

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Пермский государственный аграрно-технологический
университет имени академика Д.Н. Прянишникова»

С.В. Гурова

МОРФОЛОГИЯ

Гистология

Учебное пособие

Пермь
ИПЦ «Прокростъ»
2020

УДК 619:616
ББК 48.72
Г-955

Рецензенты:

Л.В. Сычева, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры животноводства, ФГБОУ ВО Пермский ГАТУ имени академика Д.Н. Прянишникова;

Л.В. Лазаренко, кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры зоотехнии, подполковник внутренней службы (ФКОУ ВО Пермский институт ФСИН России).

Г-955 Гурова, С.В.

Морфология. Гистология : учебное пособие / С.В. Гурова; Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Пермский аграрно-технологический университет имени академика Д.Н. Прянишникова». – Пермь : ИПЦ «Прокрость», 2020. – 172 с ; 21 см. – Библиогр.: с. 172. – 50 экз. – ISBN 978-5-94279-495-8. Текст : непосредственный.

В учебном пособии изложены данные об основах гистологии, цитологии и эмбриологии. Представлены современные сведения о строении и функциях клетки и ее производных, а также тканей в возрастном аспекте. Все термины приведены в соответствии с международной морфологической классификацией.

Учебное пособие предназначено для обучающихся в высшем учебном заведении по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния, направленность (профиль) «Технология производства продукции животноводства».

**УДК 619:616
ББК 48.72**

Утверждено в качестве учебного пособия на заседании методического совета ФГБОУ ВО Пермский ГАТУ

Учебное издание

Гурова Светлана Вячеславовна

МОРФОЛОГИЯ

Гистология

Учебное пособие

Подписано в печать 05.10.20. Формат 60х84 1/16.

Усл. печ. л. 10,75. Тираж 50 экз. Заказ № 96

ИПЦ «Прокрость»

Пермского государственного аграрно-технологического
университета имени академика Д.Н. Прянишникова,
614990, Россия, Пермь, ул. Петропавловская, 23

ISBN 978-5-94279-495-8

© ИПЦ «Прокрость», 2020
© Гурова С.В., 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Список сокращений.....	5
Гистология, цитология и эмбриология. Содержание, связь с другими биологическими науками.....	6
История развития гистологии.....	11
Методы микроскопирования гистологических препаратов.....	16
Цитология.....	32
Основы общей эмбриологии.....	82
Общие принципы организации тканей. Эпителиальные ткани. Железы.....	94
Кровь. Гемопоз.....	104
Соединительные ткани.....	125
Хрящевые ткани.....	131
Костные ткани.....	137
Мышечные ткани.....	145
Нервная ткань.....	154
Заключение.....	164
Словарь терминов.....	165
Библиографический список.....	172

ВВЕДЕНИЕ

Гистология – раздел морфологии животных, который изучает общие закономерности строения, развития и жизнедеятельности тканей живых организмов. Позволяет раскрыть принципы тончайшей структурной организации и развития клеток, тканей и органов не только с целью познания общебиологических законов, но и с целью управления жизненными процессами организма: обменом веществ, развитием, ростом, наследственностью, воспроизводством, продуктивностью.

Эти знания позволяют сформировать способность определять биологический статус, нормативные и физиологические показатели органов и систем организма животных и качества сырья и продуктов животного происхождения.

В настоящем учебном пособии на современном уровне широко освещены вопросы обмена и функции клеток и тканей, а также основы эмбрионального развития животных. Изложена история развития гистологии, ее содержание и связь с другими биологическими науками.

Общие вопросы гистологии, представленные в данном учебном пособии, необходимы обучающимся в будущей профессиональной деятельности для научного обоснования мероприятий, связанных с созданием оптимальных условий содержания, кормления и переработки продуктов животноводства, а также при подготовке к лабораторным занятиям и к экзамену по дисциплине «Морфология животных».

Каждая глава проиллюстрирована рисунками, схемами и таблицами, что позволяет наглядно изучить классификацию и особенности строения органелл клетки и различных видов тканей.

Список сокращений

АТ – антитело

АТФ – аденозинтрифосфорная кислота

БОЕ – бурстообразующие единицы

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ДНП – дезоксирибонуклеопротеидов

КОЕ – колониеобразующая единица

КОЕ-Б – колониеобразующая единица базофилов

КОЕ-ГМ – колониеобразующая единица гранулоцито- и моноцитопоза

КОЕ-ГЭ – колониеобразующая единица гранулоцито- и эритропоза

КОЕ-М – колониеобразующая единица моноцитопоза

КОЕ-Эо – колониеобразующая единица эозинофилов

РНК – рибонуклеиновая кислота

СКК – стволовая клетка крови

ЦНС – центральная нервная система

ЭПС – эндоплазматическая сеть

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ. СОДЕРЖАНИЕ, СВЯЗЬ С ДРУГИМИ БИОЛОГИЧЕСКИМИ НАУКАМИ

Организм животных представляет собой целостную систему, в которой условно можно выделить ряд взаимосвязанных, взаимодействующих и соподчиненных иерархических уровней организации живой материи: клетки — клеточные диффероны — ткани — морфофункциональные единицы органов — органы — системы органов.

Каждый из этих уровней структурной организации имеет морфофункциональные особенности, отличающие его от других уровней, и включает структурные единицы нижележащих уровней.

Гистология (от греч. *histos* — ткань, *logos* — учение) — наука, изучающая закономерности развития, строения и жизнедеятельности тканей в историческом и индивидуальном развитии многоклеточных животных и человека. В отличие от других биологических наук, основным предметом гистологии являются именно ткани, которые представляют собой филогенетически сложившиеся, топографически и функционально связанные клеточные системы и их производные.

Тканям присущи общебиологические закономерности, свойственные живой материи, и вместе с тем собственные особенности строения, развития, жизнедеятельности, внутри-тканевые (внутриуровневые) и межтканевые (межуровневые) связи. Ткани служат элементами развития, строения и жизнедеятельности органов и их морфофункциональных единиц. Для основных тканевых систем (нервная ткань, мышечная ткань, эпителиальная ткань, соединительная ткань и кровь) характерны присущие именно им особенности развития, строения и жизнедеятельности.

Предметом общей гистологии, или собственно учения о тканях, являются общие закономерности, характерные для тканевого уровня организации и отличительные особенности конкретных тканей; предметом частной гистологии — закономерности строения, жизнедеятельности и взаимодействия различных тканей в органах на более высоких уровнях организации.

Как раздел учебной дисциплины гистология включает также цитологию — учение о клетке и эмбриологию — учение о зародыше.

Цитология (от греч. *kytos* — клетка, *logos* — учение) — наука о клетке. Она включает рассмотрение вопросов о развитии, строении и функциях клеток и их производных, а также механизмов воспроизведения и взаимодействия. Цитология составляет необходимую часть гистологии, так как клетки являются основой развития, строения и функций тканей. В разделе общей цитологии рассматриваются общие принципы строения и физиологии клеточных структур. Частная цитология изучает особенности специализированных клеток в различных тканях и органах.

Цитология в последние годы обогатилась многими научными открытиями, внесшими существенный вклад в развитие биологических, ветеринарных и сельскохозяйственных наук. Новые данные о структуре ядра, его хромосомного аппарата легли в основу цитодиагностики наследственных заболеваний, опухолей, болезней крови и многих других болезней. Раскрытие особенностей ультраструктуры и химического состава клеточных мембран является основой для понимания закономерностей взаимодействия клеток в тканевых системах, защитных реакциях и др.

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

теме курса эмбриологии, преподаваемом в вузе, основное внимание обращается на закономерности эмбрионального развития животных. Особое значение в курсе эмбриологии придается источникам развития и механизмам образования тканей (гистогенез) на определенном этапе эмбриогенеза. Закономерности гистогенеза определяют морфофункциональные особенности тканевых структур в постнатальном онтогенезе, в частности их способность к регенерации.

Таким образом, объединение гистологии, цитологии и эмбриологии в один раздел не формально, а отражает внутренние естественные связи между ними. Гистология с цитологией и эмбриологией, как и другие биологические науки, решает главную задачу — выяснение источников развития, закономерностей гистогенеза, реактивности и регенерации тканей и в связи с этим — возможность целенаправленного воздействия на них.

Среди теоретических положений гистологии важное место занимают клеточная теория, теория зародышевых листков, эволюции тканей, гистогенеза и регенерации. Современные гистология, цитология и эмбриология вносят существенный вклад в разработку теоретических и прикладных аспектов современной биологии. К фундаментальным теоретическим проблемам относятся:

- разработка общей теории гистологии, отражающей эволюционную динамику тканей и закономерности эмбрионального и постнатального гистогенеза;
- изучение гистогенеза как комплекса координированных во времени и пространстве процессов пролиферации, дифференциации, детерминации, интеграции, адаптивной изменчивости, программированной гибели клеток и др.;
- выяснение механизмов тканевой регуляции (нервной, эндокринной, иммунной), а также возрастных изменений тканей;

- изучение закономерностей реактивности и адаптивной изменчивости клеток и тканей при действии неблагоприятных экологических факторов в экстремальных условиях функционирования и развития, а также при трансплантации;
- разработка проблемы регенерации тканей после повреждающих воздействий;
- раскрытие механизмов молекулярно-генетической регуляции клеточной дифференцировки, наследования генетического дефекта развития систем животного, разработка методов генной инженерии и трансплантации стволовых эмбриональных клеток;
- выяснение процессов эмбрионального развития животных, критических периодов развития, воспроизводства и причин бесплодия.

Курс гистологии с цитологией и эмбриологией тесно связан с преподаванием других биологических наук — биологии, морфологии, биохимии. Так, раскрытие основных закономерностей структурной организации клеток является основой для изложения вопросов генетики в курсе биологии. С другой стороны, изложение вопросов, касающихся эволюции живой материи, в курсе биологии является необходимой предпосылкой для изучения различных уровней организации живой материи в организме животных. Изучение строения органов в курсе морфологии базируется на данных гистологического анализа.

Таким образом, общая гистология с цитологией и эмбриологией занимает важное место в изучении морфологических основ живого организма. Для современной зоотехнии знания о структурных основах и закономерностях обеспечения устойчивости и надежности живых систем (в том числе — тканей) особенно важны, поскольку прогрессивное разви-

тие цивилизации неизбежно влечет за собой появление новых факторов, неблагоприятно воздействующих на животные организмы.

Контрольные вопросы и задания

1. Определение гистологии как науки, ее разделы.
2. Объекты исследования в гистологии.
3. Значение гистологии, ее место среди биологических дисциплин.
4. Какие задачи решают современная цитология, гистология и эмбриология?

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГИСТОЛОГИИ

Первые микроскопические исследования строения тканей растений, как и термин «клетка», принадлежат физику Роберту Гуку (1665). Позднее клеточное строение растительных, а затем и животных тканей описывали М. Мальпиги (1671—1675), Н. Грю (1671), А. Левенгук (1673—1695), Сваммердам (1737) и др.

Левенгук, работая с микроскопами своей конструкции (лупами), увеличивающими изображение до 300 раз, описал эритроциты крови, их движение по капиллярам, спермии, строение поперечнополосатых мышечных волокон, нервные волокна, простейшие микроорганизмы и многое другое. Несмотря на успешность микроскопических исследований в XVII веке и в начале XVIII века, они не привлекли к себе особого внимания и не получили широкого развития. Это определялось как низким качеством микроскопов, страдающих сферической и хроматической абберациями, так и влиянием господствующей в то время теории преформации (Галлер), утверждающей, что ничто в природе не возникает заново и развитие организмов — это только процесс развертывания зачатков, заложенных при сотворении мира. При развитии новых организмов происходит лишь рост сформированного и заложенного в половую клетку (яйцевую клетку или спермий) организма.

Как реакция на теорию преформации в XVIII веке пришла теория эпигенеза (Вольф, 1749—1769), утверждающая, что организм всегда развивается из бесструктурного вещества яйцевой клетки путем новообразования органов. К. Ф. Вольф в 1760 г., по приглашению Петербургской Академии наук переехал из Германии в Россию, где плодотворно рабо-

тал до конца своей научной деятельности. Он первым наблюдал образование органов из «листовидных пластинок» (зародышевых листков). Кроме того, Вольф изучил и описал развитие сердца у цыпленка, почек и др.

Первым в России, применившим в научных исследованиях микроскоп, был М. В. Ломоносов. По его инициативе при Петербургской Академии наук созданы оптические мастерские, сыгравшие значительную роль в успешном развитии в России естественных наук. Основным недостатком микроскопов того времени была хроматическая абберация, препятствующая четкому выявлению структур. Крупным успехом микроскопии, определившим ее дальнейшее развитие, было создание ахроматического микроскопа. Теоретическая разработка последнего выполнена петербургским академиком Л. Эйлером, а его учеником, академиком Н. Фуссом в 1877 г. сделаны вычисления конструирования ахроматических линз. Работу по созданию ахроматического микроскопа завершил академик Ф. У. Эпинус, сконструировавший его первую модель (1784). Позднее он дал новую, более совершенную модель такого микроскопа, но она, к сожалению, была изготовлена только в двух экземплярах.

Одновременно ахроматические микроскопы разрабатывались и в Голландии. С 30-х годов XVIII века началось фабричное производство микроскопов. В России в XVIII веке микроскопические исследования, начало которым положил М. В. Ломоносов, проводили И. Кулеман, изучавший яичник овец в процессе полового цикла и беременности, Петр Аш, анализировавший сперму, К. Ф. Вольф, описавший развитие кишечника кур, и А. М. Шумлянский — микроскопическое строение почек. Микроскоп успешно использовался и в учебном процессе. Введение в практику научных исследова-

ний ахроматических микроскопов обеспечило успешность изучения растительных и животных тканей, а, соответственно и внимание к результатам исследований.

В числе основателей современного микроскопического анализа следует прежде всего назвать Я. Пуркине (Бреславль) и его учеников.

Я. Пуркине, успешно разрабатывая технику микроскопических исследований и анализируя клетки («комочки») тканей различных органов животных, впервые описал ядро в яйцевых клетках курицы («зародышевый пузырек») и в нервных клетках (1825—1827). Несколько позднее описание ядра было сделано и в растительных клетках (Браун, 1831). Микроскопические исследования привлекли внимание многих ученых, таких как Г. Валентин, Л. Дютраше, Л. Ф. Горяинов, Я. Генле, Р. Ремак, М. Шлейден, Т. Шванн и многих других. В числе исследователей, наиболее близко стоящих к формулировке клеточной теории, был Пуркине, но он и его ученики (Валентин и др.), описывая в различных тканях животных клетки, а в ряде случаев и их ядра, не анализировали своих материалов в свете общности структурной организации животных и растений.

Часть создания клеточной теории принадлежит Т. Шванну (1838—1839), который показал, что клетки тканей животных и растительных организмов принципиально сходны, они гомологичны друг с другом по развитию и строению и аналогичны по функциональному значению.

Т. Шванн, анализируя свои наблюдения образования клеток животных и сопоставляя их с аналогичным процессом растительных тканей (Шлейден), пришел к выводу, что в основе строения как животных, так и растительных тканей лежат клетки, а ядра являются признаком их развития. Это дало

основание Шванну оценить клеточное строение как всеобщую закономерность, характеризующую единство органической природы — животных и растительных организмов.

Важную роль в развитии клеточной теории Шванна имели труды патолога Р. Вирхова (1858), что отражено в его афоризме *omnis cellula et cellula* (всякая клетка происходит только от клетки). Вирхов в своих исследованиях показал, что в основе патологических процессов (воспаления, дистрофии, патологических новообразований и др.) лежат изменения клеток.

Клеточная теория, сформулированная Шванном под влиянием Вирхова, распространилась на патологию и медицину и была принята как основная теория, объясняющая нормальные и патологические процессы живой природы.

В России гистологические исследования в XIX веке принимают систематический характер. Организуются самостоятельные кафедры гистологии в университетах в Москве и Петербурге (1868), а позднее в Казани, Киеве, Харькове, Дерпте (Тарту), что определило формирование соответствующих гистологических коллективов (школ), имеющих определенные научные направления. Так, исследования микроскопического строения центральной и периферической нервной системы Н.М. Якубовичем позволило дифференцировать различные виды клеток коры головного мозга. Кафедру гистологии Московского университета возглавил А. И. Бабухин (1827—1891). Под его руководством успешно разрабатывались вопросы развития и функции органов нервной системы, сетчатки глаза, электрического органа рыб и др. И. Ф. Огнев (1855—1928) изучал влияние на организм различных внешних и внутренних факторов.

В Петербурге в университете и медико-хирургической академии кафедры гистологии возглавляли Ф. В. Овсянников (1827—1906), Н. М. Якубович (1817—1879), А. С. Догель (1852—1922), М. Д. Лавдовский (1846—1903), А. А. Макси-

мов (1874—1928), А. А. Заварзин (1886—1945), И. Г. Хлопин (1897—1961) и др. Ими и их учениками и последователями (Немилов, Данини, Хлопин, Румянцев, Ясвойн, Елисеев, Кадилов и др.) собран и обобщен огромный материал сравнительно-гистологических и экспериментальных исследований соединительной и эпителиальной тканей. Разрабатывались вопросы закономерностей эмбрионального гистогенеза (Кацнельсон, Щелкунов, Винников, Кноре), структурной организации эндокринной системы, процессов гистогенеза и регенерации мышечной ткани (Немилов, Румянцев, Алешин, Студитский и др.).

Нейрогистологические исследования активно проводились в Казани К. А. Арнштейном, А. С. Догелем, А. Е. Смирновым, Д. А. Тимофеевым, а позднее А. И. Миславским и Б. И. Лаврентьевым и их учениками Н. Г. Колосовым, И. Ф. Ивановым, Г. И. Забусовым, Е. К. Плечковой, М. А. Григорьевой, П. А. Ковальским и многими другими.

Вопросы структурной и гистохимической организации тканей и органов сельскохозяйственных животных успешно изучали коллективы гистологов под руководством Ю. Т. Техвера, О. В. Александровской, Л. В. Давлетовой, П. А. Ильина, А. Ф. Рыжих, И. С. Ржаницыной, Н. А. Гороховского, А. И. Пилипенко, Л. П. Тельцова и др. Особое внимание исследователей привлекают гистохимический, биохимический и электронно-микроскопический анализы тканей и органов животных организмов.

Контрольные вопросы и задания

1. Первые микроскопические исследования.
2. Этапы развития клеточной теории.
3. Краткая история развития гистологии, цитологии и эмбриологии.
4. Развитие гистологии в России.
5. Какие существуют научные методы исследования в гистологии?
6. Образование гистологических школ.

МЕТОДЫ МИКРОСКОПИРОВАНИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

Микроскопирование – основной метод изучения микрообъектов, используемый в биологии более 300 лет. Основным инструментом для изучения гистологического препарата служит микроскоп — световой или электронный.

Световая микроскопия

Для изучения гистологических микрообъектов применяют обычные световые микроскопы и их разновидности (рис.1), в которых используются источники света с различными длинами волн. С помощью современных световых микроскопов можно изучать на срезах тонкое строение клеток и тканей. Размер наименьшей структуры, которую можно увидеть в световом микроскопе, определяется наименьшим разрешающим расстоянием. Разрешающая способность световых микроскопов ограничена десятыми долями микрона (микрометра).

К световой микроскопии относят также фазово-контрастную микроскопию, флуоресцентную и ультрафиолетовую.

Фазово-контрастная микроскопия используется для исследования прозрачных бесцветных объектов, в частности, живых клеток и тканей. При прохождении через такую среду фаза световых волн смещается на величину, определяемую толщиной материала и скоростью проходящего через него света. Фазово-контрастный микроскоп преобразует эти невидимые глазом фазовые сдвиги в изменении амплитуды световых волн. При этом получается черно-белое изображение, плотность отдельных участков которого зависит от величины произведения толщины объекта на разность в показателях преломления света в нем и в окружающей среде.

Флуоресцентная микроскопия. Флуоресценция — свечение объекта, возбуждаемое лучистой энергией. При данном исследовании препарат просматривают в ультрафиолетовых или фиолетовых и синих лучах. Различают собственную и наведенную флуоресценцию, вызванную особыми красителями — флуорохромами. Последние, взаимодействуя с различными компонентами клетки, дают специфическое свечение соответствующих структур. Например, флуорохром акридиновой оранжевой с ДНК дает зеленое свечение, а с РНК — красное. Основное преимущество этого метода — возможность прижизненных наблюдений и его высокая чувствительность.

Ультрафиолетовая микроскопия основана на использовании коротких ультрафиолетовых лучей с длиной волны 0,2 мкм. Наименьшее разрешаемое расстояние ультрафиолетового микроскопа 0,1 мкм. Изображение регистрируется на фотопластинке или люминесцентном экране.



Рис.1 Световой микроскоп для изучения гистологических препаратов

Электронная микроскопия

В электронном микроскопе используются электронные лучи с более короткими, чем в световом микроскопе, длинами волн при напряжениях 50000... 100000 В. Длина волны электромагнитных колебаний, возникающих при движении потока или пучка электронов в условиях вакуума, равна 0,0056 нм. Таким образом, разрешение достигает 0,002 нм или 0,000002 мкм, что в 100000 раз выше, чем в световом микроскопе.

Разрешающая способность современных отечественных и зарубежных электронных микроскопов составляет не более 1...5 А, однако на практике она не превышает 0,2...0,5 нм, а для большинства биологических объектов — 1...2 нм.

Методом электронной микроскопии исследуют ультратонкие срезы толщиной от 500 до 1000 А, которые готовят на ультратомах — сложных электронных приборах, где ножами служат очень острые грани сломов зеркального стекла.

К современным электронно-микроскопическим методам относят ПЭМ (просвечивающую, или трансмиссионную электронную микроскопию), СЭМ (сканирующую), электронную автордиографию, иммунно-электронную микроскопию, ЭМ-гистохимию.

Автордиография

Метод цитологического исследования, позволяет анализировать локализацию в клетках и тканях веществ, меченных радиоактивными изотопами. Включенные в клетки изотопы восстанавливают бромистое серебро фотоэмульсии, покрывающей срез. После проявления фотоэмульсии видны зерна серебра (треки), свидетельствующие о локализации в клетке меченых веществ. Методом автордиографии выявляют место синтеза определенных веществ, пути их внутриклеточного транспорта, состав белков и др.

Гистохимические методы исследования

Позволяют определить химическую природу составных элементов клеток и межклеточного вещества тканей животных организмов. В основе этих методов лежит использование специфических химических реакций с образованием нерастворимых продуктов синтеза, локализованных в области изучаемых структур. Гистохимическими методами определяют в структурах тканей аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК), различные виды углеводов, липидов, активность ферментов. Продукты реакции анализируют количественно. В гистохимических исследованиях для количественного анализа применяют различные методы морфометрии, цитоспектрофотометрии, цитоспектрофлуорометрии, интерферрометрии с последующей математической обработкой цифрового материала.

Методы прижизненного исследования животных тканей

Культура тканей. Живые клетки и ткани выращивают вне организма в специальных капсулах — в соответствующей питательной среде и при соответствующей температуре. В тканевых культурах можно изучать движение, рост, деление клеток и влияние на них различных химических и физических факторов. Данный метод широко используют при изучении вирусов. В культурах тканей изучают строение и жизнедеятельность клеток, используя цейтраферную микрокиносъемку, фотографируя клетки культуры с определенными, оптимальными для анализа интервалами времени на кинопленку.

Культивирование тканей можно проводить в организме животного, помещая их в камеры с пористой стенкой («диффузионные камеры»).

Прижизненная окраска тканей. Некоторые коллоидные красители (метиленовый синий, нейтральный красный, трипановый синий и др.) в определенных дозах нетоксичны и при введении их в кровь животному окрашивают соответствующие структуры тканей.

Под микроскопом можно проводить исследование живых клеток и тканей, но в гистологии чаще изучаются фиксированные клетки и ткани. Основной, наиболее часто используемый вид препарата – гистологический срез толщиной 4-20 мкм. Чтобы получить такие тонкие срезы, можно либо заморозить ткань и получить криостатные срезы (сгiос - холод), либо пропитать материал (кусочек органа, ткань) плотной средой – парафином или целлоидином.

Общее представление о гистологической технике

Вводные замечания. Для микроскопического изучения исследуемый объект должен удовлетворять двум основным условиям: 1) он должен быть прозрачным; 2) его структуры должны быть контрастны, т.е. отличаться одна от другой показателем преломления. Большинство животных тканей не удовлетворяет этим условиям, поэтому их приходится подвергать более или менее сложной обработке, чтобы приготовить для микроскопического изучения гистологический препарат.

Гистологические препараты бывают временные, предназначенные для однократного изучения и постоянные, которые могут сохраняться длительное время и подвергаться исследованию многократно. Постоянные микроскопические препараты должны удовлетворять еще одному условию: неизменяемости при длительном хранении. В таком препарате объект заключен в особую среду между двумя стеклами: толстым предметным стеклом (пластинка обыкновенного хоро-

шего стекла размером 76 X 26 мм) и тонким покровным стеклом, накрывающим объект сверху (покровные стекла имеют толщину от 0,14 до 0,20 мм; эта толщина позволяет рассматривать препарат при сильном увеличении, объективы которого имеют короткое фокусное расстояние). Размеры покровных стекол чаще бывают 18 x 18 или 20 X 20 мм.

Если объект представляет собой пленку, да еще имеющую естественную окраску, то обработка его сравнительно несложна. Гораздо труднее изготовление препаратов из массивных объектов, лишенных естественных цветов. Допустим, надо приготовить гистологический препарат из печени. Для изготовления препарата объект приходится подвергнуть длительной обработке, включающей фиксацию, уплотнение и обезвоживание, заливку, изготовление срезов, окраску срезов и их заключение.

Фиксация гистологического материала. Чтобы перевести живую цитоплазму гистологических структур в неизменяемое состояние, нужно вызвать необратимую коагуляцию (свертывание) белков. В цитоплазме белки находятся в коллоидном состоянии, образуя мельчайшие частицы — мицеллы, взвешенные в жидкой среде. Коагуляция представляет собой склеивание мицелл и нарушение коллоидного состояния. Это, конечно, связано с изменением прижизненного состояния цитоплазмы, но при гистологической фиксации эти изменения сводятся к минимуму. Сравнение фиксированного препарата с прижизненным наблюдением во многих случаях показало, что современные методы фиксации действительно более или менее сохраняют прижизненную структуру тканей.

Помимо белков, важной составной частью цитоплазмы являются жировые вещества — липиды. При обычной методике фиксации и последующей обработке они сохраняются

плохо, для их фиксации пользуются специальными методами, о которых будет сказано дальше.

Для фиксации применяются жидкости различного состава, в которые входят формалин, спирт, различные соли и кислоты. Нужно твердо помнить два общих правила фиксации. Во-первых, фиксируемый кусочек должен быть по возможности небольшим (желательно, в виде пластинки размером 0,5 X 0,5 см и толщиной 2...3 мм), так как в объемистый кусочек фиксирующая жидкость проникает медленно, и в центре кусочка начнутся процессы распада, прежде чем фиксатор туда проникнет. Во-вторых, объем фиксирующей жидкости должен в 20...30 раз превосходить объем фиксируемых кусочков, так как иначе вещества, выделяемые тканями в фиксатор, изменят его состав ранее, чем будет закончена фиксация.

Современная гистологическая техника располагает огромным числом фиксаторов. Приведем лишь несколько примеров. Хорошим и весьма употребительным фиксатором является 10%-ный формалин. Формалин также входит составной частью в другие сложные фиксаторы. Спирт в чистом виде для фиксации употребляется редко, чаще он комбинируется с формалином. Из кислот в состав фиксаторов особенно часто входит уксусная, хромовая, пикриновая; из солей часто употребляется сулема, бихромат калия.

Как весьма употребительные сложные фиксаторы могут быть названы: жидкость Ценкера (в ее состав входят сулема, бихромат калия, сульфат натрия и уксусная кислота), смесь Буэна (пикриновая кислота, формалин, уксусная кислота). Особое значение в качестве фиксатора принадлежит осмиевой кислоте (раствору тетроксид осмия). Этот дорогой фиксатор незаменим для сохранения тонких структур клетки,

так как он фиксирует и переводит в нерастворимое состояние липоидные комплексы клеточных структур. Осмиевая кислота редко применяется в чистом виде, чаще в смесях с хромовой кислотой или бихроматом калия.

Продолжительность фиксации зависит от особенностей фиксатора, величины кусочка и температуры. Чаще всего фиксацию проводят в течение суток. Оставлять кусочки в фиксаторе дольше, чем это необходимо, не рекомендуется; лишь в формалине фиксируемые кусочки можно оставлять на продолжительное время. После цветных фиксаторов (содержащих, например, хромовые соли или пикриновую кислоту) и после формалина кусочки подвергаются промывке под медленно текущей струей водопроводной воды в течение 12...24 ч.

После фиксации объект приобретает значительно большую плотность, но все же еще недостаточную, чтобы сделать из него тонкие прозрачные срезы. Необходимая плотность кусочков достигается уплотнением и заливкой материала.

Уплотнение и обезвоживание. Уплотнение состоит в проведении кусочка через ряд спиртов возрастающей крепости, что ведет к постепенному лишению тканей воды, которая помешала бы при заливке, так как вещества, употребляемые для заливки, не смешиваются с водой. При уплотнении кусочек проводится последовательно через 60, 70, 80, 90, 96%-ный спирт; в каждом из них, в зависимости от величины кусочка, объект остается от нескольких часов до суток. Полное обезвоживание завершается помещением кусочков в абсолютный (100%-ный) спирт. После этого кусочки заливают в такую среду, которая сделает их настолько плотными, что будет возможно получение тонких срезов. Наиболее употребительными средами для заливки являются целлоидин и парафин.

Заливка в целлоидин. Целлоидин представляет собой особым образом обработанную клетчатку. Пленку отмывают

от эмульсии, режут на мелкие кусочки, высушивают и растворяют в смеси абсолютного спирта и эфира (поровну). Соответственно растворителю целлоидина кусочек ткани из абсолютного спирта переносят сначала в смесь абсолютного спирта с эфиром, а затем на несколько дней помещают в первый (жидкий) целлоидин, после чего еще на несколько дней переводят во второй (густой) целлоидин. За это время объект полностью пропитывается целлоидином. Вместе с густым целлоидином его выливают в чашечку, которую ставят под пары хлороформа. Целлоидин здесь в течение суток уплотняется настолько, что становится возможным вырезать кусочек, пропитанный и окруженный целлоидином. Такой кусочек приклеивают густым целлоидином на деревянный кубик. В этом состоянии объект получает название целлоидинового блока. Такие блоки сохраняются в 70%-ном спирте, но надо иметь в виду, что долгое хранение (многие месяцы и тем более годы) целлоидиновых блоков в спирте плохо отражается на последующей окраске срезов. Заливка в целлоидин имеет свои положительные и отрицательные стороны. Положительными сторонами являются возможность производства всех процедур при комнатной температуре без нагревания, малая сморщиваемость объекта, равномерное пропитывание тканей. Отрицательные стороны целлоидиновой заливки — ее продолжительность, трудность получения очень тонких срезов (обычная толщина целлоидиновых срезов 10... 15 мкм), трудность изготовления последовательных серий срезов.

Заливка в парафин. Парафин при комнатной температуре представляет собой твердое тело, поэтому приходится нагревать его до жидкого состояния, что требует температуры от 54 до 59° С (в зависимости от сорта парафина). Для за-

ливки в парафин применяют термостат — шкаф, где при помощи терморегулятора поддерживается установленная температура. Так как парафин не смешивается со спиртом, применяют промежуточные среды, смешивающиеся, с одной стороны, со спиртом, а с другой — с парафином. Промежуточными средами служат ксилол, толуол, бензол, хлороформ, метилбензоат.

Из абсолютного спирта кусочек ткани переносят в смесь абсолютного спирта с ксилолом (или другой промежуточной средой), а затем в чистый ксилол, отсюда — в смесь ксилола с парафином (при температуре около 40°C) и далее — в чистый парафин, сменяемый два-три раза (уже при температуре 59°C). Время пребывания кусочков в промежуточных средах зависит от характера объекта и колеблется от нескольких часов до суток. В нескольких порциях парафина кусочки остаются в общем до 10...12 ч. После этого чистый расплавленный парафин выливают либо в часовое стекло, либо в специальные бумажные коробочки в них помещают в нужном положении заливаемый кусочек, и стекло или коробочку охлаждают в холодной воде. Затем кусочек, пропитанный и окруженный парафином, вырезают и приклеивают тем же парафином к деревяшке; получается парафиновый блок, который может храниться неопределенное время.

Положительными сторонами заливки в парафин являются: сравнительная быстрота заливки, возможность получения очень тонких срезов (4...6 мкм), легкое получение последовательных серий срезов, удобство дальнейшей обработки срезов на предметных стеклах; к отрицательным сторонам заливки в парафин надо отнести необходимость применения высокой температуры, некоторую неравномерность пропитывания различных тканей, а также большее, чем при целлоидиновой заливке, сжатие тканей.

Изготовление срезов. Для изготовления срезов применяют особый прибор — микротом. При помощи микротомы получают настолько тонкие срезы, что они оказываются прозрачными, и после соответствующей обработки их можно изучать при помощи светового микроскопа. Существует много конструкций микротомов, в основном разделяющихся на три типа. Наиболее употребителен санный микротом. Он состоит из тяжелой металлической станины, несущей ползья, по которым в особом держателе движется микротомный нож. Нож можно поворачивать вокруг вертикальной оси, передвигать и менять его наклон. Блок помещается в особом объектодержателе, расположенном слева на станине микротомы; он имеет разное устройство, но всегда дает возможность поворачивать блок с объектом в любом направлении, чтобы поставить нужную плоскость среза и совместить объект с ножом. Объектодержатель упирается в микрометрический винт, расположенный в некоторых конструкциях вертикально (тогда он постепенно приподнимает объектодержатель), а в других конструкциях — горизонтально. В последнем случае объектодержатель расположен на наклонной плоскости, и микрометрический винт, толкая объектодержатель по наклонной плоскости вверх, постепенно выдвигает его по отношению к микротомному ножу. Микрометрический винт устанавливают на нужную толщину среза и поворачивают особым рычажком. Каждое движение этого рычажка на заданную толщину выдвигает блок с объектом, а движением ножа снимается тонкий срез. При целлоидиновой заливке срезы помещают в 70%-ный спирт. При парафиновой заливке срезы с помощью смеси яичного белка с глицерином наклеивают на предметные стекла, на которых происходит их дальнейшая обработка.

Другим типом являются качающиеся микротомы, или микротомы типа Майнота. У этих микротомов нож закрепляется неподвижно, а движется при помощи колеса объектодержатель с блоком. Эти микротомы удобны для получения серий срезов, но они пригодны только для парафиновых блоков. Третьим типом являются замораживающие микротомы. Они позволяют обойтись без заливки. Объект прямо из воды (после фиксации) переносят на столик замораживающего микротом, соединенный со шлангом, подающим жидкую углекислоту. Выпуская рычажком понемногу углекислоту, достигают замораживания кусочка, который режется микротомным ножом,двигающимся по особым полозьям. Поднятие замороженного кусочка на нужную высоту в этом микротоме достигается микрометрическим винтом. Замороженные срезы помещают в воду.

Применение замораживающего микротом очень ускоряет изготовление препарата, поэтому такие микротомы особенно часто применяются для патогистологических целей, когда важно быстро установить диагноз. Положительной стороной этой методики является возможность избежать действия многих дополнительных реактивов, применяемых при заливке, в частности, жирорастворяющих веществ (спирты, все промежуточные среды). Отрицательной стороной является невозможность получения тонких срезов (обычная толщина замороженных срезов 20...30 мкм) и их непрочность, мешающая при дальнейшей окраске.

Окрашивание срезов. Структурные части клеток и тканей не отличаются резко по своему преломлению, поэтому они плохо заметны при микроскопическом наблюдении без дальнейших обработок. Для выявления тонких структурных деталей применяется окрашивание срезов, позволяющее вы-

явить различные части клеток и тканей, окрасив их специальными красками. Микроскопическая техника в настоящее время обладает огромным арсеналом красителей, часть которых употребляется повседневно, а другая часть — для специальных методик. Субстантивными красителями называют такие, которые красят сами по себе, в то время как аджективные требуют предварительной протравы. При прогрессивных красителях окраску доводят до нужной степени, в то время как регрессивными красителями срез перекрашивают, а затем окраску ослабляют (дифференцируют) до выявления нужных структур. Химическая классификация основывается на выделении основных красителей, окрашивающих важнейший компонент ядра — дезоксирибонуклеиновую кислоту. Свойство окрашиваться основными красителями определяется как базофилия. Кислые красители красят всю цитоплазму клетки, поэтому сначала применяют основной краситель, который окрашивает ядра, а затем кислый краситель, окрашивающий остальную часть клетки (цитоплазму). Свойство структур избирательно окрашиваться кислыми красителями определяется термином оксифилия. Нейтральные краски — это смеси кислого и основного красителя, а индифферентными красителями называют вещества, растворяющиеся в определенных структурах клетки. Часть красителей имеет природное происхождение, но большинство красок получено синтетическим путем. Часто применяют сложные кислые красители, окрашивающие разные части клеток и тканей в различные цвета. Современные методы окраски позволяют получать многоцветную гамму тонов на гистологических препаратах.

Примерами основных красителей являются гематоксилин (красит ядра в сине-фиолетовый цвет), кармин (окрашивает ядра в светло-красный цвет), сафранин (темно-красная

окраска), тионин (синий краситель). Из кислых красителей постоянно применяются эозин (окрашивает цитоплазму в розовый цвет), ауранция (окрашивает в желто-сероватый цвет), пикриновая кислота (желтый цвет), фуксин (кирпичный цвет), индигокармин (синий цвет), оранж (оранжевый цвет) и т. д. Особенно широко применяется комбинация гематоксилина и эозина, при которой клеточные ядра окрашиваются в сине-фиолетовый цвет, а цитоплазма — в розовый.

Из сложных красок, основанных на комбинации кислых красителей, отметим пикрофуксин (смесь кислого фуксина и пикриновой кислоты), позволяющий выделить клей дающие волокна соединительной ткани, окрашивающиеся в ярко-красный цвет, в то время как мышцы, покровная ткань и пр. окрашиваются в желтый цвет; предварительная окраска гематоксилином в этом случае придает ядрам коричневый тон. Другим примером смеси кислых красок является пикроиндигокармин (смесь индигокармина и пикриновой кислоты), зеленый краситель, выделяющий соединительную ткань ярко-зеленым цветом на фоне желтоватой окраски других структур.

Применяются и более сложные смеси, например смесь Маллори (оранж и анилиновый синий), окрашивающая соединительную ткань в ярко-синий цвет.

Отдельно нужно выделить красители, специфически окрашивающие определенные включения в клетке: судан III (окрашивает липиды в оранжевый цвет), судан черный (липиды выделяются черным цветом), муцикармин (окрашивает слизь в буро-фиолетовый цвет), тионин (слизь окрашивает в голубой цвет) и др.

Целлоидиновые срезы из спирта, куда они поступают с микротомного ножа, переносят в воду (если краситель рас-

творен в воде), а затем срезы поступают в раствор основного красителя (например, гематоксилин на несколько минут, в зависимости от зрелости красителя), промывают в воде, далее переносят в раствор кислого красителя (например, эозин на 2...3 мин) и снова промывают в воде. Окраску срезов производят в часовых стеклах или небольших чашечках. Срезы переносят препаровальными иглами или маленькими шпателями. Парафиновые срезы требуют предварительного освобождения от парафина. Предметные стекла с наклеенными и высушенными срезами помещают на несколько минут в ксилол, растворяющий парафин. Так как ксилол с водой не смешивается, стекла со срезами переносят из ксилола в абсолютный спирт, смешивающийся с ксилолом, затем (для постепенного перехода к воде) сначала в 96%-ный, а потом в 70%-ный спирт, после чего их можно перенести в воду.

Дальнейшая окраска та же, что и для целлоидиновых срезов, но производится она на предметных стеклах, к которым приклеены срезы. Эти предметные стекла либо опускают в особые стаканчики, либо реактивы и красители наносят на срезы из специальных капельниц.

Заключение срезов. Последней процедурой при изготовлении препарата является заключение срезов. Для окончательного заключения срезов пользуются застывающими смолами — канадским бальзамом или пихтовым бальзамом, которые растворяются в нейтральном ксилоле. Так как после окраски срезы обычно находятся в воде, то перед заключением их проводят через спирты: 70, 96%-ные и абсолютный. Абсолютного спирта можно избежать, применяя смесь ксилола с карболовой кислотой (фенолом), называемую карбол-ксилолом.

Из 96%-ного спирта срезы можно прямо помещать в карболксилол, затем промыть чистым ксилолом и заключить в бальзам. Для этого целлоидиновые срезы с помощью шпа-

теля переносят на предметное стекло и тщательно расправляют препаратными иглами, затем на срез стеклянной палочкой наносят каплю бальзама и сверху осторожно опускают покровное стекло. Бальзам должен равномерно распределиться между стеклами и пропитать срез. После этого препарат подсушивают, чтобы бальзам затвердел.

