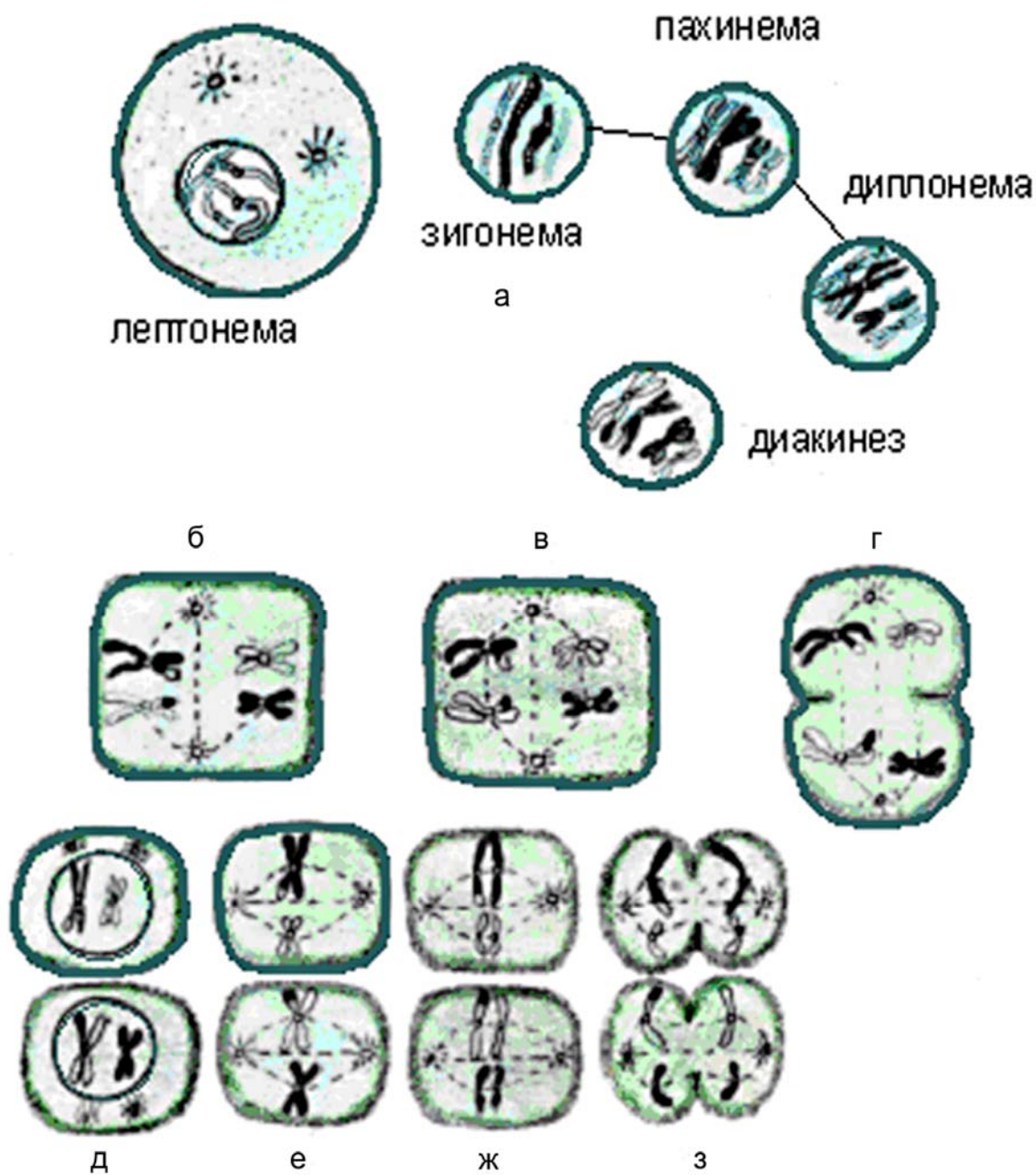


Рис. 13. Схема мейоза:

а — премитотическая профаза; б — метафаза I; в — анафаза I; г — телофаза I; д — профаза II; е — метафаза II; ж — анафаза II; з — телофаза II

Изучите механизм течения мейоза и для закрепления материала заполните таблицу 11.

Таблица 11. Мейоз

Фазы деления	Основные процессы
<i>Первое деление мейоза — редукционное</i>	
Профаза I	
Лептонема	
Зигонема	
Пахинема	
Диплонема	
Диакинез	
Метафаза I	
Анафаза I	
Телофаза I	
Интерфаза	
<i>Второе деление мейоза — эквационное</i>	
Профаза II	
Метафаза II	
Анафаза II	
Телофаза II	

Следовательно, мейоз создает возможность для возникновения в гаметах новых генетических комбинаций, что приводит к изменению генетических и фенотипических признаков у потомства. Запомните, что, в отличие от митоза, при мейозе из одной клетки в результате двух делений (практически в течение одной интерфазы, вторая укороченная) образуется не две диплоидных, а четыре гаплоидных клетки. После оплодотворения мужская и женская гаметы сливаются, и восстанавливается диплоидный набор хромосом, постоянный для каждого вида (кариотип).

Продолжительность жизни различных видов клеток неодинакова, и в сложном многоклеточном организме происходит постоянная смена клеток. В некоторых органах смена идет довольно быстро. В заключение определите роль ядра и цитоплазмы в жизнедеятельности клетки.

Вопросы для самопроверки

1. Из каких периодов складывается жизненный цикл клетки.
2. Какие фазы различают в клеточном цикле?
3. Какую роль в жизни клетки играет интерфаза?
4. В какой период жизнедеятельности клеток происходит редупликация ДНК?
5. Какие изменения происходят при митозе? Стадии митоза.
6. Когда образуются многоядерные клетки?
7. Опишите механизм течения амитоза.
8. Охарактеризуйте мейоз.
9. Почему в ходе мейоза образуются гаплоидные клетки, а при митозе — диплоидные?
10. Дайте определение: что такое клетка?
11. Основные принципы клеточной организации.
12. Как построена плазмалемма?
13. Каким образом поступают в клетку жидкие и твердые вещества?
14. Назовите органеллы клетки, участвующие в синтезе и транспорте веществ.
15. Какие органеллы участвуют в синтезе липидов и углеводов?
16. Что общего в строении клеточного центра, ресничек и жгутиков?
17. Какие органеллы выполняют защитную и пищеварительную функции?
18. Что такое включения? Назовите разновидности.
19. Назовите структурные элементы хромосом.
20. Опишите строение и функции хромосом. Дайте понятие о кариотипе.
21. Что такое гетеро- и эухроматин?
22. Что происходит с органеллами при митозе?
23. Что происходит с ядрышком при митозе?
24. Что такое эндомиоз?

4. ЭМБРИОЛОГИЯ

- Половые клетки и их структурные компоненты.
- Гаметогенез половых клеток.
- Биология оплодотворения половых клеток.
- Ранние этапы эмбрионального развития (дробление, гастрюляция и дифференцировка зародышевых листков).
- Этапы развития птиц и млекопитающих.

Эмбриология — наука о закономерностях развития зародышей от оплодотворения до рождения. Ветеринарная эмбриология изучает закономерности развития зародыша животных и птиц. В сельскохозяйственном вузе эмбриология включает основы общей (сравнительной) эмбриологии и основы эмбрионального развития птиц и млекопитающих. Знание общей эмбриологии необходимо для понимания главных закономерностей эмбрионального развития, его видовых особенностей у различных представителей животного мира в связи с различными условиями их жизни и размножения. Изучение основ эмбрионального развития важно для понимания источников и механизмов становления тканей (гистогенез) и органов (органогенез) взрослого животного. Эмбриологические знания нужны будущему ветеринарному врачу для рациональной профилактики аномалий плода, а также для предупреждения неблагоприятных воздействий условий содержания и кормления на течение беременности.

Эмбриональное развитие сельскохозяйственных животных убедительно подтверждает эволюционную теорию Дарвина и является прекрасной иллюстрацией основных законов диалектического материализма: развитие как переход количественных изменений в качественные и развитие как борьба противоположностей. Приступая к изучению этого раздела, следует уяснить понятия онтогенеза и филогенеза, а также обратить внимание на вклад отечественных исследователей (К.М. Бер, А.О. Ковалевский, И.И. Мечников и др.). Эмбриональное развитие, или эмбриогенез, необходимо начинать изучать со строения и развития (сперматогенез и овогенез) половых клеток. При этом следует помнить, что зрелые половые клетки (гаметы), в отличие от соматических клеток, содержат половинный (гаплоидный) набор хромосом.

4.1. Развитие и строение мужских половых клеток

Мужские половые клетки — *спермии* — были открыты А. Левенгуком в 1675 г. Развитие спермиев, или *сперматогенез*, у млекопитающих совершается в стенках извитых канальцев семенника. В эмбриональный период онтогенеза первичные половые клетки появляются в стенке желточного мешка среди клеток энтодермы. Затем они мигрируют и вселяются в закладку семенных извитых канальцев семенника, неоднократно

делятся и превращаются в *первичные сперматогонии* — стволовые клетки с пониженным обменом веществ, входящие в состав стенки семенных извитых канальцев. Дальнейшее развитие мужских половых клеток приостанавливается до начала полового созревания особи. Начиная с этого времени и до старости, у самцов идет активный сперматогенез при $t = 1,5-2^\circ$ ниже температуры тела особи. В сперматогенезе различают четыре стадии: *размножения, роста, созревания, формирования*. На рисунке 14 сделайте обозначение этих стадий.

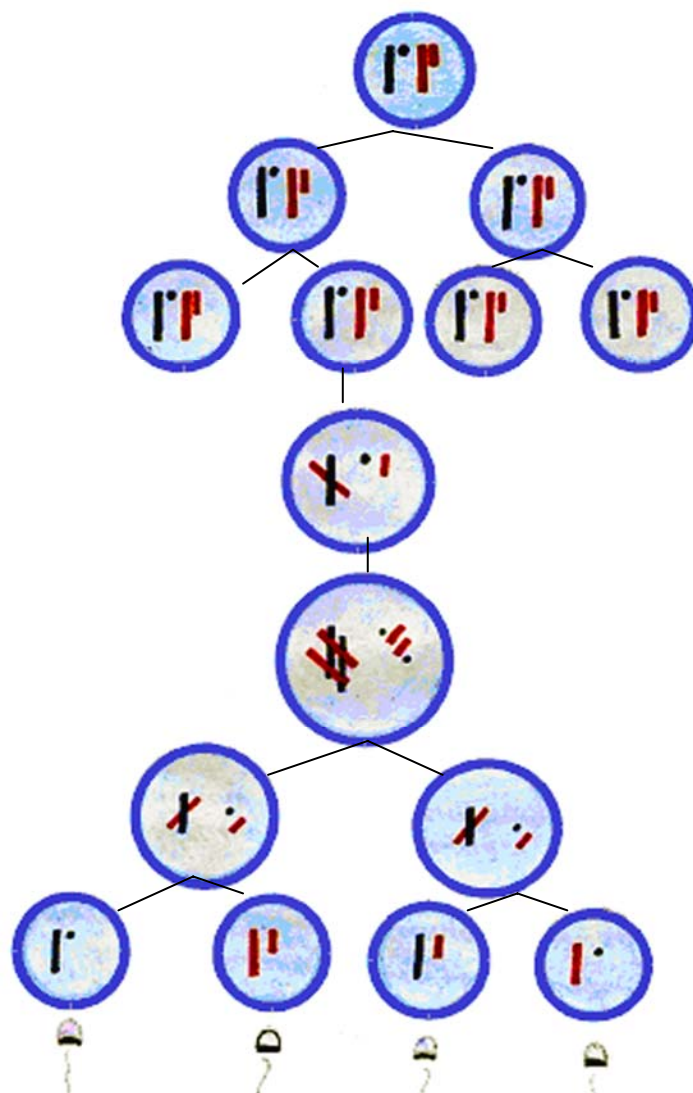


Рис. 14. Схема сперматогенеза:

1 — стадия размножения; 2 — стадия роста; 3 — стадия созревания; 4 — стадия формирования; 5 — сперматогонии; 6 — сперматоциты I порядка; 7 — сперматоциты II порядка; 8 — сперматиды; 9 — спермии; X и Y — половые гетерохромосомы; A — аутосомы

При изучении данного вопроса запомните главные события, происходящие в эти стадии. Для закрепления знаний по данному вопросу заполните таблицу 12.

Таблица 12. Сперматогенез

Стадии	Название половой клетки	Основные процессы
1. Размножение		
2. Рост		
3. Созревание		
4. Формирование		

Уточните, как происходит питание половых клеток в процессе развития. Дайте морфофункциональную характеристику поддерживающим клеткам. Обратите внимание, что полный цикл развития половая клетка проходит у быка за 62-63, у барана — за 47-48, у хряка — за 39-40 дней.

Далее необходимо изучить строение спермия. В нем различают головку, шейку, хвостик. Головка спермия имеет видоспецифическую форму: овальную (жеребец), грушевидную (бык), бочонкообразную (хряк).

У всех сельскохозяйственных животных головка ложкообразная, асимметричная и слегка закруглена. Самостоятельно изучите морфофункциональную характеристику отделов спермия и опишите рисунок 15.

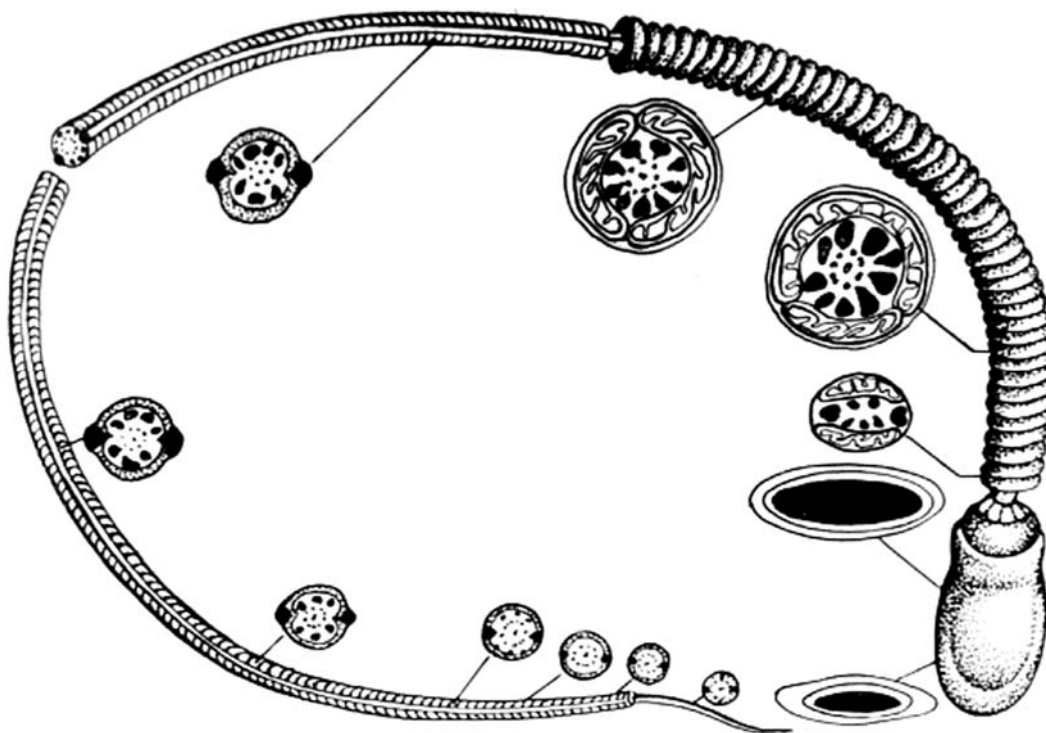


Рис. 15. Схема строения спермия:

1 — головка; 2 — акросома; 3 — шейка; 4 — начальный, «средний» отдел хвостика; 5 — главный, «проксимальный» отдел хвостика; 6 — концевая часть, «дистальный» отдел хвостика; 7 — ядро; 8 — центриоли; 9 — митохондрии

Запомните, что мужские половые клетки в оплодотворении выполняют три основные функции.

1. Передают будущему организму отцовские гены (т.е. наследственность).

2. С помощью особого аппарата движения обеспечивают встречу с яйцеклеткой. Спермии расчищают пути при подходе к яйцеклетке с помощью фермента — гиалуронидазы. Проходят длинный путь за короткий период времени.

3. В яйцеклетку вносят центросому, необходимую для деления (дробления) зиготы.

Вопросы для самопроверки

1. Когда наступает сперматогенез у самцов млекопитающих?
2. Какие стадии различают в сперматогенезе?
3. Перечислите главные события этих стадий.
4. Какие функции выполняют поддерживающие клетки, или клетки Сертоли?
5. Какие отделы различают в сперматозоиде?
6. Что такое акросома и какую роль она играет в оплодотворении?

4.2. Развитие и строение женских половых клеток

Женская половая клетка у млекопитающих открыта К. Бэрм в 1825 г. Развитие яйцеклеток (*овогенез*, или *оогенез*) начинается в яичнике в утробный период жизни особи и заканчивается в яйцеводе половоз-

релой самки. Он сходен со сперматогенезом, но имеет ряд особенностей. Выясните и запомните эти особенности. В оогенезе различают три стадии: *размножения* (происходит в утробный период жизни особи), *роста* (отличается длительностью и сложностью происходящих преобразований в клетке) и *созревания* (у большинства млекопитающих начинается в яичнике и завершается в яйцевом). Изучите эти стадии и запомните основные события, происходящие в них. Опишите рисунок 16.

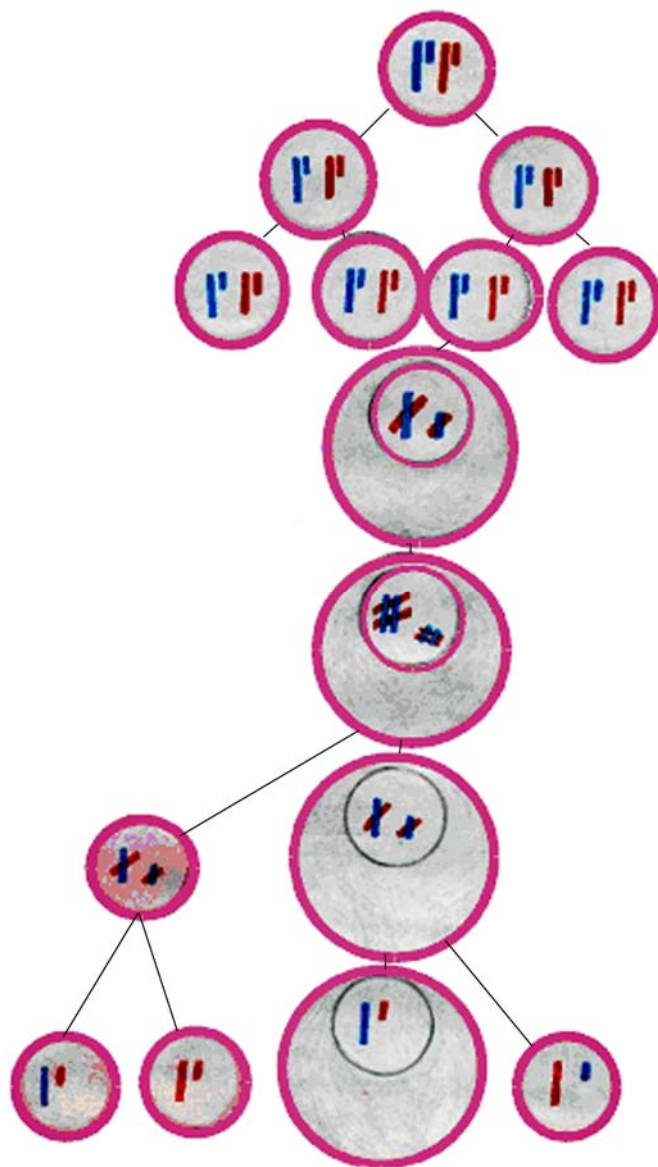


Рис. 16. Схема овогенеза:

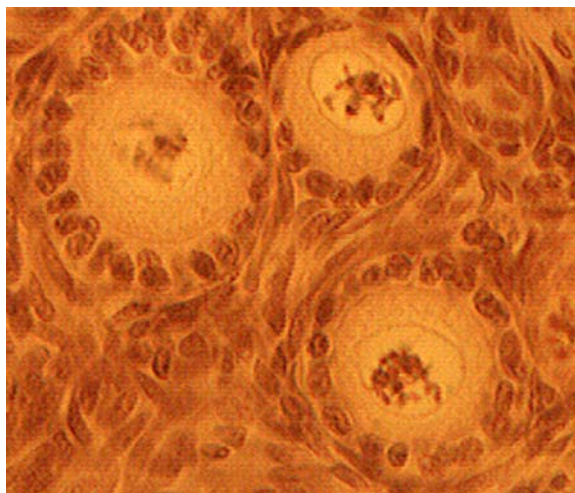
1 — стадия размножения; 2 — стадия роста; 3 — стадия формирования; 4 — оогонии; 5 — ооцит I порядка; 6 — образование тетрад; 7 — ооцит II порядка; 8 — редукционные тельца; 9 — зрелая яйцеклетка; А — аутосомы; X и X — половые хромосомы

Для усвоения и закрепления материала по развитию женских половых клеток у млекопитающих заполните таблицу 13.

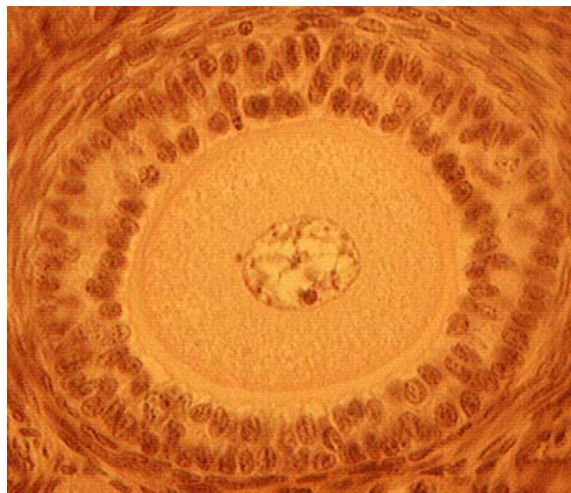
Таблица 13. Оогенез

Стадии	Название половой клетки в стадию	Основные процессы
1. Размножение		
2. Рост		
3. Созревание		

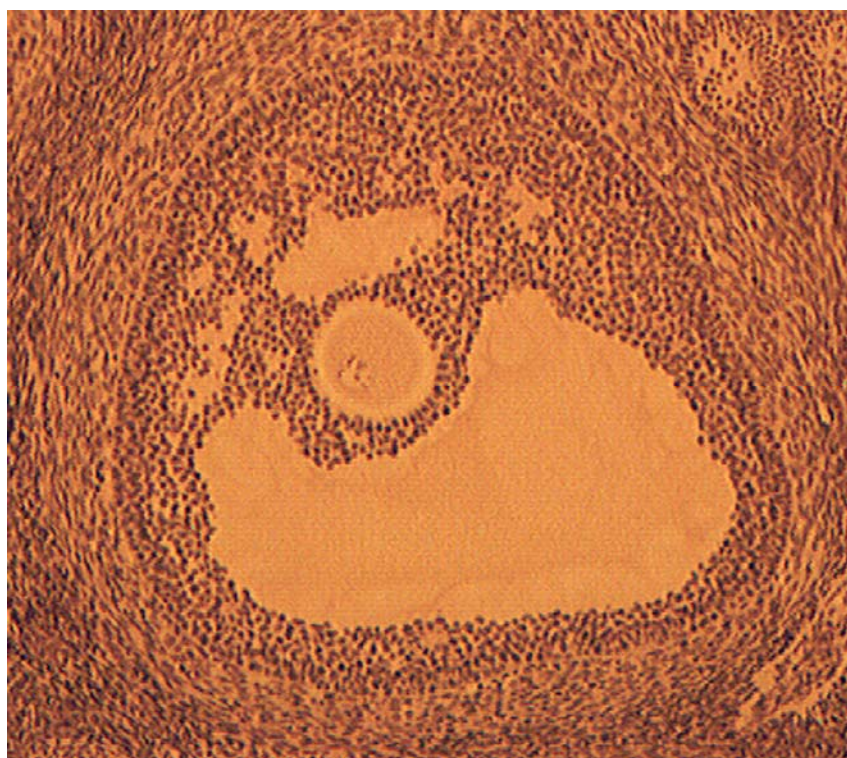
Обратите особое внимание на развитие и строение фолликула. Так как в стадию роста половая клетка окружается слоем клеток фолликулярного эпителия, то образуется многослойная структура — *фолликул*. Охарактеризуйте первичный, вторичный и третичный фолликулы на рисунке 17.



а



б



в

Рис. 17. Первичный (а), вторичный (б) и пузырьчатый фолликулы (в) яичника крысы:

1 — яйцеклетка (ооцит I порядка); 2 — блестящая зона; 3 — лучистый венец; 4 — фолликулярные клетки зернистого слоя; 5 — яйценосный холмик (бугорок); 6 — полость пузырьчатого фолликула, заполненная жидкостью; 7 — соединительнотканная покрывка фолликула (тека); 8 — первичные фолликулы

Далее изучите строение зрелой яйцеклетки. Яйцеклетка, как и любая клетка, состоит из ядра, цитоплазмы и цитолеммы. В цитоплазме находятся все общие органеллы, кроме центросомы. Опишите строение яйцеклетки на рисунке 18.

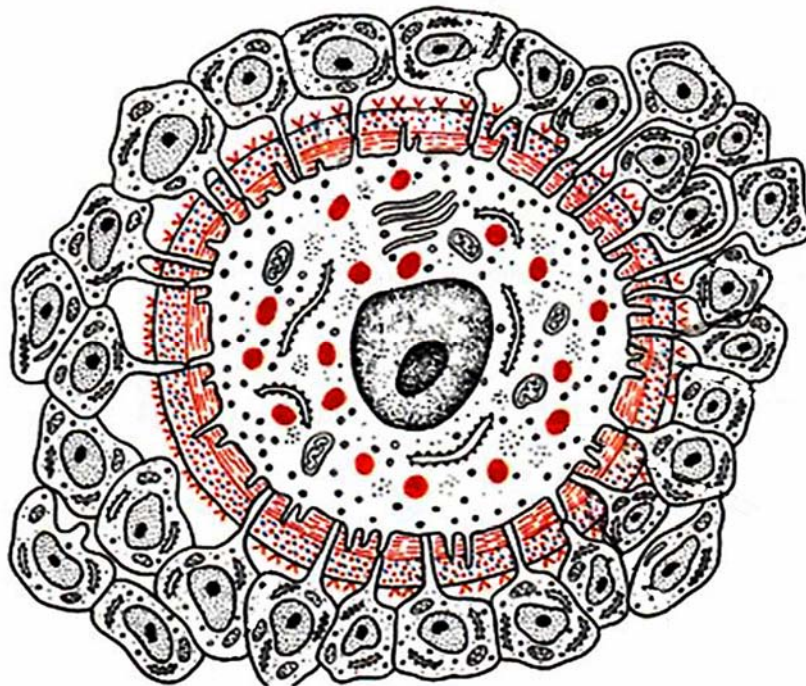


Рис. 18. Схема строения женской половой клетки:

1 — ядро; 2 — цитолемма (первичная оболочка); 3 — фолликулярный эпителий (вторичная оболочка); 4 — лучистый венец; 5 — кортикальные гранулы; 6 — желточные включения; 7 — блестящая зона (оболочка); 8 — рецепторы для спермиев

От других клеток женская половая клетка отличается рядом особенностей, которые следует знать:

- 1) в яйцеклетке различают два полюса: анимальный и вегетативный;
- 2) наличие большого количества питательных веществ;
- 3) существование особого поверхностного кортикального слоя цитоплазмы и специальных оболочек.

Выясните, какую роль при оплодотворении играет кортикальный слой цитоплазмы яйцеклетки. Необходимо помнить, что яйцеклетка у млекопитающих покрыта тремя оболочками: первичной (плазмалемма), вторичной (построена из фолликулярных клеток), третичной (продуцируется железами яйцевода, когда она движется по нему). Необходимо запомнить функциональное назначение оболочек яйцеклетки:

- 1) осуществляют перенос обмена веществ между яйцеклеткой и внешней средой;

- 2) предотвращают или ограничивают полиспермию;
- 3) некоторые вещества оболочек могут использоваться в питании зародыша (птица);
- 4) выполняют защитную функцию (яйцекладущие).

Из включений большое значение имеет желток, который служит питательным материалом для развивающегося организма (птица). Изучите классификацию яйцеклеток в зависимости от количества и характера распределения желтка в цитоплазме. Заполните таблицу 14.

Таблица 14. Типы яйцеклеток у разных видов

Вид животного	Тип яйцеклетки	Характеристика яйцеклетки
Ланцетник		
Амфибии		
Рыбы		
Птицы		
Млекопитающие		

Вопросы для самопроверки

1. Назовите черты отличия овогенеза от сперматогенеза на стадиях размножения, роста и созревания.
2. Когда начинается овогенез у самок млекопитающих?
3. Какие стадии различают при овогенезе?
4. Какие процессы происходят в эти стадии?
5. Каково строение зрелой яйцеклетки?
6. Какими оболочками покрыта яйцеклетка?
7. Какую роль играет кортикальный слой цитоплазмы яйцеклетки в оплодотворении?
8. По каким признакам классифицируют яйцеклетки? Назовите основные типы яйцеклеток.

4.3. Морфология оплодотворения и его биологическое значение

Оплодотворение — сложный комплекс физиологических процессов и реакций, приводящий к слиянию мужской (1n) и женской (1n) половых клеток в одну клетку — зиготу. Морфология оплодотворения происходит в половых путях самки. После оплодотворения образуется зигота и восстанавливается обычный диплоидный набор хромосом. В нем выделяют два процесса: осеменение (влагалищное и маточное) и собственно оплодотворение. Выясните, какие функции выполняют спермий и яйцеклетка при оплодотворении. Обратите внимание на то, что у сельскохозяйственных животных встречается *влагалищное* (крупный и мелкий рогатый скот) и *маточное* (лошадь, свинья) осеменение.

