

Министерство образования и науки Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Оренбургский государственный университет»

С. М. Завалеева

ЦИТОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ

Рекомендовано Ученым советом федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Оренбургский государственный университет» в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по программам высшего профессионального образования по направлению подготовки 020400.62 Биология

Оренбург
2012

УДК 576.3(075.8)

ББК 28.05я73

3 13

Рецензент – профессор, доктор медицинских наук В. С. Полякова

Завалеева, С.М.

3 13 Цитология и гистология : учебное пособие / С. М. Завалеева;
Оренбургский гос. ун-т. – Оренбург : ОГУ, 2012. – 216 с.
ISBN

В учебном пособии приведены данные о микроскопическом и субмикроскопическом строении клеток, тканей и органов в их нормальном, интактном состоянии, содержатся описания препаратов, которые должны быть рассмотрены студентами на практических занятиях. Пособие снабжено большим количеством рисунков, схем и микрофотографий, в том числе и электронных, с учетом современных цитологических данных

Учебное пособие предназначено для студентов направления подготовки 020400.62 Биология.

УДК 576.3(075.8)

ББК 28.05я73

ISBN

©Завалеева С. М., 2012

© ОГУ, 2012

Содержание

Введение.....	5
1 Краткий очерк развития цитологии и гистологии.....	7
2 Методы исследования	14
3 Цитология.....	25
3.1 Общий план строения клетки.....	25
3.2 Поверхностный аппарат клетки.....	27
3.3 Соединение клеток. Контакты.....	32
3.4 Метаболический аппарат клетки.....	36
3.5 Наследственный аппарат клетки.....	53
4 Общая гистология.....	65
4.1 Эпителиальные ткани. Железы.....	67
4.2 Ткани внутренней среды или опорно-трофические.....	76
4.3 Элементы сравнительной гистологии тканей внутренней среды и теория «параллельных рядов» А. А. Заварзина.	105
4.4 Мышечные ткани.....	113
4.5 Нервная ткань.....	117
4.6 Реактивность и регенерация тканей.....	123
5 Частная гистология.....	125
5.1 Нервная система.....	125
5.2 Органы чувств.....	136
5.3 Органы кроветворения и иммунологической защиты.....	146
5.4 Эндокринная система.....	151
5.5 Сердечно-сосудистая система.....	158
5.6 Дыхательная система.....	167
5.7 Пищеварительная система.....	170
5.8 Выделительная система.....	187
5.9 Женская половая система.....	193

5.10 Мужская половая система.....	201
5.11 Кожа и её производные.....	205
Список использованных источников.....	215

Введение

Термин *гистология* (*hystos* - ткань и *logos* - слово) переводится как учение о тканях. Однако курс гистологии не ограничивается изучением только тканей, он включает в себя четыре взаимосвязанных раздела: цитология, общая гистология, эмбриология и частная гистология.

В данном пособии рассматривается цитология и гистология. Цитология посвящена общим закономерностям строения эукариотической клетки как основной структурно-функциональной единицы живого и ее жизненным проявлениям (делению, обмену веществ, движению и пр.).

Эмбриология рассматривает в сравнительном морфологическом плане прогенез, онтогенез хордовых и позвоночных животных.

Общая гистология изучает закономерности строения и функций четырех основных типов тканей, их классификацию и источники развития, а также реализацию клетками зародышевых листков и зачатков гистобластических и гистотипических потенций в процессе онтогенеза.

Частная гистология изучает не только структурные особенности клеток и тканей, но и многотканевое строение органов и функциональную специфику тканевых и органных систем. При изложении материала учтено, что все клеточные и тканевые структуры находятся в состоянии непрерывного развития, соподчиненности и функциональной взаимосвязи.

Знание нормального строения тканей необходимо, чтобы понимать происходящие в организме реактивные и патологические изменения, диагностировать патологию и прогнозировать результаты лечения. Современная гистология основывается на самых последних достижениях молекулярной биологии, физиологии, биохимии, генетики и использует новейшие методы исследования; она служит фундаментом для многих дисциплин, связанных с клинической практикой (анатомия и физиология животных, патологическая физиология, патологическая анатомия, паразитология, хирургия и другие).

В задачи гистологии входит:

- 1) дальнейшее изучение эмбрионального и постэмбрионального гистогенеза и провизорных органов у филогенетически различающихся животных;
- 2) выяснение особенностей развития межтканевых и межклеточных взаимоотношений, роли нервной, эндокринной и иммунной систем в регуляции процессов гисто - и морфогенеза;
- 3) уточнение влияния экзогенных и эндогенных факторов окружающей среды на дифференцировку и развитие тканей в онтогенезе;
- 4) дальнейшее изучение различных типов регенераций тканей (физиологической, репаративной, abortивной).

1 Краткий очерк развития цитологии и гистологии

Гистология как наука о тканях зародилась задолго до создания микроскопа. Результаты расчленения организма животных и человека встречаются в трудах Аристотеля, Клавдия Галена, Авиценны и других, живших до нашей эры. Однако эти исследования основывались только на макроскопическом визуальном изучении объектов, поэтому при попытке создания классификации в одну и ту же группу ошибочно попадали неродственные ткани и органы, например, сухожилия и нервы. В первой половине XVII делались попытки изучения структур, невидимых простым глазом, с помощью увеличительных стекол (лупы). В середине XVII века английский физик Роберт Гук, благодаря усовершенствованному микроскопу увидел пустоты в пробке и впервые применил к ним термин «клетка».

Большой вклад в развитие микроскопии внес голландский оптик Антоний ван Левенгук, который в 1667 году разработал микроскоп, способный увеличивать изображение в 300 раз. Им были описаны красные кровяные тельца и их движение в капиллярах, спермии, поперечнополосатые мышцы, нервы, сухожилия, также первые простейшие организмы, обнаруженные в капле воды. Итальянский ученый Марчелло Мальпиги изучил строение кожи, селезенки, почки и др. Однако открытия в области гистологии носили случайный характер, а из-за малой разрешающей способности микроскопа часто были артефактами. Интерес к микроскопии ослаб и в силу господствующего в те времена метафизического представления о природе. Человек, согласно этому учению преобразован (преформирован) в спермии или яйцеклетке.

В противоположность преформизму в науке развивалась и теория эпигенеза, согласно которой организм животного не преобразован в половых клетках, а формируется в процессе своего развития заново. Основоположником этой теории был К.Ф. Вольф, переехавший в 1760 году из Германии в Россию и много лет проработавший в Петербургской Академии наук. К.Ф. Вольф вполне обоснованно считал, что организм всегда развивается из вещества яйцеклетки путем

преобразования органов. Он первым наблюдал формирование органов из листовидных пластинок (зародышевых листков), изучил и описал развитие сердца и почек (таким образом, его можно считать родоначальником теории происхождения тканей из зародышевых листков).

Следующий этап развития гистологии был связан с дальнейшим усовершенствованием ахроматического микроскопа. В теоретических разработках последнего участвовали академики Леопард Эйлер, Ф.У.Т. Эпинус из Санкт-Петербурга. Активное становление гистологии начинается с 30-х годов XVIII столетия. Среди ученых успешно продолжающих микроскопические исследования клеток, или «комочков», различных тканей животных, был и Ян Евангелиста Пуркинье. Изучая яйцо курицы, он впервые описал (1825-1827), главный органоид клетки - ядро, а также нейроны головного мозга, которые затем были названы его именем - клетки Пуркинье. Большой вклад в изучение структуры клеток и тканей различных животных внесли такие выдающиеся ученые как Роберт Броун, Габриэль Валентин, П.Ф. Горянинов, Якоб Генле, Роберт Ремак, Маттиас Якоб Шлейден, Теодор Шванн и другие.

Теодор Шванн, приняв ядро за критерий клеточного строения, смог составить элементарные структуры растений и животных и создать клеточную теорию, которая явилась величайшим открытием в биологии. Суть ее сводилась к следующему: клетки растений и животных принципиально сходны, имеют единый план строения, происхождения и гомологичны друг другу. Начиная с этого времени, гистология стала развиваться как наука. Значение клеточной теории для биологии можно сравнить с двумя другими великими открытиями - законом сохранения энергии и эволюционной теорией Дарвина. Большую роль в развитии клеточной теории Шванна сыграли труды выдающегося патологоанатома и патогистолога Р. Вирхова. Крылатым стал его афоризм «*omnis cellula e cellula*» - «клетка от клетки». Он показал, что в основе патологических процессов (воспаления, дистрофии, новообразований) лежат изменения клеток.

Важнейшим достижением гистологической техники в середине XIX века стало создание микротомы (Я.Е. Пуркинье), позволяющего готовить тонкие срезы,

введение в практику водных и иммерсионных объективов. В этот период были открыты процессы кариокинеза в растительных и животных клетках (И.Д. Чистяков, 1874; П.И. Перемежко, 1878; Вальтер Флеминг, 1879 - 1882), обнаружены клеточный центр, сетчатый аппарат (К. Гольджи, 1898), тонофибриллы, хондросомы, митохондрии, миофибриллы, то есть была охарактеризована структура цитоплазмы и ее органелл. Таким образом, к концу XIX столетия в отдельный раздел гистологии выделилось учение о клетке - цитология. Сегодня постулаты клеточной теории звучат следующим образом:

- клетка является наименьшей единицей живого. Этот первый постулат клеточной теории был сформулирован Г. Шванном (1839) и Р. Вирховым (1858). Только на клеточном уровне проявляются в совокупности признаки живого: способность к репродукции, превращению энергии, метаболизм, чувствительность, адаптация к меняющимся условиям изменчивость и другие;

- сходство клеток разных организмов по строению (гомология) обусловлено единообразием общеклеточных функций, направленных на поддержание жизнедеятельности клеток и клеточных популяций;

- клетки размножаются путем деления исходной клетки (третий постулат, сформулированный Р. Вирховым в 1855 г., является биологическим законом). Перед делением в исходной клетке происходит удвоение генетического материала (ДНК), образуется специальный аппарат клеточного деления, с помощью которого удвоившиеся хромосомы равномерно распределяются между дочерними клетками. Поэтому митотическое деление эукариотических клеток является единственным полноценным клеточным делением;

- клетка представляет собой часть целостного организма. Находясь в составе тканей и органов, специализированные клетки взаимосвязаны и подчиняются межклеточным, гуморальным, эндокринным и нервным формам регуляции. Таким образом, элементарные единицы организма - клетки - интегрируются в целостные системы тканей и органов, а последние составляют организм, как единое целое.

В России XIX века наиболее интенсивные гистологические исследования проводились в Москве, Казани, Харькове, Томске. На медицинских факультетах

университетов появляются самостоятельные кафедры гистологии, складываются гистологические школы с определенными научными направлениями. Возглавлявший кафедру гистологии медико-хирургической академии в Петербурге Н.М. Якубович исследовал микроскопическое строение центральной и периферической нервной системы. Ему удалось дифференцировать различные виды нейронов коры головного мозга (ядра Якубовича). На кафедре гистологии Московского университета под руководством А.И. Бабухина успешно разрабатывали вопросы развития и функций органов нервной системы (сетчатки глаза, электрического органа рыб и др.). И.Ф. Огнев изучал влияние на организм внешних и внутренних факторов. В Киевском университете исследования сотрудников кафедры, возглавляемой П.И. Перемежко, были направлены на изучение развития зародышевых листков и органов зародыша (глаз, надпочечников, селезенки, печени, щитовидной и поджелудочной железы, кровеносных сосудов, мышечных тканей и других структур).

В Казани нейрогистологические исследования активно проводились под руководством К.А. Арнштейна, А.С. Догелем, А.Е. Смирновым, Д.А. Тимофеевым, А.Н. Миславским, Б.И. Лаврентьевым, Н.Г. Колосовым, И.Ф. Ивановым, П.А. Ковальским и др.

Организатором кафедры гистологии Томского университета в 1888 г. стал замечательный нейрогистолог, ученик К.А. Арнштейна - А.С. Догель. В 1895 году Догеля избрали заведующим кафедрой гистологии Петербургского университета, которой прославленный ученый руководил до конца своей жизни. Он изучал тонкое строение чувствительных нервных узлов, выявил свыше десяти типов нейронов, а также сложные перицеллюлярные сплетения. На своих прекрасно изготовленных препаратах продемонстрировал все известные ныне чувствительные окончания в тканях и органах. В 1898 году в вегетативных ганглиях им были обнаружены два типа нейронов. Метод суправитальной окраски нервных элементов метиленовым синим, предложенный А.С. Догелем, остается классическим. Заслугой А.С. Догеля можно считать и основание журнала «Русский архив анатомии, гистологии, эмбриологии», который нашел признание и за рубежом.

В области цитологии следует отметить разработку ленинградскими учеными проблемы паранекроза (Институт цитологии АН СССР). Предложенный Д.Н. Насоновым и В.Я. Александровым метод определения паранекротического («пограничного между жизнью и смертью») состояния клетки путем прижизненного окрашивания ее нейтральным красным, широко применяют в медицине (с его помощью тестируют пригодность трансплантатов роговицы и т.п.), в сельском хозяйстве (определяют жизнеспособность семян). За монографию «Реакция животного вещества на внешние воздействия» (1940) оба ученых были удостоены Государственной премии.

В середине XIX века исследования К.Ф. Вольфа, Х.И. Пандера и К.Э. Бэра послужили основой современной эмбриологии. Крупнейшие русские ученые И.И. Мечников и А.О. Ковалевский, изучавшие в сравнительном плане микроскопическое строение и развитие тканей беспозвоночных и низших позвоночных животных, заложили фундамент эволюционной гистологии и эмбриологии.

Исследованиям в области клетки большое внимание уделяли ленинградские морфологи А.В. Немилов, З.С. Кацнельсон, Б.И. Лаврентьев, А.А. Заварзин и другие. В Ленинградском университете структуру и функции ядра и других органоидов клетки изучали А.Я. Колачев, Д.Н. Насонов, В.Я. Александров, П.В. Макаров (например, в 20-х годах XX века Д.Н. Насонов показал, что в процессах секреции участвует аппарат Гольджи). Ценные для цитологии данные были получены Л.Н. Жинкиным и Г.С. Стрелыниковым при исследовании нейрогуморальной регуляции клеточного деления: ученые доказали, что механизмы реактивного торможения митотической активности возникают лишь на определенных стадиях онтогенеза.

Большой заслугой гистологов России (академики А.А. Заварзин и Н.Г. Хлопин) можно считать создание первых теорий тканевой эволюции, что способствовало успешному развитию эволюционной гистологии, характеризующейся историческим подходом к изучению тканевых структур.

Как известно, в гистологии общепринята морфофизиологическая классификация тканей, предложенная еще в XIX в. немецкими учеными Францем Лейдигом и Рудольфом Альбертом Кёлликером. Глубокое эволюционно-теоретическое обоснование этой системе дал А.А. Заварзин в 1945 году. По его представлению, филогенетическое развитие тканей в рамках четырех групп тканей (эпителиальные, соединительные, мышечные и нервные) обеспечило выполнение четырех элементарных функций многоклеточного организма: разграничительную, создание внутренней среды, реактивную и двигательную.

В 1943 году Н.Г. Хлопин предложил классифицировать ткани, исходя из генетического принципа. В основу своей генетической системы он положил не морфологические особенности нормально функционирующих тканей, а объем их «гистобластических потенций», то есть совокупность признаков, проявляющихся при различных условиях существования, в частности, в эксперименте при патологии. По мнению Н.Г. Хлопина, свойства каждой ткани определяются источником происхождения и путями ее развития. Генетическая система была прекрасно разработана на культурах ткани позвоночных животных. В классификации основное место занимает «тканевой тип» - система гистологических структур, которые развиваются по основному закону эволюционной морфологии, схематически изображенному в виде филогенетического дерева, при этом, ученый особо подчеркивал связь указанных структур с зародышевыми листками.

Особенно бурно развивалась гистология в советские годы в Москве и Ленинграде, где ученые занимались фундаментальными проблемами общей биологии.

При вузах были созданы НИИ и ЦНИЛы морфологии, Институт Мозга и другие. Общепризнанными авторитетами в области гистологии стали кафедры I МОЛМИ и Университета Дружбы народов, которыми руководил В.Г. Елисеев, создавший прекрасную гистологическую школу. Ученики В.Г. Елисеева (Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, М.Я. Субботин, В.А. Шахламов, А.И. Радостина и др.) сами стали руководителями крупных коллективов и кафедр морфологов. В Ленинграде получили дальнейшее развитие школы Н.Г. Хлопина (С.И. Щелкунов,

А.Г. Кнорре, В.П. Михайлов, Б. Винников и др.), А.С. Догеля, А.А. Заварзина (А.А. Заварзин-мл., Д.И. Дейнека и др.), Н.Г. Колосова (В.Н. Швалев, В.Н. Майоров, А.А. Милохин и др.)

В военно-медицинской академии на кафедре гистологии продолжили экспериментальное изучение крови и соединительной ткани, начатые еще А.А. Максимовым направления. В педиатрическом институте всесторонне исследовали эмбриональный гистогенез тканей (А.Г. Кнорре, Л.В. Суворова). В Ленинградском ветеринарном институте с 1948 по 1983 год кафедрой гистологии руководил известный ученый, продолжатель идей школы А.С. Догеля, ученик А.В. Немилова - З.С. Кацнельсон, внесший большой вклад в изучение проблемы гистогенеза и гистофизиологии надпочечников. В 1959 г. он опубликовал «Руководство к практическим занятиям по гистологии» для ветеринарных вузов, многократно переиздававшееся в стране.

В развитие возрастной, видовой и сравнительной гистологии сельскохозяйственных животных весомый вклад внесли ветеринарные гистологи: В.Я. Суетин, М.З. Атагимов, Г.Ш. Жанчипов, П.А. Ильин, А.Б. Панфилов, А. П. Попов, Л.П. Тельцов, П.М. Торгун и многие другие.

На развитие отечественной гистологии оказывают значительное влияние Оренбургские гистологи медицинской академии: А.А. Стадников, В.С. Полякова, Н.Н. Шевлюк и другие.

2 Методы исследования

Строение, развитие и функции клеток, и органов можно познать, только применяя разнообразные методы исследования. Гистологический анализ включает в себя следующие главные этапы: выбор объекта исследования, подготовку его для изучения под микроскопом (приготовление гистологических препаратов), микроскопирование препаратов (одним или несколькими методами), качественный и количественный анализ микроскопической картины. Объектами исследования могут служить живые или мертвые (фиксированные) клетки, ткани органов или их изображения на экране дисплея.

Методы исследования мертвых (фиксированных) клеток и тканей. Основой методов служит гистологический препарат.

Приготовление гистологического препарата. Гистологический препарат (постоянный) является основным объектом исследования для морфолога и представляет собой срез ткани (от 5 до 60 мкм), заключенный между предметным стеклом (толщиной от 2 до 3 мм) и покровным (от 0,18 до 0,2 мм). Материалом для исследования служат кусочки органов, мазки крови или слизи, отпечатки органа или оболочки мозга, стенка мочевого пузыря, брыжейка и т.п. (тотальные препараты).

Процесс приготовления гистологического препарата состоит из следующих этапов: взятие и фиксирование материала; его уплотнение; приготовление срезов на микротоме; их окрашивание (контрастирование); заключение срезов в бальзам или синтетические смолы.

Взятие и фиксирование материала. Максимальные размеры кусочков составляют 1х1х0,5 см; соотношение объема материала и фиксирующей жидкости должно быть не менее 1:9. Взятый из органа образец ткани погружают в фиксатор - простой 70 - 96 %-й спирт, 10 - 12 %-й формалин, растворы уксусной кислоты, бихромата калия, осмиевой кислоты или сложный (смеси простых фиксирующих жидкостей или солей тяжелых металлов в определенных пропорциях, обеспечивающие рН и молярность, близкие к таковым в организме). Действие

фиксаторов проявляется в том, что в тканях и органах, в результате сложных биофизических процессов, происходит необратимая коагуляция белков, жизнедеятельность прекращается, то есть клеточные структуры становятся мертвыми. Они теперь находятся в том функциональном состоянии, в котором их застигла смерть, то есть зафиксированными. Фиксация приводит к некоторому уплотнению и уменьшению объема образца.

Уплотнение образцов ткани. Цель этого этапа - достичь высокой плотности и пластичности материала для того, чтобы приготовить из него тонкие срезы. Применяют уплотняющие среды - парафин, целлоидин, желатин, органические смолы или замораживание. Пропитка парафином продолжается от 1 до 4 ч, целлоидином - до 1 - 3 нед. Кусочек ткани предварительно обезвоживают (проводят через спирты возрастающей концентрации); затем спирт вытесняют промежуточной средой, способной смешиваться со спиртом и одновременно растворять уплотняющее вещество. При использовании парафина промежуточной средой служат циклические углеводороды (бензол, ксилол) или хлороформ. Для того, чтобы избежать перепада температур (парафин плавится при 60 °С) после вытеснения спирта ксилолом, образец выдерживают от 2 до 3 ч в смеси парафина с ксилолом при температуре 38 °С. Из уплотненного парафином образца вырезают блоки, из которых и готовят тонкие срезы, способные пропускать свет (что является необходимым условием для световой микроскопии). Наиболее тонкие срезы (толщиной от 5 до 7 мкм) удается изготовить из материала, залитого в парафин. Из образцов, уплотненных целлоидином, готовят срезы толщиной от 10 до 30 мкм. Срезы получают на санных или ротационных микротоммах; для экспресс-диагностики (срезы толщиной от 40 до 60 мкм) - на замораживающем микротоме.

Окрашивание срезов. Срезы окрашивают, чтобы увеличить контрастность различных гистологических структур в препаратах, предназначенных для исследования в световом микроскопе. Разработаны разнообразные методы окраски. В процессе окрашивания происходят сложные химические и физические процессы, поэтому при выборе метода учитывают избирательное сродство

структур клетки к определенным красителям с разными физико-химическими свойствами.

Все красители подразделяют на кислые, основные и специальные. Структуры срезов, хорошо окрашивающиеся кислыми красителями, *называют оксифильными*, основными красителями – *базофильными* окрашивающиеся как теми, так и другими - *нейтрофильными*. Специальные красители селективно выявляют конкретные структуры, обладающие сродством к ним. Наиболее широко распространен комбинированный метод окраски тканей - гематоксилином и эозином. Гематоксилин (основной краситель) окрашивает ядра клеток в сине-фиолетовый цвет, а эозин (кислый) - элементы цитоплазмы в розово-желтый. Окрашенные препараты обезвоживают в спиртах восходящей концентрации (50 %, 70 %, 96 %, 100 %), просветляют в ксилоле или некоторых маслах и затем каждый гистологический срез заключают между предметным и покровным стеклами в канадский бальзам или синтетические смолы. Готовый (постоянный) гистологический препарат можно хранить годами и использовать для микроскопирования.

Методы микроскопии. Основным инструментом для изучения гистологического препарата служит микроскоп - световой или электронный.

Световая микроскопия. С помощью современных световых микроскопов (МБР-1 - микроскоп биологический рабочий, МБИ-1, МБИ-3 или МББИ - микроскоп бинокулярный биологический исследовательский, ЛЮАМ и других) можно изучать на срезах строение клеток и тканей. Размер наименьшей структуры, которую можно увидеть в световом микроскопе, определяется наименьшим разрешающим расстоянием (d_0). У современных микроскопов оно составляет около 0,2 мкм. Приблизенно разрешение, или разрешающую способность, можно рассчитать по формуле:

$$d_0 = 1/3\lambda, \quad (1)$$

где λ – длина световой волны.

Для более точного расчета используют формулу, учитывающую конструкцию объектива:

$$d_0 = 0,61 \frac{\lambda}{n \cdot \sin \alpha}, \quad (2)$$

где n – показатель преломления среды между препаратом и фронтальной линзой объектива;

$\sin \alpha$ – синус угла между оптической осью и наиболее сильно отклоняющимся лучом, который еще попадает в линзу объектива.

В микроскопических исследованиях используют следующие единицы измерения:

- 1 мкм (микромметр) = 1×10^{-3} мм = 1×10^{-6} м;
- 1 нм (наномметр) = 1×10^{-3} мкм = 1×10^{-6} мм = 1×10^{-9} м;
- 1 Å (ангстрем) = 0,1 нм = 1×10^{-4} мкм = 1×10^{-7} мм = 1×10^{-10} м.

Из приведенных данных видно, что разрешающая способность световых микроскопов ограничена десятными долями микрона (микромметра). Структуры клетки меньшего размера можно рассмотреть только с помощью электронного микроскопа. Подробное описание светового и электронного микроскопов дано в соответствующих руководствах и в курсе физики.

Ультрафиолетовая микроскопия – представляет собой разновидность световой. Длина волны ультрафиолетовых лучей составляет около 0,3 мкм; разрешающая способность микроскопа при иммерсионном объективе приблизительно 0,1 мкм.

Люминесцентная микроскопия основана на том, что многие органические вещества, содержащиеся в клетках, способны светиться (флуоресцировать) при поглощении ими световой энергии. Спектр флуоресценции постоянно смещен в сторону более длинных волн по отношению к излучению, возбуждающему флуоресценцию. Этот спектр лежит в пределах коротких волн (длина от 0,25 до 0,4 мкм). Например, хлорофилл зеленых растений в ультрафиолетовых

лучах светится красным светом, а другие вещества - зеленым или желтым (то есть с более короткими волнами). Этот принцип использован при создании люминесцентных микроскопов. Источником света в них служат ксеноновые или ртутные лампы (их спектр близок к ультрафиолетовому излучению), а объект исследуют через специальные фильтры.

Собственной, или первичной, флуоресценцией обладают пигменты (в том числе бактерий), витамины А и В₂, индоламины и некоторые другие вещества. Существует вторичная, или вызванная, флуоресценция. Чтобы ее получить, используют специальные вещества - флуорохромы, которые связываются различными структурами живой клетки и вызывают их флуоресценцию. Например, при обработке срезов тканей флуорохромом акридиновым оранжевым дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и ее производные приобретают ярко-зеленое свечение, а рибонуклеиновая кислота (РНК) и ее производные - ярко-красное. Разновидностью вторичной является флуоресценция желто-зеленого цвета, индуцированная парами формальдегида и характерная для катехоламинов (адреналин и норадреналин) мозгового вещества надпочечников. Таким образом, можно исследовать химический состав тканевых структур, выявлять трофические и секреторные включения в клетках.

Электронная микроскопия. В электронном микроскопе используются электронные лучи с более короткими, чем в световом микроскопе, длинами волн при напряжениях от 50000 до 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 электронных микроскопов (ЭМВ-200, 300) и зарубежных (фирм Хитачи, Филипс) составляет не более от 1 до 5 А, однако на практике она не превышает от 0,2 до 0,5 нм, а для большинства биологических объектов от 1 до 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. Тончайшие срезы наносят на специальные металлические сетки с ячейками и помещают в вакуумную камеру электронного микроскопа. Обработка образцов тканей для ЭМ сходна с ранее описанной обработкой для световой микроскопии. Только здесь в качестве фиксаторов используют забуференные растворы параформа, тетроксид осмия, глутаральдегида (рН 7,0 - 7,4); образцы проводят через спирты восходящей концентрации и пропилен-оксид и заливают в синтетические смолы (аралдит, эпон или в их смесь). Чтобы более четко выявить, органеллы мембранного и немембранного типа в качестве контрастера применяют цитрат свинца и уранилацетат.

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

СЭМ от ПЭМ отличается тем, что в первом электроны не проходят сквозь объект, а отражаются от его поверхности, сканируя ее. Сфокусированный пучок электронов, формируемый электронно-магнитными линзами, следует через отклоняющую катушку, которая перемещает его по поверхности препарата, покрытого тонким слоем металла (золотое или платиновое напыление). С поверхности препарата пучком выбиваются вторичные электроны, которые регистрируются и преобразуются в трехмерное изображение на экране. В отличие от ПЭМ для СЭМ можно использовать коррозионные препараты: объект изучения, например микроциркуляторное русло лимфатических сосудов, заливают какими-либо затвердевающими веществами и после этого просматривают слепки и его поверхности. Изучают также реплики, получаемые путем замораживания - скалывания. В этом случае исследуют слепок скола поверхности объекта. Чтобы увеличить контрастность, реплики необходимо оттенить с помощью напыления частиц металлов (золота, платины) или угля.

Методы качественного и количественного анализа гистологических структур. Качественные гистохимические методы основаны на использовании реакций, с помощью которых выявляют различные химические вещества в

клетках тканей и органов. Зная, как распределяются в тканях белки, жиры, углеводы, ферменты и другие вещества в норме и при различных воздействиях на организм, можно судить с большей или меньшей вероятностью направленности метаболических процессов в исследуемых структурах. Современными гистохимическими методами обнаруживают в клетках аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, определяют активность различных ферментов, например в цикле Кребса. Выявление этих веществ основано на специфичности реакций между химическим реактивом и субстратом, входящим в состав клеточных и тканевых структур, и на выделении продуктов химических реакций в виде окрашенных осадков. Чтобы повысить специфичность реакций, часто применяют метод ферментативного контроля. Например, для выявления ДНК и РНК используют галлоцианин - хромовые квасцы, окрашивающие нуклеиновые кислоты в стойкий сине-фиолетовый цвет. ДНК обнаруживают с помощью реакции Фельгена. Срезы подвергают кислотному гидролизу (1 н HCl при 60 °C), при этом освобождаются альдегидные группировки дезоксипентозы в ДНК. Затем срезы переносят в фуксинсернистую кислоту, которая взаимодействует только с альдегидными группировками хроматина, обуславливая его пурпурную окраску. Срезы, предварительно обработанные дезоксирибонуклеазой - ферментом, расщепляющим ДНК - не окрашиваются, что подтверждает наличие в структуре ДНК.

Методами иммуноцитохимии можно идентифицировать клетки различных типов и их рецепторы по маркерным признакам, изучать синтетические и секреторные процессы. Методы основаны на обработке срезов (или мазков) специфическими антителами к выявляемому веществу, которое служит антигеном. Антитела маркируют путем конъюгации с флуоресцентными красителями, ферментами, которые затем выявляются цитохимически или электронно-плотными частицами (ферритин).

С помощью количественных гистохимических методов изучают химический состав конкретных структур клетки.

Цитоспектрофотометрия - это метод количественного и качественного изучения веществ по спектру их поглощения в структурах отдельной клетки. С его помощью можно установить суммарное содержание белков или других элементов. В основе метода лежит принцип абсорбционной спектрофотометрии. Например, с помощью интерферометрии можно оценить сухую массу и концентрацию плотных веществ в живой и фиксированной клетке.

Метод дифференциального центрифугирования основан на применении центрифуг, развивающих скорости от 20000 до 150000 мин и более. При центрифугировании в определенных условиях, например, в сахарозе в зависимости от градиента плотности, удается отделить и осадить различные органеллы клеток: ядра, митохондрии, фракции пиноцитозных и синаптических пузырьков, рибосом и других компонентов, пригодных для гистохимического исследования.

Метод авторадиографии широко применяют для изучения кинетики клеточных популяций, метаболических процессов в клетках, и определения участков синтеза биополимеров с помощью регистрации веществ, меченых изотопами. Для этого в ткань животного или в среду с культивируемыми клетками вводят предшественников какого-либо макромолекулярного соединения (например, аминокислоты, нуклеотиды), один из атомов которого замещен радиоактивным изотопом (например, радиоактивного водорода Н углерода - C^{14} , серы, фосфора и других). В процессе синтеза белков, гормонов, ферментов или иных веществ в них включается молекула меченого предшественника. Для регистрации места ее включения в темноте на окрашенные обычными методами срезы наносят специальную мелкозернистую фотоэмульсию, после чего срезы проявляют. На участках соприкосновения фотоэмульсии с радиоактивным веществом происходит фотореакция, в результате которой образуются засвеченные участки - метки, или треки. Этим методом можно, например, определить время перемещения клеток, меченых H^3 -тимидином в пластах многослойного эпителия, скорость включения меченых аминокислот в белки, синтез йодсодержащих гормонов в щитовидной железе. С помощью меченого лейцина, радиоактивных предшественников адреналина, норадреналина к серотонина можно определить не только скорость

аксонального транспорта от нейронов к клеткам-мишеням, но и установить топографию нервных связей.

Методы исследования живых клеток и тканей. Современная гистология располагает многочисленными и разнообразными методами, с помощью которых можно всесторонне изучать строение и функцию живых клеток, тканей органов.

Фазовоконтрастная микроскопия. Естественные биологические объекты в силу наличия в них жидкостей, прозрачны, бесцветны и неконтрастны, Их структуры по отношению к проходящему свету характеризуются одинаковой поглощающей способностью. В отличие от обычной световой микроскопии, где клеточные структуры контрастируют с помощью окрашивания препарата, в фазовоконтрастном микроскопе системы Намарского, контрастирование достигается благодаря использованию специального объектива и конденсора. Последний преобразует фазовые изменения проходящего через объект света в изменение освещенности полученного изображения. Световые волны могут интерферировать, увеличивая или уменьшая амплитуду результирующих волн. Таким образом, разные компоненты клеток становятся различимыми под микроскопом. В фазовоконтрастном микроскопе различия в амплитуде достигаются благодаря использованию двух пучков световых волн; один падает на объект, другой дифрагирует от него. Данный метод используют, в частности, для прижизненного изучения пленочных препаратов, а также культур клеток и тканей.

Для специальных целей применяют темнопольную и поляризационную микроскопию, в основе которых также лежат особенности интерференции световых волн и возможность преобразования фазовых различий, незаметных для человеческого глаза, в амплитудные.

Методы культивирования и трансплантации клеток и тканей. Сложность изучения тканей в организме обусловлена гетерогенностью и полифункциональностью их клеточного состава, наличием различных барьеров (гематотканевого, гематонервного и других), разнообразием межклеточных и межтканевых взаимоотношений. Изолированные клетки или ткани (культуры)

оказываются свободными от воздействия окружающих тканей, от нервных, гуморальных и других влияний, таким образом, становится возможным изучать рост, дифференцировку и взаимоотношения клеток в так называемом «чистом виде».

Изучать культуры тканей можно как вне организма (*in vitro*), так и в составе организма (*in vivo*). При культивировании *in vitro* клетки и фрагменты тканей помещают в специальные флаконы, пробирки, чашки Петри или камеры Максимова. Для культивирования используют как эмбриональные, так и взрослые, обновляющиеся ткани: элементы соединительной ткани (фибробласты), хрящевую и мышечную ткани (поперечно полосатые мышечные волокна и гладкие миоциты), клетки эпителиальных тканей (печени, легких, различных желез), нейроны, нейроглию и другие.

Клетки и ткани нуждаются в определенных условиях для пролиферации, роста и дифференцировки. Подходящим субстратом для прикрепления, или адгезии, клеток могут служить различные искусственные поверхности или покрытия: фибронектин, полилизин, ламинин, особенно часто употребляют коллаген. Подложки наносят на покровные стекла или на дно пластмассовых чашек в качестве субстрата, необходимого для поддержания длительной жизнедеятельности клеточных и тканевых структур. Не менее важную функцию выполняют питательные среды, которые должны обеспечивать клетки питанием, гормональными факторами, а также элементами межклеточного матрикса. Чаще всего в качестве питательных сред используют гидролизат лактальбумина (ГЛА), гидролизат мышечных белков (ГМБ), среду Игла (MEM), 199-ю среду, сыворотку крови крупного рогатого скота, телячью сыворотку, мозговой эмбриональный экстракт и другие.

В зависимости от поставленных задач можно получить культуры органотипические или тканевые; диссоциированные; реагрегированные; линейные перевиваемые.

При культивировании кусочков тканей или органов *in vivo* их помещают в специальные небольшие камеры из миллиметровых фильтров и подсаживают в

различные участки тела животного (под кожу, в переднюю камеру глаза). Особенность этого метода заключается в том, что жизнедеятельность клеток протекает в условиях целостного организма, с которым они сохраняют связь, и обмен веществ осуществляется через стенку миллипорового фильтра.

Кроме перечисленных методов, достаточно интенсивное развитие получили *аутотрансплантация* и *гетеротрансплантация* тканей. Положительные успехи достигнуты в области пересадки клеток островков Лангерганса, синтезирующих инсулин, в поджелудочную железу, а также в области нейротрансплантации - пересадки нейроэндокринных клеток и эмбриональных нейронов из различных структур центральной и периферической нервной системы в аналогичные отделы поврежденного головного мозга (в неокортексе, ядра шва, черную субстанцию), чтобы возместить дефицит нейrogормонов или нейромедиаторов при некоторых неврологических заболеваниях человека. В качестве экспериментальных объектов пока используют животных.

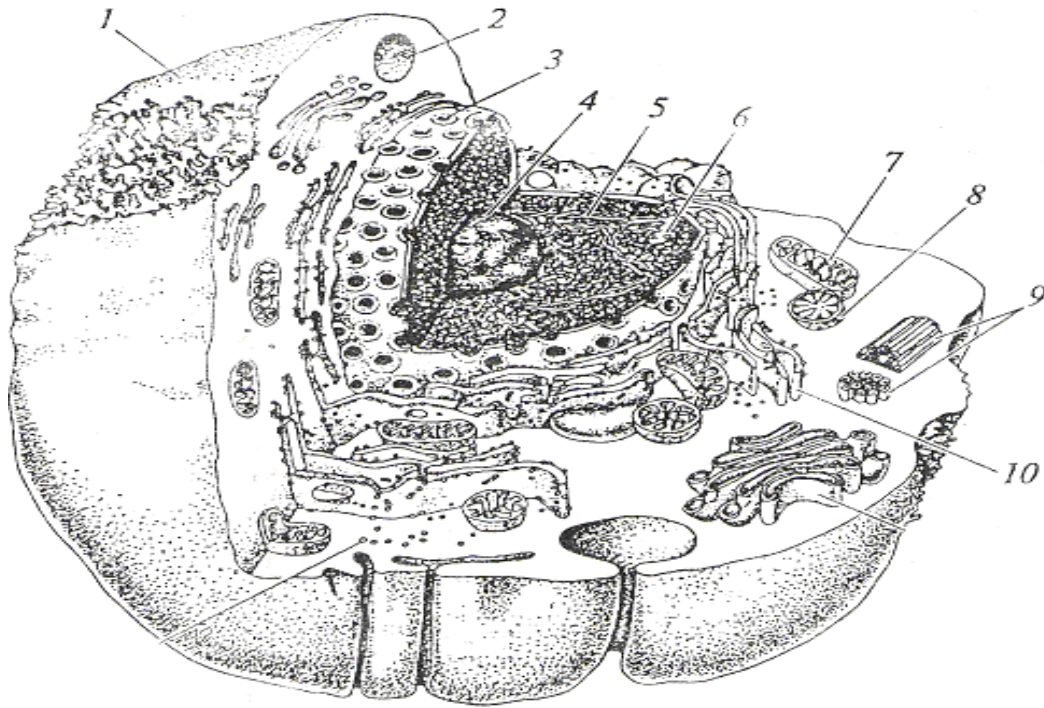
3 Цитология

3.1 Общий план строения клетки

Между клеткой и окружающей ее средой существует хорошо очерченная граница. Эта граница - *плазматическая мембрана* клетки. Плазматическая мембрана определяет величину клетки, обеспечивает сохранение существующих различий между клеточным содержимым и окружающей средой. Она отвечает за транспорт веществ в клетку и из нее, являясь высокоизбирательным фильтром. Кроме того, воспринимает внешние сигналы и участвует в адгезии, слипании клеток.

Плазматическая мембрана растений снаружии от себя формирует клеточную оболочку, или стенку, которая представляет, в сущности, наружный остов клетки. Разнообразные функции, которые выполняют плазматическая мембрана и ее вторичные образования, возникающие в результате усложнения структуры, очень важны.

Внутренние клеточные структуры содержат два основных компонента - *цитоплазму* с включенными в нее органеллами, или органоидами, и *клеточное ядро*. Цитоплазма эукариотических клеток весьма неоднородна по своему строению. Она содержит систему внутренних мембран, из которых формируются клеточные органеллы. Мембраны образуют лабиринт *эндоплазматической сети*, или *эндоплазматического ретикулума*, где синтезируются основные вещества клетки, *аппарат Гольджи*, *лизосомы* и *пероксисомы*, *митохондрии* и *пластиды*. Лишь небольшая часть клеточных органелл является немембранной: *клеточный центр*, *рибосомы*, *микротрубочки* и *микрофиламенты*. Цитоплазму, лишенную всех органелл, называют *гиалоплазмой* или *цитозолем* (рисунок 3.1).



- 1 - клеточная мембрана; 2 - вакуоль; 3 - ядерная мембрана; 4 - ядрышко;
 5 - хромосома; 6 - ядро; 7 - митохондрия; 8 - лизосома; 9 - центриоли;
 10 – эндоплазматический ретикулум; 11 - аппарат Гольджи;
 12 - свободные рибосомы.

Рисунок 3.1 - Общий план строения клетки животных организмов

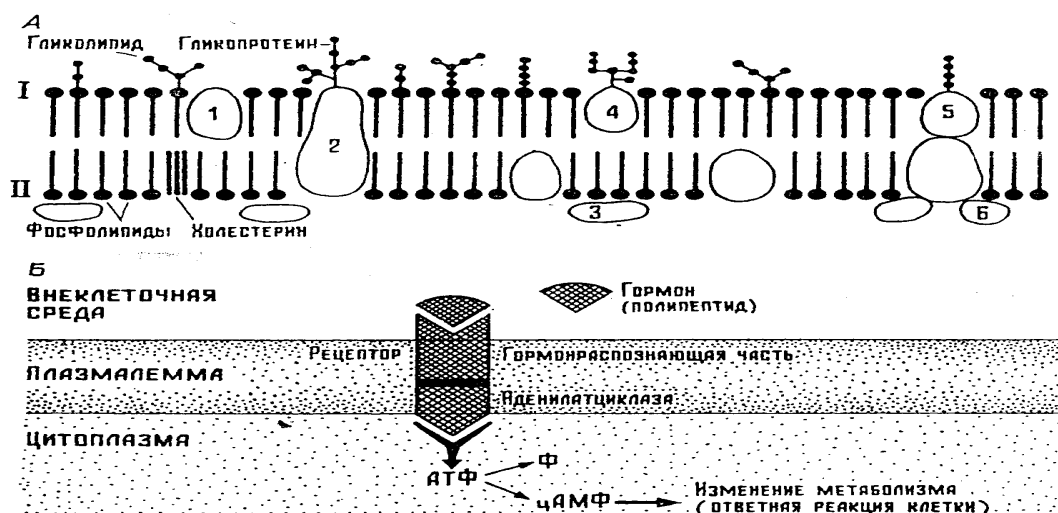
Сложно организованы ядра эукариотических клеток. Они имеют двуслойную оболочку - *кариотеку*, образованную мембранами, которая отделяет ядро от цитоплазмы; *ядерный сок* или *кариоплазму*, содержащую *хроматин* и *ядрышко*.

Клеточные структуры в соответствии с их функциями можно разделить на три типа:

- 1) поверхностный аппарат клетки, включающий плазматическую мембрану и ее производные;
- 2) метаболический аппарат (цитоплазма и ее органоиды);
- 3) наследственный или ядерный аппарат клетки.

3.2 Поверхностный аппарат клетки

Поверхностный аппарат клетки имеет сложное строение. В основе его лежит плазматическая мембрана, с которой снаружи связан надмембранный комплекс - гликокаликс, а изнутри – опорно-сократительный аппарат гиалоплазмы. Плазмолемма (*plasmolemma*), или внешняя клеточная мембрана, - самая толстая из цитомембран: её толщина 10 нм. Плазмолемма состоит из билипидного слоя, встроенных в него белковых молекул и гликокаликса (рисунок 3.2).



А - строение; Б - участие в рецепции: I надмембранный слой (гликокаликс);
II - липопротеиновая мембрана; 1 - 6 – белки.

Рисунок 3.2 – Плазмалемма

Лежащий в основе плазмолеммы билипидный слой образуют полярные молекулы фосфолипидов (с гидрофильной головкой и гидрофобными хвостиками), а также молекулы холестерина. Билипидный слой асимметричен, почти все гликолипиды сконцентрированы в наружном монослое, в котором, кроме того, сосредоточены высокомолекулярные, более насыщенные жирные кислоты, в отличие от внутреннего слоя, в состав которого входят ненасыщенные жирные кислоты. Внутренняя сторона мембраны по отношению к наружной заряжена более

отрицательно. В билипидном слое находятся различные белки: интегральные, полуинтегральные и субповерхностные. Белки обеспечивают такие функции клетки как рецепцию, регулируемый транспорт, структурную организацию процессов метаболизма и др. Интегральные белковые молекулы, прочно ассоциированные липидами, нельзя выделить из мембран, не разрушив последних, в отличие от легкоэстрагируемых периферических белков, расположенных вне билипидного слоя, но либо ковалентно связанных непосредственно с липидами, либо через олигосахарид - с фосфатидилинозитолом наружного монослоя. Интегральные белки могут быть соединены с многочисленными углеводными остатками и, по существу являться гликопротеинами. От консистенции билипидного слоя во многом зависит активность мембраны.

Снаружи плазмолемму покрывает гликокаликс (*glycocalix*) — слой полисахаридов, в котором находятся разветвленные молекулы олигосахаридов, гликолипидов и гликопротеинов, многие из которых выступают из мембраны в виде «антенн-рецепторов». Благодаря им, клетка способна ориентироваться в окружающей среде, распознавая себе подобных, участвовать в образовании ткани, воспринимать различные раздражения (звуковые, химические, температурные, механические и другие).

Среди белковых молекул плазмолеммы встречаются структурные, транспортные белки - переносчики тех или иных веществ, белки, образующие поры, или гидрофильные каналы и ферменты. Белки - переносчики электронов. Состав гликолипидов гликокаликса выделяют класс ганглиозидов, участвующих в работе химических синапсов нервных клеток. Гликолипидам принадлежит важнейшая роль в рецепторной функции мембраны. Состав гликолипидов меняется в малигнизированных клетках (клетках злокачественной опухоли). Гликолипиды эритроцитов определяют группу крови.

Важный компонент мембран животной клетки - стероидный липид холестерол, определяющий их консистенцию. Несмотря на то, что мембраны различаются по химическому составу, все они выполняют барьерную функцию и ограничивают свободную диффузию веществ.

Плазмолемма выполняет следующие функции:

- 1) разграничительную - отделяет содержимое клетки от внешней среды;
- 2) рецепторную - воспринимает из окружающей среды раздражения различной природы;
- 3) транспортную - регулирует обмен веществ между клеткой и окружающей средой, обладая уникальной избирательной проницаемостью.

Транспортная функция обусловлена необходимостью обеспечить в клетке оптимальное значение pH и соответствующую ионную концентрацию для эффективной работы ферментов; доставить питательные вещества, которые служат источником энергии и сырьем для синтеза собственных белков; вывести вредные продукты метаболизма (диоксид углерода, пероксид водорода, аммиак, нерастворимые соли), а также гормоны, медиаторы и другие, биологически активные вещества; создать ионный градиент для электропроводимости поверхностной мембраны, осуществления нервной деятельности. Вещества поступают в клетку и выводятся из нее различными способами: диффузия, осмос, фагоцитоз и другие (рисунок 3.3).

1 Диффузия - поступление в клетку через мембрану веществ по диффузионному градиенту из области с высокой концентрацией в область с низкой. Некоторые газы диффундируют быстро; ионы и полярные молекулы (глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты и глицерол) - медленно. Значительно быстрее через мембрану проходят незаряженные и жирорастворимые (липофильные) молекулы.

2 Осмос - переход молекул воды по градиенту концентрации из гипотонического раствора в гипертонический. Гипо- или гипертонический раствор приводит в одном случае к пикнозу эритроцитов, а в другом - к их гемолизу, но в обоих случаях вызывает шок. Поэтому внутривенно можно вводить только изотонические растворы (0,86 % NaCl).

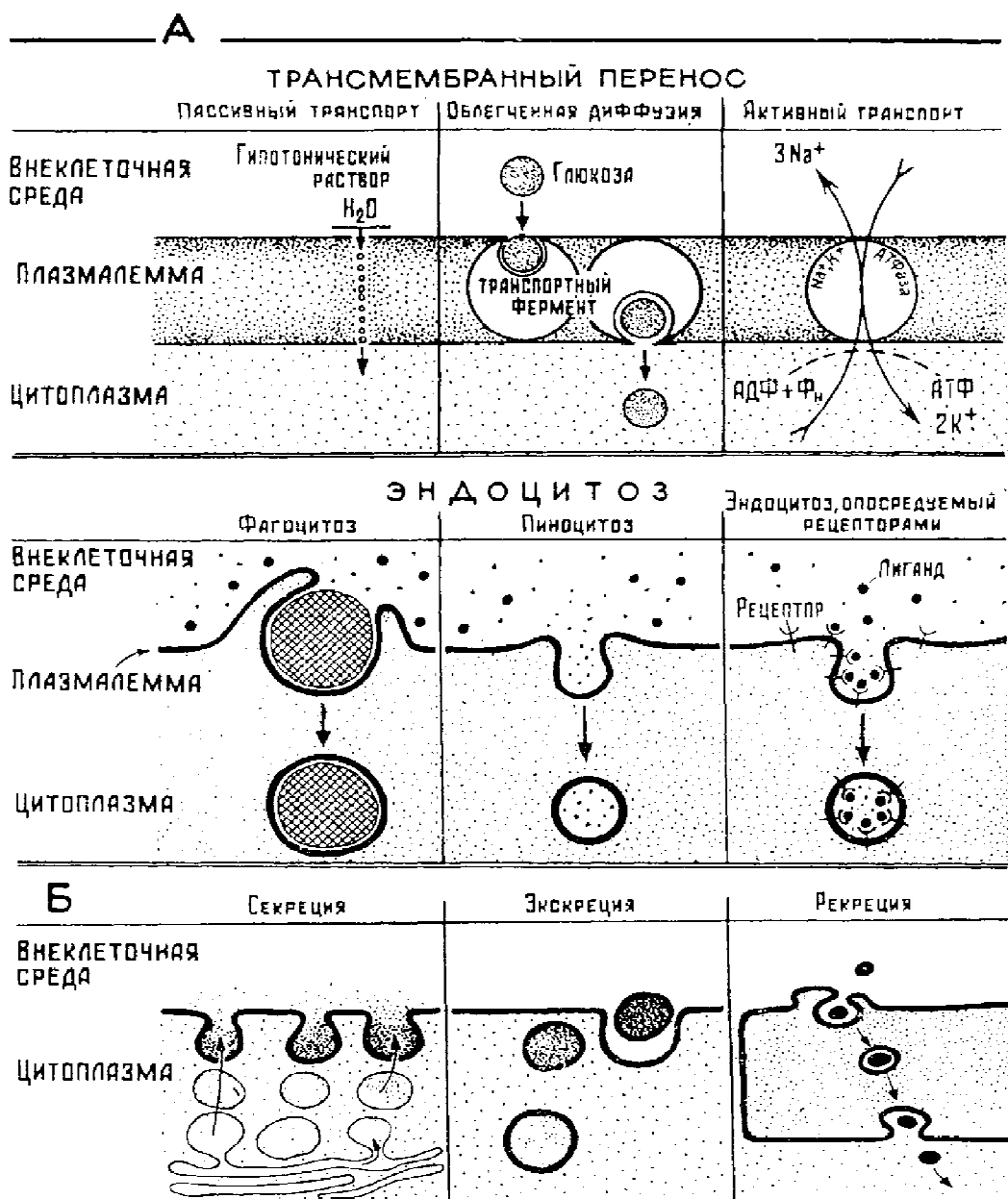


Рисунок 3.3 - Участие плазмалеммы в поступлении (А) и выведении (Б) веществ

3 Активный транспорт (связанный с затратами энергии) - это перенос молекул или ионов через мембрану по электрохимическому градиенту. Так как содержимое всех клеток заряжено отрицательно, то катионы всегда стремятся внутрь клетки, тогда как анионы отталкиваются клеткой. Внутри клеток и внеклеточной жидкости, как известно, преобладают ионы: Na^+ , K^+ и Cl^- , причем натрий активно выкачивается из клетки, а калий активно в нее поступает. Этот процесс называется калий-натриевым насосом ($>K^+ Na^+$ насосом). Для обеспечения активного транспорта организм расходует энергию, запасенную в аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ).

Работу калий-натриевого насоса, которую запускает определенный раздражитель из внешней среды, например медиатор ацетилхолин (АЦХ) и адреналин (А), можно сравнить с ключом, открывающим только определенный замок: в данном случае замком будет служить рецептор на интегральном белке. После возбуждения АЦХ домены интегрального белка раскручиваются. В нем появляется канал, ионы с внутренней стороны мембраны перераспределяются на наружную, и знак потенциала изменяется. На мембране появляется электрический ток.

4 Фагоцитоз, эндоцитоз и экзоцитоз - это активные процессы, посредством которых различные вещества транспортируются через мембрану либо в клетку, либо из нее.

Фагоцитоз - это процесс поглощения твердых частиц или крупных одноклеточных организмов, когда захват осуществляется с образованием псевдоподий. При этом в месте контакта с клеткой поглощаемого субстрата образуется крупная пищеварительная вакуоль - фагосома, которая отшнуровывается от плазматической мембраны и поступает в клетку, где сливается с первичной лизосомой. Мембраны фагосомы и лизосомы сливаются за счет слипания липидных бислоев. В результате образуются фаголизосомы, представляющие собой компартменты - специализированные структуры, предназначенные для внутриклеточного переваривания.

Эндоцитоз - процесс поглощения более мелких органических частиц. В этом случае в месте контакта поглощаемого субстрата с клеткой образуется эндоцитозный пузырек, который затем отшнуровывается от плазматической мембраны и поступает в цитоплазму клетки, где сливается с первичной лизосомой. В результате слияния образуется вторичная лизосома, в которой и переваривается субстрат.

Пиноцитоз - это процесс поглощения жидких веществ (воды, коллоидов, суспензий), протекающий на молекулярном уровне. Этим способом клетки дышат кислородом, растворенным в воде, и выделяют диоксид углерода, медиаторы и иные вещества.

Экзоцитоз - процесс, обуславливающий транспортировку веществ,

заключенных в мембранную упаковку, из клетки во внешнюю среду. Таким образом, транспортируются не только продукты экскреции, но и секреторные гранулы, продуцируемые клеткой; удаляются продукты непереваренной пищи из пищеварительных вакуолей, остатки фаголизосом, миелиновые тельца.

Под плазмолеммой в периферическом слое гиалоплазмы расположена субмембранная часть поверхностного аппарата, связывающая плазматическую мембрану с цитоскелетом, представленным, как было сказано ранее, системой микрофиламентов, микротрубочек и промежуточными филаментами.

Кроме перечисленных функций плазмолемма участвует в формировании межклеточных контактов, в частности, при развитии тканевых систем.

По функциональному значению межклеточные контакты можно разделить на следующие типы: изолирующие; механические; химические; электрические;

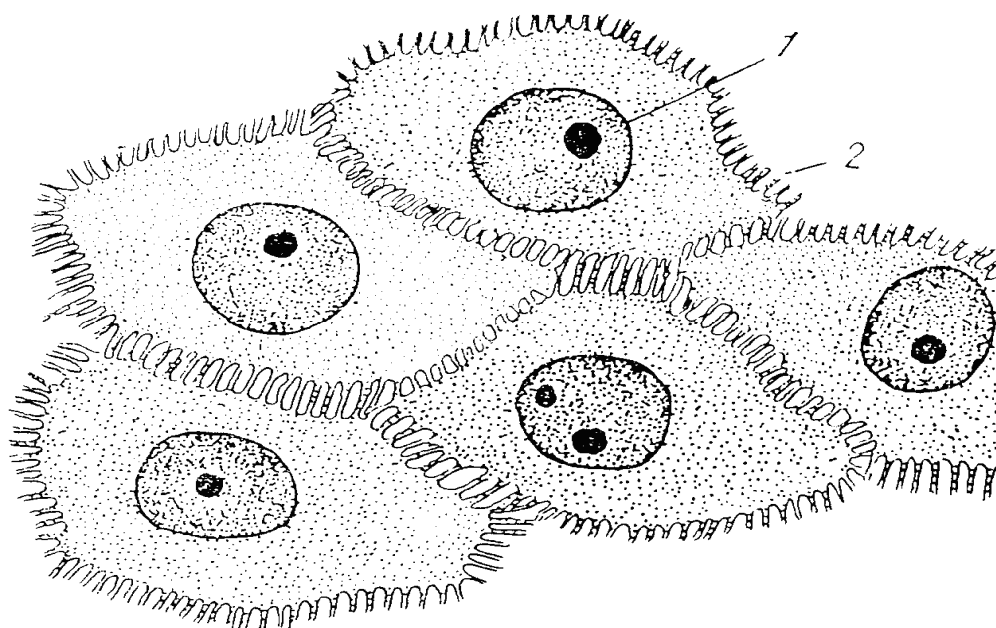
По морфологическим признакам (по строению): простые, плотные, адгезивные пояски, десмосомы, щелевидные и контакты по типу замка, межнейронные синапсы.

3.3 Соединения клеток. Контакты

Ткани, состоящие из клеток, не распадаются на отдельные клетки, потому что между клетками имеется сеть белков, обладающих адгезивными свойствами; кроме того, между клетками имеются межклеточные контакты (*juncto intercellularis*). Среди них различают: простые, плотные, адгезивные пояски, десмосомы, щелевидные, по типу замка и межнейрональные синапсы (рисунок 3.4).

Простые контакты (*juncto intercellularis simplex*) характеризуются тем, что плазмолеммы соседних клеток приближаются друг к другу на расстояние от 15 до 20 нм, так что между клетками образуются межклеточные щели. Такие контакты обычно характерны для соединительнотканых клеток. Простые контакты (*juncto intercellularis simplex*) характеризуются тем, что плазмолеммы соседних клеток приближаются друг к другу на расстояние от 15 до 20 нм, так что между

клетками образуются межклеточные щели. Такие контакты обычно характерны для соединительнотканых клеток.



1 - ядро; 2 - клеточные мостики.

Рисунок 3.4 - Клеточные мостики в эпидермисе носового зеркала быка

Плотные контакты, или замыкательные пластинки (*zonula occludens*), характеризуются тем, что цитолеммы клеток плотно прилежат друг к другу, закрывая межклеточные щели; такие контакты характерны для железистой эпителиальной ткани.

Адгезивные пояски (*zonula adherens*) - парные образования в виде лент, опоясывающие апикальную часть клеток, характерны для однослойных эпителиев. Здесь клетки связаны друг с другом интегральными гликопротеидами, к которым со стороны цитоплазмы той и другой клетки примыкает слой примембранных белков.

Десмосомы (*desmosoma*) характеризуются тем, что между цитолеммами двух клеток имеются слоистые структуры в пределах 0,5 мкм, а с внутренней поверхности плазмолемм напротив них имеется электронно-плотное вещество, пронизанное тончайшими фибриллами. Эти контакты характерны для клеток

покровного эпителия. Их функция - механическая связь между клетками.

Щелевидные контакты (nexus) характеризуются тем, что плазмолеммы смежных клеток приближаются друг к другу на расстояние от 2 до 3 нм: в этом месте, занимающем всего около 1 мкм, имеются ионные каналы, через которые между клетками происходит обмен ионами и молекулами воды. Такие контакты характерны для клеток гладкой мускулатуры и мышечных клеток сердечной мышцы.

Контакты по типу замка (junction interdigitalis) характеризуется тем, что цитолемма одной клетки внедряется во впячивание другой клетки. Контакты выполняют функцию механической связи между клетками и характерны для клеток эпителиальной ткани.

Межнейрональные синапсы (synapsis) связывают нервные клетки или их отростки друг с другом и служат для передачи нервного импульса от клетки к клетке в одном направлении (от пресинаптического полюса к постсинаптическому).

Изолирующие, или плотные контакты (zonula occludens) – это самые тесные межклеточные соединения (пояски замыкания), которые блокируют распространение веществ по межклеточным пространствам, препятствуют свободному перемещению внутримембранных белков и других компонентов, находящихся в плазмолемме апикальной и базальной поверхности соседних клеток, и способствуют поддержанию полярности клеток.

Достигается это за счет «слипания» глобул интегральных белков (окклюдинов) плазматических мембран соседних клеток, дополнительно укрепленных с помощью фибриллярных структур периферического слоя гиалоплазмы. Плотные контакты могут временно размыкаться, например, при миграции лейкоцитов через эпителий.

К механическим относят контакты, устроенные сравнительно просто, - по типу инвагинаций или пальцевидных отростков, а также десмосомы (maculae adherens), которые представляют собой сложные соединения прилегающих друг к другу утолщенных осмиофильных мембран. В области десмосомы между мембранами соседних клеток формируется центральная пластинка из

электронноплотного вещества гликокаликса (десмокальмин, десмоплакины, соли кальция), которая связана с мембранами контактирующих клеток системой поперечных промежуточных филаментов (тонофибрилл). Со стороны подмембранного слоя десмосома укреплена при помощи компонентов цитоскелета. По структуре различают точечные и опоясывающие десмосомы.

Химические контакты - щелевые, или нексусы (*nexus*), осуществляют метаболическую, ионную и электрическую связи между клетками. В области нексуса межклеточное пространство очень узкое (в виде щели) и может выявляться только при специальной обработке ультратонких срезов, контактирующие мембраны утолщены за счет симметричного и плотного расположения интегральных белков. При участии белковых глобул образуются межмембранные каналы (коннексоны), по которым из одной клетки в другую могут транспортироваться низкомолекулярные вещества. Наиболее специализированными контактами являются межнейронные синапсы (химические и электрические), у которых в связи с избирательной электропроводимостью нервных импульсов наблюдают четкие ультраструктурные различия между пресинаптической и постсинаптической мембранами, а также синаптической щелью. У химических синапсов щелевое пространство составляет от 20 до 25 нм.

Электрические контакты представляют собой соединения в виде пенталаминарных (пятислойных) структур, в которых синаптическая щель отсутствует. Импульс передается электрогенным способом. Такие контакты встречаются между нервными клетками слухового и цилиарного ганглиев, между гепатоцитами и другими эпителиальными клетками, а также в электрических органах скатов.

3.4 Метаболический аппарат клетки

Цитоплазма (cytoplasma) клетки состоит из гиалоплазмы и обязательных клеточных компонентов: органелл мембранных, немембранных, а также специального назначения (в специализированных клетках) и различных видов непостоянных структур - включений. В гиалоплазме и органеллах проходят все этапы метаболических реакций, посредством которых клетка расщепляет одни малые молекулы и синтезирует другие, необходимые для ее роста и функционирования. Все компоненты цитоплазмы функционально тесно взаимосвязаны и составляют единый метаболический аппарат.

Гиалоплазма (hualoplasma) - клеточный матрикс, цитозоль представляет собой коллоидную систему, включающую в себя различные биополимеры: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, ферменты, а также нерастворимые и растворимые соли, образующие взвеси и суспензии. В ней могут находиться запасные питательные вещества в виде липидных капель, гранул гликогена, пигменты. Морфобиохимическая организация и функция цитозоля вблизи разных органелл неодинаковы.

Мембранные органеллы. К мембранным органеллам относят эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, митохондрии, транспортные вакуоли. Все биологические мембраны представляют собой тонкие (6 ... 10 нм) липопротеидные слои (плазмалемма 10 нм). Соотношение их основных компонентов: липиды - около 40 %, белки 60 % и углеводы от 5 % до 10 %.