Стекла с парафиновыми срезами проводят через те же жидкости и также заключают срезы в бальзам, следя за тем, чтобы они были хорошо расправлены. Тщательно приготовленные препараты, заключенные в нейтральный бальзам и защищенные от солнечного света, могут без изменения храниться многими десятилетиями. Для наглядного ознакомления со значением окрашивания берем следующий препарат.

Изготовленные препараты можно изучать в световом микроскопе при увеличении в 10-2000 раз, их можно долго хранить.

Процесс изготовления препарата с использованием парафина длится 10 суток, а с использованием целлоидина - более месяца.

Контрольные вопросы и задания

1. Группы гистологических красителей.
2. Определение и содержание гистологической техники.
3. Этапы изготовления гистологического препарата.
4. Каковы цели фиксации мазка?
5. Методы микроскопирования гистологических препаратов.
6. Методы исследования в гистологии.
7. Сущность, техника и практическое значение окраски по Граму.
8. Значение и сущность окраски по Романовскому — Гимза.
9. Микроскопическая техника. Правила микроскопирования.
10. Разрешающая способность светового и электронного микроскопа.

ЦИТОЛОГИЯ

Цитология – наука о клетке, об общих закономерностях, присущих клеточному уровню организации живой материи.

Клеточная теория в ее современном виде включает следующие положения:

- 1) Клетка – наименьшая единица живого.
- 2) Клетки тканей различных организмов имеют общие принципы строения: они состоят из ядра и цитоплазмы, содержащей органоиды и включения, и обладают основными свойствами «живого» – обменом веществ и энергии, способностью расти и дифференцироваться, отвечать на раздражения, самовоспроизводиться.
- 3) Размножение клеток происходит только путем деления исходной клетки.
- 4) В многоклеточных организмах любая клетка является частью целого организма, они специализированы по строению и функции и объединены в составе тканей, органов и систем. Ядро включает хроматин, ядрышко, кариоплазму (нуклеоплазму) и выполняет две группы функций: генетическую и регуляторную. Цитоплазма клетки включает в себя прозрачную бесструктурную гиалоплазму (цитозоль), органеллы – живые и активно работающие части клетки и включения, представляющие собой пассивный запас каких-либо веществ.

Органеллы – постоянные составные части цитоплазмы, выполняющие определенные функции (рис.2). Одни из органелл присутствуют в каждой клетке организма и поэтому называются общими, другие – лишь в клетках определенного типа и называются специальными. К общим органеллам относят митохондрии, цитоплазматическую (эндоплазматическую) сеть, пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи), лизосомы, рибосомы, центросомы, пероксисомы, микротрубочки, микрофибриллы, а к специальным – миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы, реснички, жгутики, микроворсинки.

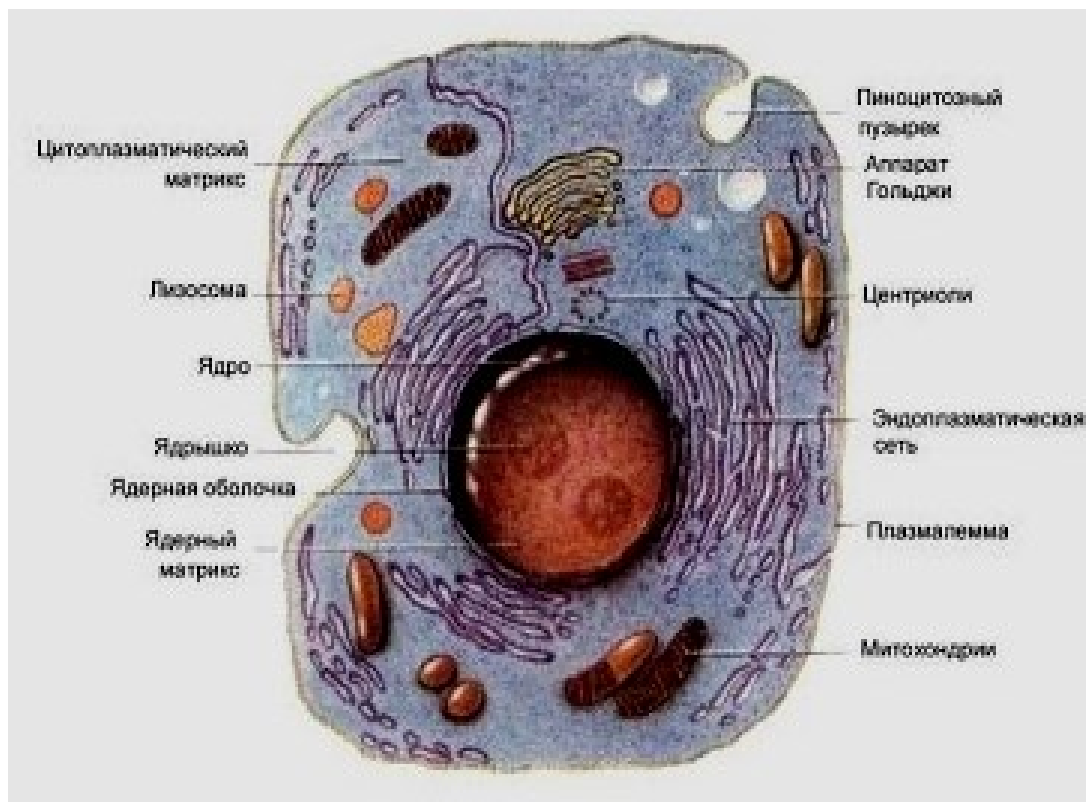


Рис.2. Схема строения животной клетки

Цитоплазма животной клетки отделена от окружающей среды и от соседних клеток – цитолеммой.

Цитолемма выполняет разграничительную функцию и регулирует движение ионов и молекул в клетку и из клетки, а также участвует в процессах фагоцитоза, пиноцитоза и экзоцитоза (рис.3). Она представляет собой элементарную биологическую мембрану, состоящую из бимолекулярного слоя липидов и белков - интегральных, полуинтегральных и периферических. Кроме того, с липидами и белками связаны молекулы углеводов, образуя с ними гликопротеиды и гликолипиды. Они формируют надмембранный комплекс – гликокаликс, в составе которого есть структуры, называемые рецепторами. Рецепторы способны специфически связывать определенные химические вещества: антигены, гормоны, медиаторы. С внутренней стороны мембраны располагается подмембранный комплекс, включающий в себя микрофиламенты, микрофибриллы и микротрубочки цитоскелета, а также сократительные белки.

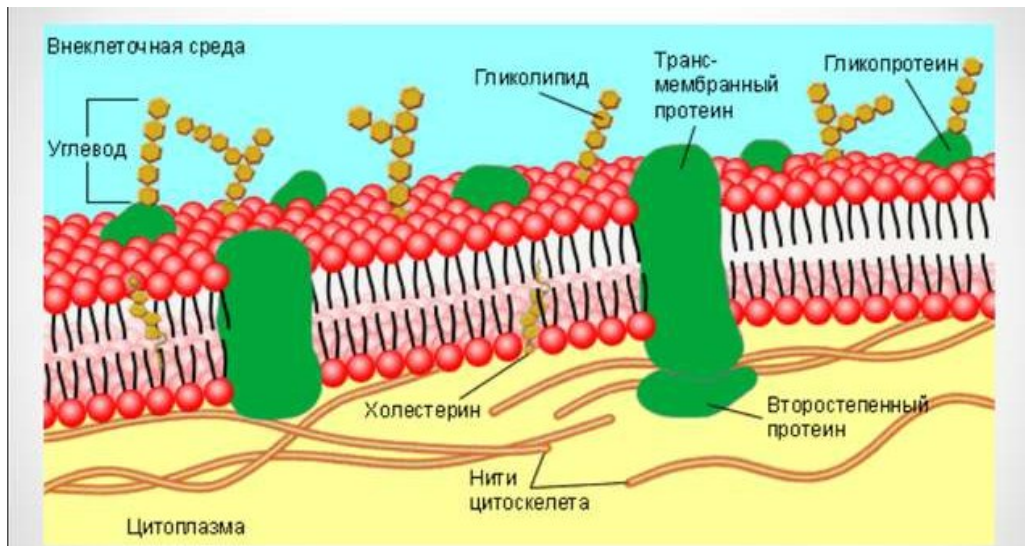


Рис.3. Схема строения цитолеммы

Специализированными структурами цитолеммы являются различные типы межклеточных соединений, а также выросты цитоплазмы – микроворсинки, или более сложные по строению реснички и жгутики. Межклеточные соединения (контакты) подразделяют на замыкающие, адгезионные и коммуникационные (проводящие).

К адгезионным контактам, механически скрепляющим клетки между собой, относятся десмосомы, полудесмосомы и опоясывающие десмосомы.

К коммуникационным контактам относятся щелевые контакты, через которые проходят низкомолекулярные вещества, регулирующие рост и развитие клеток, нексусы и синапсы, обеспечивающие передачу сигналов с одной клетки на другую.

Система биологических мембран клетки включает не только цитолемму и кариолемму (в составе которой две биологические мембраны с перинуклеарным пространством между ними), но и группу органелл мембранного строения: цитоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, лизосомы и пероксисомы.

Обычно в нормально функционирующей зрелой клетке общее количество мембран постоянно, хотя структура и соотношение органоидов могут меняться.

Образование новых мембран в клетке идет с участием эндоплазматической сети двух видов: гладкой - образует липидную часть мембран, а гранулярная - их белковые компоненты. Эти процессы идут после деления клетки, при восстановительных процессах после повреждения, а также при гипертрофии клетки.

Органеллы (органоиды) общего значения - мембранного строения

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) представляет собой совокупность вакуолей, плоских мембранных мешков или трубчатых образований, создающих трехмерную мембранную сеть. В состав сети входят *гранулярные и агранулярные* участки, которые могут чередоваться.

Гранулярная эндоплазматическая сеть на ультратонких срезах представлена замкнутыми мембранами, которые на сечениях образуют уплощенные мешки, цистерны, трубочки.

Диаметр цистерн значительно варьирует и в зависимости от функциональной активности клетки колеблется от 20 нм до несколько микрометров. Отличительной чертой мембран гранулярной эндоплазматической сети является то, что они со стороны гиалоплазмы покрыты многочисленными рибосомами (рис. 4).

Гранулярная эндоплазматическая сеть имеет разное строение. Для малоспециализированных клеток или для клеток с низкой метаболической активностью характерно наличие редких и разрозненных цистерн. Если возникают локальные скопления гранулярной эндоплазматической сети, то это свидетельствует об активном синтезе секреторных белков. Так, в клетках печени и некоторых нервных клетках гранулярная эндоплазматическая сеть собрана в отдельные зоны. В клетках поджелудочной железы гранулярная эндоплазмати-

ческая сеть в виде плотно упакованных друг около друга мембранных цистерн занимает базальную и околоядерную зоны клетки. Рибосомы, связанные с мембранами эндоплазматической сети, участвуют в синтезе белков, выводимых из данной клетки («экспортируемые» белки). Кроме того, гранулярная эндоплазматическая сеть принимает участие в синтезе белков - ферментов, необходимых для организации внутриклеточного метаболизма, а также используемых для внутриклеточного пищеварения.

Белки, накапливающиеся в полостях эндоплазматической сети, могут, минуя гиалоплазму, транспортироваться в вакуоли комплекса Гольджи, где они модифицируются и входят в состав либо лизосом, либо секреторных гранул, содержимое которых остается изолированным от гиалоплазмы мембраной. Внутри канальцев или вакуолей гранулярной эндоплазматической сети происходит модификация белков, например, связывание их с сахарами (первичное гликозилирование).

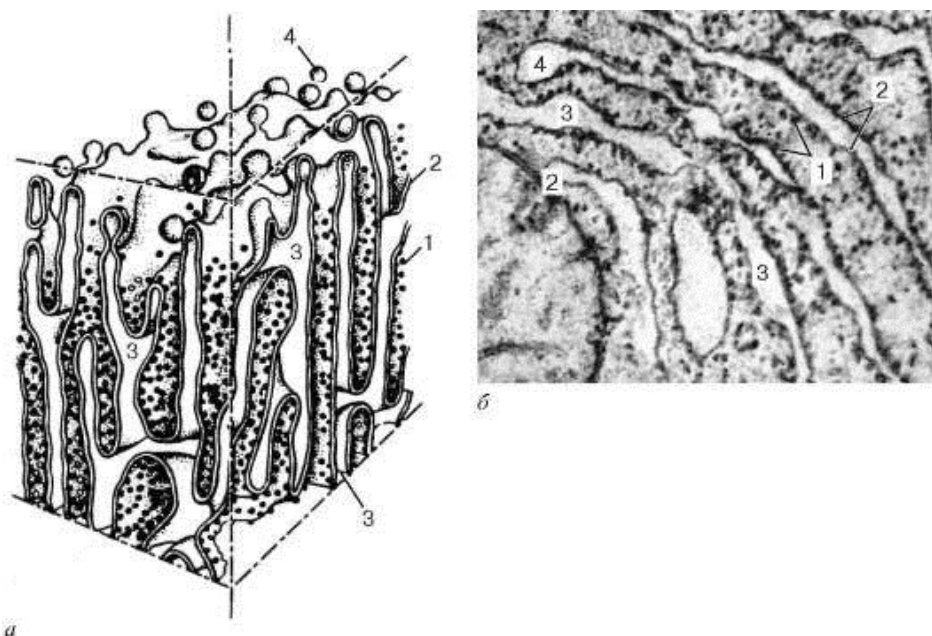


Рис. 4. Строение гранулярной эндоплазматической сети:
а - схема; *б* - электронная микрофотография участка среза эпителиальной клетки печени. 1 - рибосомы; 2 - пластинки; 3 - внутренние полости цистерн; 4 - отщепляющиеся мембранные пузырьки, лишенные рибосом

В гранулярной эндоплазматической сети на ее рибосомах происходит синтез мембранных интегральных белков, которые встраиваются в толщу мембраны. Здесь же со стороны гиалоплазмы идет синтез липидов и их встраивание в мембрану. В результате этих двух процессов наращиваются сами мембраны эндоплазматической сети и другие компоненты вакуоляр-ной системы клетки.

Итак, роль гранулярной эндоплазматической сети заключается в синтезе на ее рибосомах экспортируемых белков, в их изоляции от содержимого гиалоплазмы внутри мембранных полостей, в транспорте этих белков в другие участки клетки, в химической модификации таких белков и в их локальной конденсации, а также в синтезе структурных компонентов клеточных мембран.

Агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть также представлена мембранами, образующими мелкие вакуоли, трубки, каналы, которые могут ветвиться, сливаться друг с другом. В отличие от гранулярной эндоплазматической сети на мембранах гладкой эндоплазматической сети нет рибосом. Диаметр вакуолей и каналов гладкой эндоплазматической сети обычно около 50-100 нм. Гладкая эндоплазматическая сеть возникает и развивается на основе гранулярной эндоплазматической сети. В отдельных участках гранулярной эндоплазматической сети образуются новые липопротеидные мембранные участки, лишенные рибосом. Эти участки могут разрастаться, отщепляться от гранулярных мембран и функционировать как самостоятельная вакуолярная система.

Деятельность гладкой эндоплазматической сети связана с метаболизмом липидов и некоторых внутриклеточных полисахаридов. Гладкая эндоплазматическая сеть участвует в заключительных этапах синтеза липидов. Она сильно развита в клетках, секретирующих стероиды, например, в эндокрин-

ных клетках коркового вещества надпочечников, в эпителиальных клетках извитых семенных канальцев.

Тесная топографическая связь гладкой эндоплазматической сети с отложениями гликогена (запасной внутриклеточный полисахарид животных) в гиалоплазме различных клеток (клетки печени, мышечные волокна) указывает на ее возможное участие в метаболизме углеводов.

Очень важна роль гладкой эндоплазматической сети в дезактивации различных вредных для организма веществ за счет их окисления с помощью ряда специальных ферментов. Особенно четко она проявляется в клетках печени. Так, при некоторых отравлениях в клетках печени появляются ацидофильные зоны (не содержащие РНК), сплошь заполненные гладким эндоплазматическим ретикулумом.

Комплекс Гольджи (пластинчатый комплекс) был открыт в 1898 г. К. Гольджи. Автор, используя свойства связывания тяжелых металлов (осмия или серебра) с клеточными структурами, выявил в нервных клетках сетчатые образования, которые он назвал внутренним сетчатым аппаратом. В дальнейшем его стали называть *аппаратом*, или *комплексом Гольджи*. Подобные структуры затем были описаны во всех клетках эукариот.

При рассмотрении в электронном микроскопе комплекс Гольджи представлен мембранными структурами, собранными вместе в небольших зонах (рис. 5).

Отдельная зона скопления этих мембран называется *диктиосомой (стопкой Гольджи)*. Таких зон в клетке может быть несколько. В диктиосоме плотно друг к другу (на расстоянии 20-25 нм) расположены 5-10 плоских *цистерн*, между которыми находятся тонкие прослойки гиалоплазмы. Каждая цистерна имеет переменную толщину: в центре ее мембраны могут быть сближены (до 25 нм), а на периферии иметь расширения - ампулы, ширина которых непостоянна. Кроме плотно расположенных плоских цистерн, в зоне ком-

плекса Гольджи наблюдается множество мелких пузырьков (*везикул*), которые встречаются, главным образом, в его периферических участках. Иногда они отшнуровываются от ампулярных расширений на краях плоских цистерн. В зоне диктиосомы различают проксимальную и дистальную поверхности. В секретирующих клетках обычно комплекс Гольджи поляризован: его проксимальная поверхность обращена к ядру, в то время как дистальная - к поверхности клетки.

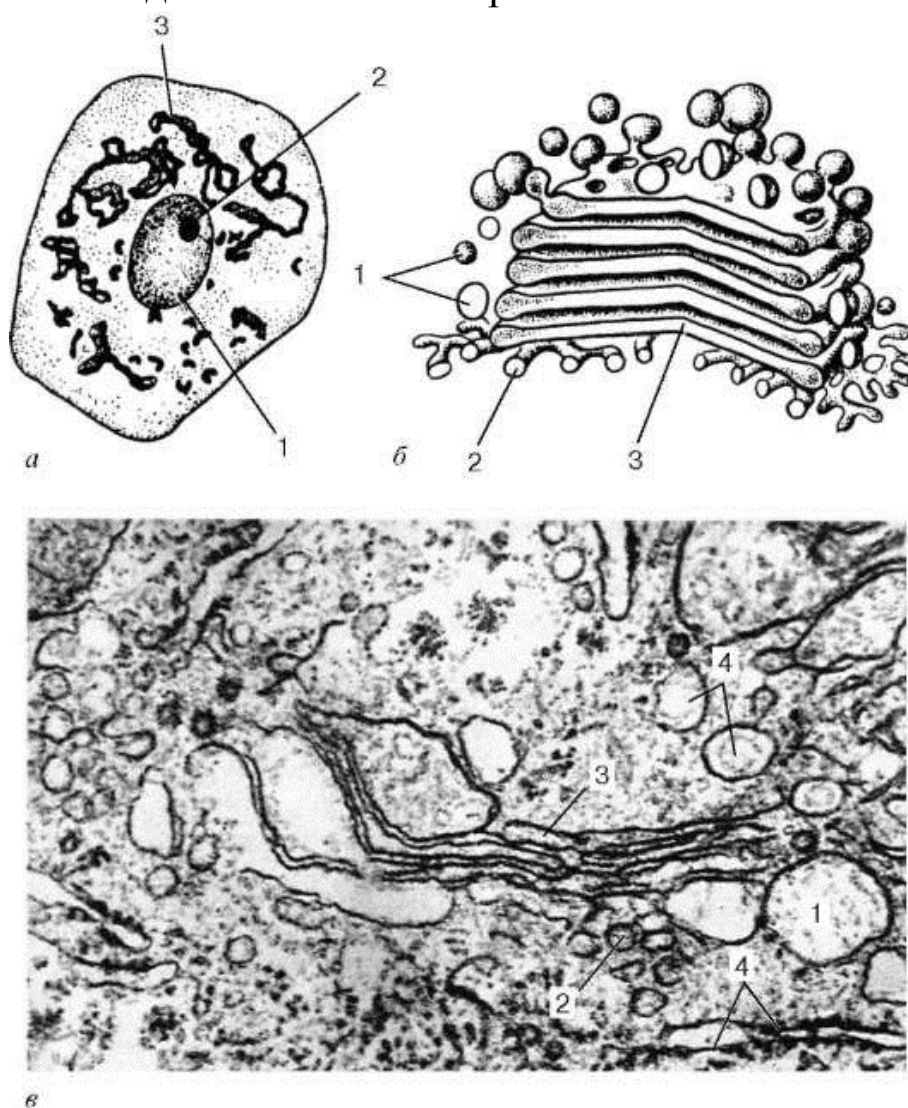


Рис. 5. Комплекс Гольджи:

- а* - нервная клетка спинного мозга, импрегнация серебром по методу Гольджи: 1 - ядро; 2 - ядрышко; 3 - комплекс Гольджи; *б* - схема ультрамикроскопического строения (трехмерная реконструкция); *в* - комплекс Гольджи на ультратонком срезе (печеночная клетка): 1 - пузырьки; 2 - трубочки; 3 - уплощенные мешочки (цистерны); 4 - фрагменты гранулярной эндоплазматической сети

В клетках отдельные диктиосомы могут быть связаны друг с другом системой везикул и цистерн, примыкающих к дистальной поверхности, так что образуется рыхлая трехмерная сеть, выявляемая в световом и электронном микроскопах.

Комплекс Гольджи участвует в сегрегации и накоплении продуктов, синтезированных в эндоплазматической сети, в их химической перестройке, созревании; в его цистернах происходят синтез полисахаридов, их комплексообразование с белками, что приводит к образованию пептидогликанов. С помощью комплекса Гольджи осуществляется процесс выведения готовых секретов за пределы секреторной клетки.

Кроме того, комплекс Гольджи обеспечивает формирование лизосом. Мембраны комплекса образуются путем отщепления мелких вакуолей от гранулярного эндоплазматического ретикула. Эти вакуоли поступают в проксимальный отдел комплекса Гольджи, где и сливаются с его мембранами. Следовательно, в комплекс Гольджи поступают новые порции мембран и продуктов, синтезированных в гранулярном эндоплазматическом ретикуле. В мембранных цистернах комплекса Гольджи происходят вторичные изменения в структуре белков, синтезированных в гранулярном эндоплазматическом ретикуле. Эти изменения (модификации) связаны с перестройкой олигосахаридных цепочек синтезированных гликопротеидов. Внутри полостей комплекса Гольджи с помощью различных ферментов по-разному модифицируются лизосомные белки и белки секретов: происходит последовательная замена и наращивание олигосахаридных цепочек. Модифицирующиеся белки переходят от цистерны проксимальной цис-поверхности в цистерны дистальной поверхности путем эстафетного переноса мелких вакуолей, содержащих транспортируемый белок.

В цистернах дистальной поверхности происходит сортировка белков: на внутренних поверхностях мембран ци-

стерн располагаются рецепторы, узнающие или секреторные белки, или белки, входящие в состав лизосом (гидролазы). В результате от цистерн дистальной поверхности дик-тиосом отщепляются два типа мелких вакуолей: а) содержащие гидролазы - лизосомы (первичные); б) секреторные белки.

Секреторная функция комплекса Гольджи заключается в том, что синтезированный на рибосомах белок, накапливающийся внутри цистерн эндоплазматической сети, транспортируется далее в вакуоли комплекса Гольджи (рис.6).

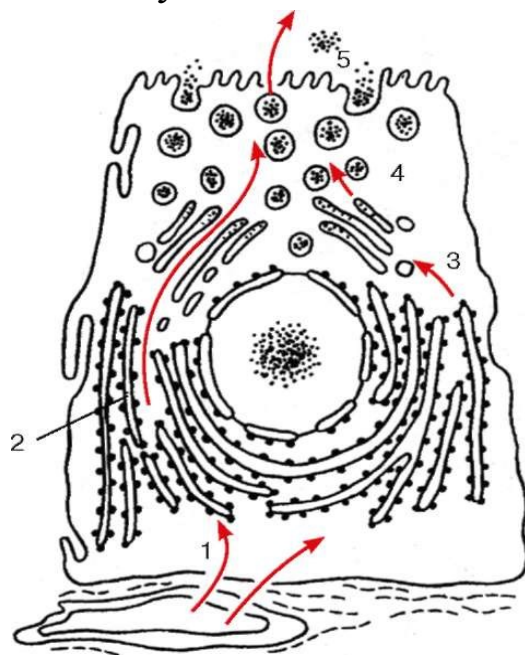


Рис. 6. Участие клеточных структур в белковой секреции (схема):
 1 - поступление аминокислот из гемокапилляра к рибосомам гранулярной эндоплазматической сети; 2 - синтез и сегрегация белков;
 3 - переход белков в вакуоли комплекса Гольджи; 4 - отщепление от комплекса Гольджи пузырьков с секреторными продуктами;
 5 - выход секрета из клетки

Затем накопленный белок может конденсироваться, образуя секреторные белковые продукты (как это, например, наблюдается в поджелудочной, молочной и других железах). От ампулярных расширений цистерн комплекса Гольджи отщепляются пузырьки, содержащие эти белки. В дальнейшем они могут сливаться друг с другом и эндосомами и увеличиваться в размерах, образуя *секреторные гранулы*. После этого секреторные гранулы начинают двигаться к поверхности

клетки, соприкасаются с плазмолеммой, с которой сливаются их собственные мембраны, и таким образом содержимое гранул оказывается за пределами клетки. Морфологически этот процесс называется экстружией (выбрасывание, экзоцитоз) и напоминает пиноцитоз только с обратной последовательностью стадий.

Нужно отметить, что с самого момента образования до выведения из клеток, секретируемые продукты отделены мембраной от гиалоплазмы. Следовательно, мембраны комплекса Гольджи выполняют сегрегирующую роль при образовании клеточных секретов. В вакуолях комплекса Гольджи иногда происходят накопление ресинтезированных молекул липидов и образование сложных белков - липопротеидов, которые могут транспортироваться вакуолями за пределы клетки. Вакуоли комплекса Гольджи дают начало лизосомам.

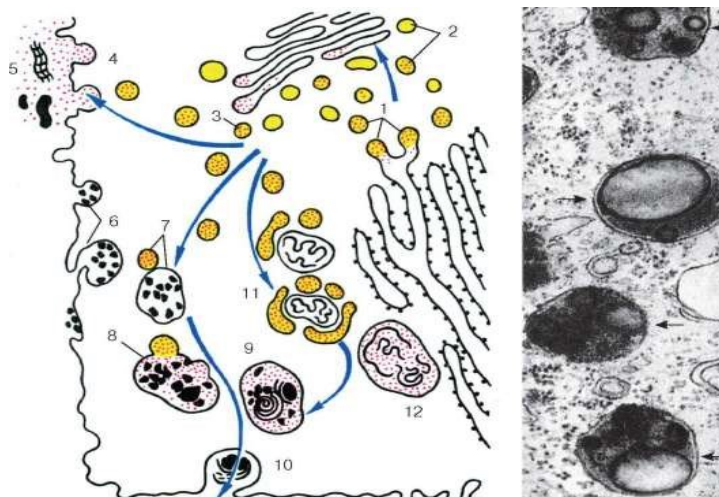


Рис.7. Строение лизосом

а - схема участия структур клетки в образовании лизосом и во внутриклеточном пищеварении: 1 - образование из гранулярной эндоплазматической сети мелких пузырьков, содержащих гидролитические ферменты; 2 - перенос ферментов в комплекс Гольджи; 3 - образование первичных лизосом; 4 - выделение и использование (5) гидролаз при внеклеточном расщеплении; 6 - эндоцитозные пузырьки; 7 - слияние первичных лизосом и эндоцитозных пузырьков; 8 - образование вторичных лизосом; 9 - телолизосомы; 10 - экскреция остаточных телец; 11 - слияние первичных лизосом с разрушающимися структурами клетки; 12 - аутофаголизосома; б - электронная микрофотография среза гетерофаголизосом (обозначены стрелками)

Лизосомы – это разнообразный класс вакуолей размером 0,2- 0,4 мкм, ограниченных одиночной мембраной. Характерным признаком лизосом является наличие в них гидролитических ферментов - гидролаз (протеиназы, нуклеазы, фосфатазы, липазы и др.), расщепляющих различные биополимеры при кислом значении рН.

Кроме собственно лизосом (первичных) различают аутофаголизосомы, или гетеролизосомы (вторичные лизосомы), и телолизосомы (остаточные тельца) (рис.7).

Разнообразие морфологии лизосом объясняется тем, что эти частицы участвуют в процессах внутриклеточного переваривания, образуя сложные пищеварительные вакуоли как экзогенного (внеклеточного), так и эндогенного (внутриклеточного) происхождения.

Лизосомы (первичные) представляют собой мелкие мембранные пузырьки размером около 0,2-0,5 мкм, заполненные бесструктурным веществом, содержащим гидролазы, в том числе активную кислую фосфатазу, которая является маркерным ферментом для лизосом. Эти мелкие пузырьки практически очень трудно отличить от мелких везикул на периферии зоны комплекса Гольджи, которые также содержат кислую фосфатазу. Местом ее синтеза является гранулярная эндоплазматическая сеть. Затем этот фермент появляется в цистернах проксимальной поверхности диктиосомы, а затем в мелких везикулах по периферии диктиосомы и, наконец, в лизосомах. Таким образом, весь путь образования лизосом очень сходен с образованием секреторных (зимогенных) гранул в клетках поджелудочной железы, за исключением последнего этапа.

Гетерофаголизосомы (вторичные лизосомы), или внутриклеточные пищеварительные вакуоли, формируются при слиянии лизосом с фагоцитарными или пиноцитозными вакуолями.

Если происходит слияние лизосомы с измененными органеллами самой клетки, то такая структура называется *аутофаголизосома*. При этом ферменты лизосомы получают доступ к субстратам, которые они и начинают расщеплять. Вещества, попавшие в состав гетероили аутофаголизосом (вторичных лизосом), расщепляются гидролазами до мономеров, которые транспортируются через мембрану лизосомы в гиалоплазму, где они реутилизируются, т. е. включаются в различные обменные процессы.

Однако расщепление, переваривание макромолекул лизосомой может идти в ряде клеток не до конца. В этом случае в вакуолях лизосом накапливаются непереваренные продукты. Такая органелла носит название *телолизосома*, или *остаточное тельце*.

Остаточные тельца содержат меньше гидролитических ферментов, в них происходит уплотнение содержимого, его перестройка. Часто в остаточных тельцах наблюдается вторичная структуризация неперевариваемых липидов, которые образуют слоистые структуры. Там же откладываются пигментные вещества. Например, у человека при старении организма в клетках мозга, печени и в мышечных волокнах в телолизосомах происходит отложение «пигмента старения» - *липофусцина*.

При участии лизосом (аутофаголизосом) может происходить модификация продуктов, которые синтезированы самой клеткой. Так, с помощью лизосомальных ферментов в клетках щитовидной железы гидролизуются тиреоглобулин, что приводит к образованию тиреоидных гормонов, которые затем выводятся в кровеносное русло путем экзоцитоза.

В *аутофаголизосомах* обнаруживаются фрагменты или даже целые цито-плазматические структуры, например мито-

хондрии, элементы эндоплазматической сети, рибосомы, гранулы гликогена и другие, что является доказательством их определяющей роли в процессах внутриклеточного пищеварения.

Пероксисомы – в клетках тканей животных – это небольшие (размером 0,3-1,5 мкм) овальной формы тельца, ограниченные мембраной, содержащие гранулярный матрикс, в центре которого часто видны кристаллоподобные структуры, состоящие из фибрилл и трубок (сердцевина). Пероксисомы особенно характерны для клеток печени, почек. Во фракции пероксисом обнаруживаются ферменты окисления аминокислот, при работе которых образуется перекись водорода, а также является фермент каталаза, разрушающий ее. Каталаза пероксисом играет важную защитную роль, так как H_2O_2 является токсичным веществом для клетки.

Таким образом, одномембранные органеллы клетки, составляющие вакуолярную систему, обеспечивают синтез и транспорт внутриклеточных биополимеров, продуктов секреции, выводимых из клетки, что сопровождается биосинтезом всех мембран этой системы. Лизосомы и пероксисомы участвуют в деградации экзогенных и эндогенных субстратов клетки.

Митохондрии – энергетическая система клетки, органеллы синтеза АТФ. Их основная функция связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии для синтеза молекул АТФ. Исходя из этого, митохондрии часто называют энергетическими станциями клетки, или органеллами клеточного дыхания.

Термин «митохондрия» был введен Бенда в 1897 г. для обозначения зернистых и нитчатых структур в цитоплазме

разных клеток. Митохондрии можно наблюдать в живых клетках, так как они обладают достаточно высокой плотностью. Форма и размеры митохондрий животных клеток разнообразны, но в среднем толщина их около 0,5 мкм, а длина - от 1 до 10 мкм. Подсчеты показывают, что количество их в клетках сильно варьирует - от единичных элементов до сотен. Так, в клетке печени они составляют более 20 % общего объема цитоплазмы и содержат около 30-35 % общего количества белка в клетке. Площадь поверхности всех митохондрий печеночной клетки в 4-5 раз больше поверхности ее плазматической мембраны.

Во многих случаях отдельные митохондрии могут иметь гигантские размеры и представлять собой разветвленную сеть - митохондриальный ретикулум. Так, например, в скелетных мышцах митохондриальный ретикулум представлен множеством разветвленных и гигантских митохондриальных тяжей. Гигантские разветвленные митохондрии встречаются в клетках проксимальных отделов нефронов и др.

Обычно митохондрии скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где возникает потребность в АТФ. Так, в сердечной мышце митохондрии находятся вблизи миофибрилл. В сперматозоидах митохондрии образуют спиральный футляр вокруг оси жгутика и т. п. Увеличение числа митохондрий в клетках происходит путем деления, или почкования, исходных митохондрий. Митохондрии ограничены двумя мембранами толщиной около 7 нм (рис. 8).

Наружная митохондриальная мембрана отделяет их от гиалоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры и замкнута, так что представляет собой мембранный мешок. Внешнюю мембрану от внутренней отделяет межмембранное пространство шириной около 10-20 нм.

Внутренняя митохондриальная мембрана ограничивает собственно внутреннее содержимое митохондрии, ее *матрикс*. Характерной чертой внутренних мембран митохондрий является их способность образовывать многочисленные выпячивания внутрь митохондрий. Такие выпячивания чаще всего имеют вид плоских гребней, или *крист*.

Матрикс митохондрий имеет тонкозернистое строение, в нем иногда выявляются тонкие нити (толщиной около 2-3 нм) и гранулы размером около 15-20 нм. Нити матрикса митохондрий представляют собой молекулы ДНК, а мелкие гранулы - митохондриальные рибосомы.

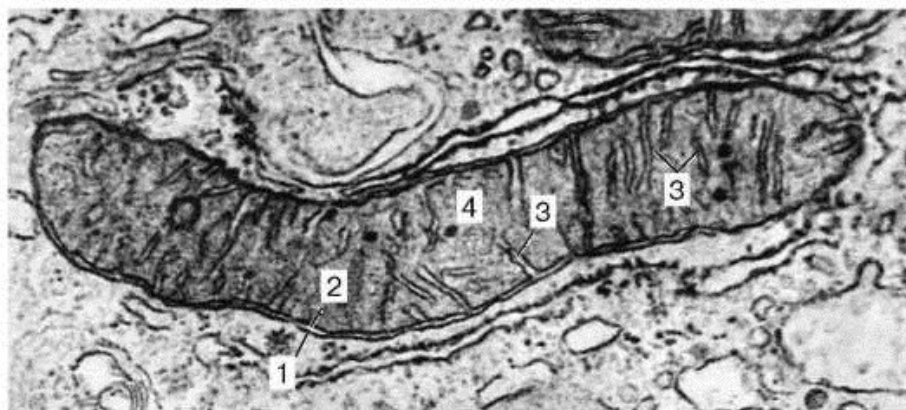
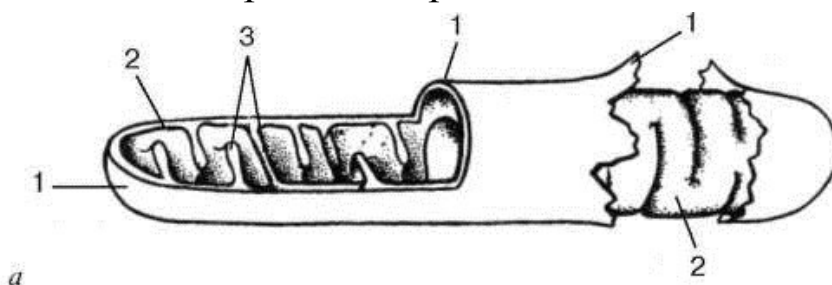


Рис.8. Ультрамикроскопическое строение митохондрии:
 а - схема; б - электронная микрофотография среза митохондрии печеночной клетки. 1 - наружная митохондриальная мембрана;
 2 - внутренняя митохондриальная мембрана; 3 - кристы;
 4 - митохондриальный матрикс

Основная функция митохондрий – синтез АТФ, происходящий в результате процессов окисления органических субстратов и фосфорилирования аденозиндифосфата (АДФ).

Начальные этапы этих сложных процессов совершаются в гиалоплазме. Здесь происходит первичное окисление субстратов (например, сахаров) до пировиноградной кислоты (пирувата) с одновременным синтезом небольшого количества АТФ. Эти процессы совершаются в отсутствие кислорода (анаэробное окисление, гликолиз). Все последующие этапы выработки энергии - аэробное окисление и синтез основной массы АТФ - осуществляются с потреблением кислорода и локализуются внутри митохондрий. При этом происходит дальнейшее окисление пирувата и других субстратов энергетического обмена с выделением CO_2 и переносом протонов на их акцепторы. Эти реакции осуществляются с помощью ряда ферментов так называемого цикла трикарбоновых кислот, которые локализованы в матриксе митохондрии.

В мембранах крист митохондрии располагаются системы дальнейшего переноса электронов и сопряженного с ним фосфорилирования АДФ (окислительное фосфорилирование). При этом происходит перенос электронов от одного белка-акцептора электронов к другому и, наконец, связывание их с кислородом, вследствие чего образуется вода. Одновременно с этим часть энергии, выделяемой при таком окислении в цепи переноса электронов, запасается в виде макроэргической связи при фосфорилировании АДФ, что приводит к образованию большого числа молекул АТФ – основного внутриклеточного энергетического эквивалента. Именно на мембранах крист митохондрии происходит процесс окислительного фосфорилирования с помощью расположенных здесь белков цепи окисления и фермента фосфорилирования АДФ, АТФ-синтетазы.

Выявлено, что в матриксе митохондрии локализуется автономная система митохондриального белкового синтеза.

Она представлена молекулами ДНК, свободными от гистонов, что сближает их с ДНК бактериальных клеток. На этих ДНК происходит синтез молекул РНК разных типов: информационных, трансферных (транспортных) и рибосомных. В матриксе митохондрий наблюдается образование рибосом, отличных от рибосом цитоплазмы. Эти рибосомы участвуют в синтезе ряда митохондриальных белков, не кодируемых ядром. Однако такая система белкового синтеза не обеспечивает всех функций митохондрии, поэтому автономию митохондрий можно считать ограниченной, относительной. Малые размеры молекул митохондриальных ДНК не могут определить синтез всех белков митохондрий. Показано, что подавляющее большинство белков митохондрий находится под генетическим контролем клеточного ядра и синтезируется в цитоплазме. Митохондриальная ДНК кодирует лишь 13 митохондриальных белков, которые локализованы в мембранах и представляют собой структурные белки, ответственные за правильную интеграцию в митохондриальных мембранах отдельных функциональных белковых комплексов.

Митохондрии в клетках могут увеличиваться в размерах и числе. В последнем случае происходит деление перетяжкой или фрагментация исходных крупных митохондрий на более мелкие, которые, в свою очередь, могут расти и снова делиться. Митохондрии очень чувствительны к изменениям проницаемости мембран, что может приводить к их обратному набуханию.

Органеллы (органоиды) общего значения немембранного строения

Рибосомы – элементарные аппараты синтеза белковых, полипептидных молекул – обнаруживаются во всех клетках (рис. 9). Рибосомы – это сложные рибонуклеопротеиды, в со-

став которых входят белки и молекулы рибосомальных РНК (рРНК) примерно в равных весовых отношениях. Размер функционирующей рибосомы эукариотических клеток 25х20х20 нм. Такая рибосома состоит из большой и малой субъединиц. Каждая из субъединиц построена из рибонуклеопротеидного тяжа, где рРНК взаимодействует с разными белками и образует тело рибосомы.

