

ГИСТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ

Под редакцией
профессора Ю.И. Афанасьева,
профессора Н.А. Юриной

УЧЕБНИК

6-е издание,
переработанное и дополненное

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ГБОУ ВПО «Первый Московский государственный
медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника
для студентов учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело»,
32.05.01 «Медико-профилактическое дело», 31.05.02 «Педиатрия»
по дисциплине «Гистология, эмбриология, цитология»

Регистрационный номер рецензии 359 от 11 ноября 2011 года
ФГАУ «Федеральный институт развития образования»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие научного редактора к шестому изданию.....	12
Предисловие к пятому изданию	14
Условные сокращения	15
Глава 1. Гистология, цитология и эмбриология. Их содержание, задачи и связь с другими медико-биологическими науками. Значение для медицины.....	17
Контрольные вопросы	19
Глава 2. Методы исследования в гистологии, цитологии и эмбриологии	20
2.1. Методы микроскопирования гистологических препаратов	21
2.2. Методы исследования фиксированных клеток и тканей	26
2.3. Методы исследования живых клеток и тканей	28
2.4. Методы исследования химического состава и метаболизма клеток и тканей	31
2.5. Количественные методы.....	35
2.6. Методы анализа изображения клеточных и тканевых структур.....	35
Контрольные вопросы	36
Глава 3. Краткий очерк развития гистологии, цитологии и эмбриологии.....	37
3.1. Становление гистологии, цитологии и эмбриологии как наук	37
3.2. Гистология и эмбриология как предмет преподавания. Отечественные гистологические школы второй половины XIX — начала XX в.	41
3.3. Развитие гистологии, цитологии и эмбриологии в России.....	46
Контрольные вопросы	50

ЦИТОЛОГИЯ

Глава 4. Учение о клетке (основы общей цитологии)	51
4.1. Клеточная теория.....	52
4.2. Структурные компоненты клетки.....	55
4.2.1. Цитоплазма.....	55
Гиалоплазма	55
4.2.2. Органеллы.....	56
Мембранные органеллы.....	56
Структурно-химическая характеристика мембран клеток	56
Плазматическая мембрана. Барьерно-рецепторная и транспортная системы клетки.....	58
Межклеточные соединения	61

Вакуолярная система	65
Эндоплазматическая сеть.....	65
Комплекс Гольджи	67
Лизосомы.....	70
Пероксисомы.....	72
Митохондрии	73
Немембранные органеллы.....	75
Рибосомы.....	75
Цитоскелет	76
Клеточный центр	79
Реснички и жгутики	81
4.2.3. Включения	82
4.2.4. Ядро	83
Роль ядерных структур в жизнедеятельности клеток.....	84
Структура и химический состав клеточного ядра.....	84
Хроматин	84
Хроматин — хромосомы во время митоза	88
Ядрышко.....	90
Ядерная оболочка.....	91
4.3. Воспроизведение клеток	93
4.3.1. Клеточный цикл и его регуляция	93
Деление клеток: митоз	95
Аномалии клеточного деления.....	98
4.4. Реакция клеток на внешние воздействия.....	100
4.5. Гибель клеток.....	103
Контрольные вопросы	104

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Глава 5. Основные понятия общей гистологии	105
5.1. Ткань как система.....	105
5.2. Развитие тканей (эмбриональный гистогенез).....	107
5.3. Классификации тканей	113
5.4. Регенерация тканей	116
Контрольные вопросы	117
Глава 6. Эпителиальные ткани.....	118
6.1. Общая морфологическая характеристика и классификации.....	118
6.1.1. Однослойные эпителии	124
Однорядные эпителии	124
Многорядные эпителии.....	126
6.1.2. Многослойные эпителии	127
6.2. Железистые эпителии	132
Железы	135
Контрольные вопросы	137

