

С.М. Зиматкин

ГИСТОЛОГИЯ,
ЦИТОЛОГИЯ
И ЭМБРИОЛОГИЯ

С.М. Зиматкин

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

Допущено
Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебного пособия
для студентов учреждений высшего образования
по специальности «Лечебное дело»

2-е издание, исправленное



Минск
«Вышэйшая школа»

УДК [611.018+611.013](075.8)

ББК 28.706я73

362

Рецензенты: кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии Гомельского государственного медицинского университета (заведующий кафедрой кандидат биологических наук, доцент *Т.Г. Кузнецова*); заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии Витебского государственного медицинского университета доктор медицинских наук, профессор *О.Д. Мяделец*

Все права на данное издание защищены. Воспроизведение всей книги или любой ее части не может быть осуществлено без разрешения издательства

Зиматкин, С. М.

362 Гистология, цитология и эмбриология : учеб. пособие / С. М. Зиматкин. – 2-е изд., испр. Минск : Выш. шк., 2013. – 229 с.

ISBN 978-985-06-2224-2.

Изложены основные вопросы цитологии (строение клетки и клеточный цикл), эмбриологии (развитие зародыша и внезародышевых органов), общей и частной гистологии. Вся терминология приведена в соответствие с Международной гистологической номенклатурой.

Предыдущее издание вышло в 2012 г.

Для студентов медицинских учреждений высшего образования.

УДК [611.018+611.013](075.8)

ББК 28.706я73

ISBN 978-985-06-2224-2

© Зиматкин С.М., 2012

© Оформление УП «Издательство
“Вышэйшая школа”», 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее пособие подготовлено в соответствии с действующей типовой учебной программой по гистологии, цитологии и эмбриологии для студентов лечебного факультета медицинских учреждений высшего образования. Автор поставил перед собой цель – сделать его интересным и увлекательным, лаконичным, простым и понятным, лишенным второстепенных деталей, но в то же время содержащим необходимый минимум знаний для студентов-медиков. Пособие должно помочь студентам понять микроскопическое строение и организацию тканей и органов, а также закономерности функционирования составляющих их клеток и тканей (цитология и гистофизиология). Текст максимально структурирован (разбит на параграфы, термины выделены жирным шрифтом и/или курсивом) и легко зрительно воспринимается. Вся терминология приведена в соответствие с новой Международной гистологической номенклатурой 2009 г.

Надеюсь, что книга поможет студентам изучить и понять этот сложный, но интересный и необходимый будущим врачам предмет – гистологию, цитологию и эмбриологию и затем применить полученные знания в своей практической работе.

Поскольку пособие не содержит иллюстраций, для полного понимания изложенного в нем фактического материала студентам рекомендуется использовать рисунки атласов и иллюстрированных учебников по предмету, посещать соответствующие аудиторные лекции или прослушивать озвученные мультимедийные лекции (их издание готовится).

Пособие не подменяет, а дополняет учебник, способствует контролируемому самостоятельной работе, особенно самообразованию студентов. Оно может быть полезно для повторения пройденного материала и подготовки к экзамену, расширяет выбор студента в способах получения знаний и способствует индивидуализации и повышению качества высшего медицинского образования.

Профессор *С.М. Зиматкин*

Тема 1. ВВЕДЕНИЕ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

Введение

Гистология (от греч. *histos* – ткань; *logos* – учение) – наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей организма. Относится к морфологическим наукам и в отличие от анатомии изучает микроскопическое строение организма, его тканевую, клеточную и субклеточную организацию.

Изучаемый предмет состоит из четырех разделов.

- ▶ Общая гистология – учение о тканях.
- ▶ Частная гистология – учение о строении органов и систем организма (микроскопическая анатомия).
- ▶ Цитология – учение о клетке (клеточная биология).
- ▶ Эмбриология – учение о зародыше (об эмбриональном развитии животных и человека).

Гистология – это базовая, фундаментальная наука, которая лежит в основе медицинских знаний. Без знания микроскопического строения органов и тканей невозможно понять болезни и пути лечения.

