



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие научных редакторов к seventhому изданию .....	12
Предисловие к шестому изданию .....	15
Предисловие к пятому изданию .....	17
<b>Глава 1. Гистология, цитология и эмбриология. Их содержание, задачи и связь с другими медико-биологическими науками.</b>	
<b>Значение для медицины</b> .....	19
Контрольные вопросы .....	21
<b>Глава 2. Методы исследования в гистологии, цитологии и эмбриологии</b> .....	22
2.1. Методы микроскопирования гистологических препаратов .....	23
2.2. Методы исследования фиксированных клеток и тканей .....	28
2.3. Методы исследования живых клеток и тканей .....	30
2.4. Методы исследования химического состава и метаболизма клеток и тканей .....	34
2.5. Количественные методы .....	38
2.6. Методы анализа изображения клеточных и тканевых структур .....	40
Контрольные вопросы .....	40
<b>Глава 3. Краткий очерк развития гистологии, цитологии и эмбриологии</b> .....	41
3.1. Становление гистологии, цитологии и эмбриологии как наук .....	41
3.2. Гистология и эмбриология как предмет преподавания. Отечественные гистологические школы второй половины XIX – начала XX в. ....	45
3.3. Развитие гистологии, цитологии и эмбриологии в России .....	50
Контрольные вопросы .....	55

## ЦИТОЛОГИЯ

<b>Глава 4. Учение о клетке (основы общей цитологии)</b> .....	56
4.1. Клеточная теория .....	56
4.2. Структурные компоненты клетки .....	60
4.2.1. Клеточная мембрана .....	60
Межклеточные соединения .....	64
4.2.2. Цитоплазма .....	68
Гиалоплазма .....	68
Органеллы .....	69
4.2.3. Ядро .....	89
Роль ядерных структур в жизнедеятельности клеток .....	90
Структура и химический состав клеточного ядра .....	91
Хроматин .....	91
Хроматин — хромосомы во время митоза .....	94

Ядрышко.....	96
Ядерная оболочка.....	97
4.3. Воспроизведение клеток.....	99
4.3.1. Клеточный цикл и его регуляция.....	99
Деление клеток: митоз.....	101
Аномалии клеточного деления.....	104
4.4. Реакция клеток на внешние воздействия.....	106
4.5. Гибель клеток.....	108
Контрольные вопросы.....	110

## ЭМБРИОЛОГИЯ

<b>Глава 5. Основы эмбриологии человека.....</b>	<b>111</b>
5.1. Прогенез.....	112
Основные характеристики зрелых половых клеток человека.....	112
5.2. Эмбриогенез.....	117
5.2.1. Оплодотворение и образование зиготы.....	118
5.2.2. Дробление и образование бластулы.....	121
Имплантация.....	124
5.2.3. Гастрюляция.....	125
5.2.4. Эмбриональный гистогенез и органогенез.....	131
Дифференцировка эктодермы.....	135
Дифференцировка энтодермы.....	139
Дифференцировка мезодермы.....	140
5.3. Внезародышевые органы.....	148
5.3.1. Амнион.....	151
5.3.2. Желточный мешок.....	153
5.3.3. Аллантаоис.....	154
5.3.4. Пуповина.....	154
5.3.5. Хорион.....	155
5.3.6. Плацента.....	157
5.4. Система мать—плод.....	162
5.5. Критические периоды развития.....	165
Контрольные вопросы.....	168

## ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

<b>Глава 6. Основные понятия общей гистологии.....</b>	<b>169</b>
6.1. Ткань как система.....	169
6.2. Классификации тканей.....	173
6.3. Регенерация тканей.....	175
Виды региональных тканеспецифических стволовых клеток взрослого организма.....	177
Возможности получения стволовых клеток.....	182
Контрольные вопросы.....	183

<b>Глава 7. Эпителиальные ткани</b> .....	184
7.1. Общая морфологическая характеристика и классификации .....	184
7.2. Покровные эпителии.....	189
7.2.1. Однослойные эпителии.....	189
Однорядные эпителии .....	189
Многорядные эпителии.....	192
7.2.2. Многослойные эпителии .....	193
7.3. Железистые эпителии.....	198
Железы .....	200
Контрольные вопросы .....	203
<b>Глава 8. Кровь и лимфа. Кроветворение</b> .....	204
8.1. Понятие о гемато-лимфоидном комплексе .....	204
8.2. Кровь.....	204
8.2.1. Плазма крови.....	205
8.2.2. Клетки крови .....	205
Эритроциты.....	205
Лейкоциты.....	213
Кровяные пластинки .....	222
Гемограмма. Лейкоцитарная формула .....	226
Возрастные изменения крови .....	226
8.3. Лимфа.....	227
8.4. Кроветворение (гемопоз).....	227
8.4.1. Эмбриональный гемопоз .....	227
8.4.2. Постнатальный гемопоз .....	231
Эритроцитопоз.....	234
Гранулоцитопоз.....	237
Мегакариоцитопоз. Тромбоцитопоз .....	241
Моноцитопоз.....	243
Лимфоцитопоз .....	243
Регуляция гемопоза.....	243
Контрольные вопросы .....	246
<b>Глава 9. Соединительные ткани</b> .....	247
9.1. Собственно соединительная ткань.....	250
9.1.1. Волокнистые соединительные ткани.....	250
Рыхлая соединительная ткань.....	250
Клетки .....	250
Межклеточное вещество.....	262
Плотные соединительные ткани.....	268
9.1.2. Соединительные ткани со специальными свойствами.....	270
Ретикулярная ткань .....	270
Жировая ткань.....	271
Слизистая соединительная ткань.....	273
9.2. Опорные ткани.....	274
9.2.1. Хрящевые ткани .....	274
Хондрогистогенез .....	274

