

ОГЛАВЛЕНИЕ

От издательства	6
Предисловие.....	7
Список условных сокращений	7
Введение	8

Часть I. Цитология

Глава 1. Общие принципы строения клетки. Структурно-функциональная организация цитоплазмы	11
Общие принципы строения клетки и важнейшие методы ее изучения	11
Плазмолемма.....	12
Структурно-функциональная организация цитоплазмы	12
Энергетический аппарат клетки	13
Синтетический аппарат клетки.....	13
Аппарат внутриклеточного переваривания.....	14
Опорно-двигательный аппарат клетки – цитоскелет.....	15
Включения	16
Глава 2. Структурно-функциональная организация клеточного ядра. Деление и гибель клеток.....	29
Структурно-функциональная организация клеточного ядра.....	29
Клеточный цикл и деление клеток.....	30
Гибель клеток	30

Часть II. Общая гистология

Общие принципы организации и классификация тканей.....	37
Глава 3. Эпителиальные ткани	39
Основные понятия и классификации	39
Покровные эпителии	41
Железистые эпителии.....	43
Глава 4. Соединительные ткани. Кровь и кроветворные ткани	59
Общая характеристика соединительных тканей	59
Кровь и кроветворные ткани	60
Кровь	60
Кроветворные ткани.....	63
Глава 5. Волокнистые соединительные ткани.	
Соединительные ткани со специальными свойствами	77
Волокнистые соединительные ткани.....	77
Соединительные ткани со специальными свойствами.....	80
Глава 6. Скелетные соединительные ткани.....	90
Общие принципы строения и классификации.....	90
Хрящевые ткани	90
Костные ткани	91
Соединения костей.....	94
Глава 7. Мышечные ткани	106
Общие принципы строения и классификация.....	106
Скелетная поперечнополосатая (исчерченная) мышечная ткань.....	106
Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань	108
Гладкая мышечная ткань.....	109
Глава 8. Нервная ткань	118
Общие принципы строения и развития нервной ткани	118
Нейроны	118
Синапсы.....	119
Нейроглия	120
Нервные волокна.....	121
Нервные окончания	121

Часть III. Частная гистология

Глава 9. Органы нервной системы	137
Общие принципы строения и классификация.....	137
Отделы нервной системы.....	137
Органы периферической нервной системы	137
Органы центральной нервной системы.....	139
Спинной мозг	139
Мозжечок.....	140
Кора полушарий большого мозга	142
Типы строения коры полушарий большого мозга.....	143
Глава 10. Органы чувств	158
Общие принципы строения и классификация.....	158
Орган зрения.....	158
Функциональные аппараты глаза.....	158
Строение глазного яблока	159
Органы слуха и равновесия.....	163
Орган слуха.....	163
Орган равновесия	164
Глава 11. Органы сердечно-сосудистой системы	177
Общие принципы строения и классификация.....	177
Кровеносные сосуды.....	177
Структурно-функциональная организация кровеносных сосудов.....	177
Артерии.....	178
Вены.....	179
Структурно-функциональная организация кровеносных сосудов микроциркуляторного русла.....	179
Структурно-функциональная организация сердца.....	180
Структурно-функциональная организация лимфатических сосудов.....	181
Глава 12. Органы кроветворения и иммуногенеза	193
Общие принципы строения и классификация.....	193
Структурно-функциональная организация первичных (центральных) органов кроветворения и иммуногенеза.....	193
Красный костный мозг.....	193
Тимус	194
Структурно-функциональная организация вторичных (периферических) органов кроветворения и иммуногенеза.....	195
Лимфатические узлы.....	195
Селезенка.....	197
Глава 13. Органы эндокринной системы	204
Общие принципы строения и классификация.....	204
Структурно-функциональная организация центральных органов эндокринной системы	205
Гипоталамус.....	205
Гипофиз.....	205
Шишковидная железа	206
Структурно-функциональная организация периферических органов эндокринной системы	207
Щитовидная железа.....	207
Околощитовидные железы	207
Надпочечники	208
Дисперсная (диффузная) эндокринная система	208
Глава 14. Кожа и ее производные	222
Общие принципы морфофункциональной организации кожи.....	222
Строение кожи	222
Морфофункциональная характеристика придатков кожи	223
Железы кожи.....	223
Волосы.....	225
Ногти	226
Глава 15. Органы пищеварительной системы: полость рта	237
Слизистая оболочка полости рта	237
Общая характеристика структурно-функциональной организации	237
Структурно-функциональная организация отдельных участков	238
Слюнные железы	240