Для оценки *размеров клеток* используют как единицы измерения микрометры (мкм, μ): $1 \text{ мкм} = 1/1000 \text{ мм}$, или 10^{-6} м . Для оценки размеров *субклеточных структур* обычно используют единицы в тысячу раз меньшие – нанометры: $1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$ или 10^{-3} мкм .

Методы исследования

Основным методом исследования в гистологии является **микроскопический**, а приборы, позволяющие изучать микрообъекты, называются микроскопами. *Разрешением* (разрешающей способностью микроскопов) считают наименьшее расстояние между двумя точками, при котором они видны отдельно. Такое расстояние равно половине длины световых или иных волн, используемых в микроскопе. Наиболее часто применяют обычные световые микроскопы, где в качестве источника освещения используют естественный или искусственный свет с длиной волны 0,4–0,7 мкм. Поэтому разрешение светового микроскопа не превышает 0,2 мкм (не путать с увеличением

микроскопа, которое равно произведению увеличений его окуляра и объектива).

Разновидностями световой микроскопии являются: а) ультрафиолетовая микроскопия, использующая более короткие ультрафиолетовые лучи с длиной волны около 0,3 мкм; б) люминесцентная микроскопия, источником света в которой являются ультрафиолетовые лучи или лучи синей части спектра с длиной волны 0,3–0,4 мкм. В момент действия этих лучей изучаемые структуры начинают светиться, и на основании различных типов свечения можно проводить их химический анализ; в) фазово-контрастная микроскопия, дающая возможность изучать неокрашенные объекты благодаря особому устройству оптики. Применяется также темнопольная, интерференционная, поляризационная, конфокальная, сканирующая лазерная микроскопия.

В электронном микроскопе используется пучок электронов, длина волны которых в 100 000 раз меньше, чем в световом микроскопе. Соответственно разрешение его будет во столько же раз больше.

Для качественного и количественного химического анализа гистологических структур используются *гистохимические методы*, с помощью которых можно оценить содержание различных веществ (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды), а также активность различных ферментов. Поэтому гистохимию часто называют топографической биохимией. Для количественного гистохимического анализа используются *методы цитоспектрофотометрии*. *Иммуногистохимия* – исследование локализации антигенов в структурах с помощью меченых антител. *Авторадиография* – метод исследования, при котором исследуемому животному вводят меченое радиоактивным изотопом вещество, а затем прослеживают его распределение в клетках и органах с помощью фотоэмульсии, которой покрывают срезы, наблюдая участки ее восстановления.

Для исследования тканей и органов в микроскопе необходимо сначала приготовить их гистологический препарат: сделать тонкий *срез* органа и *окрасить* его с помощью специальных *красителей*. Последние делятся на основные и кислые. При этом структуры, которые окрашиваются основными красителями, называют *базофильными*, а структуры, которые окрашиваются кислыми красителями, называются *оксифильными*. *Полихроматофилия* – способность окрашиваться красителями обоих типов. *Метахромазия* – способность структур окра-

шиваться в тон, не свойственный цвету красителя (например, структуры окрашиваются синим красителем в красный цвет).

Подробнее гистологическую технику изучают на практических занятиях, а также в научном студенческом кружке, где можно научиться самим изготавливать гистологические препараты.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

В своем развитии гистология прошла три периода.

► Домикроскопический период начался более 2000 лет назад, когда великие ученые и врачи древности (Аристотель, Гален, Авиценна, Везалий и др.) без микроскопа пытались понять строение органов и тканей организма животных и человека.