Гиалиновый хрящ.....	277
Эластический хрящ.....	281
Волокнистый хрящ.....	281
9.2.2. Костные ткани.....	284
Грубоволокнистая костная ткань.....	284
Пластинчатая костная ткань.....	285
Развитие костных тканей (остеогистогенез).....	285
Гистологическое строение трубчатой кости как органа.....	294
Перестройка кости и факторы, влияющие на ее структуру.....	300
Соединения костей.....	301
Контрольные вопросы.....	303
<b>Глава 10. Мышечные ткани.....</b>	<b>304</b>
10.1. Общая морфофункциональная характеристика и классификация.....	304
10.2. Исчерченные мышечные ткани.....	305
10.2.1. Скелетная исчерченная мышечная ткань.....	305
Скелетная мышца как орган.....	313
10.2.2. Сердечная мышечная ткань.....	314
10.3. Гладкие мышечные ткани.....	319
10.3.1. Мышечная ткань мезенхимного происхождения.....	319
Мышечная ткань мезенхимного типа в составе органов.....	322
10.3.2. Мышечная ткань нейрогенного происхождения.....	323
10.3.3. Мышечная ткань эпидермального происхождения.....	324
10.3.4. Миоидные клетки.....	324
Контрольные вопросы.....	326
<b>Глава 11. Нервная ткань.....</b>	<b>327</b>
11.1. Развитие нервной ткани.....	327
11.2. Нейроны.....	332
Секреторные нейроны.....	338
11.3. Нейроглия.....	339
11.3.1. Макроглия.....	339
11.3.2. Микроглия.....	342
11.4. Нервные волокна.....	343
11.4.1. Безмиелиновые нервные волокна.....	343
11.4.2. Миелиновые нервные волокна.....	345
11.4.3. Реакция нейронов и нервных волокон на травму.....	346
11.5. Нервные окончания.....	349
11.5.1. Синапсы.....	349
Нейро-нейрональные (межнейрональные) синапсы.....	349
11.5.2. Эффекторные нервные окончания.....	353
11.5.3. Рецепторные нервные окончания.....	355
11.6. Понятие о рефлекторной дуге.....	360
Контрольные вопросы.....	362

**ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ.  
ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ ОРГАНОВ И СИСТЕМ ЧЕЛОВЕКА**

<b>Глава 12. Нервная система</b> .....	363
12.1. Развитие нервной системы.....	364
12.2. Периферическая нервная система .....	366
12.2.1. Нервы.....	366
12.2.2. Ганглии .....	366
12.3. Центральная нервная система.....	370
12.3.1. Спинной мозг .....	370
12.3.2. Головной мозг .....	375
Ствол мозга .....	375
Мозжечок.....	379
Кора большого мозга.....	385
12.4. Автономная нервная система .....	393
12.5. Оболочки головного и спинного мозга.....	398
12.6. Возрастные изменения нервной системы .....	399
12.7. Кровоснабжение центральной нервной системы .....	401
Контрольные вопросы .....	402
<b>Глава 13. Органы чувств</b> .....	403
13.1. Общая морфофункциональная характеристика и классификация .....	403
13.2. Орган зрения .....	404
13.2.1. Развитие глаза.....	404
13.2.2. Строение глаза .....	406
Наружная (фиброзная) оболочка.....	406
Светопреломляющий аппарат глаза.....	407
Аккомодационный аппарат глаза.....	411
Рецепторный аппарат глаза.....	413
Вспомогательный аппарат глаза .....	424
13.3. Органы обоняния.....	426
Строение.....	427
13.4. Орган вкуса .....	434
13.5. Орган слуха и равновесия.....	437
13.5.1. Наружное ухо .....	437
13.5.2. Среднее ухо .....	438
13.5.3. Внутреннее ухо.....	438
Улитковый лабиринт.....	440
Вестибулярный лабиринт.....	445
Контрольные вопросы .....	450
<b>Глава 14. Сердечно-сосудистая система</b> .....	451
14.1. Кровеносные сосуды .....	451
14.1.1. Артерии .....	452
Артерии эластического типа.....	452

Артерии мышечного типа.....	454
Артерии мышечно-эластического типа .....	458
14.1.2. Микроциркуляторное русло .....	458
Артериолы .....	459
Капилляры .....	460
Венулы .....	465
Артериоло-венулярные анастомозы .....	466
14.1.3. Вены .....	468
Вены фиброзного типа.....	469
Вены мышечного типа.....	469
14.1.4. Органные особенности строения кровеносных сосудов .....	473
14.2. Лимфатические сосуды .....	474
14.3. Сердце.....	480
14.3.1. Эндокард.....	483
Клапаны .....	484
14.3.2. Миокард.....	485
Проводящая система сердца .....	487
14.3.3. Эпикард и перикард.....	489
Контрольные вопросы .....	493
<b>Глава 15. Лимфоидная система.....</b>	<b>494</b>
15.1. Первичные лимфоидные органы.....	495
15.1.1. Костный мозг .....	495
Красный костный мозг.....	495
Желтый костный мозг .....	498
15.1.2. Тимус .....	500
Корковое вещество .....	504
Мозговое вещество .....	506
15.2. Вторичные лимфоидные органы.....	508
15.2.1. Селезенка.....	508
Белая пульпа селезенки.....	509
Красная пульпа селезенки .....	512
15.2.2. Лимфатические узлы .....	515
Корковое вещество .....	518
Паракортикальная зона .....	521
Мозговое вещество .....	521
15.2.3. Лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми оболочками.....	523
15.3. Морфологические основы защитных реакций .....	524
15.4. Лимфоидная система и клеточные взаимодействия в иммунных реакциях .....	525
15.4.1. Общая характеристика. Определение понятий .....	525
15.4.2. Характеристика иммунокомпетентных клеток.....	529
Клоны лимфоцитов.....	529
Клоны натуральных киллерных клеток.....	535
Клоны антигенпредставляющих клеток .....	536