Глава 7. Кровь и лимфа. Кроветворение	138
7.1. Понятие о системе крови	138
7.2. Кровь	138
7.2.1. Плазма крови	139
7.2.2. Форменные элементы крови.....	139
Эритроциты.....	139
Лейкоциты.....	147
Гранулоциты (зернистые лейкоциты).....	148
Агранулоциты (незернистые лейкоциты).....	152
Кровяные пластинки	156
Гемограмма. Лейкоцитарная формула	159
Возрастные изменения крови	160
7.3. Лимфа	160
7.4. Кроветворение (гемопоз).....	161
7.4.1. Эмбриональный гемопоз	161
7.4.2. Постэмбриональный гемопоз	164
Эритроцитопоз.....	168
Гранулоцитопоз.....	170
Мегакарицитопоз. Тромбоцитопоз	175
Моноцитопоз.....	176
Лимфоцитопоз и иммуноцитопоз	176
Регуляция гемопоза.....	177
Контрольные вопросы	179
Глава 8. Соединительные ткани	180
8.1. Собственно соединительная ткань	183
8.1.1. Волокнистые соединительные ткани	183
Рыхлая соединительная ткань.....	183
Клетки	184
Межклеточное вещество.....	195
Плотные соединительные ткани.....	201
8.1.2. Соединительные ткани со специальными свойствами	202
Ретикулярная ткань	202
Жировая ткань.....	203
Слизистая ткань	205
8.2. Скелетные ткани	206
8.2.1. Хрящевые ткани.....	206
Развитие хрящевой ткани (хондрогистогенез).....	206
Гиалиновая хрящевая ткань	209
Эластическая хрящевая ткань	212
Волокнистая хрящевая ткань.....	213
8.2.2. Костные ткани	215
Грубоволокнистая костная ткань.....	216
Пластинчатая костная ткань	216
Развитие костных тканей (остеогистогенез)	217
Гистологическое строение трубчатой кости как органа.....	225

Перестройка кости и факторы, влияющие на ее структуру.....	230
Соединения костей	232
Контрольные вопросы	234
Глава 9. Мышечные ткани	235
9.1. Общая морфофункциональная характеристика и классификация	235
9.2. Поперечнополосатые мышечные ткани.....	236
9.2.1. Скелетная мышечная ткань.....	236
9.2.2. Скелетная мышца как орган	244
9.2.3. Сердечная мышечная ткань	246
9.3. Гладкие мышечные ткани	250
9.3.1. Мышечная ткань мезенхимного происхождения	250
9.3.2. Мышечная ткань мезенхимного типа в составе органов	254
9.3.3. Мышечная ткань нейрального происхождения	254
9.3.4. Мышечные клетки эпидермального происхождения.....	255
Контрольные вопросы	256
Глава 10. Нервная ткань	257
10.1. Развитие нервной ткани	257
10.2. Нейроны.....	262
Секреторные нейроны	268
10.3. Нейроглия	269
10.3.1. Макроглия	270
10.3.2. Микроглия	273
10.4. Нервные волокна.....	274
10.4.1. Безмиелиновые нервные волокна.....	274
10.4.2. Миелиновые нервные волокна	276
10.4.3. Реакция нейронов и их волокон на травму	278
10.5. Нервные окончания	280
10.5.1. Синапсы.....	280
Межнейрональные синапсы.....	281
10.5.2. Эффекторные нервные окончания	284
10.5.3. Рецепторные нервные окончания	286
10.6. Понятие о рефлекторной дуге.....	292
Контрольные вопросы	292

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ.

ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ ОРГАНОВ И СИСТЕМ ЧЕЛОВЕКА

Глава 11. Нервная система.....	293
11.1. Развитие нервной системы	294
11.2. Периферическая нервная система.....	295
11.2.1. Нерв	295

11.2.2. Чувствительные узлы	297
11.3. Центральная нервная система	299
11.3.1. Спинной мозг	299
11.3.2. Головной мозг	304
Ствол мозга	305
Мозжечок.....	308
Кора большого мозга.....	314
11.4. Автономная нервная система.....	322
11.5. Оболочки головного и спинного мозга	327
11.6. Возрастные изменения нервной системы.....	328
11.7. Кровоснабжение центральной нервной системы.....	330
Контрольные вопросы	331
Глава 12. Органы чувств	332
12.1. Общая морфофункциональная характеристика и классификация....	332
12.2. Орган зрения	333
12.2.1. Развитие глаза.....	333
12.2.2. Строение глаза	334
Светопреломляющий аппарат глаза.....	336
Аккомодационный аппарат глаза.....	340
Рецепторный аппарат глаза.....	343
Вспомогательный аппарат глаза	352
12.3. Органы обоняния	354
12.4. Орган вкуса.....	362
12.5. Орган слуха и равновесия.....	365
12.5.1. Наружное ухо	365
12.5.2. Среднее ухо	366
12.5.3. Внутреннее ухо	367
Улитковый канал.....	368
Спиральный орган	371
Контрольные вопросы	379
Глава 13. Сердечно-сосудистая система	380
13.1. Кровеносные сосуды.....	380
13.1.1. Артерии.....	382
Артерии эластического типа.....	382
Артерии мышечного типа.....	384
Артерии мышечно-эластического типа	387
13.1.2. Микроциркуляторное русло	388
Артериолы	389
Капилляры	390
Венулы	395
Артериоловенулярные анастомозы.....	396
13.1.3. Вены	398
Вены фиброзного типа.....	398