► Микроскопический период начался около 400 лет назад после изобретения первых микроскопов (1600 г. – Галилео Галилей; 1610 г. – отец и сын Янсены; 1619 г. – Карнелиус Дребель). Английский физик Р. Гук (1665) усовершенствовал микроскоп и впервые рассмотрел в некоторых растениях ячейки, названные им клетками. Итальянский естествоиспытатель М. Мальпиги (1628–1694) описал строение кожи, селезенки, почки и других органов. Голландский исследователь А. Левенгук (1632–1783) впервые описал красные кровяные тельца и их движение в капиллярах, сперматозоиды, поперечную исчерченность скелетной и сердечной мышцы, нервные и сухожильные волокна. Им впервые были обнаружены живые существа в капле дождевой воды (простейшие). Чешский ученый Я. Пуркинье впервые описал ядро в яйцеклетке, а затем в различных клетках тканей животных, ганглиозные нейроны коры мозжечка, проводящие волокна сердца (1825–1827). Завершением этого периода были работы Шлейдена и Шванна (1838), которые обобщили накопленные наукой факты и создали *клеточную теорию*, являющуюся величайшим открытием в биологии.

Основные положения клеточной теории следующие:

- клетка – наименьшая единица живого;
- клетки разных организмов сходны по своему строению;
- размножение клеток происходит путем деления исходной клетки («всякая клетка от клетки»);

- многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток, объединенные в системы тканей и органов.

Клеточная теория легла в основу изучения не только нормального строения тканей, но и патологических изменений тканей и органов («клеточная патология» Р. Вирхова, 1856).

► Современный период развития гистологии начался с середины XX в., когда были созданы первые электронные микроскопы, стала развиваться цитохимия, иммуногистохимия, молекулярная биология.

Отечественная гистология формировалась в тесной связи с мировой наукой. На первых порах это были разделы и курсы в программе смежных дисциплин – анатомии, патологической анатомии, сравнительной анатомии и физиологии 30–40-х гг. XIX в. Позднее гистологию стали преподавать на самостоятельных кафедрах. Они были учреждены почти одновременно в Московском, Петербургском и Казанском университетах в 60-х гг. XIX в. Несколько позднее появились кафедры гистологии в Киевском и Харьковском университетах. Очень скоро эти кафедры стали центрами крупных гистологических исследований и школами подготовки научных кадров.

Развитие гистологии в Беларуси началось в 1923 г. На медицинском факультете Белорусского университета была создана кафедра гистологии. Ее организатором и первым заведующим был профессор П.А. Мавродиади. С 1935 до 1952 г. кафедрой заведовал профессор П.Я. Герке, с 1952 г. – профессор С.М. Миленков, а в 1971–1997 гг. – профессор А.С. Леонтьук. С 1997 по 2009 г. кафедрой руководил профессор Б.А. Слука. В настоящее время кафедрой заведует доцент Т.М. Студеникина. Сотрудники кафедры занимаются исследованием закономерностей онтогенетического развития, этапов морфогенеза органов и систем организма, ими издан целый ряд учебных пособий и монографий.

В 1934 г. была открыта кафедра гистологии в Витебском медицинском институте. Непродолжительное время ее возглавляли доценты В.С. Клиницкий и Л.И. Фалин. Много сделал для развития кафедры профессор В.Н. Блюмкин (1948–1962). С 1978 по 1996 г. кафедрой руководил профессор А.Ф. Суханов, внесший значительный вклад в развитие учебного процесса и научные исследования по изучению морфогенеза клеток и тканей в экстремальных условиях и механизма их повреждений при изменениях температурного гомеостаза. С 1996 г. кафедру

возглавил профессор О.Д. Мяделец – выдающийся педагог, издавший несколько учебников и пособий по общей и частной гистологии и ряд монографий, обобщающих результаты научных исследований кожи.

В 1958 г. в открывшемся Гродненском медицинском институте кафедру гистологии, цитологии и эмбриологии организовал доцент А.И. Ювченко (1958–1960), затем ее возглавлял доцент И.И. Хворостухин (1961–1966), изучавший регенераторные свойства хрящевой и костной ткани. С 1967 по 1997 г. кафедрой заведовал профессор А.А. Туревский, создавший Гродненскую школу гистологов. Под его руководством проводились исследования нервно-гормональной регуляции желудка и кишечника, а также роли желчи в поддержании структурно-метаболического гомеостаза многих органов. С 1997 по 2002 г. кафедрой заведовал профессор Я.Р. Мацюк, известный своими исследованиями по гистофизиологии желудочных желез в условиях нарушенного баланса в организме глюкокортикоидов и половых гормонов, а также по выяснению закономерностей становления органов пищеварительной и половой систем у потомства, родившегося от матерей, находящихся под воздействием радионуклидов и с экспериментально вызванным холестазом. С 2002 г. кафедрой заведует профессор С.М. Зиматкин, известный своими работами по функциональной нейроморфологии нейронных систем мозга.

