

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«КЕРЧЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МОРСКОЙ ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»**

Кафедра водных биоресурсов и марикультуры

Битютский Д. Г.

ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ


Конспект лекций

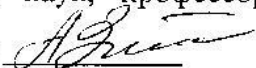
для студентов направления подготовки
35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура»
очной и заочной форм обучения

Керчь, 2016 г.

УДК [591.8+591.3]:639.6


Составители:

Битютский Д.Г., Ph.D., преподаватель кафедры водные биоресурсы и марикультура (ВБиМК) ФГБОУ ВО «КГМТУ» 

Рецензент: Золотницкий А.П., д-р биол. наук, профессор, зав. кафедры водные биоресурсы и марикультура ФГБОУ ВО «КГМТУ» 

Конспект лекций рассмотрен и одобрен на заседании кафедры ВБиМК ФГБОУ ВО «КГМТУ»,

протокол № 8 от 10.05.2016 г.

Зав. кафедрой ВБиМК  А.П. Золотницкий

Конспект лекций утвержден и рекомендован к публикации на заседании Методической комиссии ТФ ФГБОУ ВО «КГМТУ»,

протокол № 1 от 31.08.2016 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Раздел 1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ «ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ».....	6
Тема 1. Становление эволюционных идей в гистологии и эмбриологии. Краткая история развития.	6
Тема 2. Современные методы исследования в гистологии.	11
Раздел 2. ЦИТОЛОГИЯ.....	14
Тема 1. Предмет цитологии. Клеточная теория. Организация и строение клетки.	14
Тема 2. Функции клетки. Целостность реакции клетки. Жизненный цикл клеток.	19
Раздел 3. ГИСТОЛОГИЯ.....	20
Тема 1. Предмет, методы и задачи гистологии. Уровни микроскопического изучения организма.	20
Тема 2. Основы учения о тканях и их классификация. Развитие тканей в эволюции.....	22
Тема 3. Понятие о камбиальных и некамбиальных тканях, механизмах их гистогенеза.	25
Тема 4. Эпителиальные ткани.	27
Тема 5. Ткани внутренней среды.	29
Тема 6. Лимфоидная ткань.	31
Тема 7. Мышечные ткани.	33
Тема 8. Нервные ткани.....	36
Раздел 4. ЭМБРИОЛОГИЯ	41
Тема 1. Строение половых клеток. Классификация яйцеклеток.	41
Тема 2. Общие закономерности эмбриогенеза. Дробление. Образование бластулы. Типы дроблений. Гастрюляция.	44
Тема 3. Органогенез. Закладка осевых органов. Этапы эмбрионального развития.	50
Тема 4. Эмбриогенез осетровых рыб.....	54
Тема 5. Эмбриогенез лососевых рыб.....	59
Раздел 5. ПРИКЛАДНАЯ ГИСТОЛОГИЯ	62
Тема 1. Гистологические методы изучения клеток и тканей.....	62
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	65

ВВЕДЕНИЕ

Учебная дисциплина «Гистология и эмбриология рыб» направлена на изучение цитологии (учение о клетке), гистологии (учение о тканях) и эмбриологии (учение о ранних стадиях развития зародыша). Все три раздела взаимосвязаны, поскольку клетка многоклеточного организма не может жить вне тканей, так же как ткани не существуют вне органа, а органы вне целого организма. Органической целостностью обладает только организм в его единстве с внешней средой.

Раздел цитологии, позволяет изучить строение, функции и химический состав клеток и внутриклеточных структур, размножение и развитие клеток в организме водных животных, а также адаптацию клеток к условиям окружающей среды. Основные направления исследований в современной цитологии связаны с дальнейшим изучением микроскопических и субмикроскопических структур и их химической организацией. В зависимости от объектов и методов исследования развиваются такие разделы цитологии, как цитогенетика, кариосистематика, цитоэкология, радиационная цитология, онкологическая цитология, иммуноцитология и ряд других.

Раздел гистологии, позволяет изучить различные ткани многоклеточных водных животных. Задачей гистологии является выяснение эволюции тканей; исследование их развития в организме (гиногenez); строение и функция специализированных клеток, межклеточных сред; взаимодействие клеток в пределах одной ткани и между клетками разных тканей; регенерация тканевых структур; регуляторных механизмов, обеспечивающих целостность и совместную деятельность тканей. Современная гистология уделяет много внимания изучению специфических особенностей клеток различных тканей. В этом разделе гистология и по методам исследования, и по технике исследования имеет много общего с цитологией – наукой об общих свойствах клетки.

Раздел эмбриологии посвящен изучению развития зародыша, а именно предзародышевому развитию (оогenez, сперматогenez); оплодотворению; зародышевое развитие личинки, постэмбриональный (у рыб), постнатальный (у млекопитающих), период развития продолжающийся до превращения развивающегося организма во взрослую, способную размножаться особь. В зависимости от задач и методов эмбриология может быть общей, сравнительной, экспериментальной или экологической.

Изучаемая дисциплина «Гистология и эмбриология водных животных» создает биологическую базу для следующих биологических дисциплин: рыбоводства, ихтиологии, ихтиопатологии. Знания по гистологии и эмбриологии необходимы специалистам для выявления нормального и патологического состояния рыбы, развития организма при инкубации икры и т. д.

Цель изучения дисциплины – приобретение студентами знаний о развитии, структурной организации и функциях клеток, тканей и органов в процессе исторического и индивидуального развития многоклеточных организмов.

Задачи дисциплины:

- изучение строения животной клетки и ее функций;
- изучение процессов, происходящих в половых клетках во время оогенеза и сперматогенеза;
- изучение процесса оплодотворения и развития организма рыб на ранних стадиях онтогенеза;
- изучение строения тканей организма рыб и функций клеток тканей.

В результате освоения дисциплины, обучающийся должен **знать:**

- периоды онтогенеза;

Уметь:

- определять этапы эмбриогенеза;
- определять этапы и стадии развития проходных и полупроходных рыб.

Владеть:

- методами научных исследований в области водных биоресурсов и аквакультуры.

1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ «ГИСТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ РЫБ»

1.1 Становление эволюционных идей в гистологии и эмбриологии. Краткая история развития

В развитии гистологии, цитологии и эмбриологии можно условно выделить три периода: домикроскопический, светомикроскопический и современный, электронномикроскопический или, правильнее, синтетический период.

Домикроскопический период (с IV века до н. э. по XVII век). Характеризуется этот период лишь общими, приблизительными представлениями о тканях организма. Эти представления основывались только на внешних чертах тканей, их сходстве и различиях. Поэтому данный период мало внес в понимание о строениях тканей и органов организма, не говоря уже о том, что представления о клетке как о важном уровне организации живого вообще не могли возникнуть.

В связи с этим, зародившись до создания микроскопа, свое действительное развитие гистология как наука получила только с созданием светового микроскопа (светомикроскопический период) (XVII – сер. XX в).

Первую попытку сконструировать микроскоп предпринял в 1609–1610 гг. Г. Галилей. Одним из первых создателей микроскопа был К. Дреббель (1619 г.). Братья Янсены, а затем Р. Гук усовершенствовали микроскоп. Р. Гук впервые начал изучать с его помощью клетки растений и животных. В 1677 г. А. Левенгук создал микроскоп, дающий увеличение примерно в 300 раз. Это позволило ему изучать клетки крови и их движение, а также сперматозоиды.

В XVIII веке в Голландии и России были изобретены первые ахроматические микроскопы, дающие четкое изображение. Это способствовало дальнейшему развитию микроскопической техники и формированию описательной гистологии. Толчок к ее бурному развитию дал французский анатом К. Биша, который в 1801 г. на основании макроскопических (анатомических) исследований представил развернутую классификацию тканей. В 1819 г. его ученик К. Майер ввел термин «гистология». В 20-е годы XIX века Я. Пуркине, П. Горяинов, Т. Шванн и М. Шлейден получили большой материал о строении и развитии клеток и тканей. В 1825–1827 гг. Я. Пуркине описал ядро растительной клетки, а в 1836–1837 гг. Г. Валентин – ядро и ядрышко животных клеток.

В 1839 г. немецкий ученый Т. Шванн обобщает накопленные данные и формирует клеточную теорию. Она постулировала общность строения животных и растительных организмов и имела большое значение для дальнейшего развития естествознания, в том числе и гистологии. Основные положения клеточной теории Т. Шванн изложил в монографии «Микроскопическое исследование о соответствии в структуре и росте животных и растений». Вскоре после ее опубликования австрийский ученый А. Келикер распространил клеточную теорию на ранние стадии эмбрионального развития организма. В 1841–1844 гг. он показал, что сперматозоиды и яйцеклетки являются клетками. Из клеток состоит и организм, возникающий в ходе дробления оплодотворенной женской половой клетки.

Клеточная теория составила методологическую основу гистологии.

Во второй половине XIX века стало общепризнанным, что клетки в составе многоклеточных животных существуют не самостоятельно, а как части тканей. В это время делаются попытки создать окончательную классификацию тканей. Ф. Лейдиг (1853) и А. Келикер (1855) систематизировали накопленный материал и объединили все известные к этому времени ткани (21 вид) в 4 типа тканей (эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную). Однако для понимания закономерностей тканевой организации животных необходимо было накопление фактического материала. Это стало возможно с созданием во второй половине XIX века новых конструкций микроскопов. Одновременно развивалась гистологическая техника. Большая заслуга в этом принадлежит знаменитому чешскому физиологу, гистологу и микроскописту Я. Пуркине. Именно он ввел ряд существенных усовершенствований в гистологическую технику, которые сохранились до настоящего времени. Я. Пуркине также сконструировал первый микротом. В результате в XIX веке были получены новые данные о строении клеток, тканей и органов.

Так, в 1852 г. Р. Ремак описал амитоз. В 1859 г. Р. Вихров дополнил клеточную теорию и создал элементы клеточной патологии. В 1861 г. М. Шульце дал первое определение клетки. В 1871–1879 гг. описан митоз растительной (И.Д. Чистяков) и животной (В. Флеминг) клеток, изучена последовательность митоза. В 1875–1876 гг. О. Гертвиг и Е. Ван Бенеден обнаружили клеточный центр, в 1898 г. немецкий ученый Р. Альтман открыл митохондрии, а К. Гольджи в 1899 г. описал внутриклеточный сетчатый аппарат.

К концу XIX века в основном было закончено микроскопическое описание органов и тканей и создана микроскопическая анатомия. Благодаря разработке методики импрегнации нервных элементов раствором серебра была исследована наиболее трудная для изучения область – нервная система. В ее изучении большая роль принадлежит С. Рамон-и-Кахалю, К. Гольджи, а затем А.С. Догелю и Б.И. Лаврентьеву. Благодаря усилиям этих и ряда других ученых была сформулирована и получила свое подтверждение нейронная теория.

Большой вклад в развитие гистологии в это время внесли русские ученые: А.И. Бабухин изучал строение и функции мышечной и нервной ткани; А.С. Догель, М.Д. Лавдовский, А.Н. Миславский детально исследовали периферическую и центральную нервную систему; А.О. Ковалевский и И.И. Мечников изучали формирование тканей в процессе эволюции и создали основы эволюционной гистологии. Сформулированная И.И. Мечниковым фагоцитарная теория имела огромное значение, так как объяснила многие общие вопросы жизнедеятельности тканей и клеток. За ее разработку И. И. Мечников был удостоен Нобелевской премии.

В начале XX века описательное направление гистологии постепенно обогащается сравнительными и экспериментальными работами. Наибольшая заслуга в развитии эволюционной гистологии принадлежит А.А. Заварзину, который первый сформулировал одну из теорий эволюции тканей. Обнаружив у членистоногих и позвоночных сходство в строении многих тканей, А.А. Заварзин сделал вывод о том, что наличие у всех животных четырех

систем тканей обусловлено единым принципом их взаимодействия с внешней средой. При этом тканевые системы выполняют 4 наиболее общие функции:

- 1) защитную (внешнего обмена);
- 2) внутреннего обмена (поддержание постоянства внутренней среды);
- 3) движения;
- 4) реактивности.

Теория А.А. Заварзина об эволюции тканей была названа теорией параллельного развития тканей. Согласно этой теории, животные различных типов имеют общий принцип тканевой организации и состоят из четырех тканевых систем.

Теоретическая разработка проблем эволюции тканей продолжена в трудах Н.Г. Хлопина. Он обосновал теорию дивергентной эволюции тканей, согласно которой при эволюционном развитии тканей их эволюция идет с расхождением признаков, т.е. дивергентно. Это ведет к многообразию видов тканей.

Большой вклад в развитие гистологии в начале XX века внес Х.А. Максимов, обосновав унитарную теорию кроветворения, описав реакцию бласттрансформации лимфоцитов, дав первое описание морфологии стволовой кроветворной клетки. Он создал прекрасные руководства по гистологии, не утратившие своей актуальности и в настоящее время.

До 50-х годов XX века в гистологии продолжалась разработка описательного, эволюционного и экспериментального подходов. Новый толчок к дальнейшему развитию гистологии дало открытие немецкими учеными (М. Кнолль, Б. Боррие) электронного микроскопа (1928–1931 гг.) применение его в гистологических исследованиях (конец 40-х – начало 50-х годов). С этого момента начинается новый этап в развитии гистологии – электронно-микроскопический. В течение короткого времени было изучено строение клетки на ультраструктурном уровне. В 1954 г. А. Родин открыл пероксисомы – пузырьки небольших размеров, содержащие ферменты, катализирующие окислительные реакции. 1955 г. характеризуется двумя крупными открытиями: Г. Паладе описал рибосомы и эндоплазматическую сеть, а К. де Дюв обнаружил лизосомы. К началу 60-х гг. были открыты все неизвестные до этого времени органеллы, а также установлено тонкое строение ранее известных описанных на светомикроскопическом уровне органелл. В 60–80-е гг. развиваются методы электронной гистохимии и электронной ауторадиографии. К этому времени практически завершается описание электронно-микроскопического строения всех клеток, тканей и органов. В гистологические исследования внедряется сканирующая электронная микроскопия, с помощью которой можно видеть ультраструктуры в объемном изображении.

Наряду с внедрением в гистологические исследования электронного микроскопа продолжают совершенствоваться методы световой микроскопии. Разрабатываются методы иммуноцитохимии и иммуногистохимии, основанные на применении меченых флуоресцентными красителями или ферментами антител к выявляемому в клетках и тканях веществу. С помощью этих методов можно идентифицировать клетки различ. типов, а также клетки-продуценты гормонов и различных биологически активных веществ, выявлять

клеточные рецепторы, например, к гормонам, специфику секреторных и биосинтетических процессов. В дальнейшем принципы иммуноцито- и гистохимии были распространены на электронную микроскопию. Широко стали использоваться методы световой и электронной автордиографии, позволяющие получить важные данные о синтезе и секреции различных макромолекул в клетке, закономерностях клеточного деления, локализации рецепторов.

Все эти методы исследования по сути своей являются морфофункциональными, синтетическими, поэтому третий период развития гистологии можно определить как синтетический период.

Таким образом, в настоящее время гистология проникла в самые глубинные тайны строения живых организмов. В ближайшее время ее задачи связаны не только с теоретическими исследованиями, но и с оказанием большой помощи практическому здравоохранению.

Эмбриология (от *эмбрион* и *логия*) в узком смысле – наука о зародышевом развитии, в широком – наука об индивидуальном развитии организмов (онтогенезе). Изучает предзародышевое развитие (оогенез и сперматогенез), оплодотворение и зародышевое развитие, личиночный и постэмбриональный (или постнатальный) периоды индивидуального развития.

Развитие и рождение организмов вызывало интерес у человека во все времена. Эмбриологические исследования в Индии, Китае, Египте, Греции известны до V в. до н. э. Но только в древней Греции впервые в VI веке до н. э. были высказаны конкретные мысли о развитии зародышей.

История эмбриологии связана с борьбой двух основных научных направлений – преформизма и эпигенеза.

Согласно теории преформизма, каждый зародыш является уже сформировавшимся организмом. В нем есть все необходимые органы, и дальнейшее развитие заключается лишь в росте этих органов и всего организма. Противоположной точки зрения придерживались сторонники теории эпигенеза. Они считали, что развитие организма заключается в последовательном новообразовании органов из неорганизованного зародышевого материала.

И те, и другие идеи были впервые высказаны в древней Греции. Знаменитый врач древности Гиппократ (IV век до н. э.) сформулировал двусеменную теорию, согласно которой плод образуется в результате «смешивания мужского и женского семени». При этом, по мнению Гиппократа, все органы зародыша образуются в одно и то же время. Таким образом, Гиппократ в известном смысле предвосхитил идеи преформизма.

Другой древнегреческий ученый Аристотель (384–322 годы до н. э.) впервые сформулировал теорию эпигенеза, более соответствующую современной эмбриологии. Он изучал зародышей многих животных, производил вскрытие куриных яиц на разных стадиях развития. Аристотель считал, что зародыш человека развивается из менструальной крови. Она, по его мнению, является только пассивным материалом для развития. А форму зародышу придает семенная жидкость. Эта теория является идеалистическим эпигенезом, но идеи Аристотеля сыграли важную роль в развитии эмбриологии как науки.

В средние века развитие эмбриологии шло медленно. Лишь в 1660 г. появились описания и рисунки развития куриного и человеческого зародыша (Д. Фабриций). Существенный сдвиг в развитии эмбриологии связан с работой У. Гарвея «Исследования о зарождении животных» (1651 г.). В 1652 г. У. Гарвей выдвинул тезис: «Все Живое из яйца». В это же время Р. Грааф описал в яичнике яйцевые мешочки, которые считал яйцами. На самом деле эти сложные образования, фолликулы (названные впоследствии граафовыми пузырьками), содержат внутри лишь одну яйцеклетку. В середине XVII века Я. Сваммердам описал развитие яйцеклетки лягушки. В это же время А. Левенгук (1690) описал в семенной жидкости животных множество маленьких подвижных телец, которые он назвал семенными животными, или сперматозоидами.

Важной датой в развитии эмбриологии считается 1759 год. В это время была опубликована диссертация К. Вольфа «Теория зарождения». В дальнейшем он стал академиком Петербургской академии наук. В своей диссертации К. Вольф научно обосновал эпигенез и опроверг преформизм как ошибочное учение.

Основателем современной эмбриологии является петербургский академик К. Бэр. Он создал знаменитое произведение «История развития животных» (1828). К. Бэр является одним из создателей теории зародышевых листков. При этом он развил представления Х. Пандера, который впервые описал три зародышевых листка в зародыше курицы. К. Бэр установил, что такие же зародышевые листки есть и у других животных. Это дало ему возможность утверждать, что зародыши различных классов позвоночных имеют единый план строения (закон зародышевого сходства). К. Бэр исследовал развитие всех основных органов позвоночных животных и своими трудами доказал ошибочность преформистских взглядов.

Важную роль для дальнейшего развития эмбриологии имели труды Ч. Дарвина. Стало интенсивно развиваться такое направление в эмбриологии, как эволюционная эмбриология. Для ее развития большое значение имел биогенетический закон, сформулировав Э. Геккелем: «Онтоген есть краткое повторение филогенеза». Э. Геккель впервые предложил термин «эктодерма», применив его к наружному зародышевому листку. Одним из наиболее выдающихся эмбриологов считается русский ученый А. Ковалевский. Он первый описал зародышевые листки у беспозвоночных животных и установил их наличие у всех типов позвоночных.

Проблемы эволюционной эмбриологии разрабатывали также и другие русские и советские ученые – А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, П.Г. Светлов, А.Г. Кнорре и др.

С середины XVIII века в эмбриологии стали использоваться экспериментальные методы исследования. Однако наиболее широко они стали применяться в XIX веке. В 1883 году В. Ру установил, что если вызвать гибель одного из двух blastomeres зародыша лягушки, то из второго образуется нормальная половина зародыша лягушки. Эти опыты послужили основой для экспериментов Г. Дриша. Он в 1892 году разделил два первых blastomeres морского ежа и получил из каждого blastomeres полноценные организмы. Этот феномен развития целого из части был назван Г. Дришем эмбриональной регуляцией. Он послужил основой для

дальнейших исследований и привел к открытию индукционных связей между различными частями зародыша. Важное место в этих исследованиях принадлежит эмбриологической школе Г. Шпемана. Г. Шпеман развил представления об организационных центрах. По его мнению, в зародыше есть зоны (организационные центры), которые заставляют клетки других зон развиваться в определенном направлении. Используя экспериментальные подходы (пересадка частей зародыша и др.), Г. Шпеман и его ученики ввели понятия «лабильная и стабильная детерминация клеток зародыша».

В 1925 году В. Фогт предложил методику маркировки частей зародыша. Это позволило эмбриологам проследить судьбу различных частей бластулы в ходе гастрюляции, точно указать участки, из которых разовьются те или иные органы. В результате были созданы карты презумптивных (предполагаемых) зачатков или областей.

Современная эмбриология использует как описательные, так и экспериментальные подходы. Она превратилась из морфологической науки в науку морфофизиологическую, использующую новые методы исследования, основанные на достижениях физики, химии, математики и других точных наук. Первоочередной задачей современной эмбриологии является управление развитием организмов. Выполнение этой задачи возможно лишь при условии тесной связи эмбриологии с гистологией, цитологией, биохимией, генетикой, экологией и другими науками.

