

В. Ефремов

Плацента млекопитающих

Установление физической и функциональной связи между зародышем и материнским организмом млекопитающих с соблюдением приоритета зародыша является критическим событием, определяющим возможность его последующего развития. У млекопитающих развитие изначально отражает крен в сторону раннего образования уникальных экстраэмбриональных клеточных линий, которые являются предшественниками плаценты. С ним связаны особенности дробления, продолжительные митотические циклы с отчетливо выраженной структурой цикла, отсутствие синхронности делений дробления, ранняя деградация материнской м-РНК и активация генома зиготы, замедленный ход первых фаз развития, поздняя детерминация осей и спецификация плана строения тела (pattern formation) и, напротив, ускорение развития после завершения подготовки всех систем эмбриона к имплантации.

Первый *акт сегрегации клеточных линий* у млекопитающих происходит на стадии морулы и приводит к возникновению особой популяции клеток – **трофобласту** который дает генерации специализированных эпителиальных клеток эмбрионального компонента плаценты, обеспечивающих физический контакт между зародышем и маткой. Кроме того, трофобласт переключает материнскую эндокринную систему на создание гормональной среды, направляющей изменения в матке на сохранение беременности. Трофобласт экспрессирует гены отцовских белков и прямо взаимодействует с материнскими иммунными клетками, исключая отторжения плода.

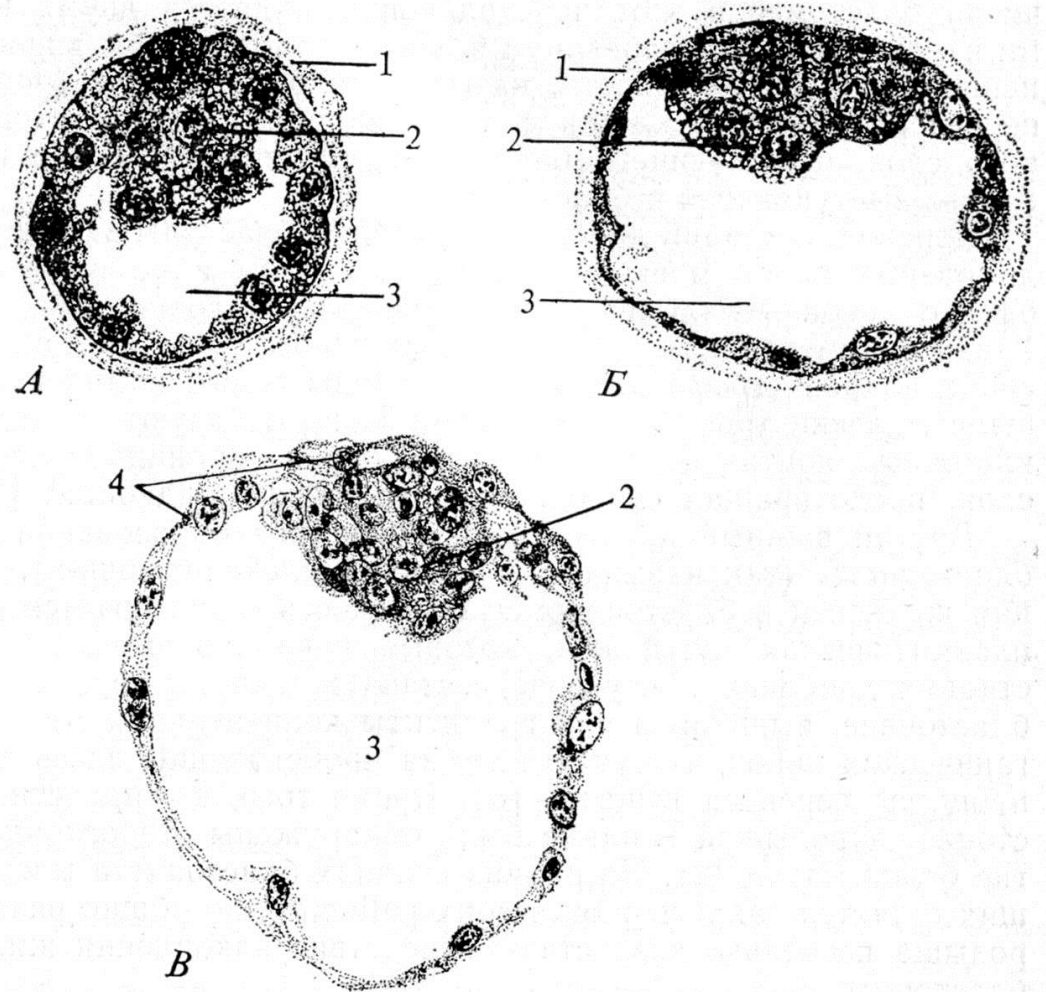
Другим критическим моментом в развитии плаценты является становление «*гибридной*» *сосудистой сети*, в которой фетальный трофобласт, действующий подобно эндотелиальным клеткам, вступает в прямой контакт с кровеносной системой матери,

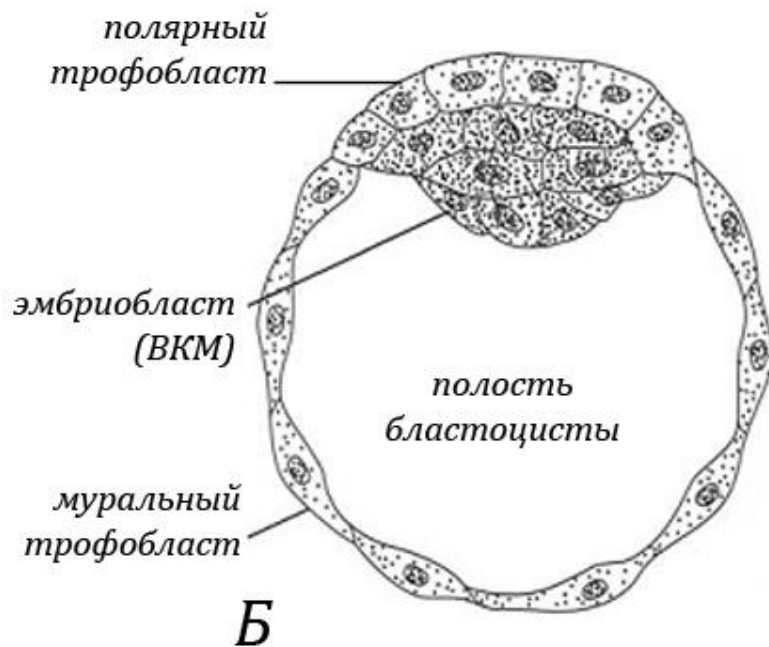
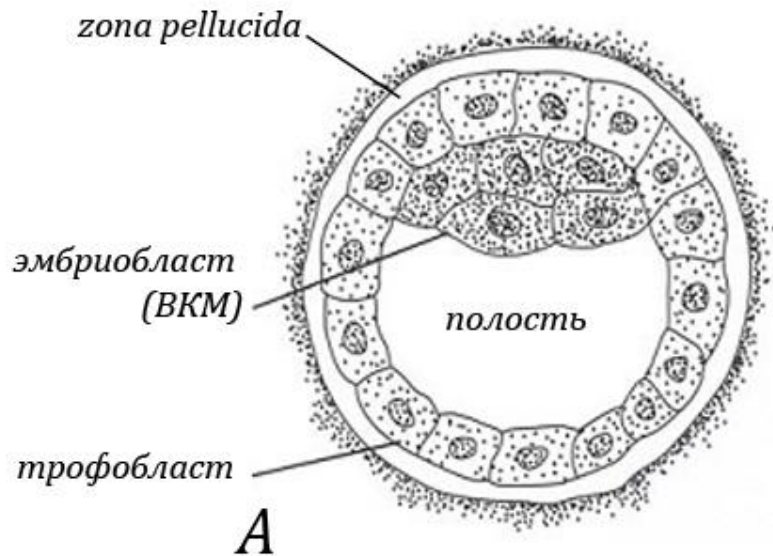
поставляющей в зародыш питательные вещества и обеспечивающей газообмен. Другие клетки морулы обособляются на одном из полюсов зародыша и образуют **эмбриобласт** или **внутреннюю клеточную массу (ВКМ)**. Эндодермальный и мезодермальный компоненты плаценты отделяются позднее из ВКМ. Дифференциация клеток ВКМ, которая дает собственно зародыш, не начинается до тех пор, пока не сформируются первые структуры .

Примечание. *Наружный слой бластоцисты на разных стадиях развития носит разные названия. На стадии ранней бластоцисты его обычно называют **трофобластом**. После образования гипобласта и выселения из полоски клеток мезодермы наружный слой бластоцисты непрерывно переходит в эктодерму зародыша. С этого момента он получает более специальное название **трофэктодермы**, потому что часть этого слоя участвует в получении питательных веществ из матки. Ещё позднее, после того как мезодерма расщепляется, и её соматический слой вступает в тесный контакт с эктодермой, этот слой, ставший теперь внезародышевой соматоплеврой, называют **хорионом** (реже, серозой). плаценты.*

Поляризация клеток и образование бластоцисты в развитии свиньи

- После 16-клеточной стадии в *концептусе* начинается уплощение клеток наружного слоя, кавитация и сегрегация двух клеточных линий: *трофобласта* (4) и *эмбриобласта (ВКМ)* (2). В результате образуется пузырек – *бластоциста* с полостью внутри (3)



