

Н. Г. ИГЛИНА

ГИСТОЛОГИЯ

Учебник

*для студентов учреждений высшего
педагогического профессионального образования,
обучающихся по направлению «Педагогическое образование»
профиль «Биология»*



Москва
Издательский центр «Академия»
2011

УДК 611-018(075.8)
ББК 29.06я73
И262

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ, зав. кафедрой анатомии физиологии и безопасности жизнедеятельности Новосибирского государственного педагогического университета *Р.И.Айзман*;
доцент кафедры основ сельского хозяйства Московского педагогического государственного университета *Т.В.Мазяркина*

Иглина Н.Г.

И262 Гистология : учебник для студ. учреждений высш. пед. проф. образования / Н. Г. Иглина. — М. : Издательский центр «Академия», 2011. — 224 с. — (Сер. «Бакалавриат»).
ISBN 978-5-7695-4595-5

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Педагогическое образование» профиль «Биология» (квалификация «бакалавр»).

В учебнике описаны основные периоды эмбриогенеза; приводится характеристика особенностей эмбрионального развития различных представителей хордовых животных; дается представление о механизмах имплантации и плацентации, аномалиях развития человека. Разбираются вопросы эмбрионального гистогенеза, включающего координированные во времени и пространстве процессы клеточного размножения, клеточного роста, миграции клеток, детерминации, цитодифференцировки и интеграции. Рассмотрен материал по каждой из тканевых групп. Даны дидактические материалы, задания для самостоятельной работы студентов.

CD-приложение содержит дополнительные материалы к учебнику — лекции в мультимедиа, лабораторно-практические работы, словарь понятий, тесты.

Для студентов учреждений высшего педагогического профессионального образования.

УДК 611-018(075.8)
ББК 29.06я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым
способом без согласия правообладателя запрещается*

© Иглина Н.Г., 2011

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2011

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2011

ISBN 978-5-7695-4595-5

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник составлен в соответствии со стандартами по предмету «Гистология», которые определены по подготовке бакалавров.

В части I «Общая эмбриология» рассмотрены основные этапы эмбриогенеза различных представителей хордовых в сравнительном ряду: ланцетник, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие. Этот материал является базисным для других биологических дисциплин, таких, как зоология, анатомия и физиология человека и животных. Именно эмбриологический подход способствовал разрешению многих биологических проблем современной эволюционной теории, генетики, геной инженерии, медицины. Рассматриваются вопросы о влиянии различных факторов (физических, химических, биологических, фармакологических и др.) на эмбриогенез человека.

В части II «Учение о тканях» дается морфологическая характеристика различных тканей. В некоторых случаях вместо описания отдельных мелких деталей представлены современные данные морфологической организации тканей в плане их онтофилогенетических преобразований.

Автором была поставлена цель изложить предмет в достаточно понятной форме, с тем чтобы студенты могли действительно изучить этот предмет, а не просто зазубрить отдельные сведения. Кроме того, автор считал необходимым связать теоретический аспект предмета с практической деятельностью педагога-биолога. В течение ряда лет автор является руководителем педагогической практики студентов, научным консультантом в общеобразовательных школах и лицеях г. Новосибирска и членом городской комиссии научно-практической конференции школьников. В связи с этим в части III издания представлены дидактические материалы по предмету «Гистология», которые можно применять в школьном курсе биологии. Многие материалы были разработаны совместно со студентами в течение ряда лет.

При написании учебника автор использовал научную и учебную литературу. Были включены также материалы собственного научного исследования по влиянию различных факторов на эмбриогенез млекопитающих и по другим вопросам их эмбрионального развития.

В сфере образования компьютерные технологии стали неотъемлемым компонентом педагогического процесса. Они предложили новые

подходы к изучению учебных материалов, а также представили доступ к международным и национальным образовательным ресурсам коллективного пользования.

В связи с этим был подготовлен учебно-методический комплекс по предмету «Гистология» на оптическом носителе (CD-ROM). Предлагаемый диск дополняет материал учебника. Он включает лекции по предмету в виде презентаций, практический курс, содержащий такие компоненты, как методические рекомендации и задания по практическому занятию, атлас к теме занятия, хрестоматию по предмету, ряд электронно-дидактических материалов, видеоматериалы, контрольный материал, интернет-ресурсы и др. Основной иллюстративный материал содержится на диске.