В зависимости от задач и методов исследования различают эмбриологию: 1) общую; 2) сравнительную; 3) экспериментальную; 4) популяционную и 5) экологическую.

Данные эмбриологии имеют большое значение для медицины и сельского хозяйства. В последний период на стыке эмбриологии с цитологией, генетикой и молекулярной биологией возникла биология развития.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие периоды развития гистологии и эмбриологии вы знаете?
2. В чем заключается клеточная теория и кто её создатель?
3. Каких русских гистологов вы знаете?
4. Перечислите теории эволюции тканей.
5. Назовите основные методы и задачи эмбриологии как науки.
6. В чем сущность преформизма и эпигенеза?

Рекомендуемая литература: [2, 3].

1.2 Современные методы исследования в гистологии

Основными методами исследования гистологических объектов являются световая и электронная микроскопия, которые широко используются в клинической и экспериментальной практике.

Светооптические микроскопы. Световой микроскоп. Устройство и принцип работы.

Основная оптическая часть микроскопа состоит из объектива и окуляра. Объектив является наиболее ответственной оптической системой, дающей увеличенное изображение предмета. Окуляр – оптическая система, которая служит в качестве лупы при визуальном наблюдении увеличенного изображения предмета, даваемого объективом. Окуляр обычно увеличивает изображение в 5–25 раз.

Так же важнейшими характеристиками микроскопа являются разшающая способность и увеличение. Разрешающая способность – минимальное расстояние между двумя точками объекта, которые видны раздельно. Увеличение микроскопа – величина, показывающая, во сколько раз линейные размеры изображения, формируемого оптической системой микроскопа, больше линейных размеров объекта. Увеличение микроскопа зависит от увеличений объектива и окуляра и численно равно произведению этих увеличений. Но необходимо помнить, что объектив увеличивает изучаемый объект, а окуляр – изображение, полученное при помощи объектива, не добавляя к нему новых деталей, не выявленных объективом. Современные оптические микроскопы имеют предел полезного увеличения до 1500 раз.

Электронная микроскопия. Электронные микроскопы обладают высокой разрешающей способностью. Другими словами, в электронном микроскопе теоретически возможно повышение разрешающей способности и соответственно увеличение изображения в 150 000 раз больше по сравнению со световым микроскопом. Наиболее часто в морфологических исследованиях используются просвечивающие электронные микроскопы, позволяющие получить плоскостное изображение изучаемого объекта. В последние годы активно применяются растровые (сканирующие) электронные микроскопы, способные создавать трехмерные изображения, т.е. получать пространственное изображение структур.

Методы количественного исследования микроструктур в гистологических и цитологических препаратах. Количественная оценка микроструктур является необходимым условием получения объективных данных об их состоянии в норме, при экспериментальных воздействиях и в патологии. Основными количественными показателями микроструктур являются морфометрические (число структур и их геометрические параметры) и денситометрические, отражающие концентрацию (оптическую плотность) химических веществ в микроструктурах. Для выявления этих параметров применяют морфометрические и спектрофотометрические методы, а также автоматизированные системы обработки изображений.

Изучение организма на тканевом и клеточном уровнях требует приготовления гистологических препаратов и их рассмотрения под микроскопом. Цель приготовления гистологического препарата заключается в том, чтобы путем обработки привести исследуемый материал в удобное для изучения под микроскопом состояние, сделать его прозрачным и контрастным.

Частое изучение материала в свежем виде является наиболее целесообразным (например, наблюдение за работой ресничек мерцательного эпителия). Для приготовления препарата

берется чистое предметное стекло. На его середину помещается капля воды или физиологического раствора, в которую погружают кусочки ткани, подлежащей рассмотрению, и под контролем микроскопа расправляют их препаровальными иглами.

Чтобы сделать препарат контрастнее и получить возможность хорошо различать отдельные его детали, объект подвергают окрашиванию. При этом пользуются тем, что разные структуры тканей и клеток по-разному реагируют на тот или иной краситель. Например, срез хряща можно окрасить слабым раствором обыкновенных фиолетовых чернил. Тогда ядра и капсулы клеток будут окрашены более интенсивно, чем цитоплазма и основное вещество хряща.

Приготовление постоянных препаратов требует довольно большой, труда и времени, такие препараты можно использовать в течение многих лет. Препараты готовят из небольших целых объектов (тотальные препараты) или срезов. При всех условиях объект или срез должен быть тонким и прозрачным, иначе невозможно его изучение под микроскопом.

Приготовление препарата состоит из нескольких этапов.

1. *Извлечение органа.*

2. *Фиксация.* Фиксатор выполняет следующую роль:

- а) уплотняет ткань, а структуры объекта переводит в нерастворимое состояние, сохраняя их прижизненную форму;
- б) увеличивает различие в преломлении света деталями объекта, благодаря чему выявляются те структуры, которые преломляют свет одинаково с окружающей их средой и поэтому при рассматривании в микроскоп невидимы.

Фиксатор должен легко и быстро пропитывать объект. Применяются простые и сложные фиксаторы. К простым фиксаторам относятся: формалин (40 %-ный раствор формальдегида), этиловый спирт (от 40 до 100 %), метиловый спирт, спирт в смеси с эфиром и т. д. Сложные фиксаторы готовятся по особым рецептам, познакомиться с которыми можно в гистологических справочниках.

3. *Промывание объекта.* Некоторые фиксаторы закрепляют структуру объекта, но мешают другим процедурам приготовления препаратов или образуют осадки, поэтому должны быть удалены из материала. Промывание обычно проводят в дистиллированной воде или в фосфатных буферах с определенными значениями pH.

4. *Обезвоживание и уплотнение.* После промывания из объекта должна быть удалена вода, которая будет в дальнейшем искажать структуру клетки. Для этого используют спирт, который поглощает воду.

5. *Заливка объекта.* В большинстве случаев зафиксированный и обезвоженный объект все же остается мягким и нежным. Из такого материала сделать тонкие срезы невозможно. Поэтому его необходимо пропитать затвердевающими веществами. Такими веществами являются целлоидин и парафин. В гидробиологии часто используется глицерин-желатиновая заливка.

6. *Приготовление срезов.* Из залитого целлоидином или парафином объекта необходимо приготовить тонкие срезы. Обычно срезы делаются с помощью специальных приборов – микротомов. В гистологической технике чаще всего употребляются микротомы, которые делятся на санные, или салазочные, и замораживающие.
7. *Окрашивание срезов.* Как отмечалось выше, при приготовлении гистологических препаратов большое значение имеет их окрашивание. Поскольку разные структуры тканей и клеток окрашиваются разными красителями, в гистологической технике употребляются как основные, так и кислые красители. Гистологических красителей много, и выбираются они соответственно объекту и способам фиксации.
8. *Заключение срезов в бальзам или глицерин-желатин.* На обезвоженный, окрашенный и просветленный срез наносят одну–две капли бальзама (канадский, пихтовый, кедровый), ребром покровного стекла осторожно касаются бальзама и, когда капля растечется по ребру, опускают его на объект. Парафиновые срезы обычно заключают в глицерин-желатин. После этого на покровное стекло помещают небольшой грузик. Препарат просушивается и на него наклеивается этикетка с названием объекта и с указанием красок, которыми он окрашен.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие параметры клеток можно определить с помощью морфометрии?
2. Какие виды гистологических препаратов вы знаете?
3. Каковы основные этапы приготовления гистологических срезов?
4. Для чего необходима фиксация тканей и органов? Какие бывают фиксаторы?
5. Для чего используют заливку в твердые среды гистологических объектов?
6. С какой целью применяют окрашивание препаратов? Какие красители вы знаете?
7. Назовите методы прижизненного исследования клеток и тканей.

Рекомендуемая литература: [2, 3].

2. ЦИТОЛОГИЯ

2.1 Предмет цитологии. Клеточная теория. Организация и строение клетки.

Цитология – наука о клетке, об общих закономерностях, присущих клеточному уровню организации живой материи. Клетка – главный гистологический элемент и наименьшая структурная единица живого. Несмотря на большое разнообразие, все клетки имеют ряд общих структурных признаков. Клеточная теория формулирует это положение как гомологичность, т.е. принципиальное сходство строения клеток всех животных и растительных организмов. Так, для клеток характерно наличие цитоплазмы и ядра. Цитоплазма включает в себя гиалоплазму,

или матрикс цитоплазмы; органеллы, представляющие собой постоянные образования, имеющие характерную структуру и специфическую функцию в клетке, и включения – временные образования, являющиеся продуктом деятельности клетки. Цитоплазма отделена от окружающей клетку среды и от соседних клеток плазмолеммой – внешней клеточной мембраной. Ядро имеет ядерную оболочку, хроматин, ядрышко и нуклеоплазму. Кроме клеток в организме встречаются неклеточные структуры: симпласты, синцитии и межклеточное вещество, которые являются производными клеток и также изучаются в курсе цитологии.

Важное значение для организации клеток имеют состоящие из непрерывного слоя молекул биологические мембраны. Мембраны клеток имеют принципиально сходную молекулярную организацию. Любую клетку снаружи ограничивает плазматическая мембрана, которая состоит из двойного слоя липидов, неполярные (не несущие зарядов) части молекул которых обращены друг к другу, полярные (заряженные) головки – к внешней среде и цитоплазме (рис. 1) – в виде двойного слоя (бислоя). В мембрану включены липиды (фосфолипиды, сфинголипиды, холестерин), углеводы.

К функциям плазматической мембраны относятся активный и пассивный транспорт веществ через клетку, а также обеспечение механического и химического взаимодействия между клетками. Специализированными структурами плазмолеммы являются различные типы межклеточных соединений, а также различного рода выросты цитоплазмы, такие как микроворсинки. Бывают выросты и сложного строения: реснички и жгутики.

Органеллами называют структуры, постоянно встречающиеся в клетках, имеющие характерное строение и выполняющие специфическую функцию.

Различают органеллы мембранные и немембранные, общего значения и специальные. Органеллы общего значения присутствуют во всех клетках, органеллы специальные встречаются в определенных тканях, например миофибриллы в мышечной ткани. К мембранным органеллам относят: эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, лизосомы, пероксисомы. Немембранные органеллы – это рибосомы, центриоли, микротрубочки, микрофибриллы, микрофиламенты.

Рибосома – гранула рибонуклеопротеина диаметром 15–20 нм. Состоящая из двух субъединиц – большой и малой. Функция рибосом – синтез белка. Белок может продуцироваться для нужд самой клетки или быть фиксированным и выделяться из клетки.

Эндоплазматическая сеть (ЭПР) – система трубочек и уплощенных цистерн. Эндоплазматическую сеть, к наружной поверхности которой прикреплены рибосомы, называют гранулярной эндоплазматической сетью, а лишенную рибосом – агранулярной эндоплазматической сетью. Одной из основных функций ЭПР является транспорт веществ. Кроме того, для гранулярной ЭПР характерен синтез белков, для агранулярной – синтез и расщепление гликогена, метаболизм липидов. В печени она участвует в обезвреживании снотворных веществ, канцерогенов и др.

Митохондрии в световом микроскопе выглядят как короткие палочки и нити. При рассмотрении в электронном микроскопе видны их внутренняя и наружная митохондриальные

мембраны, между которыми находится межмембранное пространство. Площадь внутренней мембраны увеличена за счет складок – крист. Внутри митохондрия заполнена митохондриальным матриксом с гранулами. Главная функция митохондрий – обеспечение клетки энергией. Продолжительность жизни митохондрий невелика (митохондрия сердечной мышцы живет приблизительно 6 дней). Убыль митохондрий пополняется за счет их деления.

Комплекс Гольджи состоит из следующих компонентов: 1) уплощенных мешочков, или цистерн; 2) транспортных пузырьков, приносящих белковый секрет из ЭПР; 3) конденсирующих секрет вакуолей; 4) секреторных гранул. Функция комплекса Гольджи: упаковка, конденсация и выведение белковых секретов, участие в синтезе углеводов и присоединение их к полипептидным цепочкам в процессе синтеза гликопротеинов, формирование лизосом.

Лизосомы – органеллы внутриклеточного ферментативного расщепления как экзогенных веществ (попавших в клетку в результате эндоцитоза), так и эндогенных – удаление органелл и включений в ходе нормального обновления или в ответ на измененную функциональную активность. Различают четыре основных формы лизосом: первичные лизосомы, вторичные лизосомы (фаголизосомы, или гетерофагосомы), аутофагосомы, и остаточные тельца. Первичные лизосомы – это запасная форма или резерв гидролитических ферментов. Фаголизосомы образуются от слияния первичной лизосомы с фагосомой. Аутофагосомы предназначены для удаления компонентов самой клетки. Остаточные тельца заполнены гранулами непереваренного материала. Они способны сливаться, образуя пигмент липофусцин.

Пероксисомы напоминают лизосомы, но не содержат гидролитических ферментов, характерных для лизосом. В них содержатся оксид аминокислот и каталаза, разрушающая перекиси. Каталаза пероксиом может играть защитную роль, разрушая перекись водорода, токсичную для клеток.

Центриоли располагаются в клетке парами (диплосома). Они представляют собой цилиндрики, лежащие под прямым углом друг к другу. Центриоли служат центрами формирования микротрубочек веретена деления и микротрубочек аппаратов движения клетки – ресничек и жгутиков.

Микротрубочки (диаметр 25 нм) и микрофибриллы (диаметр 10 нм) связаны с поддержанием и изменением формы клетки, образуя ее цитоскелет. Микротрубочки построены из белка тубулина. Белки микрофибрилл в разных тканях различны. В эпителиях это кератины, в фибриобластах – виментин, в мышцах – десмин и скелетин.

Включения цитоплазмы – необязательные компоненты клетки. Они возникают и исчезают в зависимости от функционального состояния клеток. Клеточные включения бывают: 1) трофические (гликоген); 2) белковые; 3) жировые; 4) секреторные; 5) пигментные (меланин, липофусцин).

Специализированными структурами плазматической мембраны являются различные типы межклеточных соединений, а также различного рода выросты цитоплазмы, такие как

микроворсинки. Различают следующие типы межклеточных соединений: простые (в том числе зубчатые и пальцевидные), пятна сцепления, или десмосомы, плотные соединения, пояски сцепления, или лентовидные десмосомы.

Важную роль во взаимодействии клеток играют щелевидные соединения, или нексусы. Щелевидные соединения представляют собой область плазмолеммы соседних клеток, специализированную для обеспечения диффузии ионов и мелких молекул от клетки к клетке.

Так как внутренняя часть липидного слоя гидрофобна, он, представляет собой практически непроницаемый барьер для большинства полярных молекул. Вследствие наличия этого барьера предотвращается утечка содержимого клеток, однако из-за этого клетка была вынуждена создать специальные механизмы для транспорта растворимых в воде веществ через мембрану. Перенос малых водорастворимых молекул осуществляется при помощи специальных транспортных белков. Малые неполярные молекулы легко растворимы и быстро диффундируют. Незаряженные полярные молекулы при небольших размерах также растворимы и диффундируют.

Важно, что вода очень быстро проникает через липидный бислой несмотря на то, что она относительно нерастворима в жирах. Это происходит из-за того, что ее молекула мала и электрически нейтральна. Итак, мембраны могут пропускать воду и неполярные молекулы за счет простой диффузии. Но клетке необходимо обеспечить транспортировку таких веществ, как сахара, аминокислоты, нуклеотидов, а также многих других полярных молекул. За перенос подобных веществ ответственны специальные мембранные транспортные белки.

Каждый из них предназначен для определенного класса молекул, а иногда и для определенной разновидности молекул. В основном транспортные белки делятся на белки-переносчики и каналообразующие белки. Первые взаимодействуют с молекулой переносимого вещества и каким-либо способом перемещают ее сквозь мембрану. Каналообразующие белки, напротив, формируют в мембране поры, через которые (когда они открыты) могут проходить вещества.

Если молекула не заряжена, то направление ее диффузии определяется разностью концентраций по обеим сторонам мембраны или градиентом концентрации. Учитывая концентрационный и электрический градиенты, все каналообразующие белки и многие белки-переносчики позволяют растворенным веществам проходить через мембраны только пассивно, то есть в направлении электрохимического градиента. Но часто бывает необходимым обеспечить перенос через мембрану молекул против их электрохимического градиента. Такой процесс называется активным транспортом и осуществляется белками-переносчиками, деятельность которых требует затрат энергии. Вся связать белок-переносчик с источником энергии, можно получить механизм, обеспечивающий активный транспорт веществ через мембрану. Одним из главных источников энергии в клетке является гидролиз АТФ до АДФ и фосфата.

Процесс поглощения макромолекул клеткой называется эндоцитозом. В общих чертах механизм его протекания таков: локальные участки плазматической мембраны впячиваются и

замыкаются, образуя эндоцитозный пузырек, затем поглощенная частица обычно попадает в лизосомы и подвергается деградации. Процесс, обратный эндоцитозу, называется экзоцитозом.

Регенерация (от лат. *regeneratio* – возрождение, возобновление) в биологии, восстановление организмом утраченных или поврежденных органов и тканей, а также восстановление целого организма из его части. Регенерация наблюдается в естественных условиях, а также может быть вызвана экспериментально. Регенерация у животных и человека – образование новых структур, взамен удаленных либо погибших в результате повреждения или утраченных в процессе нормальной жизнедеятельности; вторичное развитие, вызванное утратой развывшегося ранее органа.

Термин «регенерация» предложен в 1712 г. французским ученым Р. Реомюром, изучавшим регенерацию ног речного рака. Различают два вида регенерации – физиологическую и репаративную. Физиологическая регенерация – непрерывное обновление структур на клеточном (смена клеток крови, эпидермиса и др.) и внутриклеточном (обновление клеточных органелл) уровнях, которым обеспечивается функционирование органов и тканей. Репаративная регенерация – процесс ликвидации структурных повреждений после действия патогенных факторов. Оба вида регенерации не являются обособленными, не зависимыми друг от друга. Так, репаративная регенерация разворачивается на базе физиологической, т.е. на основе тех же механизмов, и отличается лишь большей интенсивностью проявлений.

Процесс регенерации разворачивается на разных уровнях организации – системном, органном, тканевом, клеточном, внутриклеточном. Осуществляется он путем прямого и непрямого деления клеток, обновления внутриклеточных органелл и их размножения. Об источниках регенерации имеются две точки зрения. Согласно одной из них (теория резервных клеток) происходит пролиферация камбиальных, незрелых клеточных элементов (так называемых стволовых клеток и клеток-предшественников), которые, интенсивно размножаясь и дифференцируясь, восполняют убыль высокодифференцированных клеток данного органа, обеспечивающих его специфическую функцию. Другая точка допускает, что источником регенерации могут быть высокодифференцированные клетки, которые в условиях патологического процесса могут перестраиваться и одновременно приобретать способность к митотическому делению с последующей пролиферацией и дифференцировкой.

Характер клеточной популяции поврежденной структуры определяет возможность её регенерации. Репаративные регенерации возможна, если структура состоит из клеток обновляющейся популяции (эпителиальные клетки). Репаративная регенерация наступит также при наличии в ткани стволовых клеток и условий, разрешающих их дифференцировку. Например, при повреждении скелетной мышцы ткань восстанавливается за счет дифференцировки стволовых клеток (клетки-сателлиты) в миообласты, сливающиеся в мышечные трубочки с последующим образованием мышечных волокон. Ткань, утратившая стволовые клетки, не имеет шансов к восстановлению. По этой причине не происходит репаративной регенерации миокарда после гибели кардиомиоцитов вследствие инфаркта или нейронов при травме. Правда, в последнем случае, если нарушена целостность части клетки,

возможно восстановление структуры нейрона и его связей с клеточными партнерами за счет интенсификации внутриклеточных процессов (синтез белка и внутриклеточный транспорт веществ), т. е. регенерации на клеточном уровне.

2.2 Функции клетки. Целостность реакции клетки. Жизненный цикл клеток.

Клеточный, или, цикл клетки – это время существования клетки от деления до следующего деления, или от деления до смерти. Для разных типов клеток клеточный цикл различен.

В организме млекопитающих и человека различают следующие три группы клеток, локализующиеся в разных тканях и органах:

- часто делящиеся клетки (малодифференцированные клетки эпителия кишечника, базальные клетки эпидермиса и другие);
- редко делящиеся клетки (клетки печени – гепатоциты);
- неделящиеся клетки (нервные клетки центральной нервной системы, меланоциты и другие).

Жизненный цикл у часто делящихся клеток – это время их существования от начала деления до следующего деления. Жизненный цикл таких клеток нередко называют митотическим циклом. Такой клеточный цикл подразделяется на два основных периода:

- митоз или период деления;
- интерфаза – промежуток жизни клетки между двумя делениями.

Длительность клеточного цикла у разных клеток варьирует. У быстро размножающихся клеток взрослых организмов, таких как кроветворные или базальные клетки эпидермиса и тонкой кишки, могут входить в точный цикл каждые 12–36 ч. Короткие клеточные циклы около 30 мин. наблюдаются при быстром дроблении яиц иглокожих и земноводных.