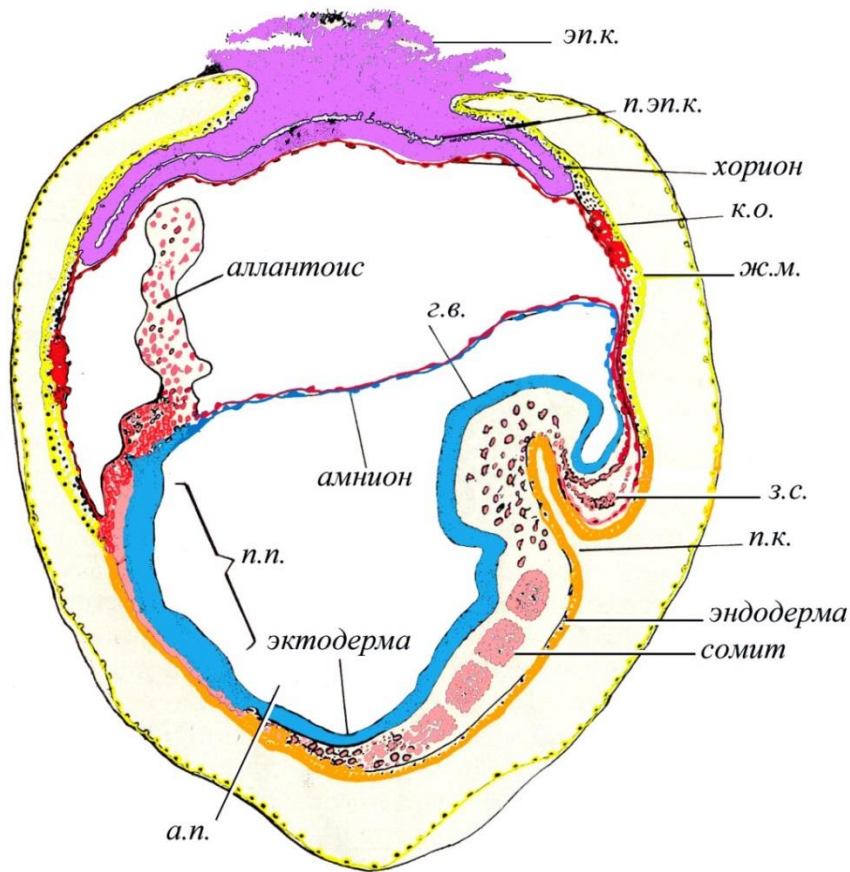


Схематическое изображение бластоцисты человека разного возраста

А – ранняя бластоциста; слой трофобласта повсеместно представлен кубическим эпителием.

Б – более поздняя бластоциста с полостью увеличенного объёма, окруженной слоем плоского эпителия (*муральный трофобласт*). Непосредственно над эмбриобластом располагается участок трофобласта в виде кубического эпителия (*полярный трофобласт*)

Провизорные образования у зародыша крысы



Для плацентарных Млекопитающих характерно значительно более раннее по сравнению с Зауропсидами формирование провизорных органов. На схеме сагиттального среза трехсомитного эмбриона крысы уже можно видеть **желточный мешок, амнион, хорион и аллантоис.**

эп.к. - эктоплацентарный конус; *п.эп.к.* - полость эктоплацентарного конуса; *к.о.* - кровяные островки; *ж.м.* - желточный мешок; *п.к.* - передняя кишка; *а.п.* - амниотическая полость; *г.в.* - головное выпячивание; *п.п.* - первичная полоска

Имплантация бластоцисты в матку у
млекопитающих

Таблица 1. Главные события и критические (горячие) точки внутриматочного развития зародыша мыши.

Сутки после оплодотворения	Основные события
3,5	формирование бластоцисты
от 4.25 до 4.5	активация бластоцисты
от 4.5 до 6	имплантация
от 6 до 8	формирование желточного мешка и желточного кровообращения
от 9 до 10	развитие хориоаллантаоисной плаценты
от 8 до 18	развитие сосудистой системы плода
от 20 до 21	роды

У некоторых млекопитающих, в том числе у мышевидных грызунов и приматов, имплантация начинается сразу, после того как бластоцисты освобождаются от *zona pellucida* - например, у мышей на 4,5 сут развития. Это правило не распространяется на всех млекопитающих; у сельскохозяйственных животных (лошадь, свинья, овца и крупный рогатый скот) *conceptus* остается свободным в течение нескольких дней до имплантации. У человека такое свободное состояние бластоцисты в полости матки продолжается 2-3 суток; как правило, имплантация происходит через неделю после оплодотворения. Во время имплантации у мышей трофобласт прикрепляется к рецептивному эпителию крипты матки, которая смыкается вокруг бластоцисты. В течение нескольких часов имплантации происходят несколько важных событий, включающих преобразование стро-

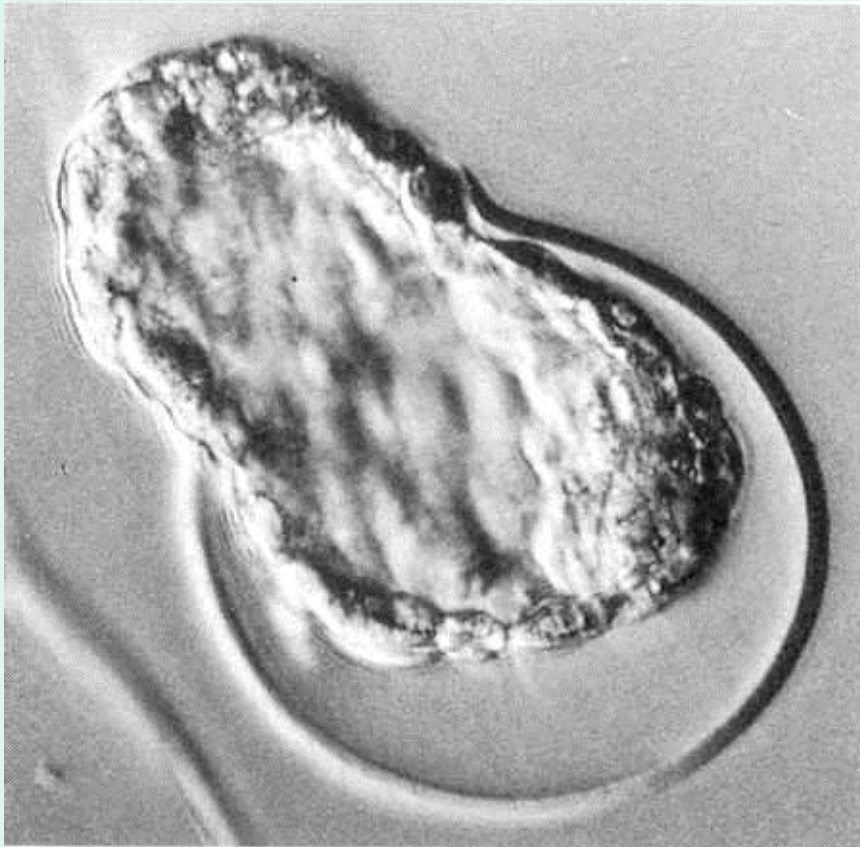
мы матки (децидуальная реакция), начальные стадии которой имеют очень большое сходство с острым воспалительным ответом, трансэпителиальная инвазия трофобласта в эндометрий и апоптоз эпителия матки.

Если в период преимплантации оплодотворенное яйцо млекопитающих может развиваться без влияния со стороны материнского организма, то процесс имплантации требует диалога между материнскими клетками и бластоцистой. Поразительная синхронность развития матки и бластоцисты, по-видимому, обеспечивает высочайшую скорость внедрения зародыша, как у человека, так и у других млекопитающих. Матка претерпевает драматические изменения в ходе своего развития в преимплантационный период, которые контролируются *овариальными стероидными гормонами, эстрогеном (из фолликулов) и прогестероном (из желтого тела)*. Матка является первичным источником эстрогена и прогестерона перед имплантацией и у грызунов, вторичным источником эстрогена являются овариальные фолликулы, и те, и другие - это триггеры, которые индуцируют имплантацию. Блок источника эстрогенов, который создается до начала имплантации (искусственно после удаления яичников или естественно при лактации) предупреждает реакцию прикрепления, и бластоцисты остаются в стадии *диапаузы* (отсроченная имплантация). Имплантация зависит не только от процессов в материнском организме, "открывающих окно" для внедрения зародыша, но также и от вторичных событий, которые запускаются бластоцистой собственно. Например, интерлейкин-1 (IL-1.) вырабатывается трофобластом мыши, начиная со стадии бластоцисты, а рецептор к нему экспрессируется в трофобласте, эпителии матки и строме эндометрия. Обработка мышцей антагонистом рецептора IL-1 (IL-1ra) предотвращает имплантацию. Бластоцисты

у этих мышей никогда не прикрепляются и не вызывают децидуальный ответ, оставаясь свободными в полости матки, подобно бластоцистам при отложенной имплантации (диапаузе). Интерлейкин-1 вырабатывается также и человеческим трофобластом.

Итак, трофобласт «прилипает» к поверхности эпителия эндометрия матки. В точке контакта клетки трофобласта пролиферируют, и он становится многослойным. У мышевидных грызунов трофобласт в этом месте формирует т.н. **эктоплацентарный конус**. Эпителий матки в точке прикрепления разрушается, и в образовавшуюся «брешь» погружается бластоциста. У разных млекопитающих это внедрение совершается на разную глубину. Так, например, у свиньи оно вообще не происходит, и истончившийся трофобласт лишь плотно прилегает к эпителию матки. Через него и обильно снабженную кровеносными сосудами стенку желточного мешка происходит на ранних этапах беременности абсорбция питательных веществ из крови материнских сосудов близко подходящих к эпителию матки. У мышевидных грызунов в строму матки погружается только разрастающийся эктоплацентарный конус, но этому предшествует интенсивный рост децидуальной ткани, в результате которого просвет имплантационной крипты сужается, её края смыкаются и бластоциста оказывается целиком окруженной децидуомой (★). Полностью погружается в эндометрий матки бластоциста у кролика, приматов и человека. Со временем у них «брешь» в эндометрии закрывается *фибриновой пробкой* и клеточной массой. Позже эпителий матки регенерирует и «обрастает» внедрившуюся бластоцисту. Теперь бластоциста лежит в поверхностном слое эндометрия, окруженная клетками стромы.