Участие тучных клеток и эозинофилов в иммунных реакциях .....	540
Механизмы интеграции элементов лимфоидной системы .....	540
Контрольные вопросы .....	544
<b>Глава 16. Эндокринная система .....</b>	<b>545</b>
16.1. Взаимосвязь нервной и эндокринной систем .....	546
16.2. Центральные органы эндокринной системы .....	549
16.2.1. Гипоталамус .....	549
Нейроэндокринные трансдукторы (переключатели) и нейрогемальные образования.....	550
Регуляция гипоталамусом периферических эндокринных желез.....	552
16.2.2. Гипофиз.....	552
16.2.3. Шишковидная железа.....	560
16.3. Периферические эндокринные железы .....	564
16.3.1. Щитовидная железа .....	564
16.3.2. Околощитовидные железы.....	572
16.3.3. Надпочечники .....	575
Корковое вещество надпочечников.....	576
Мозговое вещество надпочечников.....	580
16.4. Дисперсная эндокринная система (APUD-серия клеток) .....	583
Контрольные вопросы .....	585
<b>Глава 17. Пищеварительная система.....</b>	<b>586</b>
17.1. Общий план микроскопического строения пищеварительного канала.....	587
17.2. Передний отдел пищеварительной системы .....	592
17.2.1. Полость рта.....	593
Губы.....	593
Щеки .....	595
Десны. Твердое нёбо .....	596
Мягкое нёбо. Язычок .....	597
Язык .....	598
17.2.2. Лимфоэпителиальное глоточное кольцо Пирогова. Миндалины .....	602
17.2.3. Слюнные железы .....	604
Околоушная железа.....	608
Поднижнечелюстная железа .....	610
Подъязычная железа .....	612
17.2.4. Зубы.....	614
17.2.5. Глотка.....	627
17.2.6. Пищевод .....	627
17.3. Средний и задний отделы пищеварительной системы .....	633
17.3.1. Желудок.....	633
17.3.2. Тонкая кишка .....	646
Двенадцатиперстная кишка.....	657



17.3.3. Толстая кишка .....	665
Ободочная кишка.....	665
Червеобразный отросток .....	668
Прямая кишка .....	670
17.4. Печень.....	672
17.5. Желчный пузырь .....	686
17.6. Поджелудочная железа.....	688
17.6.1. Экзокринная часть .....	691
17.6.2. Эндокринная часть .....	692
Контрольные вопросы .....	696
<b>Глава 18. Дыхательная система.....</b>	<b>697</b>
18.1. Воздухоносные пути .....	699
18.1.1. Полость носа .....	702
18.1.2. Гортань.....	704
18.1.3. Трахея.....	705
18.2. Легкие .....	707
18.2.1. Бронхиальное дерево .....	708
18.2.2. Респираторный отдел .....	711
18.2.3. Плевра.....	718
Контрольные вопросы .....	719
<b>Глава 19. Общий покров.....</b>	<b>720</b>
19.1. Кожа .....	720
19.1.1. Эпидермис .....	722
19.1.2. Дерма.....	728
Реактивность и регенерация кожи .....	730
Кожа как орган осязания .....	730
Кожа как орган иммунной защиты .....	732
19.2. Придатки кожи.....	734
19.2.1. Железы кожи.....	734
Потовые железы .....	734
Сальные железы.....	736
Молочные железы.....	737
19.2.2. Волосы .....	741
19.2.3. Ногти.....	747
Контрольные вопросы .....	748
<b>Глава 20. Мочевая система.....</b>	<b>749</b>
20.1. Почки.....	750
20.2. Мочевыводящие пути.....	765
Контрольные вопросы .....	768
<b>Глава 21. Половая система .....</b>	<b>769</b>
21.1. Мужская половая система .....	772

---

21.1.1. Яички .....	772
Генеративная функция. Сперматогенез.....	777
Эндокринные функции .....	781
21.1.2. Семявыносящие пути .....	783
21.1.3. Добавочные железы мужской половой системы.....	785
Семенные пузырьки .....	785
Простата.....	786
Бульбоуретральные железы .....	791
21.1.4. Половой член .....	791
Гормональная регуляция деятельности мужской половой системы .....	793
21.2. Женская половая система .....	793
21.2.1. Яичники .....	794
Генеративная функция. Овогенез.....	801
Эндокринные функции .....	804
21.2.2. Другие органы женской половой системы.....	805
Маточные трубы .....	805
Матка .....	805
Влагалище .....	810
21.2.3. Овариально-менструальный цикл .....	810
21.2.4. Возрастные изменения органов женской половой системы .....	816
21.3. Наружные половые органы.....	818
Контрольные вопросы .....	818
Литература .....	820
Предметный указатель.....	822

## ПРЕДИСЛОВИЕ НАУЧНЫХ РЕДАКТОРОВ К СЕДЬМОМУ ИЗДАНИЮ

Вышедшее в свет в 2012 г. 6-е издание учебника «Гистология, эмбриология, цитология», созданного коллективом ведущих отечественных специалистов-гистологов, во главе которого стоял один из известных морфологов Советского Союза профессор Юлий Иванович Афанасьев, было настолько востребованным, что его тираж не смог удовлетворить запросы не только в Российской Федерации, но и в странах Содружества, поэтому уже в следующем, 2013 г. издательством «ГЭОТАР-Медиа» осуществлен дополнительный его выпуск.