В экспериментальных условиях короткий клеточный цикл 20 ч имеют многие линии клеточных культур. У большинства клеток длительность периода между митозами составляет примерно 10–24 ч.

Клеточный цикл эукариот состоит из интерфазы, во время которой идет синтез ДНК и белков и осуществляется подготовка к делению клетки и собственно само деление клетки, митоз. Интерфаза состоит из нескольких периодов: G1-фазы начального роста, во время которой идет синтез мРНК, белков, других клеточных компонентов, S-фазы (синтетической фазы), во время которой идет удвоение ДНК и G2-фазы, во время которой идет подготовка к митозу. У дифференцировавшихся клеток, которые более не делятся, в жизненном цикле может отсутствовать G1-фаза. Такие клетки находятся в фазе покоя G0.

Закономерная последовательность смены периодов клеточного цикла осуществляется при взаимодействии белков. Клетки, находящиеся в G0 фазе, могут вступать в клеточный цикл при действии на них гормонов роста. Разные факторы роста, такие как тромбоцитарный эпидермальный фактор роста нервов, связываясь со своими рецепторами, запускают внутриклеточный сигнальный каскад. Содержание различных белков в клетке меняется на протяжении всего клеточного цикла. На разных стадиях клеточного цикла синтезируются

разные белки. Так, содержание белка циклина В в ооцитах лягушки достигает максимума к моменту митоза. К окончанию митоза циклин быстро разрушается протеиназами.

Для определения завершения каждой фазы клеточного цикла необходимо наличие в нем контрольных точек. Если клетка «проходит» контрольную точку, то она продолжает «двигаться» по клеточному циклу. Если же какие-либо обстоятельства, например, повреждение ДНК, мешают клетке пройти через контрольную точку, которую можно сравнить со своего рода контрольным пунктом, то клетка останавливается и другой фазы клеточного цикла не наступает по крайней мере до тех пор, пока не будут устранены препятствия, не позволявшие клетке пройти через контрольный пункт.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение клетки.
2. Из каких основных компонентов состоит живая клетка?
3. Каковы функции клеточных органелл (митохондрий, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи)?
4. Каковы строение, химический состав и физико-химические свойства элементарной биологической мембраны?
5. Назовите типы клеточных контактов. Каково их строение и функциональное значение?
6. Что такое регенерация? На каких уровнях она может происходить?
7. Какие виды регенерации вы знаете?
8. Какие стадии жизненного цикла клеток вы знаете?

Рекомендуемая литература: [2, 3].

3. ГИСТОЛОГИЯ

3.1 Предмет, методы и задачи гистологии. Уровни микроскопического изучения организма

Гистология (от греч. histos – ткань, logos – учение, наука) – наука о развитии, строении и функциях клеток, тканей и органов животного организма. В узком смысле гистология – наука о строении и функции тканей. В широком, современном смысле, гистология как наука и учебная дисциплина соответствует данному выше определению и состоит из нескольких разделов.

1. Гистологическая и микроскопическая техника изучает способы приготовления гистологических препаратов и методы их микроскопирования.
2. Цитология изучает развитие, строение и функции различных клеток организма.
3. Эмбриология представляет собой науку, изучающую закономерности эмбрионального развития животного организма.

4. Общая гистология изучает основные принципы и источники развития, строение, функции и реактивные изменения тканей организма.
5. Частная гистология, или микроскопическая анатомия, изучает свойства тканевых комплексов в составе конкретных органов многоклеточных животных; источники и ход эмбрионального развития, строение и функции органов организма животных.

Специальные разделы общей и частной гистологии изучают химию тканей (гистохимия) и механизмы работы тканей и органов (гистофизиология). Гистология, цитология и эмбриология относятся к морфологическим наукам. Эти науки изучают в основном закономерности строения (морфологии) организма, в отличие от физиологических наук, который изучают функцию органов, клеток и тканей. Но такое разделение условно. Если раньше гистология, как и все морфологические науки, имела чисто описательный характер, то сейчас она превратилась в синтетическую науку, широко использующую современные морфофункциональные методы исследования, которые позволяют судить не только о строении, но и структурном обеспечении функций клеток, тканей и органов.

Гистология, цитология и эмбриология относятся к фундаментальным биологическим дисциплинам, т.е. являются основой для изучения других биологических наук. В этом заключается их теоретическое значение. Однако существует и другой аспект значения этих дисциплин – прикладной. В настоящее время без гистологических исследований трудно обойтись врачу любой специальности, включая ихтиопатологов. Кроме того, существует врачебная специальность – патологическая анатомия с патогистологией, в которой гистологические методы исследования являются основными.

Гистология тесно связана с другими фундаментальными науками: биологией, нормальной анатомией, нормальной физиологией, биологической химией, патологической физиологией. Гистологическая техника базируется на знаниях химических дисциплин, а микроскопическая техника – на знаниях таких разделов физики, как оптика (световая микроскопия) и физика элементарных частиц (электронная микроскопия). Вместе эти науки составляют теоретическую базу не только биологии, но и медицины.

Основные задачи гистологии

1. Разработка общей теории предмета.
2. Изучение микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов целостного организма, механизмов гистогенеза, органогенеза и системогенеза.
3. Выяснение механизмов тканевого гомеостаза и его регуляции (нервной, эндокринной, иммунной).
4. Изучение закономерностей реакций клеток, тканей, органов и организма в целом на изменение факторов внешней среды.
5. Разработка проблем регенерации тканей и органов.

6. Изучение механизмов клеточной детерминации и дифференцировки, гистогенетических аспектов опухолевой трансформации клеток и тканей, клеточных механизмов реакций организма.
7. Исследование возрастных изменений клеток, тканей и органов.
8. Исследование особенностей эмбриогенеза различных видов.

Уровни микроскопического изучения организма

В соответствии с основными разделами гистологии как науки существует несколько уровней микроскопического изучения организма.

1. *Субклеточный уровень* – изучение тонкого ультрамикроскопического строения клеток и их органелл при помощи электронного микроскопа. Изучается цитологией.
2. *Клеточный уровень* – изучение строения клеток и их реакций на различные воздействия при помощи различных методов световой микроскопии. Изучается цитологией.
3. *Тканевый уровень* – изучение строения, функций и развития тканевых систем организма. Является предметом изучения такого раздела, как общая гистология.
4. *Органный уровень* – изучает микроскопическое строение различных органов организма в рамках частной гистологии или микроскопической анатомии.

3.2 Основы учения о тканях и их классификация. Развитие тканей в эволюции

Раздел гистологии, изучающий развитие, строение и функции тканей животного организма, называется общей гистологией.

Определение понятия «ткань». Еще задолго до изобретения микроскопа анатомы обнаружили в организме человека и животных однородные части, в разных соотношениях входящие в состав орган и определяющие их строение. Первоначально эти части различали чисто внешним признакам, выделяя мягкие, жидкие, волокнистые, клетчатые части. Термин «ткань» впервые применил английский ученый Н. Грю в 1671 г. в книге «Начала анатомии растений». При препарировании растений он обнаружил, что их структура напоминает; структуру текстильной ткани. Поэтому в период оформления гистологии как самостоятельной науки понятие «ткань» стало использоваться как представление о простых системах организма. С этого времени начал формироваться новый уровень микроскопического изучения организма – тканевой.

Одно из первых научных определений ткани было дано А. Келликером (1852): «Ткань – это комплекс элементарных составных частей, объединенных в одно морфологическое и физиологическое целое». В понятие «части» он включал клетки, синцитии, симпласты. Позже определение ткани дал русский гистолог А.А. Заварзин (1938): «Ткань есть филогенетически обусловленная система гистологических элементов, объединенных общей функцией, структурой и часто – происхождением».

В последнее время интенсивно изучается так называемый дифферонный принцип организации тканей. Поэтому существует ряд современных определений ткани, основанных на представлениях о дифферонах.

Клеточный дифферон – это совокупность клеточных форм, составляющих ту или иную линию дифференцировки от стволовой, до терминально дифференцированной клетки. Начальной клеткой клеточного дифферона является стволовая клетка. Следующую стадию гистологического ряда образуют полустволовые (коммитированные) клетки, которые в отличие от стволовых клеток могут дифференцироваться только в каком-то одном направлении. Третьей и самой многочисленной частью дифферона являются дифференцированные, функционально активные клетки. Наконец, четвертым компонентом являются старые, функционально неактивные клетки и постклеточные структуры. В качестве приме; можно рассмотреть дифферон эпителиоцитов эпидермиса – кератиноцитов. Он включает в себя такие клетки на последовательных стадиях развития, расположенных на разных уровнях эпидермального пласта: базальный кератиноцит (стволовая и полустволовая клетки) – шиповатый кератиноцит – зернистый кератиноцит – блестящий кератиноцит – роговая чешуйка (корнеоцит, являющийся постклеточной структурой).

Современные определения ткани в большинстве своем учитывают дифферонный принцип организации тканей. Одно из таких определений сделано А.А. Клишовым (1981): «Ткани представляют собой мозаичную морфофункциональную систему взаимодействующих клеточных дифферонов, различающихся по генезу, направлению и уровню дифференцировки клеток». Различают монодифферонные (состоят из одного дифферона) и полидифферонные ткани.

К монодифферонным тканям относятся, например, сердечная мышечная ткань (содержит один дифферон кардиомиоцитов), гладкая мышечная ткань (имеется только дифферон гладких миоцитов).

К полидифферонным тканям относится рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, которая содержит диффероны фибробластов, макрофагов, тканевых базофилов, плазмочитов, жировых клеток и др.

В полидифферонных тканях выделяют:

- основной дифферон (в рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани это дифферон фибробластов);
- второстепенные диффероны.

Ткани представляют собой не простую сумму клеток и неклеточных структур, а тканевую систему, в которой составляющие элементы тесно взаимосвязаны между собой.

Тканевые элементы

Каждая ткань состоит из составных частей, или элементов, которые называются тканевыми элементами. По современным представлениям, существуют три основных вида тканевых элементов:

- клетки,
- межклеточное (промежуточное) вещество,
- симпласты.

Некоторые авторы относят к числу тканевых элементов также синцитий и постклеточные структуры.

Основным тканевым элементом является клетка. За счет деятельности клеток образуются остальные виды тканевых элементов:

Межклеточное вещество – это тканевой элемент, который синтезируется и секретируется особыми синтезирующими клетками и находит между клетками в составе ткани. Межклеточное вещество состоит из основного (аморфного) вещества и волокон. Основное вещество – это матрикс ткани, выполняющий метаболическую, гомеостатическую, трофическую, регуляторную роль. Состоит из воды, белков, углеводов, липидов, минеральных веществ. Может быть в состоянии золя (более жидкое) и геля (студнеобразное), а в костной ткани – в минерализованном, твердом состоянии. Волокна выполняют опорную, формообразующую функции, функцию эластичности. Они делятся на коллагеновые, эластические, ретикулярные.

Симпласт – это участок протоплазмы, ограниченный плазмолемой и содержащий большое количество ядер. Симпласты образуются путем слияния клеток в отличие от многоядерных клеток, которые возникают в ходе многократных делений клеток. Например, миосимпласт (поперечнополосатое мышечное волокно) образуется в эмбриогенезе путем слияния клеток миобластов. Вторым примером симпластов – симпластотрофобласт хориона. В зарубежной литературе термин «симпласт» практически не используется, вместо него применяются термины «многоядерная клетка» или «синцитий».

Синцитий. Под синцитием понимают совокупность клеток отростчатой формы, соединенных друг с другом цитоплазматическими мостиками. Различают «ложные» и «истинные» синцитии. В «ложных» синцитиях между отростками контактирующих клеток имеются перерывы, представленные двумя клеточными цитолеммами и типичными контактами между ними. Примерами такого синцития являются ретикулярная ткань, эпителий тимуса и пульпы эмалевого органа развивающегося зуба. Единственным примером «истинного» синцития являются развивающиеся мужские половые клетки. Синцитий и симпласт иногда называют надклеточными структурами.

Постклеточные структуры. Это такие производные клеток, которые в результате терминальной дифференцировки утратили многие важнейшие признаки клеток: способность к репродукции, обмену веществ и энергии и др. Данное обстоятельство связано с потерей клеточного ядра и редукцией цитоплазматических органелл. Одновременно постклеточные структуры получили свойства, которые позволяют им в течение ограниченного времени выполнять некоторые узкоспецифические функции. К постклеточным структурам относятся эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки эпидермиса, волос, ногтей.

Классификация тканей

Первые классификации тканей, основанные на микроскопическом изучении строения и развития, были предложены в середине XIX века (А. Келликер, Ф. Лейдиг). Согласно этим классификациям различали 4 типа тканей: эпителиальные; соединительные ткани с кровью; нервная; мышечные ткани. Первую классификацию тканей предложил Биша. Принятая в настоящее время классификация тканей принадлежит фон Лейдигу:

- эпителиальная ткань;
- ткани внутренней среды (кровь, соединительные ткани);
- мышечные ткани (скелетная, сердечная, гладкая).
- нервная ткань.

Развитие тканей в эволюции

В ходе эволюции происходило возникновение, развитие и усложнение строения различных тканей. Ход эволюции тканей наиболее полно объясняют следующие теории.

Теория параллельных рядов. А.А. Заварзин разработал теорию эволюции тканей, которая называется теорией параллельных рядов тканевой эволюции, или теорией параллелизма. Суть этой теории заключается в том, что в ходе эволюции в разных ветвях филогенетического дерева самостоятельно, независимо, параллельно возникали одинаково построенные ткани, выполняющие сходные функции. Например, соединительная ткань ланцетника и млекопитающих выполняет одинаковые функции и поэтому имеет общие черты строения. Теория параллельных рядов хорошо раскрывает причины эволюции тканей, а также возможности их адаптации.

Теория дивергентного развития тканей. Н.Г. Хлопин предложил собственную теорию эволюции тканей, которая называется теорией дивергентного развития тканей. Согласно этой теории ткани, в эволюции и онтогенезе развиваются дивергентно, т.е. возникают из уже существующих тканей путем расхождения признаков, что ведет к разнообразию тканей. Эта теория показывает, как в ходе дивергенции из одного эмбрионального зачатка образуются ткани, постепенно приобретающие все более выраженные различия в строении и функциях. Например, развивающиеся из кожной эктодермы эпидермис и многослойный плоский эпителий имеют больше сходств, чем различий, тогда как имеющие общий с ними источник развития эпителий аденогипофиза, эмаль зуба и др. отличаются от них.

Единая концепция эволюционного развития тканей. Теории А.А. Заварзина и Н.Г. Хлопина органично дополняют друг друга. Поэтому советские гистологи А.А. Браун, В.П. Михайлов объединили их в единую теорию эволюции тканей, которая утверждает, что сходные тканевые структуры в различных ветвях филогенетического дерева возникли параллельно в ходе дивергентного развития.

3.3 Понятие о камбиальных и некамбиальных тканях, механизмах их гистогенеза

В результате гистогенеза образуются камбиальные и некамбиальные ткани.

Камбиальными называются ткани, в которых на протяжении всего постнатального онтогенеза есть стволовые, или камбиальные, клетки. Гистогенез таких тканей происходит так: одна часть клеток после деления подвергается детерминации, дифференцировке, специализации, после чего выполняет специфические функции. Другая часть клеток остается в недифференцированном состоянии, выполняя роль стволовых клеток. При старении и гибели первой группы клеток камбиальные клетки начинают делиться, затем одна из образовавшихся клеток дифференцируется, специализируется и выполняет функцию вместо погибшей клетки, а вторая остается стволовой.

К камбиальным тканям относятся:

- соединительные,
- эпителиальные,
- мышечные ткани (за исключением сердечной).

Камбиальные ткани делятся на две группы: обновляющиеся и растущие. В камбиальных обновляющихся тканях стволовые клетки сохраняются на протяжении всей жизни (кровь и некоторые эпителиальные ткани). В других тканях (поперечнополосатая мышечная ткань, эпителий печени) количество стволовых клеток постепенно снижается или совсем исчезает при достижении дефинитивного строения. Объем таких тканей постепенно увеличивается за счет внутриклеточной регенерации. Это камбиальные растущие ткани.

Некамбиальные ткани – это ткани, в которых нет камбиальных ток. В ходе эмбрионального гистогенеза клетки этих тканей делятся до достижения необходимого количества, а затем перестают делиться, дифференцируются, специализируются и начинают выполнять специфические функции. При этом стволовых клеток в тканях не остается, и их генерация осуществляется только на внутриклеточном уровне.

Системообразующие факторы ткани. Каждая ткань представляет собой систему, состоящую из взаимосвязанных тканевых элементов. Каждый тканевой элемент выполняет в ткани определенные функции, объем которых может существенно изменяться под действием внешних и внутренних факторов. В последующем происходит своеобразный отбор признаков, отвечающих за определенную функцию. Это имеет большое значение не только для адаптации, но и для эволюции тканей.

Тканевой гомеостаз – это совокупность процессов поддержания постоянства структурно-функциональной организации ткани. Он реализуется различными механизмами.

При формировании ткани и в ходе ее функционирования важную роль играют процессы межклеточной коммуникации – узнавание и адгезия.

Узнавание – специфическое взаимодействие клетки с другой клеткой или внеклеточным матриксом. В результате узнавания развиваются следующие процессы: 1) прекращение миграции клеток; 2) адгезия клеток; 3) образование адгезионных и специализированных межклеточных контактов; 4) формирование клеточных ансамблей (морфогенез); 5) взаимодействие клеток между собой в ансамбле и с клетками других структур.

Адгезия – способность клеток избирательно прикрепляться к другу или к компонентам внеклеточного матрикса. Клеточную адгезию реализуют специальные гликопротеины – молекулы адгезии. Одновременно и следствие процесса клеточного узнавания, и механизм его реализации – процесс взаимодействия специфических гликопротеинов плазматической мембраны распознавших друг друга клеточных партнеров или специфических гликопротеинов плазматической мембраны и внеклеточного матрикса.

Некроз – гибель клеток вследствие повреждения. Некроз – всегда патологическая ситуация. Механизмы некроза иные, чем при апоптозе.

Дегенерация – избирательная гибель клеток при ряде заболеваний (например, в нервной системе при болезни Альцгеймера).

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основные методы и задачи гистологии как науки.
2. Какие уровни изучения организма вы знаете?
3. Дайте определение понятия «ткань».
4. Что такое клеточный дифферон?
5. Какие тканевые элементы вы знаете?
6. Что такое системообразующие факторы ткани?
7. В чем сущность и процессов узнавания и адгезии?

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

3.4 Эпителиальные ткани

Кожа рыб выполняет ряд важных функций. Располагаясь на границе внешней и внутренней среды организма, она выступает фактором неспецифического иммунитета, защищая рыбу от внешних воздействий. Кожа рыб, отделяя организм рыбы от окружающей ее жидкой среды с растворенными в ней химическими веществами, одновременно является эффективным гомеостатирующим механизмом.

Для многих видов рыб кожный покров – основное средство защиты от неблагоприятных факторов. Кожная слизь характеризуется высокой бактерицидной активностью. Благодаря большому содержанию тканевой тромбокиназы и кининов (фактор свертывания крови) в кожной слизи обеспечивается высокая скорость свертывания крови при травмировании рыбы.

В роли средств защиты тела рыбы от механических повреждений выступает жесткая чешуя, покрывающая кожу большинства рыб. Чешуя акул, скатов, хрящевых рыб по прочности и строению напоминает кости. Поэтому некоторые исследователи называют ее кожными зубами.

Кожа многих морских рыб снабжена железами – клетками, вырабатывающими яды. Секретом этих желез покрыты колючки плавников и шипы на жаберных крышках. Хищники стараются избегать контактов с такими рыбами.

Яды многих ядовитых рыб, относящиеся к группе нейротоксинов, оказывают быстрый отравляющий эффект. Например, тетродотоксин – яд наиболее опасных рыб (семейство иглобрюхих, или рыбы-собаки) – в 10 раз токсичнее яда кураре. Он смертелен для человека. Не менее опасна и бородавчатка страшная (семейство бородавчатки), распространенная в Индийском и Тихом океанах. В спинном плавнике этой рыбы находится 13 колючек с ядовитыми железами. Рана, нанесенная этой рыбой, болезненна и вызывает паралич конечности человека.

Пигментные клетки кожи придают рыбе определенную окраску, что важно для ее маскировки. В общении индивидуумов окраска рыбы имеет, кроме того, информационное значение. Наиболее распространена серебристая окраска рыб, которую обеспечивает пигмент гуанин. В промышленности рыба чешуя используется для производства пата, из которого получают искусственный жемчуг.

В коже рыб находится много нервных окончаний. Поэтому ее можно рассматривать как орган рецепции (механической, термической, химической, электрической). Для многих рыб кожа является органом газообмена (кожное дыхание). Слизистый покров кожи защищает некоторых рыб от высыхания на воздухе (угри, сомы), обеспечивая поглощение кислорода из воздуха.

У рыб кожа выполняет также опорную функцию. На внутренней стороне кожи рыб закрепляются мышечные волокна скелетной мускулатуры, составляющие миомеры.

