

Ю.В. АЛТУФЬЕВ, Н.С. АЛТУФЬЕВА

ЦИТОЛОГИЯ И ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

Учебно-методическое пособие

BOOK.ru
ЭЛЕКТРОННО-БИБЛИОТЕЧНАЯ СИСТЕМА
КНОРУС • МОСКВА • 2016

УДК 576.3+591.81:57.086.88(075.8)

ББК [28.05+28.06]я73

A52

Рецензенты:

А.Н. Невалёный, ректор Астраханского государственного технического университета, д-р биол. наук, проф.,

Л.Г. Сентюрова, заведующая кафедрой медицинской биологии Астраханской государственной медицинской академии, член-корр. РАН, д-р мед. наук, проф.

Алтуфьев Ю.В.

A52 Цитология и общая гистология с основами эмбриологии : учебно-методическое пособие / Ю.В. Алтуфьев, Н.С. Алтуфьева. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : КНОРУС ; Астрахань : АГУ, ИД «Астраханский университет», 2016. – 186 с.

ISBN 978-5-4365-0261-8

DOI 10.15216/978-5-4365-0261-8

В содержание пособия включены основные теоретические предпосылки к самостоятельному изучению гистологических препаратов, не дублирующие лекционный курс, приводятся принципиальные схемы по различным разделам и микрофотографии гистологических препаратов по стандартным наборам, выполненные с помощью современной цифровой аппаратуры и компьютерной графики. Описание препаратов сделано по единой схеме и рассчитано на активную самостоятельную работу студентов. Теоретическая часть пособия, предваряющая его подразделы, даёт объяснение гистологических и физиологических особенностей клеток и тканей, их строения и функции. Приводимые в текстовой части пособия термины соотнесены с международной гистологической номенклатурой, утверждённой IX Всемирным конгрессом анатомов, гистологов и эмбриологов.

Для студентов биологических и медицинских факультетов высших учебных заведений.

УДК 576.3+591.81:57.086.88(075.8)

ББК [28.05+28.06]я73

Юрий Владимирович Алтуфьев

Нина Сергеевна Алтуфьева

ЦИТОЛОГИЯ И ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

Сертификат соответствия № РОСС RU. АЕ51. Н 16604 от 07.07.2014.

Изд. № 9598. Формат 60×90/16. Усл. печ. л. 11,5.

ООО «Издательство «КноРус».

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: 8-495-741-46-28.

E-mail: office@knorus.ru <http://www.knorus.ru>

Издательский дом «Астраханский университет».

414056, г. Астрахань, ул. Татищева, 20.

Тел./факс 8-8512-54-01-89, тел. 8-8512-54-01-87.

E-mail: asupress@yandex.ru

Отпечатано в ООО «Контакт».

107150, г. Москва, проезд Подбельского 4-й, дом 3.

© Астраханский государственный
университет, Издательский дом

«Астраханский университет», 2016

© Алтуфьев Ю.В., Алтуфьева Н.С., 2016

© ООО «Издательство «КноРус», 2016

ISBN 978-5-4365-0261-8

ОТ АВТОРОВ

Данное пособие создавалось, в первую очередь, в связи с тем, что на протяжении последних 30 лет не появилось достаточно тиражированных, отвечающих современным требованиям учебных материалов, которые могли бы обеспечить проведение практических занятий по циклу лекций, посвященных цитологии, гистологии и эмбриологии. К настоящему времени издано много учебников по гистологии, цитологии и эмбриологии различного качества и достоинства, но всё, что касается практического освоения материала, ограничивается публикациями 1962–1974 гг., в самом последнем варианте – 1984 г. Вполне естественно, что иллюстративный материал, предлагаемый в этих пособиях, представлен чёрно-белыми микрофотографиями, полиграфическое качество которых оставляет желать лучшего.

Большой опыт преподавательской и практической деятельности авторов предлагаемого пособия в плане обозначенных дисциплин позволяет надеяться, что оно будет доброжелательно встречено как преподавателями, так и студентами вузов.

В содержание пособия включены основные теоретические предпосылки к самостоятельному изучению гистологических препаратов, не дублирующие лекционный курс, приводятся принципиальные схемы по различным разделам и микрофотографии гистологических препаратов из стандартных наборов, выполненные с помощью современной цифровой аппаратуры и компьютерной графики.

Часть микрофотографий сопровождается рисунками, позволяющими студентам понять и самим изобразить те или иные структуры. Описание препаратов сделано по единой схеме и рассчитано на активную самостоятельную работу студентов. Текстовая часть пособия, как правило, предваряющая его подразделы, даёт объяснение как гистологических, так и физиологических особенностей клеток и тканей, их строения и функции.

В работе приводится значительно большее число обычно изучаемых по разделам препаратов, что позволяет преподавателю соотнести объём практических занятий с учебным планом вуза. Таким образом, можно варьировать как по часовому объему кур-

са, так и по степени необходимости изучения того или иного разделя в зависимости от специализации студентов различных факультетов и вузов.

Приводимые в текстовой части пособия термины соотнесены с международной гистологической номенклатурой, утверждённой IX Всемирным конгрессом анатомов, гистологов и эмбриологов¹.

¹ Международная гистологическая номенклатура. М. : Медицина, 1973.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Гистология (от греч. *histes* – ткань и *logos* – учение) – наука о развитии, строении и жизнедеятельности тканей человека и животных. Ткани изучают в живом и неживом (фиксированном) состоянии. Изучение гистологических объектов, их тончайшей структуры, проводится с помощью микроскопов (оптических, сканирующих, растровых, электронных), которые увеличивают невидимые простым глазом структуры от единиц до сотен тысяч раз.

Основной задачей гистологии является изучение микроскопического строения органов и тканей с максимальным сохранением их прижизненного состояния, и на этой основе (как результат сравнительного анализа) выявляются отличия нормы и патологии в различных ситуациях при постановке тех или иных проблем.

В настоящее время специальность научных исследований, связанных с проблемами цитологии, гистологии и эмбриологии, обозначена по номенклатуре ВАК РФ как 03.03.04 «Клеточная биология, цитология, гистология».

Цитология, гистология и эмбриология – тесно связанные между собой науки, которые в силу объективных причин нельзя изучить теоретически (по книгам). Только путём самостоятельного изучения препаратов органов и тканей студент может освоить тонкие структурные композиции живого организма. Изучение микроскопических препаратов должно сопровождаться обязательной их зарисовкой. Для этого студент должен иметь специальный альбом для рисования, мягкий простой и цветные карандаши, ластик, в современных условиях необходимо иметь и «корректор» – средство, позволяющее вносить поправки в ходе работы. При зарисовке препарата нужно соблюдать правильный масштаб. Необходимо также соблюдение пропорций клеточного состава тканей. Рисунок следует размещать в альбоме таким образом, чтобы оставалось место для обозначений и подписей. Каждый рисунок должен иметь заголовок, в котором указывается: название препарата, вид животного, от которого получен срез ткани или органа, метод окраски препарата, а также кратность увеличения, при котором проводилось исследование (просмотр) препарата. Для зарисовки препарата сначала нужно наметить

размеры и контуры его частей, после чего можно приступать к детальной проработке клеточного состава и характерных особенностей органа или ткани. Для выполнения заданий по зарисовке гистологических препаратов не нужно обладать особыми художественными талантами, нужно только желание понять суть увиденного и старание в точности отображения строения наблюдаемого объекта.

Изучение любого препарата начинают при малом увеличении микроскопа – это самое первое и совершенно необходимое условие. Не нужно спешить переходить к изучению препарата при большом увеличении. Такая последовательность в работе с гистологическими препаратами обеспечивает, в первую очередь, их сохранность, а во-вторых, позволяет выявить наиболее удачные участки препарата с характерным для данной ткани или органа строением.

Выполнив курс лабораторных занятий по гистологии, студент должен научиться определять на любом препарате все ткани, понимать их структуру, знать функции, уметь определять орган и его функциональное значение. В отдельных случаях, особенно в работе с тотальными срезами, назвать и вид животного.

РАЗДЕЛ I

ВВЕДЕНИЕ В КУРС ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО МИКРОСКОПИЧЕСКОЙ ТЕХНИКЕ. **ПОНЯТИЕ О ГИСТОЛОГИЧЕСКОМ ПРЕПАРАТЕ**

Предметом изучения *цитологии* («цитос» – клетка, цитология – наука о клетке), *гистологии* («гистос» – ткань, гистология – наука о животных тканях) и *эмбриологии* («эмбрион» – зародыш, эмбриология – наука о развитии зародыша) – являются структуры растительных и животных организмов на микроскопическом уровне, а непосредственным объектом – микроскопический препарат. Толщина препарата (реза) колеблется в пределах 5–10 мкм, он должен быть прозрачен и достаточно контрастен, чтобы оптика микроскопа выявила как можно больше морфологических (морфология – наука о форме и строении организмов, веществ) подробностей. Клетки и ткани при известных условиях можно изучать в живом состоянии (такие препараты называются *вивальными* – от греч. «вита» – жизнь) или в фиксированном, соответствующим образом обработанном.

Приёмы и методы изготовления микроскопических препаратов и способы их изучения составляют содержание большой главы гистологии – *гистологической техники*. Наиболее простым способом приготовления препарата представляется отчленение от кусочка ткани небольшой его части и непосредственное изучение её под микроскопом. Такой способ сейчас применяется крайне редко, так как в подобных препаратах выявляется слишком мало подробностей, к тому же клетки в них быстро отмирают, и мы, по существу, прослеживаем не прижизненную структуру, а скорее смену последовательно развертывающихся трупных изменений. Гораздо более богатые возможности для исследований предоставляют культуры тканей – кусочки, выращиваемые вне организма в специальных установках, поддерживающих жизненно необходимые условия среды (температуру, влажность и др.). Эти объекты можно изучать длительное время: наблюдать за их ростом, за изменениями, происходящими в процессе жизнедеятельности, при добавлении любых веществ или при нарушении условий сре-

ды; фиксировать эти изменения при помощи фото- и видеокамер, с переносом информации в компьютерные блоки памяти и другие носители информации.

Существенным прогрессом в наблюдении живых клеток и тканей явилось создание *фазово-контрастных установок*. Они используют разницу в преломлении световых лучей, проникающих через различные оптически неоднородные участки цитоплазмы, и дают изображение структур, отвечающих прижизненной организации этих объектов.

Для получения такого эффекта в обычном световом микроскопе, его окуляр заменяют специальным вспомогательным микроскопом малого увеличения, на столике монтируют фазовый конденсор с револьвером, в котором закрепляют особые объективы (последние могут быть различных увеличений, сухие или иммерсионные) и используют разнообразный набор светофильтров. Нужный светофильтр помещают по ходу лучей от осветителя к объекту исследования.

Ещё большие возможности изучения самых интимных процессов жизни клетки появились с изобретением и внедрением в практику исследований электронного микроскопа (рис. I.1). В отличие от ранее описанных, этот микроскоп использует не лучи видимого света, а поток электронов, распространяющихся в пространстве с длиной волны $0,056 \text{ \AA}$, что почти в 100000 раз короче длины волн видимого света. Поскольку разрешающая сила микроскопа, т.е. его способность различать отдельные детали, тем выше, чем короче длина волны, использование электронного микроскопа даёт возможность получения огромных увеличений. В электронном микроскопе разрешающая способность достигает порядка 30 \AA , что лежит уже в пределах размеров отдельных молекул. Электронная картина нашему глазу непосредственно не видна, однако её можно зафиксировать на фотоматериале и мониторе. Изображение в этом случае появляется вследствие различий структуры, в первую очередь, плотности отдельных участков препарата, по-разному рассеивающих поток электронов. Та часть электронов, которая проходит через объект исследования или отклоняется на малые углы, даёт более или менее светлые изображения, значительно уклоняющаяся часть – более тёмные. В результате проявляется чёрно-белая схема строения объ-

екта. Электронный микроскоп представляет собой систему, в которую включается генератор электронов и ряд магнитных конденсоров, концентрирующих поток электронов на ограниченном пространстве среза. Между первой и второй катушками конденсора помещают специально приготовленный срез, между второй и третьей – экран на котором возникает изображение, позади третьей – фотоматериал или дисплей для наблюдения.



Рис. I.1. Электронный микроскоп (ЭМ) – прибор, позволяющий получать изображение объектов с максимальным увеличением до 10^6 раз, благодаря использованию вместо светового потока пучка электронов с энергиями 30–200 кЭв и более. Разрешающая способность электронного микроскопа в 1000–10000 раз превосходит разрешение светового микроскопа и для лучших современных приборов может составлять несколько ангстрем

Исследование ведётся в безвоздушном пространстве, поэтому всю установку помещают в вакуумный блок. Срезы для исследования должны быть малы по размеру и очень тонки, порядка нескольких миллимикрон. Залитые в эпон (специальный пластифи-

кат) кусочки или отдельные фрагменты органов разделяют на срезы нужной толщины специальными кварцевыми, алмазными или рубиновыми ножами на ультрамикротомах.

Однако для более полного понимания строения тканей и органов, а также при необходимости повторных исследований и изучения того же материала этих установок недостаточно. Вот почему, несмотря на все эти технические возможности, основным методом классической микроскопии остается изучение специально подготовленных, тонко нарезанных и окрашенных тканей. Именно такая подготовка позволяет получить материал (гистологический препарат) и использовать все технические возможности оптического микроскопа. Специальная обработка и окрашивание показывают структуру клеток и тканей с ясностью, которой не достигает никакой другой метод, и дают возможность судить не только о статическом состоянии тканей, но и об их функциональных изменениях при сравнении препаратов, взятых в разные моменты жизненного цикла.

ФИКСАЦИЯ И ЗАЛИВКА МАТЕРИАЛА

Первым моментом изготовления препарата для гистологического анализа является *изъятие (экстирпация) материала от животного*. Необходимое условие – сохранение при этом прижизненной организации тканей. Поэтому кусочки должны быть взяты «живьем» и немедленно фиксированы таким образом, чтобы их витальная структура осталась неповреждённой. Эта процедура называется *фиксацией*. Чаще всего она осуществляется помещением вырезанного кусочка в специальные жидкости – фиксаторы. Существует масса разнообразных веществ и способов фиксации, но среди них не так уж много таких, которые при этом наилучшим образом фиксировали бы и прижизненные картины. Удача фиксации определяется тем, в какой мере удается сохранить на месте в клетках, тканях и межтканевых пространствах составляющие их биохимические вещества и образуемые ими структуры. Необходимо, чтобы не испарялась вода, не растворялись жиры и углеводы, не деформировались глыбки, зёрнышки, волоконца, свойственные архитектуре живого вещества.

К наиболее часто употребляемым фиксаторам с хорошим сохранением структуры клеток и тканей относятся 5–10%-ные растворы *формалина* (в продаже формалин представляет собой 35–40%-ный водный раствор формальдегида). Со значительно большими искажениями прижизненной структуры фиксирует ткани *этиловый спирт*. Естественно, что не все компоненты живого вещества при однородных фиксаторах могут быть зафиксированы одинаково полно, поэтому были предложены комбинированные фиксаторы – смеси, каждый ингредиент которых рассчитан на оптимальную фиксацию определённых компонентов живого. Так, для наилучшей фиксации ядер употребляют *хромовые* или *хромоосмисевые смеси*, для фиксации цитоплазмы – *смеси*, предложенные Буэном и Карну.

После фиксации не представляется возможным сразу приступить к резке материала (кусочка ткани или органа) на тонкие срезы: нож мнёт кусочек и срезов нужной толщины не даёт. Поэтому ткани следует предварительно уплотнить и придать им однородную консистенцию. Уплотнение можно осуществить различными способами. Наиболее простым является замораживание, более длительным – пропитывание тканей разными плотными, но эластичными, хорошо режущимися веществами типа воска: парафином, целлоидином, синтетическими смолами. Оба этих метода используются в гистологии. Перед уплотнением, ткани следует отмыть водой от фиксатора, особенно после применения смесей, остатки которых могут затруднить последующую окраску.

НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ОКРАШИВАНИИ И ЗАКЛЮЧЕНИИ ПРЕПАРАТОВ

Чтобы выделить отдельные структурные части среза, его окрашивают специально подобранными красителями. Химические и органические красители, как известно, пропускают или отражают видимые лучи света не в тех соотношениях частей спектра, в которых они его получают, в силу чего и создается видимая окраска в цвет, дополнительный к поглощаемому. Смысл окраски среза, таким образом, заключается в усилении светового контраста его различных компонентов. Само окрашивание отдельных структур гистологического препарата представляет собой слож-

ный процесс, в котором участвуют как физические, так и химические факторы субстрата и красителя. В отдельных случаях могут преобладать то одни, то другие из них. Поэтому строго химического значения эффект обычной гистологической окраски не имеет, хотя и позволяет делать в этом отношении существенные выводы относительно характера обнаруженных субстанций. Вместе с тем в последнее время предложены и такие способы, в основе которых лежат определённые химические реакции, при чём конечные продукты их отчетливо окрашены и соответствуют топографически определённым цитологическим и гистологическим структурам. В этих случаях мы одновременно выявляем и структуру, и её химический состав. Существует множество различных гистологических и гистохимических окрасок, и число их возрастает с каждым днём. Многие из них рекомендуются для обнаружения специальных структур, другим присущ более общий эффект.

Всё многообразие гистологических красителей можно разбить на три основные группы:

1. *Основные, или ядерные, красители* прекрасно выделяют ядра и менее эффективно – некоторые другие части клеток. Основными они называются потому, что содержат щелочную группу, от которой и зависит их специфическая красящая способность. Сюда относятся *гематоксилин, квасцовий кармин, азокармин, сафранин*. Гистологические структуры, окраивающиеся основными красками, называются базофильными («базис» – основание, «филос» – любящий).

2. *Кислые, или протоплазматические, красители* являются кислотами или их солями. Окраивающиеся ими структуры называются окси菲尔льными. Чаще всего из этой группы употребляется *эозин и пикрофуксин*. Последний представляет смесь кислого фуксина с пикриновой кислотой. Одни элементы тканей воспринимают избирательно или преимущественно красный фуксин, другие – пикриновую кислоту.

3. *Нейтральные красители* представляют собой соединения солей, кислот и оснований.

Обогащение методики исследований окрасками, в основе которых лежат контролируемые химические реакции, а конечные продукты которых специфически окрашены и топографически

соответствуют определённым структурным компонентам клетки, привело к созданию специальной отрасли гистологии – *гисто-* и *цитохимии*. Среди таких специальных красителей давно была известна группа веществ, растворяющихся в жирах и поэтому избирательно окрашивающих только последние, например, судан III, судан чёрный, шарлах красный.

Широко применяется *реакция Фёльгеня* (кислый гидролиз с последующей реакцией с фуксиносернистой кислотой), безошибочно и очень тонко выявляющая ДНК. Ядерные структуры, содержащие ДНК, окрашиваются в красный или красно-фиолетовый цвет, в то время как всё остальное остается бесцветным или бледно-розовым. Измеряя интенсивность реакции микроспектрометром, можно точно определить количество ДНК во всем препарате и даже каждом отдельном клеточном ядре, а дополняя реакцию какой-нибудь контрастной окраской, показать локализацию и других веществ и структур. Разработаны и широко применяются гистохимические приёмы определения различных ферментов в срезах. Окрашивание и гистохимические определения ведут в маленьких чашках или на часовых стёкллах. Срезы залитых в парафин препаратов предварительно наклеивают на предметные стёкла. Это осуществляется при помощи капельки дистиллированной воды или смеси белка куриного яйца с глицерином, размазываемой тонким слоем по стеклу. Приклеенные к предметным стёклам препараты окрашивают в специальных стаканчиках.

Следует упомянуть о некоторых широко используемых способах гистологической окраски, которые применяются при изготовлении препаратов, предлагаемых для изучения в настоящем курсе.

Методически различают два принципиально различных подхода к гистологическому окрашиванию: при *прогрессивном* окрашивании (а также при гистохимических реакциях) срезу сразу придают желательный тон и интенсивность расцветки. При *регрессивном* – его первоначально перекрашивают, а затем при помощи различных веществ, контролируя процесс под микроскопом, извлекают избыток краски до получения нужного оттенка. Этот приём основан на неодинаковой прочности связывания красителя с различными структурами клетки: одни «держат» краскуочно, другие – слабо. Извлечение избыточной краски называется *дифференцировкой*. Регрессивный метод окраски с после-

дующей тщательной дифференцировкой часто позволяет получить препараты несравненно более высокого качества, чем окрашенные прогрессивным методом. Приведём один из таких способов на примере окраски тканей железным гематоксилином.

Гематоксилин – наиболее распространенный краситель в гистологии. Это эфирная вытяжка кампешевого дерева, в сухом виде имеющая вид бесцветных кристаллов. Само по себе это вещество не является красителем, но становится таковым после окисления и превращения в гематеин. Последнее осуществляется различными способами, каждый из которых имеет свои преимущества и рекомендуется для определенных рецептур. Особенно показательна окраска железным гематоксилином для выявления ядерных структур и картин деления ядер, но она выявляет также чисто и отчетливо многие структуры цитоплазмы и ряд межклеточных образований.

После окрашивания или проведения гистохимической реакции срезы во всех случаях отмывают от избытка красителя, обезвоживают спиртом, просветляют ксилолом или толуолом, заключают в тонкий слой канадского или пихтового бальзама и помещают на предметном стекле под тонкое покровное стекло. Смысл этой завершающей гистологическую обработку препарата операции заключается в том, чтобы надолго законсервировать в неизменном виде препарат и обеспечить оптимальные условия для его микроскопического изучения. Бальзам и стекло имеют очень близкие показатели преломления света, вследствие чего устраняется рассеивание лучей при прохождении их сквозь толщу препарата. Обезвоживание в спиртах восходящей концентрации и просветление в ксилоле требуют времени. Значительно упрощает процесс заключения препарата используемая в настоящее время вместо канадского бальзама синтетическая смола – полистирол (25 г твердого полистирола растворяют в смеси 5 г дибутилфталата и 75 г ксилола).

Описанный и повсеместно применяемый способ приготовления гистологических препаратов внедрился в практику не без серьезной критики. Дело в том, что процедуры обработки органов и тканей, в первую очередь, фиксация, вызывают всё же некоторые искажения прижизненных отношений. Для живого характерна постоянная смена протекающих в нем процессов. Об-

разно говоря, это постоянное и непрерывное мелькание фильма, непрерывное чередование подвижных состояний, обеспечивающих именно в процессе непрерывного изменения относительное постоянство структуры живого. Фиксация останавливает это беспрерывное движение на одном случайном кадре и, кроме того, его в известной мере искажает. Как бы «нежно» и «мягко» ни действовал фиксатор, он в известной мере меняет тонкую физико-химическую организацию клеток и тканей: свертывает живой белок, вызывает появление в протоплазме различных зёрен, нитей, волоконец, отсутствующих в ней при жизни. Подобные искажения называются артефактами («арте» – искусство, «факт» – от «фацио» – сделанное), т.е. искусственно сделанные, созданные изменения. Вот почему некоторые непримиримые критики этого метода упрекали гистологов, что они изучают не структуру живого, а гистологию клеточных трупов. Однако это не так.

Несмотря на наличие определенных фиксационных артефактов, которые могут еще более усиливаться в результате последующих окрасок и заключения в бальзам, всё же в основе получаемых гистологических картин лежат определенные прижизненные отношения. Получаемые артефакты возникают не хаотически и произвольно, а вполне закономерно на основе реально существующих различий структуры отдельных компонентов цитоплазмы и ядра. Подобным «артефактам» соответствуют реальные различия, выявляемые при витальных наблюдениях или других методах оптического изучения тканей. На фиксированных и окрашенных препаратах удается различать не только нормальную структуру, но и различные патологические изменения в тканях, позволяющие точно диагностировать патологию, хотя наблюдаемые в препарате картины и не вполне соответствуют прижизненному состоянию клеток и тканей. Таким образом, хотя картины фиксированных и окрашенных гистологических препаратов нельзя некритически и буквально приписывать живому состоянию, они позволяют вполне достоверно судить о нем, и вполне сопоставимы при последующих исследованиях. Всё же критическая оценка подобных картин и известная осторожность необходимы, как и абсолютно необходимы сопоставление и проверка их при помощи других методов анализа.

МИКРОТОМЫ И ИХ НАЗНАЧЕНИЕ

Разделение кусочка на срезы на заре гистологии производили обычновенной бритвой. Позже были сконструированы приборы – микротомы («микрос» – малый, «стомия» – резать). В настоящее время существует множество разных моделей микротомов, но принцип их одинаков: уплотненный кусочек закрепляется на столике, над которым в салазках движется особая бритва, срезающая с кусочка тонкие пленки заданной толщины.

Микротом для резки замороженных образцов тканей устроен следующим образом (рис. I.2): его основу составляет округлая полая металлическая коробка на стержне (столик), к которой подведена трубка от баллона с жидкой углекислотой. Столик закреплен на полуциркульном массивном штативе – станине (1), привинченном к рабочему месту. На верхней поверхности штатива проложена шлифованная пластинка (рельс) и смонтированы салазки, в которых закрепляется нож (2). Салазки двигаются по рельсу рукой и при помощи зубчатого колеса (5) с рычагом, закреплённым на стержне замораживающего столика; при помощи поднимающего винта (4) могут подниматься на заданное расстояние.

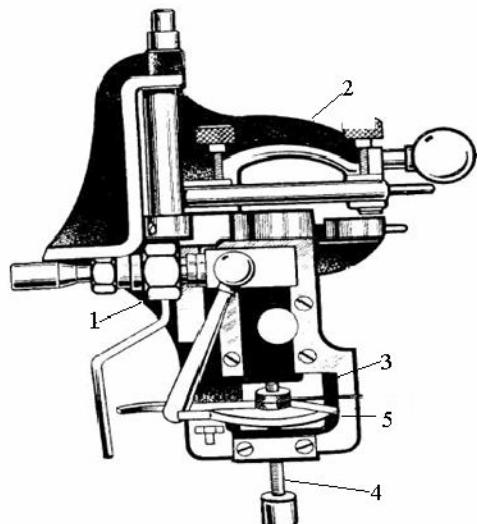


Рис. I.2. Замораживающий микротом

Кусочек ткани помещается в капле воды на верхнюю поверхность столика, после чего под него пускают струю жидкой углекислоты и объект замораживают. Затем салазки с ножом устанавливают над поверхностью объекта и несколькими движениями срезают избыточный лёд. Дойдя до ткани, регулируя зубчатым колесом высоту подъёма столика, последовательно срезают несколько тонких пластинок ткани и помещают их в воду, где они тотчас же оттаивают и расправляются. После окраски и помещения для просветления в каплю глицерина полученные срезы можно исследовать под микроскопом.

В последнее время появились полупроводниковые микротомы, где замораживание достигается через выпрямитель включением микротома в электросеть.

Описанный способ имеет много преимуществ. Он позволяет быстро приготовить препараты, щадит ткани, сохраняет в них многие химические вещества, например, жир, который при других способах подготовки растворяется, позволяет составить довольно полное представление о гистологическом строении ткани. Однако особенно тонкие срезы (порядка 5–8 мкм) получить удается далеко не всегда, рыхлые ткани рассыпаются после оттаивания, долго эти препараты не сохраняются, поэтому приходится чаще прибегать к более длительным и сложным процедурам, а именно заключать кусочек в однородные, упругие, хорошо редуцирующиеся вещества. Из таковых чаще всего употребляют *целлоидин* (очищенный колloidий – раствор динитроцеллюлозы в смеси абсолютного этилового спирта и серного эфира), *парафин* или *синтетические смолы*. Для заключения в эти среды образец ткани предварительно лишается воды. Обезвоживание достигается помещением материала в этиловый спирт восходящей крепости, включая абсолютный, и в смеси абсолютного спирта и эфира. Для заключения в парафин после абсолютного спирта применяют дополнительно промежуточную среду, растворяющую парафин. В этом случае после обезвоживания абсолютным спиртом кусочек переносят в ксилол (который можно заменить толуолом, бензолом или хлороформом), затем помещают в раствор парафина в том же растворителе и, наконец, в чистый расплавленный парафин. В нем кусочек застывает при охлаждении.

Целлоидиновые и парафиновые блоки режут на микротомах несколько иной конструкции, чем те, которые используют для получения срезов замороженных кусочков тканей. В настоящее время имеется множество конструктивно отличающихся санных и ротационных микротомов самых различных фирм (рис. I.3, I.5). Один из них – санный микротом харьковского завода (рис. I.3), наиболее часто используемый в гистологической практике. В нём различают следующие части: основу составляет горизонтальная пластинка, к которой прикрепляется массивная вертикальная станина.

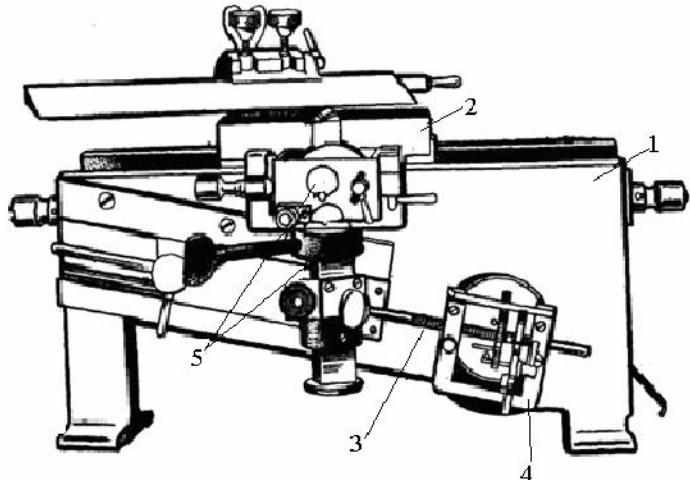


Рис. I.3. Санний микротом для резки целлоидиновых и парафиновых блоков: 1 – станина; 2 – салазки со стальным ножом; 3 – микрометрический винт; 4 – рамка с ограничителем; 5 – салазки с объектодержателем

В верхней части последней выделены шлифованные поверхности, по которым двигаются ножевые салазки. На боковой поверхности вертикальной станины вверх и вниз перемещаются салазки с объектодержателем. Подъём этих салазок, от которого зависит толщина среза, регулируется микрометрическим винтом при посредстве специального рычажка-ограничителя. Шаг винта измеряется масштабом, нанесённым на связанном с ним зубчатом

колесе. Винт при выдвижении толкает стержень, который поднимается и на то же расстояние поднимает объектодержатель с закреплённым на нем блоком.

Нож зажат в ножевых салазках, скользящих по рельсу над гистологическим блоком. Его первоначально устанавливают так, чтобы он проходил непосредственно над поверхностью блока. Если после этого блок немного поднять, то поверхность последнего выступит на то же расстояние над плоскостью скольжения ножа, и при следующем движении нож снимет этот избыток в виде тонкой пленки. Таким образом, резка на микротоме сводится к двоякого рода движениям: левой рукой поворачивают колесико на заданное расстояние, вследствие чего сейчас же на ту же высоту приподнимается гистологический блок, а правой рукой проводят нож над приподнявшимся блоком, срезая плёнку. Все остальные движения происходят автоматически.

Микротомные ножи представляют собой стальные клиники одинаковой ширины по всей длине. Они изготавливаются от 8 до 50 см длиной. В зависимости от назначения фигура режущего клина бывает трёх типов. Клин типа А – плоско-вогнутый, он применяется для резки мягких объектов, например, целлоидиновых блоков. Клин типа В – плоско-вогнутый, но кривизна его поверхности меньше, чем у клина А, он употребляется для резания более плотных блоков, чем клин типа А. Клин типа С имеет плоские поверхности и служит для резки парафиновых и замороженных блоков. Для резки парафиновых и замороженных блоков можно использовать также ножи типа В (рис. I.4).

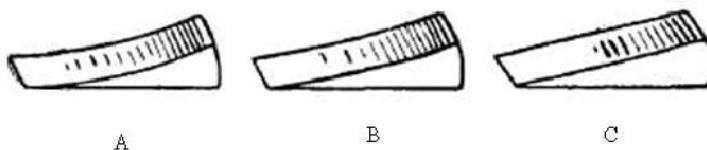


Рис. I.4. Микротомные ножи типа А, В и С

В настоящее время появилось новое поколение микротомов, позволяющих облегчить работу гистологов по изготовлению тонких и совершенно равных по толщине срезов тканей.

Новый современный электрический санный микротом “PFM Slide 4003 E” – это высококачественный прибор для изготовления парафиновых срезов (рис. I.5). Подача блока, тримминг и ретракция производятся с помощью бесшумного электромотора. Жидкокристаллический дисплей отображает количественное значение установленных настроек. Режимы точной / грубой подстройки микротома переключаются с помощью кнопки, встроенной на боковой рабочей панели микротома. Переключение этих режимов позволяет регулировать расстояние между образцом и лезвием ножа. Настройки прибора могут храниться в функции «Память», что существенно облегчает работу со следующим образцом. В таких микротомах используются современные одноразовые ножи, не требующие заточки.



Рис. I.5. Электрический санный микротом “PFM Slide 4003 E”

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 1

МИКРОСКОП И ТЕХНИКА МИКРОСКОПИРОВАНИЯ

Устройство микроскопа

Микроскоп – это оптический прибор, посредством которого можно видеть мельчайшие объекты в увеличенном размере (рис. I.6, I.7).



Рис. I.6. Микроскоп Левенгуха



Рис. I.7. Современный микроскоп

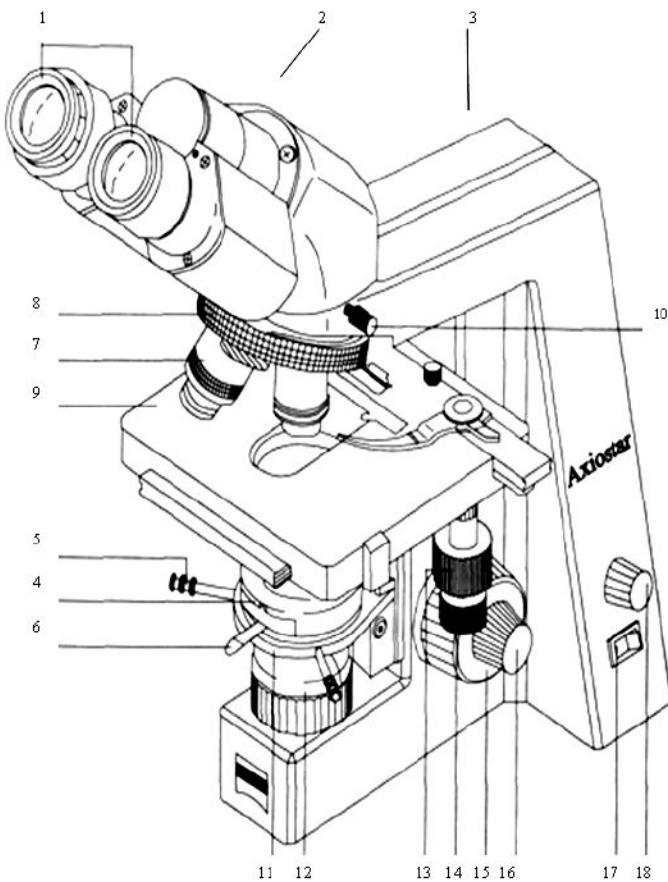


Рис. I.8. Конструкция микроскопа проходящего света: 1 – окуляры; 2 – бинокулярная насадка; 3 – штатив микроскопа со встроенной системой освещения и блоком питания; 4 – конденсор; 5 – центрировочные винты конденсора; 6 – апертурная диафрагма конденсора (место, где располагаются диафрагмы для тёмного поля и световые кольца фазового контраста); 7 – объектив; 8 – револьверное устройство для крепления объективов; 9 – предметный стол; 10 – крепёжный винт; 11 – узел крепления конденсора с фокусировочным механизмом; 12 – полевая регулируемая диафрагма; 13 – рукоятка передвижения препарата по оси Y; 14 – рукоятка передвижения препарата по оси X; 15 – рукоятка механизма грубой фокусировки; 16 – рукоятка механизма точной фокусировки; 17 – выключатель; 18 – регулятор яркости источника света (галогенной лампы)

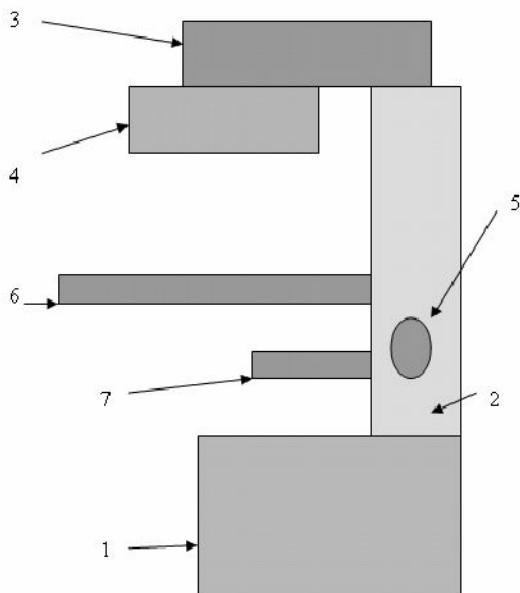


Рис. I.9. Принципиальная схема положения механических узлов прямого микроскопа проходящего света: 1 – основание для встроенной системы освещения; 2 – тубусодержатель; 3 – узел крепления визуальной насадки; 4 – узел крепления револьверного устройства объективов; 5 – фокусировочный механизм; 6 – узел крепления предметного стола; 7 – узел крепления конденсора с фокусировочным и центрировочным механизмами

Слово микроскоп произошло от греческого «микро» – малый и «скопе» – смотрю. При помощи микроскопа можно рассматривать невидимые простым глазом микроорганизмы, строение органов и тканей животных и человека. Современные оптические микроскопы могут давать увеличение предмета в 1500 раз и более. В высших учебных заведениях в настоящее время наиболее часто используются микроскопы МБИ-1, МБИ-3, «Биолам», «Микмед-1» и более современные, такие как МБИ-15, «Olympus», «Микромед», «Альтами» и др. (см. рис. I.10).

Все механические части микроскопа должны обеспечивать точность перемещения и позиционирования подвижных узлов,

а также точность центрировки и установки расстояний между оптическими элементами микроскопа.

Современный микроскоп проходящего света, как и его собрат XVII в., включает следующие составные механические части: штатив и механические узлы, которые обеспечивают крепление и передвижение оптических элементов.

На рисунке I.8 представлена конструкция современного микроскопа проходящего света, а на рисунке I.9 – принципиальная схема расположения элементов механической части микроскопа.

Схема включает (рис. I.9):

1. **Основание** (1), на котором крепится весь микроскоп. При этом в него может быть встроен осветитель проходящего света вместе с источником света и блоком питания.

2. **Тубусодержатель**. Основание и тубусодержатель в современной конструкции могут входить в единую конструкцию – штатив (2), на котором устанавливаются (сверху вниз):

- **узел крепления визуальной насадки** – тубуса (3) с механизмом раздвижки по глазной базе наблюдателя вместе с окулярами;
- **револьверное устройство** (4) крепления объективов вместе с объективами; револьвер с гнездами для ввинчивания объективов – врачающееся приспособление, соединённое с нижним концом тубуса. Вращение револьвера позволяет быстро менять объективы во время работы. Центрированное положение сменных объективов обеспечивается особой пружинящей пластинкой с остриём, которое входит в линейную нарезку, расположенную против каждого гнезда объектива, и защелкивает револьвер;

- **фокусировочный механизм** (5), включающий грубую (макрометрический винт – кремальера) и точную (микрометрический винт) настройки на резкое изображение. Макрометрический винт имеет два барашка по обе стороны корпуса микроскопа. Микрометрический винт для тонкого передвижения тубуса в разных моделях микроскопов расположен различно. В моделях с наклонным тубусом барашки микрометрического винта располагаются обычно под предметным столиком. В наиболее современных моделях макро- и микрометрические винты расположены на одной оси, у некоторых современных моделей микрометрический винт располагается в подошве микроскопа;

- **узел крепления предметного стола** (6) вместе с предметным столиком. Предметный столик служит для помещения изучаемого объекта. Его отверстие находится на оптической оси тубуса. Столик может быть круглым или прямоугольным. В современных микроскопах столики, как правило, подвижны и могут перемещаться по двум перпендикулярным направлениям, что позволяет плавно выводить в центр поля зрения микроскопа нужное место препарата. Для закрепления препарата на столике служат либо клеммы – две пружинистые пластинки, держатели которых вставляются в отверстия столика и в этом случае они фиксируют предметное стекло с изучаемым препаратом, либо препаратороводитель – подвижные в горизонтальном направлении зажимы, фиксирующие предметное стекло, прижимая его к угловым направляющим предметного столика;

- **узел крепления и перемещения конденсора** (7) вместе с конденсором. Конденсор с ирисовой диафрагмой является главной частью осветительного аппарата. Это плоско-выпуклая линза, закреплённая в кольце-держателе, передвигающемся вверх и вниз. Осветитель служит для концентрации световых лучей на объекте исследования, и без его использования невозможна работа с большим увеличением (сильными объективами). Винт для перемещения осветителя устроен в виде кремальеры. Его барабашек находится под предметным столиком. Кроме того, в конденсор встроена кольцевая ирисовая диафрагма, позволяющая равномерно суживать и расширять отверстие для прохождения световых лучей и таким образом регулировать освещенность объекта. Ниже диафрагмы располагается кольцо для светофильтров, которое может поворачиваться в горизонтальной плоскости для замены светофильтра. В осветительное устройство входит также источник света. Как правило, это либо зеркало, либо электрическая лампа. Источник света размещается таким образом, чтобы световой поток был направлен через конденсор и отверстие предметного столика на объект.

Первые три позиции могут быть объединены в единый узел (модуль), называемый «оптической головкой». Фокусировочное перемещение оптической головки может осуществляться как в рамках штатива микроскопа, так и по отдельной стойке, которая крепится к основанию (такая конструкция характерна для стереоскопических микроскопов).



Рис. I.10. Модели современных микроскопов отечественного и зарубежного производства

Основные задачи, которые решаются механической схемой микроскопа:

- установка и поддержание расчетных расстояний между оптическими элементами микроскопа с заданной точностью и центрировкой;
- обеспечение надежного крепления и точного движения оптической части микроскопа;
- крепление и перемещение объекта.

К оптическим элементам микроскопа относятся объективы и окуляры.

Объективы микроскопа представляют сложно скомбинированные системы линз, обязательной частью которых является плоско-выпуклая фронтальная (направленная к объекту) линза, диаметр и фокусное расстояние которой тем меньше, чем большее увеличение, даваемое объективом. Современные отечественные объективы разделяются на 4 категории: 8 \times или 10 \times (слабые), 20 \times (средние), 40 \times (сильные) и 90 \times (очень сильные).

На современных микроскопах у объективов, помимо цифр, обозначающих увеличение, даваемое объективом, указывается ещё так называемая апертура, показывающая степень разрешающей способности объектива (от 0,30 у слабых до 1,30 у самых сильных). По особенностям конструкции и способу применения объективы микроскопов делятся на «сухие» (8 \times , 20 \times , 40 \times) и иммерсионные (60 \times , 90 \times). При использовании «сухих» объективов между фронтальной линзой микроскопа и стеклом препарата находится воздух.

Прохождение световых лучей через разные среды (стекло – воздух) создаёт определённые препятствия, связанные с различным коэффициентом преломления лучей, по этой причине при работе с большими увеличениями используют среды с коэффициентом преломления близким к таковому стекла. В качестве такой субстанции более всего подходит кедровое масло – его коэффициент преломления равен 1,515 (а стекла – 1,520). Капля такого масла наносится на предметное стекло и объектив погружается в масляную каплю. Поэтому такие объективы называются иммерсионными (погруженными). Работа с такими объективами требует особой осторожности, так как свободное расстояние их движения по вертикали очень мало.

Окуляры, также как и объективы, бывают слабого, среднего и сильного увеличения. В учебной практике чаще всего используются окуляры с увеличением $5\times$ и $7\times$ (слабые), $10\times$ (средние), $15\times$ и $20\times$ (сильные). Увеличение объекта определяется произведением увеличения, даваемого объективом, на увеличение, даваемое окуляром. Следует помнить, что при этом всегда предпочтителен больший объектив, а не окуляр, так как окуляр лишь растягивает изображение, не увеличивая разрешающую силу.

Приёмы работы с микроскопом

Приступая к работе с микроскопом, нужно, прежде всего, определиться с освещением: это должно быть либо зеркало (вогнутая сторона обращена к конденсору), либо осветитель с точечным источником освещения (галогеновая лампа); проверить положение револьвера (должен быть выставлен слабый объектив – $8\times$), чистоту стекол объективов и окуляров; протереть препарат исследуемого объекта. После этого необходимо:

- 1) удобно поставить микроскоп у края стола, так, чтобы не приходилось к нему тянуться;
- 2) установить освещение при слабом объективе, повернув зеркало так, чтобы поле зрения было освещено равномерно и ярко;
- 3) поместить препарат на предметный столик, предварительно проверив положение покровного стекла (оно всегда должно быть сверху); сориентировать препарат так, чтобы объект исследования находился против отверстия столика;
- 4) движением макровинта найти фокус слабого увеличения;
- 5) рассмотреть препарат при малом увеличении; отыскать на препарате наиболее удачный для наблюдения участок и поставить его в центр поля зрения микроскопа, после чего закрепить препарат клеммами;
- 6) не меняя фокуса, повернуть револьвер на большее увеличение объектива и осторожным движением макровинта сфокусировать объект;
- 7) рассмотреть препарат при большом увеличении, непрерывно вращая (по четверти оборота) макровинт в обе стороны для отслеживания большей или меньшей толщины среза препарата. По окончании наблюдения и зарисовки препарата необходимо поднять тубус, перевести револьвер на малое увеличение, после чего осво-

бодить зажимы и снять препарат со столика микроскопа. Нельзя вытаскивать препарат из-под сильного объектива – это может привести к порче препарата или объектива.