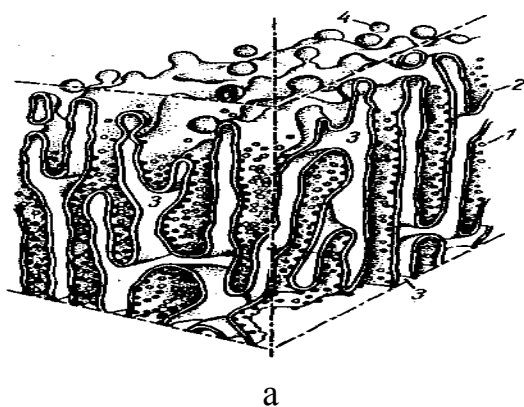
Эндоплазматическая сеть (ЭПС). Это система внутриклеточных мембран. Существует две разновидности ЭПС - гранулярная, или ГрЭПС (reticulum endoplasmaticum granulosum) и гладкая, или ГлЭПС (reticulum endoplasmaticum nongranulosum), связанные структурно и функционально. Иногда выделяют *переходную ЭПС*. Толщина мембран от 6 до 7 нм. В ГрЭПС мембраны формируют уплощенные цистерны (с шириной полости более 20 нм), на поверхности которых располагаются многочисленные рибосомы. Мембраны ГлЭПС образуют сетевидную

систему трубочек, каналов и пузырьков небольшого диаметра (рисунки 3.5, 3.6).



Рисунок 3.5 - Электронная микрофотография участка клетки ацинуса поджелудочной железы.

На рисунке 3.5 видны параллельно упакованные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (эргастоплазмы), на поверхности цистерн находятся рибосомы. Внизу фотографии расположена часть ядра, внешняя мембрана которого также усеяна рибосомами. Наверху рисунка часть митохондрии (1).



а - схема строения гранулярной эндоплазматической сети; б - электронная микрофотография участка среза печеночной клетки: 1 - рибосомы; 2 - мембраны; 3 - внутренние полости мембранных цистерн; 4 - отщепляющиеся мембранные вакуоли, лишенные рибосом.

Рисунок 3.6 - Строение гранулярной эндоплазматической сети

Несмотря на структурную связь Гр и Гл ЭПС их функциональное значение различно.

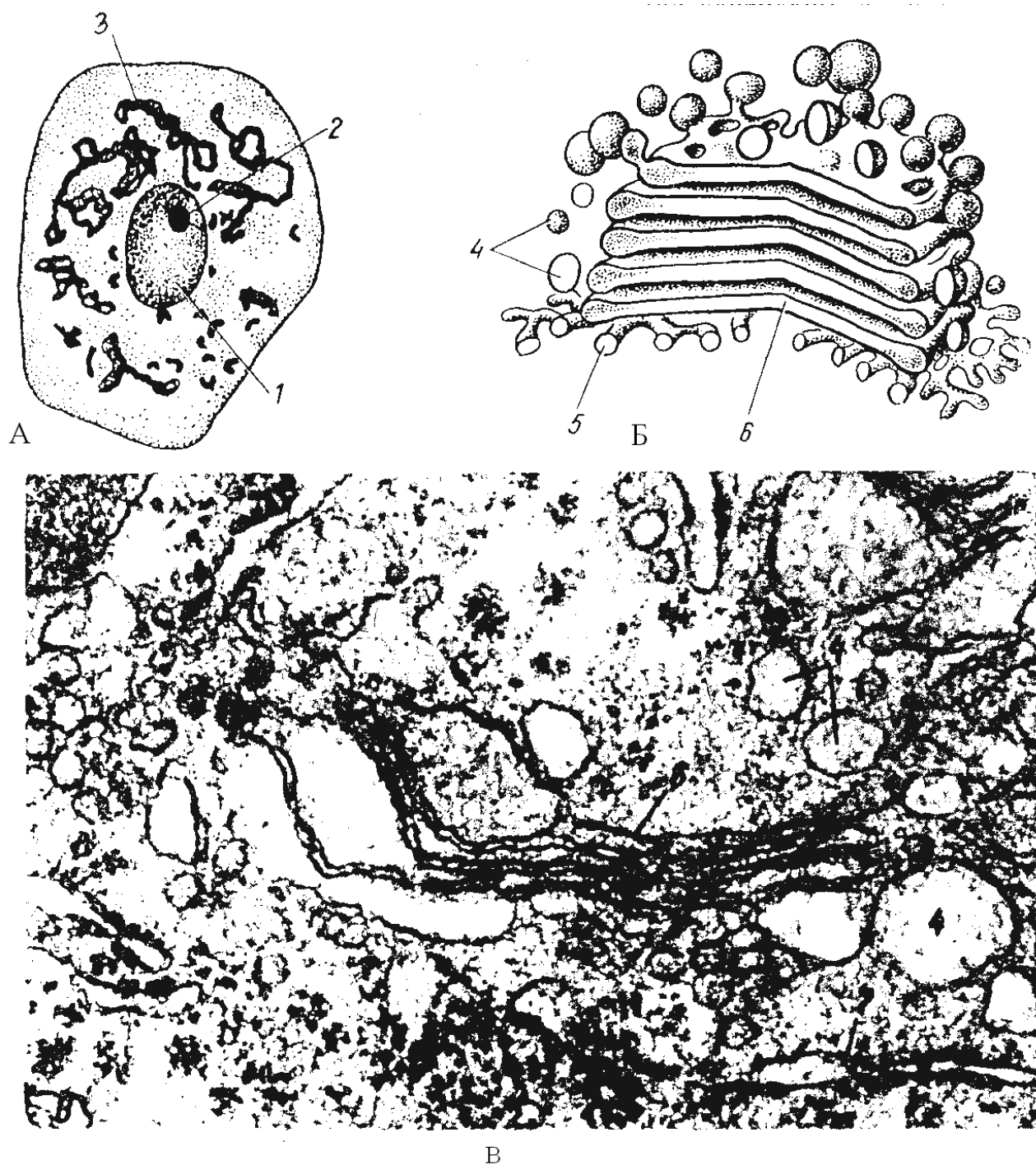
ГрЭПС с прикрепленными к ней рибосомами обеспечивает синтез и транспорт предшественников белков (секреторных, транспортных, рецепторных, строительных, ферментных, сократительных и других). Кроме того, в ней к белковым молекулам присоединяются углеводные, фосфорные или липидные остатки, образуются дисульфидные мостики, происходит ацетилирование, а также протеолитический процессинг участков белковых молекул и другие их модификации. Часть ГрЭПС находится в прямом контакте с ядерной мембраной.

В ГлЭПС с помощью встроенных в мембраны ферментов (в частности оксидаз) осуществляется детоксикация веществ. ГлЭПС способна накапливать и транспортировать ионы, служить резервуаром для питательных веществ; на её мембранах протекает синтез липидов, а также гидролитическое расщепление гликогена. В ГлЭПС коры надпочечников синтезируются предшественники стероидных гормонов

ЭПС (особенно гладкая) - весьма лабильная структура, способная к глубоким перестройкам (показано в экспериментах на клетках печени) ЭПС компакментализирует синтетические процессы, протекающие в цитоплазме, и участвует в транспорте веществ из одной части клетки в другую, а также за пределы клетки.

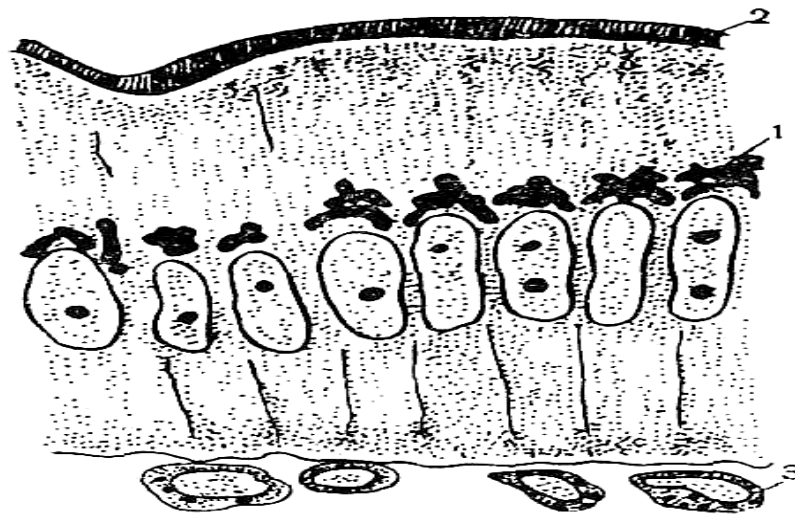
Аппарат Гольджи (АГ). Пластинчатый комплекс наряду с ЭПС и рибосомами входит в состав синтетического аппарата клетки. АГ представлен стопками уплощенных цистерн, вакуолями, или секреторными пузырьками, различного диаметра и транспортными пузырьками. Комплекс указанных элементов, имеющих мембранное строение, называется *диктиосомой*.

АГ локализуется между ГрЭПС и плазматической мембраной (рисунки 3.7, 3.8, 3.9).



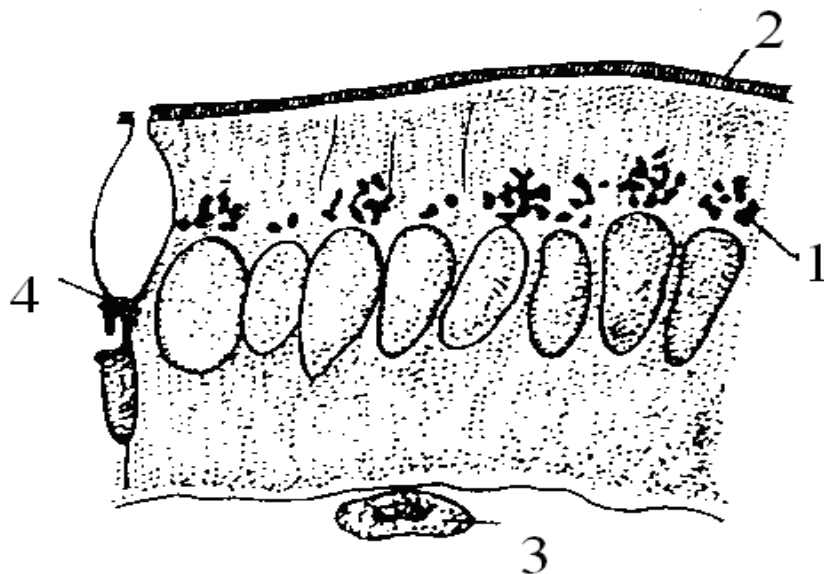
А - нервные клетки спинного мозга, импрегнация серебром по методу Гольджи:
 1 - ядро; 2 - ядрышко; 3 - пластинчатый комплекс. Б - схема трехмерной
 реконструкции (ультрамикроскопическое строение). В - аппарат Гольджи на срезе
 (печень): 4 - вакуоли; 5 - трубки; 6 - плоские цистерны, 7 - мембраны гранулярной
 эндоплазматической сети.

Рисунок 3.7 - Пластинчатый комплекс



1 - аппарат Гольджи; 2 - щеточная каемка; 3 - соединительная ткань.

Рисунок 3.8 - Аппарат Гольджи в клетках двенадцатиперстной кишки голодной мыши



1 - аппарат Гольджи; 2 - щеточная каемка; 3 - соединительная клетка; 4 – слизистая бокаловидная клетка.

Рисунок 3.9 - Аппарат Гольджи в эпителии двенадцатиперстной кишки сытой мыши. Диффузная форма органоида

В его периферической зоне расположены полирибосомы, участвующие в выработке специфических ферментов для мембран АГ. Цистерны в виде изогнутых дисков диаметром от 0.5 до 5 мкм и образуют стопки из от 3 до 30 элементов, разделенных пространством, шириной от 15 до 30 нм. Выпуклая поверхность стопок, или цис-поверхность (незрелая), обращена к ядру, а вогнутая, или транс-поверхность (зрелая) - к плазмолемме. Поверхности АГ различаются не только в структурном плане, но также по ферментативной активности и составу ферментов. Периферические отделы цистерн расширены: от цистерн цис-поверхности отделяются (опшнуровываются) пузырьки, а от цистерн транс-поверхности - вакуоли. Размеры пузырьков от 40 до 80 нм, вакуолей от 1,1 до 1,0 мкм. Содержимое пузырьков и вакуолей (секреторный продукт) умеренной плотности.

Синтезированные на рибосомах и полирибосомах белки поступают по каналам ГрЭПС в стопку цистерн АГ из транспортных пузырьков с цис-поверхности. Внутри цистерн белковые продукты накапливаются, конденсируются в гранулы и выходят в вакуолях с транс-поверхности. В АГ синтезируются полисахариды и гликопротеиды, конденсируется секреторный продукт, образуются и упаковываются секреторные гранулы, а также сортируются белки на транс-поверхности. Белки из АГ транспортируются в виде трех основных потоков: в *гидролазные пузырьки* (первичные лизосомы); в *плазмолемму* в виде пузырьков и в *секреторные гранулы* - в виде пузырьков, утрачивающих позднее оболочку. Светооптическое выявление АГ базируется на свойстве его мембран осаждать в определенных условиях соли некоторых металлов (осмия, серебра).

Лизосомы (lysosomae). Эти структуры представляют собой мелкие округлой или сферической формы пузырьки, окруженные одинарной мембраной толщиной 10 нм и содержащие набор гидролитических ферментов (протеаз, липаз, нуклеаз, фосфатаз и других), способных разрушать практически все природные полимерные органические соединения. Мембраны лизосом не только изолируют ферменты, но и инактивируют их благодаря кислой среде (рН 5,0) и связям с липидами или гликозаминогликанами матрикса. Лизосомы участвуют в процессах пищеварения (внутриклеточное переваривание) клетки.

Среди лизосом выделяют первичные и вторичные лизосомы, аутофагосомы и остаточные тельца. *Первичные лизосомы*, формирующиеся в АГ, содержат кислую фосфатазу и большое количество гидролаз. Они подходят к пищеварительной вакуоли и сливаются с ней, образуя *вторичную лизосому*. Гидролазы активизируются, вступают во взаимодействие и начинают расщеплять сложные органические питательные вещества до мономеров, а затем и до конечных продуктов метаболизма, которые поступают в гиалоплазму. Вторичная лизосома может вступить в контакт с другой фагосомой и обеспечить расщепление содержащихся в ней частиц. Такие циклы могут повторяться многократно, при этом остатки непереваренной пищи накапливаются во вторичных лизосомах. Последние превращаются в *остаточные тельца (телолизосомы)*, внутри которых часто выделяются миелиноподобные слоистые структуры фосфолипидной природы, а также скопления пигмента и кристаллы нерастворимых солей. Остаточные тельца могут находиться в клетке длительное время или они удаляются путем экзоцитоза.

Лизосомы участвуют и в *аутофагии* - самопереваривании отдельных органелл и участков цитоплазмы клетки, необратимо изменившихся в результате старения или использующихся для поддержания жизнедеятельности клетки в экстремальных условиях. Процессы аутофагии можно рассматривать как механизм физиологической регенерации и как способность организма поддерживать эндогенное питание в условиях голодания. Разновидностью аутофагии служит *кринофагия* - регуляция лизосомами поступления в кровь секрета, например, из клеток щитовидной железы или аденогипофиза. Специфическая аутофагия проявляется в эмбриональном и постнатальном морфогенезе, в репаративной регенерации, гистогенезе и дифференцировке клеток. Ферменты, содержащиеся в больших количествах в лизосомах гранулярных лейкоцитов, выполняют защитную функцию в организме.

Пероксисомы (peroxysomae). Это своеобразные аналоги лизосом, представляющие собой мембранные пузырьки диаметром от 0,05 до 1,5 мкм. Содержимое пузырьков умеренно плотное, однородное или зернистое, иногда в нем

выявляют более плотную сердцевину, образованную фибриллами и трубочками. Пероксисомы содержат до 15 гидролитических ферментов, состав которых может варьировать. Наиболее важные из них - пероксидаза, каталаза, оксидазы D-аминокислот и уратоксидаза.

Пероксисомы образуются путем отпочкования от мембран ГлЭПС, а их ферменты синтезируются на свободных рибосомах и транслоцируются через мембрану уже после синтеза. Одна из основных функций пероксисом — окисление субстратов с образованием пероксида водорода, незамедлительно утилизирующегося с помощью каталазы других субстратов до молекулярного кислорода и воды, что весьма существенно при обеззараживании (например, в клетках печени и почек, обеспечивающих детоксикацию попавших в кровь вредных веществ). Пероксисомы катализируют также распад жирных кислот до ацетилкоэнзима А, который транспортируется в митохондрии и участвует в энергетическом цикле Кребса.

Митохондрии (mitochondriae). Органеллы представляют собой подвижные тельца различных размеров и формы, ограниченные двухслойной мембраной. Количество митохондрий в клетках различных тканей варьирует от 500 до 1000 и более. Митохондрии проявляют пластичность своей структуры: они могут быть округлыми, палочковидными, гантелевидными, нитевидными, разветвленными, сливаться, образуя гигантскую структуру, которая затем может распадаться на множество мелких митохондрий. Митохондрии способны быстро делиться (менее чем за 1 мин). Двойная мембрана органеллы состоит из наружного и более толстого внутреннего слоя, разделенных межмембранным пространством. Слои различаются не только в структурном плане, но и по содержанию белков (менее 20 % в наружном и 75 % во внутреннем) и составу липидов. Наружный слой беднее ферментами, тогда как внутренний и митохондриальный матрикс насыщены ими, например в локализованной здесь цепи переноса электронов (дыхательной цепи).

Внутренняя мембрана образует выросты в виде складок — кристы, впячивающиеся в митохондриальный матрикс (рисунки 3.10, 3.11).

В зависимости от типа клеток кристы могут иметь вид пластинок (складок),

продольных или поперечных трубочек и везикулярных структур; располагаться параллельно длинной оси митохондрий (в аксонах нейронов, волокнах скелетных мышц) или перпендикулярно ей (клетки печени, почек). Структура крист лабильна – они могут трансформироваться (менять форму), редуцироваться и восстанавливаться в зависимости от функционального состояния ткани.

Промежутки между мембранами выглядят гомогенными, тогда как электронная плотность митохондриального матрикса на разных участках различна. Матрикс митохондрий содержит митохондриальную ДНК, рибосомы (встречаются в виде полисомных цепочек или прикрепляются к внутренней мембране), ионы Ca^{2+} , свободные молекулы фосфорной кислоты и различные включения.

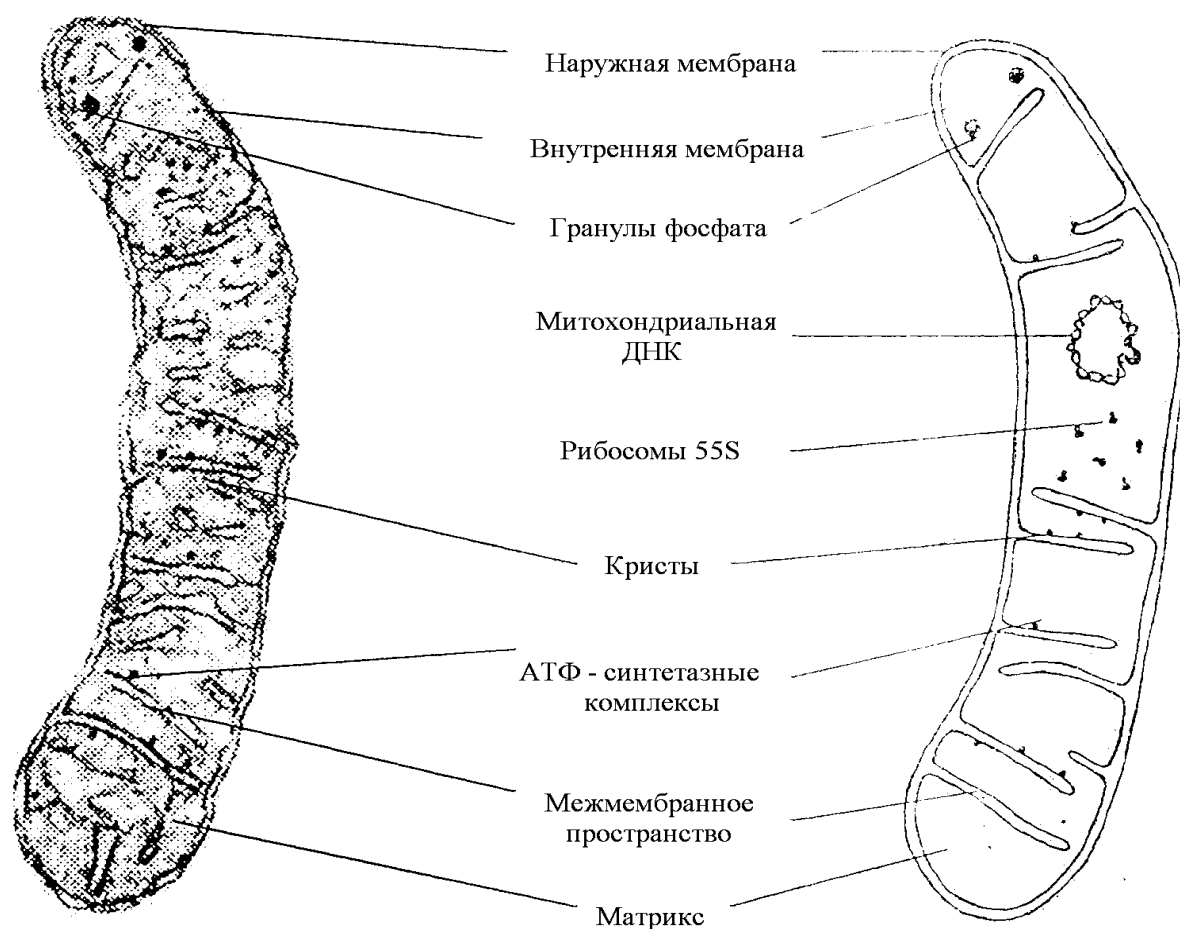
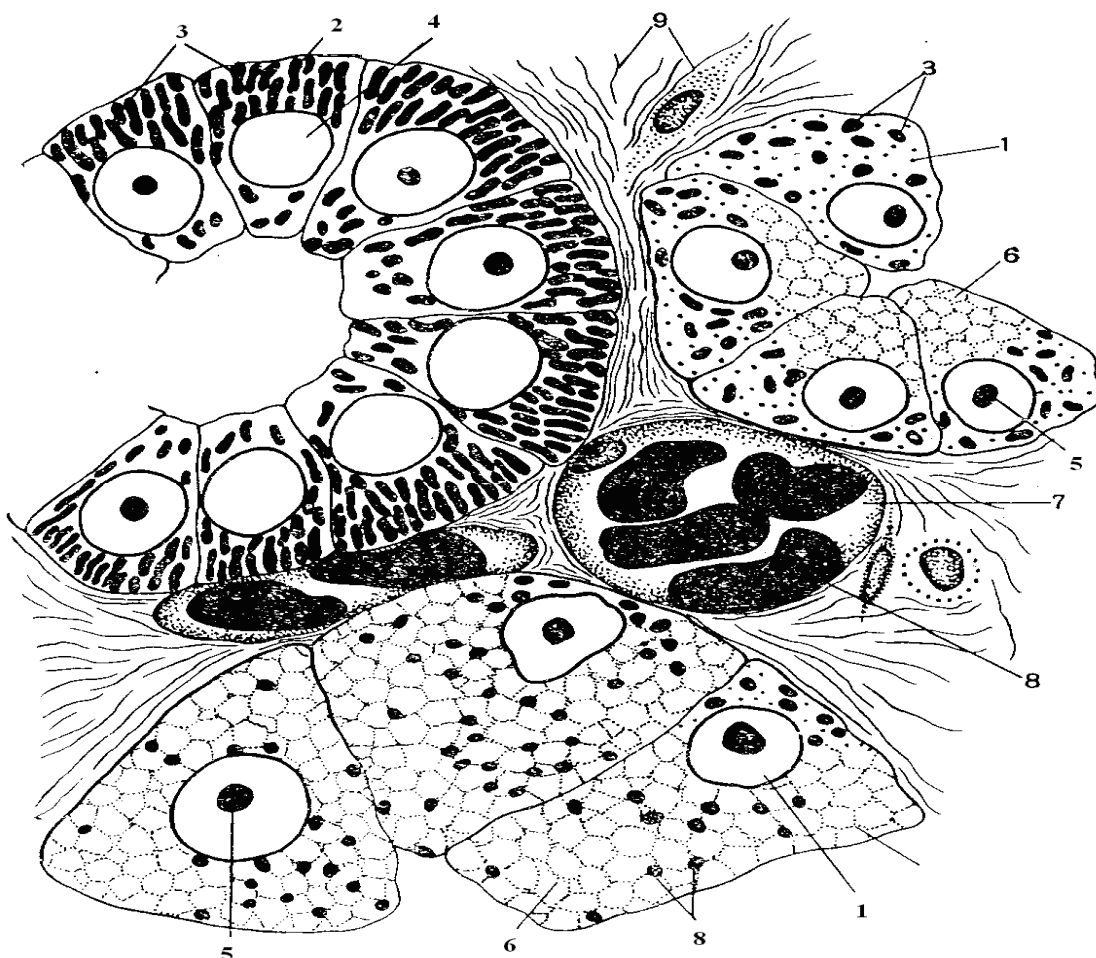


Рисунок 3.10 - Ультраструктура митохондрии



1 - клетки концевых секреторных отделов; 2 - клетки истерченного отдела;
3 - митохондрии; 4 - ядро; 5 - ядрышко; 6 – гранулы секрета; 7 - кровеносный
капилляр; 8 - эритроциты; 9 – соединительная ткань.

Рисунок 3.11 - Митохондрии в клетках различных отделов околоушной железы крысы

Митохондрии участвуют в синтезе АТФ – макроэнергетического соединения, при гидролизе которого высвобождается энергия. В митохондриях происходит аэробное окисление органических соединений (клеточное дыхание) и освободившаяся энергия используется вновь для синтеза молекул АТФ. В указанных реакциях участвует ряд ферментов так называемого цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса), которые локализованы в матриксе

митохондрий. На мембранах крист затем происходит окислительное фосфолирование при участии расположенных здесь белков цепи окисления и ферментов фосфолирования АДФ (аденозинтрифосфорной кислоты), поэтому митохондрии и называют энергитическими станциями, или органеллами клеточного дыхания.

Немембранные органеллы. К ним относят рибосомы, центриоли фибриллярные структуры.

Рибосомы (ribosomae). Это мелкие гранулы диаметром от 15 до 35 нм, на которых синтезируется белок путем соединения аминокислот в полипептидные цепочки. Информацию о синтезе приносит к рибосомам информационная РНК (иРНК), которая образуется в ядре в ходе списывания (транскрипции) фрагментов генетической информации с ДНК.

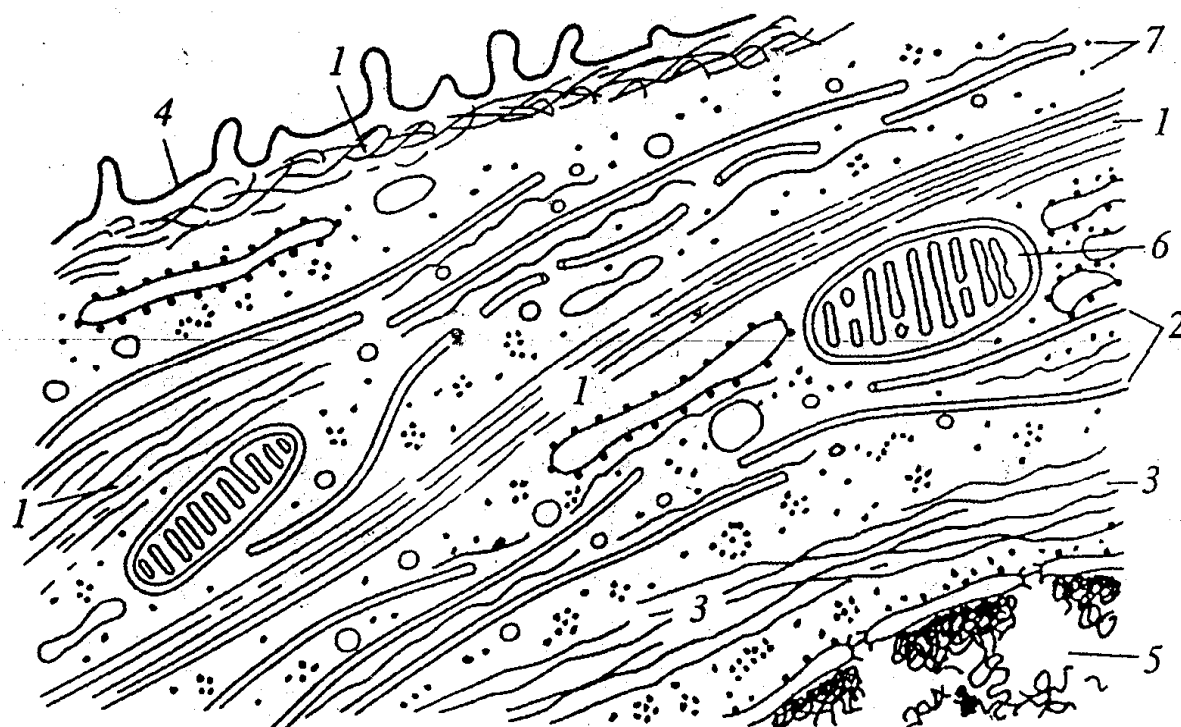
Каждая рибосома состоит из двух ассиметричных субъединиц: большой, катализирующей сборку пептидных цепей, и малой, связывающей иРНК. Субъединицы образованы рибосомальными РНК (рРНК), синтезирующимися в ядрышке и особыми белками, которые связываются с рРНК в ядре. В дальнейшем субъединицы по отдельности через ядерные поры поступают из ядра в цитоплазму, где и участвуют в синтезе белка. Рибосомы могут встречаться в виде свободных единичных органелл, образовывать комплексы (от 3 до 30 рибосом) - полисомы (последние характерны для недифференцированных камбиальных клеток), или быть фиксированными на мембранах эндоплазматической сети (что характерно для высоко специализированных клеток, синтезирующих белок на «экспорт»). Функционально неактивные рибосомы постоянно обмениваются своими субъединицами. Сборка рибосом происходит в начале синтеза белка, а по завершении синтеза они диссоциируют.

Синтез полипептидных молекул начинается с того, что малая субъединица связывается с участком иРНК; далее рибосома передвигается вдоль цепи иРНК и в это время происходит специфическое присоединение к рибосоме молекулы транспортной РНК (тРНК), антикодон которой комплементарен соответствующему кодону иРНК. В полипептид включается около 20 аминокислот в секунду, а

белковая молекула среднего размера синтезируется примерно за 1 мин. Когда образование белковой цепочки завершается, субъединицы диссоциируют, освобождаясь от иРНК, а новая рибосома занимает место своей предшественницы. О количестве РНК и интенсивности белкового синтеза на светооптическом уровне судят по тинкториальному признаку - степени базофилии цитоплазмы клетки.

Центриоли (centriolum). Это два коротких полых цилиндра диаметром около 0,15 мкм и длиной от 0,3 до 0,5 мкм, расположенных перпендикулярно друг другу и образующих клеточный центр. Стенку centrioles формируют девять триплетов частично слипшихся микротрубочек, соединенных между собой белковыми мостиками. Снаружи centrioles окружены узкой полоской аморфного матрикса. У многих клеток они имеют перицентриоллярные сателлиты - сферические тельца диаметром 75 нм. Вокруг centrioles часто располагаются многочисленные, радиально расходящиеся сферические тельца, волокнистые выросты или микротрубочки, формирующие центросферу. Центриоли - самовоспроизводящиеся структуры. При подготовке клетки к митотическому делению они удваиваются. В разных цитотипах удвоение происходит в различные периоды клеточного цикла. В некоторых клетках centrioles делятся по несколько раз и при редупликации перемещаются к поверхностной мембране клетки, образуя базальные тельца (БТ), или кинетосомы. Центриоли индуцируют полимеризацию белка тубулина, из которого образованы микротрубочки веретена деления, а также служат центром роста ресничек и жгутиков.

Фибриллярные структуры. К немембранным органеллам цитоплазмы, выполняющим роль цитоскелета клетки, относят микротрубочки, микрофиламенты и промежуточные филаменты. Они образуют остов или каркас клетки, располагаются в виде пучков в кортикальном слое цитоплазмы, определяют форму клетки, ее пластичность, участвуют в образовании отростков, в обеспечении ее движения (рисунок 3.12).



1 – микрофиламенты; 2 – микротрубочки; 3 – промежуточные филаменты;
4 – плазматическая мембрана; 5 – ядро; 6 – митохондрии; 7 – рибосомы.

Рисунок 3.12 - Схематическое изображение цитоскелетных компонентов клеток

Микротрубочки (МТ) представляют собой полые неветвящиеся цилиндры диаметром 20 ... 25 нм, состоящие из мономеров белка тубулина. МТ участвуют в поддержании формы клетки, определяют ее полярность, разграничивают функционально отличающиеся друг от друга участки цитоплазмы, входят в состав клеточного центра, ресничек, а также веретена деления при митозе и мейозе.

Микрофиламенты (МФ) представляют собой короткие и самые тонкие (толщина от 5 до 7 нм) нити белка актина, лежащего у большинства клеток в кортикальной зоне цитоплазмы в виде войлокообразных структур или упорядоченных пучков. МФ встречаются в конусах роста, микроворсинках и на других участках клетки, находящихся в состоянии локомоторной активности (подвижности).

Промежуточные филаменты (ПФ) прочные и устойчивые в химическом отношении нити, толщиной около от 10 до 15 нм. Они формируют трехмерные сети

вокруг ядра, входят в состав десмосом и полудесмосом эпителиальных клеток, сопровождают нейротрубочки отростков нейронов (дендритов и аксонов). Построены из скрученных в виде канатика тонких фибриллярных белков, природа которых недостаточна выяснена. ПФ не участвуют в движении и делении клеток, но обеспечивают равномерное распределение сил деформации между клетками ткани. В эпителии кожи участвуют в образовании рогового вещества.

Хотя ПФ в клетках разных типов сходны по строению, они, тем не менее, варьируют по молекулярной массе и химической природе. Различают 6 классов ПФ (их идентификация имеет важное значение в диагностике опухолей): кератиновые (в эпителиоцитах), молекулярная масса от 47000 до 68000; десминовые (в гладких мышечных тканях, кроме миоцитов сосудов и поперечнополосатых), мол. масса 52000; виментиновые (в клетках мезенхимного происхождения), мол. масса от 52000 до 58000; нейрофиламенты (в нейронах), мол. масса от 70000 до 200000; глиальные (в клетках глии), молекулярная масса 50000; ламины (образуют кариоскелет во всех типах клеток).

Органеллы специального назначения. Реснички и жгутики - это специальные органеллы движения (рисунки 3.13, 3.14).

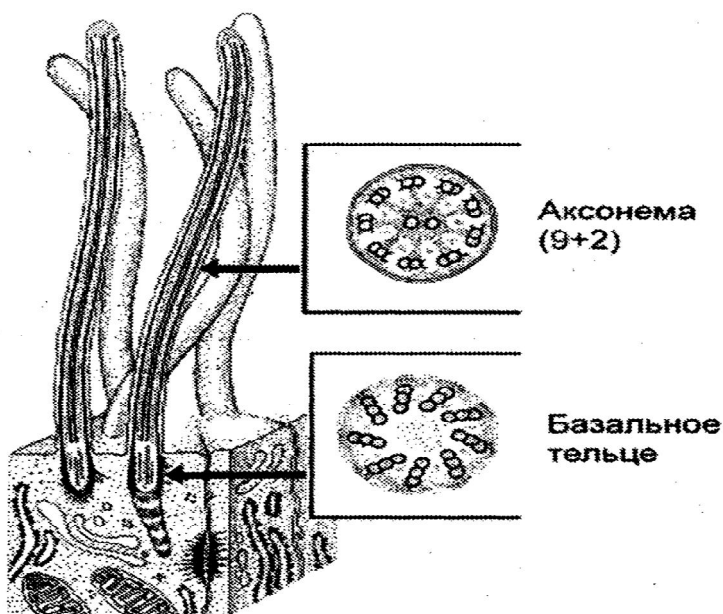
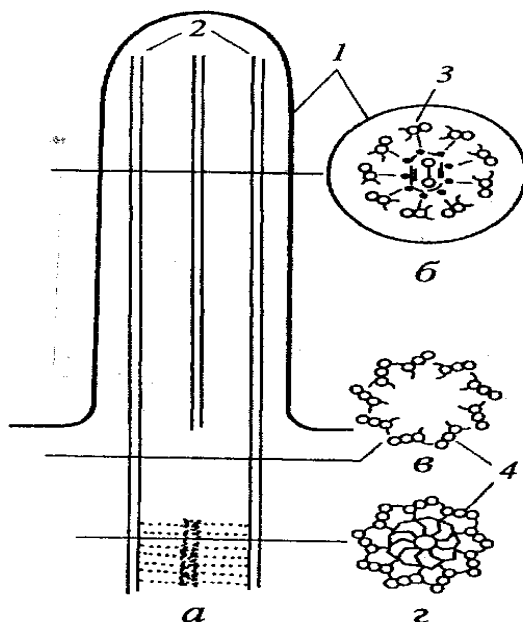


Рисунок 3.13 - Ресничка - тонкий вырост на поверхности клетки

На рисунке 3.13 видно, что стержень реснички образован аксонемой - системой микротрубочек $9+2$. В основании реснички расположено базальное тельце, служащее матрицей для формирования аксонемы.



а - продольный срез; б - поперечный срез тела реснички; в, г - срезы базального тельца. 1 - плазматическая мембрана; 2 - микротрубочки; 3 - дублеты микротрубочек А и В; 4 - триплеты микротрубочек А, В и С.

Рисунок 3.14. - Общее строение реснички

Их основу составляет каркас из микротрубочек, называемый осевой нитью, или аксонемой. Она образована парами микротрубочек - девятью периферическими А, В и С и одной, центрально расположенной; такое строение соответствует формуле $(9 \times 2) + 2$. Центральная пара окружена оболочкой, от которой к периферическим дуплетам отходят радиальные спицы. Периферические дуплеты связаны мостиками белка нексина, а от микротрубочек А к микротрубочкам В соседних дуплетов отходят «ручки» из белка динеина, обладающего активностью АТФ-азы. Биение реснички и жгутика обусловлено скольжением соседних дуплетов в аксонеме, опосредуемое движением динеиновых ручек.

Базальное тельце (БТ) по своему строению сходно с центриолью и лежит в основе каждой реснички или жгутика. На уровне апикального конца базального тельца микротрубочка С-триплета заканчивается, а микротрубочки А и В продолжают в соответствующие микротрубочки аксонемы реснички или жгутика. Таким образом, БТ - это та же центриоль, но специализирующаяся на регуляции движения жгутиков или ресничек.

К органеллам специального назначения в специализированных клетках относят следующие структуры: в клетках мышечных тканей миофибриллы, в нервных - нейрофибриллы, в глиальных клетках центральной нервной системы астроцитах - глиофибриллы, а также реснички (у мерцательных клеток эпителия дыхательных и половых путей) и тонофибриллы (в эпидермоцитах кожи).

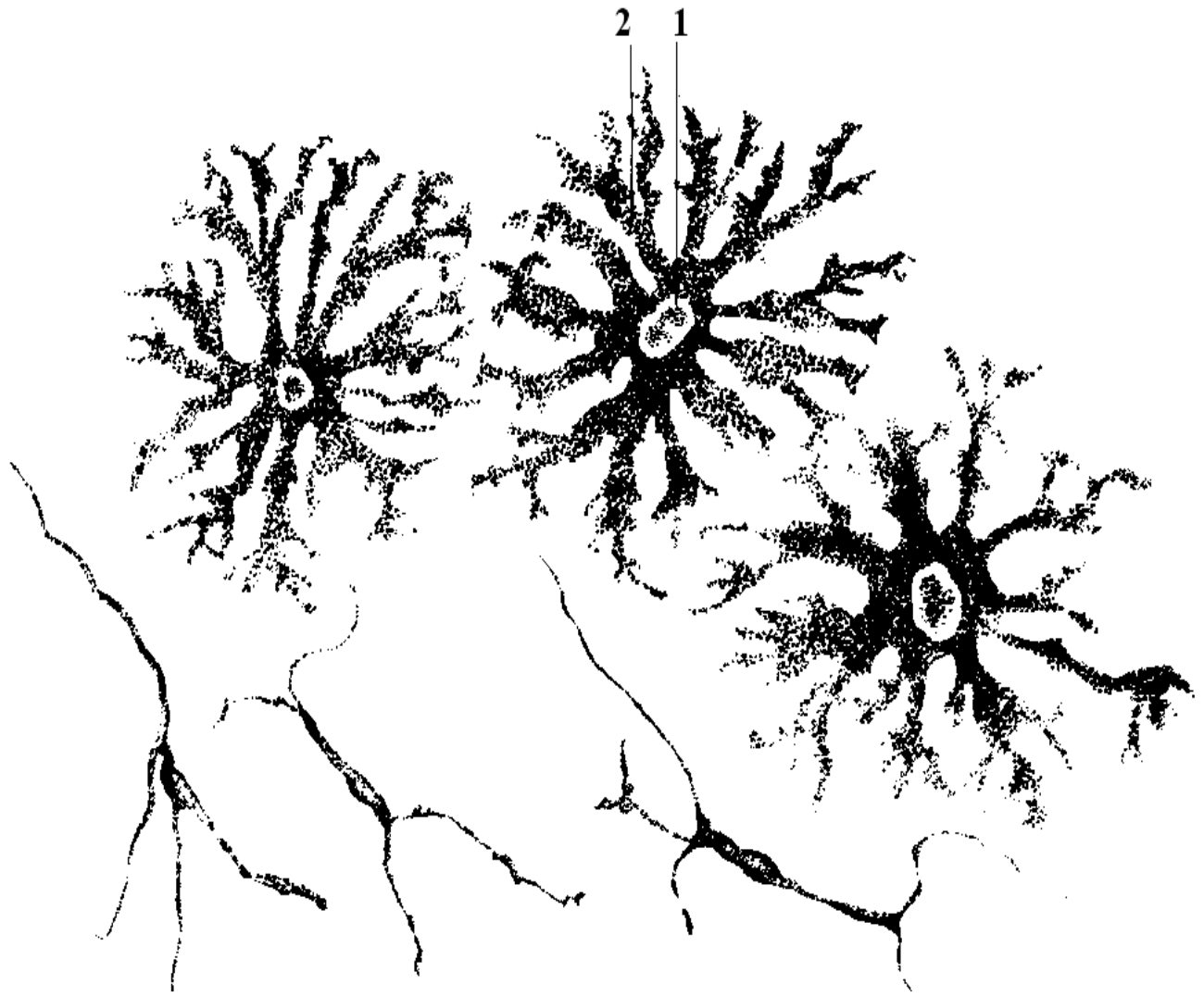
Включения цитоплазмы. Включения (*inclusiones cytoplasmicae*) - это (в отличие от органелл) непостоянные структурные компоненты цитоплазмы, представляющие собой, как правило, продукты внутриклеточного метаболизма. Различают трофические, экскреторные, секреторные и пигментные включения.

Трофические — это включения общего назначения. Они характерны для большинства клеток, так как отражают их метаболизм и поэтому присутствуют в цитоплазме (гиалоплазме) более или менее постоянно: углеводные гранулы (гликоген), белковые гранулы (в норме встречаются только в половых клетках и клетках ранних стадий эмбрионального развития), липидные капельки.

К *экскреторным включениям* относят вещества, подлежащие удалению из клетки (желчные пигменты, мочевины и другие).

Секреторные включения более разнообразны по строению, химическому составу и функциональному значению (гормоны, нейромедиаторы или ферменты). Синтезируются и накапливаются в цитоплазме клеток, специализированных на выполнении определенных функций.

Пигментные включения могут быть как эндогенного (гемоглобин, меланин, липофусцин), так и экзогенного происхождения (каротин, частицы сажи, пыли или пыльцы растений) (рисунок 3.15).



1 – ядро пигментной клетки; 2 – цитоплазма с пигментными зернами (меланин).

Рисунок 3.15 - Пигментные включения в пигментных клетках меланоцитах

Иногда трофические и пигментные включения отражают или определяют специализацию клеток (например, гликоген в гепатоцитах, жир в липоцитах жировой клетчатки, гемоглобин, обеспечивающий главную функцию эритроцитов крови - транспорт кислорода).

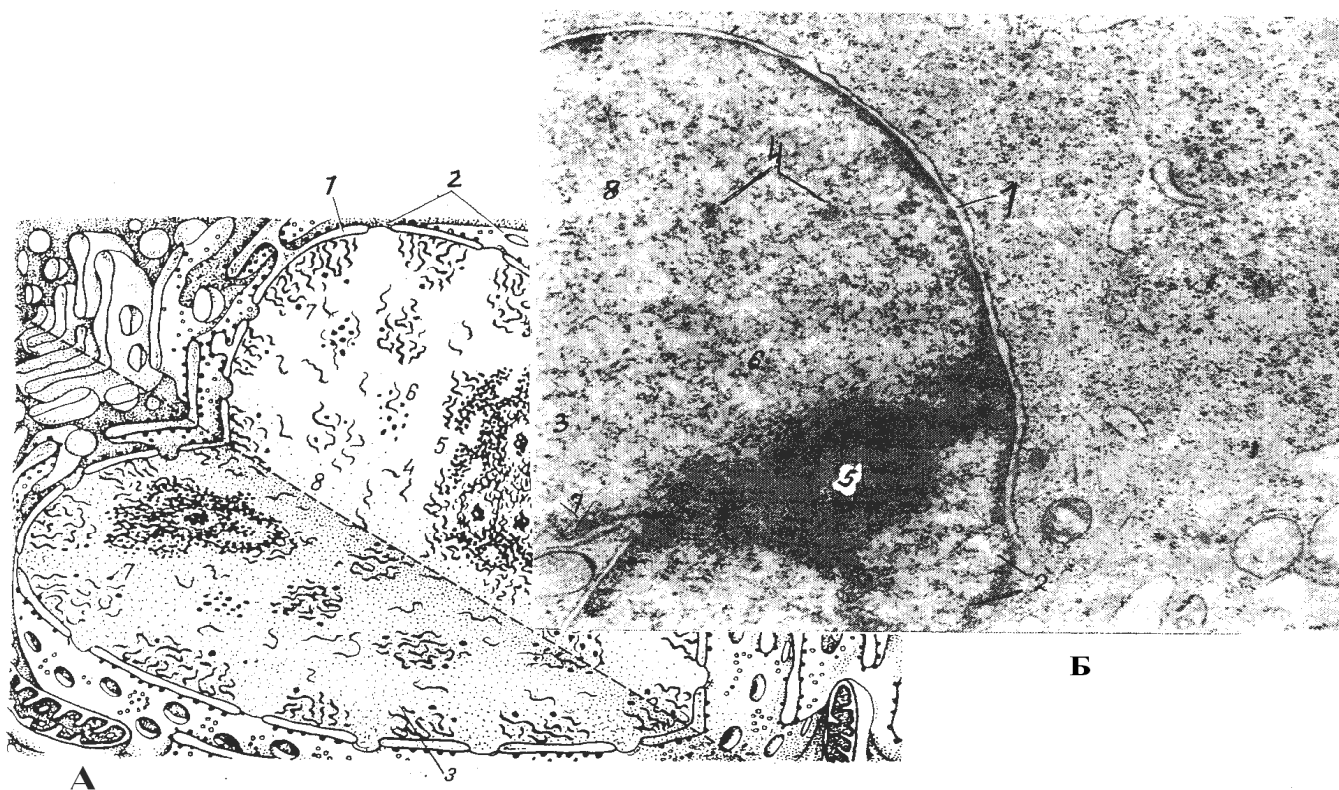
3.5 Наследственный аппарат клетки

Строение ядра. Ядро (nucleus) клетки обеспечивает хранение и передачу наследственной информации в ряду клеточных поколений, а также служит центром управления обменом веществ в клетке, включая синтез белков. Поэтому, если удалить ядро, клетка погибнет.

Ядра клеток могут иметь различную форму: округлую, овальную, палочковидную, подковообразную, кольцевидную. Они могут быть сегментированными или лопастными. В физико-химическом плане ядро представляет собой комплекс гидрофильных коллоидов более вязкой консистенции, чем коллоидная система цитоплазмы. Внутренняя структура ядра может существенно видоизменяться, что обусловлено физиологическим состоянием клетки. В зависимости от фазы жизненного цикла различают:

- 1) делящееся ядро (в состоянии митоза), выполняющее функцию передачи наследственной информации от клетки к клетке;
- 2) ядро, синтезирующее наследственный материал (редупликация, или удвоение, ДНК в S-период);
- 3) интерфазное ядро (в промежутках между делениями), управляющее жизнедеятельностью клетки в выработке гормонов, секреторных гранул, нейромедиаторов, белков.

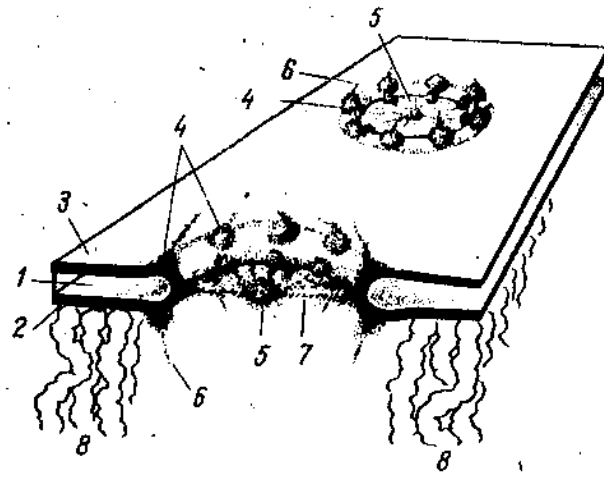
В ядре эукариот выделяют четыре компонента: ядерную мембрану, хроматин, ядрышко и кариоплазму (рисунок 3.16) с комплексом фибриллярных белков, обеспечивающих структурную организацию всех компонентов.



А - схема строения ядра (интерфазной) клетки: 1 - ядерная оболочка (две мембраны, перинуклеарное пространство); 2 - комплекс поры ядерной оболочки; 3 - конденсированный хроматин; 4 - диффузный хроматин; 5 - ядрышко (гранулярная и фибриллярная части); 6 - межхроматиновые гранулы РНК; 7 - перихроматиновые гранулы; 8 - кариоплазма. Б - электронная микрофотография участка ядра клетки в культуре ткани.

Рисунок 3.16 - Ультраструктура ядра

Ядерная мембрана (кариолемма). Она состоит из наружной и внутренней мембран, разделенных перинуклеарным пространством, и пронизана порами. В их области наружная мембрана переходит во внутреннюю. На участках пор располагается система упорядочено ориентированных белковых глобул, формирующих поровый комплекс. Внутреннюю мембрану на всем ее протяжении подстилает плотная пластинка, образованная из высококонсервативных белков и находящаяся в тесной структурной связи с глобулами порового комплекса (рисунок 3.17)



- 1 - перинуклеарное пространство; 2 - внутренняя ядерная мембрана;
 3 - внешняя ядерная мембрана; 4 - периферические гранулы; 5 - центральная
 гранула; 6 - фибриллы, отходящие от гранул; 7 - диафрагма;
 8 - фибриллы хроматина.

Рисунок 3.17 - Схема строения комплекса поры

Сублимированная пластинка (ламина) участвует в скелетоорганизующей функции кариолеммы и в упорядочении расположения интерфазных хромосом (обеспечивает их связь с внутренней мембраной). Толщина пластинки варьирует от 20 до 80 нм, а ультраструктура и степень развития зависят от функционального состояния и степени дифференцированности клетки.

Количество пор в ядерной оболочке коррелирует с функциональным состоянием наследственного аппарата клетки и периодом жизнедеятельности последней. Чем интенсивнее процессы синтеза в ядре, тем больше пор в ядерной оболочке клетки. Размеры поровых комплексов, как правило, постоянны для данного типа клеток и колеблются в пределах от 60 до 120 нм. Комплекс представляет собой два кольца из восьми белковых глобул диаметром от 10 до 25 нм, расположенных по краям отверстия в ядерной оболочке (иногда имеется и третье кольцо между ними). В центре кольца находится гранула, связанная с периферическими глобулами тонкими фибриллами.

Считают, что через каналы центральной гранулы в цитоплазму из ядра поступают высокомолекулярные соединения и информационная РНК (иРНК), а из

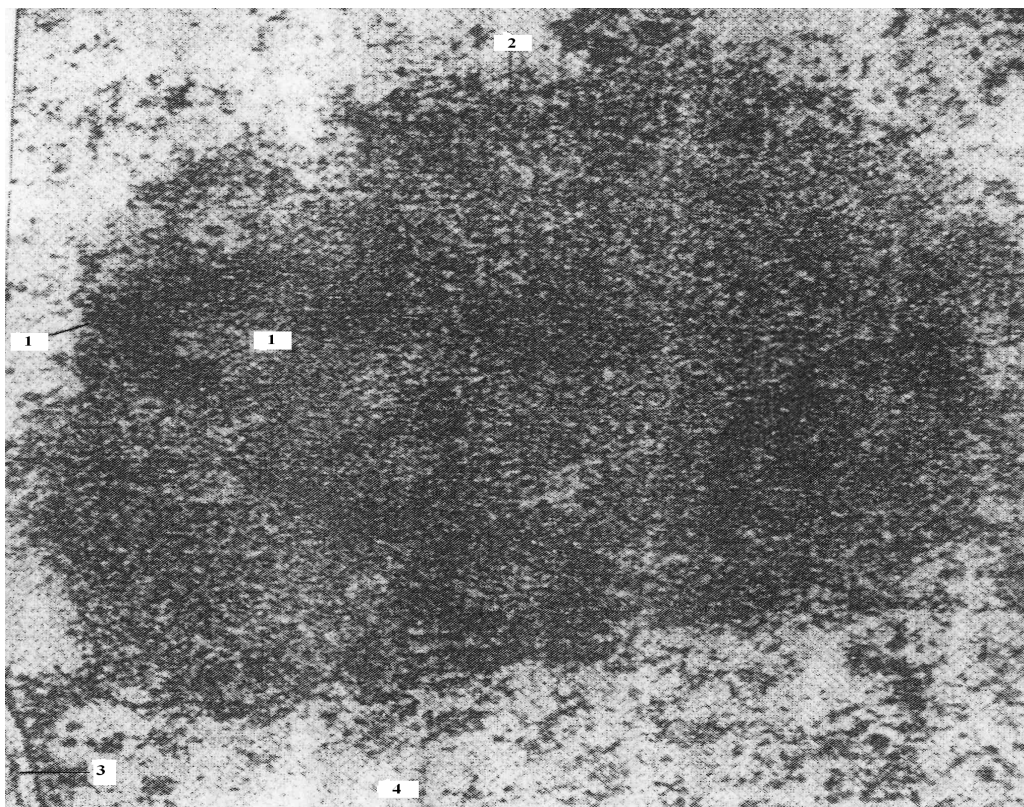
цитоплазмы в ядро – структурные белки, ферменты, биологически активные вещества и другие соединения. Таким образом, регулируемое двустороннее взаимодействие ядра и цитоплазмы с использованием энергии АТФ осуществляется благодаря поровым комплексам, а также структурной и функциональной связи мембран ядерной оболочки с мембранами метаболического аппарата (цитоплазмы). Ядерная оболочка может образовывать временные динамичные связи с пластинчатым комплексом (аппаратом Гольджи).

Хроматин. Это компонент интерфазного ядра эукариотических клеток, обнаруживаемый в виде глыбок и зерен, окрашивающихся основными красителями. Термин «хроматин» предложил Я. Флеминг (1880). В химическом отношении хроматин представляет собой сложный комплекс дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП), в состав которого входят ДНК, белки-гистоны частично РНК. Основываясь на данных СЭМ, электронной автордиографии и электронной цитохимии, можно считать, что хроматин – это в большей части деспирализованные хромосомы.

Выделяют конденсированный и деконденсированный хроматин. Глыбки хроматина, видимые в ядре при световой микроскопии, соответствуют *конденсированному хроматину*, или *гетерохроматину* (функционально неактивные участки хромосом). Часть гетерохроматина тесно связана с внутренней ядерной мембраной и называется периферическим, или примембранным хроматином. Другая часть, расположенная между примембранным хроматином и ядрышком, получила название хроматина ядерного сока, а третья, связанная с ядрышком – околядрышкового хроматина. Есть данные, что гетерохроматин может быть факультативным (то есть в определенных условиях переходить в деспирализованное состояние) и конститутивным (не может деконденсироваться). Деспирализованный, деконденсированный, или эухроматин - это функционально активные участки хромосом. Согласно современным представлениям в ДНК хромосом присутствуют хромеры - участки временно не транскрибируемой ДНК, которые однако, могут деспирализоваться (деконденсироваться) и перейти в активное (транскрибируемое) состояние. На петлях деспирализованной ДНК синтезируется РНК. Таким образом, степень конденсации хроматина в интерфазе отражает функциональную нагрузку

клетки. Чем «диффузнее» распределение хроматина в ядре, тем интенсивнее в нем в данный момент протекают синтетические процессы.

Ядрышко. Это особое производное хромосом, характеризующееся высокой концентрацией РНК и ее активным синтезом в интерфазе (рисунок 3.18).



1 – фибриллярный компонент; 2 – гранулярный компонент; 3 – ядерная оболочка;
4 – кариоплазма.

Рисунок 3.18 - Ультраструктура ядрышка клеток культуры СПЭВ
(по Г.Е. Онищенко)

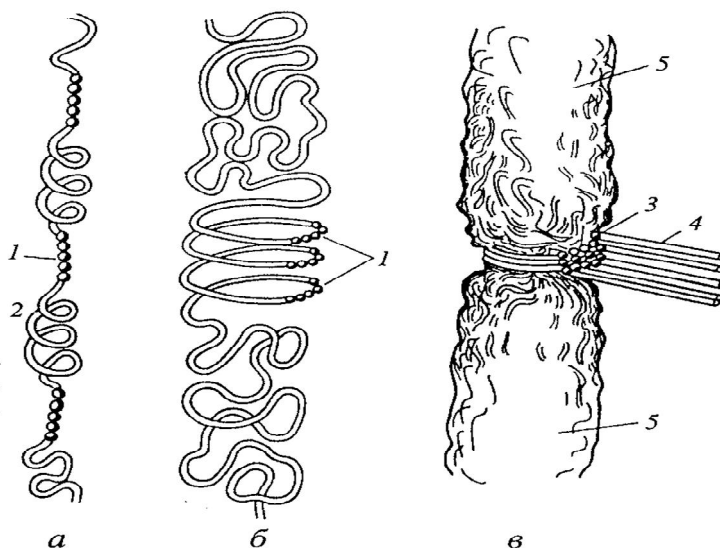
Ядрышко формируется на специализированных участках хромосом - в ядрышковых организаторах. В ядре может быть несколько ядрышек - округлой формы телец размером от 1 до 5 мкм, хорошо окрашивающихся преимущественно основными красителями. В ядрышке выявлены два компонента: фибриллярный, представляющий собой рибонуклеопротеидные тяжи предшественников рибосом (локализуется в центре, толщина фибрилл от 6 до 8 нм) и гранулярный -

формирующиеся субъединицы рибосом (расположен по периферии, диаметр гранул от 15 до 20 нм). Ограничивающей мембраны у ядрышка нет. Функция ядрышка - образование рибосомальной РНК (рРНК).

Кариоплазма. Она включает в себя следующие компоненты: свободные нуклеопротеиды, нуклеотиды, ферменты (в частности ДНК - и РНК-полимеразу), специфические белки - гистоны, характерные только для ядра и участвующие в образовании оболочки хромосом.

Интерхроматиновый ядерный матрикс. Он представлен белковыми фибриллами и гранулами рибонуклеопротеидов (РНП), тесно контактирующими на периферии с субмембранной пластинкой ядра. Матрикс обеспечивает прикрепление ДНК и РНК к филаментам и регулирует их редупликацию и транскрипцию.

Строение хромосом. Хромосома делящейся клетки состоит из двух хроматид, соединенных между собой перетяжкой. Последняя представляет собой неспирализованный участок ДНК - центромеру, или кинетохор (рисунок 3.19).



- а - деконденсированная центромера; б - частично конденсированная центромера;
в - полностью конденсированная центромера. 1 - участок ДНК с белковыми сегментами, связывающими микротрубочки; 2 - линкерный участок ДНК;
3 - сформированный кинетохор; 4 - микротрубочки; 5 - плечи хромосом.

Рисунок 3.19 - Модель строения кинетохора (по: Zinkowski et al., 1991)

Снаружи хромосомы покрыты белковой оболочкой из гистонов. Хромосомы бывают различной формы: равноплечие, неравноплечие, в виде барабанной палочки и состоят из ДНК (90%), РНК (10%).

Для каждого вида организмов характерен определенный набор хромосом: у кукурузы их 20, у пшеницы 42, у человека 46, у коровы 60, у курицы 78 и так далее. Набор бывает диплоидным ($2n$) и гаплоидным (n). У всех соматических клеток набор хромосом диплоидный, или двойной, образующийся в результате слияния двух половых клеток - мужской и женской. В диплоидном наборе каждой хромосоме соответствует парная - гомологичная по форме и размерам - хромосома. Функция хромосом заключается в синтезе специфических для данного организма нуклеиновых кислот, из которых ДНК отвечает за хранение и передачу наследственной информации в клеточных поколениях, а РНК управляет синтезом белков в клетке.

Открытие структуры молекулы ДНК и создание ее модели принадлежит американским ученым - Дж. Уотсону, Ф. Крику (1956). Это крупнейшее открытие в современной биологии дало мощный толчок для дальнейшего познания природы гена, расшифровки генетического кода, и вызвало интенсивное развитие генной инженерии.

Молекула ДНК представляет собой две спаренные антипараллельные цепи, закрученные одна вокруг другой в правую спираль. Длина во многие сотни раз превышает длину любой полипептидной цепочки. Каждая цепочка ДНК в свою очередь является полимером, образованным из нуклеотидов. В состав нуклеотида входят три элемента: два постоянных (фосфорная кислота и сахар дезоксирибоза) и один переменный, который может быть представлен одним из четырех азотистых оснований: *аденином (А)*, *тимином (Т)*, *гуанином (Г)* и *цитозином (Ц)*. Таким образом, в молекулах ДНК присутствует всего четыре типа нуклеотидов. Благодаря различному чередованию последовательностей нуклеотидов в цепочке достигается большое разнообразие синтезируемых белков. Две цепи ДНК соединены в одну молекулу азотистыми основаниями через водородные связи. При этом *А* соединяется только с *Т* (двумя водородными связями), а *Г* - только с

Ц (триема связями). Строгое соответствие нуклеотидов друг другу в двойной спирали ДНК получило название *комплементарности*. По этому же принципу образуются новые молекулы ДНК на базе исходной (матричной) молекулы.

Редупликация ДНК. Удвоение, или редупликация, ДНК сводится к тому, что исходная двойная спираль молекулы под действием универсального фермента ДНК-полимеразы распадается вдоль водородных связей на две цепочки. К азотистым основаниям каждой цепочки по принципу комплементарности присоединяются свободные нуклеотиды, присутствующие в большом количестве в нуклеоплазме. В результате этого процесса вместо одной двухцепочечной молекулы ДНК образуются две двухцепочечные дочерние молекулы, а количество ДНК увеличивается в два раза (было 2с, стало 4с). Таким образом, функция ДНК заключается не только в хранении, но и в воспроизведении и передаче в процессе деления клетки наследственной информации из поколения в поколение. При этом клетки - половые (в случае полового размножения) и соматические (при бесполом) - несут в себе только задатки, возможности развития организмов и их свойств.

Ген. Ген - это участок молекулы ДНК, кодирующий информацию об определенном белке. Используют другой термин - цистрон - отрезок ДНК, несущий информацию, необходимую для синтеза одной полипептидной цепи (один цистрон - один полипептид). Как известно, полипептиды - это предшественники белков, состоящие из различного количества аминокислот, последовательно связанных пептидными связями. Таким образом, ДНК кодирует синтез белковых молекул, то есть последовательность нуклеотидов ДНК должна определять аминокислотную последовательность в белках. Система «записи» наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательных азотистых оснований называется *генетическим кодом*. Примечательной особенностью генетического кода является то, что он универсален: белковые молекулы всех животных организмов построены из 20 аминокислот, а в состав нуклеиновых кислот входит пять азотистых оснований (А, Г, Т, Ц, У).