Кожа рыб состоит из двух слоев: наружного, или эпидермиса, и нижнего, или соединительнотканного, - дермы. Между ними выделяют базальную мембрану. У большинства высших рыб эпидермальный слой тонкий и мягкий. Он пронизан чувствительными нервными окончаниями, но не содержит кровеносных сосудов. В дерме просматриваются как нервные элементы, так и капиллярная сеть.

Эпидермис кожи рыб представлен многослойным эпителием, состоящим из 2-15 рядов клеток. Клетки верхнего слоя имеют плоскую форму, часть этих клеток ороговеет и отторгается. Нижний (ростковый) слой представлен одним рядом цилиндрических клеток, которые, в свою очередь, происходят от призматических клеток базальной мембраны. Средний слой эпидермиса состоит из нескольких рядов клеток, форма которых изменяется от цилиндрической до плоской. В эпидермисе могут быть заложены слизистые клетки трех типов. Секреты слизистых клеток отличаются по своему химическому составу и имеют различное предназначение.

Слизь как продукт кожного эпидермиса играет важную роль в жизни рыб. Кожа активных пловцов (например, тунцов и скумбрий) вырабатывает меньше слизи, чем кожа менее подвижных рыб (сом, налим). Количество слизи положительно коррелирует с уровнем развития кожного дыхания рыб.

Дерма (кутис) состоит из трех слоев: тонкого верхнего (соединительнотканного), толстого среднего сетчатого слоя коллагеновых и эластиновых волокон и тонкого базального из высоких призматических клеток, начало двум верхним слоям. У активных пелагических рыб

дерма хорошо развита. Толщина ее в участках тела, обеспечивающих интенсивное движение (например, на хвостовом стебле акулы), сильно увеличена. Средний слой дермы у активных пловцов может быть представлен несколькими рядами прочных коллагеновых волокон, которые между собой связываются еще и поперечными волокнами. У медленно плавающих литоральных и донных рыб дерма рыхлая или вообще слабо развита.

Под дермой находится рыхлый слой соединительной ткани с ровными включениями (подкожная клетчатка). У быстроплавающих рыб на участках тела, обеспечивающих плавание (например, хвостовой стебле), подкожная клетчатка отсутствует. В этих местах к дерме прикрепляются мышечные волокна. У других рыб (чаще всего медлительных) подкожная клетчатка хорошо развита и включает много жира (например, у зубатки).

Функции эпителиальных тканей:

- транспорт газов, аминокислот, глюкозы и других молекул на поверхность эпителиальных пластов;
- выработка слизи;
- барьерная функция – разграничение сред;
- защита организма от повреждающего действия физических и химических факторов внешней среды.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основные функции кожного покрова рыб.
2. Опишите строение клеток, вырабатывающих яд. Какие яды вы знаете?
3. В чем основная функция пигментных клеток кожи рыб?
4. В чем основная функция пигментных клеток кожи рыб?
5. Назовите функции эпителиальных тканей.

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

3.5 Ткани внутренней среды

Ткани внутренней среды – соединительные ткани.

1. Общие свойства:
 - в норме не имеют контакта с внешней средой;
 - отсутствие полярности (клеток);
 - развитое межклеточное вещество;
 - имеются подвижные клетки;
 - общий источник развития в онтогенезе – мезенхима.
2. Основные общие функции:
 - механическая;
 - трофическая;
 - защитная;

- гомеостатическая;
- транспортная(кровь).

Соединительная ткань – главная опора организма животного. Она составляет скелет, соединяет между собой различные ткани и органы, окружает некоторые органы, защищая их от повреждений. Соединительная ткань состоит из клеток различных типов, располагающихся обычно далеко друг от друга; их потребности в кислороде и питательных веществах, как правило, невелики.

Рыхлая соединительная ткань состоит из клеток, разбросанных межклеточном веществе, и переплетенных неупорядоченных волокон. Волнистые пучки волокон состоят из коллагена, а прямые – из эластина; их совокупность обеспечивает прочность и упругость соединительной ткани. По прозрачному полужидкому матриксу, содержащему волокна, разбросаны клетки различных типов:

- овальные тучные клетки окружают кровеносные сосуды; они вырабатывают матрикс, а также продуцируют гепарин (противодействие свертыванию крови) и гиспарин (расширение сосудов, сокращение мышц, стимуляция секреции желудочного сока);
- фибропласты – клетки, продуцирующие волокна;
- макрофаги (гистоциты) – амебоидные клетки, поглощающие болезнетворные организмы;
- плазматические клетки – еще один компонент иммунной системы;
- хроматофоры – сильно разветвленные клетки, содержащие меланин; имеются в глазах и коже;
- жировые клетки;
- мезенхимные клетки – недифференцированные клетки соединительной ткани, способные при необходимости превращаться в клетки одного из перечисленных выше типов.

Фибропласты и макрофаги в случае повреждения способны мигрировать к поврежденным участкам тканей. Рыхлая соединительная ткань окутывает все органы тела, соединяет кожу с лежащими под ней структурами, покрывает кровеносные сосуды и нервы на входе и выходе из органов.

Плотная соединительная ткань состоит из волокон, а не из клеток. Белая ткань содержится в сухожилиях, связках, роговице глаза, надкостнице и других органах. Она состоит из собранных в параллельные пучки прочных и гибких коллагеновых волокон. Желтая соединительная ткань находится в связках, стенках артерий, легких. Она образована беспорядочным переплетением желтых эластичных волокон.

Жировая ткань содержит, в основном, жировые клетки. Жировая клетка состоит из центральной жировой капли, а ядро и цитоплазма оттеснены к мембране. Этот тип ткани предохраняет лежащие под ней органы от ударов и переохлаждения.

Скелетные ткани представлены хрящом и костью. Хрящ – прочная ткань, состоящая из клеток (хондробластов), погруженных в упругое вещество – хондрин. Снаружи он покрыт более плотной надхрящницей, в которой формируются новые клетки хряща. Хрящ покрывает

суставные поверхности костей, содержится в ухе и глотке, в суставных сумках и межпозвоночных дисках.

Из кости построен скелет позвоночных животных. Она состоит из клеток, погруженных в твердое вещество, состоящее на 30 % из органики (в основном, коллаген) и на 70 % из гидроксиапатита $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$. В ней содержатся также натрий, магний, калий, хлор и другие вещества. Такое сочетание материалов сильно повышает устойчивость костной ткани на растяжение и изгиб. Костные клетки (остеобласты) находятся внутри особых лакун, связанных между собою кровеносными сосудами.

Костная ткань делится на три вида. Губчатая костная ткань состоит из тонких костных элементов, называемых трабекулами; пространство между ними заполнено желтым (жировые клетки) или красным (эритроциты) костным мозгом. На срезе плотной костной ткани можно увидеть многочисленные цилиндры, образованные концентрическими костными пластинками. В центре каждого такого цилиндра имеется гаверсов канал, через который проходят артерия и вена, лимфатический сосуд, нервные волокна. Мембранная костная ткань не имеет хрящевых зачатков, а образуется непосредственно в каждом слое. Губчатая кость характерна, в основном, для зародышей, а мембранные кости имеются в черепе, нижней челюсти и плечевом поясе.

Миелоидная ткань (костный мозг) вырабатывает кровяные тельца – эритроциты и гранулоциты. Лимфоидная ткань производит лимфоциты.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие разновидности тканей внутренней среды вы знаете?
2. По каким признакам делятся ткани внутренней среды?
3. Какие основные функции у соединительных тканей?
4. Какие основные свойства соединительной ткани вы знаете?

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

3.6 Лимфоидная ткань

Иоффи и Куртис (*Yoffey, Courtice, 1970*) объединили лимфоидную и кроветворную системы в единый лимфомиелоидный комплекс. Комплекс представляет собой систему органов и тканей, паренхима которых содержит клетки мезенхимального происхождения. В него входят: костный мозг, тимус, селезенка, лимфатические узлы, лимфоидная ткань кишечника и соединительная ткань. Функциональные клетки лимфоидной системы представлены лимфоцитами, макрофагами, антигенпрезентирующими клетками и в некоторых тканях эпителиальными клетками. Все эти клетки функционируют в составе либо обособленных органов, либо диффузных образований.

Лимфоидные органы относят либо к первичным (центральным), либо ко вторичным органам. Первичные лимфоидные органы – это красный костный мозг и тимус.

Функциональное назначение комплекса – обеспечение кроветворения и формирование

клеток иммунной системы. Среди органов и тканей комплекса имеются истинно лимфоидные образования, в которых происходит только лимфопоэз (тимус, лимфатические узлы, лимфоидная ткань кишечника) и «смешанные» образования, где представлены лимфо-, так и миелопоэз (костный мозг, селезенка).

Первичные лимфоидные органы служат основным местом развития лимфоцитов. Здесь лимфоциты дифференцируются из стволовых лимфоидных клеток, размножаются и созревают в функциональные клетки. У млекопитающих Т-клетки созревают в тимусе, а В-лимфоциты – в печени плода и в костном мозге. Птицы имеют особое место образования В-клеток – фабрициеву сумку. Именно в первичных органах формируется репертуар специфичностей лимфоцитарных антигенраспознающих рецепторов, и лимфоциты приобретают таким образом способность распознавать любые антигены, с которыми орган может столкнуться в течение жизни. После чего уже в периферических лимфоидных органах или образованиях распознают только чужеродные антигены.

Из первичных органов лимфоциты мигрируют для выполнения своих функций по кровеносному руслу в периферическую лимфоидную ткань – лимфатические узлы, селезенку и лимфоидную ткань слизи оболочек (пейеровы бляшки, миндалины). Это движение лимфоцитов от центральных органов иммунной системы на периферию является главным миграционным путем. Кроме того, имеется путь рециркуляции. Лимфатические сосуды, дренирующие тело, собирают внеклеточную жидкость – лимфу – вместе с рассеянными по телу лимфоцитами и переносят ее в лимфатические узлы. После некоторого времени пребывания в лимфатических узлах лимфоциты собираются в выносящих эфферентных лимфатических сосудах. Из них лимфоциты попадают в основной лимфатический сосуд – грудной проток, откуда вновь возвращаются в кровотоки.

Таким образом, лимфоциты относятся к той категории клеток, которые широко распространены в организме. В теле человека и позвоночных животных они сгруппированы в три типа объединений. Различные типы организации лимфоцитов обеспечивают наиболее эффективное проявление лимфоидной системы при встрече с чужеродным антигеном.

Иммунный ответ на антигены, поступающие в организм через слизистые оболочки, начинается с премирования лимфоцитов, главным образом в пейеровых бляшках.

Разные лимфоидные органы защищают различные системы организма: селезенка отвечает на антигены, циркулирующие в крови; лимфоузлы реагируют на антигены, поступающие по лимфатическим сосудам; лимфоидная ткань слизистых оболочек защищает слизистые оболочки.

Лимфоциты в большинстве не оседлые, а циркулирующие клетки, они постоянно мигрируют из кровотока в лимфоидные органы и вновь поступают в кровотоки.

In vivo сложные клеточные взаимодействия, составляющие основу иммунной реакции, происходят в периферических, или вторичных, лимфоидных органах, к которым относятся лимфатические узлы, селезенка и скопления диффузной лимфоидной ткани в слизистых оболочках дыхательных, пищеварительных и мочеполовых путей.

Вторичные лимфоидные ткани заселены клетками ретикулярного происхождения, а также макрофагами и лимфоцитами, предшественниками которых служат стволовые клетки костного мозга. Стволовые клетки дифференцируются в иммунокомпетентные клетки в тимусе, а В-лимфоциты в костном мозге. В дальнейшем лимфоциты заселяют лимфоидные ткани, где и происходит иммунный ответ. Лимфатические узлы отфильтровывают чужеродные материалы, попавшие в ткани организма, и при необходимости реагируют на них.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие основные клетки лимфоидной ткани вы знаете?
2. Дайте общую характеристику лимфоидной ткани.
3. Опишите стадии иммунного ответа.

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

3.7 Мышечные ткани

Мышечными тканями называют ткани, различные по строению и происхождению, но сходные по способности к выраженным сокращениям.

Свойством изменения формы обладают клетки многих тканей, но в мышечных тканях эта способность становится главной функцией.

Основные морфологические признаки элементов мышечных тканей – удлиненная форма, наличие продольно расположенных миофибрилл и миофиламентов – специальных органелл, обеспечивающих сократимость, расположение митохондрий рядом с сократительными элементами, наличие включений гликогена, липидов и миоглобина.

Специальные сократительные органеллы – миофиламенты обеспечивают сокращение, которое возникает при взаимодействии в них двух основных фибриллярных белков – актина и миозина при обязательном участии ионов кальция. Миоглобин – это белок, обеспечивающий связывание кислорода и создание его запаса на момент сокращения мышцы, когда сдавливаются кровеносные сосуды (и поступление кислорода при этом резко падает).

В зависимости от структуры органелл сокращения, мышечные ткани подразделяют на две подгруппы: исчерченные мышечные ткани и гладкие мышечные ткани.

Вторая подгруппа – гладкие (неисчерченные) мышечные ткани. Эти ткани характеризуются тем, что вне сокращения миозиновые филаменты деполимеризованы. В присутствии ионов кальция они полимеризуются и вступают во взаимодействие с филаментами актина. Образующиеся при этом миофибриллы не имеют поперечной исчерченности: при специальных окрасках они представлены равномерно окрашенными по всей длине нитями.

Строение основной структурной единицы скелетной мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из миосимпласта и миосателлитоцитов, покрытых общей базальной мембраной.

Длина всего волокна может измеряться сантиметрами при толщине всего 50–100 мкм. Комплекс, состоящий из плазмолеммы миосимпласта и базальной мембраны, называют сарколеммой.

Миосимпласт имеет множество продолговатых ядер, расположенных непосредственно под сарколеммой. Их количество в одном симпласте может достигать нескольких десятков тысяч. У полюсов ядер располагаются органеллы общего значения – аппарат Гольджи и небольшие фрагменты гранулярной эндоплазматической сети. Миофибриллы заполняют основную часть миосимпласта и расположены продольно.

Саркомер – это структурная единица миофибриллы. Каждая миофибрилла имеет поперечные темные и светлые диски, имеющие неодинаковое лучепреломление (анизотропные А-диски и изотропные I-диски). Каждая миофибрилла окружена продольно расположенными и анастомозирующими между собой петлями агранулярной эндоплазматической сети – саркоплазматической сети, или саркоплазматического ретикулума. Соседние саркомеры имеют общую пограничную структуру – Z-линию (или телофрагму).

Молекулы миозина имеют длинный хвост и на его конце две головки. При повышении концентрации ионов кальция в области присоединения головок (в своеобразном шарнирном участке) молекула миозина изменяет свою конфигурацию. При этом (поскольку между миозиновыми филаментами расположены актиновые) головки миозина связываются с актином (при участии вспомогательных белков – тропомиозина и тропонина). Затем головка миозина наклоняется и тянет за собой актиновую молекулу в сторону M-линии. Z-линии сближаются, саркомер укорачивается.

По происхождению различают три группы гладких (или неисчерченных) мышечных тканей – мезенхимные, эпидермальные и нейральные.

Гладкая мышечная ткань.

Гладкая мышечная ткань находится в стенках полых внутренних органов – кишечника, мочевого пузыря, матки, сосудов. Обычно гладкая мышечная ткань образует два слоя. Один слой – это кольцевая мускулатура. Она находится во внутреннем слое. Вторым слоем – продольная мускулатура.

Мышечные клетки собраны в пучки волокон. Каждый пучок окружен тонкой соединительной тканью, где проходят капилляры и нервные волокна. Гладкая мускулатура иннервируется вегетативной нервной системой и не управляется волей человека. Тонус гладкой мускулатуры играет ключевую роль в величине просвета трубчатых структур, например, сосудов, кишечника. Если тонус в кольцевом слое усиливается, диаметр просвета уменьшается. Повышенный тонус кольцевого слоя гладких мышц в артериях приводит к повышению кровяного давления. Ритм сокращений продольных мышц приводит к образованию перистальтических движений, например, в кишечнике. Это способствует проталкиванию содержимого кишечника. Обычно гладкая мускулатура сокращается значительно медленнее, чем поперечнополосатая.

Клетки, составляющие основу гладких мышц, имеют веретенообразную форму. В центре клетки расположено овальное ядро. Сократительный аппарат расположен по периферии клетки, но под световым микроскопом он не выявляется.

Поперечнополосатая мышечная ткань.

Основной структурной единицей поперечнополосатой мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из миосимпласта и миосателлитоцитов, покрытых общей базальной мембраной.

Длина всего волокна может измеряться сантиметрами при толщине всего 50–100 мкм. Миосимпласт имеет множество продолговатых ядер, расположенных непосредственно под сарколеммой. Их количество в одном симпласте может достигать нескольких десятков тысяч. В цитоплазме их элементов миозиновые филаменты постоянно полимеризованы, образуют с актиновыми нитями постоянно существующие миофибриллы. Последние организованы в характерные комплексы – саркомеры. В соседних миофибриллах структурные субъединицы саркомеров расположены на одинаковом уровне и создают поперечную исчерченность.

Поперечнополосатая мышечная ткань иначе называется скелетной мускулатурой, так как мышцы хотя бы одним концом прикреплены к части скелета. Тонкий слой соединительной ткани окружает каждый пучок мышечного волокна. В ней проходят отростки нейронов и кровеносные капилляры, с помощью чего мышца иннервируется и получает питание. Строение одного мышечного волокна – длинной мышечной клетки. Эти клетки многоядерные. Ядра овальные отеснены к периферии волокна. Клетки настолько длинные, что не помещаются в поле зрения микроскопа. При увеличении 40 x 15 в этих длинных клетках хорошо видна поперечная исчерченность: прямые поперечные полосы, частое чередование светлых и темных полос. Поперечные полосы – это сократительный аппарат мышечного волокна. Сократительный аппарат обеспечивает произвольное сокращение мускулатуры. Он развивается в процессе дифференцировки мышечных клеток. При этом множество одноядерных клеток предшественников сливается между собой, в результате чего образуются длинные многоядерные мышечные волокна. Они не способны к делению. Поперечнополосатые (исчерченные) мышечные ткани. Исчерченные мышечные ткани сокращаются быстрее, чем гладкие.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение гладкой мышечной ткани.
2. Поперечно полосатая мышечная ткань.
3. Структура скелетной мышечной ткани.
4. Строение мышечного волокна.
5. Строение клетки гладкой мышечной ткани.

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

3.8 Нервные ткани

Нервная система устанавливает взаимосвязь организма с внешней средой и участвует в координации функций органов внутри организма. Нервная система представляет собой организованную систему высокодифференцированных клеток. Основная структурная единица нейрон – сложно устроенная высокоспециализированная клетка, которая воспринимает раздражения, перерабатывает их и передает различным органам тела. В нейроне различают тело и отростки: аксон и дендриты. Тело нейрона содержит плазму, ядро, органоиды и специальные структуры присущие только ему. Нервные клетки отличаются по длине и толщине (некоторые более метра в длину). Нейроны расположены так, что окончание аксона одного нейрона соприкасается с дендритом другого. Место соединения – синапс.

Нервная ткань развивается из эктодермы. Она состоит из двух компонентов – нервных клеток и нейроглии. Нервные клетки способны воспринимать раздражение, возбуждаться, вырабатывать и проводить нервный импульс. Нейроглия осуществляет опорную, трофическую, секреторную и защитную функции. Все элементы нервной ткани составляют единую нервную систему организма, которая осуществляет взаимосвязь тканей и органов внутри организма и связь организма с внешней средой.

Нервные клетки.

Нервные клетки, или нейроциты (нейроны), имеют отростчатую форму. Это крупные клетки размером 4–130 мк. Нейроцит состоит из тела, отростков и окончаний, образованных этими отростками. Основная масса нейроцитов имеет много отростков. Такие нейроциты называют мультиполярными. Может быть два отростка (биполярные нейроциты) или один (униполярные нейроциты). Отростки разделяются на дендриты и нейриты. Дендриты несут импульс к телу нервной клетки, нейриты проводят импульс от тела клетки. Дендритов может быть много, они сильно ветвятся. Нейрит всегда один. Распространена так называемая ложноуниполярная форма нейроцитов, у которых дендрит и нейрит приближены друг к другу и отходят от клетки в виде одного отростка, который затем Т - образно делится. Длина отростков у человека сильно варьирует (от нескольких микронов до 1,5 м).

Нервные клетки, как правило, имеют одно ядро.

В некоторых вегетативных нервных узлах нередко встречаются и двуядерные и даже многоядерные клетки.

Ядра нервных клеток округлые, с неконденсированным хроматином, что придает им вид светлых пузырьков. Как правило, они занимают центральное место в клетке. Содержимое ядра отграничено от цитоплазмы клетки двумя мембранами.

Цитоплазма нервной клетки содержит все органеллы, пластинчатый комплекс, клеточный центр, митохондрии и др. Особенно много митохондрий у места отхождения нейрита и в концевых ответвлениях отростков. В цитоплазме имеются различные ферменты, включения гликогена, железа, пигментные включения. Некоторые нервные клетки способны к секреции, например нейроциты гипоталамической области. В этих клетках находятся разной величины гранулы и капли секрета.