В 1990 г. в Гомеле открывается медицинский институт, кафедру гистологии, цитологии и эмбриологии в котором организовала и возглавляла доцент Т.Г. Кузнецова. В настоящее время кафедрой руководит доцент И.Л. Кравцова. Основные исследования посвящены морфофункциональной оценке клеточно-тканевых систем в условиях негативного воздействия на организм.

Тема 2. ЦИТОЛОГИЯ, ЦИТОПЛАЗМА КЛЕТКИ

Введение, универсальная биологическая мембрана

Цитология – учение о строении, развитии и жизнедеятельности клеток.

Клетка – наименьшая единица живого, состоящая из цитоплазмы и ядра, являющаяся основой строения, развития и жизнедеятельности организма и подчиненная его регуляторным механизмам.

Клеткам свойственны *пять признаков живого*:

- определенная структурная организация;
- обмен веществ с окружающей средой;
- постоянное самообновление и самовоспроизведение;
- раздражимость и возбудимость;
- движение.

Организм человека состоит примерно из 10^{14} (100 триллионов) клеток, подразделяющихся более чем на 200 типов. В зависимости от своей функциональной специализации различные клетки организма могут значительно отличаться по своей форме, величине и внутреннему устройству. В организме человека встречаются круглые, плоские, кубические, призматические, веретеновидные и отростчатые клетки. Их размеры колеблются от 4 до 150 мкм. При этом форма, размеры и внутреннее строение клеток всегда наилучшим образом соответствуют выполняемым функциям.

Несмотря на внешние отличия, все клетки организма человека и животных имеют *общий план строения*. Они состоят из *цитоплазмы* и *ядра*, отделены от окружающей среды *клеточной мембраной*.

Клетка разделена на отсеки (компарменты) с помощью биологических мембран. Все мембраны в клетках имеют общий план строения, который обобщен в понятие *универсальная биологическая мембрана*.

Универсальная биологическая мембрана образована двойным слоем молекул фосфолипидов общей толщиной 6 нм. При этом *гидрофобные* («боятся воды») *хвосты* молекул фосфолипидов обращены внутрь, навстречу друг другу, а полярные *гидрофильные* («любят воду») хвосты обращены наружу

мембраны, навстречу воде. Липиды обеспечивают основные физико-химические свойства мембран, в частности их *текучесть* при температуре тела.

В этот двойной слой липидов встроены **белки**. Их подразделяют на *интегральные* (пронизывают весь бислой липидов), *полуинтегральные* (погружены до половины липидного бислоя), и *поверхностные* (располагаются на внутренней или наружной поверхности липидного бислоя). При этом белковые молекулы располагаются в липидном бислое мозаично и могут «плавать» в «липидном море» наподобие айсбергов благодаря текучести мембраны. По своей функции эти белки могут быть *структурными* (поддерживают определенную структуру мембраны), *рецепторными* (образуют рецепторы биологически активных веществ), *транспортными* (осуществляют транспорт веществ через мембрану) и *каталитическими* (белками-ферментами), которые катализируют определенные химические реакции. Эта наиболее признанная в настоящее время **жидкостно-мозаичная модель биологической мембраны**.

Мембраны выполняют в клетке разграничительную функцию. Они разделяют клетку на отсеки, компартменты, в которых процессы и химические реакции могут идти независимо друг от друга.

Имея общий план строения, разные биологические мембраны клетки различаются по своему химическому составу, организации и свойствам в зависимости от функций структур, которые они образуют.