Вены мышечного типа.....	399
13.1.4. Органные особенности строения кровеносных сосудов.....	403
13.2. Лимфатические сосуды	404
13.3. Сердце.....	410
13.3.1. Эндокард.....	412
Клапаны	413
13.3.2. Миокард	414
Проводящая система сердца	416
13.3.3. Эпикард и перикард.....	418
Контрольные вопросы	422
Глава 14. Система кроветворения и иммунной защиты.....	423
14.1. Костный мозг.....	424
14.1.1. Красный костный мозг	425
14.1.2. Желтый костный мозг	427
14.2. Тимус	429
14.3. Селезенка	436
14.3.1. Белая пульпа селезенки.....	437
14.3.2. Красная пульпа селезенки	439
14.4. Лимфатические узлы	442
14.4.1. Коровье вещество	445
14.4.2. Паракортикальная зона.....	448
14.4.3. Мозговое вещество.....	448
14.5. Единая иммунная система слизистых оболочек.....	450
14.6. Морфологические основы защитных реакций.....	451
14.6.1. Воспаление и регенерация	451
14.7. Иммунная система и клеточные взаимодействия в иммунных реакциях.....	452
14.7.1. Общая характеристика. Определение понятий.....	452
14.7.2. Характеристика иммунокомпетентных клеток	456
Естественные киллерные клетки	458
Дифференцировка клеток плазматического ряда	460
Макрофаги	463
Участие тучных клеток и эозинофилов в иммунных реакциях.....	466
Механизмы интеграции элементов иммунной системы	466
Контрольные вопросы	470
Глава 15. Эндокринная система	471
15.1. Взаимосвязь нервной и эндокринной систем.....	472
15.2. Центральные органы эндокринной системы	475
15.2.1. Гипоталамус	475
Регуляция гипоталамусом периферических эндокринных желез....	478
15.2.2. Гипофиз.....	479
15.2.3. Эпифиз	486
15.3. Периферические эндокринные железы.....	489
15.3.1. Щитовидная железа	490

15.3.2. Околощитовидные железы	498
15.3.3. Надпочечники	501
Корковое вещество надпочечников.....	503
Мозговое вещество надпочечников.....	506
15.4. Дисперсная эндокринная система (APUD-серия клеток)	508
Контрольные вопросы	511
Глава 16. Пищеварительная система	512
16.1. Общий план микроскопического строения пищеварительной трубки.....	513
16.2. Передний отдел пищеварительной системы.....	518
16.2.1. Полость рта	518
Губы.....	518
Щеки	520
Десны. Твердое нёбо	521
Мягкое нёбо. Язычок	522
Язык	523
16.2.2. Лимфоэпителиальное глоточное кольцо Пирогова. Миндалины	527
16.2.3. Слюнные железы.....	529
Околоушная железа.....	532
Поднижнечелюстная железа	534
Подъязычная железа	537
16.2.4. Зубы	539
16.2.5. Глотка	551
16.2.6. Пищевод.....	551
16.3. Средний и задний отделы пищеварительной системы	556
16.3.1. Желудок	557
16.3.2. Тонкая кишка.....	567
Двенадцатиперстная кишка.....	578
16.3.3. Толстая кишка	587
Ободочная кишка.....	587
Червеобразный отросток	590
Прямая кишка	593
16.4. Печень.....	595
16.5. Желчный пузырь.....	606
16.6. Поджелудочная железа	608
16.6.1. Экзокринная часть.....	608
16.6.2. Эндокринная часть	611
Контрольные вопросы	615
Глава 17. Дыхательная система	616
17.1. Воздухоносные пути.....	617
17.1.1. Полость носа	619
17.1.2. Гортань.....	621
17.1.3. Трахея	623
17.2. Легкие	625

17.2.1. Бронхиальное дерево.....	625
17.2.2. Респираторный отдел.....	629
17.2.3. Плевра.....	636
Контрольные вопросы	636
Глава 18. Кожа и ее производные.....	637
18.1. Кожа.....	637
18.1.1. Эпидермис	639
18.1.2. Собственно кожа, дерма.....	645
18.2. Производные кожи	648
18.2.1. Железы кожи.....	648
18.2.2. Волосы.....	651
18.2.3. Ногти	656
18.2.4. Молочные железы	658
Контрольные вопросы	663
Глава 19. Система органов мочеобразования и мочевыведения	664
19.1. Почки.....	665
19.2. Мочевыводящие пути.....	680
Контрольные вопросы	683
Глава 20. Половая система	684
20.1. Мужская половая система.....	686
20.1.1. Яички.....	686
Генеративная функция. Сперматогенез.....	691
Эндокринные функции	695
20.1.2. Семявыносящие пути.....	698
20.1.3. Добавочные железы мужской половой системы.....	700
Семенные пузырьки.....	700
Предстательная железа.....	700
Бульбоуретральные железы	705
20.1.4. Половой член	705
Гормональная регуляция деятельности мужской половой системы.....	707
20.2. Женская половая система	707
20.2.1. Яичники	707
Генеративная функция. Овогенез.....	714
Эндокринные функции	718
20.2.2. Другие органы женской половой системы.....	718
Маточные трубы	718
Матка	720
Влагалище	723
20.3.3. Овариально-менструальный цикл.....	724
20.3.4. Возрастные изменения органов женской половой системы	729
20.3. Наружные половые органы.....	733
Контрольные вопросы	733