Собственно оплодотворение протекает в четыре стадии:

- 1) сближение половых клеток;
- 2) проникновение спермиев в блестящую оболочку;
- 3) проникновение в цитоплазму яйцеклетки;
- 4) слияние ядер половых клеток.

Запомните главные события, происходящие на каждой из перечисленных стадий оплодотворения. Опишите схему оплодотворения на рисунке 19.

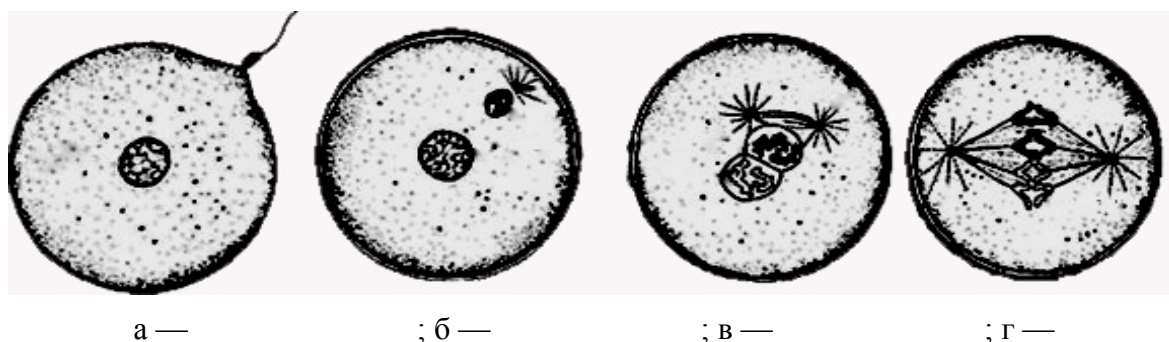


Рис. 19. Схема оплодотворения

В оплодотворении важную роль играет кортикальная реакция, которая начинается с места слияния мембран спермия и яйцеклетки и распространяется по всей поверхности яйца. Она является механизмом, предохраняющим от проникновения сверхчисленных спермиев, и образует оболочку, под которой развивается зародыш. У олиголецитальных яиц это происходит быстро, в результате чего обеспечивается *моноспермия*. У животных с полителецитальными яйцами (птицы, рептилии) наблюдается физиологическая *полиспермия*. Кортикальная реакция развивается медленно, и несколько спермиев проникают внутрь яйца. Однако на стадии слияния половых клеток с ядром яйцеклетки сливается ядро одного спермия.

Биологический смысл оплодотворения состоит в том, что, благодаря слиянию половых клеток двух различных организмов, имеющих различную наследственную информацию, повышается жизнеспособность зиготы

и новой особи. Поэтому жизнеспособность особи будет тем выше, чем меньше сходства имеют ее родители. Этим и объясняется вред родственного разведения и практические выгоды в подборе неродственных родителей для разведения сельскохозяйственных животных.

В некоторых случаях яйцеклетка может развиваться без оплодотворения, что называется девственным размножением, или *партеногенезом*. Так, некоторые рыбы могут развиваться с помощью партеногенеза. У пчел матка откладывает как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца. Из первых развиваются рабочие пчелы и матки, а из вторых — трутни.

В некоторых случаях из одной зиготы может развиваться не одна, а две или более особей. Так возникают однояйцовые близнецы, которые всегда будут одного пола и сходны между собой, т.к. имеют одну и ту же наследственную информацию.

В целях интенсивного использования генетического потенциала высокопродуктивных животных в настоящее время широко используют биотехнический метод — множественную овуляцию, с последующим искусственным осеменением доноров и трансплантацией эмбрионов (зигот).

Вопросы для самопроверки

1. Какие два процесса выделяют в оплодотворении?
2. Какой тип осеменения у коровы, овцы, лошади и свиньи?
3. В какой области яйцевода у плацентарных млекопитающих происходит оплодотворение?
4. Какие стадии различают в процессе собственно оплодотворения?
5. За счет какой реакции обеспечивается моноспермия?

4.4. Ранние этапы эмбрионального развития

В эмбриональном развитии животных, благодаря их родству, имеются некоторые принципиально сходные черты, а именно: образование зиготы, дробление, формирование зародышевых листков, дифференцировка зародышевых листков, приводящая к образованию тканей и органов.

Дробление. Оплодотворенное яйцо является клеткой, и в то же время это уже организм на самой ранней стадии его развития. Сразу после своего образования зигота приступает к делению митозом.

Дробление — это особый вид митотического деления, которое обычно следует одно за другим, в результате чего дочерние клетки не могут дорасти до размера материнской. Вследствие фактического отсутствия G_1 -периода (интерфазы), во время которого происходит рост клеток, образовавшихся в результате деления, клетки гораздо меньше материнской, поэтому и величина зародыша в целом в этот период независимо от числа составляющих его клеток не превышает величину исходной клетки — зиготы. Такой процесс и был назван *дроблением* (т.е. измельчением), а клетки, образовавшиеся в процессе дробления, — *бластомерами*. Ядра бластомеров не уменьшаются, так как каждому делению предшествует *редупликация* (удвоение) ДНК. При этом соотношение

ядра и цитоплазмы в клетках изменяется. Дробление прекращается в том случае, когда в бластомерах устанавливается ядерно-цитоплазматическое соотношение, типичное для соматических клеток данного вида животного.

Необходимо детально ознакомиться с типами дробления зиготы. Тип дробления зиготы тесно связан с количеством и размещением желтка в яйцеклетке. Он достаточно полно изложен в учебнике [1]. Определите и подпишите типы дробления на рисунке 20.

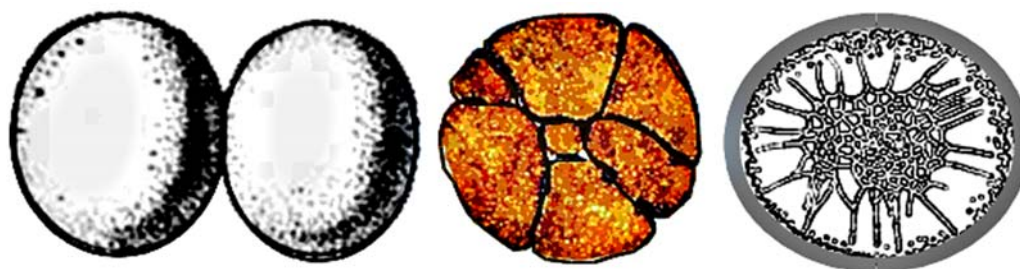


Рис. 20. Типы дробления:

a — ; *б* — ; *в* — ;

Для лучшего усвоения данного материала заполните таблицу 15.

Таблица 15. Ранние этапы эмбрионального развития у разных видов

Вид животного	Тип яйцеклетки	Тип дробления	Тип бластулы
Ланцетник			
Амфибии			
Рыбы			
Птицы			
Млекопитающие (плацентарные)			
Млекопитающие (яйцекладущие)			
Млекопитающие (сумчатые)			

В результате дробления образуется либо *бластула*, либо *морула*. Изучите строение бластулы по рисунку 21. Необходимо знать виды бластул. Морула — ранняя стадия эмбрионального развития млекопитающих, когда зародыш имеет вид шара, состоящего из плотно прилегающих друг к другу клеток. Если в центре зародыша образуется полость, то такой зародыш называется бластулой. Типичная бластула развивается у хордовых животных (ланцетник). Образующиеся бластомеры остаются объединенными в единый организм зародыша. Опишите строение бластулы на рисунке 21.

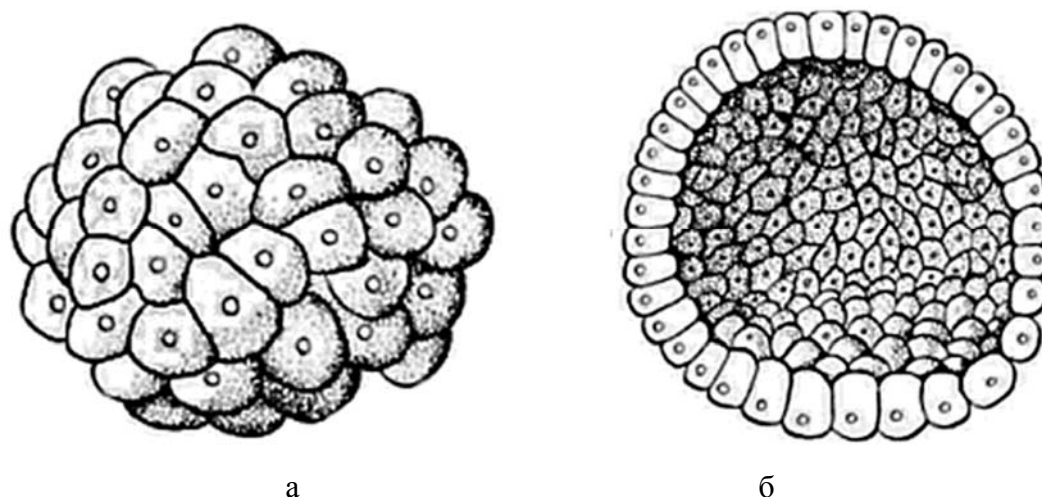


Рис. 21. Схема бластулы:
а — внешний вид бластулы; б — разрез бластулы

Вопросы для самопроверки

1. Что такое дробление? В чем состоит отличие дробления зародыша от митотического деления соматической клетки?
2. От чего зависит тип дробления зиготы?
3. Какие типы дробления характерны для птиц и млекопитающих? Чем обусловлены различия в типах дробления?
4. Что такое бластула и какие виды бластул различают?
5. Что такое морула?

Гаструляция. Следующая стадия эмбрионального развития называется гаструляцией. *Гаструляция* — совокупность сложных процессов, приводящих к образованию гаструлы — зародыша, состоящего из нескольких пластов клеток. Этот процесс сопровождается размножением, ростом, перемещением и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки: наружный (*эктодерма*), средний (*мезодерма*) и внутренний (*энтодерма*) — источники зачатков тканей и органов, комплексы осевых органов. На рисунке 22 обозначьте типы гаструляции (*инвагинация* — впячивание, *иммиграция* — выселение, *деляминация* — расщепление, *эпиболия* — обрастание) и подпишите зародышевые листки.

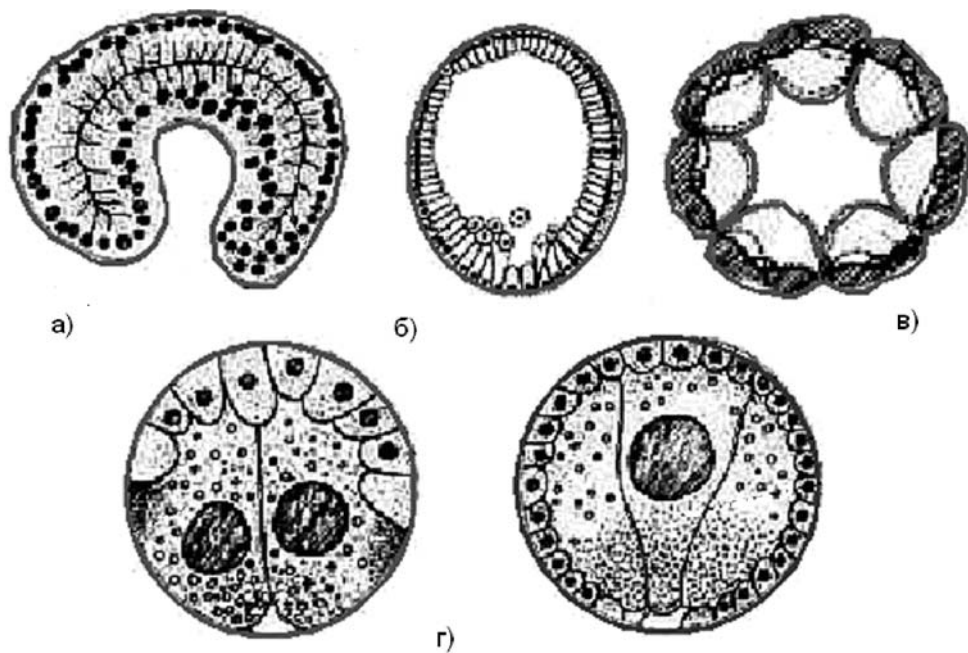


Рис. 22. Типы гастрюляции:

а — ; б — ; в — ; г — ; д —

Подробно изучите основные типы гастрюляции, которые изложены в учебнике [1, с. 62-70]. У птиц и млекопитающих гастрюляция протекает по смешанному типу в два этапа. На первом этапе путем расслоения, или деляминации, из однослойного диска образуются два зародышевых листка — эктодерма (*наружный*) и энтодерма (*внутренний*). Вторым этапом — формирование хордомезодермального зачатка — идет по типу миграции и подворачивания клеточного материала в области первичной полоски. Для закрепления материала заполните таблицу 16.

Таблица 16. Основные типы гастрюляции

Тип гастрюляции	Основные события

Вопросы для самопроверки

1. Что такое (гастрюляция)? В чем сущность и какие фазы в ней выделяют?
2. Назовите основные способы гастрюляции и приведите примеры.
3. Объясните смешанный тип гастрюляции и приведите примеры.
4. Как протекает гастрюляция у ланцетника, птиц и млекопитающих?

Дифференцировка зародышевых листков. Дифференцировка — это качественные изменения в структуре клеток, связанные с их функциональной специализацией, обусловленные активностью определенных генов. В развивающемся организме дифференцировка сопровождается определенной организацией или размещением специализирующихся клеток, что выражается в установлении определенного плана строения в ходе онтогенеза — морфогенеза.

Различают 4 основных этапа дифференцировки. I этап — *оптическая* дифференцировка, когда материал будущих зачатков представлен презумптивными участками цитоплазмы яйцеклетки или зиготы; II этап — *бластомерная* дифференцировка, когда различие в клеточном материале устанавливается уже в первых бластомерах; III этап — *зачатковая* дифференцировка, которая выражается в появлении обособленных участков — зародышевых листков (стадия ранней гастрюлы); IV этап — *гистогенетическая* дифференцировка зачатков тканей (стадия поздней гастрюлы), когда в пределах одного зародышевого листка появляются зачатки различных тканей, например в сомитах мезодермы. В основе гистогенетической дифференцировки лежит процесс дифференцировки и специализации клеток зародышевых листков. Обратите внимание, что материал каждого зародышевого листка делится на зародышевую и внезародышевую части.

В процессе дифференцировки *зародышевой эктодермы* у всех животных образуется нервная ткань и эпителий кожи и его производные: сальные, потовые и молочные железы, рога, копыта, волос, шерсть, пух, перо, чешуя и органы чувств. Из *энтодермы* образуется эпителий слизистой оболочки трубкообразных органов пищеварения, дыхания, железистая специфическая ткань пристенных и застенных желез перечисленных органов, а также некоторых желез внутренней секреции. Из *мезодермы* образуется первичная зародышевая ткань — мезенхима, а из нее — вся группа опорно-трофических тканей и гладкая мышечная ткань. Кроме того, из мезодермы развивается скелет, поперечно-полосатая мышечная ткань, дерма кожи, эпителий мочеполовых органов (почки, семенники, яичники) и серозных оболочек. Необходимо помнить, что из внезародышевой эктодермы развивается эпителий амниона и хориона у млекопитающих, амниона и серозы у птиц. Из внезародышевой энтодермы развивается эпителий аллантоиса и желточного мешка, а из внезародышевой мезодермы — париетальный и висцеральный листки (серозная оболочка внутренних органов и полостей) и мезенхима, клетки которой в процессе дифференциации дают соединительную ткань хориона, амниона, желточного мешка и аллантоиса.

При изучении органогенеза следует помнить, что каждый орган является производным нескольких групп тканей, а каждая группа тканей развивается из определенных зародышевых листков. Так, различные виды эпителиальной ткани происходят из всех трех зародышевых листков, опорно-трофические и мышечные ткани развиваются из мезодермы, нервная ткань — из эктодермы. Эпителиальные, опорно-трофические, мышечные и нервная ткани образуют органы, из которых построены системы организма. Таким образом, гистологическое строение и, следовательно, функция каждого органа обусловлена составом его тканей. Для закрепления данного материала заполните таблицу 17.

Таблица 17. Дифференцировка зародышевых листков у позвоночных

Эктодерма		Мезодерма		Энтодерма	
зародышевая	внезародышевая	зародышевая	внезародышевая	зародышевая	внезародышевая

Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение понятия «дифференцировка».
2. Назовите этапы дифференцировки.
3. Охарактеризуйте дифференцировку зародышевых листков.
4. Назовите источники развития эпителиальной, соединительной, мышечной и нервной тканей в организме.
5. Что такое сомиты и на какие части дифференцируется в них мезодерма?
6. Чем отличаются провизорные органы от дефинитивных?

4.5. Частная эмбриология

Развитие высших животных — сложный процесс, который возник постепенно путем усложнения эмбриогенеза более просто организованных предков современных животных. Поэтому, прежде чем разбирать развитие млекопитающих, изучите эмбриогенез некоторых хордовых, стоящих на более низкой ступени развития. Такие представители хордовых, как рыбы и птицы, являются объектами зоотехнической работы, и знание их эмбриогенеза представляет не только познавательный, но и практический интерес, связанный с организацией искусственного разведения рыбы и проведением инкубации птицы. Однако сначала следует изучить развитие ланцетника как сравнительно просто устроенного хордового.

Развитие ланцетника. Ланцетник — примитивное хордовое животное длиной 2-5 см, обитает в прибрежных водоемах. Яйцеклетка ланцетника принадлежит к изоолиголецитальному типу. Это мелкая (100-200 мкм) клетка с малым количеством желтка, который в несколько большем количестве сосредоточен у одного из полюсов, называемом *вегетативным*. В период созревания на противоположном полюсе яйцеклетки — *анимальном* выделяется редуционное тельце. Оплодотворение и развитие внешнее (рис. 23).

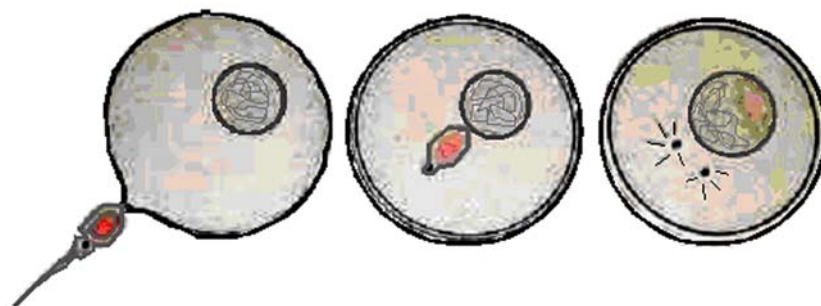


Рис. 23. Развитие ланцетника на стадии оплодотворения:

1 — спермий; 2 — яйцеклетка; 3 — сближение женского и мужского пронуклеусов; 4 — образование бластомеров; 5 — зигота; 6 — аппарат дробления

Дробление полное, равномерное. Обратите внимание на механизм дробления: процесс очень быстрый (рис. 24). Через два часа после оплодотворения образуется целобластула, которая состоит более чем из 1000 клеток. Изучите строение бластулы.



Рис. 24. Развитие ланцетника на стадии дробления зиготы:

1 — стадия двух бластомеров; 2 — стадия четырех бластомеров; 3 — стадия восьми бластомеров; 4 — бластула

Далее следует познакомиться с гастрულიей. Она совершается путем инвагинации (впячивания) краевой зоны, а затем и дна бластулы, которое постепенно приближается к крыше бластулы. Зародыш принимает вид двустенной чаши — гастрюла. Наружная стенка называется *эктодермой*, а внутренняя — *энтодермой*. Позднее из энтодермы вычленяется, начиная с головного конца, *хордомезодермальный зачаток*, который разделяется на *хорду* и *мезодерму*. Хорда сворачивается в тяж, идущий под нервной трубкой по всей длине тела. Мезодерма лежит с двух сторон от хорды в виде двух карманов, обращенных выпуклой стенкой к

эктодерме, а полостью — к энтодерме. Вначале она сохраняет связь с энтодермой, а затем полностью отшнуровывается. Края энтодермы смыкаются, и образуется кишечная трубка. Мезодерма разрастается между экто- и энтодермой в виде двух мешковидных образований. Начиная с головного конца, она дифференцируется на сомиты, сегментные ножки и спланхнотом. Материал сомита делится на три слоя: поверхностный (*дерматом*), средний (*миотом*), внутренний (*склеротом*). Сегментные ножки — узкие трубочки из клеток, связывающие сомиты со спланхнотомом (из них развиваются органы мочеполовой системы). Спланхнотом — вентральная часть мезодермы, делится на пристеночный (париетальный) и внутренностеночный (висцеральный) листки, из которых развивается серозная оболочка.

Следует знать, какие осевые органы закладываются в процессе гастрюляции. Особое внимание уделите дифференцировке зародышевых листков. Для закрепления материала доработайте рисунок 25.

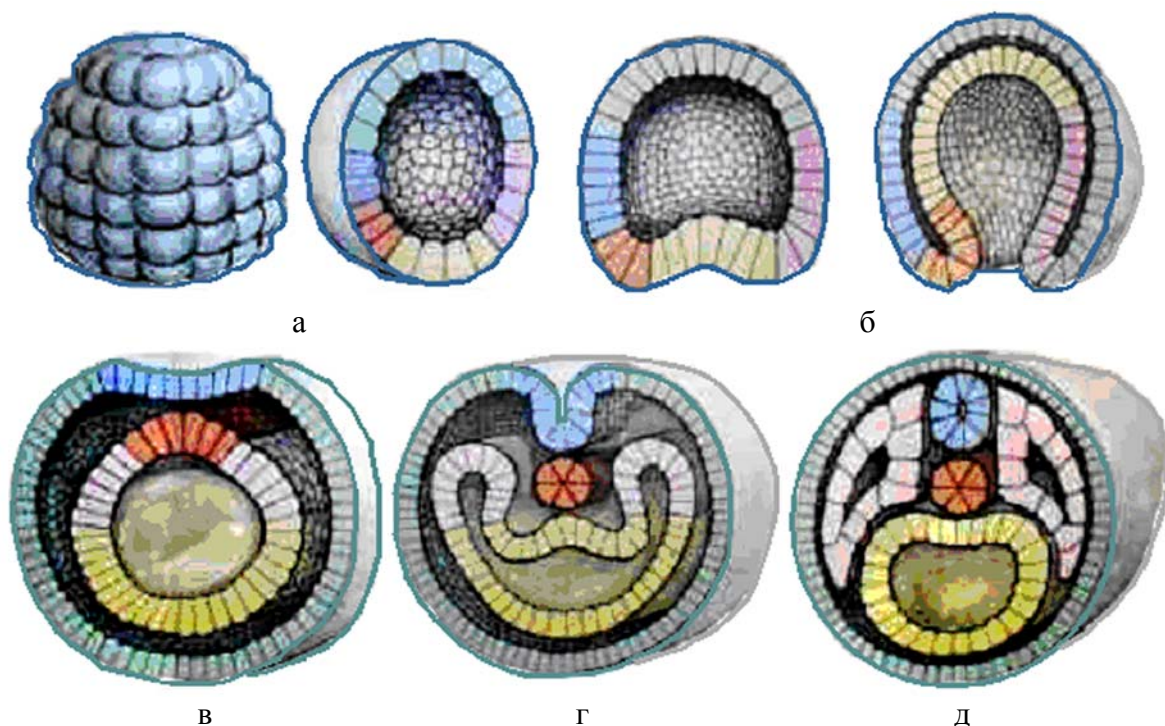


Рис. 25. Схема развития зародыша ланцетника на стадии бластулы, гастрюлы и на стадии обособления эмбриональных зачатков:

а — *сагиттальный разрез бластулы*; предполагаемые эмбриональные зачатки: 1 — кожная эктодерма; 2 — кишечная энтодерма; 3 — хорда; 4 — мезодерма; 5 — нервная пластинка; *б* — *сагиттальный разрез гастрюлы*: 1 — бластопор; 2 — гастрюцель; 3 — дорсальная губа; 4 — вентральная губа; 5 — боковая губа; *в* — *поперечный разрез гастрюлы*: 1 — зачаток нервной пластинки; 2 — зачаток эктодермы; 3 — зачаток хорды; 4 — зачаток кишечной энтодермы; 5 — зачаток мезодермы; *г* — *поперечный разрез зародыша в начале обособления эмбриональных зачатков*; *д* — *поперечный разрез зародыша*: 1 — нервный зачаток; 2 — хорда; 3 — мезодерма; 4 — кишечная энтодерма; 5 — вторичная кишка

Вопросы для самопроверки

1. Опишите тип яйцеклетки.
2. В какой среде происходит оплодотворение?
3. Поясните тип дробления зиготы.
4. Опишите строение бластулы.
5. Поясните тип гастрюляции.
6. Опишите дифференцировку эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Развитие амфибий и рыб. При изучении данной темы обратите внимание на тип яйцеклетки, оплодотворение и развитие, дробление, гастрюляцию. Дифференцировка зародышевых листков у данных представителей протекает как и у ланцетника. Необходимо помнить, что у рыб впервые начинается обособление зародышевых частей от внезародышевого материала при помощи туловищной складки и появляется временный внезародышевый орган — желточный мешок. Стенка его построена из внезародышевой эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Вопросы для самопроверки

1. Опишите тип яйцеклетки у амфибий и рыб.
2. Опишите тип дробления у амфибий и рыб.
3. Опишите тип гастрюляции у амфибий и рыб.
4. Охарактеризуйте дифференцировку зародышевых листков.
5. У каких представителей позвоночных впервые образуется желточный мешок?
6. Из какого материала построена стенка желточного мешка?

Развитие птиц. Птицы отличаются от нижестоящих групп более высоким типом развития организма. Они являются настоящими наземными животными, то есть у них вся жизнь от зарождения до смерти проходит в наземных условиях. С зоотехнической точки зрения целесообразно знать развитие куриного зародыша, так как в практической деятельности вам придется сталкиваться с процессами инкубации.

Необходимо изучить строение и тип яйцеклетки. Опишите строение яйцеклетки на рисунке 26.

Оплодотворение у птиц внутреннее. Пока яйцо движется по яйцеводу, оно одевается третичными оболочками (скорлупа, подскорлуповая, белковая), и в это же время происходит дробление (дискоидальное). Уточните, на какой стадии будет зародыш в снесенном яйце. Снесенное яйцо быстро охлаждается, и дальнейшее развитие зародыша приостанавливается вплоть до насиживания или инкубации. Хранить яйца рекомендуется не более 8-10 дней при температуре 3-6°. В снесенном, но еще не насиженном яйце зародыш имеет вид небольшого беловатого пятнышка. Развитие зародыша возобновляется при насиживании и далее идет без перерыва.

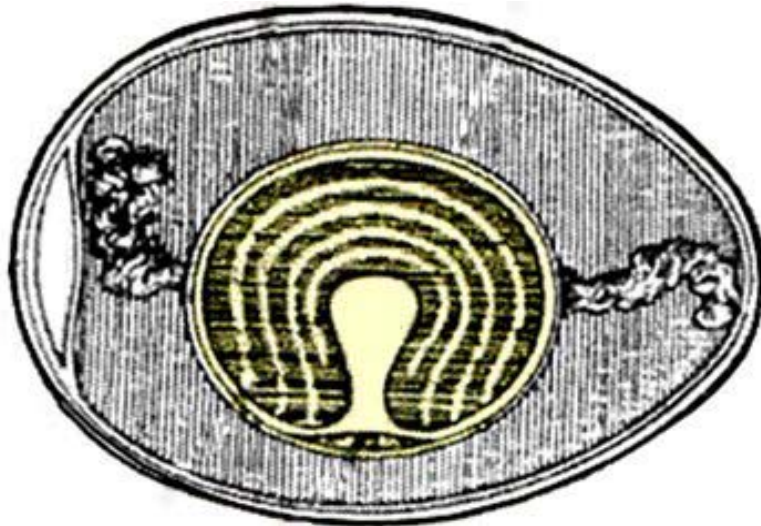


Рис. 26. Схема строения яйцеклетки (яйцо) курицы:

1 — скорлупа; 2 — латекра; 3 — подскорлуповая оболочка; 4 — белый желток; 5 — желтый желток; 6 — ядро Пандера (белый желток, лежащий под латекрой); 7 — бластодерма; 8 — желточная оболочка; 9 — воздушная камера; 10 — яичный белок (наружный слой альбумина); 11 — яичный белок (волокнистый слой); 12 — халаза; 13 — халазообразный слой; 14 — яичный белок (внутренний слой альбумина)

Познакомьтесь с процессами дробления и особое внимание уделите гастрюляции (смешанный тип), которая протекает у птиц в два этапа.

На рисунке 27 сплошные стрелки обозначают направление перемещения материала в состав наружного, а пунктирные — в состав среднего зародышевого листка (по Кнорре).