Плазмолемма

Плазмолемма (цитолемма) – биологическая мембрана, окружающая клетку снаружи. Это самая толстая (10 нм) и сложно организованная мембрана клетки. В ее основе лежит универсальная биологическая мембрана, покрытая снаружи гликокаликсом, а внутри, со стороны цитоплазмы, – подмембранным слоем.

Гликокаликс (3–4 нм) представлен наружными, углеводными участками сложных белков – гликопротеинов и гликолипидов, входящих в состав мембраны. Эти углеводные цепочки играют роль рецепторов, обеспечивающих распознавание клеткой соседних клеток и межклеточного вещества и взаимодействие с ними. В этот слой также входят поверхностные и

полуинтегральные белки, функциональные участки которых находятся в надмембранной зоне (например, иммуноглобулины). В гликокаликсе находятся рецепторы гистосовместимости, рецепторы многих гормонов и нейромедиаторов.

Подмембранный слой образован микротрубочками и сократимыми актиновыми микрофиламентами, которые являются частью цитоскелета клетки. Подмембранный слой обеспечивает поддержание формы клетки, изменения клеточной поверхности, участвует в эндо- и экзоцитозе, секреции, движении.

Плазмолемма выполняет множество *функций*:

- разграничительную: цитолемма отделяет, отграничивает клетку от окружающей среды и обеспечивает ее связь с внешней средой;

- распознавание данной клеткой других клеток и взаимодействие с ними;

- распознавание клеткой межклеточного вещества и прикрепление к его компонентам (волоконкам, базальной мембране);

- транспорт веществ и частиц в цитоплазму и из нее;

- взаимодействие с сигнальными молекулами (гормонами, медиаторами, цитокинами) благодаря наличию на поверхности цитолеммы специфических рецепторов к ним;

- обеспечение движения клетки (образование псевдоподий) благодаря связи цитолеммы с сократимыми элементами цитоскелета.

В плазмолемме расположены многочисленные **рецепторы**, через которые биологически активные вещества (сигнальные молекулы, первичные посредники: гормоны, медиаторы, факторы роста) действуют на клетку. Рецепторы представляют собой генетически детерминированные макромолекулярные биосенсоры (белки, глико- и липопротеины), встроенные в цитолемму или расположенные внутри клетки и специализированные на восприятии сигналов химической или физической природы. Эти химические или физические факторы при взаимодействии с рецептором инициируют открытие ионных каналов и/или образование внутриклеточных сигнальных молекул – вторичных посредников, вызывающих каскад биохимических изменений в клетке, приводящих к определенному физиологическому ответу (изменению функции клетки).

Все рецепторы имеют общий план строения и состоят из трех частей:

- надмембранной, осуществляющей взаимодействие с веществом (лигандом);
- внутримембранной, осуществляющей перенос сигнала;
- внутриклеточной, погруженной в цитоплазму и связанной с G-белками, ферментом аденилатциклазой и др.

Транспорт веществ через плазмолемму

Через плазмолемму происходит обмен веществ между клеткой и окружающей средой или другими клетками. Вещества могут проходить через нее несколькими способами:

- путем *простой диффузии* и *пассивного переноса* (для мелких молекул, из области их высокой концентрации в зону низкой концентрации, т.е. по градиенту концентрации); этот способ переноса характерен для воды, кислорода, углекислого газа и ряда ионов;
- путем *облегченного транспорта* – механизм, обеспечивающий избирательный перенос некоторых ионов с помощью трансмембранных белков ионных каналов (по градиенту концентрации, без затраты энергии);
- путем *активного транспорта* с затратой энергии, против градиента концентрации (для сахаров, аминокислот) с помощью белков-транспортёров.

Примером механизмов, обеспечивающих активный транспорт ионов, служит натрий-калиевый насос (представленный белком-переносчиком – Na^+/K^+ -АТФазой), благодаря которому ионы Na^+ выводятся из цитоплазмы, а ионы K^+ одновременно переносятся в нее.

Крупные молекулы или частицы могут проходить через плазмолемму путем эндоцитоза (поступление веществ внутрь клетки) или экзоцитоза (выход веществ из клетки в окружающую среду). Эти процессы также относятся к активному транспорту.