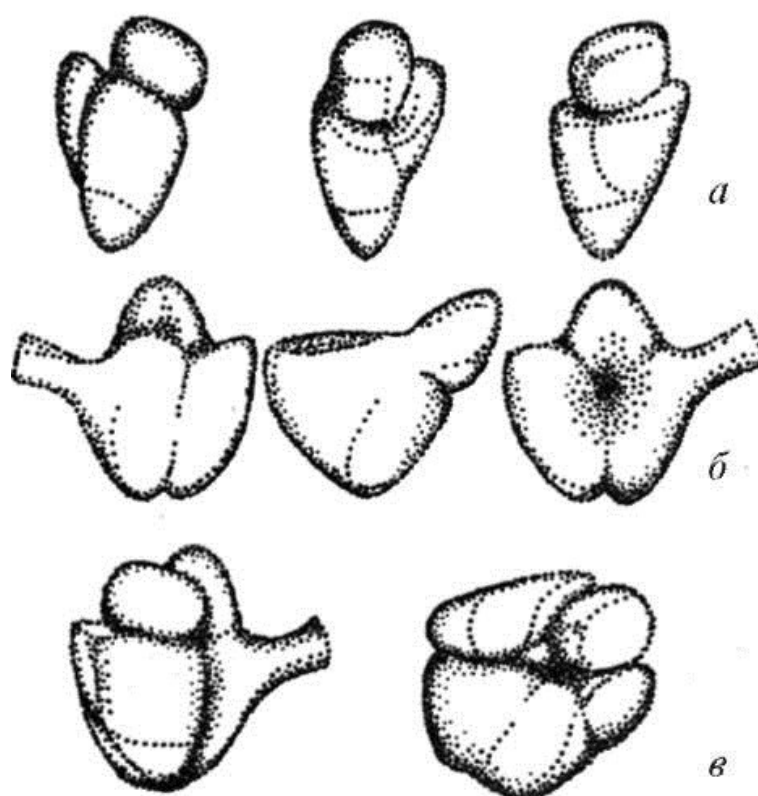


Рис. 9. Строение рибосом:
а - малая субъединица; *б* – большая субъединица;
в - полная рибосома

Различают единичные рибосомы и комплексы рибосом (полисомы). Рибосомы могут располагаться свободно в гиалоплазме или быть связанными с мембранами эндоплазматической сети. В малоспециализированных и быстрорастущих клетках в основном обнаруживаются свободные рибосомы. В специализированных клетках рибосомы располагаются в составе гранулярной эндоплазматической сети. Синтетическая деятельность свободных рибосом направлена в основном на

собственные нужды клетки. Связанные рибосомы обеспечивают синтез белков «на экспорт», т. е. на обеспечение нужд организма. Содержание РНК и соответственно степень белковых синтезов коррелируют с интенсивностью базофилии цитоплазмы, т. е. со способностью окрашиваться основными красителями.

Клеточный центр (центросома) – состоит из *центриолей* и связанных с ними микротрубочек - *центросферы*. Термин «центриоли» был предложен Т. Бовери в 1895 г. для обозначения очень мелких телец, размер которых находится на границе разрешающей способности светового микроскопа. В некоторых объектах удавалось видеть, что мелкие плотные тельца - *центриоли* окружены зоной более светлой цитоплазмы, от которой радиально отходят тонкие фибриллы. Эти органеллы в делящихся клетках принимают участие в формировании веретена деления и располагаются на его полюсах. В неделящихся клетках центриоли часто определяют полярность клеток эпителия и располагаются вблизи комплекса Гольджи.

Тонкое строение центриолей удалось изучить только с помощью электронного микроскопа. Основой строения центриоли являются расположенные по окружности *9 триплетов микротрубочек*, образующих таким образом полый цилиндр. Его диаметр составляет около 0,2 мкм, а длина - 0,3- 0,5 мкм (хотя встречаются центриоли, достигающие в длину нескольких микрометров) (рис. 10).

Системы микротрубочек центриоли можно описать формулой: $(9 \times 3) + 0$, подчеркивая отсутствие микротрубочек в ее центральной части.

Обычно в интерфазных клетках присутствуют две центриоли – рядом друг с другом, образующие диплосому. В диплосоме центриоли располагаются под прямым углом по отношению друг к другу. Из двух центриолей различают материнскую и дочернюю. Обе центриоли сближены, конец до-

черней центриоли направлен к поверхности материнской центриоли.

Вокруг каждой центриоли расположен бесструктурный, или тонковолокнистый, матрикс. Часто можно обнаружить несколько дополнительных структур, связанных с центриолями: спутники (*сателлиты*), фокусы схождения микротрубочек, дополнительные микротрубочки, образующие особую зону - *центросферу вокруг центриоли*.

При подготовке клеток к митотическому делению происходит удвоение центриолей. Этот процесс у различных объектов осуществляется в разное время - в течение синтеза ДНК или после него. Он заключается в том, что две центриоли в диплосоме расходятся, и около каждой из них возникает заново по одной новой дочерней, так что в клетке перед делением обнаруживаются две диплосомы, т. е. четыре попарно связанные центриоли. Этот способ увеличения числа центриолей был назван дупликацией. Увеличение числа центриолей не связано с их делением, почкованием или фрагментацией, а происходит путем образования зачатка, процентриоли, вблизи и перпендикулярно к исходной центриоли.

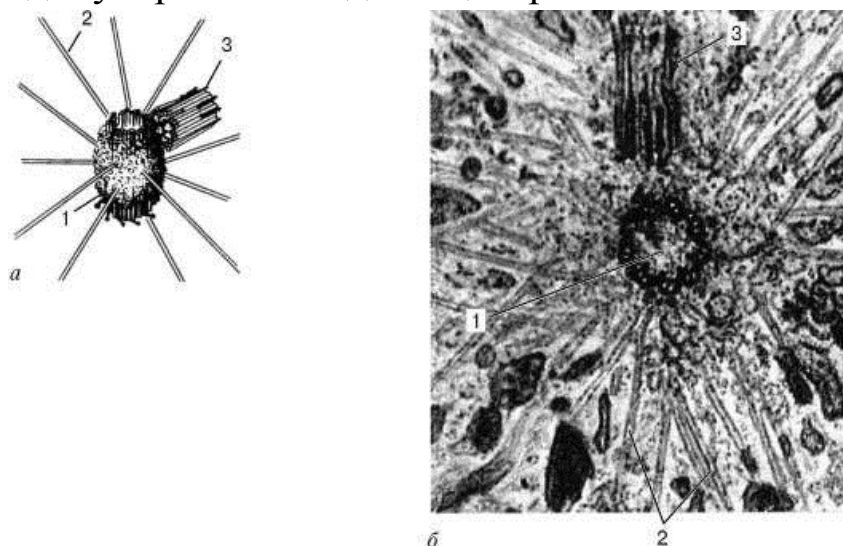


Рис. 10. Строение клеточного центра в полюсе митотического веретена клетки: *а* - схема; *б* - электронная микрофотография. 1 - активная материнская центриоль, окруженная тонкофибриллярным матриксом, от которого отходят микротрубочки полярной лучистости (2); 3 - неактивная дочерняя центриоль

Центриоли участвуют в индукции полимеризации тубулина при образовании микротрубочек в интерфазе. Перед митозом центриоль является центром полимеризации микротрубочек веретена клеточного деления. Центриоль - центр роста микротрубочек аксонемы, ресничек или жгутиков. Наконец, она сама индуцирует полимеризацию тубулинов новой процентриоли, возникающей при ее дупликации.

Цитоскелет – опорно-двигательная система клетки, включающая немембранные белковые нитчатые органеллы, выполняющие как каркасную, так и двигательную функции в клетке. Эти структуры являются динамическими образованиями, они могут быстро возникать в результате полимеризации их элементарных молекул и так же быстро разбираться, исчезать при деполимеризации. К этой системе относятся фибриллярные структуры и микротрубочки.

Фибриллярные структуры цитоплазмы. К фибриллярным компонентам цитоплазмы эукариотических клеток относятся *микрофиламенты*, толщиной 5-7 нм и так называемые *промежуточные филаменты* толщиной около 10 нм (рис. 11).

Микрофиламенты встречаются практически во всех типах клеток. Они располагаются в кортикальном слое цитоплазмы, непосредственно под плазмолеммой, пучками или слоями. Их можно видеть в псевдоподиях амёб или в движущихся отростках фибробластов, в микроворсинках кишечного эпителия. Микрофиламенты часто образуют пучки, направляющиеся в клеточные отростки.

С помощью иммунофлюоресцентных методов показано, что в состав микрофиламентов кортикального слоя и пучков входят белки: актин, миозин, тропомиозин, альфа-актинин. Следовательно, микрофиламенты не что иное, как внутри-

клеточный сократительный аппарат, обеспечивающий не только подвижность клеток при активном амебоидном их перемещении, но, вероятно, и большинство внутриклеточных движений, таких как токи цитоплазмы, движение вакуолей, митохондрий, деление клетки. Кроме того, актиновые микрофиламенты играют и каркасную роль. Соединяясь с рядом стабилизирующих белков, они могут образовывать временные или постоянные (как в микроворсинках кишечного эпителия) пучки или сети, играющие большую роль в структурировании цитоплазмы.

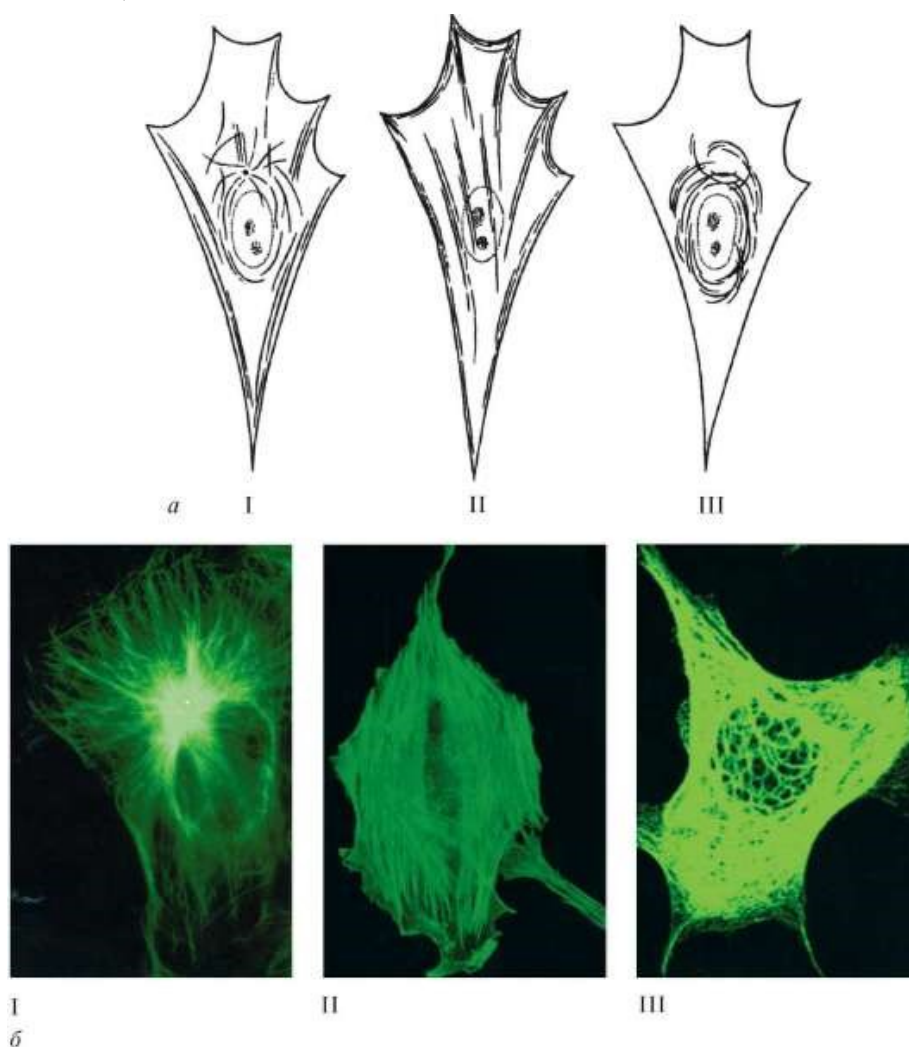


Рис. 11. Микрофиламенты и микротрубочки: *а* - схема;
б - микрофотографии (иммунофлюоресцентный анализ);
 бI - микротрубочки в культуре клеток фибробластов мыши (тубулин);
 бII - актиновые микрофиламенты в культуре клеток; бIII - промежуточные филаменты в культуре клеток эмбриональной почки свиньи

Промежуточные филаменты. Это тонкие (10 нм) неветвящиеся, часто располагающиеся пучками нити. Характерно, что в клетках разных тканей их белковый состав различен. Например, в эпителии кожного типа в состав промежуточных филаментов входит кератин. Пучки кератиновых промежуточных филаментов в эпителиальных клетках образуют тонофиламенты, которые подходят к десмосомам. В состав промежуточных филаментов клеток, производных мезенхимы (например, фибробластов), входит другой белок - виментин; в мышечных клетках обнаруживается десмин; в нервных клетках в состав нейрофиламентов также входит особый белок. Роль промежуточных микрофиламентов, скорее всего, опорно-каркасная; эти фибриллярные структуры не так лабильны, как микротрубочки и микро-филаменты.

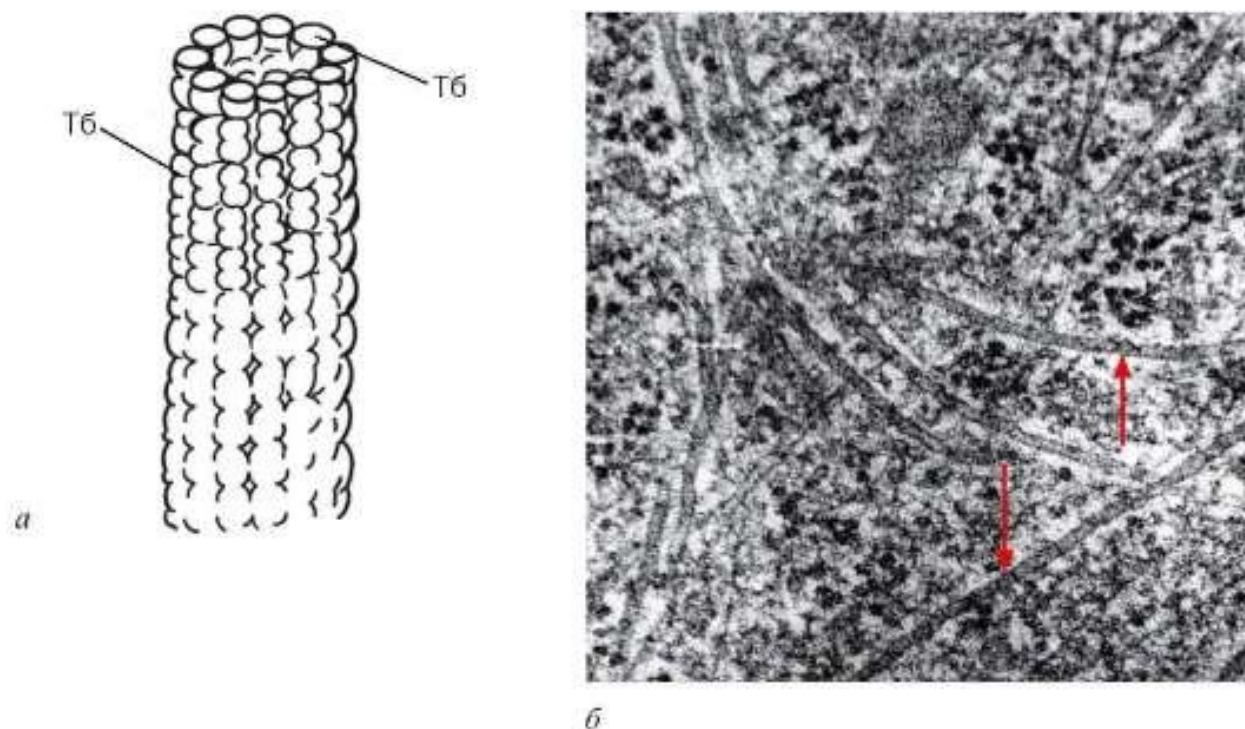


Рис. 12. Строение микротрубочек: *а* - Тб-субъединица, тубулин в составе микротрубочек; *б* - микротрубочки в цитоплазме клетки (стрелки)

В клинике с помощью иммуноморфологических методов тканевое происхождение тех или иных опухолей опреде-

ляется именно по белкам их промежуточных филаментов. Это очень важно для диагностики и правильного выбора типа химиотерапевтических противоопухолевых препаратов.

Микротрубочки. В клетках микротрубочки принимают участие в создании ряда временных (*цитоскелет интерфазных клеток, веретено деления*) или постоянных (*центриоли, реснички, жгутики*) структур.

Микротрубочки представляют собой прямые, неветвящиеся длинные полые цилиндры (рис. 12). Их внешний диаметр составляет около 24 нм, внутренний просвет имеет ширину 15 нм, а толщина стенки - 5 нм. Стенка микротрубочек построена за счет плотно уложенных округлых субъединиц диаметром около 5 нм. В электронном микроскопе на поперечных сечениях микротрубочек видны большей частью 13 субъединиц, выстроенных в виде однослойного кольца. Микротрубочки, выделенные из разных источников (реснички простейших, клетки нервной ткани, веретено деления), имеют сходный состав и содержат белки - тубулины.

Очищенные тубулины способны при определенных условиях собираться в микротрубочки с такими же параметрами, какие характерны для микротрубочек внутри клеток. Добавление алкалоида колхицина предотвращает самосборку микротрубочек или приводит к разборке уже существующих. Деполимеризация тубулинов или торможение их полимеризации также вызывается понижением температуры, но после повышения температуры до 37 °С снова происходит самосборка микротрубочек. Деполимеризация тубулинов и исчезновение микротрубочек происходят и при действии на живую клетку колхицина или охлаждения.

Микротрубочки (цитоскелет) интерфазных клеток. Практически во всех эукариотических клетках в гиало-

плазме можно видеть длинные неветвящиеся микротрубочки. В больших количествах они обнаруживаются в цитоплазматических отростках нервных клеток, фибробластов и других изменяющих свою форму клеток. Одно из функциональных значений микротрубочек цитоплазмы заключается в создании эластичного, но одновременно устойчивого внутриклеточного каркаса (цитоскелета), необходимого для поддержания формы клетки.

При действии колхицина, вызывающего деполимеризацию тубулинов, сильно меняется форма клеток. Если отростчатую и плоскую клетку в культуре фибробластов обработать колхицином, то она теряет полярность и сжимается. Точно так же ведут себя другие клетки: колхицин прекращает рост клеток хрусталика, отростков нервных клеток.

Создавая внутриклеточный скелет, микротрубочки могут быть факторами ориентированного движения клетки в целом и ее внутриклеточных компонентов, задавать своим расположением векторы для направленных потоков разных веществ и для перемещения крупных структур. Разрушение микротрубочек колхицином нарушает транспорт веществ в аксонах нервных клеток, приводит к блокаде секреции и т. п.

В аксоне нервной клетки по интерфазным микротрубочкам, как по рельсам, могут передвигаться различные мелкие вакуоли, например синаптические пузырьки, содержащие нейромедиаторы, или митохондрии. Эти перемещения основываются на связи микротрубочек со специальными белками - транслокаторами (динеины и кинезины), которые, в свою очередь, связываются с транспортируемыми структурами. Микротрубочки являются составной частью *клеточного центра, ресничек и жгутиков*.

Реснички и жгутики. Это специальные органеллы движения. В световом микроскопе эти структуры выглядят как

тонкие выросты клетки. В основании *реснички* в цитоплазме видны хорошо красящиеся мелкие гранулы - *базальные тельца*. Длина ресничек составляет 5-10 мкм, а длина жгутиков может достигать 150 мкм.

Ресничка представляет собой тонкий цилиндрический вырост цитоплазмы с постоянным диаметром 300 нм. Этот вырост от основания до самой его верхушки покрыт плазматической мембраной. Внутри выроста расположена аксонема («осевая нить») – сложная структура, состоящая в основном из микротрубочек. Проксимальная часть реснички (*базальное тельце*) погружена в цитоплазму. Диаметры аксонемы и базального тельца одинаковы (около 200 нм).

Базальное тельце по своей структуре очень сходно с центриолью. Оно также состоит из 9 триплетов микротрубочек. Часто в основании реснички лежит пара базальных телец, располагающихся под прямым углом друг к другу, подобно диплосоме.

Аксонема в своем составе имеет 9 дублетов аксонемальных микротрубочек, образующих стенку цилиндра аксонемы и связанных друг с другом с помощью белковых выростов - «ручек». Кроме периферических дублетов микротрубочек, в центре аксонемы располагается пара центральных микротрубочек. В целом систему микротрубочек реснички описывают как $(9 \times 2) + 2$ в отличие от $(9 \times 3) + 0$ системы центриолей и базальных телец. Базальное тельце и аксонема структурно связаны друг с другом и составляют единое целое: два триплета микротрубочек базального тельца, расположенные у апикального полюса клетки под плазмолеммой, связываются с микротрубочками дублетов аксонемы.

Свободные клетки, имеющие реснички и жгутики, обладают способностью двигаться, а неподвижные клетки дви-

жением ресничек могут перемещать жидкость и корпускулярные частицы. При движении ресничек и жгутиков длина их не уменьшается, поэтому неправильно называть это движение сокращением. Траектория движения ресничек очень разнообразна. В различных клетках это движение может быть маятникообразным, крючкообразным или волнообразным.

Основной белок ресничек - тубулин - не способен к сокращению и укорочению. Движение ресничек осуществляется за счет активности белка динеина, локализованного в «динеиновых ручках» дублетов микротрубочек. Незначительные смещения дублетов микротрубочек относительно друг друга вызывают изгиб всей реснички. Если такое локальное смещение будет происходить вдоль жгутика, то возникает волнообразное его движение.

Дефекты ресничек могут приводить к различным видам патологии, например, к наследственному рецидивирующему бронхиту и хроническому синуситу, возникающим в результате нарушений функции ресничного эпителия воздухоносных путей и полостей.

Включения – необязательные компоненты клетки, возникающие и исчезающие в зависимости от метаболического состояния клеток. Различают трофические, секреторные, экскреторные и пигментные включения. К *трофическим* включениям относятся капельки нейтральных жиров, которые могут накапливаться в гиалоплазме. В случае недостатка субстратов для жизнедеятельности клетки эти капельки могут постепенно исчезать, включаясь в обменные процессы. Другим видом включений резервного характера является гликоген - полисахарид, откладывающийся также в гиалоплазме (рис. 13). Отложение запасных белковых гранул обычно связано с активностью эндоплазматической сети.

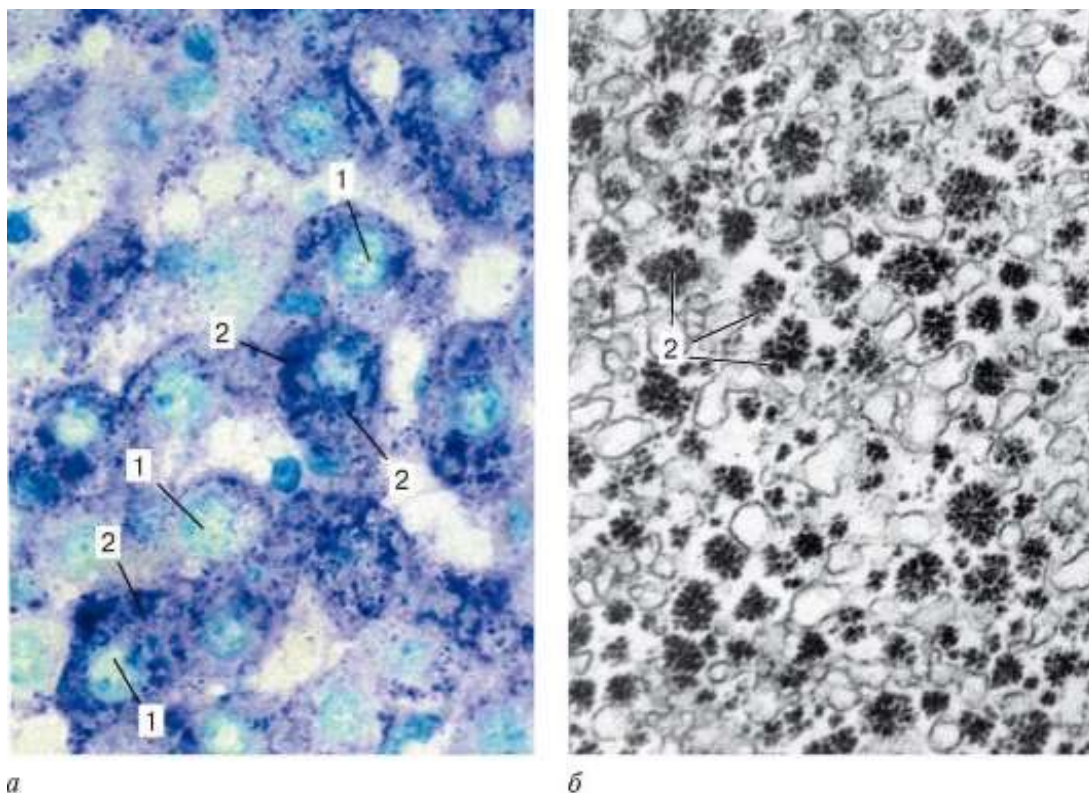


Рис. 13. Включения гликогена в клетках печени:
 а - окраска - ШИК-реакция: 1 - ядро; 2 - гликоген;
 б - электронная микрофотография: гликоген в клетках печени

Секреторные включения - обычно округлые образования различных размеров, содержащие биологически активные вещества, образующиеся в клетках в процессе синтетической деятельности.

Экскреторные включения не содержат каких-либо ферментов или других активных веществ. Обычно это продукты метаболизма, подлежащие удалению из клетки.

Пигментные включения могут быть экзогенными (каротин, пылевые частицы, красители и др.) и эндогенными (гемоглобин, гемосидерин, билирубин, меланин, липофусцин). Наличие их в клетках может изменять цвет ткани и органа временно или постоянно. Нередко пигментация ткани служит одним из диагностических признаков некоторых заболеваний человека или характеризует возрастные изменения тканей и др.

Ядро клетки

Ядро клетки - структура, обеспечивающая хранение и реализацию наследственной (генетической) информации, регуляцию синтеза белков.

Главными структурами, определяющими эти свойства, являются хромосомы, в ДНК которых содержится вся генетическая информация клеток. Хромосомы могут находиться в двух структурно-функциональных состояниях. В неделящихся, интерфазных клетках они находятся в различной степени деконденсации, или в рабочем состоянии, и представляют собой *хроматин* ядер интерфазных клеток. При делении клеток хроматин максимально уплотняется, конденсируется и образует собственно митотическую хромосому. Интерфазные хромосомы (хроматин) и митотические хромосомы представляют собой в химическом отношении идентичные образования.

Роль ядерных структур в жизнедеятельности клеток

Ядро обеспечивает две группы общих функций: а) хранение и передача генетической информации дочерним клеткам при делении; б) использование генетической информации в процессе синтеза белков.

Хранение и поддержание наследственной информации в виде неизменной структуры ДНК связаны с наличием так называемых репарационных ферментов, ликвидирующих спонтанные повреждения молекул ДНК. В ядре происходит воспроизведение, или репликация молекул ДНК, что дает возможность при митозе двум дочерним клеткам получить совершенно одинаковые в качественном и количественном отношении объемы генетической информации.

Другой группой клеточных процессов, обеспечиваемых активностью ядра, является создание собственно аппарата

белкового синтеза (рис. 14). Это не только синтез, транскрипция на молекулах ДНК разных информационных РНК (иРНК), но и транскрипция всех видов транспортных и рибосомных РНК (тРНК, рРНК). В ядре происходит также образование субъединиц рибосом путем комплексования синтезированных в ядрышке рРНК с рибосомными белками, которые синтезируются в цитоплазме и переносятся в ядро.

Таким образом, ядро является не толькоместилищем генетического материала, но и местом, где этот материал функционирует и воспроизводится. Вот почему нарушение любой из перечисленных выше функций ядра ведет к гибели клетки.

Структура и химический состав клеточного ядра

Ядро неделящейся (интерфазной) клетки обычно одно на клетку (хотя встречаются и многоядерные клетки). Ядро состоит из хроматина (хромосом), ядрышка, ядерного белкового остова (матрикса), нуклеоплазмы (кариоплазмы) и ядерной оболочки, отделяющей ядро от цитоплазмы (рис. 15). Электронно-микроскопически также различают перихроматиновые, меж-хроматиновые, интерхроматиновые гранулы и фибриллы.

Хроматин

При наблюдении живых или фиксированных клеток внутри ядра выявляются зоны плотного вещества, которые хорошо воспринимают разные красители, особенно основные. Благодаря такой способности хорошо окрашиваться этот компонент ядра получил название «хроматин» (от греч. *chroma* - цвет, краска). Такими же свойствами хроматина обладают и хромосомы, которые отчетливо видны как плотные окрашивающиеся тельца во время митотического деления клеток. В состав хроматина входит ДНК в комплексе с белками. В неделящихся (интерфазных) клетках хроматин,

выявляемый в световом микроскопе, может более или менее равномерно заполнять объем ядра или же располагаться отдельными глыбками. Это связано с тем, что в интерфазном состоянии хромосомы теряют свою компактную форму, разрыхляются, или деконденсируются. Степень такой деконденсации хромосом может быть различной. Зоны полной деконденсации хромосом и их участков морфологи называют *эухроматином (euchromatinum)*.

При неполном разрыхлении хромосом в интерфазном ядре видны участки *конденсированного хроматина*, называемого *гетерохроматином (heterochromatinum)*.

Степень деконденсации хромосомного материала - хроматина в интерфазе отражает функциональное состояние ядра клетки. Чем больший объем ядра занимает эухроматин, тем интенсивнее в нем протекают синтетические процессы.

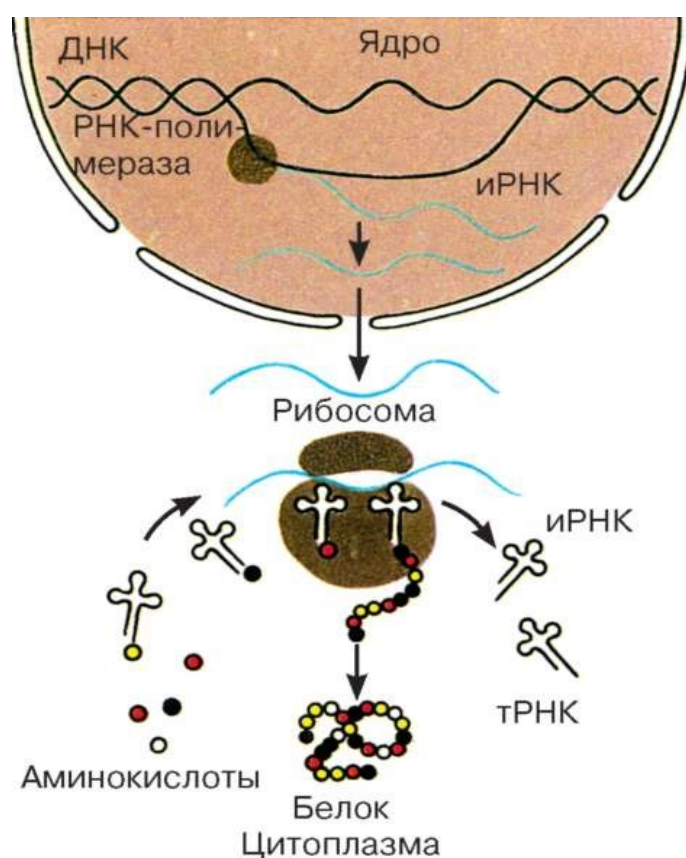


Рис. 14. Белковый синтез в клетке (схема)

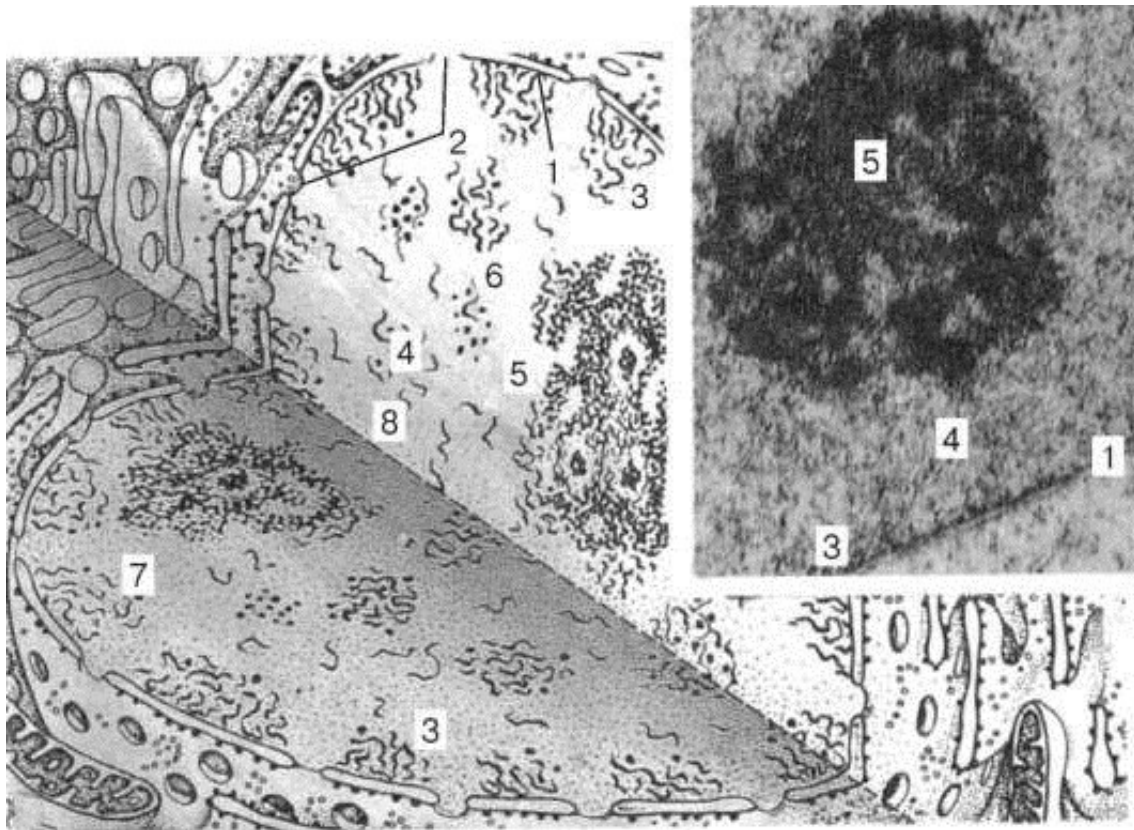


Рис. 15. Ультрамикроскопическое строение ядра интерфазной клетки:
 1 - ядерная оболочка (наружная и внутренняя мембраны, перинуклеарное пространство); 2 - комплекс ядерной поры;
 3 - гетерохроматин (конденсированный хроматин); 4 - эухроматин (диффузный хроматин); 5 - ядрышко (гранулярная и фибриллярная части); 6 - межхроматиновые гранулы РНК; 7 - перихроматиновые гранулы; 8 - кариоплазма

Максимально конденсирован хроматин во время митотического деления клеток, когда он обнаруживается в виде плотных телец - *хромосом*.

Таким образом, хроматин (хромосомы) клеток может находиться в двух структурно-функциональных состояниях: в активном, рабочем, частично или полностью деконденсированном, когда с его участием в интерфазном ядре происходят процессы транскрипции и репликации ДНК, и в неактивном, в состоянии метаболического покоя и при максимальной их конденсированности, когда они выполняют функцию распределения и переноса генетического материала в дочерние клетки во время деления клеток.

Наблюдения за структурой хроматина с помощью электронного микроскопа показали, что как в препаратах выделенного интерфазного хроматина или выделенных митотических хромосом, так и в составе ядра на ультратонких срезах всегда видны элементарные хромосомные фибриллы толщиной 30 нм.

В химическом отношении фибриллы хроматина представляют собой сложные комплексы дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП), в состав которых входят ДНК и специальные хромосомные белки - гистоновые и негистоновые. В составе хроматина обнаруживается также РНК. Количественные отношения ДНК, белка и РНК составляют 1:1,3:0,2. Обнаружено, что длина индивидуальных линейных молекул ДНК может достигнуть сотен микрометров и даже нескольких сантиметров. Среди хромосом человека самая большая первая хромосома содержит молекулу ДНК длиной до 4 см.

В хромосомах существует множество мест независимой репликации, т. е. удвоения ДНК, - *репликонов*. ДНК эукариотических хромосом представляют собой линейные молекулы, состоящие из тандемно (друг за другом) расположенных репликонов разного размера. Средний размер репликона около 30 мкм. Синтез ДНК как на участках отдельной хромосомы, так и среди разных хромосом идет неодновременно, асинхронно. Наиболее поздно репликация заканчивается в хромосомах или в их участках, находящихся в компактном (конденсированном) состоянии. Например, поздно реплицируется ДНК инактивированной X-хромосомы, которая формирует в ядре клеток самок тельце полового хроматина.

На долю белков хроматина приходится 60-70 % сухой массы. К ним относятся гистоны и негистоновые белки. Негистоновые белки составляют лишь 20 % от количества ги-

стонов. Гистоны - щелочные белки, обогащенные основными аминокислотами (главным образом лизином и аргинином). Они обеспечивают специфическую укладку хромосомной ДНК и участвуют в регуляции транскрипции. Гистоны расположены по длине молекулы ДНК в виде блоков (глобул). В один такой блок входят 8 молекул гистонов. Нить ДНК делает около двух оборотов вокруг гистоновых молекул. Весь этот комплекс (ДНК-гистоны) образует *нуклеосому*. Размер нуклеосомы около 10 нм. При образовании нуклеосом происходит компактизация, или сверхспирализация, ДНК, что приводит к укорочению длины хромосомной фибриллы примерно в 7 раз. Между соседними нуклеосомами располагается связующий (линкерный) участок ДНК, который также соединен с молекулой гистона. Таким образом, хромосомная фибрилла приобретает вид нити бус или четок, где каждая бусина (нуклеосома) - гистоны, связанные с участком ДНК. Такие нуклеосомные нити толщиной 10 нм дополнительно скручиваются вокруг оси и образуют основную элементарную фибриллу хроматина толщиной 30 нм (рис. 16).

В интерфазе фибриллы хроматина образуют петли. Эти петли собраны в розетки, где основания нескольких петель связаны друг с другом негистоновыми белками ядерного матрикса. Такие петлевые группы (петлевые домены) при падении активности хроматина могут конденсироваться, уплотняться, образуя *хромомеры*, или *хромоцентры*, интерфазных ядер. Хромомеры выявляются также в составе митотических хромосом. Хромомеры тесно располагаются друг за другом и образуют новый фибриллярный уровень компактизации - *хромонему*. Последняя, далее конденсируясь, формирует основу хроматиды (хромосомы).

Негистоновые белки интерфазных ядер образуют *ядерный матрикс*, представляющий собой основу, опре-

деляющую морфологию и метаболизм ядра. После извлечения ДНК, гистонов, РНК и других растворимых компонентов ядра остается фиброзная ядерная пластинка (ламина), подстилающая ядерную оболочку, и внутриядерная сеть, к которой крепятся фибриллы хроматина.

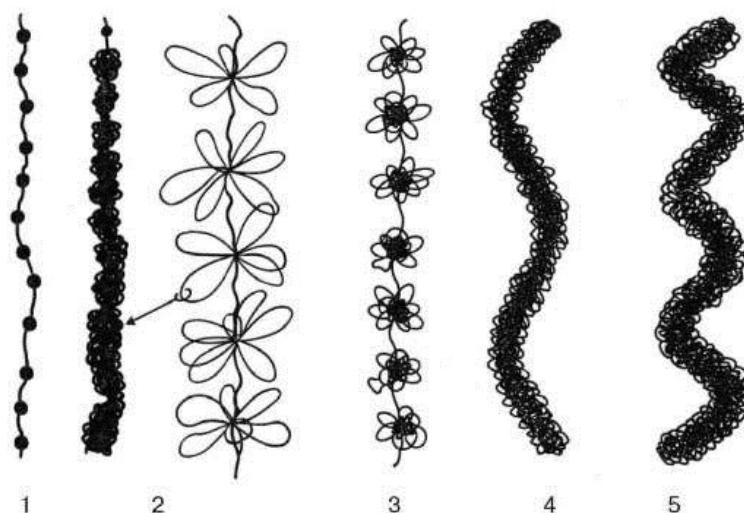


Рис. 16. Схема различных уровней компактизации хроматина:
1 - нуклеосомы; 2 - фибрилла толщиной 30 нм; 3 - хромомер, петлевой домен; 4 - хромонема; 5 - хроматида

Функциональная роль ядерного матрикса заключается в поддержании общей формы ядра, в организации не только пространственного расположения в ядре многочисленных и деконденсированных хромосом, но и в организации их активности. На элементах ядерного матрикса располагаются ферменты синтеза РНК и ДНК. Белки ядерного матрикса участвуют в дальнейшей компактизации ДНК в интерфазных и митотических хромосомах.

Хроматин – хромосомы во время митоза

Во время деления клеток интерфазное ядро претерпевает ряд существенных изменений: ядерная оболочка распадается на мелкие вакуоли, а хроматин конденсируется и образует митотические хромосомы.

Морфология митотических хромосом. Каждая хромосома представляет собой фибриллу ДНП, сложно уложенную в относительно короткое тельце - собственно митотическую хромосому. Фибриллы хроматина в митотической хромосоме образуют многочисленные розетковидные петлевые домены (хромомеры), которые при дальнейшей конденсации хроматина образуют видимую в светоптическом микроскопе митотическую хромосому.