В отзывах специалистов в области гистологии, эмбриологии и цитологии отмечено, что это издание выгодно отличается от предыдущего, 5-го издания, во многом обновленным иллюстративным и информационным материалами. Заслуга в этом, несомненно, принадлежит научному редактору 6-го издания, профессору Р.К. Данилову. Наряду с этим высказаны пожелания при переиздании учебника наиболее полно представить гистологические и эмбриологические термины в соответствии с «Terminologia Histologica» (М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009) и «Terminologia Embryologica» (М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014), опубликованной уже после выхода в свет 6-го издания, а также вернуться в новой редакции учебника к размещению глав в той последовательности, как это традиционно и логично представлялось в предыдущих пяти его изданиях, а именно: содержание и задачи дисциплины, методы исследования в гистологии, цитологии и эмбриологии, затем учение о клетке, основы эмбриологии человека, основные понятия общей гистологии (учение о тканях) и, наконец, гистология органов и систем, включая гисто- и органогенез. Студенты к началу изучения строения тканей, органов и их систем, безусловно, должны четко представлять, из каких эмбриональных источников они развиваются. Высказаны также мнения о целесообразности включения в учебник новой главы «Медицинская эмбриология» на основе межкафедральной программы по гистологии, составленной профессорами А.И. Брусиловским (Крымский медицинский институт), О.В. Волковой (2-й Московский медицинский институт им. Н.И. Пирогова), Ю.И. Афанасьевым (1-й Московский медицинский институт им. И.М. Сеченова), Н.В. Донских (Новосибирский медицинский институт) и утвержденной Главным управлением учебных заведений Министерства здравоохранения СССР 28 октября 1988 г. Эта глава стала бы своеобразным венцом, заключающим изучение дисциплины. Однако данный вопрос требует специального обсуждения на уровне Центральной методической комиссии Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Эти обстоятельства и запросы о выпуске дополнительного тиража учебника послужили поводом подготовки нового его издания, в котором бы максимально были учтены высказанные пожелания.

К великому сожалению, первоначальный авторский коллектив, усилиями которого был создан данный учебник, понес невосполнимую утрату — ушли из жизни его редакторы профессора Ю.И. Афанасьев и Н.А. Юрина,

профессора Б.В. Алешин, Я.А. Винников, Г.С. Катинас, Е.Ф. Котовский, А.И. Радостина и Ю.С. Ченцов. Однако остается надежда, что их труд еще будет востребованным последующими поколениями студентов медицинских и биологических вузов, познающих азы морфологии и тайны эмбрионального развития человека. Столь также ценным он будет и для преподавателей при подготовке специалистов соответствующих профилей, а также для врачей-интернов, ординаторов и аспирантов.

Перед научными редакторами 7-го издания учебника была поставлена задача устранить замеченные терминологические неточности и опечатки, имевшие место в предыдущих изданиях, уточнить сроки морфологического становления различных органов и систем, особенно в период эмбрионального их развития, внести коррективы в изложение фактического материала с учетом последних научных данных.

В настоящем издании все термины приводятся в соответствии с наиболее употребляемыми русскими эквивалентами, приведенными в «Terminologia Histologica» (М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009) и «Terminologia Embryologica» (М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014). Внесены изменения в последовательность представления глав и изложения их подразделов. В частности, глава «Основы эмбриологии человека», как и в предыдущих пяти изданиях, заняла свое место после главы «Учение о клетке». В связи с этим в нее логично включен раздел «Эмбриональный гистогенез и органогенез», который в 6-м издании был изложен в главе «Основные понятия общей гистологии». Внесены уточнения и дополнения в таблицу «Краткий календарь внутриутробного развития человека (с дополнениями по Р.К. Данилову и Т.Г. Боровой, 2003)» с учетом принятой мировым сообществом эмбриологов периодизации эмбриогенеза человека по стадиям Карнеги в течение первых 8 нед развития (R. O’Rahilly, 1973; R. O’Rahilly, J. Bossy, F. Müller, 1981) и последующих этапов эмбриогенеза в соответствии с представленной информацией в «Terminologia Embryologica» (М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014). Естественно, наука не стоит на месте. Появляются все новые и новые данные о практическом использовании аутологических стволовых клеток, возможностях их направленной дифференцировки в клеточные диффероны различных тканей, 3D-печати из них органов с целью трансплантации, что позволит исключить их отторжение, и т.д. Весьма перспективным выглядит получение индуцированных эмбриональных стволовых клеток путем перепрограммирования обычных соматических клеток пациентов. С учетом этого и возможностей использования стволовых клеток в регенеративной медицине в новой редакции учебника информация о них изложена в подразделе «Регенерация тканей» главы 6 «Основные понятия общей гистологии». Внесены коррективы в главу «Мышечные ткани», в которую добавлена информация о миоидных клетках. В соответствии с «Terminologia Histologica» и «Terminologia Embryologica» изменены названия глав «Система кроветворения и иммунной защиты» на «Лимфоидная система» и «Кожа и ее производные» на «Общий покров». В последней изменен порядок размещения подглав, кроме того, добавлены подглавы «Реактивность и регенерация кожи», «Кожа как орган осязания» и «Кожа как орган иммунной защиты».