Зубы	243
Строение зубов.....	243
Поддерживающий аппарат зуба.....	245
Развитие зубов.....	245
Глава 16. Органы пищеварительной системы: пищеварительный канал.....	272
Общие принципы структурно-функциональной организации пищеварительного канала	272
Структурно-функциональная организация отдельных органов пищеварительного канала.....	273
Пищевод.....	273
Желудок	274
Тонкая кишка.....	275
Толстая кишка	277
Глава 17. Органы пищеварительной системы: крупные железы	295
Поджелудочная железа.....	295
Печень	296
Желчный пузырь.....	298
Глава 18. Органы дыхательной системы	315
Общие принципы структурно-функциональной организации органов дыхательной системы	315
Структурно-функциональная организация воздухоносных путей.....	315
Полость носа.....	316
Трахея	316
Бронхи.....	317
Структурно-функциональная организация респираторного отдела легкого	318
Иммунная функция легкого.....	319
Плевра	319
Глава 19. Органы выделительной (мочевой) системы	334
Почки.....	334
Мочевыводящие пути	338
Глава 20. Органы мужской половой системы.....	352
Яички	352
Семявыносящие пути	354
Добавочные железы мужской половой системы.....	355
Половой член.....	357
Глава 21. Органы женской половой системы.....	374
Яичники.....	374
Маточная труба	377
Матка	378
Шейка матки	380
Влагалище	380
Молочная железа.....	381
Часть IV. Общая эмбриология и эмбриогенез человека	
Глава 22. Общая эмбриология.....	409
Проигенез	409
Основные этапы эмбрионального развития.....	411
Глава 23. Эмбриогенез человека	421
Хронология, периодизация и важнейшие особенности внутриутробного развития человека	421
Характеристика эмбрионального периода развития человека	421
Характеристика плодного периода развития человека.....	422
Внезародышевые органы	422
Плацента	422
Строение плаценты у человека	423
Амнион.....	425
Желточный мешок.....	426
Аллантоис	426
Пупочный канатик.....	427
Список литературы.....	437
Предметный указатель.....	439

ГЛАВА 1

Общие принципы строения клетки. Структурно-функциональная организация цитоплазмы

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ КЛЕТКИ И ВАЖНЕЙШИЕ МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

Клетка — элементарная структурная, функциональная и генетическая единица в составе всех растительных и животных организмов. Организм взрослого человека состоит примерно из $3-4 \times 10^{13}$ (30–40 триллионов) клеток, которые подразделяют более чем на 200 типов, существенно различающихся своими размерами, структурными и функциональными особенностями. Несмотря на многообразие, клетки всех типов характеризуются сходством общей организации и строения важнейших компонентов.

На светооптическом уровне клетки обычно изучают после их фиксации и окрашивания — в исследуемом цитологическом материале (мазках, отпечатках) или на гистологических срезах тканей и органов (рис. 1.1 и 1.2).

Фиксация нативного материала препятствует аутолизу различных клеток и тканей и обеспечивает сохранность их структуры. Для получения тонких (обычно 5–10 мкм) гистологических срезов на микротоме фиксированный материал предварительно подвергают обезвоживанию и пропитыванию жидкими затвердевающими материалами (традиционно парафином), которые в дальнейшем удаляют. **Окрашивание** срезов способствует выявлению структурных деталей благодаря их неодинаковому сродству к гистологическим красителям. Наиболее распространенная **комбинированная окраска** сочетает **основной краситель гематоксилин** с **кислым красителем эозином** (см. рис. 1.1 и 1.2).

Гематоксилин, как и другие основные красители, связывается со структурами, содержащими кислоты, которые именуются **базофильными**. К ним относятся ядро (вследствие высоких концентраций ДНК и РНК), а также (иногда) цитоплазма — при высоком содержании в ней рибосом или гранулярной эндоплазматической сети (грЭПС).

Эозин, подобно другим кислым красителям, окрашивает различные структуры, содержащие основные вещества (**оксифильные**, или **ацидофильные**), — цитоплазму клеток (в особенности при высоком содержании в ней митохондрий и некоторых белковых секреторных гранул), а также отдельные компоненты межклеточного вещества, например коллагеновые волокна (см. рис. 5.7–5.9). Оценить способность тех или иных компонентов клетки связываться с определенными красителями можно, сопоставляя клетки на срезах, окрашенных различными способами (см. рис. 1.2).