Морфологию митотических хромосом лучше всего изучать в момент их наибольшей конденсации, а именно, в метафазе и в начале анафазы. Хромосомы в этом состоянии представляют собой палочковидные структуры разной длины с довольно постоянной толщиной. У большинства хромосом удастся найти зону *первичной перетяжки* (центромера), которая делит хромосому на два плеча (рис. 17).

Хромосомы с равными или почти равными плечами называют *метацентрическими*, с плечами неодинаковой длины *субметацентрическими*. Палочковидные хромосомы с очень коротким, почти незаметным вторым плечом называют *acroцентрическими*. В зоне первичного сужения расположен *кинетохор* - сложная белковая структура, имеющая форму овальной пластинки, связанной с ДНК центромерного района хромосомы. К кинетохору во время митоза подходят микротрубочки клеточного веретена, связанные с перемещением хромосом при делении клетки. Некоторые хромосомы имеют, кроме того, *вторичную перетяжку*, располагающуюся вблизи одного из концов хромосомы и отделяющую маленький участок - *спутник хромосомы*. Вторичные перетяжки называют, кроме того, *ядрышковыми организаторами*, так как именно на этих участках хромосом в интерфазе происходит образование ядрышка. В этих местах локализована ДНК, ответственная за синтез рибосомных РНК.

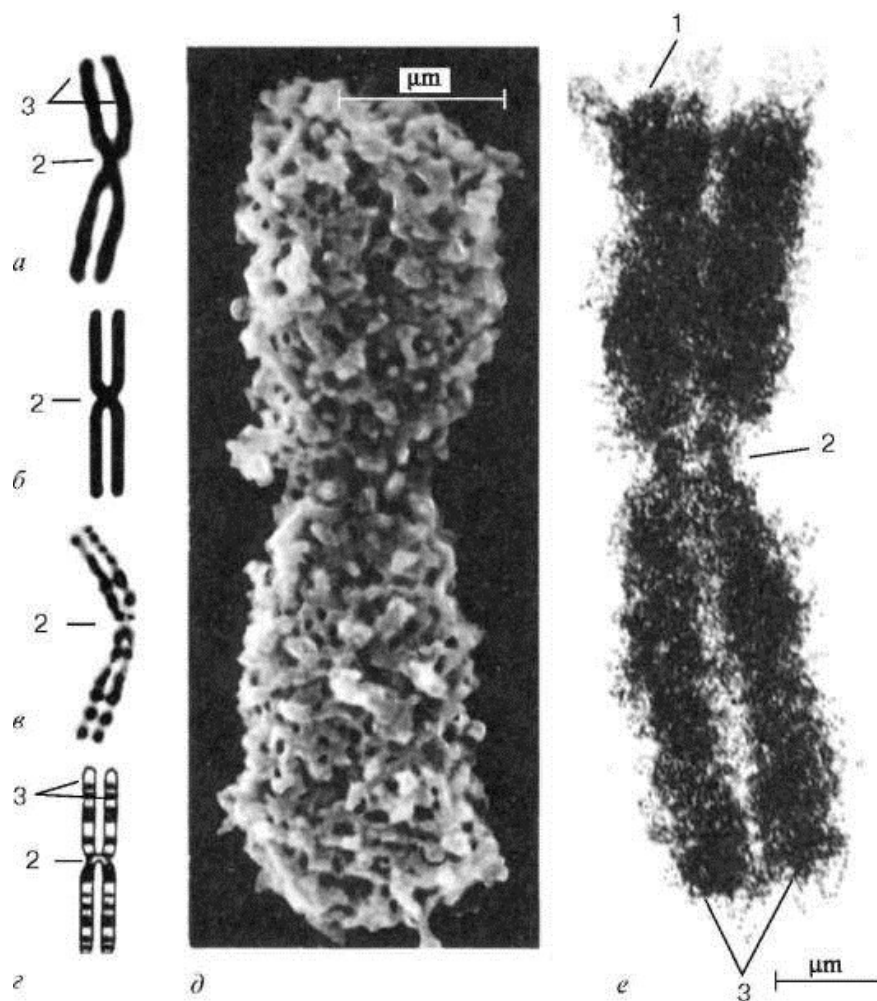


Рис. 17. Строение хромосомы: хромосома в световом микроскопе (а) и ее схематическое изображение (б); хромосома при дифференциальной окраске (в) и ее схематическое изображение (г); д - хромосома в сканирующем электронном микроскопе; е - хромосома в трансмиссионном мегавольтном электронном микроскопе.

1 - теломеры; 2 - центромеры; 3 - плечи хромосомы

Плечи хромосом оканчиваются *теломерами*— конечными участками. Размеры хромосом, как и их число, у разных организмов варьируют в широких пределах.

Совокупность числа, размеров и особенностей строения хромосом называется *кариотипом* данного вида. Кариотип не зависит ни от вида клеток, ни от возраста данного организма.

При специальных методах окраски хромосомы неравномерно воспринимают красители: вдоль их длины наблюда-

ется чередование окрашенных и неокрашенных участков - дифференциальная неоднородность хромосомы. Важно то, что каждая хромосома имеет свой, неповторимый рисунок такой дифференциальной окраски. Применение методов дифференциальной окраски позволило детально изучить строение хромосом. Хромосомы принято подразделять по их размерам на 7 групп (A, B, C, D, E, F, G). Если при этом легко отличить крупные (1, 2) хромосомы от мелких (19, 20), метацентрические от акроцентрических (13), то внутри групп трудно отличить одну хромосому от другой. Так, в группе C6 и C7 хромосомы схожи между собой, как и с X-хромосомой. Только дифференциальное окрашивание позволяет четко отличить эти хромосомы друг от друга.

После митоза хромосомы деконденсируются, образуя хроматин интерфазного ядра, однако каждая хромосома сохраняет свою индивидуальность и занимает в интерфазном ядре отдельную область (рис. 18).

Ядрышко

Практически во всех живых клетках эукариотических организмов в ядре видно одно или несколько обычно округлой формы телец величиной 1-5 мкм, сильно преломляющих свет, - это *ядрышко*, или *нуклеола*. К общим свойствам ядрышка относится способность хорошо окрашиваться различными красителями, особенно основными. Такая базофилия определяется тем, что ядрышки богаты РНК. Ядрышко - самая плотная структура ядра - является участком хромосомы, одним из ее локусов с наиболее высокой концентрацией и активностью синтеза РНК в интерфазе. Оно не является самостоятельной структурой или органеллой. Образование ядрышек и их число связаны с активностью и числом определенных участков хромосом - ядрышковых организаторов, которые расположены большей частью в зонах вторичных пере-

тяжек; количество ядрышек в клетках данного типа может изменяться за счет слияния ядрышек или за счет изменения числа хромосом с ядрышковыми организаторами. ДНК ядрышкового организатора представлена множественными (несколько сотен) копиями генов рРНК: на каждом из этих генов синтезируется высокомолекулярный предшественник РНК, который превращается в более короткие молекулы РНК, входящие в состав субъединиц рибосомы.

Схему участия ядрышек в синтезе цитоплазматических белков можно представить следующим образом: на ДНК ядрышкового организатора образуется предшественник рРНК, который в зоне ядрышка одевается белком, здесь происходит сборка рибонуклеопротеидных частиц – субъединиц рибосом; субъединицы, выходя из ядрышка в цитоплазму, организуются в рибосомы и участвуют в процессе синтеза белка.

Ядрышко неоднородно по своему строению: в световом микроскопе можно видеть его тонковолокнистую организацию. В электронном микроскопе выявляются две части: гранулярная и фибриллярная. Диаметр гранул около 15-20 нм, толщина фибрилл 6-8 нм.

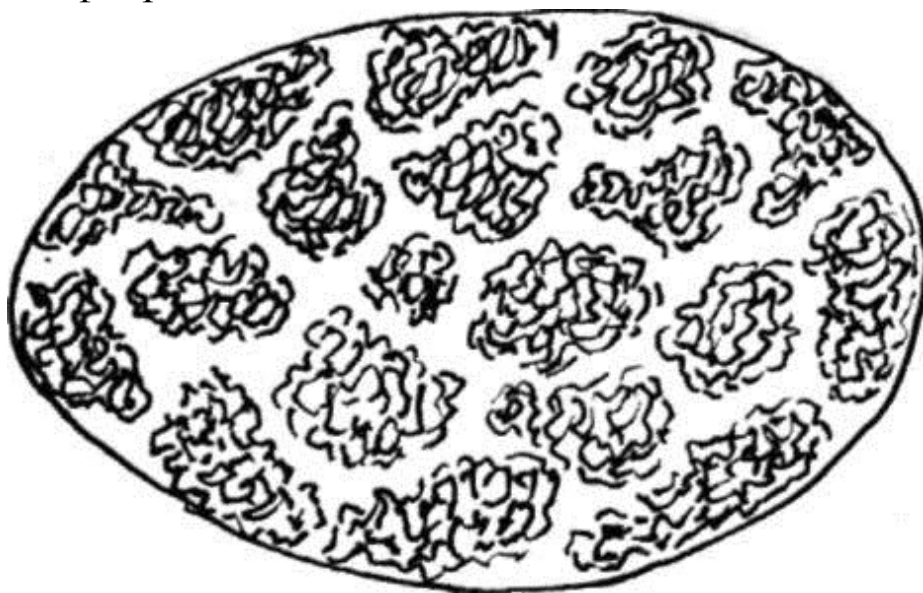


Рис. 18. Хромосомные территории в интерфазном ядре

В составе ядрышек обнаруживаются фибриллярные центры, содержащие ДНК ядрышковых организаторов хромосом, вокруг которых расположена плотная фибриллярная часть, синтезирующая предшественники рибосомных РНК (рРНК). Гранулярная часть представлена строящимися и зрелыми субъединицами рибосом, которые, по мере их организации, транспортируются в цитоплазму, где образуют функционирующие рибосомы, участвующие в синтезе белков.

Ультраструктура ядрышек зависит от активности синтеза РНК: при высоком уровне синтеза рРНК в ядрышке выявляется большое число гранул, при прекращении синтеза количество гранул снижается, ядрышки превращаются в плотные фибриллярные тельца базофильной природы.

Действие многих веществ (актиномицин, митомин, ряд канцерогенных углеводов, циклогексимид, гидрооксимочевина и др.) вызывает в клетках падение интенсивности ряда синтезов и в первую очередь активности ядрышек. При этом возникают изменения в структуре ядрышек: их сжатие, обособление фибриллярных и гранулярных зон, потеря гранулярного компонента, распад всей структуры. Эти изменения отражают степень повреждения ядрышковых структур, связанных главным образом с подавлением синтеза рРНК.

Ядерная оболочка

Ядерная оболочка, или кариолемма, состоит из *внешней ядерной мембраны* и *внутренней мембраны оболочки*, разделенных *перинуклеарным пространством* (рис. 19). Ядерная оболочка содержит многочисленные *ядерные поры*.

Из многих свойств и функциональных нагрузок ядерной оболочки следует подчеркнуть ее роль как барьера, отделяющего содержимое ядра от цитоплазмы, ограничивающего свободный доступ в ядро крупных агрегатов биополимеров,

регулирующего транспорт макромолекул между ядром и цитоплазмой.

Мембраны оболочки ядра в морфологическом отношении не отличаются от остальных внутриклеточных мембран. В общем виде оболочка ядра может быть представлена как полый двухслойный мешок, отделяющий содержимое ядра от цитоплазмы.

Наружная мембрана оболочки ядра, непосредственно контактирующая с цитоплазмой клетки, имеет ряд структурных особенностей, позволяющих отнести ее к собственно мембранной системе эндоплазматической сети: на ней со стороны гиалоплазмы расположены многочисленные полирибосомы, а сама наружная мембрана может прямо переходить в мембраны эндоплазматической сети. Одной из важных функций оболочки ядра следует считать ее участие в создании внутриядерного порядка - в фиксации хромосомного материала в трехмерном пространстве ядра. В интерфазе часть хроматина структурно связана с внутренней мембраной оболочки ядра. Эта связь опосредуется с помощью фиброзной ядерной пластинки (ламина), с которой связываются фибриллы хроматина.

Наиболее характерными структурами оболочки ядра являются *ядерные поры*. Они образуются за счет слияния наружной и внутренней мембран оболочки ядра. Формирующиеся при этом округлые сквозные *отверстия* – *поры* имеют диаметр около 90 нм. Эти отверстия в ядерной оболочке заполнены сложно организованными глобулярными и фибриллярными структурами. Совокупность мембранных перфораций и этих структур называют *комплексом ядерной поры*. Последний имеет октагональную симметрию. По границе отверстия в наружной и внутренней мембранах оболоч-

ки ядра располагаются по 8 белковых субъединиц, которые составляют белковые кольца ядерной поры (наружное и внутреннее). От наружного кольца поры в сторону цитоплазмы отходят длинные филаменты. От внутреннего кольца поры в глубь ядра также отходят филаменты, образуя структуру, подобную корзинке.

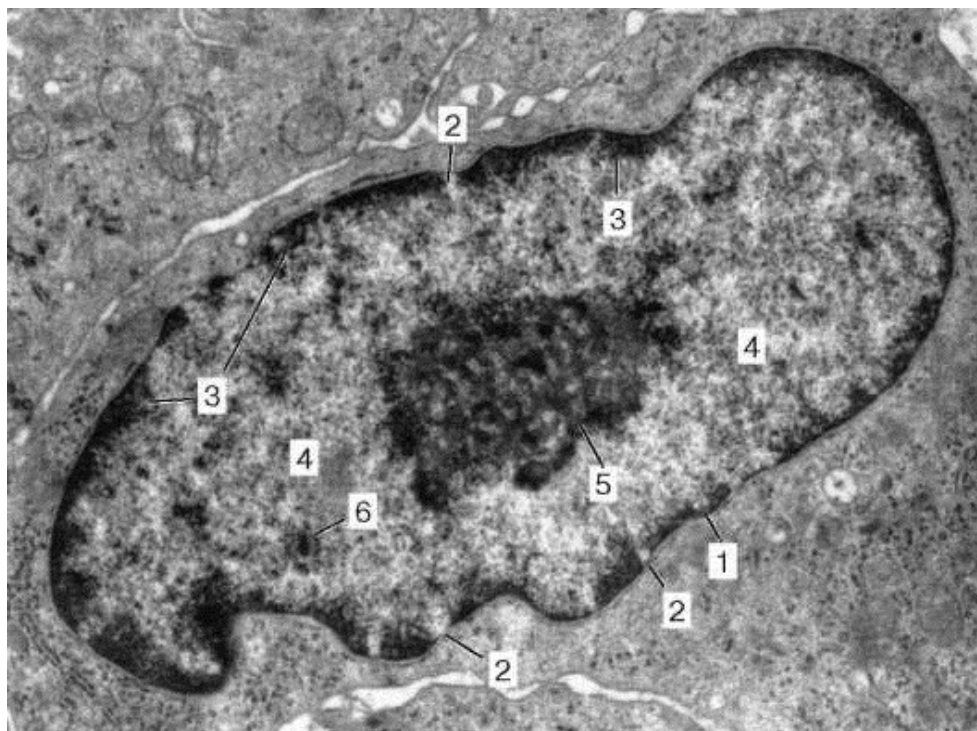


Рис. 19. Строение ядра интерфазной клетки: 1 - оболочка ядра (наружная и внутренняя мембраны, перинуклеарное пространство); 2 - комплекс ядерной поры; 3 - гетерохроматин; 4 - эухроматин; 5 - ядрышко; 6 - межхроматиновые гранулы РНК.
Электронная микрофотография, увеличение 12 000

Комплекс ядерной поры в функциональном отношении представляет собою сложную систему, которая активно участвует не только в рецепции транспортируемых макромолекул (белков и нуклеопротеидов), но и собственно в актах их переноса (транслокации), при которых используется АТФ. В состав каждого комплекса ядерной поры входит несколько сотен различных белков.

Число ядерных пор зависит от метаболической активности клеток: чем интенсивнее синтетические процессы в клет-

ках, тем больше пор в оболочке ядра. Так, у эритробластов (клеток-предшественников ядерных эритроцитов) низших позвоночных животных во время интенсивного синтеза и накопления гемоглобина в оболочке ядра обнаруживаются около 30 пор на 1 мкм² поверхности. После того как эти процессы заканчиваются, в ядрах зрелых клеток - эритроцитов прекращается синтез ДНК и РНК, и количество пор в оболочке ядра снижается до 5 на 1 мкм² поверхности. В оболочке ядра зрелых сперматозоидов поры не обнаруживаются. В среднем в оболочке ядра соматической клетки обнаруживается несколько тысяч поровых комплексов.

Клеточный цикл

Время существования клетки от деления до деления называют клеточным циклом. Клеточный цикл разделяют на митоз и интерфазу.

Митоз состоит из четырёх основных фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. В профазе исчезают ядрышки (входят в состав ядрышковых организаторов) и кариолемма (отходит к элементам ЭПС); расходятся к полюсам клетки центриоли, формируя веретено деления; происходит конденсация хроматина и оформление хромосом.

В метафазе хромосомы, расположенные в области экватора клетки, фиксируются центромерами к нитям веретена деления и продольно расщепляются на хроматиды, которые связаны лишь центромером.

В анафазу происходит разрыв хроматид в области центромера и они расходятся к полюсам клетки. Телофаза – деконденсация хроматид, формирование ядрышек и ядерных оболочек, цитотомия.

Молодые, недифференцированные клетки способны проходить до 50-ти клеточных (митотических) циклов. При этом каждый раз по окончании деления материнская клетка

прекращает своё существование, дав начало двум дочерним клеткам. Их жизнь также заканчивается следующим делением, если они не вступят на путь дифференцировки и выполнения специфических функций.

Продолжительность одного клеточного цикла у разных типов клеток зависит от особенностей ткани, которой принадлежит клетка.

Например, клеточный цикл эпителия кишечника мыши около 19 ч, а эпителия кожи того же животного почти 586 ч.

Молодые клетки, только что образовавшиеся в результате деления, имеют в 2 раза меньше ДНК, РНК, белков и других пластических и энергетических материалов по сравнению с материнской клеткой перед делением, и им необходим определённый период времени для образования и накопления всех этих веществ. Этот период принято называть *интермитотической фазой* (промежутком между делениями), или *интерфазой*, составляющей большую часть клеточного цикла.

Интерфаза разделяется на три периода:

- пресинтетический (*постмитотический*),
- синтетический,
- постсинтетический (*премитотический*).

Пресинтетический (постмитотический) период, или *G-период*, наступает сразу после завершения деления клетки и продолжается до начала удвоения ДНК.

Это самый длительный период интерфазы. Он составляет от 50 до 70% её времени. В этот период клетка интенсивно растёт, особенно её цитоплазма, в которой происходит дифференциация органелл, увеличивается количество цистерн эндоплазматической сети, пластинчатого комплекса, митохондрий, рибосом.

Синтетический период, или *S- период*, считается ключевым, так как в это время происходит удвоение ДНК. В

природе неизвестно ни одного случая митоза без предварительного прохождения клеткой S-периода.

Длительность S-периода зависит от скорости редупликации ДНК.

Установлено, что у млекопитающих молекулы ДНК имеют линейную форму и редуплицируются одновременно во многих участках, называемых *репликонами*.

Хромосомы одной клетки (*кариотип*) содержат тысячи репликонов, что во много раз ускоряет синтез ДНК.

В результате редупликации молекул ДНК её количество в клетке увеличивается вдвое, и клетка в конце S-периода содержит тетраплоидное количество ДНК (4с) при диплоидном количестве хромосом (2п).

Молекулы ДНК сохраняют связь друг с другом, и теперь каждая хромосома содержит две молекулы ДНК, называемые *хроматидами*.

Постсинтетический (премитотический) период, непродолжительный (1-10% времени клеточного цикла), и характеризуется равномерным ростом ядра и цитоплазмы.

В этот период происходит накопление энергии, синтез специальных белков тубулинов, необходимых для организации митотического аппарата и других макромолекул, используемых при митозе. По завершении этого периода наступает митотическое деление клетки.

Если клетка выходит из этого цикла – считается, что она находится в G₀ - периоде. В течение этого периода клетка дифференцируется, достигая состояния терминальной (окончательной) дифференцировки (например, нейроны) или погибает (например, эритроцит).

Особой разновидностью митоза является мейоз – деление созревающих половых клеток, при котором происходит уменьшение хромосомного набора гамет до гаплоидного.

В клетках некоторых тканей может наблюдаться эндорепродукция – либо как результат удвоения ДНК без последующего митоза (полиплоидия), либо как митотическое деление ядер без разделения цитоплазмы (эндомитоз, при котором образуются клетки с гигантским полиплоидным ядром либо многоядерные клетки – симпласты); такие клетки отличаются от обычных многократным усилением своей функциональной мощности. Это мегакариоциты красного костного мозга, остеокласты, полиплоидные клетки печени и др.

Амитоз (прямое деление клеток) иногда может происходить с неравнонаследственным распределением ДНК, что приводит клетки к вырождению и гибели через несколько поколений. Такой способ гораздо менее энергозатратен и позволяет клеткам во время деления не выключаться из своей специфической деятельности. Амитозом делятся в норме клетки печени, эпителия мочевого пузыря, а также клетки при воспалении, клетки опухолей и др. Пролиферация клеток, происходящая путём митоза, жёстко регулируется множеством молекулярных сигналов. Регуляторы клеточного цикла и митоза подразделяются на внутриклеточные (например, циклины, онкосупрессоры и др.) и межклеточные (например, гормон роста, фактор роста эпидермиса и др.)

Старение и гибель клеток. Продолжительность жизни клеток в разных тканях может быть различной: часы и дни (моноциты, эпителий кишки), месяцы (эритроциты, эпителий кожи), годы и десятилетия (гепатоциты, остеоциты), а может быть сравнима и с жизнью особи (невроциты).

В клетке могут накапливаться продукты метаболизма, которые изменяют её гомеостаз (постоянство внутренней среды), результате этого клетки изнашиваются, стареют и гибнут.

В клетках накапливаются шлаки и пигменты старения, уменьшается количество белка и гликогена и увеличивается

содержание липидов, холестерина, конденсируется хроматин, уменьшается количество органелл.

Организм и его клетки постоянно подвергаются воздействию самых разнообразных факторов. Эти факторы, несмотря на саморегуляцию, заложенную в каждой клетке, могут вызывать структурные или метаболические нарушения в клетке.

К явлениям естественного старения примешиваются изменения, вызванные воздействием неблагоприятных факторов. В результате этого развиваются различные дистрофии (жировая, белковая и др.). При обратимых изменениях структура и функция клетки возвращаются к норме после снятия воздействия. При необратимых изменениях клетка гибнет.

Признак гибели клетки – активация внутриклеточных гидролитических ферментов, вышедших из разрушенных лизосом. Под их влиянием происходит автолиз – *самопереваривание клетки*.

Гибель клетки может происходить двумя разными путями:

- некрозом
- апоптозом.

Некроз (греч. nekros.- мёртвый) – смерть клетки под влиянием повреждающих факторов: перегревание, переохлаждение, травма, яды, нарушение кровообращения и др.

Некрозу подвергается обычно группа клеток. В результате их гибели возникает очаг воспаления.

Апоптоз (греч. apo – от; ptosis – падение) – смерть клетки в результате самоуничтожения. Это активный процесс гибели клетки, регулируемый внутренней программой на генном уровне. Запускается в результате нарушения регуляторных механизмов дифференцировки и функциональной активности под влиянием действия специальных киллерных генов.

Апоптоз, в отличие от некроза, протекает быстро (1-3 часа) и затрагивает отдельные клетки. Клетка в период

апоптоза уменьшается в размерах, теряет контакты с другими клетками и межклеточным веществом, цитоплазма её уплотняется, но органеллы сохраняют свою структуру.

Ядро сморщивается, хроматин в нём уплотняется, после чего клетка распадается на отдельные фрагменты, окружённые цитолеммой, — *апоптозные тела*, которые фагоцитируются окружающими клетками без привлечения нейтрофилов и без развития воспалительной реакции.

Апоптоз в настоящее время рассматривается как один из основных механизмов создания и поддержания тканевого постоянства (гомеостаза). Особенно велика его роль в процессах эмбрионального развития (в развёртывании плана строения органов), в удалении изношенных и старых клеток в зрелых тканях, в иммунных реакциях, в реакциях тканей на слабые и средние по силе повреждающие факторы

Контрольные вопросы и задания

1. Клеточная теория: история создания, основные положения, современная трактовка, значение.
2. Симпласт: определение, характеристика, распространенность.
3. Синцитий: определение, характеристика, распространенность.
4. Биологическая мембрана: понятие, распространенность, значение.
5. Каков химический состав биологической мембраны?
6. Свойства биологической мембраны.
7. Клеточная поверхность: понятие, структурные компоненты, их строение и функциональное значение.
8. Микроворсинки: понятие, строение, значение.
9. Реснички: понятие, строение, значение.
10. Способы проникновения веществ в клетку и из клетки.
11. Транспорт веществ через биологическую мембрану: разновидности, значение.
12. Биологическая мембрана: строение, свойства, значение.
13. Органеллы: определение, разновидности по распространенности, строению, функции, общее значение.
14. Эндоплазматическая сеть: строение, разновидности, новообразование, значение.

15. Митохондрии: строение, новообразование, значение.
 16. Лизосомы: строение, разновидности, значение.
 17. Внутриклеточный сетчатый аппарат Гольджи: строение, расположение, источник образования, значение.
 18. Пероксисомы: строение, значение.
 19. Цитоплазма: понятие, химический состав и физические свойства.
 20. Гиалоплазма: понятие, химический состав, физические свойства, значение.
 21. Включения: понятие, разновидности, значение.
 22. Клеточный центр: понятие, строение, значение.
 23. Рибосомы: понятие, строение, расположение, значение.
- Структурные основы белкового синтеза.
24. Органеллы цитоскелета: понятие, разновидности, строение, значение.
 25. Реснички и жгутики: распространенность, строение, значение.
 26. Каков общий план строения ядра?
 27. Кариолема: строение, значение.
 28. Кариоплазма: химический состав, физические свойства, значение.
 29. Ядрышко: строение, значение.
 30. Жизненный цикл клетки: понятие, периоды и их биологический смысл. Регуляция клеточного цикла.
 31. Митоз: понятие, фазы и их биологическое значение.
 32. Характеристика основных биологических процессов, наблюдающихся в ходе эмбриогенеза и гистогенеза: клеточной пролиферации, клеточной дифференцировки, клеточной детерминации, клеточной миграции, клеточной индукции, интеграции, клеточной пролиферации.
 33. Межклеточные контакты: разновидности, строение, значение.
 34. Апоптоз: понятие, признаки, отличия от некроза, значение.
 35. Уровни организации живых систем в биологии.
 36. Формы организации живого вещества, их происхождение, значение.
 37. Химическая организация клетки: белки, жиры, углеводы (разновидности, строение, значение).
 38. Химическая организация клетки: нуклеиновые кислоты (разновидности, значение).

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЭМБРИОЛОГИИ

Эмбриология – наука о развитии зародыша. Эмбриональный период развития (эмбриогенез) – период от оплодотворения до рождения или вылупления. В него входят 4 основных этапа:

1. Оплодотворение и образование одноклеточного зародыша – зиготы.
2. Дробление и образование многоклеточного зародыша – бластулы.
3. Гастрюляция и образование трёх зародышевых листков и осевого комплекса зачатков («многослойного» зародыша).
4. Развитие тканей, органов и систем (гисто-, органо- и системогенез).

Однако развитие организма начинается не с оплодотворения, а с прогенеза – с развития мужских и женских половых клеток, и уже на этом этапе возможны нарушения, которые далее проявятся в эмбриогенезе или в постэмбриональном периоде.

Строение половых клеток

Половые клетки самцов всех позвоночных (сперматозоиды, спермии) имеют жгутиковую форму, и у сельскохозяйственных животных обладают активной подвижностью (рис.20). Сперматозоиды состоят из головки, шейки и хвостика (или нескольких хвостиков). В области головки содержится плотное ядро с гаплоидным набором хромосом, причём половая хромосома может быть либо «х», либо «у». В переднем отделе головки имеется акросома (производное комплекса Гольджи) с ферментами типа протеаз и гиалуронидазой, способными растворять оболочки яйцеклетки. В области шейки лежат проксимальная и дистальная центриоли,

от дистальной начинается осевая нить хвостика, а по спирали вокруг нити здесь расположено большое количество митохондрий, обеспечивающих энергией движение сперматозоидов. Размер и форма сперматозоидов у разных животных сильно варьируют.

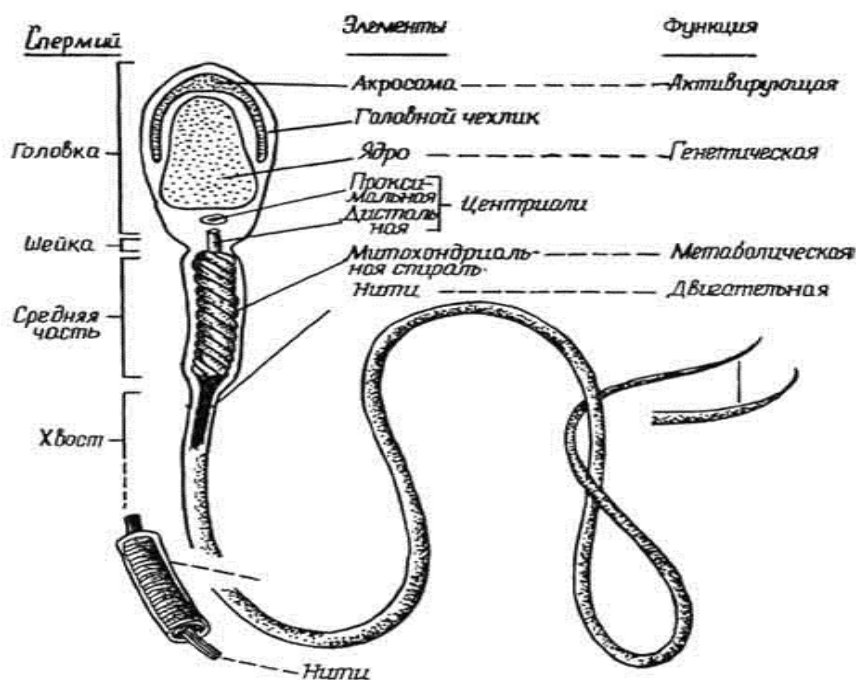


Рис.20 Строение сперматозоида млекопитающих

Таким образом, в жгутиковых спермиях позвоночных последовательно расположены структуры, несущие генетическую, метаболическую, двигательную функции. При оплодотворении спермий вносит в яйцеклетку отцовский генетический материал и centrosому (последняя отсутствует в яйцеклетке), необходимую при делении зиготы (оплодотворенной яйцеклетки). Спермий обеспечивает встречу и создает необходимые условия для внедрения его в яйцеклетку. Спермии способны к движению в направлении яйцеклетки (хемотаксис) и против тока жидкости (реотаксис). Они обладают минимальным запасом питательных веществ, которые очень быстро расходуются при движении клетки. Если не произойдет слияния спермия с яйцеклеткой, то в половых путях самки он обычно погибает через 24—36 ч.

В искусственных условиях можно продлить жизнь мужских половых клеток до нескольких лет, применив глубокое охлаждение, полностью снижающее обмен веществ клетки. Это свойство спермиев широко используется в настоящее время при искусственном осеменении.

Яйцеклетка, как правило, крупнее сперматозоида иногда очень значительно, и имеет правильную круглую форму (рис.21). Ядро крупное, довольно светлое, также с гаплоидным набором хромосом, но половая хромосома всегда только «х». В цитоплазме есть все органеллы общего значения, кроме centrosомы, из специальных органелл присутствуют микроворсинки, а также имеются включения желтка.



Рис.21 Строение яйцеклетки млекопитающих

Вокруг яйцеклетки млекопитающих имеются две вторичных оболочки – прозрачная зона, содержащая гликозаминогликаны (гиалуроновую кислоту), и лучистый венец, образованный клетками фолликулярного эпителия.

Вокруг яйцеклетки пресмыкающихся и птиц хорошо развита вторичная оболочка, которая представлена белком, и третичные, представленные подскорлуповой и скорлуповой оболочками.

Количество и распределение желтка в яйцеклетках различных видов животных определяет характер эмбриогенеза (рис.22).

Таким образом, яйцеклетки в связи с выполняемыми ими функциями обладают рядом морфологических особенностей: наличием запаса питательного материала (желтка), кортикального слоя, специальных оболочек, полярностью, генетической однородностью (X-хромосомой).

Оплодотворение включает в себя 4 последовательные фазы:

1. Дистантное взаимодействие гамет, их целенаправленное сближение за счёт хемотаксиса, электрических сил, трофического действия секрета половых путей, антиперистальтики яйцеводов и др.

2. Контактное взаимодействие клеток; в условиях организма оплодотворение происходит только в том случае, если на яйцеклетку приходится более 30 миллионов сперматозоидов. Они постепенно, группами подходят к яйцеклетке, выстраиваются вокруг и далее начинается синхронное биение их жгутиков, что приводит яйцеклетку во вращательное движение. Вместе с акросомной реакцией (выделение ферментов акросомами сперматозоидов), это вращение приводит к сбрасыванию яйцеклеткой наружной оболочки, что позволяет проникнуть в её цитоплазму одному (моноспермия у млекопитающих) или нескольким (полиспермия у рептилий, птиц и др.) сперматозоидам.

3. Проникновение головки и шейки сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки. В клетке усиливаются окислительно-восстановительные реакции, интенсивно перемещаются составные части цитоплазмы, разрыхляется хроматин женского и мужского ядер – пронуклеусов, и они раздельно вступают в митоз.

4. Объединение двух пронуклеусов – синкарион. Оно происходит на стадии метафазы митотического деления, при этом восстанавливается диплоидный набор хромосом. Завершение митотического деления зиготы приводит к образованию двух первых бластомеров и является началом следующего этапа – дробления.

Дробление отличается от обычных митозов тем, что новые клетки - бластомеры не расходятся, а плотно прилегают друг к другу, а также тем, что клетки после деления не растут до размеров материнской (в интерфазе резко сокращён период G1 дробления). Тип дробления зависит от количества и распределения желтка в яйцеклетке. Поскольку желток тормозит дробление, то та часть зиготы, что перегружена желтком, дробится медленнее или не дробится совсем.

Дробление зиготы ланцетника:

- полное (т.е. дробится вся зигота),
- равномерное (формируются бластомеры равной величины),
- синхронное (все клетки делятся одновременно и общее количество клеток нарастает в геометрической прогрессии (2, 4, 8, 16, 32 и т

Дробление зиготы лягушки:

- полное,
- неравномерное (т.к. с первых же делений формируются бластомеры крупные и мелкие),
- сначала синхронное, два меридианальных деления, но быстро происходит разсинхронизация, когда появляются широтные борозды дробления, отсекая полюс, перегруженный желтком.

Дробление зиготы птицы:

- частичное (меробластическое), дискоидальное (т.к. дробится только зародышевый диск – небольшой участок ци-

топлазмы с ядром, расположенный на анимальной полюсе яйцевой клетки, а вегетативный полюс не участвует в дроблении, т.к. он загружен желтком, тормозящим дробление.

Дробление зародыша млекопитающего:

- полное,
- неравномерное (т.к. с первых же делений формируется два вида бластомеров: «тёмные» крупные и «светлые», более мелкие),
- асинхронное, потому что «светлые» бластомеры делятся быстрее и располагаются вокруг тёмных, а общее количество клеток нарастает в неправильной арифметической прогрессии (2, 3, 5, 7, 13 и т.д.).

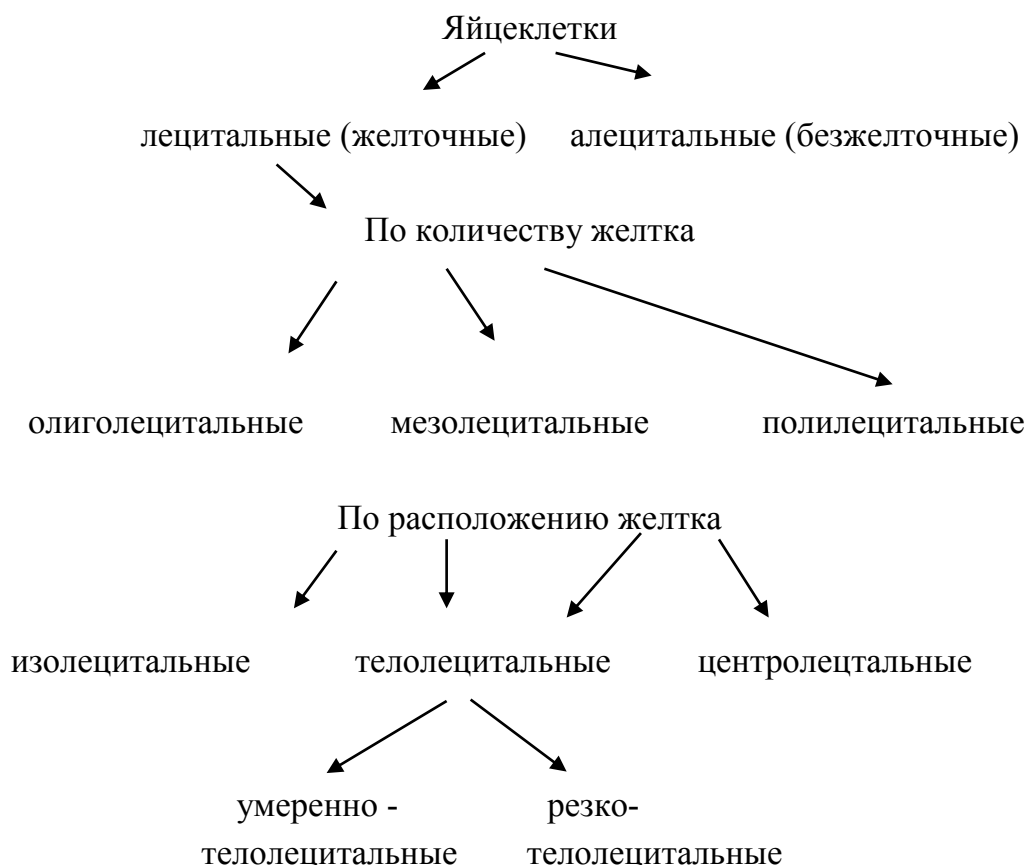


Рис. 22. Классификация яйцевых клеток

По мере продвижения зародыша по яйцеводу к матке сначала дробление идёт медленно, а далее, в полости матки,

оно резко ускоряется. Многоклеточный зародыш вначале представляет собой плотное скопление клеток (морулу), а затем из него образуется зародышевый пузырь – бластула, которую у млекопитающих называют бластоциста. В последней различают стенку – трофобласт, состоящую из светлых мелких бластомеров, и небольшое скопление тёмных крупных бластомеров, прикреплённое к ней изнутри в виде узелка, – эмбриобласт. Полость бластулы заполнена жидкостью.

Стенка бластоцисты не участвует в построении тела зародыша, а обеспечивает фиксацию бластоцисты к стенке матки.

Гаструляция – это процесс превращения бластулы в зародыш, состоящий из трёх зародышевых листков – эктодермы, энтодермы и мезодермы, при этом происходит размножение, рост, дифференцировка и перемещение клеток зародыша. Различают 4 основных способа гаструляции: инвагинацию (впячивание), эпиболию (обрастание), иммиграцию (выселение), деламинацию (расслоение). Наряду с формированием зародышевых листков, гаструляция приводит к образованию осевого комплекса зачатков (нервная закладка, хорда, осевая мезодерма, первичная кишка).

Не только у взрослого организма, но и у новорождённого уже нет ни зародышевых листков, ни зачатков, поскольку их дальнейшая дифференцировка приводит к формированию окончательных (дефинитивных) органов и тканей.

У высших позвоночных (птиц и млекопитающих) гаструляция протекает в два этапа:

- ранняя гаструляция состоит в отщеплении энтодермы деламинацией, при этом зародыш становится двухслойным;
- поздняя гаструляция протекает с образованием гезеновского узелка и первичной полоски: в верхнем слое за счёт

размножения и перемещения клеток образуется возвышающийся над поверхностью участок, а далее «избыточный» запас клеток погружается между двумя имеющимися листками, формируя средний зародышевый листок в виде хордомезодермального зачатка. При этом первая порция, группа клеток через прорыв в первичной ямке достигает энтодермы, ложится на её вентральной поверхности, формируя прехордальную пластинку. Следующая группа клеток также погружается через гензеновский узелок, но уже между листками, формируя хорду. Далее начинается погружение клеток подворачиванием через края первичной бороздки в средней части первичной полосы, и эти клетки формируют два тяжа по бокам от хорды, превращаясь в осевую мезодерму. Дальнейшая дифференцировка и перемещение клеток в наружном листке приводит к тому, что в составе эктодермы над хордой будет располагаться нервная пластинка.

Затем появляются туловищные складки, способствующие обособлению тела зародыша, и начинается дифференцировка зародышевых листков и зачатков в дефинитивные ткани и органы.

Наиболее сложно идёт дифференцировка среднего зародышевого листка – мезодермы.

В ходе развития мезодерма на спинной, дорзальной, стороне тела зародыша сегментируется (т.е. разбивается, расщепляется) на отдельные парные клеточные скопления – сомиты.