В разделе «Частная гистология» практически в каждой главе по-новому изложен материал, касающийся эмбриональных источников развития органов, внесены коррективы в описательную их часть, добавлены оригинальные иллюстрации из эмбриологической коллекции кафедры гистологии и эмбриологии медицинской академии им. С.И. Георгиевского Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского, выполненные доцентом Ю.Г. Барановским.

Редакторы с благодарностью примут все критические замечания, которые будут учтены в дальнейшей работе.

*Н.П. Барсуков, Е.Ю. Шаповалова*

# ЭМБРИОЛОГИЯ

---

## Глава 5

### ОСНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

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

Медицинская эмбриология изучает закономерности развития зародыша человека. Особое внимание обращается на эмбриональные источники и закономерные процессы развития тканей, метаболические и функциональные особенности системы мать—плацента—плод, критические периоды развития человека. Все это имеет большое значение для медицинской практики.

Знание эмбриологии человека необходимо всем врачам, особенно работающим в области акушерства и педиатрии. Это помогает в постановке диагноза при нарушениях в системе мать—плод, выявлении причин уродств и заболеваний детей после рождения.

В настоящее время знания по эмбриологии человека используются для раскрытия и ликвидации причин бесплодия, трансплантации фетальных органов, разработки и применения противозачаточных средств. В частности, актуальность приобрели проблемы культивирования яйцеклеток, экстракорпорального оплодотворения и имплантации зародышей в матку.

Процесс эмбрионального развития человека является результатом длительной эволюции и в определенной степени отражает черты развития других представителей животного мира. Поэтому некоторые ранние стадии развития человека очень сходны с аналогичными стадиями эмбриогенеза более низко организованных хордовых животных.

Эмбриогенез человека — часть его онтогенеза, включающая следующие основные стадии: I — оплодотворение и образование зиготы; II — дробление и образование бластулы (бластоцисты); III — гастрюляция — образование зародышевых листков и комплекса осевых органов; IV — гистогенез и органогенез зародышевых и внезародышевых органов; V — системогенез.

Эмбриогенез тесно связан с прогенезом и ранним постэмбриональным периодом. Так, развитие тканей начинается в эмбриональном периоде (эмбриональный гистогенез) и продолжается после рождения ребенка (постэмбриональный гистогенез).

## 5.1. ПРОГЕНЕЗ

Это период развития и созревания половых клеток — яйцеклеток и сперматозоидов. В результате прогенеза в зрелых половых клетках возникает гаплоидный набор хромосом, формируются структуры, обеспечивающие способность к оплодотворению и развитию нового организма. Подробно процесс развития половых клеток рассмотрен в главе 21.

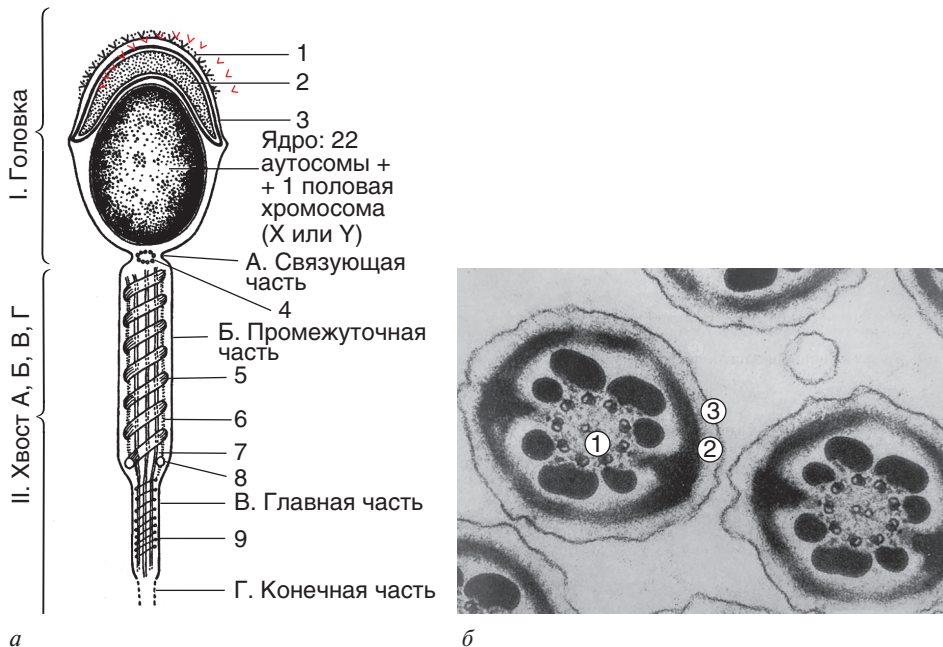
### Основные характеристики зрелых половых клеток человека

#### Мужские половые клетки

Сперматозоиды человека образуются в течение всего активного полового периода в больших количествах. Подробное описание сперматогенеза — см. главу 21.

**Строение.** Мужские половые клетки человека — *сперматозоиды* (спермии, или мужские гаметы) длиной около 70 мкм имеют головку и жгутик, или хвост (рис. 5.1).

Плазмолемма сперматозоида в области головки содержит рецепторы, с помощью которых происходит его взаимодействие с рецепторами яйцеклетки.