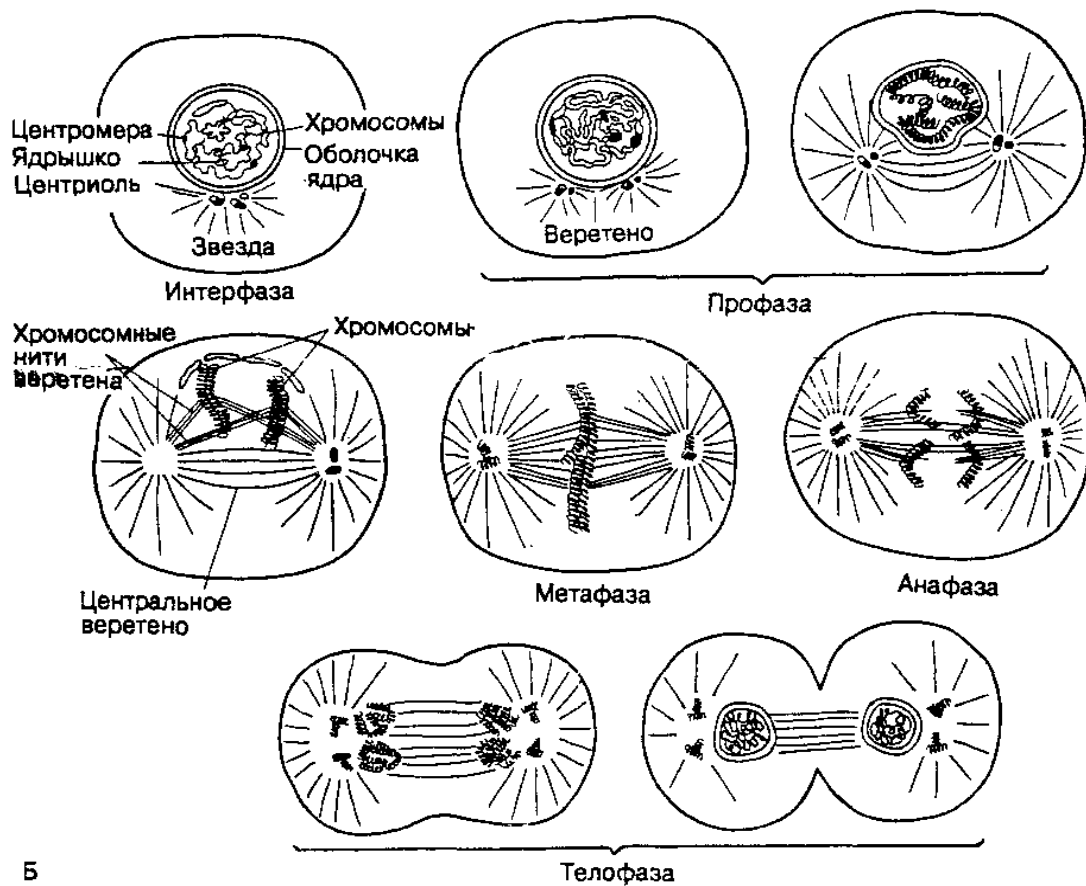
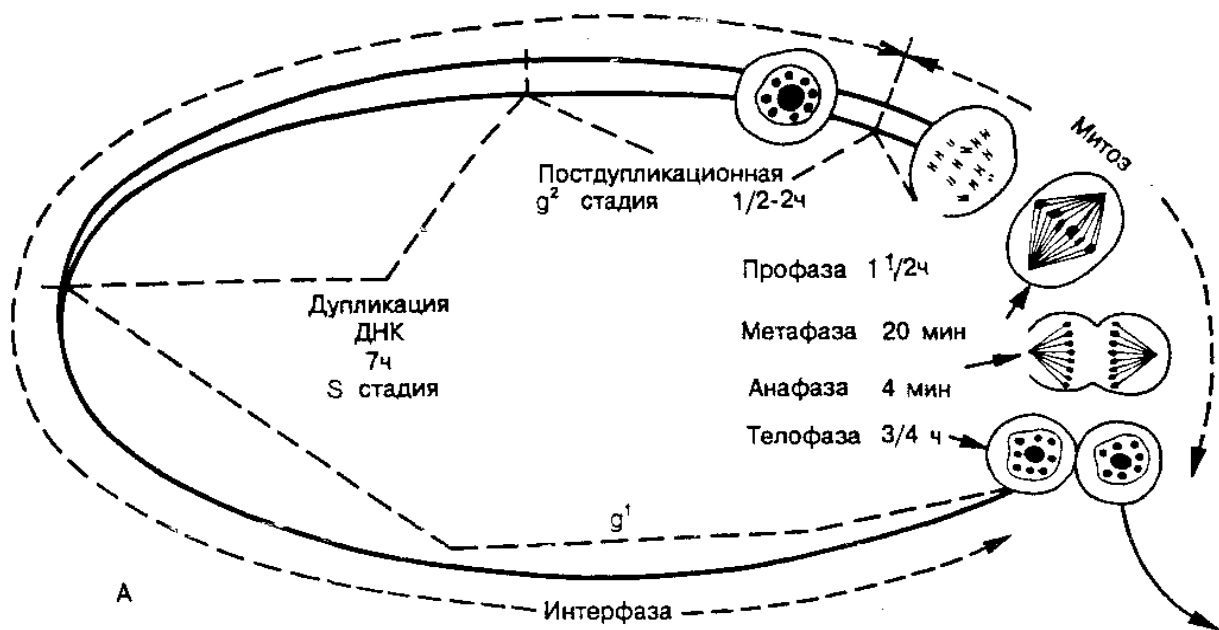
У всех организмов одного и того же вида определенный ген располагается на одном и том же участке (в одном локусе) определенной хромосомы. Соматические

диплоидные клетки содержат гомологичные хромосомы, полученные от отца и матери. Два гена, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и определяющие развитие признака, называются *аллельными*. Изменчивость признаков в пределах одного и того же вида обусловлена изменением генетической информации при неблагоприятном воздействии условий внутренней, или внешней среды. Наследственность и изменчивость - два фактора, на основе которых можно охарактеризовать такие генетические понятия как генотип и фенотип.

Генотип - совокупность всех генов организма, то есть той наследственной информации, которая была получена организмом от предыдущих поколений. Фенотип -это совокупность всех развивающихся признаков и свойств организма в конкретных условиях его онтогенеза (индивидуального развития). Фенотип формируется на основе генотипа под воздействием определенных факторов внутренней и внешней среды.

Клеточный цикл и митоз. Основной способ деления соматических клеток – митоз, при котором имеет место формирование видимых нитей – хромосом (mitos – нить). Разновидностью митоза является мейоз – деление созревающих половых клеток.

Клеточный цикл разделяют на интерфазу и митоз. Интерфаза складывается из периода G_1 – постмитотического периода, когда происходит синтез и накопление белков клетки, периода S – синтетического периода, когда удваивается ДНК, и периода G_2 (премитотического), когда синтезируются белки, необходимые для деления, в первую очередь тубулины для построения веретена деления (рисунок 3.20).



А – интерфаза; Б – митоз.

Рисунок 3.20 - Клеточный цикл

В период митоза генетический материал перемещается таким образом, что обеспечивается его равномерное распределение между дочерними клетками. Митоз складывается из четырех фаз: профаза, метафаза, анафаза и телофаза. В профазе происходит конденсация хромосом, в результате чего они становятся видимыми. Каждая хромосома состоит из двух тяжей – хроматид. Ядрышки уменьшаются в размере и исчезают. Центриоли расходятся, и между ними начинается формироваться веретено деления. Оболочка ядра распадается.

Метафаза начинается с полного формирования веретена деления и расположения хромосом в экваториальной плоскости клетки. Веретено деления состоит из микротрубочек, центрами формирования которых, являются центриоли. Часть микротрубочек идет от полюса к полюсу (от центриоли к центриоли). Другие тянутся от полюса к центромеру (перетяжка) одной из хромосом.

В анафазе происходит расщепление центромеров и расхождение хроматид при участии веретена деления к полюсам клетки.

В телофазе происходит разделение цитоплазмы, деспирализация хромосом, реконструкция оболочки ядра, появление ядрышек.

О митотическом цикле можно говорить тогда, когда клетки через определенный промежуток времени повторно входят в фазу митоза. Это может быть при быстром росте популяции клеток. Во взрослом организме наблюдается редко. Большинство клеток находится в состоянии интерфазы в течение недель или месяцев, а затем проделывают несколько циклов. Такую длительную интерфазу называют также периодом G_0 .

В некоторых органах может происходить удвоение ДНК без последующего митоза или митотическое деление ядер без разделения цитоплазмы (эндомиоз). В результате эндомиоза может образовываться одно гигантское полиплоидное ядро или несколько ядер. При этом формируются полиплоидные клетки с увеличенным числом наборов хромосом. Обычно соматические клетки содержат диплоидный набор хромосом ($2n$). В печени могут встречаться клетки с тетраплоидным ($4n$) и октаплоидным ($8n$) набором хромосом. Ядро мегакариоцита костного мозга может содержать набор хромосом $32n$.

Вопросы для самопроверки

- 1 Каково строение клетки животных организмов?
- 2 Что такое плазмолемма и из каких слоев она состоит?
- 3 Назовите основные функции плазмолеммы.
- 4 Каким образом вещества поступают в клетку?
- 5 Какие существуют межклеточные контакты?
- 6 Что относят к мембранным органеллам?
- 7 Какова особенность генетического кода?
- 8 Охарактеризуйте основной способ деления соматических клеток – митоз.

4 Общая гистология

Ткань - это исторически сложившаяся частная система органа, состоящая из клеток и внеклеточных элементов с общей эпигеномной наследственностью, специализированная для выполнения определенных функций и проявляющая свои гистобластические и гистотипические потенции в патологических условиях и вне организма.

Любой орган животного представляет собой сложную тканевую систему. Некоторые ткани, например соединительные образуют строму (остов) органа, другие – эпителиальные - его паренхиму. Тесно взаимосвязанные строма и паренхима обеспечивают функцию органа. Согласованная деятельность тканей и органов контролируется и регулируется интеграционными межтканевыми системами - нервной, эндокринной и иммунной. Высокую специфичность и дифференцировку различных тканей поддерживают собственные, или внутренние, регуляторы тканевого гомеостаза – факторы роста, или кейлоны - тканеспецифические вещества, выделяемые дифференцированными клетками и оказывающие избирательное и специфическое действие на определенные типы клеток, ингибируя их митотическое деление.

По представлению А.А. Заварзина филогенетическое развитие тканей в рамках четырех групп (эпителиальные, соединительные, мышечные и нервные ткани) обеспечило выполнение четырех элементарных функций многоклеточного организма: ограничения, поддержания постоянства внутренней среды, реактивности и движения. Изучение гистогенеза - одна из важнейших задач гистологии, так как строение и свойства тканей взрослого организма можно понять только на основе данных об их развитии. Эмбриональный гистогенез представляет собой сложный комплекс координированных во времени и пространстве процессов детерминации, пролиферации, дифференциации, интеграции и адаптации клеточных систем.

Детерминация. Это процесс определяющий направление развития материала эмбриональных зачатков с образованием специфических тканей. Различают

детерминацию *оотипическую*, определяющую развитие организма в целом из зиготы, *зачатковую* - развитие органов и систем из эмбриональных зачатков, *тканевую* - развитие данной специализированной ткани и *клеточную*, программирующую дифференцировку конкретных клеток. При тканевой детерминации в геномах клеток стойко закрепляются гистотипические свойства, вследствие чего клетки теряют способность к взаимопревращению (метаплазии). Гистологическая детерминация проявляется в высокой специфичности свойств ткани, сохраняющихся в любых условиях - нормальных, экспериментальных и патологических.

Пролиферация. Представляет собой процесс увеличения клеточной массы (как основы последующего развития) за счет деления клеток.

Дифференциация. Это стойкое структурно-функциональное изменение ранее однородных клеток в клетки с различной специализацией. Биохимически дифференциация связана с синтезом специфических белков, а морфологически - с образованием специальных органелл и включений. Совокупность клеточных форм, составляющих линию, или ряд, дифференцировки, называют гистогенетическим рядом, или *диффероном*. Дифференцировка клеток - это результат гетеросинтетической активности их генетического аппарата. При дифференцировке наблюдают избирательную активацию генов.

Интеграция. Представляет собой процесс объединения клеток в целостную систему с установлением между ними специфических взаимосвязей. В морфологическом аспекте в процессе интеграции большая роль принадлежит плазматической и базальной мембранам клеток.

Адаптация. Это приспособление развивающихся в составе тканей клеток к конкретным условиям функционирования. Адаптацию можно рассматривать как результат генетически детерминированных и взаимосвязанных процессов дифференциации, пролиферации, интеграции и гибели клеток.

Регенерация. Это восстановление структуры клетки, ткани или органа после их разрушения. Соответственно уровням организации живого различают регенерацию *субклеточную*, *клеточную* (внутриклеточную), *тканевую* и *органный*.

Регенерацию, совершающуюся постоянно в здоровом организме, называют физиологической, а вследствие повреждения - *репаративной*, или *восстановительной*.

На основании филогенетических, морфологических, физиологических и генетических признаков различают четыре основных тканевых типа: *эпителиальные, ткани внутренней среды или опорно-трофические, мышечные и нервные ткани*.

4.1 Эпителиальные ткани. Железы

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела, выстилают слизистые и серозные оболочки внутренних органов, а также образуют большинство желез. Их разделяют на две большие группы: покровные и железистые.

Покровный эпителий (*epithelium superficiale*) занимает в организме пограничное положение, отделяя внутреннюю среду от внешней и вместе с тем участвует в обмене веществ между организмом и средой, выполняя функцию всасывания и выделения (экскреции) продуктов обмена.

Железистый эпителий (*epithelium glandulare*) осуществляет секреторную функцию, т.е. образующие его эпителиальные клетки синтезируют и выделяют вещества-секреты, участвующие в различных процессах в организме. Эпителиальные ткани развиваются из всех трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы. Эпителий кожи имеет эктодермальное происхождение, желудка и кишечника - энтодермальное. Существует группа эпителиев мезодермального происхождения, например, эпителий серозных оболочек (мезотелий), половых желез и почек. Несмотря на разнообразие функций, для всех эпителиальных тканей характерен ряд следующих морфологических признаков:

- 1) эпителиальные клетки объединяются в непрерывные пласты, лежащие на базальной мембране;

2) между клетками практически нет межклеточного вещества, а клетки соединены друг с другом с помощью специальных контактов (десмосом, замыкательных пластинок и т. д.), а с базальной мембраной они связаны с помощью полудесмосом;

3) в связи с тем, что эпителии занимают в организме пограничное положение, их клетки обладают полярностью. Полярность однослойных эпителиев может проявляться, например, в том, что на апикальной части клетки присутствуют микроворсинки, которых нет на базальной;

4) эпителий не содержит кровеносных сосудов, а его питание осуществляется диффузно через базальную мембрану со стороны подлежащей соединительной ткани;

5) эпителии обладают высокой регенерационной способностью. Однослойные эпителии отличаются от многослойных тем, что все их клетки касаются базальной мембраны, в то время как в многослойном на базальной мембране лежит базальный слой, а остальные клетки наслаиваются друг на друга (рисунок 4.1).

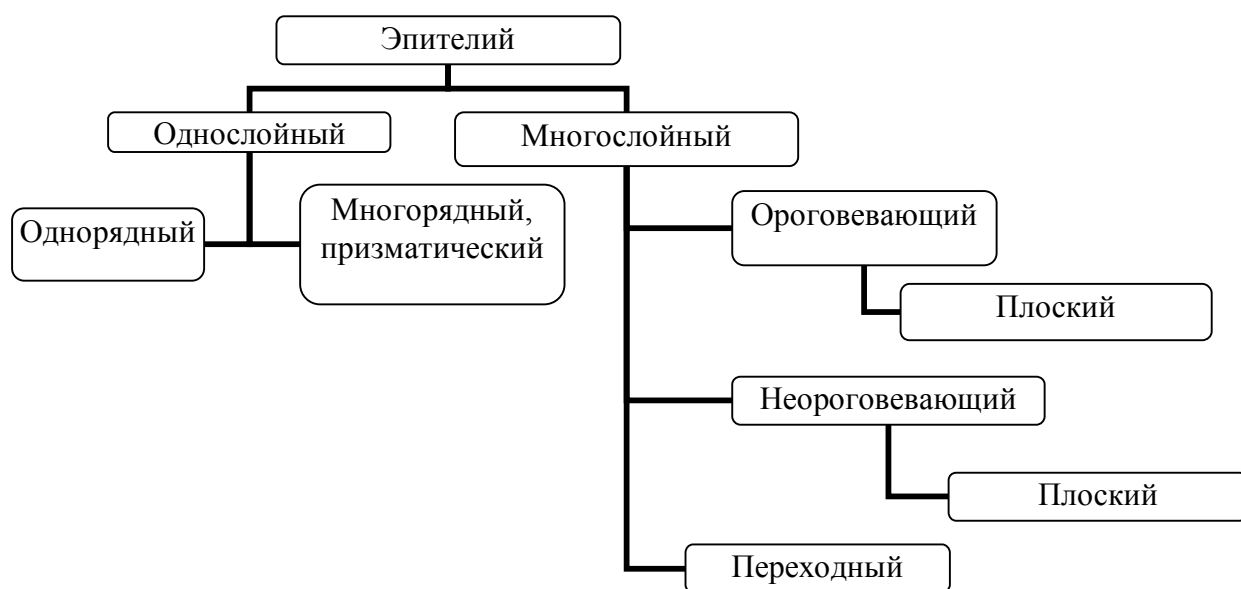
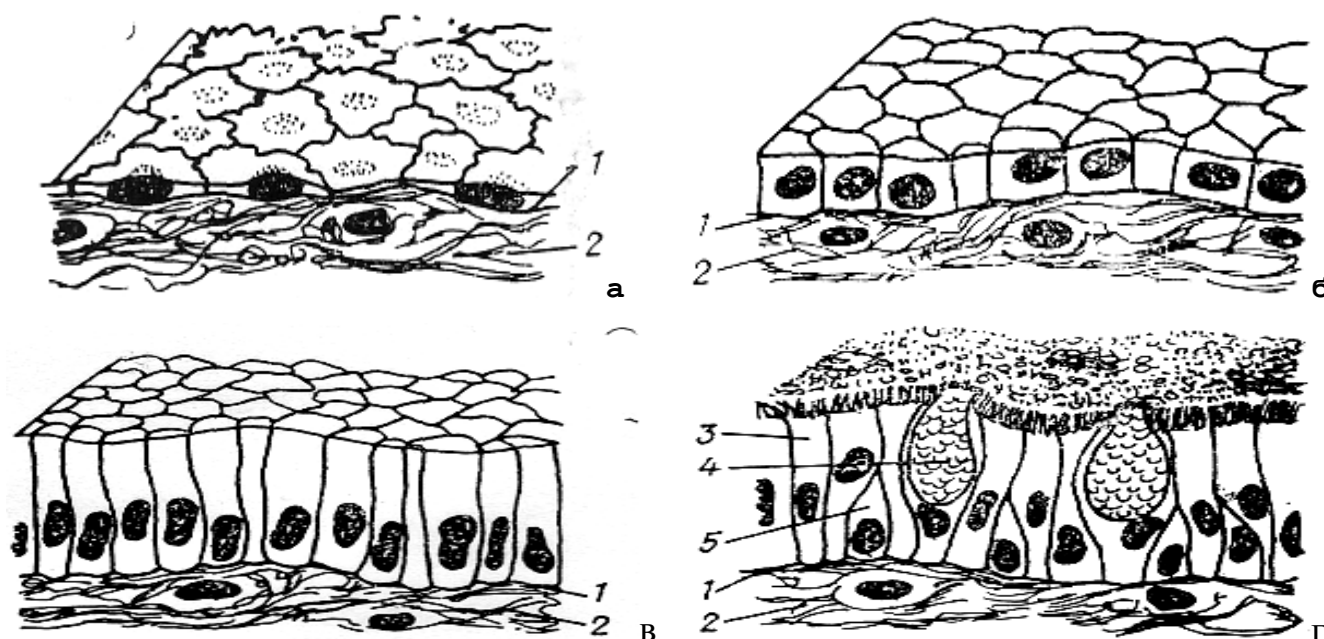


Рисунок 4.1 – Классификация эпителиев

Однорядный эпителий называется так потому, что все его ядра лежат на одном уровне, образуя один ряд. В многорядном эпителии клетки имеют разную

морфологию и высоту, поэтому их ядра лежат на разных уровнях, образуя несколько рядов, однако этот эпителий относится к однослойным, так как все клетки лежат на базальной мембране.

Плоским называется эпителий, в котором размер основания клеток больше, чем их высота. Основание и высота клеток кубического эпителия одинаковы. Для призматического эпителия характерно то, что высота клеток превышает их основание (рисунок 4.2).



а - однослойный однорядный плоский эпителий; б - однослойный однорядный кубический эпителий; в - однослойный однорядный призматический эпителий; г - однослойный многорядный призматический реснитчатый эпителий; 1 - базальная мембрана; 2 - соединительная ткань; 3 - реснитчатые клетки; 4 - бокаловидные клетки; 5 - вставочные клетки.

Рисунок 4.2 - Схема строения однослойных эпителиев

Строение различных типов покровного эпителия. *Однослойный плоский эпителий* - мезотелий (*epithelium simplex squamosum - mesothelium*) состоит из одного ряда плоских клеток, имеющих полигональную форму и неровные края. На свободной поверхности клеток имеются единичные микроворсинки. Мезотелий

покрывает листки плевры, брюшины и околосердечной сумки.

Однослойный кубический эпителий (epithelium simplex cuboideum). На срезах, перпендикулярных поверхности эпителия, клетки его имеют действительно кубическую форму, но при виде сверху клетки имеют неправильную гексогональную форму. Однослойный кубический эпителий покрывает яичник и выстилает собирательные трубочки мозгового вещества почки.

Однослойный призматический эпителий (epithelium simplex culmnare) делится на несколько типов. Однослойный призматический железистый эпителий (epithelium simplex culmnare sekretorium), клетки которого, специализирующиеся на выработке слизистого секрета, выстилают изнутри стенку желудка и, канал шейки матки. Однослойный призматический каемчатый эпителий (epithelium simplex culmnare limbatum), называется так потому, что эпителиоциты имеют хорошо выраженную всасывающую каемку, состоящую из микроворсинок. Такой эпителий выполняет в основном функцию всасывания и характерен для тонкой и толстой кишки, а также желчного пузыря, ряда протоков печени и поджелудочной железы.

Однослойный многорядный (псевдомногослойный) призматический реснитчатый эпителий (epithelium pseudostratificatum) выстилает в основном воздухоносные пути, а также маточные трубы и семявыносящие протоки. В многорядном эпителии все клетки лежат на базальной мембране, однако не все клетки достигают поверхности и это создает ложное впечатление многослойности эпителия.

В многорядном призматическом эпителии дыхательных путей различают четыре основных вида клеток: базальные, вставочные, слизистые (бокаловидные) и реснитчатые. Реснитчатые клетки имеют узкое основание и расширяется к поверхности несущей реснички. У вставочных клеток, наоборот, широкая базальная часть и узкая апикальная, не достигающая поверхности эпителия. Поэтому в реснитчатом эпителии можно выделить три ряда ядер:

нижний ряд - ядра базальных эпителиоцитов, средний ряд - ядра вставочных клеток, верхний ряд - ядра реснитчатых клеток.

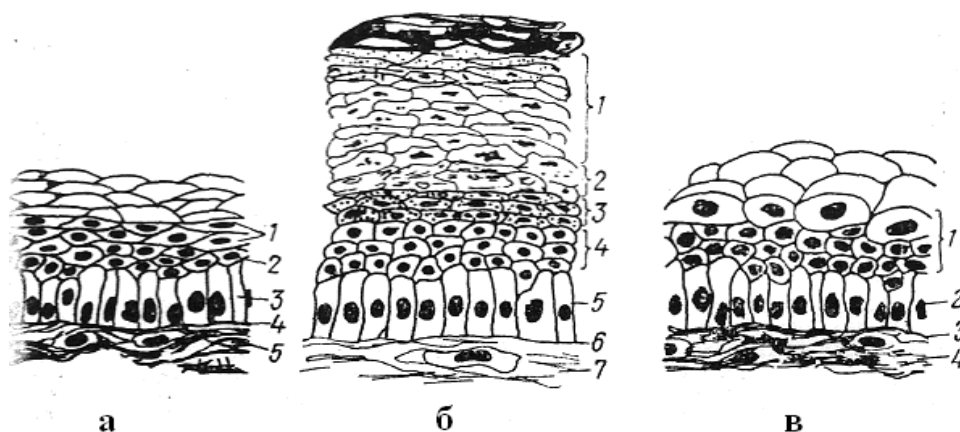
Многослойный плоский (чешуйчатый) неороговевающий эпителий (epithelium stratificatum sguamosum noncornificatum) наиболее характерен для слизистых оболочек ротовой полости, пищевода, наружного слоя роговицы, покрывает часть надгортанника, выстилает влагалище. Многослойный плоский неороговевающий эпителий состоит из трех слоев: базального, шиповатого и слоя плоских клеток.

Многослойный плоский (чешуйчатый) ороговевающий эпителий (epithelium stratificatum sguamosum cornificatum) покрывает поверхность кожи, образуя ее эпидермис. Отличительной особенностью этого эпителия является наличие наружного рогового слоя, образовавшегося в процессе кератинизации эпидермоцитов (отложения в цитоплазме клеток рогового вещества - кератина). Эпидермис толстой кожи состоит из 5 слоев:

- 1) базальный слой призматических эпителиоцитов, лежащих на базальной мембране;
- 2) шиповатый слой, состоящий из отростчатых (шиповатых) клеток;
- 3) зернистый слой состоит из уплощенных клеток, содержащих в цитоплазме зерна кератогиалина;
- 4) блестящий слой состоит из плоских клеток, в цитоплазме которых содержится белок элеидин. Постепенно клетки блестящего слоя утрачивают ядро и органеллы; в них формируются фибриллы кератина;
- 5) роговой слой образован роговыми чешуйками, заполненными пузырьками воздуха и кератиновыми фибриллами (рисунок 4.3).

Переходный эпителий (epithelium transitionale) характерен для мочевыводящих путей (лоханки, почки, мочеточник и мочевого пузырь), т.е. органов, подвергающихся растяжению (при наполнении) и сокращению (при опорожнении), при растяжении и сокращении органа меняется и морфология эпителиального пласта - из многослойного он переходит в двухслойный и наоборот. В эпителии различают базальные и покровные клетки. Ядра темных мелких базальных клеток образуют базальный слой, а ядра более крупных светлых базальных клеток – средние ряды эпителия (промежуточный слой). Покровные клетки крупные, нередко

двуядерные, образуют поверхностный слой.



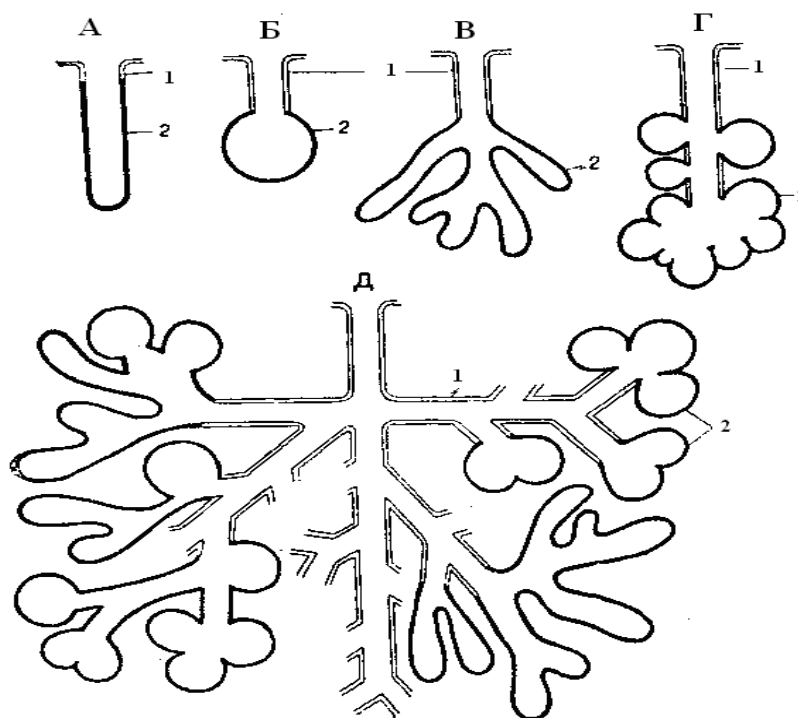
а - многослойный плоский неороговевающий эпителий: 1 - слой плоских клеток; 2 - шиповатый слой; 3 - базальный слой; 4 - базальная мембрана; 5 - соединительная ткань; б - многослойный плоский ороговевающий эпителий: 1 - роговой слой; 2 - блестящий слой; 3 - зернистый слой; 4 - шиповатый слой; 5 - базальный слой; 6 - базальная мембрана; 7 - соединительная ткань; в - переходный эпителий; 1 - покровные клетки; 2 - базальные клетки; 3 - базальная мембрана; 4 - соединительная ткань.

Рисунок 4.3 - Схема строения многослойных эпителиев

Строение железистого эпителия. Железы. Железистый эпителий состоит из железистых клеток – гранулоцитов (glandulocyti). Это высокоспециализированные клетки, приспособленные к синтезу, накоплению, хранению и выведению секрета. В их цитоплазме имеется развитый синтетический и секреторный аппарат. Для железистых клеток характерно присутствие в их цитоплазме секрета, обычно в виде секреторных гранул, но бывает и диффузное распределение секрета в цитоплазме. Различают несколько фаз секреторного процесса:

- 1) поступление в клетку исходных продуктов;
- 2) синтез секрета, оформление его в виде секреторных гранул;
- 3) выведение секрета из клетки;
- 4) восстановление клетки после секреции.

Секреторные клетки могут быть одиночными – одноклеточные железы, скопления железистых клеток формируют многоклеточные железы. Существуют две группы желез: железы внутренней секреции, или эндокринные, и железы внешней секреции, или экзокринные. Эндокринные железы вырабатывают секреты, выделяющиеся во внутреннюю среду, т.е. попадающие непосредственно в кровь, поэтому эндокринные железы состоят только из железистых клеток и не имеют выводных протоков. Экзокринные железы вырабатывают секреты, выделяющиеся во внешнюю среду, т.е. на поверхность кожи или в просвет полых органов. В связи с этим они состоят из двух отделов: концевой (секреторного) отдела (*portio terminalis*) и выводного протока (*ductus*) (рисунок 4.4).



А – простая трубчатая неразветвленная железа; Б – простая альвеолярная неразветвленная железа; В – простая трубчатая разветвленная железа; Г – простая альвеолярная разветвленная железа; Д – сложная альвеолярно-трубчатая разветвленная железа: 1 – выводные протоки, 2 – концевые (секреторные) отделы.

Рисунок 4.4 - Строение и классификация экзокринных желез

Экзокринные железы отличаются друг от друга по строению, способам секреции, составу секрета и т.д. Все эти признаки и легли в основу их классификации. По строению концевых отделов и выводных протоков различают несколько видов экзокринных желез (рисунок 4.5).

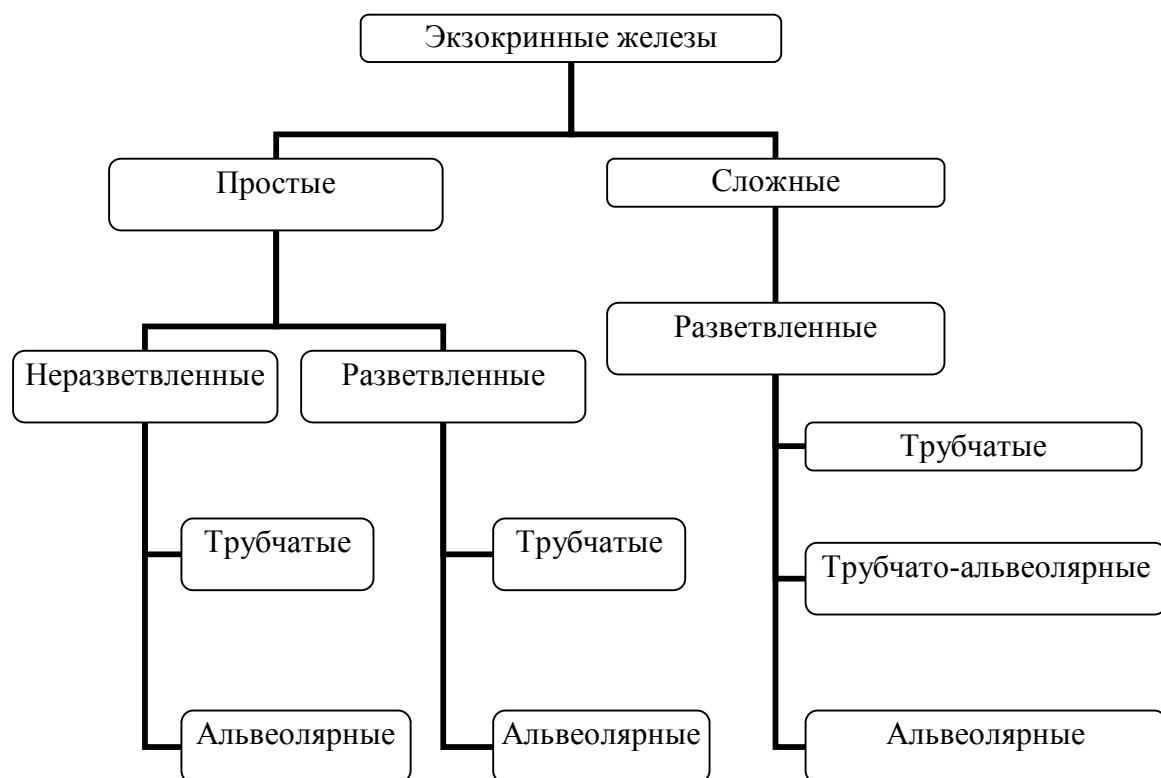
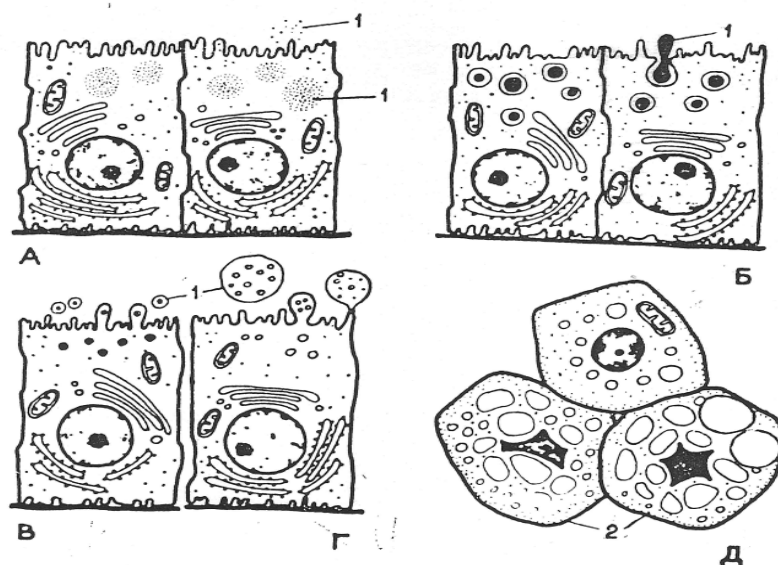


Рисунок 4.5 – Морфологическая классификация экзокринных желез

Простая железа (*glandula simplex*) имеет неразветвленный выводной проток. Этим она отличается от сложной железы (*glandula composita*), выводной проток которой разветвлен. Для того, чтобы различить разветвленную и неразветвленную железы, необходимо обратить внимание на их секреторный отдел.

В разветвленной железе (*glandula ramosa*) он ветвится. Кроме того, по форме секреторных отделов различают трубчатые железы (*glandula tubulosa*), альвеолярные железы (*glandula alveolaris*), трубчато-альвеолярные железы (*glandula tubuloalveolaris*).

По способу выделения секрета из клетки железы подразделяют на три типа: мерокринные, апокринные и голокринные (рисунок 4.6).



А - мерокриновый (путем диффузии секрета); Б - мерокриновый (путем экзоцитоза секреторных гранул); В - микроапокриновый; Г - макроапокриновый; Д – голокриновый (по Е. А. Шубниковой, 1967, с изменениями).: 1 - секреторный материал, 2 - секреторные клетки, накопившие секрет.

Рисунок 4.6 - Типы секреции

При мерокринной секреции железистые клетки не разрушаются. К мерокринным железам (*glandulae merocrinae*) относятся: слюнные железы, поджелудочная железа, большая часть потовых желез и др. Апокринная секреция подразделяется на макроапокринную, когда отделяется и превращается в секрет апикальная часть железистой клетки, и микроапокринную, когда отделяются апикальные части микроворсинок. Примером апокринных желез (*glandulae apocrinae*) являются молочные и потовые железы подмышечных областей. При голокринной секреции разрушается вся клетка. В этом случае в железе постоянно присутствует слой малодифференцированных железистых клеток, которые постоянно размножаются, клетки, накапливающие секрет, и разрушающиеся клетки. Примером голокринной железы (*glandula holocrina*) служит сальная железа кожи.

По химическому составу секрета различают железы слизистые, белковые, сальные и др.

4.2 Ткани внутренней среды или опорно-трофические

Ткани внутренней среды объединяют большую группу тканей, развивающихся из мезенхимы: собственно соединительные, кровь и лимфа, соединительные ткани со специальными свойствами, хрящевые и костные.

Соединительные ткани объединяют большую группу тканей (рисунок 4.7).

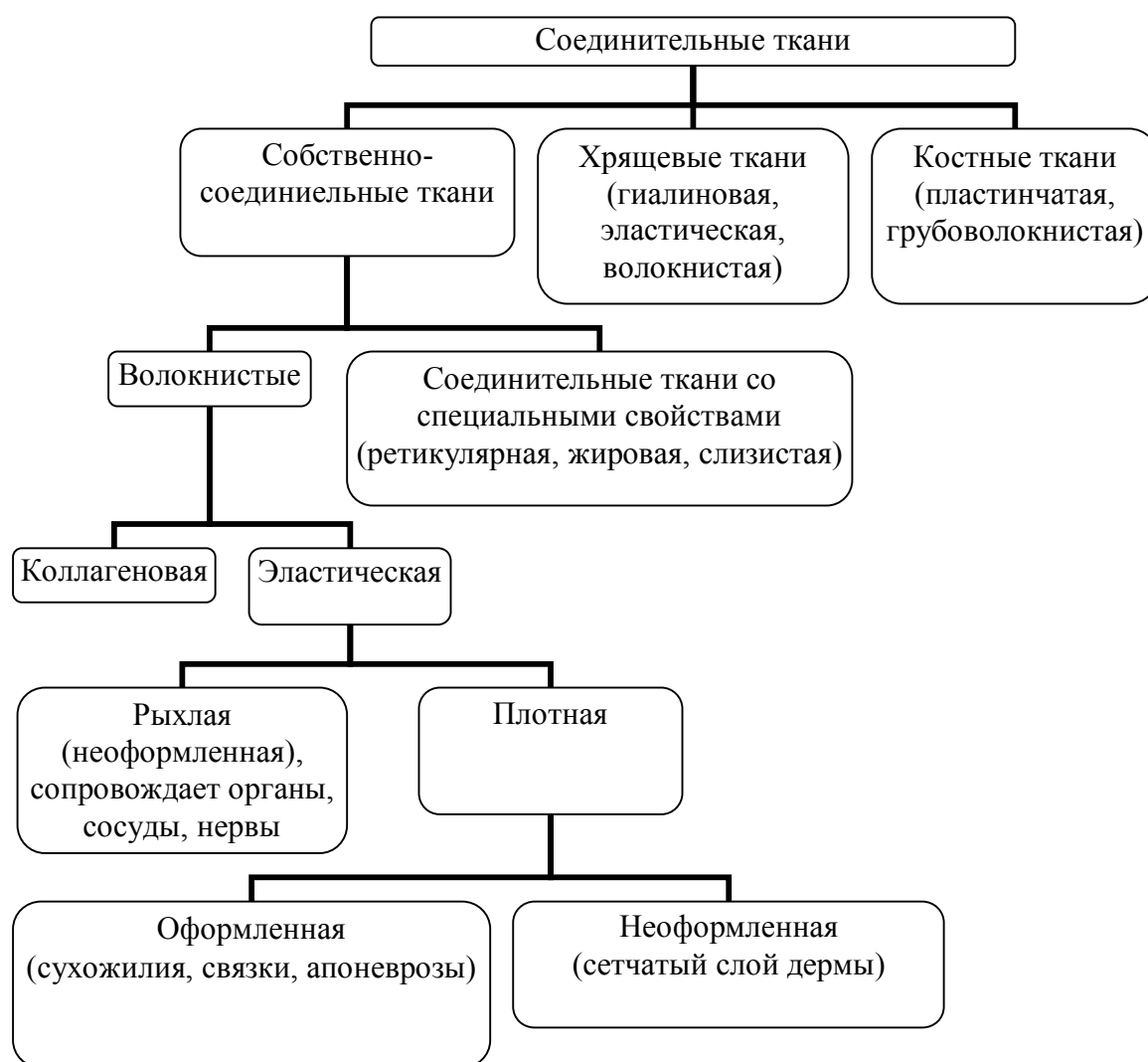


Рисунок 4.7 – Классификация соединительных тканей

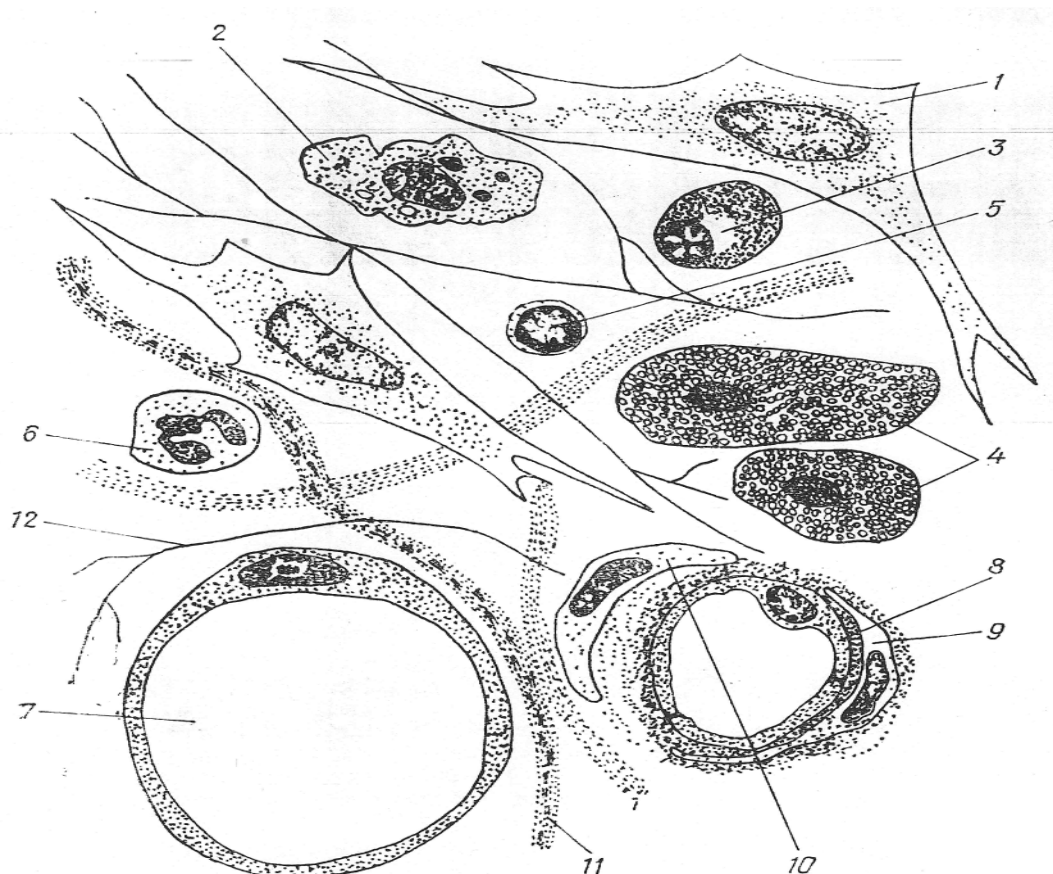
Морфологически они характеризуются сильно развитым межклеточным веществом. Для многих видов соединительных тканей характерно также разнообразие клеток.

Межклеточное вещество (*substantia intercellularis*) соединительной ткани состоит из основного вещества и волокон. Различают две основные разновидности волокон: коллагеновые (*fibra collagenosa*) и эластические (*fibra elasticae*). Коллагеновые волокна бывают трех видов: собственно коллагеновые, ретикулярные и преколлагеновые. Они построены из белка - коллагена. Молекула коллагена состоит из трех полипептидных цепей, закрученных в спираль. По химическому составу и некоторым другим свойствам различают более 10 типов коллагена.

Собственно-коллагеновые волокна обладают высокой прочностью и малой растяжимостью. Они построены из коллагена I типа. На электронных микрофотографиях характеризуются поперечной исчерченностью с периодичностью в 64 нм. Ретикулярные волокна (*fibra retikularis*) встречаются в ретикулярной ткани, а также образуют опорный каркас железистых и мышечных клеток. Они построены из коллагена III типа, Благодаря способности реагировать с солями серебра их называют также аргирофильными. Аргирофильными являются и преколлагеновые волокна (незрелые коллагеновые). Эластические волокна придают ткани эластичность, т.е. способность растягиваться и затем возвращать себе первоначальную форму и длину. В состав эластических волокон входит белок эластин.

Основное вещество (*substantia fundamentalis*) содержит углеводные соединения - гликозаминогликаны, такие как гиалуроновая кислота и хондроитинсульфаты. Эти соединения связывают большое количество воды, что очень важно для обменных процессов. В состав основного вещества входят также неколлагеновые белки.

Клетки соединительной ткани. В собственно соединительных тканях встречаются следующие формы клеток (рисунок 4.8).



1 - фибробласт; 2 - макрофаг; 3 - плазматическая клетка; 4 - тучная клетка;
 5 - лимфоцит; 6 - нейтрофильный гранулоцит; 7 - адипоцит; 8 - эндотелиоцит;
 9 - пероцит; 10 - адвентициальная клетка; 11 - коллагеновое волокно;
 12 - эластическое волокно (рис. А.И. Радостиной, Л.С. Румянцевой).

Рисунок 4.8 - Клетки собственно соединительной ткани

Фибробласты (fibroblastocytus) - клетки, продуцирующие белки проколлаген, эластин, фибронектин, и гликозаминогликаны (ГАГ), из которых формируются волокна и основное вещество соединительной ткани. По степени дифференцировки и функциональной активности фибробласты разделяются на ряд видов: малодифференцированные, юные, зрелые, интенсивно-редуцирующие коллаген, фиброциты. Различают также фибробласты, участвующие в разрушении коллагеновых волокон, и миофибробласты, играющие роль в контракции (сокращении и уменьшении площади) ран. Для ультраструктуры функционально

активных фибробластов характерны хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть и развитый комплекс Гольджи. Функция макрофагов (macrophagocytus) – фагоцитоз, участие в функциях специфического иммунитета, секреция лизосомальных ферментов и веществ, регулирующих численность и функциональную активность самих макрофагов, и других клеток соединительной ткани.

По степени зрелости в соединительной ткани различают моноцитоидные, переходные и зрелые макрофаги. Для макрофагов характерно обилие лизосом в цитоплазме и множество микровыростов цитоплазмы.

Тучные клетки (тканевые базофилы) (granulocytus) - клетки, синтезирующие, накапливающие и секретирующие ряд биологически активных веществ: гепарин, серотонин, гистамин, дофамин и др. Для морфологии тучных клеток характерно наличие в их цитоплазме специфической зернистости.

Плазмоциты (plasmocytus) формируются из В-лимфоцитов и участвуют в реакциях гуморального иммунитета, вырабатывая антитела (гамма-глобулины) против чужеродных белков, микроорганизмов и их токсинов. С функцией синтеза гамма-глобулинов связано присутствие в их цитоплазме развитой гранулярной эндоплазматической сети, придающей цитоплазме базофилию, и развитого комплекса Гольджи, который выглядит на светоптическом уровне как светлая макула возле ядра.

Жировые клетки - адипоциты (adipocytus), специфической функцией которых является накопление жира.

Пигментные клетки (cellula pigmentosa), цитоплазма которых содержит пигмент меланин.

Ретикулярные клетки (reticulocytus) - аналоги фибробластов в ретикулярной ткани кроветворных органов, продуцирующие ретикулярные волокна.

Перициты (pericytus) располагаются в базальном слое капилляров.

Адвентициальные клетки - малодифференцированные клетки фибробластического ряда, сопровождающие мелкие сосуды.

Лейкоциты (leucocytus) различных видов, выходящие из кровеносных сосудов

и выполняющие в соединительной ткани защитные функции.

Основные функции соединительной ткани:

- 1) трофическая (обменная) и функция поддержания гомеостаза;
- 2) механическая - опорная и формообразующая;
- 3) защитная;
- 4) пластическая - процессы регенерации.

С защитной и пластической функциями опорно-трофических тканей можно познакомиться, изучая демонстрационные препараты, иллюстрирующие лейкоцитарную, макрофагическую и фибробластическую реакции в очаге экспериментального воспаления.

Волокнистые соединительные ткани. К волокнистым соединительным тканям относятся коллагеновая соединительная ткань (*textus connectivus collagenosus*) и эластическая соединительная ткань (*textus connectivus elasticus*). Коллагеновая соединительная ткань подразделяется на рыхлую неоформленную коллагеновую соединительную ткань (*textus connectivus compactus*) и плотную коллагеновую (волокнистую) соединительную ткань (*textus connectivus collagenosus compactus*). Последняя, может быть оформленной (*textus connectivus collagenosus compactus regularis*) и неоформленной (*textus connectivus collagenosus compactus irregularis*). Рыхлая соединительная ткань отличается от плотной тем, что в ней преобладают клетки и аморфное вещество. Плотная соединительная ткань состоит преимущественно из волокон. В плотной оформленной соединительной ткани волокна располагаются параллельно друг другу, а в неоформленной - неупорядоченно.

Рыхлая соединительная ткань сопровождает во всех органах кровеносные сосуды и нервы, из нее состоят сосочковый слой кожи, собственная пластинка слизистой оболочки и подслизистая основа полых органов. Примером плотной оформленной соединительной ткани являются сухожилия и связки, а плотной неоформленной - сетчатый слой дермы (рисунок 4.9).



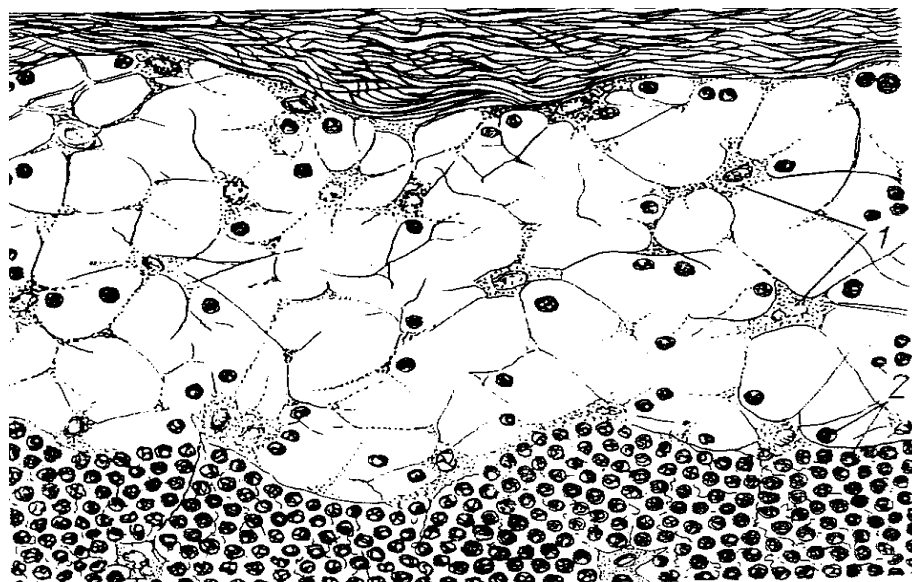
- 1 - коллагеновые волокна - пучки I порядка; 2 - сухожильный пучок II порядка;
3 - ядра фиброцитов; 4 - прослойки рыхлой соединительной ткани.

Рисунок 4.9 - Плотная оформленная соединительная ткань сухожилия в продольном разрезе

С эластической тканью можно ознакомиться на примере эластоволокнистой связки (*ligamentum fibrarum elasticarum*), основную массу волокон которой составляют эластические, хотя в ней присутствуют и коллагеновые волокна.

Соединительные ткани со специальными свойствами. К соединительным тканям со специальными свойствами относят ретикулярную, жировую, слизистую и пигментную. Для этих тканей характерно преобладание какого-то определенного типа клеток.

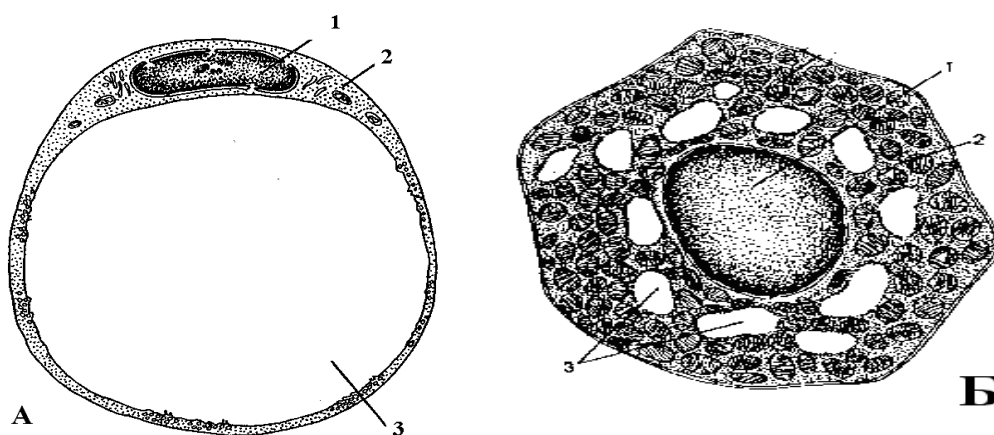
Ретикулярная ткань (*textus connectivus reticularis*) образует основу и создает микроокружение для кроветворных элементов органов кроветворения. Она состоит из ретикулярных клеток (*reticulocytus*) и ретикулярных волокон (*fibra reticularis*). Ретикулярные клетки характеризуются крупным, светлым ядром и отростчатой цитоплазмой. Соприкасаясь своими отростками, они образуют сеть. Переплетающиеся ретикулярные волокна также образуют сеточку. Отсюда и название ткани (*reticulum* - сеточка). В петлях ретикулярной ткани располагаются кроветворные элементы, а также свободные и фиксированные макрофаги (рисунок 4.10).



1 - ретикулярные клетки; 2 - лимфоциты.

Рисунок 4.10 - Ретикулярная ткань в краевом синусе лимфатического узла

Жировая ткань (*textus adiposus*) - это ткань, специфической функцией которой является накопление и обмен липидов. Различают белую жировую ткань и бурую жировую ткань (рисунок 4.11).



А - клетка белой жировой ткани; Б - клетка бурой жировой ткани;

1 - ядро, 2 - митохондрии, 3 - жировые капли.

Рисунок 4.11 - Схема строения клеток жировых тканей (белой и бурой)

Белая жировая ткань (*textus adiposus albus*) располагается под кожей, в сальнике, брыжейке, ретроперитонеально и в других жировых депо. Жир из большей части белой жировой ткани легко мобилизуется при голодании и используется для покрытия энергетических затрат организма. Однако жир белой ткани глазниц, ладоней и подошв сохраняется и при голодании, так как жировая ткань этих локализаций выполняет в основном опорную функцию. Белая жировая ткань состоит из белых, однокапельных жировых клеток - адипоцитов (*adipocytus uniguttularis*). Уплотненное ядро таких клеток оттеснено на периферию, цитоплазма образует тонкий ободок и составляет примерно 1/40 часть общего объема клетки, все же остальное занято одной большой каплей жира. Возле ядра располагается маленький комплекс Гольджи. В ободке цитоплазмы встречаются отдельные митохондрии, маленькие профили гранулярной эндоплазматической сети, немногочисленные рибосомы и мелкие пузырьки, возможно представляющие собой элементы гранулярной эндоплазматической сети. Белая жировая ткань образует дольки, разделенные прослойками волокнистой соединительной ткани. Каждая жировая клетка в дольке окружена сетью ретикулярных волокон, а также сетью кровеносных и лимфатических капилляров. Между жировыми клетками встречаются также фибробласты и тучные клетки.

Бурая жировая ткань (*textus adiposus fuscus*) встречается у новорожденных и у животных, впадающих в зимнюю спячку (летучая мышь), между лопатками, за грудиной, вдоль позвоночника и в воротах почек. Функция бурой жировой ткани - участие в терморегуляции, в частности, в повышении температуры тела до нормального уровня в момент пробуждения у животных, впадающих в зимнюю спячку. Красно-коричневый цвет бурой жировой ткани зависит от присутствия в ее клетках большого количества железосодержащих пигментов - цитохромов митохондрий. Главной клеткой бурой жировой ткани является многокапельная жировая клетка – многокапельный адипоцит (*adipocytus multiguttularis*). Многокапельные жировые клетки мельче, чем клетки белой жировой ткани. Они имеют полигональную форму. Их цитоплазма заполнена многочисленными мелкими каплями жира. Ядро округлое, лежит эксцентрично, но не прижато к

плазмолемме. В цитоплазме присутствует маленький комплекс Гольджи и многочисленные сферические митохондрии, богатые кристами. В связи с тем, что главная функция бурой жировой ткани - теплопродукция, окисление в митохондриях многокапельных адипоцитов не сопряжено с фосфорилированием, и освобождающаяся при окислении энергия выделяется в виде тепла, а на внутренней мембране митохондрий значительно меньше субъединиц, чем в адипоцитах белой жировой ткани. Как известно, в митохондриальных субъединицах (элементарных частицах) локализованы ферменты фосфорилирования. Окислительная способность бурой жировой ткани примерно в 20 раз выше, чем белой.

Слизистая соединительная ткань (*textus connectivus mucosus*) представляет собой эмбриональную форму рыхлой соединительной ткани. Во внутриутробном периоде она встречается во многих органах, особенно под кожей. Классическим примером слизистой, или студенистой, соединительной ткани является «вартонов студень» пупочного канатика.

Слизистая ткань состоит из больших, бледно окрашивающихся, отростчатых клеток, нередко соприкасающихся своими отростками, и желеобразного межклеточного вещества. Межклеточное вещество состоит из аморфного вещества, богатого гиалуроновой кислотой, и немногочисленных тонких коллагеновых фибрилл. Число коллагеновых фибрилл в студенистой ткани тела плода постепенно увеличивается, и студенистая ткань замещается волокнистой соединительной тканью, свойственной взрослому организму.

Пигментная соединительная ткань (*textus connectivus pigmentosus*) представляет собой рыхлую волокнистую соединительную ткань содержащую большое количество пигментных клеток (*cellula pigmentosus*). Примером такой ткани является ткань радужной и сосудистой оболочек глаза.

Кровь и лимфа являются особыми разновидностями тканей мезенхимального происхождения, образующими внутреннюю среду организма (вместе с рыхлой неоформленной соединительной тканью). Они имеют жидкую консистенцию и состоят из двух основных компонентов: плазмы (межклеточного вещества) и взвешенных в ней форменных элементов.

Основными функциями крови являются:

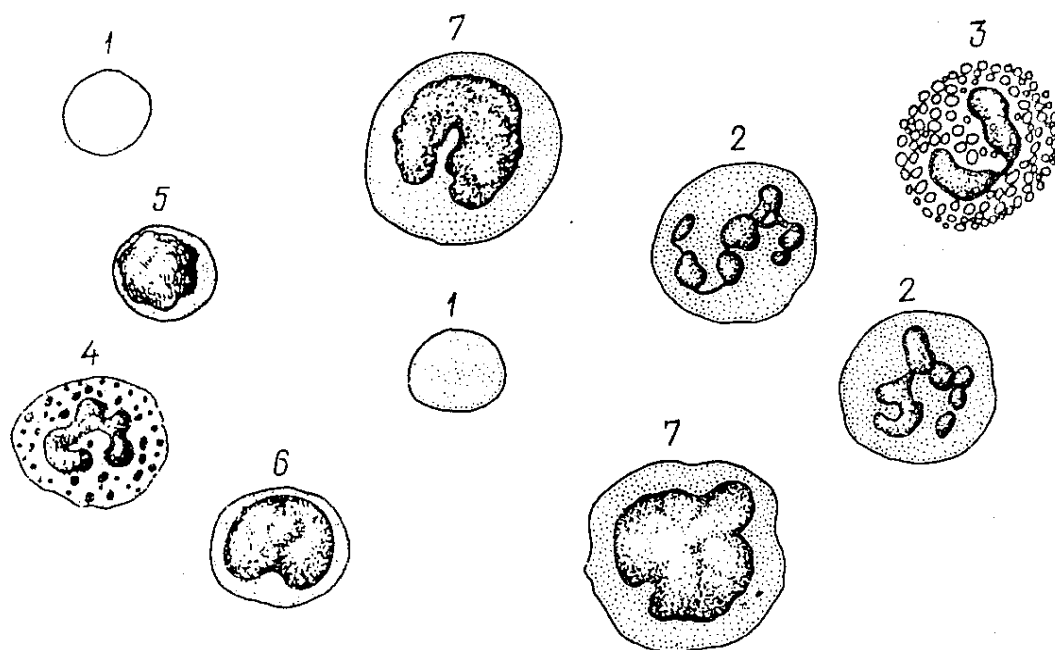
1) транспортная - перенос кислорода от легких к тканям и углекислоты от тканей к легким (дыхательная функция), доставка питательных веществ от места их поступления к месту их усвоения (трофическая) и транспортировка гормонов и ферментов от места их выработки к местам их активного действия;

2) гомеостатическая - кровь участвует в поддержании постоянства внутренней среды организма;

3) защитная - кровь обеспечивает гуморальный и клеточный иммунитет, фагоцитоз.

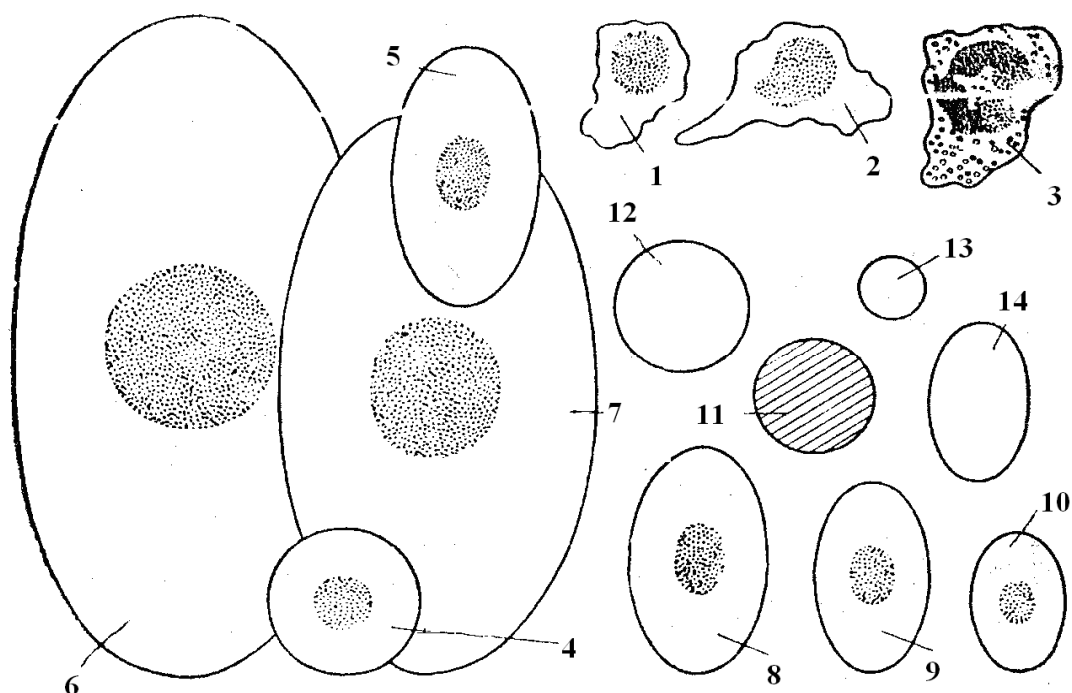
Плазма крови представляет собой жидкость, содержащую от 90 % до 93 % воды и от 7 % до 10 % сухого вещества, в котором имеется от 6,6 % до 8,5 % белков и от 1,5 % до 3,5 % органических и минеральных соединений.

