

В.Л. Быков, С.И. Юшканцева

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

АТЛАС

Рекомендовано Учебно-методическим объединением по медицинскому и фармацевтическому образованию вузов России в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по специальностям
060101.65 «Лечебное дело», 060103.65 «Педиатрия»,
060105.65 «Медико-профилактическое дело»,
060201.65 «Стоматология»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2015

ЭМБРИОЛОГИЯ

Эмбриология — наука, которая изучает закономерности развития организма от момента возникновения нового индивидуума в результате процесса оплодотворения до рождения или вылупления. Применительно к человеку и млекопитающим животным (за исключением яйцекладущих) можно сказать, что предметом эмбриологии является изучение *пренатального онтогенеза*. Рассмотрение некоторых важнейших закономерностей эмбрионального развития должно предшествовать изучению материала общей и частной гистологии, поскольку оно раскрывает эмбриональные источники развития различных тканей (*гистогенез*) и органов (*органогенез*).

Основные этапы эмбрионального развития. При описании эмбрионального развития удобно воспользоваться периодизацией, предложенной А. Г. Кнорре, согласно которой все антенатальное развитие включает последовательность нескольких нерезко разграниченных и неодинаковых по длительности этапов, характеризующихся принципиальными различиями биологических явлений и преобладанием тех или иных клеточных механизмов развития. В соответствии с этой периодизацией выделяют пять основных этапов эмбрионального развития (рис. 21): (I) *зигота (одноклеточный зародыш)*, (II) *дробление*, (III) *гастрюляция*, (IV) *обособление и дифференцировка зачатков органов и тканей*, (V) *гистогенез и органогенез*.

Зигота образуется в результате *оплодотворения* женской половой клетки — *яйцеклетки* (рис. 24, 25) мужской половой клеткой — *спермием*, или *сперматозоидом* (рис. 22, 23). Этот процесс у человека происходит в маточной трубе, которая захватывает и пассивно перемещает неподвижную яйцеклетку с покрывающими ее оболочками после ее выделения из яичника в результате процесса *овуляции*. Спермии попадают в маточную трубу благодаря своей подвижности, активно перемещаясь из влагалища.

Спермии состоят из двух главных отделов — мелкой *головки* и длинного *хвоста* (см. рис. 22; см. также рис. 257). В головке находятся гаплоидное *ядро* и *акросома* — органелла, содержащая ферменты, необходимые для разрушения оболочек яйцеклетки. В ядре спермия хромосомы резко конденсированы, однако часто выявляются дефекты укладки хрома-

тина — *ядерные вакуоли*. *Шейка* содержит *проксимальную центриоль* и остатки *дистальной*, которые окружены *исчерченными колоннами* (элементами цитоскелета). От проксимальной центриоли отходит *аксонема* (осевая нить), проходящая по всей длине хвоста. Она состоит из девяти дублетов микротрубочек, расположенных вокруг центральной пары, и обеспечивает двигательную активность спермия. В *промежуточной части хвоста* аксонема окружена *наружными плотными волокнами* (элементами цитоскелета) и *митохондриальной спиралью*.

Вторичный овоцит (неполностью зрелая яйцеклетка), поступающая в маточную трубу, снаружи окружен *прозрачной оболочкой*, в которую проникают его микроворсинки и отростки фолликулярных клеток *лучистого венца*, обеспечивающих питание и развитие овоцита в яичнике (см. рис. 24 и 25). Цитоплазма овоцита (*ооплазма*) покрыта клеточной мембраной (*оолеммой*) и содержит разнообразные органеллы и включения (см. рис. 25). Из последних особое значение имеют *желточные включения* (источник питательных веществ и пластического материала для развития зародыша), а также *кортикальные гранулы*, содержащие вещества, которые при выделении за пределы яйцеклетки препятствуют полиспермному оплодотворению. Сформированное ядро во вторичном овоците отсутствует — ядерный материал в виде хромосом находится в *метафазе второго деления созревания*, под прозрачной оболочкой лежит *первое полярное тельце* (см. рис. 24), образовавшееся в результате первого деления созревания еще в яичнике. Второе деление созревания завершится лишь при *оплодотворении* после проникновения спермия во вторичный овоцит, при этом образуются гаплоидная *зрелая яйцеклетка* и *второе полярное тельце*. В яйцеклетке после этого формируется гаплоидное ядро (*женский пронуклеус*), а ядро проникшего в нее спермия преобразуется в *мужской пронуклеус*. Пронуклеусы сближаются друг с другом и сливаются, объединяя материнский и отцовский генетический материал в составе одноклеточного зародыша — зиготы.