**Рис. 5.1.** Строение мужской половой клетки: *а* — схема: I — головка; II — хвост (жгутик) (1 — рецептор; 2 — акросома; 3 — «чехлик»; 4 — проксимальная центриоль; 5 — митохондрия; 6 — слой упругих фибрилл; 7 — аксонема; 8 — терминальное кольцо; 9 — циркулярные фибриллы); *б* — электронная микрофотография: строение жгутика на поперечном разрезе: 1 — система дуплетов микротрубочек; 2 — цитоплазма; 3 — плазмолемма ( $\times 110\,000$ ) (по К.С. Волкову и Н.В. Пасечко)

Головка сперматозоида (*caput spermatozoidi*) включает ядро с компактно упакованным конденсированным хроматином, плотность которого примерно в 10 раз выше, чем в ядрах соматических клеток с гаплоидным набором хромосом. На переднем полюсе ядра располагается в виде чехлика уплощенный мешочек — *акросома* (от греч. *acron* — верхушка, *soma* — тело), являющаяся производной комплекса Гольджи. В ней содержится набор протеолитических ферментов, среди которых важное место принадлежит гиалуронидазе, протеазам, акрозину и др., способным растворять при оплодотворении оболочки, покрывающие яйцеклетку. Между акросомой и оболочкой ядра находится очень тонкий слой средней электронной плотности — перинуклеарная тека, в постакрсомном сегменте которой открыт комплекс белков, служащих фактором активации овоцита после проникновения сперматозоида в его цитоплазму, вследствие чего осуществляется завершение мейоза, происходит развитие пронуклеуса и оболочки оплодотворения, защищающей овоцит от полиспермии.

В ядре сперматозоида человека содержится 23 хромосомы, одна из которых является половой (X или Y), остальные — аутосомами. В 50% сперматозоидов содержится X-хромосома (женская гоносома), в других 50% — Y-хромосома (мужская гоносома). Масса X-хромосомы несколько больше массы Y-хромосомы, по-видимому, это определяет менее выраженную подвижность сперматозоидов, содержащих X-хромосому, чем сперматозоидов с Y-хромосомой.

За головкой следует в виде кольцевидного сужения шейка (*cervix*), или связующая часть (*pars conjungens*), переходящая в хвост (*cauda*), или жгутик (*flagellum*), состоящий из промежуточной, главной и терминальной частей.

В *шейке* (связующей части) располагаются центросома, состоящая из проксимальной (прилежащей к ядру) и дистальной (расположенной на границе шейки и промежуточной части) центриолей, а также исчерченные (сегментированные) колонны — элементы цитоскелета, образованные кератиноподобными белками. От дистальной центриолы начинается осевая нить (*аксонема*), продолжающаяся в промежуточной, главной и терминальной частях хвоста.

Аксонема (рис. 5.1, б) по строению напоминает ресничку (см. главу 4) с характерным набором микротрубочек  $(9 \times 2) + 2$ , окруженных парааксонемными структурами и плазмолеммой. В зависимости от строения парааксонемных структур в жгутике (хвосте) сперматозоида морфологически различают промежуточную, главную и терминальную части.

*Промежуточная часть* (*pars intermedia*) содержит аксонему, окруженную расположенными по спирали митохондриями (митохондриальное влагалище — *vagina mitochondrialis*). Между аксонемой и митохондриальным влагалищем находятся девять продольно ориентированных дополнительных элементов (фибрилл) цитоскелета, являющихся продолжением исчерченных колонн, которые придают хвосту сперматозоида упругость.

В *главной части* (*pars principalis*) жгутика дополнительные фибриллы заменяются фиброзным слоем, который исчезает в терминальной части. Фиброзный слой окружает аксонему сплошным кольцом, слегка утолщенным в двух участках. Эти утолщения представляют собой два тяжа — дорсальную и вентральную колонны, вытянутые вдоль оси жгутика. Дорсальный



и вентральный тяж соединены между собой поперечными ребрами, которые на поперечных срезах выглядят прерывисто расположенными участками электронно-плотного вещества.

На границе между промежуточной и главной частями жгутика находится терминальное кольцо, являющееся составной частью элементов цитоскелета (см. рис. 5.1, а).

*Терминальная часть (pars terminalis)* сперматозоида содержит аксонему, заканчивающуюся разобщенными микротрубочками, число которых постепенно уменьшается.

Аксонема на всем протяжении ограничена внутренней и наружной аксонемальными мембранами. Микротрубочки аксонемы состоят из белка тубулина. От микротрубочек отходят парные выступы, или «ручки», состоящие из другого белка — динеина, обладающего АТФ-азной активностью (см. главу 4). Динеин расщепляет АТФ, вырабатываемую митохондриями, и преобразует химическую энергию в механическую, за счет которой осуществляется движение спермия. В случае генетически обусловленного отсутствия динеина спермии оказываются обездвиженными (одна из форм стерильности мужчин). В составе аксонемы помимо тубулина и динеина выявлено еще два сократительных белка: спермиозин и флактин, которые имеют сходное строение с миозином и актином мышечных тканей. Благодаря их наличию аксонема обеспечивает бичеобразные движения хвоста, что обусловлено последовательным сокращением микротрубочек от первой до девятой пары (первой считается пара микротрубочек, которая лежит в плоскости, параллельной двум центральным).