К форменным элементам крови (клеткам крови) относят эритроциты, лейкоциты, кровяные пластинки (тромбоциты) (рисунки 4.12, 4.13, таблицы 4.1, 4.2).



1 - эритроциты; 2 - нейтрофилы; 3 - эозинофил; 4 - базофил; 5 - малый лимфоцит;
6 – средний лимфоцит; 7 - моноциты.

Рисунок 4.12 - Клетки крови животных при световой микроскопии



Белые кровяные клетки: 1 - малый лимфоцит, 2 - большой лимфоцит, 3 – гранулоцит. Красные кровяные клетки (эритроциты): 4 - миноги, 5 - ската, 6 - протей, 7 - саламандры, 8 - лягушки, 9 - страуса, 10 - колибри, 11 - человека, 12 – слона, 13 – карликовой кабарги, 14 – верблюда.

Рисунок 4.13 - Форма и размеры кровяных клеток млекопитающих и других позвоночных

Таблица 4.1 - Количество эритроцитов и лейкоцитов крови здоровых животных

Животные	Эритроциты, млн/мкл	Лейкоциты, тыс/мкл
Крупный рогатый скот	5,0 – 7,5	4,5 – 12,0
Овцы	7,0 – 12,0	6,0 – 14,0
Козы	12,0 – 17,0	6,0 – 12,0
Свиньи	6,0 – 7,5	8,0 – 16,0
Лошади	6,0 – 9,0	7,0 – 12,0
Куры	3,0 – 4,0	20,0 – 40,0
Собаки	5,8 – 8,4	8,5 – 10,5
Кошки	6,6 – 9,4	10,0 – 15,0

Таблица 4.2 - Лейкограмма крови у здоровых животных, %

Животные	Базо- филы	Эозино- филы	Нейтрофилы			Лимфо- циты	Моно- циты
			юные	Палочко- ядерные	сегменто- ядерные		
Крупный рогатый скот	0,0 - 2,0	3 - 8	0 - 1	2 - 5	20 - 35	40 - 75	2 - 7
Лошади	0,0 - 1,0	2 - 6	0 - 0,5	3 - 6	45 - 62	25 - 44	2 - 4
Свиньи	0,3 - 0,8	4 - 12	0 - 2	3 - 6	25 - 35	40 - 50	2 - 5
Овцы	0,0 - 1,0	1 - 4	0 - 2	2 - 4	40 - 48	40 - 50	2 - 6
Козы	0,0 - 2,0	2 - 8	1 - 4	5 - 20	20 - 40	40 - 70	2 - 5
Собаки	0,0 - 1,0	2,5 - 9,5	-	1 - 6	43 - 72	21 - 40	1 - 5
Кошки	0,0 - 1,0	2 - 8	0 - 1	3 - 9	40 - 45	36 - 51	1 - 5

Эритроциты (erythrocytus) - безъядерные клетки, не способные к делению. Количество эритроцитов в 1 мкл у взрослых мужчин - от 3,9 до 5,5 млн, у женщин - от 3,7 до 4,9 млн. Основная функция эритроцитов дыхательная. Большинство эритроцитов имеет форму двояковогнутого диска (дискоциты), часть - сферическую (сфероциты) или отросчатую (эхиноциты). Форма диска обеспечивает наибольшую поверхность контакта с плазмой. Значительная вариабельность форм эритроцитов называется пойкилоцитозом. Диаметр большинства эритроцитов (нормоцитов - normocytus) колеблется от 7,16 до 7,98 мкм, микроцитов (microcytus) - 6 мкм и меньше, макроцитов (macrocytus) - свыше 8,5 мкм. Повышенная вариабельность размеров эритроцитов носит название анизоцитоз. Большинство зрелых эритроцитов оксифильны (окрашиваются эозином в розовый цвет), однако около 1% молодых эритроцитов являются полихроматофильными, т. е. красятся кислыми и основными красками. В результате суправитального окрашивания бриллиант-крезиловым синим в их цитоплазме выявляется синяя сеточка. Поэтому эти клетки называются также геморетикулоцитами (haemoreticulocytus).

Лейкоциты (leucocytus). У взрослого человека в 1 мкл насчитывается 3800 - 9000 лейкоцитов. Увеличение числа лейкоцитов в крови называется лейкоцитозом, а снижение - лейкопенией. Все лейкоциты являются ядерными формами клеток, способными к активному перемещению.

Зернистые лейкоциты характеризуются наличием сегментированного ядра и специфической зернистости в цитоплазме, незернистые лейкоциты - несегментированным ядром и отсутствием специфических гранул в цитоплазме. В группе зернистых лейкоцитов по окрашиванию их цитоплазматических гранул различают ацидофильные (эозинофильные), гранулоциты (гранулы окрашиваются эозином в ярко-розовый цвет), базофильные (гранулы окрашиваются основными красками в темно-синий или фиолетовый цвет) и нейтрофильные (содержат очень мелкую зернистость розовато-фиолетового цвета, т. е. они окрашиваются кислыми и основными красителями). Все зернистые лейкоциты, особенно нейтрофилы, способны к фагоцитозу. Нейтрофилы активно участвуют в остром воспалении, развивающемся в ответ на любое повреждение. Эозинофилы и базофилы кроме того принимают участие в аллергических реакциях, при этом число эозинофилов в крови повышается. К группе незернистых лейкоцитов относят лимфоциты и моноциты.

Нейтрофильные гранулоциты (*granulocytus neutrophilicus*) составляют от 65 % до 75 % от общего количества лейкоцитов. Среди нейтрофильных лейкоцитов различают сегментоядерные, палочкоядерные и юные формы. Подавляющую часть лейкоцитов составляют сегментоядерные нейтрофилы от 60 % до 65 %. Их диаметр в мазке крови равен от 9 до 12 мкм. Ядра зрелых нейтрофилов состоят из 2 - 5 сегментов, связанных перемычкой. Ядерные сегменты содержат компактный хроматин (гетерохроматин). От одного из сегментов ядра нейтрофила может отходить небольшой вырост, имеющий у женщин форму барабанной палочки - это тельце полового хроматина. Характерной чертой цитоплазмы являются многочисленные мелкие гранулы. В нейтрофилах различают два типа гранул: специфические (вторичные гранулы), составляющие большую часть, и азурофильные, неспецифические (первичные гранулы). Первичные гранулы являются лизосомами.

Палочкоядерные нейтрофильные гранулоциты составляют от 3 % до 5 %. Ядра этих клеток имеют вид изогнутой палочки или буквы S. Юные нейтрофильные гранулоциты содержат бобовидное ядро. В крови они встречаются редко от 0 % до 0,5 %. В лейкоцитарной формуле слева записывают число юных

нейтрофилов, правее - палочкоядерных и еще правее - сегментоядерных. Поэтому увеличение числа молодых форм нейтрофильных гранулоцитов называют «сдвигом влево». Он свидетельствует об усилении кроветворения, что нередко наблюдается при наличии в организме воспалительного процесса, когда из красного костного мозга выходят молодые формы нейтрофильных гранулоцитов. Функция нейтрофильных гранулоцитов защитная – фагоцитоз бактерий.

Эозинофильные гранулоциты - эозинофилы (*granulocytus eosinophilus*) составляют от 1 % до 5 % от общего числа лейкоцитов. Их диаметр от 12 до 14 мкм.

Ядра эозинофилов имеют, как правило, два сегмента, иногда больше. В цитоплазме содержатся специфические гранулы округлой, овальной или полигональной формы. Оксифильность гранул обусловлена наличием в них основного белка, богатого аргинином. Характерной особенностью ультраструктуры специфических гранул эозинофилов является присутствие кристаллов. У человека в одной грануле может быть один или несколько кристаллов и форма их различна. У кошки эозинофильная гранула содержит один кристалл цилиндрической формы, имеющий пластинчатую структуру. Кроме того, в эозинофилах имеются мелкие округлые неспецифические гранулы (азурофильные), представляющие собой лизосомы и содержащие кислую фосфатазу. Функция эозинофилов - участие в аллергических реакциях.

Базофильные гранулоциты - базофилы (*granulocytus basophilicus*) составляют в крови человека от 0 % до 1 % от общего числа лейкоцитов, имеют диаметр от 11 до 12 мкм. Ядра базофилов слабодольчатые, окрашиваются слабее, чем ядра эозинофилов и нейтрофилов. Цитоплазма заполнена большим количеством крупных гранул, имеющих метахроматическую окраску. Метахромазией называется способность структур изменять цвет красителя. Так, при окрашивании толуидиновым синим гранулы базофилов приобретают красно-фиолетовый цвет.

В клинических исследованиях большую роль играет анализ крови. Анализируют химический состав крови, определяют количество эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина, резистентность эритроцитов, быстроту их оседания – скорость оседания эритроцитов (СОЭ) и др. У здорового человека или животного

форменные элементы находятся в определенных количественных соотношениях, которые принято называть гемограммой, или формулой крови. Важное значение для характеристики состояния организма имеет так называемый дифференциальный подсчет лейкоцитов. Определенные процентные соотношения лейкоцитов называют лейкоцитарной формулой (рисунок 4.14).

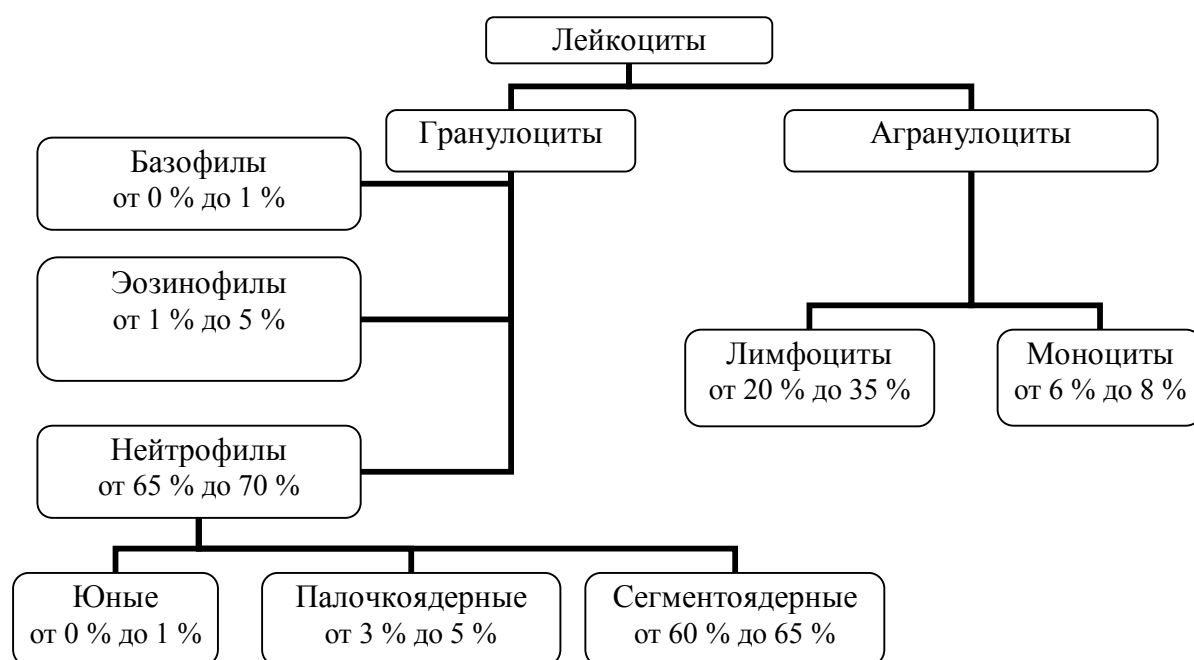


Рисунок 4.14 - Лейкоцитарная формула человека в норме

Гемоцитопозз (кроветворение). Образование клеток крови называется гемоцитопоззом. Существует эмбриональное и постэмбриональное кроветворение.

Эмбриональное кроветворение - это процесс образования крови как ткани. Оно начинается со второй недели внутриутробного развития в стенке желточного мешка, где из мезенхимы обособляются кровяные островки, в центре которых образуются стволовые клетки крови. Периферические клетки кровяных островков вытягиваются, соединяются друг с другом и образуют эндотелиальную выстилку кровеносных сосудов. Кроветворение осуществляется интраваскулярно, при этом образуются первичные эритроциты - мегалоциты (мегалобластическое кроветворение). На 5-й неделе внутриутробного развития кроветворение начинается в печени, где образуются эритроциты, зернистые лейкоциты, мегакарициты. К

концу внутриутробного развития кроветворение в печени прекращается. На 2-м месяце внутриутробного развития происходит закладка красного костного мозга - центрального органа гемопоэза, в котором осуществляется универсальный гемопоэз, т.е. образуются все клетки крови. Кроме того, красный костный мозг обеспечивает стволовыми клетками тимус и другие гемопоэтические органы. На 7 - 8-й неделе начинается образование гранулоцитов, эритроцитов, тромбоцитов, моноцитов, В-лимфоцитов в костном мозге, Т-лимфоцитоз в тимусе. Затем процессы кроветворения начинаются в селезенке и лимфатических узлах.

Селезенка у плода является универсальным органом кроветворения, так как в ней кроме лимфоцитов формируются эритроциты, гранулоциты и тромбоциты. Позднее эритропоэтический, гранулопоэтический и тромбопоэтический ростки затухают, и в постнатальном периоде (после рождения) селезенка и лимфатические узлы производят только лимфоциты.

Постэмбриональное кроветворение совершается в миелоидной ткани костного мозга и лимфоидной ткани тимуса, селезенки, лимфатических узлов и лимфатических узелков и является физиологической регенерацией крови, т.е. компенсирует естественную убыль клеток в результате их старения и разрушения. В миелоидной ткани происходит образование эритроцитов, гранулоцитов, моноцитов, кровяных пластинок. В лимфоидной ткани развиваются лимфоциты.

Гемопоэтические элементы развиваются из полипотентных стволовых и полустволовых клеток крови, которые дифференцируются в унипотентные стволовые клетки, дающие начало определенному виду форменных элементов крови по следующей схеме (рисунок 4.15).

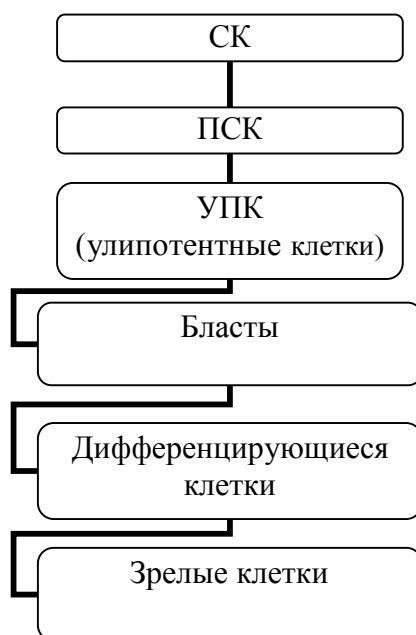


Рисунок 4.15 – Схема гемопоэза.

Стволовые клетки крови (СКК) являются полипотентными предшественниками всех видов клеток крови и относятся к самоподдерживающейся популяции клеток. Свою роль в поддержании численности популяции всех клеток крови они могут выполнять благодаря трем присущим им качествам:

- 1) способность делиться в течение всей жизни организма;
- 2) способность к дифференцировке;
- 3) полипотентность, т.е. возможность превращения в любой росток клеток крови.

Стволовые клетки делятся редко, и их число в кроветворных тканях невелико. Стволовые клетки могут мигрировать из костного мозга в кровь и далее в другие кроветворные органы. Дифференцировка стволовых клеток в полустволовые осуществляется под действием гемопоэтических факторов - эритропоэтинов, гранулопоэтинов, лимфопоэтинов и тромбопоэтинов. Полустволовые клетки являются частично детерминированными клетками, т.е. клетками, путь дифференцировки которых отчасти определен. Сводные данные о дифференцировке всех форменных элементов крови приводятся по следующей схеме (рисунок 4.16).

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ КРОВЕТВОРЕНИЕ

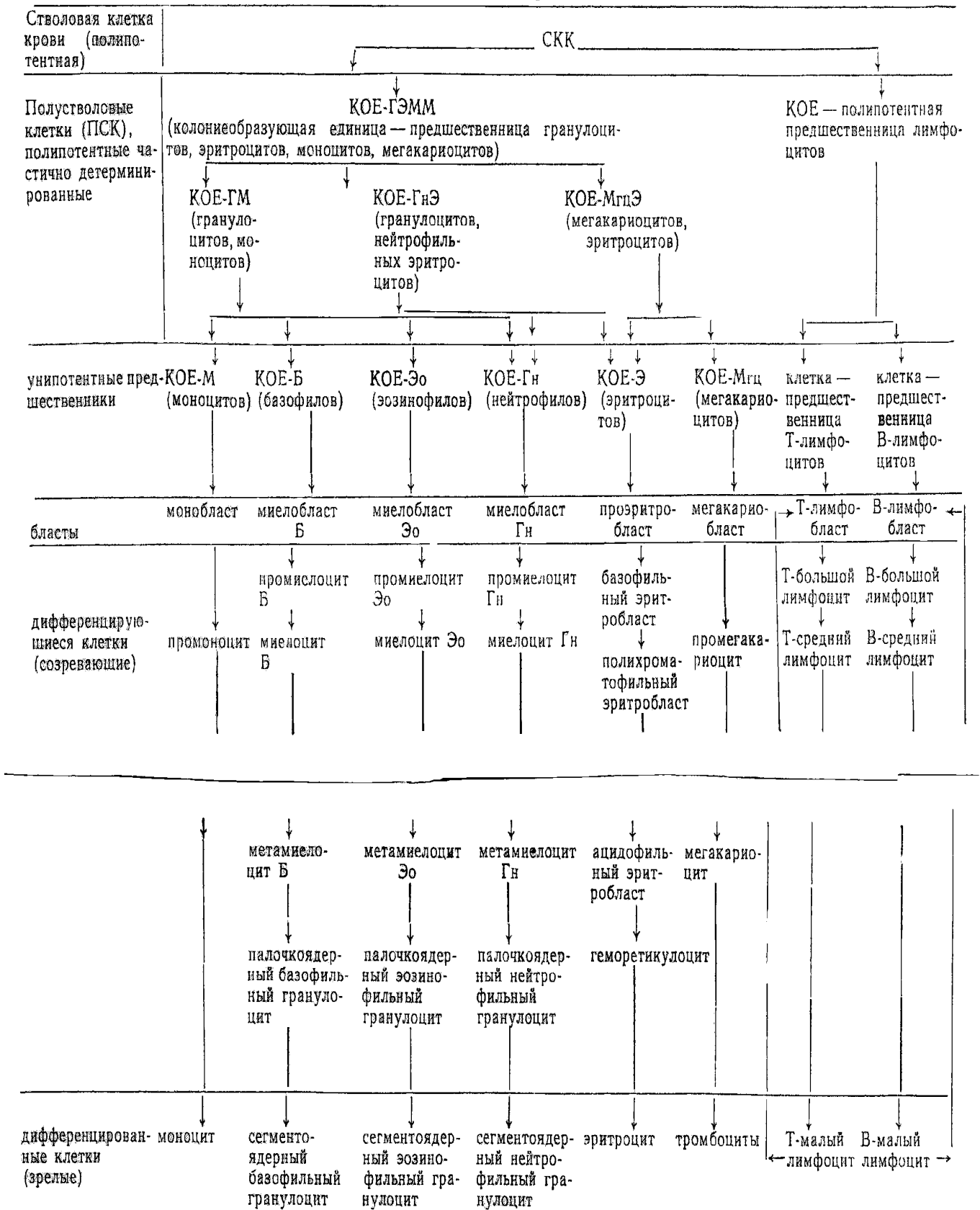


Рисунок 4.16 — Схема постэмбрионального кроветворения

Эритропоэз (erythropoiesis) протекает в красном костном мозге по следующей схеме (рисунок 4.17).

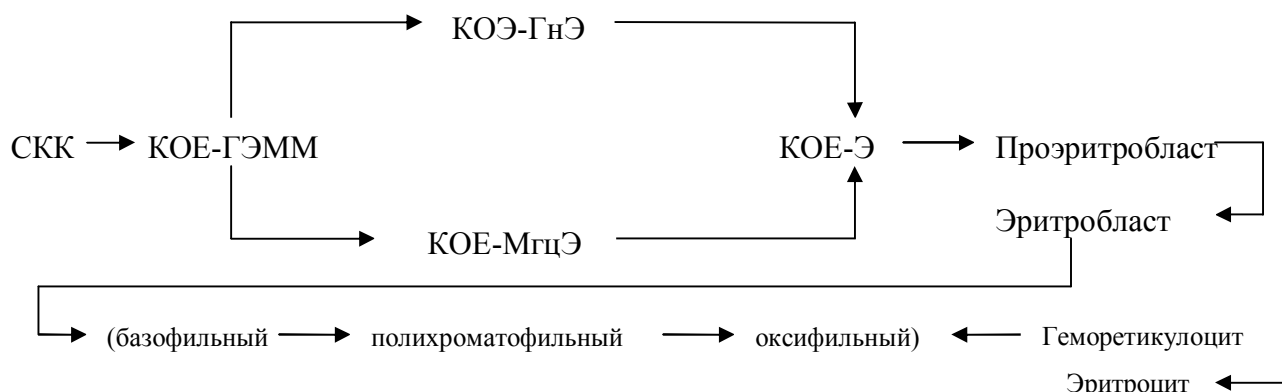


Рисунок 4.17 – Схема эритропоэза

Сокращение КОЕ означает колониеобразующая единица, КОЕ-ГЭММ - колониеобразующая единица гранулоцитов, эритроцитов, моноцитов, мегакариоцитов; КОЕ-ГнЭ - колониеобразующая единица гранулоцитов нейтрофильных и эритроцитов; КОЕ-МгцЭ - колониеобразующая единица мегакариоцитов и эритроцитов. Название «колониеобразующая единица» возникло в результате того, что из каждой такой клетки в селезенке облученной мыши или *in vitro* может вырасти колония клеток, состоящая из дифференцирующихся и зрелых клеток соответствующего вида, например, из КОЕ-ГнЭ вырастут дифференцирующиеся и зрелые нейтрофильные гранулоциты и эритроциты.

В процессе дифференцировки эритроцитов ядра их уменьшаются, и хроматин конденсируется, а затем ядро выталкивается из клетки. Клетка уменьшается в размерах, снижается базофилия цитоплазмы в связи с уменьшением содержания РНК, происходит накопление гемоглобина, что вызывает оксифилию клетки.

Проэритробласт - клетка округлой формы, имеющая крупное круглое или овальное ядро с диспергированным хроматином, содержащее 2 - 3 ядрышка. Цитоплазма имеет слабобазофильную окраску. На ультрамикроскопическом уровне в цитоплазме выявляются гранулярная эндоплазматическая сеть, мелкие митохондрии, слабо развитый комплекс Гольджи, небольшое количество

пиноцитозных пузырьков, содержащих гранулы ферритина.

Базофильный эритробласт отличается меньшими размерами, более плотным и темно окрашенным ядром, отсутствием ядрышек и резко выраженной базофилией цитоплазмы. Электронно микроскопически в клетке выявляется большое количество рибосом и полисом, распределенных по всей цитоплазме.

Полихроматофильный эритробласт имеет плотное ядро с крупными глыбками хроматина и цитоплазму, окрашивающуюся как основными, так и кислыми красителями благодаря накоплению в цитоплазме гемоглобина и снижению количества рибосом и полирибосом. В результате получается сероватая окраска цитоплазмы.

Оксифильный эритробласт окрашивается только кислыми красками и имеет розовую окраску цитоплазмы. Ядро пикнотизировано, расположено эксцентрично. Большая часть цитоплазмы заполнена гемоглобином. Митохондрии единичны. На следующей стадии развития происходит отделение ядродержащей части клетки, при этом образуется геморетикулоцит и далее эритроцит.

Гранулоцитопоз (granulocytopoiesis) включает следующие этапы (рисунок 4.18).

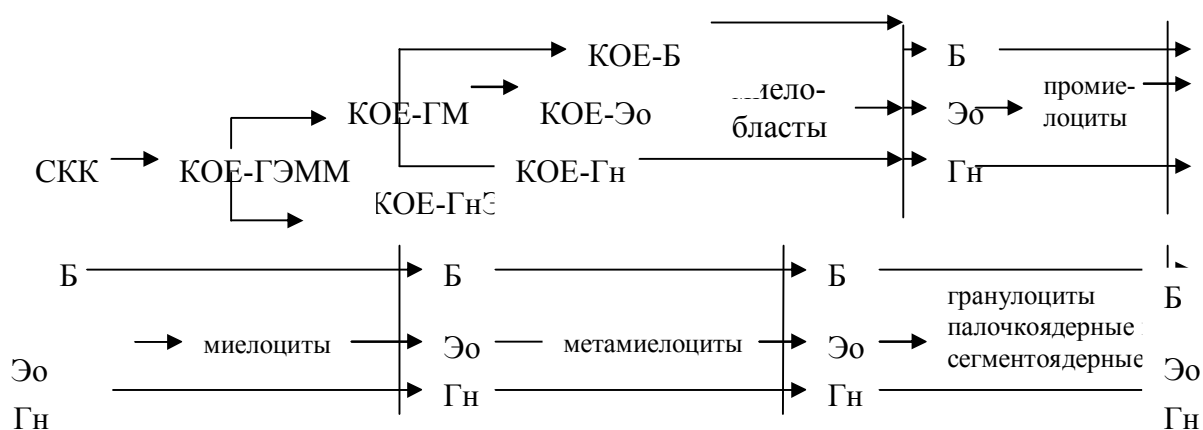


Рисунок 4.18 – Этапы гранулоцитопоза

Сокращение КOE-ГМ означает колониеобразующая единица гранулоцитов и моноцитов, ГнЭ - гранулоцитов нейтрофильных и эритроцитов, КOE-Б - колониеобразующая единица базофилов, КOE-Эо - эозинофилов, КOE-Гн -

гранулоцитов нейтрофильных.

Миелобласты имеют диаметр около 10 мкм. Содержат крупное ядро с мелкодиспергированным хроматином, хорошо выражено ядрышко. Цитоплазма бедна клеточными органеллами, комплекс Гольджи наблюдается редко. Канальцы гранулярной эндоплазматической сети малочисленные, митохондрии мелкие.

Промиелоциты имеют ядро овальной формы, хроматин конденсируется на периферии. В цитоплазме много расширенных канальцев гранулярной и агранулярной эндоплазматической сети, возрастает количество вакуолей, формируется комплекс Гольджи, увеличивается количество митохондрий. Образуются гранулы умеренной электронной плотности, они соответствуют азурофильным гранулам на светооптическом уровне. Второй этап дифференцировки характеризуется появлением вторичных (специфических) гранул в цитоплазме.

Миелоциты (нейтрофильные, эозинофильные, базофильные) имеют округлое ядро, располагающееся эксцентрично, в цитоплазме постепенно накапливаются вторичные нейтрофильные гранулы. В электронном микроскопе в цитоплазме виден хорошо развитый комплекс Гольджи, большое количество расширенных канальцев гранулярной эндоплазматической сети, митохондрий мало.

Метамиелоциты характеризуются бобовидными ядрами. В их цитоплазме отмечается содержание большого количества специфических гранул. Органеллы на этих стадиях развиты еще достаточно хорошо.

Палочкоядерные гранулоциты содержат узкое ядро подковообразной или S-образной формы. Хроматин образует компактные глыбки по периферии ядра. В зрелых клетках ядро сегментируется, поэтому они называются сегментоядерными. Количество органелл значительно уменьшается. Количество специфической зернистости возрастает до 80 – 90 % объема цитоплазмы.

Тромбоцитопоэз (thrombocytopoiesis) включает следующие стадии:

СКК → КОЕ-ГЭММ → КОЕ-МгцЭ → мегакариобласт → промегакариоцит → мегакариоцит → тромбоцит.

КОЕ-ГЭММ – это колониеобразующая единица гранулоцитов, эритроцитов, моноцитов, мегакариоцитов, КОЕ-МгцЭ – колониеобразующая единица

мегакариоцитов и эритроцитов, КОЕ-Мгц - колониеобразующая единица мегакариоцитов.

Мегакариобласт - крупная клетка диаметром от 15 до 25 мкм, имеющая 1 - 2 ядра с дисперсным хроматином и базофильную цитоплазму. Далее начинается серия эндомитозов, и возникают полиплоидные клетки.

Промегакариоцит имеет тетраплоидный или октаплоидный набор хромосом. Диаметр клетки от 30 до 45 мкм. Ядро неправильной формы. В цитоплазме присутствуют митохондрии, агранулярная эндоплазматическая сеть, немного рибосом. При последующей дифференцировке объем цитоплазмы возрастает, а базофилия уменьшается.

Плоидность мегакариоцита возрастает до 32 - 64*n*. Размер клетки - до 50 - 70 мкм и более. Более ранней формой мегакариоцита является базофильный мегакариоцит, который называют так же резервным. Он характеризуется наличием трех четко выраженных зон. Наружная зона гомогенная, содержит вакуоли, рибосомы. Во внутренней зоне локализуются развитый комплекс Гольджи, небольшое количество канальцев эндоплазматической сети, митохондрии. В промежуточной зоне имеется множество гранул и пузырьков. В активированном мегакариоците, продуцирующем кровяные пластинки, в наружной зоне появляются гранулы, которые собираются в группы. Пузырьки располагаются рядами между группами гранул, сливаются, образуя параллельные мембраны, которые ограничивают узкие щели. Вдоль этих щелей происходит фрагментация цитоплазмы и отделение пластинок.

Моноцитопоэз (monocytopoiesis) протекает по следующей схеме:

СКК → КОЕ-ГЭММ → КОЕ-ГМ → КОЕ-М → монобласт → промоноцит → моноцит;

где КОЕ-ГМ — это колониеобразующая единица гранулоцитов и моноцитов;

КОЕ-М - колониеобразующая единица моноцитов.

Размер промоноцита от 10 до 18 мкм. Ядро имеет вдавления. Многочисленные канальцы зернистой эндоплазматической сети. Хорошо развит комплекс Гольджи, в его зоне формируются азурофильные гранулы.

Лимфоцитопоэз (lymphocytopoiesis) проходит следующие стадии:

СКК → ПСК → унипотентный предшественник лимфоцита - лимфобласт → большой лимфоцит → средний лимфоцит → малый лимфоцит (рисунок 4.19).



Рисунок 4.19 - Лимфоцитопоэз и иммуноцитопоэз

Хрящевые и костные ткани (скелетные ткани) образуют группу скелетных тканей, выполняющих в организме главным образом опорную и механическую функции, а также принимающих участие в минеральном обмене.

Хрящевые ткани (textus cartilagineus) состоят из клеток (хондроцитов, хондробластов, хондрокластов) и межклеточного вещества. В межклеточном веществе хряща находятся органические вещества, при этом от 50 % до 70 % его сухой массы составляет коллаген (в основном коллаген II типа). Органические вещества представлены также гликозаминогликанами (хондроитин-4- и хондроитин-6-сульфаты, гиалуроновая кислота), протеогликанами, липидами.

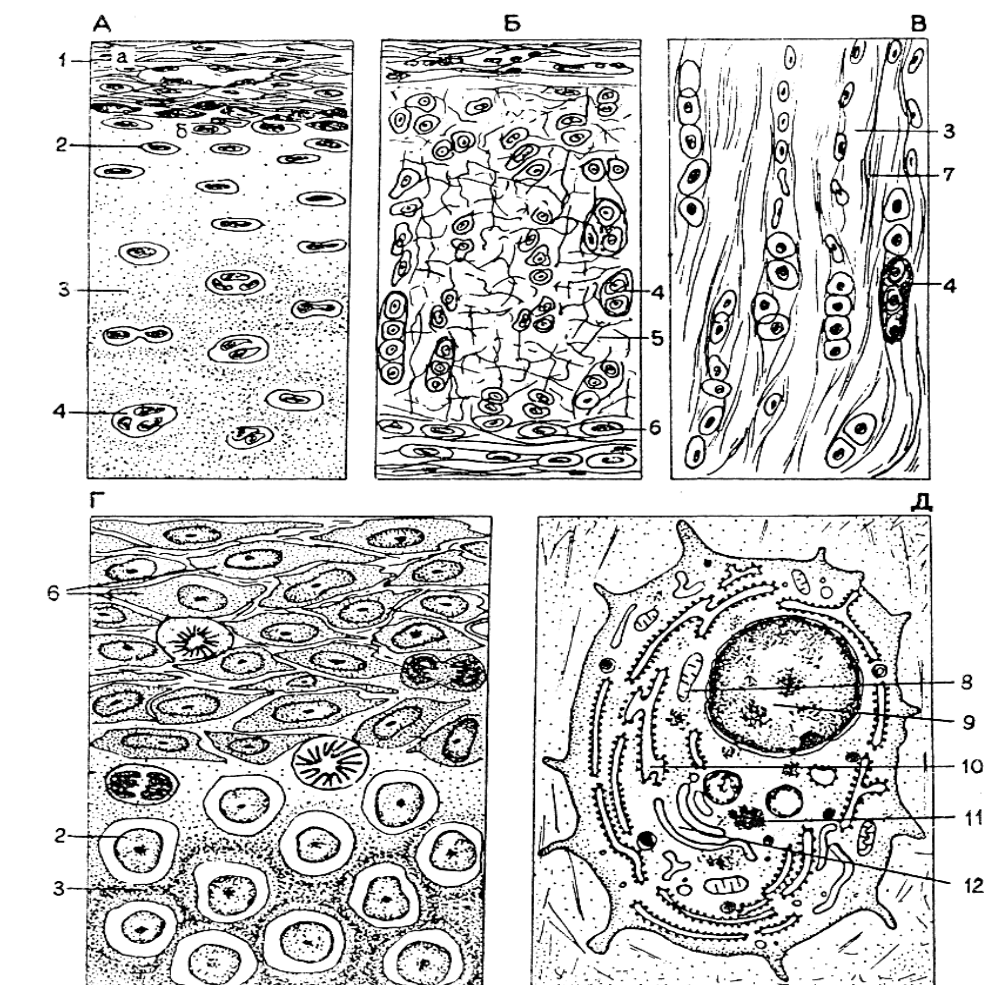
Сульфатированные гликозаминогликаны (хондроитин-4- и хондроитин-6-сульфаты, кератосульфаты) соединяются с белками, образуя протеоглики. Тканевая жидкость составляет 75 % хряща и играет большую роль в поддержании жизнеспособности хондроцитов. Хрящевая ткань не содержит кровеносных сосудов, а питание ее осуществляется диффузно из надхрящницы. Надхрящницей (perichondrium) называется слой соединительной ткани, покрывающий поверхность хряща. В надхрящнице выделяют два слоя: наружный - фиброзный (stratum fibrosum), состоящий из плотной волокнистой соединительной ткани и содержащий сосуды, и внутренний - хондрогенный (stratum chondrogenicum), содержащий хондробласты.

Клетки хрящевой ткани. Хондроциты (chondrocyti) - основной вид клеток хрящевой ткани, они расположены в особых полостях - лакунах (lacuna cartilaginea) в межклеточном веществе поодиночке или группами. Слой межклеточного вещества, прилежащий к клеточной полости и образующий ее стенку, называют капсулой хрящевой клетки. Группы клеток, произошедших из одной клетки, называют изогенными (isos - равный, одинаковый, genesis - происхождение). Первоначально они лежат в одной лакуне, затем между ними формируется межклеточное вещество, и у каждой клетки изогенной группы появляется своя капсула. Рост хряща за счет деления хондроцитов и накопления вокруг них и между ними матрикса называется интерстициальным ростом.

Хондробласты (chondroblastocytus) - молодые клетки, располагающиеся в глубоком слое надхрящницы. В растущем хряще они имеют базофильную цитоплазму, развитые гранулярную эндоплазматическую сеть и комплекс Гольджи. Эти клетки вырабатывают межклеточное вещество хряща и превращаются в хондроциты. С их помощью осуществляется периферический (аппозиционный) рост хряща. У взрослых людей хондробласты сохраняют способность к размножению и дифференцировке, но находятся в неактивном состоянии. Тогда они имеют вытянутое ядро с очень компактным хроматином и небольшое количество бледно окрашивающейся цитоплазмы.

Существуют три типа хрящевой ткани, отличающихся друг от друга главным

образом строением межклеточного вещества: гиалиновый хрящ, эластический и волокнистый (рисунок 4.20).



А - гиалиновый хрящ; Б - эластический хрящ; В - волокнистый хрящ; Г - гистогенез хрящевой ткани; Д - ультрамикроскопическое строение хондроцита:

1 - надхрящница (а - волокнистый слой, б - клеточный слой), 2 - молодые хрящевые клетки, 3 - межклеточное вещество, 4 - изогенные группы хрящевых клеток, 5 - эластические волокна, 6 - хондробласт, 7 - коллагеновые волокна, 8 - митохондрия, 9 - ядро, 10 - эндоплазматическая сеть гранулярного типа, 11 - гликоген, 12 - комплекс Гольджи.

Рисунок 4.20 - Строение хрящевых тканей

Гиалиновый хрящ (*cartilage hyalina*) (*hyalos* - стекло), имеет межклеточное вещество, которое на препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином, кажется гомогенным, не содержащим волокон. В действительности в межклеточном веществе гиалинового хряща имеются тонкие коллагеновые волокна, у которых одинаковый показатель преломления с межклеточным веществом и поэтому они не видны на обычных препаратах. Гиалиновый хрящ встречается в местах соединения ребер с грудиной, на суставных поверхностях, в местах соединения эпифиза и метафиза трубчатых костей (до прекращения их роста). Гиалиновый хрящ покрыт надхрящницей, содержащей в основном хондробласты. Под надхрящницей располагаются молодые хондроциты веретенообразной формы. В более глубоких слоях клетки приобретают округлую или овальную форму. Разделившиеся хондробласты не расходятся, а образуют изогенные группы клеток, состоящие из 2 - 4 хондроцитов. Клетки выделяют гликозаминогликаны, которые имеют кислую реакцию и придают участкам межклеточного вещества, окружающим изогенные группы, значительную базофилию. Эти базофильные участки называются территориальным матриксом клеток (*matrix territorialis cellularum*). Участки, удаленные от изогенных групп, отличаются слабой базофилией или даже могут быть слегка оксифильными. Эти участки называются интертерриториальным матриксом (*matrix interterritoralis*).

Эластический хрящ (*cartilage elastica*) встречается в ушной раковине, надгортаннике, рожковидных и клиновидных хрящах гортани. По общему плану строения эластический хрящ схож с гиалиновым. Эластический хрящ обладает большой эластичностью, так как наряду с коллагеновыми волокнами в его межклеточном веществе имеется большое количество эластических волокон.

Волокнистый хрящ (*cartilago fibrosa*) по своему строению занимает промежуточное положение между плотной волокнистой соединительной тканью и хрящевыми тканями и расположен он часто в местах перехода в сухожилие, кроме того, из волокнистого хряща построены симфизы лобковых костей и межпозвоночные диски. В межклеточном веществе волокнистого хряща гораздо больше коллагеновых волокон, чем в межклеточном веществе гиалинового. Волокна

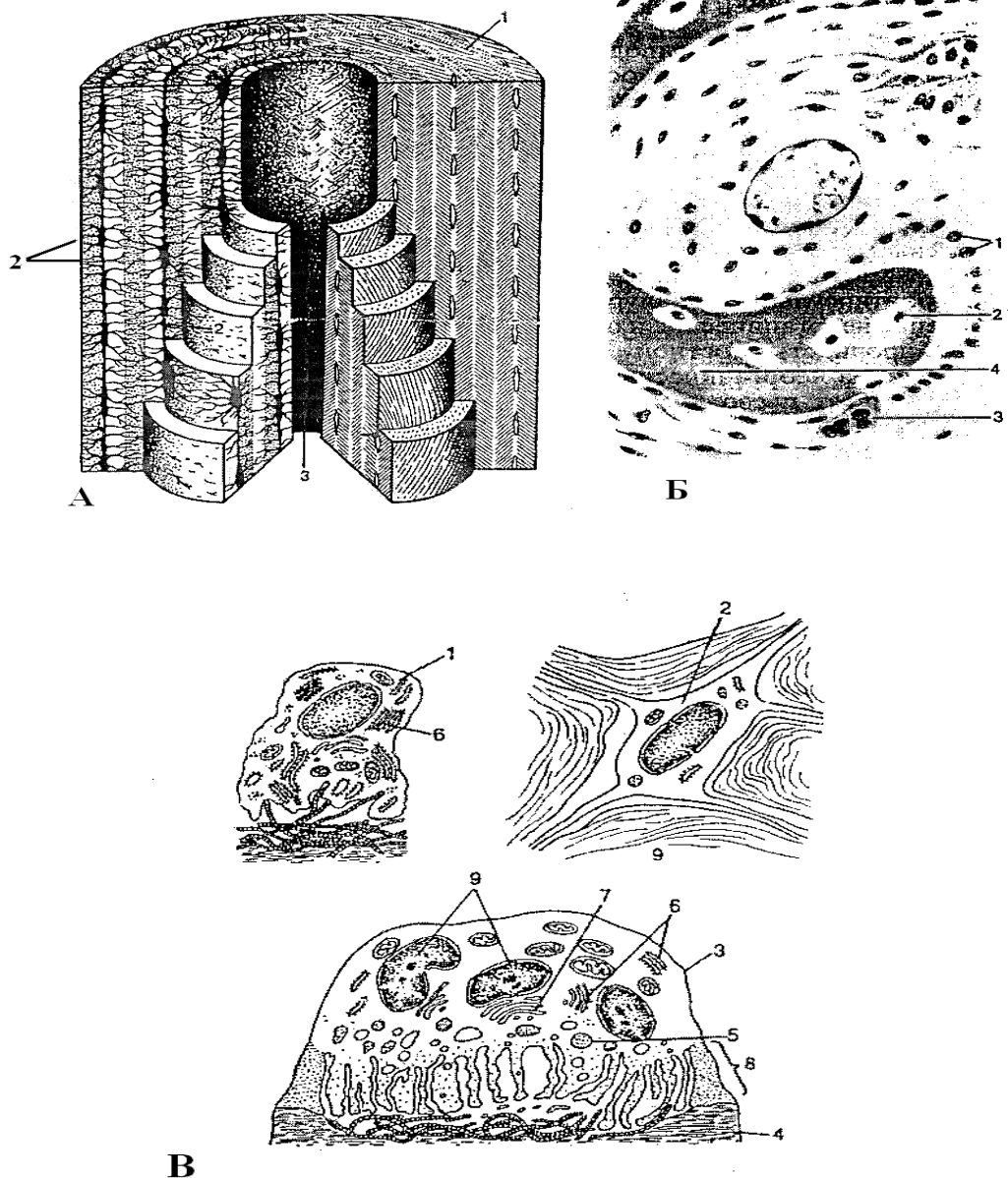
лежат толстыми пучками и поэтому видны на препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином. Между волокнами рядами лежат хондроциты в хрящевых лакунах и окруженные капсулами.

Костные ткани (textus osseus) являются разновидностью соединительной ткани и состоят из клеток и межклеточного вещества. В состав межклеточного вещества входит около 70 % неорганических соединений (соли кальция, преимущественно в виде гидроксиапатитов, фосфаты и др.). Органические вещества представлены в основном коллагеновыми белками. Органические и неорганические вещества в сочетании друг с другом придают костной ткани большую прочность. Различают три вида костной ткани: грубоволокнистую, или первичную (os reticulofibrosum, primarium), и пластинчатую, или вторичную (os lamellosum, secundarium), и дентин (dentinum) (рисунок 4.21).

Грубоволокнистая костная ткань характеризуется относительно большим количеством клеточных элементов и беспорядочным расположением волокон. Грубоволокнистая кость – это эмбриональная костная ткань, формирующаяся при любом способе развития кости и замещающаяся впоследствии зрелой (пластинчатой) костной тканью.

Пластинчатая костная ткань отличается тем, что ее основным структурным компонентом является костная пластинка (lamella ossea). Она состоит из клеток (остеоцитов) и межклеточного вещества, в котором очень мало матрикса, а составляющие его тонкие коллагеновые волокна лежат параллельно друг другу. В соседних пластинках они обычно располагаются под углом 90°. Межклеточное вещество как грубоволокнистой, так и пластинчатой кости минерализовано. Для дентиноидных тканей (у высших животных это дентин зуба) характерно то, что клетки располагаются вне ткани, а через ткань проходят только их отростки.

Клетки костной ткани представлены тремя видами: остеоцитами, остеобластами, остеокластами.



А – Схема остеона: 1 – костные пластинки; 2 – остециты; 3 – канал остеона;
 Б – клетки костной ткани в световом микроскопе (по В.Г. Елисееву и др., 1970);
 В – клетки костной ткани в электронном микроскопе (по Е.А. Шубниковой, с изменением). 1 – остеобласт; 2 – остецит; 3 – остеокласт; 4 – межклеточное вещество; 5 – лизосомы; 6 – эндоплазматическая сеть; 7 – комплекс Гольджи; 8 – гофрированная каемка; 9 – ядра.

Рисунок 4.21 - Пластинчатая костная ткань

Остеоциты (osteocyti) - это основные клетки костной ткани, они имеют отростчатую форму, компактное темноокрашивающееся ядро и слабобазофильную цитоплазму. Остеоциты лежат в костных полостях или лакунах, повторяющих форму клетки. От полостей отходят анастомозирующие друг с другом костные каналы, содержащие отростки остеоцитов. Костные каналы контактируют с периваскулярным пространством, осуществляя обмен веществ между остеоцитом и кровью через тканевую жидкость.

Остеобласты(osteoblasty) - это клетки, образующие костную ткань. Они имеют различную форму: кубическую, пирамидальную, угловатую. Содержат округлое или овальное ядро, располагающееся иногда эксцентрично. В цитоплазме хорошо развиты гранулярная эндоплазматическая сеть, митохондрии, пластинчатый комплекс Гольджи.

Остеокласты (osteoklacyti) - это крупные клетки, содержащие от 3 до нескольких десятков ядер. Функция остеокластов - разрушение обизвествленного хряща и кости.

Остеокласт представляет собой специализированный макрофаг, который образуется путем слияния многих клеток. На стороне, обращенной к кости, остеокласт образует многочисленные цитоплазматические выросты - это гофрированный край остеокласта. В цитоплазме остеокласта очень хорошо развит комплекс Гольджи и присутствуют многочисленные лизосомы. В части цитоплазмы остеокласта, удаленной от кости, сосредоточены митохондрии. Остеокласт способен создавать у своей поверхности кислую среду за счет интенсивного гликолиза. Кислая среда способствует активности протеолитических и других ферментов лизосом, которые секретируются остеокластом. В результате разрушения кости остеокластом в месте его расположения в кости образуется углубление - лакуна.

Питание костной ткани (в отличие от хрящевой, не имеющей сосудов) осуществляется за счет сосудов, идущих от надхрящницы через питающие каналы (canalis nutricius) и центральные каналы (canalis centralis) остеонов.

Регенерация кости осуществляется за счет малодифференцированных клеток надкостницы и эндоста. Эндост (endosteum) представляет собой один слой плоских

клеток, выстилающих полости кости. В надкостнице (periosteum) кроме волокнистой соединительной ткани и сосудов присутствует три вида клеток:

- 1) камбиальные полустоловые клетки - веретеновидные клетки с небольшим объемом цитоплазмы и умеренно развитыми комплексом Гольджи и эндоплазматической сетью;
- 2) проостеобласты - клетки, характеризующиеся высокой пролиферативной активностью и хорошо развитым синтетическим и секреторным аппаратом;
- 3) остеобласты, утратившие способность к размножению.

4.3 Элементы сравнительной гистологии тканей внутренней среды и теория «параллельных рядов» А.А. Заварзина

У всех беспозвоночных животных в тканях внутренней среды (соединительных тканях) присутствуют так называемые незернистые амебоциты - подвижные, способные к фагоцитозу клетки (аналоги лимфоцитов), а также десмобласты - клетки, образующие межклеточное вещество соединительной ткани (аналоги фибробластов). Эритроциты есть не у всех беспозвоночных животных, но обязательны для позвоночных. Когда речь идет о беспозвоночных с незамкнутой кровеносной системой, бывает весьма трудно определить, являются ли те или иные клетки кровяными или соединительнотканными, и, вероятно, правильнее называть их клетками внутренней среды, которая объединяет кровь и соединительную ткань воедино.

В крови аннелид обычно обнаруживаются два типа амебоцитов: базофильные незернистые и зернистые. У полихет есть также эритроциты. В соединительной ткани всех целомических первичноротых содержатся десмобласты (клетки, по своим функциям и строению близкие к фибробластам позвоночных), а также трофоциты, т. е. клетки, содержащие запасные питательные вещества. У аннелид имеются трофоциты, содержащие жировые включения (элеоциты).

Кровяные клетки моллюсков делятся на две резко отличные категории: амебоциты, которые присутствуют у всех представителей типа, и эритроциты, которые встречаются только у некоторых двустворчатых. Эритроциты этих животных имеют гемоглобин и представляют собой довольно крупные овальные ядерные клетки. Обычно же кровяной пигмент моллюсков - гемоцианин находится в растворенном виде. У большинства моллюсков (брюхоногих, двустворчатых) описаны три вида амебоцитов: лимфоидные клетки с узкой каймой базофильной цитоплазмы, крупные макрофаги и амебоциты с эозинофильной зернистостью. Однако у некоторых классов моллюсков найден только один форменный элемент крови - амебоцит (*Mopoplacophora*) или два - лимфоцит и лимфобласт (*Amphyneura*). В соединительной ткани моллюсков кроме десмобластов имеются содержащие гликоген (лангеровы) клетки, выполняющие трофическую функцию.

У насекомых кровь богата амебоцитами двух категорий: незернистыми и зернистыми. Среди последних имеется несколько разновидностей. В соединительной ткани находятся десмобласты, а трофоцитами являются клетки жирового тела, содержащие включения жира и гликогена. У многих беспозвоночных в соединительной ткани встречаются клетки с метахроматичной базофильной зернистостью, похожие на тучные клетки позвоночных.

У разных классов позвоночных животных ткани внутренней среды обладают значительными различиями.

У круглоротых имеются эритроциты, лимфоциты, моноциты и зернистые лейкоциты (с нейтрофильной зернистостью). Существование тромбоцитов у них не доказано. В соединительной ткани круглоротых имеются фибробласты, гистиоциты, а иногда глыбчатые клетки с крупной эозинофильной зернистостью. Другие клеточные типы изучены у них недостаточно.

У рыб наблюдается довольно большое разнообразие в клеточном составе крови. У всех рыб имеются ядерные эритроциты, ядерные тромбоциты (мелкие клетки с овальными ядрами) и лейкоциты, среди которых различают зернистые и незернистые (об их полиморфизме будет сказано ниже). В соединительной ткани рыб обнаруживаются фибробласты, гистиоциты, иногда глыбчатые и тучные клетки.

У амфибий в крови содержатся ядерные эритроциты (разной степени зрелости), ядерные тромбоциты, лимфоциты, полиморфноядерные лейкоциты с нейтрофильной, эозинофильной и базофильной зернистостью. Среди базофилов описаны мелкие и крупные клетки. У хвостатой амфибии - протей - имеются самые крупные среди позвоночных эритроциты, большой диаметр которых достигает 70 - 80 мкм. Рыхлой соединительной ткани у амфибий мало. Среди клеточных форм встречаются фибробласты, гистиоциты, а также клетки, по морфологии неотличимые от лимфоцитов. Тучные клетки этих животных обычно имеют отростчатую форму.

В соединительной ткани амфибий, как и у других низших позвоночных, много пигментных клеток.

У рептилий и птиц эритроциты всегда ядерные. Зернистые лейкоциты представлены тремя разновидностями: специальными лейкоцитами (с игольчатыми эозинофильными гранулами), базофилами (с базофильными гранулами) эозинофилами (со сферическими эозинофильными гранулами). Тромбоцит у этих животных представляют собой мелкие ядерные клетки. В соединительной ткани рептилий и птиц содержится в основном 5 типов клеток: фибробласты, гистиоциты, жировые, плазматические и тучные клетки. Последние два типа клеток встречаются чаще, чем в соединительной ткани млекопитающих. Кроме того, у этих животных соединительная ткань богата лимфоцитами и гранулоцитами.

Для млекопитающих характерно, прежде всего, наличие безъядерных эритроцитов и тромбоцитов. Лейкоциты всех млекопитающих делятся на зернистые и незернистые. Зернистые лейкоциты (специальные лейкоциты, эозинофилы, базофилы) у разных животных могут отличаться по величине, числу сегментов в ядрах, а также по форме и окрашиваемости их зернистости. Так, лейкоциты человека (нейтрофилы) имеют нейтрофильную зернистость, тогда как у морских свинок и кроликов зернистость этих клеток эозинофильна. Такие клетки часто называют псевдоэозинофилами. Специфические зерна в специальных лейкоцитах кролика содержат щелочную фосфатазу, допаоксидазу и пероксидазу, тогда как в нейтрофилах мышей и кошек активность первого и последнего фермента не

обнаружена. Размер гранул особенно сильно отличается в эозинофилах разных животных. У лошади, например, величина эозинофильных гранул в несколько раз выше, чем у других млекопитающих.

Незернистые лейкоциты разных млекопитающих имеют большее сходство между собой, чем зернистые.

Существенно отметить, что соотношение отдельных видов лейкоцитов в составе периферической крови бывает часто различным.

Есть животные, у которых имеется «лимфоцитарный» тип крови, лимфоциты у них бывают преобладающими форменными элементами среди всех лейкоцитов. Так, у крысы лимфоциты составляют около 75 % от всех лейкоцитов, у овец – 60 %, у домашних птиц – более 50 %.

Для собак, кошек, а также человека характерен «гранулоцитарный» (или нейтрофильный) тип крови, в котором преобладают нейтрофилы.

В соединительной ткани всех млекопитающих находятся следующие типы клеток: фибробласты, гистиоциты, макрофаги, тучные, жировые, плазматические клетки, а также незернистые и некоторое количество зернистых лейкоцитов. Клетки соединительной ткани наряду с чертами сходства (между одноименными клеточными типами) имеют и некоторые отличия. Так, например, степень развития эктоплазмы у преобладающего числа фибробластов человека, собаки, кролика, мыши различна. У мышей эктоплазматическая зона обычно мала, а у человека и собаки занимает значительную часть клетки. У гистиоцитов форма ядер может быть разной; например, у мышей ядра гистиоцитов кольцевидные, а у других млекопитающих – овальные (таблица 4.3).

В тучных клетках крыс и мышей гранулы содержат наряду с гепарином и гистамином серотонин. У других лабораторных животных и человека серотонин в лаброцитах отсутствует. При электронном микроскопировании гранул тучных клеток крыс в них обнаруживается сеть электронно-плотного материала и более электронно-прозрачный матрикс, тогда как гранулы тучных клеток человека имеют слоистую структуру.

Таблица 4.3 - Форменные элементы крови лабораторных животных (по Вирту и др.)

Животные	Количество			Лейкоцитарная формула, %				
	Эритроцитов, млн. на 1мм ³	Тромбоцитов, тыс. в 1мм ³	Лейкоцитов, тыс. в 1мм ³	Базофилы	Эозинофилы	Гетерофилы	Лимфоциты	Моноциты
Собака	6,0	400	9 - 10	0,5	3,0	70 - 72	20 - 22	4
Кошка	8,0	285	12	0,1	4,0	55 - 60	35 - 40	2,5
Кролик	5,0	243	8,0	1,0	1,5	40	55	2,5
Морская свинка	5,0	115	12	1,0	8,0	9 - 52	33 - 89	6,0
Мышь	7,8 - 9,8	285	6 - 11	-	1,25	46	52	0,75
Крыса	9,3	290	15,2	0,2	2,7	17,7	76,5	3,2
Курица	3,0 - 4,0	23 - 130	23 - 35	3,0	5,0	30	60	2,0
Лягушка	0,38	3,38-39,1	2,4 - 39,1	23	6,0	26,5	44,5	-

Для того чтобы систематизировать чрезвычайно пестрый сравнительно гистологический материал и составить какое-то представление об эволюции тканей и, в частности, крови, необходимо познакомиться более подробно с созданной А.А. Заварзиным «теорией параллельных рядов тканевой эволюции», которая была изложена, в частности, в монографии по эволюции тканей внутренней среды в 1945 и 1947 гг.

Исследуя форменные элементы крови различных животных, А.А. Заварзин установил следующие закономерности:

1) У представителей разных типов животных встречаются наборы форменных элементов крови, сходные между собой. Например, для всех целомических первичноротых (аннелид, моллюсков, членистоногих) наиболее универсальным являются два типа амебоцитов: незернистые и зернистые (содержащие два вида белковых гранул - эозинофильные и амфотрофильные). Эритроциты имеются у разных типов беспозвоночных: немертин, полихет, сипункулид, моллюсков. Безъядерные эритроциты, как известно, обычны для млекопитающих, но они обнаруживаются, кроме того, у некоторых видов лягушек, а также миног.

2) В пределах одного типа, класса, а иногда и семейства животных, наблюдаются наряду с признаками сходства существенны различия в клеточном составе крови и особенностях ее жидкой части. Так, из близкородственных видов моллюсков *Solen legumen* и *Solen vaginae* у первого вида эритроциты имеются, а у второго – их нет. Среди червей с замкнутой кровеносной системой лишь у немертин и одного вида полихет эритроциты находятся внутри сосудов. Эритроциты остальных полихет располагаются в полостной жидкости. У всех первичноротых (кроме моллюсков) дыхательный пигмент содержит железо (гемоглобин; гемэритрин) а у моллюсков (кроме некоторых двустворчатых) в нем находится медь (гемоцианин).

Велико разнообразие и в наборе лейкоцитов у представителей различных близкородственных групп животных. Оболочники и близкие к ним бесчерепные имеют значительные различия в числе клеточных форм крови: у асцидий - более десяти видов лейкоцитов, тогда как в сосудах ланцетника вообще не находят клеток крови. Последние появляются только при воспалении, выделяясь из определенных выростов целома.

3) У представителей беспозвоночных и позвоночных в пределах систематической группы может быть как большое сходство в клеточном составе крови (у форм, переживших эпоху расцвета), так и значительные различия (у прогрессивных форм). У ганноидов, поперечноротых и круглоротых состав крови весьма однотипен. У амфибий и рептилий имеется также большое однообразие форменных элементов в пределах класса. Среди костистых рыб, даже у видов, принадлежащих к одному семейству, встречается большое разнообразие в числе клеточных форм крови.

Так, у одних представителей семейств *Percidae* и *Cottidae* есть эритроциты, тромбоциты, три разновидности лимфоцитов и моноциты. Отдельные виды семейства *Cyprinidae* и *Salmonidae* кроме всех названных клеток в крови имеют еще зернистые лейкоциты, похожие на нейтрофилы. Наконец, у некоторых видов, принадлежащих к *Cyprinidae* и *Labriidae*, кроме эритроцитов, тромбоцитов, трех разновидностей лимфоцитов, моноцитов и нейтрофильных лейкоцитов имеются еще

эозинофилы. Распределение семейств по указанным четырем группам носит при этом случайный характер, и различные представители ряда семейств оказываются в разных группах.

Большое разнообразие в составе крови наблюдается кроме костистых рыб еще у птиц, млекопитающих (например, грызунов), а среди беспозвоночных - у полихет и членистоногих. Создается впечатление, что разнообразие форменных элементов крови в рамках малых систематических категорий наблюдается у тех животных, которые в настоящее время переживают эпоху расцвета, а такие животные, как ганноиды, двоякодышащие, рептилии, уже прошедшие эру эволюционного расцвета, имеют более стабильный состав крови.

4) У высших представителей каждого класса животных А.А. Заварзин наблюдал постепенную стабилизацию соотношения форменных элементов крови. У морской свинки в норме количество лимфоцитов составляет от 33 % до 89 %, а нейтрофилов от 9 % до 52 % от общего числа лейкоцитов. У человека же эти соотношения (кровавая формула) отличаются гораздо большим постоянством. По-видимому, в процессе эволюции осуществлялась постепенная стабилизация кровавой формулы. В каждом классе животных эти процессы шли параллельно друг другу.

А.А. Заварзин сделал вывод, что в пределах каждого типа есть представители с мало и сильно дифференцированной системой крови. При этом степень дифференцировки может быть не связана с высотой организации животного.

Тканевая эволюция, по мнению А.А. Заварзина, совершалась параллельными рядами в разных типах животных и в одном направлении, а именно по линии увеличения числа форменных элементов и их специализации.

Для каждого типа можно составить свои параллельные ряды тканевой эволюции. Следует отметить, что одинаковые члены в каждом ряду, несмотря на свое сходство, отличаются друг от друга.

В каждом типе (классе, семействе) животных встречаются ряды, начиная с малого числа вариантов клеточных форм, кончая большим.

По мнению А.А. Заварзина, сходство изменений, происходящих в параллельных рядах (например, удлинение каждого из рядов путем появления дополнительных элементов), обусловлено функционально. Основные функции тканей - пограничность, обмен веществ во внутренней среде, реактивность и движение. Взаимодействие организма со средой претворяется в ту или иную функцию, выполняемую тканью. Эволюция тканей сводится к увеличению рабочей производительности тканевых элементов. Увеличение производительности осуществляется путем усложнения тканевой системы, увеличения числа и разнообразия клеточных форм. Процесс прогрессивного усложнения тканевой системы в пределах выполняемой функции А.А. Заварзин назвал эволюционным расщеплением.

По мнению другого крупнейшего гистолога - Н.Г. Хлопина, эволюция тканей происходит под знаком тех же основных закономерностей, которым подчинены эволюционные изменения целых организмов. Как и при эволюции целых организмов (и отдельных органов), мы встречаемся в филогенезе тканей со сложными сочетаниями явлений дивергентного, конвергентного и параллельного развития. Эволюционная дивергенция тканей, которой Н.Г. Хлопин придавал особое значение, находится в непосредственных взаимоотношениях с условиями существования целого организма, а частью опосредована его внутренними коррелятивными связями. Конвергенция и параллелизмы, которые также имеют место в эволюции тканей, зависят от общих элементарных свойств живого субстрата, сходного функционального значения и от общих механических и физико-химических условий существования на нашей планете, а также от особенностей внутренней среды организмов.

В настоящее время принято считать, что параллелизм и дивергенция представляют собой две стороны исторического развития тканей. Эволюция тканей осуществляется на основе параллелизма их дивергентных изменений, поэтому, несмотря на дивергентную эволюцию организмов, одинаковые ткани у различных животных в целом претерпевают сходную эволюцию (Браун, Михайлов, 1958).

Специфика тканевой эволюции является следствием подчиненного положения тканей в целом интегрированном организме.

Теория эволюции тканевых систем позволяет шире использовать сравнительно-гистологический материал для выяснения генетических взаимоотношений между клетками одноименных и разных тканей и решать некоторые вопросы регенерации, трансплантации и т. д.