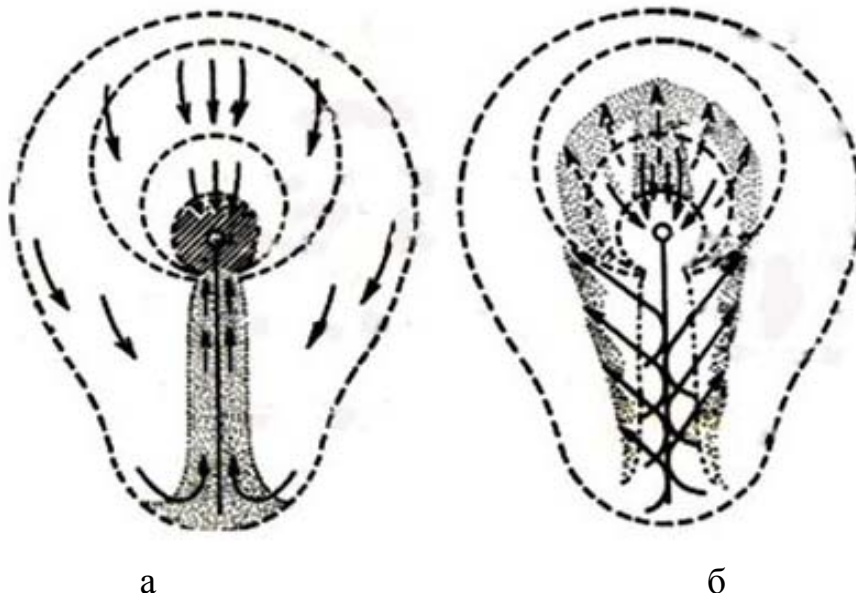


Рис. 27. Схема гастрюляции у птиц:

а — миграция клеток в зародышевом щитке; *б* — образование хордомезодермально-го зачатка: 1 — эктодерма; 2 — материал будущей нервной пластинки; 3 — материал хордальной пластинки; 4 — первичный (головной) узелок; 5 — первичная ямка; 6 — первичная полоска; 7 — первичная бороздка; 8 — хорда; 9 — мезодерма

Далее изучите дифференцировку зародышевых листков, так как параллельно с процессами, происходящими на зародышевом щитке птиц, происходит разрастание внезародышевой части диска. Особое внимание обратите на схему развития плодных оболочек — желточного мешка, амниона, аллантаоиса и серозной оболочки (рис. 28). Развитие плодных оболочек начинается с образования двух складок — туловищной и амниотической.

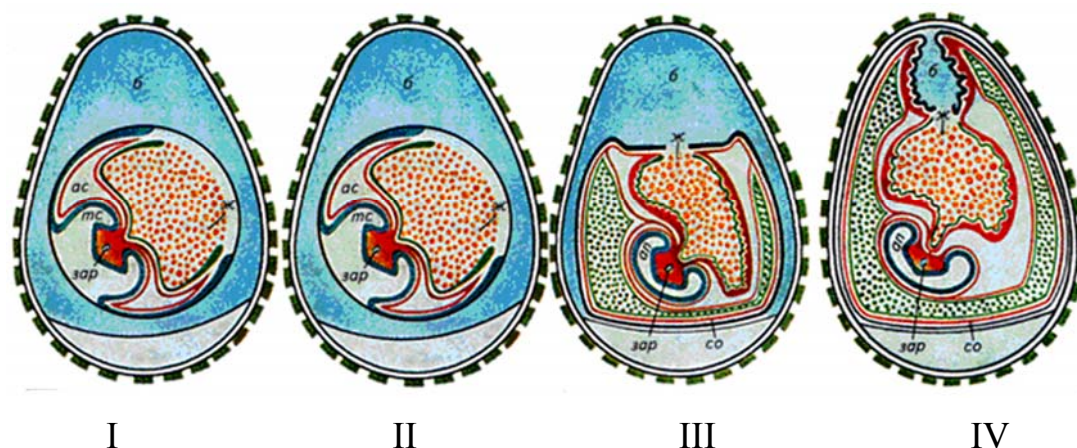


Рис. 28. Образование внезародышевых органов у птиц:

I-IV — стадии инкубации; б — белок; ж — желток; ас — амниотическая складка; ап — амниотическая полость; со — серозная оболочка; ал — аллантаоис; тс — туловищная складка; зар — зародыш

Туловищная складка приподнимает зародышевую часть от внезародышевой, смыкая зародышевую энтодерму в кишечную трубку. Внезародышевая энтодерма входит в состав желточного мешка, который протоком остается связанным с кишечной трубкой. Амниотическая складка имеет два склона — внутренний и наружный. Поднимаясь над зародышем в виде двух валиков и срастаясь, начиная с головной части, из нее образуются две плодные оболочки — амнион и сероза. Аллантаоис появляется у птиц в виде выпячивания вентральной стенки задней кишки. В нем сильно разрастаются кровеносные сосуды. Запомните, что стенка амниона и серозы построена из эктодермы и париетального листка мезодермы, аллантаоиса и желточного мешка — энтодермы и висцерального листка мезодермы. Перед вылуплением цыпленка происходит обратное развитие плодных оболочек. Амниотические валики, начиная с головной части, расходятся и сползают с его тела. Остатки желточного мешка втягиваются внутрь тела, аллантаоис и серозная оболочка редуцируются и отсыхают.

Далее обратите внимание на классификацию стадий куриного зародыша эмбриона Н.П. Третьякова и М.Д. Попова, основанную на способе питания.

I стадия латерального питания (30-36 часов инкубации). Зародыш потребляет питательные вещества латектры. Кровообращение отсутствует.

II стадия желточного питания (желточный круг кровообращения длится от 30-36 час до 7-8 дней инкубации). Закладываются сердце, сосуды, желточный мешок с сосудами.

III стадия — дыхание кислородом воздуха и питание белком (длится от 7-8 дня до 18-19 дней). В этот период сильно разрастается аллантаис, а в нем закладывается густая сеть кровеносных сосудов. На 13-й день инкубации зародыш превращается в полностью сформированный плод.

IV стадия — потребление кислорода воздушной камеры яйца (охватывает срок с 18-го дня до наклева). Цыпленок испытывает недостаток в кислороде, проклеывает скорлупу и начинает дышать воздухом, скопившимся в воздушной камере, т.е. переходит на легочный тип дыхания.

V стадия — вылупление (длится с 20- до 21-го дня). Цыпленок питается желтком, поступающим непосредственно в полость кишечника, вследствие впячивания желточного мешка внутрь. Кровообращение аллантаиса прекращается, и все зародышевые оболочки отмирают. Цыпленок, освободившийся от оболочек, проклеывает скорлупу и выходит из яйца.

Для закрепления знаний по развитию куриного зародыша опишите рисунки 29-33.



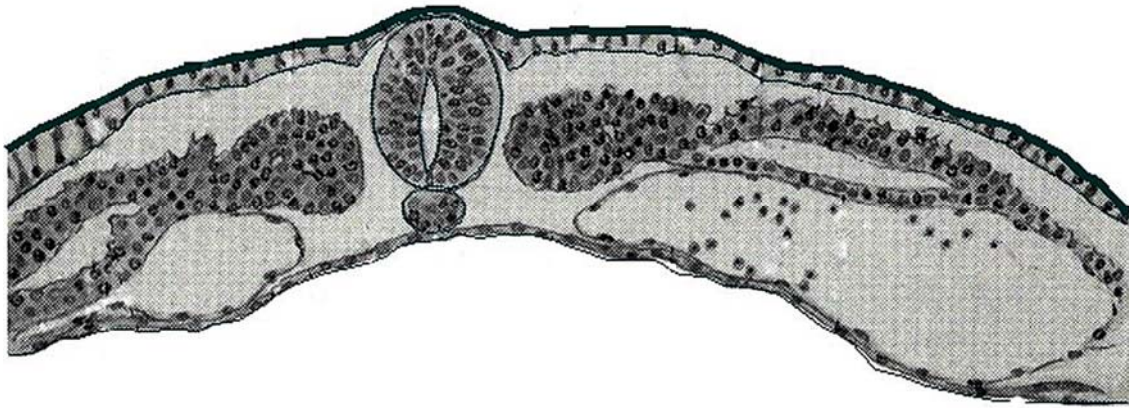
Рис. 29. Зародышевый диск курицы на стадии первичной полоски (около 16 ч инкубации):

- 1 — темное поле зародышевого диска;
- 2 — светлое поле зародышевого диска;
- 3 — первичная полоска; 4 — гензеновский узелок; 5 — первичная бороздка;
- 6 — боковые тени вокруг переднего конца первичной полоски; 7 — желток



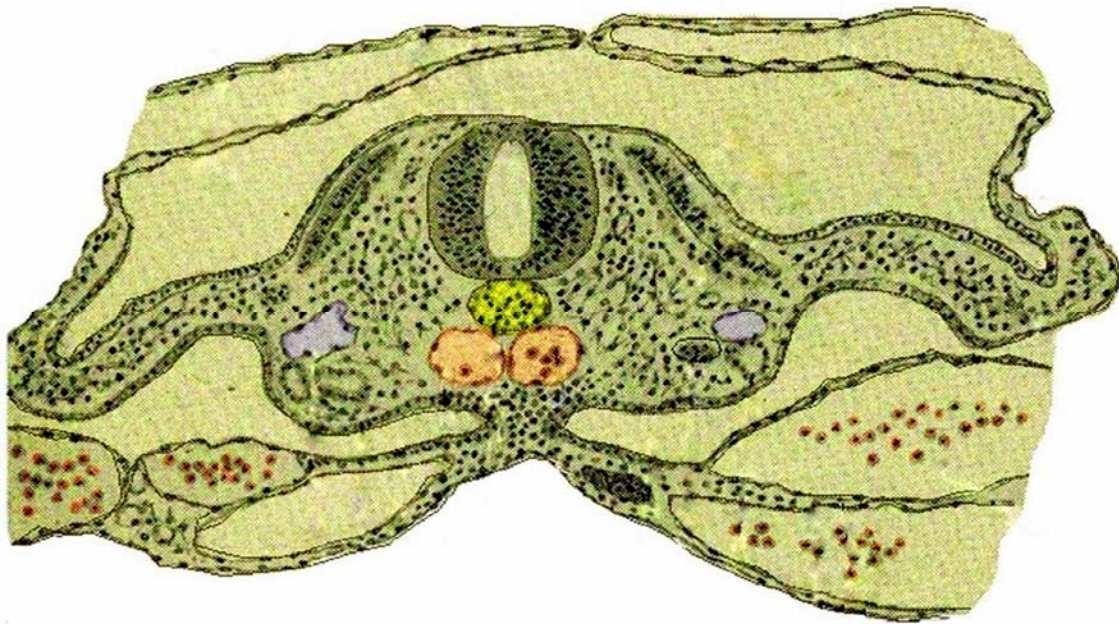
Рис. 30. Зародышевый диск курицы на стадии закладки 10 сомитов (около 36 ч инкубации):

- 1 — головная складка; 2 — туловищная складка; 3 — передний мозговой пузырь; 4 — средний мозговой пузырь; 5 — задний пузырь; 6 — зачаток продолговатого мозга; 7 — спинной мозг; 8 — отверстие нервной трубки (невропор); 9 — сомиты; 10 — первичная полоска; 11 — зачаток сердца; 12 — желточные вены; 13 — передние кишечные ворота; 14 — кровяные островки



**Рис. 31. Поперечный разрез
зародышевого диска курицы
на стадии первичной дифференцировки
мезодермы (36 ч инкубации):**

1 — эктодерма; 2 — нервная трубка; 3 — невроцель; 4 — хорда; 5 — энтодерма; 6 — кишечный желобок; 7 — сомиты; 8 — париетальный листок несегментированной мезодермы; 9 — висцеральный листок несегментированной мезодермы; 10 — вторичная полость тела — целом; 11 — нефротом; 12 — кровеносные сосуды; 13 — первичные кровяные клетки крови; 14 — остатки бластоцеля



**Рис. 32. Поперечный разрез
зародышевого диска курицы
на стадии замыкания амниона
(начало 5-х суток инкубации):**

1 — спинной мозг; 2 — невроцель; 3 — хорда; 4 — парные разрез аорт; 5 — первичные эритроциты; 6 — склеротом; 7 — дерматом; 8 — миотом; 9 — кардиальные вены; 10 — проток первичной почки (вольфов проток); 11 — каналы первичной почки; 12 — кожная эктодерма; 13 — разрез туловищных складок; 14 — амниотические складки; 15 — амниотический шов; 16 — серозная оболочка; 17 — амниотическая полость; 18 — париетальный листок несегментированной мезодермы; 19 — висцеральный листок несегментированной мезодермы; 20 — целом; 21 — мезенхима; 22 — желточные сосуды; 23 — энтодерма; 24 — кишечник пока еще намечен в виде кишечного желобка



Рис. 33. Поперечный разрез зародыша курицы (98 ч инкубации):

1 — амниотическая складка; 2 — эктодерма; 3 — нервная трубка; 4 — хорда; 5 — мезодерма; 6 — мезенхима; 7 — кишка; 8 — аорта; 9 — первичная почка (вольфово тело); 10 — закладка половых желез; 11 — средний мозг; 12 — промежуточный мозг; 13 — зачаток глаза; 14 — мезенхима

Вопросы для самопроверки

1. Опишите тип яйцеклетки у птиц.
2. На какой стадии развития будет зародыш в снесенном яйце?
3. Опишите тип дробления зиготы.
4. Объясните этапы гастрюляции.
5. Перечислите внезародышевые органы у птиц.
6. Как расположены по отношению к зародышу туловищная и амниотическая складки?
7. Перечислите зародышевые листки, входящие в состав амниона, серозы, аллантоиса и желточного мешка.
8. Что происходит с плодовыми оболочками при вылуплении цыпленка?

Развитие млекопитающих. Эмбриональное развитие млекопитающих отличается большим разнообразием, так как этот класс представляет обширную группу.

У низших, *яйцекладущих*, форм (ехидна, утконос) развитие происходит за счет питательных веществ яйца. У них телолецитальные яйцеклетки, меробластическое дробление, поэтому их эмбриогенез сходен с развитием птиц.

У *сумчатых* млекопитающих яйцеклетка содержит незначительное количество желтка, но зародыш рождается недоразвитым (величиной с грецкой орех), и дальнейшее его развитие протекает в материнской сумке.

Для высших *млекопитающих* характерно внутриутробное развитие, и питание зародыша происходит за счет материнского организма. Яйцеклетка у млекопитающих вторичного изоолиголецитального типа и покрыта первичной, вторичной оболочками. Они развиваются в фолликулах. После овуляции они попадают в яйцевод.

Оплодотворение яйцеклетки протекает в верхней трети яйцевода. У млекопитающих при оплодотворении в яйцеклетку проникает лишь один спермий. Такое явление называется моноспермией. Однако оплодотворению способствуют сотни других принимающих участие в осеменении сперматозоидов. Ферменты, выделяемые из акросом, — спермализины (гиалуронидаза, трипсин) разрушают лучистый венец. На рисунке 34 опишите схему оплодотворения.

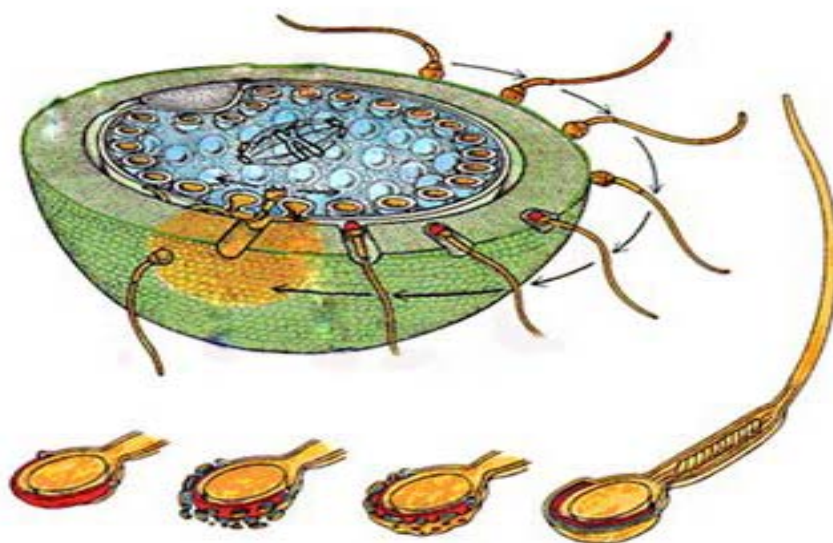


Рис. 34. Схема оплодотворения у млекопитающих:

1, 2, 3, 4 — стадии акросомной реакции; 5 — блестящая оболочка; 6 — перивителлиновое пространство; 7 — плазматическая мембрана; 8 — кортикальная гранула; 9 — кортикальная реакция; 10 — вхождение спермия в яйцеклетку; 11 — зонная реакция

Затем следует обратить внимание на особенности дробления зиготы — полное, не совсем равномерное дробление, асинхронное. Дробление осуществляется в период, когда зародыш медленно продвигается по яйцеводу к матке. Например, продолжительность дробления зиготы у крупного рогатого скота 8 дней (4 дня в яйцеводу и 4 дня в матке). В

процессе дробления образуются бластомеры — клетки двух типов. Бластомеры, образующиеся на ранней стадии дробления зиготы, неодинаковы. Одни из них (темные и крупные) дают начало *эмбриобласту* и располагаются внутри зародыша, другие (светлые и мелкие) дают начало *трофобласту* и лежат на периферии. Дробление зиготы у плацентарных млекопитающих завершается образованием морулы, которая после ряда дроблений превращается в *бластодермический пузырек* (бластоцисту). Участок трофобласта, с которым соприкасается эмбриобласт, называется *рауберовым слоем*. Трофобласт обрастает эмбриобласт, и образуется вторичная полость, расположенная вне тела зародыша, заполненная жидкостью. Функцией его является питание зародыша за счет выделяемого слизистой оболочкой матки секрета — маточного молочка. Эмбриобласт является собственно зародышем, или зародышевым узелком, который в ходе дальнейшего развития уплощается и превращается в зародышевый диск с зародышевым узелком. Для закрепления материала по дроблению зиготы млекопитающих опишите рисунок 35.

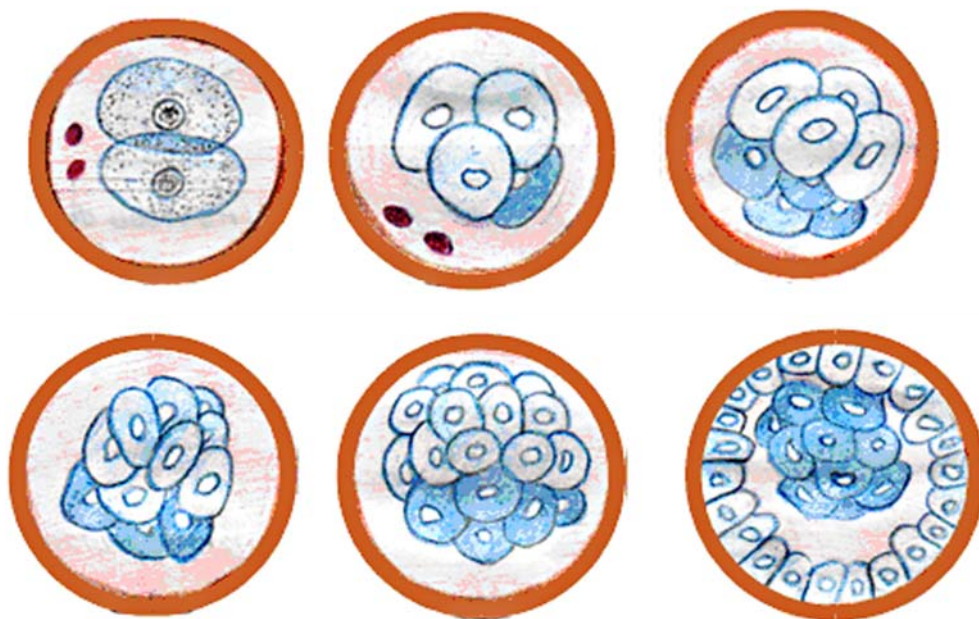


Рис. 35. Схема дробления зиготы млекопитающих:

1 — блестящая оболочка; 2 — полярные тельца; 3 — бластомеры; 4 — светлые бластомеры; 5 — темные бластомеры; 6 — трофобласт; 7 — эмбриобласт; 8 — морула; 9 — бластодермический пузырек; 10 — зародышевый узелок

Далее обратите внимание на гаструляцию. Она протекает так же, как у пресмыкающихся, птиц, низших млекопитающих, т.е. в два этапа: 1) деламинация; 2) перемещение и подворачивание (иммиграция). Подробно повторите дифференциацию зародышевых листков, которая протекает так же, как и у других позвоночных.

Как у птиц, так и у млекопитающих развитие плодных оболочек начинается с образования двух складок — туловищной и амниотической. Туловищная складка отделяет зародышевую часть от внезародышевой, смыкая

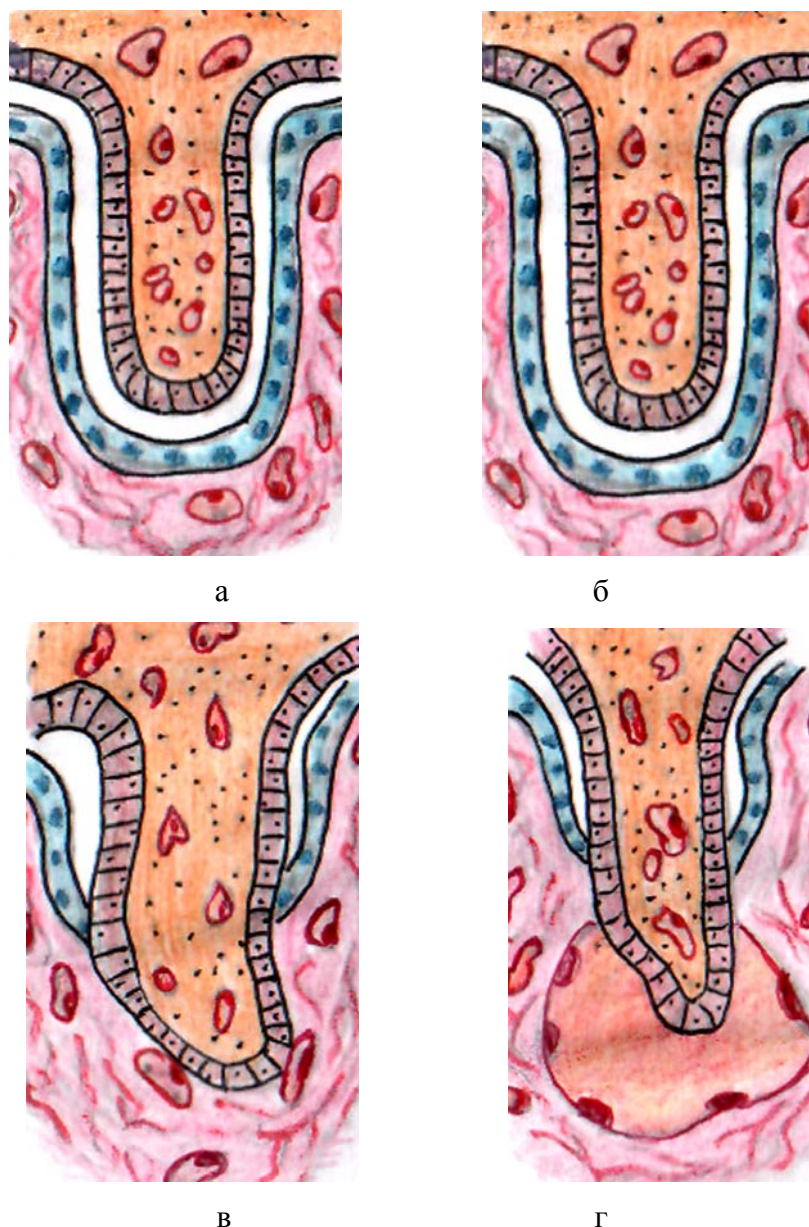
зародышевую энтодерму в кишечную трубку. Внезародышевая энтодерма входит в состав желточного мешка, который протоком остается связанным с кишечной трубкой. Амниотическая складка имеет два склона — внутренний и наружный. Поднимаясь над зародышем и срастаясь, из нее образуется две плодные оболочки — амнион и хорион. Хорион млекопитающих отличается от серозной оболочки птиц наличием на ее поверхности ворсинок, которые, внедряясь в слизистую оболочку матки, участвуют в образовании плаценты. Аллантаис появляется, как у птиц, в виде карманообразного выпячивания вентральной стенки задней кишки. В нем сильно разрастаются кровеносные сосуды. Аллантаис, срастаясь с хорионом, образует аллантахорион — наружную плодную оболочку; срастаясь с амнионом, образует аллантаамнион — внутреннюю плодную оболочку. Для закрепления материала опишите рисунок 36.



Рис. 36. Схема взаимоотношений плодных оболочек телят:

1 — хорион; 2 — аллантаис и мочевая жидкость; 3 — аллантаамнион; 4 — амниохорион; 5 — околоплодная жидкость; 6 — сердце; 7 — пупочные артерии; 7₁ — плацентарные артерии; 8 — печень; 9 — пупочная вена; 9₁ — плацентарные вены; 10 — граница между частью плодного пузыря из рогоплодовместилища и частью из свободного рога

Далее следует переходить к изучению типов плацент у разных видов животных. В основе классификации плацент лежат размещение ворсинок на аллантохорионе плода (диффузная — рассеянная, котиледонная — множественная, кольцевая — зональная, дискоидальная) и глубина внедрения ворсинок в слизистую оболочку матки (эпителиохориальная, десмохориальная, эндотелиохориальная, гемохориальная). При этом следует уяснить, что эти признаки взаимосвязаны. Изучите схему строения плаценты на рисунке 37.



а — ; б — ; в — ; г —

Рис. 37. Схема плаценты:

1 — эпителий хориона; 2 — эпителий стенки матки; 3 — соединительная ткань ворсинок хориона; 4 — соединительная ткань стенки матки; 5 — кровеносные сосуды ворсинок хориона; 6 — кровеносные сосуды стенки матки; 7 — материнская кровь

Знание строения плаценты у животных позволяет предвидеть действие на плод лекарственных веществ. Для закрепления данного материала заполните таблицу 18.

Таблица 18. Типы плацент у разных животных

Вид животного	По характеру расположения ворсинок на аллантохорионе плода	По степени внедрения ворсинок в слизистую оболочку матки
Корова		
Лошадь		
Свинья		
Коза		
Овца		
Собака		

Запомните, что плацента — это временный орган, формирующийся из хориона, аллантаоиса и слизистой оболочки матки. Плацента выполняет следующие функции: обмен веществ между плодом и матерью, гормональную, защитную, питательную, дыхательную, выделительную и др.

Вопросы для самопроверки

1. Опишите тип яйцеклетки у плацентарных млекопитающих.
2. В каком органе половой системы самок млекопитающих происходит оплодотворение?
3. Тип дробления зиготы плацентарных млекопитающих.
4. Что такое трофобласт и эмбриобласт?
5. Как происходит развитие плодных оболочек?
6. Какие функции выполняют плодные оболочки?
7. Перечислите внезародышевые органы млекопитающих.
8. Что такое плацента?
9. Назовите тип плаценты у коровы, свиньи, лошади, овцы, собаки по способу расположения ворсинок на аллантаохорионе и по степени погружения ворсинок в слизистую оболочку матки.

5. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ — УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ

Прежде всего, следует уяснить, что такое ткань.

Ткань — это филогенетически сложившаяся система гистологических элементов (клеток, волокон, межклеточного вещества), структур, сходных по строению, специализирующихся на выполнении определенных функций (пограничность, внутренний обмен, движение и возбудимость) и развивающихся из присущего им зародышевого материала. На этом основании выделяют четыре группы тканей: эпителиальные, соединительные (опорно-трофические или ткани внутренней среды), мышечные и нервную. Указанные ткани образуют органы, из которых построены системы организма. Таким образом, гистологическое строение и, следовательно, функция каждого органа обусловлены составом его тканей. При изучении той или иной группы или вида ткани следует запомнить: происхождение, строение, функцию, классификацию, в каких органах она встречается и какова ее роль в данном органе — ведущая или вспомогательная.

5.1. Эпителиальные ткани

- Морфологические признаки эпителиальной ткани.
- Морфологическая, генетическая и функциональная классификации эпителия.
- Морфофункциональные характеристики покровного и железистого эпителия.
- Морфофункциональные и гистогенетические особенности эпителия.
- Классификация экзокринных желез по их строению и характеру выделяемого секрета.
- Механизм секреторного процесса в железистых клетках.

Эпителиальная ткань — это совокупность дифферонов полярно дифференцированных клеток, тесно расположенных в виде пласта на базальной мембране, граничащих с внешней или внутренней средой, а также образующих большинство желез организма.

При изучении данной группы тканей обратите внимание, что это сборная группа тканей, широко распространенная в организме. Филогенетически эпителий — одна из наиболее древних тканей, первичной функцией которой была пограничная — ограничение организма от окружающей среды. В эволюции, в связи с усложнением строения организмов, развитие эпителиев привело к их многообразию, но, несмотря на это, все эпителиальные ткани сохранили ряд общих морфологических свойств, по которым их объединяют в единый тканевый тип.

Морфологические свойства эпителиальной ткани:

- 1) пограничное расположение (эпителии отделяют организм от внешней среды и вторичных полостей);
- 2) эпителий существует в виде пластов клеток (толщина пластов различна);

- 3) незначительные межклеточные пространства (практическое отсутствие межклеточного вещества, клетки плотно примыкают одна к другой и связаны межклеточными контактами — плотный, адгезивный, щелевой);
- 4) способность к регенерации;
- 5) полярная дифференцировка эпителиоцитов (базальный и апикальный полюсы);
- 6) базальная мембрана отделяет эпителий от подлежащей соединительной ткани;
- 7) отсутствие кровеносных сосудов (диффузный механизм питания);
- 8) пространственная организация (пласт, тяж, островок, фолликул, сеть).