Автор посвящает этот учебник памяти своих учителей – профессора Л. К. Великановой и доцента Л. П. Черемных.

За консультирование по разным вопросам автор выражает благодарность профессору М. С. Виноградовой, доценту Л. Я. Никитиной, своим научным руководителям – профессору Р. И. Айзману и академику РАМН С. И. Колесникову.

Часть I

ОБЩАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Глава 1

ВВЕДЕНИЕ

1.1. Предмет и методы

Наука о различных сторонах развития зародыша называется эмбриологией. В период становления эмбриологии как науки исследователи ограничивались лишь описаниями этапов морфогенеза, т.е. изучением изменений формы в ходе развития. Современное понятие «эмбриология» гораздо шире: изучение происходящих при развитии организма не только анатомических, но и различных функциональных (физиологических, биохимических и пр.) изменений уже давно стало неотъемлемой частью этой отрасли знаний. В настоящее время название «эмбриология» употребляют наряду с другим — «биология развития».

|| *Эмбриология* (от греч. *embryon* — зародыш; *logos* — слово, учение) — это наука, изучающая закономерности развития зародыша от момента оплодотворения до завершения основных процессов органогенеза.

В большинстве случаев завершение эмбрионального периода проявляется в том, что рождающаяся особь получает возможность самостоятельно существовать, т.е. употреблять пищу, находящуюся вне яйца или вне организма матери, и использовать кислород непосредственно из воздуха.

Современная эмбриология изучает закономерности эмбрионального развития — процессов оплодотворения, дробления, гаструляции, образования зародышевых листков, эмбрионального гистогенеза, клеточной дифференцировки, а также проблемы детерминации, эмбриональной индукции, регуляции и взаимоотношений онто- и филогенеза, эмбриопатии и пороков развития, регенерации и трансплантации тканей и др. Кроме того, в задачи эмбриологии входит изучение прогенеза — процесса образования мужских и женских половых клеток.

Схема 1. Периоды онтогенеза



Знакомство с эмбриогенезом позвоночных позволяет оценить с позиции сравнительной эволюционной гистологии постепенное изменение основных эмбриологических и гистогенетических процессов и в то же время преемственность этих изменений в их общебиологической основе и дает возможность экстраполировать некоторые этапы эмбриогенеза животных на развитие человека. В экспериментах на животных можно моделировать различные условия развития, изучать действие тератогенных веществ на органо- и гистогенезы, а также критические периоды развития (Р. К. Данилов и др., 2004).

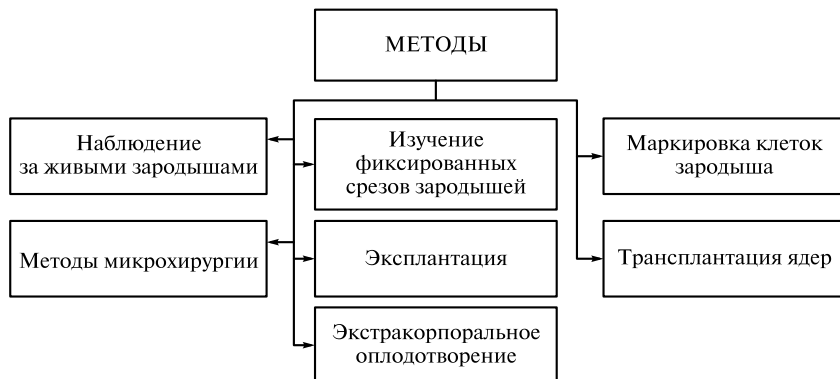
Эмбриология изучает закономерности раннего периода индивидуального развития организма. Онтогенез, или индивидуальное развитие организма, начинается с момента оплодотворения и завершается его смертью. Периоды онтогенеза приведены на схеме 1.

Понятие «развитие» в эмбриологии имеет следующее значение:

Развитие — это процесс систематического и строго упорядоченного накопления структурных и функциональных качеств прогрессивного характера.

Существует множество **методов исследования в эмбриологии** (схема 2).

Схема 2. Методы исследования в эмбриологии



При *наблюдении за живыми зародышами* применяется кино- и видеосъемка (используется в основном в эксперименте). Для этих целей специальную микрофотоустановку соединяют с термокамерой, в которой развивается зародыш. При изучении развития куриного эмбриона, например, в скорлупе проделывается окошечко, которое закрывается прозрачной пластинкой. Данный метод позволяет проследить и уточнить динамику изменения формы и размеров зародышей в процессе развития.