4.4 Мышечные ткани

Мышечные ткани - это группа тканей, имеющая различное происхождение и строение, но объединенная по функциональному признаку - сократимости (схема). Для всей группы характерны удлинённая форма их структурных компонентов и наличие специализированных органелл - миофибрилл. Миофибриллы могут быть неисчерченными (гладкими) или исчерченными (поперечно-полосатыми). Соответственно различают, неисчерченную и исчерченную мышечную ткань (рисунок 4.23).

Неисчерченная (гладкая мышечная ткань (textus muscularis nonstriatus). Структурно-функциональной единице 1Г является гладкомышечная клетка - гладкий миоцит, содержащий неисчерченные миофибриллы. Гладкий миоцит (myocytus nonstriatus) имеет удлинённую форму, вытянутое удлинённое палочковидное ядро расположено в центре клетки, а митохондрии, комплекс Гольджи, гранулярная эндоплазматическая сеть - у его полюсов, гладкие неисчерченные миофибриллы - по периферии вдоль клетки (рисунки 4.24, 4.25).

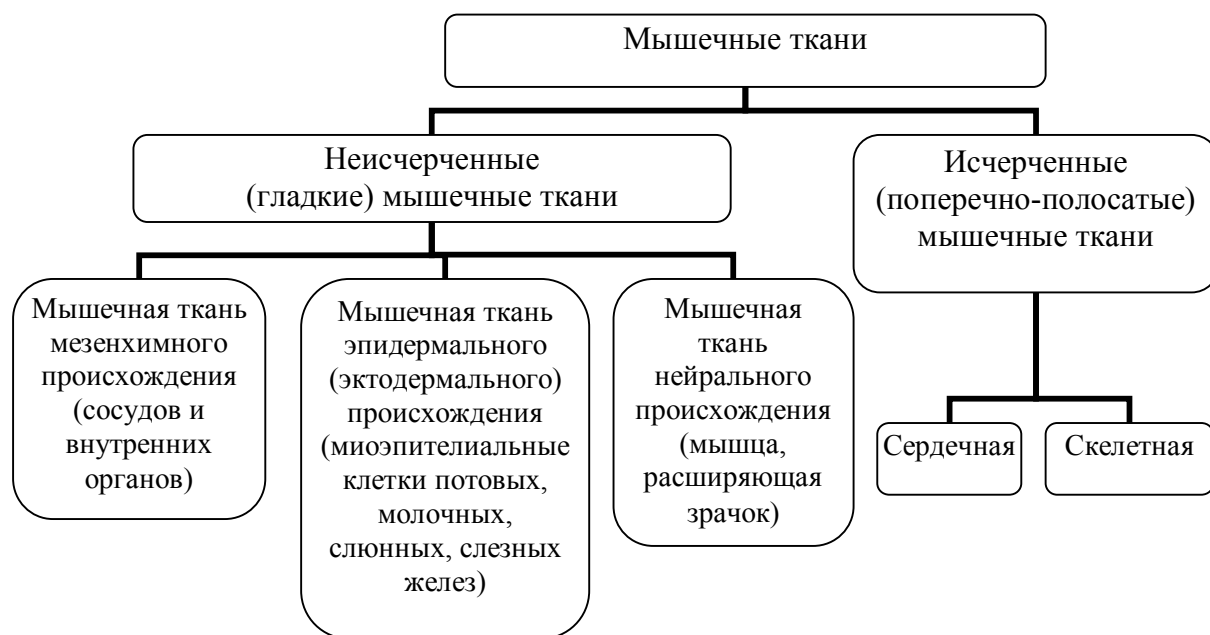
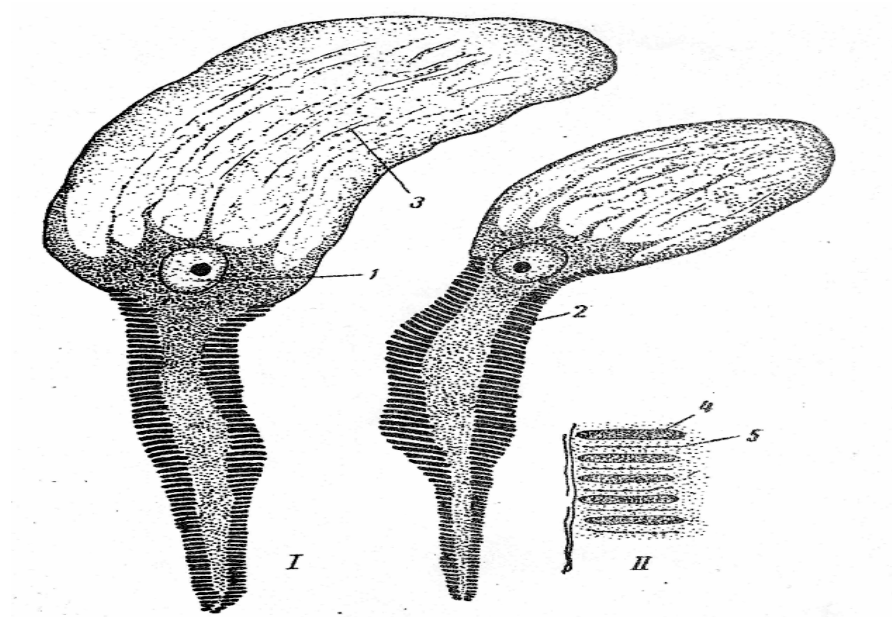
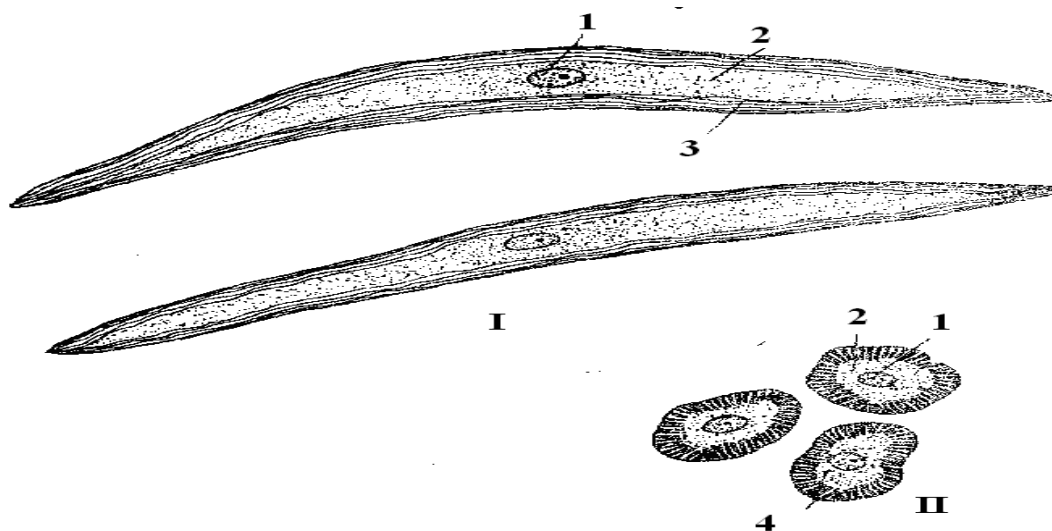


Рисунок 4.23 - Классификация мышечных тканей



I - общий вид клеток. Увеличение ок. 7, об. 40; II - часть сократимого отдела клетки. Увеличение ок. 15, иммерсия: 1 - ядро; 2 - сократимая часть клетки; 3 - опорные нити в трофической плазме; 4 - сократимые пластинки; 5 - опорные волокна.

Рисунок 4.24 - Мышечные клетки аскариды



I - продольный разрез; II - поперечный разрез: 1 - ядро, 2 - саркоплазма;
3 - миофибриллы; 4 - столбики миофибрилл.

Рисунок 4.25 - Мышечные клетки пиявки

На ультрамикроскопическом уровне в составе миофибрилл различают миофиламенты (miofilamentum). Миофиламенты бывают тонкие - актиновые (miofilamentum tenue) и толстые - миозиновые (miofilamentum crassum). Между гладкомышечными клетками располагаются коллагеновые и эластические волокна.

Гладкая мышечная ткань локализована в стенках внутренних органов, а также кровеносных и лимфатических сосудов.

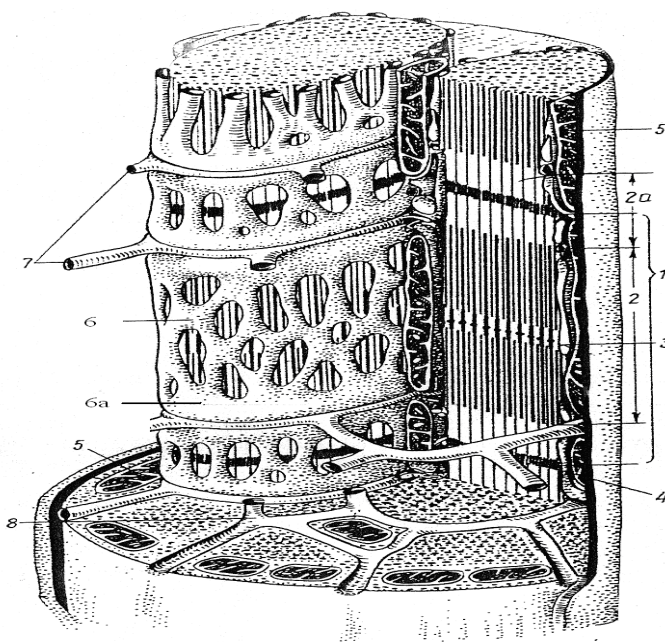
Исчерченная (поперечно-полосатая) мышечная ткань (textus muscularis striatus). Для ее структурных элементов характерно наличие исчерченных миофибрилл. Она имеет две разновидности.

Исчерченная (поперечно-полосатая) скелетная мышечная ткань (textus muscularis striatus skeletalis). Развивается она из миотомов. Структурно функциональной единицей скелетной мышечной ткани является мышечное волокно (myofibra), представляющее собой симпласт. Кроме того имеются особые клетки - миосателлиты (myosatellitocyti), рассматривающиеся как камбиальные элементы

этой ткани. Они лежат между плазмолеммой мышечного волокна и его базальной мембраной.

Миофибриллы поперечно-полосатого мышечного волокна имеют исчерченность и состоят из толстых миофиламентов, содержащих белок миозин, и тонких миофиламентов, содержащих белок актин. Толстые миофиламенты составляют анизотропный диск, или полосу *A* (discus anisotropicus, stria *A*), характеризующийся двойным лучепреломлением (рисунок 4.26).

Тонкие миофиламенты образуют изотропный диск, или полосу *I* (discus isotropicus, stria *I*) лишенный двойного лучепреломления. Через середину диска *I* проходит линия *Z* - телофрагма (telophragma, linea *Z*), через середину диска *A* - полоска *H*, внутри которой расположена линия *M* - мезофрагма (mesophragma, linea *M*).



- 1 - саркомер; 2 - полоса *A* (диск *A*): 2а - полоса *I* (диск *I*); линия *M* (мезофрагма) в середине диска *A*; 4 - линия *Z* телофрагма) в середине диска *I*; 5 - митохондрии; 6 - саркоплазматический ретикулум; 6а - конечная цистерна; 7 - поперечная трубочка; 8 - триада (по Кристичу с изменением).

Рисунок 4.26 - Объемная схема строения двух миофибрилл поперечнополосатого мышечного волокна

Участок между двумя линиями *Z* называется саркомером, или миомером (myomerus). Миомер - это структурно-функциональная единица миофибриллы.

В мышечном волокне присутствует также специфический мембранный аппарат, включающий незернистую эндоплазматическую сеть и трубчатые элементы (elementum tubulare) - Т-трубочки.

Исчерченная (поперечно-полосатая) сердечная мышечная ткань (textus muscularis striatus cardiacus) развивается из висцерального листка вентральной мезодермы. Структурно-функциональной единицей сердечной мышечной ткани является сердечно-мышечная клетка — кардиомиоцит (myocytus cardiacus). Ядра кардиомиоцитов располагаются в центре, а исчерченные миофибриллы — по периферии клетки. Границы соединенных конец в конец кардиомиоцитов образуют вставочный диск (discus intercalatus). Сердечные миоциты в мышечных волокнах соединяются друг с другом с помощью анастомозов.

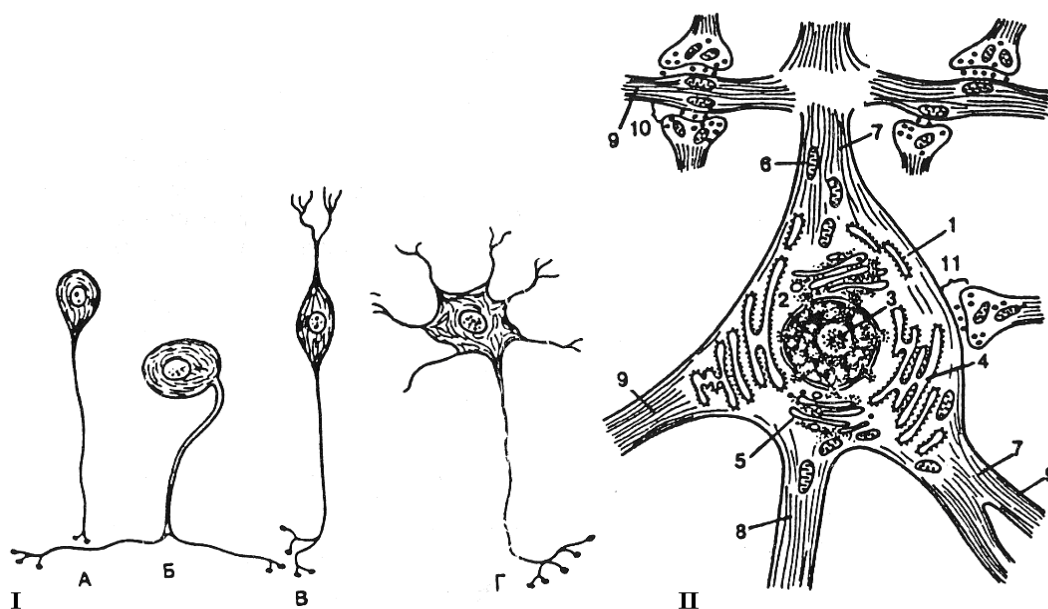
4.5 Нервная ткань

Нервная ткань является основным структурным элементом нервной системы осуществляющей регуляцию деятельности тканей и органов, их взаимодействие и связь с окружающей средой, корреляцию функции, интеграцию и адаптацию организма. Нервная ткань состоит из нервных клеток (нейроцитов, нейронов) и связанных с ними клеток нейроглии. В совокупности эти структурные элементы составляют единую морфологическую и функциональную основу всех органов нервной системы.

Нейроны (neuronі, neurocyti) - основные структуры нервной ткани, способные воспринимать раздражения, приходить в состояние возбуждения, вырабатывать и передавать импульс.

В нейрците различают тело (corpus neuronі), отростки и нервные окончания (terminationes nervorum). Существует два типа отростков: один - аксон, или

нейрит (axon, neuritum), обычно проводит нервные импульсы от тела нервной клетки, другой - дендрит (dendritum) воспринимает импульс и проводит его к телу нервной клетки. По числу отростков нервные клетки делят на униполярные (neuronum multipolare) - с одним отростком (аксоном), биполярные (neuronum bipolare) - с двумя отростками (аксоном и дендритом) и мультиполярные (neuronum multipolare) - с тремя отростками и более (аксон и несколько дендритов). Разновидностью биполярных клеток являются псевдоуниполярные нейроны (neuronum pseudounipolare); от их тела отходит один общий вырост, который затем Т-образно делится на аксон и дендрит (рисунок 4.27).



I - типы нейронов. А - униполярный нейрон; Б - псевдоуниполярный;
 В - биполярный нейрон; Г - мультиполярный нейрон (по Т.Н. Радостиной,
 Л.С. Румянцевой); II - схема ультрамикроскопического строения нейрона:
 1 - цитоплазма; 2 - ядро; 3 - ядрышко; 4 - гранулярная эндоплазматическая сеть;
 5 - комплекс Гольджи; 6 - митохондрии; 7 - нейрофиламенты; 8 - нейрит;
 9 - дендриты; 10 - аксодендритический синапс; 11 - аксосоматический синапс
 (по В.Г. Елисееву и др., 1970).

Рисунок 4.27 - Строение нейронов

Большинство нейронов (рисунок 4.28) человеческого организма - мультиполярные клетки. Форма мультиполярных нейронов может быть пирамидной, звездчатой, грушевидной и др.

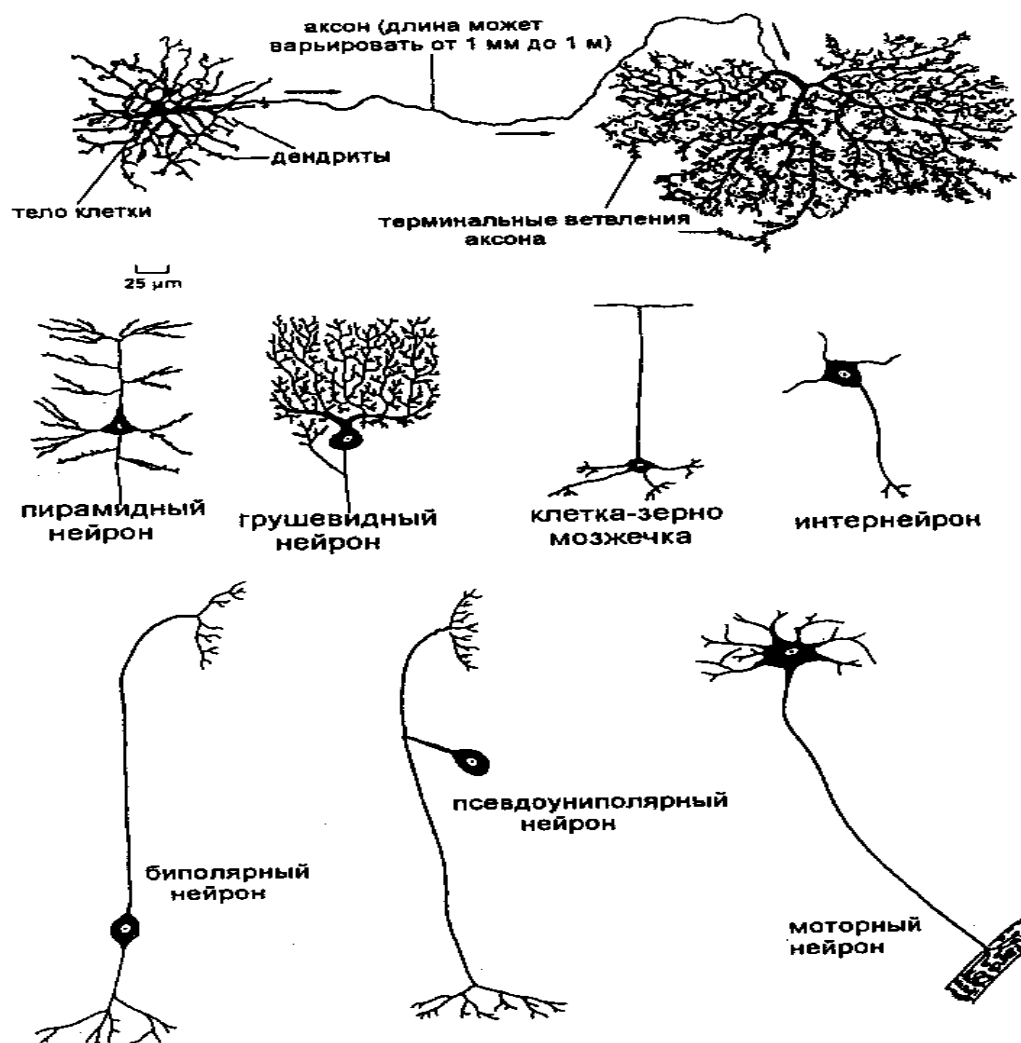
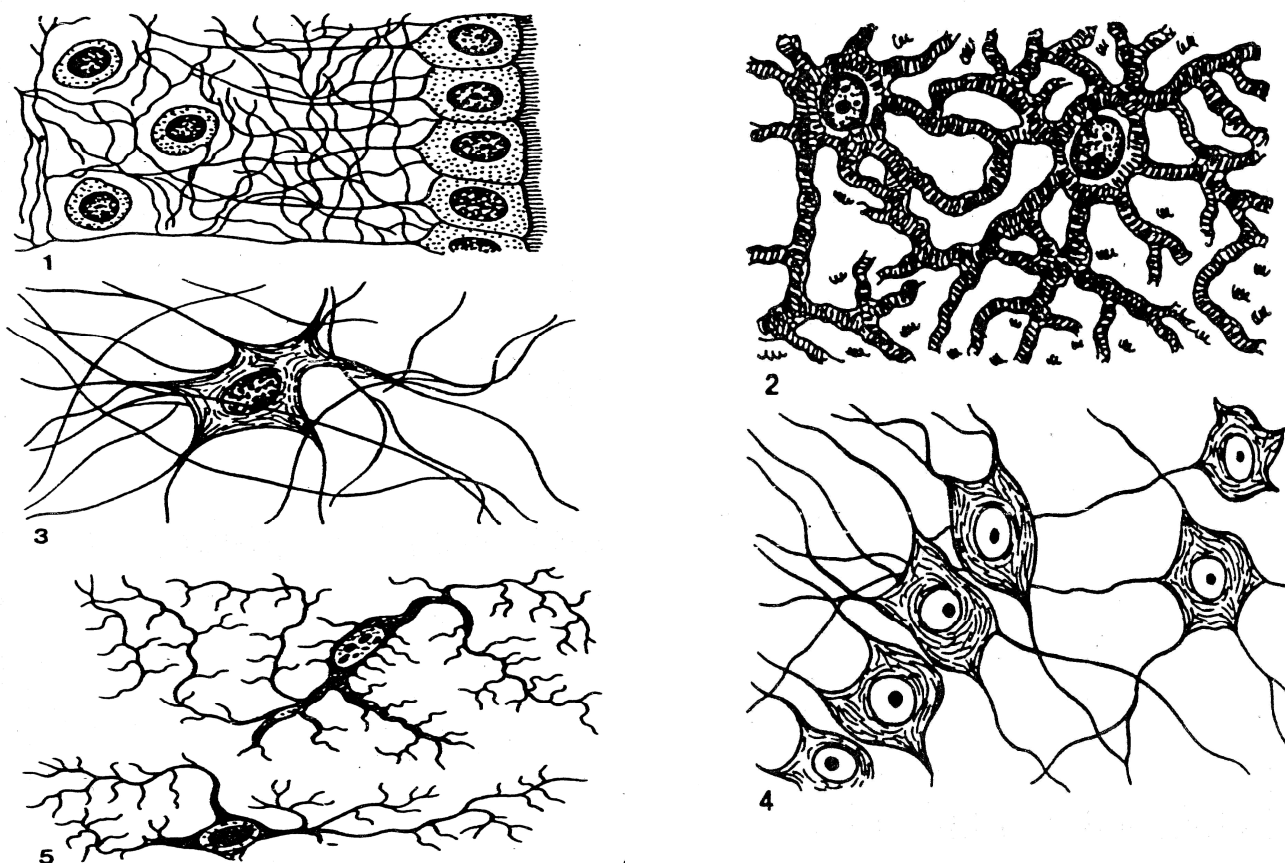


Рисунок 4.28 – Виды нейронов

Для нейронов характерно наличие специальных структур: хроматофильного вещества и нейрофибрилл. Хроматофильное вещество выявляется при окрашивании нервной ткани основными красителями. При импрегнации серебром выявляются нейрофибриллы. Хроматофильная субстанция - это скопление гранулярной эндоплазматической сети. Нейрофибриллы представляют собой пучки нейрофиламентов.

По функциональному значению нервные клетки делят на рецепторные (афферентные) - чувствительные, эффекторные (эфферентные) - передающие импульс на сократительные, или секреторные, элементы рабочего органа, и ассоциативные (вставочные) - осуществляющие связь между нейронами. Секреторные нейроны (*neuroni secretorii*) способны вырабатывать нейросекрет (*substantia neurosecretoria*).

Нейроглия. Все клетки нейроглии делятся на два генетически и функционально различных вида: макроглию (глиоциты), которая развивается из элементов нервной трубки, и микроглию (глиальные макрофаги), развивающуюся из мезенхимы (рисунок 4.29).



1 – эпендимоциты; 2 – протоплазматические астроциты; 3 – волокнистые астроциты;
4 – олигодендроциты; 5 – микроглиоциты.

Рисунок 4.29 - Схема глиоцитов различных типов

К макроглии относят эпендимоциты (*ependymocyti*), выстилающие полости в ЦНС, астроциты (*astrocyti*) и олигодендроглиоциты (*oligodendrogliocyti*). Астроциты подразделяют на протоплазматические (*astrocyti protoplasmatici*) и волокнистые (*astrocyti fibrosi*). Олигодендроглиоциты локализируются в центральной нервной системе, где они образуют оболочки нейронов и их отростков; в периферической нервной системе им соответствуют периферические глиоциты (*gliocyti peripherici*), к числу которых относятся расположенные в ганглиях вокруг тел нейронов мантийные глиоциты, или глиоциты ганглия (*gliocyti ganglii*), а также локализованные в нервных волокнах нейролеммоциты (*neurolemmocyti*) и расположенные в нервных окончаниях терминальные глиоциты (*gliocyti terminals*).

Клетки макроглии (глиоциты) выполняют трофическую, секреторную, разграничительную и опорную функции, клетки микроглии - защитную (фагоцитоз).

Нервные волокна - это отростки нейронов вместе с глиальными оболочками. По своему строению они делятся на безмиелиновые и миелиновые (рисунок 4.30). Отростки нейронов в составе нервных волокон называют осевыми цилиндрами.

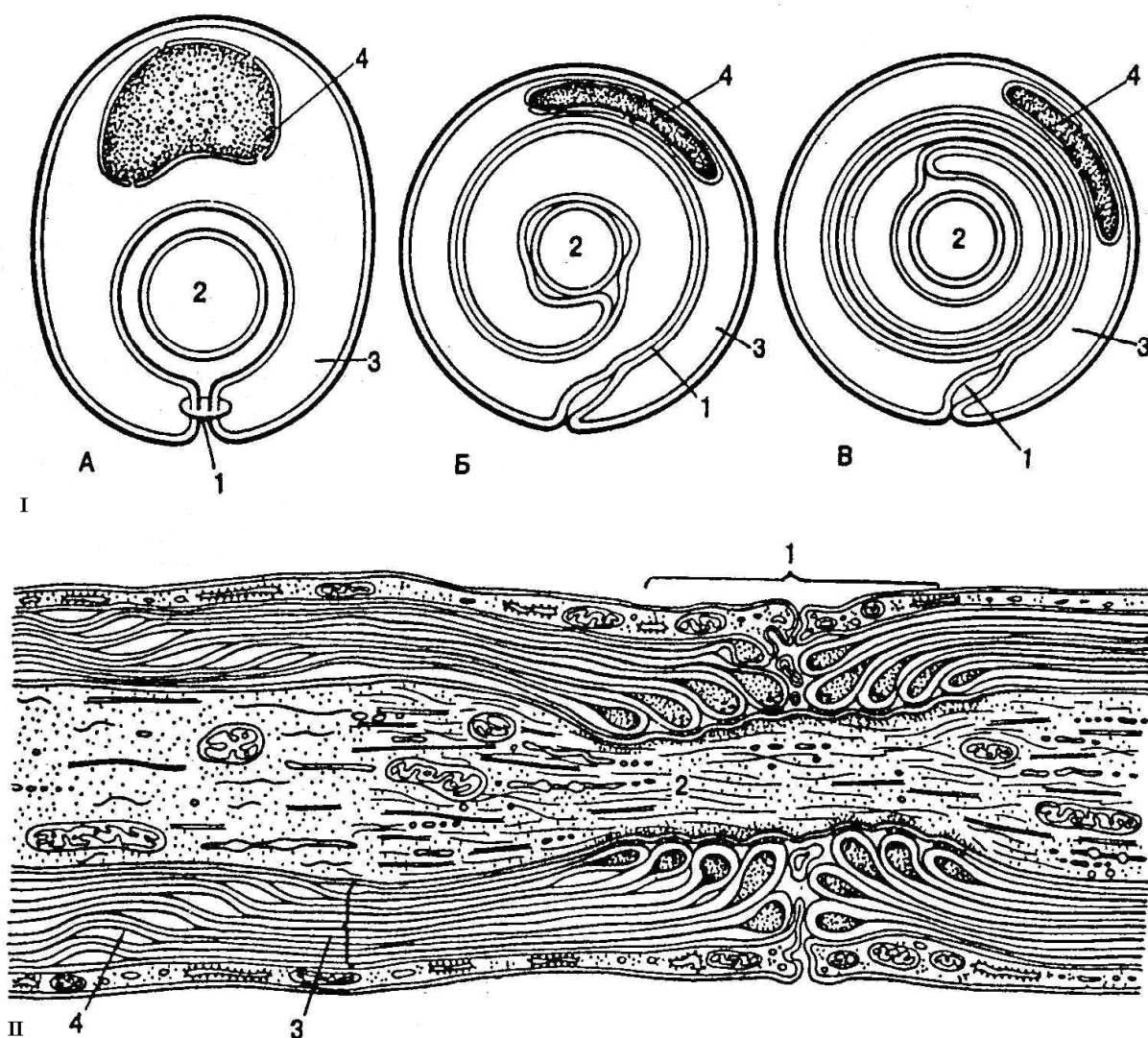
Безмиелиновое нервное волокно (*neurofibra nonmyelinata*) состоит из осевого цилиндра, или нейронного отростка (*processus neuronis*), и оболочки, образованной нейролеммоцитами (*neurolemmocyti*). С помощью электронного микроскопа можно видеть в безмиелиновом волокне мезаксон (*mesaxon*) - дубликатуру плазмолеммы нейролеммоцита, на которой подвешен осевой цилиндр.

Миелиновое нервное волокно (*neurofibra myelinata*) состоит из осевого цилиндра, миелинового слоя (*stratum myelini*) и нейролеммы (*neurolemma*).

Нейролеммоциты располагаются по ходу волокна цепочкой и образуют его оболочки. Миелиновый слой представляет собой концентрически закрученный вокруг осевого цилиндра мезаксон. Нейролемма включает наружную часть цитоплазмы леммоцитов.

В миелиновом слое различают узловые перехваты (*nodus neurofibrae*) и насечки миелина (*incisura myelini*). Узловые перехваты образуются там, где кончается один нейролеммоцит и начинается второй. В этом участке волокна миелиновый слой отсутствует. Насечка - это место рыхлого расположения завитков

мезаксона. Участок волокна между двумя перехватами называется межузловым сегментом (*segmentum internodale*).



I – схема последовательных стадий развития миелинового нервного волокна из безмиелинового: А – безмиелиновое нервное волокно; Б – формирование миелина путем закручивания мезаксона; В – миелиновое нервное волокно; 1 – мезаксон; 2 – аксон; 3 – цитоплазма нейролеммоцита; 4 – ядро нейролеммоцита; II – схема ультрамикроскопического строения миелинового нервного волокна: 1 – узловой перехват; 2 – осевой цилиндр; 3 – миелиновый слой; 4 – насечкам миелина

Рисунок 4.30 – Развитие и строение миелинового волокна

4.6 Реактивность и регенерация тканей

Физиологическая регенерация тканей. На протяжении всей жизни организма в тканях происходят процессы изнашивания и отмирания клеток (физиологическая дегенерация) и замены их новыми (физиологическая регенерация). Физиологическая регенерация может быть внутриклеточной (обновление органелл) и клеточной (обновление на уровне клеток за счет пролиферации камбиальных или дифференцированных клеток). Для каждой ткани характерны специфические особенности морфологических проявлений физиологической регенерации на клеточном и субклеточном уровнях. Если понимать физиологическую регенерацию тканей как процесс клеточного обновления, то к лабильным (или обновляющимся) тканям следует отнести кроветворные ткани, кишечный эпителий, эпидермис, рыхлую соединительную ткань и некоторые другие. Для них характерен высокий уровень пролиферативной активности клеток.

Ряд тканей отличаются сочетанием клеточной и внутриклеточной форм физиологической регенерации (эпителий печени, почек, легких, эпителии эндокринных органов, гладкая мышечная ткань и другие).

Сердечная мышечная ткань и нервная ткань характеризуются внутриклеточной формой физиологической регенерации. В этих тканях, не имеющих камбиальных клеток, происходит непрерывное обновление внутриклеточных ультраструктур.

Физиологическая регенерация тканей - это одно из проявлений сложного процесса постнатального гистогенеза. Для физиологической регенерации свойственна генетическая детерминированность составляющих ее процессов - пролиферации клеток, их дифференцировки, роста, интеграции и функциональной адаптации. Закономерности постнатального гистогенеза обуславливают не только физиологическую регенерацию тканей, но и все стороны их возрастной динамики.

Вопросы для самопроверки

1 Что такое ткань?

2 Какие виды тканей различают в организме?

3 По каким критериям можно идентифицировать однослойный и многослойный?

4 Принципы классификации соединительных тканей.

5 Что является структурно-функциональной единицей поперечно-полосатой соматической, сердечной и гладкой мышечных тканей?

6 . В препарате нейроцитов, окрашенных метиленовым синим, виден отросток нейрона, содержащий глыбки темно-синего цвета. Как называются глыбки? К какому виду принадлежит отросток нейрона?

7 Какие ткани относятся к обновляющимся?

5 Частная гистология

5.1 Нервная система

Нервная система обеспечивает регуляцию всех жизненных процессов организма и его взаимодействие с внешней средой. Анатомически ее делят на центральную (головной и спинной мозг) и периферическую (нервные стволы, узлы и окончания). С физиологической точки зрения нервная система делится на автономную, или вегетативную, регулирующую деятельность внутренних органов, сосудов, желез, и соматическую, или цереброспинальную, иннервирующую остальную часть организма.

Рефлекторной дугой называется цепь нейронов, обеспечивающих проведение нервного импульса от рецептора чувствительного нейрона до эффекторного окончания в рабочем органе. Рефлекторная дуга соматической нервной системы, может быть простой, включающей чувствительный нейрон спинно-мозгового узла, ассоциативный нейрон и мотонейрон спинного мозга. Сложная рефлекторная дуга помимо чувствительного и эффекторного нейронов включает множество ассоциативных.

Вегетативная нервная система состоит из центральных отделов (ядра серого вещества головного и спинного мозга) и периферических (нервные стволы, узлы, или ганглии, сплетения). Она делится на симпатическую и парасимпатическую.

Для вегетативной рефлекторной дуги характерно то, что ее эфферентное звено всегда двучленно. Один нейрон лежит в центральном звене, другой - в одном из периферических ганглиев. Преганглионарные нейроны обычно холинергические, в том числе и в симпатической нервной системе, постганглионарные в симпатической нервной системе адренергические, в парасимпатической холинергические. Адренергические структуры выявляют гистохимическими методами по специфическому светло-зеленому свечению норадреналина в ультрафиолетовом свете после предварительной обработки ткани в парах параформальдегида,

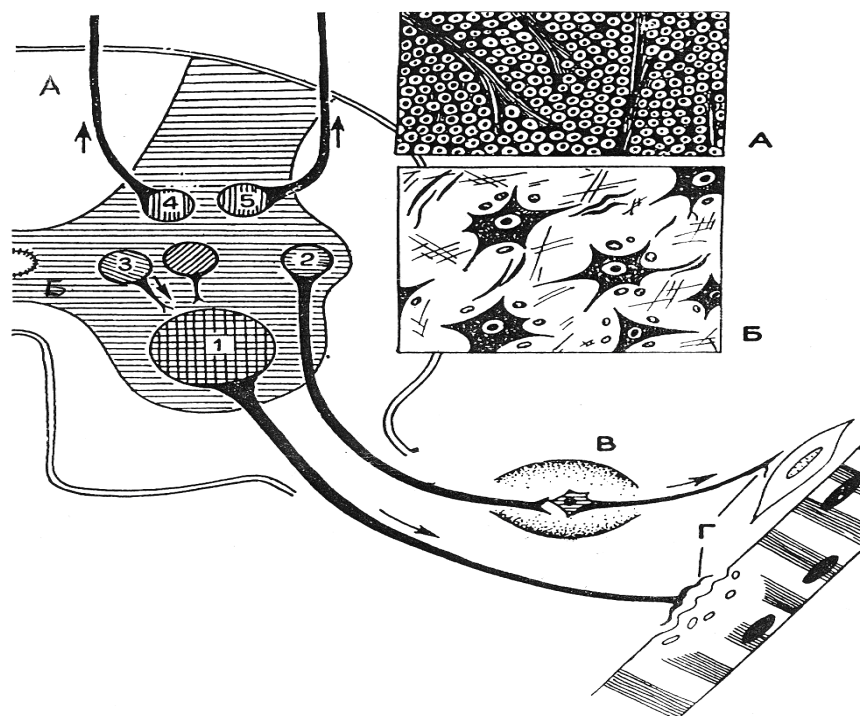
холинергические - по содержанию в них фермента холинэстеразы. Морфологически они отличаются ультраструктурной организацией их синаптических пузырьков в терминалях: медиатор адренергических терминалей норадреналин содержится в пузырьках диаметром от 50 до 90 нм с плотной центральной гранулой размером 28 нм; ацетилхолин - в прозрачных пузырьках меньшего диаметра (от 30 до 50 нм).

Нервные стволы, нервные ганглии и спинной мозг. Нервные стволы - нервы могут состоять из миелиновых или безмиелиновых волокон или из тех и других. В них различают несколько соединительно-тканых оболочек:

- 1) эндоневрий, окружающий отдельное нервное волокно;
- 2) периневрий, окружающий пучок нервных волокон;
- 3) эпиневрй, окружающий нерв в целом.

Нервный узел - это скопление нервных клеток вне центральной нервной системы. Нервные узлы могут быть чувствительными и вегетативными. Нервные узлы окружены с поверхности соединительно-тканной капсулой, от которой отходят прослойки внутрь узла. Нейроны узла могут быть псевдоуниполярными (спинномозговой узел) и мультиполярными (вегетативные нервные узлы). Кроме нейронов в узле находятся также нервные волокна и глиоциты. Симпатические нервные узлы (нервные ганглии) лежат обычно за пределами органа, парасимпатические - в стенке органа (интрамурально). Нейроны спинномозговых узлов чувствительные, вегетативных - эфферентные.

Спинной мозг состоит из серого вещества, расположенного центрально, и окружающего его белого вещества. Серое вещество состоит из расположенных группами мультиполярных нейронов и нейроглиоцитов, безмиелиновых и тонких миелиновых волокон. Скопления нейронов, имеющих общую морфологию и функцию, называются ядрами. Серое вещество на срезе имеет форму бабочки (рисунок 5.1).



А - белое вещество; Б - серое вещество; В - вегетативный ганглий;

Г - эффекторы: 1 - ядро переднего рога («моторное»), 2 - латеральное промежуточное ядро («вегетативное»), 3 - медиальное промежуточное ядро, 4 - дорсальное ядро, 5 - собственное ядро заднего рога.

Рисунок 5.1 - Спинной мозг

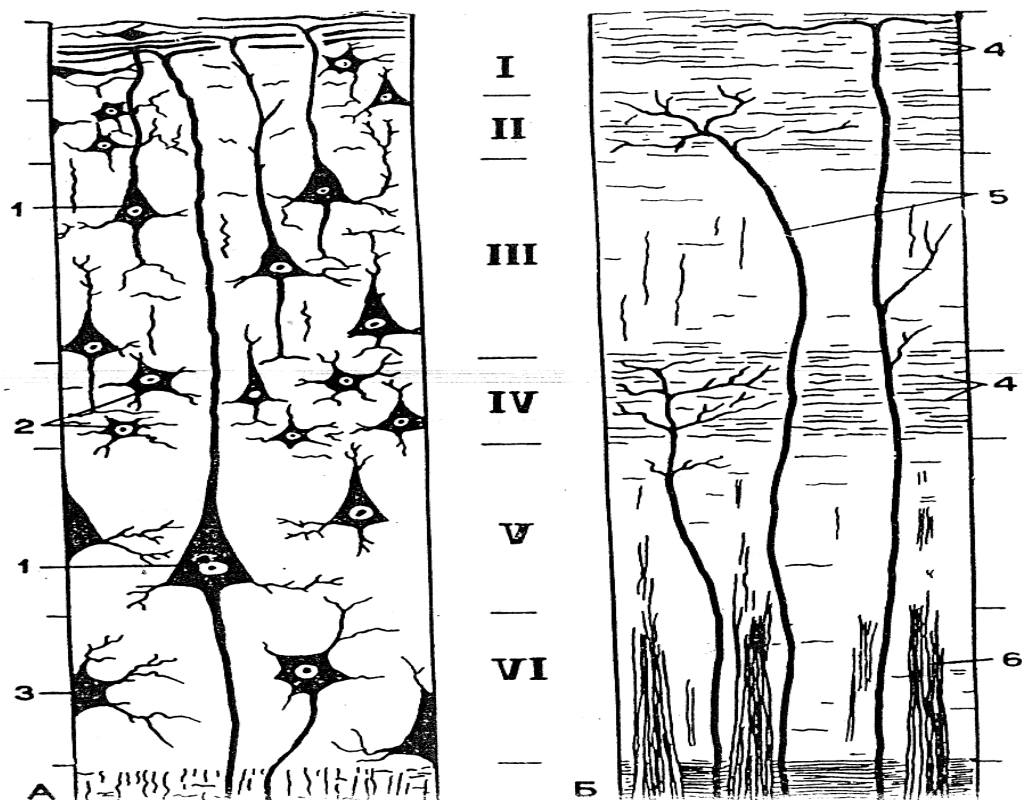
Его выступы называют рогами. В действительности рога представляют собой непрерывные столбы серого вещества, тянущиеся вдоль спинного мозга. Когда речь идет о срезе спинного мозга, термин «рога» вполне правомерен. Тела нейронов окружены массой волокон, представляющих собой отростки, отходящие от тел нейронов или подходящие к ним и образующие синапсы. Эта часть серого вещества называется нейропилем (от греч. pilos - войлок), Белое вещество не содержит тел нейронов и состоит преимущественно из миелиновых волокон. Нейроны ядер передних рогов - это мотонейроны, а задних рогов - ассоциативные нейроны. Вегетативное ядро бокового рога в торако-люмбальном отделе является симпатическим, а в сакральном - парасимпатическим.

Головной мозг. Кора большого мозга. Мозжечок. Морфологической особенностью головного мозга является более сложное распределение в нём серого и белого вещества: Большая часть серого вещества располагается на поверхности большого мозга и мозжечка, образуя кору. Меньшая часть формирует многочисленные ядра ствола мозга. Мозжечок представляет собой центральный орган равновесия и координации движений.

Кора больших полушарий координирует условно-рефлекторную деятельность всего организма, в ней находятся центры психической и произвольной деятельности. Для коры мозжечка и большого мозга характерно послойное расположение нейронов.

Кора большого мозга. Самый наружный слой коры - молекулярный легко различим по бедности клетками. Следующий слой - наружный зернистый - содержит мелкие нейроны округлой, угловатой или пирамидальной формы размером около 10 мкм, далее самый широкий - наружный пирамидный слой. Ниже располагается внутренний зернистый слой с мелкими клетками звездчатой формы. Этот слой легче выделить, если предварительно рассмотреть бросающийся в глаза следующий внутренний слой пирамидных нейронов с гигантскими пирамидными нейронами высотой до 120 мкм. Далее располагается слой веретеновидных нейронов. Под корой видно белое вещество, построенное преимущественно из миелиновых волокон. В состав серого и белого вещества входят также глиоциты, определяемые по их ядрам (рисунок 5.2).

В коре большого мозга наиболее характерным типом нейронов является пирамидный, хотя количество пирамидных нейронов в коре меньше половины. Количество слоев в коре и их морфология в различных участках коры различны. В курсе гистологии ее изучают на примере двигательной зоны коры, характеризующейся присутствием в V слое очень больших пирамидных нейронов - гигантских пирамид Беца. Их аксоны формируют пирамидные пути.

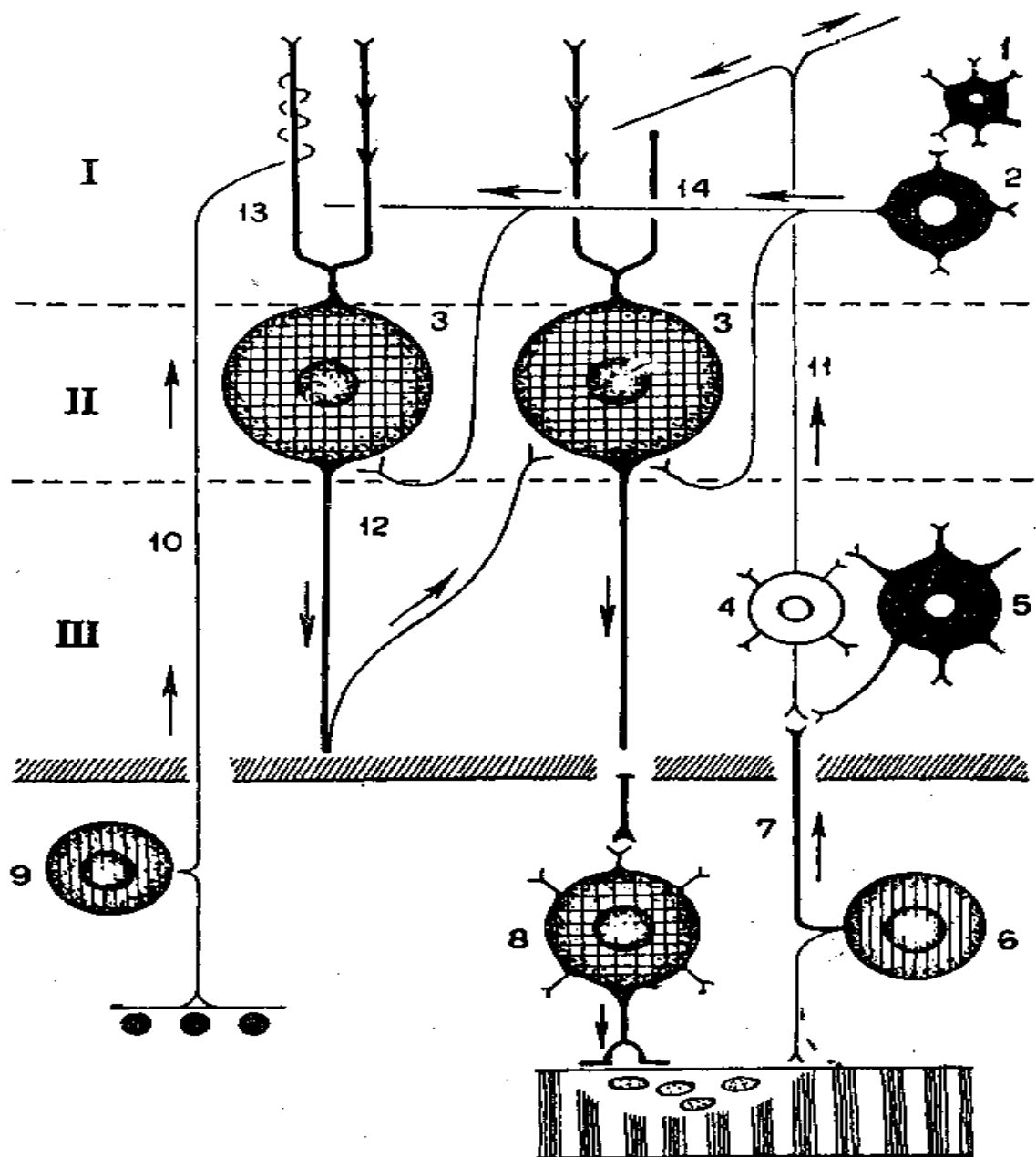


А - расположение клеток (цитоархитектоника); Б - расположение волокон (миелоархитектоника): I - молекулярный слой, II - наружный зернистый, III - пирамидальный, IV - внутренний зернистый, V - ганглиозный, VI - слой полиморфных клеток; 1 - пирамидные клетки, 2 - звёздчатые, 3 - полиморфные, 4 - тангенциальные сплетения, 5 - афферентные волокна, 6 - эфферентные волокна.

Рисунок 5.2 - Кора больших полушарий головного мозга человека

Глиоциты головного мозга (особенно астроциты) играют важную роль, в частности в формировании гематоэнцефалического барьера, отделяющего нейроны от крови в просвете сосуда.

В коре мозжечка различают три слоя: молекулярный слой (*stratum moleculare*), слой грушевидных клеток (*stratum neuronorum piriformium*) и зернистый (*stratum granulosum*) (рисунок 5.3).



I - молекулярный слой; II - ганглиозный слой; III - зернистый слой:

1 - звездчатая клетка, 2 - корзинчатая клетка, 3 - ганглиозная клетка, 4 - малая зернистая клетка, 5 - клетка Гольджи, 6 - псевдоуниполярный нейронит спинального ганглия, 7 - моховидное нервное волокно, 8 - двигательный нейронит спинного мозга, 9 - вестибулярный нейронит, 10 - лиановидное нервное волокно, 11 - нейрит зернистой клетки, 12 - нейрит грушевидной клетки, 13 - дендрит грушевидной клетки, 14 - нейрит корзинчатой клетки.

Рисунок 5.3 - Нейронная организация коры мозжечка

Самыми крупными нейронами коры мозжечка являются грушевидные (*neuronum piriforme*), аксон которых идет к подкорковым ядрам мозжечка. В молекулярном слое локализованы тормозящие звездчатые (*neuronum stellatum*) и корзинчатые (*neuronum corbifer*) нейроны. В зернистом слое различают клетки-зерна (*neuronum granuliformi*) и большие звездчатые нейроны (*neuronum stellatum magnum*). Последние также являются тормозящими. Грушевидные нейроны получают афферентные импульсы по моховидным (*neurofibrae muscoideae*) и восходящим нервным волокнам (*neurofibra ascendens*). Восходящие передают импульс непосредственно на дендриты грушевидных клеток. Моховидные волокна в зернистом слое контактируют с дендритами клеток-зерен. Аксоны клеток-зерен поднимаются в молекулярный слой, там Т-образно делятся и идут параллельно поверхности извилины, образуя параллельные волокна (*neurofibrae paralellae*). Параллельные волокна передают импульс на дендриты грушевидных клеток и одновременно на дендриты нейронов, которые тормозят грушевидные клетки, расположенные в соседних рядах. Таким образом, нейроны тормозящей системы коры мозжечка (звездчатые, корзинчатые клетки зернистого слоя) препятствуют возбуждению грушевидных клеток и снимают тормозящее влияние последних на ядра мозжечка.

Наиболее заметными на гистопрепарате мозжечка являются очень крупные нервные клетки - грушевидные нейроны (клетки Пуркине), с отходящими от их тела в молекулярный слой несколькими древовидно разветвляющимися дендритами - «корзинками», оплетающими их тело. В нижней трети молекулярного слоя, у нижних ветвлений дендритов клеток Пуркине лежат мелкие клетки - корзинчатые нейроны. Их относительно длинные ветвящиеся дендриты и длинный нейрит идут параллельно поверхности извилины над телами грушевидных клеток. Отходящие от нейрита коллатерали опускаются к телам клеток Пуркине и образуют на них «корзинки». Выше корзинчатых клеток в молекулярном слое лежат звездчатые нейроны. Внутри от слоя грушевидных нейронов, в направлении белого вещества, расположен зернистый слой. Он богат мелкими клетками - зерновидными нейронами (клетками-зернами). Они имеют слаборазвитую цитоплазму, и поэтому

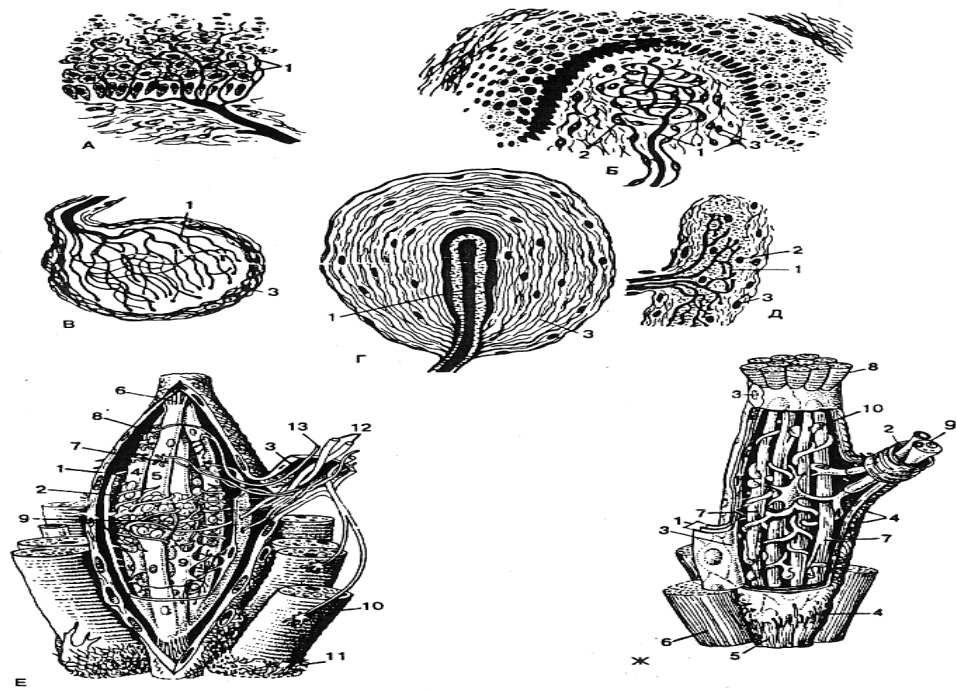
на препарате видны только их ядра. Длинный аксон клеток-зерен проходит в молекулярный слой и в нем Т-образно делится на две ветви, идущие параллельно поверхности, вдоль извилин. Поэтому на поперечном срезе эти ветви имеют вид точек.

Нервные окончания, синапсы. Все нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами — нервными окончаниями. По функциональному значению нервные окончания делятся на три группы:

- 1) эффекторные (эффекторы);
- 2) чувствительные (рецепторы);
- 3) межнейронные синапсы, осуществляющие связь нейронов между собой.

Эффекторные нервные окончания бывают двух типов: двигательные (моторные) и секреторные - это концевые аппараты аксонов эффекторных клеток соматической или вегетативной нервной системы. Примером моторного окончания может служить нейромышечное окончание (*termination neuromuscularis*) на поперечнополосатом мышечном волокне. К мышечным волокнам подходит миелиновое нервное волокно, теряет миелиновый слой и ветвится на терминали. Терминаль погружается в саркоплазму мышечного волокна, прогибая под собой плазмолемму волокна. Терминаль является пресинаптическим полюсом. Она содержит пресинаптические пузырьки, заполненные медиатором - ацетилхолином. Плазмолемма терминали аксона является пресинаптической мембраной, плазмолемма мышечного волокна - постсинаптической мембраной, пространство между ними - синаптической щелью. Постсинаптическая мембрана образует складки (*plicae membranae postsinapticae*).

Рецепторы (чувствительные нервные окончания) - это концевые аппараты дендритов чувствительных нейронов (рисунок 5.4).



А - свободные нервные окончания (боль); Б - тельце Мейсснера (прикосновение);
 В - колба Краузе (холод); Г - пластинчатое тельце Фатера - Пачини (давление);
 Д - тельце Руффини (тепло): 1 - нервные терминали; 2 - глиоциты;
 3 - соединительнотканная капсула; Е – нервно-мышечное веретено: 1 - наружная
 капсула (продолжение периневрия); 2 - внутренняя капсула; 3 - периневрий;
 4 - волокно с ядерной цепью; 5 - волокно с ядерной сумкой; 6 - коллагеновые
 фибриллы; 7 - гроздьевидное чувствительное окончание; 8 - двигательное нервно-
 мышечное окончание; 9 - кольцеспиральное чувствительное окончание;
 10 - экстрафузальное мышечное волокно; 11 - эндомизий; 12 - афферентные нервные
 волокна; 13 - двигательные нервные волокна; Ж - нервно-сухожильное веретено
 (сухожильный орган): 1 - трехслойная капсула; 2 - периневрий; 3 - периневральный
 эпителий, продолжением которого служит внутренний листок капсулы;
 4 - коллагеновые фибриллы; 5 - волокна сухожилия, в которые сливаются все
 волокна капсулы; 6 - внешние волокна сухожилия; 7 - волокна сухожилия внутри
 веретена; 8 - мышечные волокна; 9 - миелиновые нервные волокна; 10 - утолщения
 терминалей аксонов, окружающих коллагеновые волокна (по Р. В. Кристичу, 1985).

Рисунок 5.4 - Строение чувствительных нервных окончаний

По функциональным признакам их подразделяют на две группы: экстерорецепторы и интерорецепторы (рисунки 5.5, 5.6).

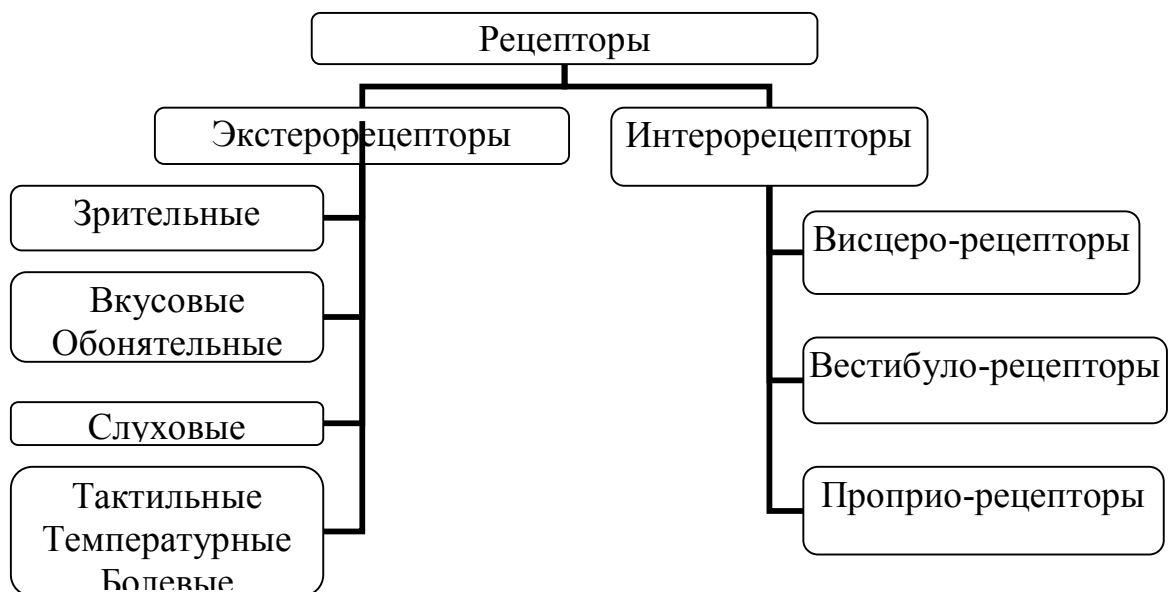


Рисунок 5.5 – Классификация рецепторов по функциональным признакам



Рисунок 5.6 – Классификация рецепторов по морфологическим признакам

Свободные окончания состоят только из терминальных ветвлений чувствительного нервного волокна. Несвободные неинкапсулированные нервные окончания связаны со скоплениями глиоцитов или с какими-то специализированными клетками (например, с осязательными менисками - клетками Меркеля). Несвободные инкапсулированные окончания помимо терминалей

нервного волокна и глиального аппарата имеют еще и соединительнотканную капсулу.

Межнейронные синапсы - специализированные контакты нервных клеток проводящие импульсы в одном направлении. По морфологическим признакам среди них различают:

1) аксосоматические синапсы (терминальные ветви аксона первого нейрона заканчиваются на теле второго);

2) аксодендритические синапсы (терминальные ветви аксона первого нейрона вступают в синаптическую связь с дендритом второго);

3) аксоаксональные синапсы (терминали аксона одного нейрона заканчиваются на аксоне другого).

По морфофункциональным признакам синапсы делятся на *химические* (пузырчатые) и *электрические*, характеризующиеся плотным прилеганием плазмолеммы двух нейроцитов (преимущественно их дендритов или перикарионов). Химические синапсы могут быть возбуждающие и тормозные.

Для них характерно присутствие в пресинаптическом полюсе *пресинаптических пузырьков*, заполненных медиатором - веществом, участвующим в передаче возбуждения на постсинаптический полюс. Наиболее распространенными медиаторами являются норадреналин (в адренергических синапсах) и ацетилхолин (в холинергических).

В химическом синапсе различают пресинаптическую часть (*pars presynaptica*) постсинаптическую часть (*pars postsynaptica*) и синаптическую щель. В пресинаптической части присутствуют пресинаптические пузырьки (*vesiculae presynapticae*). В холинергических синапсах они светлые (*vesiculae presynapticae*), в адренергических имеют плотную сердцевину и называются плотными пузырьками (*vesiculae densae*). Пресинаптическая часть заканчивается пресинаптической мембраной, на внутренней поверхности которой имеется пресинаптическое уплотнение. Постсинаптическая мембрана входит в состав постсинаптической части. Под ней находится постсинаптическое уплотнение. Между пресинаптической мембраной и постсинаптической мембраной находится синаптическая щель.

5.2 Органы чувств

По генетическим и морфофункциональным признакам различают:

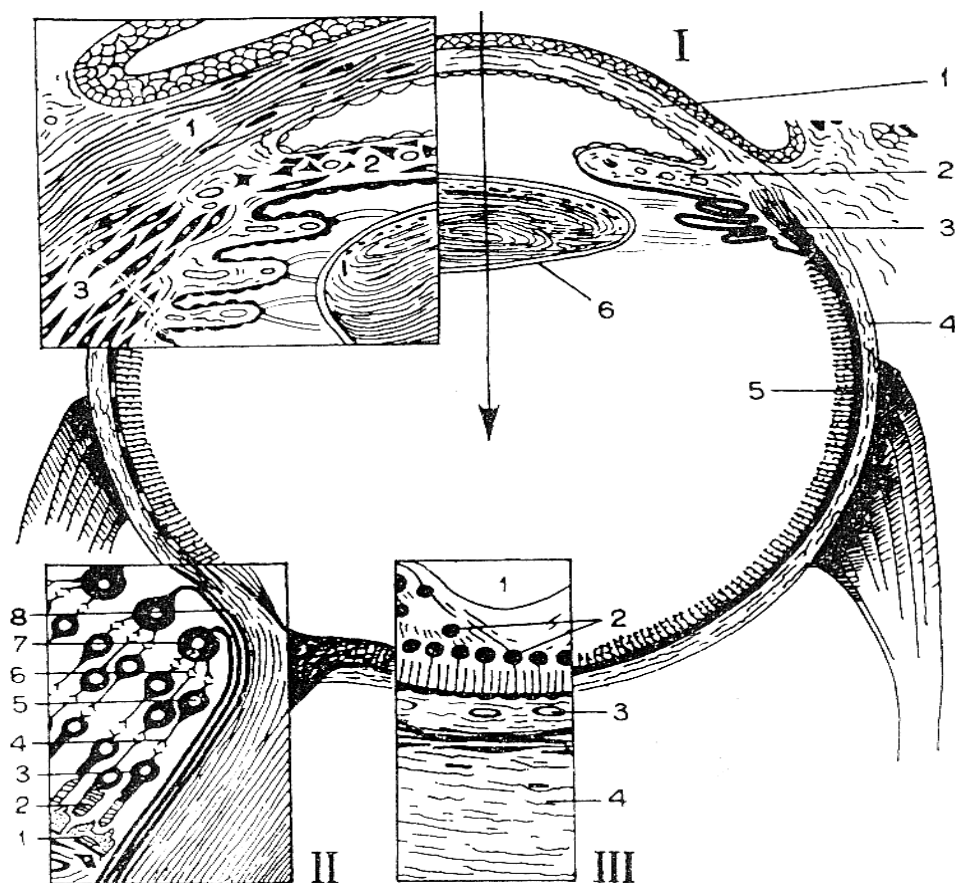
- 1) органы чувств, развивающиеся из нервной пластинки и имеющие в своем составе нейросенсорные рецепторные клетки (орган зрения и орган обоняния);
- 2) органы чувств, развивающиеся из утолщений эктодермы и имеющие в своем составе в качестве рецепторных элементов сенсорные эпителиоциты (орган вкуса, равновесия и слуха);
- 3) группу рецепторных инкапсулированных и не инкапсулированных телец и образований (органы осязания и мышечно-кинетической чувствительности).