Обратите внимание на то, что эпителиальные ткани построены только из клеток и нормально функционируют в виде пласта. Они всегда находятся на границе между внешней и внутренней средой, что и обуславливает их строение (апикальный и базальный полюсы) и *защитную* функцию. А также выполняют и другие функции: *транспортную* (газов O_2 и CO_2 через эпителий легких), *эндоцитоз* (в пеницитозе участвуют эпителиоциты почечных канальцев), *секреторную* (слизь, гормоны, ферменты), *барьерную* (разграничительную). Толщина пласта различна. При формировании пласта клетки скрепляются друг с другом при помощи специализированных клеточных структур — межклеточных контактов, которые служат для межклеточной коммуникации. Изучите основные типы межклеточных контактов: плотный, адгезивный (десмосома) и щелевой по рисунку 38.

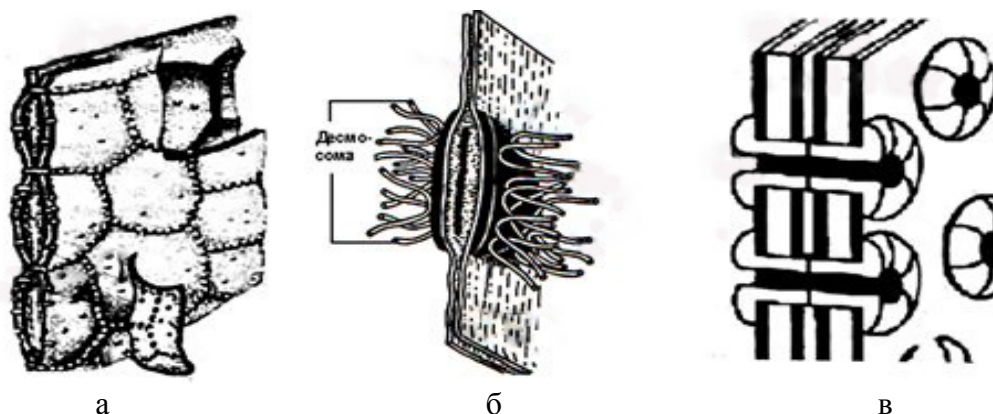


Рис. 38. Схема строения межклеточных контактов:

а — *плотный контакт*: 1 — плазматические мембраны двух смежных клеток; 2 — цепочки сшивающих трансмембранных белков двух смежных плазматических мембран (альвеолоциты, эндотелий, эпителий кишечника, клетки почечных канальцев, наружные клетки морулы, клетки трофобласта); *б* — *адгезивный контакт (десмосома)*: 1 — плазматические мембраны двух смежных клеток; 2 — тофиломенты; 3 — межклеточное пространство (многослойный плоский эпителий); *в* — *щелевой контакт*: 1 — плазматические мембраны двух смежных клеток; 2 — трансмембранные белки цилиндрической формы образуют канал между клетками (морула, вставочные диски миокарда, гладкомышечные клетки)

Далее изучите классификацию эпителиальных тканей. Запомните, что в основе *морфологической классификации* учитывают количество слоев клеток (одно- и многослойные). Если все клетки пласта связаны с базальной мембраной, эпителий *однослойный* (плоский, кубический, цилиндрический), *однорядный* (канальцы почек) и *многорядный* (воздухоносные пути). Если это условие не выполняется — эпителий *многослойный* (ороговевающий, неороговевающий и переходный).

Существует еще *генетическая классификация*, которая предусматривает происхождение эпителия из всех трех зародышевых листков. В зависимости от эмбрионального источника, различают эпителии эктодермального, мезодермального и энтодермального происхождения. Родственные виды эпителиев, развивающиеся из одного зародышевого листка, в условиях патологии могут подвергаться *метаплазии*, т.е. переходить из одного вида в другой. Например, в дыхательных путях эктодермальный эпителий при хронических бронхитах из однослойного реснитчатого может превратиться в многослойный плоский, который в норме характерен для ротовой полости и имеет также эктодермальное происхождение. В зависимости от места расположения и выполняемой функции (*функциональная классификация*), различают эпителий покровный, секреторный, всасывающий, сенсорный, выделительный, реснитчатый. Изучая морфофункциональную характеристику эпителиальных тканей, выделите структурные признаки разных видов эпителия и заполните таблицу 19.

Таблица. 19. Морфологические признаки эпителия

Структурные особенности	Однослойный эпителий	Многослойный эпителий
Тип эпителия		
Форма клеток		
Рядность		
Наличие процесса ороговения		
Отношение клеток к базальной мембране		

Проведите сравнительный анализ морфофункциональных особенностей покровного и железистого эпителиев (табл. 20).

Таблица 20. Сравнительная характеристика видов эпителия

Структурные признаки	Покровный эпителий	Секреторный эпителий
Положение в организме		
Специфические функции		
Характер регенерации		

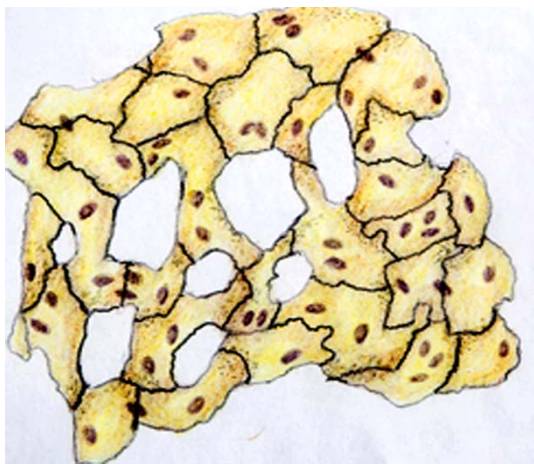
В организме животных эпителиальная ткань широко распространена. В большинстве органов, где она встречается, ей принадлежит ведущая функция. Поэтому следует четко помнить, какой вид эпителия встречается в том или ином органе, так как это тесно связано с функцией данного органа. Заполните таблицу 21, а также опишите рисунки 39-41.

Таблица 21. Морфофункциональная характеристика эпителиальной ткани

Виды эпителия	Происхождение	Локализация	Функция	Обновление
1	2	3	4	5
Однослойный				
Плоский				
Кубический				

Продолжение таблицы 22

1	2	3	4	5
Призматический				
Многорядный реснитчатый				
Многослойный плоский				
Ороговевающий				
Неороговевающий				
Переходный				



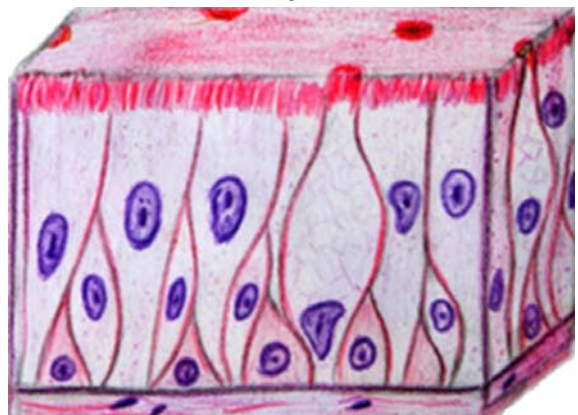
а



б



в



г

Рис. 39. Однослойный эпителий (× 280):

а — однослойный плоский эпителий (мезотелий) сальника собаки (вид сверху): 1 — границы клеток; 2 — ядра мезотелиоцитов; 3 — двухъядерные клетки; 4 — цитоплазма мезотелиоцитов; 5 — безъядерные пластинки; *б* — кубический эпителий почки крысы: 1 — границы клеток; 2 — ядра эпителиоцитов; 3 — апикальный полюс; 4 — базальный полюс; 5 — базальная мембрана; 6 — соединительная ткань; 7 — капилляры; *в* — призматический эпителий почки крысы, обозначения см. выше; *г* — однослойный многорядный призматический реснитчатый эпителий трахеи кошки: 1 — соединительная ткань; 2 — базальная мембрана; 3 — ядра вставочных клеток; 4 — мерцательные реснички; 5 — ядра призматических клеток; 6 — ядра бокаловидных клеток

Регенерация. Покровный эпителий, занимая пограничное положение, постоянно испытывает влияние внешней среды, поэтому эпителиальные клетки сравнительно быстро изнашиваются и погибают. Источником их восстановления являются стволовые клетки эпителия. Они сохраняют способность к делению в течение всей жизни организма. Размножаясь, часть вновь образованных клеток вступает в дифференцировку и превращается в эпителиоциты, подобные утраченным. Стволовые клетки в многослойных эпителиях находятся в базальном (зачатковом) слое, в многорядных эпителиях к ним относятся базальные клетки, в однослойных эпителиях они располагаются в определенных участках: например, в тонкой кишке — в эпи

телии крипт, в желудке — в эпителии ямок, а также шеек собственных желез и т.д. Высокая способность эпителия к физиологической регенерации служит основой для быстрого восстановления его в патологических условиях (репаративная регенерация).

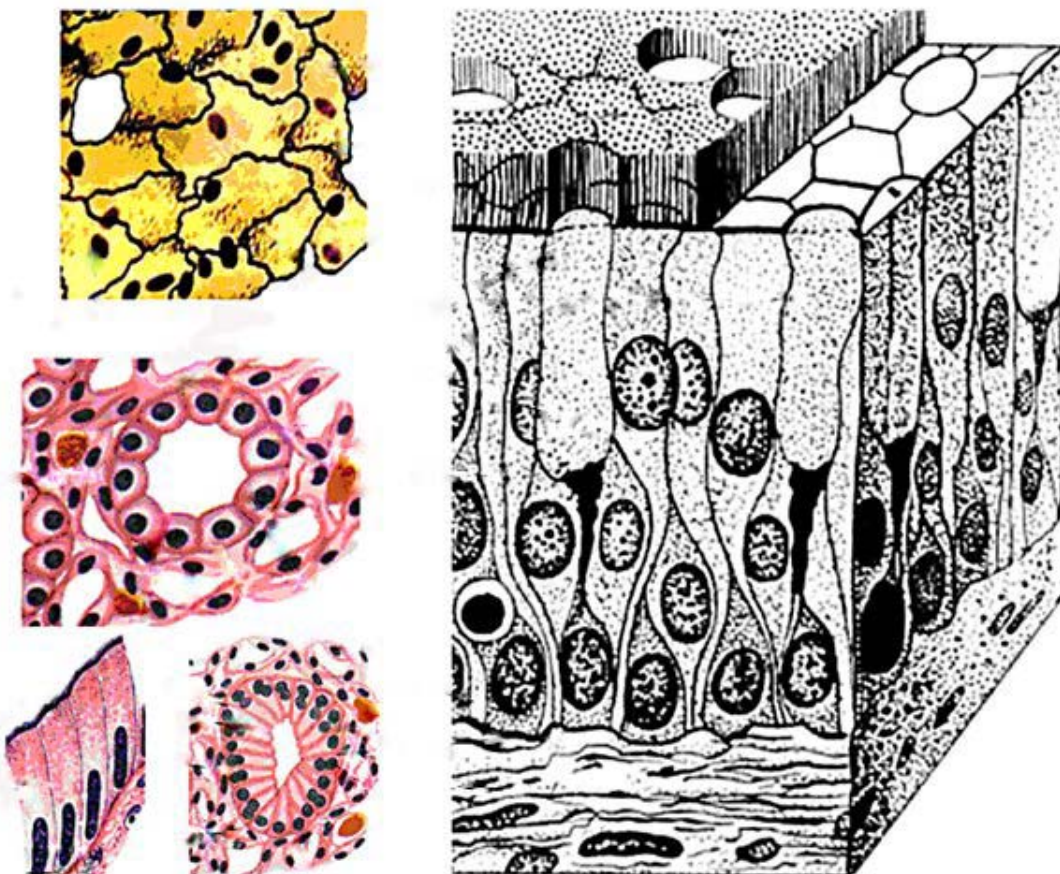


Рис. 40. Схема строения однослойного эпителия:

а — однослойный плоский эпителий сальника собаки: _____

_____ ;

б — однослойный одноклеточный кубический эпителий почки крысы:

_____ ;

в — однослойный реснитчатый (мерцательный) эпителий яйцевода кошки:

_____ ;

г — однослойный цилиндрический эпителий собирательных трубочек почки крысы:

_____ ;

е — однослойный многоядный призматический реснитчатый эпителий:

1 — соединительная ткань; 2 — базальная мембрана;

3 — ядра вставочных клеток; 4 — мерцательные реснички;

5 — ядра призматических клеток; 6 — ядра бокаловидных клеток

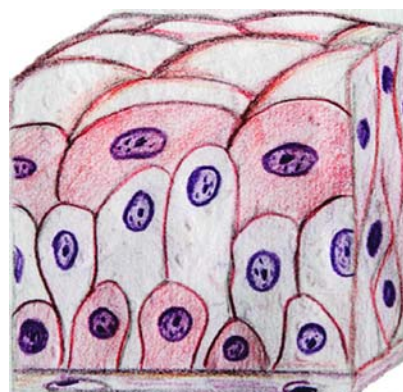
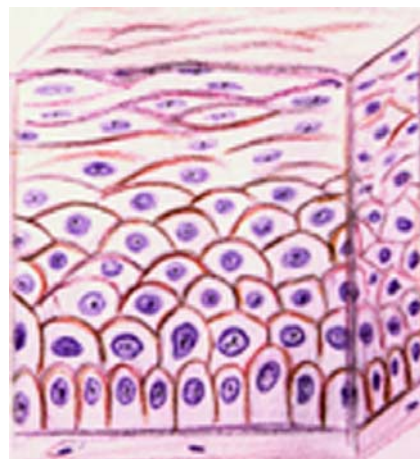
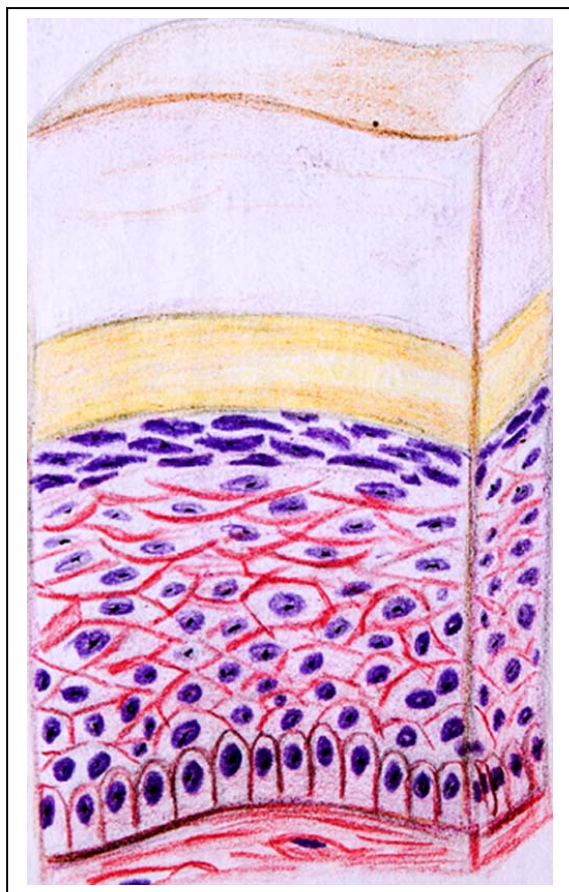


Рис. 41. Многослойный эпителий:

а — ороговевающий эпителий кожи пальца человека:

б — неороговевающий эпителий роговицы глаза телянка:

в — переходный эпителий слизистой оболочки мочевого пузыря свиньи:

Далее перейдите к изучению железистого эпителия — это широко распространенный тип эпителиальной ткани, так как он обладает секреторной функцией. Запомните, что железистый эпителий обладает всеми свойствами эпителиальных тканей, несмотря на то что часто не контактирует с внешней средой. Для железистых клеток характерны крупные размеры, крупные ядра и ядрышко, высокое содержание РНК и белка в цитоплазме. Через эпителиальные клетки осуществляются начальные и конечные этапы обмена веществ (всасывание и выделение). Поэтому ему принадлежит ведущая функция во всех экзокринных и эндокринных железах. Предшественники для синтеза диффундируют из кровеносных капилляров и поступают в секреторную клетку, содержащую хорошо развитые гранулярную эндоплазматическую сеть и комплекс Гольджи.

Мембрана секреторных пузырьков сливается с плазматической мембраной, и содержимое пузырьков выделяется из клетки. Процесс секреторного образования, или секреторный цикл, происходит в несколько фаз (рис. 42).

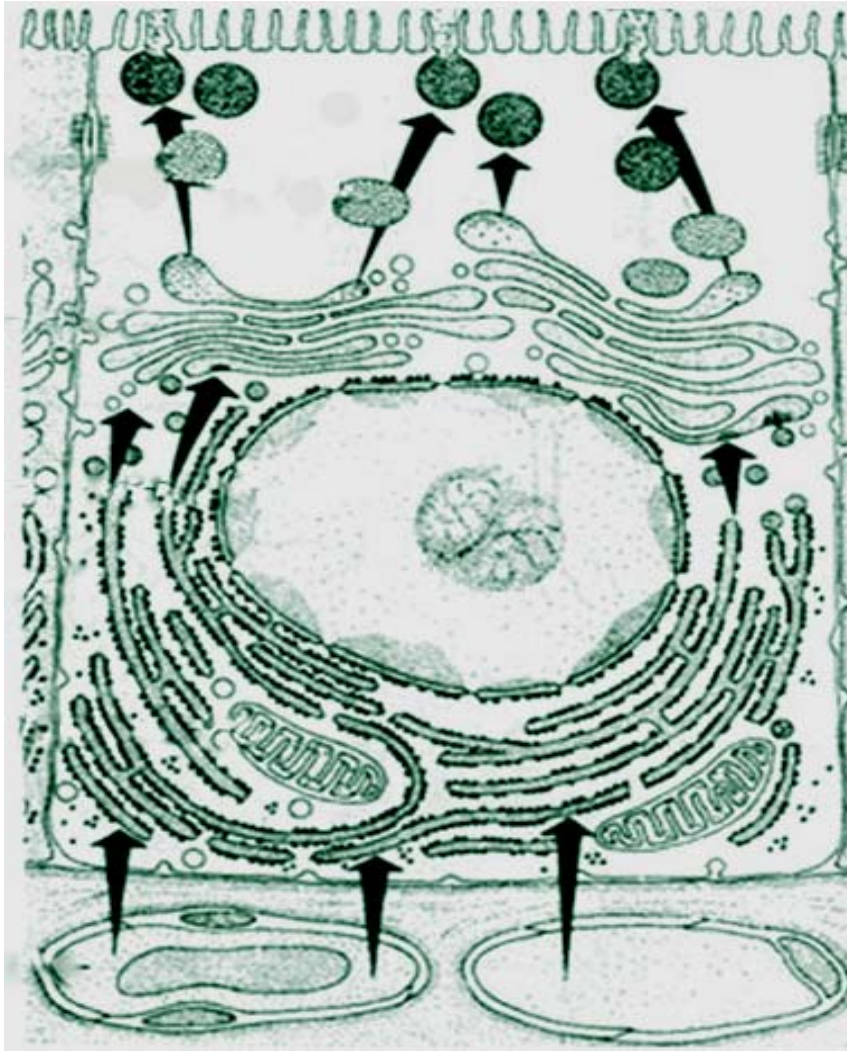


Рис. 42. Схема секреторной клетки:

1 — кровеносный капилляр; 2 — митохондрии; 3 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 4 — ядро секреторной клетки; 5 — аппарат Гольджи; 6 — секреторные пузырьки

Запомните основные процессы, происходящие в эти фазы.

1 фаза — накопление клеткой исходных продуктов (через базальный полюс в клетку поступают различные вещества органической и неорганической природы, которые используются в процессе синтеза секрета);

2 фаза — синтез секрета из поступивших продуктов в цитоплазматической сети (синтез белковых секретов происходит в гранулярной эндоплазматической сети, небелковых — в агранулярной);

3 фаза — оформление секрета в гранулы и накопление их в цитоплазме клетки (по цистернам цитоплазматической сети синтезированный продукт поступает в аппарат Гольджи, где происходит его конденсация и упаковка в виде гранул, зерен, вакуолей. После этого вакуоль с порцией секрета отшнуровывается от аппарат Гольджи и перемещается к апикальному полюсу клетки);

4 фаза — выведение секрета (экструзия) происходит по мерокриновому, апокриновому и голокриновому типам секреции.

При *мерокриновом* типе секреции железистые клетки полностью сохраняют свою структуру (например, клетки слюнных желез). При *апокриновом* типе секреции происходит частичное разрушение железистых клеток. Отмечают макроапокриновую секрецию (когда с секретом отторгается апикальная часть клетки) и микроапокриновую (когда отторгаются верхушки микроворсинок, например, клеток молочных желез). Определите типы секреции и опишите их механизм на рисунке 43.

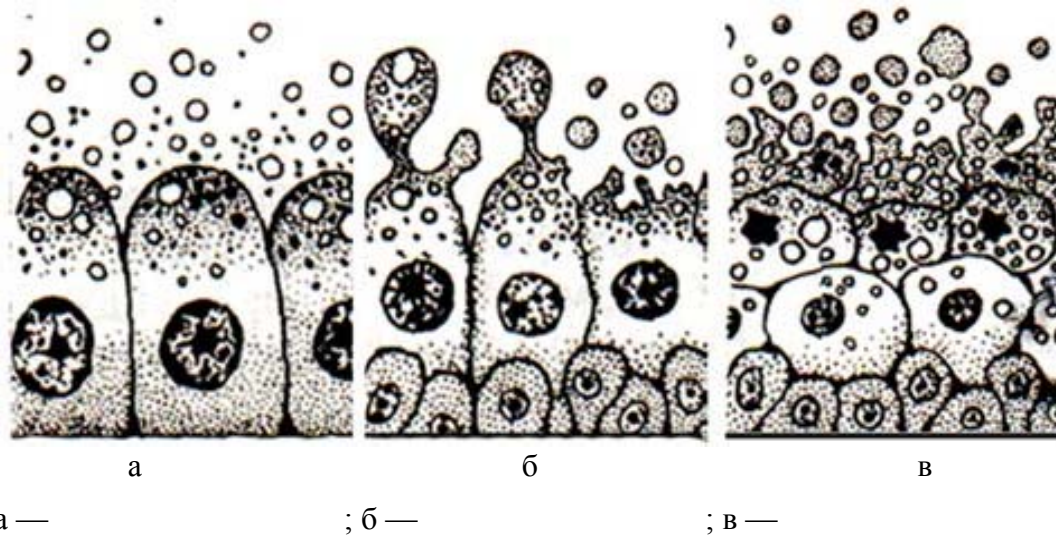


Рис. 43. Различные типы секреции:

1 — малодифференцированные клетки; 2 — перерождающиеся клетки; 3 — разрушающиеся клетки

Например, секреторный цикл бокаловидной клетки в многоклеточном организме продолжается около 30 минут. Опишите строение секреторной клетки на рисунках 44-45.

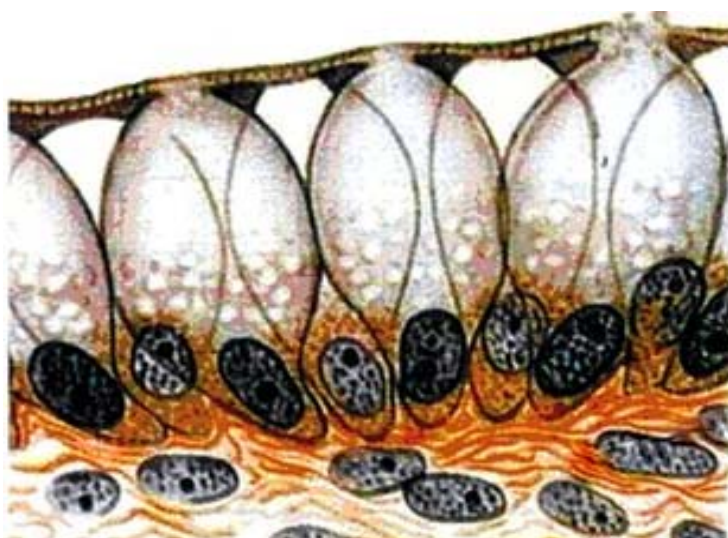


Рис. 44. Бокаловидные клетки (одноклеточные железы) в эпителии толстой кишки кошки (× 600):

1 — клеточные ворсинки; 2 — гранулы слизистого секрета

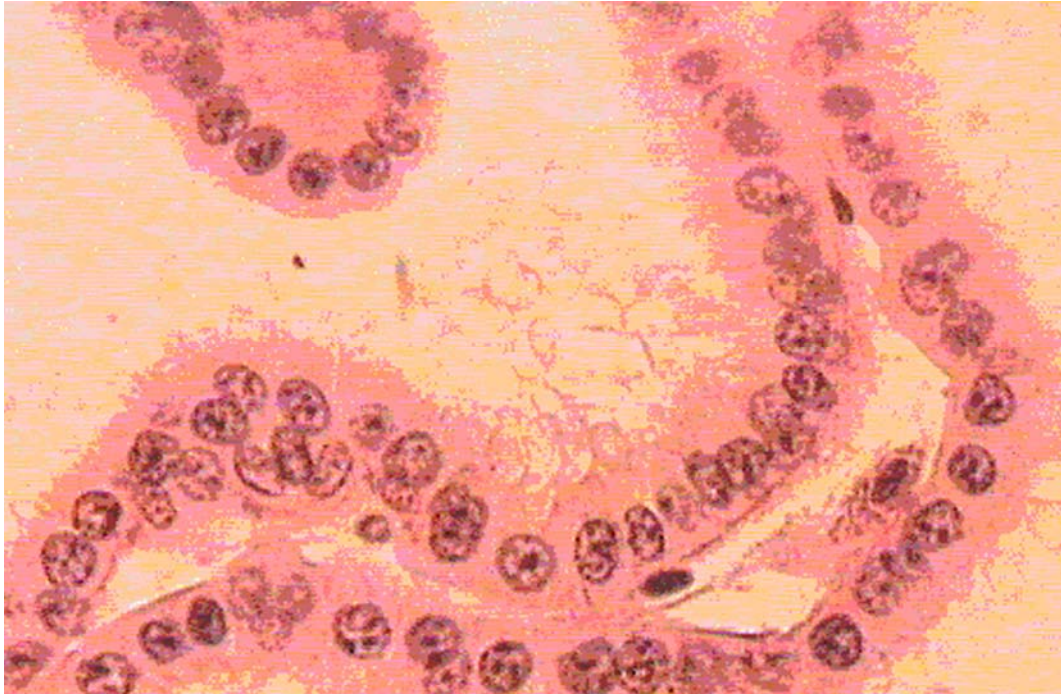


Рис. 45. Железистый эпителий.

Зеленая железа рака (× 280):

1 — кровеносный капилляр; 2 — базальная мембрана; 3 — железистые клетки; 4 — ядро железистой клетки; 5 — ядрышко в ядре железистой клетки; 6 — глыбки хроматина в ядре; 7 — секреторные пузырьки в альвеоле

Затем изучите классификацию экзокринных желез по критериям: форма (*альвеолярная, трубчатая, альвеолярно-трубчатая*) и ветвление секреторного отдела (*разветвленная, неразветвленная*), ветвление выводного протока — *простые* (проток не ветвится) и *сложные* (проток ветвится), тип секрета — *серозные* (белковые), *слизистые* и *белково-слизистые*. Все железы в организме, в зависимости от характера поступающего секрета в ту или иную среду, подразделяют на экзокринные и эндокринные. Запомните основные отличия экзокринных и эндокринных желез. Экзокринные железы вырабатывают секрет, предназначенный для выделения на поверхность кожи и слизистых оболочек, т.е. выделяют во внешнюю среду. Они окружены соединительнотканной капсулой и содержат соединительнотканные перегородки — септы или трабекулы, разделяющие железу на доли и более мелкие дольки. *Экзокринные железы* состоят из секреторных отделов и выводных протоков (паренхима органа), а окружающие и поддерживающие их соединительнотканные элементы формируют строму железы. *Эндокринные железы* не имеют выводных протоков и вырабатывают гормоны, поступающие во внутреннюю среду организма (кровь). Строение желез опишите на рисунке 46.

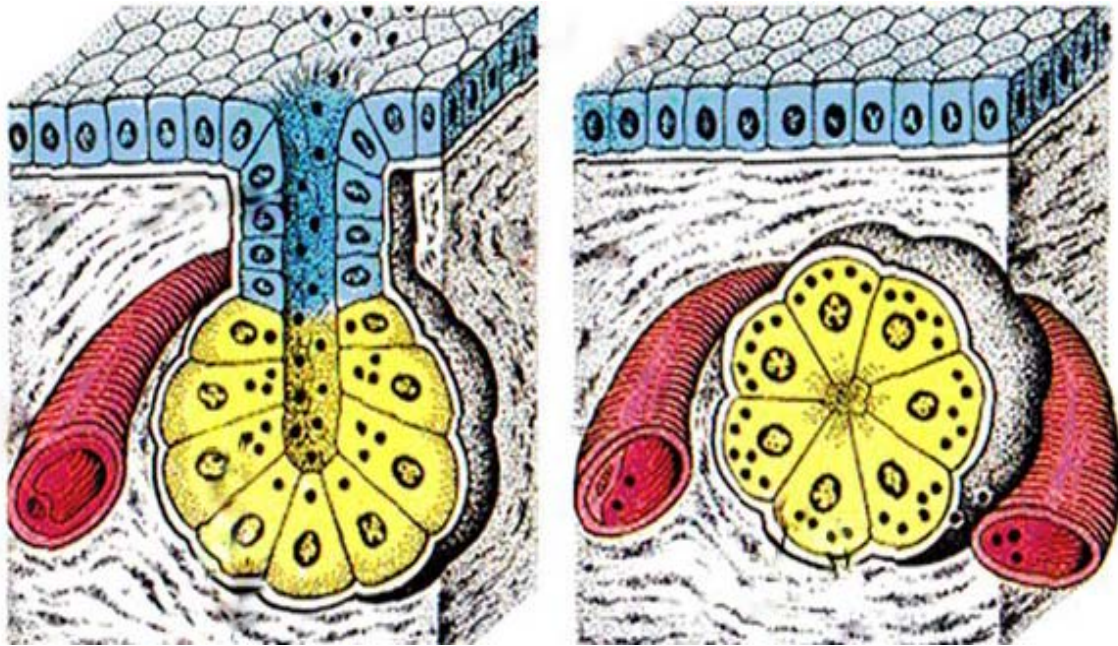


Рис. 46. Схема строения экзокринных и эндокринных желез:

a — экзокринная железа; *б* — эндокринная железа: 1 — концевой (секреторный) отдел; 2 — секреторные гранулы; 3 — выводной проток экзокринной железы; 4 — покровный эпителий; 5 — соединительная ткань; 6 — кровеносный сосуд

По строению экзокринные железы подразделяются на следующие виды, которые следует запомнить (рис. 47-48).