Методы *изучения фиксированных срезов зародышей* с помощью световой и электронной микроскопии, гисторадиоавтографии, гисто- и иммуноцитохимии позволяют анализировать тканевые и внутриклеточные изменения в динамике развития частей зародыша. Эти методы дали важную информацию о клеточной и тканевой дифференцировке в развитии зародыша.

Метод *маркировки*, предложенный в 1925 г. В. Фогтом (1888—1941), позволяет изучать перемещения клеток в развивающемся зародыше. Для этого применяются нетоксичные для зародыша маркеры (например, частицы древесного угля).

Методы *микрохирургии* разрабатывались в начале XX в. представителями школы Г. Шпемана (1869—1941). К ним относятся, в частности, пересадка частей одного зародыша другому, а также изучение последствий разрушения частей зародыша (например, с помощью лазерного луча) или его отдельных клеток. Трансплантацию как разновидность микрохирургии используют для выявления путей миграции клеток и источников развития тканей.

Эксплантация — иссечение небольшого участка зародыша и выращивание его на искусственной среде. С помощью этого метода можно получать информацию об источниках развития тканей из данного участка зародыша и выявлять гистогенетические закономерности развития.

Трансплантация ядер — метод, позволяющий клонировать зародышей. Он был применен при клонировании высших позвоночных и способствовал появлению (1997 г.) знаменитой овцы Долли. Подобные эмбриологические эксперименты убедительно показали, что ядра соматических клеток содержат полный набор генетической информации для развития нового организма.

Новейшим достижением экспериментальной эмбриологии стала разработка метода *экстракорпорального оплодотворения*. В 1973 г. Л. Шеттлз (США) извлек предовуляторную яйцеклетку из яичника бесплодной женщины и оплодотворил ее сперматозоидами мужа. Так было положено начало технике пересадки зародышей человека в целях лечения бесплодия. Однако только в 1978 г. в Великобритании в результате успешной пересадки в матку бесплодной женщины зародыша человека на стадии 8 бластомеров после 2,5 сут культивирования появился первый в мире «пробирочный» ребенок массой 2700 г. (девочка Луиза).

1.2. Основные направления в эмбриологии развития

Эмбриология как наука подразделяется на общую и частную, эмбриологию человека, эмбриологию беспозвоночных, эмбриологию животных различных видов. В развитии эмбриологии наметилось несколько *основных направлений исследования* (Э. И. Волькович, 2003) (схема 3).

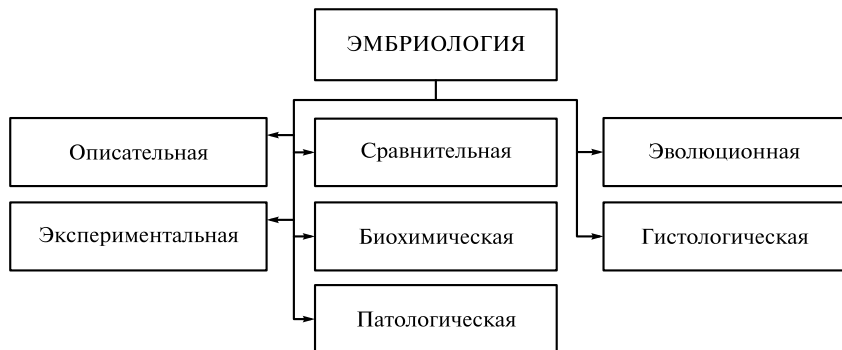
Описательная эмбриология — важнейший и наиболее ранний метод изучения, основанный на наблюдении и описании хода нормального развития зародыша.

Сравнительная эмбриология — направление в эмбриологии, возникшее на основе сравнительно-описательного метода.

Эволюционная эмбриология изучает закономерности развития организма в эволюционном плане с учетом сложных взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом, т. е. между индивидуальным и историческим развитием. Основоположниками этого направления в эмбриологии являются русские ученые А. О. Ковалевский и И. И. Мечников. В 1866 г. Э. Геккель сформулировал биогенетический закон, уточненный впоследствии А. Н. Северцовым в его теории филэмбриогенеза, состоящий в том, что онтогенез является кратким повторением филогенеза. Именно поэтому в ходе эмбрионального развития человека встречаются повторения (рекапитуляции) определенных этапов развития, характерных для всего ряда предковых форм.