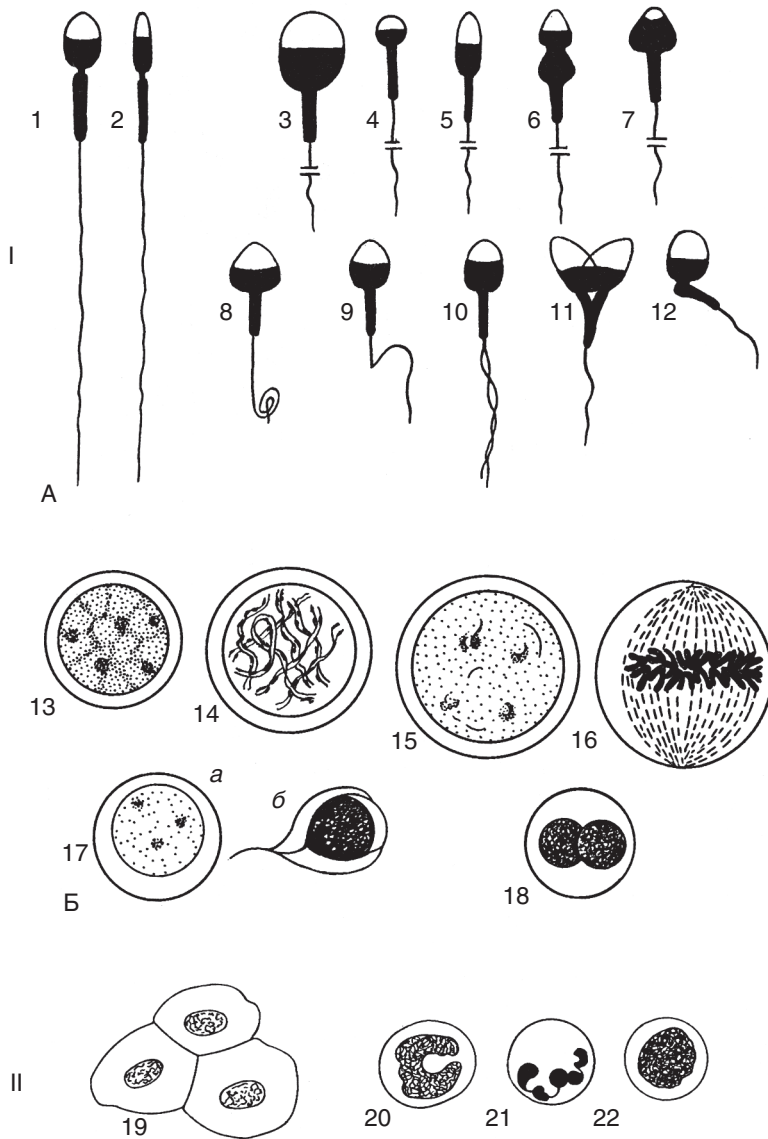
Скорость движения сперматозоидов у человека равна 30–50 мкм/с. Целе-направленному движению способствуют хемотаксис (движение к химическому раздражителю или от него) и реотаксис (движение против тока жидкости). Через 30–60 мин после полового акта сперматозоиды обнаруживаются в полости матки, а через 1,5–2 ч — в дистальной (ампулярной) части маточной трубы, где происходит их встреча с яйцеклеткой и оплодотворение. Спермии сохраняют оплодотворяющую способность до 2 сут.

Среди факторов, влияющих на скорость движения спермиев, большое значение имеют температура, рН среды и др.

В клинической практике при исследовании спермы проводят подсчет различных форм сперматозоидов (рис. 5.2), учитывая их процентное содержание (спермограмма).

По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), нормальными характеристиками спермы человека считаются следующие показатели: концентрация сперматозоидов — 20–200 млн/мл, содержание в эякуляте более 60% нормальных форм. Наряду с последними в сперме человека всегда присутствуют аномальные — двужгутиковые, с дефектными размерами головки (макро- и микроформы), с аморфной головкой, со сросшимися головками, незрелые формы (с остатками цитоплазмы в области шейки и хвоста), с дефектами жгутика.

В эякуляте здоровых мужчин преобладают типичные сперматозоиды (см. рис. 5.2). Количество различных видов атипичных сперматозоидов



**Рис. 5.2.** Клеточный состав эякулята человека в норме: I — мужские половые клетки: А — зрелые (по Л.Ф. Курило и др.); Б — незрелые; II — соматические клетки: 1, 2 — типичный сперматозоид (1 — анфас, 2 — профиль); 3–12 — наиболее часто встречающиеся формы атипичии сперматозоидов; 3 — макроголовка; 4 — микроголовка; 5 — удлинённая головка; 6–7 — аномалия формы головки и акросомы; 8–9 — аномалия жгутика; 10 — двужгутиковый сперматозоид; 11 — сросшиеся головки (двухголовый сперматозоид); 12 — аномалия шейки сперматозоида; 13–18 — незрелые мужские половые клетки; 13, 14, 15 — первичные сперматоциты в профазе 1-го деления мейоза — пролептотена, пахитена, диплотена соответственно; 16 — первичный сперматоцит в метафазе мейоза; 17 — типичные сперматиды (а — ранняя; б — поздняя); 18 — атипичная двуядерная сперматид; 19 — эпителиальные клетки; 20–22 — лейкоциты

не должно превышать 30%. Кроме того, встречаются незрелые формы половых клеток — сперматиды, сперматоциты (до 2%), а также соматические клетки — эпителиоциты, лейкоциты.

Среди сперматозоидов в эякуляте живых клеток должно быть 75% и более, а активно подвижных — 50% и более. Установленные нормативные параметры необходимы для оценки отклонений от нормы при различных формах мужского бесплодия.

В кислой среде сперматозоиды быстро утрачивают способность к движению и оплодотворению.

### Женские половые клетки

*Яйцеклетки*, или *овоциты* (от лат. *ovum* — яйцо), созревают в неизмеримо меньшем количестве, чем сперматозоиды. У женщины в течение полового цикла (24–28 дней) созревает, как правило, одна яйцеклетка. Таким образом, за детородный период образуется около 400 яйцеклеток.