Характерным признаком нервных клеток является наличие в них специфических структур – базофильной субстанции (вещество Ниссля) и нейрофибрилл.

Базофильная субстанция выявляется при окраске нервных клеток основными красителями в виде базофильных глыбок (глыбки Инссля), поэтому окрашенные нервные клетки имеют пятнистый вид. Эта субстанция представляет собой гранулярную цитоплазматическую сеть с множеством рибосом. Глыбки не обнаруживаются в нейрите и у места его отхождения. Морфология глыбок меняется в зависимости от функционального состояния клетки. При перенапряжении нейрона, патологических состояниях глыбки распадаются, исчезают.

При большом увеличении в электронный микроскоп видно: базофильная субстанция состоит из пузырьков и трубочек различной величины и формы, соединенных в непрерывную цитоплазматическую сеть. На наружной поверхности мембран, образующих эти пузырьки и трубочки, располагаются рядами мелкие зерна - рибосомы, очень богатые РНК и белком. Эти компоненты цитоплазмы свидетельствуют об активном синтезе белка в этих участках. В остальной части цитоплазмы тоже есть цитоплазматическая сеть, но ее строение отлично от строения глыбок Инссля.

Нейрофибриллы – тонкие нити, выявляющиеся в цитоплазме при обработке нервной ткани солями серебра. Нейрофибриллы в теле нервной клетки образуют густую сеть и не имеют определенной ориентации. В отростках они располагаются параллельно друг другу и идут вдоль волокон. При большом увеличении электронного микроскопа в цитоплазме выявляются более тонкие нити – протофибриллы. При импрегнации серебром они и образуют видимые в световой микроскоп нейрофибриллы. Нейрофибриллы представляют собой правильно ориентированные белковые молекулы цитоплазмы. Это очень подвижная система. При возбуждении нервной клетки они очень хорошо выявляются.

Нервные клетки по их функции разделяют на чувствительные, двигательные и вставочные.

Чувствительные нервные клетки своим дендритом связаны с тканью, где они получают раздражение, и затем по нейриту передают его вставочным или двигательным клеткам. Чувствительные клетки имеют в основном ложноуниполярную форму и располагаются в спинномозговых нервных узлах, чувствительных узлах черепных нервов, в органах чувств.

Вставочные клетки - это мультиполярные клетки, которые своими дендритами воспринимают импульс от чувствительных или от вставочных нервных клеток и по нейритам передают его двигательным или тоже вставочным клеткам, которые составляют почти всю центральную нервную систему.

Двигательные клетки имеют мультиполярную форму, получают импульсы по своим дендритам от чувствительных и вставочных клеток и по нейритам передают их мышцам, где нейриты двигательных клеток образуют двигательные окончания.

Двигательные нервные клетки для поперечнополосатых мышц лежат в ядрах передних рогов спинного мозга и двигательных ядрах стволовой части мозга. Двигательные нервные клетки для гладких мышц находятся в вегетативных ганглиях и во внутристеночных нервных узлах.

Контакт между нервными клетками или их отростками называется синапсом. Это – разветвление нейрита одной клетки на теле, нейрите или на дендритах другой. Контактующие поверхности разделены очень узким пространством в 20 нм.

Нейроглия состоит из большого числа клеток, выполняющих разные функции: опоры, разграничительную, трофическую и секреторную. Элементы нейроглии делятся на два вида, макроглию и микроглию. Макроглия в свою очередь подразделяется на эпендиму, астроглию и олигодендроглию.

Эпендимная глия выстилает спинномозговой канал, желудочки мозга. Клетки ее имеют длинный отросток, могут иметь реснички.

Кроме опорной функции, они выполняют и секреторную функцию. Клетки эпендимы принимают участие в образовании спинномозговой жидкости.

Астроглия состоит из огромного количества многоотростчатых клеток и представляет собой опорный аппарат центральной нервной системы. Цитоплазма астроцитов богата митохондриями, что свидетельствует об их активном участии в обменных процессах.

Олигодендроглия окружает тела нейроцитов центральной и периферической нервной системы, образует оболочки нервных волокон, входит в состав двигательных и чувствительных нервных окончаний. Клетки олигодендроглии имеют самые разнообразные формы и размеры; Она играет большую роль в трофике нейрона и нервного волокна, которые она окружает. Предполагается, что глиальные клетки непосредственно и тесно контактируют с кровеносными капиллярами, перерабатывают получаемые ими вещества и передают нервным клеткам уже готовые высокомолекулярные соединения. Некоторые патологические процессы могут быть связаны с поражением этой глии и соответственно с изменениями нейроцитов. Клетки олигодендроглии, входящие в состав нервных окончаний, играют немаловажную роль в восприятии и проведении нервного импульса.

Микроглия состоит из подвижных отростчатых клеток, выполняющих фагоцитарную функцию. Микроглия развивается из мезенхимы, в то время как макроглия вместе с нервными клетками - из нервной трубки.

Нервные волокна

Отростки нервных клеток, покрытые оболочками, составляют нервные волокна. Оболочки образованы глией (олигодендроглией). Центр волокна составляет отросток тела нервной клетки, осевой цилиндр (аксон), состоящий из нейроплазмы и продольно идущих нейрофибрилл. Волокна делят на мякотные и безмякотные.

Мякотные нервные волокна (миелиновые) одеты сравнительно толстой оболочкой, имеющей сложное строение.

Одна ее часть, содержащая миелин, называется миелиновой оболочкой и имеет слоистое строение. В ней чередуются концентрические слои липоидов и белков. Другая часть оболочки носит название шванновской, или неврилеммы. Через равные интервалы волокно истончается, образуя сужения – узловые перехваты (перехваты Ранвье). Это границы смежных шванновских клеток. Здесь нет миелина. Ядро шванновской клетки лежит в миелиновой оболочке между перехватами.

Безмякотные нервные волокна не имеют мякотной оболочки. Шванновские клетки, тесно соприкасаясь, образуют тяжи протоплазмы, в которых на определенном расстоянии друг от друга лежат шванновские ядра. В этих тяжах проходит несколько осевых цилиндров. Такие волокна, содержащие несколько осевых цилиндров, называются волокнами кабельного типа. Безмякотные нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы.

Мякотные и безмякотные нервные волокна, окруженные соединительной тканью, составляют периферические нервные стволы, которые в органах распадаются на более мелкие пучки, а те в свою очередь на отдельные волокна. Волокна переходят в чувствительные или двигательные окончания.

Осевые цилиндры нервных клеток в процессе развития вдавливаются в цитоплазму клеток нейроглии. Так образуются безмякотные нервные волокна. При образовании мякотных волокон при сдавлении образуется дубликатура глиальной оболочки – мезаксон, которая многократно заворачивается вокруг осевого цилиндра, формируя в конечном итоге миелиновую оболочку.

Так как оболочка глиальной клетки, а следовательно, и мезаксон состоят из белков и липидов, то и миелиновая оболочка представляет собой чередующиеся слои белка и липидов.

Нервные окончания

Чувствительные нервные окончания – рецепторы представляют собой концевые разветвления дендритов чувствительных нейроцитов. Эти разветвления находятся во всех тканях организма и воспринимают различные раздражения (болевые, температурные, химические, механические и т. д.). По особенностям строения рецепторы делят на простые и сложные. Свободные простые нервные окончания образуются потеревшими миелиновую оболочку разветвлениями дендрита. В состав сложных, несвободных нервных окончаний входят клетки глии, окружающие осевой цилиндр. Некоторые из них еще покрыты соединительнотканной капсулой. Это так называемые инкапсулированные нервные окончания. Форма рецепторов различна. Они различаются и по своим функциональным особенностям.

Свободные нервные окончания встречаются во всех тканях. Мякотные волокна теряют миелин и распадаются на тонкие концевые ветви. Часто такие разветвления одного волокна располагаются и в соединительной ткани, и на мелких кровеносных сосудах, и в эпителии.

Инкапсулированные рецепторы также образуются из мякотных нервных волокон. Волокна теряют миелин. Их осевые цилиндры вместе с шванновской глией ветвятся. Соединительная ткань образует вокруг этих разветвлений капсулу. Одной из форм таких рецепторов являются концевые колбы (колбы Краузе). В центре такой колбы располагается осевой цилиндр волокна, окруженный глией, которая образует внутреннюю колбу. Предполагают, что эти рецепторы воспринимают температурные раздражения. Принципиально так же построены осязательные тельца (тельца Мейснера) и пластинчатое тельце (Фатера - Пачини). Тельце Мейснера особенно много под эпидермисом кожи. Они обеспечивают осязание. Тельца Фатера - Пачини располагаются в больших количествах в глубоких частях кожи, в некоторых внутренних органах. Они воспринимают давление.

В скелетных мышцах рецепторы находятся как в соединительнотканых прослойках, так и на самих мышечных волокнах. На поверхности мышечных волокон нервные волокна образуют обильные разветвления и спиралеобразные намотки с большим количеством ядер глии. И мышечное волокно, и нервные разветвления на нем покрыты соединительнотканной капсулой. Эти рецепторы называют нервно-мышечными веретенами. Саркоплазма в области веретена теряет характерную поперечную исчерченность, приобретает зернистость и содержит большое количество округлых ядер.

Глиальные клетки, входящие, как правило, в состав всех видов рецепторов, играют определенную роль в процессе образования нервного импульса. Глия выполняет роль

трансформатора, который переводит энергию раздражителя в такую энергию, которая вызовет образование нервного импульса.

Двигательные (моторные) нервные окончания образованы концевыми ветвлениями нейритов моторных клеток, лежащих в двигательных ядрах спинного и головного мозга и в ядрах вегетативной системы.

Моторные окончания в гладких мышцах представлены тонкими концевыми веточками безмякотных нервных волокон, которые подходят к гладкомышечной клетке и образуют на ней небольшие утолщения.

В поперечнополосатых мышцах двигательные окончания называются моторными бляшками. Прежде чем образовать такую бляшку, периферическое нервное волокно - нейрит двигательной клетки - теряет миелиновую оболочку. Моторная бляшка представляет собой концевые разветвления осевого цилиндра нервного волокна, погруженного в саркоплазму мышечного волокна, содержащую округлые ядра. Саркоплазма в этой области бляшки лишена типичной поперечной исчерченности, имеет зернистость, содержит большое количество митохондрий. Электронно-микроскопические исследования показали, что концевые ветви нейрита контактируют с цитоплазматической оболочкой мышечного волокна, которая обволакивает эти ветви. Между оболочкой ветвей нейрита и сарколеммой находится синаптическое пространство - щель, заполненная гомогенным веществом. Передача импульса с мембран ветвей нейрита на мышечное волокно производится путем выделения химических веществ - медиаторов - в это синаптическое пространство.

Функция нервной системы основана на рефлекторном принципе. Большое количество нейроцитов связано между собой и осуществляет восприятие импульса, его передачу двигательной нервной клетке и, наконец, рабочему органу. Нервные клетки связаны друг с другом при помощи синапсов. В области синапсов концевые разветвления одних нейроцитов контактируют с телом, нейритами и дендритами следующих нейроцитов. Концевые разветвления нейроцитов в виде тонких нитей стелются по поверхности тела и отростков других нейроцитов или контактируют только своими утолщенными в виде пуговок или колечек концами. Область синапса регулирует процесс нервного проведения, обеспечивая прохождение импульса или ограничивая его. Через синапс импульс проходит только в одном направлении - от концевых ветвей нейрита одного нейрита на другой нейрит. Между мембраной нейрита и мембранами тела нейритов и дендритов следующего нейрона имеется синаптическая цепь.

Передача импульса - сложный процесс. В концевых участках нейрита много митохондрий, имеются синаптические пузырьки. Мембрана концевых ветвей нейрита биохимически активна. В тот момент, когда возбуждение доходит до мембраны нейрита, можно наблюдать выход содержимого пузырьков, где имеется медиатор (ацетилхолин, норадреналин), в синаптическую щель. Эти вещества и вызовут возбуждение мембран дендритов и тела, следующего нейрита.

Цепь нейроцитов, обеспечивающая проведение нервного импульса от рецептора чувствительного нейрита до двигательного окончания в мышце, носит название рефлекторной дуги. Простая рефлекторная дуга состоит из чувствительного и двигательного нейроцитов. Путь нервного импульса в ней следующий. В рецепторе, образованном дендритом чувствительной клетки, под влиянием определенного раздражения возникает нервный импульс. Импульс распространяется по дендриту, достигает тела чувствительной клетки и проходит по ее нейриту к двигательной клетке. Нейрит образует синапс на теле и дендритах двигательной

клетки. Нервный импульс передается двигательной клетке и по ее нейриту идет к двигательному окончанию, с которого возбуждение переходит на мышечное волокно.

Как правило, между чувствительным и двигательным нейронами имеются вставочные. Чем выше организация животного, тем больше вставочных нейронов, тем они разнообразнее по особенностям функции, тем совершеннее, адекватнее реакция организма на раздражитель. У человека почти вся центральная нервная система представляет собой сложную систему вставочных нейронов.

Выключение или гибель одних нейронов в составе рефлекторной дуги сказывается на морфологии и функции других. Например, гибель чувствительных клеток вызывает нарушение в двигательных клетках.

Перерезка периферического нерва, содержащего дендриты чувствительных клеток, приводит к ретроградным изменениям в телах чувствительных клеток. Перерезанный нервный ствол в периферической его части подвергается распаду - так называемой валлеровской дегенерации. Регенерация нервных волокон происходит за счет роста центрального конца перерезанного нерва. Периферический нерв растет со скоростью 1–4 мм в сутки. Восстановления погибших нервных клеток, как правило, не происходит.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности строения нервной ткани.
2. Строение и классификация нейронов.
3. Проводящие пути.
4. Синапсы.
5. Рефлекс.
6. Строение мякотных и безмякотных нервных волокон.
7. Строение рецепторов.

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

4. ЭМБРИОЛОГИЯ

4.1 Строение половых клеток. Классификация яйцеклеток

Среди клеток тканей выделяются две группы -соматические и половые, которые отличаются не только топографией и своей морфологией, но и имеют принципиальные качественные и количественные различия жизненного цикла и состава генетического материала.

Соматические клетки организмов имеют диплоидный набор генетического материала (двойной набор хромосом $-2n$ из которого одна пара половые).

Половые клетки организма специализированы на воспроизводство новых поколений и имеют половинный (так называемый гаплоидный) генетический набор хромосом. Различают мужские и женские половые клетки, которые несут генетическую информацию по отцовской и

материнской линиям. При слиянии мужской и женской половых клеток при оплодотворении образуется диплоидная клетка - зигота, которая даст начало всем клеткам нового организма. Развитие половых клеток называется гаметогенезом и происходит в половых железах. Суть гаметогенеза состоит в образовании из диплоидных стволовых предшественников половых высокодифференцированных клеток (сперматозоидов и ооцитов) с гаплоидным набором хромосом (Рис 3).

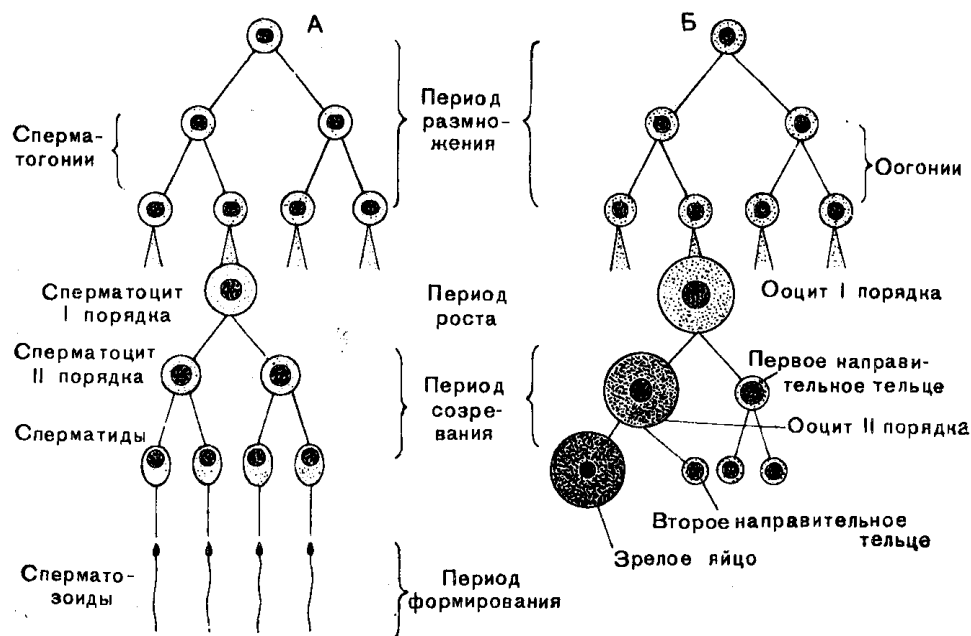


Рис. 3 Схема сперматогенеза и овогенеза (по Мануиловой, 1973)

Развитие мужских половых клеток (сперматогенез) включает 4 периода: размножения, роста, созревания и формирования. В результате сперматогенеза возникают клетки (сперматозоиды), содержащие X- или Y- половую хромосому.

Развитие женских половых клеток (овогенез) состоит из 3 периодов: размножения, роста, созревания. В результате овогенеза образуются клетки (ооциты), содержащие только X- половую хромосому. За некоторыми исключениями, мужской и женский гаметогенез протекают однотипно.

Размножение всех высших животных происходит половым путем и подавляющего большинства связано с оплодотворением. Одно из основных условий, определяющих успех оплодотворения, - подготовленность к слиянию, или зрелость половых клеток. Оплодотворение состоит из слияния двух половых клеток: мужской и женской, в результате получается новая клетка – зигота. Она качественно отличается от половых клеток, обладая материнской и отцовской наследственностью. Зигота начинает делиться и превращается в многоклеточный зародыш.

Если не происходит оплодотворения, сперматозоид довольно быстро утрачивает активность и становится нежизненно способными; яйцеклетки же скоро гибнут вследствие

резкого несоответствия между малым ядром и большим количеством цитоплазмы. Поэтому для оплодотворения и развития необходима быстрая встреча половых клеток.

Различают наружное и внутреннее оплодотворение. При наружном оплодотворении слияние половых клеток происходит в морской или пресной воде. При внутреннем оплодотворении сперматозоид соединяется яйцом в увлажненных половых путях самки. В первом случае развитие зародыша всегда происходит в воде, во втором – внутри материнского организма или вне него.

Оплодотворению предшествует осеменение – сближение гамет у животных организмов. Успеху осеменения способствует одновременное созревание и выведение гамет у особей мужского и женского пола. Сближению половых клеток способствуют вещества, которые они выделяют: фертилизины (гиногамоны) – яйцеклетками и антифертилизины (андрогамоны) – сперматозоидами. Благодаря наличию этих веществ происходит агглютинация, сперматозоиды прикрепляются к поверхности яйца. Как правило, гиногамоны яйца реагируют на андрогамоны сперматозоидов животных своего вида, обеспечивая специфичность оплодотворения.

Процесс оплодотворения начинается с проникновения сперматозоида в яйцеклетку. У некоторых яиц проникновение сперматозоида происходит только через особое отверстие микропиле. На соприкосновение со сперматозоидом яйцо очень быстро реагирует целым рядом существенных изменений. В месте проникновения сперматозоида начинается кортикальная реакция, которая быстро распространяется по всей поверхности яйца. В результате образуется оболочка оплодотворения. В образовании, которого, принимают участие кортикальные альвеолы (гранулы) располагающиеся под оболочкой яйца в поверхностном слое цитоплазмы. Мукополисахариды, входящие в состав альвеол, образуют с водой, поступающей в яйцеклетку, гидрофильный коллоид, образующий слой между желтком и оболочкой, который и называется перивителлиновым пространством.

После образования перивителлинового пространства оболочка яйца становится на много прочнее и непроницаемой для воды. Эти процессы составляют первую фазу оплодотворения и называются активацией яйца (активация может происходить без оплодотворения).

В яйцеклетку проникает головка сперматозоида вместе с шейкой. Цитоплазмальный хвостик обычно остается снаружи. Внутри яйца головка перемещается по направлению к женскому ядру сначала своей передней частью. Затем сперматозоид поворачивается к женскому ядру шейкой, в которой появляются лучи клеточного центра. По мере продвижения внутри яйца ядро сперматозоида сильно изменяется, оно постепенно превращается в типичное ядро с ясно выраженной структурой. Такое ядро называют мужским пронуклеусом, Ядро яйцеклетки – женским пронуклеусом. Происходит слияние мужского и женского пронуклеусов, в результате образуется ядро дробления, начинающее митотически делиться. Слиянием ядер сперматозоида и яйцеклетки и образованием ядра зиготы заканчивается процесс оплодотворения.

Вопросы для самоконтроля

1. Осеменение у рыб.
2. Процесс оплодотворения.
3. Образование первителлинового пространства.
4. Значение кортикальной реакции.

Рекомендуемая литература: [1, 3, 4].