Каждый сомит имеет три зоны: дерматом, дающий начало соединительной ткани кожи; миотом, дающий поперечно-полосатую мышечную ткань; и склеротом, из которого развиваются хрящевые и костные ткани.

Каждый сомит переходит в свою сегментную ножку (нефрогонотом) – источник развития половой и выделительной систем.

тельной систем. На брюшной, вентральной, стороне тела мезодерма не сегментирована, зато расщеплена на два (висцеральный и париетальный) листка спланхнотома, формирующие далее эпителии серозных полостей – брюшины, плевры, перикарда.

Мезенхима – эмбриональный зачаток, который формируется также в основном из мезодермы и состоит из мелких отростчатых клеток, обладающих очень широкими потенциальными развития, причём направление их дальнейшей дифференцировки зависит от места выселения клеток.

Нейруляция – дифференцировка нервной закладки. При этом края нервной пластинки по всей длине постепенно приподнимаются, и нервная пластинка превращается последовательно в нервную бороздку, желобок и, наконец, замыкается с образованием нервной трубки и расположенной над ней ганглиозной пластинки (нервного гребня). Замыкание нервной трубки идёт от шейной области зародыша к хвостовой, и в последнюю очередь замыкаются широкие мозговые пузыри в головном отделе. Далее нервная трубка служит источником развития ЦНС (головного и спинного мозга), а из нервного гребня развиваются нервные узлы.

Особенности раннего эмбриогенеза некоторых классов позвоночных представлены в таблице 1.

Таблица 1

Особенности раннего эмбриогенеза некоторых позвоночных

	Ланцетник	Амфибии (лягушки)	Птицы	Млекопитающие
Яйце-клетка	первично-изолецитальная	умеренно телолецитальная	резко телолецитальная	вторично-изолецитальная
Дробление	полное синхронное равномерное	полное неравномерное	неполное дискоидальное	полное асинхронное неравномерное
Бластула	целобластула	амфибластула	дискобластула	бластоциста
Гастрюляция	инвагинация	инвагинация и эпиболия	деламинация и иммиграция	деламинация и иммиграция

В ходе эмбриогенеза у высших позвоночных формируется группа внезародышевых органов. Все эти органы:

- лежат вне тела зародыша,
- существует временно, до рождения организма (или вылупления – у птиц),
- каким – либо образом участвуют в обеспечении условий для нормального развития и жизнедеятельности зародыша.

Первый внезародышевый орган – желточный мешок появляется у рыб. Его стенка образована внезародышевой энтодермой, мезодермой и эктодермой, он выполняет трофическую, кроветворную и дыхательную функции.

У птиц формируются следующие внезародышевые органы:

- 1) амнион, содержащий околоплодные воды и этим обеспечивающий жидкую среду с большим количеством биологически активных веществ, – в этой среде идёт развитие зародыша;
- 2) желточный мешок, осуществляющий дыхательную, трофическую, кроветворную функции;
- 3) аллантоис, осуществляющий дыхательную, трофическую, выделительную функции;
- 4) сероза, осуществляющая защитную, дыхательную и трофическую функции.

У млекопитающих формируются внезародышевые органы:

- 1) трофобласт;
- 2) хорион;
- 3) плацента.

Эти три структуры последовательно превращаются одна в другую, обеспечивают связь зародыша с материнским орга-

низмом и осуществляют дыхательную, трофическую, выделительную, эндокринную, защитную функции;

4) аллантоис, по которому из тела зародыша в плаценту врастают пуповинные сосуды;

5) желточный мешок, в стенке которого появляются первые сосуды, развиваются клетки крови и гонобласты (предшественники половых клеток);

6) амнион, обеспечивающий создание жидкой среды, в которой до рождения развивается зародыш и далее плод.

Типы плацент млекопитающих

По характеру строения и взаимоотношений ворсинок хориона с тканями слизистой оболочки матки различаются несколько типов плацент (при этом учитываются как анатомические особенности расположения ворсинок хориона, так и гистологические особенности - глубина прорастания ворсин хориона в ткани слизистой оболочки матки:

1) диффузная плацента эпителиохориального типа (свинья, лошадь) - ворсины хориона располагаются равномерно почти по всей его поверхности, врастают в отверстия маточных желёз, контактируя с их эпителием, и вытягиваются из них при родах «как пальцы из перчатки»;

2) котиледонная плацента десмохориального типа (жвачные животные – корова, овца) ворсинки собраны в группы – котиледоны, между которыми поверхность хориона гладкая, лишена ворсинок: при этом ворсинки хориона разрушают эпителий в области утолщений стенки матки (которые называют карункулами), внедряются в соединительную ткань слизистой оболочки и контактируют с ней;

3) поясная плацента эндотелиохориального типа (хищные животные – кошки, собака); содержащая ворсинки часть хориона имеет форму широкого пояса вокруг плодно-

го пузыря; ворсинки прорастают в слизистую, разрушая эпителий, соединительную ткань и стенки сосудов вплоть до эндотелия, с которым они контактируют;

4) дискоидальная плацента гемохориального типа (у человекообразных обезьян, человека) – ворсинчатый участок хориона имеет форму диска, причём ворсинками разрушается и эпителий, и соединительная ткань, и стенка сосудов, включая эндотелий, в результате ворсинки омываются материнской кровью, излившейся из сосудов в межворсинчатые пространства.

Контрольные вопросы и задания

1. Эмбриология. Задачи эмбриологии. Методы исследования.
2. Понятие онто- и филогенеза. Биогенетический закон как фундамент эмбриологии.
3. Этапы эмбрионального развития животных.
4. Строение сперматозоида.
5. Строение яйцеклетки.
6. Классификация яйцеклеток.
7. Какие существуют приспособительные структуры для оплодотворения?
8. Прогенез. Эмбриогенез. Постнатальное развитие.
9. Дробление зародыша ланцетника.
10. Дробление зародыша лягушки.
11. Дробление зародыша птиц.
12. Дробление зародыша млекопитающего.
13. Этапы оплодотворения.
14. Каковы особенности раннего эмбриогенеза некоторых позвоночных?
15. Внезародышевые органы птиц.
16. Внезародышевые органы млекопитающих.
17. Типы плацент млекопитающих.

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ТКАНЕЙ. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ. ЖЕЛЕЗЫ

Ткань – это возникшая в ходе эволюции частная система организма, состоящая из одного или нескольких клеточных дифферонов, как главных элементов ткани, а также клеточных производных и межклеточного вещества, выполняющая определенные специфические функции. Клеточный дифферон – это совокупность клеточных форм, составляющих линию дифференцировки от родоначальной, стволовой, до зрелой, активно функционирующей и наконец, стареющей и погибающей.

В составе тканей организма, способных к регенерации, обязательно имеются стволовые клетки. Стволовые клетки – не дифференцированные клетки, способные неограниченно делиться и давать потомство, одна часть которого дифференцируется, а другая остаётся в качестве стволовых.

Производные клеток – это симпласты (например, волокна поперечнополосатой скелетной мышцы, наружная часть трофобласта; синцитий, соединённые цитоплазматическими мостиками развивающиеся мужские половые клетки, клетки в пульпе эмалевого органа и др.); а также постклеточные структуры (эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки эпидермиса и т.д.)

Межклеточное вещество подразделяют на основное вещество и волокна. Оно может быть представлено золем, гелем, или быть минерализованным. Различают три основных типа волокон: коллагеновые, эластические и ретикулярные (ретикулиновые).

Деятельность различных тканей и органов в целом организме согласована в результате регуляции со стороны нервной, эндокринной и иммунной систем.

Классификация тканей

Общепринятой является классификация тканей по морфофункциональным признакам. По этой классификации выделяют 4 группы:

- эпителиальные ткани;
- соединительные (ткани внутренней среды);
- мышечные ткани;
- нервная ткань (тканевые элементы нервной системы).

Можно классифицировать ткани по генетическим признакам (т.е. по происхождению, по развитию из определённого эмбрионального зачатка), при этом выделяют ткани:

- эпидермальные;
- энтодермальные;
- целонефродермальные;
- глионевральные;
- мезенхимальные;
- соматически мышечные;
- производные хорды.

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела, слизистых и серозных оболочек внутренних органов, а также образуют большую часть желёз организма, и поэтому их соответственно делят на покровные эпителии, располагающиеся на границе двух сред (внутренней и внешней), железистые, специализированные на секреторной деятельности и сенсорные эпителии, способные воспринимать раздражители (сигналы) из внешней среды.

Эпителиальные ткани развиваются из всех трёх зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и различных участков мезодермы.

У эпителиев имеются разнообразные морфофизиологические свойства и признаки, но среди них есть и общие основные свойства, характерные для всех видов эпителиев:

1) эпителиальные клетки объединяются в непрерывный пласт, лежащий на базальной мембране;

2) между клетками практически нет межклеточного вещества, они плотно соединены друг с другом с помощью специальных межклеточных контактов;

3) эпителии не содержат кровеносных сосудов и питаются диффузно через базальную мембрану из сосудов рыхлой соединительной ткани (кроме эпителия сосудистой плоскости внутреннего уха);

4) эпителии обладают свойством полярности, что проявляется в каждой клетке наличием базального и апикального полюсов, а в многослойных эпителиях – различием глубоких и поверхностных слоев по строению;

5) для эпителиев характерна высокая способность к регенерации. Восстановление эпителиев происходит за счёт митотического деления и дифференцировки камбия (камбий - запас малодифференцированных клеток, способных активно делиться и далее дифференцироваться, обеспечивая регенерацию).

Однослойный эпителий отличается от многослойного тем, что в нём все клетки пласта связаны с базальной мембраной, в то время как в многослойном на базальной мембране лежит только часть клеток (базальный слой), а остальные наслаиваются друг на друга. Однорядный эпителий называется так потому, что его клетки имеют одинаковую высоту и их ядра расположены на одном уровне – в один ряд. В многорядном эпителии клетки имеют разную форму и высоту, поэтому их ядра образуют несколько рядов, однако этот эпителий относится к однослойным, так как все его клетки лежат на базальной мембране. Плоским называется эпителий, в котором основания клеток больше, чем их высота; в кубическом эпителии основание и высота клеток одинаковы; в цилиндрическом эпителии высота клеток больше их основа-

ния. В многослойных эпителиях в названии учитывается лишь форма клеток наружных слоёв (рис.23).

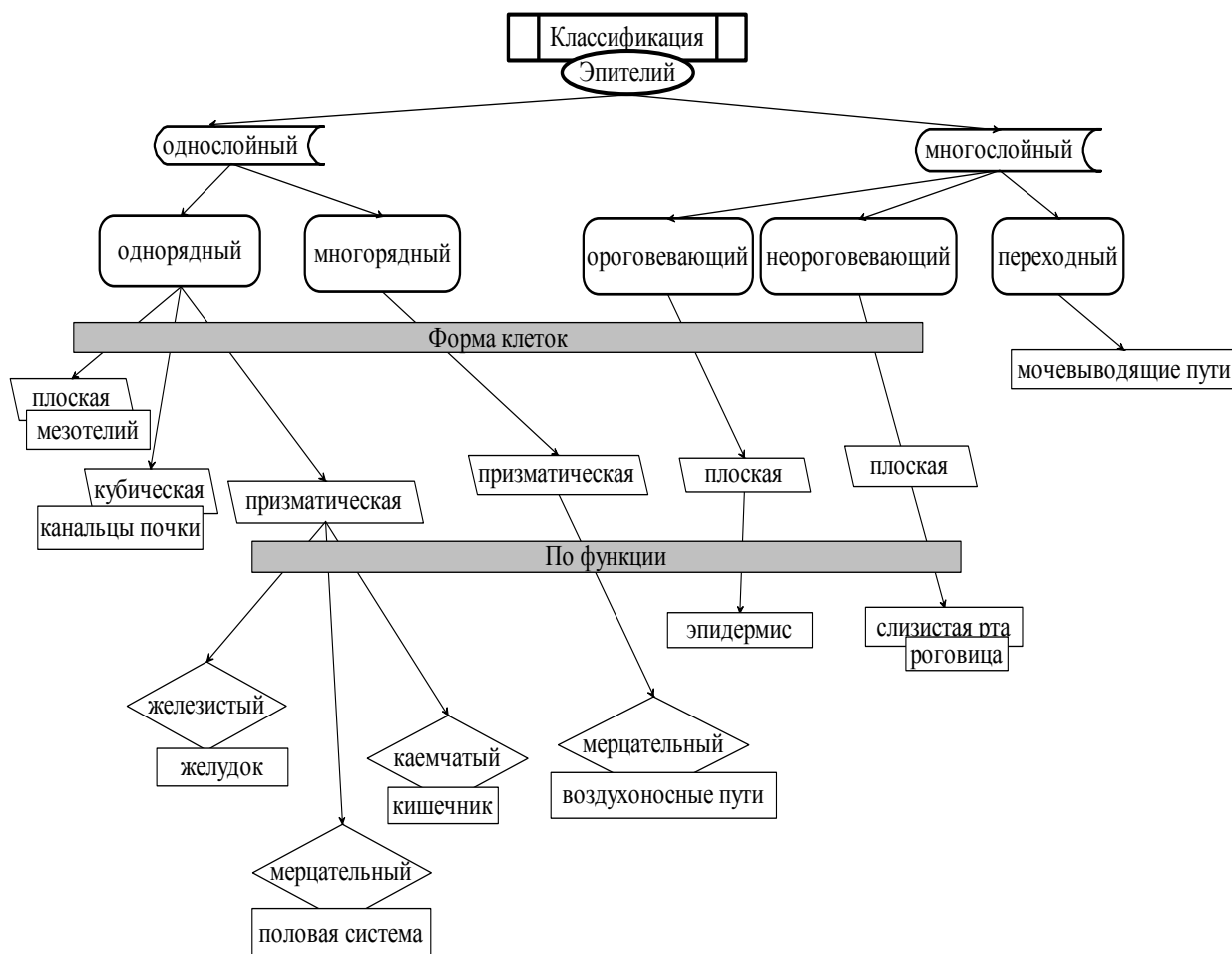


Рис.23 Морфофункциональная классификация эпителиев

Характеристика различных типов покровного эпителия (рис. 24)

Однослойный плоский эпителий – мезотелий – покрывает листки плевры, брюшины и околосердечной сумки (т.е. выстилает серозные оболочки). Развивается он из листков спланхнотома мезодермы, состоит из одного ряда плоских клеток с неровными извитыми краями и единичными микроворсинками на поверхности. Основная функция – предотвратить сращение органов серозной полости. Камбий диффузный, делиться митозом способны многие клетки мезотелия.

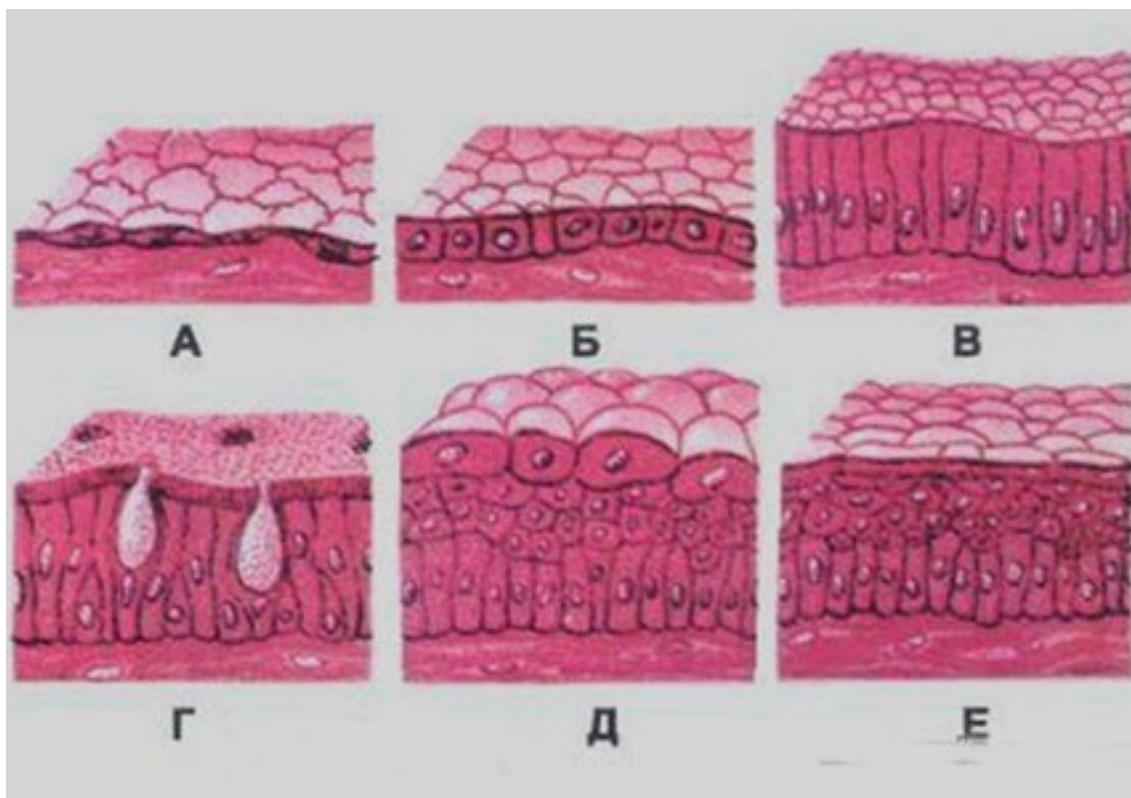


Рис.24 Строение различных типов эпителиев (А- однослойный плоский; Б- однослойный кубический; В – однослойный цилиндрический; Г- однослойный многорядный реснитчатый; Д – многослойный переходный; Е – многослойный плоский неороговевающий)

Однослойный кубический эпителий встречается в канальцах нефрона почки – источник развития - нефрогонотом мезодермы. Клетки кубической формы, имеют на поверхности всасывающую каёмку, состоящую из микроворсинок, а в основании – базальную исчерченность, образованную параллельными складками базальной мембраны и расположенными между ними митохондриями. Подобный вид эпителия встречается также в выводных протоках желёз, он развивается из экто- или энтодермы.

Однослойный цилиндрический железистый эпителий выстилает полость однокамерного желудка или сычуга у многокамерного. Каждая клетка в нём является секреторной и выделяет слизь, защищая стенку желудка от самоперевари-

вания желудочным соком. Источник развития - энтодерма. Камбий сосредоточен в области шеек желёз желудка.

Однослойный цилиндрический каёмчатый эпителий выстилает кишечник, имеет выраженную всасывающую каёмку и выполняет в основном функцию всасывания. В составе эпителиального пласта много клеток и с другими функциями (бокаловидные, апикально-зернистые, эндокринные). Камбий - малодифференцированные бескаёмчатые клетки в дне крипт. Источник развития этого эпителия энтодерма.

Однослойный цилиндрический мерцательный эпителий выстилает семя – и яйцепроводы гонад - (половых желёз) и развивается из нефрогонотома, движение ресничек на его поверхности способствует движению жидкого содержимого, несущего половые клетки. Похожий тип эпителия имеется в мелких бронхах, но он развивается из прехордальной пластинки.

Многорядный цилиндрический мерцательный эпителий выстилает воздухоносные пути, развивается из прехордальной пластинки. В нём различают клетки четырёх основных видов: базальные (камбий), эндокринные, бокаловидные (вырабатывают слизь) и мерцательные. Движение ресничек на его поверхности способствует очищению вдыхаемого воздуха от пыли и микробов.

Многослойный плоский ороговевающий эпителий кожи (эпидермис) развивается из эктодермы, представляет собой многодифференционную систему.

Первый дифферон – эпидермальный, состоит из пяти слоёв (при этом клетки, созревая, переходят из нижних слоёв в верхние):

а) базального – ряд призматических высоких эпителиоцитов, лежащих на базальной мембране;

б) шиповатого – 7-12 клеточных слоёв, расположенных друг над другом и содержащих отростчатые (шиповатые) клетки, связанные десмосомами;

в) зернистого – 2-5 рядов уплощённых клеток, содержащих гранулы кератогиалина, имеющие сложный состав;

г) блестящего, имеющего такую же толщину, как и предыдущий; здесь клетки уже утратили ядра и органоиды, их цитоплазма заполнена веществом, обладающим двойным лучепреломлением – элеидином;

д) рогового, образованного роговыми чешуйками, заполненными пузырьками воздуха и кератиновыми фибриллами.

Второй дифферон – фагоцитарный. Источник его развития – стволовая клетка крови, развивающаяся в моноцит, который, проникая через базальную мембрану эпидермиса, мигрирует в базальный и шиповатый слои и превращается в отростчатую клетку Лангерганса (эпидермальный макрофаг).

Третий дифферон – пигментный, представлен клетками меланобластами, способными синтезировать меланин, и меланоцитами, теряющими эту способность. Клетки имеют нейральное происхождение, лежат в базальном слое эпидермиса, имеют отростки. Главная роль – противолучевая защита. Синтезированный меланин фагоцитируется эпидермальными клетками базального и шиповатого слоёв, отчего кожа выглядит загорелой.

Четвёртый дифферон – представлен клетками Меркеля, отростчатыми, расположенными тоже в базальном слое и выполняющим двойную функцию:

– к ним подходят и опутывают их нервные волокна, и таким образом формируются вторично чувствующие осязательные диски;

– после инволюции тимуса клетками Меркеля в небольшом количестве вырабатываются гормоны, подобные по действию тималину, тимулину и др.,

Пятый дифферон – иммунный, представлен Т – лимфоцитами, проникающими через базальную мембрану в различные слои эпидермиса и работающими совместно с клетками второго дифферона.

Многослойный плоский неороговевающий эпителий покрывает роговицу глаза, выстилает полость рта, глотки и пищевода. Развивается из эктодермы (возможно – из прехордальной пластинки). Состоит из трёх слоёв: базального, шиповатого и плоского; клетки верхнего слоя отмирают в нём без ороговения.

Переходный эпителий характерен для мочевыводящих путей: почечных чашечек и лоханок, мочеточников, мочевого пузыря, верхних отделов мочеиспускательного канала, стенки которых подвержены сильному растяжению при заполнении этих органов мочой. В растянутом состоянии в эпителии видно два слоя: базальный, в котором есть мелкие тёмные базальные клетки и более светлые клетки грушевидной формы, и покровный, состоящий из очень крупных клеток уплощённой или куполообразной формы. При сокращении органа толщина эпителия резко возрастает, поскольку клетки как бы «выдавливаются» кверху, наползая друг на друга. Камбий – клетки базального слоя. Источник развития этого эпителия – аллантоис, один из внезародышевых органов, возникающих в эмбриогенезе.

Строение железистого эпителия. Железы

Железистый эпителий состоит из железистых клеток – glanduloцитов, которые настроены на синтез, накопление, хранение и выведение секрета (рис.25).

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЭКЗОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ

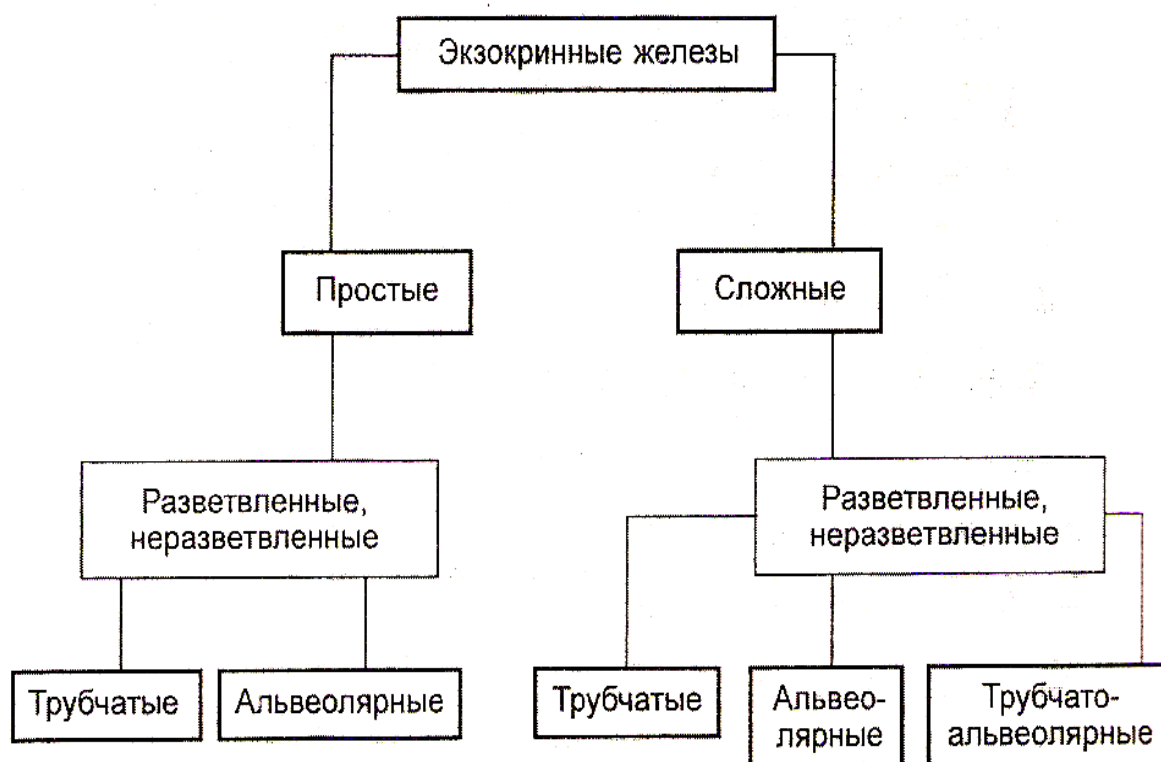


Рис. 25. Классификация желёз

По форме концевых отделов различают железы:

- трубчатые железы;
- альвеолярные;
- трубчато-альвеолярные.

По способу выделения секрета из клеток железы разделяют на 3 типа:

- мерокриновые (железистые клетки при секреции не разрушаются) – слюнные железы, поджелудочная, большая часть потовых и т.д.

- апокриновые (при секреции разрушаются верхушечные части клеток) – молочные железы, потовые железы мышечных впадин и др.;

- голокриновые (каждая клетка, накапливая секрет, разрушается) - сальные железы.

Сенсорный эпителий

Сенсорный эпителий – специализированный эпителий, способный воспринимать раздражители (сигналы) из внешней среды (запахи, звуки и т. п.) с последующей передачей информации в высшие (корковые) отделы сенсорных анализаторов. Этот вид эпителия располагается в органах чувств, в том числе спиральном (кортиевом) органе внутреннего уха, пятнах сферического и эллиптического мешочков вестибулярного лабиринта внутреннего уха, вкусовых почках сосочков языка, обонятельной зоне полости носа.

Контрольные вопросы и задания

1. Специфические признаки эпителиальной ткани.
2. Генетическая классификация эпителиальных тканей.
3. Строение эпителиальной клетки.
4. Базальная мембрана: понятие, строение, функциональное значение.
5. Морфологическая классификация эпителиальных тканей.
6. Однослойный эпителий: понятие, разновидности, строение, расположение, значение.
7. Многослойный эпителий: понятие, разновидности, строение, расположение, значение.
8. Регенерация эпителиев.
9. Понятие о железистом эпителии и морфологические отличия его от нежелезистого эпителия.
10. Понятие об экзокринных железах и их отличия от эндокринных желез.
11. Общий план строения экзокринных желез.
12. Классификация экзокринных желез по строению концевых отделов и выводных протоков.
13. Классификация экзокринных желез по характеру выделяемого секрета.
14. Классификация экзокринных желез по механизму выделения секрета.

КРОВЬ. ГЕМОПОЭЗ

Жидкая ткань, составляющая около 7% массы организма. Кровь состоит из межклеточного вещества – плазмы и форменных элементов, которые развиваются из стволовой клетки крови (СКК). Эта клетка возникает на ранних стадиях эмбриогенеза из мезенхимы в стенке желточного мешка.

Кровь выполняет в организме много разнообразных функций: дыхательную, трофическую, осуществляет транспорт гормонов и других биологически активных гуморальных факторов, обеспечивает, таким образом, регуляторную связь между органами, а так же защитную (иммунную) и теплообменную функции.

Состав крови: плазма 55-60%, форменные элементы 40-45%. В составе плазмы 90-93% воды, 7-10% сухого остатка, причём из этого количества 6-8% составляют белки – альбумины, протеины, протромбин, фибриноген, глобулины, в том числе иммуноглобулины (γ – глобулины или антитела).

В состав сухого остатка входят также углеводы, глицерин, жирные кислоты, хиломикроны, минеральные соли и т.д. Форменные элементы – это эритроциты, лейкоциты и кровяные пластинки - тромбоциты (у птиц и низших позвоночных последние являются клетками).

Количество форменных элементов каждого типа в одном литре крови (гемограмма) у взрослых животных в среднем таково (табл.2):

Таблица 2

**Количество эритроцитов и лейкоцитов
в одном литре крови животных и птиц**

Клетки	КРС	Лошади	Овцы	Свиньи	Собаки	Куры
эритроциты	5,0- $7,5 \cdot 10^{12}$ л	6,0- $9,0 \cdot 10^{12}$ л	7,0- $12,0 \cdot 10^{12}$ л	6,0- $7,5 \cdot 10^{11}$ л	5,2- $8,4 \cdot 10^{12}$ л	3,0- $4,0 \cdot 10^{11}$ л
лейкоциты	4,5- $12,0 \cdot 10^9$ л	7,0- $12,0 \cdot 10^9$ л	6,0- $14,0 \cdot 10^9$ л	8,0- $16,0 \cdot 10^9$ л	8,5- $10,5 \cdot 10^9$ л	20,0- $40,0 \cdot 10^9$ л

Кровяные пластинки у животных в 1 литре $200-4000 \cdot 10^9$, а у кур $23-130 \cdot 10^9$ л.

Эритроциты

Эритроциты у млекопитающих в процессе созревания теряют ядро и органеллы и представляют собой высокоспециализированные элементы в форме двояковогнутого диска диаметром 5-7 мкм и толщиной 1 мкм в центре и 2–3 мкм – по краям (рис.26). Эритроциты верблюда и ламы – овальной формы. Эритроциты рыб, амфибий, рептилий и птиц – овальной формы, имеют ядро и значительно крупнее эритроцитов млекопитающих. Эритроциты покрыты плазмолеммой, внутри заполнены на 65-66% водой, содержат 33-34% гемоглобина и 2-3 % других веществ. Гемоглобин – сложный, уникальный хромопротеид в небелковой части которого (геме) имеется двухвалентное железо, способное непрочно связывать кислород и углекислый газ, а также другие газы.



Рис. 26. Эритроциты крови млекопитающих

Эритроциты выполняют в организме две функции:
– дыхательную – за счёт переноса кислорода гемоглобином;

– транспортную – за счёт очень большого количества активных специфических рецепторов на поверхности клеточной мембраны. К этим рецепторам могут фиксироваться антигены и антитела, токсины, гормоны, лекарства и т.д.

У эритроцитов большой удельный вес по сравнению с плазмой и лейкоцитами, поэтому при отстаивании они оседают на дно пробирки. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) может быть разная. Высокая СОЭ у лошадей, низкая – у крупного рогатого скота, зависит от возраста и пола, а также изменяется при патологии.

Тромбоциты (кровяные пластинки)

Тромбоциты (кровяные пластинки) у млекопитающих не являются клетками – это кусочки цитоплазмы мегакариоцита – гигантской многоядерной клетки красного костного мозга размером 40-80 мкм и более (рис.27). Однако в организме у рыб, рептилий и птиц имеются мелкие клетки с ядром и сходными функциями. Размеры тромбоцита 2 –3 мкм. Различают пять групп тромбоцитов: юные, зрелые, старые, дегенеративные, гигантские. В центре каждого тромбоцита располагается зернистая часть – грануломер, по краям – гиаломер.

В грануломере имеются альфа-гранулы (видоизменённые лизосомы) размером 0,2 – 0,3 мкм с запасом гидролитических ферментов и факторами свёртывания крови, а также плотные тельца, содержащие серотонин, ионы кальция, АТФ.

В гиаломере находятся микротрубочки, фибриллы и сократительные белки. В покое тромбоциты имеют одинаковый заряд и отталкиваются друг от друга, но при повреждении стенки сосуда запускается каскад биохимических реакций тромбообразования. При этом происходит адгезия (прилипание) тромбоцитов к базальной мембране и подэндотелиальной соединительной ткани. Вслед за адгезией под действием тромбоина и других веществ начинается агрегация тромбоцитов, и на месте повреждения формируется так называемый белый

тромб. Далее из фибриногена плазмы крови и тромбоцитов конвертируется (выпадает) фибрин, к нитям которого прикрепляется всё больше тромбоцитов и других клеток крови, и формируется красный тромб. Тромб, первоначально выступающий в просвет сосуда, позже сокращается и уплотняется, и в конце концов рассасывается или прорастает соединительной тканью. Иногда оторвавшийся от стенки сосуда тромб может закупорить просвет сосуда меньшего диаметра в сердце, головном мозге и других органах. Таким образом, тромбоциты участвуют в работе системы свёртывания крови, а позже за счёт выделения ангиогенных факторов – и в восстановлении целостности сосудистой стенки. Дефицит или дефекты тромбоцитов приводят к повышенной кровоточивости.

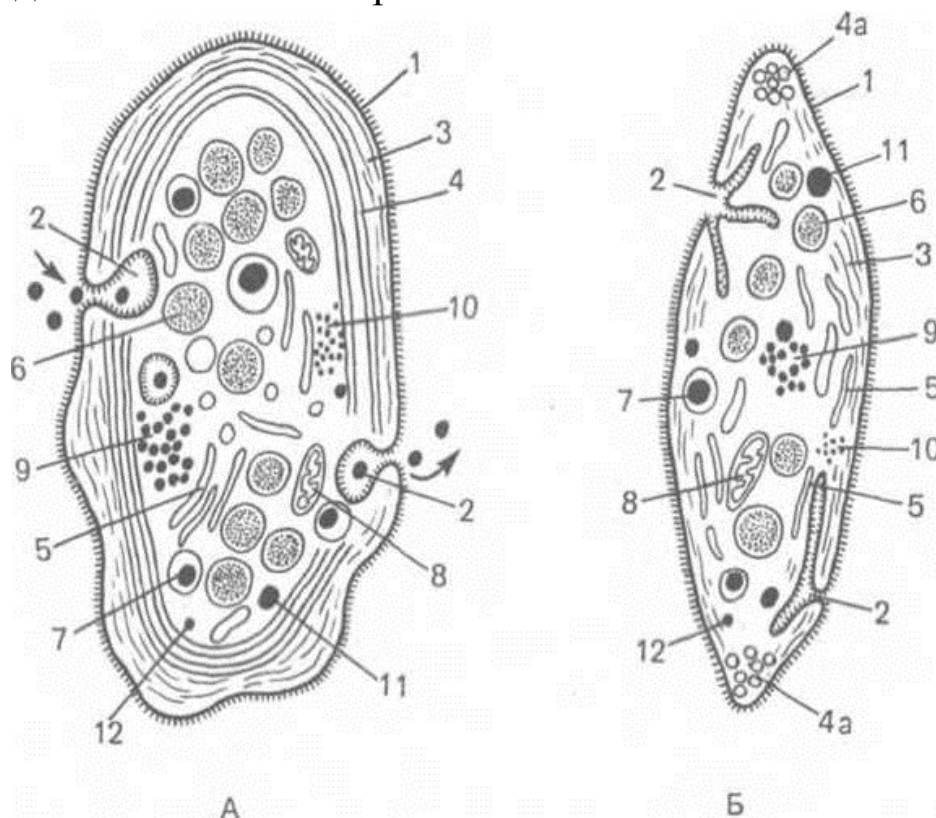


Рис. 27. Ультрамикроскопическое строение тромбоцита (по Н.А. Юриной). А- горизонтальный срез, Б – поперечный срез.

1 – плазмолемма с гликокаликсом, 2 – открытая система каналов, связанная с инвагинациями плазмолеммы,

3- актиновые филаменты, 4 – циркулярные пучки микротрубочек, 4а – микротрубочки в поперечном срезе, 5 – плотная тубулярная система, 6 - α -гранулы, 7 - β -гранулы, 8- митохондрии, 9 – гранулы гликогена, 10 – гранулы ферритина, 11 – лизосомы, 12 – пероксисомы

Лейкоциты

Лейкоциты – это группа клеток крови, обеспечивающих защитные реакции. Лейкоциты разделяют на пять основных типов. Из них три типа содержат зернистость в цитоплазме и называются гранулоцитами: это нейтрофилы (юные, палочкоядерные и сегментоядерные), эозинофилы и базофилы. Два других типа клеток не содержат зернистости и называются агранулоцитами или незернистыми лейкоцитами: это моноциты и лимфоциты (рис.28). Процентное соотношение всех указанных типов клеток в мазке крови называется лейкоцитарной формулой (табл.3).

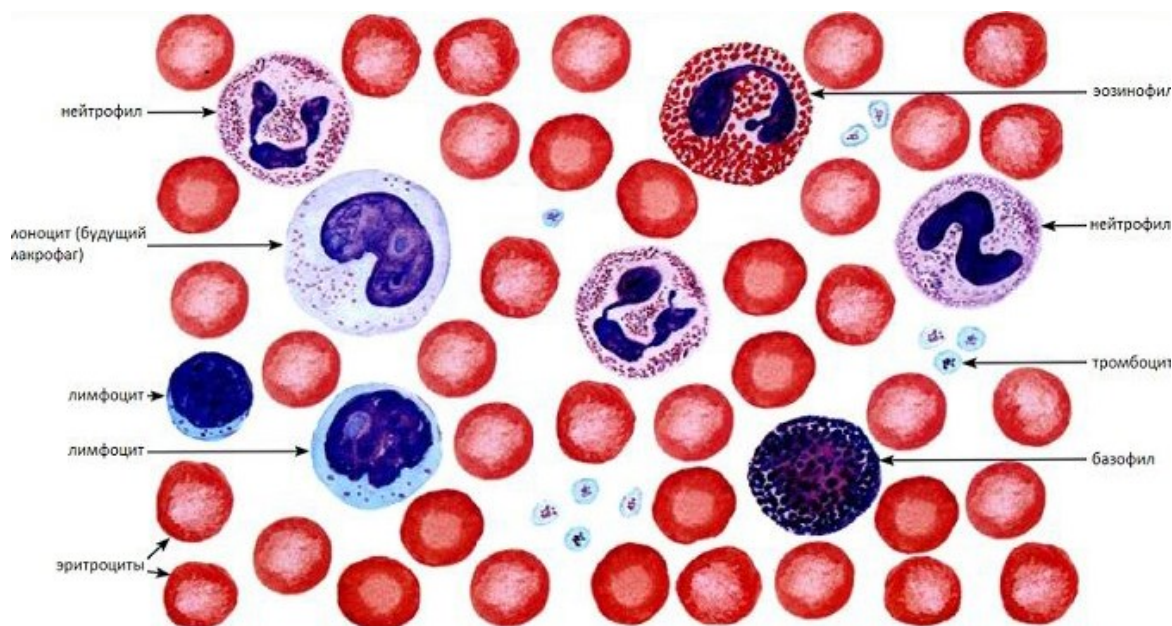


Рис.28. Разновидности лейкоцитов крови

В крови некоторых животных (лошади, собаки, северные олени, свиньи) преобладают нейтрофилы – это животные с нейтрофильным профилем крови, а у других животных (крупный рогатый скот, овцы, кролики и др.) преобладают лимфоциты – это животные с лимфоцитарным профилем крови.

Таблица 3

Лейкоцитарная формула некоторых животных (%)

Вид животных	Б	Э	Н			Л	М
			Ю	П/я	С/я		
Крупный рогатый скот	0-2	5-8	0-1	2-5	20-30	40-65	2-7
Лошади	0-1	2-6	0-1	3-6	45-65	25-44	2-4
Овцы	0-1	4-12	0-2	3-6	35-45	40-50	2-5
Свиньи	0-1	1-4	0-2	2-4	40-48	40-50	2-6
Собаки	0-1	3-9	0	1-6	45-70	20-40	1-5
Куры	3	5	-	30	-	60	2

Все зернистые лейкоциты активно подвижны, все они микрофаги, но в большей степени активны нейтрофилы, а в меньшей – базофилы. Эти клетки несколько часов находятся в крови, а затем – несколько суток в соединительной ткани или кроветворных органах. В них содержится два вида гранул – неспецифические азурофильные (лизосомы) и специфические, по окраске которых клетки и получили свои названия.

Нейтрофилы по степени зрелости делятся на юные (с бобовидным ядром), палочкоядерные (с ядром в виде изогнутой палочки или буквы S) и сегментоядерные (ядро которых состоит из нескольких сегментов, соединённых перемычками). Большая сегментированность ядер характерна для нейтрофилов крови овец (8-10 сегментов). Размер этих клеток от 8 до 15 мкм; размер гранул в их цитоплазме 0,2-0,3 мкм. Отношение гранул к красителям варьирует у разных животных: у собаки, кошки и свиньи зернистость окрашивается в розово-фиолетовый цвет, а у кроликов - в ярко-красный цвет, почему у последних их и называют иногда псевдоэозинофилами, оксифильна и зернистость нейтрофилов у птиц.