Помните, что зародыши *Eutheria* отличаются самым коротким эмбриональным периодом среди позвоночных



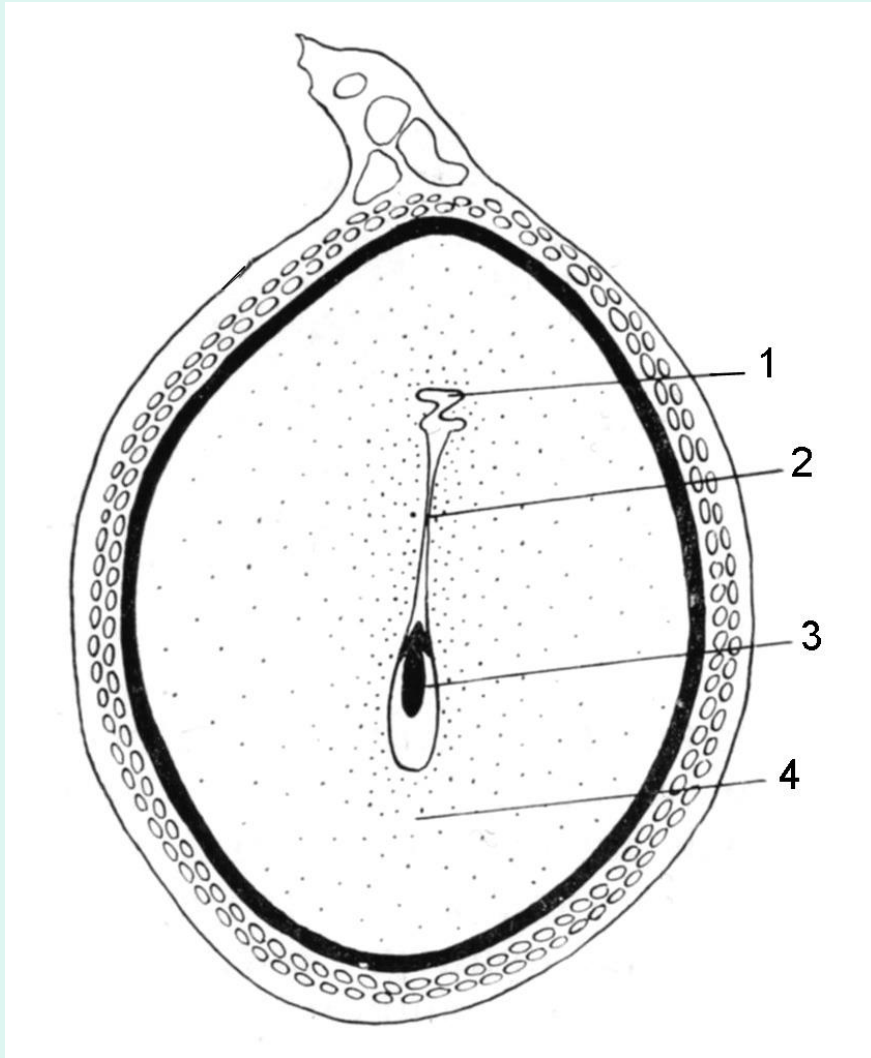
Здесь, по-видимому, следует несколько слов сказать и о главном, фактическом барьере имплантации, т.е. о *zona pellucida*. ZP препятствует эктопической, несвоевременной имплантации. На фотографии показан выход из оболочки бластоцисты мыши. В данном случае первым оказывается снаружи абэмбриональный полюс бластоцисты.

Из S. Gilbert (2003) по Mark et al., (1985)

Функции zona pellucida

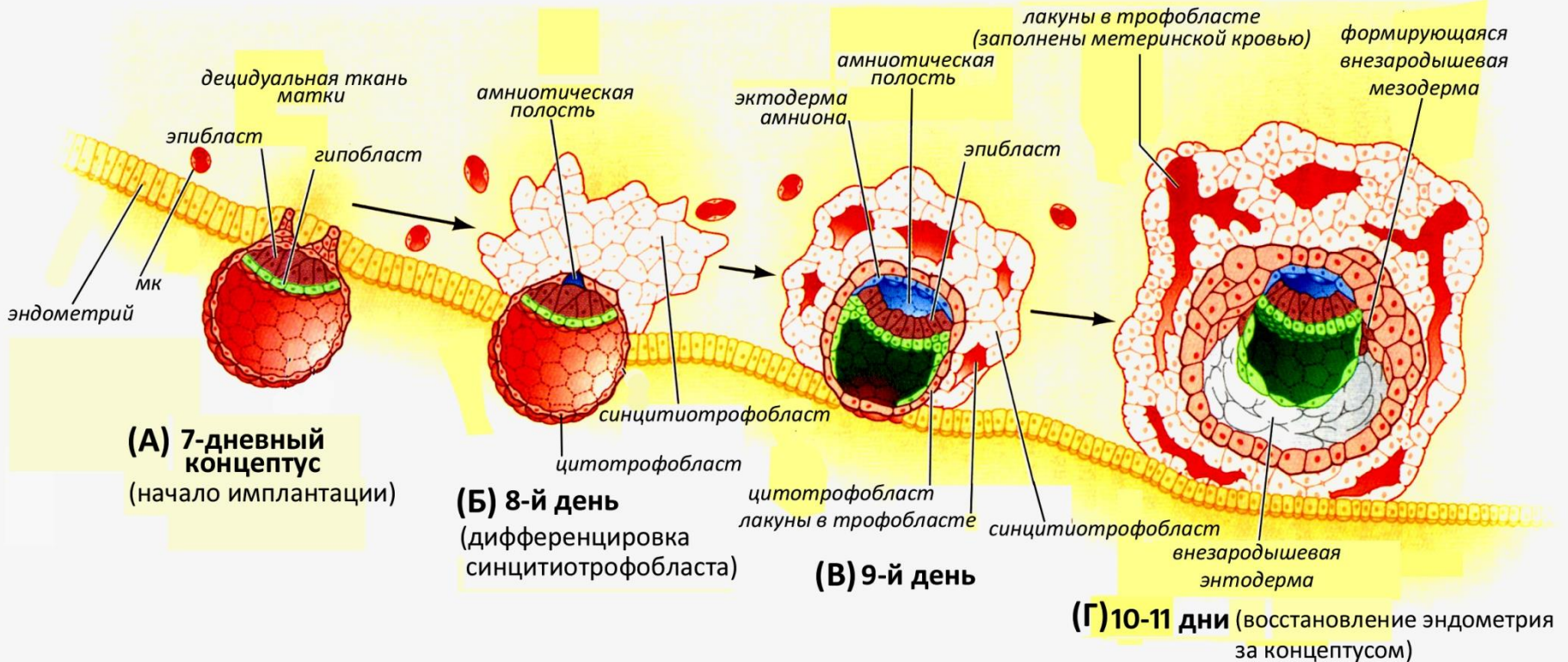
- *Она способствует созреванию ооцита и фолликула.*
- *ZP создает очень прочный и надежный барьер, преодолимый в норме только спермиями того же самого вида.*
- *ZP инициирует акросомальную реакцию.*
- *После оплодотворения модифицированная ZP предотвращает полиспермию.*
- *На ранних стадиях дробления ZP действует как пористый фильтр, через который некоторые субстанции, секретлируемые трубой матки, могут достигать концептуса.*
- *Поскольку антигенная гистосовместимость у ZP отсутствует, то она оказывается иммунологическим барьером между матерью и антигенноотличным эмбрионом.*
- *Она предотвращает диссоциацию бластомеров в ходе раннего дробления зародышей.*
- *Способствует дифференциации клеток трофобласта.*
- *В норме ZP предотвращает преждевременную имплантацию дробящегося эмбриона в стенку маточной трубы.*

ИМПЛАНТАЦИЯ У ГРЫЗУНОВ

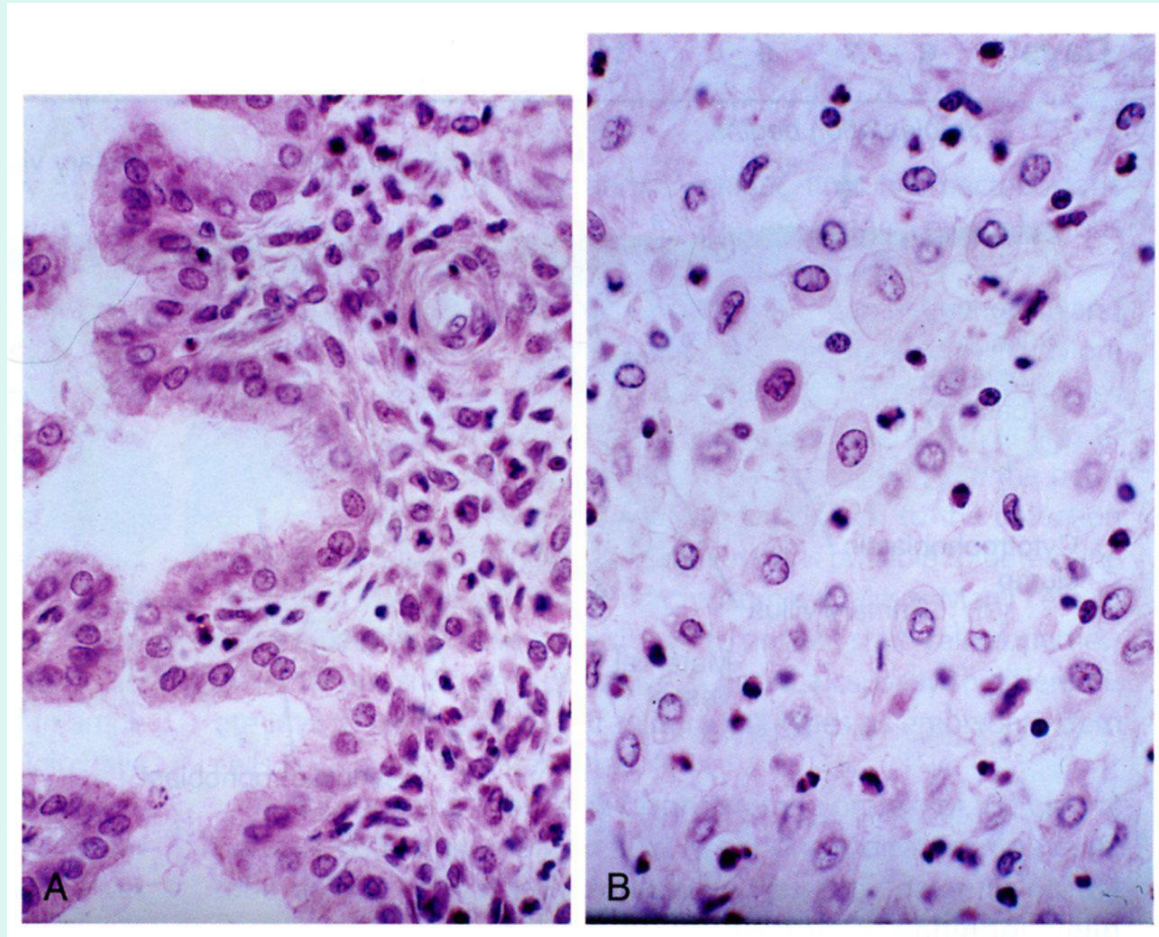


Схематичное изображение поперечного разреза рога матки с концептусом крысы. 1 – просвет матки, 2 – слияние краев крипты над концептусом, 3 – Концептус, 4 – децидуальная ткань.