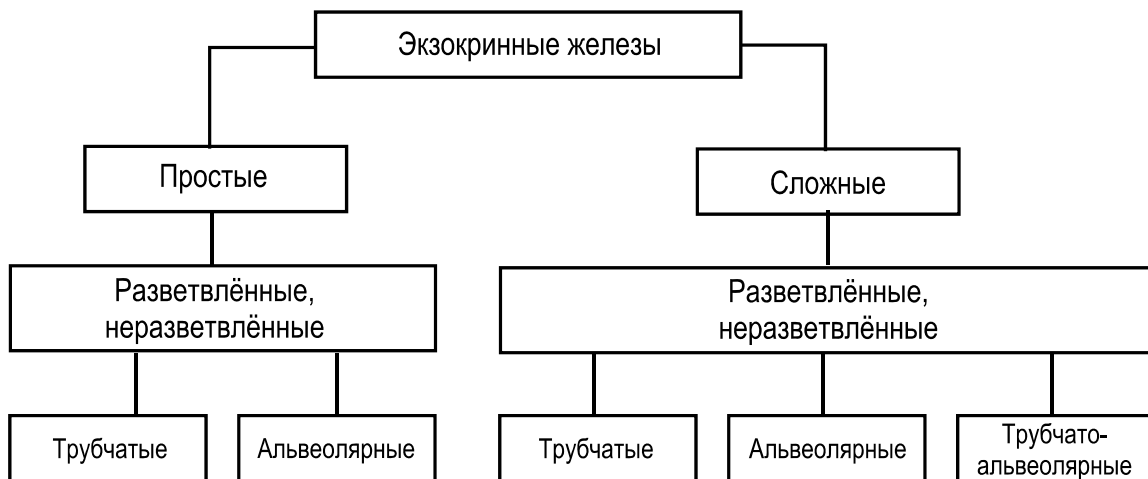


Рис. 47. Схема классификации экзокринных желез

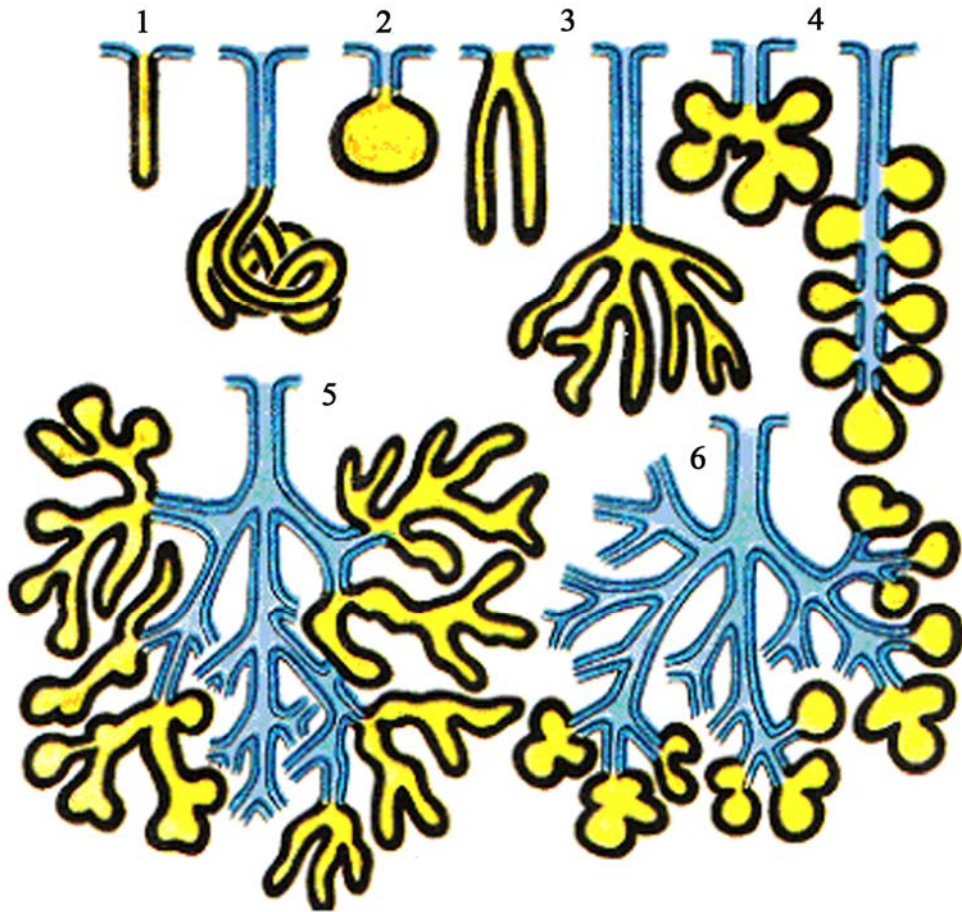


Рис. 48. Разновидности экзокринных желез:

1 — простые трубчатые железы с неразветвленными концевыми отделами; 2 — простая альвеолярная железа с неразветвленным концевым отделом; 3 — простые трубчатые железы с разветвленными концевыми отделами; 4 — простые альвеолярные железы с разветвленными концевыми отделами; 5 — сложная альвеолярно-трубчатая железа с разветвленными концевыми отделами; 6 — сложная альвеолярная железа с разветвленными концевыми отделами

Запомните, химический состав секрета может быть различным, в связи с этим экзокринные железы подразделяются на *белковые* (серозные), *слизистые*, *белково-слизистые*, *сальные*, *солевые* (потовые, слезные и др.).

В смешанных слюнных железах могут присутствовать два вида секреторных клеток — белковые и слизистые. Они образуют белковые, слизистые и смешанные концевые отделы (белково-слизистые). Чаще всего в состав секреторного продукта входят белковые и слизистые компоненты лишь с преобладанием одного из них. Для закрепления знаний по классификации и строению экзокринных желез заполните таблицу 22.

Таблица 22. Признаки классификации экзокринных желез

Части желез	Железы			
	простые	сложные	разветвленные	неразветвленные
Выводной проток ветвится				
Выводной проток не ветвится				
В проток открывается один концевой отдел				
В проток открывается несколько концевых отделов				

Вопросы для самопроверки

1. Что такое ткань?
2. Перечислите морфологические признаки эпителиальных тканей.
3. Как классифицируют по строению покровный эпителий?
4. Из каких зародышевых листков образуются в эмбриогенезе различные виды эпителия?
5. Охарактеризуйте основные виды покровного эпителия.
6. Из каких слоев состоит многослойный ороговевающий эпителий?
7. Какие типы клеток различают в составе многослойного эпителия?
8. Назовите основные фазы секреторного процесса.
9. Назовите способы выведения секреторных продуктов из железистых клеток.
10. Из каких отделов состоят экзокринные железы?
11. На каких особенностях строения экзокринных желез основана их морфологическая классификация?

5.2. Ткани внутренней среды, или опорно-трофические ткани

- Эмбриональный гистогенез опорно-трофических тканей.
- Разновидности соединительной ткани.
- Морфофункциональная характеристика крови как ткани.
- Роль соединительной ткани в создании внутренней среды организма и выполнении основных функций — трофической, механической и защитной.
- Классификация соединительной ткани.
- Функции клеток соединительной ткани.
- Разновидности хрящевой ткани по структурным особенностям межклеточного вещества и её гистофункциональные особенности.
- Отличие пластинчатой костной ткани от грубоволокнистой и их гистофункциональные особенности.
- Основные этапы гистогенеза и регенерации хрящевой и костной тканей.

В эту группу входят ткани, которые объединяют все остальные ткани в органы, а органы — в системы. Онтогенетически опорно-трофические ткани у млекопитающих появляются очень рано. В отличие от эпителия, эти ткани имеют единый источник происхождения (мезенхима). Они никогда не соприкасаются с внешней средой, поэтому их еще называют тканями внутренней среды (рис. 49). Общим морфологическим признаком всех разновидностей этой группы является то, что в состав ее входят не только клетки, волокна, но и межклеточное вещество, которое преобладает над клетками. Все ткани характеризуются сильным развитием межклеточного вещества и возникают из мезенхимы, генетически очень близки друг другу. В эту группу входит самое большое количество видов тканей по внешнему виду и консистенции, но их объединяет происхождение, расположение и состав. Классификация этой группы тканей основывается на выполняемой функции.

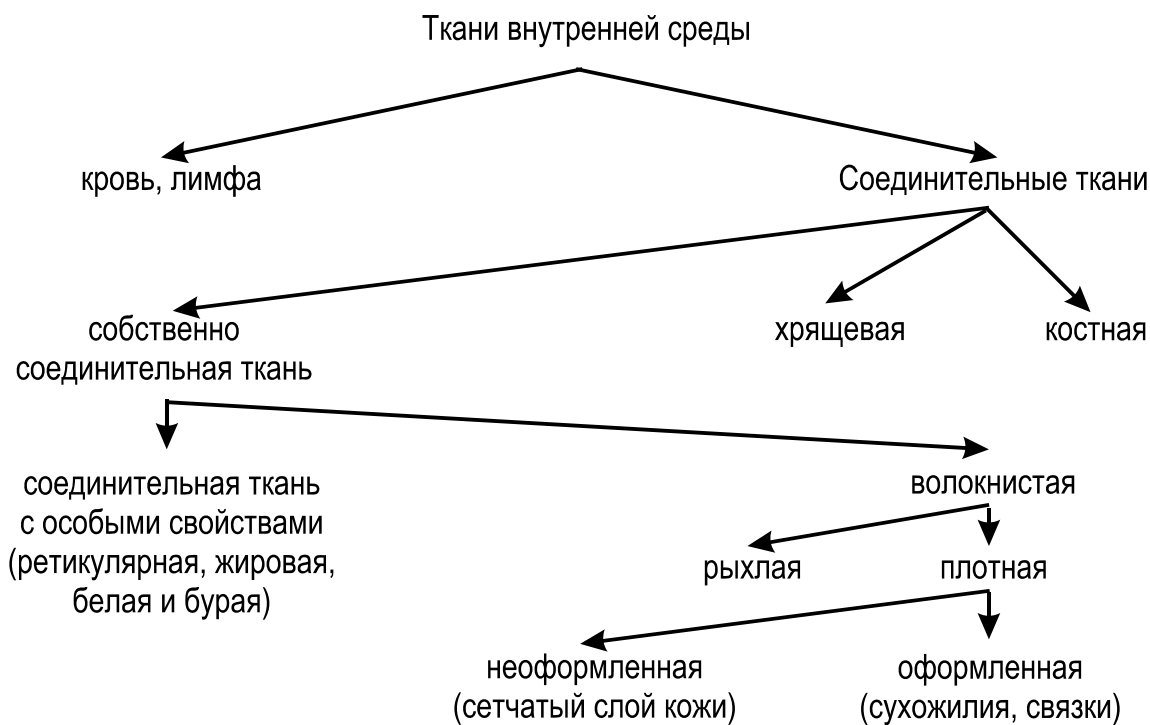


Рис. 49. Классификация тканей внутренней среды

В группе выделяют четыре подгруппы, выполняющие:

- 1) специальные функции — мезенхима, ретикулярная ткань, эндотелий;
- 2) преимущественно трофическую и защитную функции — кровь и лимфа;
- 3) смешанную функцию (трофику, защиту и опору) — рыхлая соединительная и жировая ткани;
- 4) опорную функцию — плотная соединительная, хрящевая и костные ткани.

Таким образом, эти ткани осуществляют обмен веществ внутри организма, выполняют трофическую (т.е. обеспечивают питанием другие клетки, другие ткани), защитную функции (обеспечивают создание иммунитета в организме) и формируют опоры для всех органов (stroma в паренхиматозных, скелет, связки, сухожилия).

Подробно изучите морфофункциональную характеристику тканей этой группы.

Мезенхима — это зародышевая ткань, является родоначальницей всех видов опорно-трофических тканей. Она существует только на ранней стадии эмбрионального развития. У эмбриона заполняет все промежутки между зародышевыми листками, хордой, нервной трубкой. Образуется она путем выселения клеток, главным образом, из мезодермы и в меньшей степени — из других зародышевых листков. Мезенхима построена из клеток и основного вещества. Клетки имеют форму неправильной звезды. Строение мезенхимы синцитиальное (сетевидное). Ме-

Мезенхима у зародыша начинает функционировать как трофическая ткань. Мезенхимные клетки, дифференцируясь, превращаются в блуждающие подвижные клетки, а они и выполняют трофическую и защитную функции. В последующем трофическая функция совершенствуется. Питательные вещества перемещаются по телу зародыша при помощи кровеносного русла. Однако мезенхима не перестает участвовать в обмене веществ. Мезенхимные клетки питательные вещества от кровеносных сосудов передают к потребляющим клеткам. Опишите рисунок 50.

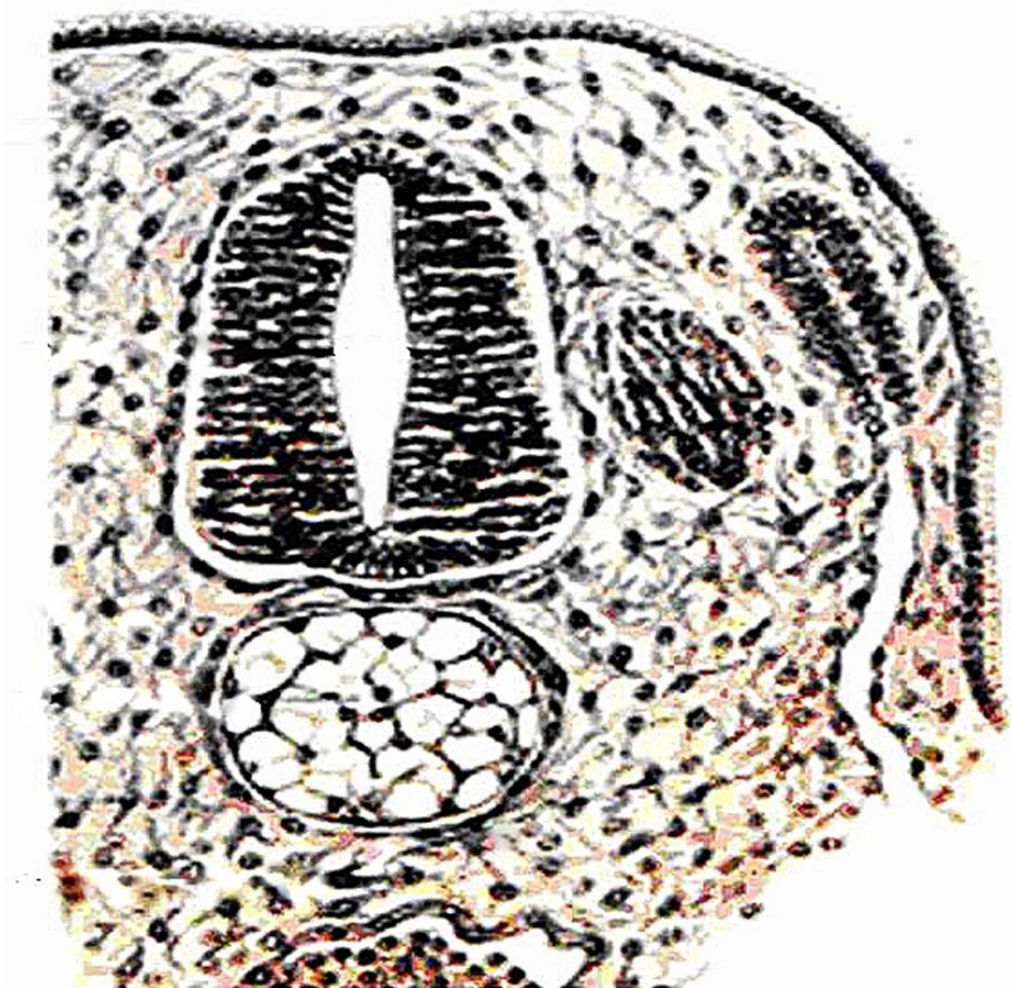


Рис. 50. Мезенхима зародыша курицы (98 часов инкубации) (× 400):

1 — эктодерма; 2 — клетки мезенхимы; 3 — нервная трубка; 4 — хорд; 5 — сегментированная мезодерма; 6 — кровеносный сосуд

Эндотелий близок к ретикулярной ткани, с которой объединяется в ретикуло-эндотелиальную систему. Он выстилает просвет кровеносных и лимфатических сосудов полости сердца. Обладает противосвертывающими и фагоцитарными свойствами, возникает из мезенхимы одновременно с первичными клетками крови. Ткань построена из эндотелиоцитов. Эндотелиоцит может быть достаточно крупным, чтобы

полностью охватить капилляр, но обычно он не достигает таких размеров, поэтому на поперечных срезах стенки капилляра можно наблюдать соединения двух клеток плотными межклеточными контактами. Клетки плоские, вытянутые по длине сосуда, с 1-2 ядрами и многочисленными пиноцитозными пузырьками. Клетки размножаются и участвуют в регенерации, замещая погибшие клетки.

На рисунке 51 изображена дифференцировка клеток мезенхимного островка в сторону эндотелия и первичных кровяных клеток. Опишите клеточный состав на этом рисунке.



Рис. 51. Поперечный срез кровеносного островка зародыша кролика 8 ½ дней (× 100):

1 — эндотелий; 2 — первичные кровяные клетки; 3 — мезенхимные клетки; 4 — просвет сосуда; 5 — эпителий энтодермы; 6 — округляющаяся эндотелиальная клетка; 7 — образованная мезенхимная клетка; 8 — митоз первичной кровяной клетки

Кровь является циркулирующей по кровеносным сосудам жидкой тканью. Кровь — непрозрачная, вязкая жидкость, солоноватого вкуса и своеобразного запаха. Различают кровь:

- артериальную (ярко-красного цвета, насыщенная O_2);
- венозную (темно-вишневого цвета, насыщенная CO_2);

- голодную (обедненная питательными веществами);
- дефибринированную (искусственно лишенная фибриногена, используется в лабораторных исследованиях);
- периферическую (кровь, циркулирующая по сосудам вне кровеносных органов);
- плацентарную (кровь плода, циркулирующая по сосудам плаценты).

Функции крови:

1. Трофическая (доставка органам питательных веществ).
2. Дыхательная (перенос кислорода из легких во все органы и углекислоты из органов в легкие).
3. Экскреторная, или выделительная (удаление и транспортировка в почки продуктов обмена веществ).
4. Защитная (обеспечение гуморального и клеточного иммунитета, свертывание крови при травмах). Лейкоциты способны поглощать и переваривать микробы и другие инородные тела, поступающие в организм, поэтому и были названы фагоцитами. Фагоцитарную способность лейкоцитов называют клеточным иммунитетом. В плазме крови в ответ на поступление в организм инородных веществ (антигенов) появляются особые химические соединения (антитела). Эти белковые вещества вырабатываются лимфоцитами и плазмочитами. Их подразделяют на антитоксины (обезвреживают ядовитые вещества, выделяемые микробами), агглютинины (вызывают склеивание микроорганизмов), лизины (растворяют микроорганизмы), преципитины (вызывают осаждение чужеродных белков). Наличие антител в организме обеспечивает его гуморальный иммунитет.
5. Терморегулирующая (регулирует температуру тела).
6. Гомеостатическая (кровь поддерживает постоянство внутренней среды организма, регулирует кислотно-щелочной баланс, кислотно-щелочное равновесие).
7. Транспортная (переносит газы, питательные вещества, гормоны, белки, ионы, продукты обмена).
8. Гемокоагуляционная (кровь содержит тромбоциты и плазменные факторы свертывания, при нарушении целостности сосудистой стенки образуется тромб, препятствующий потере крови).

Кровь состоит из двух основных компонентов — плазмы и взвешенных в ней форменных элементов — эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок (рис. 52). Плазма составляет 55-60% объема крови, а форменные элементы — 40-45%.

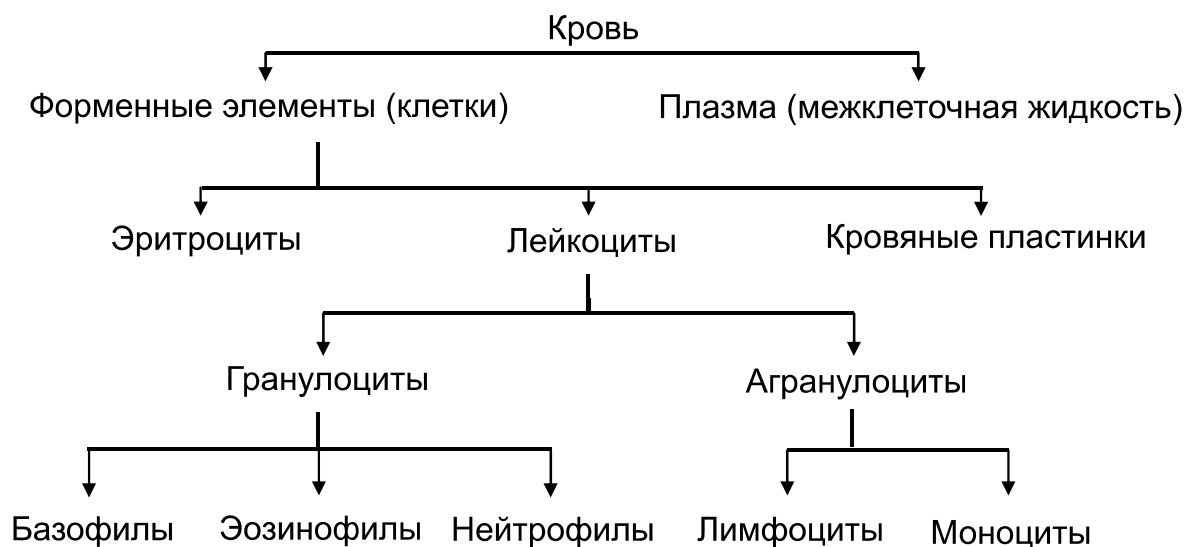


Рис. 52. Основные компоненты крови

Плазма — межклеточное вещество жидкой консистенции, состоит из воды (90%), органических (9%, из них белки — 6%) и неорганических (1%) веществ. Среди сотен различных белков плазмы выделяют три основных группы: белки системы свертывания крови, участвующие в иммунных реакциях, транспортные. Характерная особенность плазмы крови — это способность свертываться, которая обуславливается присутствием в ней белка фибриногена. На рисунке 53 определите и подпишите форменные элементы крови.

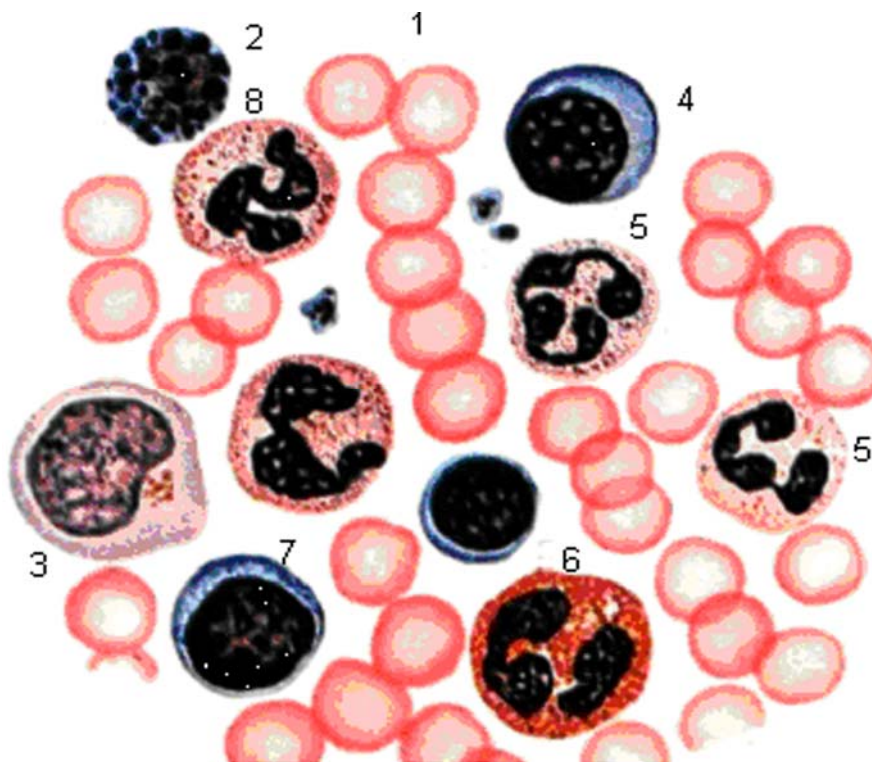


Рис. 53. Кровь крупного рогатого скота:

1 — ; 2 — ; 3 — ; 4 — ;
 5 — ; 6 — ; 7 — ;

Изучая форменные элементы крови, обратите внимание на количество тех или иных видов клеток у сельскохозяйственных животных, где образуются новые и разрушаются старые клетки; на их роль в организме, где выполняют свои функции эритроциты и лейкоциты. Изучив строение эритроцитов по учебнику, где подробно описан данный материал, заполните таблицу 23.

Таблица 23. Морфологическая характеристика эритроцитов крови

Функциональные проявления	Молодые формы эритроцитов (ретикулоциты)	Зрелые эритроциты
Наличие (отсутствие) зернисто-сетчатых структур в цитоплазме клеток		
Органеллы, представляющие белоксинтезирующую систему		
Наличие процесса синтеза гемоглобина		
Органеллы, присутствующие в клетках		
Органы, в которых образуются новые клетки		
Органы, в которых разрушаются старые клетки		
Продолжительность жизни клеток		
Основные белки плазмалеммы		
Вещества, для которых мембрана легко проницаема		
Внутреннее содержание зрелых эритроцитов		
Понятие гемолиза		
Расшифровка СОЭ		
Наличие ядра (есть или нет)		

При изучении лейкоцитов обратите внимание, что это ядерные клетки шаровидной формы. Встречаются в меньшем количестве, чем эритроциты. На 1 мм³ крови их приходится от 3 до 18 тысяч (у птиц — свыше 30 тысяч). Лейкоциты имеют неполный набор органелл (центросома, митохондрии), часто встречаются включения гликогена (лошадь, свинья), иногда жировые, богатые ферментами. В цитоплазме лейкоцитов находятся гранулы, поэтому различают гранулоциты (зернистые) и агранулоциты (незернистые). Запомните классификацию лейкоцитов. Гранулоциты (нейтрофилы, базофилы, эозинофилы) содержат специфические и азурофильные гранулы. Агранулоциты (моноциты, лимфоциты) содержат только азурофильные гранулы.

Заострите внимание на классификации лимфоцитов. Ранее лимфоциты подразделяли на различные категории по их величине (малые, средние и большие). Значительно важнее их функциональная классификация, по которой выделяют следующие типы клеток: В-лимфоциты, Т-лимфоциты и НК-клетки (нулевые лимфоциты). В-лимфоциты образуются в костном мозгу и дифференцируются в плазматические клетки, их главная функция — участие в выработке антител, т.е. обеспечение гуморального иммунитета. Т-клетки образуются из стволовых костного мозга, а созревают в тимусе. Они имеют специфические рецепторы, способные распознавать и связывать антигены, участвовать в иммунных реакциях. Основными функциями Т-лимфоцитов являются обеспечение реакций клеточного иммунитета и регуляция гуморального иммунитета. Среди Т-лимфоцитов выделено несколько функциональных групп: Т-хелперы, Т-супрессоры, Т-киллеры. Нулевые лимфоциты не имеют поверхностных маркеров на плазмалемме, характерных для В- и Т-лимфоцитов. Их расценивают как резервную популяцию недифференцированных лимфоцитов. Подробную характеристику В-лимфоцитов и различных групп Т-лимфоцитов, их участие в реакциях иммунитета, а также других форм лейкоцитов, кровяных пластинок прочитайте в учебнике [1, с. 125-142]. Для закрепления материала по лейкоцитам заполните таблицу 24. Кровяные пластинки участвуют в свертывании крови и восстановлении целостности стенок сосуда, секретировав ангиогенные факторы.

Вам, как будущим ветеринарным врачам, необходимо запомнить, что изменяющаяся потребность в отдельных типах лейкоцитов отражается в увеличении (*цитозы*, иногда *филии*) или уменьшении (*пении*) их числа в циркулирующей крови. Например, при острых бактериальных инфекциях в крови увеличивается число нейтрофилов (*нейтрофильный лейкоцитоз*). При вирусных и хронических инфекциях происходит увеличение числа лимфоцитов (*лимфоцитопоз*), при паразитарных инфекциях — *эозинофилия*.