Неспецифических гранул меньше, они содержат кислую фосфатазу и миелопероксидазу; специфических больше, они

содержат щелочную фосфатазу, катионные белки, лизоцим, фагоцитин. Основные функции: микрофагоцитоз, выработка неспецифических факторов иммунитета и выработка кейлонов, снижающих синтез ДНК в других клетках и регулирующих таким образом их количество.

При септических инфекциях наблюдается обогащение крови более молодыми формами нейтрофилов (юными и палочкоядерными), что получило название «сдвига влево», т.к. в анализе крови принято записывать незрелые клетки слева, а зрелые справа.

Эозинофилы – клетки размерами 12-18 мкм, чаще имеют двухсегментное ядро (в ядре у овец - до 5 сегментов). В цитоплазме этих клеток много крупных гранул диаметром 0,5 – 0,8 мкм, особенно крупные гранулы в эозинофилах однокопытных (лошадь, осёл). У некоторых видов животных в центре гранул содержатся кристаллоиды – электронноплотные палочковидные структуры. Специфические гранулы содержат: гистаминазу и ряд других ферментов. Функции: микрофагоцитоз, выработка противопаразитарных веществ, антитоксинов, противоаллергическое действие (в том числе за счёт разрушения гистамина и анафилаксина ферментами).

Базофилы – клетки размером 10-12 мкм с палочковидным, лопастным реже – сегментированным ядром. В их цитоплазме содержатся метакроматические (т. е. окрашивающиеся не в цвет красителя, а в близкий тон) гранулы (0,5-1,2 мкм) с гепарином (веществом, препятствующим свёртыванию крови) и гистамином (повышающим как сосудистую проницаемость, так и проницаемость клеточных мембран). Клетка имеет на поверхности рецепторы к иммуноглобулину класса Е и к его комплексу с антигеном. В ответ на действие данных комплексов клетка дегранулирует и выделяет боль-

шое количество гистамина в ткани, что приводит к отёку и покраснению, и характерно для воспаления и аллергических реакций.

Моноциты – клетки размером до 18-20 мкм, ядро у них чаще бобовидное, цитоплазма серо-голубая, светлая, содержит много лизосом. Функции: макрофаг, который способен фагоцитировать уже в крови; источник разнообразных тканевых макрофагов (микроглии, клеток Купфера, Лангерганса, альвеолярных макрофагов, остеокластов ипр.); вырабатывает неспецифические факторы иммунитета (лизоцим, интерферон, комплемент) и медиаторы специфического иммунитета (интерлейкины); запускает все виды иммунных реакций.

Лимфоциты – базофильные клетки с круглым или бобовидным ядром и узким ободком цитоплазмы, который шире у больших лимфоцитов. По размеру различают малые (диаметр 4,5- 8 мкм), средние (8-11 мкм) и большие (более 11 мкм) лимфоциты. Морфологически сходные малые лимфоциты крови по происхождению и функции подразделяют на следующие типы: клетки первых трёх классов системы кроветворения (стволовая клетка крови и её потомки); Т- лимфоциты, которые проходят цикл дифференцировки в тимусе; В-лимфоциты, первый этап дифференцировки которых идёт у млекопитающих в красном костном мозге, а у птиц – в фабрициевой сумке (Bursa – В). Среди Т-клеток выделяются подгруппы: Т-киллеры, являющиеся эффекторами клеточного иммунитета (цитотоксические клетки); Т- хелперы, стимулирующие образование антител В-лимфоцитами; Т-супрессоры, подавляющие процесс антителообразования при затухании иммунного ответа; Т-дифференциаторы, регулирующие процессы кроветворения; Т-клетки памяти, из-за которых вторичный иммунный ответ при повторной встрече с анти-

геном гораздо быстрее и выше, чем первичный. Разновидность Т-киллеров – ЕКК (естественные клетки киллеры), содержащиеся в организме без воздействия антигенов извне и обладающие противоопухолевой активностью.

Среди В-лимфоцитов выделяют: В-эффекторы, они же антителообразующие клетки и их потомки – плазматические клетки с той же функцией; В-хелперы и В-супрессоры, функции которых аналогичны функциям соответствующих подгрупп Т-клеток (регуляторные клетки); В-клетки памяти. Известно, более двух десятков подтипов Т- и В-клеток, здесь названы лишь основные, наиболее изученные.

Все лейкоциты крови – участники реакций иммунитета, но механизм их действия при этом различен.

Иммунитет – это способность организма обеспечить свою генетическую однородность, разрушая и уничтожая попавшие в организм извне или мутировавшие клетки, либо продуцированные ими белки – антигены. Иммунные реакции обычно включаются при любой инфекции или инвазии, при переливании чужеродной плазмы или крови, при трансплантации органов при опухолевых процессах и т.д.

Иммунные реакции подразделяются на неспецифические и специфические.

К неспецифическим относится завершённый фагоцитоз, когда попавший в организм чужеродный агент перерабатывается, разрушается стандартным, заранее готовым набором лизосомальных ферментов. Это как бы «первая линия обороны» организма, филогенетически более древняя. К этой же группе реакции относят выработку организмом веществ с широким антибактериальным или противовирусным спектром действия - лизоцима, интерферона и др.

Если уничтожить антиген таким образом не удаётся, то включается группа специфических иммунных реакций, при

этом против конкретного антигена (чужеродного белка) в организме вырабатываются комплементарные, т.е. соответствующие ему молекулярно (как ключ замку), белки – анти-тела, способные связывать и обезвреживать антиген.

Специфические иммунные реакции всегда связаны с работой трёх видов клеток: макрофагов (антигенпредставляющих клеток), Т- и В- лимфоцитов. Однако по преобладанию определённых иммунокомпетентных клеток их разделяют на клеточные и гуморальные. При клеточной реакции главная эффекторная клетка – Т-киллер, фиксирующий на своей поверхности специфические рецепторы. Такой тип реакции является ведущим при разрушении клеток, поражённых вирусом, при опухолях и при трансплантации. При этом Т-киллер, выделяя цитотоксины, разрушает клетки – мишени, т.е. работает «клетка против клетки». При гуморальном типе иммунных реакций образованные В-эффектором, т.е. антителообразующей клеткой, иммуноглобулины (антитела) не только фиксированы в большом количестве на её поверхности, но и свободно выделяются клеткой в кровь, лимфу, межтканевую жидкость, и реакция идёт на уровне взаимодействия молекул: антиген – антитело. Таков механизм связывания различных токсинов при инфекциях. Детальный механизм межклеточных взаимодействий при иммунных реакциях достаточно сложен и здесь не разбирается.

Кроветворение (гемопоз)

Гемопоз – развитие форменных элементов крови. Различают эмбриональный гемопоз, который происходит в эмбриональный период и приводит к развитию крови как ткани, и постэмбриональный, который представляет собой процесс её физиологической регенерации крови, т.к. форменные элементы функционируют определённое время и погибают.

В эмбриональном гемопоэзе выделяют три периода: желточный период – в стенке желточного мешка; печёчно-селезёночный – в печени, селезёнке, лимфатических узлах, тимусе, а также в сумке Фабрициуса у рептилий и птиц; костномозговой – в красном костном мозге.

Кроветворение (гемоцитопоз) — многостадийный процесс последовательных клеточных превращений, приводящий к образованию зрелых клеток периферической сосудистой крови. В постэмбриональный период у животных развитие клеток крови осуществляется в двух специализированных интенсивно обновляющихся тканях, относящихся к разновидностям тканей внутренней среды и условно названных миелоидной и лимфоидной. В них постоянно совершается сбалансированный процесс новообразования и гибели клеточных элементов. Представлены они многочисленными гемопоэтическими клетками разного типа в комплексе с ретикулярными или эпителиальными элементами и макрофагами.

В миелоидной ткани (греч, миелос — мозг) красного костного мозга происходит развитие стволовых кроветворных клеток и всех форменных элементов крови — эритроцитов, гранулоцитов, лимфоцитов, кровяных пластинок, моноцитов.

В лимфоидной ткани, находящейся в тимусе, селезенке, лимфатических узлах, слизистых оболочках внутренних полостных органов, образуются лимфоциты, а также клетки, являющиеся конечными стадиями дифференциации стимулированных Т- и В-лимфоцитов.

С помощью клональных, иммунологических, электронно-микроскопических, генетических и радиобиологических методов за последние годы получены важные данные, характеризующие кинетику клеточных популяций в процессе кро-

ветворения. Отражением этого явилось построение новых схем кроветворения, в которых уточнены ранние стадии гемоцитопоза, когда разделение клеток по морфологическим признакам еще невозможно. В настоящее время наиболее признанной является схема кроветворения, в соответствии с которой весь гемоцитопоз разделен на шесть этапов и соответственно выделено шесть классов кроветворных клеток.

Исходя из представления, сформулированного А. А. Максимовым, о происхождении клеток крови из единого источника, признано, что родоначальным элементом всех клеток крови является полипотентная стволовая клетка (колониобразующая единица в селезенке — КОЕс), способная к разнообразным превращениям и обладающая свойством самоподдержания (пролиферации без видимой дифференциации) своего численного состава в течение всей жизни организма. Популяция стволовых клеток в схеме кроветворения считается клетками первого класса. Во взрослом организме наибольшее количество стволовых клеток находится в красном костном мозге (на 100 000 клеток костного мозга приходится около 50 стволовых), из которого они мигрируют в тимус, селезенку, а у птиц — в фабрициеву сумку.

Пролиферируют и развиваются стволовые клетки в том или ином направлении под влиянием близкодействующих индукторов микроокружения, образуемых клетками стромы — различными клетками ретикулярной (в красном костном мозге, селезенке) или ретикуло-эпителиальной основы (в тимусе). Несмотря на то, что стволовая клетка кроветворения способна проделывать около 100 митозов, в нормальных физиологических условиях основная масса стволовых клеток митотически инертна. Усиление их митотической активности и восстановление характерного для кроветворной системы

данного организма количества стволовых клеток происходят при воздействиях, резко снижающих общую массу гемопоэтических элементов (например, после кровопотерь или воздействия лучистой энергии). Светомикроскопическое и электронно-микроскопическое исследование наиболее очищенной фракции стволовых клеток показало, что они имеют по своей морфологии сходство с малыми лимфоцитами.

Ближайшей ступенью превращения стволовой клетки в процессе кроветворения является второй класс — частично детерминированных клеток-предшественников двух разновидностей — миелопоэза и лимфопоэза. Это популяция полустволовых клеток с более ограниченными способностями к самоподдержанию. На агаровой культуре эти клетки образуют колонии, поэтому они получили название «колониеобразующие единицы» — КОЕ. Подтверждено существование клетки-предшественницы гранулоцитарного, эритроцитарного, моноцитарного и мегакариоцитарного рядов гемопоэза (КОЕ — ГЭММ). Интенсивность их размножения и превращения в следующий, третий класс — «унипотентные клетки-предшественницы», обладающие еще меньшими способностями к самоподдержанию, регулируется действием специфических биологически активных веществ — поэтинов.

В настоящее время в третий класс поэтинчувствительных клеток отнесены клетки, способные к дифференцировке в направлении как двух ростков — клетка-предшественница грануло- и моноцитопоэза (КОЕ—ГМ), клетка гранулоцито- и эритроцитопоэза (КОЕ—ГЭ), клетка мегакариоцито- и эритроцитопоэза (КОЕ— МГЦЭ), так и клетки, дифференцирующиеся лишь в одном направлении,— клетка-предшественница гранулоцитов (КОЕ—Г), клетка-предшественница моноцитопоэза (КОЕ—М), клетка-предшественница эозино-

филов (КОЕ—Эо), клетка-предшественница базофилов (КОЕ—Б), клетка-предшественница мегакариоцитов (КОЕ—МГЦ). Что касается лимфопоэза, то еще не получено подтверждения существования общей (для Т- и В-лимфоцитов) клетки-предшественницы, и она в схеме остается гипотетической. Однако на основании обнаружения соответствующих клеточных антигенных маркеров выявлены клетки-предшественницы отдельно для Т- и В-лимфоцитов.

Перечисленные выше классы стволовых, полустволовых и унипотентных предшественников имеют лимфоцитоподобный вид и морфологическими методами не распознаются. Если за счет стволовых клеток происходит качественная регуляция кроветворения, то есть снабжение кроветворной системы всеми видами предшественников, то на стадии поэтинчувствительных и следующих за ней морфологически распознаваемых стадиях большинство клеток находится в состоянии пролиферации. Именно в этом отделе реализуется основная количественная регуляция кроветворения, то есть обеспечение необходимого количества клеток нужного типа в ответ на конкретные потребности организма.

Далее следует четвертый класс клеток типа «бластов» (эритробласты, миелобласты, лимфобласты и т. д.). Все они имеют более крупные размеры (20 мкм и более), ядро с нуклеолами и нежносетчатым хроматином, неширокий ободок беззернистой, слабобазофильной цитоплазмы. Несмотря на то, что каждый «бласт» развивается в направлении лишь одного определенного типа клеток, морфологически все они трудно различимы.

Пятый и шестой классы морфологически распознаваемых клеток — это соответственно класс созревающих (миелоцит, нормоцит и др.) и класс зрелых клеток (эритроциты,

гранулоциты и др.). На уровне последних двух классов выявлено принципиальное различие в поведении клеток миелоидного и лимфоидного рядов. Если в последних стадиях миелоидного кроветворения развитие идет вплоть до гибели клеток, то в лимфоидном ряду возможно превращение морфологически зрелых лимфоцитов в бластные формы. Однако это происходит под влиянием специфических индукторов — антигенов (антигензависимая бласттрансформация). Таким образом, в основном подтверждается выдвинутое А. А. Максимовым представление о том, что малый лимфоцит крови не является конечной стадией дифференциации клеток лимфоидного ряда, а сохраняет способность трансформироваться в клетки, способные к митотическому делению.

Развитие эритроцитов (эритроцитопоз) в красном костном мозге протекает по схеме: стволовая клетка (СК) — полустволовые клетки (КОЕ—ГЭММ, КОЕ—ГЭ, КОЕ—МГЦЭ) — унипотентные предшественники эритропоэза (БОЕ—Э, КОЕ—Э) — эритробласт — пронормоцит — нормоцит базофильный — нормоцит полихроматофильный — нормоцит оксифильный — ретикулоцит — эритроцит. До стадии эритробласта клеткам несвойственны характерные отличительные морфологические признаки, как полагают, они имеют лимфоцитоподобный вид. О свойствах этих клеток судят на основании данных, получаемых главным образом методом клонирования в полутвердых средах, содержащих агар, метилцеллюлозу и др. Показано, что в обычных условиях эритроцитопоза непосредственный предшественник — эритропоэтинчувствительная унипотентная клетка (КОЕ—Э) образуется из клеток, формирующих большие колонии — бурсты, состоящие из нескольких тысяч эритроидных клеток, так называемые бурстообразующие единицы (БОЕ—Э). В

условиях повышенной потребности в эритроцитах эритроцитопозз может миновать стадии БОЕ—Э и КОЕ—Э.

Конечный период эритроцитопоза (начиная с эритробластов) сопровождается образованием морфологически распознаваемых клеток. При этом происходят характерные морфологические изменения: уменьшаются размеры всей клетки, отмечают ее уплотнение, затем исчезает ядро, изменяется окраска цитоплазмы. Эритробласты — клетки размером от 15 до 25 мкм. Ядро, занимающее ее большую часть, содержит мелко распыленный хроматин и 1—3 ядрышка. Образующиеся из эритробластов пронормоциты имеют меньшие размеры (12—18 мкм) и более грубую структуру хроматина ядра. Пронормоциты — интенсивно делящиеся клетки. В результате митотического деления образуются клетки размером 10—12 мкм, с плотным ядром и интенсивно базофильной цитоплазмой, в которой становится заметной узкая более светлая перинуклеарная зона — базофильные нормоциты.

Базофилия цитоплазмы обусловлена наличием в ней большого количества РНК, свободных рибосом и полисом, с которыми связан синтез белкового компонента гемоглобина. Последний накапливается сначала в перинуклеарной зоне. Железо, входящее в состав гемоглобина, базофильные нормоциты получают от макрофагов, фагоцитирующих гибнущие эритроциты. В результате деления базофильных нормоцитов появляются еще более мелкие клетки, цитоплазма которых из-за накопленного гемоглобина утрачивает выраженную ранее базофилию и окрашивается как основными, так и кислыми красителями — полихроматофильные нормоциты. Ядра их, как правило, без ядрышек, а вследствие радиального расположения грубых глыбок гетерохроматина имеют вид

колеса со спицами. Прodelав завершающее деление, полихроматофильные нормоциты превращаются в клетки, цитоплазма которых вследствие обилия в ней гемоглобина проявляет выраженную оксифилию — оксифильные нормоциты. Ядро их постепенно уменьшается, пикнотизируется (уплотняется) и отсоединяется. Отделившиеся ядра нормоцитов фагоцитируются макрофагами костного мозга. Образуются молодые эритроциты — ретикулоциты, поступающие в кровяное русло. В них еще некоторое время сохраняются РНК-содержащие структуры в виде сеточки. В процессе развития морфологически распознаваемые клетки эритроцитарного ряда осуществляют 5—6 митозов.

Установлено, что даже в нормальных условиях кроветворения часть эритробластов (до 10%) не завершает свой цикл развития до эритроцитов и с помощью макрофагов костного мозга разрушается.

Этот процесс, названный неэффективным эритропоэзом, является одним из физиологически обусловленных механизмов регуляции в системе эритропоэза. Наиболее сильным регулятором эритропоэза является количество кислорода, доставляемого к тканям и органам. Недостаточное снабжение кислородом стимулирует усиленную выработку эритропоэтина, посредством которого регулируется интенсивность пролиферации костномозговых предшественников (преимущественно на уровне БОЕ—Э и КОЕ—Э) эритропоэза. Эритропоэтин — гормон гликопротеидной природы. Считают, что он синтезируется в почках.

Развитие гранулоцитов (гранулоцитопоэз). При развитии гранулоцитов из стволовых клеток красного костного мозга вначале также образуются морфологически нераспознаваемые полустволовые (КОЕ—ГЭММ; КОЕ—ГМ; КОЕ—

ГЭ) и унипотентные предшественники (КОЕ—Б; КОЕ—Эо; КОЕ—Гн), которые через стадии распознаваемых клеточных форм (миелобласт, промиелоцит, миелоцит, метамиелоцит, палочкоядерный гранулоцит) превращаются в зрелые сегментоядерные гранулоциты трех разновидностей — нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

Миелобласт — первая морфологически идентифицируемая клетка гранулоцитарного ряда — имеет крупное центрально расположенное ядро, в котором на фоне диффузно-мелкозернистого хроматина видно несколько ядрышек. Цитоплазма слабобазофильная, в ней можно обнаружить небольшое количество азурофильных гранул. Электронно-микроскопически в ней выявляются митохондрии, полирибосомы, элементы гранулярной цитоплазматической сети. Разделившись, миелобласт превращается в промиелоцит — крупную клетку (20—25 мкм), в которой округлое ядро часто расположено эксцентрично и содержит 1—2 ядрышка. В элементах пластинчатого комплекса Гольджи промиелоцитов происходит основной процесс формирования азурофильных гранул. Они в значительном количестве содержатся в цитоплазме и дают положительную реакцию на пероксидазу. После деления из промиелоцита образуются клетки еще меньших размеров и с более плотным ядром, имеющим чаще всего овальную форму, — миелоциты. В цитоплазме миелоцитов наряду с первичной (азурофильной) зернистостью образуются и содержатся вторичные (специфические) гранулы, в соответствии с особенностями которых удастся отчетливо различать нейтрофильные, эозинофильные и базофильные миелоциты.

В развитии гранулоцитов миелоциты являются завершающими клетками, способными к митотическому делению,

после которого они созревают, последовательно превращаясь в метамиелоциты, палочкоядерные и сегментоядерные клетки. Эти этапы созревания характеризуются некоторыми общими морфологическими изменениями: уменьшением клетки в размерах, изменением формы ядра от овальной (миелоциты) через бобовидную (метамиелоциты) и палочковидную к расчлененной на дольки (сегментоядерные) и окончательным оформлением в цитоплазме соответствующей специфической зернистости. Сегментоядерные гранулоциты поступают из костного мозга в кровяное русло, циркулируют в нем 8-12 ч, после чего проникают в ткани, где выполняют специфические функции и погибают. Показано, что для эозинофилов тканевая фаза их жизни продолжается около 10 сут., базофилы же погибают очень быстро.

Развитие моноцитов (моноцитопоэз). Клетки моноцитарного ряда образуются в костном мозге из стволовых клеток через стадии полустволовых клеток (КОЕ—ГЭММ и КОЕ—ГМ), из которых возникают унипотентный предшественник (КОЕ—М) и затем монобласты. Немногочисленные монобласты трудно отличимы от других бластных форм в красном костном мозге. После того как в их цитоплазме сформируются компоненты комплекса Гольджи и образуются азурофильные гранулы, клетки превращаются в промоноциты и моноциты. Последние выходят в кровоток, а затем, проникая в ткани, дают начало незрелым, а позднее зрелым макрофагам.

Развитие лимфоцитов. Лимфоцитопоэз — один из наиболее сложных процессов дифференцировки стволовых кроветворных клеток. Важная особенность этого процесса состоит в том, что развивается сходная морфологически, но разнородная в функциональном отношении клеточная попу-

ляция. С участием различных органов поэтапно осуществляется формирование двух тесно связанных при функционировании линий клеток — Т- и В-лимфоцитов. В красном костном мозге образуются родоначальные лимфоидные клетки, общие как для Т-, так и для В-лимфоцитов. В центральных лимфоидных органах (тимусе, фабрициевой сумке) лимфоцитопозз зависит от наличия жизнеспособных костномозговых предшественников. В периферических лимфоидных органах (лимфатические узлы, селезенка, лимфоидные образования слизистых оболочек) лимфоцитопозз является антигензависимым процессом.

Развитие кровяных пластинок (тромбоцитопозз). Образование кровяных пластинок происходит в красном костном мозге и связано с развитием в нем особых гигантских клеток — мегакариоцитов. Мегакарицитопозз состоит из следующих стадий: стволовая клетка (СК) — полустволовые клетки (КОЕ—ГЭММ и КОЕ—МГЦЭ) — унипотентные предшественники (КОЕ— МГЦ) — мегакариобласт-промегакариоцит - мегакариоцит. По мере созревания, в результате своеобразной многократной эндомитотической репродукции, формируются крупные клетки (40— 50 мкм), содержащие в многолопастном ядре до 32—64 хромосомных наборов. В развивающихся мегакариоцитах, в цитоплазме образуются система микрофиламентов и микротрубочек, а также специфические гранулы. На заключительных этапах с участием формирующейся системы из гладких мембран происходит фрагментация цитоплазмы мегакариоцитов на обособленные участки — кровяные пластинки, которые через стенки синусоидов красного костного мозга попадают в кровоток. После отсоединения пластинок вокруг оставшегося ядра мегакариоцитов возникает новая цитоплазма. Полагают,

что в каждом мегакариоците красного костного мозга совершается циклический процесс развития нескольких поколений кровяных пластинок.

Контрольные вопросы и задания

1. Общая характеристика тканей внутренней среды.
2. План строения крови как ткани.
3. Характеристика межклеточного вещества крови – плазмы: химический состав, значение.
4. Эритроциты: содержание, размеры, продолжительность жизни, строение, функциональное значение.
5. Лейкоциты: содержание, классификация, общая морфофункциональная характеристика.
6. Гранулоциты: понятие, разновидности, содержание, размеры, продолжительность жизни, строение, функциональное значение.
7. Агранулоциты: понятие, разновидности, содержание, размеры, продолжительность жизни, строение, функциональное значение.
8. Тромбоциты: содержание, размеры, строение, функциональное значение.
9. Понятие о гемограмме и лейкоцитарной формуле.
10. Что собой представляет постэмбриональный гемопоэз?
11. Общая характеристика классов клеток крови.
12. Понятие о диффероне. Представление о родоначальных клетках, колониеобразующих единицах.
13. Характеристика эритроцитарного дифферона.
14. Характеристика тромбоцитарного дифферона.
15. Характеристика гранулоцитарного дифферона.

СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Соединительные ткани – это большая группа тканей мезенхимного происхождения (рис.29).

Они выполняют в организме много функций, главными из которых являются:

- трофическая – связана с регуляцией питания различных тканевых структур, с участием в обмене веществ и поддержанием гомеостаза внутренней среды организма;
- пластическая – активное участие в процессах адаптации, регенерации, заживления ран;
- биомеханическая (опорная) – обеспечивается коллагеновыми и эластическими волокнами, образующими структурную основу многих органов, а также межклеточным веществом скелетных тканей.
- иммунная – благодаря процессам фагоцитоза, выработке иммуноглобулинов и т.д.



Рис. 29. Классификация соединительных тканей

Соединительные ткани характеризуются развитым межклеточным веществом и разнообразием клеток. Межклеточное вещество – это продукт жизнедеятельности клеток соединительной ткани, неживой компонент, представленный волокнами, которые могут быть коллагеновыми, ретикулярными, эластическими и аморфным (основным, склеивающим) веществом. В составе этого вещества имеются белки, полисахариды, вода липиды, гликозаминогликаны, протеоглики, гликопротеины.

Коллагеновые волокна построены из белка коллагена, молекула которого состоит из трёх полипептидных цепей, закрученных в спираль. Коллагеновые волокна могут быть различной длины и толщины (от 1,0 до 15 мкм и больше). Коллаген по массе составляет 1/3 белков всего организма и содержится в рыхлой соединительной ткани, в дерме кожи, сухожилиях, хрящах, костях, стенках кровеносных сосудов.

Эластические волокна, построены из белка – эластина, способны растягиваться и затем возвращаться к исходной длине и форме. Анастомозируют, имеют толщину 1-3 мкм. С возрастом эластичных волокон становится меньше.

Ретикулярные волокна по химическому составу и структуре похожи на коллагеновые, но они тоньше (0,1- 0,2 мкм), анастомозируют и ветвятся, не образуют пучков, импрегнируются (взаимодействуют с серебром), не перевариваются пепсином, по растяжимости занимают промежуточное место между коллагеновыми и эластическими.

К клеткам соединительной ткани относятся:

1) клетки фибробластического ряда, в котором юные и зрелые фибробласты, активные в продукции волокон и элементов основного вещества, и фиброциты (старые, не делящиеся клетки), которые теряют эту способность;

2) гистиоциты (тканевые макрофаги) – потомки моноцитов крови, способны к фагоцитозу;

3) эндотелиоциты, способные набухать, тем самым регулировать просвет капилляров;

4) перициты, образующие выстилку сосудов;

5) адвентициальные клетки, малодифференцированные, дают начало фибробластам и др. клеткам соединительной ткани;

6) тучные клетки (лаброциты, или тканевые базофилы) – содержат в цитоплазме большое количество крупных базофильных гранул, содержащих гепарин, гистамин, дофамин. Они регулируют местный обмен веществ, изменяют проницаемость стенок сосудов, препятствуют свертыванию крови, способствуют разжижению основного вещества соединительной ткани, участвуют в защите организма от инфекции;

7) плазматические клетки (плазмоциты) – формируются из В – лимфоцитов крови и являются активными продуцентами АТ;

8) жировые клетки (липоциты, адипоциты), способные накапливать в цитоплазме включения жира;

9) пигментные клетки, содержащие в цитоплазме пигмент меланин;

10) ретикулярные клетки, выполняющие регуляторные функции микроокружения в ткани кроветворных органов;

11) все виды лейкоцитов крови, свободно выходящие в соединительную ткань из сосудов и участвующие в реакциях специфического и неспецифического иммунитета.

Характеристика различных типов соединительных тканей

Рыхлая соединительная ткань наиболее широко распространена в организме, сопровождая все кровеносные и лимфатические сосуды, формируя многочисленные прослой-

ки внутри органов, входя в состав кожи и слизистых оболочек внутренних полостных органов (рис.30).

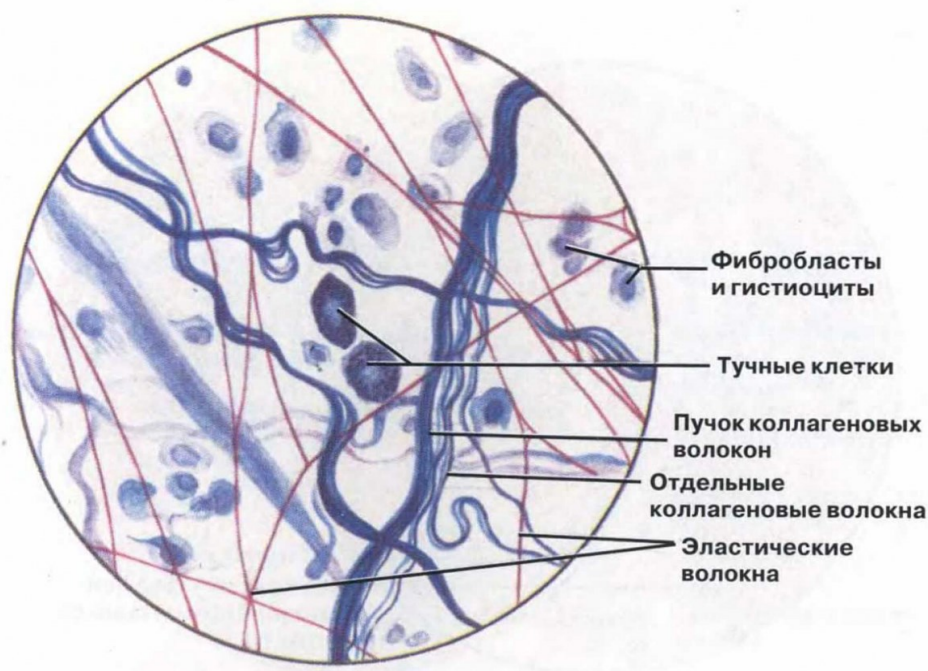


Рис. 30. Рыхлая волокнистая соединительная ткань

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется количественным преобладанием волокон над основным веществом и клетками. В зависимости от взаимного расположения волокон и образованных из них пучков и сетей различают две основные разновидности плотной соединительной ткани: неоформленную (сетчатый слой дермы, капсулы различных органов, фасции и др.) и оформленную (сухожилия и связки) (рис.31). В оформленной ткани волокна располагаются упорядоченными параллельными пучками, а в неоформленной – хаотично.

В тканях со специальными свойствами в основном резко преобладают клетки соответствующего названия: жировые, пигментные, ретикулярные.

Жировая ткань специфически связана с накоплением и обменом липидов и она состоит из клеток- адипоцитов. Различают белую и бурую жировую ткань. Белая жировая ткань,

состоящая из однокапельных адипоцитов, распространяется под кожей, в сальнике, брыжейке, в других жировых депо, этот жир легко мобилизуется при голодании и используется для покрытия энергетических затрат организма. Бурая жировая ткань в значительном количестве имеется у грызунов и животных, впадающих в зимнюю спячку, а также у новорождённых животных других видов в межлопаточной области, за грудиной, по ходу сосудов и нервов. Она состоит из многокапельных адипоцитов и принимает участие в терморегуляции.

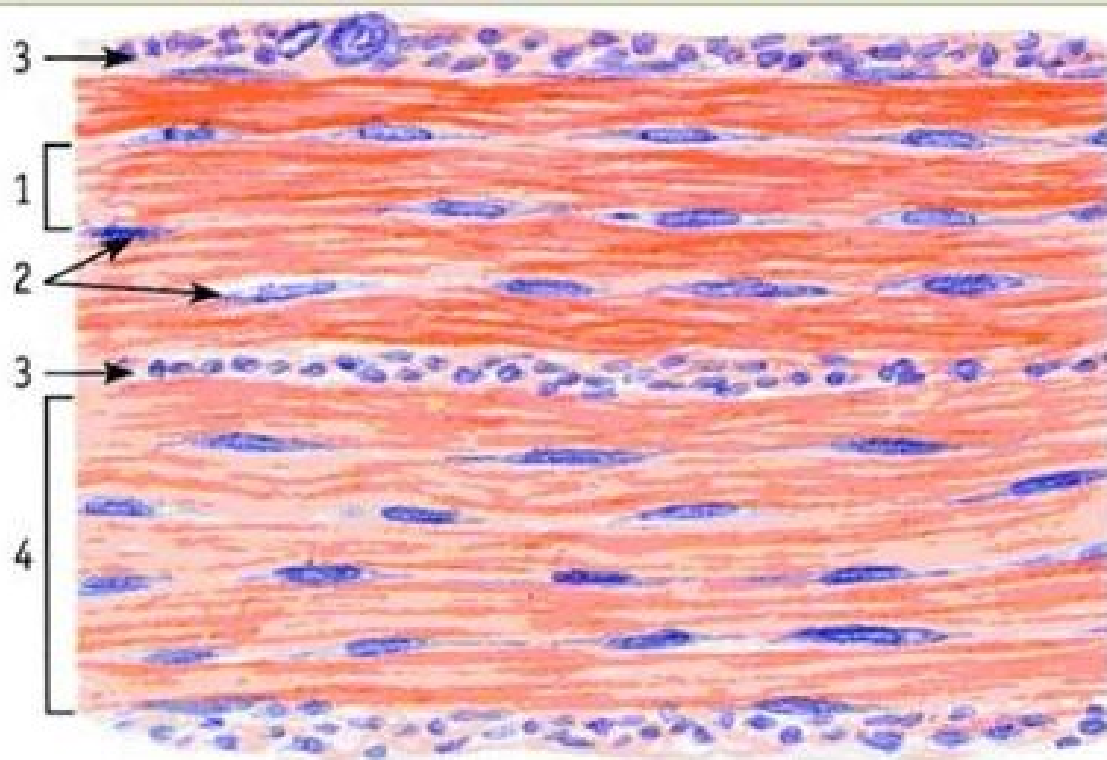


Рис. 31 Продольный срез плотной волокнистой оформленной соединительной ткани. 1-первичный сухожильный пучок, сухожильные клетки (фиброциты), 3- эндотений, 4 – вторичный сухожильный пучок

Пигментная соединительная ткань, характеризуется высоким содержанием пигментных клеток. Примеры локализации такой ткани - радужка и сосудистая оболочка глаза, а также зоны пигментации кожи.

Ретикулярная ткань образует основу и создаёт микроокружение для кроветворных элементов в органах кроветворения.

Слизистая соединительная ткань встречается у зародыша в пупочном канатике. Главной особенностью такой ткани является повышенная упругость аморфного вещества, что обеспечивается высоким содержанием гиалуроновой кислоты и протеогликанов в аморфном веществе.

Контрольные вопросы и задания

1. План строения соединительной ткани.
2. Какая существует классификация соединительных тканей?
3. Биомеханическая функция соединительной ткани и структурные компоненты, обеспечивающие эту функцию.
4. Трофическая функция соединительной ткани и структурные компоненты, обеспечивающие ее выполнение.
5. Репаративная (пластическая) функция соединительной ткани и структурные компоненты, обеспечивающие ее выполнение.
6. Защитная функция соединительной ткани и структурные компоненты, обеспечивающие ее выполнение.
7. Регенерация соединительной ткани в свете теории дифференционного строения тканей.
8. План строения плотной соединительной ткани.
9. Какая существует классификация плотной соединительной ткани?
10. Отличительные признаки плотной соединительной ткани от рыхлой неоформленной соединительной ткани.
11. Сухожилие: понятие, строение, регенерация.
12. Ретикулярная ткань: понятие, план строения, расположение, значение.
13. Жировая ткань: понятие, разновидности, расположение, строение, функции.
14. Студенистая ткань: понятие, расположение, строение, значение.

ХРЯЩЕВЫЕ ТКАНИ

Хрящевая ткань – специализированный вид соединительной ткани, выполняющий опорную функцию. Она способна выдерживать значительно большие нагрузки, чем ткань собственно соединительная. Однако хрящевая ткань менее прочная, чем костная. Она состоит из клеток и межклеточного вещества. Клетки хряща – хондробласты и хондроциты первого, второго и третьего типа.

В эмбриогенезе хрящевая ткань развивается из мезенхимы и формирует скелет зародыша, который в последующем в большей части замещается костью. Развитие происходит через стадию стволовой скелетогенной клетки, общей для хряща и кости: более обильное кровоснабжение скелетогенного зачатка вызывает дифференцировку этой клетки в остеобласт, а менее обильное – в хондробласт, начинающий продуцировать волокна и аморфное вещество хряща.

Межклеточное вещество хряща содержит около 70-80% связанной воды, что делает ткань очень упругой, 10-15% органических веществ и 4-7% минеральных солей. 50-70% сухого вещества приходится на коллагеновые (хондриновые) волокна, обычно более тонкие, чем в собственно соединительной ткани, толщиной от 10 до 100 нм. Они построены из коллагена второго типа, в составе которого три идентичных по аминокислотному составу альфа – цепи.

Ориентация волокон определяется направлением силовых нагрузок на данный участок хряща: чаще они лежат перпендикулярно или косо относительно длины хрящевого скелета, что обуславливает большую плотность хряща при сдавливании и несколько меньшую на разрыв.

Клетки и волокна расположены в основном веществе, в составе которого имеются белки, липиды, гликозаминогли-

каны и особенно много протеогликанов, чем и объясняется повышенная упругость хрящевой ткани.

Этот комплекс органических веществ хряща иногда называют хондромукоидом. В его составе среди гликозаминогликанов преобладают хондроитинсульфаты, кератансульфат и гиалуроновая кислота. Эти вещества соединяются с неколлагеновыми белками и образуют макромолекулы протеогликанов, расположенные упорядоченно в виде сети и связывающие большое количество молекул воды, что придает основному веществу хряща консистенцию геля, определяет плотность и упругость ткани, а также обеспечивает диффузию в ней питательных веществ, минеральных солей и газов. Хрящевая ткань не содержит кровеносных сосудов, поэтому трофика её осуществляется диффузией питательных веществ из сосудов надхрящницы через межклеточное вещество. При этом в «молекулярное сито» легко проходят газы, соли и низкомолекулярные вещества и не могут проникнуть крупные белковые молекулы с антигенными свойствами.

В большинстве случаев поверхность хряща покрыта соединительнотканной оболочкой – надхрящницей (перихондром), в которой выделяют два слоя: поверхностный - волокнистый, состоящий из плотной соединительной ткани с сосудами, и внутренний – хондрогенный, содержащий много хондробластов и их предшественников – прехондробластов. Клетки хондрогенного слоя надхрящницы активно размножаются и продуцируют межклеточное вещество, в котором и оказываются «замурованы». Так происходит рост хряща с поверхности способом наложения (аппозиционный рост). Под надхрящницей располагается зона молодого хряща, клетки которой некоторое время сохраняют способность делиться митозом и амитозом, а кроме того, они наращивают и

массу межклеточного вещества. Эти процессы обеспечивают рост хряща изнутри (интерстициальный рост).

В ходе развития хрящевой ткани образуется следующий клеточный дифферон: стволовые скелетные клетки – полустволовые клетки (прехондробласты) – хондробласты – хондроциты первого, второго, затем третьего типа.

Хондробласты – молодые уплощённые клетки с базофильной цитоплазмой, в которой хорошо развит комплекс Гольджи и гранулярная ЭПС. Они активно делятся митозом и продуцируют межклеточное вещество. Хондробласты образуются в надхрящнице из стволовых клеток и прехондробластов, а затем в процессе своего развития превращаются в хондроциты.

Хондроциты – основной вид клеток хрящевой ткани. Они расположены в особых полостях межклеточного вещества – лакунах, окружённых тонкой волокнистой оболочкой, окрашивающейся оксифильно. В зоне зрелого хряща в одной лакуне часто располагается несколько клеток, образовавшихся в результате деления одной исходной. Это скопление клеток называется изогенной группой.

По особенностям строения межклеточного вещества различают три вида хрящевой ткани: гиалиновую, эластическую и волокнистую.

Гиалиновый хрящ. Во взрослом организме гиалиновый хрящ входит в состав рёбер, грудины, покрывает суставные поверхности костей, образует хрящевой скелет воздухоносных путей: носа, гортани, трахеи, бронхов.

Клетки различных зон хряща характеризуются специфическими особенностями формы, положения и степенью дифференцировки. Под надхрящницей концентрируются незрелые хрящевые клетки – хондробласты. Они овальной формы, уплощенные, ориентированы длинной осью параллельно по-

верхности хряща, а их цитоплазма богата рибонуклеиновой кислотой, что определяет её базофилию. В более глубоких зонах хряща его клетки - хондроциты постепенно округляются или приобретают неправильную многоугольную форму, их объём увеличивается. Они располагаются группами в одной или смежных лакунах, образуя характерные для хряща «изогенные группы клеток», то есть группы, образовавшиеся в результате деления одного хондроцита (рис.32).

Межклеточное вещество гиалинового хряща содержит до 70% сухого веса фибрилярного белка коллагена и до 30% аморфного вещества, в состав которого входят сульфатированные и несulfатированные гликозаминогликаны: протеоглики, липиды и неколлагеновые белки. В периферической зоне хряща волокна ориентированы в основном параллельно поверхности, тогда как в глубокой их положение зависит от специфичности механических нагрузок.