Дробление — стадия развития, в ходе которой одноклеточный зародыш (зигота) в результате последовательных митотических делений становится многоклеточным, разделяясь на клетки все более мелкого размера — *бластомеры*. По мере дробления рыхло лежащие бластомеры располагаются все более ком-

пактно, а зародыш приобретает вид плотного сферического образования — *морулы*. В дальнейшем внутри зародыша формируется полость — *бластоцель*. Такой зародыш, известный как *бластоциста* (см. рис. 21), состоит из слоя лежащих снаружи клеток (*трофоблеста*), которые в дальнейшем войдут в состав плаценты, и расположенных внутри зародыша клеток *эмбриобласта*, или *внутренней клеточной массы*, которые дадут начало собственно телу зародыша.

Гастрюляция — процесс превращения однослойного зародыша в двухслойный (I фаза), а затем и в трехслойный (II фаза). Отграниченные друг от друга слои зародыша, известные как *зародышевые листки*, образуются в результате направленного перемещения и перераспределения клеточных масс внутри зародыша на фоне продолжающегося размножения клеток. Гастрюляцию, а также следующую стадию эмбрионального развития (обособление и дифференцировку зачатков) удобно изучать на модельных объектах — куриных эмбрионах, которые по своему строению сходны с зародышами млекопитающих животных и человека на соответствующих этапах (рис. 26–29). I фаза гастрюляции протекает механизмом деламинации и приводит к формированию двух зародышевых листков (см. рис. 26) — наружного, более толстого (*эпибласта*) и тонкого внутреннего (*гипобласта*). В ходе II фазы гастрюляции вследствие направленной и высокоупорядоченной миграции клеточного материала из эпибласта в пространство между наружным и внутренним листками образуется средний зародышевый листок — мезодерма (см. рис. 27). Области активной миграции клеток служат области *первичной полоски* и *первичного узелка*, на месте которых формируются *первичная бороздка* и *первичная ямка* соответственно.

Обособление и дифференцировка зачатков органов и тканей — этап формирования участков в пределах различных зародышевых листков, которые начинают различаться пространственной организацией, морфологическими, цитохимическими и молекулярно-биологическими особенностями образующих их клеток, а также способностью к образованию тех или иных тканей (*гистобластическими потенциями*). *Эмбриональные зачатки* — *непосредственные источники развития тканей* в онтогенезе.

Дифференцировка материала среднего зародышевого листка приводит к формированию компактной хорды, играющей роль оси симметрии зародыша, а также мезодермы, которая разделяется на медиально расположенные метамерные участки — *сомиты*, лежащие центрально *нефротомы* и формирующиеся латерально несегментированные участки — *спланхнотомы*, образованные *париетальным* и *висцеральным*

листками с расположенной между ними полостью — *целомом* (см. рис. 28). Под индуцирующим влиянием хорды в эктодерме образуется *нервная пластинка*, превращающаяся в *нервный желобок*, который, углубляясь и смыкаясь по краям, образует *нервную трубку*. После выделения нервного зачатка (*нейруляции*) наружный листок превращается в зачаток — *кожную эктодерму*.

В ходе последующего развития по мере формирования амниотических и туловищных складок зародыш из плоского становится объемным и обособливается от внезародышевых органов (см. рис. 29). Материал сомитов дифференцируется на имеющие на этой стадии компактное строение *дерматом* (эмбриональный зачаток, дающий начало соединительной ткани кожи) и *миотом* (зачаток, который служит источником поперечнополосатой скелетной мышечной ткани), а также на приобретающий структуру мезенхимы *склеротом* (зачаток, дающий начало скелетным соединительным тканям — хрящевым и костным). В области нефротомы прослеживаются каналы предпочки, в центральной части энтодерма сворачивается в кишечный желобок, а в дальнейшем — в кишечную трубку. По краям от нервной трубки располагается *нервный гребень* — скопления клеток с нейральной детерминацией, активно мигрирующие в теле зародыша и дающие многочисленные тканевые производные. Отчетливо выявляется парная аорта и сосуды желточного круга кровообращения, содержащие первичные кровяные клетки.