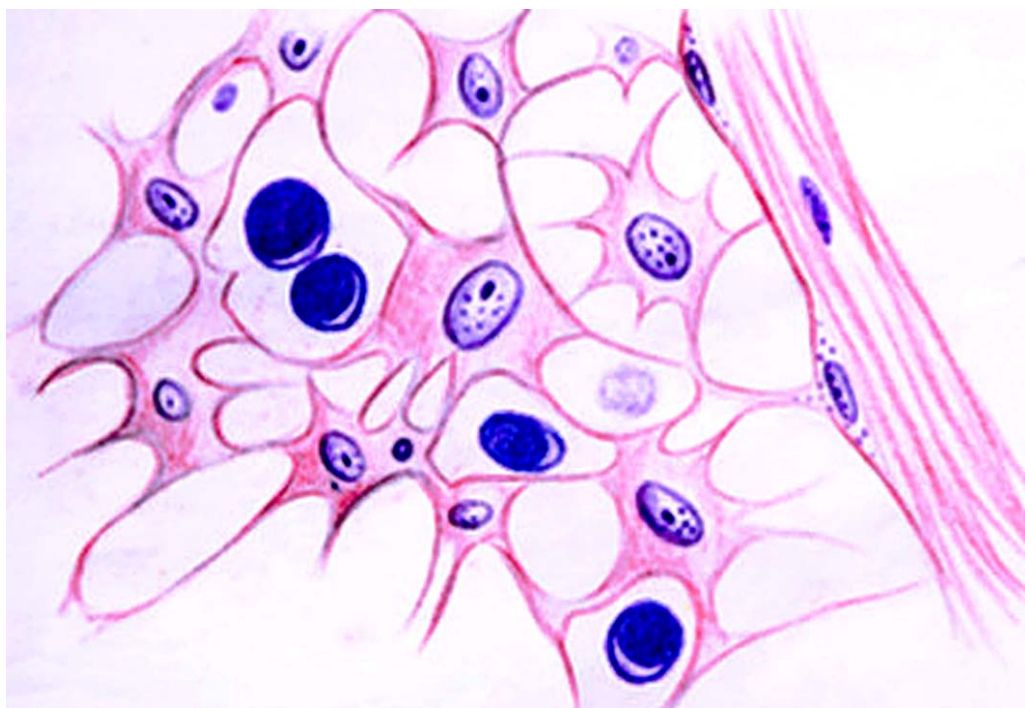
Таблица 24. Морфологическая характеристика лейкоцитов крови

Клетки крови	Содержание		Размеры и форма ядра	Структура цитоплазмы (гранулы)	Органеллы	Функции
	всего в 1 мм ³	%				
Эозинофилы						
Базофилы						
Нейтрофилы						
Лимфоциты						
Моноциты						

Самостоятельно изучите кроветворение у плода (эмбриональное кроветворение) и во взрослом организме (постэмбриональное кроветворение) по учебнику.

Лимфа представляет собой слегка желтоватую жидкость белковой природы, протекающую в лимфатических капиллярах и сосудах. Она состоит из плазмы и форменных элементов. По химическому составу лимфаплазма близка к плазме крови, но содержит меньше белков. Форменные элементы представлены главным образом лимфоцитами (98%), а также моноцитами и другими видами лейкоцитов. Состав лимфы постоянно меняется. Различают лимфу периферическую (до лимфатических узлов), промежуточную (после прохождения через лимфатические узлы) и центральную (лимфу грудного и правого лимфатического протока). Процесс лимфообразования тесно связан с поступлением воды и других веществ из крови в межклеточные пространства и образованием тканевой жидкости.

Ретикулярная ткань (рис. 54) широко распространена в организме, но особенно богаты ею кроветворные органы: селезенка, красный костный мозг, тимус, лимфатические узлы, миндалины, солитарные фолликулы, пейеровы бляшки. Также ретикулярная ткань окружает синусоиды печени. Имеет сетевидное строение и состоит из отростчатых ретикулярных клеток и ретикулярных волокон. Большинство ретикулярных клеток связано с ретикулярными волокнами и стыкуются друг с другом отростками, образуя трехмерную сеть. Клеткам свойствен хорошо выраженный фагоцитоз.



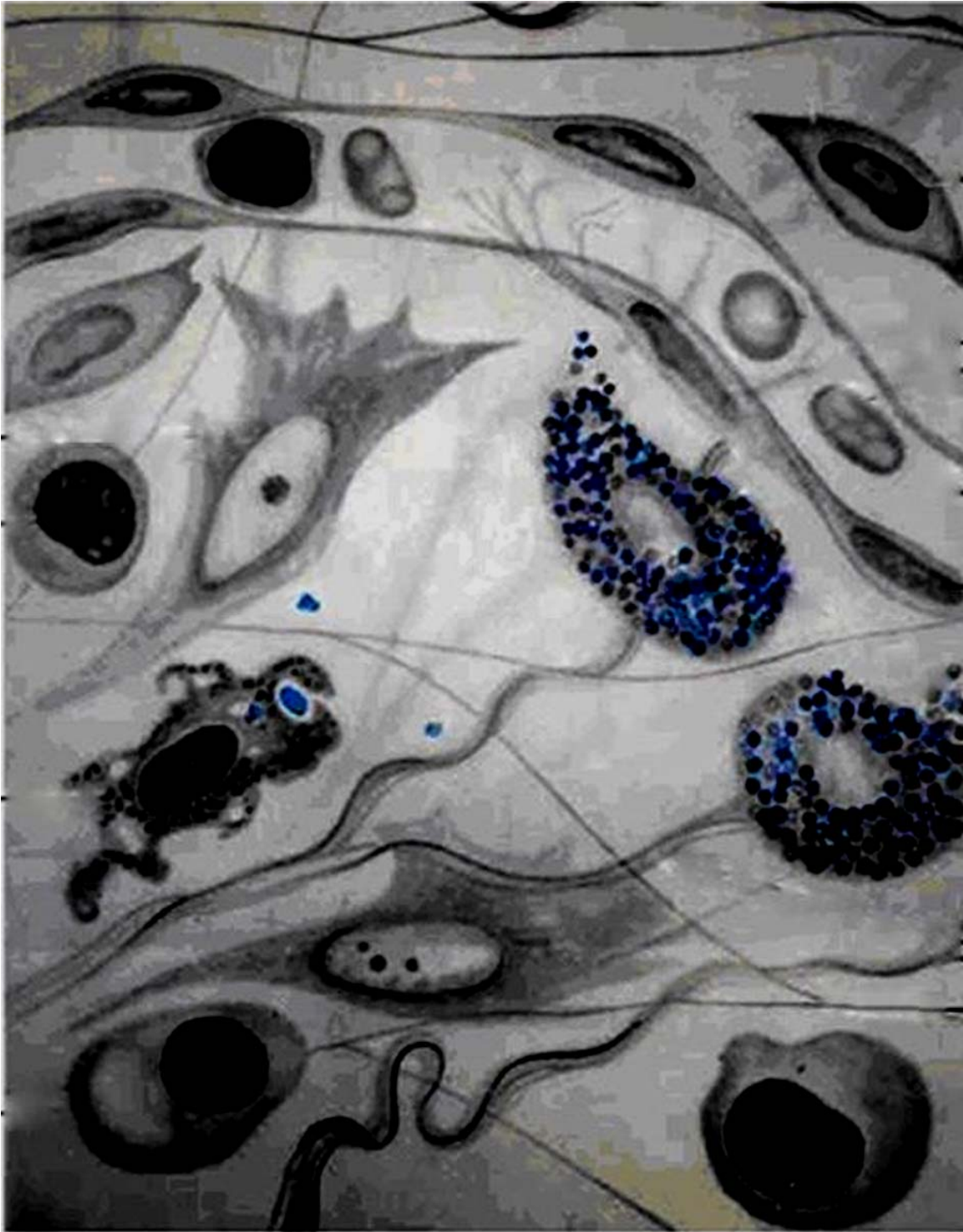
**Рис. 54. Ретикулярная ткань
лимфатического узла кошки (× 400):**

1 — клетки ретикулярной ткани; 2 — клетки крови в петлях ретикулярной ткани

Ретикулярная ткань образует строму в кроветворных органах и микроокружение для развивающихся клеток крови. Ретикулярные волокна — это продукт синтеза ретикулярных клеток. Они обнаруживаются при импрегнации солями серебра, поэтому называются еще аргирофильными (от греч. *argentum* — серебро). Эти волокна устойчивы к действию слабых кислот и щелочей и не перевариваются трипсином.

Жировая ткань — это скопление жировых клеток, встречающихся во многих органах. Различают белую и бурую. Клетки жировой ткани — адипоциты (липоциты). Белая жировая ткань составляет почти всю жировую ткань организма. Бурая жировая ткань встречается в средостении, вдоль аорты, под кожей между лопатками, в шейной области (у взрослых). У новорожденных животных бурая жировая ткань участвует в терморегуляции. Самостоятельно изучите жировую ткань по учебнику [1, с. 156-158].

Рыхлая соединительная ткань — типичный представитель всей группы; уяснив ее строение и функцию, легче будет разобраться с остальными видами тканей. Это самая распространенная ткань, практически нет органа, где бы она не присутствовала. В паренхиматозных органах она образует их остов (каркас), в трубкообразных — входит в состав оболочек, проводник кровеносных сосудов и нервов, а ее клетки, помимо того, что вырабатывают межклеточное вещество, выполняют защитную функцию. Построена она из клеток, волокон и межклеточного вещества аморфного типа. Клетки принимают активное участие в защитных (иммунных и воспалительных) реакциях. Межклеточное вещество не только в соединительной, но и в других видах ткани неоднородно. Оно состоит из аморфного вещества и волокон. К последним относятся коллагеновые, эластические и ретикулярные. Клеточный состав ее разнообразен и может резко меняться в зависимости от вида воспалительной реакции и ее фазы. Основными клетками ткани являются: фибробласты — молодые клетки, вырабатывающие межклеточное вещество; фиброциты — старые тупиковые клетки; гистиоциты — макрофаги, плазмоциты, гепариноциты и др. Опишите рисунок 55 и заполните таблицу 25. Окончания «-бласты» и «-циты» имеют место и в названиях клеток хрящевой и костной тканей, по сути, выполняющих те же функции.



**Рис. 55. Схема строения
рыхлой волокнистой соединительной ткани
подкожной клетчатки овцы:**

1 — фибробласт; 2 — лимфоцит; 3 — макрофаг, захватывающий инородные частицы; 4 — плазматическая клетка; 5 — адвентициальная клетка; 6 — гемокапилляр; 7 — эндотелиальная клетка; 8 — тучные клетки; 9 — коллагеновые волокна; 10 — эластические волокна

Таблица 25. Функциональная характеристика клеток рыхлой соединительной ткани

Клетки	Функции					Предшественники клеток (происхождение)
	трофическая, амортизационная	участие в иммунитете	синтез гепарина, гистомина	защитная	синтез глюкозаминогликанов, коллагена, эластина	
Фибробласт						
Фibroцит						
Макрофаг (гистиоцит)						
Тучная клетка (лаброцит)						
Плазматическая клетка						
Жировая						
Перицит						
Адвентициальная клетка						
Ретикулярная клетка						
Пигментная клетка						

Различие функций рыхлой и плотной соединительной ткани тесно связано с процентным соотношением элементов, входящих в состав этих видов тканей, а оно примерно таково, как показано в таблице 26.

Таблица 26. Соотношение клеток и волокон в соединительной ткани

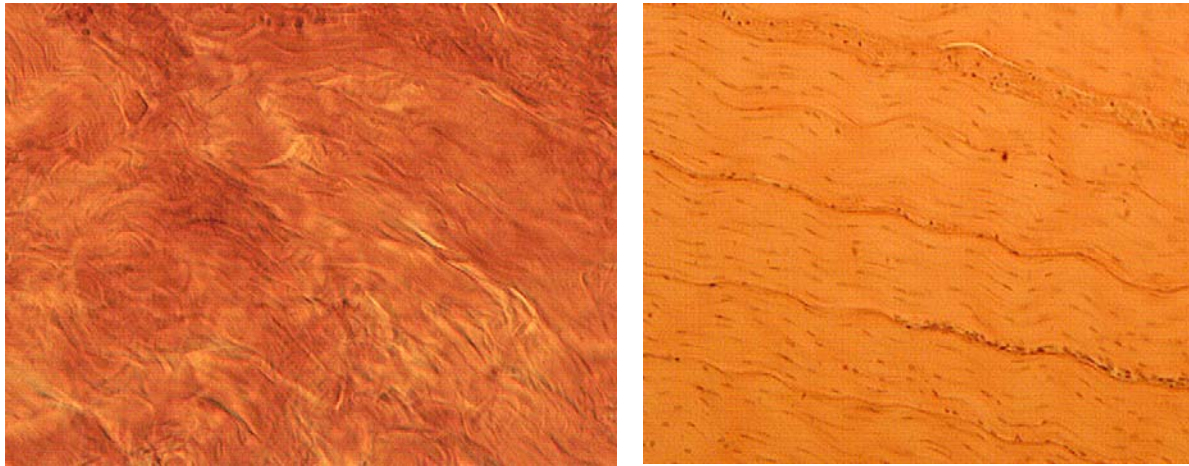
Вид ткани	Состав ткани, %		
	клетки	волокна	аморфное вещество
1. Рыхлая соединительная ткань	14	6	80
2. Плотная соединительная ткань	7	80	13

Следует ознакомиться с видами соединительной ткани и уяснить, в каких органах она встречается. Заполните таблицу 27, проставьте, где необходимо, знак «+».

Таблица 27. Функциональная характеристика специальных видов соединительной ткани

Разновидности специальных видов соединительной ткани	Функции				
	амортизационная	метаболическая	терморегулирующая	строма органа	защитная

Изучите плотную соединительную ткань, которая содержит большое количество плотно расположенных волокон и мало клеток. Количество основного вещества незначительно. Различают плотную оформленную и неоформленную соединительные ткани. Обратите внимание на особенности их строения. Для закрепления данного материала на рисунке 56 определите и опишите разновидности плотной соединительной ткани.



а

б

Рис. 56. Плотная соединительная ткань (× 400):

а — неоформленная (сетчатый слой кожи лошади): 1 — продольный разрез коллагеновых волокон; 2 — поперечный разрез коллагеновых волокон; 3 — ядра фибробластов; *б* — оформленная (сухожилие теленка): 1 — пучки I порядка (коллагеновые волокна); 2 — фиброциты; 3 — прослойки рыхлой соединительной ткани

Приступая к изучению *хрящевой ткани*, следует напомнить, что у плода она выполняет формообразующую, а в сформированном организме — опорную функции. Хрящ важен при образовании костной ткани путем энхондрального остеогенеза, он состоит из хрящевых клеток (хондрогенные клетки, хондробласты, хондроциты) и межклеточного вещества (хрящевого матрикса). Органическое межклеточное вещество (матрикс) состоит из аморфного вещества и волокон. Главный компонент основного вещества — хондромукоид (соединение протеинов с хондроинтинсерной кислотой — глюкозамингликаны и протеогликаны) и второй — хондриновые волокна. Хрящ не содержит кровеносных сосудов. Хрящевой матрикс содержит до 75% воды, что позволяет веществам из сосудов надхрящницы диффундировать в матрикс и осуществлять питание хондроцитов. Если матрикс пропитан солями кальция, диффузный механизм не работает.

Далее обратите внимание на гистогенез и особенности строения хрящевой ткани, виды, их отличия и где они встречаются в организме. Выясните, какую роль играет надхрящница в гистогенезе хрящевой ткани. Изучите самостоятельно материал по хрящевой ткани, заполните таблицы 28, 29.

Таблица 28. Виды хрящевой ткани

Ткани	Волокна		
	коллагеновые	эластические	хондриновые
Гиалиновая			
Эластическая			
Волокнистая			

Таблица 29. Морфофункциональная характеристика клеток хрящевой ткани

Клетки	Особенности строения	Функция	Происхождение
Хондрогенные клетки			
Хондробласты			
Хондроциты			

На рисунке 57 определите разновидности хрящевой ткани и опишите их строение.

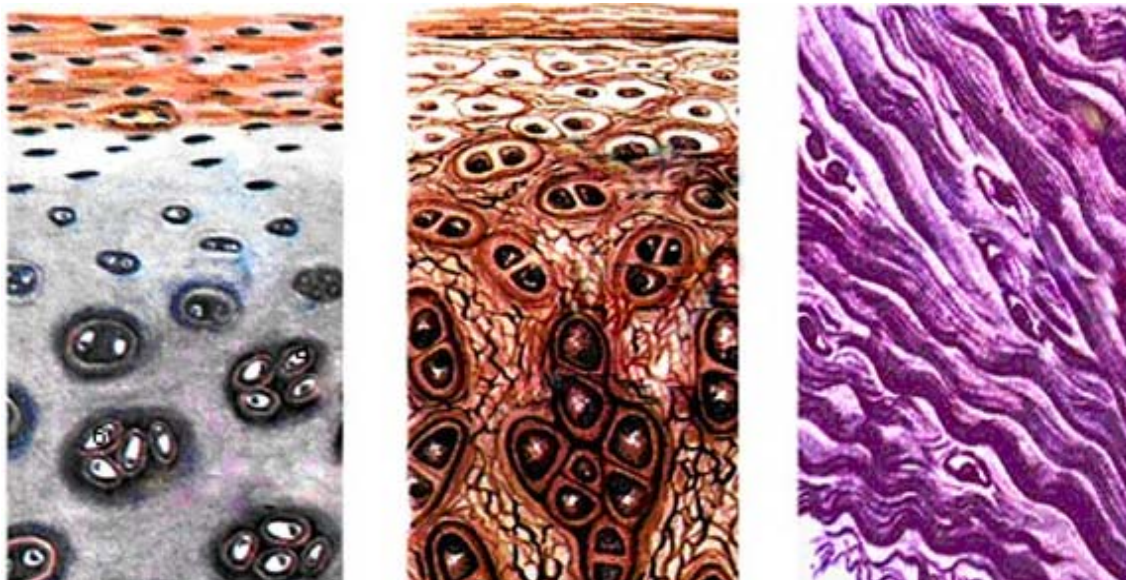


Рис. 57. Хрящевые ткани:

1 — ; 2 — ; 3 — ; 4 —

Приступая к изучению костной ткани, обратите внимание на ее химический состав.

Костная ткань — это специализированный тип соединительной ткани с высокой минерализацией межклеточного органического вещества, содержащего около 70% неорганических соединений, главным образом фосфатов кальция. В костной ткани обнаружено более 30 микроэлементов (медь, стронций, цинк, барий, магний и др.), играющих важную роль в обменных процессах в организме. Органическое вещество — матрикс костной ткани — представлено в основном белками коллагенового типа, неколлагеновыми белками (остеонектин, остеокальцин, протеогликаны, сиалопротеины и др.), гликосаминогликанами (хондроинтинсульфат, кератасульфат и др.) и липидами. Главные органические соединения — это оссеин и оссеомукоид. Оссеин по химическому составу близок к коллагену и также при разваривании дает клей. За счет оссеина построены волокна кости. Оссеомукоид склеивает волокна. Органические вещества костного матрикса синтезируют остеобласты. Органические и неорганические компоненты в сочетании друг с другом определяют механические свойства — способность сопротивляться растяжению, сжатию и др. Несмотря на высокую степень минерализации, в костных тканях происходит постоянное обновление входящих в их состав веществ, постоянное разрушение и созидание, адаптивные перестройки к изменяющимся условиям функционирования. Далее перейдите к изучению клеточного состава костной ткани. Клетки костной ткани делят на две группы: созидательную (остеогенные клетки — остеобласт — остеоцит) и разрушающую (остеокласты). Эти клетки и отражают постоянный процесс перестройки костной ткани. Морфология клеток подробно изложена в учебнике [1, с. 170-174]. Изучая материал, характеризующий структурную организацию, функцию и источник развития клеток костной ткани, заполните таблицу 30.

Таблица 30. Костная ткань

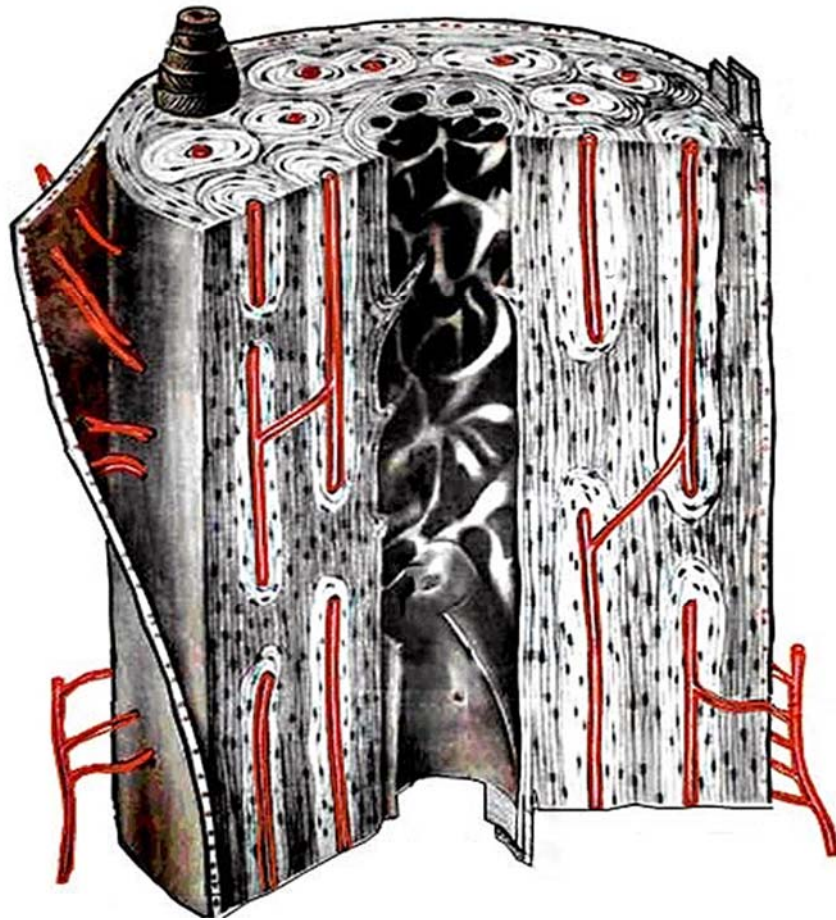
Клетки	Разновидности органелл	Локализация	Функция	Источник развития	Особенности
Остеогенные клетки					
Остеобласт					
Остеоцит					
Остеокласт					

Далее перейдите к изучению классификации костной ткани. В соответствии со структурной организацией межклеточного вещества, различают грубоволокнистую кость и пластинчатую. Запомните, что в *грубоволокнистой костной ткани* коллагеновые волокна проходят в разных направлениях. Между толстыми пучками расположены остециты. Она присутствует у плода. У взрослых грубоволокнистая ткань сохраняется в местах прикрепления сухожилий к костям, вблизи черепных швов, в зубных альвеолах, в костном лабиринте внутреннего уха. *Пластинчатая костная ткань* характеризуется упорядоченным параллельным расположением тонких оссеиновых волокон, сцементированных аморфным веществом в виде пластинок. В зависимости от расположения пластинок, различают губчатую и компактную костную ткань. Между соседними пластинками в лакунах расположены остециты, а в толще пластинки в костных канальцах проходят их отростки. Волокна в пределах пластинки ориентированы упорядоченно и лежат под прямым углом к волокнам соседней пластинки, что обеспечивает большую прочность пластинчатой кости. Костная пластинка — это слой костной ткани толщиной 3-7 мкм. У млекопитающих из пластинчатой костной ткани состоят все кости скелета. Изучите особенности строения губчатого и компактного вещества, материал подробно изложен в учебнике [1, с. 174-176], и обратите внимание, какие кости или их области в скелете построены из этих веществ. Отрадите особенности структурной организации различных видов костной ткани в таблице 32.

Таблица 32. Костная ткань

Ткани	Костные пластинки	Межклеточное вещество
Пластинчатая		
Грубоволокнистая		

На рисунке 58 опишите строение компактной пластинчатой костной ткани.



**Рис. 58. Схема строения
пластинчатой костной ткани кошки:**

1 — надкостница (периост); 2 — кровеносные сосуды; 3 — система наружных общих костных пластинок; 4 — оссеиновые волокна; 5 — система вставочных пластинок; 6 — остециты; 7 — система концентрических пластинок (остеон); 8 — спайная линия; 9 — кровеносный сосуд остеона; 10 — прободающий канал; 11 — компактная кость; 12 — система внутренних общих костных пластинок; 13 — эндост; 14 — губчатая кость

Для закрепления знаний о строении трубчатой кости заполните таблицу 32, отметьте необходимые структуры знаком «+», используя учебник [1, с. 174-176].

**Таблица 32. Морфологическая характеристика
пластинчатой костной ткани**

Структурные элементы	Периост	Наружные общие пластинки	Остеон	Вставочные пластинки	Внутренние общие пластинки	Эндост
Компактное вещество						
Губчатое вещество						

Далее перейдите к изучению гистогенеза костной ткани. Запомните, что различают прямой (мезенхима) и непрямой (энхондральный гистогенез, т.е. на месте хряща) гистогенез. При прямом гистогенезе развиваются кости, которые не проходят стадию развития хряща (кости черепа, часть ключицы). Образуется грубоволокнистая костная ткань, которая вскоре замещается пластинчатой. Энхондральное окостенение происходит в состоящем из гиалинового хряща зачатке будущей кости. Хрящ не превращается в кость, а замещается ею. С кровеносными сосудами в хрящевую модель проникают остеогенные клетки, дифференцируясь, они превращаются в остеобласты, которые и строят новые участки костной ткани. Выясните роль надкостницы (периост) и эндоста в построении костной ткани.

Вопросы для самопроверки

1. Какие функции выполняют опорно-трофические ткани в организме?
2. Опишите происхождение, строение и значение мезенхимы.
3. Как происходит локализация эндотелия.
4. Как классифицируется строение и функции клеток крови.
5. Чем кровь отличается от лимфы?
6. Опишите строение, локализацию в организме рыхлой соединительной ткани.
7. Объясните разницу в структурной организации рыхлой и плотной соединительной ткани.
8. Какой вид специальной соединительной ткани образует строму органов кроветворения и создает микроокружение для развивающихся клеток?
9. Перечислите клеточные элементы соединительной ткани и их функциональное назначение.
10. Какое функциональное значение имеют фибробласты, какие органеллы в них хорошо развиты?
11. Какие виды жировой ткани вы знаете?
12. Из какого источника развиваются хрящевые и костные ткани?
13. Как происходит прямой гистогенез костной ткани?
14. Как происходит непрямой гистогенез костной ткани?
15. Как классифицируют хрящевые и костные ткани?
16. Как называются клетки хрящевой ткани?
17. Что является структурно-функциональной единицей компактной пластинчатой костной ткани?
18. Как называются клетки костной ткани и какие из них принимают участие в ее построении и разрушении?

5.3. Мышечные ткани

- Морфофункциональная характеристика мышечной ткани.
- Классификация мышечной ткани.
- Гистогенез мышечных тканей.
- Строение мышечной ткани как органа.
- Этапы эмбрионального и репаративного гистогенеза скелетной мышечной ткани и участие в них клеток сателлитов.

В чистом виде мышечная ткань в организме не встречаются. Мышечная ткань — это комплексная система. В состав комплекса входят:

- соединительная ткань;

- кровеносная система, которая доставляет к мышцам питательные вещества и кислород;
- нервы;
- мышечная ткань.

Мышечная ткань присуща живым организмам, в растениях ее нет. Для осуществления двигательных функций разных органов требуется несколько различных типов сокращений, поэтому в организме сформировались три вида мышечной ткани, каждый из которых обладает своим собственным типом мышечных волокон. Необходимо иметь ясное представление о строении структурной единицы и локализации мышечных тканей в организме. Обратите внимание на гистогенез тканей.

Гладкая мышечная ткань формирует мышечную стенку полых трубкообразных органов, контролируя их моторику и величину просвета. Развивается гладкая мышечная ткань из мезенхимы. Камбиальные клетки эмбриона и плода — это клетки спланхномезодермы, мезенхимы, нейроэктодермы. В местах закладки гладкой мускулатуры мезенхимные клетки дифференцируются в миобласты, а затем в зрелые гладкомышечные клетки, приобретают вытянутую веретенообразную форму, их сократительные и вспомогательные белки формируют миофиламенты. Гладкомышечные клетки в составе гладких мышц находятся в фазе G1 и способны к пролиферации.

Сокращаются эти клетки медленно и непроизвольно, энергию затрачивают только при сокращении, поэтому практически неумимы. Иннервируются вегетативной нервной системой. Опишите строение гладкой мышечной ткани на рисунке 59.



Рис. 59. Гладкая мышечная ткань мочевого пузыря собаки (× 400)
(продольный и поперечный разрез):

1 — мышечные клетки на поперечном разрезе; 2 — мышечные клетки на продольном разрезе; 3 — палочковидные ядра мышечных клеток; 4 — пучки мышечных клеток; 5 — прослойки рыхлой соединительной ткани; 6 — кровеносные сосуды

Поперечно-полосатая (скелетная) ткань обеспечивает осознанные и осознаваемые произвольные движения тела и его частей. Источником развития являются миотомы сегментированной мезодермы скелетной мышечной ткани, а исчерченная мышечная ткань внутренних органов — из спланхнотомов [1, с. 187-189]. Основной структурной единицей скелетной мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из миосимпласта и миосателлитов, покрытых общей базальной мембраной. Длина всего волокна может измеряться сантиметрами при толщине 50-100 мкм. Комплекс, состоящий из плазмалеммы миосимпласта и базальной мембраны, называют *сарколеммой*. Цитоплазму волокна называют *саркоплазмой*. В саркоплазме под плазмалеммой лежат ядра палочковидной формы, миофибриллы, депо Ca^{2+} — саркоплазматическая сеть. Присутствуют все органеллы, но очень много митохондрий. Митохондрии мышечных волокон содержат дыхательные ферменты, необходимые для обменных процессов, происходящих в них. Симпласт содержит включения гликогена и миоглобин. Каждое мышечное волокно одето тонкой прослойкой — рыхлой соединительной тканью (*эндомизией*). Она содержит кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна. Через эндомизий волокна объединяются в пучки, такой пучок покрыт общим чехлом из рыхлой волокнистой соединительной ткани (*перимизий*). Совокупность пучков образует мышцу, одетую толстой оболочкой из относительно плотной соединительной ткани (*эпимизий*). Изучая соединительнотканый остов скелетной мышцы, заполните таблицу 33.