Задание 1. Определиться с необходимым оборудованием. Изучить микроскоп. Освоить практическое пользование микроскопом.

Задание 2. Рассмотреть при малом и большом увеличении один из учебных препаратов.

Задание 3. Вернуть микроскоп в исходное состояние и сдать преподавателю.

РАЗДЕЛ II

ЦИТОЛОГИЯ (учение о клетке)

ФОРМЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Первыми в биологии возникли такие науки:

1. Зоология – наука о животных; изучает происхождение, строение и развитие животных, их образ жизни, распространение и т.д.;
2. Ботаника – наука о растениях; изучает растительные организмы, их происхождение, строение, развитие, жизнедеятельность, разнообразие;
3. Анатомия и физиология человека и животных – изучает жизнедеятельность организма, функциональное назначение его органов и тканей, их взаимосвязь.

Вместе с тем, с развитием и дифференциацией наук большие разделы в биологии стали выделять по объектам исследования. Существуют обособленные в плане исследовательской деятельности науки, такие как: *микробиология* – наука о микроорганизмах, *вирусология* – наука о вирусах, *гидробиология* – наука об организмах, населяющих водную среду и т.д.

Впоследствии возникла необходимость синтеза представлений о живом, и появились такие науки, как гистология, цитология и эмбриология – науки о морфологии живого от одноклеточных организмов до самых сложных многоклеточных. Таким образом, совершенно очевидно, что живое вещество строит огромный мир организмов различной степени сложности – от вирусов и фагов, происхождение которых до сих пор является предметом дискуссии, до сложных многоклеточных структур, вершиной которых (по мнению антропоцентристов) является человек, что также подвергается определенной критике, особенно в последние годы. Таким образом, предметом гистологии являются многоклеточные организмы. В состав их тела входят не только клетки, но и разнообразные неклеточные структуры: неоформленное промежуточное вещество, волокна, симпласти и синцитии. Вместе с тем на протяжении многих лет существования цитологии и гистологии, как наук о живых организмах, важнейшей элементарной структурной единицей живых организмов считается *клетка*.

Клетка возникла в процессе длительного исторического развития живой природы. Отдельные клетки многоклеточных орга-

низмов качественно неравноценны одноклеточным организмам. Простейшие организмы являются существами с законченным жизненным циклом во всей полноте жизненных свойств, клетки же многоклеточных организмов – это специализированные элементы сложного целого. Пример многообразия клеточных элементов и одноклеточных организмов представлен на рис. II.1.

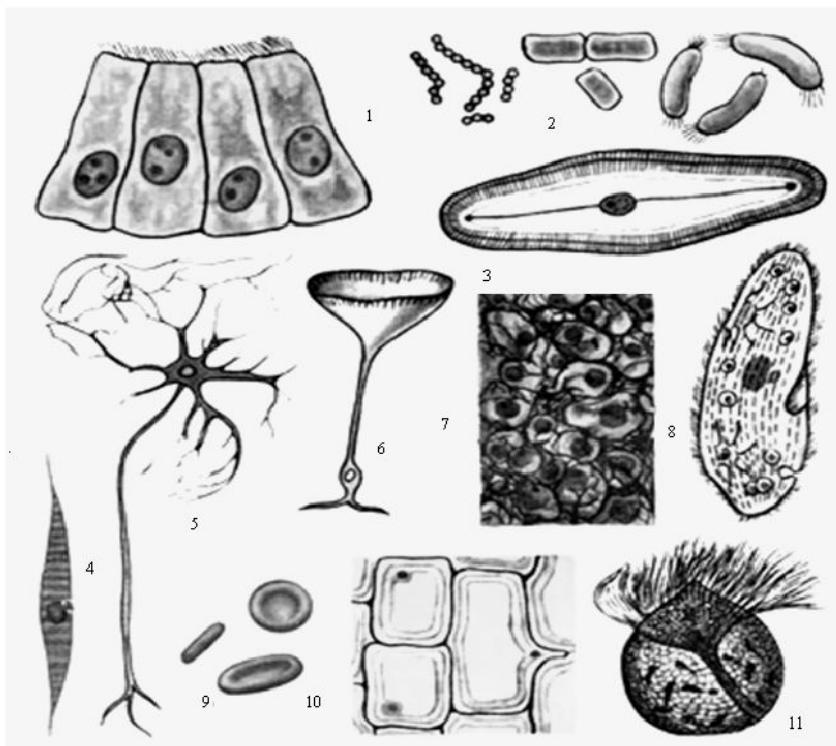


Рис. II.1. Различные формы клеток в связи с выполняемыми функциями:
1 – клетки эпителия кишечника; 2 – бактерии (кокки, кишечная палочка, спирILLЫ с жгутиками на концах тела); 3 – диатомовая водоросль; 4 – мышечная клетка; 5 – нервная клетка; 6 – одноклеточная водоросль ацетабулярия; 7 – клетки печени; 8 – инфузория; 9 – эритроциты человека; 10 – клетки эпидермиса лука; 11 – жгутиконосец

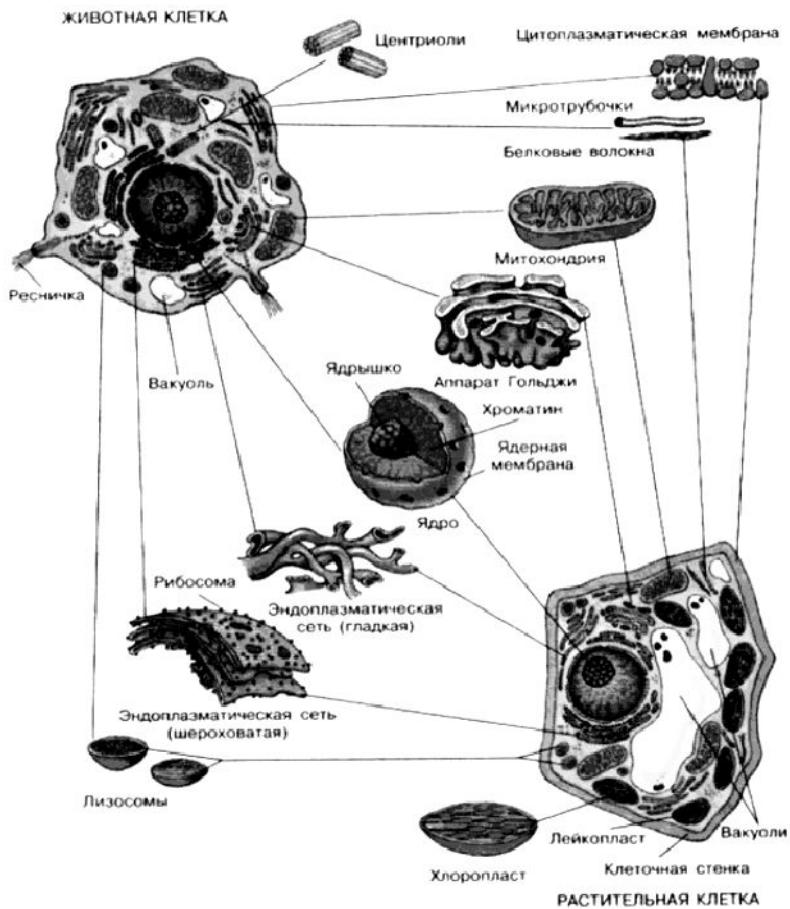


Рис. II.2. Строение растительной и животной клеток
и перечень основных органоидов

Клеточная теория – это обобщенное представление о строении клеток как единиц живого, об их воспроизведении и роли в формировании многоклеточного организма. Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии и одним из решающих доказательств единства происхождения всего живого.

Основные положения клеточной теории сохранили своё значение и в настоящее время, хотя за практически стопятидесятилетний период были получены новые сведения о структуре, жизнедеятельности и развитии клеток. Общие сведения о строении и организации клеток показаны на рисунке II.2.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 2 **Общая морфология клетки**

Препарат «Печень аксолотля» (рис. II.3, II.4)

Для первого ознакомления с клетками животных в качестве наиболее удобных объектов используют печень хвостатых амфибий, так как среди позвоночных они имеют наиболее крупные клеточные элементы. Кусочек печени аксолотля фиксируют смесью Ценкера, Буэна или 10%-ным формалином. Заливают в парафин и делают срезы толщиной 5–7 мкм. Срезы окрашивают квасцовым гематоксилином и эозином (рис. II.3, II.4).

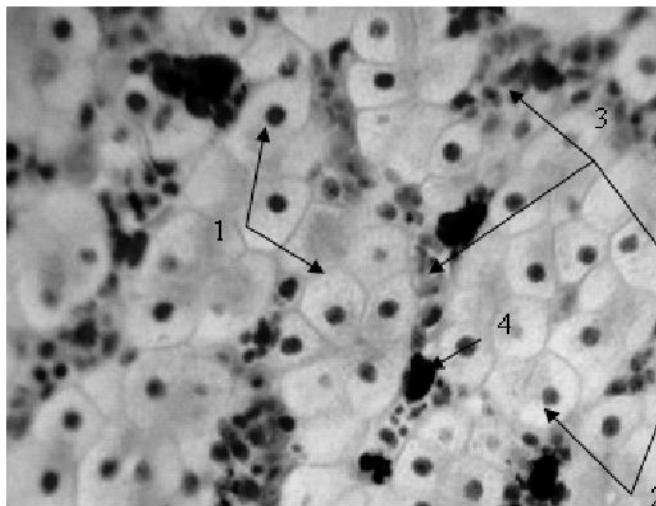


Рис. II.3. Печень аксолотля. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – гепатоцит; 2 – ядра гепатоцитов; 3 – кровеносные сосуды и форменные элементы в них; 4 – пигментные включения

При малом увеличении микроскопа на периферии виден лимфоидный слой с густо расположенными ядрами. Здесь у амфибий образуются лейкоциты. Основная часть препарата представлена крупными печеночными клетками (гепатоцитами), расположеными вокруг кровеносных сосудов. Между гепатоцитами иногда видны тёмные пигментные включения. Просветы сосудов иногда пустые, а иногда заполнены клетками крови, которые видны и при малом увеличении. Необходимо выбрать из центральной части среза участок с хорошо заметными клеточными границами (лучше с разрезом сосуда), поставить его в центр поля зрения, рассмотреть при большом увеличении и зарисовать несколько печеночных клеток.

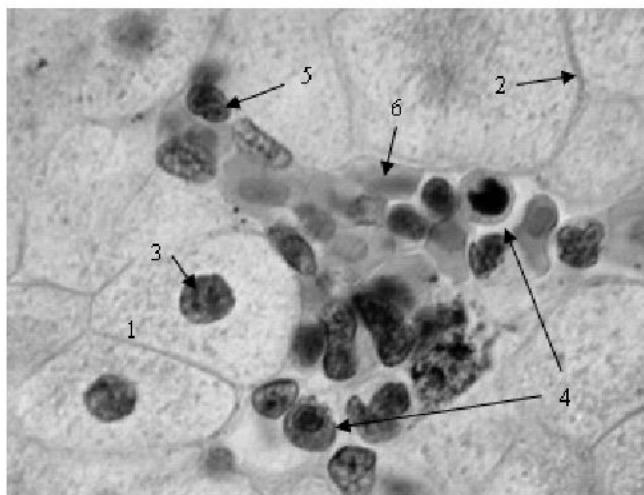


Рис. II.4. Печень аксолотля. Окраска гематоксилином-эозином. Большое увеличение: 1 – гепатоцит; 2 – клеточные границы; 3 – ядро гепатоцита и хроматин в нём; 4 – лейкоциты; 5 – лимфоциты; 6 – эритроциты

Печёночные клетки окрашены в розовый цвет. Они имеют форму октаэдра (на срезе – многоугольник с клеточными границами в виде одноконтурной тонкой линии). Ядра печёночных клеток имеют округлую форму. Величина их зависит от линии разреза: максимальна она там, где срез прошел по экватору ядра. Иногда встречаются двухъядерные клетки. В ядрах хорошо вид-

ны глыбки хроматина, окрашенные в фиолетовый цвет (при окраске гематоксилином). От количества хроматина зависит и окраска ядер (более или менее тёмная). Ядрышки на этом препарате видны плохо. Встречаются разбросанные неравномерно пигментные включения в виде гранул бурого цвета.

Стенки кровеносных сосудов образованы клетками плоского эндотелия, которые на разрезе имеют вид тонкой линии, с выступающими в просвет сосуда ядрами эндотелиальных клеток. В сосудах часто видны эритроциты, имеющие у амфибий овальную форму, их цитоплазма резко оксифильна, клетки имеют ядро, соответствующее форме эритроцита. На срезе они овальные или палочковидные и интенсивно окрашены.

Лимфоциты, расположенные в лимфоидном слое и в виде скоплений между гепатоцитами, имеют округлую форму. В кровеносных сосудах встречаются и лейкоциты. Ядра лейкоцитов могут быть самой разнообразной формы: бобовидные, многолопастные, кольцевидные и т.д. Таким образом, на этом препарате мы уже можем ознакомиться с несколькими формами животных клеток: гепатоцитами, эритроцитами, лимфоцитами и лейкоцитами.

Задание 1. Рассмотреть и зарисовать группу клеток печени аксолотля, эритроциты и лейкоциты в межклеточных пространствах и сосудах.

Задание 2. На рисунке сделать следующие обозначения: гепатоциты, клеточные границы, ядра гепатоцитов, глыбки хроматина в ядрах, пигментные включения, эндотелий, образующий стенки кровеносных сосудов.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 3 **ПОСТОЯННЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ, ИЛИ ОРГАНОИДЫ КЛЕТКИ**

Органоиды – постоянно присутствующие и обязательные для всех клеток микроструктуры, выполняющие жизненно важные функции, клеточные структуры, выполняющие специальные функции.

Классификация органелл. Различают мембранные органеллы – митохондрии, эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и немембранные органеллы – свободные рибосомы и по-

лисомы, микротрубочки, центриоли и филаменты. Во многих клетках органеллы могут принимать участие в образовании особых структур, характерных для специализированных клеток. Реальное существование внутриклеточных органоидов подтверждается их постоянным обнаружением в оптическом и электронном микроскопах. Многие из них видны и в живых клетках.

Митохондрии

Митохондрии представляют собой клеточный органоид, в состав которого входит комплекс липоидно-белковых веществ. При обычной фиксации этот комплекс не сохраняется, вследствие чего на обычных препаратах митохондрии не видны. Для их сохранения употребляются фиксаторы, в состав которых входит осмиявая кислота, фиксирующая липиды и переводящая их в такое состояние, при котором они сохраняются при дальнейшей обработке. Для окраски митохондрий существует ряд методик, из которых наиболее простой и надежной является окраска железным гематоксилином по Гейденгайну, а также кислым фуксином по Альтману (рис. II.5, II.6).

Препарат «Митохондрии в эпителиальных клетках кишечника аскариды» (рис. II.5)

Препарат представляет собой поперечный срез кишки. Её внутренняя (слизистая) оболочка выстлана эпителием, состоящим из призматических клеток, ось которых расположена перпендикулярно к поверхности кишки (рис. II.5).

Клетки кишечного эпителия имеют ярко выраженную полярную дифференцировку: базальная часть граничит с подлежащей соединительной тканью, а апикальная часть направлена к просвету кишки. Все эпителиальные клетки расположены на базальной мембране. Верхняя, или апикальная, поверхность клеток образует щеточную каёмку, или кутикулу, обеспечивающую всасывание. В цитоплазме базального отдела кишечного эпителия находятся слабо окрашенные ядра округлой или овальной формы. В цитоплазме эпителиальных клеток располагаются тёмноокрашенные митохондрии в виде зёрен, коротких палочек или извитых линий (рис. II.6).

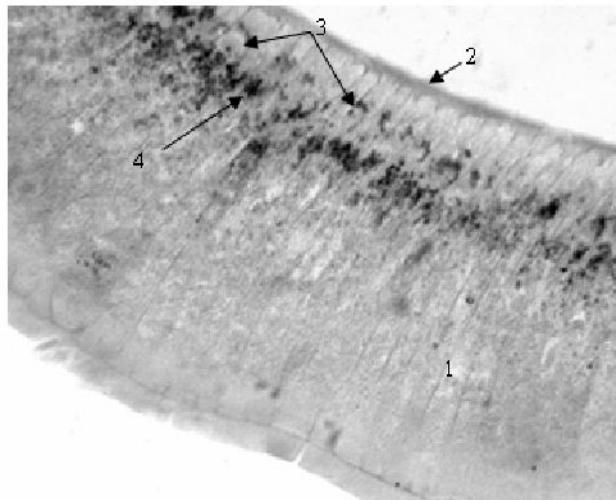


Рис. II.5. Митохондрии в эпителиальных клетках кишечника аскариды. Окраска по Альтману. Среднее увеличение: 1 – высокие призматические клетки кишечника; 2 – базальная мембрана; 3 – ядра клеток; 4 – митохондрии

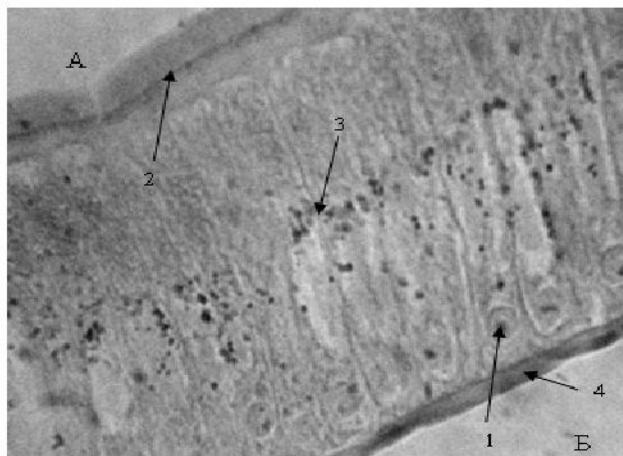


Рис. II.6. Митохондрии в эпителиальных клетках кишечника. Окраска по Альтману. Большое увеличение: А – апикальная часть; Б – базальная часть: 1 – ядро клетки эпителия; 2 – щеточная каемка; 3 – митохондрии; 4 – базальная мембрана

Задание 1. При малом увеличении необходимо найти наиболее интенсивно окрашенный участок среза, рассмотреть и зарисовать общий вид (план) с эпителиальными клетками.

Задание 2. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать группу эпителиальных клеток с митохондриями.

Задание 3. На рисунке сделать следующие обозначения: базальная и апикальная части клеток, кутикула, ядро, ядрышки, цитоплазма, митохондрии, соединительная ткань.

Препарат «Митохондрии в клетках канальцев почки лягушки» (рис. II.7)

При малом увеличении необходимо выбрать участок среза, перевести на большое увеличение и сравнить с предыдущим препаратом.

В различных клетках даже одного и того же органа (а тем более разных органов) митохондрии могут иметь различную форму, число и расположение. В этом можно убедиться, изучая митохондрии в различных отделах мочевого канальца почки лягушки (рис. II.7).

Почку лягушки фиксируют по Шампи. Срезы окрашивают железным гематоксилином или кислым фуксином по Альтману. При малом увеличении на препарате видны почечные канальцы, перерезанные в разных направлениях. Они образуют круги или овалы с относительно небольшим просветом. Следует отметить, что в почках земноводных, в отличие от почек млекопитающих, нет разделения на корковую и мозговую части. По строению и форме клеток в каждом почечном канальце можно различить несколько отделов. Разные отделы почечного канальца содержат митохондрии различной формы.

Митохондрии на препарате окрашены в чёрный цвет гематоксилином или в красный цвет кислым фуксином. Встречаются зернистые митохондрии, митохондрии в виде коротких палочек с закругленными концами. Наибольшее количество митохондрий располагается в базальной части клеток. Часть клеток, непосредственно примыкающая к просвету мочевого канальца (апикальная), не содержит митохондрий.

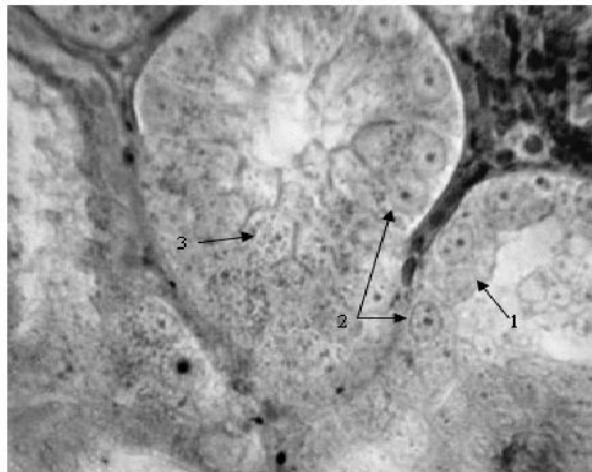


Рис. II.7. Митохондрии в клетках почечных канальцев лягушки. Окраска по Альтману. Большое увеличение: 1 – клетки почечного эпителия; 2 – ядра клеток; 3 – митохондрии

Задание 4. Найти и рассмотреть при большом увеличении клетки почечных канальцев, зарисовать их. Отметить клетки, ядра, митохондрии.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 4 Органоиды клетки (продолжение)

Внутриклеточный сетчатый аппарат (аппарат Гольджи)

Пластинчатый аппарат (аппарат Гольджи) ещё более чем митохондрии нуждается в специальном выявлении, так как липидно-белковый комплекс, образуемый этим аппаратом, значительно лабильнее, чем у митохондрий. Существует два метода выявления аппарата Гольджи для световой микроскопии: серебрение и продолжительное осмирование. В обоих методах препараты не нуждаются в последующем окрашивании. Элементы препарата чернятся и выявляются на более светлом фоне. При осмировании хорошо видны и клеточные ядра.

Препарат «Спинальный ганглий котенка. Комплекс Гольджи» (рис. П.8)

Пользуясь малым увеличением микроскопа, отыщите край препарата, где клетки окрашены сильнее, и выберите наиболее отчетливый участок. Здесь Вы обнаружите крупные округлые клетки с одним ядром и маленьким ядрышком. В цитоплазме вокруг ядра располагаются мелкие чёрные или тёмно-коричневые глыбки, петельки или изогнутые палочки. При большом увеличении иногда удается рассмотреть, что все они связаны друг с другом, образуя единую структуру – это и есть аппарат (комплекс) Гольджи. Он представляет собой функционально активный компонент клетки, обеспечивающий синтез её специфических продуктов.

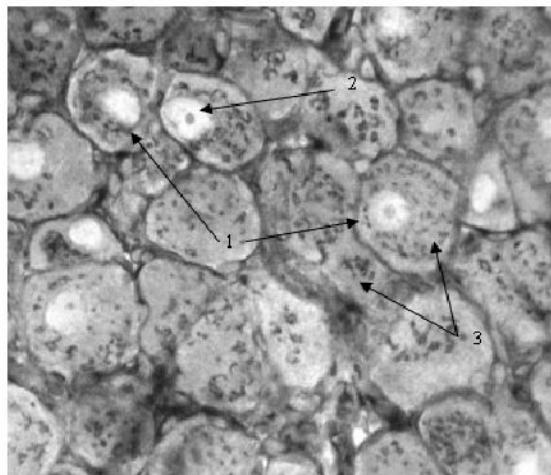


Рис. П.8. Внутриклеточный сетчатый аппарат (комплекс Гольджи) в нервных клетках спинального ганглия котенка. Импрегнация осмием. Большое увеличение: 1 – нервные клетки; 2 – ядра с ядрышками; 3 – комплекс Гольджи

Аппарат Гольджи представляет собой обособленную специализированную структуру цитоплазмы. Как правило, он существует в двух формах: компактной (из зёреншек, нитей, сеточек и пузырьков, тесно собранных вокруг ядра) или диффузной (из тех же частиц, но рассеянных по всему клеточному объёму). Строение аппарата Гольджи

аппарата Гольджи неодинаково в клетках, выполняющих различные функции в организме, и меняется в зависимости от физиологического состояния клетки. Клетки животных различных видов также характеризуются своеобразным строением аппарата Гольджи.

Задание 1. Зарисовать 2–3 клетки. Обозначить на рисунке ядра клеток желтоватого цвета, округлой формы и структуры сетчатого аппарата Гольджи.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР (ЦЕНТРОСОМА)

Клеточный центр расположен вблизи ядра и комплекса Гольджи. На светооптическом уровне он представляет собой две центриоли, окружённые светлой бесструктурной зоной цитоплазмы – центросферой. Центросфера переходит в лучистую сферу, т.е. в зону радиально расходящихся тончайших фибрill (рис. II.9, II.10). Центросома представляет собой органоид, для выявления которого не существует специальных методов. Лучше всего он обнаруживается на фиксированных суплемовыми смесями препаратах и при окраске железным гематоксилином. При этом необходимо помнить, что и в этом варианте обработки материала данный органоид трудно выявляем.

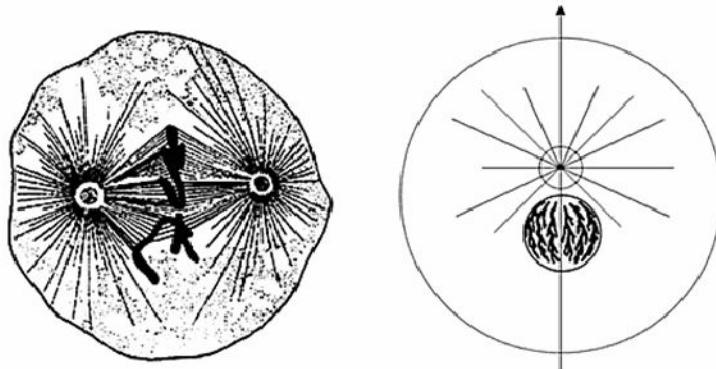


Рис. II.9. Такой увидели центросому в 1887 г. ее первооткрыватели: Т. Бовери описал ее в полюсах митотического веретена (слева), а Э. Бенеден – в интерфазной клетке

При электронной микроскопии выявляется сложная организация центриолей. Они представляют собой парные полые цилиндрические тельца, вокруг которых по окружности располагаются еще девять пар тонких трубочек. Через них, вероятно, во время митоза протягиваются нити веретена. Центриоли – наиболее плотные образования в клетке.

Препарат «Центросома в яйцеклетке лошадиной аскариды» (рис. II.10)

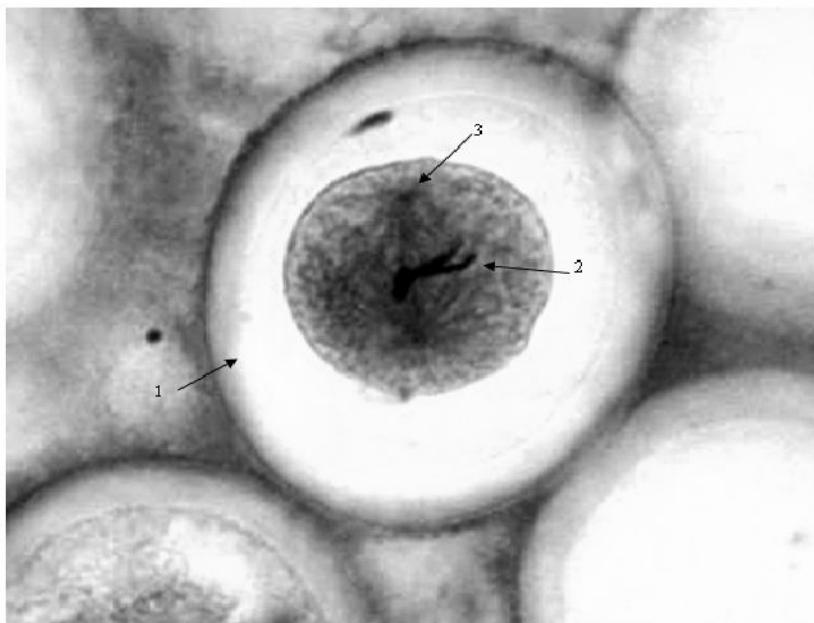


Рис. II.10. Центросома в яйцеклетке лошадиной аскариды. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – яйцеклетка; 2 – хромосомы; 3 – клеточный центр (центросома и лучистая сфера)

Центросома обычно представлена одной или двумя центриолями в виде мельчайших (на границе видимости) точек черного цвета, окруженных слегка лучистой цитоплазмой – центросфере-

рой. Часто видны две центриоли (диплосома). Чтобы заметить центриоль и сферу нужно очень осторожно работать микрометрическим винтом. Обычно центросома видна далеко не в каждой клетке, и приходится просмотреть ряд клеток в поиске наиболее удачного препарата.

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать клеточный центр при большом увеличении. Отметить яйцеклетки, хромосомы, веретено деления, центросому.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 5 **НЕПОСТОЯННЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ**

Непостоянные клеточные включения – это необязательные компоненты клетки, возникающие и исчезающие в зависимости от метаболического состояния клетки. В этом плане различают включения трофические, секреторные, экскреторные и пигментные. В соответствии со спецификой обмена веществ в различных клетках синтезируются и накапливаются различные вещества в виде характерных для них продуктов обмена – включений. Они бывают трофическими – связанными с белковым, углеводным и жировым обменами, секреторными, пигментными и др. Не являясь постоянной составной частью цитоплазмы, включения, тем не менее, отражают закономерности обмена соответствующих тканей и органов.

ПИГМЕНТНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Препарат «Меланофоры в коже головастика»
(рис. II.11, II.12)

Клетки, содержащие пигменты, носят общее название – *хроматофоры*. В зависимости от химического происхождения пигмента различают меланофоры – с бурым пигментом, эритрофоры – с красным пигментом и лейкофоры – с бесцветным пигментом. Исследуемый препарат представляет собой кусочек неокрашенной кожи головастика, в которой хорошо видны меланофоры.

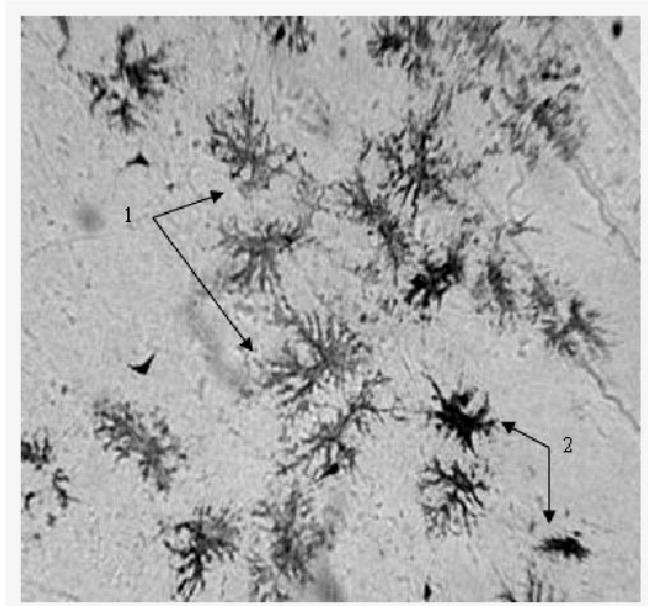


Рис. II.11. Пигментные клетки (меланофоры) в коже головастика. Неокрашенный препарат. Малое увеличение: 1 – клетки с вытянутыми отростками; 2 – сжавшиеся клетки

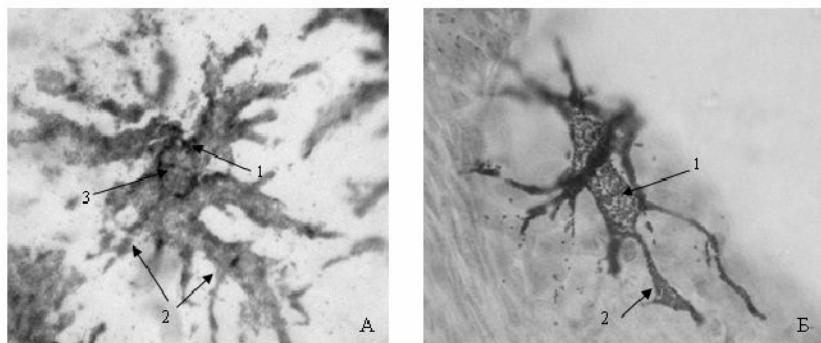


Рис. II.12. Пигментная клетка. Большое увеличение: А – неокрашенный препарат; Б – окраска гематоксилин-эозином: 1 – глыбы пигмента в клетке; 2 – отростки пигментной клетки; 3 – ядро клетки, слабо видимое сквозь пигмент

Уже при малом увеличении можно рассмотреть отростчатые клетки (рис. II.11).

Клетки наполнены глыбками пигмента, поэтому ядра их не всегда различимы. Такие же глыбки включены в цитоплазматические отростки клеточных тел. Если отростки вытягиваются, пигмент располагается на большей поверхности, и кожа несколько бледнеет. При сжатии отростков пигмент концентрируется на меньшей площади, и участок кожи темнеет (рис. II.11, II.12). Именно таким механизмом обеспечивается мимикрия животных в окружающей среде.

Задание 1. Рассмотреть пигментные клетки на малом увеличении, зарисовать сжавшиеся клетки, более интенсивно окрашенные, и более бледные клетки с вытянувшимися отростками.

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать пигментную клетку на большом увеличении. Обозначить ядро клетки, отростки, глыбки пигмента.

ЖЕЛТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Для яйцеклеток животных характерны включения белка с определенными химическими характеристиками, служащие впоследствии для развития и питания личинок постэмбрионального периода онтогенеза. Такой вид белковых включений представлен на препарате дробящегося яйца лягушки. При малом увеличении в отдельных клетках (blastomeraх) в цитоплазме отчетливо различаются удлинённой формы образования жёлто-золотистого цвета (рис. II.13) – это и есть желточные гранулы. Они служат питательным материалом для развивающегося зародыша.

Препарат «Бластомеры лягушки» (рис. II.13)

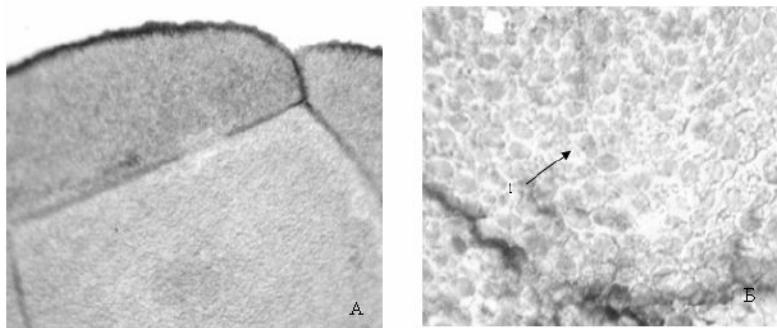


Рис. II.13. Желточные включения в бластомерах лягушки. Окраска гематоксилином-пикрофуксином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение: 1 – желточные гранулы

Задание 3. Рассмотреть при большом увеличении строение отдельных желточных гранул и зарисовать часть бластомера.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 6 НЕПОСТОЯННЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ (ПРОДОЛЖЕНИЕ)

ЖИРОВЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Препарат «Жировые включения в печени лягушки (аксолотля)» (рис. II.14)

Чтобы сохранить жир на срезах, полученных от залитых в целлоидин или парафин объектов, необходимо использование фиксатора, в состав которого входит осмиевая кислота, фиксирующая жир и переводящая его в нерастворимое для последующей проводки материала состояние. В то же время она окрашивает жировые компоненты в чёрный цвет. После осмиевых фиксаторов обычная окраска ядер гематоксилином не удается, поэтому в качестве ядерного красителя применяется сафранин, окрашающий ядра в красный цвет (рис. II.14).

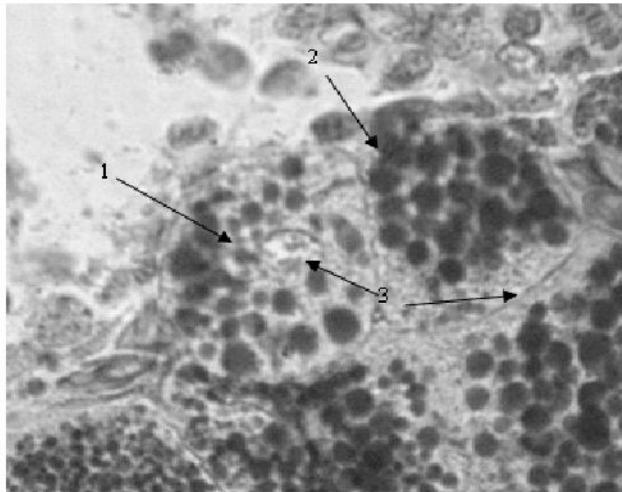


Рис. II.14. Жировые включения в печени лягушки (аксолотля). Окраска осмий-кармином (сафранином). Большое увеличение: 1 – гепатоцит; 2 – жировые включения; 3 – ядро гепатоцита и клеточные границы

На данном препарате знакомый по ранее изученным материалам объект – печень амфибий, но окрашенный другим красителем. Рассматривая препарат при малом увеличении, легко заметить в печёночных клетках чёрные капли, представляющие собой окрашенные осмием включения липидов. Клеточные границы на данном препарате менее выразительны по сравнению с ранее рассмотренными, но, тем не менее, видны совершенно отчетливо. Ядра гепатоцитов округлые и окрашены сафранином в красный цвет и, как это типично для осмированных препаратов, имеют более гомогенную структуру, только местами в них заметны крупные хроматиновые глыбки. Включения жира выглядят каплями различного размера, окрашенными осмием в чёрный цвет. В отдельных клетках они могут заполнять цитоплазму почти целиком.

Задание 1. При малом увеличении выбрать место, где включения видны вполне отчетливо, заметны клеточные границы и окрашенные клеточные ядра. Перевести на большое увеличение. Рассмотреть и зарисовать препарат с клеточными включениями

липидного происхождения. Обозначить клеточные границы, ядра печеночных клеток.

СЕКРЕТОРНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Препаратор «Секреторные гранулы. Кожа аксолотля» (рис. II.15)

При малом увеличении микроскопа необходимо рассмотреть препарат кожи аксолотля. Под поверхностным слоем кожи отыскать расположенные рядами крупные одноядерные клетки, цитоплазма которых забита зёрнами, окрашенными в розовый цвет (рис. II.15). Эти клетки называются клетками Лейдига, они вырабатывают слизь (розовые гранулы). Слизь – вещество белкового характера и является продуктом жизнедеятельности специализированных клеток.

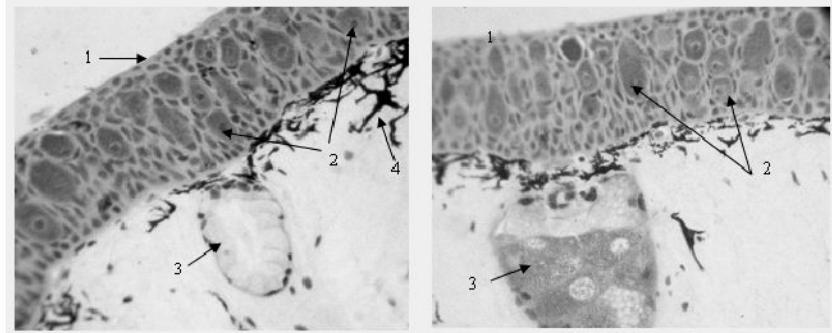


Рис. II.15. Секреторные клетки (клетки Лейдига) в коже аксолотля на разных стадиях их формирования. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – поверхностный слой кожи; 2 – клетки Лейдига, заполненные слизистым содержимым; 3 – белковые железы; 4 – пигментные клетки кожи

Задание 2. Зарисовать поверхностный слой кожи с несколькими клетками Лейдига и секреторными гранулами в них на разных стадиях их формирования.

Препарат «Гранулы зимогена в поджелудочной железе крысы» (рис. II.16)

Экзокринная часть поджелудочной железы вырабатывает панкреатический сок, который содержит протеолитические ферменты, участвующие в переваривании белков, жиров и углеводов. Экзокринная часть поджелудочной железы представляет собой сложную альвеолярно-трубчатую железу, разделённую на дольки. В дольках тесно расположены ацинусы, образованные одним слоем крупных ациноцитов пирамидальной формы. Клетки соприкасаются друг с другом и лежат на базальной мембране. В апикальной части клетки находится большое количество гранул зимогена.

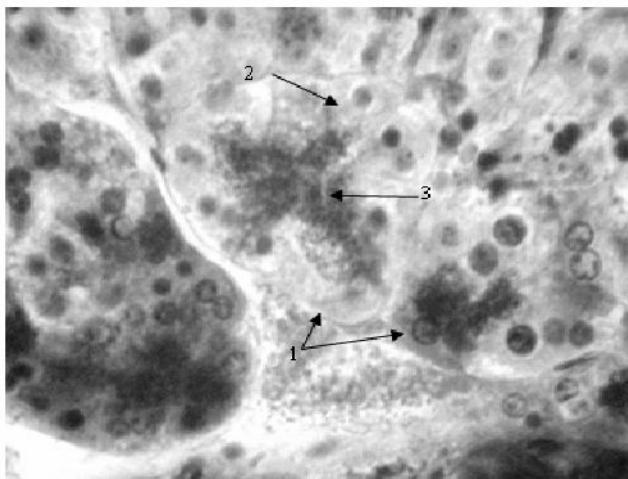


Рис. II.16. Гранулы зимогена в экзокринных клетках поджелудочной железы крысы. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение:
1 – ацинусы поджелудочной железы; 2 – экзокринные клетки; 3 – гранулы зимогена

Задание 3. При малом увеличении найти концевые секреторные отделы железы. При большом увеличении рассмотреть гранулы зимогена в апикальных отделах клеток, окрашенные в чер-

ный цвет. Зарисовать ацинус с секреторными клетками. Обозначить ядра клеток, гранулы зимогена.

Препарат «Включения гликогена в клетках печени аксолотля» (рис. II.17)

Гликоген является широко распространённым видом углеводных включений в клетках животных. При фиксации общепринятыми фиксаторами гликоген вымывается из клеток, поэтому для его сохранения используются специальные фиксаторы. На малом увеличении можно видеть уже знакомую картину печени аксолотля, но на одном из полюсов гепатоцитов видны ярко-розовые скопления гликогена в виде колпачков. При большом увеличении можно рассмотреть, что эти скопления состоят из мелких гранул гликогена – вещества углеводной природы, образующего энергетический запас клеток (рис. II.17Б).

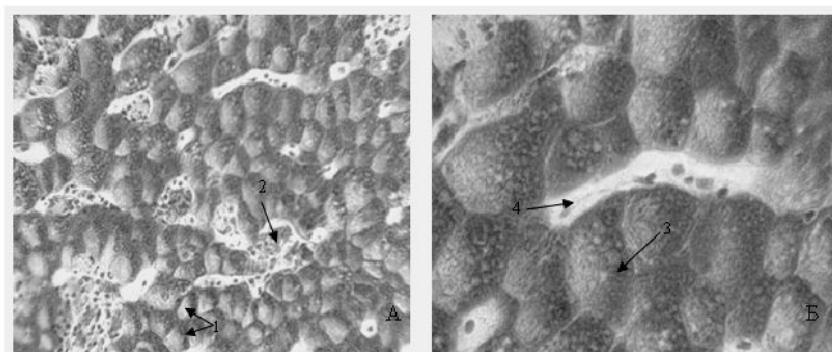


Рис. II.17. Включения гликогена в клетках печени аксолотля. Окраска по Бесту: А – малое увеличение; Б – большое увеличение: 1 – гепатоциты с гликогеновыми колпачками; 2 – скопления пигмента; 3 – глыбы гликогена; 4 – кровеносный сосуд

Задание 4. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать несколько типичных гепатоцитов со скоплением гликогена в привязке к кровеносному сосуду.

КЛЕТОЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ

В многоклеточных организмах различают клетки тела – соматические (от греч. «сома» – тело) и половые (гаметы).

Митоз (митон – нить), или *кариокинез*, представляет собой сложный процесс биохимической и структурной перестройки ядра и сомы клетки, в ходе которого наследственный материал и другие субстанции материнской клетки распределяются точнейшим образом между двумя дочерними клетками (рис. II. 18). Появляется этот тип деления уже на самых ранних ступенях клеточной организации жизни и сохраняется до самых высших, включая сложноорганизованные формы растений и животных. Он протекает всюду по единой схеме и различается у разных видов только в деталях и времени прохождения различных фаз этого процесса. Промежуток времени от одного митоза до другого определяет продолжительность клеточного цикла или интерфазы. В течение интерфазы клетки претерпевают два взаимоисключающих физиологических состояния.