Орган зрения. В глазном яблоке различают три основных функциональных аппарата:

- 1) диоптрический, или светопреломляющий (роговица, жидкость передней и задней камер глаза, хрусталик, стекловидное тело);
- 2) аккомодационный аппарат и аппарат адаптации (радужка - радужная оболочка, ресничное тело с цинновой связкой);
- 3) рецепторный, световоспринимающий аппарат (сетчатка).

Глазное яблоко имеет три оболочки:

- 1) фиброзную оболочку, состоящую из склеры и роговицы;
- 2) сосудистую оболочку с ее компонентами: собственно сосудистой оболочкой, ресничным телом и радужкой;
- 3) внутреннюю (сенсорную) оболочку глазного яблока – сетчатку (рисунок 5.7).



I - общий вид: 1 - роговица, 2 - радужка, 3 - ресничное (цилиарное) тело, 4 - склера, 5 - сетчатка, 6 - хрусталик;

II - нейронное строение сетчатки глаза: 1 - слой пигментного эпителия, 2 - фотосенсорный слой (палочки и колбочки), 3 - наружный ядерный слой, 4 - наружный сетчатый слой, 5 - внутренний ядерный слой, 6 - внутренний сетчатый слой, 7 - ганглиозный слой, 8 - слой нервных волокон;

III - строение желтого пятна: 1 - центральная ямка, 2 - слои сетчатки, 3 - сосудистая оболочка, 4 - склера.

Рисунок 5.7 - Строение глазного яблока

Склера (sclera) построена из плотной волокнистой соединительной ткани, состоящей из коллагеновых и эластических волокон, между пучками волокон находятся фиброциты и меланоциты. В передней части фиброзной оболочки склера переходит в роговицу.

Роговица (cornea). Ее передним слоем является передний эпителий роговицы (epithelium anterieus), представляющий собой многослойный плоский неороговевающий эпителий. Под эпителием располагается передняя пограничная пластинка (lamina limitans anterior), состоящая из переплетающихся в виде войлока коллагеновых фибрилл. Заднюю поверхность роговицы выстилает ее задний эпителий (epithelium posterius) - однослойный плоский эпителий, лежащий на задней пограничной пластинке (lamina limitans posterior). Последняя под световым микроскопом выглядит как толстый (10 мкм) гомогенный слой, однако при электронной микроскопии в ней видна сеть коллагеновых фибрилл. Между наружной и внутренней пограничными пластинками находится собственное вещество роговицы (substantia propria), состоящее из параллельно расположенных коллагеновых фибрилл. Между пластинками и внутри них лежат фиброциты, называемые здесь также кератиноцитами. В области лимба (limbus) - места перехода роговицы в склеру - задняя пограничная пластинка распадается на трабекулярную сеточку (reticulum trabeculare). Пространства между трабекулами, покрытые однослойным плоским эпителием, играют большую роль в оттоке жидкости из передней камеры глаза, так как из межтрабекулярных пространств жидкость просачивается в венозный синус (шлеммов канал), лежащий в области лимба, затем в собирательные каналы склеры и венозную систему.

Собственно сосудистая оболочка состоит из следующих компонентов:

- 1) надсосудистая пластинка (рыхлая соединительная ткань с фибробластами и меланоцитами);
- 2) околосоудистое пространство, (сосудистая пластинка, представляющая собой соединительную ткань, содержащую артерии, вены, меланоциты);
- 3) сосудисто-капиллярный слой;
- 4) базальная пластинка. В своей передней части собственно сосудистая оболочка переходит в ресничное тело.

Ресничное тело (corpus ciliaris). Его основными частями являются ресничная мышца (musculus ciliaris) и ресничные отростки (processus ciliares). Отростки состоят из соединительной ткани с сосудами и снаружи покрыты ресничной частью

сетчатки (*pars ciliaris retinae*). В последней различают пигментный эпителий (*epithelium pigmentosum*) и беспигментный эпителий (*epithelium nonpigmentosum*). Базальные складки плазмолеммы клеток этих эпителиев образуют развитый мембранозный лабиринт, имеющий важное значение в откачивании воды и электролитов и формировании водянистой влаги глаза. Вода и электролиты поступают из крови сосудов ресничных отростков. Ресничное тело соединено с хрусталиком при помощи ресничного пояса (*zonula ciliaris*). При сокращении ресничной мышцы ресничный пояс расслабляется, хрусталик приобретает более выпуклую форму и глаз аккомодируется на более близкое расстояние.

Радужка (*iris*) - передняя часть сосудистой оболочки, представляющая собой пигментированный диск с отверстием в центре - зрачком. Зрачок может расширяться или суживаться, пропуская больше или меньше света благодаря присутствию в радужке мышцы, суживающей зрачок, и мышцы, расширяющей зрачок. Мышца, суживающая зрачок, - сфинктер зрачка; (*musculus sphincter pupillae*), состоит из гладких миоцитов, располагающихся циркулярно вокруг зрачка. Мышца, расширяющая зрачок, - дилататор зрачка (*musculus dilatator pupillae*), состоит не из гладких миоцитов, а из миопигментоцитов (*myopigmentocyti iridici*), расположенных радиально. На наружной поверхности радужки локализуется слой плоских клеток, являющийся продолжением заднего эпителия роговицы, далее идет наружный бессосудистый слой (*stratum nonvasculosum*), затем сосудистый (*stratum vasculosum*), задний пограничный с дилататором зрачка и затем задний пигментный эпителий (*epithelium posterius pigmentosum*) радужковой части сетчатки (*pars iridica retinae*).

Хрусталик (*lens*) состоит из хрусталиковых волокон (*fibra lentis*), спереди от которых располагается однослойный эпителий хрусталика (*epithelium lentis*). Снаружи хрусталик окружен капсулой хрусталика (*capsula lentis*), представляющей собой утолщенную базальную мембрану.

Сетчатка (*retina*) состоит из тонкого пигментного слоя (*stratum pigmentosum*) и нервного слоя (*stratum nervosum*), составляющего основную ее часть. Нервный слой содержит 6 типов нейронов: палочковые нейросенсорные клетки (*cellula*

neurosensoria bacillifera), колбочковые нейросенсорные клетки (cellula neurosensoria conifera), биполярные нейроны (neuronum bipolare), горизонтальные (neuronum horizontale) амакриновые ((neuronum amacrinum) и мультиполярные нейроны (neuronum multipolare). Нейросенсорный, биполярный и мультиполярный нейроны образуют цепь из трех нейронов, в которой нейросенсорная клетка воспринимает раздражение и через биполярный нейрон передает импульс на мультиполярный (ганглионарный) нейрон. Аксон мультиполярного нейрона уходит из глазного яблока в составе зрительного нерва. Горизонтальный и амакриновый нейроны играют роль тормозных.

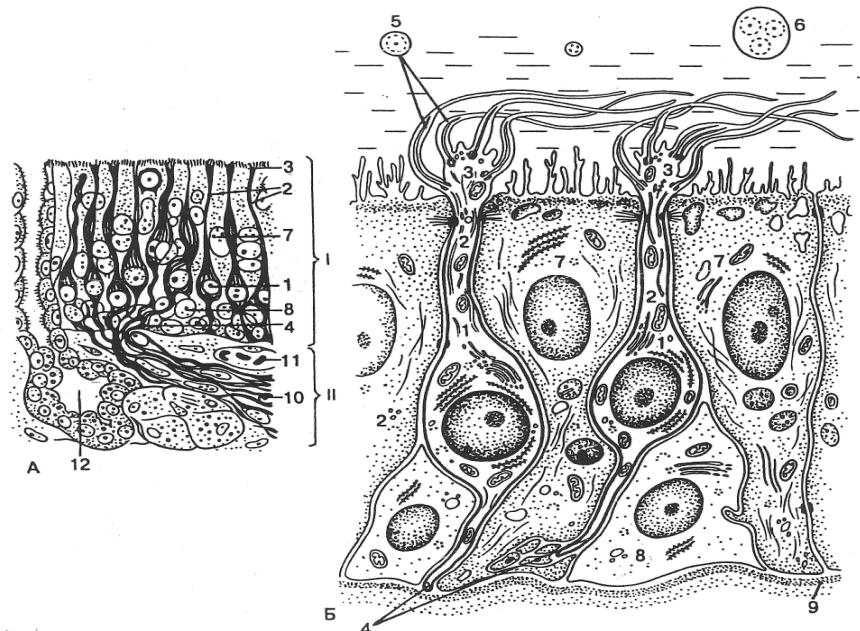
Тела нейронов и их отростки образуют слои сетчатки. Фотосенсорный слой (stratum photosensorium) образован палочками и колбочками - специализированными дендритами палочковых и колбочковых нейросенсорных клеток. Наружный ядерный слой (stratum nucleare externum) состоит из тел нейросенсорных клеток. Наружный сетчатый слой (stratum reticulare externum) состоит из аксонов нейросенсорных клеток и их синапсов с дендритами нейронов следующего внутреннего ядерного слоя. В состав внутреннего ядерного слоя (stratum nucleare internum) входят тела биполярных, горизонтальных и амакриновых нейронов. Внутренний сетчатый слой (stratum reticulare internum) состоит из аксонов биполярных нейронов и их синапсов с дендритами мультиполярных нейронов. Тела мультиполярных нейронов образуют ганглионарный слой (stratum ganglionare). Аксоны мультиполярных нейронов образуют слой нервных волокон (stratum neurofibragum) и, собираясь вместе, формируют зрительный нерв. Место выхода зрительного нерва называется слепым пятном, так как не содержит светочувствительных элементов. Во внутреннем ядерном слое лежат также тела радиальных глиоцитов (gliocyti radiales), отростки которых формируют наружный пограничный слой (stratum limitans externum), располагающийся между фотосенсорным и наружным ядерным слоями, внутренний пограничный слой (stratum limitans internum), покрывающий сетчатку изнутри.

Палочки и колбочки имеют наружный сегмент (segmentum externum); состоящий из мембранных дисков (discus membranaceus), и внутренний сегмент

(segmentum internum), содержащий эндоплазматическую сеть и митохондрии. Внутренний и наружный сегменты связаны ресничкой (cilium). Колбочку отличают от палочки форма наружного членика и наличие связи части мембранных дисков с плазмолеммой.

Центральная ямка сетчатки является местом наилучшего видения, так как в области ямки все слои сетчатки, кроме нейросенсорного, сдвинуты в стороны, и свет попадает на палочки и колбочки, не рассеиваясь.

Орган обоняния представлен обонятельным эпителием (epithelium olfactorium) на поверхности верхней и части средней носовых раковин (рисунок 5.8).



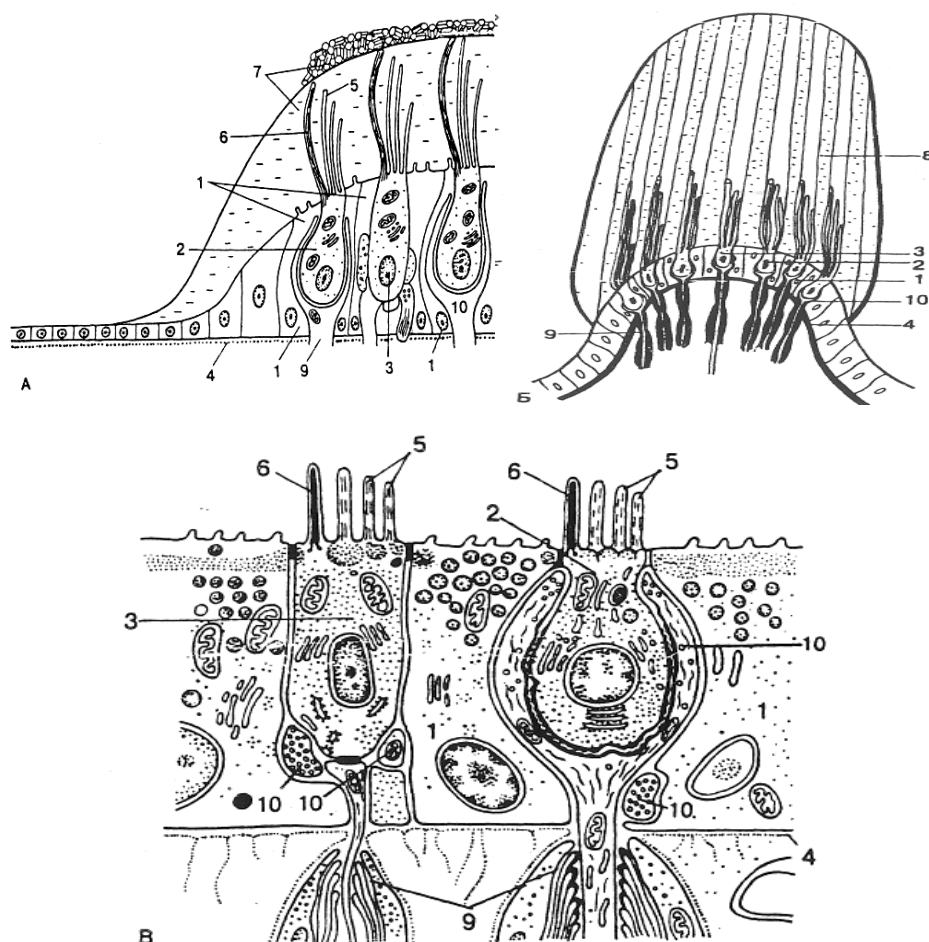
- I - обонятельный эпителий; II - собственная пластинка слизистой оболочки;
- 1 - обонятельные клетки; 2 - периферические отростки (дендриты); 3 - обонятельные булавки с обонятельными ресничками; 4 - центральные отростки (аксоны);
- 5, 6 - обонятельные реснички; 7 - поддерживающие клетки; 8 - базальные клетки;
- 9 - базальная мембрана; 10 - нервные стволы; 11 - кровеносный сосуд;
- 12 - обонятельная (боуменова) железа.

Рисунок 5.8 - Строение органа обоняния в световом (А) и электронном (Б) микроскопах

Обонятельный эпителий состоит из обонятельных нейросенсорных клеток (*cellulae neurosensoriae olfactoria*), поддерживающих эпителиоцитов (*epitheliocyti sustentantes*) и базальных эпителиоцитов (*epitheliocyti basales*). Последние являются камбиальными. Дендрит обонятельной нейросенсорной клетки заканчивается луковицей дендрита (*bulbus dendriticus*), от которой отходят реснички (*ciliae*). Секрет трубчато-альвеолярных обонятельных желез (*glandulae olfactoriae*), лежащих в собственной пластинке слизистой оболочки, увлажняет поверхность слизистой и растворяет вещества, которые раздражают реснички обонятельных клеток. Аксоны обонятельных клеток объединяются в пучки - обонятельные нити (*fili olfactorii*), которые через отверстия решетчатой кости направляются в обонятельные луковицы мозга.

Орган слуха и равновесия. Рецепторные клетки органа слуха и равновесия локализованы в перепончатом лабиринте, который располагается в костном лабиринте. Рецепторные клетки органа слуха находятся в улитковом лабиринте (*labyrinthus cochlearis*), а орган равновесия – в вестибулярном лабиринте (*labyrinthus vestibularis*). В вестибулярном лабиринте имеются два расширения: сферический мешочек (*sacculus*) и маточка (*utricleus*), или эллиптический мешочек. С маточкой связаны полукружные каналы, которые также имеют расширения - перепончатые ампулы (*ampula membranacea*). В ампулах располагаются ампулярные гребешки (*cristae ampullaris*). В мешочке находится пятно сферического мешочка (*macula sacculi*), в маточке - пятно эллиптического мешочка (*macula utriculi*). В пятнах различают волосковые сенсорные клетки (*cellulae sensoriae pilosae*) и поддерживающие эпителиоциты (*epitheliocytus sustentans*).

Волосковые сенсорные клетки бывают двух типов: грушевидные эпителиоциты (*epitheliocyti piriformes*) и столбчатые эпителиоциты (*epitheliocyti columnares*). От апикальной поверхности волосковой клетки отходят неподвижные волоски - стереоцилии и один подвижный - киноцилия. Волоски направляются в лежащую под ними мембрану статоконий (*membrana statoconiorum*). Статокония (*statoconium*) - это кристалл карбоната кальция (рисунок 5.9).



Макула (А), ампулярный гребешок (Б) и детали строения сенсорных и поддерживающих эпителиоцитов (В).

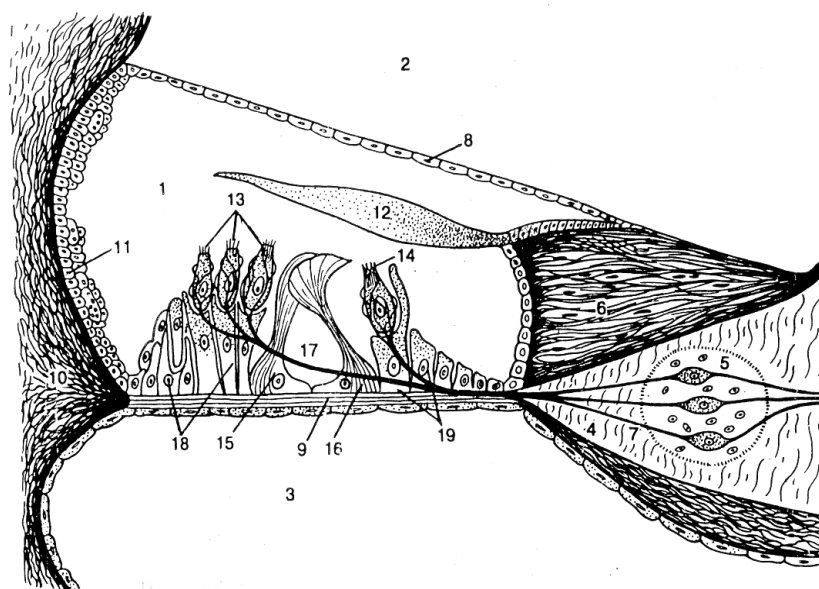
1 - поддерживающие эпителиоциты; 2 - сенсорные эпителиоциты I типа;
 3 - сенсорные эпителиоциты II типа; 4 - базальная мембрана; 5 - стереоцилии;
 6 - киноцилия; 7 - студенистая отолитовая мембрана; 8 – желатинозный купол;
 9 - нервные волокна; 10 - нервные окончания.

Рисунок 5.9 - Строение органа равновесия

Пятна воспринимают гравитацию (силу тяжести) и линейные ускорения, под действием которых мембрана статоконий смещается относительно волосков рецепторных клеток. Возникает импульс, передающийся на нервное окончание, которое на грушевидных рецепторных клетках имеет форму чаши, а на столбчатых - нескольких мелких окончаний. Пятно сферического мешочка воспринимает, кроме

того, вибрацию. В перепончатых ампулах располагаются ампулярные гребешки (*cristae ampullares*). Они состоят из таких же клеток, как и пятна. Волоски рецепторных клеток направлены в желатинозный купол (*cupula gelatinosa*), который отклоняется при движениях эндолимфы относительно стенок полукружных каналов. Ампулярные гребешки регистрируют угловые ускорения, т. е. повороты тела или повороты головы.

Рецепторный аппарат органа слуха построен по тому же принципу, что и орган равновесия. Детали строения будут рассмотрены при описании препарата улитки (рисунок 5.10).

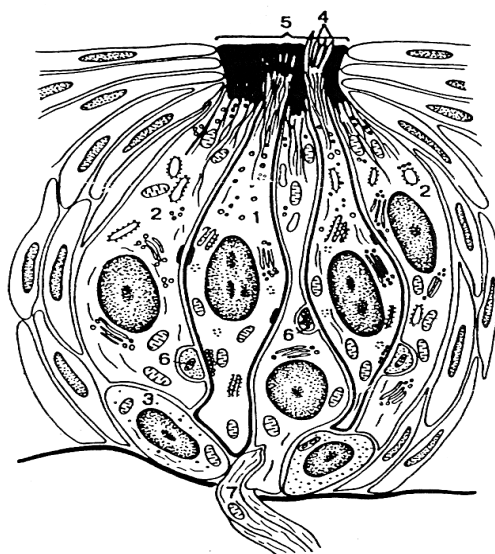


1 - перепончатый канал улитки; 2 - вестибулярная лестница; 3 - барабанная лестница; 4 - спиральная костная пластинка; 5 - спиральный узел; 6 - спиральный гребешок; 7 - дендриты нервных клеток; 8 - вестибулярная мембрана; 9 - базилярная мембрана; 10 - спиральная связка; 11 - сосудистая полоска; 12 - покровная пластинка; 13 - наружные волосковые сенсорные клетки; 14 - внутренние волосковые сенсорные клетки; 15 - наружные клетки-столбы; 16 - внутренние клетки-столбы; 17 - туннель; 18 - наружные опорные клетки; 19 - внутренние опорные клетки.

Рисунок 5.10 - Строение органа слуха

Спиральный орган состоит из двух видов клеток - опорных и рецепторных. Среди опорных клеток, касающихся базальной мембраны, различимы внутренние и наружные клетки-столбы, а также внутренние и наружные поддерживающие клетки. Клетки-столбы образуют между собой треугольной формы канал - туннель. Снаружи от них видны наружные поддерживающие клетки. Внутренние (грушевидные) и наружные (столбовые) волосковые сенсорные эпителиоциты лежат на поддерживающих клетках: внутренние – в один ряд, наружные - в три-четыре ряда. Над спиральным органом нависает покровная пластинка, имеющая связь с эпителием вестибулярной губы лимба.

Орган вкуса представлен совокупностью вкусовых почек, располагающихся в эпителии грибовидных, листовидных и желобоватых сосочков. Вкусовая почка (*caliculus gustatorius*, *gemma gustatoria*) имеет овальную форму и состоит из вкусовых сенсорных эпителиоцитов (*epitheliocyti sensorii gustatorii*) и поддерживающих эпителиоцитов (*epitheliocyti sustentantes*) (рисунок 5.11).



- 1 - рецепторный вкусовой эпителиоцит; 2 - поддерживающий эпителиоцит;
3 - базальный эпителиоцит; 4 - микроворсинки; 5 - вкусовая ямка, заполненная гликопротеидами; 6 - нервные окончания; 7 - нервное волокно.

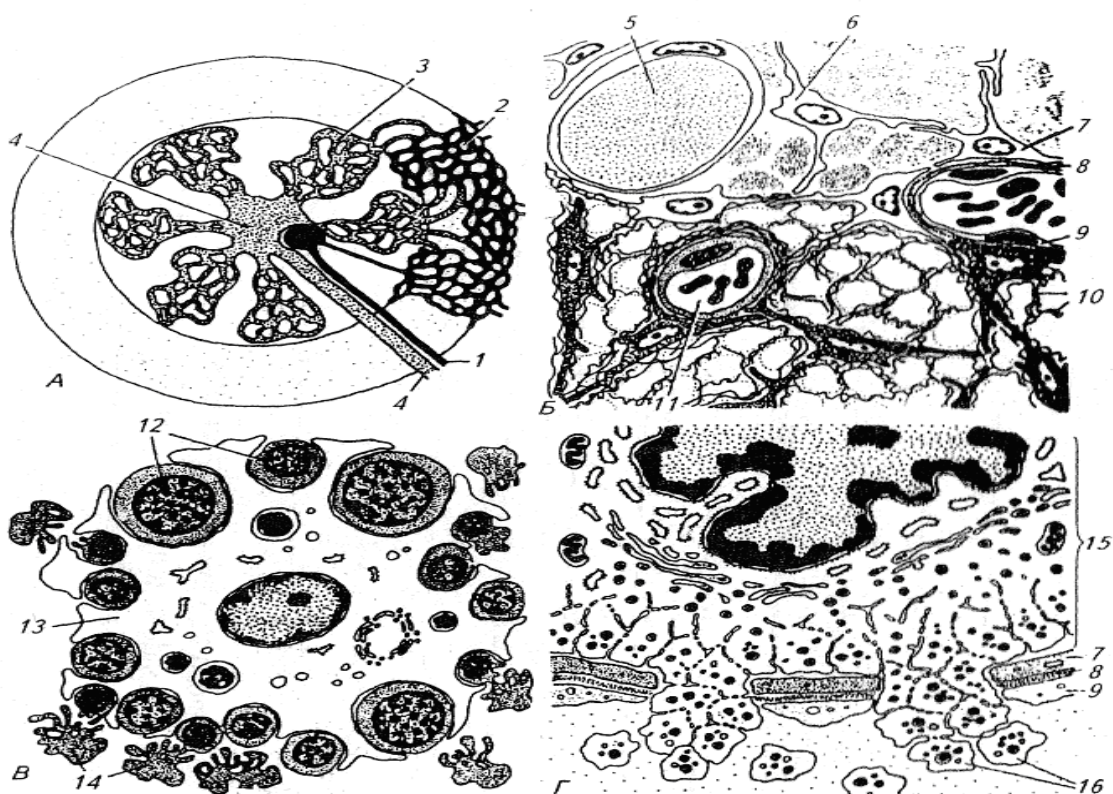
Рисунок 5.11 - Строение органа вкуса

С поверхностью эпителия вкусовая почка связана вкусовой порой (porus gustatorius), которая ведет во вкусовую ямку (foveola gustatoria). На апикальной поверхности сенсорных эпителиоцитов имеются микроворсинки, склеенные в пучки электронно-плотным веществом, богатым гликопротеидами. Под световым микроскопом эти пучки представлены как короткие палочки розового цвета.

5.3 Органы кроветворения и иммунологической защиты

К органам кроветворения и иммунологической защиты относят красный костный мозг, тимус, лимфатические узлы, селезенку, лимфоидные узелки кишечника и других органов. Красный костный мозг и тимус - центральные органы кроветворения и иммуноцитопозза; селезенка, лимфатические узлы и лимфоидные узелки - периферические органы. Основу органов кроветворения составляет ретикулярная соединительная (в тимусе - эпителиальная) ткань.

Красный костный мозг является после рождения источником стволовых клеток крови и универсальным органом гемопоэза. Кроветворение в красном костном мозге называется миелопоэзом, который включает эритропоэз, гранулоцитопоэз, тромбоцитопоэз, моноцитопоэз. Кроме того, здесь формируются кроветворные элементы красного костного мозга и ретикулярная ткань в совокупности образуют миелоидную ткань (рисунок 5.12).

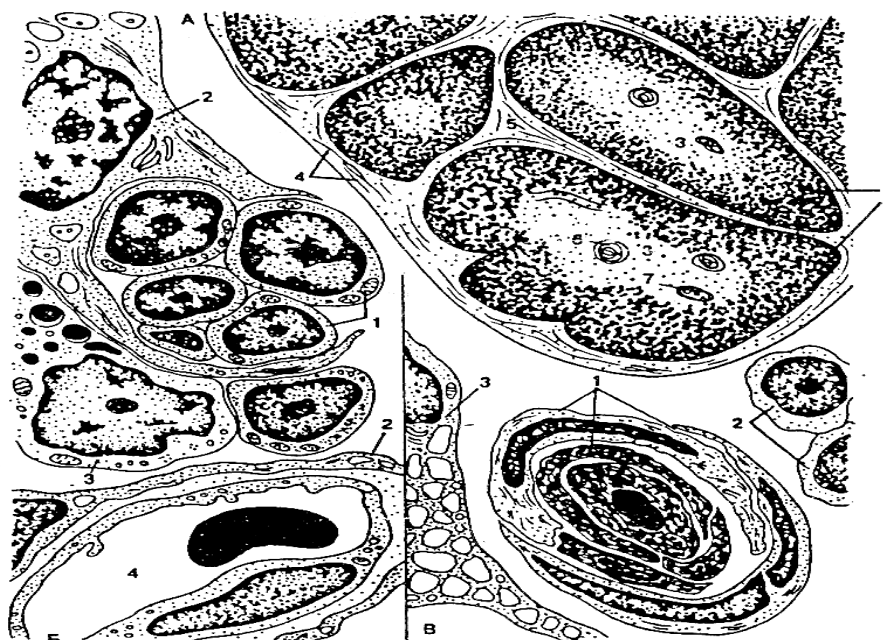


А - схема кровоснабжения костного мозга трубчатой кости; Б - схема строения стромы костного мозга; В - эритробластический островок; Г - почкование кровяных пластинок в просвете венозного синуса; 1 - артерия; 2 - капилляры в толще кости; 3 - венозные синусы; 4 - вена; 5 - жировая клетка; 6 и 7 - ретикулярная и адвентициальная клетки; 8 и 9 - базальная мембрана и эндотелий синусоидного капилляра; 10 - коллагеновые волокна; 11 - капилляр; 12 - эритробласты; 13 - центральный макрофаг эритробластического островка; 14 - ретикулоциты; 15 - мегакариоцит; 16 - кровяные пластинки.

Рисунок 5.12 - Схема строения костного мозга

Вилочковая железа (тимус) является центральным органом лимфоцитопоэза и иммуноцитопоэза. В нем из костномозговых предшественников Т-лимфоцитов происходит дифференцировка Т-лимфоцитов. Затем Т-лимфоциты вселяются в Т-зоны периферических лимфоидных органов кроветворения, где в ответ на воздействие антигена они размножаются и дифференцируются в Т-эффекторные

клетки, обеспечивающие реакции клеточного иммунитета и участвующие в регуляции гуморального иммунитета. Основу паренхимы тимуса составляют эпителиальные клетки, образующие сеть. Эпителиальные клетки образуют также слоистые эпителиальные тельца в мозговом веществе тимуса. Соединительная ткань стромы делит железу на дольки, в которых различают корковое и мозговое вещество. В корковом веществе больше лимфоцитов, поэтому они кажутся более темным. Коровое и мозговое вещество отличаются также особенностями кровоснабжения, присутствием в мозговом веществе тимических телец и другими признаками (рисунок 5.13).



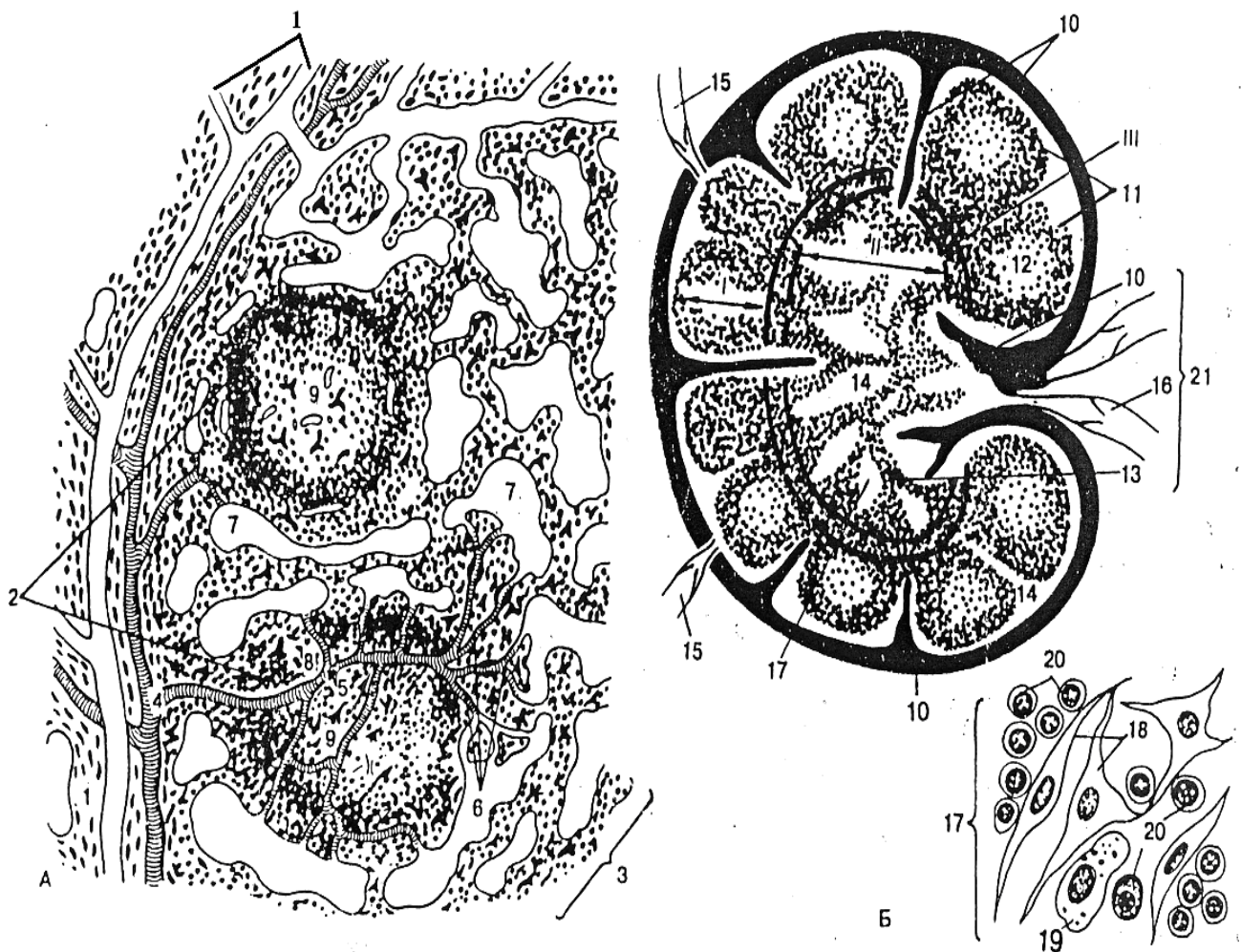
- А - фрагмент тимуса на светоптическом уровне: 1 - дольки тимуса; 2 - корковое вещество; 3 - мозговое вещество; 4 - соединительнотканная капсула; 5 - прослойка соединительной ткани; 6 - тельце тимуса; 7 - кровеносный капилляр;
- Б - ультраструктура коркового вещества: 1 - лимфоциты; 2 - ретикулярные клетки; 3 - макрофаг; 4 - кровеносный капилляр; В - ультраструктура мозгового вещества: 1 - concentrically arranged epitheliocytes; thymic corpuscles; 2 - lymphocytes; 3 - reticuloepithelial cells.

Рисунок 5.13 - Строение тимуса

Лимфатические узлы располагаются по ходу лимфатических сосудов и кроме лимфоцитопоза выполняют также защитную функцию, очищая лимфу от попавших в нее болезнетворных или чужеродных агентов. Узел покрыт соединительнотканной капсулой. В узле различают кортикальную зону, паракортикальную зону и мозговое вещество. Основу узла составляет ретикулярная ткань, вместе с лимфоцитами она образует лимфоидную ткань. Из лимфоидной ткани построены лимфоидные узелки коркового вещества, паракортикальная зона и мозговые тяжи мозгового вещества. Лимфоидные узелки и мозговые тяжи являются В-зонами, где размножаются и превращаются в плазмocyты В-лимфоциты. *Паракортикальная* зона представляет собой Т-зону. В ней размножаются и дифференцируются Т-лимфоциты. В лимфатическом узле имеется система синусов, по которым от приносящих лимфатических сосудов к выносящим медленно протекает лимфа. Между капсулой и фолликулами располагается подкапсульный (краевой) синус, между фолликулами и трабекулами - вокруг узелковые корковые синусы, между трабекулами и мозговыми тяжами находятся мозговые синусы, которые впадают в воротный синус. В синусах расположена ретикулярная ткань, в петлях которой находятся свободные клеточные элементы: лимфоциты, плазмocyты, макрофаги (рисунок 5.14).

Селезенка в отличие от лимфатических узлов расположена по ходу кровеносных сосудов.

Белая пульпа селезенки (pulpa alba) – это совокупность лимфоидных узелков. Периартериальная зона узелка является Т-зоной, центр размножения узелка – В-зоной. В мантийном слое и маргинальной зоне узелков присутствуют Т- и В-лимфоциты. *Красная пульпа* (pulpa rubra), расположенная между узелками, состоит из ретикулярной ткани, в петлях которой располагаются эритроциты и другие клетки крови. В состав красной пульпы входят синусоидные капилляры и расположенные между ними селезеночные или пульпарные тяжи (chorda splenica).



А - строение селезенки: 1 - трабекула селезенки с артерией и веной; 2 - белая пульпа; 3 красная пульпа; 4 - пульпарная артерия; 5 - центральная артерия; 6 - кисточковые артериолы с эллипсоидами; 7 - венозные синусы; 8 - тимусзависимые зоны (Т-зоны); 9 - тимуснезависимые зоны (В-зоны); Б – строение лимфатического узла: I - корковое вещество; II - мозговое вещество; III - паракортикальная зона; 10 - капсула и трабекулы; 11 - лимфоидные узелки; 12 - светлый центр; 13 - мозговые тяжи; 14 - синусы; 15 - приносящие лимфатические сосуды; 16 - выносящий лимфатический сосуд; 17 - синус мозгового вещества, где видны ретикулярные клетки (18); макрофаги (19); лимфоциты и плазмоциты (20).

Рисунок 5.14 - Строение селезенки и лимфатического узла

5.4 Эндокринная система

В эндокринную систему входят высокоспециализированные секреторные органы (железы внутренней секреции) и гормонопродуцирующие клетки неэндокринных органов - пищеварения, дыхания, выделения (рисунок 5.15).



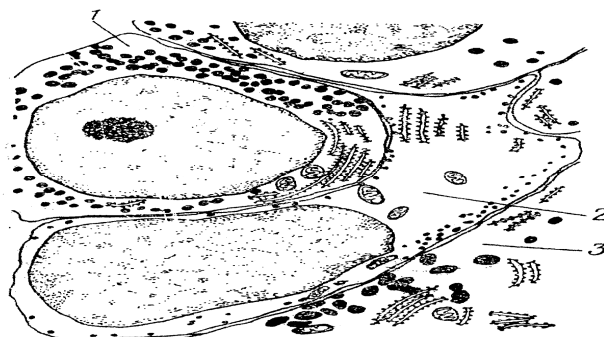
Рисунок 5.15 - Классификация органов эндокринной системы

Для всех компонентов эндокринной системы характерна способность синтезировать, и выделять в кровь и лимфу гормоны - высокоспецифичные, биологически активные вещества, которые совместно с нервной системой регулируют уровень обмена и функциональную активность клеток, органов и систем организма. Для желез внутренней секреции характерны:

- 1) наличие специализированных секреторных клеток с развитым синтетическим и секреторным аппаратом;
- 2) обилие кровеносных и лимфатических сосудов, причем гемокапилляры часто синусоидного типа;
- 3) отсутствие выводного протока.

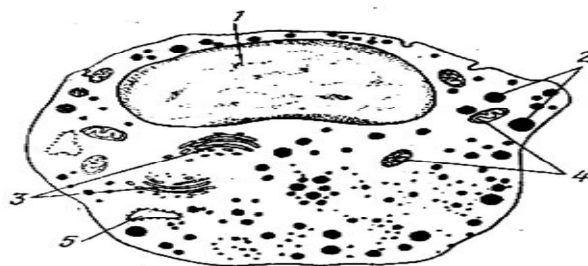
Нейросекреторные ядра гипоталамуса регулируют деятельность гипофиза, который в свою очередь выделяет гормоны, регулирующие секреторную активность ряда эндокринных желез.

По происхождению **гипофиз** подразделяют на аденогипофиз (передняя доля, промежуточная доля и туберальная часть) и нейрогипофиз (задняя доля, стебель, воронка). Аденогипофиз - эпителиального происхождения (из гипофизарного кармана эпителия верхней части ротовой полости). Нейрогипофиз образуется как выпячивание промежуточного пузыря закладки головного мозга (рисунки 5.16, 5.17).



1 - соматотропоцит; 2 - кортикотропоцит; 3 – маммотропоцит.

Рисунок 5.16 - Схема ультрамикроскопического строения эндокриноцитов гипофиза



1 - ядро; 2 – специфическая зернистость; 3 - комплекс Гольджи; 4 – митохондрии;
5 – гранулярная эндоплазматическая сеть.

Рисунок 5.17 - Схема ультрамикроскопического строения гонадотропоцита передней доли гипофиза

Передняя доля, или дистальная часть (*lobus anterior, pars distalis*), состоит из эндокриноцитов, расположенных тяжами или гроздьями (*racemus endocrinocitorum*), разделенными тонкими прослойками соединительной ткани с синусоидными капиллярами. Различают хромофобные эндокриноциты (*endocrinocyti chromofobi*), характеризующиеся бледно окрашивающейся цитоплазмой, и хромофильные (*endocrinocyti chromophili*), цитоплазма которых содержит интенсивно окрашивающиеся гранулы. Хромофильные эндокриноциты подразделяются на ацидофильные и базофильные. К ацидофильным эндокриноцитам (*endocrinocyti acidophili*) относятся соматотропные эндокриноциты (*endocrinocyti somatotropici*), вырабатывающие соматотропный гормон, регулирующий рост организма, и мамматропные эндокриноциты (*endocrinocyti mammatropici*), вырабатывающие лактотропный гормон - пролактин. Цитоплазма соматотропных эндокриноцитов (соматотропоцитов) содержит сферические гранулы диаметром от 350 до 400 нм. Гранулы мамматропных эндокриноцитов (мамматропоцитов) почти вдвое крупнее (от 500 до 600 нм) и имеют неправильную форму.

Базофильные эндокриноциты (*endocrinocyti basophili*) включают следующие виды клеток: тиротропные (*endocrinocyti thyrotropici*), гонадотропные (*endocrinocyti gonadotropici*) и кортикотропные (*endocrinocyti corticotropici*). Тиротропные эндокриноциты (тиротропоциты) имеют полигональную форму. Их цитоплазма содержит мелкие гранулы (от 80 до 150 нм). Тиротропоциты вырабатывают гормон, стимулирующий секрецию щитовидной железы - тиротропин. Гонадотропные эндокриноциты (гонадотропоциты) - это клетки округлой или овальной формы с эксцентрично расположенным ядром, рядом с которым на светооптическом уровне располагается светлое пятно - макула (место расположения комплекса Гольджи). Гонадотропоциты выделяют гонадотропные гормоны: фолликулостимулирующий и лютеинизирующий. Кортикотропные эндокриноциты (*endocrinocyti corticotropici*) - это клетки неправильной формы. Их мелкие (от 200 до 250 нм) сферические гранулы располагаются на периферии клеток. К группе хромофобных эндокриноцитов относятся малодифференцированные клетки, а также ацидофильные и базофильные эндокриноциты, выделившие свои гранулы.

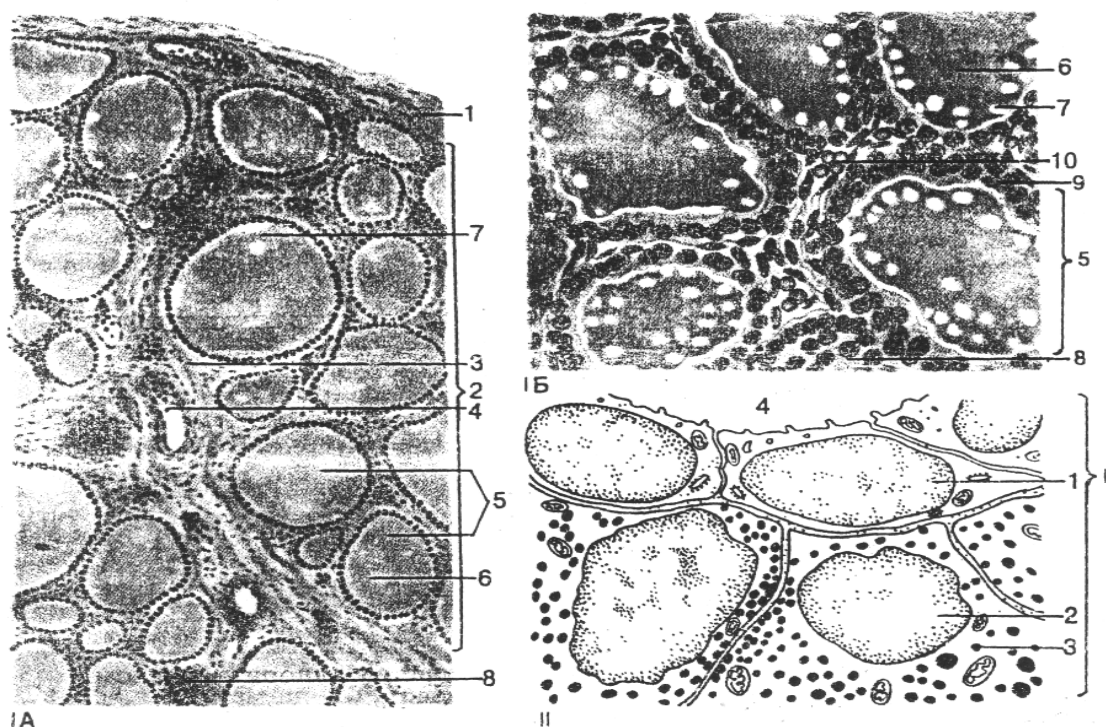
Промежуточная часть (доля) гипофиза (*pars intermedia*) состоит из базофильных эндокриноцитов (*endocrinocyti basophili*), секретирующих меланоцитостимулирующий гормон и липотропин, стимулирующий обмен липидов. Иногда накопление секрета между клетками приводит к образованию полостей - псевдофолликулов.

Задняя доля (*posterior hypophysis*) состоит из нервных волокон и отростчатых или веретенообразных глиальных клеток, называемых здесь питуицитами (*pituicyti*). Гормоны задней доли (вазопрессин и окситоцин) секретируются нейронами нейросекреторных ядер переднего гипоталамуса: супраоптического (*nucleus supraopticus*) и паравентрикулярного (*nucleus paraventricularis*). Нейросекрет спускается по аксонам нейронов этих ядер (гипоталамо-гипофизарному тракту) в заднюю долю, где он накапливается, образуя накопительные нейросекреторные тельца (*corpusculi neurosecretoria accumulati*) и выделяется в кровь многочисленных капилляров, присутствующих в задней доле. Передняя доля гипофиза не имеет прямой связи с гипоталамической областью, и гормоны нейросекреторных ядер медиобазального гипоталамуса (либерины, стимулирующие секреторную активность клеток передней доли гипофиза, и статины, тормозящие ее) попадают в переднюю Долю по сосудистой системе. Верхняя гипофизарная артерия (*arteria superior hypophysis*) в области срединного возвышения распадается на первичную капиллярную сеть (*rete capillare primarium*), к капиллярам которой подходят аксоны нейронов нейросекреторных ядер медиобазального гипоталамуса: аркуатного (*nucleus arcuatus*) и вентро-медиального (*nucleus ventromedialis*). Выделяемые этими клетками либерины и статины поступают в кровь в области первичной капиллярной сети. Последняя формирует воротные гипофизарные сосуды (*vasa portale hypophysis*), несущие кровь к передней доле и распадающиеся там, на вторичную капиллярную сеть - аденогипофизарные синусоидные капилляры (*vas capillare sinusoidum adenohypophysis*). Здесь либерины и статины диффундируют в ткань передней доли и влияют на секреторную активность ее клеток. Гормоны, секретируемые экзокриноцитами передней доли, поступают в кровь.

Эпифиз мозга тонкими соединительно-тканными перегородками неотчетливо разделен на доли. Его паренхима состоит из глиоцитов и пинеалоцитов (или эндокриноцитов эпифиза - *endocrinocyti pineali*). Пинеалоциты подразделяют на 2 группы: светлые эндокриноциты (*endocrinocyti lucidi*) и темные эндокриноциты (*endocrinocyti densi*). Цитоплазма первых не содержит гранул, в цитоплазме вторых присутствуют ацидофильные (иногда базофильные) гранулы. Светлые эндокриноциты иногда называют главными, так как они численно преобладают. Возможно, что светлые и темные эндокриноциты являются разными функциональными состояниями одной клетки. Эпифиз выделяет серотонин и мелатонин, а также белковые гормоны: пинеальный антигонадотропин и гормон, повышающий концентрацию калия в крови.

Щитовидная железа регулирует уровень основного обмена и участвует в поддержании уровня кальция в крови; соответственно в ее паренхиме выделяют два основных типа клеток, различающихся по морфологии, происхождению и функции: фолликулярные эндокриноциты - тироциты (*endocrinocyti folliculares*) и парафолликулярные эндокриноциты - кальцитониноциты (рисунок 5.18).

Тироциты происходят из эпителия вентральной стенки глотки. Они формируют стенку фолликулов щитовидной железы и вырабатывают гормоны тироксин и трийодтиронин. Кальцитониноциты (К-клетки) могут локализоваться в стенке фолликула или между фолликулами. Они нейрального происхождения. На препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином, кальцитониноциты светлее тироцитов, но при импрегнации серебром они темнее, так как в их цитоплазме обнаруживаются коричневые гранулы, которые отсутствуют в цитоплазме тироцитов. Специфическая зернистость кальцитониноцитов видна также при электронной микроскопии. Гормон кальцитониноцитов - кальцитонин - снижает уровень кальция в крови.



I - микроскопическое строение: А - малое увеличение (окраска гематоксилин-эозином); Б - большое увеличение (окраска гематоксилин-эозином):

1 - соединительнотканная капсула; 2 - долька; 3 - соединительнотканые междольковые перегородки; 4 - кровеносный сосуд; 5 - фолликулы; 6 - коллоид; 7 - вакуоли в коллоиде; 8 - межфолликулярные островки; 9 - тироциты;

Ю - межфолликулярная соединительная ткань с сосудами (по В. Г. Елисееву и др., 1970); II - ультрамикроскопическое строение тироцитов и кальцитониноцитов щитовидной железы: 1 - тироцит (фолликулярный эндокриноцит);

2 - кальцитониноцит (парафолликулярный эндокриноцит);

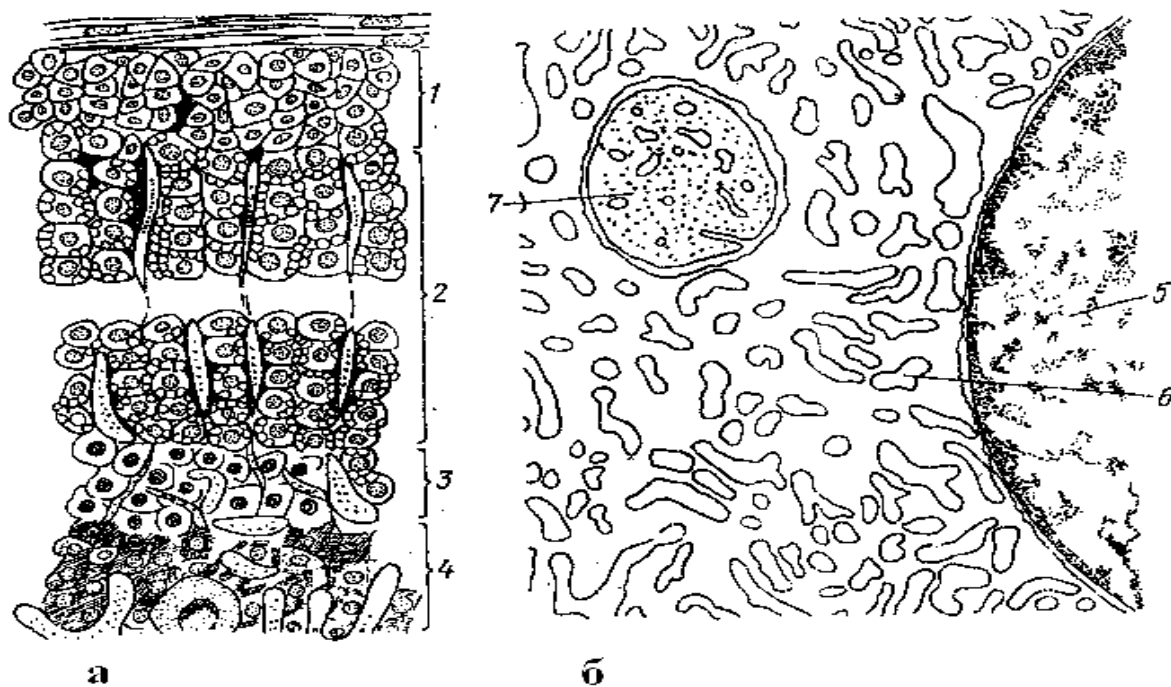
3 - специфическая зернистость; 4 - коллоид.

Рисунок 5.18 - Строение щитовидной железы

Околощитовидные железы выделяют гормон, повышающий уровень кальция в крови - паратирин. Клетки околощитовидной железы - паратироциты (endocrinocyti parathyroideus) располагаются тяжами или скоплениями,

разделенными прослойками соединительной ткани с сосудами. Различают главные, или базофильные, паратироциты (*endocrinocyti principales*), и ацидофильные паратироциты (*endocrinocyti acidophilici*). Цитоплазма главных паратироцитов, вырабатывающих гормон паратирин, содержит специфическую зернистость, ацидофильные клетки считаются стареющими. Паратирин повышает уровень кальция в крови.

Надпочечники состоят из коркового вещества (эпителиального происхождения) и мозгового вещества, развивающегося из клеток, выделившихся из общего зачатка симпатических ганглиев, т. е. являющегося по существу видоизмененным симпатическим ганглием (рисунок 5.19).



а - микроскопическое строение; б - ультрамикроскопическое строение;
 1 - клубочковая зона; 2 - пучковая зона; 3 - сетчатая зона; 4 - мозговое вещество;
 5 - ядро клетки пучковой зоны; 6 - каналцы агранулярной эндоплазматической
 сети; 7 - митохондрии с трубчатыми кристами (рис. А. И. Радостиной).

Рисунок 5.19 - Схема строения надпочечника

Клубочковая зона коры не зависит от передней доли гипофиза. Она выделяет минералокортикоиды - гормоны, регулирующие водно-солевой обмен. Пучковая зона выделяет глюкокортикоиды, влияющие на углеводный и белковый обмен и обладающие противовоспалительной и иммунодепрессивной активностью. Секреция этих гормонов стимулируется кортикотропином гипофиза. Сетчатая зона вырабатывает половые гормоны. Клетки мозгового вещества называют мозговыми эндокриноцитами (хромаффиноцитами). Различают светлые эндокриноциты (эпинефроциты), выделяющие адреналин, и темные эндокриноциты (норэпинефроциты), выделяющие норадреналин.

5.5 Сердечно-сосудистая система

К сердечно-сосудистой системе относятся сердце, кровеносные и лимфатические сосуды.

Кровеносные сосуды делятся на артерии различных типов (рисунок 5.20): артериолы, гемокапилляры, венулы, вены (рисунок 5.21), артерио-венозные анастомозы (рисунки 5.22, 5.23, 5.24).

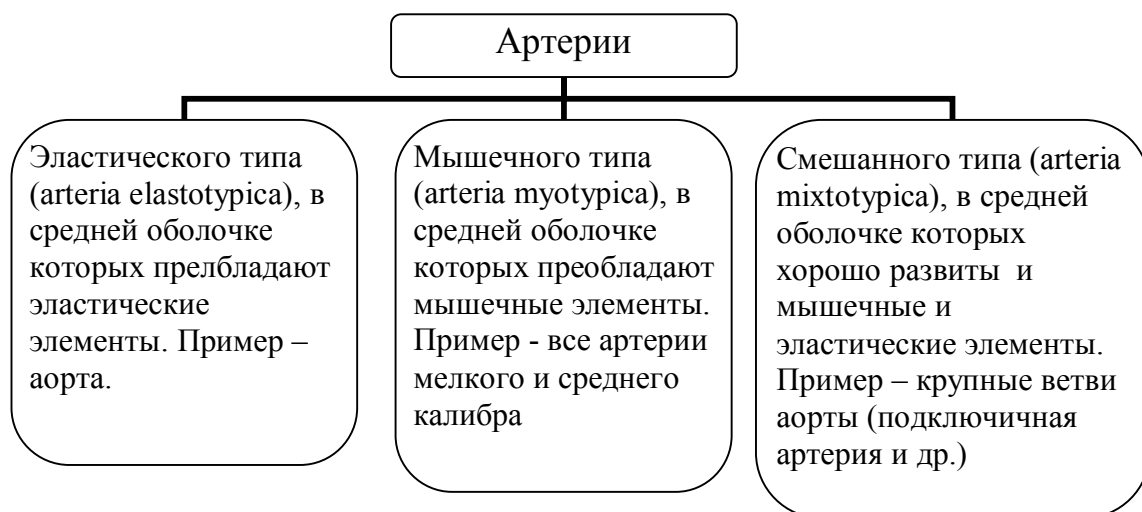


Рисунок 5.20 – Классификация артерий

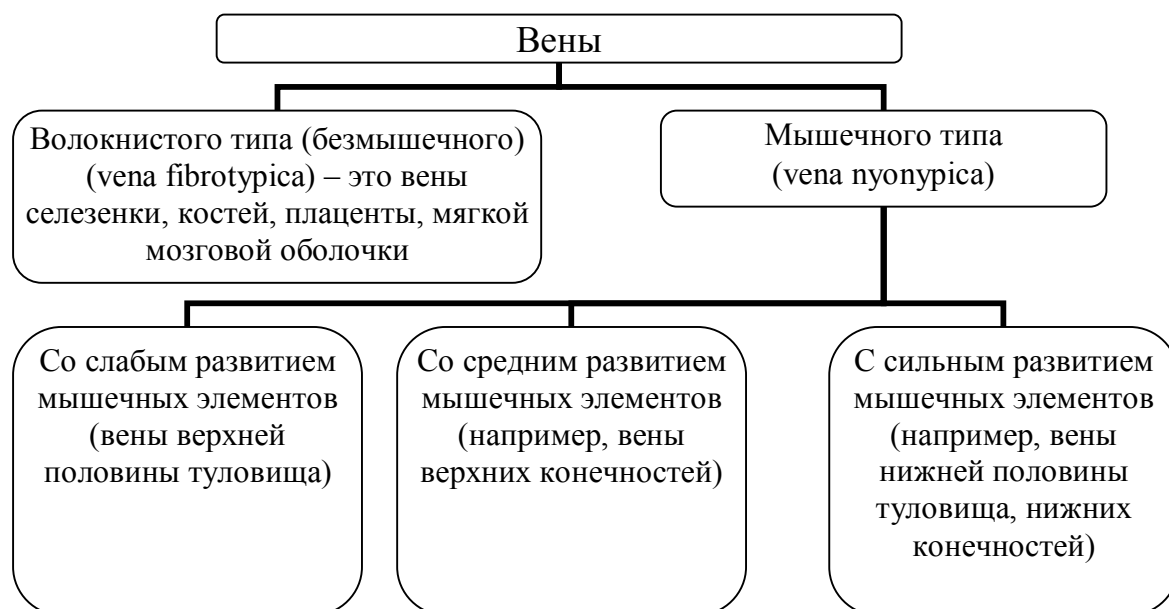
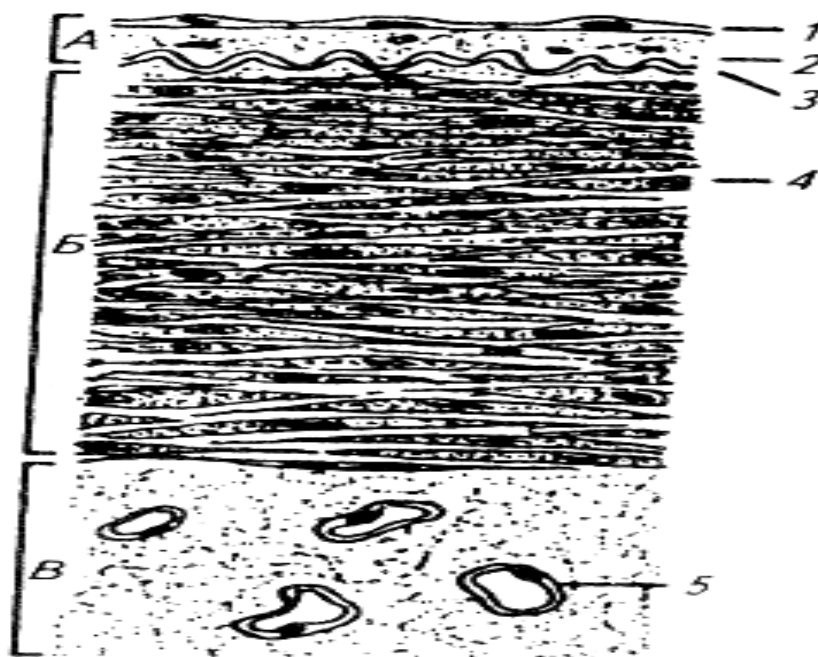
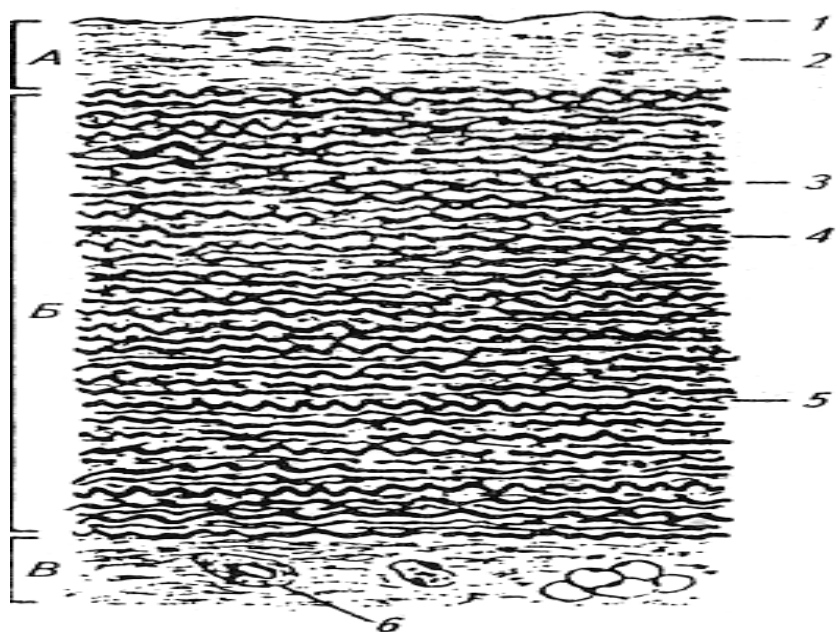


Рисунок 5.21 – Классификация вен



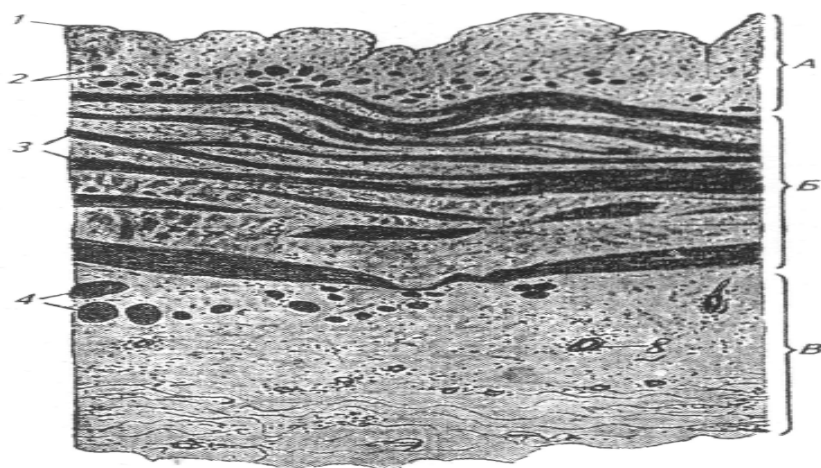
А, Б и В - внутренняя, средняя и наружная оболочки; 1 - эндотелий;
2 - подэндотелиальный слой; 3 - внутренняя эластическая мембрана; 4 - гладкие
миоциты; 5 - кровеносный сосуд.