Имплантация концептуса человека в стенку матки



Децидуальная реакция в эндометрии беременной матки (на гистологических препаратах)



Для сравнения: А – железа и строма на последней секреторной стадии эндометриального цикла и Б – децидуальная реакция в строме во время беременности (см. пояснительный текст)текст)

Классификация плацент

Самые ранние этапы эмбрионального развития, включая становление клеточных линий, которые, так или иначе, ведут к формированию плаценты, протекают на удивление сходно у всех позвоночных. Однако форма, которую плацента, в конце концов, приобретает, оказывается очень вариабельной. Существуют несколько разновидностей классификации типов плаценты млекопитающих. Одна из классификаций основана на степени физического контакта плодного (хорион) и материнского (слизистая матки) элементов плаценты. Так, например, у свиньи хорион в любой момент может быть отделен от слизистой матки без нарушения целостности двух контактирующих, но не срастающихся слоев тканей. Такую плаценту называют *контактной* или *неотпадающей* (недецидуальной) плацентой. У большинства млекопитающих, в том числе у человека, плацента более специализирована; её плодная и материнская части взаимно проникают друг в друга настолько, что можно говорить об их срастании. Во время родов вместе с плодом наружу появляются зародышевые оболочки в виде т.н. *последа* и одновременно вместе с хорионом отторгается большая часть слизистой матки. Такая плацента называется *отпадающей* или *децидуальной*. В основу другого принципа классификации положены различия по числу и типу клеточных слоев, отделяющих кровь матери от крови плода. Как уже отмечалось, у свиньи хорион прилегает к интактному эпителию матки. Это – *эпителиохориальная* плацента. У других

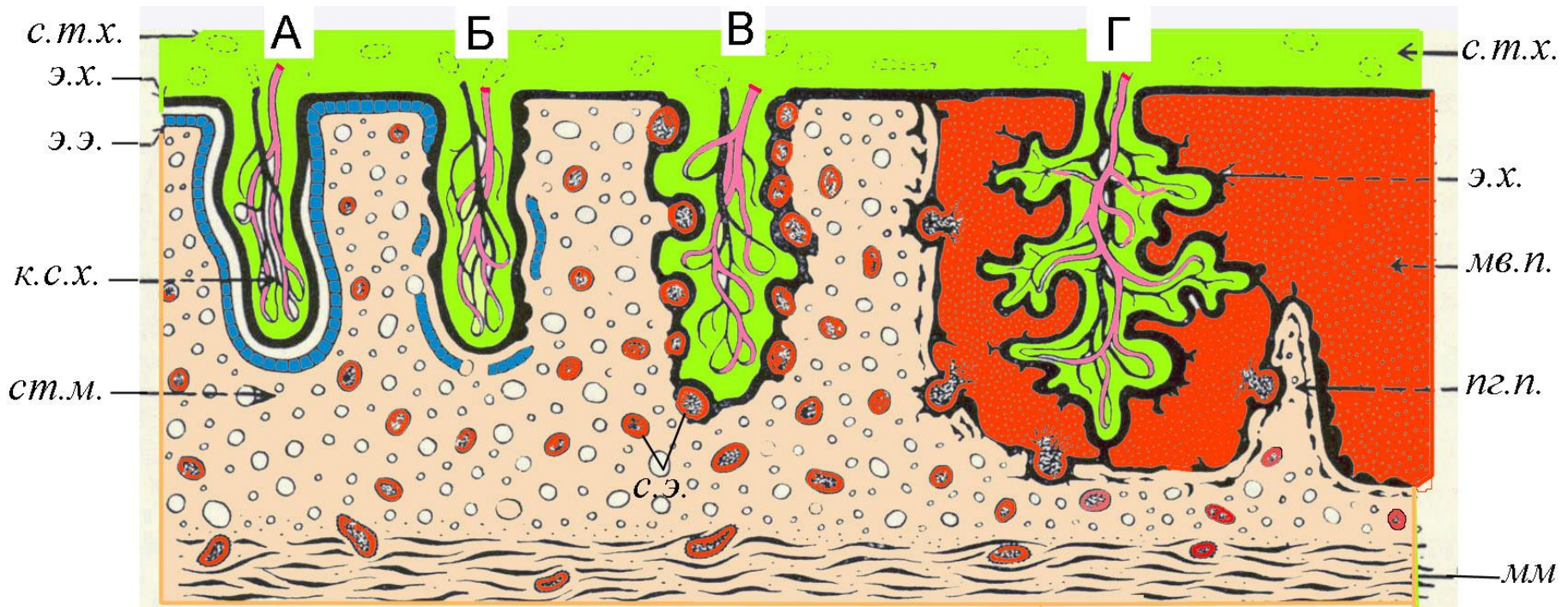
копытных млекопитающих, например, у оленей, жирафы и коровы эпителий матки полностью или частично отсутствует, и хорион прямо соприкасается со слоем соединительной ткани матки. Такую плаценту называют *синдесмохориальной* (★). Если в районе плаценты между эпителием хориона и эндотелием кровеносных сосудов матери нет соединительной ткани, то такую структуру обозначают как *эндотелиохориальную* плаценту (★). К такому типу принадлежат плаценты некоторых хищников (собаки, кошки). У приматов и грызунов трофобласт вторгается в эпителий; эта инвазия вызывает разрывы сосудов матки; в результате материнская кровь вступает в прямой контакт с трофобластом (*гемохориальная плацента*).

Схематическое изображение разных типов плаценты у млекопитающих (пояснение к слайду 18)

А – плацента эпителиохориального типа; Б – плацента синдесмохориального типа; В – плацента эндотелиохориального типа; Г – плацента гемохориального типа.

к.с.х. – кровеносные сосуды ворсинок хориона; *мв.п* – межворсиночное пространство с материнской кровью; *мм* – миометрий; *пг.п* – перегородка плаценты; *ст* – синцитиотрофобласт; *ст.м.* – соединительная ткань слизистой матки; *с.т.х.* – соединительнотканная строма хориона и хориальных ворсинок с капиллярами; *с.э.* – сосуды эндометрия; *э.х.* – эпителий хориона; *э.э.* – эпителий эндометрия.

Типы плацент по взаимосвязи кровеносных систем матери и плода



- А – эпителиохориальный тип; Б – синдесмохориальный тип; В – эндотелиохориальный тип; Г – гемохориальный тип

Классификация, основанная на форме плаценты

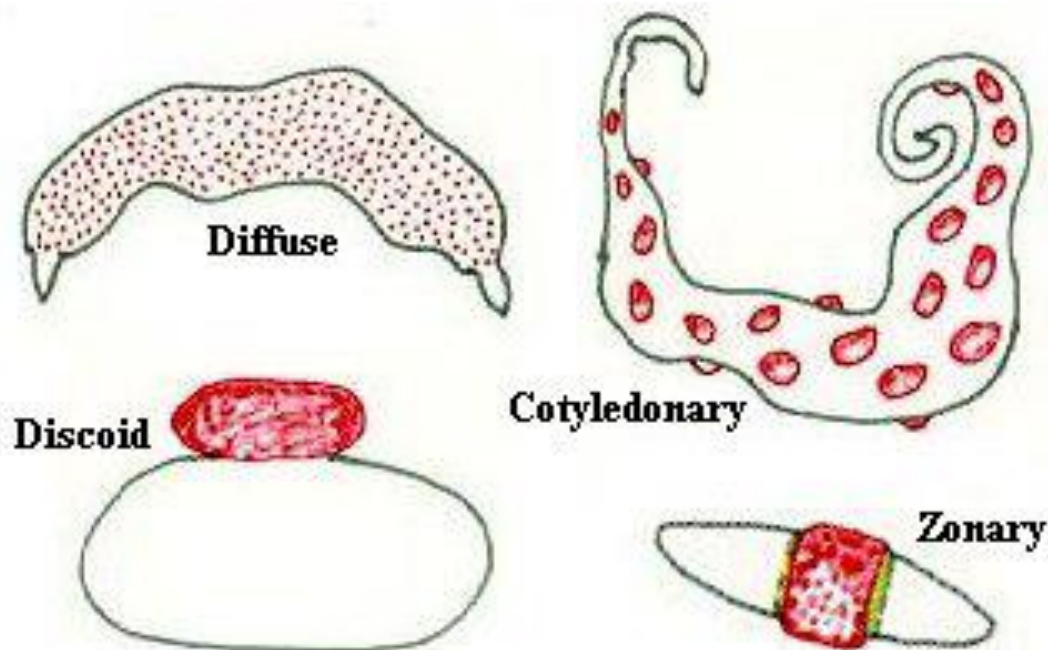
Всесторонняя оценка плаценты разных видов обнаружила поразительные различия в их форме и зонах контактов между фетальной и материнской тканями.

Diffuse (диффузная) плацента. Множественные дискретные области. Почти вся аллантохориона вовлечена в формирование плаценты. Описана у лошадей и свиней.

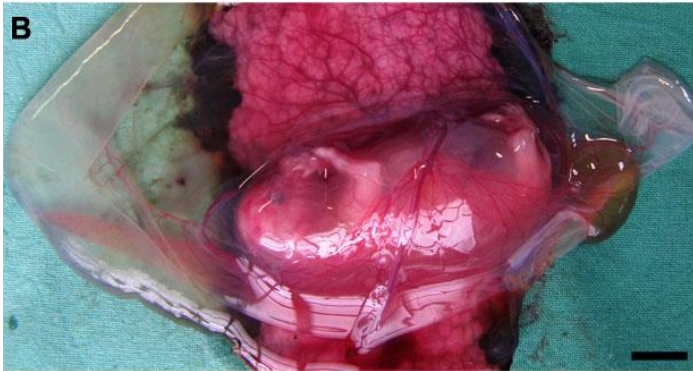
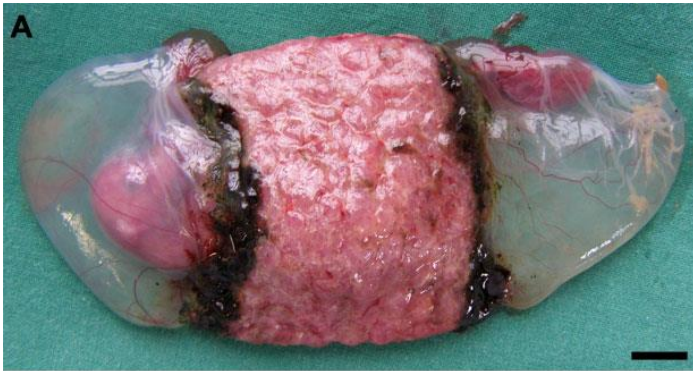
Cotyledonary (котиледоновая) плацента. Множественные дискретные области, получившие название котиледонов, формируются в результате взаимодействия пятен аллантохориона с эндометрием. Фетальная порция этого типа плаценты называется *котиледонами*, материнские места контактов получили название *корунклов*. Котиледон-корункл называется плацентомом. Этот тип плацентации наблюдается у жвачных животных.