4.2 Общие закономерности эмбриогенеза. Дробление. Образование бластулы. Типы дроблений. Гастрюляция

Многократное деление зиготы, наступающее после оплодотворения, называется дроблением. Оно приводит к образованию многоклеточного зародыша. После оплодотворения зигота разделяется на две клетки, которые вновь делятся; образовавшиеся четыре клетки делятся на восемь и т. д. (рис. 4). Деления следуют одно за другим настолько быстро, что клетки не успевают расти и становятся все мельче и мельче. Увеличение числа клеток при дроблении сопровождается уменьшением их размеров, общий объем зародыша почти не меняется. Клетки возникающие в результате дробления называют бластомерами, а те перетяжки, по которым они отделяются одна от другой, - бороздами дробления. Различают меридиональные борозды, экваториальные, широтные, параллельные экватору и тангенциальные, проходящие параллельно поверхности зиготы.

Веретено располагается в той части клетки, которая не содержит включений – первое правило дробления. Веретено располагается в направлении наибольшей протяженности свободной цитоплазмы и своим положением определяет направление борозд дробления – второе правило дробления. Третье правило – скорость прохождения борозд дробления всегда обратно пропорционально количеству желтка в клетке. Дробление зиготы по этим правилам распространяются не на все организмы, хотя и наблюдается у многих.

Дробление у разных многоклеточных животных протекает различно. Это зависит, прежде всего, от количества и распределения в них желтка. По этим признакам выделяют несколько типов дробления.

При отсутствии желтка или небольшом и даже среднем его количестве дробится вся оплодотворенная яйцеклетка - такое дробление называют *полным*, а яйца голобластическими. При значительном количестве желтка дробится только часть зиготы, которая свободна от него. Такое дробление называют *частичным*, а яйца с частичным дроблением меробластическими. *Полное дробление.* В зависимости от количества и распределения в них желтка полное дробление может быть равномерным и неравномерным. Если желтка мало, и он распределен равномерно по всему яйцу, борозды дробления проходят с одинаковой скоростью на всем протяжении клетки и разделяют ее на равные бластомеры. И наоборот, если желтка много, и он распределен неравномерно, то участки где его много, делятся, дробятся, медленнее, чем участки, где его мало. В результате получаются неравные бластомеры: микромеры – мелкие в анимальном полушарии и макромеры – крупные, в вегетативном полушарии.

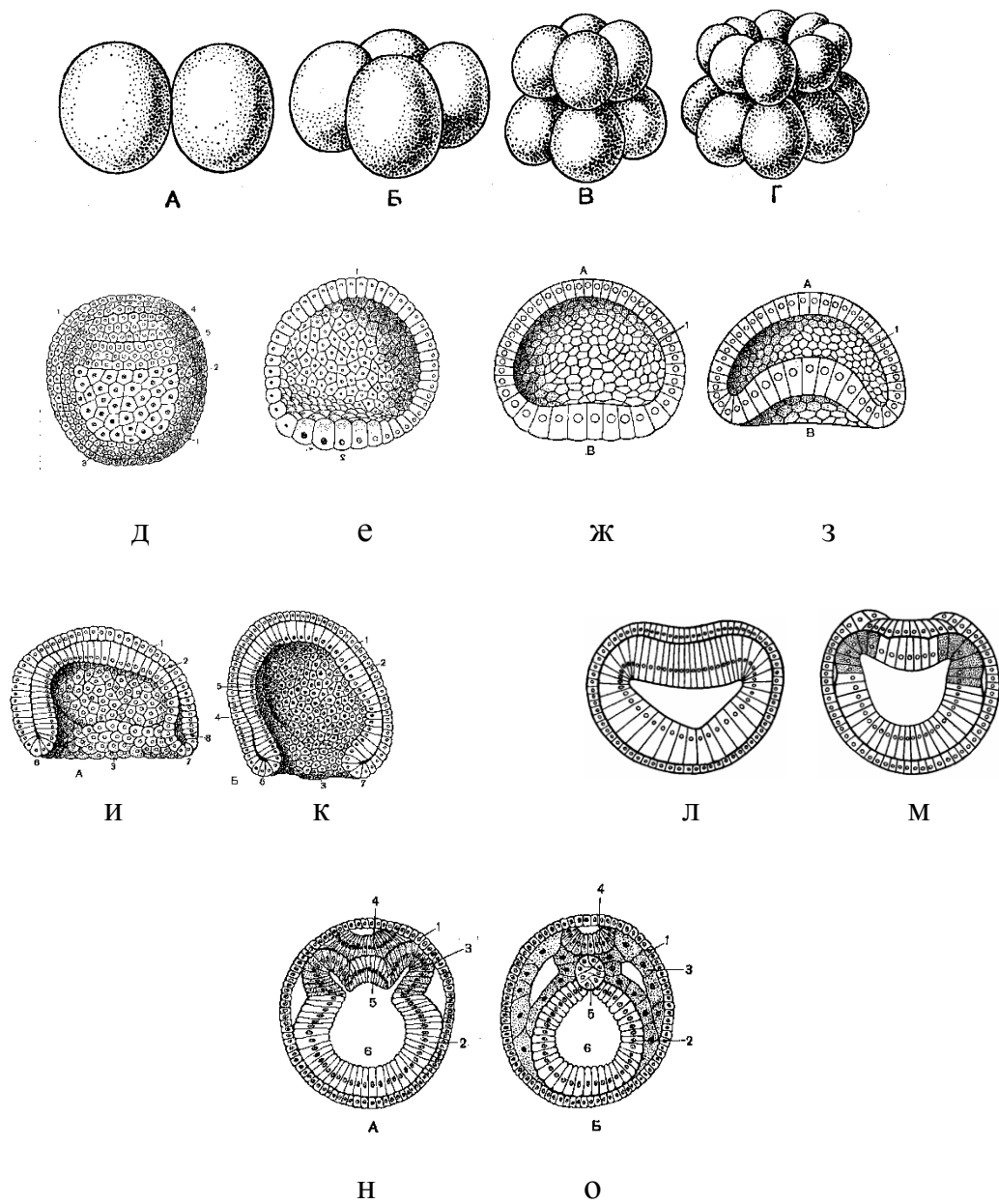


Рис. 4 Начальные стадии гастрюляции ланцетника (по Мануиловой, 1973):

а – стадия два blastomera; б – стадия четыре blastomera; в – стадия восемь blastomeres; г – морула; д – поздняя бластула; е – разрез поздней бластулы; ж, з – ранние стадии гастрюляции; и – гастрюла на ранней стадии; к – гастрюла на поздней стадии; л – поперечный разрез через позднюю гастрюлу; м - ранняя нейрула; н – средняя нейрула; о – поздняя нейрула.

Полное равномерное дробление наблюдается у ланцетника (Рис 4). Первое деление (веретено горизонтально) – дробление проходит вертикально. Второе аналогично. Третье –

веретено дробления вертикально - борозда проходит в экваториальной плоскости. Четвертое меридиональное. Далее происходит правильное чередование широтных дроблений с продольными. Количество бластомеров увеличивается кратно двум: 1-е два делятся на 4, 8, 16, 32, 64, 128 и т.д. В результате получается многоклеточный зародыш в форме полого шара, который называют бластулой. В ней различают однослойную стенку, состоящую из большого количества мелких клеток – бластодерму и полость бластоцель (первичная полость тела).

Полное неравномерное дробление у ланцетника всегда завершается образованием бластулы, стенка которой состоит из одного слоя клеток, а полость лежит в центре. Такая бластула называется целобластулой. Полное неравномерное дробление наблюдается у земноводных, яйца которых относятся к телолецитальным, со средним количеством желтка. Большая часть которого сосредоточена в вегетативной половине, где зерна его крупнее. Первые две борозды проходят меридионально. Они быстро разделяют анимальную часть, значительно задерживаясь в вегетативной. Третья борозда, проходя параллельно экваториальной плоскости, разделяет бластомеры поперек. Она располагается ближе к анимальному полюсу, из-за смещения веретена деления. Верхние бластомеры получаются меньших размеров, чем нижние. При дальнейшем дроблении анимальные бластомеры дробятся заметно быстрее вегетативных, и поэтому разница между их величиной становится все более значительной.

Неполное дробление. При неполном дроблении делится только та часть яйца, которая свободна от желтка. Часть, заполненная желтком, не дробится. По этому типу развиваются телолецитальные яйца (у костистых рыб, птиц, пресмыкающихся) и централецитальные у насекомых. В соответствии с особенностями строения этих яиц различают дискоидальное и поверхностное дробление.

Дискоидальное дробление наблюдается у костистых рыб, птиц, пресмыкающихся. Яйца этих животных богаты желтком, большое количество которого обуславливает их значительные размеры. Свободная от него цитоплазма в виде небольшого участка находится в верхней части яйца и называется *зародышевым диском*. Поскольку дробится только диск, дробление получило название дискоидального.

Толщина зародышевого диска незначительна, он распластан на желтке, и его наибольшая протяженность совпадает с плоскостью, параллельной поверхности яйца. Поэтому веретена при первых трех и даже 4-х делениях располагаются горизонтально, а борозды дробления проходят вертикально. В результате получается один ряд клеток. После нескольких делений они становятся высокими и веретена располагаются в них вертикально, а борозды дробления – параллельно поверхности яйца. Таким образом, в зародышевом диске появляются поверхностные клетки и клетки, расположенные на желтке. Последующие деления проходят в самых разных направлениях, и зародышевый диск превращается в пластинку, состоящую из нескольких рядов клеток. Между диском и желтком возникает небольшая щелевидная полость, которую приравнивают к бластоцели.

Поверхностное дробление наблюдается у централецитальных яиц с большим количеством желтка в их середине. Цитоплазма в таких яйцах расположена по периферии

клетки и в центре около ядра. Через массу желтка проходят тонкие цитоплазматические тяжи, соединяющие периферическую цитоплазму с около ядерной. Дробление начинается с деления ядра и обособления вокруг возникших ядер цитоплазмы. Число ядер увеличивается. Окруженные цитоплазмой они постепенно передвигаются к периферии яйцеклетки. Как только ядра попадают в ее поверхностный слой, последний разделяется соответственно их количеству на бластомеры. В результате дробления вся центральная часть цитоплазмы перемещается к поверхности и сливается с периферической цитоплазмой. Образуется сплошная бластодерма, из которой развивается зародыш. Поверхностное дробление свойственно исключительно яйцам членистоногих.

По взаимному расположению бластомеров (которое определяется свойствами цитоплазмы) также различают несколько типов дробления: радиальное, спиральное и двусторонне симметричное (билатеральное).

Радиальное дробление - каждый верхний бластомер располагается точно под нижним, веретена занимают поочередно то горизонтальное, то вертикальное направление. Соответственно бластомеры отделяются то вверх, то вниз, то вправо, то влево (наблюдается у кишечнополостных, иглокожих, у многих хордовых).

Спиральное дробление встречается у червей и моллюсков. Цитоплазма бластомеров анимальной части их яиц перед каждым дроблением смещается в сторону. Соответственно этому веретено дробления становится наклонно под углом приблизительно 45° . Отделяющиеся верхние бластомеры располагаются не над нижними, как при радиальном дроблении, а между ними. Цитоплазма всех анимальных бластомеров при делении смещается вправо, при следующем – влево. Если мысленно продолжить линию расположения веретен дробления, то она окажется спиральной.

Билатеральное дробление характеризуется тем, что через дробящуюся зиготу можно провести только одну плоскость, по обеим сторонам которой располагаются соответствующие друг другу бластомеры (яйца круглых червей и аскарид).

Бластула и морула. Дробление бластомеров приводит к образованию морулы, которая получила свое название из-за сходства с туловой ягодой, морула предшествует бластуле и отличается от нее тем, что представляет сплошной шар, без полости внутри. У рыб различают крупноклеточную и мелкоклеточную морулы. Бластула вторая после морулы стадия развития эмбриона, содержащая полость бластоцель.

В зависимости от типа дробления различают:

Целобластула – бластула с большим бластоцелем и равномерно утолщенной, однослойной стенкой (ланцетник).

Амфибластула – отличается от целобластулы тем, что её стенка состоит из нескольких рядов клеток и в анимальной части тоньше, чем в вегетативной. Бластоцель смещена к анимальному полюсу (полное неравномерное дробление – у земноводных).

Стерробластула состоит из больших бластомеров, которые располагаются в ее стенке в один ряд и глубоко заходят в полость, за счет этого она значительно сокращается, иногда вытесняется совсем (некоторые членистоногие).

Дискобластула образуется при дискоидальном дроблении. Полость дробления в форме узкой щели находится между зародышевым диском и желтком, крышу такой бластулы образует бластодиск, а дно нераздробившейся желток.

Перибластула фактически полости не имеет, так как заполнена желтком. Бластодерма состоит из одного слоя клеток, окружающего желток (некоторые насекомые).

Способы гастрюляции. Бластула, образовавшаяся в результате дробления, переходит в своем развитии в новую стадию. В результате перемещения клеточного материала однослойный зародыш превращается в двуслойный – гастролу (от гастрэ - выпуклость, чрево сосуда; гастэр - желудок). Процесс, который приводит к ее формированию, называется гастрюляцией, а возникшие при этом клеточные слои – зародышевыми листками. Наружный из них получил название эктодермы (от эктос- вне и дэрма- кожа), а внутренний - энтодермы (энтос- внутри). У позвоночных животных в процессе гастрюляции образуется третий, средний зародышевый листок – мезодерма (мезос- средний).

Переход в гастролу может осуществляется четырьмя основными способами:

- *Инвагинация* (впячивание) наблюдается в случае целобластул. Заключается в том, что вегетативная часть бластулы впячивается в бластоцель и постепенно доходит до внутренней стороны анимального полушария (рис. 4 ж, з, и). Вследствие впячивания вегетативного полушария бластоцель постепенно вытесняется, но образуется новая полость – полость первичной кишки, или гастроцель. Она сообщается с внешней средой отверстием – первичным ртом, или бластопором.

- *Иммиграция* заключается в перемещении отдельных клеток стенки бластулы в бластоцель, где и образуется внутренний листок – энтодерма. Миграция клеток может происходить только с одного полюса, и тогда она называется униполярной, или по всей внутренней поверхности бластулы, в этом случае она называется мультиполярной. 1-я наблюдается у гидромедуз, 2-я-у некоторых губок.

- *Деляминация* (расслаивание) сводится к расщеплению стенки бластулы. Клетки, отделяющиеся внутрь, образуют энтодерму, а наружные эктодерму (у многих беспозвоночных и высших позвоночных).

- *Эпиболия* (обрастание) заключается в том, что мелкие, анимальные клетки усиленно делятся и обрастают вокруг более крупных, вегетативных, первые дают эктодермальный слой, вторые энтодермальный.

Все описанные типы гастрюляции редко встречаются отдельно, обычно они комбинируются. Например, очень часто одновременно с обрастанием происходит впячивание, расслаивание наблюдается вместе с иммиграцией и т.д.

Образующаяся при гастрюляции энтодерма заполняет всю полость дробления и постепенно ее вытесняет. К концу этого процесса бластоцель остается в виде узкой щели между

эктодермой и энтодермой. Последняя входит в состав стенки формирующейся первичной кишки. Блaстопор к концу гастрaуляции остается в виде небольшого отверстия. Судьба его различна: или он становится дефинитивным (окончательным ртом), или превращается в анальное отверстие. У некоторых животных он служит одновременно и тем и другим. Если бластопор делается анальным отверстием, то рот образуется вторично на переднем конце тела зародыша. В зависимости от судьбы бластопора животные делятся на первичноротых (черви, моллюски, членистоногие) и вторичноротых (иглокожие и хордовые).

Образование мезодермы. У многих беспозвоночных животных мезодерма образуется из двух клеток – телобластов, которые обособляются уже на стадии дробления. В процессе гастрaуляции одновременно с перемещением энтодермы телобласты погружаются в бластоцель и располагаются на границе между экто- и энтодермой. Телобласты активно делятся, и образующиеся при этом клетки врастают тяжами между наружным и внутренним зародышевыми листками - телобластический способ образования мезодермы.

У иглокожих и ланцетника мезодерма образуется по окончании гастрaуляции и обособляется из внутреннего зародышевого листка. В этом случае мезодерма закладывается в виде карманообразных выростов энтодермы по обеим сторонам первичной кишки. По этой причине мезодерму называют вторичным зародышевым листком в противоположность ранее возникающим первичным листкам – эктодерме и энтодерме. Полость мезодермальных выпячиваний представляет зачаток вторичной полости тела (целома) - энтороцельный способ образования мезодермы.

У позвоночных животных мезодерма образуется уже в процессе гастрaуляции одновременно с эктодермой и энтодермой. Она врастает между листками в виде сплошного клеточного пласта (у позвоночных, названия не имеет). Описанные способы образования мезодермы сильно варьируют.

Дифференцировка зародышевых листков. Зародышевые листки, образующиеся в процессе гастрaуляции, состоят из клеточных материалов, которые идут на развитие определенных систем органов. Эктодерма остается в процессе гастрaуляции на поверхности, принимая участие в развитии покровов тела. Из нее формируется: наружный эпителий, кожные железы, поверхностный слой зубов, роговые чешуйки и т.д. Обширная часть первичной эктодермы вследствие особых морфогенетических процессов «погружается» во внутрь, под наружный эпителий, и дает начало всей нервной системе и органам чувств. У многих животных эктодерма на переднем и заднем концах тела впячивается по направлению к переднему и заднему концам развивающегося из энтодермы кишечника (средняя кишка). Впячивания образуют стомодеум (передняя кишка), проктодеум (задняя кишка).

Производные энтодермы. Внутренний зародышевый пласт, дифференцируясь одновременно с другими частями зародыша, развивается в эпителий средней кишки, печень и пищеварительные железы, а у хордовых эпителий дыхательных путей.

Производные мезодермы. Все не перечисленные ранее органы развиваются из мезодермы: - все мышечные ткани, все виды соединительной, хрящевой и костной тканей,

каналы выделительных органов, перитонеум полости тела, кровеносная система, эпителий почек, часть тканей яичников и семенников.

На существование у зародышей различных животных сходных по своему топографическому положению пластов обратил внимание еще К. Вольф, изучая развитие цыпленка. Работы Х. Пандера и К. Бэра – последователей Вольфа – способствовали уточнению представлений о листках, получивших название зародышевых. К. Бэр различал первичные листки: - анимальный и вегетативный, и выделившийся из них вторичный, с которыми Бэр связывал развитие определенных органов. Позднее, А.О. Ковалевский на основании широкого сравнительного исследования пришел к важному выводу о том, что двухслойную стадию проходят почти все многоклеточные. Работы А.О. Ковалевского доставили ценные доказательства эволюции и подтвердили единство происхождения всего животного мира.

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

Вопросы для самоконтроля

1. Способы гастрюляции.
2. Образование энтодермы.
3. Бластопор.
4. Образование мезодермы.
5. Этапы эмбрионального развития.
6. Закладка осевых органов.
7. Дробление.
8. Типы дроблений.
9. Полное равномерное дробление.
10. Полное неравномерное дробление.
11. Неполное дробление.

Рекомендуемая литература: [1, 3, 4].

4.3 Органогенез. Закладка осевых органов. Этапы эмбрионального развития

Индивидуальное развитие ланцетника (по Г.Т. Масловой, А.В. Сидорову). Яйца ланцетника бедны желтком и относятся к гомолецитальному типу. В яйцеклетке выделяют анимальный и вегетативный полюс.

Созревание яйцеклетки происходит в воде. Первое направительное тельце отделяется на анимальном полюсе ооцита еще до оплодотворения. Оплодотворение наружное. После

проникновения сперматозоида вокруг яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению в яйцо других избыточных спермиев. Вслед за этим происходит отделение второго направительного тельца, которое располагается между желточной оболочкой и яйцеклеткой.

Все дальнейшее развитие проходит также в воде. Через 4-5 дней из яйцевой оболочки вылупливается микроскопическая личинка, которая переходит к самостоятельному питанию.

Дробление, бластула. Малое количество желтка объясняет простоту дробления и гастрюляции. Дробление полное, почти равномерное, радиального типа, в результате образуется целобластула.

Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) целиком дробится на бластомеры в правильной геометрической прогрессии. Бластомеры почти одинаковой величины, анимальные лишь несколько мельче вегетативных. Первая борозда дробления – меридиональная, проходит через анимальный и вегетативный полюс. Она разделяет шаровидное яйцо на две совершенно симметричные половины, но бластомеры округляются. Они шаровидные, имеют малую площадь соприкосновения. Вторая борозда дробления также меридиональная, перпендикулярна первой, а третья – широтная (рис. 4 а-г).

По мере увеличения количества бластомеров они все больше расходятся от центра зародыша, образуя посередине большую полость. В конце концов, зародыш принимает форму типичной целобластулы – пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток – бластодермой и с полостью, заполненной жидкостью – бластоцелом (рис. 4 д, е).

Клетки бластулы, вначале округлые и потому не плотно сомкнутые, затем приобретают форму призм и плотно смыкаются. Поэтому позднюю бластулу, в противоположность ранней, называют эпителиальной.