Эндоцитоз частиц или микроорганизмов осуществляется путем *фагоцитоза*, а растворенных веществ и жидкостей – путем *пиноцитоза*. В обоих случаях происходит инвагинация цитолеммы в области частицы, затем она окружается цитолеммой, которая далее отшнуровывается, и пиноцитозный пузырек, или фагосома, поступает внутрь клетки. В последующем она сливается с первичной лизосомой. Образуется фаголизосома, в которой происходит разрушение (переваривание) поступившего в клетку вещества.

Экзоцитоз – процесс выведения веществ из клетки, происходящий в результате слияния с плазмолеммой внутриклеточных секреторных пузырьков и последующего высвобождения их содержимого наружу клетки.

Плазмолемма может образовывать выпячивания, выросты, а также микроворсинки, которые значительно увеличивают площадь поверхности клетки.

Межклеточные соединения

Межклеточные соединения – это специальные структуры плазмолеммы, которые обеспечивают тесное взаимодействие соседних клеток. Различают простые и сложные межклеточные соединения. В ***простых межклеточных соединениях*** плазмолеммы клеток сближаются на расстояние 15–20 нм и молекулы их гликокаликса взаимодействуют друг с другом. Иногда выпячивание цитолеммы одной клетки входит в углубление соседней клетки, образуя зубчатые и пальцевидные соединения по типу замка.

Сложные межклеточные соединения бывают трех видов: запирающие, сцепляющие и коммуникационные. К ***запирающим соединениям*** относят плотный контакт, или запирающую зону. При этом интегральные белки соседних клеток «прошивают» по периметру цитолеммы соседних эпителиальных клеток в их апикальных частях. Благодаря этому межклеточные щели запираются и через них из внешней среды не могут пройти между клетками даже молекулы воды.

К ***сцепляющим (заякоряющим) соединениям*** относят адгезивный поясок и десмосомы. Десмосомы (пятна сцепления) – парные структуры размером около 0,5 мкм. В них гликокаликсы цитолеммы соседних клеток тесно взаимодействуют, а со стороны клеток в этих участках в цитолемму вплетаются пучки промежуточных филаментов цитоскелета клеток. Адгезивный поясок располагается вокруг апикальных частей клеток однослойного эпителия в виде полосы. По строению напоминает вытянутую десмосому.

К ***коммуникационным (проводящим) соединениям*** относят щелевидные соединения (нексусы) и синапсы. Нексусы имеют размер 0,5–3 мкм. В них цитолеммы соседних клеток сближаются до 2–3 нм, и их пронизывают многочисленные ионные каналы (коннексоны). Через них ионы могут переходить из одной клетки в другую, передавая возбуждение, например, между клетками миокарда. Синапсы встречаются между нервными

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Тема 1. Введение, методы исследования, история развития	4
Введение	4
Методы исследования	4
История развития	6
Тема 2. Цитология, цитоплазма клетки	9
Введение, универсальная биологическая мембрана	9
Плазмалемма	10
Цитоплазма	14
Тема 3. Цитология, ядро клетки, клеточный цикл	22
Ядро клетки	22
Репродукция клеток	25
Клеточный цикл	27
Тема 4. Учение о тканях, эпителиальные ткани	34
Учение о тканях	34
Эпителиальные ткани	35
Тема 5. Ткани внутренней среды, кровь и лимфа, кроветворение	42
Ткани внутренней среды	42
Кровь и лимфа	42
Кроветворение	48
Тема 6. Собственно соединительные ткани	51
Рыхлая волокнистая соединительная ткань	51
Плотная волокнистая соединительная ткань	55
Соединительные ткани со специальными свойствами	56
Тема 7. Скелетные соединительные ткани	58
Хрящевые ткани	58
Костные ткани	60
Тема 8. Мышечные ткани	64
Гладкая мышечная ткань	64
Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань	66
Сердечная мышечная ткань	69