Непосредственно после митоза клетка «работает на организм»: она синтезирует и расходует свойственные ей специфические вещества, в первую очередь белкового характера. Это **гетеросинтетическая** фаза жизни клетки. Однако на определенном этапе клетки прекращают свою специализированную деятельность и переходят в **автосинтетическую** фазу – фазу подготовки к делению. В этой фазе в клетке накапливаются необходимые для построения аппарата митоза и формирования дочерних клеток биополимеры – белки и нуклеиновые кислоты, в том числе удваивается количество ДНК, непосредственного носителя наследственной информации, концентрируются энергетические ресурсы – богатые энергией соединения, которые будут израсходованы на структурную реорганизацию и перемещение внутриклеточных элементов при делении. В ходе митоза синтетические процессы не происходят, лишь меняется физико-химическое состояние ингредиентов клетки.

Длительность митоза различна: самыми короткими являются митозы в клетках с мелкими внутриклеточными образованиями. Так, у плодовой мушки – дрозофилы митозы протекают в течение 9–10 мин. На скорость процесса митоза значительно влияет тем-

пература окружающей среды, например, в клетках мышиной саркомы при 27 °C митоз длится 3 ч 15 мин., а при 35 °C завершается в течение 70 мин.

В процессе деления в клетке формируются особые структуры, разрушающиеся по окончании митотического цикла.

Последовательная смена структур в ходе митоза включает в себя 4 фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

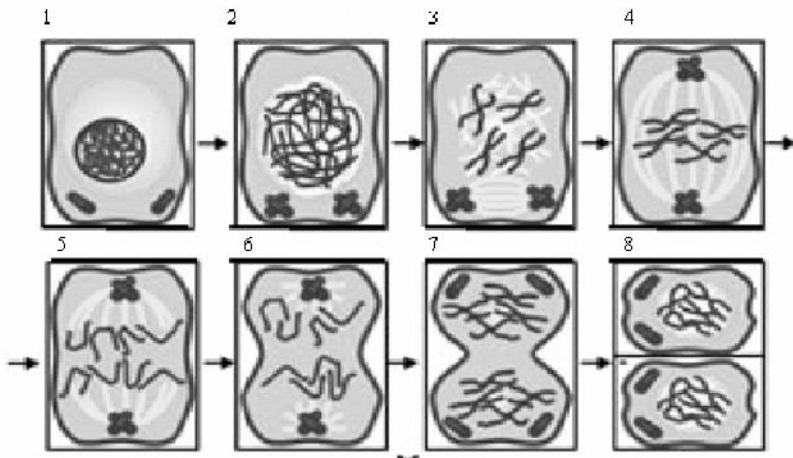


Рис. II.18. Схема кариокинеза (митоза): 1 – ранняя профаза (начало спирализации хромосом); 2 – профаза на этапе растворения ядерной мембранны и ядрышек; 3 – завершение профазы (формируется веретено деления, видны удвоенные спирализованные хромосомы); 4 – метафаза; 5, 6 – анафаза; 7 – телофаза; 8 – деление клетки (цитокинез)

Профаза. Наиболее ранним признаком наступающего митоза являются изменения, происходящие в цитоплазме. В ней исчезают непостоянны включения, она набухает, делается светлее и прозрачнее. В связи с этим увеличивается объём клетки. Далее наблюдение касается и ядра клетки. В нём отчётливо проявляются нитчатые структуры ядерной сети, которые всё более рисуются как индивидуальные образования. Именно они являются хромосомами

ми. Хромосомы постепенно всё больше и больше спирализуются, т.е. первоначально рыхлые нити их всё плотнее закручиваются, вследствие чего хромосомы укорачиваются и утолщаются. Одновременно в них накапливаются РНК и фосфолипиды, вследствие чего в этих участках усиливается способность воспринимать основные красители. Ядрышки укрупняются, набухают, бледнеют, как бы расплываются и, наконец, исчезают из пределов видимости в световом микроскопе. Около ядра появляется прозрачная зона в форме бочонка. Становятся видны тонкие волокнистые нити. Это образование, в отличие от хромосом, не воспринимает краски и остается бесцветным. Оно носит название веретена деления. Ядерная оболочка постепенно растворяется и исчезает, что и завершает эту фазу деления и обозначает переход к следующей фазе – метафазе.

Метафаза. После растворения ядерной оболочки карио- и цитоплазма перемешиваются, и хромосомы вместе с веретеном деления оказываются свободно лежащими в центральной зоне клетки. К каждой хромосоме прикрепляется по одной нити веретена, фиксация их осуществляется в определённых точках хромосом – кинетохорах, а прикрепившиеся нити получили название тянущих, в отличие от других мантийных нитей веретена. Этот процесс реализуется вследствие изменения биохимического состава хромосом. Поскольку внутриклеточное давление на периферии клетки сильнее, чем в её центральной зоне, именно сюда токами жидкости постепенно сносятся все хромосомы, которые оказываются лежащими в одной плоскости на равном расстоянии от полюсов веретена. Такое положение хромосом внутри клетки получило название материнской звезды. В метафазе хромосомы сильно окрашиваются основными красителями. Формирование материнской звезды определяет конец метафазы.

Анафаза. В анафазе каждая из хромосом расщепляется продольно. В результате из одной материнской пластинки возникают две дочерних, совершенно подобных одна другой и зеркально отражающих друг друга (рис. II.20, II.21). Образовавшись, они сразу же начинают отодвигаться друг от друга и устремляются в противоположные стороны к полюсам клетки. Эти перемещения осуществляются в результате взаимодействия самой хромосомы через тянущие нити с полюсом. В качестве механизма действия предпола-

гаются участие биоэлектрического притяжения, реактивного перемещения путём выброса микрочастиц из тела хромосомы; возможно также участие внутриклеточных токов жидкости, возникающих вследствие частичного разжижения цитоплазмы вдоль тяжей веретена и у его полюсов. Процесс расхождения хромосом составляет содержание анафазы.

Телофаза. Собравшиеся у полюсов хромосомы постепенно теряют свою резкую очерченность и всё отчётливее принимают вид, свойственный рабочему ядру клетки. Они постепенно расплываются, хроматиновые участки прослаиваются участками ахроматина, веретено бледнеет и выявляется все менее отчетливо, нити исчезают из пределов видимости.

От границы центральной зоны цитоплазмы (у растений) протягиваются вглубь навстречу друг другу тонкие выросты, соединяющиеся в сплошную пластиинку – фрагмопласт, расчленяющий клеточное тело на равные половины. В каждой половине остаётся дочерняя группа хромосом, вокруг которых формируется оболочка ядра. В ядре формируются ядрышки и, наконец, вместо одной материнской клетки оказываются две рядом лежащие дочерние клетки, морфологически вполне отвечающие их назначению (рис. II.20, II.21).

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 7 *ДЕЛЕНИЕ ЯДРА И КЛЕТОК*

Препарат «Продольный разрез корешка лука. Митотическое деление растительных клеток» (рис. II.19–II.21)

Препарат представляет собой кончик проросшего корешка лука. Здесь по длине можно различить четыре зоны: 1 – корневой чехлик на самом кончике корешка, состоящий из мёртвых клеток, защищающих следующие за ними клетки; 2 – зону размножения, где клетки делятся путём митоза; 3 – зону вытяжения клеток, где уже нет фигур деления, но где клетки, отодвинутые в результате деления клеточных элементов предыдущей зоны, растягиваются вдоль корешка; 4 – запасную зону, где клетки накапливают крахмал.

При малом увеличении необходимо сориентироваться в зонах корешка и отыскать зону размножения клеток (рис. II.19). Её образуют ряды клеток кубической или призматической формы. При большом увеличении необходимо рассмотреть процессы, происходящие в зоне размножения клетки и отыскать все фазы деления (рис. II.20, II.21). Не всегда удается отыскать место, где были бы видны все нужные фазы деления одновременно, поэтому препарат необходимо перемещать по предметному столику, отыскивая удачные картины разных фаз.



Рис. II.19. Кончик проросшего корешка лука. Зона размножения клеток корешка. Окраска железным гематоксилином. Малое увеличение

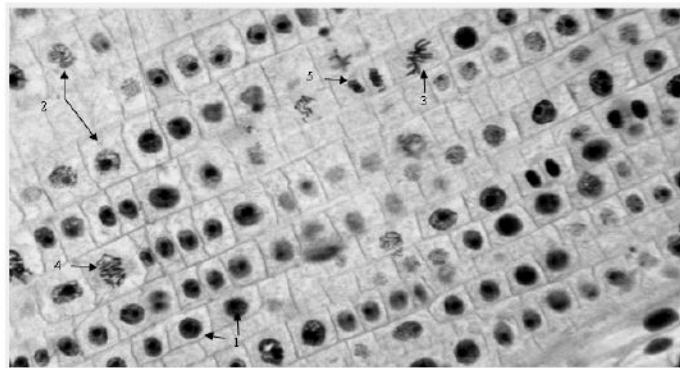


Рис. II.20. Фазы кариокинеза (митоза) в клетках корешка лука. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – интерфаза; 2 – разные стадии профазы; 3 – метафаза; 4 – начало анафазы; 5 – телофаза и деление клетки

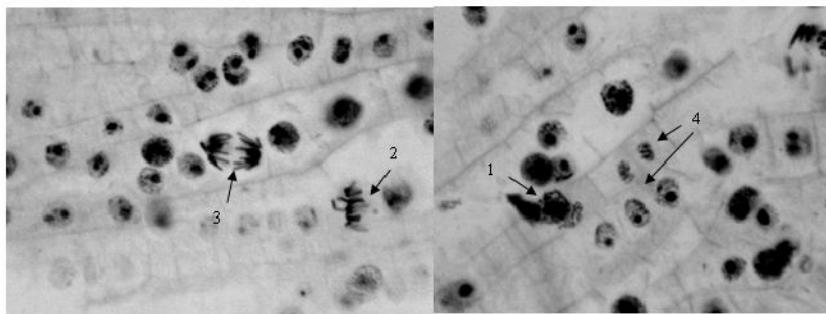


Рис. II.21. Корешок лука. Фазы митоза. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – ранняя профаза; 2 – метафаза; 3 – анафаза; 4 – телофаза

Задание 1. Подобрать наиболее типичные картины различных фаз деления и зарисовать все фазы митоза при большом увеличении.

Препарат «Митоз животных клеток. Краевая зона печени аксолотля» (рис. II.22, II.23)

Митоз в клетках животных отличается от митоза в растительных клетках морфологически, главным образом способом формирования веретена деления. В клетках животных хорошо выражены центросомы, и веретено деления закладывается при их активном и непосредственном участии. В профазе центросома активизируется и делится на две.

По мере того как в ядре консолидируются и отчетливее выступают хромосомы, разделившиеся центросомы начинают расходиться и между ними возникает тонкий пучок тяжей, или нитей. Так начинает формироваться веретено деления. При расхождении центросом удлиняющееся веретено прилегает к ядерной оболочке, которая под ним как бы «гает» и «расплывается», пока не исчезает совсем. Этот момент означает окончание профазы. После растворения оболочки карио- и цитоплазма в центральной зоне клетки перемешиваются, и этот участок разжижается.

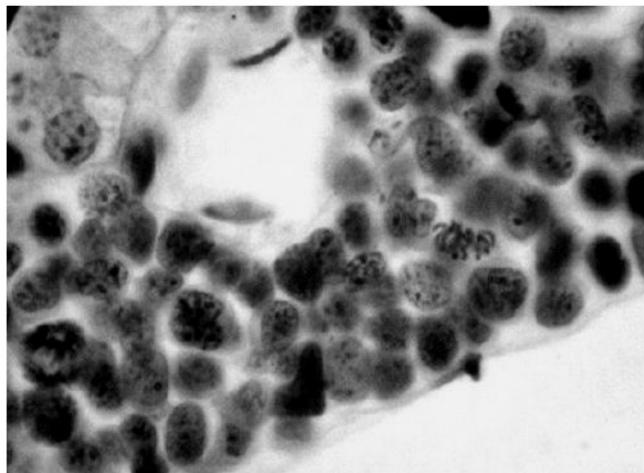


Рис. II.22. Картины митоза в краевой зоне печени аксолотля. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение

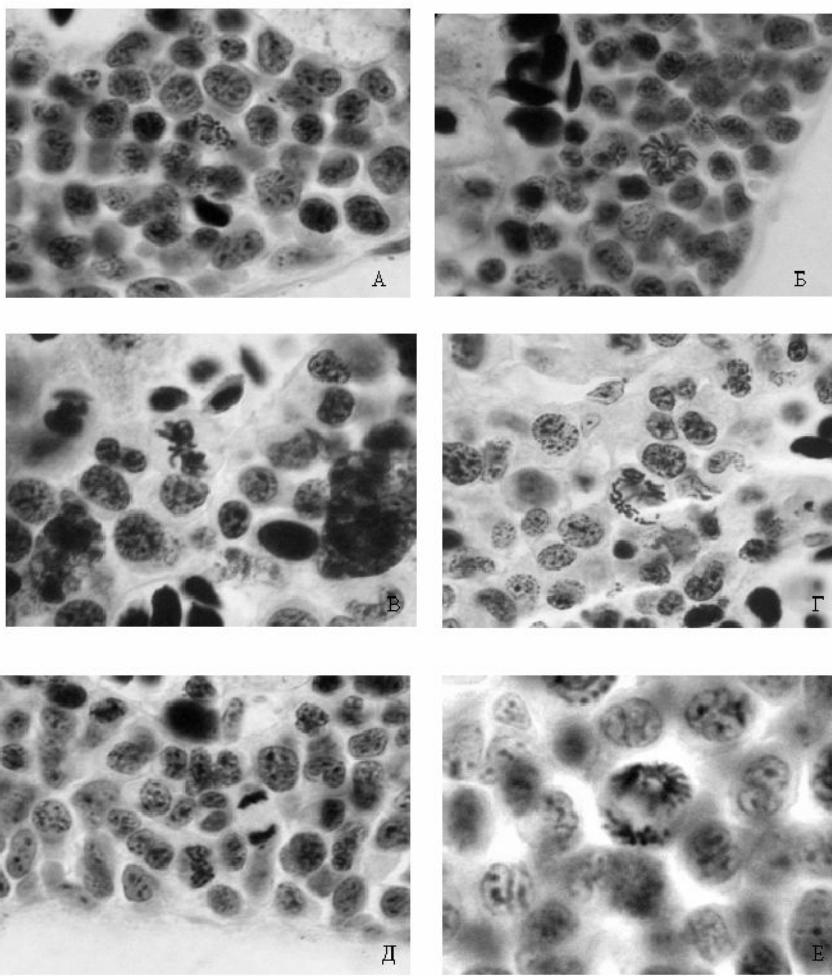


Рис. II.23. Картини митоза в краевой зоне печени аксолотля. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: А – профаза; Б, В – метафаза; Г, Д, Е – анафаза и телофаза митоза

Сюда сносятся внутриклеточными токами жидкости веретено деления и хромосомы, здесь же формируется пластиинка метафазы. Полюса веретена деления отмечены лежащими в них центросомами. Перешнуровка материнской клетки на две дочерние осуществляется не фрагмопластом, как это характерно для растительных клеток, а путем закладки бороздки в экваториальной плоскости клеточного тела, постепенно перетягивающей последнее на две части, причем в каждой из них оказывается по дочернему ядру.

В печени аксолотля делящиеся клетки не располагаются так кучно, как в корешке лука, поэтому обнаружить все фазы деления достаточно сложно, отдельные фазы необходимо внимательно отыскивать. Кроме того, далеко не все митозы в животных тканях проходят и завершаются нормально. Нарушения могут затрагивать как хроматиновый комплекс и отдельные хромосомы, так и веретено деления. В результате этих нарушений какое-то количество дочерних клеток оказывается не вполне подобным материнским.

Задание 2. Отыскать при большом увеличении и зарисовать все фазы деления животной клетки на примере препарата печени аксолотля.

Препарат «Митотическое деление в яйцах лошадиной аскариды (на препарате “Дробление яиц лошадиной аскариды”» (рис. II.24)

Яйца аскариды являются классическим объектом для изучения клеточного деления, процессов созревания и оплодотворения. На этом объекте выполнен целый ряд работ, заложивших основу современного понимания этих важнейших биологических явлений.

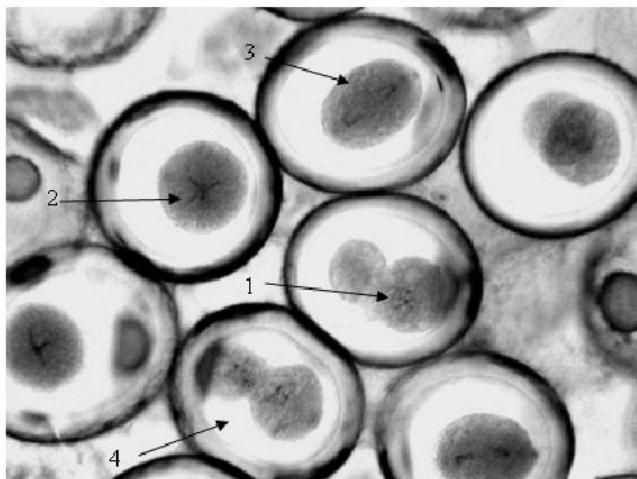


Рис. П.24. Митоз в яйцах лошадиной аскариды. Окраска – железный гематоксилин. Малое увеличение: 1 – профаза; 2 – метафаза; 3 – анафаза; 4 – телофаза и деление клетки

Удобство его проявляется в том, что у аскариды всего четыре очень ясно различимые хромосомы и отлично выявляются веретено деления и центриоли. Половые органы аскариды представляют собой непрерывную систему трубок, где на разных уровнях происходит развитие половых клеток. При малом увеличении в полости матки видно множество яиц, каждое из которых окружено толстой двухконтурной оболочкой. Между оболочкой и дробящейся зиготой или бластомерами видна широкая щель. В одних клетках видно первое дробление зиготы, т.е. одна делящаяся клетка, в других уже разделившиеся и делящиеся бластомеры (два, четыре и т.д.). Для изучения митоза удобнее использовать либо первое дробление зиготы, либо деление первых двух бластомеров.

Задание 3. При малом увеличении отыскать нужные стадии деления и, выставив выбранные яйца в центр поля зрения, изучить и зарисовать их при большом увеличении.

РАЗДЕЛ III

ОСНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ

Эмбриология – наука о развитии зародыша. Она изучает индивидуальное развитие организма животных с момента зарождения (оплодотворения яйцеклетки) до его вылупления или рождения. В течение этого времени, для которого характерны высокая степень формообразования и нарастания массы, первоначально одноклеточный организм приобретает морфологическое сходство с взрослым животным. Эмбриология рассматривает развитие и строение половых клеток (гаметогенез) и основные этапы эмбриогенеза: оплодотворение, дробление, закладку осевых органов и органогенез, развитие провизорных (временных) органов.

Препараторы этого раздела иллюстрируют морфофизиологические и цитокинетические особенности половых клеток, эмбриональных зачатков и структур, возникающих в ходе гистогенеза.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Соматические клетки, достигнув определённого зрелого физиологического состояния, делятся митотически или путем амитоза. Половые клетки в своем развитии проходят особые фазы превращения, пока не созреют и не станут способными к оплодотворению. Разница митоза и мейоза (деление половых клеток) имеет глубокий биологический смысл. Соматические клетки должны сохранять всю сумму наследственной информации в ходе деления, чтобы дочерние клетки оставались такими же, как и материнские. Передача информации обеспечивается в ходе митоза точным распределением хромосом между делящимися клетками: число хромосом, их биологическая структура, содержание ДНК и, следовательно, заключенная в них наследственная информация сохраняются в ряде клеточных поколений, обеспечивая постоянство строения особи и вида.

При оплодотворении ядра мужской и женской половых клеток объединяются в общее ядро, и если бы хромосом в каждом было столько же сколько в ядрах соматических клеток, то в зиго-

то оно удваивалось бы и такое удвоенное количество переходило бы во все клетки развивающегося зародыша. При развитии половых клеток нового молодого организма в них оказалось бы также удвоенное количество хромосом, которое бы далее во втором поколении увеличилось вчетверо. Таким образом, наблюдалась бы геометрическая прогрессия увеличения ядерного материала, и вид не мог бы сохранить свои наследственные особенности. Этого, однако, не происходит, так как в процесс гаметогенеза включены два особых деления, в ходе которых число хромосом в ядрах мужской и женской половых клеток уменьшается вдвое, в результате чего в зрелых половых клетках оказывается вдвое меньшее количество хромосом. Внутриклеточные процессы, связанные с уменьшением числа хромосом, составляют существование созревания половых клеток – *мейоза*.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 8 СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Препаратор «Семенник кошки» (рис. III.1)

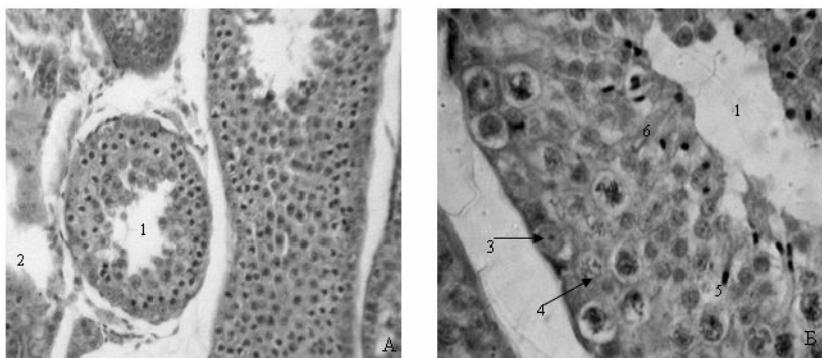


Рис. III.1. Семенник кошки. Окраска железным гематоксилином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение: 1 – семеной каналец; 2 – кровеносный сосуд; 3 – клетки Сертоли; 4 – сперматогонии; 5 – сперматоциты I и II порядка; 6 – сперматиды и формирующиеся спермии

Как происходит мейоз в мужских половых клетках можно рассмотреть на примере развития половых клеток в семеннике кошки. Препарат иллюстрирует гаметогенез самца – *сперматогенез*. Семенник состоит из плотно перевитых семенных канальцев. На разрезе они, в зависимости от плоскости сечения, выявляются либо в форме колец, либо в форме овалов. Между канальцами размещаются многочисленные кровеносные сосуды, содержащие элементы крови. Стенка канальца изнутри выстлана крупными клетками с нечёткими границами и бледными ядрами: эти клетки называют *клетками Сертоли*. Они выполняют трофическую функцию развивающихся половых элементов. Переходя от периферии к центру канальца, можно различить в нём последовательно расположенные концентрическими слоями клетки разного типа. Эти слои соответствуют различным этапам созревания. В сперматогенезе различают 4 периода: размножение, рост, созревание и формирование.

В период **размножения** исходные недифференцированные половые клетки – *сперматогонии*, лежащие среди клеток Сертоли у стенки канальца, делятся путём обычного митоза. Проделав несколько таких делений, они вступают в период *роста*. На этой стадии их называют *сперматоцитами I порядка*. Они усиленно ассимилируют питательные вещества, значительно укрупняются, претерпевают глубокую физико-химическую перестройку, в результате которой подготавливаются к третьему периоду – *созреванию*, или *мейозу* (рис. III.2).

В мейозе сперматоциты I порядка проделывают два свойственных только этому процессу клеточных деления, после которых число хромосом в ядрах оказывается вдвое уменьшенным против того, что было в сперматоцитах I порядка. Полное число хромосом, характерное для соматических клеток, называют *диплоидным*, а половинное, возникающее после деления созревания, – *гаплоидным*.

Уменьшение числа хромосом, или *редукция*, осуществляется обычно в первом делении созревания, которое поэтому называют *редукционным*. В **профазе** редукционного деления парные хромосомы сближаются и местами обвиваются одна вокруг другой – отсюда и термин «мейоз», что значит «слияние». Такая пара ведёт себя в дальнейшем как одинарная хромосома. При переходе

в метафазу диады, не разделяясь, располагаются пластинкой в экваториальной плоскости веретена. При специальной обработке объектов удаётся отчётливо установить, что каждая из хромосом, сблизившихся попарно в диадах, сама построена из двух переплетающихся нитей – *хроматид*. Следовательно, таких диад (по числу хромосом), или тетрад (по числу хроматид), получится в метафазе вдвое меньше, чем было в профазе отдельных хромосом. Другими словами, диад образуется не диплоидное, а гаплоидное количество. Дальше процесс деления клетки протекает так же, как в обычном митозе: целые хромосомы (в каждой из них по две хроматиды) отделяются одна от другой и расходятся к противоположным полюсам клетки. Эта стадия – **анафаза** – сменяется последней стадией – **телофазой**, в ходе которой дочерние ядра принимают характер метаболических. Но в таких ядрах будет содержаться только по гаплоидному количеству хромосом.

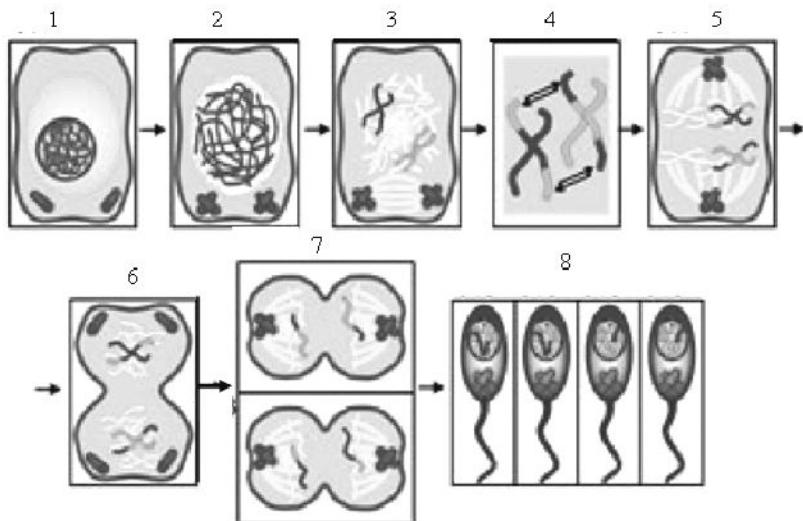


Рис. III.2. Схема мейоза: 1 – ранняя профаза (начало слияния парных хромосом); 2–4 – удвоение слившихся хромосом; 5 – анафаза первого мейотического деления; 6 – телофаза первого деления; 7–8 – второе мейотическое деление и образование четырёх клеток с гаплоидным набором хромосом

Важнейшее отличие *мейотического* деления от обычного соматического состоит, следовательно, в том, что в его метафазе расходятся целые хромосомы, а не отдельные хроматиды расщепившейся хромосомы, как это имеет место при соматическом делении. После редукционного деления из одного сперматоцита I порядка возникают две равновеликих клетки – *сперматоциты II порядка*. Затем наступает второе деление созревания. Оно протекает как обычный соматический митоз, но при гаплоидном числе хромосом. В результате возникают две тождественные, т.е. полностью равноценные клетки, и деление это называется *эквационным*, сами же новообразованные клетки именуются *сперматидами*. В четвертом периоде, периоде *формирования*, округлая сперматида приобретает форму зрелой мужской половой клетки: у нее вырастает жгутик, уплотняется ядро, образуется оболочка. Таким образом, в результате всего процесса сперматогенеза, в конечном счёте, из каждой исходной недифференцированной сперматогонии получается четыре зрелые половые клетки (рис. III.2). Они содержат по гаплоидному набору хромосом.

Вернемся теперь к нашему препарату (рис. III.1). Непосредственно к клеткам Сертоли прилегают сперматогонии, находящиеся в периоде размножения. Они характеризуются тёмными ядрами и делятся путём обычного митоза, отдельные фазы которого иногда удается видеть. Ближе к центру располагаются сперматоциты I порядка – это наиболее крупные по размерам клетки со светлыми ядрами. Они находятся в периоде роста. Часто среди них встречаются картины первого деления созревания с образованием диад, со спариванием хромосом и редукцией их числа до гаплоидного. Такие клетки часто лежат целыми группами. Ещё далее к центру располагаются ряды сперматоцитов II порядка. В них идет второе, эквационное, деление созревания. Эти клетки значительно мельче. Сперматоциты I и II порядков находятся на стадии мейоза. После второго деления созревания клетки становятся сперматидами. Они располагаются ещё ближе к центру. Они ещё мельче сперматоцитов II порядка, но в остальном морфологически мало от них отличаются. Сперматиды постепенно трансформируются в зрелые спермии. Эта зона клеток отвечает периоду формирования. Наконец зрелые спермии собира-

раются в просвете канальца. Хвостики их часто веерообразно загнуты, а головки ориентированы к стенке канальца.

Задание 1. Зарисовать при большом увеличении часть попечечно разрезанного канальца, в котором отчетливо выражено послойное расположение описанных выше стадий развития половых клеток.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК САМЦОВ

Половые клетки самцов у всех позвоночных имеют жгутиковую форму. Строение этих клеток обусловлено их функцией, поэтому они состоят из головки, шейки и хвостового отдела. Большую часть головки занимает плотное, богатое нуклеопротеидами ядро, в нём локализуется наследственный материал. Спермии гетерогенны. Половина спермиев имеет X-хромосому, другая половина – Y-хромосому.

Передний край головки спермия покрыт цитоплазматическим чехликом, или *акросомой*. Акросома играет существенную роль в стимуляции яйцеклетки к дальнейшему развитию.

За головкой расположена шейка, состоящая из двух центриолей: проксимальной и дистальной. Первая при оплодотворении вносится в цитоплазму яйцеклетки, обусловливая её деление.

Хвостовой отдел состоит из трёх частей. В центре всего хвостового отдела проходит осевая нить. В начальной части хвостика сосредоточена основная масса цитоплазмы спермия. Здесь много митохондрий, которые выстраиваются по спирали вокруг осевой нити. Цитоплазма богата гликогеном, фосфолипидами, ферментами. Осевая нить главной части хвостика одета узким слоем цитоплазмы, лишённой органелл и включений. Снаружи расположена плазмолемма.

Спермии способны к движению в направлении яйцеклетки (хемотаксис) и против тока жидкости (реотаксис). Они обладают минимальными запасами питательных веществ, которые очень быстро расходуются при движении клетки.

Препарат «Сперматозоиды петуха. Мазок спермы»
(рис. III.3)

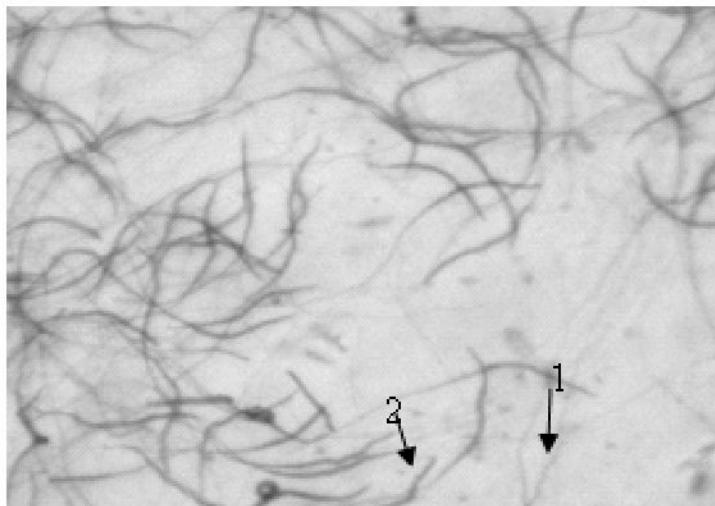


Рис. III.3. Зрелые сперматозоиды петуха. Мазок. Окраска гематоксилином-эозином. Юольшное увеличение: 1 – головка спермия; 2 – хвостик

При малом увеличении необходимо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении. Передняя часть сперматозоида представлена несколько вытянутой и изогнутой головкой, в области которой находится крупное компактное ядро. Цитоплазма образует слабозаметный ободок вокруг ядра. Следующая за головкой шейка сперматозоида незаметно переходит в промежуточный отдел хвостика. Электронная микроскопия позволяет обнаружить в цитоплазме хвостика центриоли, митохондрии и осевую нить.

Задание 2. Рассмотреть и при большом увеличении зарисовать группу спермиев петуха.

Препарат «Сперматозоиды морской свинки и креветки. Мазок спермы» (рис. III.4)

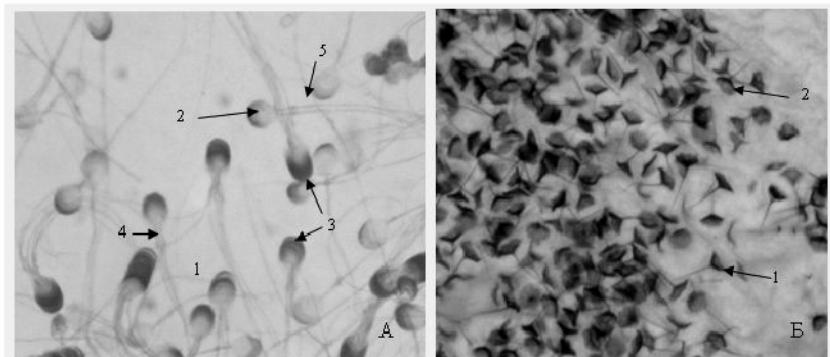


Рис. III.4. Сперматозоиды морской свинки (А) и креветки (Б). Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – головка спермия; 2 – ядро; 3 – акросома; 4 – шейка (видно утолщение связующего отдела)

При малом увеличении видно большое количество сперматозоидов. Нередко они агглютируют, и создается впечатление, что многие из них имеют по нескольку хвостиков. Надо отыскать участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении. Сперматозоиды морской свинки (рис. III.4.А) отличаются от сперматозоидов петуха соотношением размеров их отделов и грушевидной формой головки. Головка содержит ядро, окружённое тонким слоем цитоплазмы, и акросому. Ядро занимает большую часть головки и бедно хроматином. Акрозома имеет форму плотного темноокрашенного чехлика. В цитоплазме шейки находятся две центриоли, имеющие вид очень мелких тёмных точек. В связующем отделе имеется небольшое утолщение. Этот отдел содержит осевую нить хвостика и цитоплазму, богатую митохондриями, гликогеном и другими макроэргическими структурами, обеспечивающими сперматозоид энержией. Главный отдел хвостика состоит из осевой нити и окружающей её цитоплазмы.

Задание 3. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать группу спермиев морской свинки. Обозначить головку, ядро, акросому, шейку, хвостик спермия. Обратить внимание на отличия в морфологии со спермиями петуха и креветки.

ООГЕНЕЗ

Процесс развития женских половых клеток называется *оогенезом*. Протекая по тому же типу, что и сперматогенез, он имеет, однако, некоторые особенности (рис. III.5).

В оогенезе различают 3 периода: *размножение, рост и созревание*. Недифференцированные женские половые клетки – *оогонии* – размножаются так же, как и сперматогонии, путём обычного митоза. Прекратив деление, они становятся *ооцитами I порядка* и переходят в период роста. Рост ооцитов длится очень долго – недели, месяцы и даже годы. В нём различают два этапа: *малый (протоплазматический) рост*, когда ассимилируются новые вещества и ими обогащается преимущественно цитоплазма, и *большой (трофоплазматический) рост*, когда в клетке накапливается питательный желток. Глубокие изменения в периоде роста претерпевает и ядро, что сказывается внешне в его укрупнении. Оно сильно набухает, содержимое его как бы расплывается, а хромосомы даже могут исчезать из пределов оптической видимости. Размеры клеток колоссально возрастают, например, икринки некоторых рыб почти в миллион раз. Затем ооцит I порядка вступает в период созревания, или *мейоз*. Здесь тоже совершаются редукционное и эквационное деления. Процессы деления в ядре протекают совершенно так же, как при мейозе мужского ряда, судьба же цитоплазмы иная. При редукционном делении одно ядро увлекает с собой большую часть цитоплазмы, а на долю другого остается лишь её мизерная часть. Поэтому возникает только одна полноценная клетка – *ооцит II порядка* – и вторая крошечная – *направительное, или полярное, тельце* (рис. III.6).

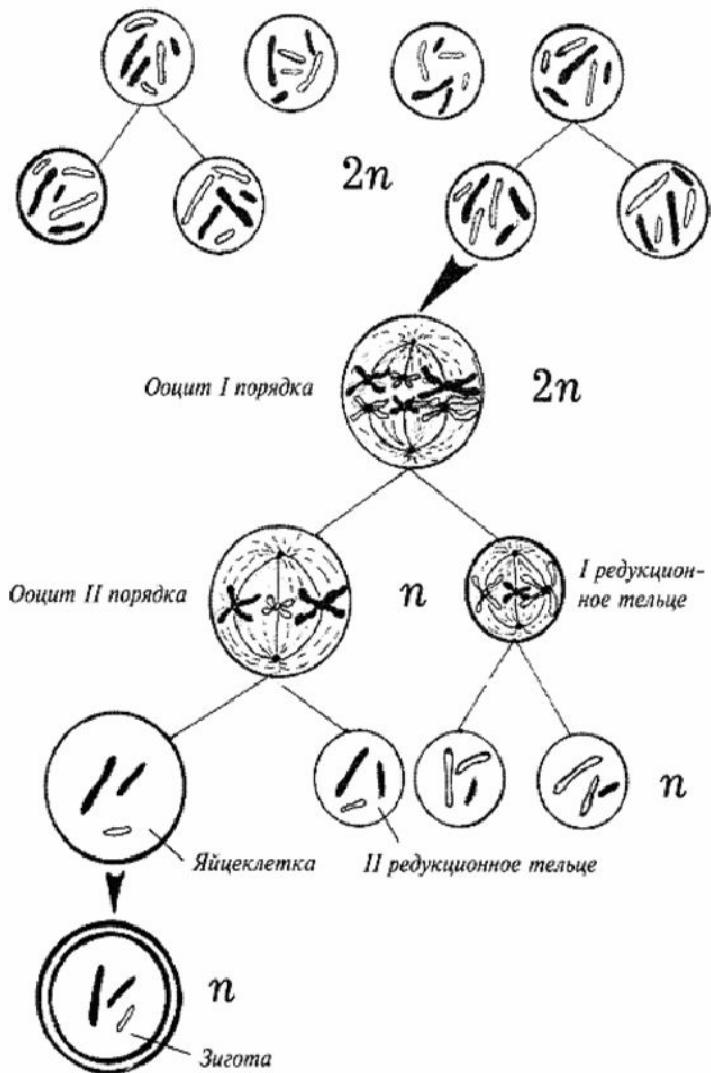


Рис. III.5. Схема оогенеза

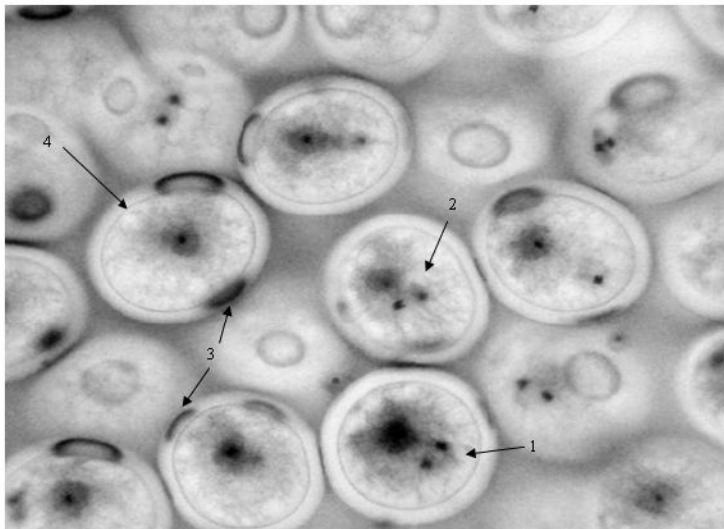


Рис. III.6. Деления созревания в яйцеклетках аскариды. Окраска железным гематоксилином. Малое увеличение: 1 – первое редукционное деление; 2 – второе эквационное деление; 3 – полярные (направительные) тельца; 4 – оотида (яйцеклетка с двумя полярными тельцами)

При втором, эквационном, делении несимметричное распределение цитоплазмы повторяется и опять образуется одна крупная полноценная клетка – *оотида* – и маленькие полярные тельца. Оотида по составу ядра и функционально является вполне зрелой. Период формирования в оогенезе отсутствует. Таким образом, в оогенезе, в конечном счёте, из одной оогонии возникает только одна зрелая яйцеклетка, полярные же тельца остаются недоразвитыми и, как правило, не оплодотворяются, а рассасываются и погибают. Зрелые женские гаметы называют *яйцеклетками*, или *яйцами*, а отложенные в воду – *икрой* (рис. III.7).

У большинства животных яйцеклетки – это неподвижные, одноядерные, округлой или овальной формы клетки. Только у кишечнополостных и губок они способны незначительно передвигаться, имитируя своими движениями перемещение амебы.

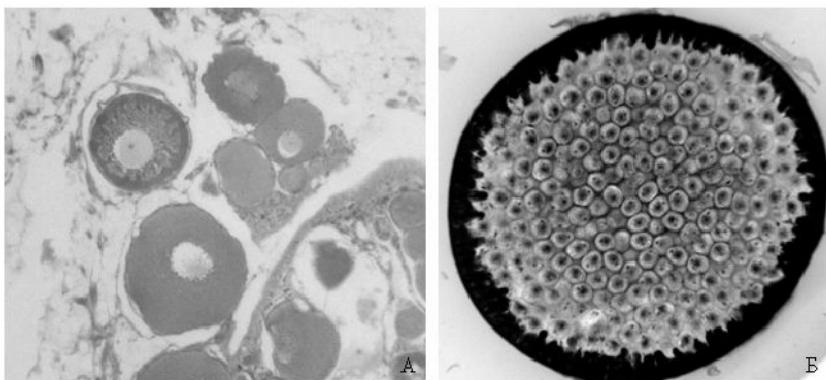


Рис. III.7. Ооциты протоплазматического роста: А – в яичнике рыб; окраска азаном с докраской по Маллори; малое увеличение; Б – в матке лошадиной аскариды; окраска железным гематоксилином; малое увеличение

В яйцеклетках относительно много цитоплазмы, они содержат желточные зёрна, нередко капли жира, глыбки пигмента. В них отсутствует центросома. В ядрах различимы хроматиновые нити и ядрышки. Размеры яйцеклеток у разных видов животных сильно варьируют. Наиболее крупные яйца у сельдевой акулы – 22 см в диаметре, наименьшие у некоторых насекомых – до 7 мкм. У человека яйцеклетка имеет около 150 мкм в диаметре, мыши – 60 мкм, у коровы – 100 мкм, лягушки – 2 мм, курицы – 3,5 см. Вариации размеров в основном зависят от количества желтка.

В яйцеклетке различают *анимальный* и *вегетативный полюсы*. Первый является зоной максимальной физиологической активности клетки, он часто пигментирован, беден желтком или вообще его лишен, в плавающем яйце ориентирован вверху. Вблизи этого полюса в мейозе от ооцита отделяются направительные тельца. Противоположный, вегетативный, полюс, наоборот, богат желтком, в плавающем яйце обращен книзу. Мнимая линия, соединяющая анимальный и вегетативный полюсы, называется *осью яйца*.

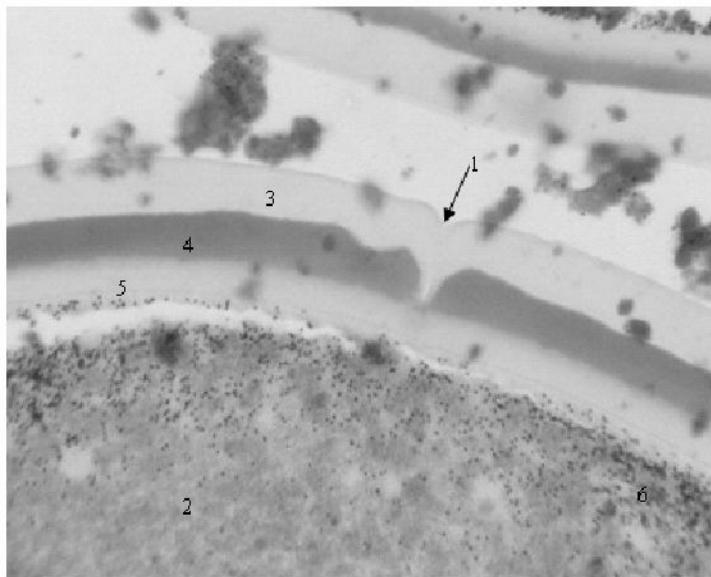


Рис. III.8. Анимальный полюс икринки осетра. Хорошо видно микропиле и все оболочки яйца. Окраска азаном с докраской по Маллори. Большое увеличение: 1 – микропиле; 2 – гранулы желтка; 3 – студенистая оболочка; 4 – внешняя желточная оболочка; 5 – внутренняя желточная оболочка; 6 – гранулы пигмента

По количеству и расположению желтка различают четыре типа яйцеклеток: 1 – *алецитальные*, или *безжелтовые*; 2 – *гомолецитальные* с малым и равномерным распределением желтка в цитоплазме; 3 – *телолецитальные*, у которых желток преимущественно или полностью концентрируется у вегетативного полюса; 4 – *центролецитальные*, у которых желток собран в центральной зоне.