Стадия поздней бластулы завершает период дробления. К концу этого периода размеры клеток достигают минимума, а общая масса зародыша не увеличивается по сравнению с массой оплодотворенной яйцеклетки.

Гастрюляция. Гастрюляция происходит путем инвагинации – впячивания вегетативного полушария бластулы внутрь, по направлению к анимальному полюсу (рис. 4 ж-и).

Анимальное полушарие становится наружным зародышевым листком – первичная эктодерма. Зародыш приобретает вид двухслойной чаши с широко зияющим отверстием – первичным ртом или бластопором. Полость, в которую ведет бластопор, называют гастроцель (полость первичного кишечника). Бластоцель в результате впячивания низводится до узкой щели между наружным и внутренним зародышевыми листками. На данной стадии зародыш носит название гастрюлы (рис. 4 к).

Первичная кишка представлена внутренним зародышевым листком, окружающим полость гастрюлы, является зачатком не только пищеварительной системы, но и других органов и тканей личинки.

Бластопор окружен дорсальной, вентральной и боковыми губами. Далее происходит концентрическое смыкание краев бластопора и удлинение зародыша. У ланцетника,

представителя вторичноротых, бластопор соответствует не ротовому, а заднепроходному отверстию, обозначая задний конец зародыша. В результате смыкания краев бластопора и выпячивания тела в передне-заднем направлении, зародыш удлиняется.

При этом поперечник гастрюлы уменьшается – общая масса составляющих зародыш клеток не может увеличиваться, пока развитие идет под покровом яйцевых оболочек. Зародыш приобретает билатеральную симметрию.

Расположение зачатков в поздней гастрюле лучше всего видно на поперечном разрезе зародыша (рис.6.1 к).

Наружную стенку его образует эктодерма, неоднородная в своем составе. В дорсальной части эктодерма утолщена и состоит из высоких цилиндрических клеток. Это зачаток нервной системы, которая остается еще на поверхности и образует так называемую медуллярную или нервную пластинку. Остальная эктодерма состоит из мелких клеток и является зачатком покрова животного.

Под нервной пластинкой во внутреннем зародышевом листке располагается зачаток хорды, по обеим сторонам которого в виде двух тяжей находится материал мезодермы. В брюшной части располагается энтодерма, образующая основание первичной кишки, крышу которой составляют зачатки хорды и мезодермы.

Материал будущих внутренних органов, находясь в бластуле снаружи, в процессе гастрюляции перемещается внутрь зародыша и располагается на местах, развивающихся из них органов. Только зачаток нервной системы остается еще на поверхности. Он погружается внутрь зародыша на стадии, следующей за гастрюлой.

Нейруляция и образование осевых органов. По окончании гастрюляции начинается следующий этап в развитии зародыша – дифференцировка зародышевых листков и закладка органов. Наличие комплекса спинных органов: нервной трубки, хорды и осевой мускулатуры, известных также под именем осевых, является одной их характерных черт типа хордовых.

Стадия, на которой происходит закладка осевых органов, называется нейрулой. Внешне она характеризуется изменениями, происходящими с зачатком нервной системы. Они начинаются с нарастания эктодермы по краям нервной пластинки. Образующиеся нервные валики растут навстречу друг другу и затем смыкаются. Пластинка же погружается внутрь и сильно прогибается (рис. 4 м, н).

Это приводит к образованию желобка, а затем нервной трубки, которая в передней и задней части зародыша некоторое время остается открытой (указанные изменения удобнее всего проследить на поперечном разрезе зародыша). Вскоре, в задней части тела эктодерма нарастает на бластопор и отверстие нервной трубки, закрывая их таким образом, что нервная трубка остается сообщенной с кишечной полостью – образуется нервно-кишечный канал. Одновременно с формированием нервной трубки существенные изменения происходят и во внутреннем зародышевом листке. Из него постепенно обособляются материалы будущих внутренних органов. Зачаток хорды начинает выгибаться, выделяется из общей пластинки и превращается в обособленный тяж в виде сплошного цилиндра. Одновременно происходит

обособление мезодермы. Этот процесс начинается с появления небольших карманообразных выростов по двум сторонам внутреннего листка. По мере роста они отделяются от энтодермы и в виде двух тяжей с полостью внутри располагаются по всей длине зародыша.

Кроме продольных желобков от переднего конца первичного кишечника последовательно отчленяются еще две пары целомических мешков. Таким образом, в развитии ланцетника имеется стадия, характеризующаяся наличием трех пар сегментов и свидетельствующих об эволюционном родстве ланцетника с трехсегментарными личинками полухордовых и иглокожих. У ланцетника ярко выражен энтероцельный способ образования целома – его отшнуровка от первичного кишечника. Этот способ является исходным для всех вторичноротых животных, но почти, ни у кого из вышестоящих позвоночных, за исключением круглоротых, с такой ясностью не представлен. После отделения хорды и мезодермы края энтодермы постепенно сближаются в спинной части и в конце концов смыкаются, образуя замкнутую кишечную трубку.

В ходе дальнейшего развития мезодерма сегментируется, тяжи разделяются поперечно на первичные сегменты или сомиты. Из них образуются три основные закладки:

- *дерматом* формируется из наружной, обращенной к эктодерме, стенке сомита, – из его клеток впоследствии возникает соединительная часть кожи, представленная преимущественно фибробластами;
- *склеротом* образуется из внутренней части сомита, примыкающей к хорде (нижние позвоночные) или к хорде и нервной трубке (высшие позвоночные) – представляет зачаток осевого скелета;
- *миотом* представляет часть сомита, расположенную между дерматомом и склеротомом – является зачатком всей поперечно-полосатой мускулатуры.

Дифференцировка сомитов у ланцетника протекает иначе, чем у позвоночных. Это различие выражается в том, что у позвоночных сегментируется только спинная часть мезодермальных тяжей, тогда как у ланцетника они полностью распадаются на сегменты. Последние вскоре разделяются на спинные – сомиты, и брюшные – спланхнотом.

Сомиты, из которых развивается туловищная мускулатура, остаются обособленными друг от друга. Сегменты спланхнотома сливаются, образуя левую и правую полость, которые затем объединяются под кишечной трубкой в общую вторичную полость тела - целом.

С образованием хвоста нервно-кишечный канал исчезает. В главной части кишечной трубки прорывается ротовое отверстие, а на заднем конце, под хвостом, образуется анальное – путем вторичного прорыва стенки тела животного на месте закрывшегося бластопора. Зародыш переходит в стадию свободноплавающей личинки.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение яйцеклетки ланцетника.
2. Характеристика процесса оплодотворения.
3. Дробление и строение бластулы.

4. Образование и строение ранней гастролы.
5. Расположение зародышевого материала на стадии поздней гастролы.
6. Образование нервной трубки и других осевых органов.
7. Расположение зародышевого материала на стадии нейрулы.
8. Образование мезодермы.
9. Сегментация мезодермы: формирование сомитов и целома.
10. Дифференцировка сомитов.

Рекомендуемая литература: [1, 3, 4].

4.4 Эмбриогенез осетровых рыб

Зародышевый период развитие осетровых рыб (по А.С. Гинзбург, Т.А. Детлаф, 1969)

Зародышевое развитие осетровых может быть подразделено на пять последовательных этапов: оплодотворение, дробление, гастрюляция, развитие от конца гастрюляции до начала пульсации сердца и от начала пульсации сердца до вылупления (рис 8.1 и 8.2).

Оплодотворение

Зародышевое развитие начинается с оплодотворения. Начальный этап оплодотворения охватывает время от первого соприкосновения сперматозоида с яйцом до слияния мужского и женского ядер. В этот период (2-13 мин) оболочки приобретают клейкость и значительную прочность.

Стадия 1 - (0) яйцо в первые минуты оплодотворения; не отличается от неоплодотворенного яйца. В центре анимальной области имеется светлое полярное пятно, окруженное скоплением пигментных зерен в виде кольца, другое пигментное пятно находится на границе с вегетативной областью. Оболочка плотно прилегает к яйцу не начали набухать. Попадая в воду яйца, имеющие несколько удлиненную форму, ложатся на бок. После осуществления кортикальной реакции возникает перивителлиновое пространство, яйцо отделяется от оболочек и поворачивается вегетативным полушарием вниз и анимальной областью вверх (рис. 8.1 а).

Стадия 2 - (0.50) Яйцо после поворота и выделения гидрофильного коллоида. Анимальная область уплощена; между нею и оболочкой возникло перивителлиновое про-во; пигмент стянут к центру анимального полюса на место светлогополярного пятна. Оболочки набухли. Студенистая оболочка приобрела клейкостью. Яйцо свободно поворачивается внутри оболочек, ориентируется анимальным полюсом вверх

Стадия 3 - (1.40) стадия светлого серпа. Пигментное скопление смещается из центра. У края анимальной области заметна светлая, иногда совершенно белая область полулунной формы.

Дробление

Стадии 4 – 8 соответственно (2.55) стадии 1-го, (3.45) 2-го, (4.35) 3-го, (5.25) 4-го, (6.15) 5-го деления.

Бластуляция

Стадия 11 – (10.00) стадия ранней (бластомерной) бластулы. Образовалась полость дробления – бластоцель. На разрезах она имеет неправильную форму

Стадия 12 – (12.30) стадия поздней (эпителиальной) бластулы. В анимальной области отдельные клетки, при небольшом увеличении, не различимы. (они плотно прижаты др. к др., и приобретают эпителиальный характер. Полость дробления больше, чем на стадии 11, стенки ее приобрели более ровные очертания, а крыша уплотнилась и утончилась).

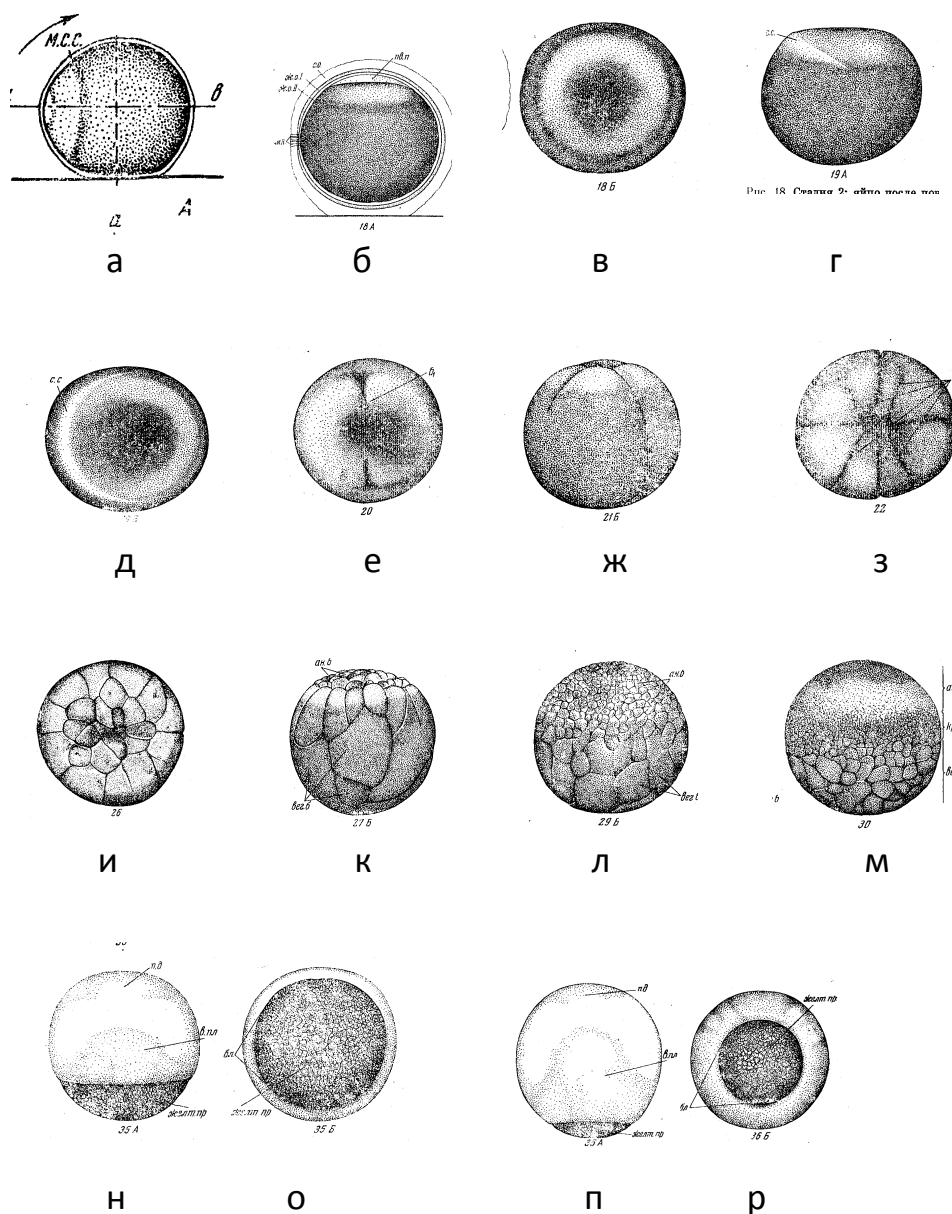


Рис 8.1 Развитие осетра (по Гинсбург и Детлаф, 1969)

а – яйцо до осеменения и в первые минуты после оплодотворения вид сбоку (стадия 1); б - яйцо после поворота и выделения гидрофильного коллоида вид сбоку, в – вид сверху (стадия 2); г - стадия светлого серпа вид сбоку, д – вид сверху (стадия 3); е – стадия первого деления (стадия 4); ж - стадия второго деления (стадия 5); з – стадия третьего деления (стадия 6); и – стадия пятого деления вид сверху (стадия 8); к – стадия седьмого деления вид сбоку (стадия 9); л – стадия ранней бластулы (стадия 11); м – стадия поздней бластулы (стадия 12); н – стадия средней гастролы или большой желточной пробки вид сбоку, о – вид снизу (стадия 15); п – стадия маленькой желточной пробки пробки вид сбоку, р – вид снизу (стадия 17);

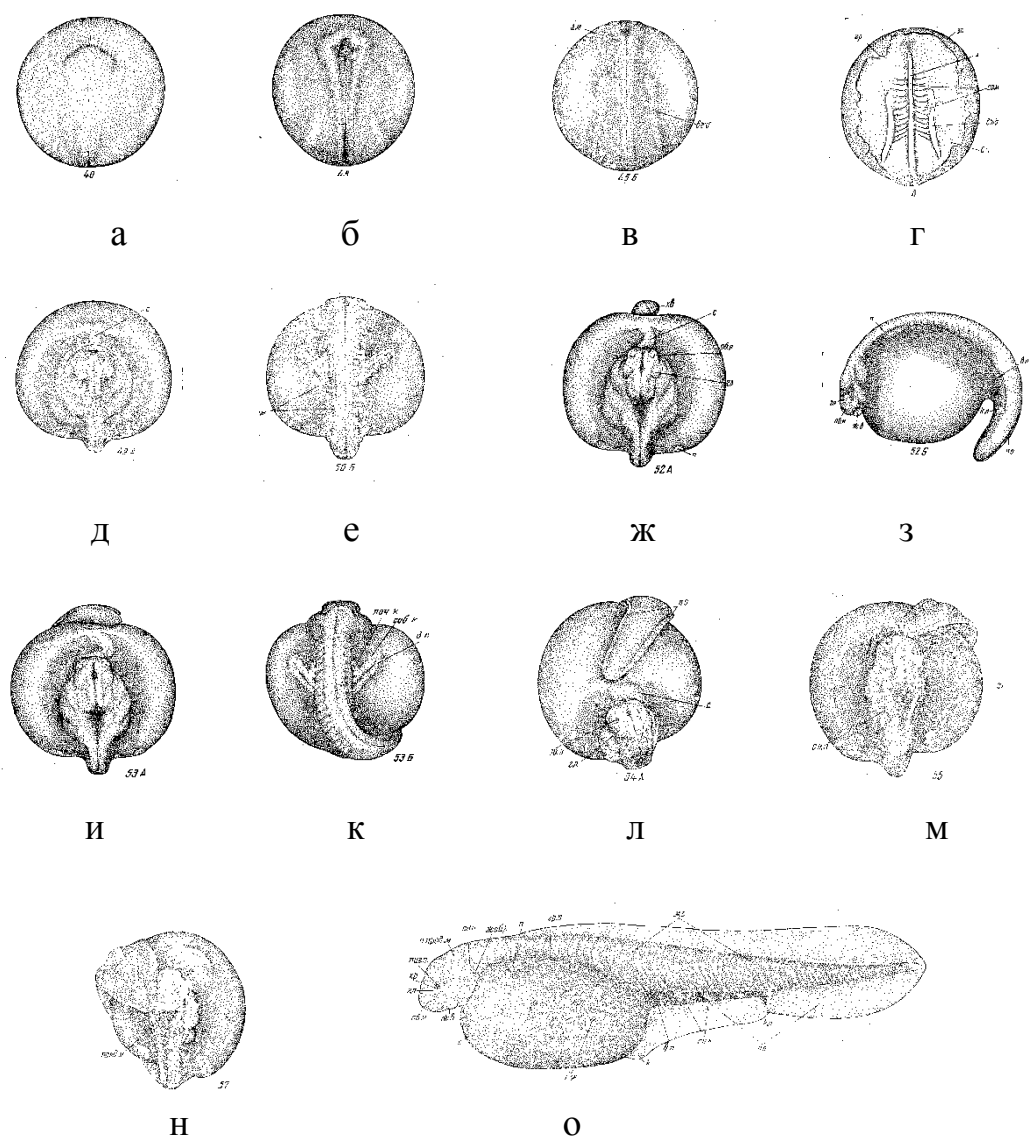


Рис. 8.2 Развитие осетра (по Гинсбург и Детлаф, 1969) продолжение

а – стадия ранней нейрулы (стадия 19); б - стадия поздней нейрулы (стадия 22); в – стадия замкнувшейся нервной трубки (стадия 23); г - то же после удаления покровного эпителия и нервной трубки; д – стадия короткой сердечной трубки (стадия 27); е – стадия прямой удлинённой сердечной трубки (стадия 28); ж – стадия образования изгиба сердечной трубки

(стадия 29); и – стадия, на которой конец хвоста приближается к сердцу вид с головы (стадия 30); к – то же вид со спины; л - стадия, на которой конец хвоста достигает сердца (стадия 31); м - стадия, на которой конец хвоста достигает головы (стадия 32); н – стадия начала выклева у осетра (стадия 35); о – личинка осетра после выщода из оболочки (стадия 36).

Гастроуляция

Стадия 13 – (16.15) стадия начала гастроуляции В области промежуточной зоны немного выше экватора образовалась узкая сильно пигментированная полоска с нечеткими очертаниями.

Стадия 14 – (17.05) стадия ранней гастролы. На месте пигментной полоски образовалась спинная губа бластопора. Она представляет собой короткую неглубокую щель – начался процесс инвагинации.

Стадия 15 – (22.55) стадия средней гастролы. Анимальный материал покрывает 2/3 поверхности зародыша. Образовалась брюшная губа бластопора, и бластопор замкнулся в кольцо.

Стадия 16 – (25.00) стадия большой желточной пробки.

Стадия 17 – (27.50) стадия маленькой желточной пробки. Вся поверхность зародыша за исключением желточной пробки, покрыта светлым анимальным материалом. Зародыш еще сохраняет прежнее положение оболочкой желточной пробкой вниз.

Между стадиями 17 и 18 вследствие перемещения центра тяжести происходит поворот зародыша на 90 град.

Стадия 18 – (31.40) стадия щелевидного бластопора. Процесс гастроуляции закончен; края бластопора сомкнулись; между ними осталась узкая щель, через которую сохраняется сообщение полости первичной кишки с внешней средой. Спинная сторона зародыша обращена вверх, на ней появляется неглубокая нервная бороздка.

Нейрула

Стадия, на которой осуществляется закладка осевых органов. Формирование осевых органов – нервной системы, хорды и пищеварительной трубки.

Стадия 19 – (32.30) стадия ранней нейрулы. Начинают обозначаться нервные валики вокруг головного отдела нервной пластинки. Нервная система у позвоночных формируется из эктодермы в виде нервной трубки. У хордовых первоначально она имеет вид нервной пластинки. Эта пластинка растет интенсивнее всех остальных участков эктодермы и затем прогибается, образуя желобок. Края желобка смыкаются, возникает нервная трубка, которая тянется от переднего конца к заднему. На переднем конце трубки затем формируется головной мозг. Одновременно с образованием нервной трубки происходит формирование хорды. Хордальный материал энтодермы выгибается, так что хорда выделяется из общей пластинки и превращается в обособленный тяж в виде сплошного цилиндра. Нервная трубка, кишечник и хорда образуют комплекс осевых органов зародыша, который определяет двустороннюю симметрию тела. Впоследствии хорда у позвоночных животных замещается позвоночником, и

только у некоторых низших позвоночных ее остатки сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Стадия 20 – (33.45) стадия широкой нервной пластинки. Нервные валики четко обозначены.

Стадия 21 – (34.45) стадия сближения нервных валиков. Впервые обозначаются зачатки выделительной системы, они располагаются по бокам от туловищного отдела нервной трубки.