Экспериментальная эмбриология основана на результатах экспериментальных исследований, нацеленных на выявление фактов, побуждающих и регулирующих процессы развития организма. Если описательная эмбриология изучает, когда и как происходит определенный процесс, то экспериментальная эмбриология стремится выяснить, для чего и почему происходит данное явление в ходе

Схема 3. Основные направления в эмбриологии



эмбрионального развития, притом в определенное время и именно так, а не иначе. Основоположником этого метода считается немецкий биолог Вильгельм Ру. Данное направление известно под названием «механика развития». Поскольку механика развития определяет как физические, так и механические свойства развития, возникло новое понятие «эпигенез». Оно выражает концепцию, согласно которой причинно-следственные взаимодействия между различными частями зародыша являются движущей силой развития, тогда как генетический фактор детерминирует его.

Биохимическая эмбриология — направление, изучающее биохимические процессы, происходящие в эмбриогенезе.

Гистологическая эмбриология рассматривает морфологические аспекты развития на клеточном и субклеточном уровнях в целях выявления источников и закономерностей эмбрионального гистогенеза.

Патологическая эмбриология изучает этиологию, патогенез и способы профилактики эмбриопатий и пороков развития.

1.3. История становления эмбриологии

Образование организма из яйцеклетки — один из сложных и интересных вопросов биологии. Истоки эмбриологии теряются в веках. Уже у древних индусов определенные, хотя в большей степени ошибочные и наивные представления об эмбриологии можно найти в книге «Аюр-Веди». Известно также, что на протяжении столетий у разных народов (в Египте, Мексике, Австралии, Полинезии, Древней Греции и др.) особо почитались два органа, связанные с рождением ребенка, — плацента и пуповина. Даже в Европе многие верили в то, что судьба человека связана с функцией и состоянием этих органов.

Врач Древней Эллады Гиппократ (460—370 гг. до н. э.) дал первое последовательное описание основных фаз развития человека. Он считал, что состояние ребенка зависит от состояния матери, как растение зависит от качества земли. Однако Гиппократ ошибочно утверждал, что все части зародыша образуются в одно и то же время, а развитие организма представляет собой лишь развитие и рост предобразовавшихся в яйце структур. Создалось ошибочное учение, получившее название *преформизм* (от лат. *praeformo* — заранее образуют, предобразуют). Стремление свести развитие к росту уже предсуществующего организма было положено в основу *теории преформации*. Представители этой теории утверждали, что каждый организм заключает в себе громадное число поколений зародышей, вложенных друг в друга в теле прародителей со времени сотворения мира.

Гениальный мыслитель Аристотель (384—322 гг. до н. э.) верил в возможность самозарождения жизни. Он положил начало общей

и сравнительной биологии. В своем главном труде по эмбриологии «О возникновении животных» Аристотель предложил классификацию животных по эмбриологическим признакам, ввел сравнительный метод изучения и заложил представления о различных путях эмбрионального развития, правильно истолковал функцию плаценты и пуповины, связал явление регенерации с явлением эмбриогенеза и т. д. Аристотель установил, что предположения его предшественников (Гиппократ) об образовании зародыша сводятся к анти-тезе: преформация — эпигенез. Сам он полагал, что эпигенез есть правильная альтернатива преформации (В. А. Голиченков, 2004).

Эмбриология, как и многие другие биологические дисциплины, прошла период накопления фактов в недрах другой науки, из которой вышла. Так, эмбриология вышла из зоологии и акушерской практики. Кроме того, специальные вопросы эмбриологии рождались в умах философов и были оторваны от истины. Этот отрыв объяснялся тем, что не существовало техники для исследования материала, и такое положение сохранилось до изобретения микроскопа.

В 1651 г. Вильям Гарвей (1578—1657) в книге о зарождении животных впервые после Аристотеля дополнил знания по эмбриологии систематическими данными о развитии куриного яйца. В своей доктрине («все живое — из яйца») В. Гарвей доказывает невозможность самозарождения. Он установил место, в котором начинается образование зародыша, и в отличие от своих сверстников утверждал, что «ни одна из частей будущего плода не существует в яйце актуально: все части находятся в нем потенциально». Таким образом, В. Гарвей обосновал теорию эпигенеза (от греч. *epi* — после, *genesis* — происхождение), которая стала новой вехой в эмбриологии.