Zonary (зонарная). В этих случаях плацентарные места формируют комплекс полный или неполный пояс ткани, окружающий плод. Описан у хищных (кошек, собак, тюленей, медведей). и слонов.

Discoid (дискоидальная). Это единственная плацента в виде диска. Характерна для приматов и грызунов.



Опоясывающая (zonary) плацента у собак



(A) Плод в плодных оболочках окружен опоясывающей плацентой; (B) Децидуальный компонент плодной оболочки, а также плацента отогнуты. (C) Удален гладкий хорион, плод в амнионе.

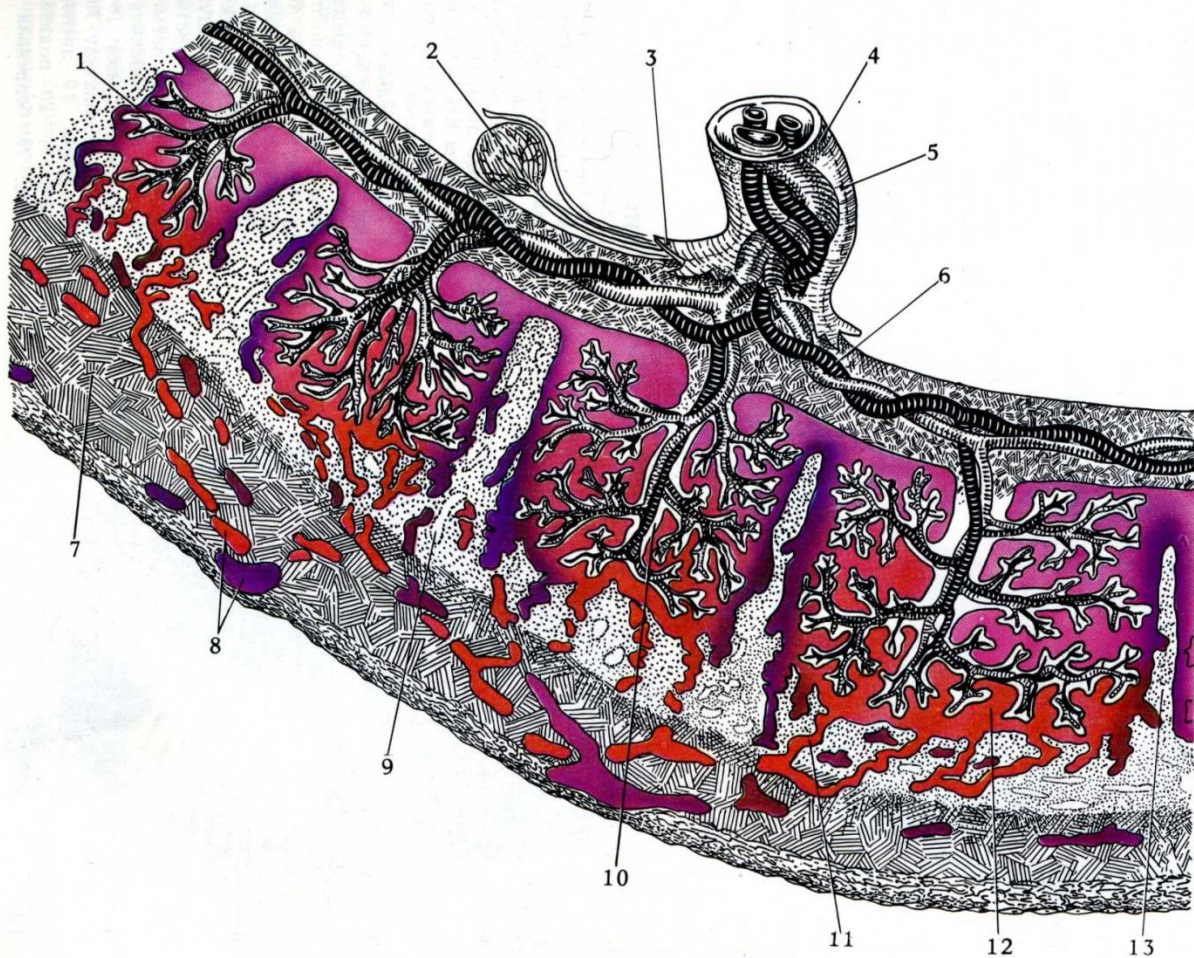
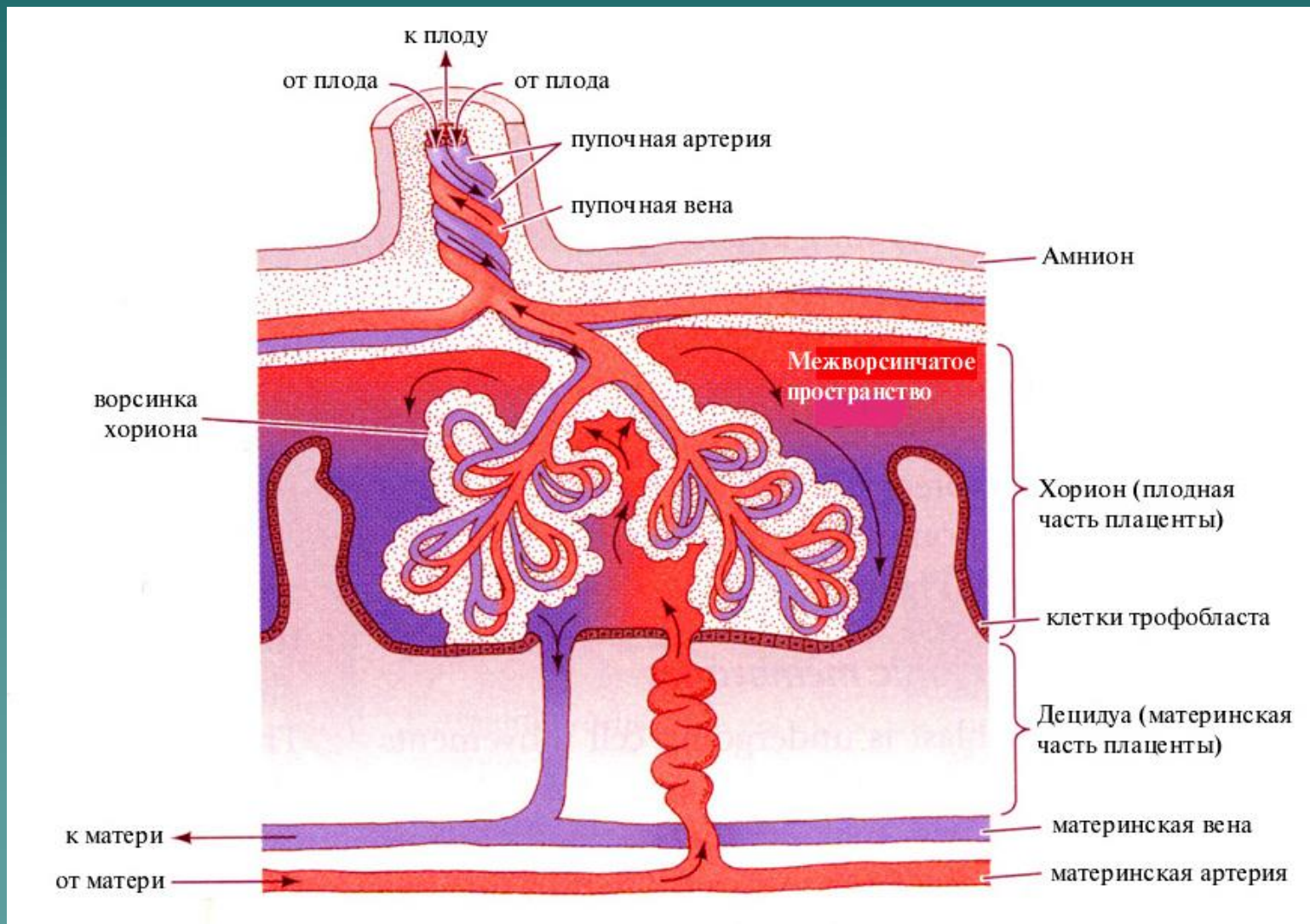


Схема взаимосвязи тканей плода и метринского организма в системе котиледонов. На схеме показаны ворсинки хориона на разных стадиях развития.

Обозначения: 1 - ворсинка хориона; 2 - желточный мешок; 3 - разорванный край амниона; 4 - пупочный канатик; 5 - пупочная вена; 6 - ветвь пупочной артерии; 7 - миометрий; 8 - маточные артерия и вена; 9 - железа в слизистой оболочке матки; 10 - главный ствол ворсинки хориона; 11 - спиральная извитая артерия; 12 - скопление материнской крови; 13 - септа.