Стадия 22 – (36.40) стадия поздней нейрулы. Началось смыкание нервной пластинки в ее передней части, в области будущего переднего мозга. Нервные валики в туловищном отделе сближены. Одновременно с образованием хорды происходит обособление третьего зародышевого листка – мезодермы. Способов образования мезодермы несколько. У ланцетника, например, мезодерма, как и все основные органы, образуется вследствие усиленного деления клеток с двух сторон первичной кишки. В результате образуются два энтодермальных кармана. Эти карманы увеличиваются, заполняя собой первичную полость тела, края их отрываются от энтодермы и смыкаются между собой, образуя две трубки, состоящие из отдельных сегментов, или сомитов. Это и есть третий зародышевый листок – мезодерма. В середине трубок находится вторичная полость тела, или целом.

Стадия 23 – (37.30) стадия замкнувшейся нервной трубки. В головном отделе нервной трубки намечается подразделение на три мозговых пузыря.

Органогенез

Стадия 24 – стадия появления глазных выростов и утолщения переднего конца зачатков выделительной системы. Впереди головного мозга обозначается светлая пластинка полукруглой формы – зачаток железы вылупления. Появляются зачатки первой пары висцеральных дуг и происходит закладка второй пары.

Стадия 25 – стадия сближения боковых пластинок и образования утолщения в области зачатка хвоста.

Стадия 26 – (50.00) стадия слияния боковых пластинок и начала обособления хвостового отдела зародыша. В месте соединения боковых пластинок образуется зачаток сердца. Конец хвоста выходит за границу темной области. Голова еще не обособлена.

Стадия 27 – (53.20) стадия короткой сердечной трубки. Начинается процесс обособления головы. Сформировался зачаток сердца. Зачаток хвоста удлинился и сузился.

Стадия 28 – (57.30) сердце имеет строение прямой удлиненной трубочки.

Стадия 29 – (60.00) стадия образования S-образного изгиба сердца и начала его пульсации. Пульсирование сердца происходит редко. Число кровеносных сосудов в стенке желточного мешка возросло. На зачатке хвоста появилась закладка плавниковой оторочки (пл. каймы).

Стадия 30 - (62.05) конец хвоста приближается к сердцу. Зародыш может двигать головой и хвостом.

Стадия 31 - конец хвоста достигает сердца. Плавниковая оболочка хорошо различима.

Стадия 32 – (78.00) конец хвоста касается головы. Зародыш может активно двигаться в оболочках.

Стадия 33 – конец хвоста немного заходит за голову.

Стадия 34 – конец хвоста достигает промежуточного мозга. Зародыш активно движется в оболочках. Плавниковая оторочка хвоста заметно расширилась. Если оболочку снять, способен к медленному поступательному движению.

Стадия 35 – (96–100 час.) стадия на которой начинается вылупление; конец хвоста у зародышей осетра достигает предпочки. Желточный мешок имеет округлую форму. В глазу появляется пигментное пятно. Намечается ротовое углубление. Формируется спиральный клапан. Кровь бесцветная или со слабым желто-розовым оттенком.

Стадия 36 – предличинка сразу после выхода из оболочек в период массового выклева. Форма желточного мешка удлинненно-яйцевидная. В глазу четкое пигментное пятно. Жаберные щели еще не прорвались. Видны зачатки грудных плавников. Кровь розового цвета.

На нижней поверхности головы имеется небольшая ротовая ямка, но ротовое отверстие отсутствует. Самый задний отдел кишечника - клоака - сообщается с наружной средой, в нее открываются выводные протоки предпочки, однако сообщения с полостью кишечника она еще не имеет. Таким образом, на стадии вылупления пищеварительная система еще замкнута.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение яйцеклетки осетровых.
2. Характеристика процесса оплодотворения.
3. Дробление и строение бластулы.
4. Образование и строение ранней гастролы.
5. Расположение зародышевого материала на стадии поздней гастролы.
6. Образование нервной трубки и других осевых органов.
7. Расположение зародышевого материала на стадии нейрулы.
8. Образование мезодермы.
9. Сегментация мезодермы: формирование сомитов и целома.
10. Дифференцировка сомитов.

Рекомендуемая литература: [1, 3, 4].

4.5 Эмбриогенез лососевых рыб

Зародышевый период развитие лососевых рыб (по Д.А. Павлову, 1989)

По характеру распределения желтка и плазмы яйца лососей являются телолецитальными. По соотношению желтка и плазмы – полилецитальными.

Этап I Набухание икринки, появление перивителлинового пространства, образование бластодиска.

Зрелые ооциты светло-оранжевого цвета, имеют диаметр 4,5–5,4 мм (рис. 9.1 а). Жировые капли окрашены более интенсивно, чем желток, распределены в нем неравномерно и не превышают 0,25 мм в диаметре.

Икра кумжи при температуре 4,8 °С частично набухает через 10 мин, через 30 мин перивителлиновое пространство достигает максимальной величины. На анимальном полюсе постепенно концентрируется цитоплазма и формируется сначала плоский, а затем выпуклый бластодиск (рис. 9.1 в). Под бластодиском и по его периферии лежит зона мелких жировых капель.

Этап II Дробление. Этап характеризуется в основном количественными изменениями: увеличением числа клеток и уменьшения их размеров.

Дробление яиц лососевых рыб меробластическое, относительно равномерное. Первые четыре деления проходят синхронно (рис. 9.1 г-е). Бластодиск делится на два, четыре, восемь бластомеров. На стадии 32 бластомеров - морулы крупных клеток (рис. 9.1 ж), морулы средних клеток и мелкоклеточной морулы (рис. 9.1 з) бластодиск имеет крутые края. В центральной, прилегающей к поверхности желтка области бластодиска формируется синцитий перибласта.

Этап III Бластуляция.

Между внутренними рыхло расположенными клетками бластодиска имеются большие межклеточные пространства, однако выраженной полости на данном этапе нет (рис. 9.1 и).

Этап IV Гастрюляция.

В результате быстрых миграций глубоко лежащих клеток к осевому зачатку, между основанием бластодиска и перибластом появляется полость.

В процессе эпиболии желтка бластодермой клетки гипобласта формируют зародышевое кольцо и зародышевый щиток (рис. 9.1 к). Между внутренним слоем клеток эпибласта и перибластом сохраняется обширная полость, которая увеличивается в процессе эпиболии желтка бластодермой. Таким образом, возникает орган – перибластический синус.

Этап V Органогенез

При степени обрастания поверхности желтка на 1/5 – 1/4 в зародышевом щитке появляется осевой зачаток и его передний отдел увеличивается (рис. 9.1 л).

Когда зона обрастания желтка увеличивается до 1/3 появляется 5–7 сомитов, диаметр желточной пробки 2,5-3 мм, у зародыша закладываются глазные пузыри.

При эпиболии желтка на 1/2 закладываются первые сомиты. По мере уменьшения диаметра желточной пробки количество сомитов увеличивается до 10-13, диаметр желточной пробки 2-2,5 мм

На стадии замыкания желточной пробки в теле зародыша насчитывается 17-22 сегмента. Длина зародыша составляет 3,3-3,4 мм, формируются каналцы пронефроса.

На стадии 28-29 сегментов в глазных пузырях закладываются глазные бокалы, появляется зачаток сердечной трубки, окончание хвостового отдела начинает отделяться от желтка (рис. 9.1 м,о).

Этап VI Начало подвижного состояния зародыша.

Очень слабые и редкие сокращения сердца, в виде изогнутой трубки, когда в теле зародыша насчитывается 44-45 сегментов, в глазах имеются хрусталики, формируется мозжечок, кишечная трубка, обонятельные капсулы, плавниковая кайма, около 1 мм хвостового отдела отделяется от желтка. Эмбрион начинает совершать едва видимые потягивания тела

При появлении 46-48 сегментов в теле сердце становится двухкамерным. При температуре 6,4 сокращается 51 раз в минуту (рис. 9.1 п). Появляются зачатки грудных плавников.

Этап VII Появление подвижных форменных элементов крови.

Этап начинается с появлением первых подвижных форменных элементов крови, в слуховых капсулах закладываются отолиты, развивается кровеносная система, желток «обрастает» кровеносными сосудами, количество сегментов достигает 55-58, виден зачаток печени. Васкуляризация желточного мешка на 3/4. Зародыш совершает движения.

Этап VIII Печеночно-желточное кровообращение.

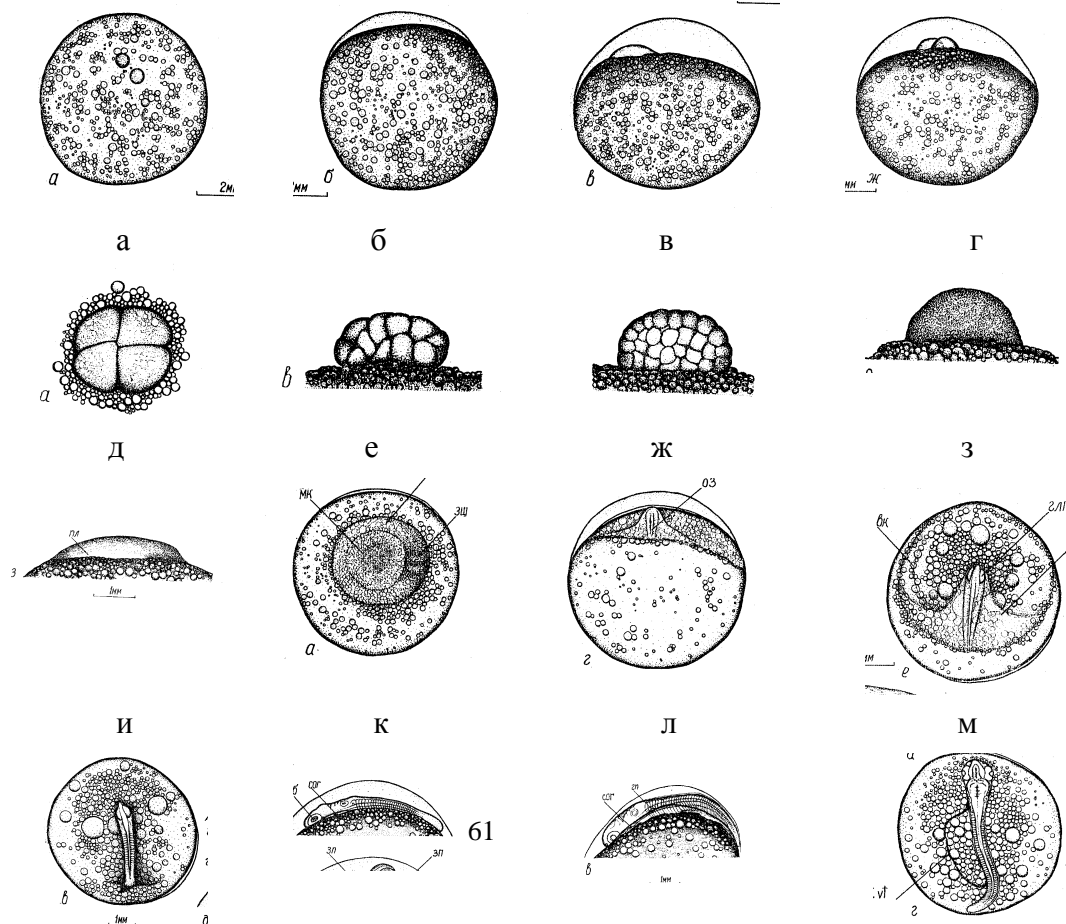
Кровеносная система перестраивается. Завершается васкуляризация желточного мешка. Жаберная крышка покрывает первую и вторую жаберные дуги, грудные плавники становятся подвижными, на голове первые меланофоры.

Этап IX Подготовка к вылуплению.

Движения непарных плавников становятся непрерывными, на спинной стороне зародыша много звездчатых меланофоров.

Этап X Формирование непарных плавников.

Этап начинается с вылупления зародыша и завершается, когда жаберный аппарат становится способным выполнять основную дыхательную функцию.



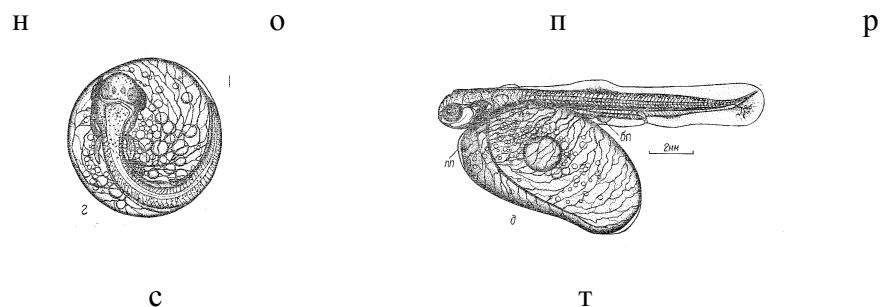


Рис 9.1 Развитие озерной кумжи (по Д.А. Павлову,1989):

а – зрелый ооцит; б – начало набухания; в – образование бластодиска; г – стадия двух бластомеров; д - четыре бластомера; е – 16 бластомеров; ж – морула крупных клеток; з – морула мелких клеток; и - формирование полости в основании бластодиска; к – образование зародышевого щита и зародышевого кольца; л – появление зародышевого зачатка в зародышевом щитке, эпиболия бластодермой на 1/4; м – формирование глазных пузырей, эпиболия бластодермой на 1/3 н – 18 сегментов, замыкание желточной пробки; о – 28 сегментов, образование глазных бокалов; п – 48 сегментов, безэритроцитарное кровообращение; р – начало тока крови по подкишечно - желточной вене; –; с – зародыш перед вылуплением; т – стадия выхода из оболочки.

Длина свободного эмбриона, покинувшего оболочку во время массового вылупления, составляет 13,3-15,5 мм (рис. 9.1 т). В теле насчитывается 33-35 туловищных сегментов и 21-24 – хвостовых. Жаберные крышки покрывают три жаберные дуги.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение яйца костистых рыб.
2. Особенности дробления у костистых рыб.
3. Эмбриональное развитие у лососевых рыб.
4. Дробление и строение бластулы.
5. Гастрюляция.
6. Нейруляция.

Рекомендуемая литература: [1, 3, 4].

5. ПРИКЛАДНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

5.1 Гистологические методы изучения клеток и тканей

Развивающуюся икру после осеменения зарисовывают под микроскопом. Желательно параллельно с наблюдением за гибридной икрой вести наблюдение, в первую очередь, за икрой

материнского вида, взятой в качестве контроля, и икрой отцовского вида. Процент оплодотворения определяется на стадии средней морулы; как это принято в рыбоводстве, при помощи микроскопа с небольшим увеличением. Икра помещается в камеру Богорова в том случае, если она пелагическая или обесклеенная. Процент оплодотворения икры в приклеенном состоянии определяется непосредственно в кристаллизаторе или чашке Петри с подложенным под дно белым листом бумаги. Визуально уловить первые проявления в развитии гибрида отцовского влияния в ряде вариантов удается уже при дроблении.

Так, Ньюман (1915) при исследовании скорости развития гибридной икры установил промежуточный темп ее дробления. Автор фиксировал одновременно часть контрольной икры материнского и отцовского вида и часть икры, осемененной чужеродной спермой. Визуально влияние отцовского генома в ряде вариантов удается отметить при скрещивании представителей разных экологических групп в ходе эпиболии и образовании тела зародыша. Это выражается в замедлении темпов развития появления аномалий, не свойственных родительским видам. В ряде опытов отцовское влияние удается отметить только на этапе IV (органогенез, дифференциация зародышевых пластов на зачатки органов). Следует отметить, что при скрещивании быстро развивающихся пелагофильных рыб с более медленно развивающимися фиитофилами процессы развития, в частности сегментации туловищной и хвостовой мезодермы, замедляются, а в реципрокных вариантах протекают быстрее. При скрещивании представителей одной экологической группы, у которых скорость развития близка, отличительные особенности гибридов в процессе сегментации удается заметить только на более поздних этапах.

Особое внимание при органогенезе следует уделять особенностям, закладки органов (глаз, слуховых пузырьков и отолитов в них, хвостовой почке и т. д.). На этапе V (обособление хвостового отдела зародыша от желточного мешка и начала активного движения) следует обратить внимание на особенность сегментации хвостовой мезодермы, закладку зачатка сердца и сроки начала его пульсации, развитие кровеносной системы, появление пигмента, особенно при скрещивании представителей разных экологических групп. Появление желез вылупления у гибридных форм и зародышей исходных видов также может быть различно по их местонахождению, количеству и срокам развития. Интенсивность движения зародыша в оболочке учитывают с помощью секундомера при наблюдении под микроскопом.

Необходимо при появлении первых вылупившихся эмбрионов отметить их возраст и температуру, при которой происходит вылупление. При скрещивании представителей разных экологических групп различия в сроках вылупления исходных видов и гибридных форм выявляются наиболее четко. Как правило, гибридные зародыши по срокам вылупления занимают промежуточное положение. Например, в варианте карп-пхвостробрюшка вылупление зародышей отцовского вида при температуре 22–24 °С происходит через 1 сут. 3 ч, материнского карпа значительно позже (2 сут. 17 ч), а гибрида на 3 ч раньше в возрасте 2 сут. 14 ч. Хотя у карповых рыб вылупление происходит относительно дружно, в короткое время, все

же необходимо отмечать как начало, так и протяженность времени вылупления, а за срок вылупления считать момент, при котором вылупилось 50 % эмбрионов.

Следует учитывать, что часть зародышей, как в опыте, так и в контроле, из-за аномалий в развитии не сможет вылупиться из оболочки. Зародыши с относительно незначительными аномалиями способны вылупиться из оболочки, поэтому при анализе необходимо отметить процент нормальных, т. е. зародышей без видимых дефектов, и уродливых. С. Г. Крыжановский (1968) рассмотрел и систематизировал разнообразные отклонения от развития родительских организмов и назвал их модусами гетерогенеза. К ним относятся:

- неспецифические отклонения. Эти уродства не отличаются от разнообразных уродств, возникающих у видов при неблагоприятных условиях среды (не замыкание бластопора, водянка полостей тела, аномалии сердечно-сосудистой системы и др.);
- специфические отклонения. Характерны только для гибридов – укорочение желточного мешка, разверстый рот, отсутствие грудных плавников или их черпаковидная форма и др.;
- утрированные отклонения от количественных родительских показателей (большее или меньшее количество миотомов, уменьшение глаз, депигментация, и др.);

Рекомендуемая литература: [2, 3, 4].

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Гарлов, П.Е. Искусственное воспроизводство рыб. Управление размножением: Учебное пособие / П.Е. Гарлов, Ю.К. Кузнецов, К.Е. Федоров – СПб.: Изд. «Лань», 2014. –256 с.
2. Гентен, Ф. Атлас гистологии рыб. / Ф. Гентен, Э. Тервинге, А. Данги – СПб.: Проспект Науки, 2016. –216 с.
3. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб. / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова – СПб.: Проспект Науки, 2011. –144 с.
4. Калайда, М.Л. Общая гистология и эмбриология рыб. Практикум. / М.Л. Калайда, М.В. Нигметзянова, С.Д. Борисова – СПб.: Проспект Науки, 2012. –88 с.

Дополнительная литература

5. Волкова, О.В. Основы гистологии с гистологической техникой. / О.В., Волкова, Ю.К. Елецкий – М.: Медицина, 1982. – 304 с.
6. Токин, Б.Н. Общая эмбриология. / Б.Н. Токин – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985.
7. Айзенштадт, Т.Б. Цитология оогенеза / Т.Б. Айзенштадт – М.: Наука, 1984. –247 с.
8. Андреас, А.Г. Пособие для практических занятий по гистологии и общей эмбриологии / А.Г. Андреас – М.: Просвещение, 1969. – 168 с.
9. Детлаф, Т.А. Развитие осетровых рыб. / Т.А. Детлаф, А.С. Гинзбург, О.И. Шмальгаузен – М.: Наука, 1981. –224 с.
10. Мануилова, Н.А. Гистология с основами эмбриологии / Н.А. Мануилова – М.: Просвещение, 1973. –286 с.
11. Основы гистологии и гистологической техники / Под ред. проф. В.Г. Елисеева- М.: Медицина, 1967. –268 с.
12. Роллан, Ж.К. Атлас по биологии клетки. / Ж.К. Роллан, А. Сёлоши, Д. Сёлоши – М.: Мир, 1978. –119 с.
13. Практикум по гистологии, цитологии и эмбриологии / под ред. Н.А.Юриной, А.И. Радостиной. – М.: Изд-во УДН, 1989.
14. Хэм, А. Гистология. / А. Хэм, Д. Кормак – М.: Мир, 1983.

Дмитрий Геннадьевич Битютский

«Гистология и эмбриология рыб»

Конспект лекций

для студентов направления подготовки

35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура»

очной и заочной форм обучения

Тираж _____ экз. Подписано к печати _____.

Заказ № _____. Объем 4,0 п.л.

ФГБОУ ВО «Керченский государственный морской технологический университет»

ул. Орджоникидзе, 82, г. Керчь, 298309