ЭМБРИОЛОГИЯ

Глава 21. Основы эмбриологии человека	735
21.1. Прогенез	736
Основные характеристики зрелых половых клеток человека.....	736
Мужские половые клетки.....	736
Женские половые клетки	739
21.2. Эмбриогенез.....	741
Оплодотворение и образование зиготы.....	741
21.2.2. Дробление и образование бластулы	746
21.2.4. Имплантация.....	748
21.3. Гастрюляция и органогенез	749
21.3.1. Дифференцировка эктодермы	754
21.3.2. Дифференцировка энтодермы	756
21.3.3. Дифференцировка мезодермы	757
21.4. Внезародышевые органы	766
21.4.1. Амнион	769
21.4.2. Желточный мешок	770
21.4.3. Аллантоис.....	772
21.4.4. Пупочный канатик.....	772
21.4.5. Хорион	773
21.4.6. Плацента.....	773
21.5. Система мать—плод.....	780
21.6. Критические периоды развития.....	783
Контрольные вопросы	787
Литература	788
Предметный указатель	790

Глава 1

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ. ИХ СОДЕРЖАНИЕ, ЗАДАЧИ И СВЯЗЬ С ДРУГИМИ МЕДИКО- БИОЛОГИЧЕСКИМИ НАУКАМИ. ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МЕДИЦИНЫ

Организм человека и животных представляет собой целостную систему, в которой условно можно выделить ряд взаимосвязанных, взаимодействующих и соподчиненных иерархических уровней организации живой материи: клетки — клеточные диффероны — ткани — морфофункциональные единицы органов — органы — системы органов. Каждый из этих уровней структурной организации имеет морфофункциональные особенности, отличающие его от других уровней, и включает структурные единицы нижележащих уровней.

Гистология (от греч. *histos* — ткань, *logos* — учение) — наука, изучающая закономерности развития, строения и жизнедеятельности тканей в историческом и индивидуальном развитии многоклеточных животных и человека.

В отличие от других биологических наук основным предметом гистологии являются именно *ткани*, которые представляют собой филогенетически сложившиеся, топографически и функционально связанные клеточные системы и их производные. Тканям присущи общебиологические закономерности, свойственные живой материи, и вместе с тем собственные особенности строения, развития, жизнедеятельности, внутритканевые (внутриуровневые) и межтканевые (межуровневые) связи. Ткани служат элементами развития, строения и жизнедеятельности органов и их морфофункциональных единиц. Для основных тканевых систем (нервная ткань, мышечная ткань, эпителиальная ткань, соединительная ткань и кровь) характерны присущие именно им особенности развития, строения и жизнедеятельности. Предметом *общей гистологии*, или собственно учения о тканях, являются общие закономерности, характерные для тканевого уровня организации и отличительные особенности конкретных тканей; предметом частной гистологии — закономерности строения, жизнедеятельности и взаимодействия различных тканей в органах на более высоких уровнях организации. Частная гистология служит основой для изучения микроскопического строения морфофункциональных единиц органов и органов в целом.

Как учебная дисциплина гистология включает также цитологию — учение о клетке и эмбриологию — учение о зародыше.

Цитология (от греч. *kytos* — клетка, *logos* — учение) — наука о клетке. Она включает рассмотрение вопросов о развитии, строении и функциях клеток и их производных, а также механизмов воспроизведения и взаимодействия.