Выдающееся значение для развития эмбриологии имеет факт создания и использования микроскопа. Один из основоположников научной микроскопии Антони ван Левенгук (1632—1723) открыл мир простейших, подробно описал свои наблюдения сперматозоидов млекопитающих, птиц, рыб и других организмов, представил множество точных изображений и проводил экспериментальные исследования.

Расцвет преформизма приходится на XVII—XVIII вв., когда эта точка зрения и оформляется в теорию преформации. Излюбленными аргументами преформистов кроме цыпленка в яйце становятся личинка и куколка бабочки, которые содержат все части взрослого организма. Все сторонники преформизма XVIII в. поделились на анималькулистов (от лат. *animalculum* — зверек, что означало сперматозоид, т. е. микроскопический зверек) и овистов (от лат. *ovum* — яйцо). По мнению овистов, зародыш находится в женской половой клетке, по мнению анималькулистов — в мужской половой клетке. Артони ван Левенгук был сторонником анималькулистов, тогда как Шарль Бонне (1720—1793), открывший партеногенез у тлей, трактовал это как доказательство в пользу овизма.

Сторонники эпигенеза не смогли подтвердить свои убеждения фактами. Спор разрешил русский академик Каспар Вольф (1733—1794), опубликовавший в 1759 г. диссертацию «Теория зарождения», в которой доказал, что для развития зародыша необходимы женские и мужские половые клетки. Он экспериментально обосновал концепцию эпигенеза — учение о развитии, согласно которому новые разнородные части организма появляются из исходного однородного материала яйца под влиянием факторов, стоящих над зародышем (иными словами, происходит новообразование структуры). Данная концепция укрепилась благодаря работам Христиана Пандера (1794—1865) и Карла фон Бэра (1792—1876). Выдающийся петербургский эмбриолог Х. Пандер в своем труде «Материалы к истории развития цыпленка в яйце» (1817) сделал эскиз эмбриогенеза и первым описал в составе куриного эмбриона зародышевые листки.

Современник и коллега Х. Пандера по Санкт-Петербургской академии наук К. Бэр был одним из крупнейших естествоиспытателей своего времени (географ, геолог, биолог). Ему принадлежат выдающиеся работы и открытия в эмбриологии. Он впервые нашел настоящее яйцо у млекопитающих и человека (ранее за яйцо принимали структуру, описанную Ренье де Граафом (1641—1673), граафов пузырек). В своей книге «История развития животных» К. Бэр сформулировал правило хода эмбрионального развития — от однородного и общего к разнообразному и частному. Он выявил, что в процессе эмбрионального развития раньше всего обнаруживаются общие типовые признаки, а затем появляются частные признаки класса, отряда, семейства и в последнюю очередь признаки рода и вида. Поэтому на ранних стадиях развития зародыши различных систематических групп более сходны между собой, чем те же зародыши на более поздних стадиях. Отсюда и название этого закона — **закон зародышевого сходства**. Бэр дал подробное описание развития куриного зародыша, отметил универсальный характер зародышевых листков и тем самым заложил основу учения о зародышевых листках, описал хорду и многое другое. Признание эпигенетического развития, сочетающееся с повторяемостью последовательности событий в ряду поколений, привело Бэра к блестящей формуле: онтогенез есть преформированный эпигенез. Эта формула содержит идею современной эмбриологии. Бэра считают основателем эмбриологии как самостоятельной науки. Закон Бэра проложил дорогу появившейся позже эволюционной теории.

Биолог-эволюционист Чарлз Дарвин (1809—1882), придавая большое значение явлениям зародышевого сходства различных животных, считал его одним из доказательств общности происхождения животного мира. Выдающийся последователь и пропагандист учения Ч. Дарвина Э. Геккель (1834—1919) сформулировал **биогенетический закон**:

|| **Онтогенез** есть быстрое и краткое повторение филогенеза (исторического развития вида).

Геккель утверждал, что филогенез есть причина онтогенеза: индивидуальное развитие полностью обусловлено историей развития вида. В дальнейшем эти взгляды были частично отвергнуты наукой, а частично видоизменены и дополнены.