Яйцо одето оболочками. Различают первичные, вторичные и третичные оболочки. Первичные строятся самим яйцом – это уплотненный наружный слой его цитоплазмы. Вторичные оболочки вырабатываются питающими развивающееся яйцо клетками, например, студенистые оболочки икринок рыб (рис. III.8), амфибий, хитиновые оболочки яиц насекомых. Третичные оболочки формируются из веществ, выделяемых яйцеводами во время прохож-

дения по ним яйца, например, белковая, волокнистая и скорлуповая оболочки птичьих яиц. В плотных наружных оболочках обычно сохраняются мелкие, микроскопического порядка отверстия – микропиле – для прохождения воздуха и спермиев. Число микропиле может достигать в отдельных яйцах нескольких десятков (рис. III.8).

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 8 ООГЕНЕЗ

Препарат «Яйцеклетка моллюска. Яичник беззубки (анодонты)» (рис. III.9)

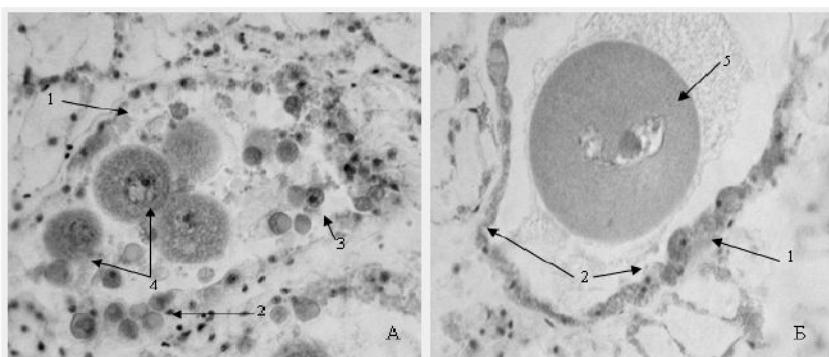


Рис. III.9. Яичник моллюска. Окраска гематоксилином-эозином: А – фолликул; малое увеличение; Б – яйцеклетка моллюска; большое увеличение: 1 – фолликул; 2 – желточные клетки стенки фолликула; 3 – ооциты первого порядка в начале малого роста; 4 – ооциты в фазе накопления питательных веществ; 5 – яйцеклетка в просвете фолликула

При малом увеличении необходимо отыскать в яичнике фолликулы с крупными, круглой в сечении формы яйцеклетками и изучить строение фолликула и яйцеклетки. Фолликулы имеют небольшой просвет и относительно толстую стенку, образованную желточными клетками цилиндрической формы, с маленьким компактным ядром и цитоплазмой красноватого цвета. Поперечные и косые сечения клеток овальные или круглые. Среди этих

клеток находятся ооциты первого порядка. В зависимости от фазы роста они имеют различную величину и окраску. В начале малого роста яйцеклетки мелкие, с относительно крупным, бледно-окрашенным ядром и ядрышком. По мере роста в цитоплазме яйцеклеток накапливается РНК, увеличивается количество органоидов, вследствие чего нарастает базофилия цитоплазмы, она приобретает красновато-фиолетовый цвет. В фазе большого роста яйцеклетки увеличиваются в размере, продвигаются к просвету фолликула. Вследствие интенсивного синтеза белков и желтка цитоплазма приобретает окси菲尔ные свойства, что характеризуется появлением красноватого оттенка. Выросшие яйцеклетки тянут связь со стенкой фолликула и оказываются в его просвете.

Задание 1. Рассмотреть при малом увеличении и зарисовать фолликулы в яичнике беззубки. Обозначить желточные клетки, ооциты малого (протоплазматического) роста, яйцеклетки.

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать яйцеклетку моллюска при большом увеличении. Обозначить ядро, ядрышко, оболочку, включения в цитоплазму.

Препарат «Яйцеклетка лягушки. Яичник лягушки» (рис. III.10)

При малом увеличении в соединительнотканной строме яичника видны яйцеклетки на разных этапах протоплазматического роста, имеющие поэтому неодинаковые величину и окраску. Сначала яйцеклетка имеет небольшие размеры, с базофильной цитоплазмой и бледным ядром. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней всех типов РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий.

На этапе большого (трофоплазматического) роста ооцит резко увеличивается в объёме за счёт отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; цитоплазма приобретает окси菲尔ные свойства и окрашивается эозином в красноватый цвет.

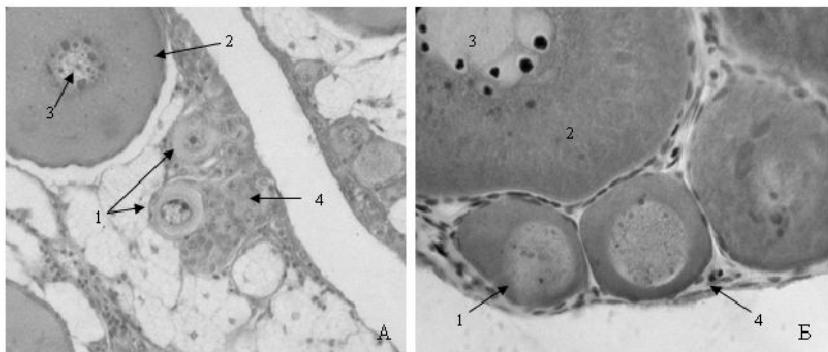


Рис. III.10. Яйцеклетка в яичнике лягушки. Малое увеличение: А – окраска азаном по Гейденгайну; Б – окраска гематоксилином-эозином; 1 – яйцеклетки в начале протоплазматического роста; 2 – яйцеклетка на этапе большого роста; 3 – ядро с большим количеством ядрышек, расположенных под ядерной мембраной; 4 – клетки фолликулярного эпителия

В крупном бледноокрашенном ядре большое количество копий рибосомных генов в виде ядрышек, расположенных в основном под ядерной мембраной и образованных как бы «впрок» ещё в фазе малого роста. Структурная организация ядра свидетельствует о генетической активности наследственного материала. На всех этапах роста яйцеклетки окружены слоем плоских фолликулярных клеток с ядрами округлой, овальной или палочковидной формы, интенсивно окрашенными гематоксилином.

Задание 3. Рассмотреть под малым увеличением и зарисовать яйцеклетки лягушки различных стадий роста.

Препарат «Яйцеклетки в яичнике кошки» (рис. III.11)

Наличие различных стадий развития яйцеклеток создает сложную картину строения яичника, которая подробнее рассматривается в разделе частной гистологии. Здесь целесообразно ограничиться общим ознакомлением со строением яйцеклеток млекопитающих.

Рассматривая препарат при слабом увеличении, можно видеть многочисленные яйцеклетки на разных стадиях развития. Молодые клетки располагаются группами в поверхностном слое яичника. Глубже разбросаны яйцевые фолликулы на разных стадиях образования. Необходимо рассмотреть препарат и выбрать удачные разрезы яйцевых клеток, содержащих ядро и ядрышко. Отыскав при слабом увеличении подходящую яйцеклетку, необходимо поставить нужное место в центр поля зрения.

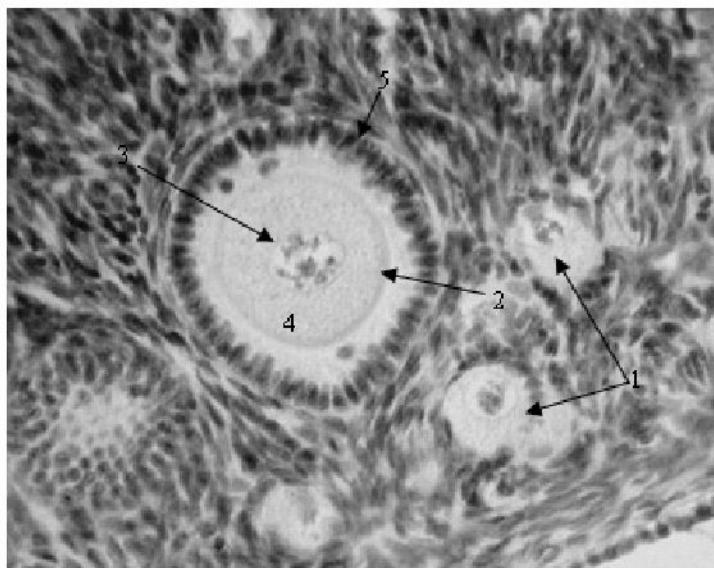


Рис. III.11. Яйцеклетка в яичнике кошки. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – яйцеклетки на разных стадиях развития; 2 – оолемма; 3 – ядро с хроматином; 4 – зернистая цитоплазма; 5 – фолликулярные клетки

Яйцеклетку с поверхности окружает *оолемма* – оболочка яйцевой клетки, развившаяся в процессе роста ооцита (блестящая оболочка); цитоплазма яйцеклетки иногда зернистого, а чаще пенистого строения. Ядро яйцеклетки имеет вид крупного пузырька. Ядро отделяется от цитоплазмы ядерной оболочкой, содержит крупное шаровидное ядрышко; вокруг ядрышка в ядре заметна

ядерная сеть, образованная хорошо видными мелкими зёрнами хроматина; они часто лежат скученно и слабо окрашиваются основной краской – признак, характерный для определенной стадии развития яйцеклетки. Вокруг оолеммы видны фолликулярные клетки, расположенные в один или несколько слоёв; границы фолликулярных клеток не всегда заметны, в этом случае об их форме можно судить по форме и расположению клеточных ядер.

Задание 4. Зарисовать 2–3 стадии развития яйцеклеток: первичный фолликул с однослойным плоским эпителием; первичный фолликул с однослойным кубическим (или призматическим) эпителием; вторичный фолликул с многослойным фолликулярным эпителием.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение – слияние половых гамет (спермия и яйцеклетки) и образование нового одноклеточного организма (зиготы) или оплодотворенной яйцеклетки. От зрелой яйцеклетки она отличается удвоенной ДНК, диплоидным числом хромосом, высокой метаболической активностью. У многих животных оплодотворение яйцеклетки внутреннее, и оно протекает в яйцеводе при пассивном её продвижении в направлении матки. Движение спермиев в половых путях самки осуществляется благодаря положительному хемотаксису и реотаксису (движение против тока жидкости), а также перистальтическим сокращениям стенки матки.

При сближении половых клеток ферменты акросомы головки спермия разрушают вторичную оболочку яйцеклетки. В момент прикосновения спермия к цитолемме яйцеклетки на её поверхности образуется выпячивание цитоплазмы – *воспринимающий бугорок*. В ооцит проникают головка, шейка, несущая центросому, и начальная часть хвостового отдела. У млекопитающих в оплодотворении участвует только один спермий. Этот процесс носит название моноспермии. Яйцеклетки всегда содержат только X-половую хромосому, а спермий – X или Y-половую хромосому. Если в яйцеклетку проникает спермий с Y-половой хромосомой, то зигота будет содержать X- и Y-половые хромосомы, и разви-

вается самец. При наличии в зиготе двух X-половых хромосом будет развиваться самка.

У птиц, рептилий, хвостатых амфибий наблюдается полиспермия: в яйцеклетку проникает одновременно несколько спермиев. У птиц все спермии имеют Z-хромосому, а яйцеклетки – или Z-половую хромосому, или W-хромосому.

Таким образом, новый организм получает хромосомы мужской и женской половых клеток и поэтому наследует признаки обоих родителей.

После проникновения спермия в яйцеклетку вокруг нее формируется оболочка оплодотворения, препятствующая проникновению в ооцит других спермиев. Яйцеклетки выделяют особые вещества – агглютинины. Они склеивают другие спермии, а фолликулярные клетки вторичной оболочки яйцеклетки их поглощают.

Головка спермия, внедрившаяся в цитоплазму яйцеклетки, набухает, округляется и приобретает форму округлого ядра – мужской пронуклеус. Он перемещается к округлому ядру яйцеклетки – женскому пронуклеусу. Оба пронуклеуса гаплоидны, и после их соединения образуется диплоидное ядро зиготы. Процесс соединения пронуклеусов называется синкарионом. В это время в клетке резко усиливаются метаболические процессы.

Яйцеклетка лишена центриолей, их в неё вносят спермии. Центриоли шейки спермия расходятся, образуется ахроматиновое веретено; ядерная мембрана исчезает, отцовские и материнские хромосомы формируют материнскую звезду первого митотического деления оплодотворенной яйцеклетки. Так начинается следующий этап эмбриогенеза – дробление.

При полиспермии (рептилии, птицы и др.) в яйцеклетку проникают одновременно несколько спермиев, однако с её ядром соединяется только один из них. Неоплодотворенные яйцеклетки и не участвующие в оплодотворении спермии гибнут и поглощаются в яйцеводах или матке клетками крови – лейкоцитами.

Таким образом, при оплодотворении осуществляется: 1) активация яйцеклетки, после чего начинается её деление (дробление); 2) рекомбинация отцовских и материнских хромосом, что в конечном результате обуславливает адаптацию особей к изменению окружающей среды и их выживаемость.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 10

ОПЛОДОТВОРЕННИЕ ЯЙЦЕКЛЕТКИ

Препарат «Созревательные деления в яйцах лошадиной аскариды» (рис. III.12)

Этот препарат является разрезом матки аскариды, но на этот раз нужно выбрать срезы, сделанные на таком уровне матки, где происходит созревание яйцеклеток. При слабом увеличении видно множество яиц, находящихся на стадии первого или второго созревательных делений, обычно на одном уровне встречаются либо яйцеклетки, выделяющие первое редукционное тельце, либо яйцеклетки на стадии выделения второго редукционного тельца. Поэтому чтобы рассмотреть оба созревательных деления, приходится брать разные срезы, сделанные на различных уровнях матки. У аскариды сперматозоид проникает в яйцеклетку до первого созревательного деления. Головка сперматозоидов аскариды имеет клинообразную форму; в основании клина располагается маленькое ядро, а вершину конуса занимает блестящее тело (значение его неясно). Сперматозоид проникает в яйцо аскариды на стадии ооцита I порядка и остается в центре яйцеклетки в покоящемся состоянии до тех пор, пока не закончатся созревательные деления.

При слабом увеличении на разрезе полости матки аскариды видно множество яйцеклеток, окруженных толстой двухконтурной оболочкой, которая на стадии первого созревательного деления ещё вплотную прилегает к цитоплазме яйцеклетки (рис. III.12А). Цитоплазма яйцеклетки имеет пенистое строение; в ней видны многочисленные вакуоли, более крупные в начале созревательных делений, более мелкие – в конце созревания. В центре яйцеклетки лежит сперматозоид в виде тела с расплющатыми контурами, внутри которого иногда заметны две хромосомы.

Первое созревательное деление у аскариды редукционное (мейоз), при котором четыре хромосомы распределяются в две группы и в каждую дочернюю клетку попадает две хромосомы. Второе созревательное деление представляет собой типичный митоз, когда в дочерних клетках расходятся половинки расщепившихся хромосом.

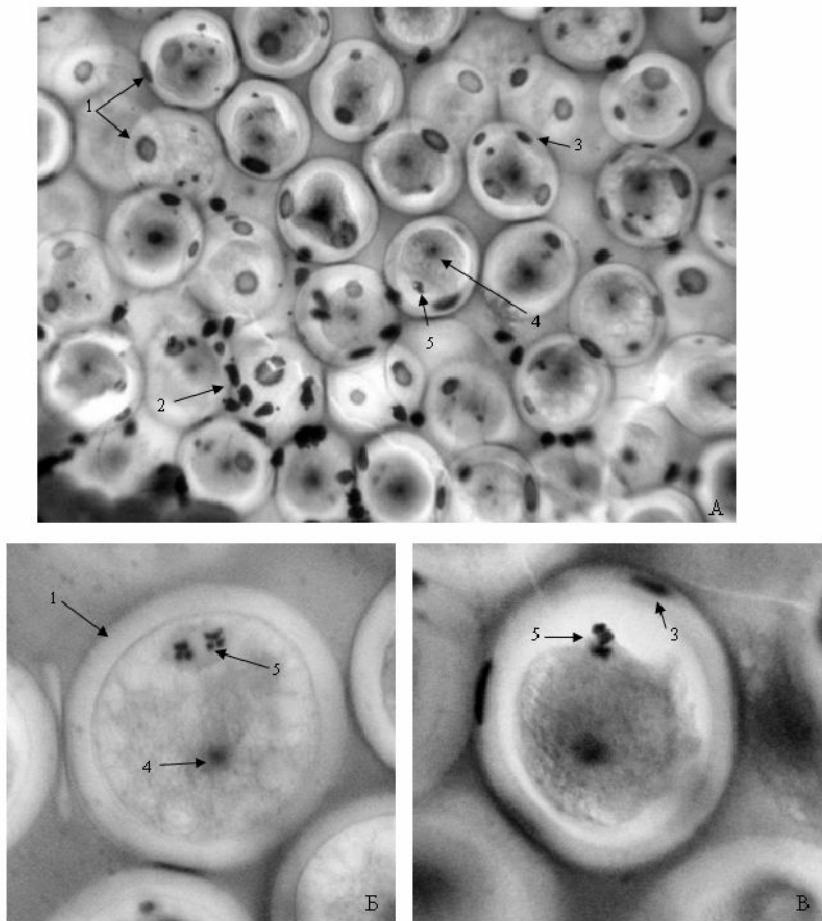


Рис. III.12. Созревательные деления в яйцеклетках аскариды. Окраска железным гематоксилином: А – малое увеличение; Б – первое созревательное деление, большое увеличение; В – второе созревательное деление, большое увеличение; 1 – яйцеклетки; 2 – сперматозоиды; 3 – полярные (направительные) тельца; 4 – сперматозоид в виде тела с расплывчатыми контурами, в котором просматриваются хромосомы; 5 – тетрады хромосом яйцеклетки

Так как у аскариды, как и у многих других животных, расщепление хромосом на половинки, которые разойдутся при втором созревательном делении, происходит ещё перед первым делением, то каждая пара слившихся хромосом оказывается состоящей из четырех половинок. Получаются две хромосомные фигуры, каждая из которых состоит из четырех нитей и поэтому носит название тетрады.

Таким образом, в яйцеклетке аскариды перед выделением первого редукционного тельца из четырех хромосом образуются две тетрады. Они подходят к поверхности яйцеклетки, и половина каждой тетрады отделяется в виде первого редукционного тельца (рис. III.12Б). В периоде второго созревательного деления из оставшихся четырёх половинок хромосом формируются по два тельца, содержащих половинки расщепившихся до первого деления хромосом. Они называются диадами. От каждой диады отделяется половина хромосомы и формируется второе редукционное тельце. Другая половина остается в яйце. На этом заканчивается созревание яйцеклетки.

Задание 1. Выбрав яйца с фигурой первого и второго созревательного делений, нужно рассмотреть и зарисовать одно-два яйца при сильном увеличении; обозначить яйцеклетку, её оболочку, полярные тельца, хромосомы, ядерный материал сперматозоида.

Препарат «Яйцо аскариды с внедрившимся сперматозоидом» (рис. III.12)

На этом же препарате (рис. III.12) при малом увеличении выбрать клетки с наиболее отчётливо видимыми внутренними структурами и перевести в центр поля зрения. На большом увеличении рассмотреть в них мелкозернистую цитоплазму и два ядра: одно более рыхлое, нередко в состоянии митоза – это *женское ядро* (яйцеклетка), другое более компактное, нередко ещё сохраняющее треугольную форму, – это ещё не вполне разбухшая головка спермия – *мужское ядро* (рис. III.12В). Эти ядра носят название *пронуклеусов*. Следовательно, здесь зафиксирован

момент непосредственно после внедрения спермия в яйцо. В отдельных яйцеклетках между наружным краем протоплазмы и оболочкой ещё сохранилось мелкое образование – направительное тельце.

Задание 2. Зарисовать несколько клеток при большом увеличении. Обозначить мужские и женские ядра.

Препарат «Синкарион. Матка аскариды с оплодотворенными яйцеклетками» (рис. III.13)

Препарат представляет собой поперечный разрез матки аскариды, заполненной яйцеклетками, покрытыми толстыми оболочками. Некоторые яйцеклетки ещё не оплодотворены, в другие уже проникли сперматозоиды. Между оболочкой и зиготой появляется широкая щель – околожелточное пространство. Остатки первого направительного тельца прижаты к оболочке, второе – располагается на периферии зиготы.

Сперматозоид вносит в яйцеклетку своё ядро, центросому и хондриом. Акросома растворяется, ядро быстро набухает и увеличивается в объёме, в нём становятся различимы отдельные хромосомы, и оно постепенно принимает характер ядра, свойственного профазе. Центросома делится, между центриолями закладывается веретено, вокруг которого появляется луристая сфера. Одновременно и в ядре яйцеклетки, до того казавшемся бесструктурным, также хромосомы дифференцируются, и оно переходит в стадию профазы (рис. III.13А). Оба ядра начинают сближаться. Оболочки при соприкосновении обоих ядер растворяются, и хромосомы объединяются в единую группу (рис. III.13Б). Так как каждое ядро привносит по гаплоидному набору хромосом, после объединения восстанавливается диплоидное число хромосом, свойственное всем соматическим и незрелым половым клеткам. Объединенное мужское и женское ядро называется *синкарион* (соядрие). Далее деление протекает как при соматическом митозе: в метафазе хромосомы расщепляются продольно (рис. III.13В), затем наступает анафаза и телофаза (рис. III.13Г).

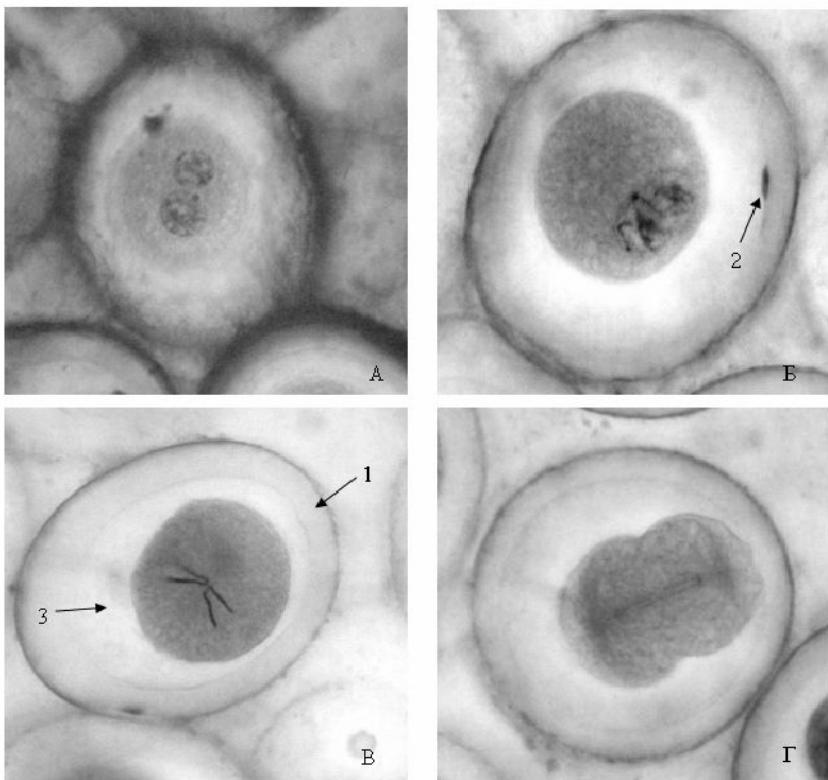


Рис. III.13. Образование синкариона в яйце аскариды. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: А – в цитоплазме яйца два пронуклеуса – мужской и женский; Б – момент слияния двух пронуклеусов в состоянии профазы; В – метафазная пластинка, сформированная из женских и мужских хромосом; Г – начало дробления (телефаза первого деления); 1 – оболочка яйцеклетки; 2 – первое направительное тельце; 3 – околожелточное пространство

Слиянием пронуклеусов с образованием общей митотической фигуры заканчивается оплодотворение и начинается дробление зиготы. Дочерние группы хромосом расходятся по противоположным полюсам, новые ядра реконструируются, и зигота делится на две клетки – *blastomeres*. Женское ядро нормально соединяется только с одним мужским. Если по той или другой

причине в ядро проникают два или более спермиев, то возникают добавочные мужские ядра, но как бы долго они в зиготе ни пребывали, в конечном счёте, они рассасываются и в построении синкариона не участвуют.

Изучаемый препарат фиксирует, таким образом, дальнейший этап оплодотворения: сближение и соединение женского и мужского ядер.

При малом увеличении, а ещё отчетливее – при большом, можно различить в отдельных клетках соприкасающиеся, но ещё лежащие отдельно ядра, в других оболочки ядер уже растворились и хромосомы объединились в общую группу. В зиготе резко возрастает общий уровень обмена веществ, усиливается поглощение кислорода, интенсивность окислительных процессов, возрастаёт проницаемость клетки. Жировые, желточные и слизистые включения постепенно исчезают из пределов видимости.

Задание 3. При большом увеличении отыскать, рассмотреть и зарисовать последовательные этапы образования синкариона и переход к дроблению яйца.

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление – дальнейший процесс развития одноклеточной зиготы, в ходе которого образуется многоклеточная бластула, которая состоит из стенки – бластодермы и полости – бластоцели. В бластодерме различают крышу, дно и расположенную между ними краевую зону. В процессе митотического деления зиготы образуются новые клетки – бластомеры, остающиеся тесно связанными друг с другом.

В начальной стадии дробления многоклеточный организм по своему размеру сходен с зиготой, так как его бластомеры, делясь, не достигают размера исходной клетки. Дробление может быть полным (голобластическим) или частичным (меробластическим). При голобластическом дроблении в этом процессе принимает участие весь материал зиготы, при меробластическом – только та её зона, которая лишена желтка.

Полное дробление разделяют на равномерное и неравномерное. Полное равномерное дробление характерно для яиц с малым и равномерно расположенным по всей цитоплазме клетки количеством желтка. В оплодотворенной яйцеклетке различают два полюса: анистородальный и вегетативный.

После оплодотворения желток, незначительное количество которого было равномерно распределено по всей цитоплазме, перемещается к вегетативному полюсу. Первая борозда дробления проходит в меридиональном направлении и делит зиготу на два бластомера, которые соответствуют будущей левой и правой половинам тела зародыша. Вторая борозда дробления проходит также меридионально, под прямым углом к первой, и теперь зародыш состоит из четырех бластомеров. Третья борозда дробления имеет экваториальное направление, поэтому каждый бластомер делится на две части. Такой зародыш построен из восьми бластомеров, при этом четыре из них образовались из вегетативного полюса зиготы, в связи с чем они содержат весь желток зиготы и отличаются большими размерами. Эти бластомеры соответствуют задней части тела, анистородальные – передней части.

Затем появляются две меридиональные борозды, делящие зародыш на 16 бластомеров. Пятое дробление – это две широтные борозды. Бластомеры начинают постепенно отодвигаться друг от друга. Внутри зародыша образуется сначала небольшая полость – бластоцель, которая постепенно увеличивается. После шестого дробления образуется 64 клетки, при этом борозды дробления проходят меридионально. После седьмого дробления возникают четыре широтные борозды, и зародыш состоит из 128 бластомеров.

Позднее синхронность в делении зародыша нарушается, бластомеры отодвигаются на периферию и располагаются в один слой, формируя бластодерму.

Дробление завершается образованием бластулы, форма которой напоминает шар, заполненный жидкостью. Стенка шара образована клетками бластодермы.

Таким образом, при полном равномерном дроблении материа́л всей зиготы участвует в делении и после каждого деления число клеток (blastomeres) увеличивается вдвое.

Полное неравномерное дробление характерно для мезолецитальных (среднее количество желтка) и телолецитальных (желток

расположен в вегетативном полюсе) яйцеклеток. Примером этого типа дробления может служить дробление зиготы амфибий.

Дробление начинается с образования двух меридиональных борозд дробления, следующих друг за другом под прямым углом. Они быстро делят лишённый желтка анистомальный полюс зиготы на два, а затем на четыре мелких бластомера. Вегетативный полюс, содержащий весь желток зиготы, дробится значительно медленнее, и бластомеры, возникающие здесь, более крупных размеров.

Третья борозда проходит ближе к анистомальному полюсу зиготы и имеет широтное направление. Широтные борозды дробления сменяются меридиональными, при этом очень скоро возникает асинхронность и тангенциальность (деление бластомеров в плоскости, параллельной поверхности зиготы) в дроблении, поэтому оно завершается образованием многослойной бластулы. Крыша бластулы построена из мелких бластомеров, именуемых микромерами. Дно состоит из крупных бластомеров – макромеров. Весь желток локализован в макромерах. Бластоцель сдвинута к анистомальному полюсу и уменьшается в размере. Бластула, образовавшаяся в процессе голобластического (полного) дробления, носит название целобластулы.

Частичное (меробластическое), или дискоидальное, дробление распространено у рыб, рептилий, птиц и характерно для полиплецитальных и телолецитальных яиц.

В дроблении участвует только лишенный желтка поверхностный слой анистомального полюса зиготы, так как здесь находятся ядро клетки и цитоплазма без желтка. Вся остальная часть зиготы наполнена желтком и поэтому не дробится.

Первые две меридиональные борозды проходят через анистомальный полюс под углом один к другому. Они не распространяются на вегетативный полюс, в связи с чем последний остается неразделенным на бластомеры. Меридиональные борозды сменяются широтными и тангенциальными. Бластомеры, образовавшиеся в ходе дробления, располагаются на желтке в один слой. Этот слой называется зародышевым диском, поэтому дробление получило название дискоидального.

На построение тела зародыша используется только его центральная часть – зародышевый щиток. Остальная часть зароды-

шевого диска участвует в образовании временных (провизорных) органов – зародышевых оболочек, которые создают благоприятные условия для развития зародыша.

Дробление завершается образованием бластулы, у которой бластоцель имеет вид узкой щели и сдвинут к анимальному полюсу. Крыша бластулы построена из бластомеров. Краевая зона – это интенсивно делящиеся клетки (blastomeres) периферической зоны зародышевого диска. Дном является неразделенный на бластомеры желток вегетативного полюса зиготы. Такой тип бластулы называется дискоblastулой.

Таким образом, очевидно, что у хордовых имеется определённая зависимость между количеством желтка в яйцеклетках и характером дробления. Оно изменяется от полного (голобластического) к частичному (меробластическому).

Общими свойствами развивающихся зародышей всех классов животных на стадии дробления являются постепенное увеличение числа клеток и, следовательно, ДНК, так как дочерние клетки всегда диплоидные, а также увеличение площади клеточных поверхностей и возрастание региональных различий клеточных популяций.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 11

ДРОБЛЕНИЕ ЗИГОТЫ

Препарат «Дробление зиготы беспозвоночных. Зародыш аскариды» (рис. III.14, III.15)

На схеме показана следующая после формирования зиготы стадия развития эмбриона аскариды – *дробление*.

На препарате поперечно разрезанной матки видны яйцеклетки, в большей части которых оплодотворение уже произошло. При малом увеличении в полости матки видно большое количество яиц, находящихся на разных этапах дробления.

Центрируя эти яйца в поле зрения поочередно в той последовательности, в какой совершается дробление, необходимо изучить все этапы дробления.

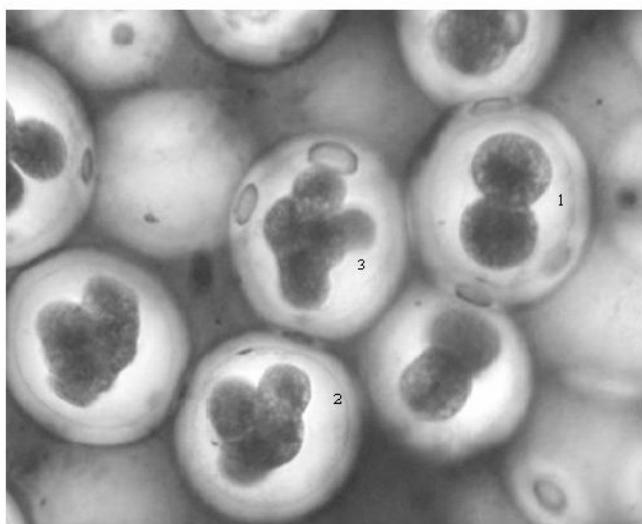


Рис. III.14. Дробление зиготы аскариды. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – два бластомера; 2 – четыре бластомера; 3 – восемь бластомеров

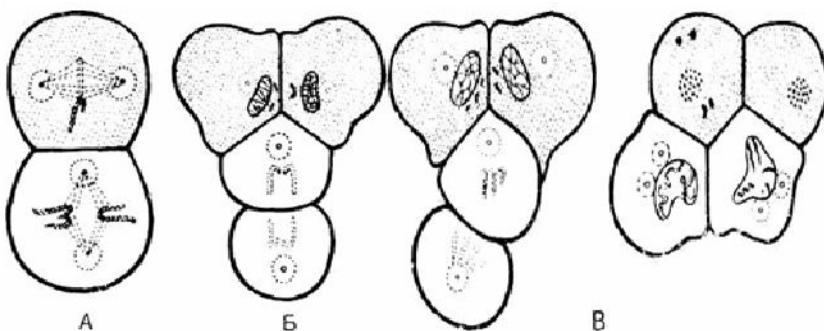


Рис III.15. Схема дробления зиготы аскариды: А – стадия двух бластомеров; Б – стадия четырех бластомеров; В – перемещение бластомеров

В широкой щели между оболочкой и самой зиготой – в *околожелточном пространстве* – можно увидеть остатки одного или двух направительных телец. Не все зиготы находятся на одинаковых стадиях развития: среди них встречаются одноклеточные, а также состоящие из 2, 4 и больше клеток уменьшенного против исходного размера на разных стадиях митоза. Эти маленькие клетки – *blastomeres*.

Дробление у аскариды протекает по типу полного равномерного и радиального. Если в том же зародыше видно нечетное число бластомеров (3, 5 или больше), значит, некоторые из них не попали в срез.

Задание 1. Зарисовать при большом увеличении несколько зародышей, состоящих из разного количества бластомеров. Отметить в ядрах стадии митоза. Отметить направление борозд дробления.

Препарат «Дробление зиготы земноводных. Зародыш лягушки» (рис. III.16)

Развитие лягушки идет по типу полного неравномерного дробления. Этот препарат рекомендуется изучать при малом увеличении, рассматривая при большом только мелкие детали. На рисунке III.16. показаны как схема дробления, так и микрофотография препарата дробления зиготы лягушки.

Ориентировать препарат следует пигментированным (анимальным) полюсом кверху, а светлым, богатым желтком, вегетативным – книзу. Икринки, используемые для приготовления препарата, обычно состоят из 2, 4, 8 бластомеров (рис. III.16Б), не все из которых попадают в плоскость сечения. На срезе различимы *борозды дробления*, пролегающие вдоль (меридионально) и поперек (экваториально) зиготы. Обратите внимание, что верхние, более мелкие бластомеры отчетливее отделены один от другого, чем нижние, более крупные. В зависимости от стадии дробления в препарате может быть от 2–4 до нескольких десятков бластомеров.

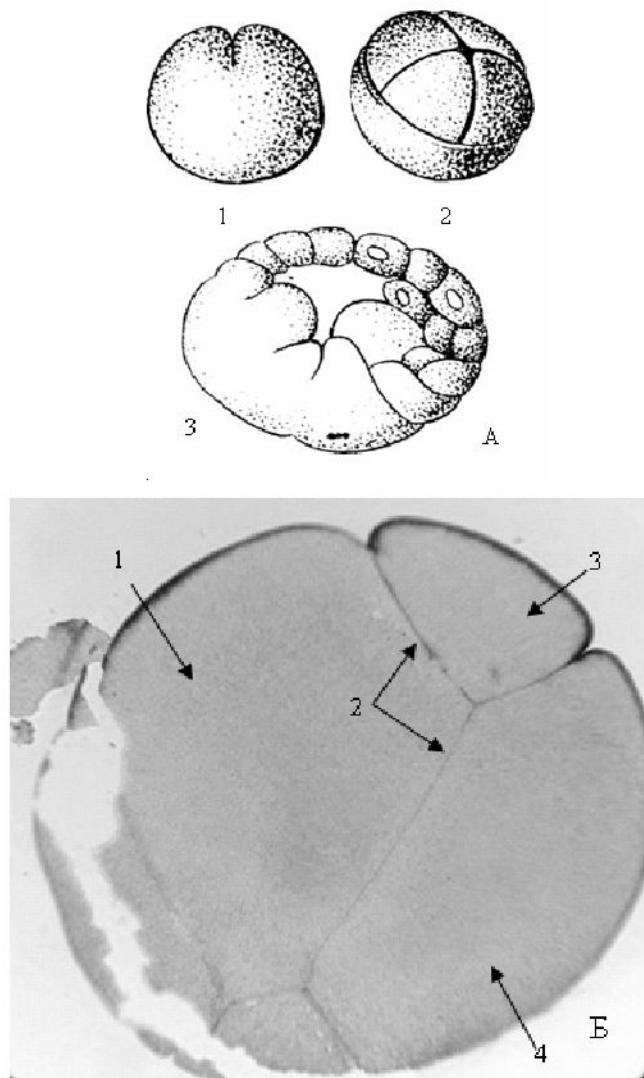


Рис. III.16. Дробление зиготы лягушки: А – схема дробления: 1 – появление первой борозды дробления; 2 – разделение на четыре бластомера; 3 – разрез через раннюю бластулу; Б – зародыш лягушки на стадии четырех бластомеров, окраска гематоксилином-пикрофуксином, малое увеличение: 1 – желток; 2 – борозды дробления; 3 – микромер; 4 – макромер

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать часть зародыша с макро- и микромерами. Обозначить вегетативный и анималный полюсы, борозды дробления.

Препарат «Бластула земноводных. Зародыш лягушки»
(рис. III.17)

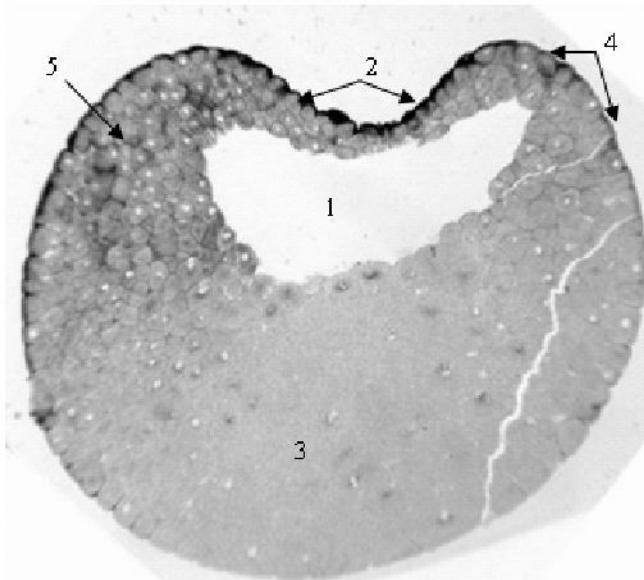


Рис. III.17. Зародыш лягушки на стадии бластулы. Окраска гематоксилином-пикрофуксином. Малое увеличение: 1 – полость бластулы (бластоцель); 2 – крыша; 3 – дно бластулы; 4 – краевая зона; 5 – бластомеры, образующие бластодерму

Препарат демонстрирует общие черты строения бластул не только лягушки, но и других животных. Изучать и рисовать необходимо при малом увеличении. Ориентировать препарат обязательно пигментированной (анимальной) зоной кверху, а светлой – книзу. Срез проведен фронтально, примерно через центр бластулы, поэтому на нём хорошо видна пигментированная анимальная часть бластулы – крыша, светлая вегетативная часть –

дно и расположенная между ними экваториальная, или краевая, зона (рис. III.17). Сохранение расположения этих участков яйца в бластуле объясняется тем, что в процессе дробления материал зиготы почти не перемещается, а лишь разделяется на всё большее количество клеток. В сущности, происходит распределение единой цитоплазмы яйца между образующимися бластомерами. Стенка бластулы – бластодерма – многослойна. Бластомеры расположены на разных уровнях, не образуя правильного ряда, что обусловлено особенностями дробления. Вследствие этого стенка бластулы неодинакова по толщине и полость её – бластоцель – располагается асимметрично, смещаясь в вертикальном направлении ближе к амбулаторному полюсу.

Задание 3. Отыскать, зарисовать и отметить на рисунке: крышу, дно, краевую зону, бластоцель, бластодерму. Обратить внимание на то, что бластомеры крыши мельче и пигментированы, бластомеры дна – крупнее, светлее, богаты желтком и что бластоцель располагается не в центре, а смещена к амбулаторному полюсу. Последнее характерно для амфибластиулы.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Гаструляцией называют процесс формирования двуслойного зародыша («гастер» – желудок). Слои эти представляют пластины клеток и называются зародышевыми листками. Наружный листок называется *эктодермой* («экто» – наружный, «дерма» – кожа), а внутренний – *энтодермой* («энто» – внутренний). Формируется гаструла различными путями в зависимости от строения бластулы. Различают следующие основные способы гаструляции (рис. III.18): *впячивание*, или *инвагинация*, встречается в цело- и амфибластиулах. В этом случае дно бластулы вдавливается в бластоцель, увлекая с собой внутрь и соседние бластомеры стенок. Полость бластоцели постепенно уменьшается и, наконец, исчезает, а зародыш принимает форму чаши с двойными стенками. Полость этой чаши получает название *гастроцели*, или *первой кишкой*. Вход в нее именуется *первичным ртом*, или *blastopором*, края – *губами*. При положении зародыша на боку различают

верхнюю губу, отвечающую будущей спинной поверхности, и нижнюю, отвечающую брюшной поверхности.

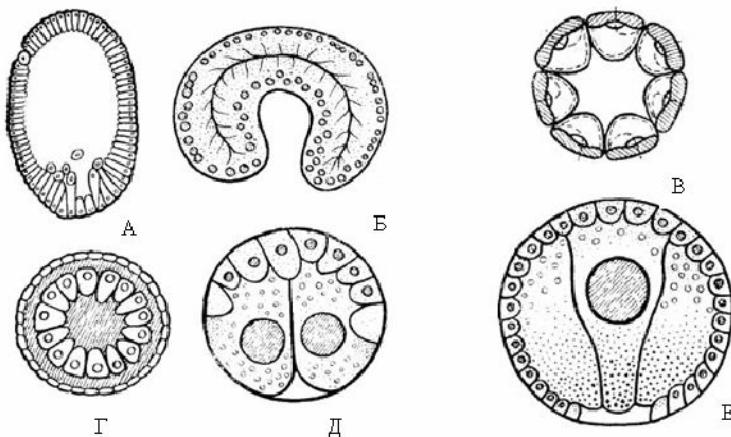


Рис. III.18. Способы гастроуляции: А – однополюсная иммиграция; Б – втячивание; В, Г – расслаивание; Д, Е – две последовательные стадии обраствания

Вселение, или *иммиграция*, наблюдается у бластул с выраженной внутренней полостью. Заключается она в перемещении клеток бластодермы внутрь бластоцели. Там клетки могут некоторое время лежать кучно и только позже распределиться пластом или такой пласт создается сразу. Вселение клеток может идти из одного участка – *униполярная иммиграция* – или из многих одновременно – *мультиполярная иммиграция*. В результате описанных процессов зародыш становится двуслойным.

Расслаивание, или *деляминация*, заключается в продольном делении клеток бластодермы, приводящем к образованию двух концентрических слоев из одного. В цело- и амфибластуле при этом вглубь отходит внутренний пласт – *первичная деляминация*, в моруле и стерробластуле, лишённых бластоцеля, кнаружи отделяется внешний пласт – *вторичная деляминация*.

Обрастание, или *эпиволия*, выражается в том, что бластомеры, расположенные на анистомном полюсе, размножаются и распространяются по поверхности зародыша в виде наружного листка.

При всех типах гаструляции, в конечном счёте, образуется двуслойный зародыш. Наружный его клеточный слой превращается в эктодерму, внутренний – в энтодерму. В чистом виде описанные типы гаструляции встречаются редко. Обычно они сочетаются – например, впичивание с обрастанием, расслаивание с иммиграцией. Наблюдаются также и более сложные, тройные комбинации.

В ходе гаструляции с бластопором происходят важные перемены. Он всё более уменьшается и может полностью закрыться. Судьба бластопора определяется принадлежностью животного к одной из двух крупнейших систематических групп. У низших животных (первичноротых) – бластопор не закрывается полностью и позже превращается в настоящий рот; у высших (вторичноротых) – бластопор исчезает, а окончательный рот возникает на противоположном конце тела.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 12 **ГАСТРУЛЯЦИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ** **И ФОРМИРОВАНИЕ НЕЙРУЛЫ ПОЗВОНОЧНЫХ**

Препарат «Зародыш лягушки» (рис. III.19)

Гаструляция у лягушки совершается комбинированным образом – впичиванием и обрастанием. Начинается она с активного наплывания клеток эктодермы на вегетативную часть зародыша. Дно бластулы при этом утолщается. На границе между верхним и нижним полушариями, где макромеры дна сменяются мелкими клетками, появляется складка в форме небольшого серповидного впичивания или бороздки. С её появлением развивается ряд существенных изменений в организации зародыша: значительные массы клеточного материала приходят в движение и перемещаются внутрь эмбриона. Начинают двигаться клетки энтодермы, а за ними следует материал хорды и мезодермы. Их общий зачаток называется хордомезодермой.