Выход овоцита из яичника называется овуляцией (см. главу 21). Яйцеклетка имеет шаровидную форму, больший, чем у спермия, объем цитоплазмы, не обладает способностью самостоятельно передвигаться. По количеству желтка в цитоплазме яйцеклетка человека относится к *маложелтковым* (олиголецитальным), а по характеру его распределения — к *вторичным изолецитальным* (греч. *isos* — равный), так как содержит небольшое количество желточных гранул, расположенных более или менее равномерно.

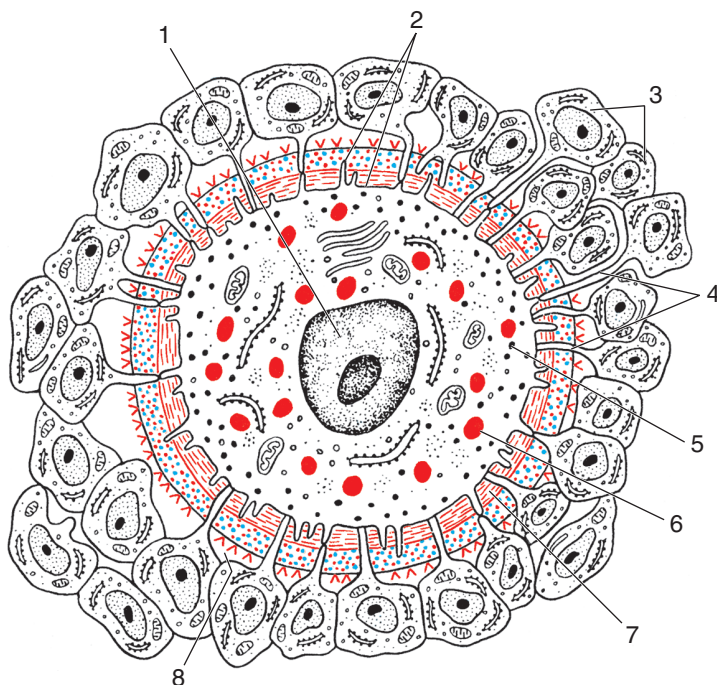
**Строение.** Яйцеклетка человека имеет диаметр около 130 мкм. К плазмолемме прилежат прозрачная (блестящая) зона (*zona pellucida* — Zp) и слой фолликулярных эпителиоцитов, число которых достигает 3000–4000. Они образуют лучистый венец (*corona radiata*) (рис. 5.3).

Ядро яйцеклетки, как и спермий, имеет гаплоидный набор хромосом с X-половой хромосомой. В нем хорошо выражено ядрышко, в оболочке ядра много поровых комплексов. В период роста овоцита в ядре происходят интенсивные процессы синтеза иРНК, рРНК.

В цитоплазме развиты аппарат синтеза белка (ЭПС, рибосомы) и комплекс Гольджи. Количество митохондрий умеренное, они расположены около ядра, где идет интенсивный синтез желтка, клеточный центр отсутствует. Комплекс Гольджи на ранних стадиях развития располагается около ядра, а в процессе созревания яйцеклетки смещается на периферию цитоплазмы. Здесь располагаются производные этого комплекса — *кортикальные гранулы (granula corticalia)*, число которых достигает 4000, а размеры 1 мкм. Они содержат гликозаминогликаны и различные ферменты (в том числе протеолитические), участвуют в кортикальной реакции, защищая яйцеклетку от полиспермии.

Из включений овоплазмы особого внимания заслуживают *желточные гранулы*, содержащие белки, фосфолипиды и углеводы. Каждая гранула желтка окружена мембраной, имеет плотную центральную часть, состоящую из фосфовитина (фосфопротеин), и более рыхлую периферическую часть, состоящую из липовителлина (липопротеин).

*Прозрачная зона* состоит из гликопротеинов и гликозаминогликанов — хондроитинсерной, гиалуроновой и сиаловой кислот. Гликопротеины пред-



**Рис. 5.3.** Строение женской половой клетки (схема): 1 — ядро; 2 — плазмолемма; 3 — фолликулярный эпителий; 4 — лучистый венец; 5 — кортикальные гранулы; 6 — желточные включения; 7 — прозрачная оболочка; 8 — рецептор Zp3

ставлены тремя фракциями — Zp1, Zp2, Zp3. Фракции Zp2 и Zp3 образуют нити длиной 2–3 мкм и толщиной 7 нм, которые соединены между собой с помощью фракции Zp1. Фракция Zp3 является *рецептором* спермиев, а Zp2 препятствует полиспермии. В прозрачной зоне содержатся десятки миллионов молекул гликопротеина Zp3, каждая из которых имеет более 400 аминокислотных остатков, соединенных со многими олигосахаридными ветвями. В образовании прозрачной зоны принимают участие фолликулярные эпителиоциты: отростки фолликулярных клеток проникают через прозрачную зону, направляясь к плазмолемме яйцеклетки. Плазмолемма яйцеклетки в свою очередь формирует микроворсинки, располагающиеся между отростками фолликулярных эпителиоцитов (см. рис. 5.3). Последние выполняют трофическую и защитную функции.

## 5.2. ЭМБРИОГЕНЕЗ

Внутриутробное развитие человека продолжается в среднем 280 сут (10 лунных месяцев). Принято выделять три периода: начальный (1-я неделя), зародышевый (2–8-я неделя), плодный (с 9-й недели развития до рождения ребенка). К концу зародышевого периода завершается закладка основных эмбриональных зачатков тканей и органов.