Особенно большой вклад в эволюционную эмбриологию внесли отечественные ученые Александр Онуфриевич Ковалевский (1840—1901) и Илья Ильич Мечников (1845—1916). А. О. Ковалевский является основоположником эволюционной эмбриологии. Применяя в эмбриологии сравнительный подход, А. О. Ковалевский показал общность эмбриогенеза всех многоклеточных животных (как первичноротых, так и вторичноротых), правильно оценив это как показатель общности происхождения. Пользуясь историческим методом, он показал эволюцию эмбриогенеза в ряду первичноротых животных и составил классическое описание развития ланцетника и асцидий, что позволило отнести оболочников к хордовым животным. Мечников изучил раннее развитие примитивных многоклеточных (губок и кишечнополостных) и доказал сходство ранних стадий развития всех многоклеточных животных. Ковалевский и Мечников установили, что развитие всех типов беспозвоночных проходит через стадию обособления зародышевых листков, гомологичных зародышевым листкам позвоночных. Этот факт лег в основу **теории зародышевых листков** Ковалевского (1871), согласно которой у всех многоклеточных животных основные системы органов закладываются в виде слоев клеток, что свидетельствует о единстве происхождения всех типов многоклеточных животных.

Многие эмбриологи XIX—XX вв. рассматривали закономерности онтогенеза и их соотношение с филогенезом под углом биогенетического закона. Из биогенетического закона следует, что в индивидуальном развитии можно наблюдать предковые признаки — палингенезы, например образование у эмбрионов млекопитающих зародышевых листков, хорды, жаберных щелей и др. Однако в ходе эволюции появляются новые признаки — ценогенезы, или провизорные (внезародышевые) органы у рыб, птиц и млекопитающих.

|| **Рекапитуляция** — это явление повторения в ходе эмбрионального развития высших организмов тех или иных признаков более низкоорганизованных животных.

Примерами рекапитуляции в эмбриогенезе человека являются смена трех форм скелета (хорда, хрящевой скелет, костный скелет), образование и сохранение до трехмесячного возраста плода хвоста, развитие практически сплошного волосяного покрова (на 5-м месяце внутриутробного развития), образование жаберных щелей и др.

Схема 4. Виды филэмбриогенезов (по А. Н. Северцову)



Учение о рекапитуляции развил Алексей Николаевич Северцов (1866—1936), который сформулировал положение о том, что онтогенез не только повторяет филогенез, но и творит его — **теория филэмбриогенезов** (схема 4).

Увлечение восстановлением хода эволюции на основе эмбриологических данных привело к тому, что эмбриология во многом утратила самостоятельность, став частью сравнительной анатомии и теории эволюции. Однако в конце XIX в. вновь усилился интерес к непосредственным причинам развития, его механизмам. Новое направление в эмбриологии один из его основателей, Вильгельм Ру (1850—1924), назвал *механикой развития*. В основу этого подхода Ру положил причинно-аналитический метод, согласно которому для понимания механизмов развития надо разбить его на отдельные звенья, выяснить механизм каждого звена и причинно-следственные связи между ними. Как подчеркивал В. Ру, сделать это можно только путем экспериментов (экспериментальный метод).

Кроме В. Ру, представителями экспериментальной эмбриологии были Г. Шпеман (1869—1941), Г. Дриш (1867—1941) и др. Они провели много тончайших экспериментов с зародышами (разделение ранних зародышей на части, пересадка частей зародышей с одних мест на другие, изменение химического состава среды и т. д.), которые дали много ценных знаний для понимания движущих сил эмбрионального развития.

Развитие эмбриологии в России советского периода ознаменовалось появлением целой плеяды выдающихся ученых, основавших свои научные школы наряду с Ленинградом и Москвой в Симферополе и Новосибирске. Среди них особое место занимают А. Г. Кнорре (1914—1981), П. Г. Светлов (1892—1974), Б. П. Токин (1900—1984),

Б. П. Хватов (1902 — 1975), П. П. Иванов (1878 — 1942) и др. Так, А. Г. Кнорре создал несколько фундаментальных монографий и учебников, среди которых «Краткий очерк эмбриологии человека» (1959) и «Эмбриональный гистогенез» (1971); обосновал положения о дивергентной дифференцировке эмбриональных зачатков, детерминации, гистогенетической рекапитуляции и другие; Б. П. Токин — автор учебников «Общая эмбриология» (1964), «Регенерация и соматический эмбриогенез» (1959); П. Г. Светлов исследовал многие вопросы механики развития, установил критические периоды в развитии млекопитающих и дал эмбриологическое обоснование необходимости профилактики эмбриопатий.