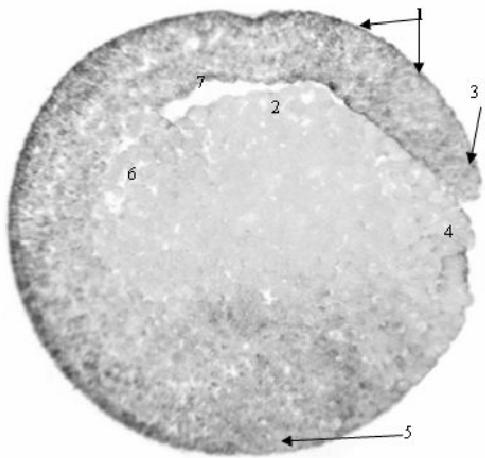


Рис. III.19. Ранняя гастрюла лягушки. Окраска гематоксилин-пикрофуксином. Малое увеличение: 1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – спинная губа бластопора; 4 – желточная пробка; 5 – брюшная губа бластопора; 6 – остатки бластоцеля; 7 – полость первичной кишки

Изучаемый препарат представляет собой срез через двуслойный зародыш – гастрюлу лягушки. Его надо ориентировать пигментированной (анимальной) стороной вверху, а тёмный «язык» направить вправо или влево. Этот «язык» представляет собой материал хорды. В препарате различимы два зародышевых листка – экто- и энтодерма, бластопор и его губы, желточная пробка. Обратите внимание на размеры полости бластоцели и формирующуюся гастроцель.

Наиболее интенсивно процесс перемещения клеток протекает в спинной области зародыша, где они распространяются по его длине. По мере продвижения хордомезодермы вглубь зародыша, первоначально серповидная бороздка углубляется, закругляется, принимает подковообразную форму и, наконец, превращается в кольцо. Это кольцо представляет собой зачаток первичного рта – *blastopora*. Край его, отвечающий первому месту появления бороздки, образует *спинную* (дорсальную) губу, зона смыкания против места появления бороздки – *брюшную* губу, а по бокам располагаются *боковые губы*. Зачаток хорды подворачивает-

ся через спинную губу, перемещение же мезодермы осуществляется через боковые и, позже, через брюшную губы. По мере того как энтодерма погружается вглубь, бластопор замыкается, и, наконец, только незначительная, не погрузившаяся часть энтодермы выступает из его отверстия наружу. Этую выступающую часть называют *желточной пробкой*. Одновременно с подворачиванием энтодермы внутрь растягивается и анимальная часть зародыша – будущая эктодерма. Из части эктодермы дифференцируется материал нервной системы. Небольшое впячивание в энтодерме, появляющееся в начале гастроуляции, представляет собой зачаток первичной кишки. Полость её постепенно увеличивается, а бластоцель в связи с этим сокращается и к концу гастроуляции сохраняется лишь в виде щели. В результате гастроуляции зачатки внутренних органов перемещаются внутрь зародыша, а материал нервной системы располагается снаружи.

В ходе дальнейшего развития между эктодермой и энтодермой выявляется ряд гистологических и физиологических различий. Появление и нарастание различий между клетками называется *дифференциацией*. В силу прежде всего неодинаковых физиологических направлений, того и другого листка клетки, они всё более различаются по темпам и ритму деления, составу цитоплазмы, её включений, размерам ядер и живой массы. Клетки энтодермы, обычно содержащие желточные зерна, приобретают ферментативные, а эктодермы – моторные функции. Вскоре обособляется третий, внутренний зародышевый лепесток, – *mezoderma*.

Образование зародышевых листков свойственно всем без исключения многоклеточным животным. Это важный этап в их развитии. Появление листков связано с выделением функционально различных структур тканей и органов. Развитие различных тканей называется *гистогенезом*, а органов – *органогенезом*. Органы у животных строятся из нескольких тканей и закладываются не изолированно, а комплексно, группами. Способ образования органов тела приобретён животным в ходе его эволюции и наследственно закреплён. Зародышевые листки представляют собой территориально объединенные комплексы закладок будущих органов.

Задание 1. Изучить расположение зародышевых листков. Зарисовать участок гастроулы с полостью бластоцели. Обозначить зародышевые листки, бластопор, бластоцель, полость первичной кишки.

Нейруляция

После формирования экто- и энтодермы появляется средний зародышевый листок – *мезодерма* («мезос» – средний). По своему происхождению и дальнейшему развитию он значительно отличается от первых двух. Развивается он чаще всего в тесной связи с энтодермой. Принято различать два основных способа его развития. У первичноротых, на стадии дробления, по обеим сторонам первичной кишки симметрично обособляются две специальные крупные клетки – *телобласты*. Они начинают делиться, их дочерние элементы проникают в виде тяжа между экто- и энтодермой. Этот тяж и представляет собой начало мезодермы. Такой способ формирования мезодермы получил название *телобластического*. У вторичноротых мезодерма возникает во внутренней полости зародыша в виде *парных карманов*, выступающих из энтодермы, но никаких особых клеток-родоначальниц не образуется. Этот способ называется *энтероцельным*. У многих животных часть мезодермы берет начало не только в энтодерме, но и в эктодерме, что позволяет считать мезодерму не простым, а сложным зародышевым лепестком.

Стадия нейруляции получила такое название потому, что на этой стадии закладывается нервная система. Происходит это следующим образом: по краям выделившейся из эктодермы нервной пластиинки формируются *валикообразные утолщения*, нервная пластиинка постепенно погружается внутрь тела зародыша, валики смыкаются, и образуется *нервная трубка*. Одновременно с этим глубокие изменения протекают и в мезодерме. Из ранее недифференцированной массы клеток обособляются два компонента: спинной (дорсальный), состоящий из сегментированных участков – *сомитов*, и брюшной (центральный) в форме *сплошного листка*. Этот листок называется *спланхнотомом*, или *боковой пластинкой*. Сомиты в дальнейшем расчленяются на собственно *миотомы* – непосредственные зачатки туловищной мускулатуры, *склеротом*, или скелетный листок, и *дерматом*, или кожную пластиинку. При этом освобождаются массы диффузно расположенных клеток, связанных между собой отростками. Диффузный компонент называется *мезенхимой*. Это эмбриональная соединительная ткань, распространяющаяся между компактными заклад-

ками органов. Из мезенхимы в дальнейшем возникают самые разнообразные ткани.

Мезодерма, в отличие от экто- и энтодермы, непосредственно участвует в построении вторичной полости тела – *целлома*, в котором заключены все внутренние органы, за исключением хорды и нервной трубы. Из зародышевых листков дифференцируются определённые ткани и органы: из эктодермы – внешние покровы тела, нервная система, органы чувств; из мезодермы (включая мезенхиму) – мышечные ткани, соединительная ткань со всеми производными (кровь, хрящевая, костная ткань), выделительная и часть половой системы; из энтодермы – слизистая оболочка пищеварительной трубы, пищеварительные железы, основная часть органов дыхания.

Препарат «Нейрула земноводных. Зародыш лягушки»
(рис. III.20)

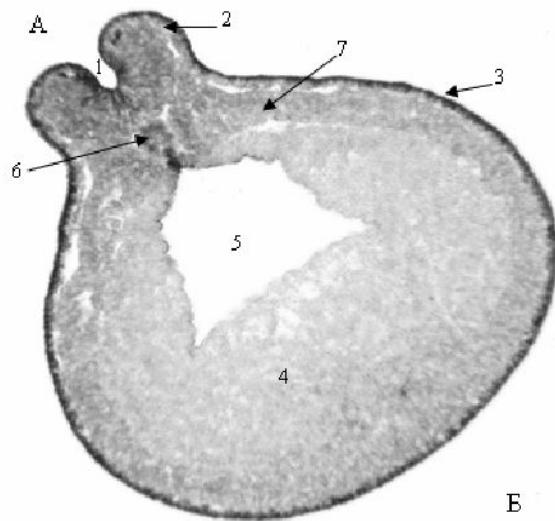


Рис. III.20. Нейрула лягушки. Окраска гематоксилином-пикрофуксином. Малое увеличение: А – анимальный полюс; Б – вегетативный полюс; 1 – нервный желобок; 2 – нервные валики; 3 – эктодерма; 4 – энтодерма; 5 – гастроцель; 6 – хорда; 7 – мезодерма

Этот препарат надо изучать и рисовать под малым увеличением микроскопа. Ориентировать препарат нужно анимальным полюсом вверх. Этот полюс обозначен тёмно-окрашенным вдавлением, края которого выступают в форме своеобразных «рогов». На этой стадии в головном конце зародыша появляется желобок, который распространяется по направлению к хвостовому концу. Края желобка приподнимаются и соединяются вместе, образуя трубку. Она погружается вглубь и покрывается слоем клеток эктoderмы. На препарате виден желобок, ещё не завернувшийся в трубку. Хордомезодермальный зачаток получает дальнейшее развитие: в нём выделяется мезодерма и дифференцируется хорда.

Задание 2. На малом увеличении рассмотреть и зарисовать нейрулу зародыша лягушки. На рисунке отметить эктодерму, нервный желобок, хорду, по обеим сторонам – её мезодерму в виде клеточных групп, первичную кишку, энтодерму. Обратить внимание на то, что нижняя стенка первичной кишки образована гораздо более крупными бластомерами, чем верхняя. Это следствие неравномерного дробления зиготы лягушки.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 13 **ЗАКЛАДКА ОСЕВЫХ ОРГАНОВ**

Развитие цыпленка служит примером эмбриогенеза высших позвоночных. В развитии птиц повторяются многие признаки, свойственные развитию беспозвоночных и низших позвоночных, описанному выше, но одновременно появляется много новых особенностей, связанных с тем, что высшие позвоночные развиваются на суще, что требует защиты эмбриона от иссушающего воздействия воздуха. К этим новым, появляющимся впервые под воздействием измененных условий среды приспособлениям, относятся в первую очередь зародышевые оболочки – амнион, аллантоис и серозная оболочка. Древние эмбриональные признаки, унаследованные от примитивных предков, называются палингенезами, а вновь приобретенные – ценогенезами.

Препарат «Зародышевый диск цыпленка на стадии закладки первичной полоски. Тотальный препарат» (рис. III.21.А)

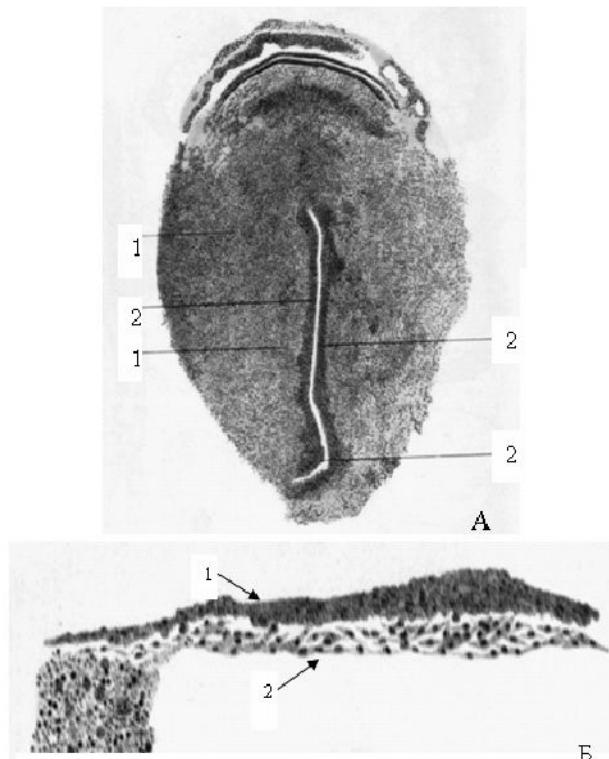


Рис. III.21. Стадия закладки первичной полоски зародыша цыпленка. Окраска гематоксилином-эозином: А – тотальный препарат, малое увеличение: 1 – зародышевый диск; 2 – первичная полоска; Б – поперечный разрез зародыша цыпленка в области первичной полоски, большое увеличение: 1 – эктодерма; 2 – энтодерма

При малом увеличении ориентировать зародышевый бластодиск широкой светлой частью кверху. Эта часть соответствует переднему концу зародыша. Внутренний отдел бластодиска свободен от желтка. Его называют светлым полем. Грушевидная центральная часть светлого поля – зародышевый щиток – образо-

вался вследствие сгущения клеточного материала, идущего на построение тела зародыша. Наружный отдел бластодиска содержит желток. Его называют тёмным полем. По средней линии светлого поля от заднего, суженного конца к переднему располагается первичная полоска. Формированию этих структур предшествовало движение клеток по краям бластодиска. Столкнувшись у его заднего конца клеточные потоки слились и образовали по средней линии клеточный тяж. По первичной полоске проходит светлый желобок – первичная бороздка.

Препарат «Первичная полоска. Поперечный разрез зародыша цыпленка в конце суток инкубации» (рис. III.21.Б)

Препарат представляет собой поперечный разрез *зародышевого диска цыпленка*. Он имеет вид тонкой полоски, состоящей из нескольких рядов клеток. При малом увеличении находим центральный, несколько вдавленный участок, в котором клетки собраны более густо (рис. III.21.Б). Этот участок надо ориентировать кверху. При большом увеличении можно различить более широкий и плотный наружный клеточный слой – эктодерму, а под ним – однослойный пласт энтодермы. Первичная полоска возникает в результате перемещения эмбрионального материала зародышевого щитка к средней линии и отвечает стадии гаструляции земноводных. Если препарат несколько более позднего срока инкубации, то между экто- и энтодермой можно найти еще один листок – мезодерму в виде рыхлого скопления клеток.

Задание 1. Выделить на рисунке первичную полоску, экто- и энтодерму.

Препарат «Образование сомитов, хорды, нервной трубки. Стадия 10 сомитов. Тотальный препарат (Около 36 часов инкубации)» (рис. III.22)

На этом препарате виден формирующийся зародыш, рассматриваемый с дорсальной стороны. Препарат сделан с яйца после почти 36-часовой инкубации. Изучать зародышевый диск нужно под лупой. Зародыш занимает осевую часть диска. Перед-

ний конец зародыша очерчивает *головные складки*, переходящие кзади в *туловищные складки*. Благодаря этим направленным вглубь зародышевого диска складкам зародыш оказывается оконтурированным.

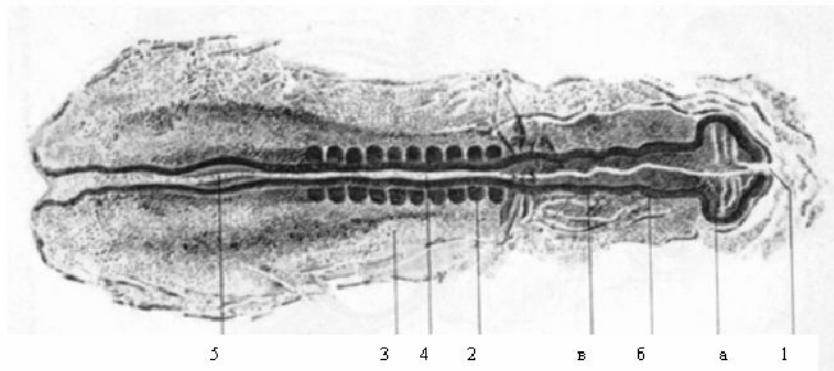


Рис. III.22. Закладка осевых органов у цыпленка (36–38 ч инкубации). Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – мозговой пузырек; а – передний, б – средний, в – задний; 2 – сомиты; 3 – мезодерма; 4 – незамкнутая нервная трубка; 5 – остаток первичной полоски

Нервная трубка в передней части образовала расширения в виде мозговых пузирей. *Передний мозговой пузирь* даёт боковые выпячивания и является зачатком конечного и промежуточного мозга. На конце переднего мозгового пузиря сохраняется ещё отверстие нервной трубки – *невропор*. Далее следует *средний мозговой пузирь*, соответствующий будущему среднему мозгу. Задний пузирь представляет собой *зачаток мозжечка и продолговатого мозга*. Далее незамкнутая нервная трубка образует зачаток *спинного мозга*. По бокам от спинного мозга выделяются *сомиты* (зародыш на препарате, представленном на рисунке III.22, имеет 10 пар сомитов). На заднем конце нервная трубка переходит в остатки *первой полоски*, сглаживающиеся по мере роста зародыша.

Препаратор «Поперечный разрез зародыша курицы на стадии образования нервной трубы, сомитов и хорды» (рис. III.23)



Рис. III. 23. Зародыш курицы на стадии образования нервной трубы, сомитов и хорды. Окраска гематоксилином-эозином. Малое увеличение: 1 – эктодерма; 2 – нервная трубка; 3 – сомит; 4 – хорда; 5 – целломическая полость

На препарате мы видим поперечный разрез зародыша цыпленка на более поздней, чем предыдущая, стадии развития. Ориентироваться препарат надо нервной трубкой вверху. При малом увеличении можно различить: многослойную эктодерму, покрывающую зародыш, под ней – уже замкнутую нервную трубку, по бокам которой лежат участки мезодермы – сомиты, ниже – хорду, ещё ниже – слой энтодермы. От сомитов в обе стороны расходятся листки спланхнотома – закладка выстилки брюшной полости.

Задание 2. Зарисовать и выделить на рисунке перечисленные части зародыша.

Препаратор «Тулowiщная складка. Образование амниона у цыпленка» (рис. III.24)

Препаратор представляет собой поперечный срез зародыша цыпленка на ещё более поздней, чем предыдущая, стадии развития (48–54 ч), где видно начало обособления тела зародыша от желтка. Интенсивно растущие нервные валики, расположенные в передней части головного отростка, приподнимаются над осьтальной бластодермой, а под ними образуется складка из внеза-

родышевых эктодермы и частично мезодермы. Эта складка распространяется от головного конца на боковые и хвостовую части зародыша, приподнимая его над желтком. Она называется *туловищной складкой*.

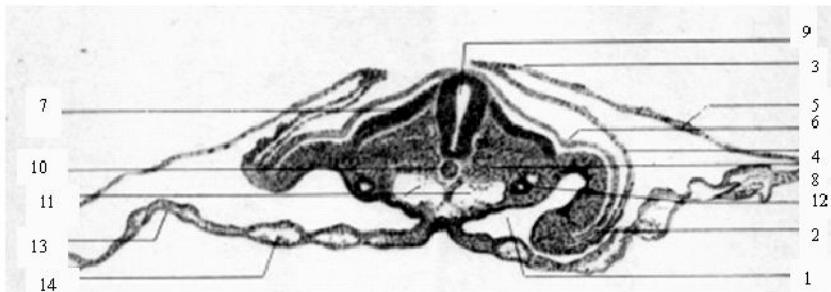


Рис. III.24. Закладка туловищной и амниотической складки у цыпленка. Окраска гематоксилином-эозином (48–54 ч развития). Малое увеличение: 1 – вторичная полость тела; 2 – туловищная складка; 3 – амниотическая складка; 4 – амниотическая оболочка; 5 – серозная оболочка; 6 – эктодерма; 7 – дерматом; 8 – миотом; 9 – нервная трубка; 10 – хорда; 11 – аорта (парная); 12 – проток первичной почки; 13 – энтодерма; 14 – кровеносные сосуды

Почти одновременно с туловищной складкой в головной части из такого же внезародышевого материала возникает пара других, растущих вверх и навстречу друг другу, *амниотических складок*, постепенно срастающихся над зародышем. Так образуется *амнион* – первое вместилище эмбриона, состоящее из ближайшей к нему зародышевой оболочки. На препарате при малом увеличении можно различить: эктодерму, нервную трубку, хорду, сомиты, энтодерму, туловищную и амниотическую складки. В сомитах наступило разрыхление ткани и идет размножение клеток, дифференцируется мезенхима. Появились первые кровеносные сосуды в виде ограниченных тонкой стенкой пространств в мезенхиме, содержащих изолированные, свободно лежащие в них первичные кровяные клетки.

Задание 3. Рассмотреть на малом увеличении все части зародыша. Зарисовать и обозначить перечисленные части.

Препарат «Развитие костистой рыбы. Зародыш форели»
(рис. III.25)

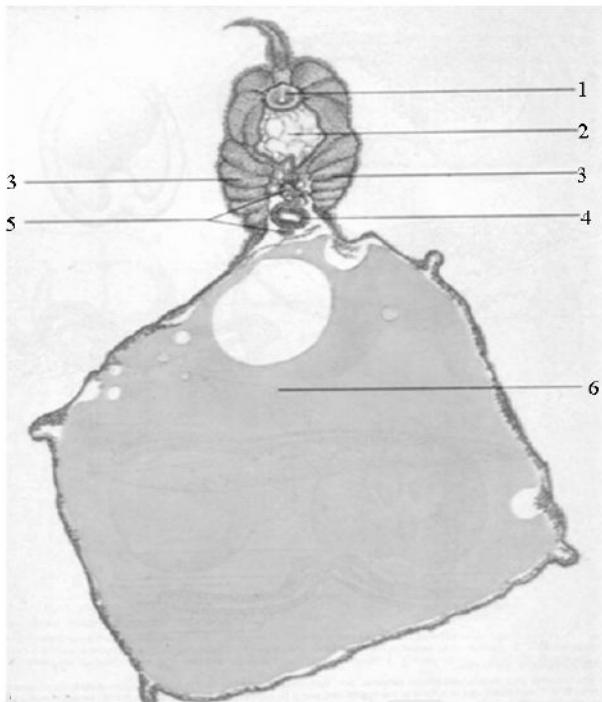


Рис. III.25. Поперечный разрез зародыша форели. Окраска гематоксилином-микрофуксином. Малое увеличение: 1 – нервная трубка; 2 – хорда; 3 – миомеры; 4 – кишечная трубка; 5 – кровеносные сосуды; 6 – желточный мешок

Препарат рассматривать и рисовать при малом увеличении. Ориентировать кверху спинным плавником, имеющим вид военной каски с острым гребнем. Срез проведен поперечно через зародыш рыбы на стадии закладки осевых органов. Желток икринки сохранен в виде полукруглого разрыхленного основания. Продвигаясь сверху вниз, можно различить закладку *спинного плавника, нервную трубку, хорду, кишечную трубку*. По обеим сторонам хорды располагаются *сомиты* (закладки тулowiщных

мышц – миомеры), ниже их лежит печень. В некоторых препаратах видны перерезанные крупные кровеносные сосуды.

Задание 4. Сделать схематический рисунок эмбриона и отметить перечисленные выше тканевые закладки.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 14
ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК

Препарат «Аллантоис цыпленка» (рис. III.26)

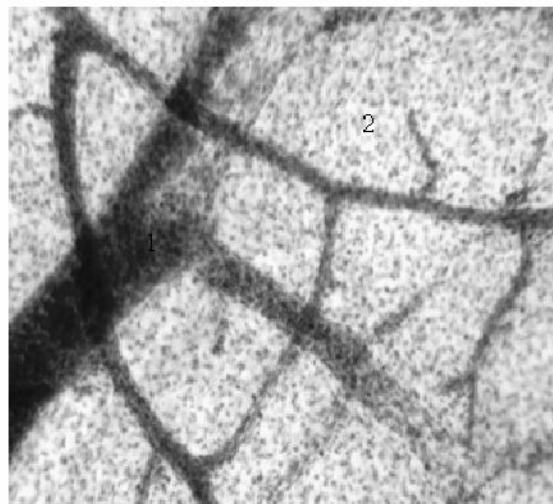


Рис. III.26. Аллантоис цыпленка. Окраска гематоксилин-эозин. Малое увеличение: в толще пленок соединительной ткани заложены многочисленные кровеносные сосуды: 1 – кровь; 2 – соединительная ткань

Аллантоис является одной из зародышевых оболочек и представляет собой пленку соединительной ткани с многочисленными кровеносными сосудами. При малом увеличении бросается в глаза разветвленная сеть сосудов разного диаметра, залегающих в разных плоскостях. В них содержатся красные кровяные клетки. Стенки тонких кровеносных сосудов построены из одного или немногих клеточных слоев, у более крупных сосудов они толще.

Задание 1. Рассмотреть и зарисовать при малом увеличении небольшой участок кровеносной сети. Обозначить кровеносные сосуды и соединительную ткань.

Препарат «Хорион человека» (рис. III.27)

Хорион – зародышевая оболочка, свойственная млекопитающим. На поверхности хориона образуются отростки – вторичные ворсинки, врастающие в стенку матки. Эта зона сильно утолщена, обильно снабжена кровеносными сосудами и называется плацентой. Данный препарат приготовлен из отрезанных ворсин хориона человека, напоминающих пальцеобразные выросты с большим количеством крови в них.

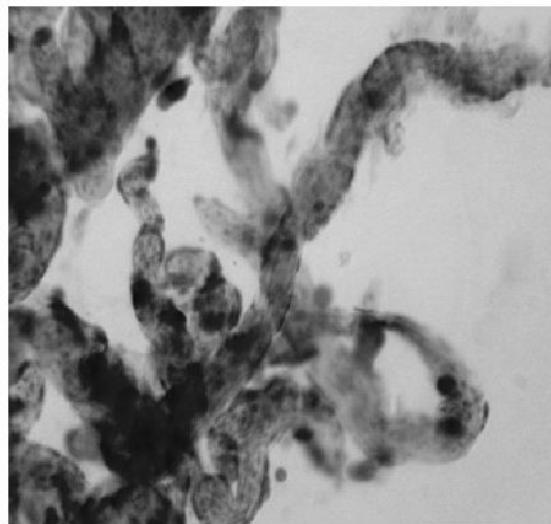


Рис. III.27. Ворсинки хориона млекопитающего. Окраска гематоксилином-эозином. Большое увеличение

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать 2–3 ворсинки. Обратить внимание на характер ветвления ворсинок

РАЗДЕЛ IV

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ

В результате эмбрионального развития организма возникает зародыш, в котором различают несколько зародышевых листков. Поверхностный, наружный листок, получил название **эктодермы**, из которой развиваются преимущественно эпителиальные ткани. Внутренний листок, получивший название **энтодерма**, образует кишечную трубку зародыша. На спинной стороне зародыша располагается нервная трубка, а под ней плотный тяж – хорда.

По сторонам от нервной трубки и хорды располагается средний зародышевый листок – **мезодерма**. Всё пространство между листками заполнено отростчатыми клетками, выселившимися из мезодермы. В процессе развития любого организма из зародышевых листков, в результате их дифференцировки, образуются различные ткани, из которых и строятся органы животных и человека. При дифференциации реализуется генетическая информация, заключенная в ДНК клеточного ядра. Различают несколько видов дифференциации:

1. *Оотипическая дифференциация*. Она постулирует, что уже в зиготе зачатки будущих материалов лежат в участках её цитоплазмы, в области серого (светлого) серпа, развивающейся хорды и мезодермы.

2. *Бластодермическая дифференциация*, характерная для равномерного деления телолецитальных яиц.

3. *Зачатковая дифференциация*, рассматривающая возникновение зачатков органов и тканей из трёх зародышевых листков.

4. *Тканевая дифференциация*: из её зачатков возникают и пополняются органы и ткани на протяжении всей жизни организма.

Приспособление клеток к условиям среды называется адаптацией. Дифференцировка и адаптация обусловливают между клетками и их популяциями качественно новые отношения и взаимосвязи. При этом в значительной мере возрастает значение целостности организма, его интеграции. Таким образом, каждая

стадия эмбриогенеза – это не просто увеличение числа клеток (blastомеров), а новое состояние целостности, т.е. *интеграции*.

Интеграция – это объединение клеточных популяций в более сложные функциональные системы – ткани и органы. Таким образом, морфофункциональные и генетические различия, возникшие в процессе филогенеза, позволили объединить клетки и неклеточные структуры в так называемые *гистологические ткани*.

Тканью называется исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и неклеточных структур, характеризующаяся общим строением, функцией и происхождением.

Исходя из общих морфологических, физиологических и генетических признаков принятая классификация тканей, согласно которой различают четыре основных типа тканей: *эпителиальные, соединительные, или опорно-трофические, мышечные и нервную ткани*.

Существуют и другие классификации. В их основу положено либо только происхождение тканей, либо эволюционный принцип, либо другие показатели.

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ, ИЛИ ПОГРАНИЧНЫЕ, ТКАНИ

Общая характеристика. Эпителиальные ткани являются пограничными тканями между организмом и внешней или внутренней средой. Эпителиальные ткани осуществляют связь организма с внешней средой. Они выполняют покровно-защитную и секреторную функции. Изучение различных видов эпителия показывает, что для всех эпителиальных клеток характерна полярность, т.е. определенное расположение всех составных частей, вследствие чего можно различать верхнюю (апикальную) и нижнюю (базальную) части клеток. Нижняя (базальная) часть клетки лежит на базальной мемbrane и часто снабжена различными отростками, обеспечивающими её более тесный контакт с подлежащей тканью. Ядро обычно расположено в базальной части; над ним находится аппарат Гольджи, в верхней же (апикальной) части в большинстве клеток находятся митохондрии. На свободной поверхности клетки, граничащей с просветом органа, часто наблюдаются различные специальные образования (кутикулы, реснички

и т.д.). Полярность эпителиальных клеток определяется тем, что их верхняя и нижняя части развиваются и функционируют в различных условиях: нижняя часть примыкает к базальной мембране, через которую в эпителий поступают питательные вещества, а верхняя часть эпителиальных клеток обращена либо во внешнюю среду, либо в просвет органа.

Эпителий расположен в кожном покрове, выстилает все слизистые оболочки внутренних органов, входит в состав серозных оболочек. Ему присущи функции всасывания, выделения, восприятия раздражения. Кроме того, большинство желёз внутренней секреции организма также построены из эпителиальных тканей. В развитии эпителиальных тканей принимают участие все зародышевые листки: эктодерма, энтодерма и мезодерма. Мезенхима не участвует в закладке эпителиальных тканей. Если орган или его слой являются производными наружного зародышевого листка, как, например, эпидермис кожи, то его эпителий развивается из эктодермы. Эпителий желудочно-кишечной трубки имеет энтодермальное происхождение, а мочевыделительной системы – мезодермальное. Все эпителии построены из эпителиальных клеток – *эпителиоцитов*. Прочно соединяясь друг с другом с помощью десмосом, поясков замыкания, поясков склеивания, эпителиоциты образуют клеточный пласт, функционирующий и регенерирующий как одно целое. Обычно эпителиальные пласти расположены на базальной мемbrane, которая, в свою очередь, лежит на рыхлой соединительной ткани, питающей эпителий.

Классификация. В организме животных эпителиальная ткань получила широкое распространение. В зависимости от места расположения и выполняемой функции различают два типа эпителиев: покровные и железистые. Покровные эпителии по строению и функции весьма разнообразны.

Существует множество классификаций эпителиев. В основу наиболее распространенной классификации покровных эпителиев положена форма клеток и количество слоев в эпителиальном пласте, поэтому она названа *морфологической*. Согласно этой классификации, все эпителии делят на две большие группы: однослойные (простые) и многослойные. В однослойных эпителиях все их клетки своей нижней (базальной) частью прикрепляются к подлежащей базальной мембране. Базальная мембрана четко раз-

граничивает эпителий и подлежащую соединительную ткань, через неё проникает в эпителий тканевая жидкость, несущая питательные вещества. Она имеет волокнистую структуру, представляет собой продукт совместной деятельности обеих тканей и всегда расположена на их границе.

Верхние полюса клеток в таком эпителии граничат с внешней или внутренней средой и называются апикальными. В многослойных эпителиях только нижние (базальные) клетки лежат на базальной мемbrane. Все остальные эпителиоциты не контактируют с базальной мембраной и только опосредованно сообщаются с подлежащими тканями. В состав многослойного эпителия входят различные по морфологии клетки – цилиндрические, шиповатые, плоские и т.д., в связи с чем, он получил название *полиморфного*.

Однослоиный эпителий может быть *однорядным* и *многорядным*. У однорядного эпителия все клетки имеют одинаковую форму: кубическую, цилиндрическую (призматическую) или плоскую; лежат они в один ряд и их ядра расположены на одном уровне. У многорядного эпителия клетки различной формы, ядра их лежат на разном (по отношению к базальной мембране) уровне и образуют несколько рядов.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 15 *ОДНОСЛОЙНЫЕ ЭПИТЕЛИИ*

Препарат «Мезотелий сальника собаки (кошки, кролика). Плоскостной препарат» (рис. IV.1)

Сальник представляет собой пленку (не гистологический срез), основу которой составляет соединительная ткань, покрытая с обеих сторон мезотелием. В зависимости от установки фокуса будет виден эпителий то одной стороны сальника, то другой. Пленка сальника не сплошная, она состоит из сетеобразно переплетенных перекладин, между которыми имеются отверстия. Рассматривая препарат при малом увеличении, можно заметить тонкие линии черного или бурого цвета, обрисовывающие на поверхности сальника контуры различной формы. Это клеточные границы мезотелия, очерченные

азотнокислым серебром. Часто границы обозначаются неравномерно, поэтому надо выбрать на малом увеличении участки с хорошо импрегнированными границами клеток.

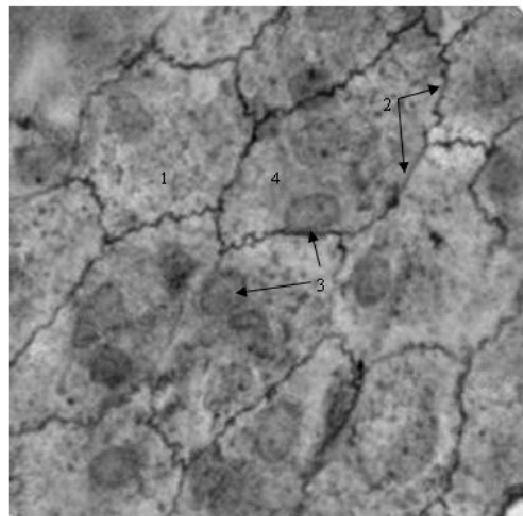


Рис. IV.1. Мезотелий сальника собаки. Плоскостной препарат. Импрегнация азотнокислым серебром с подкраской гематоксилином. Большое увеличение: 1 – многоугольные клетки сальника; 2 – извилистые границы клеток; 3 – ядра клеток; 4 – двухядерная клетка

При большом увеличении (рис. IV.1) видны многоугольные клетки мезотелия с границами извилистой формы, образующие характерный для эпителиальной ткани клеточный пласт. В каждой клетке эпителия можно различить ядро округлой или овальной формы. Встречаются также и двухъядерные клетки, образующиеся в результате амитотического деления ядер. Иногда, кажется, что ядра эпителия лежат на границе пересечения клеток, это объясняется, чаще всего, толщиной взятой для исследования пленки, либо проявлением на препарате соединительнотканых клеток подлежащей ткани.

Задание 1. Рассмотреть под малым увеличением строение однослойного плоского эпителия. Поставив в центр поля зрения

выбранный участок, нужно зарисовать его при сильном увеличении, отметить границы клеток, их ядра. Обратить внимание на формирование эпителием сплошного пласта клеток образующего покровную поверхность.

Препаратор «Высокий призматический и кубический эпителии. Почки кролика» (рис. IV.2)

При малом увеличении можно различить перерезанные в различных направлениях канальцы почек, которые на препарате имеют вид кружков или овалов. Между канальцами видны проплойки соединительной ткани и кровеносные сосуды. Это основа, строма почки.

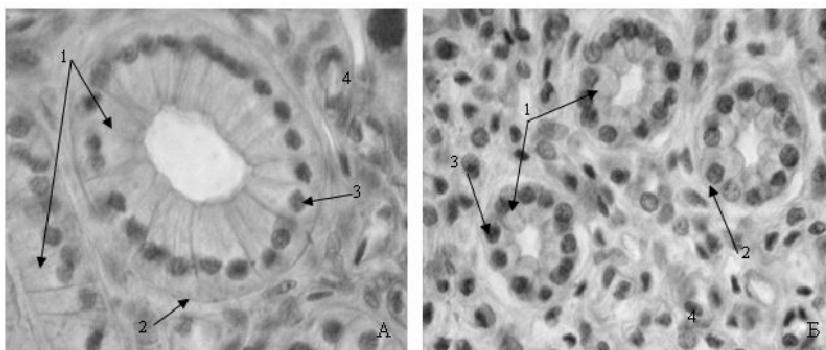


Рис. IV.2. Почка кролика: А – высокий призматический эпителий канальца почки; Б – кубический эпителий канальца почки, окраска гематоксилином-эозином, большое увеличение: 1 – клетки эпителия (А – высокие призматические, Б – кубические); 2 – базальная мембрана; 3 – ядра эпителиальных клеток; 4 – соединительнотканная строма

При малом увеличении нужно отыскать поперечные срезы почечных канальцев – округлых или овальных образований, выстланных однослойным эпителием. Эпителий канальцев может быть различной высоты – кубический (низкий призматический) или призматический (высокий призматический, см. рис. IV.2). Под эпителием находится рыхлая соединительная ткань, богатая кровеносными сосудами. Надо выбрать канальцы, выстланные

однослоистым высоким призматическим и кубическим эпителиями с хорошо выраженным границами клеток. Ядра клеток кубического эпителия круглые, расположены приблизительно в центре клеток. В призматическом эпителии ядра располагаются в базальном отделе клеток. Базальные отделы эпителиальных клеток обращены к соединительной ткани и располагаются на базальной мембране. Апикальные отделы клеток обращены в просвет канальца. В подстилающей эпителий рыхлой соединительной ткани видны ядра соединительнотканых клеток, межклеточное вещество, кровеносные капилляры. Физиологическая и reparативная регенерация рассмотренных эпителиев происходит за счёт митотического деления их клеток. Эти эпителии развиваются из нефротома и относятся к эпителиям нефроремального типа.

Задание 2. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать 2–3 канальца с характерным высоким призматическим эпителием. Обозначить границы клеток, положение ядер, базальную мембрану, соединительную ткань.

Задание 3. Рассмотреть и зарисовать кубический (низкий призматический) эпителий почки.

Препарат «Антенальная (зеленая) железа речного рака. Однослоистый железистый эпителий» (рис. IV.3)

Препарат демонстрирует однослоистый (железистый) кубический эпителий. Антенальная железа – парный орган выделения, лежащий в основании второй пары антенн речного рака. Секретирующая часть антенальной железы построена по типу мешочка, разделённого на множество камер, стенки которых выстланы однослоистым кубическим железистым эпителием, сидящем на тонкой базальной мембране.

Железа сильно разветвлена и не имеет определённой формы (рис. IV.3). Один из участков стенки следует рассмотреть при большом увеличении. Железистый эпителий состоит из одного слоя клеток. В её основе лежит бесструктурная мембрана, на которой покоятся довольно крупные одноядерные клетки. Апи-

кальные их поверхности обращены в просвет камеры, у одних они отчетливо контурированы, у других имеют вид вздутий или выростов, содержащих светло-розовые капли, от третьих отделились в просвет камеры более крупные, отчетливо обозначенные капли секрета. Такой тип секреции называется апокриновым.

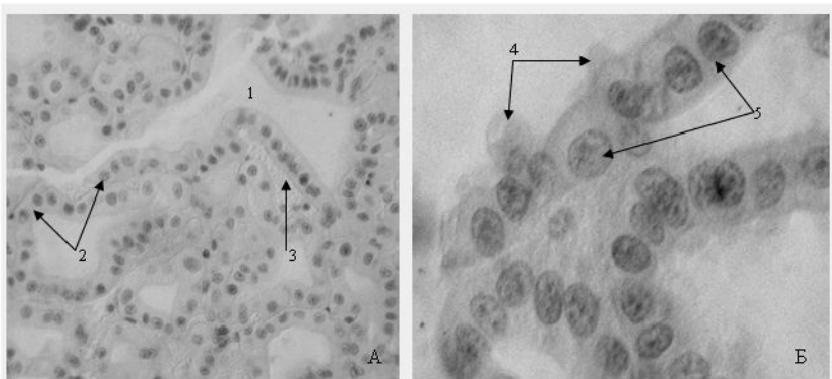


Рис. IV.3. Антенальная железа рака. Окраска гематоксилин-эозином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – камера железы, выстланная кубическим эпителием; 2 – кубический эпителий; 3 – базальная мембрана; 4 – формирующиеся пузырьки секрета; 5 – не секрецирующие клетки кубической формы с крупными ядрами

При малом увеличении микроскопа можно увидеть, что одни из клеток выделяют секрет и на своей апикальной поверхности несут пузыревидные вздутия, другие не секретируют. Не секрецирующие клетки на срезах представляют собой почти правильные квадраты. Цитоплазма клеток розовая, мелкозернистая. Ядра крупные, круглые с одним, реже двумя ядрышками.

Задание 4. Рассмотреть и зарисовать однослойный кубический эпителий. Под большим увеличением зарисовать секрецирующие и не секрецирующие клетки кубического эпителия, ядра клеток и пузырьки формирующегося секрета.

Препарат «Эпителий тонкой кишки аксолотля. Кутикулярная щёточная каёмка» (рис. IV.4)

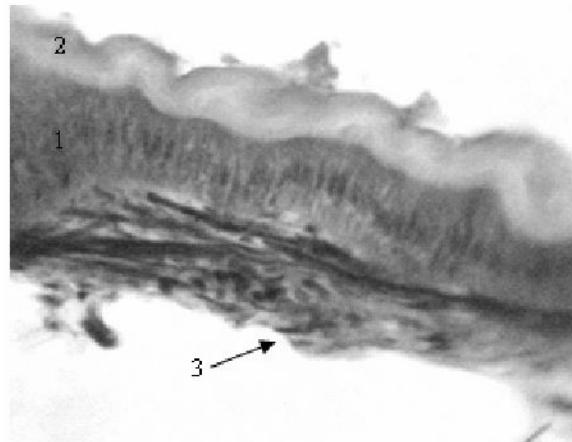


Рис. IV.4. Эпителий тонкой кишки аксолотля. Окраска железным гематоксилином. Малое увеличение: 1 – эпителиальный пласт; 2 – кутикула на поверхности эпителия; 3 – соединительная ткань

Просвет кишечника аксолотля выстлан однослойным призматическим эпителием, отделённым от подлежащей соединительной ткани тонкой базальной мембраной. На поперечном срезе тонкой кишки аксолотля при малом увеличении надо найти участок эпителиальной выстилки кишечника, состоящий преимущественно из высоких призматических клеток. Если рассмотреть строение эпителия при большом увеличении, то можно увидеть, что эпителий кишечника состоит из высоких призматических (цилиндрических) клеток, на поверхности которых имеется кутикула – щёточная каёмка. Кутикула построена из отдельных вертикально ориентированных кутикулярных палочек, в промежутки которых проникают тонкие цитоплазматические отростки, что обуславливает исчерченность рисунка на препарате. При различном физиологическом состоянии организма исчерченность выступает в большей или меньшей степени. Во время энергичного всасывания пищевых веществ из полости кишечника кутикула весьма проницаема и исчерченность выступает наиболее ярко.

В спокойном режиме, при уменьшении нагрузки проницаемость кутикулы уменьшается, и она выглядит гомогенной.

Задание 5. Рассмотреть и зарисовать эпителий тонкой кишки аксолотля в том состоянии, при котором проведена фиксация материала. Обозначить высокий призматический эпителий, щёточную каёмку, базальную мембрану, соединительнотканную выстилку кишечника.

Препаратор «Однослоиный призматический железистый эпителий кишки аксолотля» (рис. IV.5)

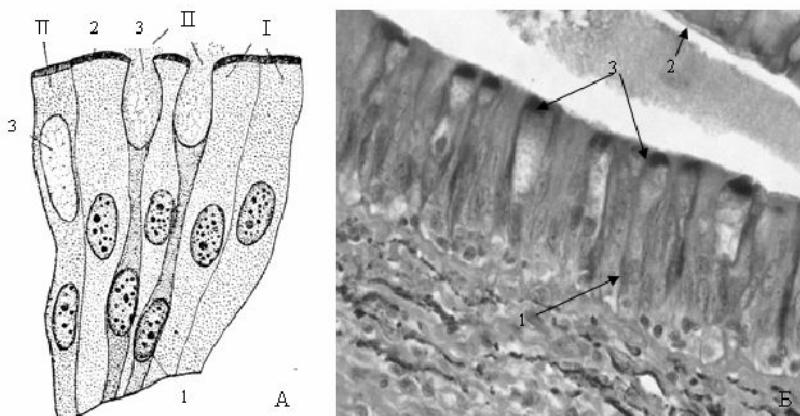


Рис. IV.5. Однослоиный призматический кишечный эпителий. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: А – бокаловидные железистые клетки в эпителии кишки аксолотля (схема); I – клетки эпителия, II – клетка, находящаяся в стадии образования секрета, III – бокаловидные клетки, выделяющие секрет; Б – эпителий кишки аксолотля: 1 – ядра бокаловидных клеток, 2 – кутикула; 3 – секрет

Эпителий с соединительной тканью образует в кишечнике множество выпячиваний в просвет кишечника – кишечных ворсинок. На данном препарате рассматривать следует эпителий, покрывающий кишечные ворсинки; он состоит из клеток двух типов: одни из них покрыты кутикулярной щёточной каёмкой и выполняют функцию всасывания пищевых веществ из просвета

кишечника, другие выделяют слизистый секрет. При малом увеличении надо найти эпителиальную выстилку кишечника и рассмотреть её при большом увеличении.