Таблица 33. Соединительнотканый остов скелетных мышц

Соединительнотканые прослойки	Локализация относительно мышечных волокон
Эндомизий	
Перимизий	
Эпимизий	

Изучая структурную организацию мышечного волокна, напишите в таблице 34 органеллы, составляющие функциональный аппарат.

Таблица 34. Ультраструктурная организация мышечного волокна

Синтетический аппарат мышечного волокна	Сократительный аппарат	Трофический аппарат

Волокна имеют поперечную исчерченность, которая связана со строением и химическим составом миофибрилл (сократительный аппарат), т.к. построены из упорядоченно расположенных дисков: изотропных (I-диски, светлые, построены из миозина) и анизотропных (A-диски, темные, построены из актина). Каждый светлый диск пересекает Z-полоска (построена из белка тропомиозина), а в середине темного диска проходит светлая полоса — H-зона (из белка актинина). Участок миофибриллы между соседними Z-линиями называется саркомером — функциональная единица миофибриллы. Подробно изучите строение миофибрилл [1, с. 189-192]. Сокращаются волокна с большой скоростью и силой, но быстро утомляются.

Иннервация обеспечивается отростками нервных двигательных клеток вентральных рогов спинного мозга и ядер серого вещества головного мозга. Обратите внимание на строение поперечно-полосатых мышечных волокон (опишите рис. 60) и на их связь с сухожилиями и сухожилий с костями. Мышца как орган представляет комплекс пучков мышечных волокон, связанных между собой соединительной тканью, которая одновременно является проводником кровеносных сосудов и нервов. Расположены мышечные волокна в определенном порядке в соответствии с направлением сокращения.

Сердечная мышечная ткань работает ритмично в течение всей жизни животного.

Развивается она из участка висцерального листка спланхнотома мезодермы — миоэпикардальной пластинки. В ходе гистогенеза возникает 5 видов кардиомиоцитов — рабочие (сократительные), синусные (пейсмекерные), переходные, проводящие, а также секреторные. *Рабочие кардиомиоциты* при помощи вставочных дисков объединены в *сердечные мышечные волокна*. Организация сократительного аппарата (миофибрилл) в кардиомиоцитах такая же, как и в скелетном мышечном волокне. Одинаков и механизм действия, но сокращения их произвольны. Именно они, укорачиваясь, обеспечивают силу сокращения всей сердечной мышцы. Рабочие кардиомиоциты способны передавать управляющие сигналы друг другу.

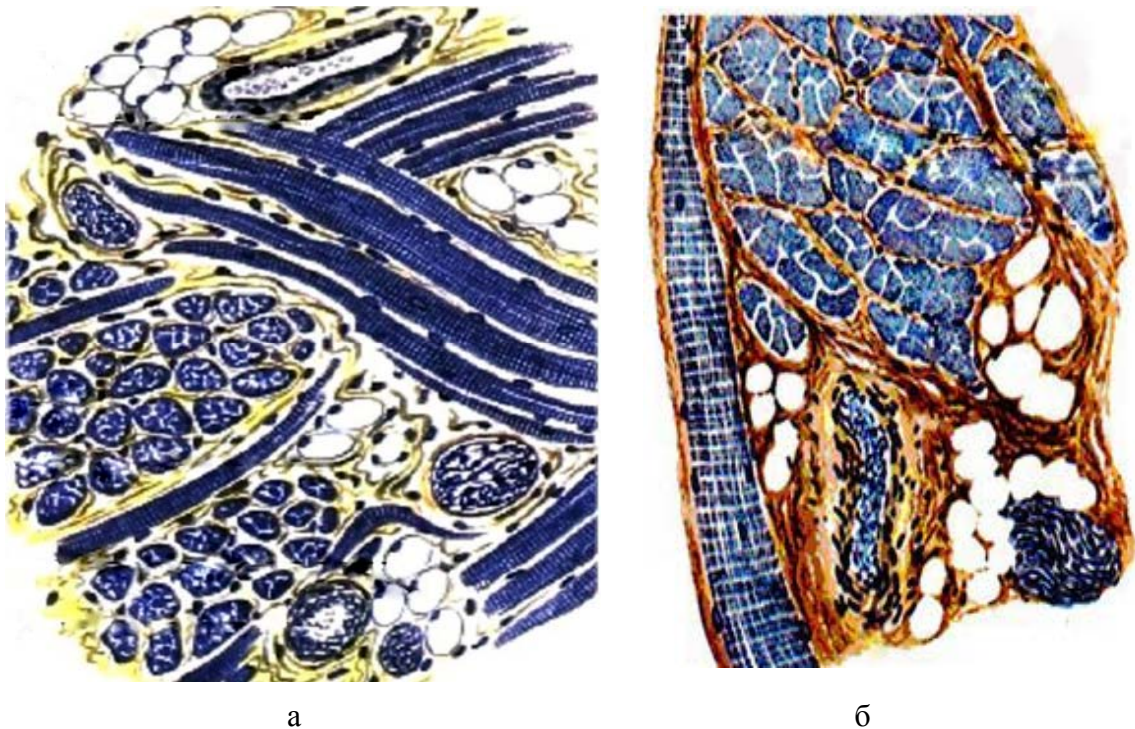


Рис. 60. Поперечно-полосатая (скелетная) мышечная ткань языка кошки:

а — поперечно-полосатая мышечная ткань языка ($\times 400$): 1 — мышечные волокна в продольном разрезе; 2 — мышечные волокна в поперечном разрезе; 3 — прослойки соединительной ткани (эндомизий); 4 — кровеносные сосуды; 5 — жировые клетки; б — миофибриллярные поля (поперечный срез поперечно-полосатых мышечных волокон языка) ($\times 600$): 1 — сарколемма; 2 — ядро мышечного волокна; 3 — миофибриллярные поля; 4 — саркоплазма между миофибриллярными полями; 5 — эндомизий; 6 — ядра соединительнотканых клеток; 7 — перимизий; 8 — кровеносный сосуд; 9 — нерв

Синусные кардиомиоциты способны автоматически в определенном ритме сменять состояние сокращения на состояние расслабления. Именно они воспринимают управляющие сигналы от нервных волокон, в ответ на что изменяют ритм сократительной деятельности. Синусные кардиомиоциты передают управляющие сигналы переходным кардиомиоцитам, а последние — проводящим. *Проводящие кардиомиоциты* образуют цепочки клеток, соединенных своими концами. Первая клетка в цепочке воспринимает управляющие сигналы от синусных кардиомиоцитов и передает их далее — другим проводящим кардиомиоцитам. Клетки, замыкающие цепочку, передают сигнал через переходные кардиомиоциты рабочим. *Секреторные кардиомиоциты* выполняют особую функцию. Они вырабатывают натрийуретический фактор (гормон), участвующий в процессах регуляции мочеобразования и в некоторых других процессах. Все кардиомиоциты покрыты базальной мембраной. Изучите особенности строения рабочих и проводящих кардиомиоцитов [1, с. 196-199] и опишите строение сердечной мышечной ткани на рисунке 61.



Рис. 61. Сердечная мышечная ткань лошади (× 280):

1 — сердечные мышечные волокна; 2 — ядро сердечной мышечной клетки (кардиомиоцита); 3 — вставочный диск; 4 — прослойки соединительной ткани; 5 — анастомоз между двумя мышечными волокнами

Для закрепления материала по строению, развитию, сокращению мышечных тканей заполните таблицу 35.

Таблица 35. Гистогенез мышечной ткани

Ткани	Источник развития	Стадии развития
Гладкая (неисчерченная)		
Скелетная (поперечно-полосатая)		
Сердечная		

Для закрепления знаний по мышечным тканям вспомните и охарактеризуйте их структурно-функциональные единицы, заполните таблицу 36.

Таблица 36. Морфология мышечных тканей

Мышечная ткань	Структурно-функциональная единица	Количество ядер в структурно-функциональной единице	Локализация ядер (в центре, на периферии)
Гладкая (неисчерченная)			
Скелетная (поперечно-полосатая)			
Сердечная			

Обратите внимание, что передача усилий сокращения на скелет осуществляется посредством сухожилий или прикрепления мышц непосредственно к надкостнице. На конце каждого мышечного волокна плазмалемма образует глубокие узкие впячивания. В них со стороны сухожилий или надкостницы проникают тонкие коллагеновые волокна, которые спирально оплетаются ретикулярными волокнами. Концы волокон направляются к базальной мембране, входят в нее, поворачивают назад и по выходе снова оплетают коллагеновые волокна соединительной ткани.

В организме встречаются *немышечные сократительные клетки*:

1) *миоэпителиальные клетки эктодермального происхождения* (слюнные, слезные, потовые, молочные железы). Они расположены вокруг секреторных отделов и выводных протоков, прикрепляясь при помощи полудесмосом к базальной мембране. От тела клетки отходят отростки, охватывающие эпителиальные клетки желез;

2) *миоэпителиальные клетки радужной оболочки*;

3) *мышцы, суживающие зрачок*.

Вопросы для самопроверки

1. Опишите виды мышечной ткани.
2. Назовите источники развития скелетной, сердечной и гладкой мышечных тканей.
3. Назовите структурно-функциональные единицы скелетной, сердечной и гладкой мышечных тканей.
4. Как называется сократительный аппарат мышечного волокна?
5. Перечислите основные белки, образующие толстые и тонкие миофиламенты (диски).
6. Что такое саркомер?
7. Напишите формулу саркомера.
8. Опишите строение гладкого миоцита.
9. Какие структуры формируют гладкие миоциты в различных органах?
10. Опишите строение мышечного волокна.
11. Что такое Т-трубочки? Каковы их взаимоотношения с эндоплазматической сетью и роль в сократительном аппарате?
12. Перечислите разновидности сердечной мышечной ткани и дайте им характеристику.

5.4. Нервная ткань

- Гистогенез нервной ткани.
- Цитологические особенности нервных клеток и их отростков на микроскопическом уровне.
- Классификация нейронов.
- Нейроглия.
- Морфофункциональная характеристика макро- и микроглиоцитов.
- Микроскопические и ультрамикроскопические особенности миелиновых и безмиелиновых нервных волокон.
- Нервные окончания.
- Микроструктурная организация нерва.

Нервная ткань — это система взаимосвязанных нервных клеток и нейроглии, обеспечивающая специфические функции восприятия раздражений, возбуждения, выработки импульса и его передачи. Межклеточные пространства между клетками заполнены тканевой жидкостью. В тканевой жидкости происходит диффузия веществ между капиллярами и клетками нервной ткани. Она является основой строения органов нервной системы, обеспечивающей регуляцию всех тканей и органов, их интеграцию в организме и связь с окружающей средой. В центральной нервной системе нервная ткань образует серое и белое вещества, в периферической — ганглии, нервы, нервные окончания. Развивается нервная ткань из нейроэктодермы. Из нее сначала образуется *нервная пластинка*, далее *нервный желобок*, а затем *нервная трубка*, вдоль которой с двух сторон появляются нервные валики (ганглиозная пластинка).

Нервные клетки — основные структурные компоненты нервной ткани, выполняющие специфическую функцию, т.е. способны к выработке и проведению нервного импульса. Нейроны не способны восстанавливаться. Они имеют уникальную структуру. Для нейрона характерны два признака:

- мощное тело (от 4-5 до 130-140 мкм) и наличие отростков;
- отдельные нервные клетки выполняют свою функцию не как изолированные клетки (подобно клеткам печени, почек), а работают как единый согласованный механизм (*образуют рефлекторные дуги*).

Познакомьтесь со схемой строения простой рефлекторной дуги, представленной на рисунке 62.

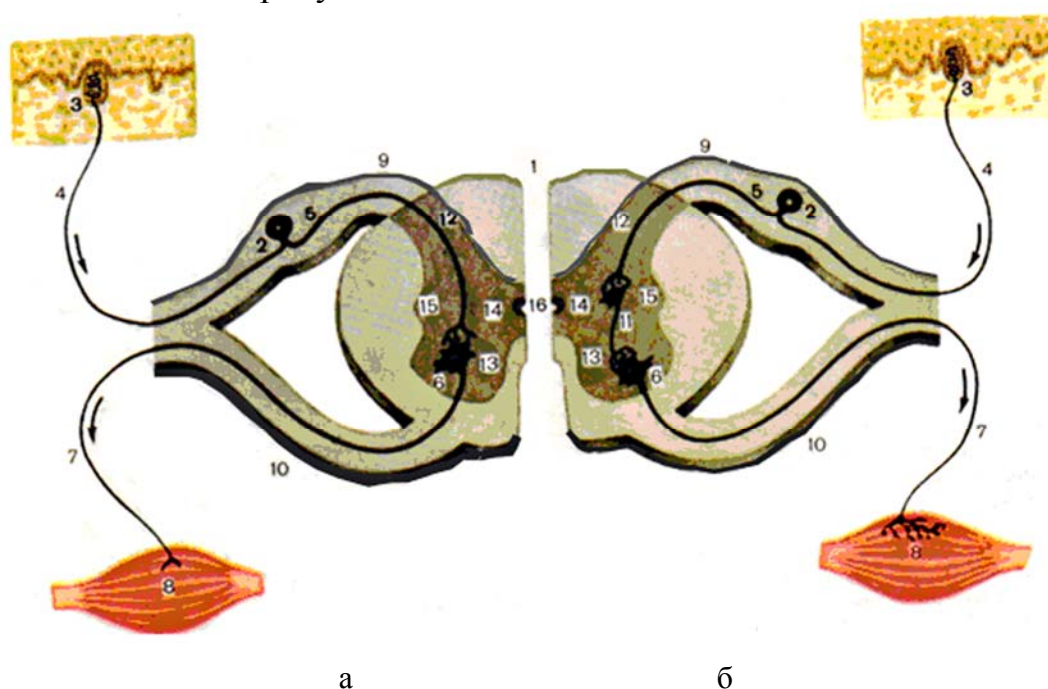


Рис. 62. Схема строения простой рефлекторной дуги:

а — двухнейронная рефлекторная дуга; *б* — трехнейронная рефлекторная дуга; 1 — спинной мозг; 2 — чувствительная псевдоуниполярная нервная клетка спинно-мозгового узла; 3 — рецептор в сосочковом слое дермы; 4 — дендрит чувствительной клетки; 5 — нейрит чувствительной клетки; 6 — двигательная нервная клетка; 7 — нейрит двигательной нервной клетки; 8 — двигательное нервное волокно (эффектор) в мышце; 9 — задний корешок; 10 — передний корешок; 11 — вставочный нейрон; 12 — задний (чувствительный) рог; 13 — передний (двигательный) рог; 14 — промежуточная зона; 15 — боковые (латеральные) рога; 16 — центральный канал

Нейроны имеют два типа отростков: дендриты (антенны), собирающие информацию, и аксон (провод), по которому обработанная информация в виде нервного импульса передается следующим нейронам или рабочим органам. Нейрон имеет лишь один «выход» — аксон (нейрит), но «входов» — дендритов, связывающих его с другими нервными клетками или органами чувств, может быть много.

Эти свойства характерны всем нервным клеткам, но есть и отличия. Так, нейроны различны по выполняемым *функциям* (чувствительные, ассоциативные, двигательные), *количеству отростков* (униполярные, биполярные, мультиполярные), *форме перикариона* (пирамидные, звездчатые), *позиции в дуге рефлекса* (воспринимающие, вставочные, передающие), *направлению возбуждения к центру* (афферентные, эфферентные). Более подробно разберитесь в классификации нейронов. Нервные клетки своими отростками, соединяясь между собой посредством синапсов (контактов), образуют цепь нейронов, или рефлекторную дугу. Следовательно, рефлекторная дуга представляет путь, по которому проходит нервный импульс от органа чувств до центральной нервной системы и от нее — до рабочего органа (мышца, железа). Передача нервного импульса от одного нейрона к другому осуществляется в месте их контакта — синапсе. *Синапсы* — специализированные межклеточные контакты, передающие сигналы от одного нейрона к другому при помощи нейромедиаторов. В зависимости от того, какие участки нейронов вступают в контакт, различают синапсы: аксодендрические, аксосоматические и т.д. Для закрепления знаний по развитию, классификации и строению нейронов опишите рисунок 63.

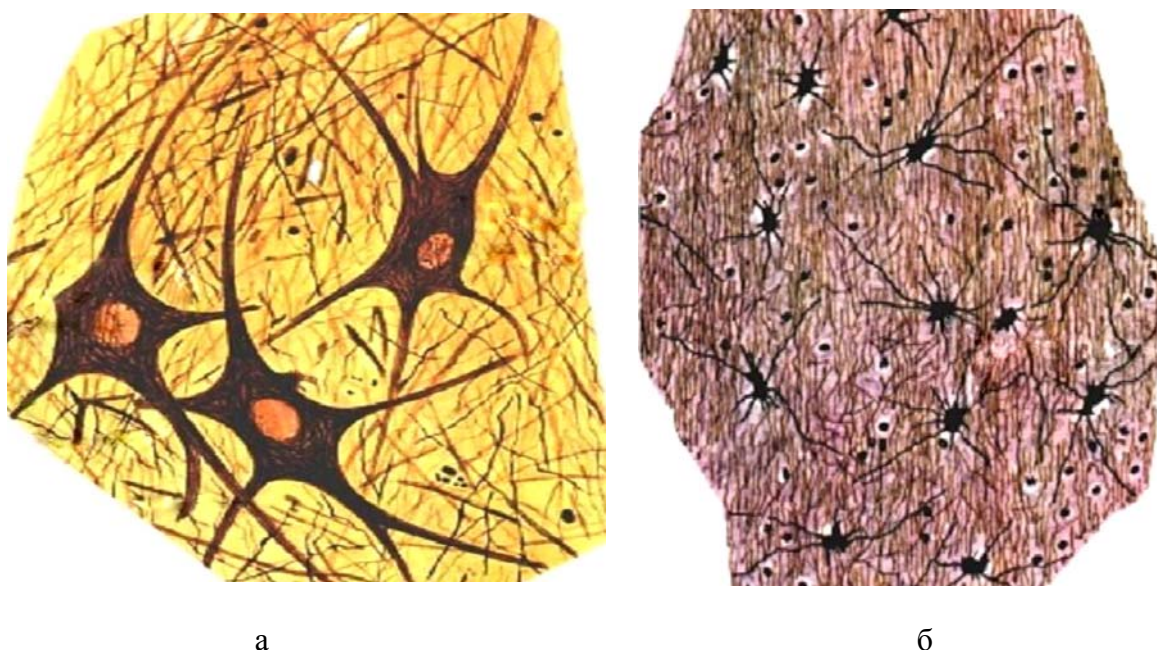


Рис. 63. Нервная ткань спинного мозга собаки:

а — нейроны; б — глиоциты.

1 — ; 2 — ; 3 — ; 4 — ; 5 —

Далее приступайте к изучению второго компонента нервной ткани — *нейроглии*.

Нейроглиальные клетки — *глиоциты* — это вспомогательные клетки нервной ткани. Они не проводят нервный импульс. Тем не менее, их функции жизненно необходимы, поскольку отсутствие или повреждение

нейроглии делает невозможным нервный импульс. Различают *макроглию* (эпендимоциты, астроциты, олигодендроциты) и *микроглию* (глыальные макрофаги). Нейроглия (макроглия и микроглия) изолирует друг от друга нервные клетки в сером веществе центральной нервной системы, участвует также в образовании оболочек нервных волокон и нервных окончаний. Она выполняет трофическую, опорную, разграничительную, гомеостатическую, транспортную и защитную функции. Определите глиоциты нервной ткани на рисунке 64. Укажите клеточный состав и функции нейроглии в таблице 37.

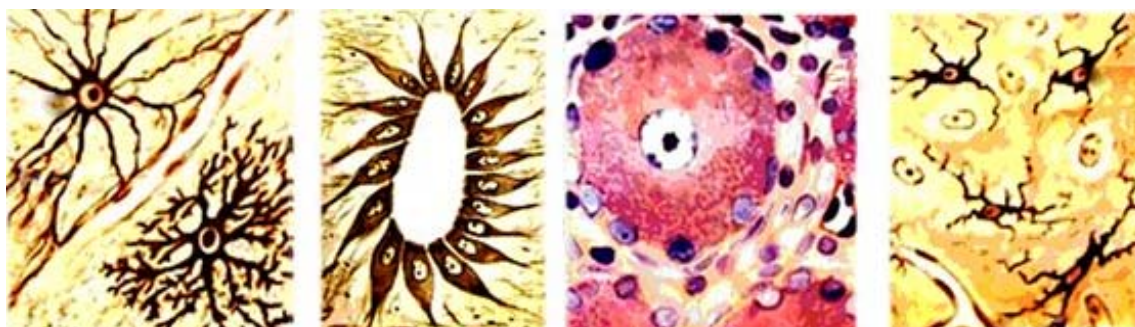


Рис. 64. Нейроглия:

а — астроциты коротколучистые; б — астроциты длинноручистые; в — эпендимоциты; г — олигодендроглиоциты; д — микроглиоциты

Таблица 37. Морфофункциональная характеристика нейроглии

Виды нейроглии	Название клеток	Функции
Макроглия		
Микроглия		

Далее переходите к изучению нервных волокон. Отростки нервных клеток, покрытые оболочками, называются *нервными волокнами*. По строению оболочек различают *миелиновые* и *безмиелиновые нервные волокна*. Отросток нервной клетки в нервном волокне называют осевым цилиндром. В центральной нервной системе оболочки отростков нейронов образуют отростки олигодендроглиоцитов, а в периферической — нейролеммоциты. Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы и имеют несколько осевых цилиндров. Тонкие безмиелиновые волокна проводят нервный импульс со скоростью 1-2 м/с. Миелиновые нервные волокна имеют один осевой цилиндр, встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Толстые миелиновые волокна проводят нервный импульс со скоростью 5-120 м/с. Они значительно толще безмиелиновых нервных волокон. Изучая строение миелиновых и безмиелиновых нервных волокон по учебнику, опишите строение нервных волокон на рисунках 65, 66 и заполните таблицу 38.

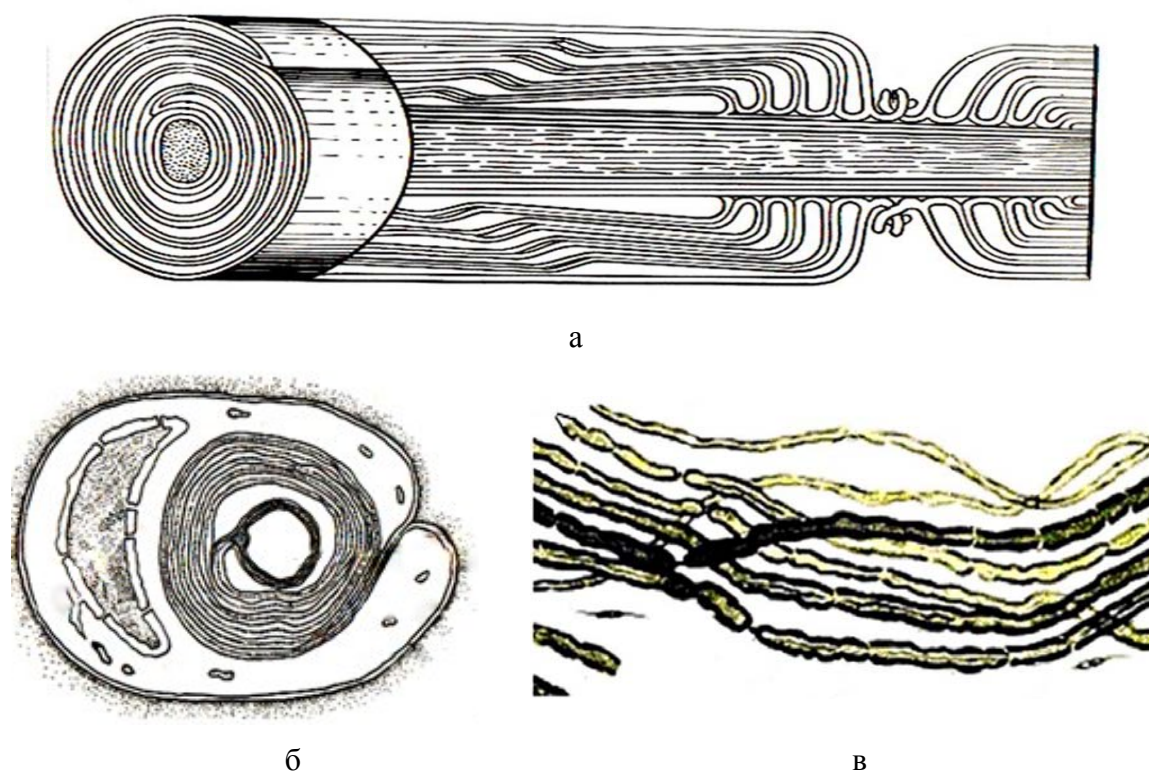
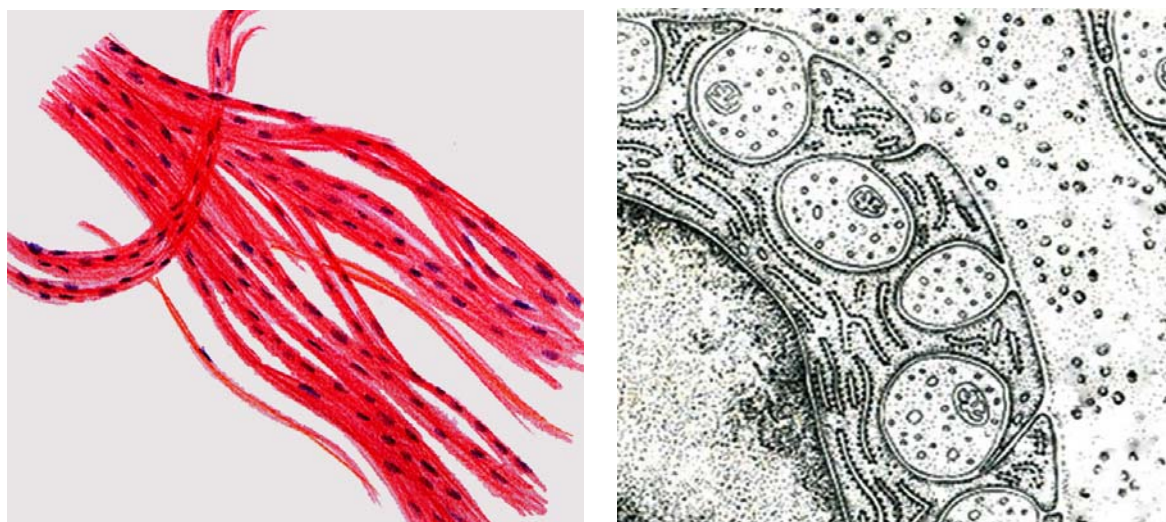


Рис. 65. Миелиновые нервные волокна седалищного нерва лягушки:
а — схема строения миелинового волокна на продольном разрезе: 1 — осевой цилиндр; 2 — мезаксон; 3 — насечки неврилеммы; 4 — кольцевой перехват; 5 — цитоплазма олигодендронита; *б* — схематическое изображение поперечного разреза миелинового нервного волокна: 1 — мезаксон; 2 — плотная линия основного периода миелиновой оболочки; 3 — средняя, менее плотная линия; 4 — аксон; 5 — ядро леммоцита; *в* — изолированные миелиновые нервные волокна седалищного нерва ($\times 400$): 1 — неврилемма; 2 — миелиновая оболочка, окрашенная в черный цвет осмиевой кислотой; 3 — кольцевой перехват (Ранвье); 4 — насечки неврилеммы; 5 — осевой цилиндр; 6 — волокна соединительной ткани



а

б

Рис. 66. Безмиелиновые нервные волокна седалищного нерва быка:

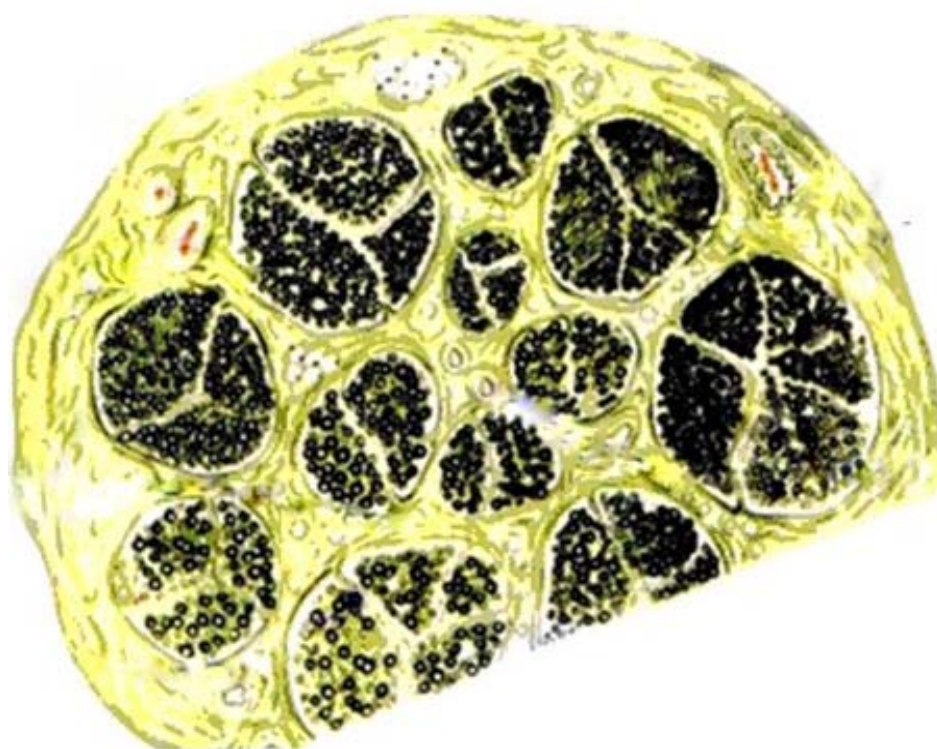
а — микроскопическое строение безмиелиновых нервных волокон ($\times 400$): 1 — неврилемма; 2 — леммоциты (швановские клетки); 3 — осевые цилиндры; *б* — схема строения безмиелиновых нервных волокон: 1 — ядро леммоцита; 2 — цитоплазма леммоцита; 3-4 — аксоны нервных клеток, погруженные в цитоплазму леммоцита (3 — полностью, 4 — частично); 5 — митохондрия; 6 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 7 — микротрубочки; 8 — коллагеновые волокна эндоневрия; 9 — базальная мембрана; 10 — мезаксон

Таблица 38. Морфология нервных волокон

Вид нервных волокон	Количество осевых цилиндров	Характерные структурные особенности	Скорость проведения нервного импульса
Миелиновые			
Безмиелиновые			

Нервные волокна в головном и спинном мозге составляют главную массу белого вещества. Выходя из мозга, эти волокна идут не изолированно, а объединяются друг с другом при помощи соединительной ткани. Такой комплекс нервных волокон называют *нервом*. В состав нерва входит от нескольких тысяч до нескольких миллионов волокон. В пучки волокна объединяются при помощи рыхлой соеди-

нительной ткани (эндомизий). Снаружи каждый пучок окружен *периневрием* (плотная соединительная ткань, которая иногда состоит из нескольких слоев плоских эпителиоподобных нейроглиального происхождения клеток). Несколько таких пучков объединяются друг с другом при помощи плотной волокнистой соединительной ткани, называемой *эпиневрием*. По соединительной ткани в нерв вступают кровеносные и лимфатические сосуды. Различают *чувствительные* (образованы дендритами чувствительных нейронов), *двигательные* (образованы аксонами двигательных нейронов) и *смешанные* (в своем составе имеют чувствительные и двигательные волокна) нервы. Необходимо четко представлять различия между отростками нервных клеток, волокнами и нервами и как перечисленные структуры подразделяются. Изучите строение нерва и опишите рисунок 67.