Рисунок 5.22 - Артерия мышечного типа



А, Б и В - внутренняя, средняя и наружная оболочки; 1 - эндотелий;
2 - подэндотелиальный слой; 3 - окончатые эластические мембраны; 4 - гладкие
миоциты; 5 - эластические волокна; 6 - сосуды сосудов.

Рисунок 5.23 - Артерия эластического типа



А- наружная оболочка; Б – средняя оболочка; В – внутренняя оболочка;
1 - эндотелий; 2 - подэндотелиальный слой; 3 и 4 пучки гладких миоцитов на
продольном и поперечном сечениях.

Рисунок 5.24 – Строение оболочки

Гемокапилляры обычно соединяют артериолу с венулой. Однако могут быть капилляры, соединяющие две артериолы (в клубочках почек) или две венулы (в печени, в гипофизе) - это так называемые чудесные сети (*rete mirabile*). К лимфатическим сосудам относятся лимфокапилляры и лимфатические сосуды (внутриорганные и внеорганные).

Строение стенки сосуда и, следовательно, принадлежность сосуда к тому или иному типу зависят от условий гемодинамики (скорость кровотока, давление крови, удаленность артерии от сердца, локализация вены) и функции сосуда. Самые крупные сосуды выполняют в основном функцию проведения крови. Артерии мышечного типа помимо функции проведения крови регулирует приток крови к органу или ткани. Капилляры обеспечивают обмен веществ между кровью в просвете сосуда и тканями.

Общий принцип строения стенки сосуда:

1) внутренняя оболочка (*tunica interna*):

а) эндотелий (*endothelium*);

б) субэндотелиальный слой (*stratum subendotheliale*);

в) внутренняя эластическая мембрана (*membrana elastica interna*) - представлена в артериях мышечного типа;

2) средняя оболочка (*tunica media*):

а) гладкие мышечные клетки (*myocytus nonstriatus*);

б) эластические волокна (*fibra elastica*) или эластические мембраны в артериях эластического типа;

3) наружная оболочка (*tunica externa*):

а) внутренняя эластическая мембрана (*membrana elastica interna*) - представлена в артериях мышечного типа;

б) соединительная ткань (*textus connectivus*).

В средней и наружной оболочках вен и крупных артерий, в наружной оболочке артерий среднего калибра и внутренней оболочке вен располагаются мелкие сосуды, кровоснабжающие сосудистую стенку, - сосуды сосудов (*vasa vasorum*).

Имеется ряд морфологических признаков, позволяющих отличать вену мышечного типа от артерии мышечного типа:

1) мышечные элементы в венах располагаются пучками, разделенными соединительно-тканными прослойками;

2) в венах не развиты внутренняя и наружная эластические мембраны;

3) вены снабжены клапанами;

4) в венах мышечные элементы в средней оболочке развиты слабее, чем в артериях;

5) в отличие от артерий в стенке вен обычно присутствуют лимфатические капилляры;

6) самая толстая оболочка в стенке вены - наружная, в стенке артерии - средняя.

Стенка гемокапилляра состоит из эндотелиоцитов, выстилающих сосуд изнутри, и базального слоя. В базальном слое различают клеточный компонент - перициты (*pericyti*) и неклеточный компонент - базальную мембрану (*membrana basalis*). В последней часто можно выделить три слоя:

1) прозрачную, или светлую, пластинку (*lamila lucida*);

2) плотную пластинку (*lamila densa*);

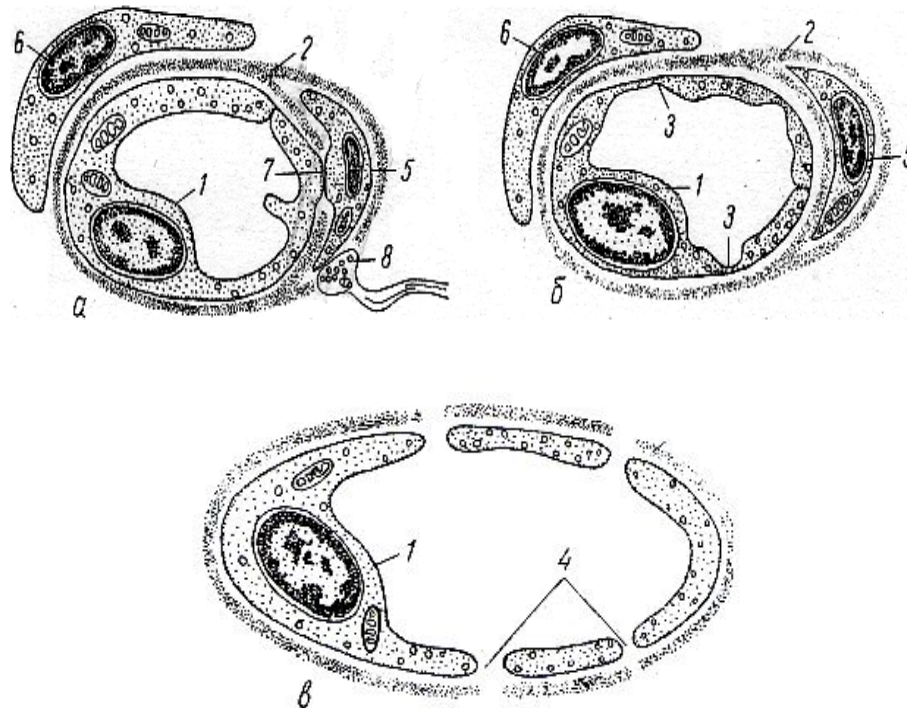
3) сетчатую пластинку (*lamila reticularis*).

Малодифференцированные клетки мезенхимного происхождения, нередко называемые адвентициальными, сопровождают капилляры, артериолы и венулы. Различают капилляры трех типов (рисунок 5.25):

1) капилляры соматического типа, эндотелий которых состоит из нефенестрированных эндотелиоцитов (*endotheliocytus nonfenestratus*), а базальная пластинка непрерывная (капилляры мышц, большинство капилляров кожи);

2) капилляры висцерального типа, эндотелиоциты которых фенестрированы (*endotheliocytus fenestratus*), а базальный слой непрерывный (капилляры почек, кишечника и др.);

3) синусоидные капилляры (*vas capillare sinusoidum*) - с большим диаметром от 20 до 30 мкм (в то время как ширина капилляров соматического и висцерального типа обычно не превышает 12 мкм), между эндотелиоцитами имеются щели, а базальный слой прерывистый или может полностью отсутствовать (капилляры печени, костного мозга и др.).



а - соматического типа; б - висцерального типа; в - синусоидного типа;
 1 - эндотелиоцит; 2 - неклеточный компонент базального слоя; 3 - фенестры;
 4 - щели; 5 - клеточный компонент базального слоя (перициты);
 6 - адвентициальные клетки; 7 - контакт эндотелиоцита и перицита; 8 - аксов
 (рис. Ю.И. Афанасьева).

Рисунок 5.25 - Типы гемокапилляров

Артериолы, капилляры и венулы относят к сосудам микроциркуляторного русла. Кровь может поступать из артериальной системы в венозную, минуя капилляры, через артериовенозные анастомозы (*anastomosis arteriovenosa*).

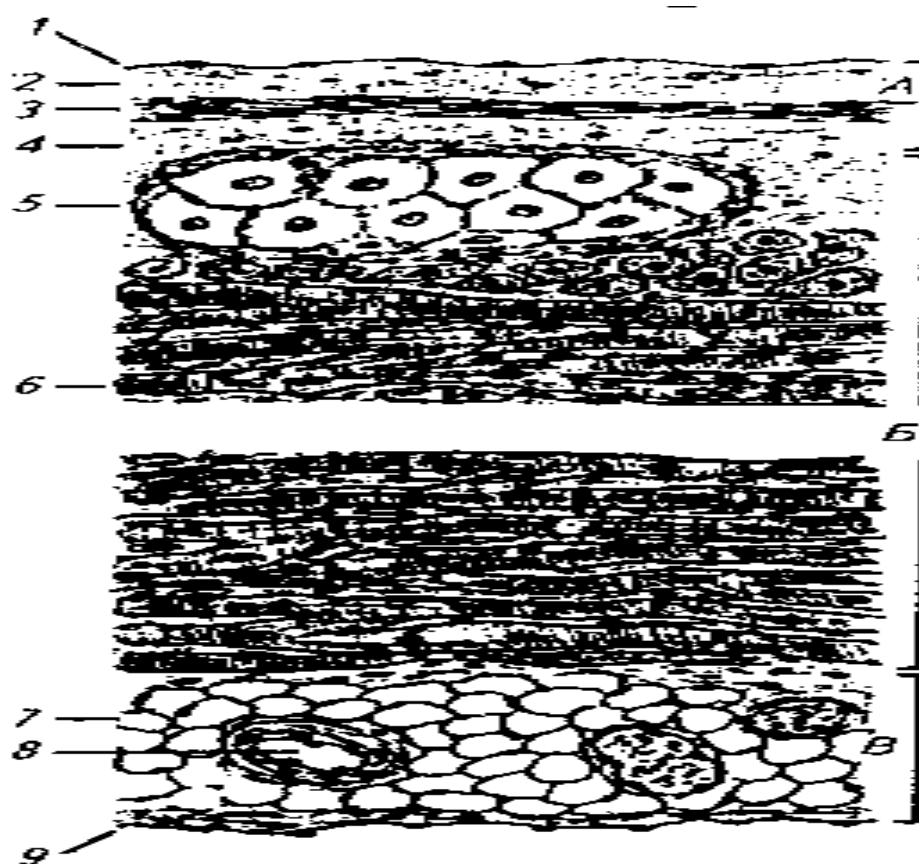
Различают истинные артерио-венозные анастомозы (шунты), по которым в вены сбрасывается чистая артериальная кровь, и атипичные артериоло-венулярные соустья (полушунты), по которым течет смешанная кровь. Истинные анастомозы подразделяются на анастомозы, не имеющие специальных запирательных устройств, и анастомозы, снабженные специальными запирательными устройствами. К числу последних относят анастомозы типа замыкающей-артерии и анастомозы эпителиоидного типа. Замыкающие артерии имеют во внутренней оболочке продольно расположенный валик гладких мышечных клеток - подушку внутренней оболочки (*pulvinar tunicae internae*). При сокращении мышечный валик утолщается и закрывает просвет. В анастомозах эпителиоидного типа гладкие мышечные клетки средней оболочки частично заменяются овальными светлыми клетками, похожими на эпителиальные - эпителиоидными миоцитами (*myocyti epithelioidei*). Анастомозы эпителиоидного типа могут быть простыми (*anastomosis arteriovenosa simplex*) и сложными, или клубочковыми (*anastomosis arteriovenosa glomeriformis*).

Лимфатические сосуды подразделяются на лимфатические капилляры, внутри и внеорганные лимфатические сосуды и главные лимфатические стволы: грудной проток и правый лимфатический проток. Лимфатический капилляр (*vas lymphaticum fibrotypicum*) начинается в тканях слепо. Его стенка состоит из эндотелиоцитов. Базальная мембрана отсутствует. С окружающей тканью эндотелий связан фиксирующими волокнами (*fibra fixationis*). Среди внутриорганных и внеорганных сосудов различают лимфатические сосуды мышечного типа (*vas lymphaticum myotypicum*) и лимфатические сосуды волокнистого типа (*vas lymphaticum fibrotypicum*). Во внутренней оболочке лимфатического сосуда различают эндотелий, подэндотелиальный слой и образованный ими клапан. Крупные лимфатические сосуды по строению напоминают вены мышечного типа.

Сердце состоит из трех оболочек: эндокарда, миокарда и эпикарда (рисунок 5.26).

Эндокард (*endocarrdium*) по строению и происхождению соответствует всей стенке сосуда. В нем различают следующие слои:

- 1) эндотелии(endothelium);
- 2) субэндотелиальный слой (stratum subendotheliale);
- 3) мышечно-эластический слой (stratum myoelasticum);
- 5) субэпикардальная основа (tela subepicardialis).



А - эндокард; Б - миокард; В - эпикард; 1 - эндотелий; 2 – подэндотелиальный слой;
 3 - мышечно-эластический слой; 4 - наружный соединительнотканый слой;
 5 - атипичные (проводящие) кардиоциты; 6 - типичные (сократительные) кардиомиоциты; 7- жировая ткань эпикарда; 8 - кровеносные сосуды; 9 – мезотелий.

Рисунок 5.26 - Стенка сердца

Миокард (myocardium) состоит из поперечнополосатой сердечной мышечной ткани. Особенностью сердечной мышечной ткани является то, что сердечные мышечные волокна представляют собой не симпласты, а соединенные конец в конец

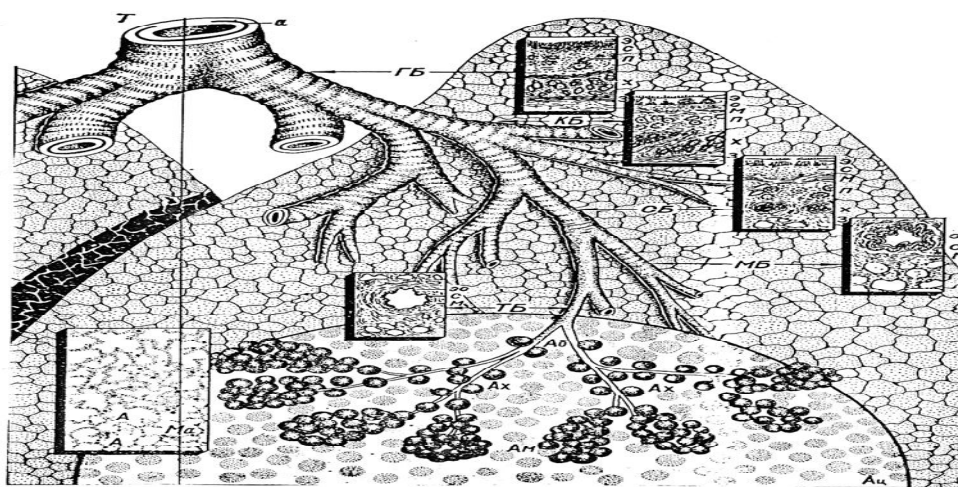
клетки - кардиомиоциты (*cardiomyocytus*). Различают типичные (сократительные, рабочие) волокна миокарда (*myofibra cardiaca*), состоящие из рабочих миоцитов, и проводящие волокна (*myofibra conducens*), состоящие из проводящих миоцитов (*myocytus conducens*). Границы сердечных миоцитов образуют вставочные диски (*discus intercalatus*). Во вставочных дисках различают участки, служащие для прикрепления (пятно сцепления) (*macula adherens*), и места, где возбуждение передается с миоцита на миоцит - щелевое соединение (*nexus*). Другими особенностями сердечных мышечных волокон является наличие анастомозов между клетками и центральное расположение ядер в кардиомиоцитах. Миофибриллы огибают ядро, оставляя свободной центральную (осевую) часть цитоплазмы, где находятся митохондрии и комплекс Гольджи. Митохондрии располагаются также цепочками между миофибриллами. Эндоплазматическая сеть не образует терминальных цистерн, как в скелетной мышечной ткани. Вместо этого формируются терминальные расширения канальцев эндоплазматической сети, которые прилежат к мембране Т-трубок (*tubulus transversus*), представляющих собой впячивания плазмолеммы кардиомиоцитов.

Проводящие миоциты образуют проводящую систему сердца (*systema conducens cardiacum*), включающую синусо-предсердный узел, предсердно-желудочковый узел, предсердно-желудочковый пучок, ствол, правую и левую ножки, их ветви и проводящие мышечные волокна Пуркине. Проводящие миоциты отличаются от рабочих и друг от друга. Миоциты узла (*myocytus nodalis*) мельче типичных миоцитов и образуют сеть. Миоциты проводящих мышечных волокон Пуркине крупнее типичных миоцитов. Цитоплазма проводящих миоцитов окрашивается бледнее, чем цитоплазма рабочих. Миофибриллы в ней малочисленны и не образуют общей поперечной исчерченности. Цитоплазма богата митохондриями и гликогеном. Вставочных дисков между проводящими миоцитами на светоптическом уровне не видно. Однако с помощью электронной микроскопии можно видеть десмосомы и нексусы.

Эпикард (*epicardium*) представляет собой серозную оболочку и состоит из мезотелия (*mesothelium*) и субэпикардальной основы (*tela subepicardialis*).

5.6 Дыхательная система

Дыхательная система объединяет группу органов, общей функцией которых является обеспечение внешнего дыхания (насыщение крови кислородом и удаление из крови двуокиси углерода). Дыхательная система состоит из двух главных отделов: воздухоносных путей и респираторного отдела (рисунок 5.27).



Т - трахея; а - хрящевые кольца; ГБ - главный бронх; КБ - большие (крупные) внелегочные и внутрилегочные бронхи (долевые и сегментарные); СБ - средние бронхи (субсегментарные); МБ - мелкие бронхи и бронхиолы (внутридольковые бронхи); ТБ – концевая (терминальная) бронхиола; Ац – ацинус; Аб - дыхательные (респираторные) или альвеолярные бронхиолы; Ах - альвеолярные ходы; Ам - альвеолярные мешочки. В прямоугольниках показано гистологическое строение воздухоносных и респираторных отделов легкого: э - многорядный реснитчатый эпителий; зо - одноклеточный реснитчатый кубический эпителий; с - собственная пластинка слизистой оболочки; м - мышечная пластинка слизистой оболочки; п - подслизистая основа с железами; х - волокнисто-хрящевая оболочка с гиалиновым хрящом; з - надхрящница и адвентициальная оболочка; А – альвеола; Ах - альвеолярный ход; Ма - межальвеолярная перегородка.

Рисунок 5.27 - Строение воздухоносных и респираторных отделов легкого

К воздухоносным путям относятся полость носа, носоглотка, гортань трахея и бронхи разного калибра до терминальных бронхиол включительно. Морфологические особенности воздухоносных путей следующие:

1) кроме преддверия носа и слизистой оболочки в области голосовых связок, выстланных многослойным плоским неороговевающим эпителием, воздухоносные пути выстланы многорядным призматическим реснитчатым эпителием (*epithelium columnare pseudostratificatum ciliatum*);

2) в стенке воздухоносных путей за исключением мелких бронхов, имеется плотный каркас - хрящ (и кость области носа), предупреждающий спадение воздухоносных путей при вдохе;

3) в соединительной ткани трахеи и бронхов присутствует большое количество эластических волокон, расположенных продольно.

Стенка большей части воздухоносных путей построена из слизистой оболочки, подслизистой основы, фиброзно-хрящевой оболочки и наружной адвентициальной оболочки.

Слизистая оболочка выстлана многорядным призматическим реснитчатым эпителием (в мелких бронхах одно- или двурядным). В эпителии бронхов имеются следующие клетки:

1) реснитчатые (*epitheliocyti ciliate*);

2) бокаловидные экзокриноциты (*exocrinocyti caliciformes*) - одноклеточные железы, выделяющие слизь;

3) базальные (*epitheliocyti basales*) - малодифференцированные;

4) эндокринные (*epitheliocyti endocrini*) (ЕС-клетки, выделяющие серотонин, и ECL-клетки, выделяющие гистамин);

5) бронхиоллярные экзокриноциты (*exocrinocyti bronchiolares*) - секреторные клетки, выделяющие ферменты, разрушающие сурфактант;

6) безреснитчатые (в бронхиолах);

7) каемчатые, являющиеся, по-видимому, хеморецепторами.

В собственной пластинке слизистой оболочки много эластических волокон.

Мышечная пластинка слизистой оболочки отсутствует в области носа, в

стенке гортани и трахеи. В слизистой оболочке носа и подслизистой основе трахеи и бронхов (за исключением мелких) присутствуют слизистые и белковослизистые железы, секрет которых увлажняет поверхность слизистой оболочки. Строение фиброзно-хрящевой оболочки не одинаково в различных отделах воздухоносных путей (незамкнутые на задней поверхности кольца гиалинового хряща в трахее, пластинки гиалинового хряща в крупных бронхах, островки эластического хряща в бронхах среднего калибра).

В респираторном отделе легкого структурно-функциональной единицей является легочный ацинус (*acinus pulmonaris*). В состав ацинуса входят респираторные бронхиолы (*bronchiole respiratorii*) 1, 2 и 3-го порядка, альвеолярные ходы (*ductus alveolaris*) и альвеолярные мешочки (*sacculus alveolaris*). Респираторная (альвеолярная) бронхиола - это мелкий бронх, и стенке которого имеются отдельные небольшие альвеолы, поэтому уже здесь возможен газообмен (респирация). Альвеолярный ход характеризуется тем, что на всем протяжении в его просвет открываются альвеолы. В области устьев альвеол имеются эластические и коллагеновые волокна и отдельные гладкие мышечные клетки. Альвеолярный мешочек - это слепое расширение в конце ацинуса, состоящее из нескольких альвеол.

В эпителии, выстилающем альвеолы, различают 2 типа клеток: респираторные эпителиоциты (*epitheliocyti respiratorii*) и большие эпителиоциты (*epitheliocyti magnus*). Респираторные эпителиоциты – это плоские клетки. Толщина их безъядерной части может быть за пределами разрешающей способности светового микроскопа. Аэрогематический барьер, т.е. барьер между воздухом в альвеолах и кровью (барьер, через который осуществляется газообмен), состоит из цитоплазмы респираторного альвеолоцита, его базальной мембраны и базальной мембраны и цитоплазмы эндотелиоцита капилляра.

Большие эпителиоциты (гранулярные эпителиоциты) лежат на той же базальной мембране. Это кубические или округлые клетки, в цитоплазме которых лежат пластинчатые осмиофильные тельца. Тельца содержат фосфолипиды, которые секретируются на поверхность альвеолы, формируя сурфактант.

5.7 Пищеварительная система

В состав пищеварительной системы входят пищеварительная трубка и крупные железы, лежащие за пределами стенки пищеварительной трубки (крупные слюнные железы, печень и поджелудочная железа), секреты которых изливаются в трубку и участвуют в процессах пищеварения. Основная функция пищеварительного тракта - механическая и химическая обработка пищи с последующим всасыванием продуктов ее химической переработки.

По строению и физиологическим признакам в пищеварительной системе различают три основных отдела: передний, средний и задний.

Передний отдел включает ротовую полость со всеми структурными компонентами, глотку и пищевод, здесь происходит главным образом механическая обработка пищи. К среднему отделу относят желудок, тонкий и толстый кишечник, печень и поджелудочную железу. Этот отдел осуществляет преимущественно химическую обработку пищи, всасывание продуктов ее расщепления и формирование каловых масс. Задний отдел представлен каудальной частью прямой кишки и обеспечивает функцию эвакуации непереваренных остатков пищи из пищеварительного канала.

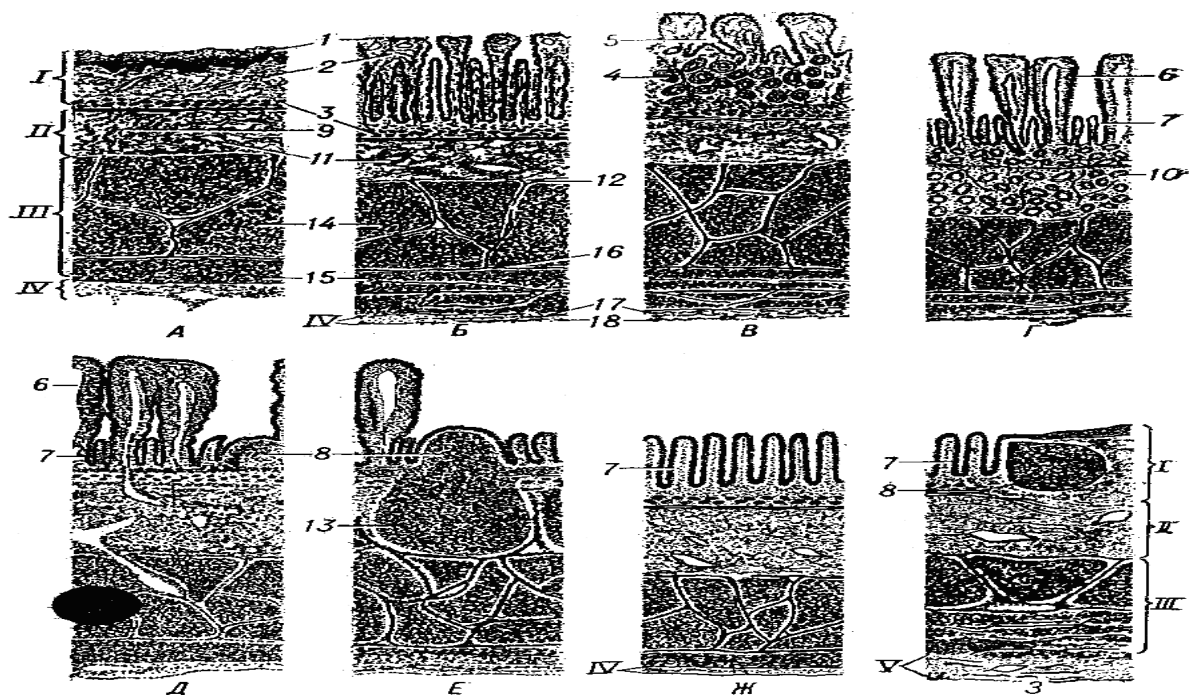
Пищеварительная трубка имеет общий план строения (рисунок 5.28).

Стенка ее состоит из следующих структур:

- 1) слизистая оболочка (*tunica mucosa*), выстилающая трубку изнутри;
- 2) подслизистая основа (*tela submucosa*);
- 3) мышечная оболочка (*tunica muscularis*);
- 4) наружная оболочка, представленная либо серозной (*tunica serosa*), либо адвентициальной оболочкой (*tunica adventitia*).

Слизистая оболочка состоит из эпителия (*epithelium mucosae*), собственной пластинки слизистой оболочки (*lamila propria mucosae*) и мышечной пластинки слизистой оболочки (*lamila muscularis mucosae*). Однако различные отделы пищеварительной трубки имеют различия в строении слоев и рельефе слизистой.

Поверхность может быть гладкой (губы, щеки) и образовывать углубления (ямочки в желудке, крипты в кишечнике), складки, ворсины (в тонкой кишке).



- А - пищевод; Б - кардиальная и В - фундальная зоны желудка;
 Г - двенадцатиперстная, Д - тощая. Е - подвздошная кишки тонкого кишечника;
 Ж - толстый кишечник; З - конец прямой кишки; I - слизистая оболочка;
 1 - покровный эпителий; 2 - собственная пластинка слизистой оболочки;
 3 - мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 - железы желудка; 5 - желудочные
 ямки; 6 - ворсинки; 7 - крипты; 8 - лимфатические фолликулы; II - подслизистая
 основа; 9 - пищеводные железы; 10 - железы двенадцатиперстной кишки;
 11 - кровеносные сосуды; 12 - подслизистое (мейснерово) нервное сплетение;
 13 - лимфатические фолликулы; III - мышечная оболочка; 14 - кольцевой слой;
 15 - продольный слой; 16 - межмышечное (ауэрбахово) сплетение; IV - серозная
 оболочка; 17 - собственная пластинка серозной оболочки; 18 - мезотеллий;
 V - адвентиция.

Рисунок 5.28 - Схема строения пищеварительной трубки

Передний отдел пищеварительной системы. Характерными особенностями строения переднего отдела пищеварительной трубки являются:

- 1) эпителий слизистой оболочки - многослойный плоский неороговевающий (хотя имеются признаки частичного ороговения);
- 2) мышечная пластинка слизистой оболочки или отсутствует (в органах ротовой полости), или образует лишь продольные пучки в пищеводе;
- 3) мышечная оболочка органов ротовой полости, глотки и верхней трети пищевода состоит из поперечно-полосатой мышечной ткани;
- 4) наружная оболочка пищеварительной трубки - адвентициальная, за исключением концевой части пищевода, расположенной ниже диафрагмы и покрытой серозной оболочкой.

Зубы состоят из твердых частей (эмаль, дентин, цемент) и мягкой части - пульпы, представляющей собой рыхлую соединительную ткань с сосудами и нервами. Эмаль на 96 % – 97 % состоит из неорганических веществ, поэтому на препарате декальцинированного зуба она практически отсутствует. Эмаль можно видеть лишь на продольных шлифах зуба. Дентин составляет большую часть коронки, шейки и корня зуба. Он представляет собой особый вид костной ткани, в которой клетки лежат за пределами ткани (в периферических частях пульпы), а через ткань проходят только их отростки в дентинных каналах. Цемент покрывает снаружи корень зуба. Он также представляет собой разновидность костной ткани. В верхушке корня располагается клеточный цемент, а ближе к коронке - бесклеточный.

В процессе развития зуба образуется вырост эпителия десны - зубная пластинка (*lamila dentalis*). От нее отпочковывается зубная почка (*gemma dentalis*), затем она приобретает форму чаши - образуется эмалевый орган (*organum enamelum*). В эмалевом органе различают наружный эмалевый эпителий (*epithelium enamelum externum*), внутренний эмалевый эпителий (*epithelium enamelum internum*) и пульпу эмалевого органа (*pulpa enamelea*) между ними. В эмалевый орган вдаются зубной сосочек (*papilla dentis*) мезенхимного происхождения. Клетки внутреннего эмалевого эпителия превращаются в энамелобласты (*enameloblasti*), продуцирующие

эмаль (enamelum). Из зубного сосочка дифференцируется пульпа зуба (pulpa dentis) и на ее периферии одонтобласты - дентинобласты (odontoblasti, dentinoblasti), образующие дентин.

Язык. Его основную массу составляет поперечно-полосатая мышечная ткань. На верхней и боковой поверхностях она непосредственно сращена со слизистой оболочкой, на нижней - между слизистой оболочкой и мышечной тканью имеется тонкая подслизистая основа.

Эпителий слизистой оболочки - многослойный плоский неороговевающий (на верхушках нитевидных сосочков частично ороговевает). Слизистая оболочка верхней и боковой поверхностей снабжена особыми образованиями - сосочками. Различают по форме нитевидные, грибовидные, листовидные и желобоватые сосочки языка. Каждый сосочек состоит из собственной пластинки слизистой оболочки и покрывающего ее эпителия.

Миндалины - скопления лимфоидной ткани в складках слизистой оболочки. В совокупности миндалины образуют лимфоэпителиальное глоточное кольцо.

Слюнные железы. Различают большие слюнные железы (околоушные, подчелюстные и подъязычные) и мелкие, располагающиеся в толще языка, губ, щек. Эпителиальные структуры всех слюнных желез развиваются из эктодермы. Это сложные альвеолярные или альвеолярно-трубчатые железы, состоящие из концевых отделов и протоков, выводящих секрет (выводных протоков).

Секреторные концевые отделы (portio terminalis) по строению и характеру выделяемых секретов бывают трех видов: белковые (серозные), слизистые и смешанные (белково-слизистые). Концевые отделы состоят из секреторных клеток и миоэпителиальных клеток - сократительных по функции, эпителиальных по происхождению. Выводные протоки подразделяются на вставочные (ductus intercalatus), исчерченные (ductus intercalatus), внутридольковые (ductus intralobularis), междольковые (ductus interlobularis) и общий выводной проток (ductus glandulae).

Околоушная железа - сложная альвеолярная разветвленная белковая железа. Концевые секреторные отделы чисто белковые (серозные). Снаружи железа покрыта

плотной соединительно-тканной капсулой, от которой внутрь отходят прослойки соединительной ткани, делящие железу на доли.

Подчелюстная железа - сложная альвеолярная, местами альвеолярно-трубчатая разветвленная железа, по характеру отделяемого секрета она смешанная, т.е. белково-слизистая. Концевые секреторные отделы делятся на белковые и смешанные. Смешанные концевые отделы крупнее, чем чисто белковые, и состоят из двух типов клеток - слизистых и белковых. Слизистые клетки (мукоциты) крупнее белковых и занимают центральную часть концевого отдела. Ядра всегда располагаются у основания клетки, они сильно уплощены. Небольшое число белковых клеток охватывает слизистые клетки в виде серозного полулуния (*semiluna serosa*). Серозные полулуния являются характерными структурами смешанных желез. Между железистыми клетками расположены межклеточные секреторные каналы. Снаружи от секреторных клеток, непосредственно на базальной мембране, лежат миоэпителиальные клетки.

Подъязычная железа - сложная альвеолярно-трубчатая разветвленная железа. По характеру отделяемого секрета - это смешанная слизисто-белковая железа. В ней имеются немногочисленные чисто белковые концевые отделы, смешанные, составляющие основную массу концевых отделов железы, и слизистые концевые секреторные отделы.

Пищевод характеризуется следующими особенностями строения:

- 1) рельеф слизистой образует продольные складки;
- 2) эпителий многослойный неороговевающий;
- 3) имеются две группы желез:

а) собственные железы пищевода - сложные разветвленные альвеолярно-трубчатые слизистые железы, лежат в подслизистой основе;

б) кардиальные железы - простые разветвленные трубчатые железы, располагаются в собственной пластинке слизистой оболочки двумя группами у места перехода пищевода в желудок и на уровне между перстневидным хрящом гортани и 5-м кольцом трахеи;

4) мышечная ткань в верхней трети пищевода поперечно-полосатая, в средней поперечно-полосатая и гладкая, в нижней гладкая;

5) наружной оболочкой пищевода является адвентициальная оболочка, ниже диафрагмы - серозная оболочка.

Средний и задний отделы пищеварительной трубки. Общие морфологические признаки среднего отдела пищеварительной трубки:

1) эпителий на всем протяжении среднего отдела однослойный, однорядный призматический;

2) собственная пластинка слизистой оболочки представлена рыхлой неоформленной соединительной тканью, в которой расположены одиночные лимфоидные узелки (*nodule lymphatici solitarii*) или сгруппированные лимфоидные узелки (*nodule lymphatici aggregati*), проникающие частично и в подслизистую основу, и обилие плазматических клеток и макрофагов;

3) вся мышечная ткань среднего отдела гладкая;

4) в рыхлой неоформленной соединительной ткани подслизистой основы помимо сплетений крупных сосудов имеется нервное сплетение, включающее парасимпатические нервные узлы;

5) снаружи большая часть среднего отдела (кроме части 12-перстной кишки) покрыта серозной оболочкой. Особенности заднего отдела пищеварительной трубки являются наличие поперечнополосатой мышечной ткани, а в конечном отделе - многослойного плоского эпителия слизистой оболочки.

Желудок. Рельеф слизистой желудка характеризуется наличием складок (*plicae*), полей (*ageae*) и ямочек (*foleola gastrica*), на дне которых открываются протоки желез. Эпителий, покрывающий желудок, однослойный призматический железистый (*epithelium simplex columnare mucosum*). Все эпителиальные клетки постоянно выделяют слизистый секрет, защищающий желудок от действия желудочного сока и грубых частиц пищи. Железы желудка располагаются в собственной пластинке слизистой оболочки. Различают три вида желез: кардиальные (*gl. cardiacae*), собственные (*gl. gastricae propriae*) и пилорические (*gl. pyloricae*). Кардиальные и пилорические железы расположены в одноименных

частях желудка. Собственные железы лежат в области тела и дна желудка. Мышечная пластинка слизистой оболочки хорошо выражена и состоит из трех слоев гладких мышечных клеток: циркулярных внутреннего и наружного и среднего продольного. Мышечная оболочка слабо развита в области дна, хорошо - в теле и наибольшего развития достигает в привратнике. В ней различают три слоя: наружный - продольный, средний - циркулярный, внутренний - с косым расположением мышечных элементов. Между слоями располагаются межмышечное нервное сплетение и сплетения кровеносных и лимфатических сосудов.

Собственные железы желудка - простые, разветвленные трубчатые железы. В каждой железе различают шейку (выводной проток), тело и дно (секреторно-концевой отдел). В железах содержится несколько видов железистых клеток: главные, париетальные, слизистые (мукоциты) и эндокринные (аргирофильные).

Главные клетки (*exocrinocyti principales*) располагаются преимущественно в области дна и тела желез. Они секретируют пепсиноген - профермент, который в присутствии соляной кислоты превращается в активную форму - пепсин. Цитоплазма их базофильна. В ней присутствуют развитая гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Париетальные клетки (*exocrinocyti parietales*) располагаются снаружи от главных и слизистых клеток, но их апикальная часть достигает просвета железы. Они сосредоточены главным образом в области тела и шейки железы, цитоплазма их резко оксифильна.

Для их ультраструктуры характерно присутствие внутриклеточных канальцев и обилие митохондрий. Роль париетальных клеток заключается в выработке хлоридов, из которых образуется соляная кислота. Слизистые клетки (мукоциты) (*mucocyti*) представлены двумя видами. Одни располагаются в теле собственных желез, другие - шейечные (*mucocyti cervicales*) - только в шейке. Полагают, что шейечные клетки являются источником регенерации как секреторного эпителия желез, так и эпителия желудочных ямок.

Кардиальные железы (*glandulae cardiacae*) - простые трубчатые железы с сильно разветвленными концевыми отделами и короткими выводными протоками. Секреторные отделы состоят главным образом из мукоцитов, секретирующих слизь.

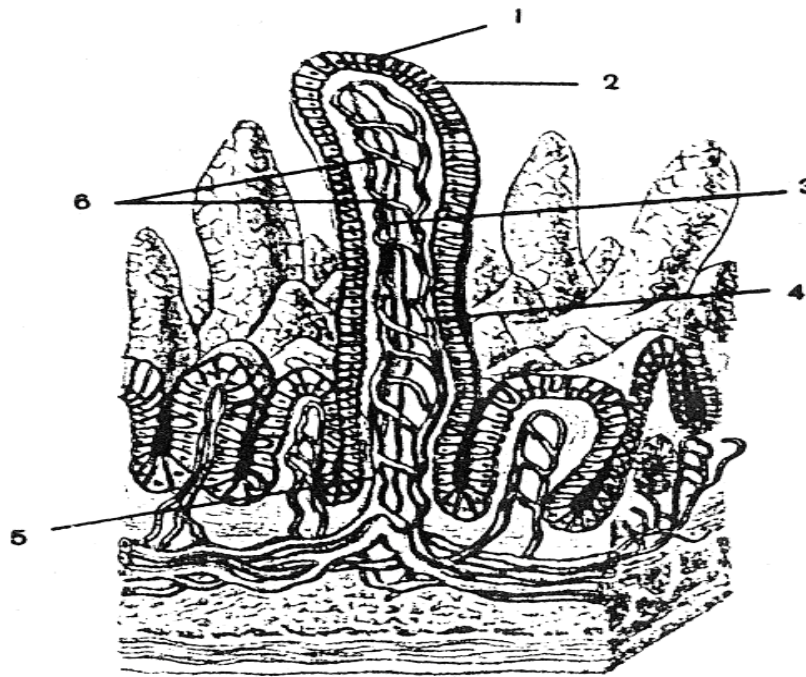
В небольшом количестве встречаются главные и париетальные клетки.

Пилорические железы - это простые трубчатые разветвленные железы. Для них характерно отсутствие париетальных клеток, обилие мукоцитов и эндокринных клеток.

По морфологическим, биохимическим и функциональным признакам в железах желудка выделено несколько типов эндокринных клеток. Все они содержат специфическую зернистость, но размеры и формы гранул различны. К эндокринным клеткам желудка относятся: ЕС-клетки (энтерохромаффинные) выделяющие серотонин и мелатонин; ECL-клетки (энтерохромаффинноподобные), секретирующие гистамин; G-клетки (гастринпродуцирующие), секретирующие гастрин, который стимулирует секрецию и моторику желудка; D-клетки вырабатывающие соматостатин, тормозящий синтез белковых секретов; D₁-клетки, секретирующие вазоактивный интестинальный пептид (ВИП), снижающий кровяное давление и стимулирующий секрецию поджелудочной железы; А-клетки, вырабатывающие глюкагон, повышающий уровень глюкозы в крови.

Тонкий кишечник. Стенка тонкой кишки состоит из слизистой оболочки (tunica mucosa), подслизистой основы (tela submucosa), мышечной оболочки (tunica muscularis) и серозной оболочки (tunica serosa) Эпителий кишечника - однослойный призматический каемчатый (epithelium simplex columnarum limbatum)

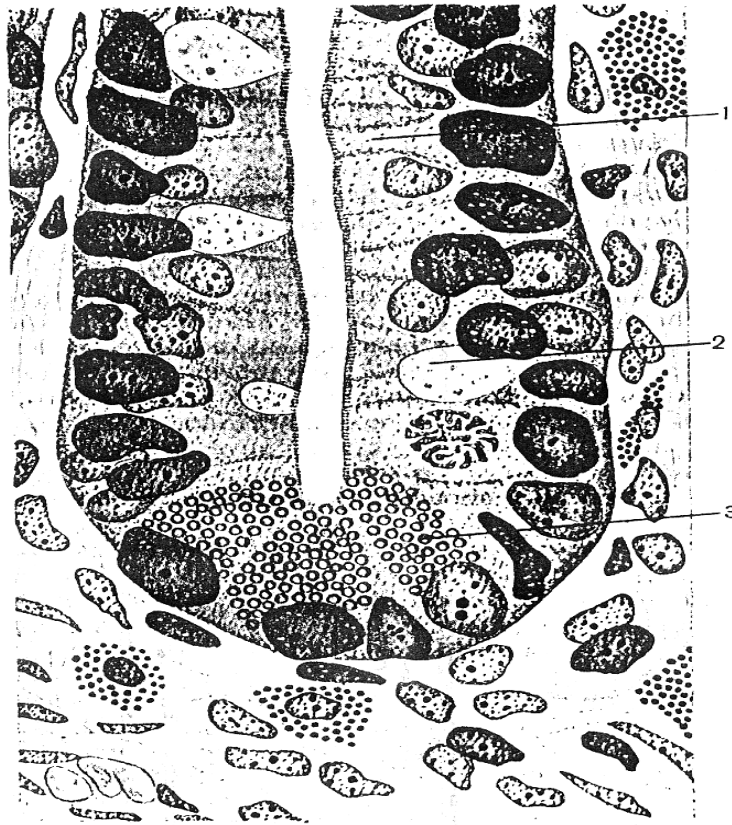
Для рельефа слизистой оболочки характерно наличие циркулярных складок, ворсинок, крипт, которые значительно увеличивают общую поверхность ворсинок велико, особенно в 12-перстной и тощей кишках (рисунок 5.29).



- 1 - кишечные эпителиоциты (столбчатые клетки); 2 - бокаловидная клетка;
 3 - центральный лимфатический сосуд; 4 – артериола; 5 – венула;
 6 - кровеносные капилляры.

Рисунок 5.29 - Строение ворсинки тонкой кишки

Ворсинки покрыты однослойным призматическим эпителием, в котором можно выделить 3 вида клеток: столбчатые (каемчатые), бокаловидные и эндокринные. Столбчатые эпителиоциты ворсинок (*epitheliocyti columnares villi*), или каемчатые эпителиоциты (*epitheliocyti microvillosi*), составляют основную массу эпителиального пласта. Каемка образована большим количеством микроворсинок. В области каемки происходят интенсивные процессы расщепления пищевых веществ и их всасывание. Бокаловидные клетки. (*exocrinocyti caliciformes*) вырабатывают слизь. Число их увеличивается по направлению от 12-перстной кишки к подвздошной. Кишечные железы - крипты (*cryptae intestinales*) - эпителиальные трубчатые углубления, расположенные в собственной пластинке слизистой оболочки (рисунок 5.30).



- 1 - кишечный эпителиоцит с исчерченной каемкой (столбчатая клетка),
 2 - бокаловидная клетка, 3 - клетка с ацидофильными гранулами (клетка Панета)

Рисунок 5.30 - Кишечная крипта (Ф. Штёр, 1959)

Устье крипт открывается в просвет между основаниями ворсинок. В эпителии крипт различают: недифференцированные эпителиоциты (*epitheliocyti nondifferentiati*), столбчатые эпителиоциты, бокаловидные экзокриноциты, экзокриноциты с ацидофильными гранулами (*exocrinocyti cum granulis acidophilis*) и желудочно-кишечные эндокриноциты (*endocrinocyti gastrointestinales*). Как в мышечной пластинке слизистой оболочки, так и в мышечной оболочке мышечные элементы располагаются двумя слоями: внутренний - циркулярный, наружный - продольный. В прослойке рыхлой неоформленной соединительной ткани, расположенной между слоями мышечной оболочки, лежат узлы мышечно-кишечного нервного сплетений (*plexus nervorum myentericus*) и сосуды.

Толстый кишечник. Для рельефа слизистой оболочки толстого кишечника характерно наличие складок и крипт, которых здесь значительно больше, чем в тонком кишечнике, и отсутствие ворсинок. Крипты расположены чаще, их просвет шире. В эпителии много бокаловидных клеток. В однослойном призматическом эпителии слизистой оболочки встречаются каемчатые, недифференцированные, бокаловидные клетки и эндокриноциты. По сравнению с тонким кишечником более сильно развита мышечная пластинка слизистой оболочки.

В подслизистой основе локализованы сосудистые и нервные подслизистые сплетения. В слизистой оболочке и подслизистой основе расположены одиночные лимфоидные узелки.

Мышечная оболочка имеет внутренний циркулярный слой и наружный слой, в котором пучки гладкомышечных клеток собраны в три ленты (*teniae*), тянущиеся вдоль всей кишки. Между обоими слоями в прослойке рыхлой неоформленной соединительной ткани проходят кровеносные сосуды, и находится мышечно-кишечное нервное сплетение.

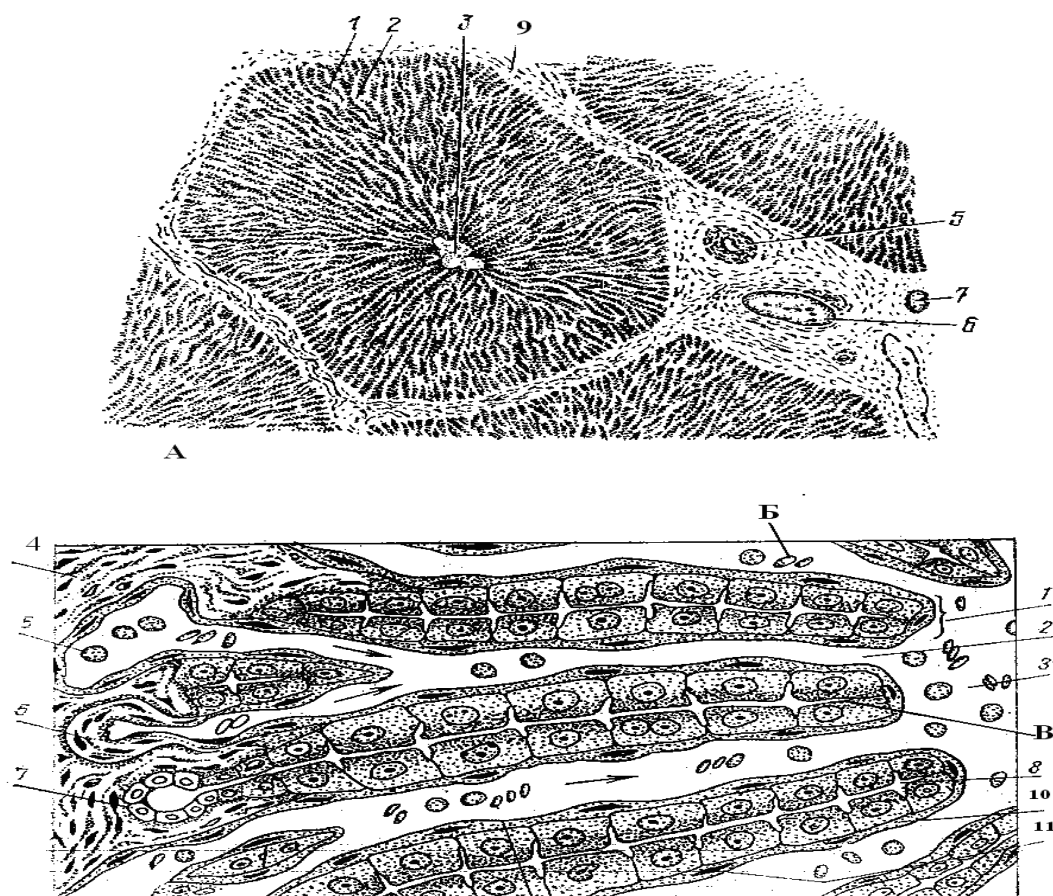
Червеобразный отросток. В слизистой оболочке хорошо развиты крипты, эпителий призматический каемчатый с небольшим количеством бокаловидных клеток. Мышечная пластинка слизистой оболочки слаборазвита. В соединительной ткани собственной пластинки, слизистой и подслизистой основе располагаются многочисленные крупные скопления лимфоидных узелков. Мышечная оболочка представлена двумя слоями гладкомышечных клеток: внутренним - циркулярным, наружным - продольным. В отличие от других отделов толстого кишечника в червеобразном отростке продольный слой мышечной оболочки сплошной, т. е. не образует лент. Снаружи располагается серозная оболочка.

Печень и поджелудочная железа. Печень - это экзокринная железа, секретирующая желчь. Большинство функций печени связано с ее положением на пути тока крови от пищеварительной трубки, поступающей в печень через воротную вену, в общий кровоток. В печени обезвреживаются многие вредные продукты обмена веществ, инактивируются гормоны, биогенные амины, а также ряд лекарственных препаратов. Печень участвует в защитных реакциях организма

против микробов. В ней образуются гликоген, синтезируются белки плазмы крови - фибриноген, альбумины, протромбин и др. В печени метаболизируется гемоглобин, при этом образуются желчные пигменты, поступающие в желчь. Печень участвует в обмене холестерина, витаминов. Структурно-функциональной единицей печени является печеночная долька (*lobulus hepaticus*). Междольковая соединительная ткань образует строму органа, в ней проходят кровеносные сосуды и желчные протоки. У человека междольковая соединительная ткань развита слабо.

Паренхима печени состоит из эпителиальных клеток - гепатоцитов (*hepatocytī*). Гепатоциты располагаются в виде печеночных пластинок (*lamina hepatica*). Между соседними гепатоцитами в пластинке образуются желчные канальцы, представляющие собой расширение межклеточного промежутка между гепатоцитами (рисунок 5.31).

Часть поверхности гепатоцита контактирует с другими гепатоцитами, часть с синусоидными капиллярами. Для того чтобы понять строение печеночной дольки, необходимо изучить кровоснабжение печени. В ворота печени входят воротная вена и печеночная артерия, которые, разветвляясь, образуют долевые и затем сегментарные артерии и вены. Сегментарные сосуды разделяются на междольковые артерии и вены. От междольковых артерий и вен отходят вокруг дольковые артерии и вены. Вокруг дольковые артерии и вены дают начало капиллярам, которые, сливаясь на периферии дольки, образуют синусоидные сосуды (*vas sinusoideum*). Последние в центре дольки собираются в центральную вену (*vena centralis*). Центральные вены впадают в поддольковые (*vena sublobularis*). Поддольковые вены, сливаясь, образуют печеночные вены, которые впадают в нижнюю полую вену. Рядом с междольковой артерией и веной проходит междольковый желчный проток, в который впадают желчные канальцы. Междольковые артерии, вена и желчный проток образуют печеночную триаду (*trias hepatica*).

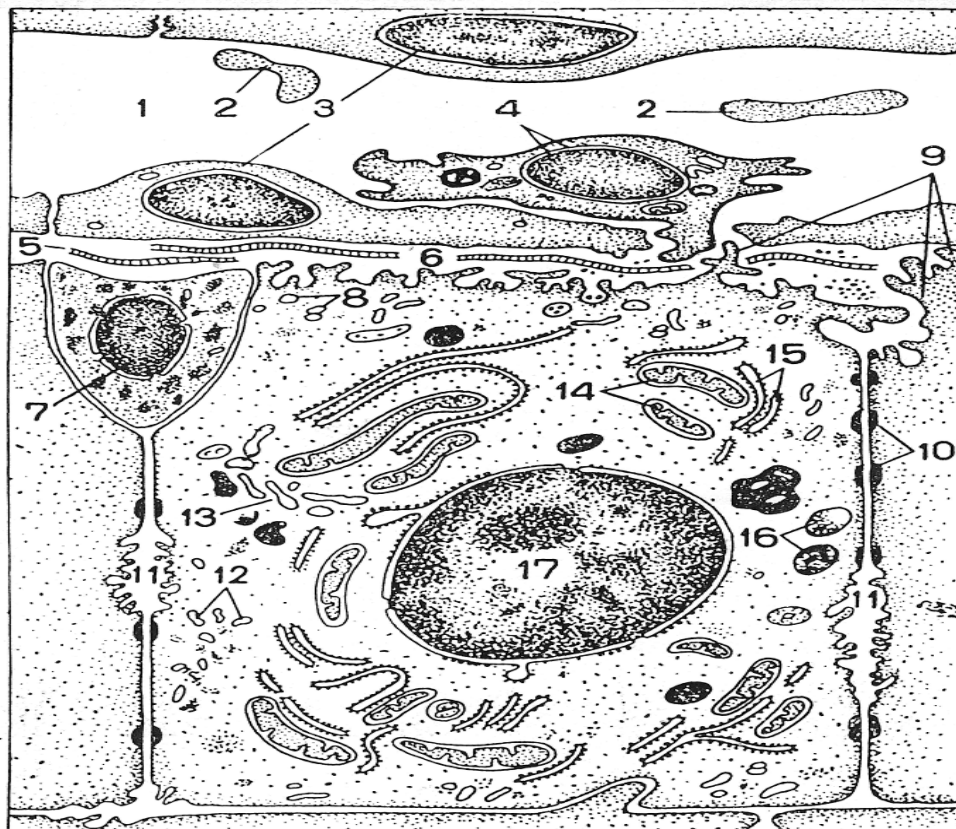


А - долька печени; Б – расположение желчных путей и кровеносных сосудов в дольке; В – гепатоцит; 1 – печеночная пластинка; 2 - синусоид; 3 – центральная вена; 4 - междольковая соединительная ткань; 5 - артерия; 6 - вена и 7 - желчный проток междольковый; 8 - желчный капилляр; 9 - микроворсинки; 10 - эндотелий капилляра; 11 – звездчатая клетка.

Рисунок 5.31 - Схема гистологического строения печени

Особенности строения синусоидного капилляра чрезвычайно важны для функции печени. Между эндотелиоцитами имеются щели. Базальный слой практически отсутствует, вместо него имеется перисинусоидальное пространство (*spatium perisinusoideum*), в котором проходят отдельные пучки коллагеновых фибрилл. Плазма крови, таким образом, свободно омывает гепатоциты, обеспечивая непосредственный контакт между плазмой крови и паренхимой органа. Благодаря этим особенностям кровоснабжения выполняются обезвреживающая и обменные

функции печени. Между эндотелиоцитами синусоидных капилляров включены звездчатые макрофаги (*macrophagocytus stellatus*), осуществляющие фагоцитоз микроорганизмов, поврежденных эритроцитов и других частиц (рисунок 5.32). В перисинусоидальном пространстве располагаются перисинусоидальные липоциты (*lipocytus perisinusoideus*), участвующие в липидном обмене.

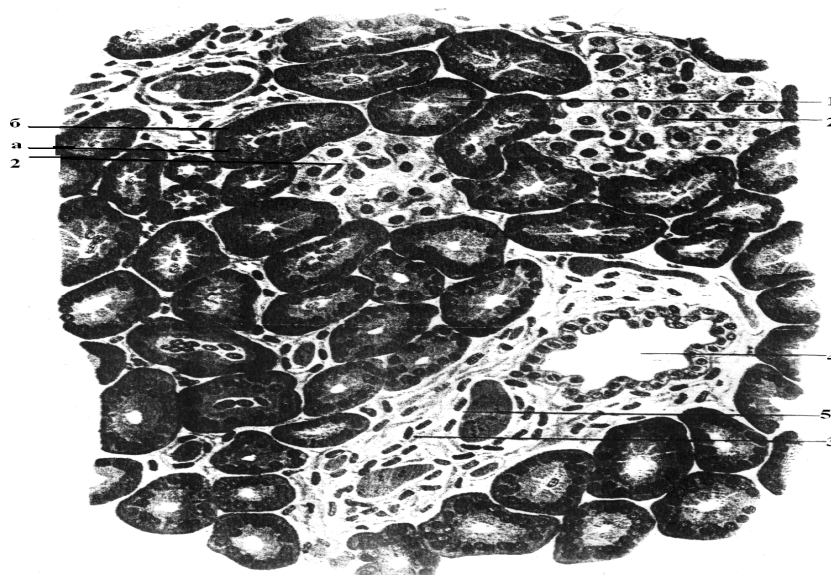


- 1 - просвет синусоидного гемокапилляра; 2 – эритроцит; 3 - эндотелиальная клетка;
 4 - звездчатая клетка; 5 - ретикулярные волокна; 6 - окологемокапиллярное пространство; 7 - липоцит; 8 - пиноцитозные пузырьки; 9 - микроворсинки гепатоцита; 10 - десмосомы; 11 - желчные капилляры; 12 - канальцы агранулярной эндоплазматической сети с глыбками гликогена; 13 - аппарат Гольджи;
 14 - митохондрии; 15 - гранулярная эндоплазматическая сеть; 16 - лизосомы;
 17 - ядро с ядрышком.

Рисунок 5.32 - Ультрамикроскопическое строение гепатоцита и синусоидного капилляра печени

Поджелудочная железа - смешанная железа, она состоит из экзокринной и эндокринной частей. Экзокринная часть имеет строение сложной, разветвленной, альвеолярно-трубчатой железы, где вырабатываются ферменты, выделяющиеся в тонкий кишечник.

Эндокринная часть представлена островками (*insula pancreatica*), лежащими между концевыми секреторными отделами (ацинусами) экзокринной части железы. С поверхности железа покрыта соединительно-тканной капсулой, от которой отходят тонкие соединительно-тканые перегородки, делящие железу на дольки. В каждой долке представлены экзокринная и эндокринная части железы (рисунок 5.33).



1 – концевые отделы поджелудочной железы (экзокриновая часть): а – ядра железистых клеток; б – ядра centroацинозных клеток; 2 – панкреатический островок (островок Лангерганса-Соболева); 3 – междольковая перегородка; 4 – междольковой выводной проток; 5 – кровеносные сосуды.

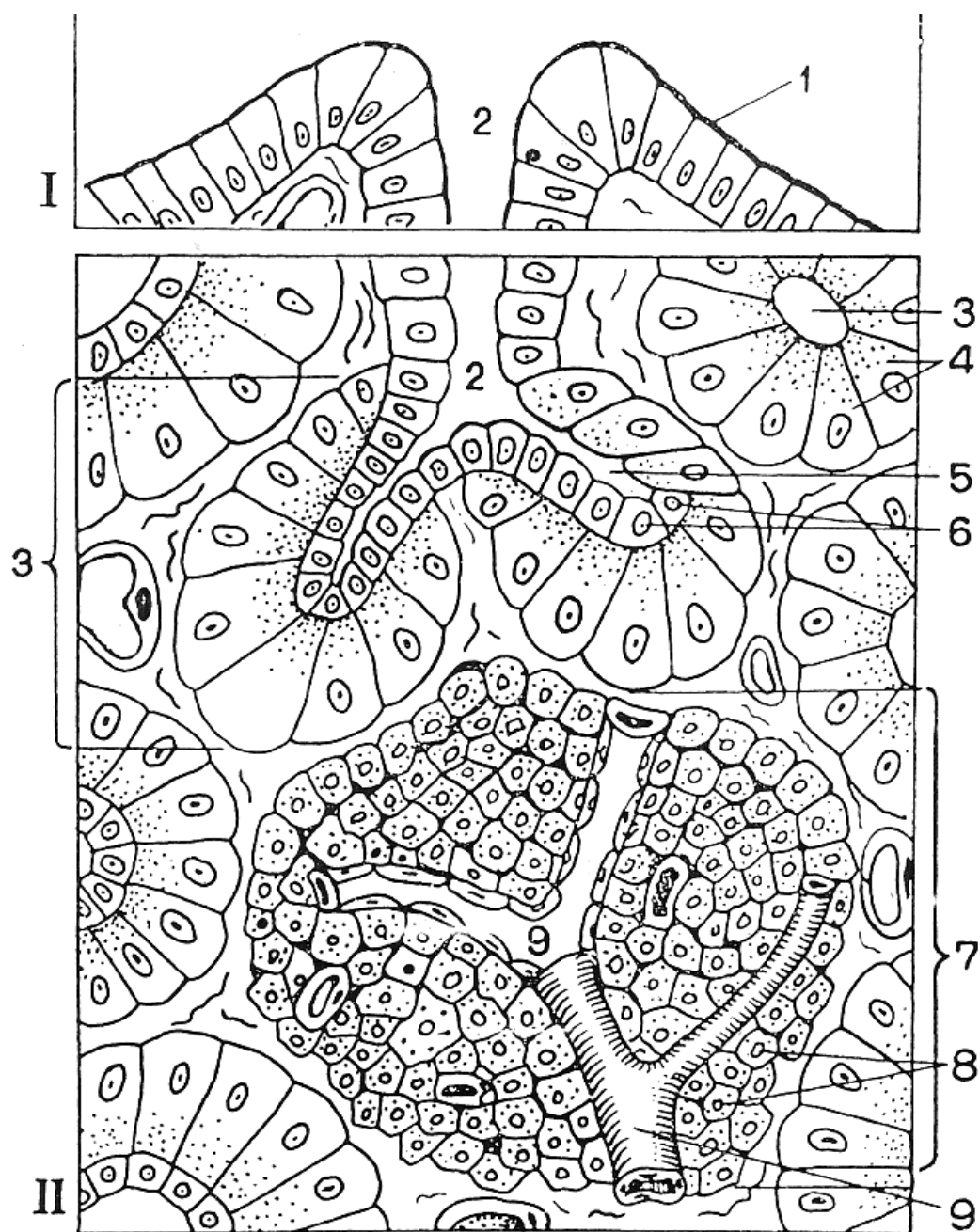
Рисунок 5.33 - Поджелудочная железа

Экзокринная часть железы (*pars exocrina pancreatis*). Ее структурно-функциональной единицей является ацинус (*acinus pancreaticus*), состоящий из нескольких крупных панкреатических экзокриноцитов (*exocrinocyti pancreatici*), или

ациноцитов (acinocyti), и центрoацинозных эпителиоцитов (epitheliocyti centroacinosi). В ациноците различают гомогенную базофильную зону - базальную часть клетки, в которой локализована гранулярная эндоплазматическая сеть, и апикальную зимогенную зону, содержащую ацидофильные гранулы проферментов. Центрoацинозные клетки представляют собой клетки вставочного отдела (ductus intercalatus) - начальной части системы выводных протоков. Далее они впадают во внутريدольковый (ductus intralobularis) и междольковый (ductus interlobularis) выводные протоки, которые в свою очередь впадают в главные протоки железы (ductus glandulae).

Эндокринная часть железы (pars endocrina pancreatica) представлена островками поджелудочной железы. Клетки островков - панкреатические эндокриноциты (endocrinocyti pancreatici) - бывают нескольких видов, различающихся на препаратах, окрашенных азаном по Гейденгайну, и по ультраструктуре (рисунок 5.34).

Бета-эндокриноциты (endocrinocytus beta, insulincytus) имеют кубическую форму, и содержат темные ядра. Их зернистость окрашивается в оранжево-коричневый цвет. С помощью электронного микроскопа в гранулах видны центральный кристалл, прозрачная периферия и оболочка. Диаметр гранул около 275 нм. Бета-эндокриноциты выделяют инсулин – гормон, понижающий уровень глюкозы в крови. Альфа-эндокриноциты (endocrinocytus alpha, glucagonocytus) – клетки округлой формы, содержат розовую зернистость. Для ультраструктуры их гранул диаметром около 230 нм при фиксации осмиевыми фиксаторами характерны плотная сердцевина, узкий прозрачный ободок и мембрана. *Альфа-эндокриноциты* выделяют глюкагон – гормон, повышающий уровень глюкозы в крови. *Дельта-эндокриноциты* (endocrinocytus delta) содержат мелкую голубую зернистость. На электронных микрофотографиях видны округлые гранулы различной электронной плотности, диаметром около 160 нм. Дельта-эндокриноциты выделяют соматостатин – гормон, тормозящий синтез белковых секретов.