Слизистые клетки лежат в эпителии поодиночке и представляют собой одноклеточные железы; так как эти железы расположены в эпителиальном пласте и не выходят за его пределы, их называют эндоэпителиальными. Вследствие накопления секрета наружная часть клетки раздувается, и клетка принимает вид бокала с расширенной вершиной и сравнительно тонкой ножкой, в которой лежит ядро. Поэтому эти клетки и называются бокаловидными. Секрет прорывает верхнюю поверхность клетки и изливается наружу, на поверхность эпителия. После выделения секрета клетка спадается, но вскоре полностью восстанавливается и снова принимает призматическую форму. Слизистые клетки после выделения секрета можно различить благодаря тому, что они несколько тоньше остальных эпителиальных клеток.

В бокаловидных клетках секреция не связана с потерей вещества клеточного тела. В клетку поступают питательные вещества, затем происходит образование, накапливание и выделение секрета, после чего секреторный цикл начинается снова.

Такой тип секреции, при котором цитоплазма клетки не trattится на образование секрета и не дегенерирует, называется мекрокриновым.

Задание 6. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать участок эпителия, в котором встречаются слизистые клетки аксолотля различных стадий их жизнедеятельности.

Препарат «Многорядный однослойный призматический мерцательный эпителий кишечника беззубки» (рис. IV.6)

При малом увеличении найти край препарата, выстланный высокими призматическими клетками, окрашенными в голубово-серый или чёрный цвет. Просматривать эпителий следует при большом увеличении. При первом взгляде на многорядный эпителий он напоминает многослойный, так как его интенсивно окрашенные ядра располагаются на разном уровне по отношению

к базальной мембране. На самом же деле – это однослойный эпителий, поскольку все его клетки своими базальными сторонами опираются на базальную мембрану. Расположение ядер в несколько рядов объясняется тем, что клетки, входящие в состав этого эпителия имеют различную форму и величину, но составляют единый эпителиальный пласт. Такого типа эпителий называется однослойным многорядным.

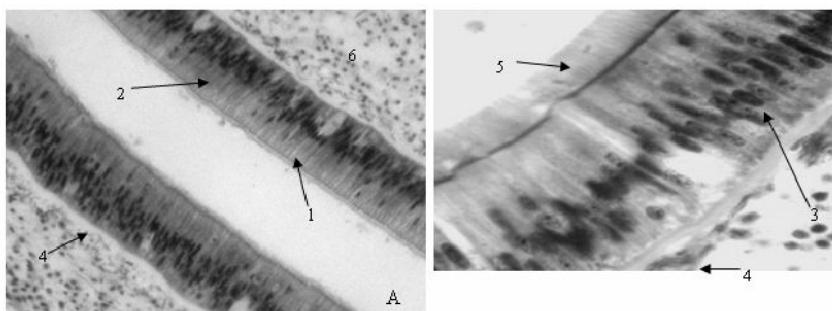


Рис. IV.6. Однослойный многорядный призматический мерцательный эпителий кишечника беззубки. Окраска железным гематоксилином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение: 1 – эпителиальные пласти; 2 – клетки высокого призматического эпителия; 3 – ядра клеток эпителия, расположенные в несколько рядов; 4 – базальная мембрана; 5 – реснички; 6 – соединительная ткань

Свободная поверхность многорядного эпителия, граничащая с просветом кишечника, выстлана тесно прилегающими друг к другу призматическими мерцательными клетками. Широкие сверху, они сильно сужаются книзу и прикрепляются к базальной мембране тонкой ножкой. Апикальные отделы клеток покрыты тесно расположенными тончайшими ресничками, которые образуют сплошной слой на поверхности эпителиальной выстилки кишки. Реснички отходят от базальных зёрен, лежащих в цитоплазме клеток (рис. IV.6).

Между мерцательными клетками лежат отдельные бокаловидные слизистые клетки. Расширенные сверху, они сильно суживаются книзу. Верхняя их часть, расширенная (бокаловидная), обычно заполнена мелкоячеистым слизистым секретом, который

выводится на поверхность мерцательного эпителия. Слизистые клетки лишены ресничек. Ближе к базальному концу клеток в несколько рядов располагаются овальные ядра, в которых содержится хроматин и ядрышки.

Задание 7. Рассмотреть и зарисовать многорядный призматический эпителий. Обозначить мерцательные клетки, реснички, базальные зерна, секрет, ядро клетки, базальную мембрану.

Препаратор «Мерцательный эпителий. Жабры моллюска (беззубка, ампулярия)» (рис. IV.7)

Жабры моллюска покрыты однослойным реснитчатым эпителием. На препарате (рис. IV.7) высокие цилиндрические эпителиальные клетки расположены на базальной мемbrane в один слой, смыкаются друг с другом и образуют сплошной пласт.

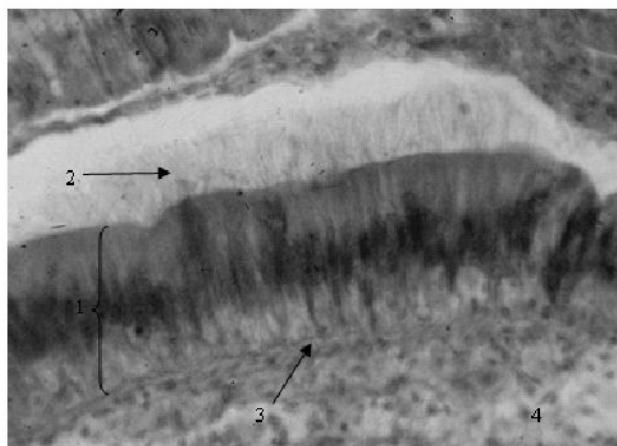


Рис. IV.7. Жабры моллюска. Окраска гематоксилином-эозином. Большое увеличение: 1 – эпителиальный пласт – высокий призматический (цилиндрический) эпителий; 2 – реснички эпителиальных клеток; 3 – базальная мембрана; 4 – соединительная ткань

Овальные ядра с зернистым хроматином и ядрышком находятся в нижней половине клеток (т.е. ближе к базальной мембране).

не); в разных местах они лежат на различном уровне, вследствие чего образуется как бы несколько рядов.

Свободная поверхность клеток, обращенная в мантийную полость, покрыта тесно расположеннымми ресничками. Каждая ресничка прикрепляется к базальному зерну, лежащему недалеко от поверхности клетки и служащему для укрепления реснички в цитоплазме. Базальные зёрна лежат достаточно близко одно от другого и при большом увеличении кажутся одной сплошной линией, расположенной у свободной поверхности клеток.

В живом организме реснички прогоняют воду с содержащимися в ней веществами в одном направлении – ко рту моллюска.

Задание 8. Рассмотреть и зарисовать мерцательный эпителий жабр моллюска, которым выстланы их ротовые полости и мантия. Одни клетки содержат большое число длинных тонких ресничек, другие имеют всего 2–3 крупные толстые реснички. Обозначить клетки, их ядра, базальную мембрану, реснички. Обозначить многорядность эпителия.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 16 **Многослойный эпителий**

Препарат «Многослойный плоский слабо ороговевающий эпителий. Роговица глаза коровы» (рис. IV.8)

Необходимо обратить внимание на различное строение клеток в разных слоях эпителия – вертикальный анизоморфизм. Граница эпителия с соединительной тканью представляет ровную линию – признак, характерный для слабо ороговевающих эпителиев. Эпителиальный пласт отделён от соединительной ткани базальной мембранный, на которой в один слой расположены клетки призматической формы с закругленными апикальными концами и ядрами, лежащими ближе к апикальному концу. Эти клетки, образуют базальный слой. Выше в несколько рядов располагаются клетки разнообразной полигональной и отростчатой формы с центрально лежащими ядрами. Они образуют слой шиповатых клеток. Оба слоя объединяются в общий ростковый слой.

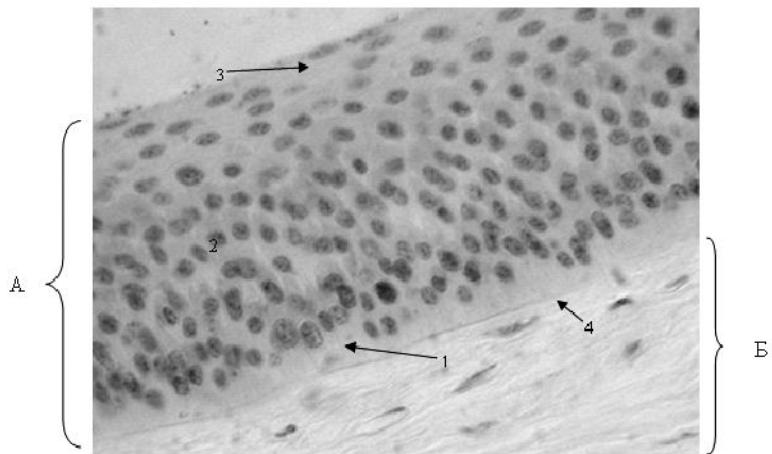


Рис. IV.8. Многослойный плоский эпителий роговицы глаза. Окраска гематоксилином-эозином. Большое увеличение: А – эпителий; Б – собственно вещество роговицы; 1 – слой клеток, лежащих на базальной мембране; 2 – слой шиповатых клеток; 3 – поверхностный слой уплощенных клеток; 4 – базальная мембрана

Митозы клеток этого слоя свидетельствуют об их способности к регенерации. По мере деления клетки отодвигаются от соединительной ткани, в результате чего ухудшаются условия их питания, они перестают размножаться, уплощаются, их ядра принимают овальную форму, затем сморщиваются, уплотняются. В цитоплазме накапливается волокнистый скелетный белок – кератин (роговое вещество). Клетки этого слоя превращаются в роговые чешуйки, формируют тонкий поверхностный слой и постепенно слущиваются. В подстилающей эпителий соединительной ткани видны ядра соединительнотканых клеток и межклеточное вещество. Физиологическая и репаративная регенерация обеспечивается клетками росткового слоя. Развивается эпителий из эктодермы и относится к группе эпидермальных эпителиев.

Задание 1. При малом увеличении надо выбрать участок эпителия, в котором отчетливо видны клеточные слои и границы клеток, изучить его, зарисовать при большом увеличении и обозначить все слои эпителиальных клеток.

Препарат «Многослойный плоский эпителий. Кожа лягушки» (рис. IV.9)

При малом увеличении следует найти эпидермис кожи. Эпидермис состоит из 5–8 рядов клеток. Непосредственно к базальной мембране примыкают крупные клетки с большим овальным ядром. Это так называемые базальные клетки. Следующие ряды клеток уже не имеют такого правильного расположения, и постепенно уплощаются. Соответственно уплощаются и ядра клеток. Все эти ряды клеток образуют ростковый слой, клетки которого способны к размножению. Над ростковым слоем расположен роговой, состоящий из одного ряда ороговевших клеток. Плоские, с узкими, длинными светлыми ядрами, находящимися в стадии дегенерации, клетки рогового слоя, плотно прилегают друг к другу так, что не видно границ между ними. Наружный слой их ороговевает наиболее сильно и образует тонкую кутикулу (рис. IV.9).

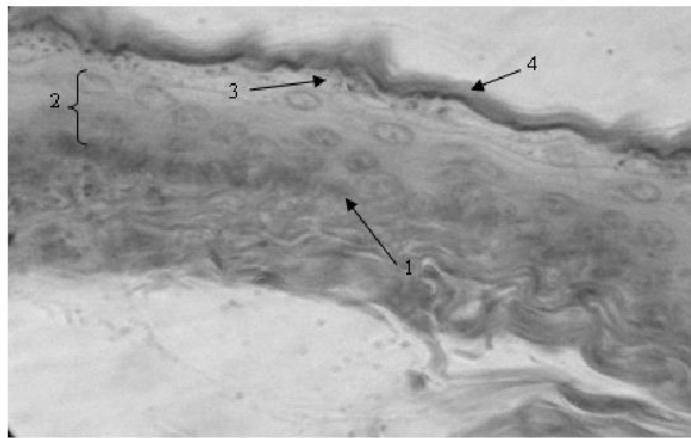


Рис. IV.9. Многослойный плоский эпителий кожи лягушки. Окраска гематоксилином-эозином. Большое увеличение: 1 – слой эпителиальных клеток, лежащих на базальной мемbrane; 2 – слой уплощающихся клеток (ростковый слой); 3 – роговой слой; 4 – кутикула

Многослойный эпителий кожи лягушки, как и других земноводных, ороговевает значительно слабее, чем эпидермис млекопитающих.

питающих. Это объясняется тем, что земноводные обитают в двух средах – водной и наземной, и, кроме того, у них большую защитную роль выполняет слизь, вырабатываемая специальными железами и покрывающая всю поверхность кожи.

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать многослойный плоский эпителий кожи лягушки. Обозначить все слои эпителиальных клеток, кутикулу, соединительную ткань.

Препарат «Многослойный плоский, ороговевающий эпителий. Кожа пальца млекопитающего» (рис. IV.10)

При малом увеличении рассматривают поперечный срез кожи пальца человека (рис. IV.10А). Основу кожи составляет соединительнотканная дерма, которую на препарате легко отличить по большому количеству коллагеновых волокон. Дерму покрывает слой эпителия, который в коже носит название эпидермиса. При большом увеличении (рис. IV.10Б) ясно видно, что эпидермис представляет собой сплошной пласт клеток. От подлежащей соединительной ткани эпидермис отделён тонкой базальной мембраной, на препарате обычно плохо различимой. Она разграничивает эпителий и соединительную ткань. Соединительная ткань вдаётся в эпителий коническими сосочками, образующими сосочка́вый слой дермы, непосредственно прилегающий к эпителию. Между сосочками расположены эпителиальные гребешки и выступы различной формы, внедряющиеся в соединительную ткань.

В эпидермисе хорошо различается ряд слоев, составленных из клеток, находящихся на различных этапах ороговения. Непосредственно над соединительной тканью, начинается ростковый слой, состоящий из 10–15 рядов клеток. За ним следует зернистый слой из 2–3 рядов клеток, затем тонкий блестящий и, наконец, толстый роговой слой. В основании росткового слоя лежит один ряд высоких призматических клеток, непосредственно прилегающих к базальной мембране. Этот ряд обычно выделяют под названием базального слоя. Клетки базального слоя активно делятся и служат основным источником пополнения слущивающихся ороговевших клеток эпидермиса.

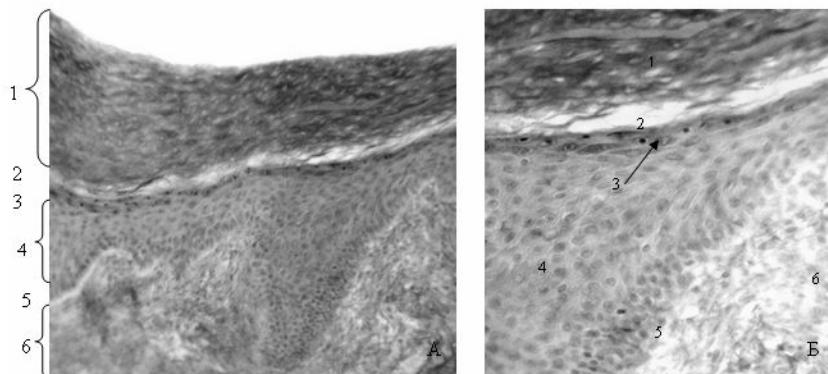


Рис. IV.10. Многослойный эпителий кожи пальца человека. Окраска квасцовым гематоксилином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение: 1 – роговой слой; 2 – блестящий слой; 3 – зернистый слой; 4 – шиповатые клетки росткового слоя; 5 – призматические клетки росткового слоя; 6 – соединительная ткань

Форма клеток росткового слоя изменяется по направлению от базальной мембраны к роговому слою, они постепенно уплощаются. В ростковом слое клетки не прилегают непосредственно друг к другу, между ними остаются промежутки, так называемые клеточные щели. В эпидермисе, как и в других видах эпителиальной ткани, нет кровеносных сосудов. Из соединительной ткани, в сосочковом слое которой имеется множество капилляров, в эпидермис через базальную мембрану проникает тканевая жидкость, содержащая питательные вещества. Она поступает в межклеточные щели и омывает все клетки. По этим же щелям удаляются и продукты обмена.

Если искусственно отделить клетки росткового слоя друг от друга, то их поверхность окажется покрытой мелкими шипиками, представляющими собой не что иное, как разорванные межклеточные мостики, поэтому клетки росткового слоя часто называют шиповатыми.

Над ростковым слоем расположен зернистый слой, в клетках которого явственно видны первые признаки дегенерации и ороговения. Клетки уплощаются, хроматин в ядрах собирается

в глыбки, располагающиеся у оболочки ядра. В цитоплазме находится большое количество зёрен кератогиалина.

В блестящем слое клетки различить трудно, границ между ними обычно не видно, ядра плоские и плохо окрашиваются. Цитоплазма заполнена блестящим веществом элеидином. На разрезе рогового слоя видны линии, идущие параллельно поверхности эпидермиса. Они обусловлены тем, что составляющие роговой слой чешуйки, каждая из которых образовалась из отдельной клетки, лежат более или менее правильными рядами. На поверхности эпидермиса чешуйки слущиваются, но толщина рогового слоя от этого не изменяется, так как процесс ороговения охватывает всё новые и новые клеточные ряды, а убыль этих рядов восполняется за счёт деления клеток базального слоя.

Задание 3. Рассмотреть при большом увеличении все эпителиальные слои кожи человека. Зарисовать небольшой участок препарата со всеми слоями эпителия. Обозначить эти слои.

Препарат «Переходный эпителий. Мочевой пузырь кролика» (рис. IV.11)

Этот вид эпителиев (переходный) типичен для мочеотводящих органов – лоханок почек, мочеточников, мочевого пузыря, стенки которых подвержены значительному растяжению при заполнении мочой.

Препаратор представляет собой поперечный разрез стенки мочевого пузыря. Стенка мочевого пузыря состоит из мышечных волокон, идущих в разных направлениях и прослоенных соединительной тканью. Изнутри она выстлана многослойным эпителием. В нём различают несколько слоев клеток – базальный, промежуточный, поверхностный. В зависимости от наполнения мочевого пузыря, эпителиальный пласт находится в растянутом или сокращенном состоянии. Эта особенность переходного эпителия связана с возможностью изменения конфигурации и расположения образующих его клеток. Эпителиальный слой мочевого пузыря в спавшемся состоянии имеет вид ряда выступающих складок, в глубине которых переходный эпителий находится в сокращённом состоянии; на поверхности складок слизистой обо-

лочки переходный эпителий растянут. При малом увеличении необходимо отыскать хорошо выраженную складку и рассмотреть её под большим увеличением. Основа ее образована выростом соединительной ткани, в котором располагается кровеносный сосуд.

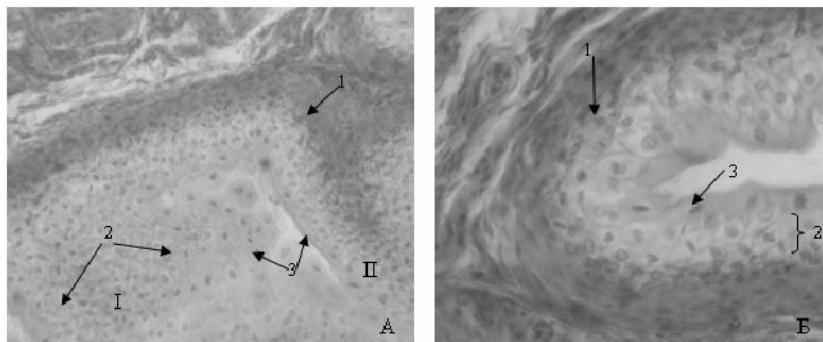


Рис. IV.11. Переходный эпителий мочевого пузыря кролика. Окраска гематоксилином-эозином: А – малое увеличение складки слизистой мочевого пузыря; Б – большое увеличение; I – эпителий в сокращённом состоянии в глубине складки; II – растянутый эпителий на вершине складки; 1 – базальный слой; 2 – промежуточный слой; 3 – поверхностный слой эпителиального пласта

Эпителиальный пласт ограничен от подстилающей его соединительной ткани слабо выраженной базальной мембраной, образующей с ним почти ровную границу. Базальный слой эпителиального пласта образован мелкими округлыми (тёмными) клетками. В промежуточном слое располагаются клетки различной полигональной формы, более крупные, чем в базальном слое. Поверхностный слой состоит из очень крупных клеток, имеющих куполообразную или уплощенную форму, не связанных с базальной мембраной. Из-за неопределенной и многообразной формы клеток этот эпителий называется *переходным*. Источником физиологической и репаративной регенерации этого эпителия служат стволовые клетки, находящиеся в базальном (зачатковом) слое. Переходный эпителий развивается из эктодермы и представляет собой специализированный вид эпидермального эпителия.

Задание 4. Обратить внимание на изменчивый характер эпителия. Зарисовать его в сжатом и растянутом состоянии. Обозначить.

Соединительные ткани, или ткани внутренней среды Общая характеристика. Трофическая, механическая и защитная функции соединительных тканей

Прежде всего, следует сказать, что переход к изучению соединительных тканей возможен только при условии понимания общей характеристики тканей внутренней среды. Большая и многообразная группа тканей внутренней среды объединяет такие ткани, как собственно соединительную, мышечную, хрящевую и костную. В эту же группу включают кровь и лимфу. Это широко распространенные в животном организме ткани с сильно развитой в межклеточном веществе системой волокон, благодаря чему эти ткани выполняют разносторонние механические, опорные, трофические и защитные функции. По выполняемым функциям все соединительные ткани можно разделить на две большие группы: трофические и опорные.

В состав соединительных тканей входят, казалось бы, совершенно непохожие друг на друга формации, такие как кровь, мышцы, хрящ и кость. Тем не менее, общим между всеми этими видами тканей является то, что все они происходят и развиваются из мезенхимы, т.е. общей зародышевой ткани, которая выделяется из плотной мезодермальной закладки. Мезенхима состоит из клеток, отростки которых плотно соединяются друг с другом, обусловливая этим её сетевидное строение. Сетевидным строением мезенхимы определяется общая характерная особенность всех тканей внутренней среды – расположение клеток, при котором никогда не образуется сплошного пласта. Вторая особенность этих тканей – большое количество в них промежуточного вещества.

В зависимости от количественного соотношения между компонентами межклеточного вещества (волокнами и основным веществом) и в соответствии с типом волокон различают три вида соединительных тканей: 1) рыхлую соединительную ткань, для которой характерно преобладание основного вещества над коллагеновыми и эластическими волокнами; 2) плотную соединительную ткань, в которой выражено преобладание волокон над основным веществом, и 3) ретикулярную ткань, содержащую в своем составе специальные ретикулярные волокна. Основными клетками, создающими вещества, необходимые для построения

волокон в рыхлой и плотной соединительной ткани, являются фибробласты, в ретикулярной ткани – ретикулярные клетки. Рыхлая соединительная ткань отличается особенно большим разнообразием клеточного состава.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 18 **МЕЗЕНХИМА. РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ**

Препаратор «Мезенхима. Зародыш курицы» (рис. IV.12)

Препаратор представляет собой эмбрион, у которого уже имеется целый ряд органных закладок: при малом увеличении легко заметить разницу между компактными закладками и рыхлой тканью – мезенхимой (эмбриональной соединительной тканью), заполняющей промежутки между зачатками органов.

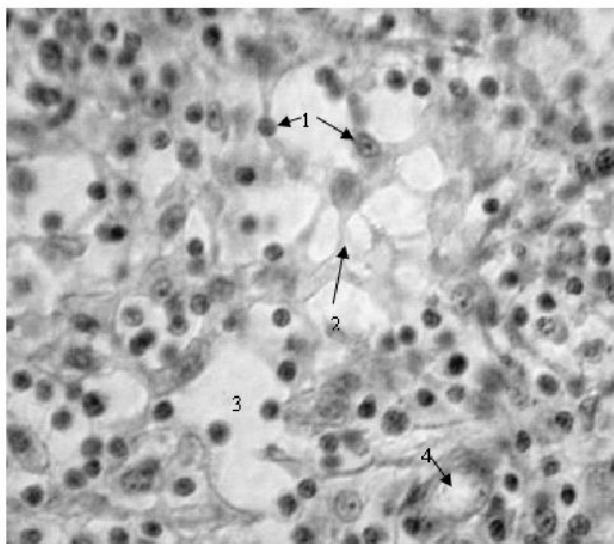


Рис. IV.12. Мезенхима зародыша курицы. Окраска гематоксилин-эозином. Большое увеличение: 1 – клетки мезенхимы; 2 – отростки клеток; 3 – аморфное вещество; 4 – кровеносный сосуд

В различных зачатках тела эмбриона мезенхима проявляет разную степень дифференцировки; нужно выбрать участок малодифференцированной мезенхимы, представляющей собой рыхлый синцитий, погруженный в неокрашенное промежуточное вещество, ещё лишенное волокон. Местами видны более или менее изолированные мезенхимные клетки. В других случаях отчетливо видно их сочленение отростками в сетчатый *синцитий*. Ядра мезенхимных клеток круглые или овальные. Цитоплазма иногда имеет вид более или менее узкого ободка вокруг ядер. Форма и количество отростков клеток сильно варьируют, вследствие чего клетки имеют либо веретенообразную, либо звездчатую форму.

Задание 1. Рассмотреть под малым и большим увеличением и зарисовать мезенхиму – или эмбриональную соединительную ткань. Обратить внимание и зарисовать характерные особенности мезенхимы: удлиненные отростчатые клетки, их бледные ядра, синцитиальное строение ткани.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ

В цитоплазматических участках ретикулярной ткани расположены клетки, промежутки заполнены тканевой жидкостью.

Ретикулярная ткань входит в состав печени, слизистых оболочек. Больше всего ее в кроветворных органах. При малом увеличении отыскать светлый участок препарата и рассмотреть его. Здесь, очевидно, бросается в глаза то обстоятельство, что одноядерные клетки связаны своими цитоплазматическими отростками в единый комплекс. Эти клетки носят название ретикулярных. Комплекс соединенных отростками клеток называется *синцитием*, или *соклетием*. Между клетками выявляется бесструктурная прозрачная, неокрашенная масса – это лимфатическая жидкость. В ней свободно расположены круглые с относительно большим ядром клетки – лимфоциты.

Препарат «Лимфатический узел кошки» (рис. IV.13)

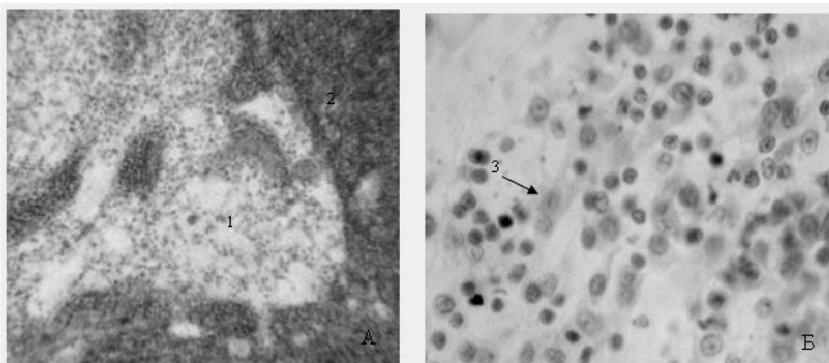


Рис. IV.13. Ретикулярная ткань лимфатического узла кошки. Окраска гематоксилином-эозином. А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – участок синцития; 2 – скопление лимфоцитов; 3 – ретикулярные клетки, связанные отростками цитоплазмы

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать часть препарата, выделив клетки и основное вещество. Показать связь между клетками.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 19 КРОВЬ И ЛИМФА

Кровь, как ткань трофического значения, обладает жидким промежуточным веществом – плазмой и свободно взвешенными в ней форменными элементами – эритроцитами, лейкоцитами и кровяными пластинками (рис. IV.14).

Физиологическое значение крови заключается в том, что, находясь в непрерывном движении, она, во-первых, доставляет всем тканям питательные вещества и кислород и, во-вторых, выносит из них продукты распада. Следовательно, кровь является той средой, при посредстве которой обеспечивается внутренний обмен, а, значит, и нормальное течение жизненного процесса.

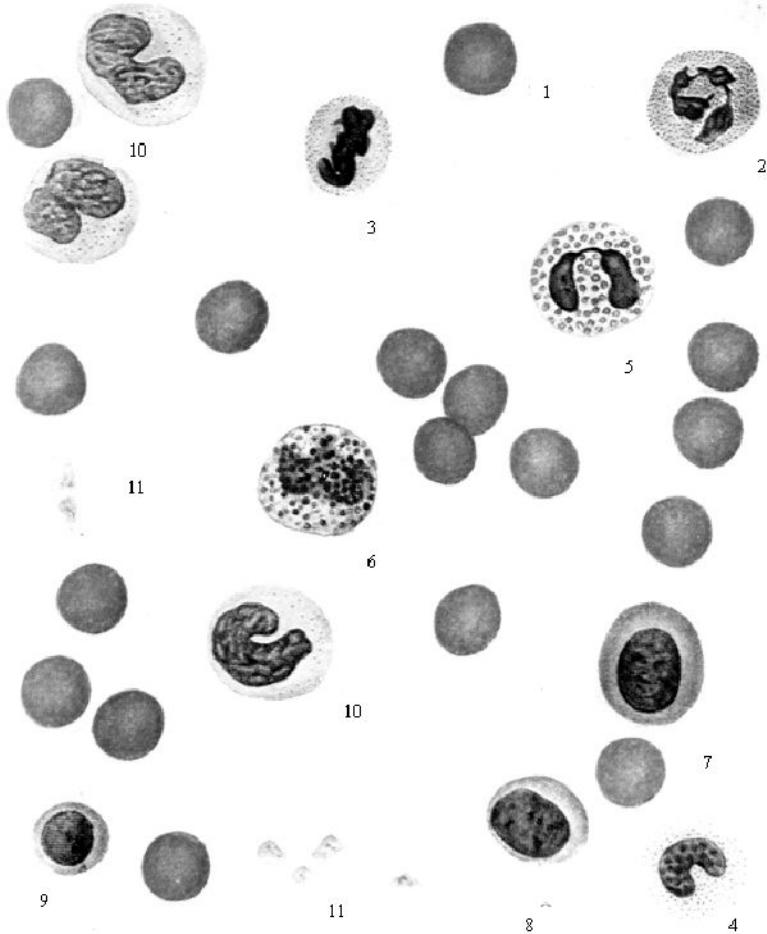


Рис. IV.14. Обобщенный рисунок мазка крови человека. 1 – эритроцит; 2 – сегментоядерный нейтрофильный лейкоцит (гранулоцит); 3 – палочкоядерный нейтрофильный лейкоцит (гранулоцит); 4 – юный нейтрофильный лейкоцит (гранулоцит); 5 – ацидофильный (эозинофильный) лейкоцит; 6 – базофильный лейкоцит; 7 – большой лимфоцит; 8 – средний лимфоцит; 9 – малый лимфоцит; 10 – моноцит; 11 – тромбоциты

Но помимо трофической функции, кровь имеет огромное защитное значение. Некоторые форменные элементы крови обладают способностью захватывать и переваривать чужеродные тела – вредные бактерии, отмершие клетки, очищая, таким образом, внутреннюю среду организма. Образование в крови антитоксических и антибактериальных веществ имеет громадное значение в борьбе с инфекцией.

Плазма крови. Химический анализ показывает, что в плазме крови содержится 90 % воды, 10 % приходится на сухой остаток, из которого 7 % составляют белки, а 3 % остальные вещества, т.е. углеводы, жиры, ферменты, гормоны, соли продукты распада. Важнейшей особенностью плазмы как промежуточного вещества крови является ее способность к свертыванию, которая обуславливается наличием в ней белка – фибриногена.

Гистогенетически, структурно и функционально кровь является частью кровеносной и кроветворной системы и тесно связана с органами кроветворения и кроверазрушения, рыхлой соединительной тканью и другими тканями и органами.

Препарат «Кровь человека. Мазок» (рис. IV.15, IV.16)

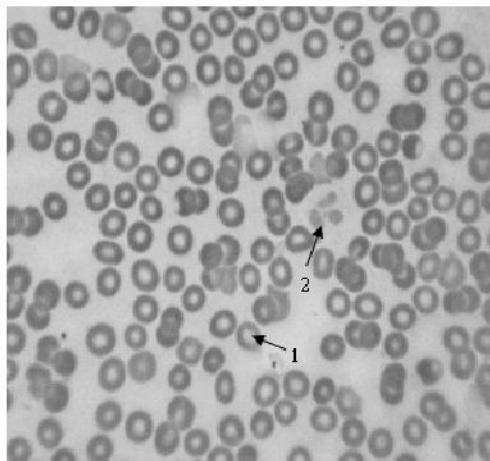


Рис. IV.15. Мазок крови человека. Окраска по Романовскому. Большое увеличение: 1 – безъядерные эритроциты; 2 – сегментоядерный нейтрофил

При окраске по Романовскому окси菲尔ные элементы клетки окрашиваются в красный цвет, а базофильные в различные оттенки синего и фиолетового. Рассматривают препарат с иммерсионной системой. Основную массу клеток на препарате составляют овальные безъядерные *эритроциты*. Диаметр эритроцита составляет 7–8 мкм. В 1 мм крови человека содержится около 5 млн эритроцитов.

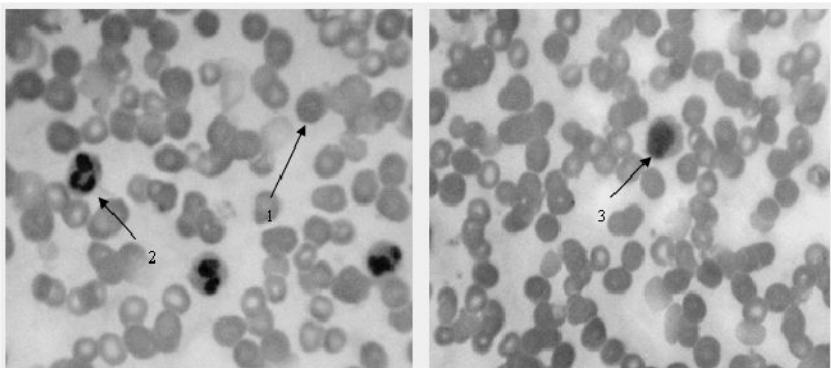


Рис. IV.16. Мазок крови человека. Окраска по Романовскому. Большое увеличение: 1 – эритроциты; 2 – сегментоядерные нейтрофилы; 3 – средний лимфоцит

Эритроциты человека содержат большое количество дыхательного пигмента – гемоглобина, который и обуславливает их оксифилюю. Краевая зона клетки обычно окрашивается более интенсивно, чем центральная, так как клетки имеют форму вращения тора, т.е. двояковогнутую поверхность. Медленно перемещая препарат, следует отыскать различные формы белых кровяных клеток – *лейкоцитов*. Они резко отличаются от эритроцитов, прежде всего тем, что содержат ядра. Количество их, в сравнении с эритроцитами, невелико (6–8 тыс. в 1 мм крови), поэтому обнаружить их значительно труднее. Чаще всего встречаются *нейтрофилы* (65–70 % от числа всех лейкоцитов). Окси菲尔ная цитоплазма нейтрофила окрашена эозином в розовый цвет и заполнена мелкими гранулами, окрашенными как кислым, так и основным красителем в промежуточный бледно-фиолетовый цвет.

Ядро фиолетовое, состоит из нескольких сегментов, связанных между собой тонкими перемычками. Сегменты по форме могут быть самыми разными – круглыми, овальными или неправильной формы с изрезанными краями. Количество сегментов в клетках также разнится (обычно их 4 или 5). Число сегментов связано с возрастом клетки (чем старше клетка, тем больше количество сегментов). В нормальной крови человека встречаются незрелые (палочкоядерные) нейтрофилы. Ядра их имеют вид несегментированных палочек, изогнутых в форме подковы или буквы S. Нейтрофилы крупнее эритроцитов (диаметр их около 9 мкм). Они обладают способностью к активному передвижению. При воспалительных процессах нейтрофилы выфильтровываются в соединительную ткань и поглощают бактерии, поэтому их называют еще микротфагами.

Более сложно отыскать на препарате *эозинофилы*, так как их количество очень незначительно. Эти клетки составляют 2–4 % общей численности всех лейкоцитов. Диаметр их от 10 до 12 мкм. Вся цитоплазма заполнена крупными окси菲尔льными зернами, окрашенными эозином в ярко красный цвет. Сама цитоплазма бледно-голубая, так как слабо базофильна. Ядро бледно-фиолетовое, обычно состоит из 2, реже 3 сегментов; перемычки между сегментами часто плохо заметны. Обе эти группы принадлежат к т.н. зернистым лейкоцитам, или гранулоцитам, к ним же относятся и *базофилы*. Однако отыскать базофилы ещё более сложно, так как их количество достигает всего лишь 1 % от общего числа лейкоцитов.

Другую группу лейкоцитов составляют *незернистые лейкоциты*, или *агранулоциты*. На мазке в сравнительно большом количестве (до 25 %) встречаются *лимфоциты*. *Малые лимфоциты* – небольшие округлые клетки диаметром около 7 мкм – имеют большое плотное круглое ядро, окрашенное в темно-фиолетовый цвет, и узкий ободок базофильной голубой цитоплазмы.

Средние лимфоциты несколько крупнее, с более широким слоем цитоплазмы, также окрашенной в голубой цвет.

Большие лимфоциты представлены клетками с диаметром около 12 мкм. Ядро их имеет шаровидную или бобовидную форму и содержит меньшее количество хроматина. Поэтому оно не-

сколько светлее, чем ядра малых и средних лимфоцитов, и в нем можно различить одно или два ядрышка.

И еще одна форма незернистых лейкоцитов это *моноциты*. Как правило, это самые крупные клетки крови. Их диаметр достигает 15 мкм. Цитоплазма серо-голубого цвета образует значительно более широкий ободок вокруг ядра, чем у лимфоцитов; ядро круглое или вытянутое – бобовидное, окрашено менее интенсивно, чем у лимфоцитов. Количество этих клеток в норме невелико, около 5–8 % от общего числа лейкоцитов.

Задание 1. Просмотреть на препаратах – кровь, лимфу, плазму крови человека. Отыскать по возможности все форменные элементы крови. Зарисовать, обозначить.

Препарат «Кровь лягушки. Фиксированный препарат» (рис. IV.17)

Как и на препарате крови человека (временный препарат – мазок крови), основную часть поля зрения занимают эритроциты. В отличие от безъядерных эритроцитов человека (и млекопитающих) – это овальные клетки с правильными овальными ядрами. Это довольно крупные клетки, их диаметр составляет 15–22 мкм. В 1 мм³ крови содержится около 380 тыс. эритроцитов. Лейкоциты (от 6 до 25 тыс. в 1 мм³) похожи на лейкоциты человека и млекопитающих.

Нейтрофилы имеют сегментированное ядро и бледно-розовую цитоплазму, в которой лежат мелкие розовые зё尔на. Их количество составляет до 17 % от общего числа лейкоцитов. Эозинофилы (около 5–7 %) содержат крупные зё尔на, окрашенные в яркий кирпично-красный цвет и имеют двух- и трехсегментные ядра.

Базофилы встречаются редко, так как составляют около 2 % от всей численности лейкоцитов. Они имеют круглые ядра и тёмно-фиолетовые зё尔на в цитоплазме.

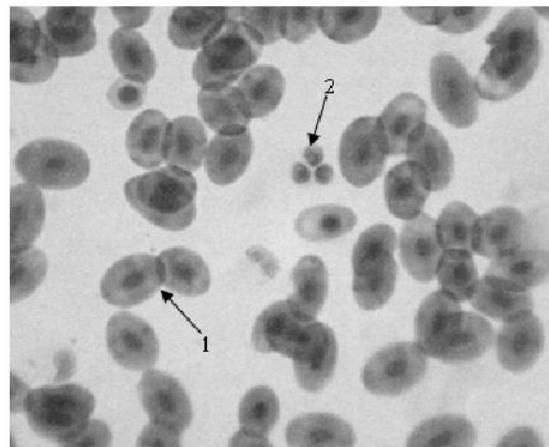


Рис. IV.17. Кровь лягушки. Окраска по Романовскому. Большое увеличение:
1 – овальные эритроциты с ядрами; 2 – тромбоциты

Лимфоциты, составляющие наибольший процент всех лейкоцитов (до 75 %), характеризуются круглыми плотными ядрами и сравнительно узким слоем окрашенной в голубой цвет цитоплазмы, которая образует выросты – ложноножки. При помощи этих цитоплазматических выростов лимфоциты могут активно передвигаться.

У моноцитов слабобазофильная цитоплазма, окрашивающаяся в серый или сиреневый цвет. Ядро иногда вдавлено или, наоборот, образует выступы.

Тромбоциты у лягушки – ядерные клетки, в отличие от кровяных пластинок человека.

Задание 2. Рассмотреть под малым и большим увеличениями форменные элементы крови лягушки и их строение. Зарисовать форменные элементы красной и белой крови этих представителей животного мира.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 20
РЫХЛАЯ СОЕДИНİТЕЛЬНАЯ И ЖИРОВАЯ ТКАНИ

Препарат «Подкожная клетчатка крысы» (рис. IV.18)

Препарат представляет собой плёнку из подкожной клетчатки крысы. При малом увеличении необходимо отыскать наиболее тонкие места, которые затем рассматриваются на большом увеличении. Рыхлая соединительная ткань состоит из двух компонентов: неклеточного, аморфного бесструктурного промежуточного вещества с волокнами и разнообразных клеток.

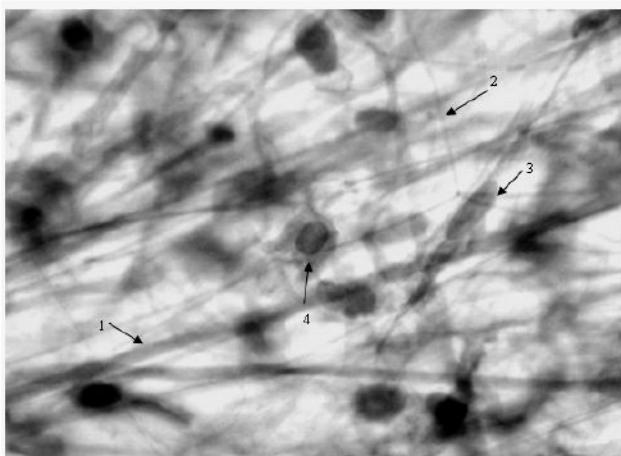


Рис. IV.18. Рыхлая волокнистая соединительная ткань. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – коллагеновые волокна; 2 – эластиновые волокна; 3 – фибробласт; 4 – гистиоцит

Волокна бывают двух родов: коллагеновые и эластиновые. Первые представляют собой извитые ленты различной ширины. Они никогда не ветвятся. Однако широкие пучки могут делиться на более тонкие. Переплетаясь друг с другом, они образуют сплошную сеть.

Коллагеновые пучки слагаются из отдельных тонких волокон – фибрилл, склеенных по длине между собой. Отдельные волокна пе-

рекходят из одного пучка в другой, обеспечивая большую прочность всей сети.

Эластические волокна ветвятся, они могут быть любой толщины – от очень тонких тяжей до массивных плёнок.

Рыхлой соединительной ткани свойственны две основные клеточные формы: фибробласты и гистиоциты. Фибробласты – крупные, отростчатые, вытянутые или многоугольные клетки. Ядра их овальные, светлые, с мелкозернистым хроматином и несколькими ядрышками. Цитоплазма неоднородна – окoloядерная зона (эндоплазма) окрашивается темнее, она содержит органоиды клетки. Периферическая зона более светлая, поскольку состоит из почти неразличимой эктоплазмы.

Гистиоциты лежат поодиночке или группами. Как правило, они округлой формы, но иногда имеют короткие лопастные отростки. Цитоплазма их однородна, окрашена в тёмный цвет. Часто она содержит вакуоли. Гистиоциты способны к фагоцитозу. В ядре гистиоцитов может быть как одно, так и несколько ядрышек.

Задание 1. Рассмотреть и зарисовать участок препарата, отметить на рисунке коллагеновые и эластические волокна, а также клеточные структуры, обнаруженные на препарате.

Препарат «Накопление краски в гистиоцитах подкожной клетчатки крысы» (рис. IV.19)

Гистиоциты обладают способностью к фагоцитозу – поглощению из окружающей среды посторонних частиц (микробов, остатков разрушенных клеток, коллоидных частиц красителей). Таким образом, гистиоциты рыхлой соединительной ткани, выполняя защитную функцию, очищают тканевую жидкость от посторонних и вредных примесей. Если в организм животного прижизненно ввести краситель трипановый синий, то гистиоциты поглотят его и отложат в цитоплазме в виде зёрен.