**Рис. 67. Поперечный разрез
седалищного нерва лягушки (× 140):**

1 — пучки нервных волокон в поперечном разрезе; 2 — эндоневрий; 3 — периневрий; 4 — эпиневррий; 5 — кровеносные сосуды

Далее изучите нервные окончания. Нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами — *нервными окончаниями*. Различают три группы нервных окончаний: концевые аппараты, образующие межнейральные синапсы и осуществляющие связь нейронов между собой; эффекторные окончания (эффекторы), передающие нервный импульс на ткани рабочего органа; рецепторные (аффлекторные, или чувствительные).

Межнейральные синапсы, в зависимости от локализации окончаний терминальных веточек аксона первого нейрона, различают аксодендрические, аксосоматические и аксоаксональные синапсы. Синапсы бывают химической и электрической природы. Химические синапсы передают импульс на другую клетку с помощью специальных биологически активных веществ — *нейромедиаторов*, находящихся в синаптических пузырьках. При изучении межнейрального синапса заполните таблицу 39.

Таблица 39. Морфофункциональная характеристика межнейрального синапса

Структура синапса	Морфофункциональная характеристика
Пресинаптический полюс	
Синаптическая щель	
Постсинаптическая мембрана	
Нейромедиатор	

Электрические, или электротонические, синапсы в нервной системе млекопитающих встречаются относительно редко. В области таких синапсов цитоплазмы соседних нейронов связаны щелевидными соединениями (контактами), обеспечивающими прохождение ионов из одной клетки в другую, а следовательно, электрическое взаимодействие этих клеток. Эти синапсы способствуют синхронизации активности.

Эффекторные нервные окончания бывают двух типов — двигательные и секреторные.

Двигательные нервные окончания — это концевые аппараты аксонов двигательных клеток соматической, или вегетативной, нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов. Секреторные нервные окончания представляют собой концевые утолщения терминалей или утолщения по ходу нервного волокна, содержащие пресинаптические пузырьки, главным образом холинергические. Для закрепления материала по нервным окончаниям опишите рисунки 68, 69, 70.

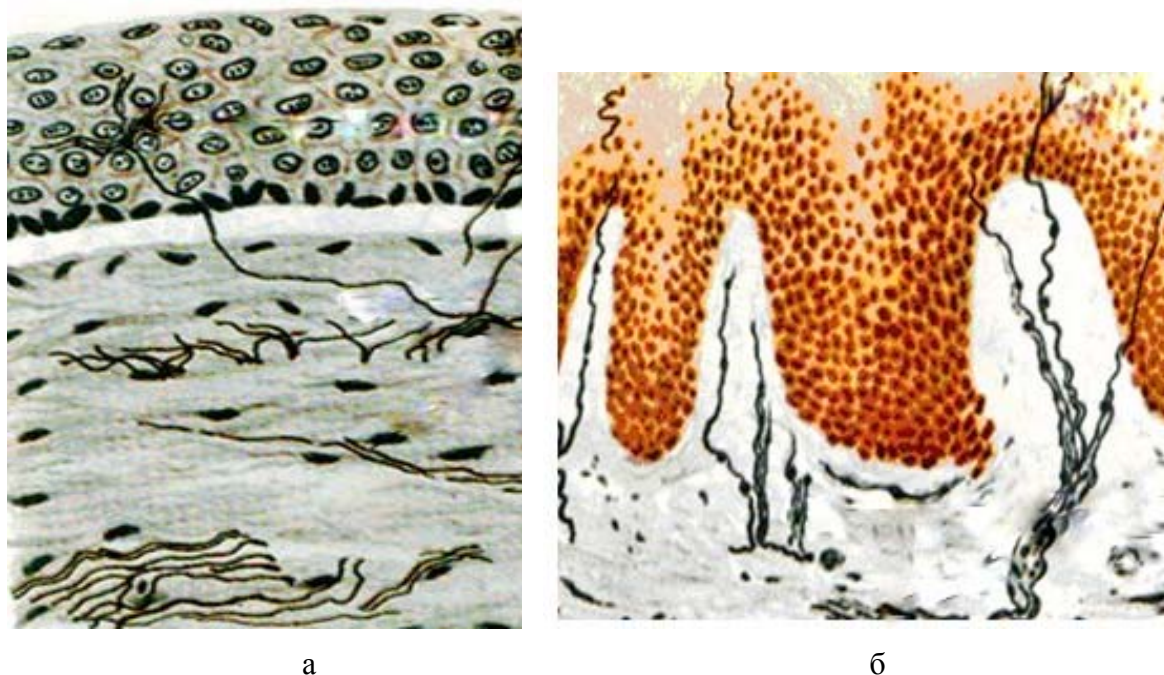
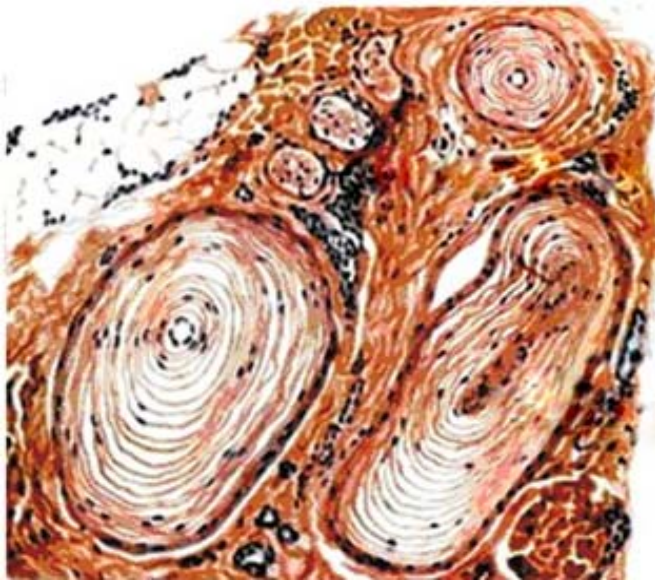


Рис. 68. Схема строения свободных нервных окончаний млекопитающих:

а — свободные чувствительные нервные окончания в эпителии роговицы глаза: 1 — передний многослойный эпителий роговицы; 2 — передняя пограничная мембрана; 3 — собственное вещество роговицы; 4 — нервные окончания между клетками эпителия; 5 — нервные волокна в собственном веществе роговицы; *б* — свободные чувствительные нервные окончания в многослойном плоском эпителии кожи хобота свиньи: 1 — эпидермис; 2 — концевые разветвления чувствительных волокон; 3 — нервные волокна в соединительной ткани



а



б

Рис. 69. Инкапсулированные нервные окончания млекопитающих:

а — инкапсулированное пластинчатое (фатер-начиниево) нервное тельце ($\times 400$): 1 — продольный разрез пластинчатого тельца; 2 — пластинки наружной колбы; 3 — внутренняя колба; 4 — поперечный разрез пластинчатого тельца; 5 — нервные волокна (поперечный срез); *б* — инкапсулированное нервное осязательное (мейснерово) тельце ($\times 280$): 1 — эпидермис кожи; 2 — сосочковый слой дермы; 3 — осязательные клетки; 4 — нервное волокно; 5 — капсула осязательного тельца

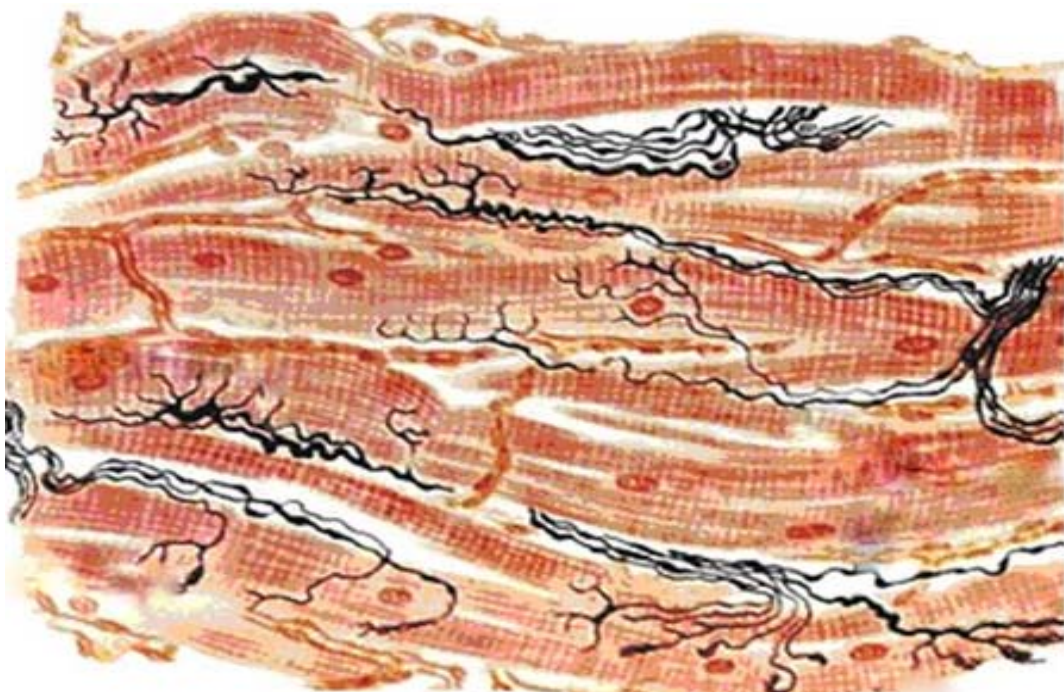


Рис. 70. Чувствительные нервные окончания в скелетных мышцах млекопитающих ($\times 400$):

1 — афферентное нервное волокно; 2 — разветвления нервного волокна; 3 — чувствительные нервные волокна

Вопросы для самопроверки

1. Назовите источники развития нейроцитов и глиоцитов.
2. Из каких видов клеток состоит нервная ткань, какую функцию они выполняют?
3. Как классифицируются нервные клетки (нейроциты)?
4. Опишите строение нейрона.
5. Какими морфологическими и функциональными признаками отличаются друг от друга аксон и дендриты нервных клеток?
6. Какие специальные органеллы располагаются в теле, дендритах и аксоне нервных клеток?
7. Что такое нейроглия?
8. Какие клетки нейроглии вы знаете и какие функции они выполняют?
9. Перечислите макроглиоциты.
10. Что такое нервное волокно, как оно устроено и какие бывают волокна?
11. Опишите виды отростков нервных клеток и их отличие от нервных волокон и нервов.
12. Назовите виды нервных волокон. Какие из них являются «быстрыми» и какие «медленными»?
13. Опишите строение нерва. Как классифицируются нервы.
14. Что такое синапс?
15. Что такое нервное окончание (рецептор)?
16. Какие отростки чувствительных нервных клеток заканчиваются рецепторами?
17. Как классифицируют рецепторы?
18. Опишите строение нервных окончаний.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

Основная литература

1. Васильев, Ю.Г. Цитология, гистология, эмбриология : учебник / Ю.Г. Васильев, Е.И. Трошин, В.В. Яглов. — СПб. : Лань, 2009. — 576 с.
2. Ролдугина, Н.П. Практикум по цитологии, гистологии и эмбриологии / Н.П. Ролдугина, В.Е. Никитченко, В.В. Яглов. — М. : КолосС, 2004. — 215 с.
3. Соколов, В.И. Цитология, гистология, эмбриология / В.И. Соколов, Е.И. Чумасов. — М. : КолосС, 2004. — 351 с.

Дополнительная литература

1. Александровская, О.В. Цитология, гистология и эмбриология / О.В. Александровская, Т.Н. Радостина, Н.А. Козлов. — М. : Агропромиздат, 1987. — 448 с.
2. Алмазов, И.В. Атлас по гистологии с основами эмбриологии / И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов. — М. : Медицина, 1978. — 544 с.
3. Боголюбский, С.Н. Эмбриология сельскохозяйственных животных. — М. : Колос, 1968. — 255 с.
4. Вракин, В.Ф. Морфология сельскохозяйственных животных / В.Ф. Вракин, М.В. Сидорова. — М. : Агропромиздат, 1991. — 528 с.
5. Глаголев, П.А. Анатомия сельскохозяйственных животных с основами гистологии и эмбриологии / П.А. Глаголев, В.И. Ипполитова. — М. : Колос, 1977. — 480 с.
6. Козлов, Н.А. Частная гистология домашних животных / Н.А. Козлов, В.В. Яглов. — М. : Зоомедлит, 2007. — 279 с.
7. Козлов, Н.А. Общая гистология : учебное пособие. — М. : Лань. 2004 — 224 с.
8. Кацнельсон, З.С. Практикум по цитологии, гистологии и эмбриологии / З.С. Кацнельсон, И.Д. Рихтер. — Л. : Колос, Ленинградское отделение, 1979. — 312 с.
9. Соловьева, Л.П. Цитология, гистология, эмбриология : учебное пособие : в 2 ч. — Караваево : Костромская ГСХА, 2015. Ч. 1: Цитология, эмбриология, общая гистология. — 126 с; Ч. 2: Частная гистология. — 194 с.

Методические указания для выполнения контрольной работы

Номера вопросов к контрольной работе устанавливаются по двум последним цифрам шифра студента (табл. П2). Например, при шифре 1112 студенту необходимо ответить на вопросы № 4, 13, 18, 29, 32, 43.

Все ответы на вопросы контрольной работы должны сопровождаться рисунками или схемами, с соответствующими обозначениями на них.

Выбор рисунков и их выполнение должны показать знание материала.

Контрольные работы должны быть написаны чисто, аккуратно, разборчивым почерком, грамотно. В конце работы необходимо указать, по какому учебнику и по каким другим пособиям изучался материал (автор, наименование пособия и год издания). Должна быть поставлена дата окончания работы и подпись.

Контрольная работа должна иметь титульный лист (см. приложение 1), содержание и пронумерована (см. приложение 2).

Рецензированные контрольные работы с замечаниями преподавателя возвращаются для доработки допущенных ошибок. Некоторые студенты, получив проверенную работу, не обращают внимания на сделанные замечания и не исправляют их. Если работа возвращается для полной или частичной доработки, то вновь выполненная работа или доработка отправляется в академию вместе с первой.

Список микропрепаратов, выносимых на контрольные испытания

Животная клетка (печень аксолотля). Аппарат Гольджи. Митохондрии. Нейрофибриллы. Миофибриллы. Включения (желточные, жировые, секреторные, пигментные, гликогена, гранулы зимогена). Неклеточные структуры (рыхлая соединительная ткань, гиалиновый хрящ, поперечно-полосатые волокна). Митоз животной клетки (краевая зона печени аксолотля). Митоз в растительной клетке. Амитоз в эпителиальной клетке мочевого пузыря мыши.

Эмбриология: Яичник. Семенник. Полное равномерное дробление. Полное неравномерное дробление. Зародыш курицы около 16, 36, 100 часов инкубации.

Мезотелий брыжейки. Многорядный мерцательный эпителий. Мазок крови млекопитающих. Мазок крови лягушки. Мезенхима зародыша курицы. Рыхлая соединительная ткань. Плотная соединительная ткань (сухожилие). Гиалиновый хрящ. Берцовая кость в поперечном разрезе. Гладкая мышечная ткань. Поперечно-полосатая мышечная ткань. Сердечная мышечная ткань. Нервная ткань (поперечный разрез спинного мозга). Миелиновые нервные волокна. Безмиелиновые нервные волокна.

Таблица П2. Номера вопросов контрольной работы № 1

Предпоследняя цифра шифра	Последняя цифра шифра									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	1, 8, 17, 30, 32, 57	2, 15, 18, 19, 31, 58	3, 14, 19, 28, 33, 59	4, 13, 20, 27, 34, 60	5, 8, 21, 26, 35, 61	6, 11, 22, 25, 36, 62	7, 10, 23, 24, 37, 63	12, 9, 23, 24, 38, 64	9, 16, 22, 25, 39, 65	10, 7, 21, 26, 40, 66
1	2, 15, 20, 27, 41, 67	3, 14, 19, 28, 31, 42	4, 13, 18, 29, 32, 43	5, 12, 17, 30, 33, 44	6, 11, 17, 30, 34, 45	7, 10, 18, 29, 35, 46	8, 9, 19, 28, 36, 47	7, 9, 20, 27, 37, 48	6, 10, 21, 26, 38, 49	5, 11, 22, 25, 39, 50
2	3, 9, 19, 24, 40, 51	4, 13, 18, 23, 41, 52	5, 9, 17, 22, 42, 53	6, 11, 21, 30, 43, 54	7, 10, 20, 29, 44, 54	8, 12, 19, 28, 45, 56	14, 8, 18, 27, 46, 57	7, 10, 17, 26, 47, 58	6, 11, 25, 30, 48, 59	5, 12, 24, 29, 49, 60
3	4, 13, 19, 24, 50, 61	5, 9, 18, 22, 47, 62	6, 11, 19, 21, 51, 63	7, 10, 17, 20, 52, 64	8, 12, 18, 21, 53, 65	8, 9, 19, 22, 54, 66	7, 10, 20, 23, 55, 67	6, 11, 21, 24, 31, 56	5, 12, 22, 25, 32, 57	4, 13, 23, 26, 33, 58
4	5, 12, 17, 27, 34, 59	6, 11, 18, 28, 35, 60	7, 10, 19, 29, 36, 61	8, 16, 20, 30, 37, 62	9, 15, 17, 21, 38, 63	8, 10, 18, 22, 39, 64	7, 11, 19, 23, 40, 65	6, 12, 20, 29, 41, 66	5, 13, 21, 25, 42, 67	3, 14, 22, 26, 31, 43
5	6, 11, 23, 27, 32, 44	7, 10, 24, 28, 33, 45	8, 9, 25, 29, 34, 46	9, 12, 26, 30, 35, 47	7, 10, 17, 27, 36, 48	8, 11, 18, 28, 37, 49	7, 12, 24, 30, 38, 50	6, 13, 17, 29, 39, 51	5, 14, 18, 28, 40, 52	4, 15, 19, 27, 41, 53
6	7, 10, 20, 26, 42, 54	8, 9, 21, 25, 43, 55	9, 16, 22, 24, 44, 56	10, 15, 17, 23, 45, 57	7, 11, 18, 24, 46, 58	6, 12, 19, 25, 47, 59	5, 13, 20, 26, 48, 60	4, 14, 21, 27, 49, 61	5, 13, 22, 28, 50, 62	2, 16, 23, 29, 51, 63
7	8, 9, 24, 30, 52, 64	9, 7, 17, 30, 53, 65	6, 10, 18, 29, 54, 66	5, 11, 19, 28, 55, 67	4, 12, 20, 27, 31, 56	3, 13, 21, 26, 32, 57	2, 14, 22, 25, 33, 58	1, 15, 23, 24, 34, 59	5, 16, 23, 24, 35, 60	1, 14, 22, 25, 36, 61
8	7, 9, 23, 26, 37, 62	6, 10, 24, 27, 38, 63	5, 11, 25, 28, 39, 64	4, 12, 17, 29, 40, 65	3, 13, 18, 30, 41, 66	2, 14, 17, 30, 42, 67	1, 15, 18, 29, 31, 43	6, 16, 19, 28, 32, 44	1, 9, 20, 27, 33, 45	2, 10, 21, 26, 34, 46
9	6, 10, 17, 22, 35, 47	5, 11, 18, 23, 35, 48	4, 12, 19, 24, 37, 49	3, 13, 20, 25, 38, 50	2, 14, 21, 26, 39, 51	1, 15, 22, 27, 40, 52	7, 16, 23, 28, 41, 53	1, 8, 24, 29, 42, 54	2, 9, 25, 30, 43, 55	3, 10, 17, 26, 44, 56

Вопросы для выполнения контрольной работы

1. Предмет и методы исследования цитологии, гистологии и эмбриологии. Значение этих наук для ветеринарной и зоотехнической практики.
2. Краткий исторический очерк. Развитие гистологии в России. Роль отечественных ученых в развитии науки.
3. Клеточная теория, ее биологическое значение. Роль выдающихся ученых в ее создании.
4. Клетка как основная единица возникновения, строения и развития организма. Форма и размеры клеток животного организма. Сходства и отличия животных и растительных клеток.
5. Химический состав протоплазмы. Основные химические элементы, образующие клетку. Роль белков, нуклеиновых кислот, АТФ и других веществ в жизнедеятельности клетки.
6. Субмикроскопическая организация клетки. Цитоплазма, основные части, ее роль в жизни клетки.
7. Ядро как основная часть клетки. Строение, химический состав и функциональное значение основных компонентов ядра.
8. Оболочка клетки (плазмалемма). Электронно-микроскопическое строение плазмалеммы и ее роль в обмене веществ.
9. Эндоплазматическая сеть и рибосомы. Их роль в биосинтезе белка.
10. Митохондрии, их строение, участие в клеточном дыхании и обмене энергии.
11. Пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи), морфология и функциональное значение.
12. Лизосомы, морфология и их функциональное значение.
13. Клеточный центр (центросома), микротрубочки и органеллы специального назначения. Строение и функциональное значение.
14. Представление о жизненном цикле клетки. Обмен веществ клетки (ассимиляция и диссимиляция), роль в этих процессах различных органелл. Жизнедеятельность клеток: секреция, раздражимость, движение, адаптация, паранекроз, дистрофия и смерть (некроз). Рост и дифференцировка клеток.
15. Деление клеток. Общая характеристика митоза, амитоза, мейоза.
16. Хромосомы как носители генетической информации. Строение хромосом. Гаплоидный и диплоидный наборы хромосом. Хромосомы и наследственность.
17. Предмет и методы эмбриологии. Ее место в системе биологических наук. Значение науки для практики — ветеринарии и зоотехнии.
18. Строение спермия. Сперматогенез.
19. Строение яйцеклетки. Овогенез.

20. Ранние этапы развития зародыша. Сходства и различия в развитии животных разных видов.
21. Морфология и физиология оплодотворения, его биологическая сущность. Роль искусственного осеменения в животноводстве.
22. Дробление. Типы дробления зиготы. Влияние условий среды на развитие зародыша.
23. Гастрюляция. Типы гастрюляции. Образование зародышевых листков и развитие осевых органов на примере различных классов позвоночных животных.
24. Дифференцировка зародышевых листков. Гистогенез и органогенез.
25. Плодные (внезародышевые) оболочки птиц, их образование и физиологическое значение.
26. Эмбриональное развитие птиц. Периодизация их развития.
27. Развитие гуриногенозного эмбриона по классификации Н.П. Третьякова и М.Д. Попова.
28. Особенности эмбрионального развития млекопитающих животных.
29. Развитие плодных оболочек у млекопитающих, их образование и физиологическое значение.
30. Плацента. Типы плацент.
31. Определение понятия «ткань». Классификация тканей, развитие тканевых систем, тканей в онтогенезе.
32. Эпителий, общая характеристика и классификация.
33. Железистый эпителий. Понятие о типах секреции. Классификация желез.
34. Однослойный эпителий (плоский, кубический, столбчатый). Локализация, строение, функции и развитие.
35. Однослойный многорядный мерцательный эпителий. Локализация, строение, функции и развитие.
36. Многослойный плоский неороговевающий эпителий. Локализация, строение, функции и развитие.
37. Многослойный плоский ороговевающий эпителий. Локализация, строение, функции и развитие.
38. Многослойный плоский переходный эпителий. Локализация, строение, функции и развитие.
39. Общая характеристика, классификация групп опорно-трофических тканей. Мезенхима.
40. Кровь и лимфа, форменные элементы. Лейкоцитарная формула.
41. Эритроциты и тромбоциты млекопитающих и птиц. Строение и функции. Эритроцитопоз, тромбоцитопоз.
42. Лейкоциты. Общая характеристика и их классификация.

43. Зернистые лейкоциты (гранулоциты). Морфофункциональная характеристика нейтрофилов, базофилов, эозинофилов. Гранулоцитопоз.
44. Незернистые лейкоциты (агранулоциты). Морфофункциональная характеристика лимфоцитов и моноцитов. Лимфоцитопоз и моноцитопоз.
45. Кроветворение в эмбриональный период развития плода.
46. Постэмбриональное кроветворение во взрослом организме.
47. Рыхлая соединительная ткань. Локализация, морфология, функции и развитие.
48. Кровь и соединительная ткань как единая система. Понятие о воспалении. Роль макрофагической системы.
49. Лимфа.
50. Соединительные ткани со специальными свойствами.
51. Плотная соединительная ткань. Классификация, локализация, строение, функции и развитие.
52. Хрящевая ткань. Виды хрящей в организме животных. Локализация, строение, функции и развитие.
53. Морфофункциональная характеристика гиалинового хряща.
54. Костные ткани и их классификации.
55. Развитие костной ткани.
56. Грубоволокнистая костная ткань. Локализация, строение, развитие.
57. Пластинчатая костная ткань. Локализация, строение и функции.
58. Характеристика и классификация мышечных тканей. Кровоснабжение, иннервация и регенерация мышечных тканей.
59. Гладкая мышечная ткань (локализация, строение, функции и развитие).
60. Поперечно-полосатая мышечная ткань. Микроскопическое и электронно-микроскопическое строение мышечного волокна.
61. Сердечная мышечная ткань. Особенности строения и функции мышечных волокон и кардиомиоцитов.
62. Мышцы как орган. Иннервация, васкуляризация и регенерация.
63. Нервная ткань. Развитие. Общая характеристика нервной ткани.
64. Строение, классификация и функции нейронов.
65. Характеристика и классификация нейроглии.
66. Строение нервных волокон (мякотных, безмякотных).
67. Нервные окончания. Рецепторы, синапсы.

Приложение 1

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Департамент научно-технологической политики и образования
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Костромская государственная сельскохозяйственная академия»

Факультет ветеринарной медицины и зоотехнии
Кафедра анатомии и физиологии животных

Контрольная работа по дисциплине «Цитология, гистология и эмбриология»

Выполнил: студент (ка)
Факультета ветеринарной медицины
и зоотехнии заочной формы обучения
специальность Ветеринария 2 курса

(фамилия, имя, отчество)

Проверила:

(фамилия, инициалы, уч. степень, звание, должность)

Караваево 20__

Приложение 2

№ п/п	№ вопроса	Содержание	Стр.
1.	4	Клетка как основная единица возникновения, строения и развития организма. Форма и размеры клеток животного организма. Сходства и отличия животных и растительных клеток.	2
2.	13.	т.д.	
3.	18		
4.	29		
5.	32		
6.	43		

Учебно-практическое издание

Соловьёва, Л.П., Якубовская, М.Ю. Цитология, гистология, эмбриология : в 2 ч. : учебное пособие для студентов специальности 36.05.01 «Ветеринария» очной, очно-заочной и заочной форм обучения. — Караваево : Костромская ГСХА, 2017.

Ч. 1. Цитология, эмбриология, общая гистология. — Караваево : Костромская ГСХА, 2017. — 129 с. : цв. ил.

Гл. редактор Н.В. Киселева
Редактор выпуска Т.В. Тарбеева
Корректор Т.В. Кулинич

© Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Костромская государственная сельскохозяйственная академия" 156530, Костромская обл., Костромской район, пос. Караваево, уч. городок, д. 34, КГСХА

Компьютерный набор. Подписано в печать 11/04/2017.
Заказ №043. Формат 84x60/8. Тираж 150 экз. Усл.
печ. л. 15,84. Бумага офсетная. Отпечатано 12/04/2017.
Цена 117,00 руб.

Отпечатано с готовых оригинал-макетов в академической типографии на цифровом дубликаторе.
Качество соответствует предоставленным оригиналам.
(Электронная версия - I:\подразделения \рио\издания 2017\043.pdf)
вид издания: авторская редакция
(редакция от 29.03.2017 № 43 тит)

Цена 117,00 руб.



2017*043

(Электронная версия - I:\подразделения \рио\издания 2017\043.pdf)