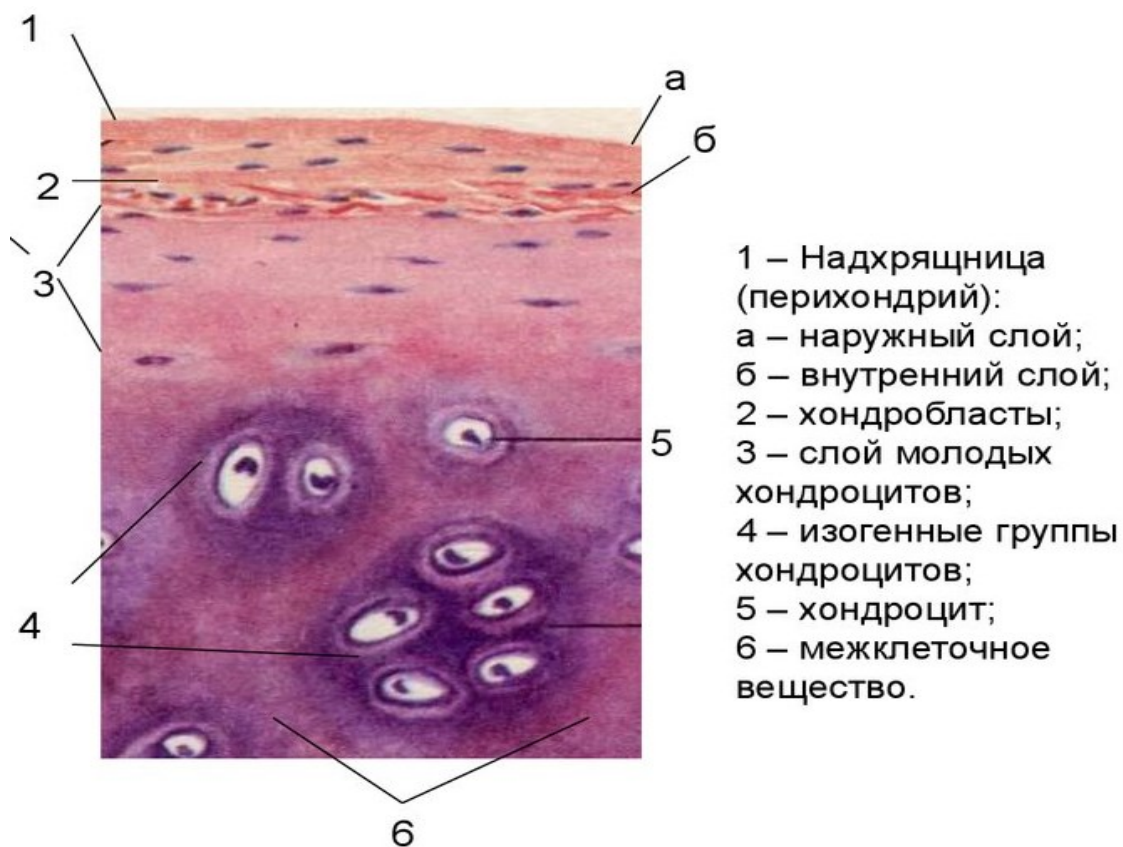


Рис. 32. Строение гиалиновой хрящевой ткани

Таким образом, в результате неравномерного распределения компонентов межклеточного вещества гистологически в нём различают:

- оксифильно окрашенные тонкие волокнистые капсулы, окружающие каждый хондроцит в изогенной группе;
- клеточные территории – участки ярко базофильно окрашенного межклеточного вещества, окружающего изогенную группу (здесь преобладают гликозаминогликаны);
- интертерритории – участки между изогенными группами, где базофильная окраска немного ослабевает, т.к. уменьшается количество белков и гликозаминогликанов.

Старый хрящ в целом может быть окрашен оксифильно, т.к. в нём количество гликозаминогликанов падает, и начинает преобладать альбумоид. Нарушение питания гиалинового хряща часто приводит к обызвествлению, то есть к отложению в межклеточном веществе солей кальция, а значит, к снижению прочности и упругости.

Эластический хрящ образует скелет наружного уха, слухового прохода, евстахиевых труб, клиновидных и рожковидных хрящей гортани. В отличие от гиалинового хряща, в составе его межклеточного вещества не только аморфное вещество и коллагеновые фибриллы, но и плотная сеть эластических волокон, которая на периферии переходит в ткань надхрящницы. Строение и расположение клеток - как в описанном выше гиалиновом хряще (рис. 33).

Волокнистый хрящ локализуется в составе межпозвоночных дисков, круглой связки бедра, в сращении лобковых костей, в области прикрепления сухожилий к костям. Межклеточное вещество волокнистых хрящей содержит грубые пучки параллельно ориентированных коллагеновых волокон. Клетки хряща образуют изогенные группы, вытянутые в

обособленные цепочки между пучками коллагеновых волокон. Этот вид хряща нередко представляет собой переходную зону между гиалиновым хрящом и плотной соединительной тканью.

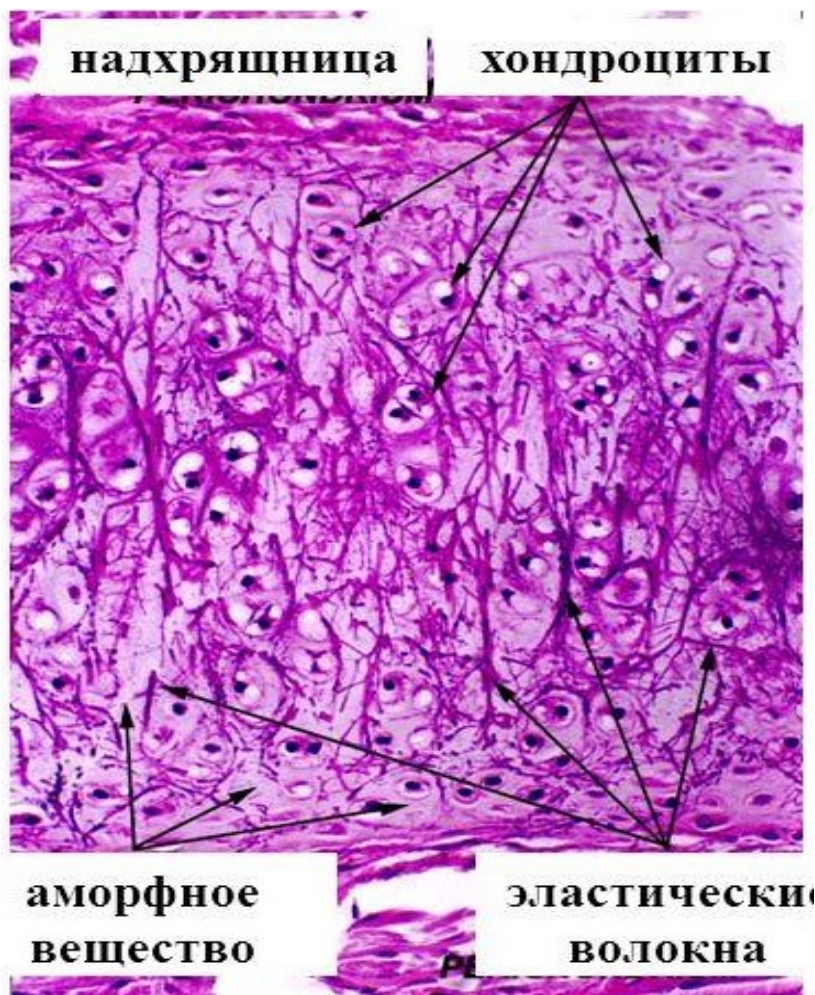


Рис.33.Строение эластической хрящевой ткани

Контрольные вопросы и задания

1. План строения хрящевой ткани как ткани внутренней среды.
2. Какая существует классификация хрящевой ткани?
3. Гиалиновая хрящевая ткань: строение, расположение, значение.
4. Эластическая хрящевая ткань: строение, расположение, значение.
5. Волокнистая хрящевая ткань: строение, расположение, значение.
6. Хрящ как орган: строение, особенности питания, регенерация.

КОСТНЫЕ ТКАНИ

Костная ткань – специализированный вид соединительной ткани с очень высокой степенью минерализации, межклеточного вещества, около 70% в котором составляют неорганические соединения, главным образом фосфаты кальция. Из этой ткани построены кости скелета. Они обеспечивают механическую защиту органов ЦНС и грудной полости. В губчатом веществе костей скелета локализован красный костный мозг, здесь осуществляются процессы кроветворения и развитие клеток для иммунной защиты организма. Кость активно участвует в обмене веществ организма, что определяет ее способность закономерно перестраиваться, отвечая на изменяющиеся условия жизнедеятельности, динамику обмена веществ в связи с возрастом, вскармливанием потомства, активностью желёз внутренней секреции.

Костная ткань, как и все разновидности соединительной, состоит из клеток и межклеточного вещества. Клетки кости – остеобласты, остециты, остеокласты. В составе межклеточного волокна - оссеиновые волокна (коллагеновые волокна 1-го типа) и основное вещество, содержащее около 30% органических веществ и 70% минеральных солей.

Основное вещество содержит неколлагеновые белки, липиды, гликопротеиды, гликозаминогликаны и протеогликаны. В сравнении с хрящевой тканью, здесь меньше сульфатированных гликозаминогликанов и воды, но больше лимонной и других органических кислот.

Минеральные соли представлены, в основном, аморфным фосфатом $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ и кристаллами гидроксиапатита $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$. Кристаллы гидроксиапатита расположены в межклеточном веществе упорядоченно вдоль коллагеновых волокон. Кроме того, в костной ткани обнаружено более 30

микроэлементов (медь, цинк, магний и др.), участвующих в различных метаболических процессах организма.

В ходе развития костной ткани образуются два дифферона:

- стволовая скелетогенная клетка – полустволовая клетка (преостеобласт) – остеобласт – остеоцит;

- стволовая клетка крови – полустволовые кроветворные клетки (КОЕ – ГЭММ – колониеобразующая единица для гранулоцитов, эритроцитов, моноцитов и мегакариоцитов; КОЕ-ГМ – колониеобразующая единица для гранулоцитов и моноцитов) - КОЕ –М (унипотентный предшественник моноцитов) – монобласт – промоноцит – моноцит – преостеокласт – остеокласт, который рассматривают как многоядерную клетку, либо как симпласт.

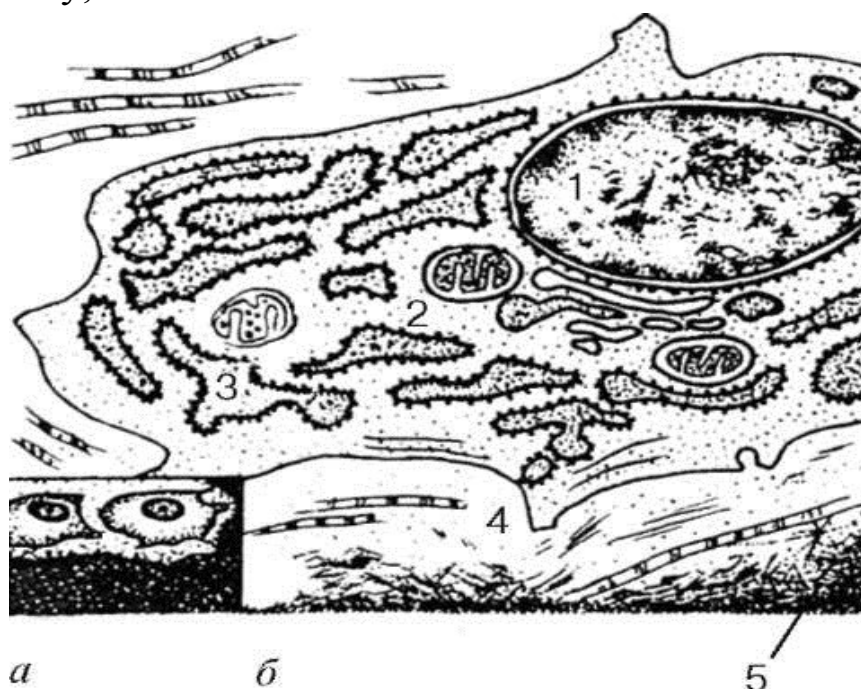


Рис. 34. Строение остеобласта (схема по Ю.Н. Афанасьеву)
А – на светоптическом уровне; Б – на субмикроскопическом уровне;
1 – ядро; 2 - цитоплазма; 3 – развитая гранулярная
 эндоплазматическая сеть; 4 – остеонид;
5 – минерализованное вещество костной ткани

Остеобласты – клетки, продуцирующие органические элементы межклеточного вещества костной ткани: коллаген,

гликозаминогликаны, белки и др. Это крупные клетки кубической или призматической формы, расположенные по поверхности формирующихся костных балок. Их тонкие отростки анастомозируют друг с другом. Ядра остеобластов округлые, с крупным ядрышком, расположены эксцентрично. Цитоплазма содержит комплекс Гольджи, много митохондрий, хорошо развитую зернистую эндоплазматическую сеть и свободные рибосомы, что определяет её базофилию (рис.34).

Остеоциты – второй тип клеток костной ткани – лежат в особых полостях межклеточного вещества – лакунах, соединённых между собой многочисленными костными канальцами. Тело остеоцита имеет соответствующую лакуне форму уплощённого овала, а его многочисленные тонкие отростки распространяются по костным канальцам и анастомозируют с отростками соседних клеток. Система лакун и костных канальцев содержит тканевую жидкость и обеспечивает уровень обмена веществ, необходимый для жизнедеятельности костных клеток (рис.35).

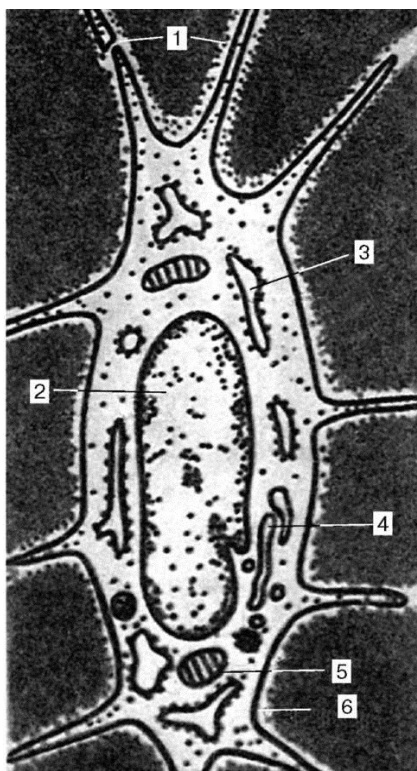


Рис.35. Строение остеоцита (по Ю.И. Афанасьеву) 1 – отростки остеоцитов; 2 – ядро; 3- эндоплазматическая сеть; 4 – аппарат Гольджи; 5 – митохондрии; 6 – остеонидное (необызвествлненное) вещество кости по краю лакун, в которой расположены остеоциты

Остеокласты – крупные многоядерные клетки диаметром от 20 до 100 мкм, находятся на поверхности костной ткани в местах её резорбции (рис.36). Их поверхность на полюсе, обращённом к резорбируемой кости, имеет большее количество тонких, плотно расположенных ветвящихся отростков, образующих в совокупности гофрированную каёмку. Здесь секретируются и сосредотачиваются гидролитические ферменты, участвующие в процессах разрушения кости, а органеллы и ядра содержатся на другом полюсе клетки. Гормон паращитовидной железы (ПТГ), усиливая процессы секреции ферментов лизосом, стимулирует резорбцию кости, а кальцитонин щитовидной железы снижает активность остеокластов.

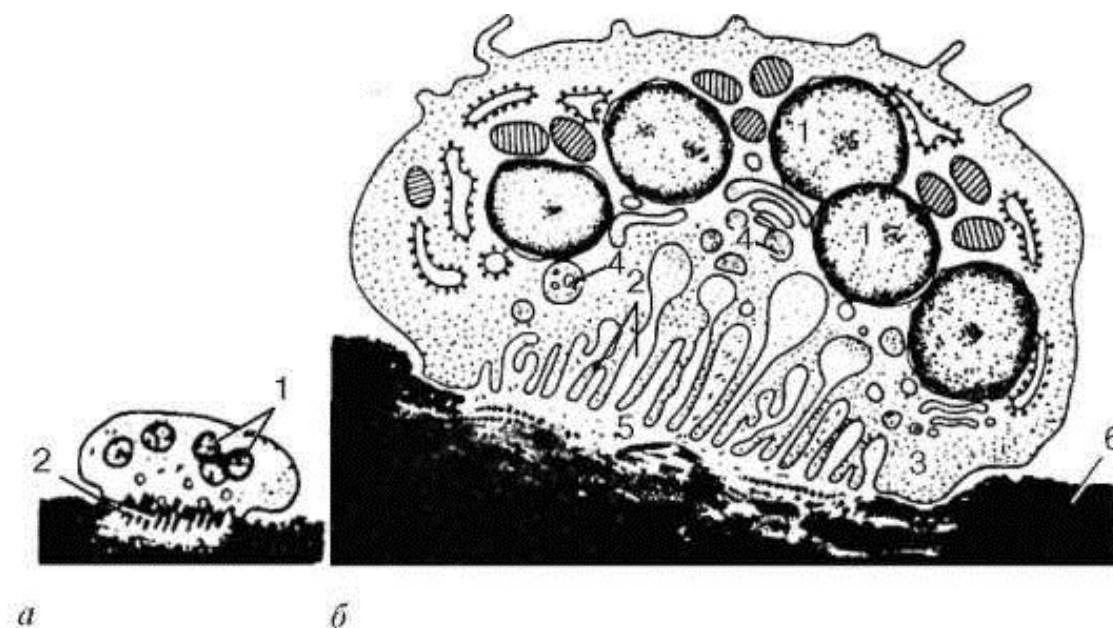


Рис.36. Строение остеокласта (по Ю.И. Афанасьеву).

а – на светоптическом уровне; б - на субмикроскопическом уровне; 1- ядро; 2 – гофрированный край остеокласта; 3 – светлая зона; 4 – лизосомы; 5 – зона резорбции межклеточного вещества; 6 – минерализованное вещество

Существует два основных вида костной ткани, различающихся главным образом по строению межклеточного вещества: грубоволокнистая (ретикулофиброзная) и пластинчатая.

Кроме того, очень близкое строение и химический состав имеют ткани зуба – дентин и цемент.

Грубоволокнистая костная ткань встречается главным образом у зародышей. У взрослых она имеется на месте заросших черепных швов и в местах прикрепления сухожилий к костям. В составе этой ткани коллагеновые волокна образуют толстые беспорядочно расположенные пучки, между которыми содержится относительно большое количество остеоцитов в костных полостях, также не имеющих правильной, упорядоченной ориентировки. С поверхности грубоволокнистая кость покрыта соединительнотканной оболочкой – надкостницей. В этом типе костной ткани отсутствуют кровеносные сосуды, а степень её минерализации ниже, чем пластинчатой кости.

Пластинчатая костная ткань, из которой построен весь скелет человека, отличается упорядоченным расположением волокон и клеток с образованием так называемых костных пластинок.

Костная пластинка – это структурная единица пластинчатой костной ткани, образованная параллельными пучками коллагеновых волокон, пропитанных минерализованным аморфным веществом. Часто пластинки имеют форму цилиндров, расположенных вокруг кровеносных сосудов или вокруг всей кости, но могут иметь и форму тяжей. В соседних пластинках волокна лежат под прямым углом друг к другу, что ещё более повышает прочность костной ткани. Остеоциты могут быть замурованы внутри пластинок, но чаще располагаются между ними. Следует иметь в виду, что, как и в гиалиновом хряще, коллагеновые волокна в кости почти прозрачны, невидимы, т.к. показатели светопреломления волокон и основного вещества кости близки. Поэтому границы соседних пластинок проще всего различить, ориентируясь на правильные ряды расположенных между ними остеоцитов.

Пластинчатая костная ткань образует:

- компактное (плотное) вещество кости, формирующее стенку диафиза трубчатых костей скелета и преобладающее в строении некоторых участков плоских костей (чешуя височной кости, лопатка);
- губчатое вещество, локализованное в эпифизах трубчатых костей, а также преобладающее в плоских костях таза, черепа, тел позвонков и др.

Пластинчатая костная ткань в компактном веществе диафиза трубчатой кости формирует три слоя: сразу под периостом слой наружных общих (генеральных) пластинок, в котором костные пластинки лежат параллельно поверхности кости по окружности диафиза, не образуя полных колец; затем слой остеонов, в котором костные пластинки накладываются концентрическими слоями вокруг кровеносных сосудов, и слой внутренних общих (генеральных) пластинок, в котором пластинки тоже лежат параллельно поверхности кости по окружности, прилегая к эндосту (рис. 37).

Остеон (гаверсова система) – структурная единица компактного вещества кости, образованная вокруг кровеносного сосуда, содержит от 4 до 20 взаимовложенных костных пластинок. Остеоны ограничены друг от друга спайной линией, а иногда между ними видны вставочные пластинки, представляющие собой части ранее сформированных и разрушенных остеонов, сохранившиеся в процессе перестройки кости.

Снаружи все кости покрыты надкостницей (периостом), в которой различают наружный волокнистый и внутренний клеточный слои. Наружный построен из плотной соединительной ткани с кровеносными сосудами, к нему прикрепляются своими сухожилиями мышцы и связки. Внутренний слой имеет более нежный волокнистый состав и содержит многочисленные камбиальные клеточные элементы: стволовые и полустволовые скелетогенные клетки, остеобласты и остеокласты, непосредственно прилежащие к поверхности

кости. Для более прочного прикрепления из внутреннего слой надкостницы в само вещество кости внедряются пучки плотных коллагеновых волокон, получивших название прободающих. Они как бы «пришивают» периост к поверхности кости. Со стороны костномозговой полости кость покрыта эндостом, который также состоит из соединительной ткани, но представляет собой очень тонкую и нежную оболочку, в которой содержатся остеогенные клетки.

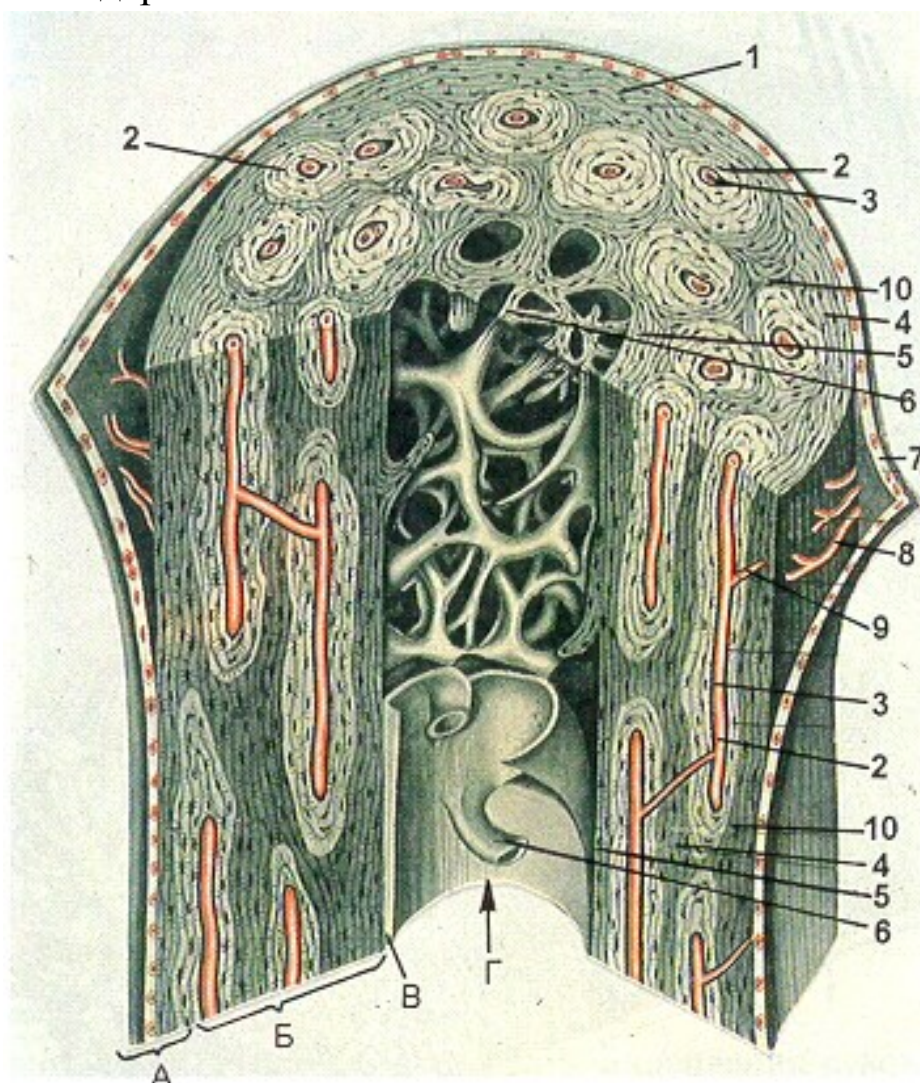


Рис.37. Строение трубчатой кости (схема по В.Г. Елисееву, Ю.И. Афанасьеву, Е.Ф. Котовскому) А – надкостница; Б – компактное вещество кости; В – эндост; Г – костномозговая полость; 1 – слой наружных общих костных пластинок; 2 – остеон; 3 – канал остеона; 4 – вставочные пластинки; 5 – слой внутренних общих пластинок; 6 – костная трабекула губчатой ткани; 7 – волокнистый слой надкостницы; 8 – кровеносные сосуды надкостницы; 9 – прободающий канал; 10 – остециты

Губчатое вещество располагается в плоских костях и в эпифизах трубчатых костей. Оно точно так же, как и компактное, построено из костных пластинок, но имеет другую анатомическую структуру:

- большое количество мелких полостей, заполненное красным костным мозгом.

- большое количество костных перекладин (трабекул) и тонких перегородок между полостями. Лишь иногда здесь встречаются короткие примитивные остеоны с небольшим количеством слоёв.

Источником развития костной ткани в эмбриогенезе является мезенхима, «выселяющаяся» из склеротома сомитов. Различают два типа остеогенеза: непосредственно из мезенхимы (прямой остеогенез плоских костей скелета), или же на месте ранее образованной хрящевой модели (непрямой остеогенез трубчатых костей).

Контрольные вопросы и задания

1. План строения костной ткани.
2. Костные клетки: разновидности, строение, функциональное значение.
3. Межклеточное вещество костной ткани: понятие, строение, химический состав, значение, новообразование.
4. Какие существуют виды костной ткани?
5. Кость как орган: понятие, строение, регенерация.
6. Способы гистогенеза костной ткани и их основные этапы.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Группа мышечных тканей, представленная тремя основными и двумя специализированными типами, различными по происхождению, строению и локализации, объединяется общим функциональным свойством – сократительностью.

Элементы этих тканей способны изменять свою форму, становятся короче под действием пусковых нервных импульсов, что обеспечивает перемещение в пространстве организма в целом или его частей. Изменить свою форму могут клетки различных тканей, но в мышечных сокращение становится главной функцией и связано с наличием органелл специального значения – миофибрилл.

Различаются следующие виды мышечных тканей:

1) поперечно-полосатая (исчерченная) мышечная ткань соматического (скелетного) типа (формируется из миотома сомитов мезодермы и образует скелетные мышцы, мышцы языка, глотки, частично – пищевода, диафрагмы и анального отверстия);

2) поперечно-полосатая (исчерченная) мышечная ткань сердца (миокард, образуется из висцерального листка спланхнотома в шейной области тела зародыша через стадию парной миоэпикардальной пластинки);

3) гладкая (неисчерченная) мышечная ткань, включающая три разновидности:

а) мезенхимного происхождения – в стенке сосудов, полых органов, пищеварительного, дыхательного и мочеполового трактов, в соединительной ткани кожи и во многих других органах;

б) нейроглиального происхождения - мышцы радужки глаза;

в) эктодермального происхождения – миоэпителиальные клетки потовых, молочных, слёзных и слюнных желёз.

В каждом типе мышечной ткани для удобства изучения все внутри – и внеклеточные структуры – условно разделяют на пять аппаратов, отвечающих за выполнение определённых функций ткани:

1. Сократительный аппарат обеспечивает выполнение специфической функции ткани и представлен миофибриллами.

2. Трофический аппарат отвечает за поддержание жизнедеятельности тканевых структур. Это цитоплазма, ядра, органеллы общего значения, включения гликогена и миоглобина.

3. Опорный аппарат обеспечивает возможность совершения работы, передавая усилие сократившихся мышечных элементов на рычаги костей скелета или другие органы. Включает телофрагмы, цитолемму, базальные мембраны, соединительнотканый чехлик, соединительнотканые прослойки внутри мышечных пучков и между ними, фасции и сухожилия.

4. Нервный аппарат представлен двумя типами структур:

- чувствительными нервными окончаниями, несущими в ЦНС информацию о степени сокращения мышцы в данный момент времени;

- двигательными нервными окончаниями, запускающими механизм мышечного сокращения;

5. Специфический мембранный аппарат связан с передачей мембранного потенциала нервного импульса (потенциала действия) внутрь волокна или клетки, к миофибриллам, с последующим высвобождением из гладкой ЭПС ионов кальция, необходимых для начала сокращения. В сердечной и

скелетной мышечной ткани этот аппарат представлен поперечными трубочками Т-системы и цистернами цитоплазматической сети, а в гладкой мышечной ткани аналогом этого аппарата выступают пиноцитозные пузырьки и кавеолы, транспортирующие в клетку ионы кальция.

Характеристика различных типов мышечных тканей

Поперечно - полосатая мышечная ткань соматического (скелетного) типа приспособлена к очень быстрому сокращению. Она состоит не из клеток, а из крупных симпластических образований, называемых мышечными волокнами - мионами. По форме мышечное волокно напоминает цилиндр, хотя концы его могут быть закруглены или же отдают несколько отростков. В нем различают оболочку (сарколемму), многочисленные ядра, цитоплазму (саркоплазму) и миофибриллы.

По особенностям строения и функции мышечные волокна подразделяют на красные, белые и промежуточные. Красные волокна тоньше, содержат больше миоглобина и митохондрий, способны к длительной непрерывной сократительной активности, а белые, соответственно, толще, имеют меньше миоглобина и митохондрий, быстрее утомляются, но способны к интенсивному выполнению кратковременной работы.

Сократительный аппарат представлен пучками миофибрилл, расположенных в центре мышечного волокна (рис.38). Каждая миофибрилла состоит из чередующихся светлых и тёмных дисков, правильная последовательность которых совпадает у всех миофибрилл волокна и определяет его поперечную исчерченность.

Саркомер – базовая сократительная единица поперечнополосатых мышц, представляющая собой комплекс нескольких белков, состоящий из трёх разных систем волокон. Из саркомеров состоят миофибриллы. Саркомер - это участок миофибриллы между двумя соседними Z-линиями, структур-

но-функциональная единица поперечнополосатой мышечной ткани и других ее составляющих компонентов.

В каждой миофибрилле повторяются на всем её протяжении два участка: светлый изотропный диск (диск И) и тёмный анизотропный диск (диск А)

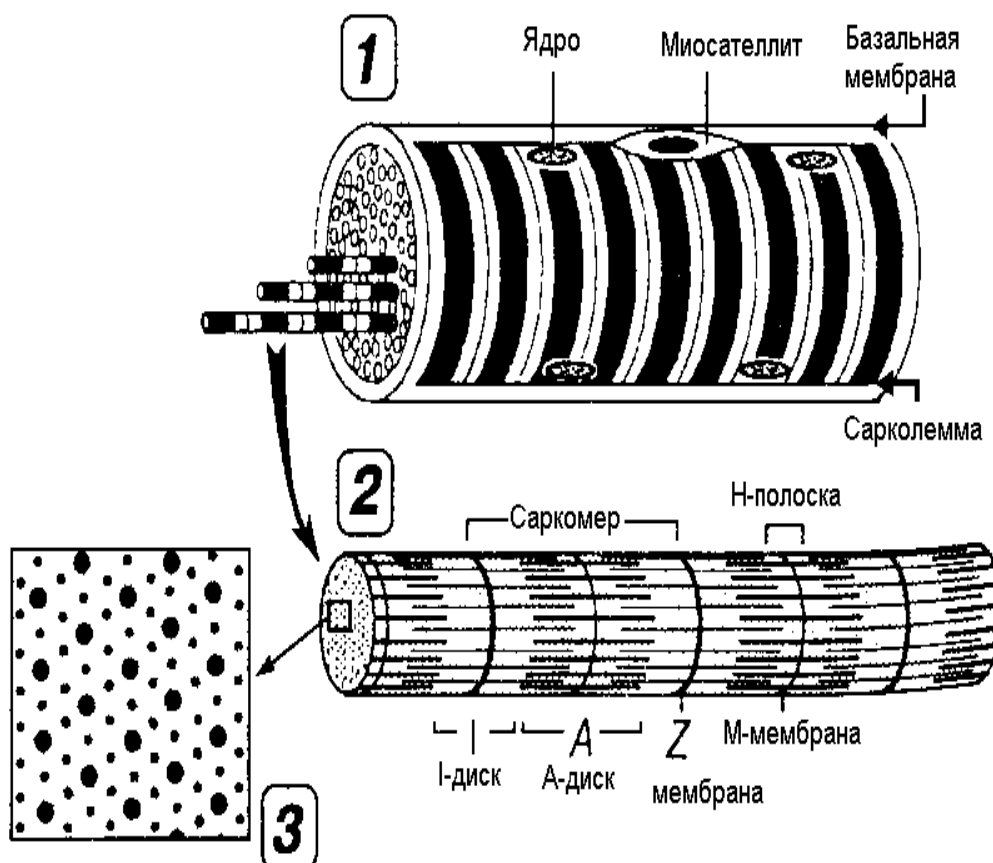


Рис. 38. Строение поперечно-полосатого мышечного волокна (1- мышечное волокно; 2 – миофибриллы; 3 - миофиламенты)

В составе диска И содержатся тонкие протофибриллы, состоящие из белка актина и имеющие диаметр 5-7 нм. Диск А обладает оптическим свойством двулучепреломления и имеет в своём составе толстые протофибриллы диаметром 10-25 нм, построенные из белка миозина. Все протофибриллы лежат параллельно друг другу вдоль оси волокна. Через середину каждого тёмного диска поперечно проходит мезофрагма (мембрана, или полоска М), соединяющая между со-

бой миозиновые протофибриллы, через середину каждого светлого диска проходит телофрагма (мембрана Т или Z линия). Она соединяет между собой актиновые протофибриллы, выходит за пределы миофибриллы, натягивается поперёк всего волокна и прикрепляется к плазмолемме. Участок миофибриллы между двумя соседними телофрагмами и называют саркомером (или «комма» - коробка) и рассматривают как структурно- функциональную единицу сокращения миофибриллы и волокна, поскольку это наименьший элемент, уменьшающий свою длину в момент сокращения.

В телофрагме содержатся белки: альфа – актинин и тропонин. В составе саркомера тонкие актиновые протофибриллы одним своим концом фиксированы к телофрагме, а их свободные концы в момент расслабления мышцы заходят в область А – диска примерно на $\frac{1}{4}$ его ширины. В результате середина А – диска оказывается более светлой, чем его периферия (поскольку там имеются только составляющие диск толстые миозиновые протофибриллы). Она называется Н – полоской. В наружных же зонах А- диска есть и толстые, и тонкие протофибриллы, поэтому они темнее. Тонких протофибрилл здесь в два раза больше, чем толстых, и расположены они таким образом, что вокруг каждой толстой протофибриллы, на некотором расстоянии от нее лежат шесть тонких.

Тонкие протофибриллы состоят из двух цепочек молекул актина, закрученных в спираль, а также содержат регуляторные белки тропомиозин и тропонин.

В толстой протофибрилле расположен пучок молекул миозина. Каждая молекула миозина имеет две «головки» и «хвостовую нить». Молекулы сдвинуты друг от друга так, что их «головки» образуют шесть продольных рядов и

направлены к каждой из шести тонких протофибрилл, окружающих толстую миозиновую.

Опорный аппарат соматической мышечной ткани отвечает за поддержание и восстановление формы мышцы в процессе сокращения и расслабления. К внутреннему опорному аппарату волокна относятся мезофрагма и телофрагма, укрепляющие внутренние конструкции миофибрилл. Сарколемма сформирована плазмолеммой, окружающей мышечное волокно и базальной мембраной с тонкими коллагеновыми и ретикулярными волокнами.

Нервный аппарат представлен соматической частью нервной системы, и поэтому её работа управляется сознанием. Кроме того, мышцы получают симпатическую иннервацию в виде сосудодвигательных и трофических нервных ветвей.

Специфический мембранный аппарат волокна представлен двумя типами структур:

- системой поперечных трубочек (Т - трубочек);
- саркоплазматической сетью (гладкой ЭПС), каналцы которой в саркоплазме между фибриллами идут в основном продольно, анастомозируя друг с другом, и образуя по обе стороны от Т-трубочек широкие терминальные цистерны в виде полых колец.

Механизм сокращения мышечных волокон

Сокращение мышечных волокон происходит в результате сокращения (укорочения) миофибрилл внутри волокна в пределах каждого саркомера. Когда по нервному волокну к моторной бляшке поступает нервный импульс – стимул к сокращению, то волна деполяризации распространяется по цитолемме и Т – трубочкам к цистернам саркоплазматической сети, откуда в саркоплазму к миофибриллам выбрасываются ионы Са. Эти ионы взаимодействуют с тропонином, при этом смещаются молекулы тропомиозина, освобождая активные

участки молекул актина. Энергия доставляется при помощи АТФ, которую используют «головки» миозиновых нитей, совершающих качательные движения: они присоединяются к актину тонкой фибриллы и втягивают ее в диск А, затем отделяются от молекулы актина и перемещаются в своё первоначальное положение. Затем головки фиксируются к другим актиновым молекулам, расположенными дальше по длине тонкой фибриллы и следует новое перемещение тонкой фибриллы внутрь А-диска.

Сердечная поперечно – полосатая мышечная ткань. Она по своему строению во многом напоминает скелетную, но имеет и важные отличия. Прежде всего структурной единицей миокарда является клетка - кардиомиоцит.

В ходе гистогенеза образуется несколько видов кардиомиоцитов: сократительные, проводящие, секреторные. Большая часть клеток – сократительные (типические) кардиомиоциты. Они соединяются друг с другом концами, так что длинные цепочки клеток составляют так называемые функциональные волокна миокарда. При специальных окрасках чётко видны границы соседних кардиомиоцитов – вставочные диски, образующие на продольном срезе волокна ступенчатую линию. Выступы одной клетки плотно входят в углубления другой. Вставочные диски образованы плазмолеммами двух примыкающих друг к другу кардиомиоцитом между которыми располагается межклеточное пространство шириной около 10 нм. Плазмолеммы содержат два типа структур:

- десмосомы с утолщением внутренних поверхностей клеточных мембран, к которым прикрепляются тонкие миофиламенты;

- щелевидные контакты – нексусы, обеспечивающие электрическую связь между клетками.

В вертикальном направлении кардиомиоциты объединяются в сеть посредством межклеточных анастомозов (цитоплазматических мостиков), идущих от волокна к волокну.

Сократительный аппарат представлен исчерченными миофибриллами, строение которого подобно строению миофибрилл в скелетной мышце, но миофибриллы в кардиомиоцитах не обособлены, а объединены многочисленными анастомозами в одну непрерывную сеть.

Специфический мембранный аппарат включает те же два компонента, что и скелетная мышца, но со своими особенностями: Т - трубочки здесь более широкие и образованы не только плазмолеммой, но и выстланы базальной мембраной. Они входят в клетки на уровне телофрагм. Канальцы саркоплазматической сети тоньше, чем в мионе и не образуют больших терминальных цистерн.

Опорный аппарат включает внутренний каркас миофибрилл (телофрагмы и мезофрагмы), цитолемму, базальную мембрану, ретикулярные и коллагеновые волокна.

Гладкая мышечная ткань внутренних органов (мезенхимного происхождения). Структурная единица этой ткани – гладкий миоцит: клетка веретеновидной формы, содержащая в центре палочковидное ядро, при сокращении принимающая эллипсовидную форму.

Сократительный аппарат гладкой мышцы представлен тонкими актиновыми и толстыми миозиновыми протофибриллами, расположение которых преимущественно продольное, а также сетью промежуточных фибрилл, препятствующих избыточной деформации клетки при сокращении. Эти протофибриллы оканчиваются на плотных тельцах, разбросанных по цитоплазме и прикреплённых к плазматической мембране. Плотные тельца содержат белок альфа – актинин,

а кроме того в гладких миоцитах имеются регуляторные белки – тропонин и тропомиозин.