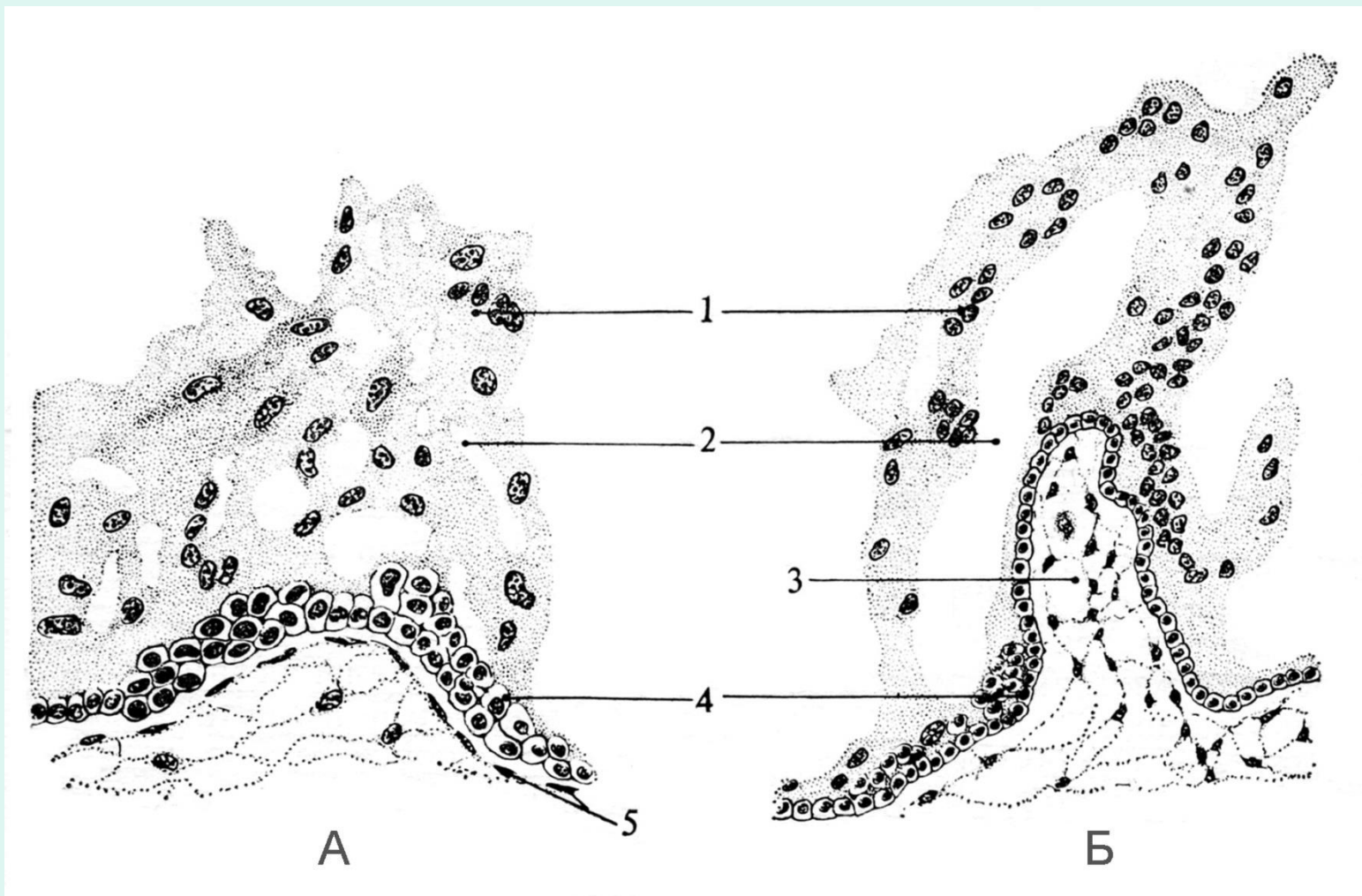
В сформированной (доношенной) плаценте у человека материнские и плодные кровеносные потоки организованы в особую структурированную систему элементов (*котиледонов*), показанную на слайде



Развитие ворсинок хориона. После того как произошла имплантация, трофобласт продолжает разрастаться. На ранних стадиях, когда возникают первые лакуны в строении трофобласта нет никаких признаков характерных разветвлённых ворсинок, которые появляются на более поздних стадиях. Зародышей с таким расползающимся во все стороны бесформенным трофобластом обычно называют *предворсинчатыми*. Спустя некоторое время развития в трофобласте начинается образование клеточных скоплений. Это очень ранние ворсинки, целиком состоящие из эпителия без соединительнотканной сердцевины. На этой стадии их называют *первичными ворсинками*. Они очень быстро дифференцируются и в них можно различать два слоя клеток. Внутренний слой, или *цитотрофобласт* состоит из одного упорядоченного слоя клеток, каждая из которых окружена четкой мембраной. Цитотрофобласт окружен наружным синцитием неравномерной толщины с беспорядочно расположенными ядрами. Этот слой называют *синцитиальным трофобластом (синтрофобластом)*. Исследования с помощью маркирования ^3H –тимидином показали, что ядра синтрофобласта происходят из цитотрофобласта. Здесь клеточным источником служит цитотрофобласт, поставляющий в синтрофобласт как ядра, так и цитоплазматический материал, поскольку синтрофобласт вследствие своей синцитиальной природы неспособен к увеличению количества своих ядер. Ткань, в которой развивающиеся ворсинки не имеют мезенхимной сердцевины, сохраняется очень непродолжительное время. Клетки трофобласта формируют теперь не всю ворсинку, а лишь её покровный эпителиальный слой, и вскоре мезодерма проникает в первичные ворсинки, так что покровный эпителиальный слой лежит теперь на хрупком соединительнотканном каркасе, берущим свое начало из врастающей в ворсинку мезодермы. Такие ворсинки

получили название вторичных. Вскоре в соединительнотканной сердцевине ворсинки появляются кровеносные сосуды. Такие ворсинки, содержащие снабженную кровеносными сосудами соединительнотканную сердцевину называют *третичными ворсинками*. Это ворсинки, которые теперь уже готовы выполнять свою функцию поглощения питательных веществ. Ворсинки сохраняют этот план строения на протяжении всего периода внутриутробной жизни, хотя с течением времени их соединительнотканная сердцевина и кровеносные сосуды становятся более развитыми, а в эпителиальном покрове ясно обнаруживаются регрессивные изменения.

Необходимо помнить, что в течение всей беременности системы кровообращения плода и материнского организма отделены друг от друга и никогда не составляют общего русла. Кровеносная система плода с самого начала представляет собой замкнутую систему, изолированную от материнской крови, омывающей ворсинки, *плацентарным барьером*. Этот барьер состоит из трофобласта, подстилающей его базальной пластинки, соединительной ткани, лежащей между трофобластом и кровеносным сосудом плода, базальной пластинкой, окружающей этот сосуд, и, наконец, эндотелиальной выстилкой самого кровеносного сосуда.



Ранние стадии развития ворсинок хориона человека.

А. Первичные выросты трофобласта, не содержащие мезенхимной основы. Б. Ворсинки, у которых только начинается образование мезенхимной основы. 1 - синтрофобласт; 2 – лакуны трофобласта; 3 – мезенхимная основа ворсинки; 4 - цитотрофобласт; 5 – внезародышевая мезодерма.

В основе функции плаценты лежит характер циркуляции крови матери и плода по отношению к ворсинкам и плацентарному барьеру. С материнской стороны кровь поступает в межворсинчатое пространство через открытые концы спирально извитых артерий матки под давлением примерно 70 – 80 мм (у человека). Артериальная кровь насыщенная кислородом и питательными веществами, омывает ворсинки, образуя потоки в виде мелких фонтанчиков, а затем под меньшим давлением скапливается на дне плацентарных отсеков, откуда уносится через открытые концы маточных вен. Со стороны зародыша кровь поступает в ворсинки плаценты по ветвям пупочных артерий. Несмотря на то, что анатомически это артериальная кровь, физиологически она эквивалентна венозной крови, т.е. бедна кислородом содержит большое количество CO_2 и продукты распада.

В концевых разветвлениях ворсинок сосуды зародыша образуют капиллярные сети, в которых происходит основной плацентарный обмен. Обогащенная кислородом кровь возвращается затем к зародышу через дренажную систему пупочной вены. У многих видов млекопитающих, например у коров плацентарный барьер препятствует прохождению материнских антител в плод. Новорожденный телёнок должен получить антитела с материнским молоком в первые 36 часов после рождения (пока ворсинки его кишечника ещё способны всасывать непереваренные белки); в противном случае он превратится в «иммунологического калеку»

Формирование плаценты. Присутствие зародыша вызывает резко выраженные изменения в эндометрии. Они, естественно более заметны в участке матки, где произошла имплантация. Клетки стромы вокруг бластоцисты наполняются гликогеном и жировыми включениями. Это изменение известно под названием *реакции отторжения*. В конечном счёте эта реакция охватывает все клетки стромы в эндометрии. К концу беременности эндометрий, содержащий эти клетки, отторгается, а затем образуется вновь. Это явление послеродового отторжения породило название *отпадающий (децидуальный)* применяемое к эндометрию беременной матки. Поскольку зародыш некоторых млекопитающих и человека в том числе внедряется в эндометрий, а не просто прикрепляется к нему, с самого начала здесь устанавливаются позиционные взаимоотношения, определяющие дальнейший ход процессов. По мере роста хориона лежащая над ним часть эндометрия растягивается, покрывая его и образует слой, называемый *капсулярной отпадающей оболочкой (decidua capsularis)*. Часть эндометрия выстилающего стенки матки в других местах, кроме прикрепления хориона, называют *пристеночной отпадающей оболочкой (decidua parietalis)*. Участок эндометрия лежащий непосредственно над хорионом, называют *базальной отпадающей оболочкой (decidua basalis)*.

Поскольку в пристеночной отпадающей оболочке ворсинки отсутствуют, эта часть эндометрия не принимает прямого участия в питании зародыша. Прямо и обильно снабжается материнской кровью *decidua basalis*. В капсулярной оболочке условия обычно меняются в зависимости от стадии развития. Сначала хорион, лежащий над этой частью отпадающей оболочки также обильно покрыт ворсинками, как и другие его участки, но вскоре рост пузыря хориона оттесняет капсулярную оболочку, и она

утрачивает связь с материнскими сосудами. В ходе беременности капсулярная оболочка начинает атрофироваться, и к середине беременности она почти исчезает. В результате ткань *гладкого хориона* (chorion laeve) непосредственно соприкасается с пристеночной отпадающей оболочкой стенки матки.

В отличие от ворсинок хориона капсулярной оболочки, ворсинки примыкающие к базальной оболочке растут всё более интенсивно и очевидно становятся самой активной частью в отношении обмена веществ между плодом и материнским организмом. По мере развития, когда в результате роста зародыша и разрастания амниона капсулярная и пристеночная оболочки прижимаются друг к другу, ворсинки в них начинают исчезать. В итоге, хорион вся поверхность которого вначале была равномерно покрыта ворсинками, в конце концов оказывается лишенным ворсинок, за исключением базальной отпадающей оболочки (decidua basalis). Часть хориона лежащая под капсулярной оболочкой и утратившая ворсинки, известна под названием chorion laeve (гладкий хорион), а часть лежащая под базальной оболочкой, где ворсинки обильны и ветвятся – chorion frondosum (ветвистый хорион). Chorion frondosum плода и базальная отпадающая оболочка матери, соединяясь, образуют плаценту или детское место.