Тема 9. Нервная ткань, нейроны и нейроглия	70
Нейроны	70
Нейроглия (глиоциты)	74
Развитие нервной ткани	75
Тема 10. Нервная ткань, нервные волокна и окончания	77
Нервные волокна	77
Нервные окончания	78
Тема 11. Введение в частную гистологию, нервная система	85
Общие сведения	85
Нервная система	86
Тема 12. Нервная система, головной мозг	93
Головной мозг	93
Тема 13. Сенсорная система, орган обоняния, орган зрения	101
Общие сведения	101
Орган обоняния	101
Орган зрения	103
Тема 14. Сенсорная система, орган вкуса, орган слуха и равновесия	110
Орган вкуса	110
Орган слуха и равновесия	111
Тема 15. Сердечно-сосудистая система	117
Кровеносные сосуды	117
Лимфатические сосуды	122
Сердце	122
Тема 16. Система кроветворения и иммуногенеза	125
Общие сведения	125
Красный костный мозг	125
Тимус (вилочковая железа)	126
Лимфатические узлы	128
Селезенка	130
Лимфоидная система слизистых оболочек	132
Тема 17. Эндокринная система, центральные органы	133
Общие сведения	133
Гипоталамус	133

Гипофиз	134
Эпифиз	137
Тема 18. Эндокринная система, периферические органы	139
Щитовидная железа	139
Околощитовидные железы	141
Надпочечники	141
Одиночные гормонопродуцирующие клетки	143
Тема 19. Пищеварительная система, органы ротовой полости	144
Общие сведения	144
Ротовая полость	146
Тема 20. Пищеварительная система, глотка, пищевод, желудок	153
Глотка	153
Пищевод	153
Желудок	154
Тема 21. Пищеварительная система, кишечник	159
Тонкая кишка	159
Толстая кишка	164
Тема 22. Пищеварительная система, печень, желчный пузырь, поджелудочная железа	166
Печень	166
Желчный пузырь	169
Поджелудочная железа	170
Тема 23. Кожа и ее производные	173
Кожа	173
Производные кожи	175
Тема 24. Дыхательная система	178
Общие сведения	178
Носовая полость	178
Гортань	179
Трахея	179
Легкие	180
Тема 25. Мочевая система	183
Почки	183
Мочевыводящие пути	189

Тема 26. Мужская половая система	191
Яички (семенники)	191
Семьявыносящие пути	194
Добавочные железы	195
Половой член	196
Развитие половой системы	198
Тема 27. Женская половая система, яичники, желтое тело	199
Общие сведения	199
Яичники	199
Желтое тело	202
Тема 28. Женская половая система, яйцеводы, матка, менструальный цикл, молочные железы	205
Яйцеводы (маточные трубы)	205
Матка	205
Влагалище	206
Наружные половые органы	207
Развитие женской половой системы	207
Овариально-менструальный цикл	208
Молочные железы	209
Тема 29. Эмбриология человека, развитие зародыша.	211
Общие сведения	211
Прогенез. Половые клетки	211
Этапы эмбриогенеза	213
Тема 30. Эмбриология человека, внезародышевые органы	219
Амнион	219
Желточный мешок	220
Аллантоис	220
Хорион	221
Плацента	221
Пупочный канатик (пуповина)	223
Система мать – плод	223
Критические периоды развития	224
Литература	225

Учебное издание

Зиматкин Сергей Михайлович

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор *В.В. Такушевич*

Художественный редактор *В.А. Ярошевич*

Технический редактор *Н.А. Лебедевич*

Корректоры *В.И. Аверкина, Е.З. Липень*

Компьютерная верстка *Н.В. Шабуня*

Подписано в печать 14.01.2013. Формат 84×108/32. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс». Офсетная печать. Усл. печ. л. 12,18. Уч.-изд. л. 12,28. Тираж 1000 экз.
Заказ 125.

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».
ЛИ № 02330/0494062 от 03.02.2009. Пр. Победителей, 11, 220048, Минск.
e-mail: market@vshph.com <http://vshph.by>

Филиал № 1 открытого акционерного общества «Красная звезда».

ЛП № 02330/0494160 от 03.04.2009. Ул. Советская, 80, 225409, Барановичи.