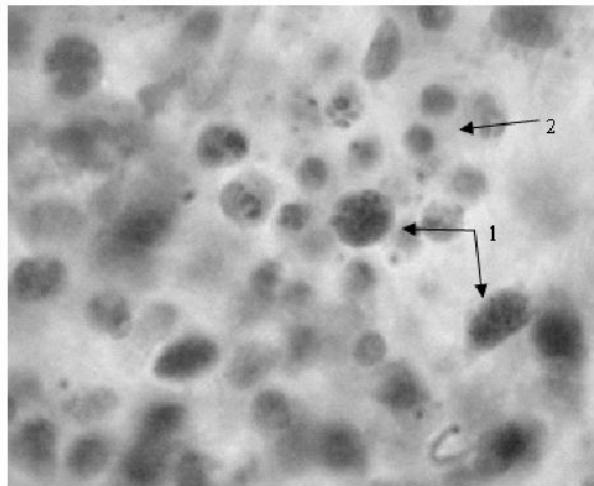


Рис. IV.19. Гистиоциты и фибробlastы в рыхлой соединительной ткани крысы. Окраска трипановым синим – квасцовым кармином. Большое увеличение: 1 – гистиоциты с зёренами трипанового синего в цитоплазме; 2 – фибробласти

На гистологическом препарате, приготовленном из подкожной рыхлой соединительной ткани такого животного, в цитоплазме гистиоцитов отчетливо видны зёरна синего красителя. Вначале трипановый синий откладывается в виде мельчайших зёрнышек, затем размеры зёрен увеличиваются. Кроме гистиоцитов на препарате видны фибробласти. Они также обладают способностью к фагоцитозу, но в значительно меньшей степени. Их цитоплазма окрашена в розовый цвет и имеет расплывчатые контуры.

Задание 2. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать гистиоциты, накопившие краситель трипановый синий и фагоциты, в цитоплазме которых также видны зёрна красителя, но в значительно меньшем количестве.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ

Препараторы «Сальник кошки. Кусочек сальника» (рис. IV.20), «Жировая ткань подкожной клетчатки человека» (рис. IV.21)

Кусочек сальника, минуя спирты, окрашен раствором судана-III, который избирательно поглощается нейтральным жиром, содержащимся в клетках жировой ткани, придавая им жёлто-оранжевый цвет. При малом увеличении наблюдается волокнистая структура ткани, в которой вдоль кровеносных сосудов располагаются группы жировых долек, напоминающие гроздья винограда. Жировые клетки, при большом увеличении имеют округлую форму, в некоторых из них обнаруживаются 1–2 оранжевых капель жира, в других – большее количество. В отдельных клетках встречается одна, почти полностью заполняющая цитоплазму капля, оттесняющая ядро к самой периферии клетки (рис. VI.20).



Рис. IV.20. Жировая ткань сальника (тотальный препарат). Окраска суданом III. Большое увеличение: 1 – жировые клетки расположены вдоль кровеносных сосудов, капли жира окрашены суданом в жёлто-оранжевый цвет

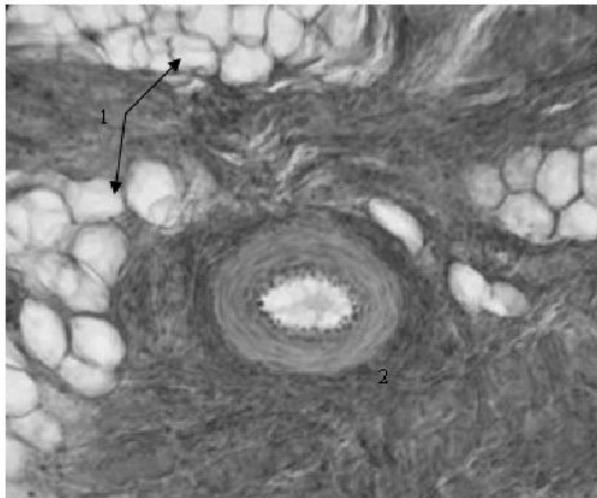


Рис. IV.21. Жировая ткань подкожной клетчатки человека (препарат обработан спиртом и эфиром, жир растворён). Окраска гематоксилином-пикрофуксином. Большое увеличение: 1 – жировые клетки; 2 – соединительная ткань с кровеносным сосудом

Если образец ткани пропустить через спирты, жир, растворившись в них, создаст оптическую видимость пустоты клетки. В этом случае мы будем наблюдать так называемые «оптически пустые» клетки (рис. IV.21).

Задание 2. Рассмотреть и зарисовать несколько жировых долек. Обозначить жировые клетки, капли жира.

Препарат «Пигментные клетки амфибии» (см. практические работы № 5 и 6 «Клеточные включения» из раздела «Цитология», рис. II.11 и II.12).

Задание 3. Зарисовать пигментные клетки в соединительной ткани.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 21
ПЛОТНАЯ ОФОРМЛЕННАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Препарат «Сухожилие теленка в продольном разрезе»
(рис. IV.22)

Этот препарат представляет собой пример совмещения органа и ткани. При малом увеличении можно видеть, что элементы, составляющие плотную волокнистую ткань, являются коллагеновыми волокнами, ориентированными параллельно друг другу. Так как всю основную массу ткани составляют коллагеновые волокна, её можно обозначить как оформленную коллагеновую соединительную ткань.

В оформленной соединительной ткани, в связи с определенной ориентацией волокон продольные и поперечные срезы ткани дают разные картины, поэтому для изучения её строения необходим просмотр двух препаратов. На продольных срезах сухожилия видно, что коллагеновые волокна состоят из фибрилл (рис. IV.22). Первичный пучок фибрилл, составляющих волокно, обозначается как пучок первого порядка.

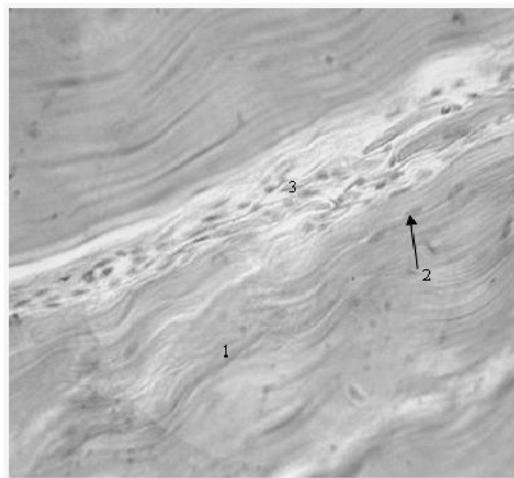


Рис. IV.22. Сухожилие телёнка в продольном разрезе. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – пучки коллагеновых волокон; 2 – фибробизты (сухожильные клетки); 3 – прослойка рыхлой соединительной ткани, содержащая кровеносные сосуды между пучками II порядка

Между пучками волокон залегает рыхлая соединительная ткань с фиброцитами и кровеносные сосуды. Фиброциты – сухожильные клетки с палочковидными ядрами, цитоплазма их окрашивается слабо и трудно различимо. Небольшие по объёму пучки волокон, прослоенные рыхлой соединительной тканью, обозначают как пучки II порядка; группа пучков II порядка, покрытая общим соединительнотканым покровом, составляет пучок III порядка.

Задание 1. Рассмотреть при большом увеличении расположение фибрill в пучке и зарисовать пучок волокон.

Препарат «Оформленная коллагеновая соединительная ткань сухожилия телёнка. Поперечный срез» (рис. IV.23)

Поперечный срез сухожилия позволяет составить более ясное представление о пучковом строении ткани и органа (рис. IV.23).

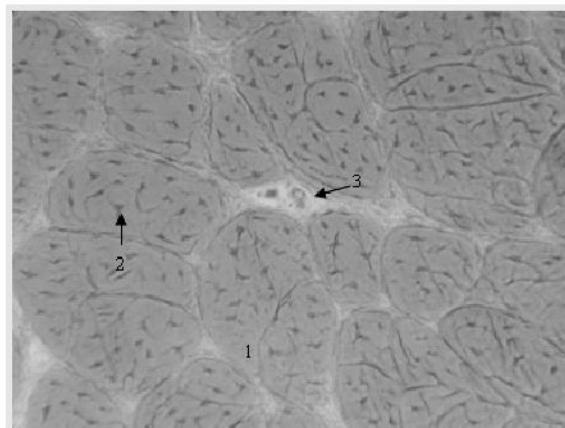


Рис. IV.23. Сухожилие телёнка в поперечном разрезе. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: 1 – пучки коллагеновых волокон; 2 – фиброциты (сухожильные клетки между пучками I порядка); 3 – прослойка рыхлой соединительной ткани между пучками II порядка

Пучки II порядка на поперечном срезе полностью оконтурены чехлами из рыхлой соединительной ткани. Следует выбрать участок препарата с мелкими пучками II порядка. Поперечным срезам коллагеновых волокон, или пучкам I порядка, соответствуют участки, окаймлённые фибробластами. На тонких срезах можно видеть точечные разрезы отдельных фибрilll, составляющих коллагеновые волокна. Между пучками I порядка видны поперечно разрезанные фиброблемы, иногда с хорошо заметным, тёмноокрашенным ядром. На поперечном срезе можно точно установить значение отдельных прослоек рыхлой соединительной ткани, отделяющие пучки II и III порядков.

Задание 2. Рассмотреть препарат поперечного среза сухожилия. Зарисовать участок ткани. Обозначить пучки волокон I и II порядков, фиброблемы, прослойки рыхлой соединительной ткани.

Препарат «Эластическая ткань. Выйная связка быка в продольном разрезе» (рис. IV.24)

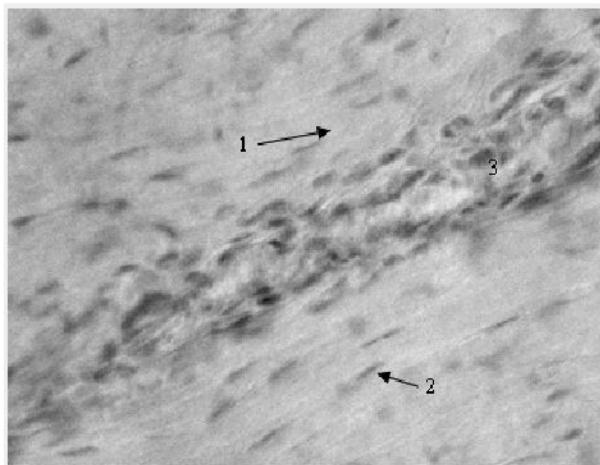


Рис. IV.24. Выйная связка быка в продольном разрезе. Окраска гематоксилин-пикрофуксином. Большое увеличение: 1 – эластические волокна; 2 – ядра фибробластов; 3 – прослойка рыхлой соединительной ткани

На этом препарате также видна ткань с ориентированными волокнами. Но эта ткань состоит из параллельно ориентированных эластических, а не коллагеновых волокон, среди которых различимы перерезанные кровеносные сосуды и клетки, расположенные по одиночке или группами. На большом увеличении следует обратить внимание, что волокна гомогенны, лишены продольной исчерченности – это эластические волокна. Они имеют вид тесно сближенных тонких цилиндров. Между ними встречаются прослойки рыхлой соединительной ткани. Но они не отграничивают правильных групп волокон, как в сухожилии.

Задание 3. На рисунке выделить эластические волокна, прослойки соединительной ткани, кровеносные сосуды.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 22 **ХРЯЩЕВАЯ ТКАНЬ**

Хрящевая ткань – специализированная соединительная ткань, выполняющая опорную функцию. В эмбриогенезе она развивается из мезенхимы и формирует скелет зародыша, который в последующем онтогенезе в большей части становится костным. Хрящевая ткань, за исключением суставных поверхностей, покрыта плотной соединительной тканью – надхрящницей, содержащей сосуды, питающие хрящ и его камбимальные клетки. Как и другие виды опорно-трофических тканей, хрящ образован клетками и межклеточным веществом. Хрящевые клетки замурованы в межклеточном веществе; форма клеток различна в разных зонах хряща. Так как клетки хряща (хондроциты) содержат сравнительно много воды, они легко сжимаются при фиксации и проводке, что следует учитывать при изготовлении препаратов. Вплоть до настоящего времени различают три вида хряща: гиалиновый, эластический и волокнистый.

Препарат «Гиалиновый, или стекловидный, хрящ. Ребро кролика» (рис. IV.25)

Гиалиновый, или стекловидный, хрящ богат основным промежуточным (межклеточным) веществом, в котором расположены хрящевые клетки – хондроциты.

При малом увеличении (рис. IV.25А) основное промежуточное вещество (гиалин) представляется абсолютно однородным и отличается лишь разной степенью базофилии, однако в нём содержатся коллагеновые волокна, невидимые вследствие одинакового коэффициента преломления с гиалином. Хрящевые клетки поверхностных слоёв располагаются одиночно. Они имеют мелкие размеры и представляют собой постепенный переход от клеток надхрящницы к типичным хондроцитам. Хондроциты лежат группами (рис. IV.25Б). Группы эти называются изогенными («изо» – тот же, «генус» – род). Изогенные группы возникают в результате амитотического деления клетки, при этом дочерние клетки, сдавливая друг друга в глубоких слоях хряща, могут принимать полигональную форму. Число клеток в изогенных группах различно: от трёх до пяти-шести.

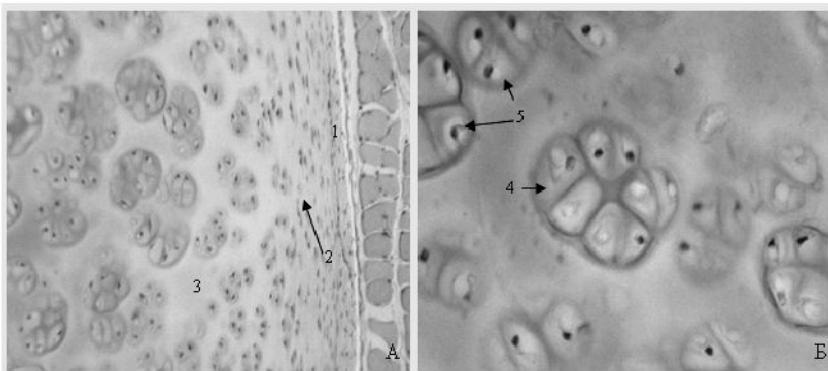


Рис. IV.25. Гиалиновый хрящ ребра кролика. Окраска гематоксилином-эозином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – надхрящница; 2 – зона хряща с молодыми хрящевыми клетками; 3 – основное вещество; 4 – изогенная группа высокодифференцированных хрящевых клеток; 5 – базофильные слои основного вещества вокруг хрящевых клеток

Вокруг изогенных групп видны базофильные зоны – участки межклеточного вещества, окрашенные в тёмный фиолетовый цвет. Изогенные группы вместе с окружающими их базофильными зонами составляют клеточные территории. Между ними располагается интертерриториальное межклеточное вещество. В некоторых хрящах в составе клеточных территорий вокруг базофильных зон имеются ещё оксифильные зоны. Окрашиваемость различных зон межклеточного вещества хряща определяется соотношением волокон (обуславливающих оксифилю) и количеством хондромукоида и хондроитиносерной кислоты (обуславливающих базофилю). Хондроциты обычно имеют одно ядро, редко два. В самом хряще полностью отсутствуют сосуды, в надхрящнице их очень много.

Задание 1. Зарисовать при малом увеличении общее строение хряща, при большом – изогенную группу клеток.

Препарат «Эластический хрящ ушной раковины овцы»
(рис. IV.26)

Эластический хрящ имеет такое же строение, как и гиалиновый, но в его промежуточном веществе много эластических волокон, образующих густую сеть. Хондроциты, в этом хряще, крупнее, чем в гиалиновом. Препарат представляет собой вертикальный срез ушной раковины. На поверхности находится кожа, состоящая из многослойного плоского эпителия и соединительной ткани, постепенно переходящей в надхрящницу. Середину среза занимает полоска эластического хряща, в которой видна сеть эластических волокон. Нужно выбрать при малом увеличении участок, включающий надхрящницу, поверхностный и глубокий слои хряща, и рассмотреть их при большом увеличении (рис. IV.26).

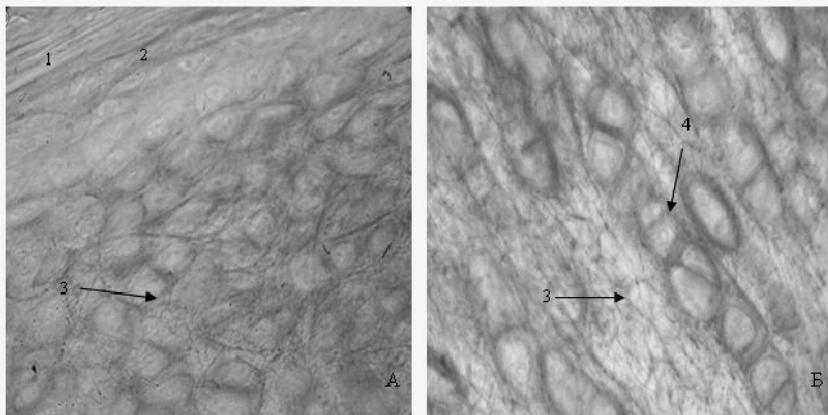


Рис. IV.26. Эластический хрящ ушной раковины. Окраска орсеином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – кожа; 2 – надхрящница; 3 – основное вещество хряща с сетью эластических волокон; 4 – изогенная группа хрящевых клеток

Надхрящница без резкой границы переходит в межклеточное вещество хряща. В нём отчётливо видна сеть эластических волокон, окрашенных орсеином в тёмно-бурый цвет. Сеть эластических волокон начинается в поверхностных слоях хряща тонкими волоконцами, анастомозирующими между собой и становящимися более толстыми в глубоких слоях хряща. Поверхностные хрящевые клетки связаны переходными формами с клетками надхрящницы. Глубже клетки становятся более круглыми и образуют изогенные группы. В эластическом хряще эти группы редко насчитывают более двух-трёх клеток. Отчётливых базофильных зон вокруг таких групп в эластическом хряще нет.

Задание 2. При малом увеличении выбрать участок, включающий надхрящницу, поверхностный и глубокий слои хряща. Рассмотреть при большом увеличении, зарисовать и показать отличие от гиалинового хряща.

Препарат «Волокнистый хрящ межпозвоночного диска телёнка» (рис. IV.27)

Волокнистый хрящ по своему строению занимает промежуточное положение между плотной волокнистой соединительной тканью (сухожилием) и гиалиновым хрящом. Волокнистый хрящ встречается в межпозвоночных дисках и на местах перехода связок в хрящи. Он представляет собой переход от коллагеновой соединительной ткани к типичному гиалиновому хрящу.

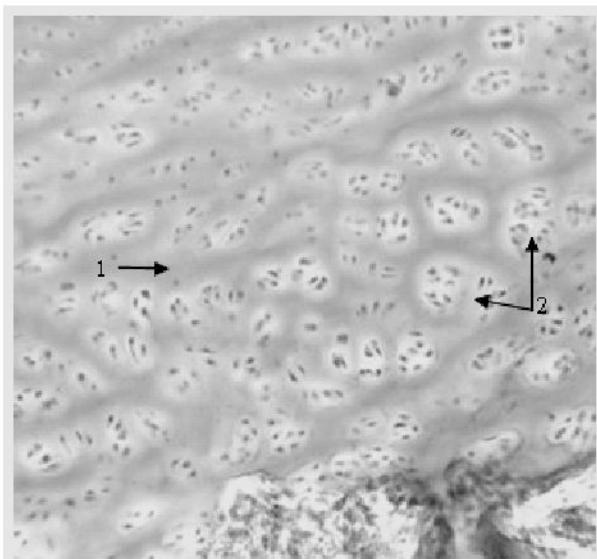


Рис. IV.27. Волокнистый хрящ межпозвоночного диска телёнка. Окраска гематоксилином-эозином. Малое увеличение: 1 – основное вещество хряща с коллагеновыми волокнами; 2 – изогенные группы клеток

При малом увеличении необходимо отыскать участок волокнистого хряща. В межклеточном веществе хряща видны толстые пучки коллагеновых волокон с ярко выраженной оксифильностью (на препарате они окрашены в розовый цвет). Коллагеновые волокна настолько толсты, что отчётливо видны на фоне аморфного вещества. Между пучками волокон расположены хрящевые клетки (хондроциты) круглой или овальной формы; в зависимо-

сти от расположения волокон они лежат рядами или скоплениями. Изогенные группы хондроцитов этого вида хряща мелкие и размещены в большом количестве коллагеновых волокон.

Задание 3. Рассмотреть и зарисовать один из участков при большом увеличении, отыскав картину перехода от волокон к хрящу.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 23 **КОСТНАЯ ТКАНЬ**

Костная ткань, как и другие виды соединительных тканей, развивается из мезенхимы. Она состоит из клеток и межклеточного вещества и выполняет опорную и защитную функции. Кости скелета, черепа, грудной клетки, позвоночника обеспечивают механическую защиту органов центральной нервной системы и грудной полости. В губчатом веществе костей скелета животных локализован красный костный мозг, здесь осуществляются процессы кроветворения и дифференцировки клеток иммунной защиты организма. Кость депонирует соли кальция, фосфора и др. В совокупности минеральные вещества составляют 60–70 % сухой массы костной ткани. Кость активно участвует в обмене веществ в организме, что определяет её способность перестраиваться, отвечая на изменившиеся условия среды, жизнедеятельности, возрастную динамику обмена веществ, функцию желёз внутренней секреции и т.д.

Препарат «Оперкулярная кость рыбы. Строение костных пластинок» (рис. IV.28)

Препарат представляет собой часть жаберной крышки сельди, отмытую, обезжиренную и без окраски заключённую в бальзам. При такой обработке костные полости и каналы остаются наполненными воздухом, имеющим иной показатель преломления света, поэтому костные каналы полости хорошо видны на препарате и демонстрируют форму клеток, которые в них на-

ходились. Сами клетки при такой обработке не сохраняются. Оперкулярные косточки у мелких рыб настолько тонки, что соответствуют одиночной костной пластинке.

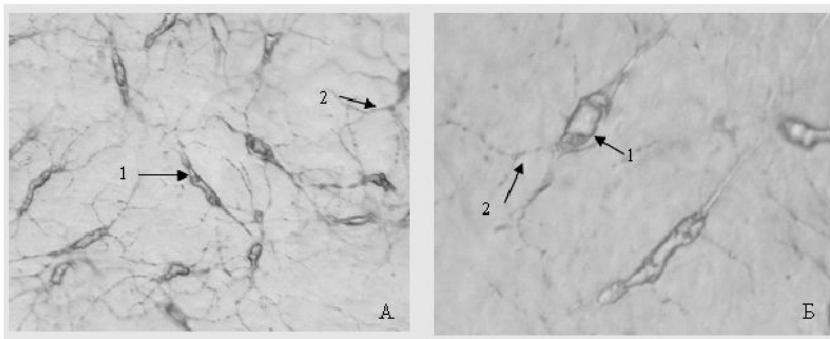


Рис. IV.28. Плоская кость черепа рыбы (жаберная крышка сельди). Неокрашенный препарат: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – костные полости; 2 – отростки костных полостей

При малом увеличении нужно отыскать участок препарата с хорошо видными костными полостями. Костные полости имеют веретеновидную или звездчатую форму, от отростков их отходят многочисленные ответвления. Форма костных полостей варьирует, и от них отходят тонкие костные каналцы, анастомозирующие друг с другом. В костных полостях помещались тела костных клеток (остеоцитов), а по костным каналцам проходили их отростки, образуя тонкоотростчатый синцитий.

Промежуточное вещество представлено бесцветной однородной массой. В действительности, оно состоит из тонких коллагеновых волокон, в свою очередь состоящих из оссина – белка остеомуконида, пропитанного минеральными солями, преимущественно известковыми.

Задание 1. При малом увеличении рассмотреть отростчатые костные тельца на неокрашенном препарате жаберной крышки сельди. В целом костная пластина напоминает окостеневшую пленку мезенхимы. Зарисовать при большом увеличении часть костной пластины.

Препарат «Развитие кости из эмбриональной соединительной ткани. Нижняя челюсть зародыша свиньи» (рис. IV.29)

Кость у высших позвоночных может развиваться двумя способами: плоские кости (например, кости черепа) возникают непосредственно из мезенхимы, трубчатые кости конечностей формируются на месте хряща.

В эмбриональной соединительной ткани идут процессы дифференциации, в том числе остеогенез – образование костных перекладин, относящихся по типу своего развития к накладным костям. При малом увеличении необходимо отыскать окрашенные в красный цвет перекладины или балки. Участки развивающейся кости на препарате располагаются симметрично справа и слева. Зачатки кости неправильной формы, напоминают тяжи или балки, окрашены эозином. Необходимо выбрать участок, где вокруг перекладин кости видны ряды низких призматических, угловатых одноядерных клеток – остеобластов. Они отчетливо выделяются базофильной окраской цитоплазмы. Эти клетки образуют новое костное вещество, в котором сами клетки постепенно замуровываются и превращаются в остеоциты, лежащие в полостях костного вещества.

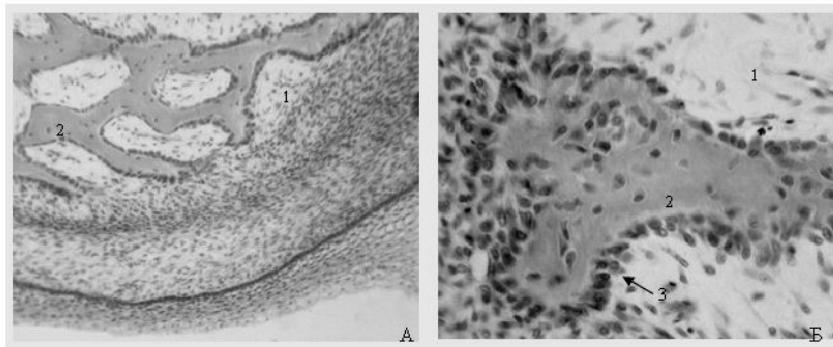


Рис. IV.29. Развитие кости из мезенхимы нижней челюсти зародыша. Окраска гематоксилин-эозином: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – мезенхима; 2 – костные trabекулы с костными клетками (остеоцитами); 3 – остеобласти на поверхности костной trabекулы

Эмбриональная соединительная ткань представлена веретенообразными клетками, между которыми наблюдаются тонкие волоконца. В соединительной ткани видны разрезы кровеносных сосудов, расположенные между костными перекладинами в мезенхиме. В просветах сосудов видны эритроциты.

Новообразованное костное вещество представлено балками разнообразной формы, отличающимися резкой оксифилией. На периферии костных балок выделяется каёмка предкостного вещества, бледнее окрашенного; в нём нет ещё остеомукоида и, следовательно, не произошло еще обозвествления костного вещества. Параллельно с образованием костных балок идёт и частичное их разрушение, осуществляющееся остеокластами – гигантскими клетками с слегка базофильной цитоплазмой. Там, где остеокласти прилегают к костному веществу, в нём проявляются процессы резорбции кости и образуются характерные лакуны, возникающие в результате растворяющего действия ферментов, выделяемых остеокластами. Первоначально возникающая кость является грубоволокнистой и лишь постепенно превращается в тонковолокнистую пластинчатую кость.

Задание 2. При большом увеличении зарисовать все типы переходных клеток, основное вещество, кровеносные сосуды.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 24 ***РАЗВИТИЕ КОСТИ НА МЕСТЕ ХРЯЩА***

Препарат «Развитие кости на месте хряща в бедре зародыша свиньи» (рис. IV.30, IV.31)

Препарат нужно рассмотреть, невооруженным глазом, отыскать хрящевой эпифиз, окрашенный в фиолетовый цвет и диафиз, окрашенный в красный цвет. При малом увеличении микроскопа необходимо рассмотреть хрящевую закладку будущей кости. В этом процессе можно выделить два этапа: на первом строится хрящевой зачаток, своего рода модель будущей кости, на втором этот зачаток превращается в собственно кость.

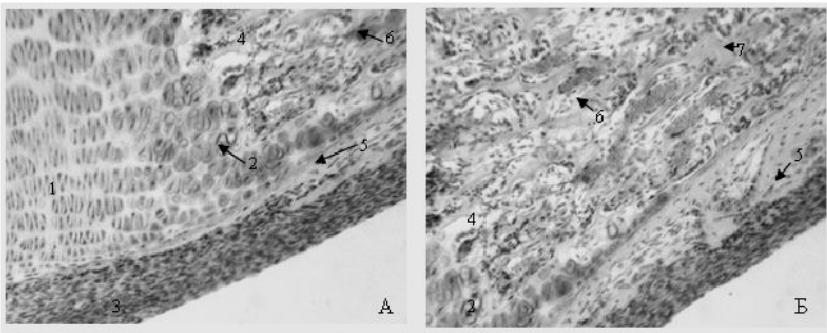


Рис. IV.30. Развитие кости на месте хряща. Продольный разрез трубчатой кости зародыша свиньи. Окраска гематоксилин-эозином. Малое увеличение: А – срез в области столбчатого хряща эпифиза; Б – зона обызвествления хряща; 1 – слой столбчатого хряща; 2 – слой пузырчатого хряща; 3 – надхрящница; 4 – обломки хряща; 5 – перихондральная костная манжетка; 6 – кровеносные сосуды; 7 – эндохондральная кость

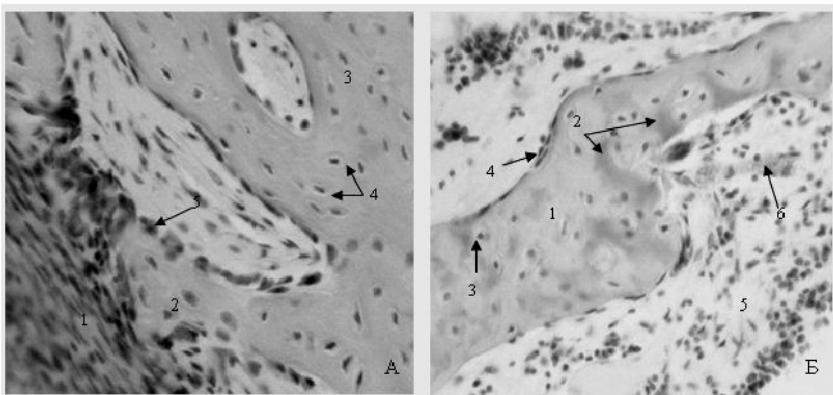


Рис. IV.31. Развитие кости на месте хряща. Большое увеличение: А – перихондральное окостенение, окраска гематоксилин-эозином: 1 – остеобластический слой надкостницы, 2 – перихондральная костная манжетка, 3 – костные балки, 4 – остеоциты, 5 – остеобласти; Б – эндохондральное окостенение: 1 – перекладины эндохондральной кости, 2 – остатки обызвествленного хряща, 3 – остеоциты, 4 – остеобласти, 5 – мезенхима, 6 – кровеносный сосуд

Зачаток покрыт надхрящницей. Крайняя часть эпифиза представляет зону ещё не изменённого гиалинового хряща, имеющего обычное строение. Далее к центру лежит зона, где хрящевые клетки располагаются продольными рядами, эти ряды именуют хрящевыми колонками. Еще глубже расположены хондроциты, подвергающиеся обызвествлению, и далее следует пограничная с диафизом зона обызвествления хряща, где располагаются красные участки основного вещества кости и обломки хряща ярко-фиолетового цвета.

В результате обызвествления межклеточного вещества нарушается питание хрящевых клеток, они дегенерируют, и на их место врастает эмбриональная соединительная ткань. Развитие кости начинается вначале вокруг хрящевого диафиза в виде костной манжетки или перихондральной кости. Она состоит из трабекул, образовавшихся из эмбриональной соединительной ткани, не содержащих остатков обызвествленного хряща. Снаружи перихондральная кость покрыта эмбриональной соединительной тканью, представляющей собой развивающуюся надкостницу. Через отверстия между перекладинами костной манжетки внутрь диафиза врастает эмбриональная соединительная ткань, богатая кровеносными сосудами, которая называется остеогенной тканью. Под действием этой ткани, с одной стороны, разрушается обызвествленный хрящ, а с другой – образуется эндохондральная кость.

Задание 1. На малом и большом увеличениях зарисовать переходные зоны от гиалинового хряща к собственно костной ткани.

Задание 2. Отыскать и зарисовать при большом увеличении участок соприкосновения пери- и эндохондральной костей.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 25 ***ТРУБЧАТАЯ КОСТЬ***

Препарат «Берцовая кость человека в поперечном разрезе» (рис. IV.32, IV.33А, Б)

Диафиз трубчатых костей млекопитающих животных и человека состоит из плотной пластинчатой костной ткани. Изучение препарата даёт возможность познакомиться со строением кост-

ной ткани, путями проникновения в неё питательных веществ и связью с окружающей её соединительнотканной надкостницей.

Снаружи кость одета надкостницей, состоящей из плотной волокнистой соединительной ткани. Под надкостницей, параллельно ей располагаются несколько рядов костных пластинок. Глубже залегают остеоны – основные структурные единицы трубчатых костей. Остеоны (гаверсовые системы) складываются из центрального кровеносного сосуда, окружённого концентрическими рядами костных пластинок. Расположение костных пластинок в остальной части диафиза тесно связано с распределением здесь кровеносных сосудов. Тонкие, разветвляющиеся и анастомозирующие между собой гаверсовые каналы проходят главным образом параллельно длинной оси кости. Вместе с тем, они могут соединяться между собой более тонкими канальцами. На поперечном срезе эти боковые канальцы обычно не видны. В гаверсовых каналах проходят питающие кость кровеносные сосуды, сопровождаемые небольшим количеством соединительной ткани, и нервы. При декальцинации кости сосуды и нервы, как правило, разрушаются, и каналы обычно оказываются пустыми или же в них видны только зернистые остатки ткани.

Сосуды проникают в костное вещество либо со стороны надкостницы, либо из костномозговой полости, через широкие фолькмановские каналы, прободающие генеральные пластиинки. Эти каналы входят в кость под разными углами и поэтому на препарате срезаны вдоль или под углом.

После вхождения в кость они изгибаются, располагаются вдоль направления кости и в дальнейшем с покрытием их костными пластинками преобразуются в гаверсовые каналы. Костные пластиинки располагаются вокруг гаверсовых каналов, концентрически наславаясь друг на друга таким образом, что в результате образуется система, состоящая из вставленных друг в друга цилиндров. Вследствие этого получается длинная трубка с толстой стенкой, состоящая из плотно спаянных между собой костных пластинок, и узким просветом – гаверсовым каналом. Все это образование называется – гаверсовой системой. Каждая гаверсова система отделена от окружающих частей ясно видимой спайной линией.

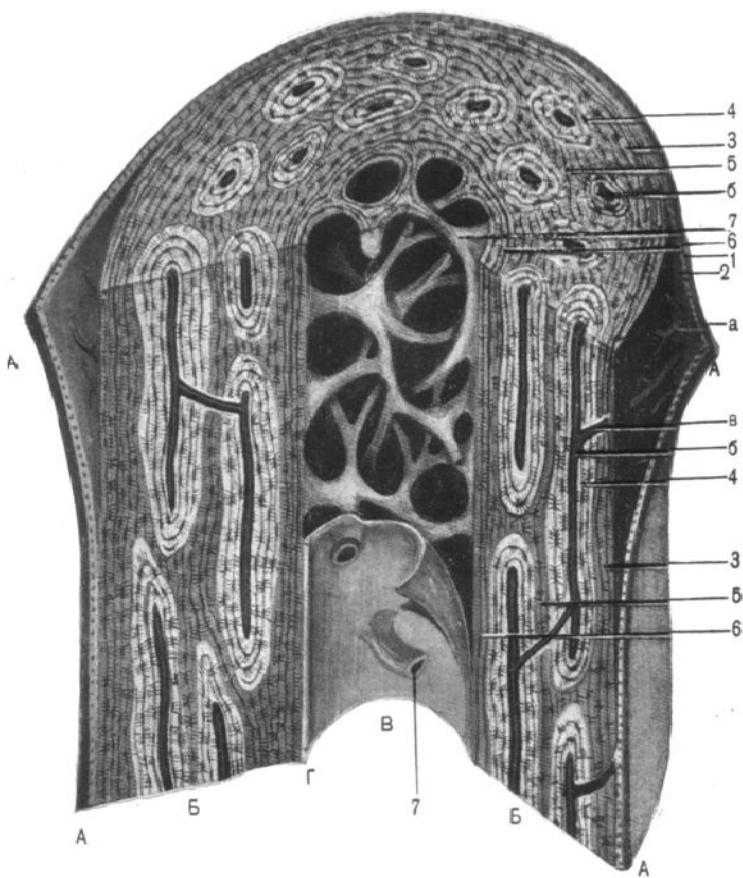


Рис. IV.32. Строение трубчатой кости (схема): А – надкостница: 1 – волокнистый слой, 2 – камбиальный слой, а – кровеносный сосуд; Б – компактное вещество кости: 3 – слой наружных общих пластинок, 4 – остеон, б – канал остеона, в – прободающий канал, 5 – система вставочных пластинок, 6 – слой внутренних общих пластинок; В – мозговая полость: 7 – костная перекладина трубчатой кости; Г – эндоост

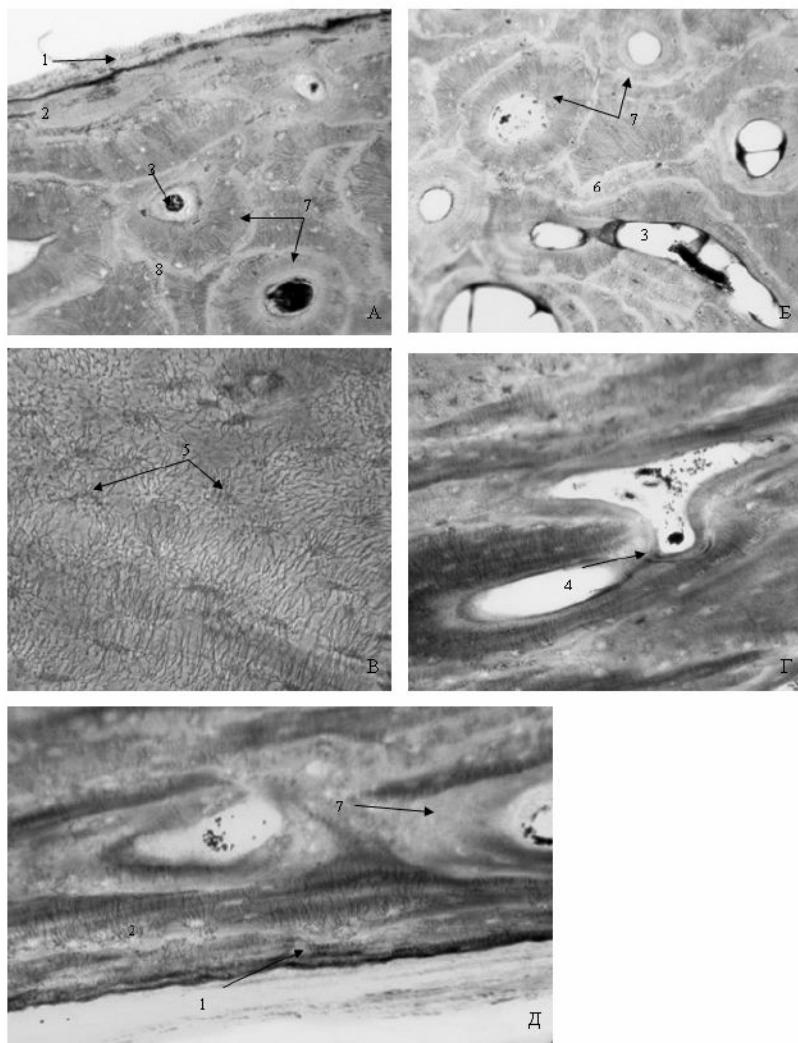


Рис. IV.33. Поперечный и продольный срезы декальцинированной трубчатой кости (берцовая кость человека). Окраска тионин-пикриновой кислотой:
 А, Б – поперечные срезы кости; В, Г, Д – продольные срезы кости;
 1 – надкостница (периост); 2 – генеральные (общие) наружные пластинки;
 3 – каналы остеонов; 4 – анастомозы между каналами остеона; 5 – остеоциты
 (костные тельца); 6 – основное вещество; 7 – система костных пластинок
 (остеоны); 8 – вставочные, или промежуточные, пластинки

Костные пластинки состоят из пучков оссифицирующих волокон, идущих в одном определенном направлении и склеенных между собой аморфным веществом. На поперечном разрезе гаверсова система просматривается в виде канала, окруженного чередующимися светлыми и тёмными кольцами костных пластинок. При большом увеличении видно, что соседние пластинки в гаверсовых системах имеют различное строение. Одни из них более широкие, зернистые кажутся более тёмными, другие более узкие, волокнистые имеют более светлый оттенок. Между округлыми гаверсовыми системами остаются пространства неправильной формы, которые заполнены промежуточными или вставочными участками; пластинки в них также лежат параллельно друг другу, но они не облегают гаверсовые каналы и не образуют концентрических систем.

В костных пластинках или между ними имеются костные полости с отходящими от них во все стороны костными канальцами. В живой кости в этих полостях лежат костные клетки (остеоциты) с отходящими от них отростками.

При изучении плоской кости черепа рыбы мы видели, что канальцы соседних полостей ветвятся и соединяются между собой. То же самое наблюдается и в гаверсовых системах. Канальцы пронизывают все пластинки, образуя единую сеть, вытянутую в радиальном направлении. Сеть костных канальцев имеет большое значение для питания кости.

Кость окружена соединительнотканной надкостницей, с которойочно соединяется при помощи шарпейевых волокон. Эти волокна представляют собой пучки коллагеновых волокон, проходящих из надкостницы в кость. Шарпейевые волокна входят в кость в перпендикулярном направлении и прободают наружные генеральные пластинки; до гаверсовых систем они доходят редко. Таким образом, надкостницаочно соединяется с костью при помощи этих волокон. В центре трубчатой кости лежит (в полости) красный костный мозг – кроветворный орган.

Задание 3. При малом увеличении рассмотреть и зарисовать участок поперечного среза берцовой кости. Обозначить надкостницу, остеоны и их каналы, генеральные и вставочные пластинки, остеоциты.

Препарат «Берцовая кость человека. Продольный разрез» (рис. IV.33В, Г, Д)

Изучить препарат при малом увеличении. Гаверсовы каналы перерезаны вдоль и имеют вид длинных узких щелей, идущих параллельно друг другу (рис. IV.33В, Г, Д). Местами, они соединяются между собой прободающими (фольксмановскими) каналами, образуя анастомозы и сеть каналов в кости. Гаверсовы каналы слегка изгибаются и поэтому на срезе обычно представлены короткими отрезками, иногда удается проследить их на большом расстоянии. Концентрические костные пластинки тоже перерезаны вдоль, и хорошо видно, что они идут параллельно гаверсовым каналам, обусловливая продольную исчерченность промежуточного вещества кости. Костные полости лежат в пластинках и между ними и образуют характерные продольные ряды. Отходящие от них канальцы образуют сеть, пронизывающую промежуточное вещество и открывающуюся в гаверсовы каналы.

Задание 4. Рассмотреть сначала при малом увеличении микроскопа эпифизарную и диафизарную части трубчатой кости. Зарисовать часть кости и выделить отдельный остеон при большом увеличении. Обозначить канал остеона, костные пластинки, остеоциты,

Мышечные ткани

Ткани, характерным свойством которых является способность к произвольному и непроизвольному односторонне направленному сокращению, относят к мышечным. Их сокращение, сопряжённое с затратой большой энергии, образующейся при гидролизе АТФ, осуществляется с участием особого сократительного аппарата.

В филогенезе развитие этих тканей протекало в связи с необходимостью активного перемещения многоклеточных организмов. Филогенетическое становление мышечных тканей протекало в тесной связи с нервной тканью. Структурное выражение этой связи проявляется в наличии плазматических мембран, сходных

по своим морфологическим признакам и функциональным свойствам. Сократительный аппарат у мышечных тканей белковой природы и представлен системой тонких нитей, расположенных по длинной оси их основных структур. Единого источника эмбрионального происхождения у этих тканей нет. Их источниками являются мезенхима, миотомы сегментированной части мезодермы, висцеральный лепесток спланхнотома и др. Учитывая особенности строения, место расположения, функцию и генез, все мышечные ткани можно разделить на три разновидности: неисчерченная или гладкая, исчерченная или поперечнополосатая мышечные ткани и, наконец, специализированные сократительные ткани эпителиального и глиального происхождения.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 26 **МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ**

Препарат «Гладкая мышечная ткань (матка кролика)»
(рис. IV.34, IV.35)

Гладкая мышечная ткань во всех органах построена одинаково. Её элементарной структурной единицей является веретенообразная мышечная клетка – миоцит. Она напоминает фибробласт, но содержит специфические сократительные элементы – миофибриллы. Все они располагаются в одном направлении, по длинной оси клетки, и все их нити кажутся одинаковыми. Сократительный материал заключён внутри единой плазматической мембрany. В электронном микроскопе на поперечных срезах миофибриллы выглядят как плотные округлые образования. Митохондрий в них немного. Миофибриллы отчетливее видны при опущенном конденсоре микроскопа. Мышечные клетки располагаются пучками, так что между заостренными концами двух соседних клеток входит конец третьей (рис. IV.34).