Пространства между компактными эмбриональными зачатками заполняются рыхло расположенными отростчатыми клетками *мезенхимы* (рис. 49) — гетерогенного зачатка, дающего разнообразные производные (соединительные, гладкая мышечная и некоторые эпителиальные ткани).

Гистогенез и органогенез — наиболее длительный этап эмбрионального развития, в ходе которого зачатки преобразуются в морфологически идентифицируемые ткани (*гистогенез*) и органы (*органогенез*) — см. рис. 21. Гистогенез и органогенез в эмбриональном периоде протекают одновременно, параллельно друг другу, однако на отдельных этапах развития в некоторых структурах один из этих процессов может происходить активнее другого. Как правило, развитие органов и тканей не полностью заканчивается к концу внутриутробного периода, когда они все еще обладают рядом морфологических и функциональных признаков незрелости, поэтому в течение различных периодов после рождения продолжается их окончательная дифференцировка. Наиболее продолжительное развитие характерно для нервной ткани головного мозга.

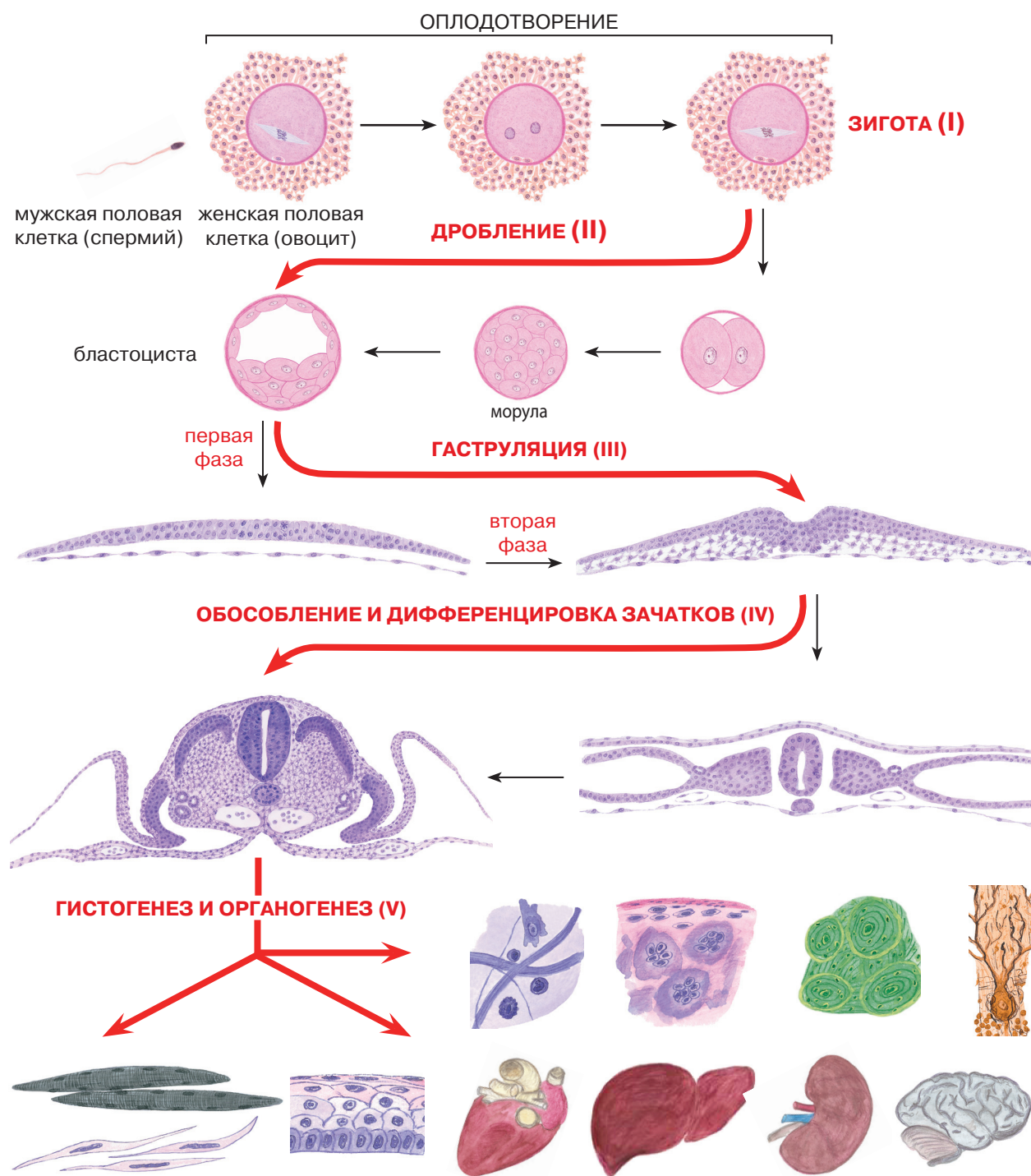


Рис. 21. Основные этапы эмбрионального развития:

Этапы (I–V) приведены по классификации А. Г. Кнорре и выделены красным цветом

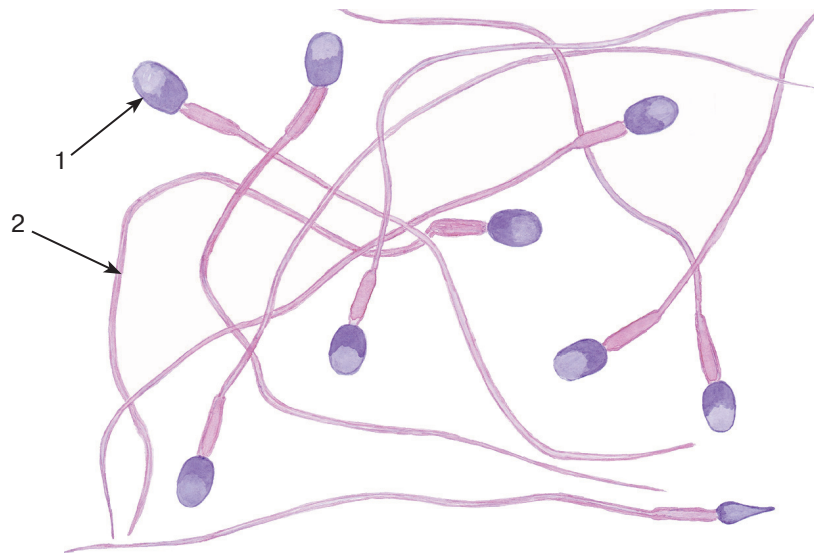


Рис. 22. Мужские половые клетки — спермии (сперматозоиды). Мазок спермы человека

Окраска: гематоксилин-эозин

1 — головка спермия; 2 — хвост

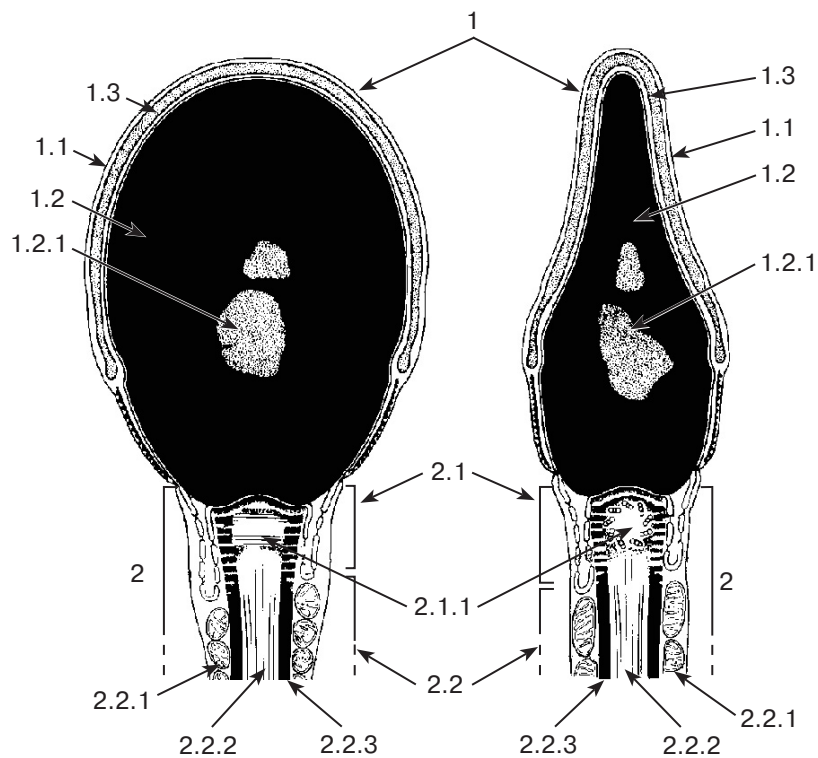


Рис. 23. Ультраструктурная организация спермия. Головка, шейка и промежуточная часть хвоста