Опорный аппарат представлен базальной мембраной, окружающей каждый миоцит, многочисленными ретикулярными, эластическими и тонкими коллагеновыми волокнами, которых больше на концах клеток. Все эти волокна образуют в пучке трехмерную сеть – эндомизий, который объединяет соседние миоциты в пучки и имеет отверстия в области нексусов. Между пучками гладкомышечных клеток располагаются тонкие прослойки соединительной ткани - перимизий, а совокупность пучков окружена более толстыми прослойками – эпимизием. В соединительно-тканых прослойках находятся кровеносные сосуды, нервные волокна, окончания, а также интрамуральные ганглии парасимпатического отдела вегетативной нервной системы.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы основные этапы гистогенеза поперечно-полосатой мышечной ткани?
2. Строение мышечного волокна как структурно-функциональной единицы скелетной мышечной ткани.
3. Строение миофибриллярного аппарата скелетной мышечной ткани.
4. Гистофизиология мышечного сокращения.
5. Строение мышцы как органа.
6. Типы мышечных волокон скелетной мышечной ткани.
7. Физиологическая и репаративная регенерация скелетной мышечной ткани в свете теории дифферонного строения тканей.
8. Гладкая мышечная ткань: источник развития, строение миоцитов, регенерация, иннервация.
9. Сердечная поперечно-полосатая мышечная ткань: источник развития, особенности строения и регенерации.
10. Миоэпителиальные клетки: источник развития, расположение, строение, значение.
11. Мионевральные элементы: источник развития, расположение, строение, значение.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Вся нервная система организма образована нервной тканью. Значение этой ткани определяется основным свойством нейронов – способностью генерировать и передавать нервный импульс в ответ на действие внешнего или внутреннего раздражителя. Благодаря этому нервная система выполняет свои сложные регуляторные функции.

Нервная ткань содержит клетки двух различных типов:

- *нейроны* (нервные клетки, нейроны) – они осуществляют образование нервного импульса, его проведение и переключение на другие клетки;

- *нейроглии* (нейроглия) – они не участвуют в проведении нервного импульса, а выполняют вспомогательные функции (опорную, трофическую, защитную, разграничительную, секреторную).

Развитие нервной ткани начинается с образования в дорсальной части эктодермы нервной пластинки. Далее нервная пластинка прогибается, образуя нервный желобок, при замыкании которого возникают два зачатка нервной системы: нервная трубка (источник развития центральной нервной системы) и ганглиозная пластинка (из неё развиваются нервные узлы).

В нервной трубке формируются три слоя: эпендимный (внутренний), мантийный, краевая вуаль

По распространению в составе рефлекторной дуги (а, значит, и по функции), различают основные типы нейронов:

- 1) чувствительные – (афферентные, рецепторные) – воспринимают какой-либо стимул и преобразуют его в нервный импульс (например, клетки в органах чувств);

- 2) вставочные (ассоциативные) – в основном располагаются в составе ЦНС и связывают нервные клетки разных типов;

3) моторные (эффекторные) – передают нервный импульс на мышцу или железу, т.е. на рабочий орган;

4) нейросекреторные – находятся в гипоталамусе, секретируют нейрогормоны.

В состав простой рефлекторной дуги могут входить либо только две клетки – чувствительная и двигательная (двучленная дуга, характерная для сухожильного рефлекса), либо три: чувствительная, вставочная и двигательная клетки (такой рефлекс замыкается в спинном мозге при неосознанном отдёргивании конечности в ответ на болевой раздражитель) – это трёхчленная дуга.

Сложная рефлекторная дуга содержит в своём составе больше трёх нейронов (рис. 39).

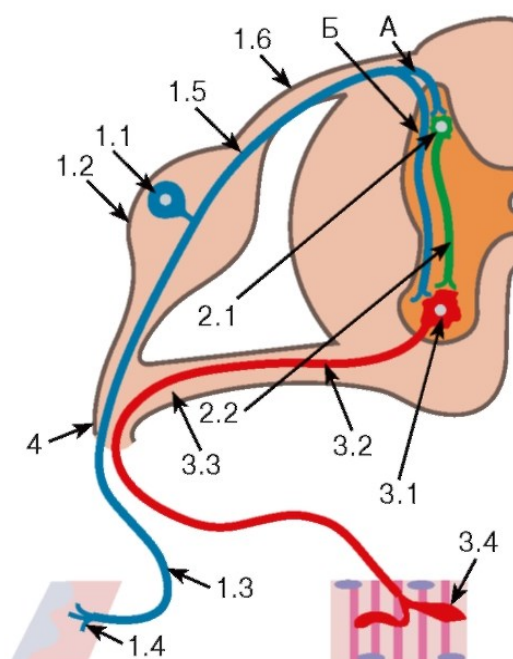


Рис. 39. Соматическая рефлекторная дуга

А - трехнейронная рефлекторная дуга, Б - двухнейронная рефлекторная дуга; 1.1- тела афферентных (чувствительных) псевдоуниполярных нейронов; 1.2 - чувствительные узлы спинномозгового нерва; 1.3 - периферические отростки афферентных (чувствительных) псевдоуниполярных нейронов; 1.4 - чувствительные нервные окончания; 1.5 - центральные отростки; 1.6 - задние корешки; 2.1 - мультиполярные вставочные нейроны; 2.2 - аксоны мультиполярных вставочных нейронов; 3.1 - мультиполярные мотонейроны; 3.3 - передние корешки; 3.4 - нейро-мышечные синапсы

1. *Рецепторное звено* образовано афферентными (чувствительными) псевдоуниполярными нейронами, тела которых располагаются в чувствительных узлах спинномозгового нерва. Периферические отростки этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в коже или скелетной мышце. Центральные отростки вступают в спинной мозг в составе задних корешков и направляются в задние рога серого вещества, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов (трехнейронные рефлекторные дуги), или проходят в передние рога к мотонейронам (двухнейронные рефлекторные дуги).

2. *Ассоциативное звено* представлено мультиполярными вставочными нейронами, дендриты и тела которых лежат в задних рогах. Их аксоны направляются в передние рога, передавая нервные импульсы на тела и дендриты эффекторных нейронов.

3. *Эфферентное звено* образовано мультиполярными мотонейронами. Тела и дендриты этих нейронов лежат в передних рогах, формируя двигательные ядра. Аксоны мотонейронов выходят из спинного мозга в составе передних корешков и далее в составе смешанного нерва направляются к скелетной мышце, где веточки аксона образуют нейромышечные синапсы.

По морфологическим признакам выделяют следующие типы нейронов:

- 1) униполярные – имеют один отросток – аксон (такую форму имеют нейробласты до образования дендритов);
- 2) биполярные – имеют 2 отростка – аксон и дендрит, встречаются в органах чувств, в гипоталамусе;
- 3) мультиполярные – имеют один аксон и несколько дендритов, это большинство клеток ЦНС;

4) псевдоуниполярные – (ложноодноотростчатые) от тела клетки отходит один общий вырост, который затем Т-образно делится на аксон и дендрит. Эти клетки содержатся в некоторых спинномозговых и черепно-мозговых нервных узлах, а развиваются из нейробластов ганглиозной пластинки).

Нейроглию, в свою очередь, подразделяют на макро- и микроглию.

Микроглия – глиальные макрофаги – развиваются из моноцитов и являются фагоцитами мезенхимного происхождения. Это мелкие отростчатые клетки, которые при воспалении в ЦНС превращаются в крупные «зернистые шары», поглощая микробы, инородные вещества, погибшие клетки;

Макроглия – включает 3 разновидности клеток: эпендимоциты, астроглиоциты, олигодендроглиоциты.

- эпендимоциты (эпендимная глия) - выстилают желудочки мозга и центральный канал спинного мозга. Это клетки цилиндрической формы, имеющие реснички на апикальной поверхности, обращённой к полости, и длинный отросток в основании. Они выполняют разграничительную функцию, участвуют в секреции жидкости, заполняющей полости центральной нервной системы.

- астроглиоциты (астроглия) включают две подгруппы клеток:

- а) короткоотростчатые (протоплазматические) астроциты, имеющие короткие, толстые, сильно ветвящиеся отростки. Чаще локализуются в сером веществе ЦНС и выполняют в основном трофическую функцию;

- б) длинноотростчатые (волокнистые) астроциты, которые имеют длинные, тонкие, малоразветвлённые отростки. Эти клетки характерны для белого вещества ЦНС. Их отростки выстилают стенки кровеносных капилляров в центральной нервной системе и входят в состав гематоэнцефали-

тического барьера, образующего подобие футляра вокруг сосудов.

- олигодендроглиоциты (олигодендроглия) – эти клетки формируют оболочки вокруг тел нейронов (мантийные клетки), вокруг их отростков, входя в состав нервных волокон (швановские клетки, леммоциты), а также могут входить в состав нервных окончаний. Эти клетки выполняют много функций: опорную, трофическую, защитную, разграничительную, обеспечивают ускоренное проведение нервного импульса в миелиновых нервных волокнах и участвуют в регенерации нервных волокон.

Строение нейрона

В составе каждого нейрона имеется три основные части:

- 1) тело нейрона (ядросодержащая часть, перикарион);
- 2) отростки двух типов: аксон (всегда один) и дендрит (один или несколько);
- 3) концевые аппараты, или нервные окончания – структуры, которыми заканчивается каждый из отростков нейрона.

Важная особенность любого нейрона: однонаправленность проведения нервного импульса: через дендрит к телу клетки и далее в аксон.

Тело нервной клетки может иметь различную форму: круглую, овальную, пирамидную, грушевидную, веретеновидную.

Ядро – чаще в центре клетки, крупное, с хорошо заметным ядрышком.

В нейронах имеются все органеллы общего значения: комплекс Гольджи, митохондрий, рибосомы, лизосомы, агранулярная ЭПС развита настолько хорошо, что при окраске анилиновыми красителями (например, тионином) при световой микроскопии, выявляется в нейронах как характерная пятнистость – тигроид (базофильная субстанция Ниссля). Тигроид отсутствует в зоне у основания аксона (аксонный

холмик, содержащий комплекс Гольджи), а в теле и у основания дендритов он имеется (рис.40).

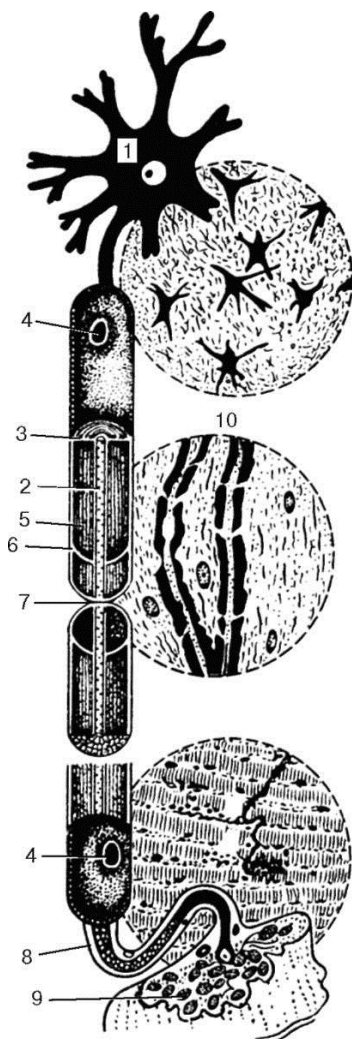


Рис. 40. Нейрон (схема по И.Ф. Иванову):

1 – тело нейрона; 2 – осевой цилиндр;
3 – миелиновая оболочка в разрезе; 4 – ядра нейролеммоцитов; 5 – миелиновый слой;
6 – насечка миелина; 7 – узловой перехват нервного волокна; 8 – нервное волокно, лишенное миелина; 9 – нервно-мышечное (двигательное) окончание; 10 – миелиновые нервные волокна, обработанные осмиевой кислотой.

Органеллами специального значения в нервных клетках являются нейрофибриллы, которые выявляются при специальной окраске AgNO_3 , а при просмотре в электронном микроскопе в их составе выделяют нейротрубочки и нейрофиламенты.

Отростки нейрона имеют длину от 1 мм до 1 м и более. По аксону от тела клетки к окончанию движется цитоплазма, формируя три основных транспортных потока:

- медленный аксоток (1-3 мм в сутки) – перемещение трофических белков, ферментов;
- быстрый аксоток (5-10 мм в час) – перемещение нейросекреторных гранул с медиаторами;

- промежуточный аксоток – движение митохондрий и мезосом.

Движение цитоплазмы от тела по дендритам называется дендритным транспортом (дендротоком), а скорость этого движения - как при быстром аксоходе. Таким образом переносятся ферменты для расщепления нейромедиаторов (например, ацетилхолинэстераза).

В отростках есть и ретроградный ток, несущий к телу нейрона информацию о состоянии нервных окончаний.

Нервное волокно

Отросток нервной клетки, покрытый оболочкой из клеток леммоцитов (разновидность олигодендроглии), называется нервным волокном.

Есть 2 типа волокон:

- безмиелиновые (безмякотные);
- миелиновые (мякотные).

При формировании безмиелинового нервного волокна вначале вдоль отростка нервной клетки выстраивается цепочка клеток олигодендроглии. Затем леммоциты в месте контакта с отростком нейрона прогибаются и постепенно полностью охватывают его (как муфта). Так как цитолемма леммоцита не прорывается, а только прогибается при погружении отростка нервной клетки, то, сомкнувшись над ним с поверхности, она образует складку, на которой отросток нейрона (осевой цилиндр) как бы подвешен внутри леммоцита. Эта складка называется мезаксон. Иногда в 1 леммоцит с разных сторон погружается от 5 до 20 отростков. Безмиелиновые волокна находятся чаще в вегетативной нервной системе.

Процесс миелинизации волокон происходит за счет вращательного движения осевого цилиндра по часовой стрелке и одновременного движения леммоцита в противоположном направлении. При этом вокруг осевого цилиндра накручивается до 10 и более слоёв мезаксона.

Таким образом, происходит расслоение единственной имевшейся оболочки безмиелинового волокна (она называется неврилеммой или шванновской оболочкой) на две: миелиновую оболочку, состоящую из чередующихся билипидных и белковых слоёв цитолеммы леммоцита, и шванновскую, образованную оттеснённой кнаружи миелином цитоплазмой леммоцита с его ядром и органеллами.

Миелиновая оболочка богата липидами и хорошо окрашивается осмиевой кислотой. Через некоторые интервалы вдоль волокна расположены участки, лишённые миелинового слоя – это зоны контакта двух соседних леммоцитов, которые называется перехватами Ранвье или межузловыми перехватами. Для миелинового волокна характерно сальтаторное (прыгающее) проведение нервного импульса, что значительно быстрее, чем в безмиелиновых.

Строение нерва

Нерв представляет собой пучок различных нервных волокон, окруженных соединительнотканнми оболочками (рис.41).

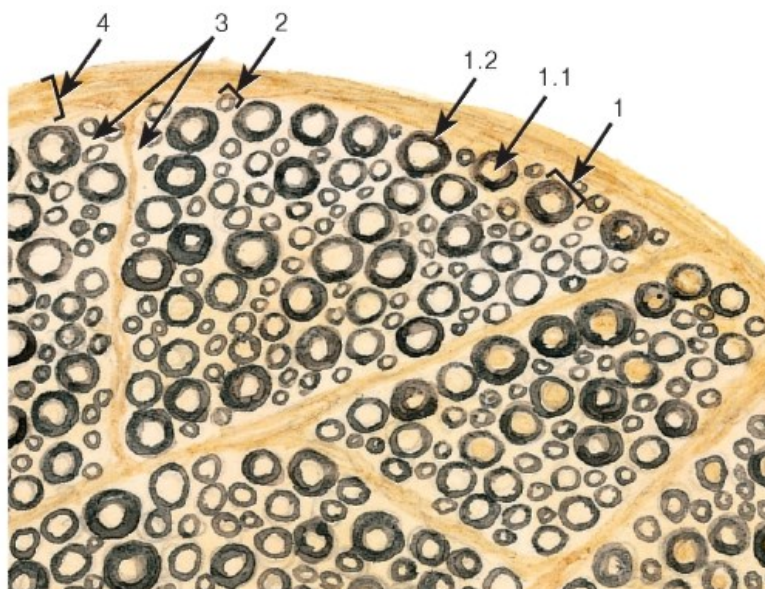


Рис. 41. 1 - миелиновое волокно: 1.1 - отросток нейрона,
1.2 - миелиновая оболочка; 2 - безмиелиновое волокно;
3 - эндоневрий; 4 - периневрий

Нервные окончания

Нервные окончания представляют собой концевые аппараты отростков нервных клеток – аксонов и дендритов, и делятся на три основных типа:

- эффекторные (двигательные и секреторные), которые располагаются на аксонах эффекторных нейронов;
- чувствительные (рецепторные, афферентные) – ими заканчиваются дендриты чувствительных нейронов;
- синаптические – они находятся на аксонах рецепторных нейронов, на дендритах эффекторных клеток, на любых отростках вставочных нейронов, и входят в состав межнейрональных синапсов.

Синапсы

Синапсы (межнейронные контакты) подразделяют по механизму действия на:

- химические, которые передают импульс при помощи медиаторов (адреналин, норадреналин, ацетилхолин и т.д.).
- электрические, работающие без участия медиаторов.

По локализации синапсы подразделяют на три основных типа:

- а) аксодендритические (аксон одной клетки соединяют с дендритом другой);
- б) аксосоматические (между аксоном одной и телом другой нервной клетки);
- в) аксоаксональные (аксон одного нейрона оканчивается на аксоне другого) – этот тип синапса, в отличие от двух предыдущих, является тормозным.

Регенерация нервной ткани

В отличие от нервной клетки, регенерация которой не возможна (кроме внутриклеточной), нервное волокно и нервы способны к репаративной регенерации после поврежде-

ния, которая идет за счет центральной, проксимальной части поврежденного участка со скоростью около 1-4 мм в сутки. Большое значение в этом процессе имеют клетки нейроглии.

Контрольные вопросы и задания

1. План строения нервной ткани.
2. Какова морфологическая классификация нервных клеток?
3. Функциональная классификация нервных клеток. Понятие о рефлексорной дуге.
4. Строение нервной клетки.
5. Регенерация нервной ткани в свете дифферонного строения.
6. Нейроглия: понятие, разновидности, строение, значение.
7. Развитие нервной ткани.
8. План строения нервной ткани.
9. Безмиелиновые нервные волокна: развитие, строение, механизм проведения нервного импульса, распространенность.
10. Миелиновые нервные волокна: развитие, строение, механизм проведения нервного импульса, распространенность.
11. Регенерация нервных волокон.
12. Строение периферического нерва.
13. Чувствительные нервные окончания: понятие, строение, разновидности.
14. Двигательные нервные окончания: понятие, разновидности, строение.
15. Синапсы: понятие, разновидности, строение, гистофизиология.
16. Регенерация нервной ткани.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложение материала учебного пособия базируется на основном положении учебной программы курса «Морфология животных» о всестороннем изучении строения тела животного. В соответствии с этим описание каждой темы взаимосвязано с данными системной анатомии, гистологии, эмбриологии, сравнительной, возрастной и функциональной морфологии сельскохозяйственных животных. Этот комплексный подход к изложению морфологии животных позволяет дать целостное представление об изучаемой ткани, составляющей основу органов и систем органов. Последовательно излагаются сведения по биологии клетки, основам эмбриологии, общей гистологии. Материал изложен с учетом данных смежных дисциплин, побуждая обучающихся к раскрытию взаимосвязи и взаимовлияния формы и функции, способствуя познанию процессов формообразования. Материал, вынесенный по программе для самостоятельного изучения, представлен с такой степенью подробности и ясности, которые позволяют обучающемуся изучить его в доступной форме.

Таким образом, в учебном пособии описаны современные представления о строении клетки и цитофизиологии, развитии, строении, возрастных изменениях всех тканей животных. Рассмотрены последовательные стадии и критические периоды развития позвоночных. Наряду с фундаментальными проблемами большое внимание уделено прикладным аспектам гистологии. Наиболее сложно организованные гистологические структуры и биологические процессы иллюстрированы рисунками, светооптическими микрофотографиями и схемами.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

АГРАНУЛОЦИТЫ - незернистые лейкоциты, белые кровяные клетки, не содержащие в цитоплазме зёрен (гранул).

АКРОСОМА - органелла сперматозоида, расположенный на вершине его головки. Образуется в процессе спермиогенеза из элементов комплекса Гольджи.

АЛЛАНТОИС - внезародышевый орган высших позвоночных животных - пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

АМНИОН - внезародышевый орган у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

АНТИГЕНЫ - вещества, которые воспринимаются организмом как чужеродные и вызывают специфический иммунный ответ; способны взаимодействовать с продуктами этого ответа - антителами (иммуноглобулинами) и иммунными клетками как *in vivo*, так и *in vitro*.

АНТИТЕЛА - глобулярные белки, обладающие способностью специфически связываться с антигенами.

АПИКАЛЬНЫЙ - верхушечный, конечный. Например, апикальная часть эпителиальной клетки - верхняя её часть.

АПОКРИНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ - железы, у которых при образовании секрета отторгаются верхушечные части клеток; вид потовых желез, производные волосяных фолликулов.

АРТЕФАКТ - процесс или образование, не свойственные организму в норме, а вызываемые самим методом исследования.

АСТРОГЛИЯ - разновидность клеток нервной ткани, форма макроглии. **АТРОФИЯ** - прижизненное уменьшение органа или ткани животного организма, сопровождающееся нарушением или прекращением функции.

АФФЕРЕНТНЫЙ (от лат. *afferens* - приносящий), несущий к органу или в него. Применяется по отношению к нервам, сосудам.

АЦИДОФИЛИЯ - способность клеточных структур окрашиваться кислыми красителями (эозином, кислым фуксином, пикриновой кислотой и др.) в розовый цвет.

БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА - неклеточная структура на границе эпителиального пласта и подлежащей соединительной ткани.

БАЗАЛЬНЫЙ - основной, относящийся к основанию, расположенный у основания, обращённый к нему.

БАЗОФИЛИЯ - способность клеточных структур окрашиваться основными (щелочными) красителями (азуром, гематоксилином и др.).

БАЗОФИЛЫ - клетки, содержащие в цитоплазме зернистые структуры, окрашиваемые основными красителями.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ - различные способы размножения организмов, характеризующиеся отсутствием полового процесса и осуществляющиеся без участия половых клеток.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ - структуры, ограничивающие клетки и внутриклеточные органеллы.

БЛАСТУЛЯЦИЯ - заключительная фаза периода дробления яйца у многоклеточных животных; зародыш в этот период называется бластулой.

БОКАЛОВИДНЫЕ КЛЕТКИ - железистые клетки, расположенные в толще эпителия слизистой оболочки кишечника и воздухоносных путей.

ВКЛЮЧЕНИЯ КЛЕТКИ - компоненты цитоплазмы, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена или конечных его продуктов.

ВОРСИНКИ - микроскопические выросты внутренних оболочек ряда органов у позвоночных.

ГАВЕРСОВЫ КАНАЛЫ - трубчатые полости в остеонах компактного вещества кости.

ГАМЕТА - половая клетка, репродуктивная клетка животных.

ГАМЕТОГЕНЕЗ (от гамета и ...генез) - развитие половых клеток (гамет).

ГАСТРУЛА - зародыш многоклеточных животных в период гаструляции.

ГАСТРУЛЯЦИЯ - процесс обособления зародышевых листков у зародышей всех многоклеточных животных.

ГЕНЕЗ (происхождение, возникновение) - часть сложных слов, означающая происхождение, процесс образования, например, онтогенез.

ГЕМО... (от греч. haima - кровь) - часть сложных слов, обозначающая их отношение к крови (например, гемоглобины, гемопоэз).

ГЕМОГЛОБИНЫ - красные железосодержащие пигменты крови и гемолимфы, обратимо связывающие кислород; сложные белки, состоящие из железопорфириновой группы (гема) и белка глобина.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ – информация о свойствах организма, которая передается по наследству.

ГЕТЕРО... (от греч. heteros - иной, другой) - часть сложных слов, означающая разнородность, чужеродность (противоположное гомо... или гомео...).

ГИПО... (от греч. huro - под, внизу) - часть сложных слов, указывающая на нахождение ниже чего-либо, внизу, а также на понижение против нормы.

ГИСТИОЦИТЫ (от греч. histion - ткань и ...цит) - клетки рыхлой соединительной ткани, разновидность макрофагов у позвоночных.

ГИСТОГЕНЕЗ (от греч. histos - ткань и ...генез) - сложившаяся в филогенезе совокупность процессов, обеспечивающая в онтогенезе многоклеточных организмов образование, существование и восстановление тканей с присущими им органоспецифическими особенностями.

ГИСТОЛОГИЯ (от греч. histos - ткань и ...логия) - раздел морфологии, изучающий ткани многоклеточных животных.

ГЛИКОКАЛИКС (от греч. glykys - сладкий и лат. callum - толстая кожа) - гликопротеидный комплекс, включённый в наружную поверхность плазматической мембраны в животных клетках.

ГОЛОКРИНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ (от греч. holos - весь и krino - выделяю) - железы, клетки которых (в отличие от клеток мерокриновых желез) при секреции полностью разрушаются и всё их содержимое превращается в секрет.

ГРАНУЛОЦИТЫ (от лат. granulum - зёрнышко и ...цит) - зернистые лейкоциты; кровяные клетки позвоночных, содержащие в цитоплазме специфические зёрна-гранулы. Делят на эозинофилы (окрашиваются кислыми красителями), базофилы (окрашиваются основными красителями) и нейтрофилы (окрашиваются красителями обоих типов).

ДЕНДРИТ (от греч. dendron - дерево) - короткий ветвящийся цитоплазматический отросток нейрона, проводящий нервные импульсы к телу нейрона (перикариону).

ДЕСМОСОМЫ (от греч. desmos - связь и сома), специализированные контактные участки между животными клетками.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ (от лат. determinatio - ограничение, определение), латентная дифференцировка, возникновение качеств, различий между частями развивающегося организма на стадиях, предшествующих появлению морфологически различимых закладок органов и тканей.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ (франц. differentiation, от лат. differentia- разность, различие) - расчленение системы, первоначально единой или состоящей из одинаковых элементов, на более или менее обособленные разнокачественные части.

ДРОБЛЕНИЕ яйца - ряд последовательных митотических делений оплодотворённого яйца, в результате которых оно, не увеличиваясь в размерах, разделяется на всё более мелкие клетки - бластомеры.

ЖЕЛЕЗЫ (glandulae) - клетки и органы животных, вырабатывающие и выделяющие специфич. вещества.

ЖЕЛТОК - трофические вещества, накапливающиеся в яйцах животных в виде гранул (реже образующие сплошную массу) и служащие для питания развивающегося зародыша.

ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК - орган питания, дыхания и кроветворения у зародышей.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ (textus adiposus) - разновидность соединительной ткани животного организма. Состоит из клеток, содержащих в цитоплазме жировые включения.

ЗАРОДЫШ у животных, или эмбрион (греч. embryo) - организм в ранний (эмбриональный, зародышевый) период развития - от оплодотворения яйца до выхода из оболочек или рождения.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ (folia embryonal) - зародышевые пласты, слои тела зародыша многоклеточных животных, образующиеся о процессе гастрюляции и дающие начало разным органам и тканям.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ - оболочки у зародышей некоторых беспозвоночных и всех высших позвоночных, обеспечивающие жизнедеятельность зародыша и защиту его от повреждений.

ЗИГОТА (от греч. zygos - соединённый вместе) - клетка, образующаяся в результате слияния гамет разного пола; оплодотворённое яйцо.

ИНВАГИНАЦИЯ - впячивание, один из способов гастрюляции, а также образования зачатков некоторых органов в эмбриогенезе.

КАПАЦИТАЦИЯ (от лат. capacitas - способность) - приобретение сперматозоидами млекопитающих способности к проникновению через яйцевую оболочку в яйцо, которая осуществляется в половых путях самки под влиянием секретов, вырабатываемых стенками яйцеводов и матки.

КАРДИОМИОЦИТЫ (от греч. kardia - сердце и миоцит) - клетки сердечной мышцы (миокарда) позвоночных, имеют удлинённую форму.

КАРИОКИНЕЗ (от карио... и греч. kinesis - движение) - деление клеточного ядра; устаревший синоним митоза.

КЛЕТКА (*cellula, cytus*) - основная структурно-функциональная единица всех живых организмов, элементарная живая система.

КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА, цитоплазматическая мембрана, плазматическая мембрана, плазмалемма (*cytolemma, plasmalemma*) - мембрана, отделяющая цитоплазму клетки от наружной среды или от оболочки клетки.

КОЛЛАГЕН - фибриллярный белок, составляющий основу коллагеновых волокон соединительной ткани (кость, сухожилие, хрящ, связки и т. д.) и обеспечивающий её прочность.

КОЛЛАГЕНОВЫЕ ВОЛОКНА (*fibrae collagen*) - разновидность волокон соединительной ткани животного организма, состоящих из белка коллагена, синтезируемого фибробластами, хондробластами и остеобластами.

КРОВЕТВОРЕНИЕ, гемопоэз (от гемо... и греч. *poiesis* - изготовление, сотворение) - размножение, развитие и созревание клеток крови в организме животных в результате ряда последовательных дифференцировок.

КРОВЯНЫЕ ПЛАСТИНКИ - один из видов форменных элементов крови у млекопитающих, фрагменты мегакариоцитов. Участвуют в свёртывании крови.

ЛЕЙКОЦИТЫ (от греч. *leukos* - белый и ...цит) - бесцветные, разнообразные по функции клетки крови животных.

ЛИЗОСОМА (от лизо... и сома) - органоид клеток животных, осуществляющий внутриклеточное пищеварение.

ЛИМФА (от лат. *lympha* - чистая вода) - жидкость, циркулирующая в лимфатической системе позвоночных.

МАКРОГЛИЯ (от макро... и глиа) - основная форма нейроглии, часто с ней отождествляемая.

МЕДИАТОРЫ (от лат. *mediator* - посредник) - физиологически активные вещества, посредством которых в нервной системе осуществляются контактные межклеточные взаимодействия; вырабатываются нервными и рецепторными клетками.

МЕЖКЛЕТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО, составная часть разл. разновидностей соединит. ткани животного организма. Представлено жидкостью (плазма крови, лимфа), волокнами (коллагеновые, эластические, ретикулярные) и основным веществом, или матриксом.

МЕЗЕНХИМА (от мезо... и греч. *enchyma* - налитое; здесь - ткань) - зародышевая соединительная ткань большинства многоклеточных животных, не имеющая пластообразного строения.

МЕЙОЗ (от греч. *meiosis* - уменьшение) - особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное.

МЕЛАНОЦИТЫ (от греч. *melas, melanos* - чёрный и ...цит) - пигментные клетки животных, синтезирующие меланины, обуславливая чёрную, коричневую, серую и рыжую окраски покровов и внутренних оболочек тела.

МЕРОКРИНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ (от греч. *meros* - часть, доля и *krino* - выделяю) - железы, которые способны функционировать неоднократно, выводя секрет без нарушения целостности клеточной оболочки и цитоплазмы.

МЕРЦАТЕЛЬНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ - реснитчатый эпителий, однослойный, одно- или многорядный эпителий, клетки которого на апикальном полюсе имеют подвижные реснички.

МИЕЛИНОВАЯ ОБОЛОЧКА (от греч. *myelos* - мозг) - оболочка, окружающая отростки нервных клеток в мягкотных волокнах.

МИКРОВОРСИНКИ - пальцевидные выросты клеточной мембраны эпителиальных клеток ряда органов у животных.

МИКРОФАГИ (от микро... и ...фаг) - одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) у позвоночных.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ (от микро..., и филаменты) - нити белка актина немышечной природы в цитоплазме эукариотных клеток.

МИТОЗ (от греч. *mitos* - нить) - основной способ деления эукариотных клеток.

МИТОХОНДРИЯ (от греч. *mitos* - нить *chondrion* - зёрнышко, крупинка) - органоид эукариотной клетки, обеспечивающий организм энергией.

МОНОЦИТЫ (от моно... и ...цит), одна из форм незернистых лейкоцитов (агранулоцитов).

МОРУЛА (новолат. *morula*, от лат. *morum* - тутовая ягода) - стадия зародышевого развития некоторых губок, кишечно-полостных, плоских червей, членистоногих, большинства млекопитающих в период дробления.

НАДКОСТНИЦА, периост (*periosteum*) - наружная соединительнотканная оболочка кости (исключая суставные поверхности, бугристости и т. п.). У взрослых животных обычно двуслойная.

НАДХРЯЩНИЦА, перихондр (*perichondrium*) - соединительнотканная оболочка хряща (за исключением хряща суставных поверхностей костей). **НЕЙРОФИБРИЛЛЫ** (от нейро... и фибриллы) - нитчатые структуры цитоплазмы нейрона.

НЕЙРОГЛИЯ (от нейро... и *glia* - клей) - совокупность вспомогательных клеток нервной ткани.

НЕЙРОН (от греч. *neuron* - жила, нерв), нервная клетка, нейроцит - основная структурная и функциональная единица нервной системы, обладающая специфическими проявлениями возбудимости.

НЕЙТРОФИЛЫ (от лат. *neuter* - ни тот, ни другой и ...фил), микрофаги, специальные лейкоциты, гетерофилы - одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) у позвоночных.

НЕКРОЗ (греч. *nekrosis* - омертвление, от *nekros* - мёртвый) - омертвление в живом организме отдельных органов, их частей, тканей или клеток.

НЕРВНОЕ ВОЛОКНО (*neurofibra*) - отросток нейрона (аксон), покрытый оболочками и проводящий нервные импульсы.

НЕРВНОЕ ОКОНЧАНИЕ (*terminatio nervi*) - специализированное образование в концевом разветвлении отростков нейрона, лишённых миелиновой оболочки; служит для приёма или передачи сигналов.

НИССЛЯ ВЕЩЕСТВО, тигроид - совокупность глыбок и зёрен в цитоплазме нейрона, окрашивающихся основными красителями.

ООГЕНЕЗ (от оо... и ...генез) - совокупность последовательных процессов развития женской половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ - слияние мужской половой клетки (сперматозоид, спермий) с женской (яйцо, яйцеклетка), приводящее к образованию зиготы, которая даёт начало новому организму.

ОРГАНЕЛЛЫ - постоянные клеточные структуры, клеточные органы, обеспечивающие выполнение специфических функций в процессе жизнедеятельности клетки - хранение и передачу генетической информации, транспорт веществ, синтез и превращения веществ и энергии, деление, движение.

ОСТЕОН (от греч. *osteon* - кость), гаверсова система - структурная единица компактного вещества кости, состоящая из вставленных один в другой полых цилиндров, образованных пластинами костной ткани и ограничивающих центральный, или гаверсов канал.

ПИГМЕНТНЫЕ КЛЕТКИ, хроматофоры - свободные и эпителиальные клетки нейроэктодермального происхождения; синтезируют пигменты, которые обуславливают окраску кожных покровов, их производных (волос, перьев), внутренних выстилок тела и глаз у животных.

ПЛАЗМА КРОВИ - жидкая часть крови (кровь без её форменных элементов); коллоидный раствор белков, включающий, в отличие от сыворотки крови, фибриноген.

ПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ, плазмоциты - клетки соединительной, в том числе кроветворной ткани, обеспечивающие гуморальный иммунитет в организме позвоночных (выработку циркулирующих в крови антител). **ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ** (нем. *provisorisch* - предварительный, временный, от лат. *provideo* - предвижу, заранее забочусь) - временные органы у зародышей и личинок животных организмов, исчезающие в процессе их развития.

РАНЬЕЕ ПЕРЕХВАТ (по имени Л. А. Ранвье), перехват узла (*isthmus podi*) - участок аксона, не покрытый миелиновой оболочкой; промежуток между двумя смежными шванновскими клетками, образующими миелиновую оболочку нервного волокна.

РЕГЕНЕРАЦИЯ (от позднелат. *regeneratio* - возрождение, возобновление) - восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей, а также восстановление целого организма из его части.

РЕСНИЧКА (*cilia*) - органелла движения или рецепции клеток животных.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ (от лат. *reticulum* - сеточка), сетчатая ткань - разновидность соединительной ткани, составляющая основу кроветворных органов и входящая в состав миндалин, зубной мякоти, основы слизистой оболочки кишечника и некоторых других органов.

РЕЦЕПТОРЫ (лат. *receptor* - принимающий, от *recipio* - принимаю, получаю) - специфические чувствительные образования у животных, воспринимающие и преобразующие раздражения из внешней и внутренней среды в специфическую активность нервной системы.

РИБОСОМА (от «рибонуклеиновая кислота» и *soma*) - органелла клетки, осуществляющая биосинтез белка.

САРКОЛЕММА (от греч. *sarkos* - мясо, плоть и *lemma* - кожа, скорлупа) - тонкая оболочка, покрывающая поперечнополосатые мышечные волокна. **САРКОМЕР** - повторяющийся участок миофибриллы мышечного волокна, основная структурная единица миофибрилл.

САРКОПЛАЗМА - цитоплазма мышечных волокон и клеток.

СИНАПСЫ (от греч. *synapsis* - соединение, связь) - специализированные функциональные контакты между возбудимыми клетками (нервными,

мышечными, секреторными), служащие для передачи и преобразования нервных импульсов.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ (от сперма и ... генез) - превращение диплоидных первичных половых клеток у животных организмов в гаплоидные, дифференцированные мужские половые клетки - сперматозоиды, или спермии. **СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ**, камбиальные клетки - родоначальные клетки в обновляющихся тканях животных (кроветворной, лимфоидной, эпидермисе, покрове пищеварительного тракта).

СЫВОРОТКА КРОВИ - жидкая часть крови, отделяемая от кровяного сгустка после свёртывания крови вне организма; по составу почти тождественна плазме крови, но в отличие от неё не содержит фибриноген.

ТКАНЕВАЯ ЖИДКОСТЬ, интерстициальная жидкость - содержится в межклеточных и околочелюстных пространствах тканей и органов у позвоночных.

ТКАНЬ (лат. *textus*, греч. *histos*) - у животных - система клеток, сходных по происхождению, строению и функциям в организме, а также межклеточных веществ и структур - продуктов их жизнедеятельности.

ТРОМБОЦИТЫ (от греч. *thrombos*- сгусток и ...цит) - один из видов форменных элементов крови позвоночных; участвуют в процессе её свёртывания.

ТУЧНЫЕ КЛЕТКИ, лаброциты - разновидность клеток рыхлой соединительной ткани, образующиеся в костном мозге.

ФИБРИЛЛЫ (новолат. *fibrilla* - волоконце, ниточка) - нитевидные структуры цитоплазмы, выполняющие в клетке двигательную или скелетную функции, состоящие из протофибрилл.

ФИБРОБЛАСТЫ (от лат. *fibra* - волокно и ...бласт) - наиболее распространённая клеточная форма соединительной ткани животных организмов. **ФИЛАМЕНТЫ** (от позднелат. *filamentum* - нитевидное образование, нить) - общее название внутриклеточных цитоплазматических фибриллярных (нитеподобных) белковых структур.

ФАГОЦИТОЗ - активное захватывание и поглощение микроскопических инородных живых объектов (бактерий, фрагментов клеток) и твёрдых частиц одноклеточными организмами или некоторыми клетками многоклеточных животных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Атлас ветеринарной гематологии /В.Д. Риган [и др.]; под общей ред. В.Д. Риган. Пер. с англ. Махиянова Е. – М.: «Аквариум - Принт», 2008.-136 с.
2. Гистология: учебник / Ю.Н. Афанасьев, Н.А. Юрина, Б.В. Котовский [и др.]; – Москва: Медицина, 2001. – 744 с.
3. Гистология, цитология и эмбриология: учебник / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров; — Москва: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2016. — 640 с.
4. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии: учебник* для вузов / В. Ф. Вракин [и др.]; ред. М. В. Сидорова. - 2-е изд., испр. и доп. - М.: Гринлайт, 2008. - 615 с.
5. Цитология, гистология и эмбриология: учебник / О.В. Александровская, Т.Н. Радостина, Н.А. Козлов; - Москва: Агропромиздат, 1987. – 448 с.
6. Барсуков, Н.П. Цитология, гистология, эмбриология: учебное пособие. - 3-е изд., перераб. / Н.П. Барсуков. - СПб.- Издательство «Лань», 2019.- 248 с.
7. Борхунова, Е.Н. Цитология и общая гистология. Методика изучения препаратов: учебное пособие / Е.Н. Борхунова.- СПб.- Издательство «Лань», 2017.- 144с.
8. Быков, В.Л. Цитология, гистология и эмбриология: атлас / В.Л. Быков, С.И. Юшканцева; ГЭОТАР-Медиа, 2018. – 296 с.
9. Вракин, В.Ф. Морфология сельскохозяйственных животных: учебник / В.Ф. Вракин, М.В. Сидоров; - Москва: Агропромиздат, 1991. – 528 с.
10. Донкова, Н.В. Цитология, гистология и эмбриология. Лабораторный практикум: <учебное пособие>* / Н. В. Донкова, А. Ю. Савельева. - Москва: Лань, 2014. - 130с.
11. Константинова, И.С. Основы цитологии, общей гистологии и эмбриологии животных: <учебное пособие>* / И. С. Константинова, Э. Н. Булатова, В. И. Усенко. - Москва: Лань, 2015. - 234с.
12. Криштофорова, Б.В. Практическая морфология животных с основами иммунологии. [Электронный ресурс]: Учебно-методические пособия / Б.В. Криштофорова, В.В. Лемещенко. — Электрон. дан. — СПб.: Лань, 2016. — 164 с.
13. Соколов, В.И. Цитология, гистология, эмбриология / В.И. Соколов, Е.И. Чумасов; – Москва: КолосС, 2004. - 350 с.
14. Успенская, Ю.А. Морфология животных: <учебное пособие>* / Ю. А. Успенская. - Красноярск: Издательство КрасГАУ, 2013. – 286 с.