После того как ворсинки хориона впервые проникли в слизистую оболочку матки, они располагаются в образованных ими углублениях в эндометрии, омываемые кровью и лимфой матери. Эти взаимоотношения в основном сохраняются в течение всей беременности, однако протяженность наполненных кровью пространств связи ворсинок с эндометрием в процессе развития изменяются.

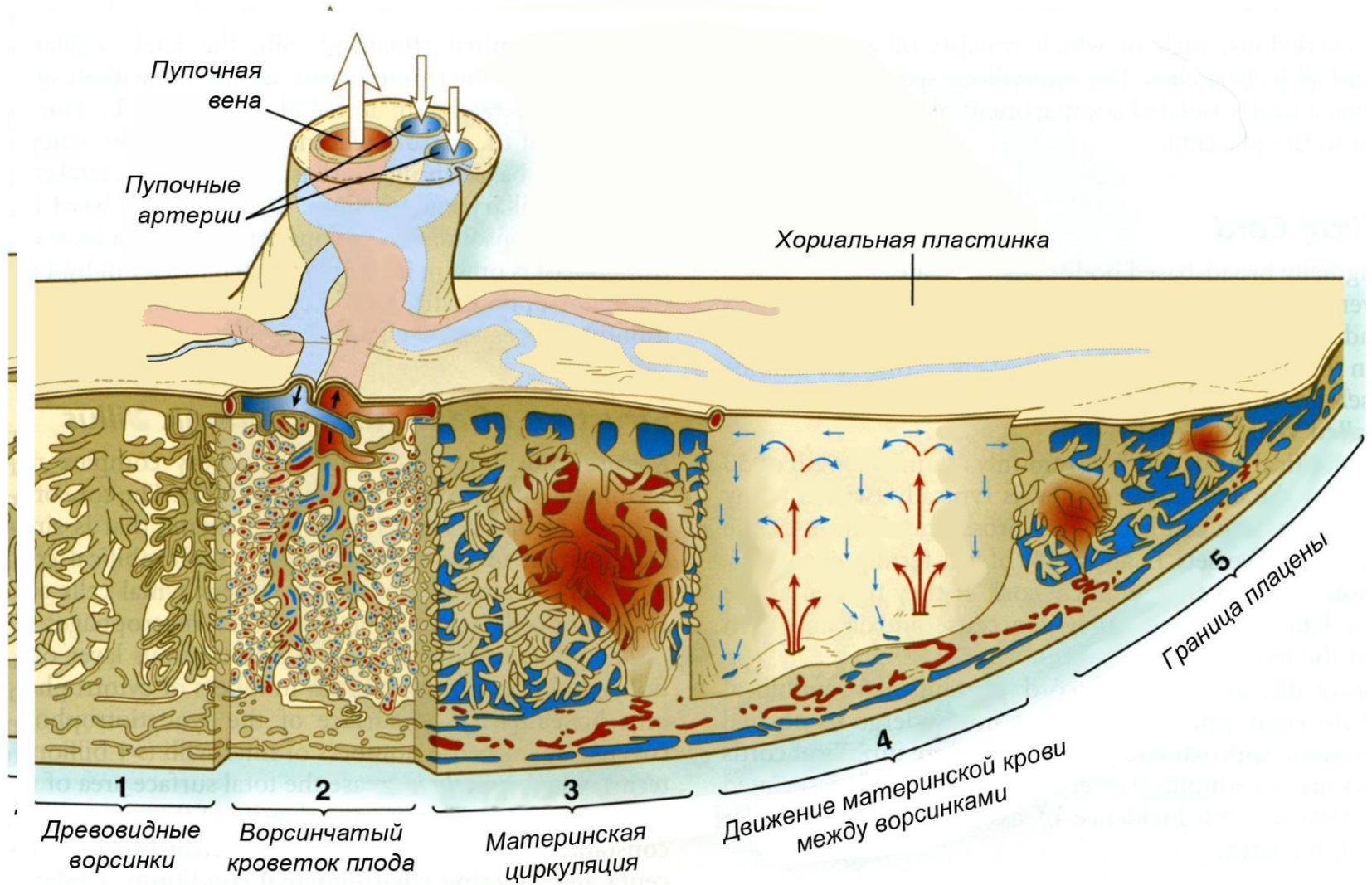
При продолжающейся беременности ворсинки значительно увеличиваются в размерах и сложность их ветвления возрастает. Если сравнивать их с растениями, то можно сказать, что они растут на дисковидном chorion frondosum, будучи распределенными по нему не равномерно, а группами по 15-16 штук. Эти скопления ворсинок известны под названием *котиленонов*. Между котиленонами ткань матки разрушена на меньшую глубину и образует плацентарные перегородки или *септы*. Между септами концы большинства ворсинок свободно лежат в углублениях, образовавшихся в результате разрушения слизистой матки. Концы других ворсинок соприкасаются с тканью матки на дне этих углублений. На этой стадии своего развития быстро растущие концы ворсинок богаты клетками; их сердцевина образована цитотрофобластом, а синтрофобласт покрывает их неравномерным слоем. Эту видоизмененную часть ворсинки обычно называют *клеточным столбиком* (★ 30). Там, где такие клеточные столбики соприкасаются со слизистой матки, трофические элементы разрастаются, покрывая разрушенные поверхности материнской ткани трофобластом. Таким образом материнская кровь, наполняющая губчатые участки плаценты, поступая из синусов, открытых под влиянием хориона оказывается в лабиринте, образованном из полостей неправильной формы, накрытых как со стороны матки, так и со стороны плода трофобластом. Некоторые ворсинки особенно тесно связаны с материнской тканью, и их называют закрепляющими или *якорными ворсинками*. Материнская кровь поступает в полости, окружающие ворсинки из мелких сосудов, открывшихся в результате разрушения слизистой при внедрении зародыша. По мере того как эта кровь отводится маточными венами, она замещается кровью, поступающей по маточным артериям, так что ворсинки постоянно погружены в свежую материнскую кровь.



Схема взаимоотношений между маткой и оболочками 5-месячного плода человека.

- 1 – Decidua basalis;
- 2 – Chorion frondosum;
- 3 – желточный мешок;
- 4 – Decidua parietalis;
- 5 – амнион;
- 6 – Chorion leave;
- 7 – железы шейки матки;
- 8 – слизистая пробка

Структура зрелой плаценты и циркуляция крови



Кровь поступает в межворсинчатое пространство из открытых окончаний спиральных артерий матки. После омывания ворсинок кровь (синий цвет) вытекает через вены эндометрия.

Главные функции плаценты заключаются в переносе и синтезе различных веществ. Перенос через плацентарный барьер совершается в обоих направлениях. Площадь поверхности через которую осуществляется обмен сильно возрастает не только за счет ветвления ворсинок хориона, но также за счёт многочисленных микроворсинок, выступающих над поверхностью синтрофобласта (★). С материнской стороны переносятся вещества нескольких классов (★). К одному из них относятся такие легко диффундирующие вещества как кислород. Другой класс объединяет низкомолекулярные соединения – сахара, аминокислоты и липиды, служащие субстратами для анаболических процессов, протекающих в зародыше. Для их транспортировки необходим активный перенос через оболочки плаценты. В переносе более крупных молекул, например белковых гормонов и антител, участвуют такие процессы, как пиноцитоз и диффузия. Со стороны плода через плаценту переносится главным образом CO_2 , вода и электролиты, мочевины и другие продукты распада, образующиеся в результате метаболизма плода.