Рисунок с ЭМФ

1 — головка: 1.1 — плазмолемма, 1.2 — ядро, 1.2.1 — ядерная вакуоль, 1.3 — акросома; 2 — хвост: 2.1 — шейка, 2.1.1 — центриоль, 2.2 — промежуточная (средняя) часть, 2.2.1 — митохондриальная спираль, 2.2.2 — аксонема, 2.2.3 — наружные плотные волокна

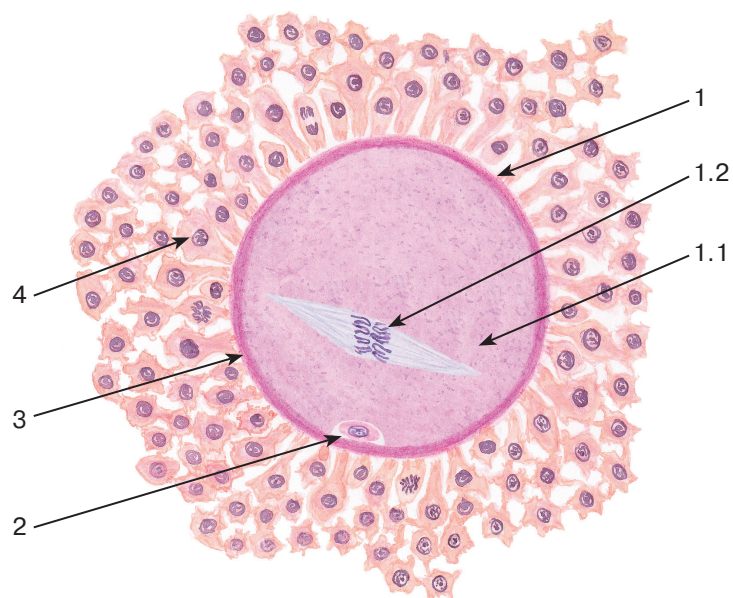


Рис. 24. Женская половая клетка (вторичный овоцит) и ее оболочки

Окраска: гематоксилин-эозин

1 — овоцит: 1.1 — ооплазма, 1.2 — хромосомы в метафазе второго деления созревания; 2 — первое полярное тельце; 3 — прозрачная оболочка; 4 — клетки лучистого венца

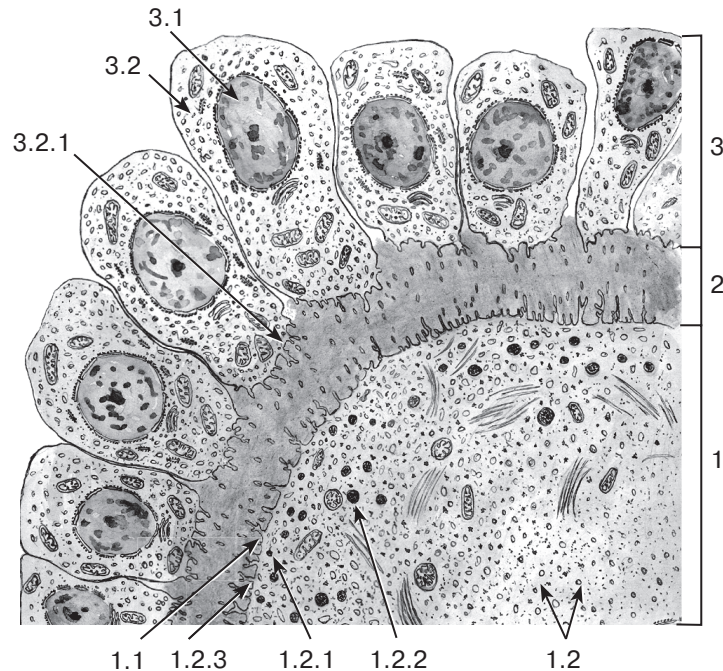


Рис. 25. Ультраструктурная организация женской половой клетки (овоцита) и ее оболочек

Рисунок с ЭМФ

1 — овоцит: 1.1 — оолемма, 1.2 — ооплазма, 1.2.1 — кортикальные гранулы, 1.2.2 — желточные включения, 1.2.3 — микроворсинки; 2 — прозрачная оболочка; 3 — фолликулярные клетки лучистого венца, 3.1 — ядро, 3.2 — цитоплазма, 3.2.1 — отростки