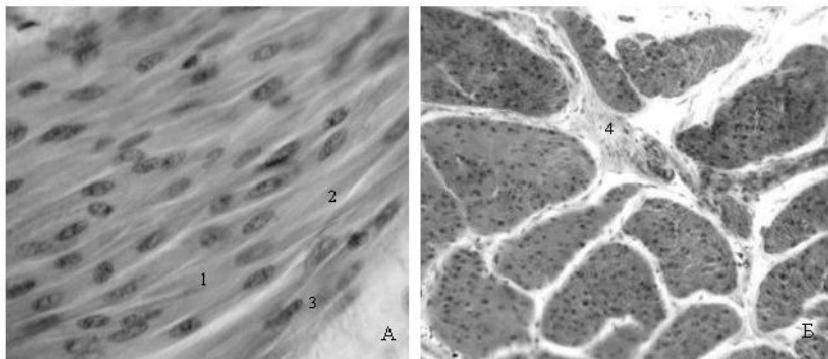


Рис. IV.34. Гладкая мышечная ткань в продольном (А – большое увеличение) и поперечном (Б – малое увеличение) разрезах. Окраска гематоксилин-эозином: 1 – гладкие мышечные клетки в продольном разрезе; 2 – ядра гладких мышечных клеток; 3 – соединительнотканые прослойки (эндомизий); 4 – перимизий

Клетки склеиваются аморфным веществом в пучки, между пучками первого порядка находится эндомизий, между пучками больших порядков – перимизий: всё это соединительнотканые образования с большим количеством кровеносных сосудов и нервов. На поперечном срезе (рис. IV.35) мышечный пучок представляется округлым или угловатым полем, расчленённым на отдельные дольки – перерезанные мышечные клетки. В некоторых из них видны ядра, расположенные в центре клеток. На препарате матки кролика мышечные пучки располагаются в самых разных направлениях и поэтому здесь можно отыскать любые проекции их срезов.

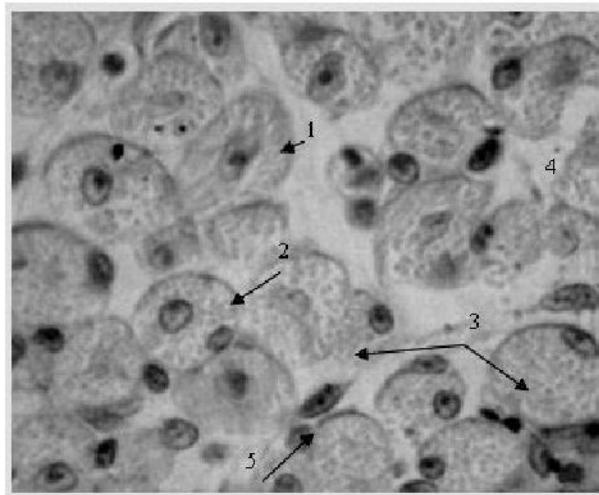


Рис. IV.35. Поперечный разрез гладкомышечных клеток. Окраска гематоксилин-эозином. Большое увеличение: 1 – гладкомышечная клетка; 2 – сарколемма; 3 – миофибриллы; 4 – прослойка соединительной ткани; 5 – соединительнотканые клетки

Задание 1. При малом увеличении рассмотреть и зарисовать строение гладкой мышечной ткани, при большом – нескольких миоцитов. Обозначить клетки мышечной ткани, миофибриллы, сарколемму, показать расположение ядер в клетках.

ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Поперечнополосатое волокно возникает в процессе эмбриогенеза из отдельных клеток, но позже оно становится неклеточной структурой (симпластом).

Дифференцированные поперечнополосатые мышечные волокна являются высокоспециализированными клеточными образованиями, предназначенными как для проведения возбуждения, так и сокращения (рис. IV.36).

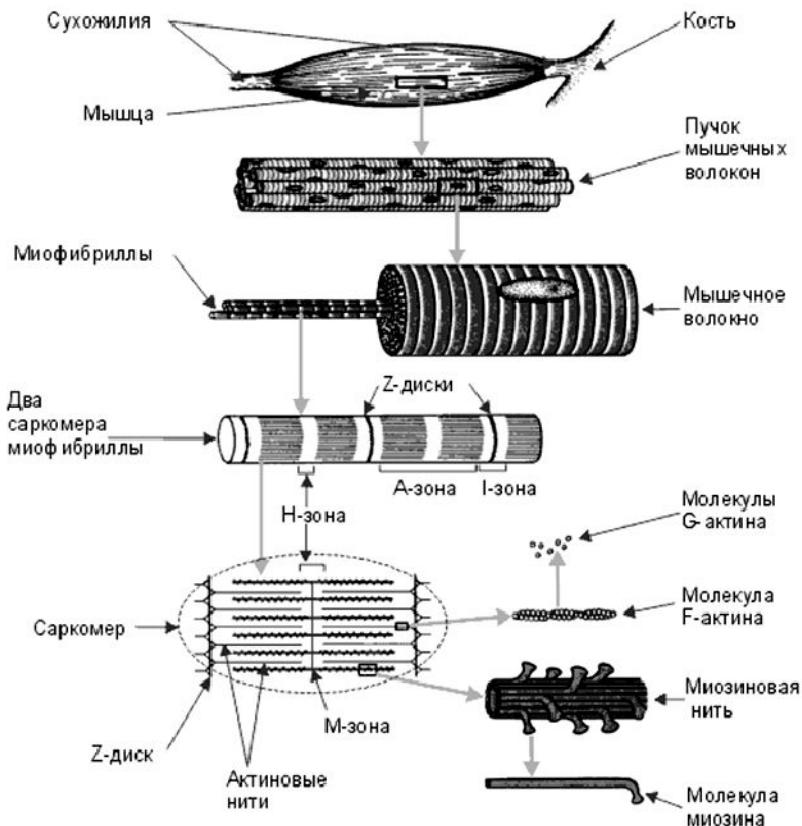


Рис. IV. 36. Схема строения поперечнополосатого мышечного волокна. Скелетная мышца сухожилиями прикрепляется к костям скелета. Мышца состоит из пучков мышечных волокон. Мышечное волокно, или мышечная клетка, состоит из миофibrилл. Миофibrиллы построены из саркомеров. Миофibrилла имеет анизотропную, или А-зону с Н-зоной в центре, и изотропную, или И-зону, разделенную Z-диском. Каждый саркомер ограничен двумя Z-дисками. Саркомеры миофibrиллы имеют следующие структуры: Z-диск, объединяющий тонкие актиновые нити, М-зону, объединяющую миозиновые нити. Миозиновые нити построены из молекул белка миозина. Актиновые нити построены из молекул F-актина. F-актин образуется из α-актина (разновидность глобулярного G-актина) путём полимеризации

Уникальность этой системы заключается в том, что она является симпластом с ядрами в постмитотической фазе. Цитоплазма поперечнополосатой мышечной ткани содержит закономерно расположенные сократительные филаменты и органеллы, способные осуществлять очень эффективное сопряжение возбуждения и сокращения. Кроме того, мышечные волокна обнаруживают единственную в своем роде зависимость от нервной системы в отношении как своего созревания, так и поддержания нормального строения и функционального состояния.

С помощью электронного микроскопа установлено, что рисунок полос – есть результат наложения двух взаимно внедряющихся и двигающихся параллельно одна другой протофибрилл, более толстых – содержащих белок миозин и более тонких – содержащих белок актин. Обе системы сцеплены между собой боковыми мостиками. При сокращении нити актина вдвигаются вглубь нитей миозина и приближают последние к границам саркомера, к пластинке Т, в результате чего мышца укорачивается. При расслаблении происходит обратный процесс.

Препарат «Поперечнополосатая мышечная ткань. Язык кролика» (рис. IV.37)

Мышечные волокна в языке проходят в трёх взаимно перпендикулярных направлениях. Благодаря этому на одном и том же препарате можно изучать и продольные, и поперечные срезы мышечных волокон.

На поперечном срезе мышечные волокна имеют неправильную полигональную форму, а миофибриллы представляются в виде тёмноокрашенных точек. Поперечнополосатые мышечные волокна, также как и гладкие, объединяются в пучки 1-го, 2-го и более высоких порядков, которые окружены соединительной тканью с жировыми клетками, кровеносными сосудами и нервами. Таким образом, соединительная ткань скрепляет и связывает между собой отдельные мышечные волокна. Ядра соединительнотканых клеток мельче по размерам и окрашены темнее, чем ядра мышечных волокон. Ядра мышечных волокон лежат на периферии, вблизи сарколеммы, вся центральная часть занята миофибриллами.

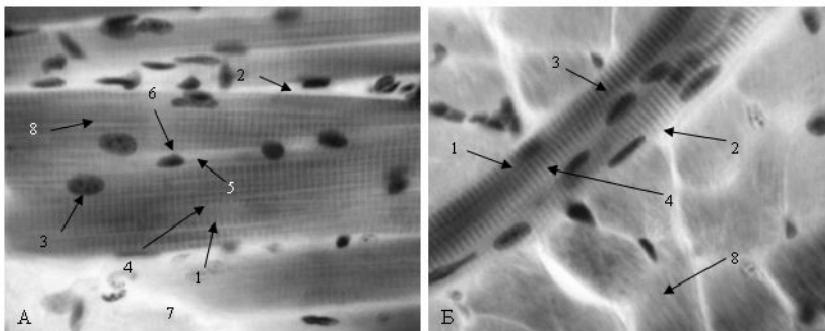


Рис. IV.37. Поперечнополосатая мышечная ткань языка кролика: А – продольное расположение мышечных волокон; Б – поперечное расположение мышечных волокон. Окраска железным гематоксилином. Большое увеличение: 1 – мышечное волокно; 2 – сарколемма; 3 – ядра мышечных волокон; 4 – поперечная исчерченность волокон; 5 – эндомизий (тонкая прослойка соединительной ткани между мышечными волокнами; 6 – ядра клеток эндомизия; 7 – перимизий (соединительнотканная прослойка, окружающая пучок мышечных волокон); 8 – миофибриллы

На продольном срезе мышечных волокон при малом увеличении видно, что волокно представляет собой цилиндрическое образование, не разделенное на клетки. Волокно одето тонкой оболочкой – сарколеммой, под которой видно большое количество ядер, лежащих на периферии. Таким образом, мышечное волокно не имеет клеточного строения и представляет собой симпласт. Найдите участок, где продольная и поперечная исчерченность волокон обнаруживаются особенно отчетливо.

Продольная исчерченность зависит от фибрillярного строения волокна, в котором отдельные фибрillы тянутся строго параллельно и хорошо отличимы друг от друга. Поперечная исчерченность определяется тем, что в фибрillах строго закономерно чередуются светлые и тёмные полоски – диски А и I: чередование тех и других создаёт картину поперечной исчерченности.

Задание 2. Рассмотрите и зарисуйте детальное строение поперечнополосатого мышечного волокна при большом увеличении на участках с продольным и поперечным расположением воло-

кон. Отметьте сарколемму, миофибриллы, ядра, поперечные полоски А и I, границы саркомеров, прослойки соединительной ткани, кровеносные сосуды.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань – специализированная, высокодифференцированная ткань, формирующая основную интегрирующую систему организма – нервную систему. Функция нервной системы определяется свойством нервных клеток. Через нервную систему устанавливается связь различных органов между собой; она регулирует и координирует их деятельность, приспособливает действия всего организма как целостной системы к постоянно изменяющимся условиям внешней среды. Нервные клетки по цепи нейронов рефлекторных дуг передают возбуждение на рабочие органы (так называемые. органы-мишени), регулируя их взаимодействие.

Нервная ткань состоит из нервных клеток – нейронов, выполняющих специфическую для нервной ткани функцию возбуждения, и нейроглии, обеспечивающей опорную, трофическую и защитную функции. Нервная ткань формируется из дорсального утолщения эктoderмы – нервной пластинки, которая в процессе развития дифференцируется в нервную трубку, нейральные гребни (нервные валики) и нейральные плакоды. В последующие периоды развития из нервной трубы образуется головной и спинной мозг. Нейральный гребень формирует чувствительные ганглии, ганглии симпатической нервной системы, хромаффинные клетки мозгового вещества, тироидные клетки, инсулоциты и т.д.

Изучение нервной ткани нужно начинать с рассмотрения формы и структуры нервных клеток. Форма нервных клеток и их отростков очень многообразны. Так, нервная клетка спинального ганглия имеет округлую форму, и от её тела отходит только один отросток. Клетки Пуркинье мозжечка, а также клетки крупноклеточных ядер гипоталамуса являются мультиполлярными, и от них может отходить несколько ветвящихся дендритов и один неветвящийся аксон. В теле нервной клетки имеются характерные структуры: нейрофибриллы и тироид. После ознакомления с формой и структурой нервных клеток следует подробно изучить

строение их отростков – нервных волокон (безмякотных и мякотных), одетых особыми оболочками. Нервные волокна образуют в различных тканях организма рецепторные и эффекторные окончания – органные синапсы. Рецепторные окончания или свободно располагаются в тканях и тогда называются свободными окончаниями, или заключены в особую капсулу и тогда называются инкапсулированными. В зависимости от методов проводки материала и последующей окраски срезов на препаратах можно проследить и строение, и функциональное состояние как самих нейронов, так и их отростков.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 27 **МУЛЬТИПОЛЯРНЫЕ НЕРВНЫЕ КЛЕТКИ**

Препарат «Мультиполлярный нейрон. Сетчатка глаза лошади (плоскостной препарат) или нервные клетки спинного мозга собаки (срез)» (рис. IV.38)

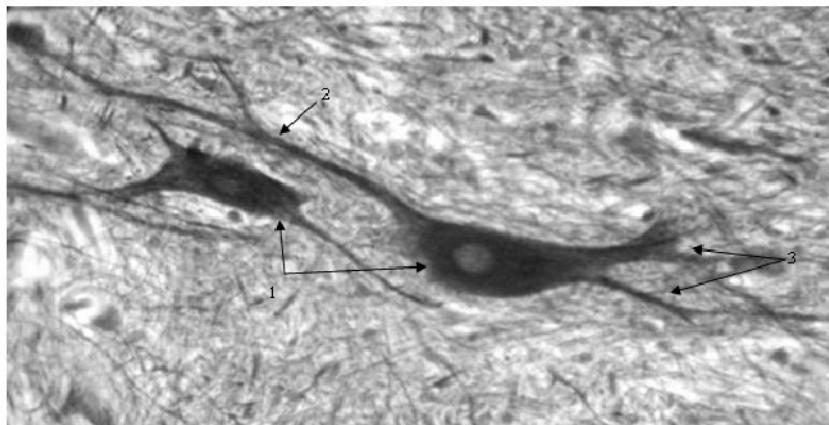


Рис. IV.38. Мультиполлярные нейроны спинного мозга собаки. Импрегнация серебром. Большое увеличение: 1 – нервные клетки; 2 – аксон; 3 – ветвящиеся дендриты

На срезах нервных клеток попадается лишь часть их отростков, да и то не на всем их протяжении. Поэтому для общего ознакомле-

ния с нервной клеткой лучше брать плоскостной препарат сетчатки, на котором можно видеть клетку со всеми её отростками.

Препарат демонстрирует наиболее распространенную звездчатую форму мультиполлярных нервных клеток. Клетки прокрашиваются неодинаково. Поэтому необходимо выбрать хорошо окрашенные клетки. Они двух типов: мелкие – элементы нейроглии, крупные – нервные клетки или нейроны. Благодаря отросткам тело клетки имеет звездчатую форму. Иногда в клетке просматривается ядро. От тела клетки отходят несколько дендритов, в месте отхождения от тела дендриты сравнительно толсты, но в дальнейшем они древовидно ветвятся и истончаются. Иногда на препарате удается увидеть отросток другого типа – аксон. Он начинается от тела нейрона и, не ветвясь, оканчивается на клетке-мишени. Проследить аксоны на всем протяжении редко удается, так как чаще они оказываются обрезанными при подготовке препарата.

Задание 1. Рассмотреть нейроны под большим увеличением. Отыскать ветвящиеся с утолщениями по ходу и тонкими концами – дендриты и тонкий не ветвящийся соприкасающийся с другим нейроном аксон. Зарисовать мультиполлярный нейрон с дендритами и аксоном и клетки нейроглии. Обозначить тело нейрона, ядро, аксон, дендрит.

Препарат «Нейрофибриллы в нервных клетках спинного мозга собаки (импрегнация серебром)» (рис. IV.38–IV.40)

Рассмотреть препарат невооруженным глазом. В нём хорошо выделяется светлая периферическая зона, отдалённо напоминающая бабочку – белое вещество мозга и более тёмная зона, повторяющая форму светлой – серое вещество мозга.

В центре пустое круглое пространство – спинномозговой канал. В сером веществе, даже при малом увеличении видны крупные звёздчатые клетки с отростками, интенсивно окрашенные в бурый или тёмно-серый цвет. Это двигательные нейроны (нервные клетки). При большом увеличении в них можно рассмотреть крупное светлое ядро, ядрышко и многочисленные перекрещающиеся волоконца – нейрофибриллы.

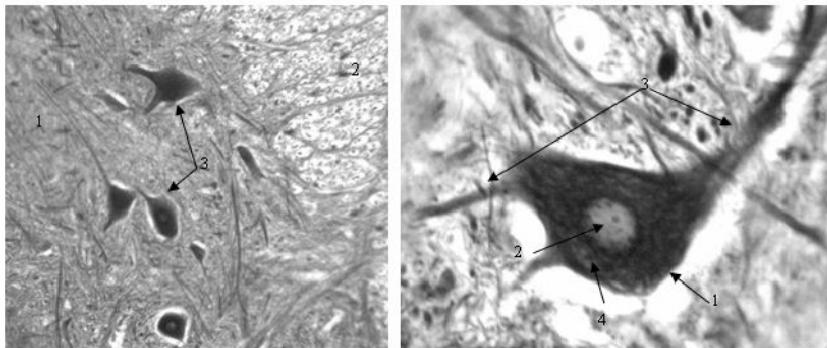


Рис. IV.39. Поперечный срез спинного мозга собаки. Импрегнация серебром. Малое увеличение: 1 – серое вещество спинного мозга; 2 – белое вещество; 3 – крупные нервные клетки (мотонейроны)

Рис. IV.40. Мультиполлярная нервная клетка передних рогов спинного мозга. Импрегнация серебром. Большое увеличение: 1 – тело нейрона; 2 – ядро; 3 – отростки; 4 – нейрофибриллы

При помощи электронного микроскопа в нейронах обнаруживается множество органелл, больше чем в клетках других тканей. Митохондрии мелкие. Аппарат Гольджи имеет сложное строение и состоит из плотно прилегающих друг к другу полосей, мелких пузырьков и нескольких более крупных вакуолей. Во всех направлениях цитоплазму пересекают тонкие волоконца – нейрофиламенты, образующие густую сеть. Их пучки, после отложения на них серебра представляются в световом микроскопе как более или менее толстые нити (нейрофибриллы). Типичную для нейрона структуру представляет тигроидная субстанция Нисселя – зона эндоплазматического ретикулума. В некоторых нейронах могут встречаться тельца типа лизосом, гранулы пигмента и гликогена. От тела нейрона отходят многочисленные ветвящиеся дендриты и неветвящиеся аксоны (описанные в предыдущем препарате).

Задание 3. Выделить на рисунке общую архитектуру спинного мозга, нейроны, клетки нейроглии, аксоны, дендриты. На большом увеличении рассмотреть и зарисовать нервную клетку спинного мозга (двигательный нейрон), цитоплазма которого заполнена нейрофибриллами.

Препарат «Тигроид в нервных клетках спинного мозга» (рис. IV.41)

Препарат представляет собой поперечный разрез спинного мозга собаки при окраске толуидиновым синим. При малом увеличении отыскать в сером веществе мозга наиболее крупные нейроны. Они интенсивно синего цвета. При большом увеличении в цитоплазме нейронов можно различить скопления синих глыбок – это и есть субстанция Ниссля. В электронном микроскопе эти образования представляются как участки эндоплазматического гранулярного ретикулума, подобно таковому других клеток. Ретикулум построен из вытянутых и уплощенных полостей. Гранулы его состоят из РНК. Их функция – активный синтез белка.

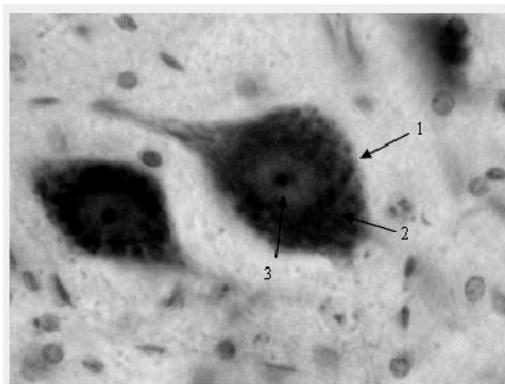


Рис. IV.41. Тигроидная субстанция Ниссля в цитоплазме нейрона. Окраска толуидиновым синим. Большое увеличение: 1 – нейрон; 2 – глыбки тигроида; 3 – ядро с ядрышком

Задание 4. Рассмотреть препарат при малом и большом увеличениях. Зарисовать несколько клеток с базофильным веществом – субстанцией Ниссля. Обозначить клетки, ядра, гранулы тигроида.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 28

НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА

Препарат «Мякотные нервные волокна седалищного нерва лягушки» (рис. IV.42)

Миelinовые нервные волокна встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Они значительно толще безмиelinовых.

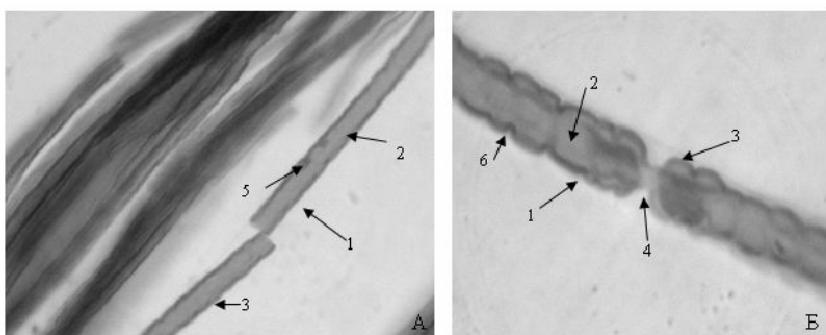


Рис. IV.42. Мякотные нервные волокна. Обработка осмиевой кислотой, подкраска – борным кармином: А – несколько мякотных волокон седалищного нерва, малое увеличение; Б – отдельное волокно, большое увеличение; 1 – нервное волокно; 2 – осевой цилиндр (аксон); 3 – шванновская оболочка, покрытая нейролеммой; 4 – перехват Ранье; 5 – ядра шванновских клеток; 6 – насечки Шмидта-Лантермана

Основу волокна составляет светлый *осевой цилиндр* (аксон), «одетый» в оболочку из *нейролеммоцитов*. В сформированном волокне различают два слоя оболочки: внутренний, более толстый миelinовый слой и наружный, тонкий, состоящий из цитоплазмы и ядер нейролеммоцитов, нейролемму. Миelin – жиро-подобное вещество, состоящее из липидов и белка. Одним из главных липидов является холестерин. Концентрически расположенные слои липидов разделены тонким слоем белка. Таким образом, образуется изолятор нервного волокна с большим электрическим сопротивлением и с малой ёмкостью. При малом уве-

личении нужно выбрать участок изолированных нервных волокон, имеющих вид тёмных нитей, и зарисовать несколько волокон. При большом увеличении рассмотреть более подробное строение миелинового волокна. Найти перехват Ранвье – перерыв миелинового слоя, где кончаются отростки одного леммоцита (шванновской клетки) и начинаются отростки другого ядра шванновских клеток, насечки Шмидта-Лантермана, представляющие собой протоплазматическую воронку, залегающую в мякотной оболочке нерва – месте соединения двух шванновских клеток. Кроме того, при внимательном рассмотрении можно заметить в области перехвата Ранвье тонкую оболочку – нейролемму, которая вместе с миелином составляет мякотную оболочку нервного волокна.

Задание 1. Изучить строение миелинового волокна: осевой цилиндр (аксон), его оболочки, перехваты Ранвье, ядра шванновских клеток, насечки Шмидта-Лантермана. Рассмотреть при большом увеличении и зарисовать нервное волокно.

Препарат «Нервные волокна в поперечном разрезе. Седалищный нерв лягушки» (рис. IV.43)

В организме отдельные нервные волокна соединяются в пучки, образуя нервы. Препарат представляет собой поперечный срез седалищного нерва. Нерв окружен оболочкой, называемой эпиневрием, состоящей из плотной неоформленной соединительной ткани. В эпиневрии встречаются кровеносные сосуды и группы жировых клеток. Вокруг нервных пучков соединительная ткань становится еще более плотной и состоит из тесно расположенных волокон. Оболочка каждого нервного пучка называется периневрием. От него внутрь пучка идут прослойки более рыхлой соединительной ткани, окружающие группы волокон и отдельные волокна. Все прослойки внутри пучка называются эндоневрием. Каждое волокно на препарате выглядит чёрным кружком, соответствующим разрезу миелинового слоя со светлой серединой – осевым цилиндром внутри миелиновой оболочки. Среди толстых миелиновых волокон встречаются срезы тонких безмякотных волокон.

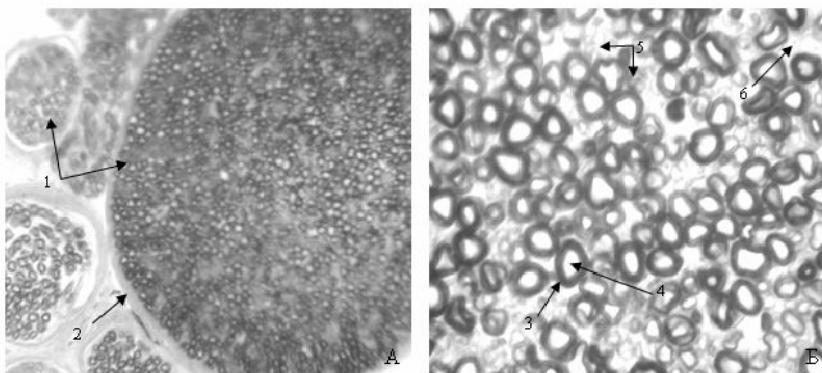


Рис. IV.43. Поперечный разрез седалищного нерва. Окраска осмиевой кислотой: А – малое увеличение; Б – большое увеличение; 1 – пучки нервных волокон, окружённые соединительнотканной оболочкой (эпиневрием); 2 – наружная оболочка нервного пучка (периневрий); 3 – миелиновая оболочка отдельного волокна; 4 – осевой цилиндр; 5 – безмякотные волокна; 6 – эндоневрий

Задание 2. Рассмотреть при малом увеличении и зарисовать нерв, состоящий из нервных пучков и соединительнотканых прослоек и оболочек. Обозначить пучки нервных волокон, эпиневрий, периневрий, миелиновые волокна.

Задание 3. Рассмотреть при большом увеличении, зарисовать и обозначить нервные волокна – миелиновое и безмякотное, осевой цилиндр, миелиновую оболочку, эндоневрий.

Препарат «Безмякотные нервные волокна селезеночного нерва быка» (рис. IV.44)

При малом увеличении надо выбрать расщипанные пучки нервных волокон и изучить строение волокна при большом увеличении (рис. IV.44).

Безмякотные нервные волокна значительно тоньше миелиновых, так как лишены миелиновой оболочки, а в остальном сохраняют такое же строение, как и мякотные. В них, следовательно, имеется тонкий осевой цилиндр, являющийся аксоном двигательного или вставочного нейрона, шванновская оболочка и нейролемма.

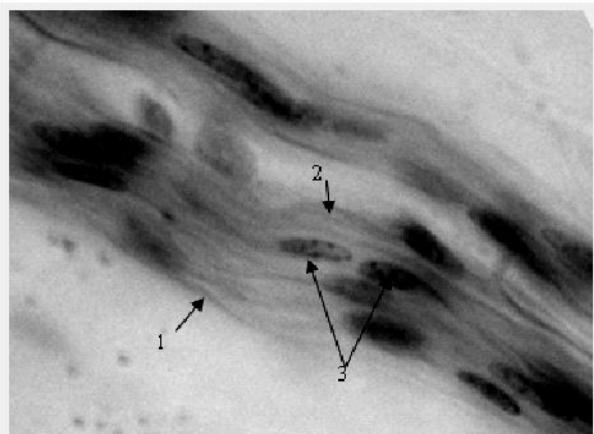


Рис. IV.44. Безмякотные нервные волокна. Окраска гематоксилин-эозином. Большое увеличение: 1 – нервное волокно; 2 – осевой цилиндр (аксон); 3 – ядра шванновских клеток

В безмякотном волокне видна продольная исчерченность, обусловленная наличием нейрофибрилл, проходящих в осевом цилиндре. Осевой цилиндр одет оболочкой, имеющей вид тонкой протоплазматической пленки, содержащей овальные ядра, окрашенные в красный цвет. В принципе, это та же самая шванновская оболочка, но она устроена проще и не содержит миелина. Оболочка очень тонка, в световом микроскопе не видна, и поэтому создается впечатление, что ядра лежат на поверхности волокна. Снаружи нервное волокно одето соединительной мембраной. Осевые цилиндры располагаются рыхло и переходят в соседние безмякотные волокна. Они не изолированы так тщательно, как мякотные нервные волокна, что связано с особенностями иннервации внутренних органов.

Задание 4. Рассмотреть препарат при большом увеличении и зарисовать нервное волокно, шванновские клетки. Обозначить волокно, осевой цилиндр, ядра шванновских клеток, нейролемму, нейроцит.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Основная литература

1. Александровская О. В. Цитология, гистология и эмбриология / О. В. Александровская, Т. Н. Радостина, Н. А. Козлов. – Москва : Агропромиздат, 1987.
2. Алтуфьев Ю. В. Эколо-гистофизиологические аспекты адаптивных возможностей каспийских осетровых : монография / Ю. В. Алтуфьев. – Астрахань : Астраханский университет, 2006.
3. Антипчук Ю. П. Гистология с основами эмбриологии / Ю. П. Антипчук. – Москва, 1963.
4. Быков В. Л. Частная гистология человека / В. Л. Быков. – Санкт-Петербург, 1997.
5. Гистология / под ред. Ю. И. Афанасьева и Н. А. Юриной. – Москва, 1980.
6. Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии / А. А. Заварзин. – Ленинград, 1985.
7. Рябов К. П. Гистология с основами эмбриологии / К. П. Рябов. – Минск, 1990.
8. Токин Б. П. Общая эмбриология / Б. П. Токин. – Москва, 1977.
9. Хэм А. Гистология : пер. с англ. / А. Хэм, Д. Кормак. – Москва, 1982–1983. – Т. 1–5.

Атласы, пособия

10. Алмазов И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Сутулов. – Москва, 1978.
11. Andres A. G. Пособие для практических занятий по гистологии и общей эмбриологии / А. Г. Andres. – Москва : Прогресс, 1969.
12. Гистология цитология и эмбриология : атлас / под ред. О. В. Волковой и Ю. К. Елецкого. – Москва, 1996.

Дополнительная литература

13. Блюхер Л. Я. Очерк истории, морфологии животных / Л. Я. Блюхер. – Москва, 1962.

14. Бодемер Ч. Современная эмбриология / Ч. Бодемер. – М., 1971.
15. Быков В. Л. Функциональная морфология клетки / В. Л. Быков. – Санкт-Петербург, 1995.
16. Вашкинель В. К. Ультраструктура и функции тромбоцитов человека / В. К. Вашкинель, М. Н. Петров. – Ленинград, 1982.
17. Вельш У. Введение в цитологию и гистологию животных / У. Вельш, Х. Шторх. – Москва, 1972.
18. Вольф К. Х. Теория зарождения / К. Х. Вольф. – Москва, 1950.
19. Горышнина Е. Н. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии / Е. Н. Горышнина, О. Ю. Чага. – Ленинград, 1990.
20. Данилов Р. К. Очерки гистологии мышечных тканей / Р. К. Данилов. – Уфа, 1994.
21. Жаботинский Ю. М. Нормальная и патологическая морфология нейронов / Ю. М. Жаботинский. – Москва, 1965.
22. Заварзин А. А. Основы общей цитологии / А. А. Заварзин, А. Д. Харазова. – Ленинград, 1982.
23. Зусман И. Н. Вопросы эволюции эмбриогенеза животных / И. Н. Зусман. – Москва, 1971.
24. Кацнельсон З. С. Практикум по гистологии и эмбриологии / З. С. Кацнельсон, И. Д. Рихтер. – Москва, 1963.
25. Карр Я. Макрофаги: обзор ультраструктуры и функции : пер. с англ. / Я. Карр. – Москва, 1978.
26. Касавина Б. И. Жизнь костной ткани / Б. И. Касавина, В. П. Торбенко. – Москва, 1979.
27. Кирпичникова Е. С. Практикум по общей гистологии / Е. С. Кирпичникова, Л. Б. Левинсон. – Москва : Высшая школа, 1962.
28. Маянский А. Н. Очерки о нейтрофиле и макрофаге / А. Н. Маянский, Д. Н. Маянский. – Новосибирск, 1983.
29. Михайлов И. Н. Структура и функция эпидермиса / И. Н. Михайлов. – Москва, 1979.
30. Мюллер Ф. Основной биогенетический закон / Ф. Мюллер, Э. Геккель. – Москва, 1940.

31. Новиков А. И. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии / А. И. Новиков, Е. С. Святенко. – Москва, 1984.
32. Павлова В. Н. Патология кости : пер. с англ. / В. Н. Павлова. – Москва, 1993.
33. Полежаев Л. Е. Регенерация / Л. Е. Полежаев. – Москва, 1979.
34. Проценко В. А. Тканевые базофилы и базофильные гранулоциты крови / В. А. Проценко, С. И. Шпак, С. М. Доценко. – Москва, 1987.
35. Сапин М. Р. Иммунная система человека / М. Р. Сапин, Л. Е. Этинген. – Москва, 1996.
36. Серов В. В. Соединительная ткань (функциональная морфология и патология) / В. В. Серов, А. Б. Шехтер. – Москва, 1981.
37. Шаплыгина Ю. Н. Разработка и использование интерактивного учебно-методического пособия «Структурно-функциональные особенности строения клетки» в курсе преподавания биологии / Ю. Н. Шаплыгина, Т. Ф. Курочкина, Ю. В.. Алтуфьев. – Астрахань, 2008.
38. Фрейдлин И. С. Система мононуклеарных фагоцитов / И. С. Фрейдлин. – Москва, 1984.
39. Фултон А. Цитоскелет. Архитектура и хореография клетки : пер. с англ. / А. Фултон. – Москва, 1987.
40. Хомутовский О. А. Структура и функция примембранных слоев клеток / О. А. Хомутовский. – Киев, 1984.
41. Ченцов Ю. С. Общая цитология / Ю. С. Ченцов. – Москва, 1994.
42. Шеперд Г. М. Нейробиология : пер. с англ. / Г. М. Шеперд. – Москва, 1993. – Т. 1–2.
43. Юрина Н. А. Соединительная ткань, развитие, строение и функции клеток и межклеточного вещества / Н. А. Юрина, И. А. Радостина. – Москва, 1987.

СОДЕРЖАНИЕ

ОТ АВТОРОВ	3
ПРЕДИСЛОВИЕ	5
РАЗДЕЛ I. ВВЕДЕНИЕ В КУРС ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ	7
КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО МИКРОСКОПИЧЕСКОЙ ТЕХНИКЕ.	
ПОНЯТИЕ О ГИСТОЛОГИЧЕСКОМ ПРЕПАРАТЕ	7
ФИКСАЦИЯ И ЗАЛИВКА МАТЕРИАЛА	10
НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ОКРАШИВАНИИ	
И ЗАКЛЮЧЕНИИ ПРЕПАРАТОВ	11
МИКРОТОМЫ И ИХ НАЗНАЧЕНИЕ	16
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 1. МИКРОСКОП И ТЕХНИКА МИКРОСКОПИРОВАНИЯ.....</i>	21
РАЗДЕЛ II. ЦИТОЛОГИЯ (учение о клетке)	30
ФОРМЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА	30
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 2. Общая морфология клетки</i>	33
Препарат «Печень аксолотля».....	33
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 3. Постоянные включения, или органоиды клетки</i>	35
Митохондрии.....	36
Препарат «Митохондрии в эпителиальных клетках кишечника аскариды».....	36
Препарат «Митохондрии в клетках канальцев почки лягушки».....	38
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 4. ОРГАНОИДЫ КЛЕТКИ (ПРОДОЛЖЕНИЕ)</i>	39
Внутриклеточный сетчатый аппарат (аппарат Гольджи)	39
Препарат «Спинальный ганглий котенка. Комплекс Гольджи»	40
Клеточный центр (центросома).....	41
Препарат «Центросома в яйцеклетке лошадиной аскариды».....	42
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 5. Непостоянные клеточные включения</i>	43
Пигментные включения.....	43
Препарат «Меланофоры в коже головастика»	43
Желточные включения.....	45
Препарат «Бластомеры лягушки»	46
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 6. Непостоянные клеточные включения (ПРОДОЛЖЕНИЕ)</i>	46
Жировые включения	46
Препарат «Жировые включения в печени лягушки (аксолотля)».....	46
Секреторные включения	48
Препарат «Секреторные гранулы. Кожа аксолотля»	48

Препарат «Гранулы зимогена в поджелудочной железе крысы».....	49
Препарат «Включение гликогена в клетках печени аксолотля»	50
КЛЕТОЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ	51
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 7. ДЕЛЕНИЕ ЯДРА И КЛЕТОК</i>	54
Препарат «Продольный разрез корешка лука.	
Митотическое деление растительных клеток».....	54
Препарат «Митоз животных клеток. Краевая зона печени аксолотля»	57
Препарат «Митотическое деление в яйцах лошадиной аскариды (на препарате “Дробление яиц лошадиной аскариды”)»	59
РАЗДЕЛ III. СНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ	61
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК	61
СПЕРМАТОГЕНЕЗ	62
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 8. СПЕРМАТОГЕНЕЗ</i>	62
Препарат «Семенник кошки».....	62
СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК САМЦОВ.....	66
Препарат «Сперматозоиды петуха. Мазок спермы».....	67
Препарат «Сперматозоиды морской свинки и креветки. Мазок спермы».....	68
ООГЕНЕЗ	69
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 8. ООГЕНЕЗ</i>	74
Препарат «Яйцеклетка моллюска. Яичник беззубки (анодонты)».....	74
Препарат «Яйцеклетка лягушки. Яичник лягушки».....	75
Препарат «Яйцеклетки в яичнике кошки».....	76
ОПЛОДОТВОРение	78
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 10. ОПЛОДОТВОРение ЯЙЦЕКЛЕТКИ</i>	80
Препарат «Созревательные деления в яйцах лошадиной аскариды»	80
Препарат «Яйцо аскариды с внедрившимся сперматозоидом»	82
Препарат «Синкарион. Матка аскариды с оплодотворенными яйцеклетками».....	83
ДРОБЛЕНИЕ	85
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 11. ДРОБЛЕНИЕ ЗИГОТЫ</i>	88
Препарат «Дробление зиготы беспозвоночных. Зародыш аскариды».....	88
Препарат «Дробление зиготы земноводных. Зародыш лягушки»	90
Препарат «Бластула земноводных. Зародыш лягушки»	92
ГАСТРУЛЯЦИЯ	93
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 12. ГАСТРУЛЯЦИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ФОРМИРОВАНИЕ НЕЙРУЛЫ ПОЗВОНОЧНЫХ</i>	95
Препарат «Зародыш лягушки»	95
НЕЙРУЛЯЦИЯ	98
Препарат «Нейрула земноводных. Зародыш лягушки»	99
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 13. ЗАКЛАДКА ОСЕВЫХ ОРГАНОВ</i>	100

Препарат «Зародышевый диск цыпленка на стадии закладки первичной полоски. Тотальный препарат».....	101
Препарат «Первичная полоска. Поперечный разрез зародыша цыпленка в конце суток инкубации».....	102
Препарат «Образование сомитов, хорды, нервной трубы. Стадия 10 сомитов. Тотальный препарат (Около 36 часов инкубации)»	102
Препарат «Поперечный разрез зародыша курицы на стадии образования нервной трубы, сомитов и хорды»	104
Препарат «Тулowiщная складка. Образование амниона у цыпленка»	104
Препарат «Развитие костистой рыбы. Зародыш форели»	106
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 14. ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК</i>	107
Препарат «Аллантоис цыпленка»	104
Препарат «Хорион человека».....	108
РАЗДЕЛ IV. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ	109
УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ	109
ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ, ИЛИ ПОГРАНИЧНЫЕ, ТКАНИ	110
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 15. Однослойные эпителии</i>	112
Препарат «Мезотелий сальника собаки (кошки, кролика). Плоскостной препарат»	112
Препарат «Высокий призматический и кубический эпителии. Почка кролика».....	114
Препарат «Антенальная (зеленая) железа речного рака.	
Однослойный железистый эпителий».....	115
Препарат «Эпителий тонкой кишки аксолотля.	
Кутикулярная щёточная каёмка»	117
Препарат «Однослойный призматический железистый эпителий кишки аксолотля»	118
Препарат «Многорядный однослойный призматический мерцательный эпителий кишечника беззубки».....	119
Препарат «Мерцательный эпителий. Жабры моллюска (беззубка, ампуллярия)»	121
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 16. Многослойный эпителий</i>	122
Препарат «Многослойный плоский слабо ороговевающий эпителий.	
Роговица глаза коровы»	122
Препарат «Многослойный плоский эпителий.	
Кожа лягушки».....	124
Препарат «Многослойный плоский, ороговевающий эпителий. Кожа пальца млекопитающего».....	125
Препарат «Переходный эпителий. Мочевой пузырь кролика»	127

Соединительные ткани, или ткани внутренней среды.	
Общая характеристика. Трофическая, механическая и защитная функции соединительных тканей	129
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 18. МЕЗЕНХИМА. РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ	130
Препаратор «Мезенхима. Зародыш курицы»	130
РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ.....	131
Препаратор «Лимфатический узел кошки».....	132
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 19. КРОВЬ И ЛИМФА.....	132
Препаратор «Кровь человека. Мазок»	134
Препаратор «Кровь лягушки. Фиксированный препарат»	137
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 20. РЫХЛАЯ СОЕДИНТЕЛЬНАЯ И ЖИРОВАЯ ТКАНИ.....	139
Препаратор «Подкожная клетчатка крысы».....	139
Препаратор «Накопление краски в гистиоцитах подкожной клетчатки крысы»	140
ЖИРОВАЯ ТКАНЬ	142
Препараторы «Сальник кошки. Кусочек сальника», «Жировая ткань подкожной клетчатки человека»	142
Препаратор «Пигментные клетки амфибии»	143
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 21. ПЛОТНАЯ ОФОРМЛЕННАЯ СОЕДИНТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ	144
Препаратор «Сухожилие теленка в продольном разрезе».....	144
Препаратор «Оформленная коллагеновая соединительная ткань сухожилия телёнка. Поперечный срез»	145
Препаратор «Эластическая ткань. Выйная связка быка в продольном разрезе»	146
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 22. ХРИЩЕВАЯ ТКАНЬ	147
Препаратор «Гиалиновый, или стекловидный, хрящ. Ребро кролика»	148
Препаратор «Эластический хрящ ушной раковины овцы»	149
Препаратор «Волокнистый хрящ межпозвоночного диска телёнка»	151
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 23. КОСТНАЯ ТКАНЬ.....	152
Препаратор «Оперкулярная кость рыбы. Строение костных пластинок»....	152
Препаратор «Развитие кости из эмбриональной соединительной ткани. Нижняя челюсть зародыша свиньи».....	154
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 24. РАЗВИТИЕ КОСТИ НА МЕСТЕ ХРИЩА	155
Препаратор «Развитие кости на месте хряща в бедре зародыша свиньи»....	155
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 25. ТРУБЧАТАЯ КОСТЬ.....	157
Препаратор «Берцовая кость человека в поперечном разрезе»	157
Препаратор «Берцовая кость человека. Продольный разрез»	162
Мышечные ткани	162
ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 26. МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ	163
Препаратор «Гладкая мышечная ткань (матка кролика)»	163
ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ	165

Препарат «Поперечнополосатая мышечная ткань. Язык кролика»	167
НЕРВНАЯ ТКАНЬ	169
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 27. МУЛЬТИПОЛЯРНЫЕ НЕРВНЫЕ КЛЕТКИ</i>	170
Препарат «Нейрофибриллы в нервных клетках спинного мозга собаки (импрегнация серебром)»	171
Препарат «Тигроид в нервных клетках спинного мозга».....	173
<i>ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗАНЯТИЕ № 28. НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА</i>	174
Препарат «Мякотные нервные волокна седалищного нерва лягушки»....	174
Препарат «Нервные волокна в поперечном разрезе. Седалищный нерв лягушки»	175
Препарат «Безмякотные нервные волокна селезеночного нерва быка»	176
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	178