I - Фатеров сосок; II - участок паренхимы дольки железы; 1 - каемчатый эпителий двенадцатиперстной кишки, 2 - выводной проток железы, 3 - панкреатический ацинус, 4 - ацинозные клетки, 5 - вставочный проток, 6 - центроацинозные клетки, 7 - панкреатический островок, 8 - эндокринные клетки островка, 9 - кровеносные сосуды.

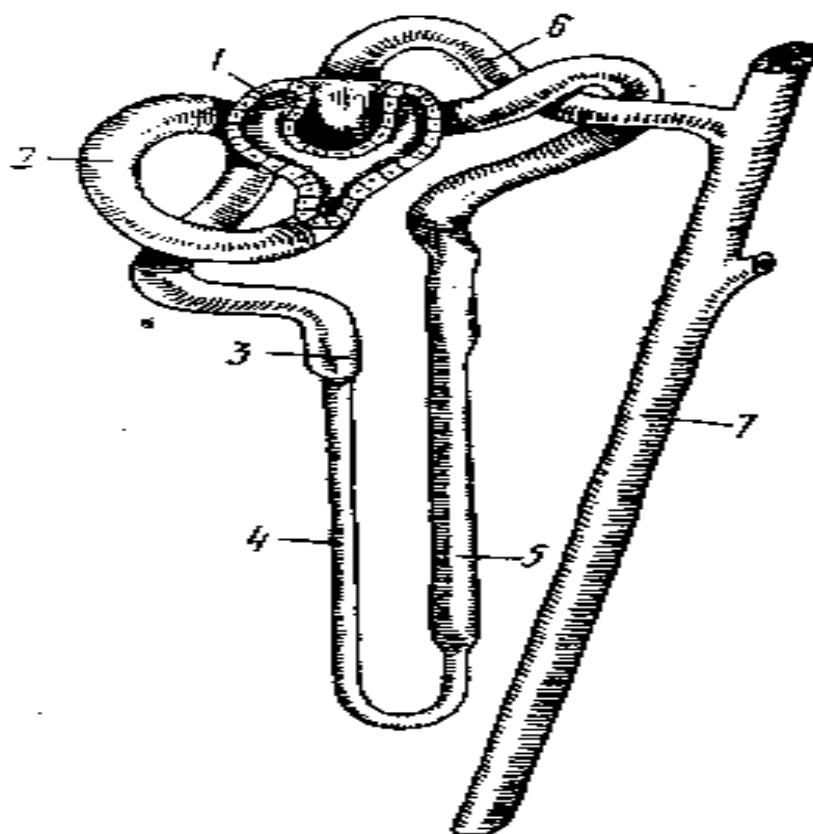
Рисунок 5.34 - Строение экзо- и эндокринных отделов поджелудочной железы

5.8 Выделительная система

Выделительная система - это система органов, предназначенная для выведения ненужных и вредных для организма веществ, участия в регуляции водно-солевого обмена (поддержание гомеостаза) и эндокринной функции (в почках вырабатываются гормоны эритропоэтин и ренин). Различают мочеобразующие органы - почки и мочевыводящие пути - чашечки, лоханки, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал.

Мочеобразующие органы. В почках различают наружное корковое вещество и расположенное под ним, ближе к воротам почки, мозговое вещество. Радиально расположенные прямые канальцы мозгового вещества находятся в почечных пирамидах (*pyramis renalis*), две-три пирамиды могут объединяться, образуя почечный сосочек (*papilla renalis*). Между пирамидами спускаются колонки коркового вещества - почечные столбы (*columna renalis*). Наиболее характерными структурами коркового вещества являются почечные тельца (*corpusculum renale*), состоящие из клубочка капилляров (*glomerulus*) и капсулы клубочка (*capsula glomeruli*), а также извитые канальцы. Прямые канальцы, идущие в корковое вещество, составляют лучистую часть (*pars radiata*) корковой доли. Помимо нескольких прямых канальцев в состав доли входят связанные с ними извитые канальцы, образующие извитую часть (*pars radiata*) корковой доли. Пирамиды, разделенные почечными столбами, с располагающимися над их основанием корковым веществом, составляют почечные доли (*lobus renalis*).

Структурно-функциональной единицей почки является нефрон (*nephronum*) (рисунок 5.35).

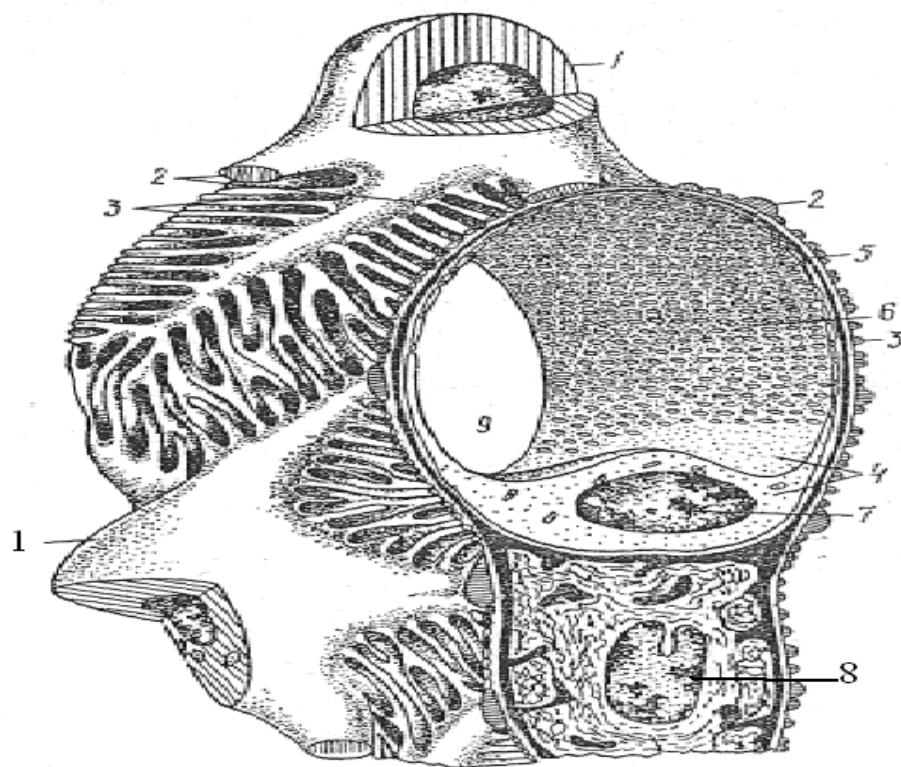


1 - капсула клубочка; 2 - извитая часть проксимального отдела; 3 - прямая часть проксимального отдела; 4 - тонкий отдел; 5 - прямая часть дистального отдела; 6 - извитая часть дистального отдела; 7 - собирательная трубка.

Рисунок 5.35 - Схема строения нефрона

В состав нефрона входят: капсула клубочка, проксимальный извитой каналец, проксимальный прямой каналец, тонкий каналец, дистальный прямой каналец и дистальный извитой каналец.

Нефроны бывают корковые и юкстамедуллярные, расположенные вблизи мозгового вещества. Нефрон начинается с капсулы клубочка (*capsula glomeruli*), в которой различают наружную стенку (*paries externa*), представляющую собой однослойный плоский эпителий, и внутреннюю стенку (*paries interna*), состоящую из подоцитов (*podocytus*). Подоциты охватывают петли капилляров клубочка (рисунок 5.36).



1 - подоциты; 2 - цитотрабекулы; 3 – цитоподии подоцитов; 4 – цитоплазма эндотелиоцита; 5 - базальная мембрана; 6 - поры эндотелиоцита; 7 - ядро эндотелиоцита; 8 - мезангиальная клетка; 9 - просвет капилляра.

Рисунок 5.36 - Схема субмикроскопического строения внутреннего листка капсулы и капилляров сосудистого клубочка

На стороне, обращенной к капилляру, они имеют большие выросты цитоплазмы - цитотрабекулы (*cytotrabeculae*), от которых отходят маленькие выросты - цитоподии (*cytopodii*). Между цитоподиями находятся фильтрационные щели. Эндотелий капилляров клубочка имеет многочисленные поры (фенестры). Фильтрационный барьер расположен между просветом капилляра и просветом капсулы (*lumen capsulae*) и состоит из фенестрированного эндотелия, базальной мембраны и фильтрационных щелей между цитоподиями подоцитов. При фильтрации плазмы в просвете капсулы формируется первичная моча, которая имеет такой же состав, как плазма крови, за исключением ее белков.

Капсула переходит в систему почечных канальцев (трубочек), в которых происходит обратное всасывание одних веществ и секреция других, в результате чего формируется окончательная моча. Капсула продолжается в проксимальный каналец, состоящий из проксимального извитого канальца (*tubulus contortus proximalis*) и нисходящего проксимального прямого канальца (*tubulus rectus proximalis*). Проксимальный каналец, включая оба его отдела, представляет собой трубку диаметром около 60 мкм и длиной около 14 мм. Он выстлан однослойным кубическим эпителием, на апикальной поверхности клеток которого микроворсинки образуют щеточную каемку (*limbus penicillatus*). В базальной части клеток видна базальная исчерченность (*limbus striatus basalis*), образованная упорядоченным расположением митохондрий между складками базальной плазмолеммы. За проксимальным прямым канальцем следует тонкий каналец (*tubulus attenuatus*), в котором различают нисходящую часть (*pars descendens*) в восходящую часть (*pars ascendens*). Тонкий каналец в корковых нефронах короткий, в *медуллярных* длинный. Диаметр его около 15 мкм. Эпителий канальца однослойный плоский. Щеточная каемка отсутствует. Имеются лишь единичные короткие микроворсинки на люменальной поверхности.

Восходящая часть тонкого канальца переходит в дистальный прямой каналец (*tubulus rectus distalis*), выстланный однослойным кубическим эпителием. Диаметр канальца около 35 мкм, длина 9 мм. Щеточная каемка отсутствует, но базальная исчерченность хорошо развита. Продолжением дистального прямого канальца служит дистальный извитой каналец (*tubulus contortus distalis*), диаметр которого равен около 20 - 50 мкм, длина - 4,6 - 5,2 мм. Строение эпителия такое же, как и в дистальном прямом канальце. Дистальным извитым канальцем заканчивается нефрон.

Собирающая почечная трубочка (*tubulus renalis colligens*) относится уже к мочевыводящим путям, хотя обратное всасывание воды в собирающих трубочках продолжается. Собирающая трубочка делится на дуговую собирающую трубочку (*tubulus arcuatus*), которая связывает дистальный извитой каналец и прямую собирающую трубочку (*tubulus colligens rectus*). Собирающие трубочки

выстланы однослойным кубическим эпителием. Большинство клеток эпителия имеет светлую, бедную органеллами цитоплазму. Однако есть темные клетки, которые, подобно париетальным клеткам желудка, имеют внутриклеточные каналы. Возможно, эти клетки выделяют ионы водорода (H^+) и вызывают подкисление мочи. В строме мозгового вещества между собирательными трубками лежат отростчатые интерстициальные клетки. Функция их точно неизвестна. Полагают, что они выделяют простагландины, снижающие кровяное давление.

Особенности кровоснабжения почек сводятся к следующему: почечные артерии распадаются на междольковые (*arteria interlobaris*). Последние переходят в дуговые артерии (*arteria arcuata*). От дуговых радиально в корковое вещество отходят междольковые артерии (*arteria interlobularis*), которые дают начало приносящим клубочковым артериолам (*arteriola glomerularis afferens*). Последние распадаются на клубочковую капиллярную сеть (*rete capillare glomerulare*). Капилляры клубочковой сети собираются в выносящую клубочковую артериолу (*arteriola glomerularis efferens*). Выносящая артериола корковых нефронов распадается на корковую перитубулярную капиллярную сеть (*rete capillare peritubulare corticalis*). Затем следуют вены: звездчатая (*vena stellata*) - в периферической части коркового вещества, внутридольковая (*vena intralobularis*), междольковая (*vena intrilobulari*), дуговая (*vena arcuata*), междольковая (*vena interlobaris*), почечная (*vena renalis*).

Выносящая артериола юкстамедуллярных нефронов распадается на мозговую перитубулярную капиллярную сеть (*rete capillare peritubulare medullaris*) и на сосуды сосудистого пучка (*fasciculus vascularis*), называемые также прямыми сосудами (*vasa recta*). Последние играют важную роль в окончательной концентрации мочи, унося воду, поступающую из собирательных трубочек, и поддерживая, таким образом, градиент концентрации между содержимым собирательных трубочек и окружающей их тканевой гипертонической средой.

В том месте, где дистальный прямой канал соприкасается с приносящей клубочковой артериолой, образуется юктагломерулярный комплекс (*complexus*

juxtaglomerularis), который состоит из двух частей. В дистальном канальце здесь имеется плотное пятно (macula densa) - участок эпителия, где ядра эпителиоцитов лежат очень плотно вследствие того, что клетки узкие. В средней оболочке приносящей артериолы гладкие мышечные клетки замещены около клубочковыми клетками (juxtaglomerulocytus) - это клетки полигональной формы, содержащие крупную ШИК-положительную зернистость. Около клубочковые клетки находятся в тесном контакте с одной стороны с внутренней оболочкой артериолы, а с другой - с эпителиоцитами плотного пятна (epitheliocytus maculae densae). В промежутке между приносящей и выносящей артериолами располагается периваскулярный островок мезангия (insula perivascularis mesangii). Уменьшение объема крови или тканевой жидкости воспринимается афферентными артериолами, действующими как барорецепторы, а изменения концентрации натрия регистрируются плотным пятном. При этом около клубочковые клетки синтезируют ренин - гормон, участвующий в регуляции гидратации тканей, объема крови и кровяного давления.

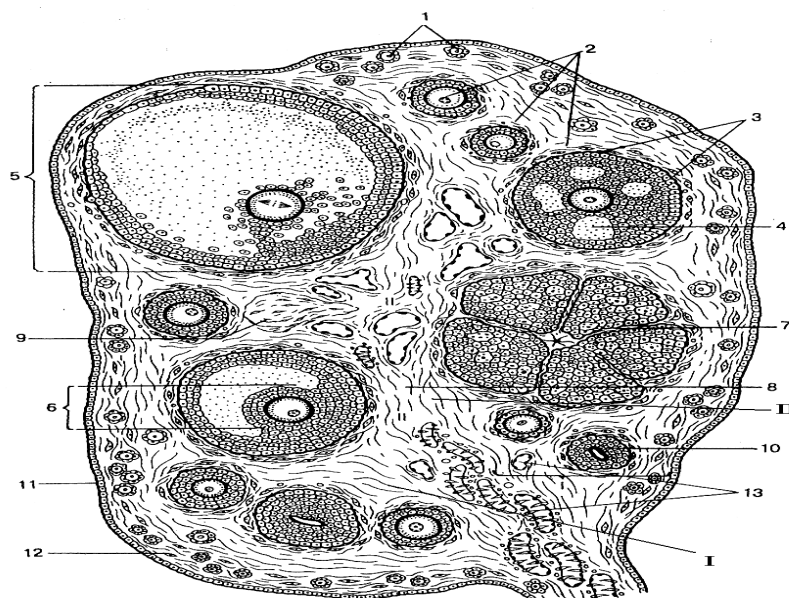
Мочеотводящие пути. Собирательные трубочки, чашки, лоханки, мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. Чашки, лоханки, мочеточники и мочевой пузырь характеризуются сходным строением. Все они выстланы переходным эпителием. Все имеют слизистую оболочку, в которой отсутствует мышечная пластинка, подслизистую основу, мышечную оболочку и адвентициальную оболочку, которая в некоторых отделах стенки пузыря заменяется серозной. Мышечная оболочка чашек состоит из одного циркулярного слоя гладких мышечных клеток, а лоханок - из внутреннего (продольного) и наружного (циркулярного). В мышечной оболочке мочеточников может быть либо два слоя (внутренний - продольный, наружный - циркулярный), либо три (внутренний и наружный - продольные, средний - циркулярный). Мышечная оболочка мочевого пузыря состоит из трех слоев: внутреннего и наружного - продольных и среднего - циркулярного.

5.9 Женская половая система

Женская половая система состоит из парных половых желез - яичников и органов полового пути: яйцеводов, матки, влагалища. Молочные железы, функционально связанные с женской половой системой, рассматриваются в этом разделе.

Яичники обладают двойной функцией - репродуктивной и эндокринной. Репродуктивная функция (размножение) заключается в выработке женских половых клеток - яйцеклеток, эндокринная функция - в выработке женских половых гормонов: эстрогенов и прогестерона (рисунок 5.37).

В процессе образования яйцеклеток (овогенеза) различают ряд стадий: период размножения, период роста, период созревания. Овогенез связан с развитием фолликулов в яичнике. Период размножения овогоний осуществляется в яичнике зародыша. Период роста протекает в постнатальном периоде, главным образом после полового созревания, хотя и в препубертатном периоде наблюдается рост части фолликулов (малый рост) и вырабатываются эстрогены. Происходит превращение примордиального фолликула (*folliculus ovaricus primordialis*) сначала в первичный фолликул, затем во вторичный и третичный овариальные фолликулы. Примордиальный фолликул состоит из овогоний, окруженных слоем плоских фолликулярных эпителиоцитов.



I - корковое вещество; II - мозговое вещество: 1 - примордиальные фолликулы;
 2 - растущие фолликулы; 3 - соединительнотканная оболочка фолликула;
 4 - фолликулярная жидкость; 5 - зрелый фолликул; 6 - яйценосный бугорок;
 7 - желтое тело; 8 - интерстициальная ткань мозгового вещества; 9 - белое тело;
 10 - атретическое тело; 11 - поверхностный эпителий; 12 - белочная оболочка;
 13 - кровеносные сосуды в мозговом веществе (по Ю.И. Афанасьеву, 1989).

Рисунок 5.37 - Микроскопическое строение яичника

В первичном фолликуле (*folliculus ovaricus secundarius*) овоцит окружен одним слоем кубических или столбчатых фолликулярных эпителиоцитов. Во вторичном овариальном фолликуле (*folliculus ovaricus secundarius*) овоцит окружен многослойным фолликулярным эпителием. В последующем в фолликулярном эпителии накапливается жидкость, появляется полость фолликула, формируется капсула (тека) фолликула. Такой фолликул называется третичным (*folliculus ovaricus tertarius*), или пузырьчатым (*folliculus ovaricus vesiculosus*). Клетки фолликулярного эпителия разделяются на зернистый слой (*stratum granulosum*), располагающийся на периферии фолликула под базальной мембраной, и лучистый венец (*corona radiata*), окружающий овоцит. Вокруг овоцита обособляется плотная прозрачная зона (*zona pellucida*).

По мере накопления жидкости овоцит с лучистым венцом оттесняется в верхний полюс фолликула. Участок зернистого слоя, в котором залегает овоцит, называется яйценосным бугорком (*cumulus oophorus*). В соединительно-тканную капсулу фолликула врастают многочисленные кровеносные капилляры и она дифференцируется на два слоя: внутреннюю теку (*theca interna*) и наружную теку (*theca externa*), образованную волокнистой соединительной тканью. Во внутренней теке скапливаются многочисленные текальные эндокриноциты (*indocrinocyti thecales*). В процессе развития фолликула текальные эндокриноциты продуцируют гормон эстроген. Фолликул, достигший максимума своего развития, называется преовуляторным, или зрелым, фолликулом. Во время овуляции происходит разрыв стенки фолликула и выход овоцита I порядка, окруженного фолликулярным эпителием, в брюшную полость. Здесь быстро происходят деления созревания и получается зрелая яйцеклетка, готовая к оплодотворению. На месте лопнувшего фолликула из фолликулярных клеток и текальных эндокриноцитов формируется желтое тело (*corpus luteum*), которое вырабатывает гормон прогестерон. Фолликулярные клетки превращаются в зернистые лютеоциты (*granulosoluteocyti*), а текальные эндокриноциты - в текалютеоциты (*thecaluteocyti*). Желтое тело функционирует как эндокринная железа в течение определенного срока (в предменструальную фазу или в период беременности), а затем редуцируется и замещается соединительной тканью, при этом образуется белое тело (*corpus albicans*).

В процессе роста и развития происходит гибель многих фолликулов (атрезия), и на их месте образуются атретические тела (*corpus atreticus*). В атретических телах яйцеклетка разрушается, атрофируются клетки зернистого слоя, а интерстициальные клетки гипертрофируются и становятся похожими на лютеиновые клетки желтого тела.

Матка - мышечный орган, в котором развивается зародыш. Стенка матки состоит из трех оболочек: слизистой (эндометрий), мышечной (миометрий) и серозной (периметрий). Слизистая оболочка матки (*endometrium*) выстлана однослойным призматическим эпителием. В эндометрии находятся

многочисленные трубчатые маточные железы. В нем различают базальный и функциональный слои.

Мышечная оболочка матки (myometrium) состоит из трех слоев гладких мышечных клеток: внутреннего (stratum submucosum) среднего, богатого сосудами (stratum vasculosum), и наружного (stratum supravasculosum). Серозная (perimetrium) оболочка покрывает большую часть поверхности матки, оставшаяся часть покрыта соединительно-тканной оболочкой (параметрий).

Слизистая оболочка матки подвергается циклическим изменениям. С закономерными изменениями структуры и функции матки, яичников и гипоталамо-гипофизарной системы студенты должны познакомиться при изучении полового цикла. У женщины половой цикл сопровождается наступлением маточных кровотечений и поэтому называется овариально-менструальным циклом. Цикл в среднем продолжается 28 дней и считается с первого дня менструального кровотечения до начала следующей менструации. Менструальный цикл распадается на ряд фаз: менструальную, постменструальную и предменструальную.

Менструальная фаза (1 - 5-й день цикла) характеризуется резкими изменениями кровоснабжения эндометрия. Овариальные гормоны в организме женщины отсутствуют. Наступает спазм спиралевидных артерий. В результате нарушения кровоснабжения в функциональном слое эндометрия начинаются некротические изменения. Некротизирующийся функциональный слой слизистой оболочки отторгается, расширенные кровеносные сосуды вскрываются, и наступает маточное кровотечение.

В постменструальной фазе (5 - 14-й день цикла) в яичниках усиливается рост очередных фолликулов, а следовательно, восстанавливается секреция эстрогенов. Под их влиянием усиливается пролиферация эпителия происходит регенерация эндометрия за счет базального слоя, сохранившегося в менструальной фазе. Маточные железы быстро растут, но остаются узкими, прямыми и не секретируют. К 14-му дню цикла в яичнике фолликул достигает стадии зрелого пузырька. Происходит овуляция - выброс яйцеклетки в брюшную полость. На месте

лопнувшего фолликула формируется желтое тело, продуцирующее прогестерон.

В предменструальной фазе (15 - 28-й день цикла) под влиянием прогестерона маточные железы начинают секретировать. Увеличиваясь в размерах, они приобретают извитую форму. Их клетки набухают, и просветы желез переполняются выделенным секретом. Эпителиальные клетки становятся высокопризматическими, реснитчатыми. Толщина эндометрия увеличивается. В соединительнотканых клетках накапливаются глыбки гликогена, часть из них дифференцируется в децидуальные клетки. Предменструальный период называют также прегравидным, потому что матка подготовлена к восприятию зародыша (если наступило оплодотворение). К концу предменструального периода желтое тело вступает в период обратного развития, прекращается поступление прогестерона в кровь, наступает спазм спиралевидных артерий и вновь начинается менструальная фаза.

Следует помнить о том, что женская половая система регулируется взаимодействием гормонов передней доли гипофиза - фоллитропина (фолликулостимулирующий гормон) и лютропина (лютеинизирующий гормон), секреция которых контролируется гонадолиберинами гипоталамуса. Фоллитропин стимулирует рост фолликула в яичнике. Лютропин вызывает овуляцию и перестройку фолликулярного эпителия лопнувшего фолликула в эпителий желтого тела. Выработка и секреция прогестерона в желтом теле усиливаются действием аденогипофизарного лактотропного гормона (пролактина). Секреция гормонов передней долей гипофиза в женском организме происходит не одновременно, а циклически и поочередно

Половой цикл животных протекает несколько иначе, и матка длительное время находится в состоянии покоя, что следует учитывать при изучении препарата матки млекопитающего.

Маточная труба имеет стенку, состоящую из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной. Слизистая оболочка образует многочисленные ветвящиеся складки (plicae), особенно развитые в ампулярной части, где складки формируют настоящий лабиринт. Эпителий слизистой оболочки - однослойный призматический

(epithelium simplex columnare). Он состоит из реснитчатых эпителиоцитов (epitheliocytus ciliatus) и безресничных или микроворсинчатых эпителиоцитов (epitheliocytus microvillosus). Последним приписывают секреторную функцию. Собственная пластинка слизистой оболочки состоит из ретикулярных волокон и клеток веретеновидной формы. В мышечной оболочке выделяют два нечетко разграниченных слоя: циркулярных и продольных. Строение серозной оболочки обычное.

Влагалище. Стенка влагалища состоит из трёх оболочек: слизистой мышечной и адвентициальной. Эпителий влагалища многослойный плоский и (у человека) неороговевающий, хотя отдельные зерна кератогиалина в эпителиальных клетках присутствуют. В противоположность большинству органов собственная пластинка слизистой оболочки состоит из плотной соединительной ткани, которая по направлению к мышечной оболочке становится более рыхлой. Мышечная оболочка сформирована из циркулярных и продольных пучков гладких мышечных клеток. Адвентициальная оболочка представляет собой тонкий слой плотной соединительной ткани, которая сливается с окружающей рыхлой соединительной тканью. Слизистая оболочка влагалища подвержена циклическим изменениям. В частности, в период овуляции во влагалищных мазках обнаруживается большое количество эпителиальных клеток с признаками пикноза ядер.

Молочные железы являются видоизмененными кожными потовыми железами. Полного развития молочная железа достигает во время беременности. Выработка молока происходит в альвеолах (alveolus glandulae), имеющих вид пузырьков. Альвеолы выстланы железистыми клетками, молочными экзокриноцитами - лактоцитами (exocrinocyti lacti, lactocyti), которые секретируют по апокриновому типу. Снаружи от альвеолы располагаются звездчатые миоэпителиальные клетки (myoepitheliocyti), способствующие выведению секрета. Выведение секрета осуществляется по многочисленным млечным протокам (ductus lactiferi). Эпителий в междольковых выводных протоках - многорядный. Выводные протоки расширяются в молочные синусы (sinus lactiferi), служащие резервуарами, в

которых накапливается молоко, продуцируемое в альвеолах. В нелактующей молочной железе альвеолы не развиты, и молочные протоки заканчиваются тонкими слепыми трубочками.

Плацента является органом, служащим для связи материнского и развивающегося организма. При наступлении беременности слизистая оболочка матки разрастается особенно сильно и сохраняется на протяжении всей беременности. Специально видоизмененный участок слизистой оболочки матки и хорион зародыша участвуют в образовании внезародышевого органа - плаценты. Соответственно этому в плаценте различают материнскую часть (*pars uterina*) и зародышевую часть (*pars foetalis*).

Зародышевая (детская) часть плаценты. Как было отмечено при изучении курса эмбриологии, в формировании хориона принимают участие трофобластический эпителий, внезародышевая соединительная ткань и располагающиеся в ней кровеносные сосуды плода. Хорион в области формирования плаценты все более сложно разветвляется и разрастается в тканях слизистой оболочки матки, разрушая сосуды эндометрия. В хорионе различают хориальную пластинку и хориальные ворсины трех типов: якорные прикрепляющиеся к тканям матки, стволые и конечные, омываемые материнской кровью. Со стороны хориальной пластинки в ворсины врастают ветви пупочных сосудов, распадающихся на капиллярную сеть. Строма ворсин образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, которая в их основании продолжается в соединительную ткань хориальной пластинки. В строме ворсин располагаются своеобразные крупные зернистые макрофаги (клетки Кащенко - Гофбауэра) и многоотростчатые фибробласты.

Материнская часть плаценты образуется за счет слоя эндометрия, отторгающегося при родах - отпадающей оболочки (*decidua*). Она представлена базальной пластинкой и соединительнотканными структурами - септами, связывающими ее с детской частью, а также лакунами, заполненными материнской кровью.

Базальная пластинка - соединительная ткань слизистой оболочки матки, содержащая децидуальные клетки, загруженные гликогеном. Децидуальные клетки образуются из малодифференцированных клеток соединительной ткани. От базальной пластинки к хориону отходят соединительнотканые перегородки, срастающиеся с некоторыми ворсинами. Перегородки вместе с якорными ворсинами делят плаценту на отдельные дольки или котиледоны, которые хорошо заметны невооруженным глазом с материнской стороны плацентарного диска.

Лакуны, заполненные материнской кровью, образуются уже на ранних стадиях беременности в результате разрушения ворсинками хориона сосудов отпадающей оболочки эндометрия. Следует помнить, что в гемохориальной плаценте не происходит смешения крови зародыша с кровью матери. Питательные вещества и кислород из материнской крови диффундируют в кровь зародыша через слои трофобласта, покрывающего вторичные ворсины хориона, соединительную ткань ворсин, и наконец, через эндотелий сосудов плода, проходящих в ворсинах. Эти структуры и формируют так называемый плацентарный барьер.

Структура плацентарного барьера в различные периоды беременности неодинакова. Трофобласт, покрывающий каждую ворсину, состоит из внутреннего слоя, имеющего клеточное строение, - цитотрофобласта и наружного синцитиотрофобласта. Примерно к середине беременности слой цитотрофобласта сильно истончается или исчезает, оставляя лишь изолированные островки клеток.

Таким образом, во второй половине беременности (особенно к ее концу) тканевые слои, составляющие плацентарный барьер, отделяющий кровь плода от материнской крови, становятся значительно тоньше. Незадолго до родов плацентарный барьер состоит из следующих слоев:

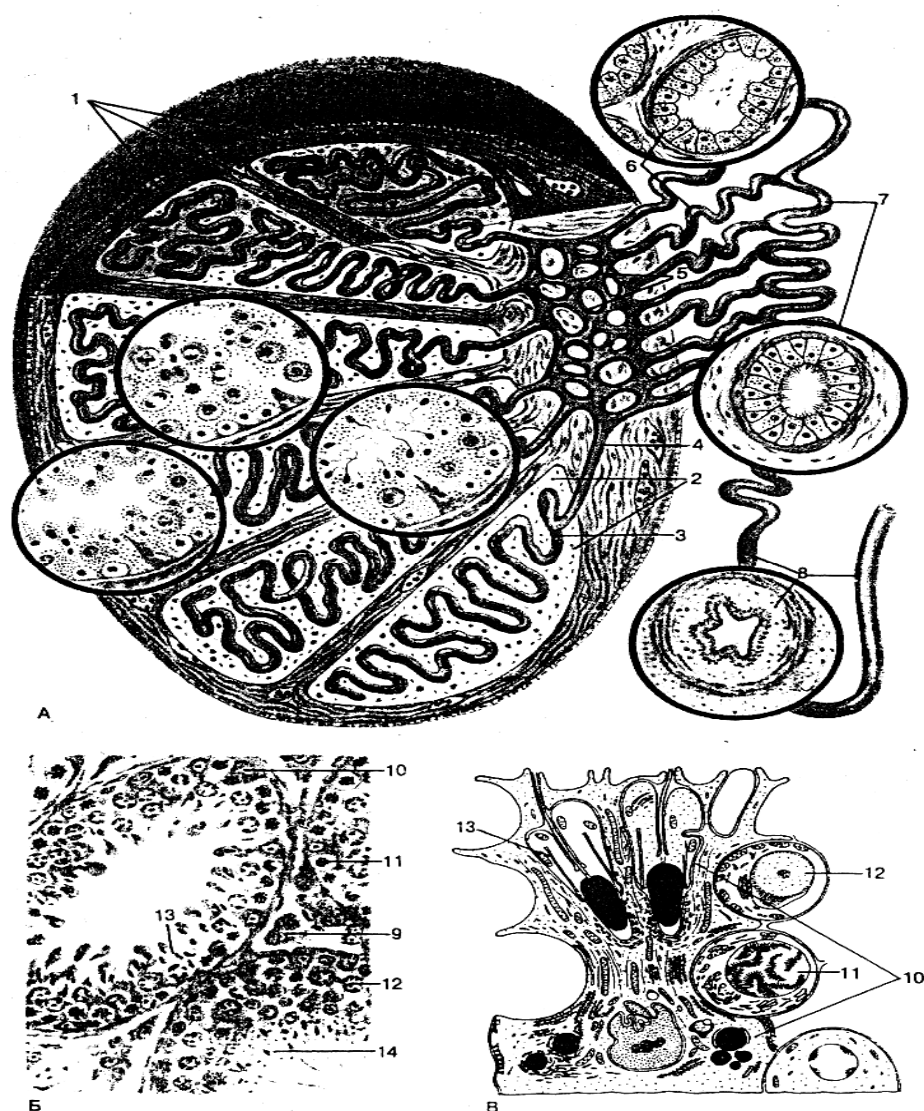
- 1) тонкий слой симпластотрофобласта с микроворсинками на поверхности, контактирующий с материнской кровью;
- 2) базальная мембрана, находящаяся под ним;
- 3) слой соединительной ткани, расположенной глубже;
- 4) базальная мембрана капилляров;
- 5) эндотелий капилляров плода.

5.10 Мужская половая система

Мужская половая система представлена парными половыми железами - семенниками (яичками), семявыносящими путями, предстательной железой, семенными пузырьками и половым членом. Мужские половые железы - семенники имеют две основные функции: образование мужских половых клеток (сперматозоидов) и продукция мужского полового гормона (тестостерона).

Семенник снаружи покрыт плотной соединительнотканной оболочкой, получившей название белочной (*tunica albuginea*) (рисунок 5.38).

Тонкие соединительнотканые перегородки (*septum testis*) делят паренхиму семенника на дольки (*lobulus testis*). В каждой дольке находится 1 - 2 извитых семенных канальца (*tubuli seminiferi contorti*). Самым внутренним структурным компонентом извитого семенного канальца является эпителио-сперматогенный слой (*epithelium spermatogenicum*), состоящий из поддерживающих эпителиальных клеток (*epitheliocytes*) и сперматогенных клеток (*cellulae spermatogonicae*). Наиболее периферическое (базальное) положение в канальце занимают сперматогонии - исходные (стволовые) клетки. Сперматогонии, находясь в фазе размножения, перестают делиться, многие из них вступают во вторую фазу - период роста. В периоде роста сперматогонии значительно увеличиваются в объеме, постепенно превращаясь в сперматоциты I порядка - первичные сперматоциты (*spermatocytus primarius*). В ядрах растущих сперматоцитов I порядка происходят сложные изменения хромосом. Вначале формируются прелептотенные и лептотенные хромосомы, для которых характерна малая спирализация. Затем гомологичные хромосомы собираются попарно (конъюгируют). Эта стадия называется синаптенной, или зиготенной. Ее значение заключается в том, что между конъюгирующими хромосомами происходит обмен генами. Затем прогрессирующая спирализация приводит к утолщению хромосом - пахитенная стадия.



А - схема строения семенника, придатка семенника и семявыносящего канала;
 Б - микроскопическое строение извитого семенного канальца и интерстициальных клеток; В - ультраструктура эпителиосперматогенного слоя. 1 - оболочка яичка с отходящими соединительнотканными перегородками; 2 - долька яичка; 3 - извитой семенной каналец; 4 - прямые семенные канальцы; 5 - сеть семенника;
 6 - выносящие канальцы яичка; 7 - канал придатка; 8 - семявыносящий канал;
 9 - интерстициальные клетки (гландулоциты); 10 - поддерживающий эпителиоцит;
 11 - сперматогонии; 12 - сперматоцит; 13 - сперматиды; 14 - сперматозоиды.

Рисунок 5.38 - Семенник и семяотводящие пути

Наконец, в каждом из конъюгирующих хромосом становится заметна продольная щель - диплотенная стадия. Дальнейшая спирализация приводит к тому, что пары конъюгирующих хромосом приобретают вид коротких телец, образуя так называемые тетрады. Так как каждая из хромосом, входящих в состав тетрады, расщеплена продольно, то тетрада состоит из четырех хроматид. Поскольку каждая тетрада образована двумя конъюгирующими хромосомами, число тетрад оказывается вдвое меньше, чем исходное число хромосом, т.е. гаплоидным (у человека 23 тетрады). Образованием тетрад заканчивается период роста период сперматоцитов I порядка и они вступают в период созревания, в течение которого происходит мейотическое деление клеток и образуются сперматоциты II порядка – вторичные сперматоциты (*spermatocytus secundarius*), а затем сперматиды (*spermatidum*). Каждая исходная сперматогония дает начало четырем сперматидам. Сперматиды больше не делятся, вступая в период формирования и путем сложной перестройки, превращаются в зрелые спермии (*spermium*).

Превращение сперматиды в зрелую половую клетку сопровождается образованием акробласта, а затем акросомы в зоне пластинчатого комплекса Гольджи, уменьшением в размерах и уплотнением ядра, сползанием цитоплазмы в зону роста хвоста сперматозоида и смещением центриолей: проксимальная центриоль прилегает к задней поверхности ядра, а от передней части дистальной центриоли начинает формироваться жгутик. Сперматогенез в канальце происходит волнообразно, поэтому различные участки канальца отличаются друг от друга различными сочетаниями сперматогенных клеток. На базальной мембране семенного канальца расположены эпителиальные поддерживающие клетки Сертоли (*epitheliocytus sustentans*), имеющие пирамидальную форму.

В рыхлой соединительной ткани между петлями извитых семенных канальцев залегают интерстициальные эндокриноциты (*endocrinocytus interstitialis*), вырабатывающие мужской половой гормон - тестостерон. Здесь же располагается большое количество кровеносных капилляров.

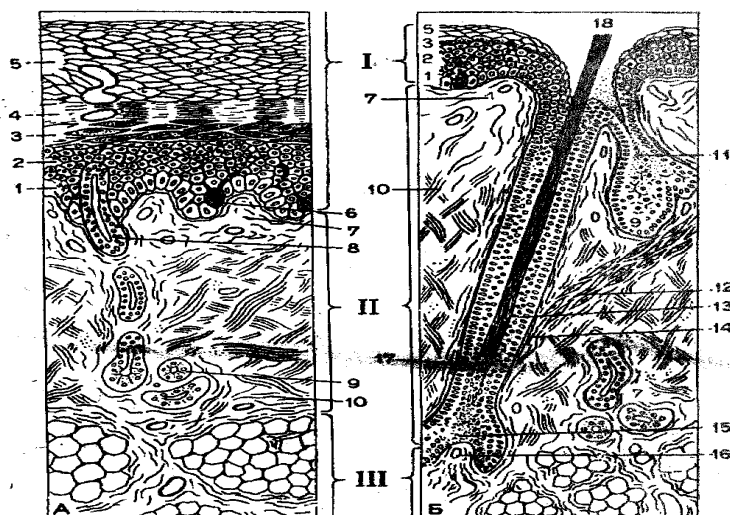
Семявыносящие пути представлены системой канальцев, по которым сперма (спермии и жидкость) продвигается в мочеиспускательный канал. Отводящие пути начинаются прямыми канальцами семенника (*tubuli seminiferi recti*), впадающими в сеть семенника (*rete testis*). От сети семенника отходят 12 - 15 сильно извитых выносящих канальцев (*ductuli efferentes testis*). Последние, собираясь вместе, образуют головку придатка семенника, от которой начинается канал придатка семенника (*ductus epididymidis*). Этот проток, многократно извиваясь, образует тело придатка и в нижней хвостовой части переходит в прямой семявыводящий проток (*ductus deferens*), открывающийся в мочеиспускательный канал. Стенки всех перечисленных семявыводящих путей построены по общему плану и состоят из слизистой, мышечной и адвентициальной оболочек.

Предстательная железа (простата) охватывает верхнюю часть мочеиспускательного канала. Вырабатываемый ею секрет разбавляет сперму во время эякуляции. По своему строению простата является сложной альвеолярно-трубчатой железой. Концевые отделы выстланы однослойным однорядным эпителием, а выводные протоки - многорядным эпителием. Многочисленные выводные протоки открываются в простатическую часть мочеиспускательного канала. Прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани и гладких мышечных клеток делят железу на дольки. Снаружи железа покрыта капсулой, состоящей из мышечного и фиброзного слоев.

Семенные пузырьки вырабатывают жидкий слизистый секрет. В стенке пузырьков различают нечетко выраженные три оболочки - слизистую, мышечную и адвентициальную. Слизистая оболочка покрыта однослойным призматическим эпителием (местами - двуслойным) и собрана в многочисленные разветвленные складки.

5.11 Кожа и ее производные

Наружный покров организма - кожа - состоит из двух главных частей: эпидермиса - многослойного плоского ороговевающего эпителия и дермы - соединительнотканной основы кожи (рисунок 5.39).



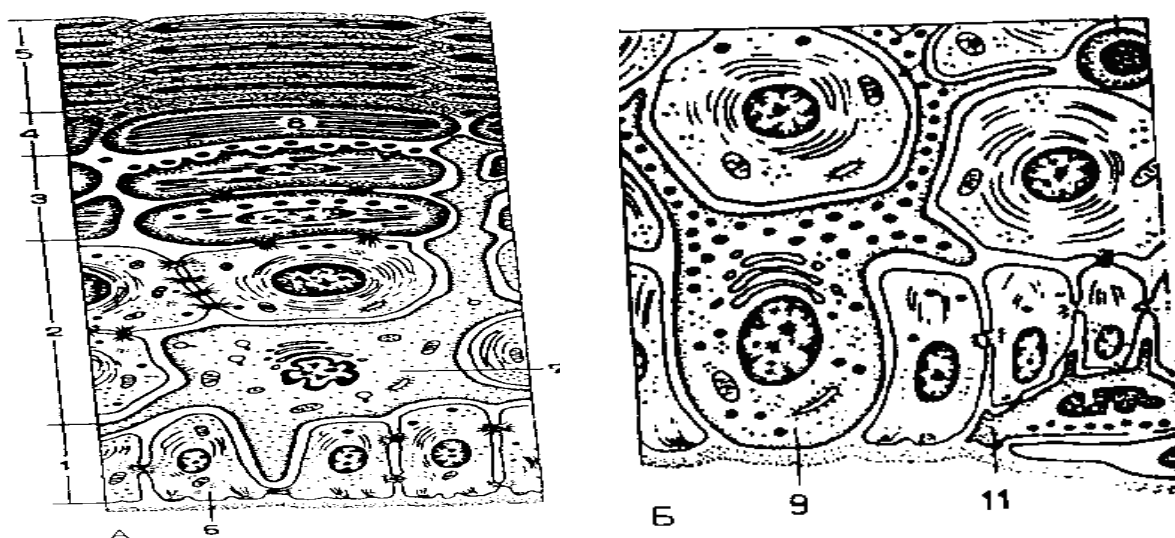
А - «толстая» кожа; Б - «тонкая» кожа; I - эпидермис, II - дерма, III - подкожная жировая клетчатка (гиподерма): 1 - базальный слой, 2 - слой шиповатых клеток, 3 - зернистый слой, 4 - блестящий слой, 5 - слой роговых чешуй, 6 - меланоцит, 7 - сосочковый слой, 8 - выводной проток потовой железы, 9 - концевой отдел, 10 - сетчатый слой, 11 - сальная железа, 12 - мышца, поднимающая волос, 13 - волосяное влагалище, 14 - волосяная сумка, 15 - волосяная луковица (матрикс), 16 - волосяной сосочек, 17 - корень волоса, 18 - стержень волоса.

Рисунок 5.39 - Строение кожи

В зависимости от степени развития эпидермиса различают толстую кожу ладоней и подошв и тонкую остальных частей тела. Производными кожи человека являются волосы, ногти, сальные, потовые и молочные железы. Последние функционально связаны с женской половой системой и рассматриваются в этом

разделе. Главными функциями кожи являются защита от повреждающих воздействий окружающей среды и участие в поддержании постоянства внутренней среды, в частности защита от потери воды. Располагающиеся в коже болевые, механо-, хемо- и терморецепторы являются существенными компонентами защитной системы и опосредуют приток информации из окружающей среды. Кожа выполняет, кроме того, функции терморегуляции, обмена веществ, депо крови.

Эпидермис (epidrmis) - многослойный плоский (чешуйчатый) ороговевающий эпителий. В эпидермисе различают пять слоев: базальный (stratum basale), шиповатый (stratum spinosum), зернистый (stratum granulosum), блестящий (stratum lucidum) и роговой (stratum corneum). Разделение на слои представляет собой отражение процесса ороговения. Наиболее развиты все слои эпидермиса в толстой коже. Большая часть клеток эпидермиса - кератиноциты (эпидермоциты) связаны с процессом ороговения (рисунок 5.40).



- А: 1 - базальный слой; 2 - шиповатый слой; 3 - зернистый слой;
4 - блестящий слой; 5 - роговой слой; 6 - базальные малодифференцированные эпителиоциты; 7 - клетка Лангерганса; 8 - роговая чешуйка;
Б: 9 - меланоцит; 10 - внутриэпидермальный лимфоцит;
11 клетка Меркеля.

Рисунок 5.40 - Слои и клеточные диффероны эпидермиса

Эпидермис представляет собой систему с закономерным направлением дифференцировки, в процессе которой в цитоплазме кератиноцитов накапливаются специфические белки - кератины; органеллы цитоплазмы и структуры ядра разрушаются, и клетки превращаются в роговые чешуйки, слушающиеся с поверхности эпидермиса. Убыль клеток постоянно пополняется за счет пролиферации клеток базального слоя.

Клетки базального слоя связаны друг с другом и с клетками следующего (шиповатого) слоя десмосомами, а с базальной мембраной - полудесмосомами. Размножаясь, часть клеток базального слоя смещается в следующий слой - шиповатый (слой шиповатых клеток). Свое название слой получил за то, что его клетки имеют выросты (шипы), которыми они соединяются друг с другом, формируя десмосомы. Цитоплазма клеток базального и особенно шиповатого слоев содержит многочисленные тонофибриллы, пучки заканчиваются в области десмосом. В клетках шиповатого слоя уже не происходит синтеза ДНК, а накопление тонофибрилл считается признаком начинающегося ороговения.

Процесс ороговения отчетливо проявляется в зернистом слое, в клетках которого присутствуют гранулы кератогиалина и ламеллярные тельца (кератосомы). Ламеллярные тельца, или пластинчатые гранулы, содержат гидролитические ферменты и липиды. Первые активируются в верхних слоях эпидермиса и, возможно, помогают слушиванию роговых чешуек. Липиды выделяются в межклеточные пространства, обеспечивая защиту от диффузии воды через кожу и обезвоживания организма. На уровне зернистого слоя начинается разрушение органелл и ядер. Полное разрушение ядер и деструкция большей части органелл наблюдается на уровне следующего - блестящего слоя.

Роговой слой состоит из многих слоев роговых чешуек. Роговая чешуйка представляет собой клетку, завершившую процесс ороговения. Она заполнена кератиновыми фибриллами, спаянными аморфным кератиновым матриксом. Между чешуйками располагаются сильно измененные десмосомы.

Кроме кератиноцитов в базальном слое эпидермиса встречаются меланоциты (melanocyti) - клетки, вырабатывающие пигмент меланин. От других клеток они

отличаются положительной реакцией на ДОФА-оксидазу. В их цитоплазме присутствуют тельца, накапливающие меланин, - меланосомы (melanosoma). Незрелые меланосомы - премеланосомы (premelanosoma) - имеют пластинчатую структуру, которая становится менее заметной по мере накопления меланина. Меланоциты через свои отростки передают меланосомы кератиноцитам (цитокринная секреция).

В слое шиповатых клеток эпидермиса (и в базальном) находятся так же клетки Лангерганса (их называют также внутриэпидермальными макрофагами - macrophagocytus). От кератиноцитов они отличаются отсутствием тонофибрилл и десмосом, от меланоцитов - отсутствием меланосом. Характерны для этих клеток гранулы в цитоплазме в виде теннисных ракеток.

Дерма (dermis) - соединительнотканная основа кожи, состоит из двух слоев: сосочкового (stratum papillare), представляющего собой рыхлую неоформленную коллагеновую соединительную ткань, и сетчатого (stratum reticulare), состоящего из плотной неоформленной коллагеновой (волокнистой) соединительной ткани. Сетчатый слой переходит в подкожную основу, или подкожную жировую клетчатку (tela subcutanea).

Производные кожи. Железы кожи. Потовые железы (glandulae sudorifera) делятся на апокриновые (в подмышечных областях и вокруг ануса) и мерокриновые (в остальных областях тела). Это простые трубчатые неразветвленные железы длиной от 30 до 90 мм. В концевом отделе различают светлые экзокриноциты (exocrinocytus densus) и темные экзокриноциты (exocrinocytus densus). Темные экзокриноциты характеризуются обилием рибосом и секреторных гранул в цитоплазме и секретируют белково-полисахаридный секрет. Светлые экзокриноциты не содержат секреторных гранул. В их цитоплазме мало рибосом и много гликогена, на базальной поверхности - глубокие складки плазмолеммы. Светлые клетки выделяют воду и соли. Выводной проток в дерме выстлан двуслойным эпителием. В эпидермисе он представляет собой штопорообразную щель между кератиноцитами.

Сальная железа (*glandula sebacea*) - простая разветвленная альвеолярная железа голокринового типа. Ее выводной проток открывается в волосяной фолликул. В базальном слое концевой отдела происходит размножение клеток. Клетки смещаются внутрь концевой отдела и накапливают в своей цитоплазме жир. Вблизи выводного протока происходит разрушение клеток и формирование секрета железы - кожного сала.

Роговые образования кожи. Волосы (*pili*). Различают длинные волосы (головы, бороды, усов), щетинковые (бровей, ресниц) и пушковые (на всей остальной части тела). Волосы состоят из кутикулы (*cuticula pili*), коркового (*cortex*) и мозгового (*medulla*) вещества. В пушковых волосах мозговое вещество отсутствует. Кутикула представляет собой один слой плоских клеток, накладывающихся друг на друга как черепица со свободными концами, обращенными вверх. Корковое вещество состоит из вытянутых в длину клеток, цитоплазма которых содержит твердый кератин, пигмент и пузырьки газа. Мозговое вещество построено из кубических или полигональных клеток, содержащих мягкий кератин, пигмент, пузырьки газа. Волос растет от волосяной луковицы (*bulbus pili*), где происходит пролиферация эпителиальных клеток, которые затем смещаются вверх и подвергаются ороговению. Питание волосяной луковицы осуществляется за счет соединительнотканного сосочка волоса (*papilla pili*). Корень волоса окружен внутренним и наружным эпителиальными корневыми влагалищами и дермальным влагалищем.

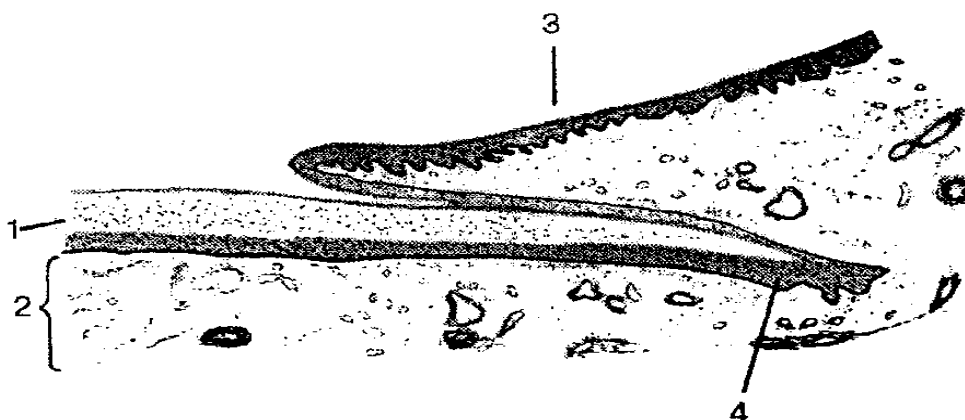
Внутреннее эпителиальное корневое влагалище (*vagina epithelialis radicularis interna*) состоит из следующих компонентов: 1) кутикулы, имеющей вид черепицы со свободными концами клеток, обращенными вниз, 2) внутреннего эпителиального слоя - гранулосодержащего (*stratum epitheliale*) и 3) наружного эпителиального слоя - бледного (*stratum epitheliale externum pallidum*).

Наружное эпителиальное корневое влагалище (*vagina epithelialis radicularis*) напоминает базальный и шиповатый слои эпидермиса.

Корневое дермальное влагалище (*vagina dermalis radicularis*) состоит из ряда структур:

- 1) базальной мембраны;
- 2) внутреннего циркулярного слоя волокон (*stratum circulare internum*);
- 3) наружного - продольного слоя (*stratum longitudinale externum*).

Ноготь (*unguis*). Это роговой слой эпидермиса, состоящий из твердого кератина (рисунок 5.41).



1 – ногтевая пластинка; 2 – ногтевое ложе; 3 – ногтевой валик; 4 – матрица ногтя.

Рисунок 5.41 - Строение ногтя

Развитие ногтя начинается на 3-м месяце эмбриогенеза. Эпидермис кожи концевых фаланг утолщается и начинает погружаться в соединительную ткань. В результате этого образуется ногтевое ложе. От его проксимального конца начинается рост ногтевой пластинки со скоростью от 0,25 до 1 мм в неделю.

Ногтевая пластинка лежит на ногтевом ложе, которое состоит из росткового слоя эпидермиса, называемого подногтевой пластинкой (*hyponichium*), и соединительной ткани. У основания и с боков ногтевое ложе ограничено кожными складками. Между складками и ногтевым ложем образуются щели, в которых находятся боковые края и корень ногтевой пластинки. Нарастающий на наружную поверхность ногтевой пластинки эпидермис называется надкожицей (*eponichium*).

Проксимальная часть ногтевого ложа является матрицей, из которой развивается ногтевая пластинка. Клетки матрицы размножаются, подвергаются ороговению и превращаются в чешуйки, которые накладываются на проксимальный край (корень) ногтевой пластинки, за счет чего эта пластинка растет в длину.

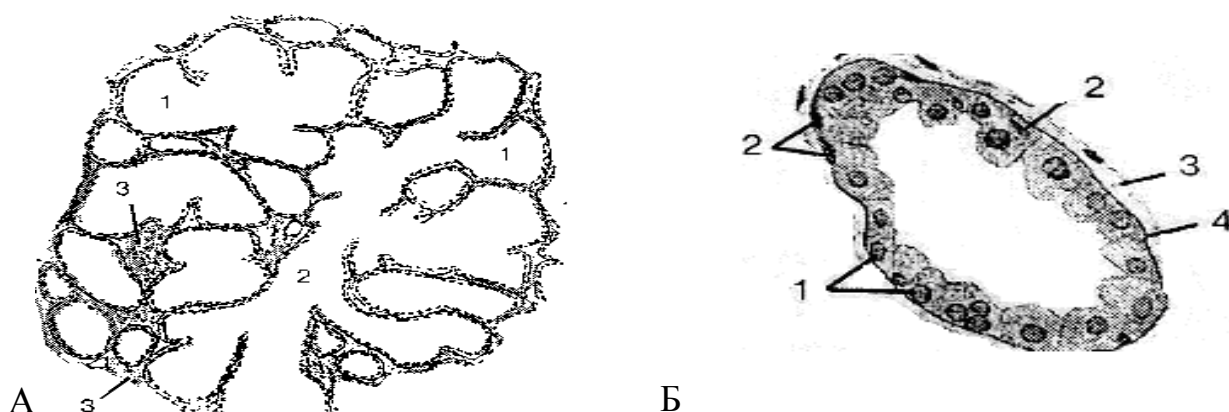
Под ростковым слоем эпидермиса ногтевого ложа располагается его соединительнотканная основа, в которой находятся коллагеновые волокна, расположенные продольно и перпендикулярно. Перпендикулярные волокна вплетаются в надкостницу фаланг. В соединительнотканной основе проходят кровеносные сосуды.

Ногтевая пластинка состоит из плотно прилегающих друг к другу роговых чешуек. В ногтевой пластинке имеется корень, тело и край. Часть корня выступает из-под задней ногтевой щели в виде белого полулуния.

Молочные железы традиционно рассматриваются в разделе «Половая система», однако, являясь производными кожи, они сохраняют в строении основные черты своего происхождения. Источником развития молочных желез служат утолщения кожной эктодермы (молочные точки), от которых в подлежащую мезенхиму врастают эпителиальные тяжи, ветвящиеся в своей терминальной части. Это начинается на 6-й неделе и продолжается вплоть до 6-го месяца эмбриогенеза. На концах тяжей находятся клетки, из которых в последующем (в период беременности и лактации) развиваются *молочные альвеолы* (концевые секреторные отделы альвеолярно-трубчатых желез).

Строение молочной железы различно в детском, юношеском, детородном, старческом возрастах, во время беременности и лактации и зависит от гормонального статуса женщины (в частности - от концентрации половых гормонов). Так, в неактивном состоянии в половозрелом возрасте в молочной железе различимы доли (от 15 до 25), каждая из которых окружена соединительной тканью с различным содержанием жировых клеток. В соединительной ткани проходят *млечные протоки* числом, равным числу долей, которые в терминальной части разветвляются на внутридолевые протоки. Однако секреторные отделы отсутствуют.

Во время беременности и в лактирующей молочной железе от терминальных частей внутридолевых протоков начинают развиваться трубчато-альвеолярные концевые секреторные отделы – *молочные альвеолы*. Концевые секреторные отделы группируются в дольки, а несколько долек формируют доли молочной железы (рисунок 5.42).



А: 1 - альвеолы; 2 - млечный альвеолярный проток; 3 - междольковая соединительная ткань; Б: 1 - молочные экзокриноциты; 2 - звездчатый миоэпителиоцит; 3 - соединительная ткань; 4 - базальная мембрана.

Рисунок 5.42 - Строение лактирующей молочной железы

Стенку молочной альвеолы образуют диффероны *молочных экзокриноцитов* (лактоцитов) и *звездчатых миоэпителиоцитов*. Снаружи альвеола покрыта базальной мембраной. Лактоциты имеют кубическую форму, округлое ядро и соединяются друг с другом с помощью плотных контактов и десмосом. На апикальной поверхности лактоцитов присутствуют микроворсинки, а в цитоплазме накапливаются включения – составные компоненты молока. Для лактоцитов характерны меро- и апокринная типы секреции. Миоэпителиоциты располагаются между основанием лактоцитов и базальной мембраной, охватывая лактоциты своими пальцевидными выростами. Их ядра темные, а в цитоплазме содержатся актомиозиновые комплексы. Сокращение миоэпителиоцитов способствует выведению секрета.

В просвет альвеол секретруется *молоко* – продукт сложного состава, включающий белки (казеин), липиды (триглицерид), сахара (лактоза), иммуноглобулины, витамины, соли, воду и др. Молоко представляет собой водную эмульсию. После выделения секрета лактоциты регенерируют и вступают в новый секреторный цикл. Выведение секрета молочных желез по системе выводных протоков облегчается сокращениями миоэпителиоцитов и гладких миоцитов.

Система выводных протоков молочной железы начинается внутридольковыми протоками. Несколько внутридольковых протоков сливаются и формируют междольковый проток. Последние переходят в млечный проток, который вблизи околососкового кружка образует сближение расширение – млечный синус, и далее млечный проток открывается на вершшке соска.

Стенки внутридольковых протоков образованы кубическим эпителием и содержат миоэпителиоциты. Млечные протоки выстланы двухслойным кубическим эпителием и миоэпителиоцитами. Эпителий в синусах - трехслойный, а на вершине соска становится многослойным плоским. Вдоль млечных протоков и синусов в соединительной и жировой ткани проходят пучки гладкой мышечной ткани, сокращения которой способствуют молокоотдаче.

В области околососкового кружка эпидермис сильно пигментирован за счет скопления меланоцитов. В сосочковом слое дермы находятся многочисленные инкапсулированные нервные окончания (механорецепторы). Секреторная активность лактоцитов регулируется эстрогенами, прогестероном и другими гормонами. С возрастом по мере уменьшения синтеза половых гормонов происходит постепенная инволюция молочных желез.

Вопросы для самопроверки

- 1 Что такое рефлексорная дуга?
- 2 Из каких отделов состоит вегетативная нервная система?
- 3 Назовите основные оболочки глазного яблока.
- 4 Из каких клеток состоит обонятельный эпителий?

- 5 Каково строение органа вкуса?
- 6 Что относят к органам кроветворения?
- 7 Какой гормон выделяют околощитовидные железы?
- 8 Каково строение стенки сосуда?
- 9 Назовите отличия вен от артерий.
- 10 Что относится к сосудам микроциркуляторного русла?
- 11 Из каких оболочек состоит сердце?
- 12 Из чего состоит средний отдел пищеварительной системы?
- 13 Назовите особенности строения переднего отдела пищеварительной системы.
- 14 Что входит в состав нефрона?
- 15 Каково строение кожи?

Список использованных источников

- 1 Альбертс, Б. Молекулярная биология клетки : в 3 т. / Б. Альбертс [и др.]. – М. : Мир, 1994. – 3 т.
- 2 Заварзин, А. А. Биология клетки : общая цитология / А. А. Заварзин. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 1992. – 320 с.
- 3 Практикум по цитологии / под ред. Ю. С. Ченцова. – М. : Изд-во МГУ, 1988. – 294 с.
- 4 Елифанова, О. И. Лекции о клеточном цикле / О. Н. Елифанова. – КМК Scientific press, 1997. – 144 с.
- 5 Практикум по гистологии, цитологии, эмбриологии : учеб. пособие / под ред. Н. А. Юриной, А. И. Радостиной - М. : Изд-во УДН, 1989. – 253 с.
- 6 Гистология, цитология и эмбриология : учебник для вузов / Ю. И. Афанасьева [и др.] ; под ред. Ю. И. Афанасьева. – 6-е изд., перераб. – М. : Медицина, 2006. – 768 с.
- 7 Соколов, В. И. Цитология, гистология, эмбриология : учеб. пособие / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. - М. : Колос С, 2004. – 351 с.
- 8 Кузнецов, С. Л. Лекции по гистологии, цитологии и эмбриологии : учеб. пособие / С. Л. Кузнецов, М. К. Пугачев. - М. : Медицинское информационное агенство, 2004. – 432 с.
- 9 Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии : учеб. пособие / Ю. И. Афанасьев [и др.]. – М. : Высш. шк., 1990. – 399 с.
- 10 Хэм, А. Гистология : в 3 т. / А. Хэм, Д. Кормак. – М. : Мир, 1983. – Т. 3. – 293 с.
- 11 Завалеева, С. М. Общая эмбриология : учеб. пособие / С. М. Завалеева. – Оренбург : Издательский центр ОГАУ, 1998. – 120 с.
- 12 Завалеева, С. М. Эволюционно-функциональная морфология животных : учеб. пособие / С. М. Завалеева, Е. А. Сизова, Е. Н. Чиркова. – Оренбург : ГОУ ОГУ, 2010. – 244 с.

13 Тайгузин, Р. Ш. Сравнительная и возрастная оценка сердца домашних животных : учеб. пособие / Р. Ш. Тайгузин, С. М. Завалеева. - Оренбург : ОГАУ, 2000. - 49 с.

14 Завалеева, С. М. Морфофункциональное изучение сердца : учеб. пособие / С. М. Завалеева, Р. Ш. Тайгузин. – Оренбург : Издательский центр ОГАУ, 1999. – 100 с.

15 Завалеева, С. М. Позвоночные животные Оренбургской области и наблюдения за ними в природе : учеб. пособие / С. М. Завалеева, Е. А. Сизова. – Оренбург : ИПК ГОУ ОГУ, 2006. – 124 с.

16 Канюков, В. Н. Аллотрансплантация аортой в пластической офтальмохирургии / В. Н. Канюков, А. А. Стадников, О. М. Трубина. – М. : Медицина, 2001. – 128 с.