Цитология составляет необходимую часть гистологии, так как клетки являются основой развития, строения и функций тканей. В разделе *общей цитологии* рассматриваются общие принципы строения и физиологии клеточных структур. *Частная цитология* изучает особенности специализированных клеток в различных тканях и органах. Цитология в последние годы обогатилась многими научными открытиями, внесшими существенный вклад в развитие биологических и медицинских наук и в практику здравоохранения. Новые данные о структуре ядра, его хромосомного аппарата легли в основу цитодиагностики наследственных заболеваний, опухолей, болезней крови и многих других болезней. Раскрытие особенностей ультраструктуры и химического состава клеточных мембран является основой для понимания закономерностей взаимодействия клеток в тканевых системах, защитных реакциях и др. Клиническая цитология, использующая методы аспирационной пункции органа, является частью диагностического процесса при диспансеризации населения и раннего выявления онкологических заболеваний.

Эмбриология (от греч. *embryon* — зародыш, *logos* — учение) — наука о закономерностях развития зародыша.

В курсе эмбриологии, преподаваемом в медицинском вузе, основное внимание обращается на закономерности эмбрионального развития человека. Знакомство будущего врача с особенностями эмбриогенеза человека имеет большое значение для формирования его научного мировоззрения и для практической деятельности. Особое значение в курсе эмбриологии придается источникам развития и механизмам образования тканей (гистогенез) на определенном этапе эмбриогенеза. Закономерности гистогенеза определяют морфофункциональные особенности тканевых структур в постнатальном онтогенезе, в частности их способность к регенерации. Таким образом, объединение гистологии, цитологии и эмбриологии в один предмет не формально, а отражает внутренние естественные связи между ними.

Гистология с цитологией и эмбриологией, как и другие биологические науки, решает главную задачу — выяснение источников развития, закономерностей гистогенеза, реактивности и регенерации тканей и в связи с этим — возможность целенаправленного воздействия на них. Среди теоретических положений гистологии важное место занимают *клеточная теория, теория зародышевых листков, эволюции тканей, гистогенеза и регенерации*.

Современные гистология, цитология и эмбриология вносят существенный вклад в разработку теоретических и прикладных аспектов современной медицины и биологии.

К фундаментальным теоретическим проблемам относятся:

- разработка общей теории гистологии, отражающей эволюционную динамику тканей и закономерности эмбрионального и постнатального гистогенеза;
- изучение гистогенеза как комплекса координированных во времени и пространстве процессов пролиферации, дифференциации, детерми-

нации, интеграции, адаптивной изменчивости, программированной гибели клеток и др.;

- выяснение механизмов тканевой регуляции (нервной, эндокринной, иммунной), а также возрастных изменений тканей;
- изучение закономерностей реактивности и адаптивной изменчивости клеток и тканей при действии неблагоприятных экологических факторов и в экстремальных условиях функционирования и развития, а также при трансплантации;
- разработка проблемы регенерации тканей после повреждающих воздействий и методов тканевой заместительной терапии;
- раскрытие механизмов молекулярно-генетической регуляции клеточной дифференцировки, наследования генетического дефекта развития систем человека, разработка методов генной терапии и трансплантации стволовых эмбриональных клеток;
- выяснение процессов эмбрионального развития человека, критических периодов развития, воспроизводства и причин бесплодия.

Курс гистологии с цитологией и эмбриологией тесно связан с преподаванием других медико-биологических наук — биологии, анатомии, физиологии, биохимии, патологической анатомии, а также клинических дисциплин. Так, раскрытие основных закономерностей структурной организации клеток является основой для изложения вопросов генетики в курсе биологии. С другой стороны, изложение вопросов, касающихся эволюции живой материи, в курсе биологии является необходимой предпосылкой для изучения различных уровней организации живой материи в организме человека. Изучение строения органов в курсе анатомии базируется на данных гистологического анализа. В настоящее время, когда исследования клеточных и тканевых структур ведутся на субклеточном и молекулярном уровнях с применением биохимических, иммуноцитохимических методов, отмечается особенно тесная связь гистологии, цитологии и эмбриологии с биохимией и молекулярной биологией. В преподавании, научных исследованиях и клинической диагностике широкое применение нашли цито- и гистохимические данные. Знание нормальной структуры клеток, тканей и органов является необходимым условием для понимания механизмов их изменений в патологических условиях, поэтому гистология с цитологией и эмбриологией тесно связана с патологической анатомией и многими клиническими дисциплинами (внутренние болезни, акушерство и гинекология и др.). Таким образом, гистология с цитологией и эмбриологией занимает важное место в системе медицинского образования. Для современной медицины с ее направленностью на предупреждение и раннее выявление патологических процессов в организме знания о структурных основах и закономерностях обеспечения устойчивости и надежности живых систем (в том числе — тканей) особенно важны, поскольку прогрессивное развитие цивилизации неизбежно влечет за собой появление новых факторов, неблагоприятно воздействующих на животные организмы, в том числе и человека.

Контрольные вопросы

- Какие задачи решают современная цитология, гистология и эмбриология?