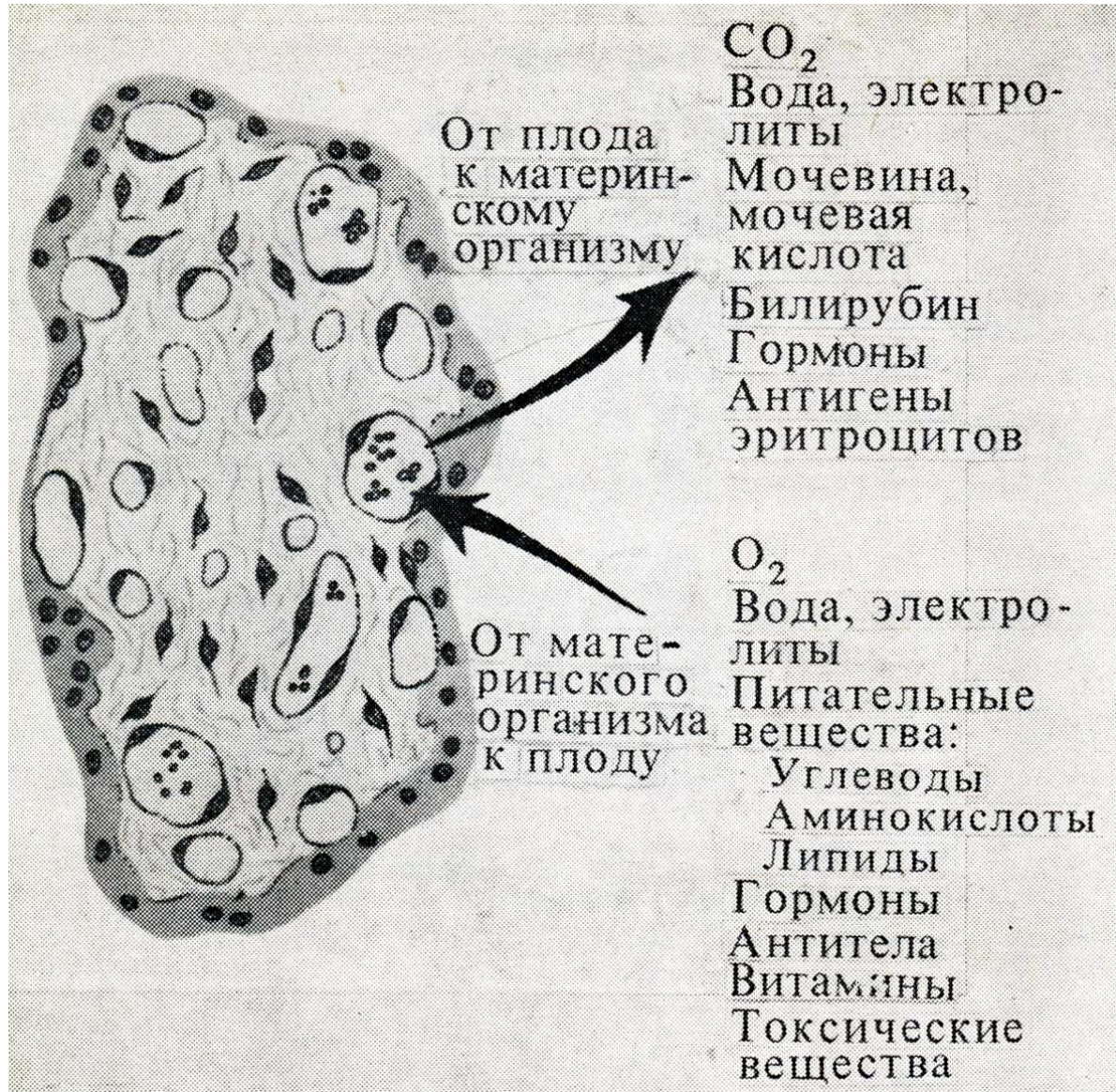
Микроворсинки синцитиотрофобласта

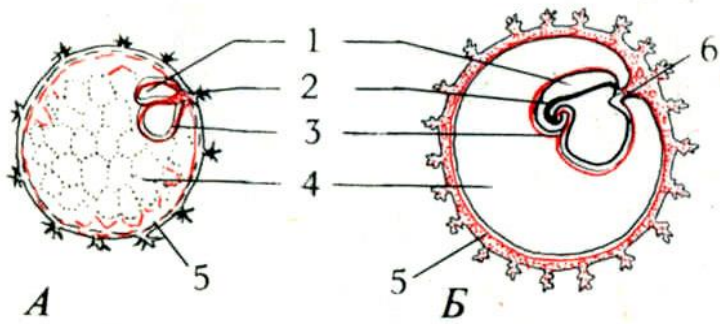


Микрофотография синцитиальной поверхности трофобласта человеческой плаценты на 12-й неделе беременности (сканирующий электронный микроскоп). Многочисленные микроворсинки увеличивают поглощающую поверхность плаценты.

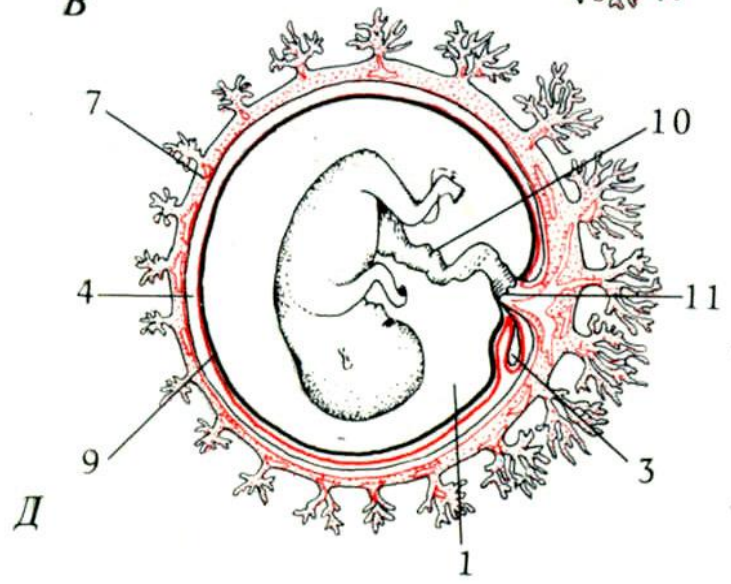
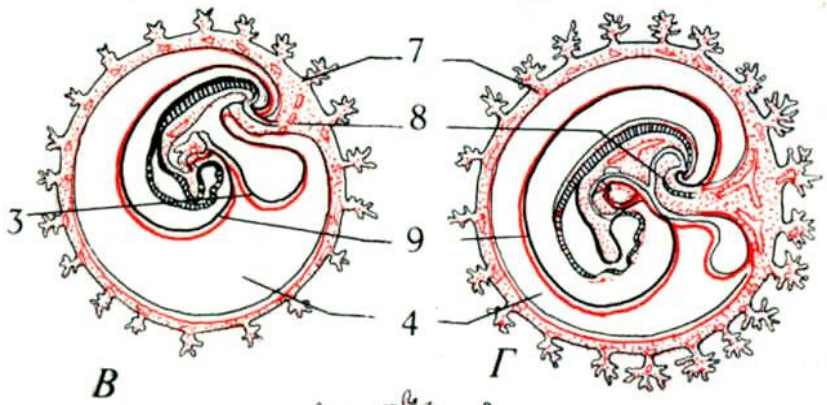
Из Carlson (2014) по Bergström

Главные формы обмена между плодом и материнским организмом





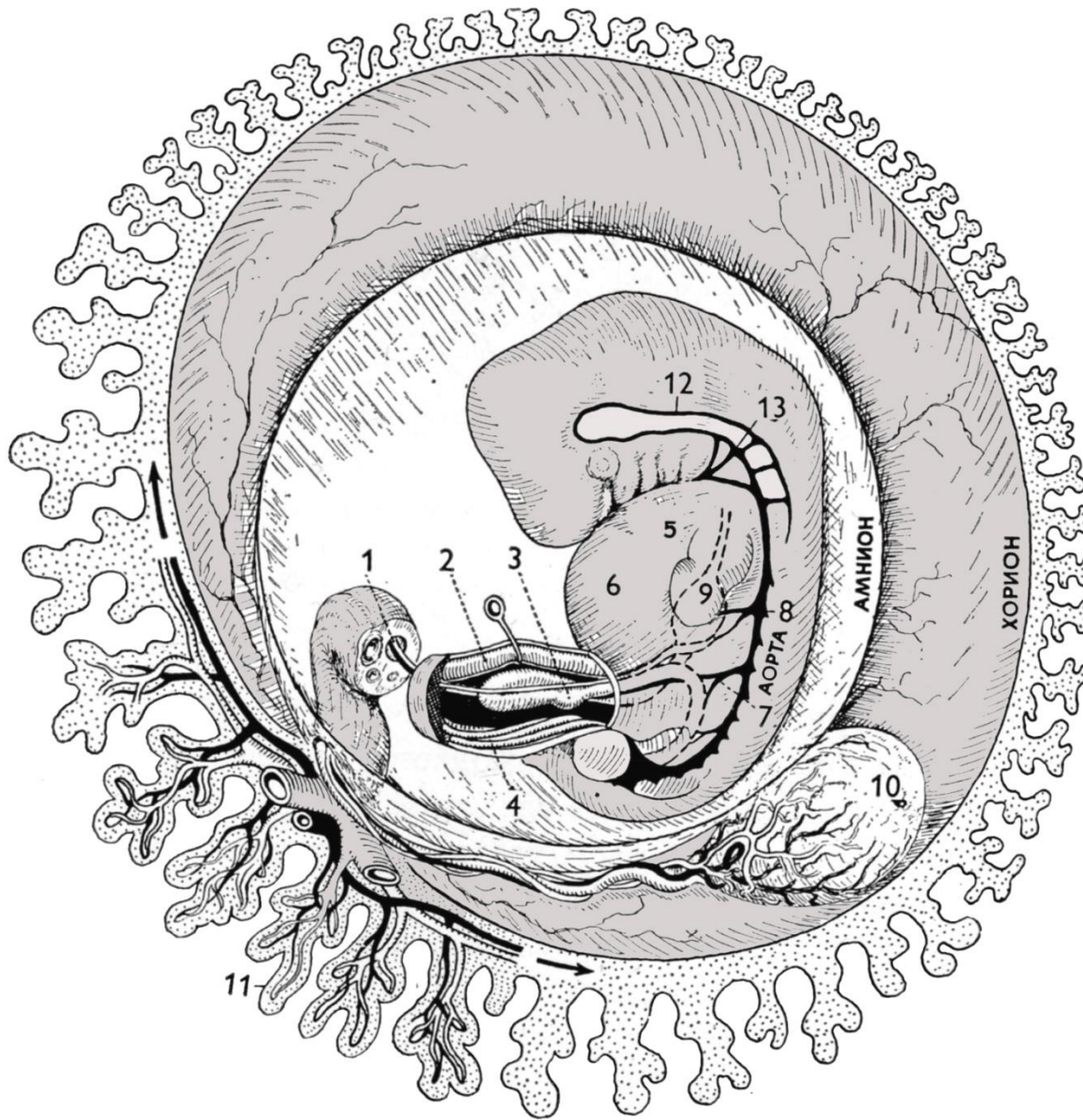
- **Связь между зародышем и внезародышевыми структурами на последовательных стадиях развития человека**



А-Д – последовательные стадии развития. 1 – полость амниона; 2 – зародыш; 3 – желточный мешок; 4 – экзоцелом; 5 – трофодерма; 6 – ножка тела; 7 – хорион; 8 – аллантаис; 9 – амнион; 10 – пупочный канатик; 11 – пупочные (аллантаидные) сосуды

Гормональная активность плаценты.

Известно четыре гормона, синтезируемые в слое плаценты, образуемом синтрофобластом. Два из них – белковые гормоны (*хорионический гонадотропин* и *плацентарный лактоген человека*, последний называют также хорионическим соматомаммотропином, а два других – стероидные (прогестерон и эстроген). Хорионический гонадотропин, функция которого состоит в поддержании желтого тела, начинает вырабатываться клетками трофобласта рано, ещё до имплантации зародыша. Наличие этого гормона в моче женщины служит основой для многих обычных тестов на беременность. Поддерживающее действие хорионического гонадотропина обеспечивает непрерывную секрецию желтым телом прогестерона и эстрогенов, которые в свою очередь воздействуют на эндометрий, побуждая его продолжать должным образом поддерживать рост зародыша. Примерно через два месяца плацента синтезирует эстрогены и прогестерон в таких количествах, что беременность может продолжаться даже после удалении желтого тела хирургическим путём.



6-недельный плод человека в оболочках (дифференциация поверхности хориона)

1 – пуповинобрыжеечные сосуды; 2 – пуповинная вена; 3 – закладка слепой кишки; 5 – сердце; 6 – печень; 7 – краниальная брыжеечная артерия; 8 – утробная артерия; 9 – зачаток желудка; 10 – желточный мешок; 11- ворсинки хориона; 12 – позвоночная артерия; 13 – артериальные дуги

Окончание презентации

Благодарю за внимание

A stylized silhouette of a mountain range in a teal color, located in the bottom right corner of the slide.