Общеобзорные методы окрашивания гистологических препаратов (например, гематоксилином–эозином) предназначены для выявления важнейших структурных компонентов клеток, тканей и органов. Они используются наиболее широко в научных исследованиях и клинико-диагностической практике.

Избирательное (элективное, специальное) окрашивание препаратов дополняет общеобзорные методы, позволяя выявить конкретные структуры, обладающие высоким сродством к определенным красителям (например, эластические и ретикулярные волокна, митохондрии, комплекс Гольджи).

Цито- и гистохимические методы направлены на выявление в клетках и тканях конкретных химических веществ (например, кальция, белков, липидов, нуклеиновых кислот, гликогена, ферментов) в результате специфического связывания красителей с искомыми веществами или гистохимических реакций с образованием окрашенных продуктов в области расположения этих веществ. Одним из наиболее широко распространенных гистохимических методов является **ШИК-реакция (PAS-реакция)**, которая выявляет гликоген, гликопротеины, мукопротеины, протеогликаны, окрашивая продукты реакции в вишнево-красный (пурпурный) цвет. ШИК-реакцию дают базальные мембраны, ретикулярные волокна, коллоид щитовидной железы, слизь, основное вещество соединительных тканей.

Иммуноцитохимические и иммуногистохимические методы основаны на использовании *маркированных антител*, которые по принципу антиген-антитело специфически связываются с выявляемым веществом (антигеном), делая его видимым на препарате.

Электронная микроскопия используется для изучения очень мелких (невидимых в световой микроскоп) структур или выявления их деталей, которые не прослеживаются при световой микроскопии. Для этого небольшой образец ткани фиксируют, окрашивают (контрастируют) солями тяжелых металлов, заливают в эпоксидные смолы, нарезают с помощью *ультратома* на *ультратонкие срезы*, которые просматривают под электронным микроскопом в вакуумной колонне, просвечивая их пучком электронов (*трансмиссионная электронная микроскопия*). Полученное черно-белое изображение объекта изучают непосредственно на экране электронного микроскопа, мониторе компьютера или электронных микрофотографиях (ЭМФ). Наблюдаемые структуры различаются своей электронной плотностью, размерами, формой. Микроскопическая структура ткани, клетки, выявляемая с помощью электронного микроскопа, называется *ультраструктурой*.

Компоненты клетки. Каждая клетка отделена от внешней для нее среды *плазмолеммой* (*клеточной мембраной*) и содержит расположенное в ее глубине *ядро*, окруженное снаружи *цитоплазмой* (см. рис. 1.1 и рис. 1.3). Ядро покрыто *ядерной оболочкой* и содержит генетическую информацию, обеспечивающую деятельность клетки и ее воспроизведение. В цитоплазме находятся *органеллы и включения*, погруженные в *гиалоплазму* (*клеточный матрикс*). Цитоплазма объединяет указанные структуры и обеспечивает их взаимодействия, является зоной метаболической активности, ферментных реакций, клеточного дыхания, накопления энергии, синтеза разнообразных веществ и их выведения из клетки, а также расщепления веществ, захваченных извне, осуществляет движение клетки. Детали строения плазмолеммы и цитоплазмы описаны ниже в настоящей главе, а ядра — в главе 2.

Плазмолемма

Плазмолемма (клеточная мембрана) занимает в клетке пограничное положение и обеспечивает многообразные взаимодействия клетки с окружающей ее средой (другими клетками, межклеточным веществом). Как таковая плазмолемма, подобно другим мембранам клеток, не видна при использовании светового микроскопа, поскольку ее толщина (около 7,5–11,0 нм) лежит за пределами его

разрешения. При большом увеличении ТЭМ плазмолемма имеет вид трехслойной структуры, представленной двумя электронно-плотными слоями, разделенными светлым промежутком (рис. 1.4). Она состоит из липидного (фосфолипидного) бислоя, в который погружены связанные с ним молекулы белков. *Гликокаликс* располагается снаружи от плазмолеммы и связан с ней. Это — слой, образованный углеводными участками мембранных гликолипидов и гликопротеинов. Он придает поверхности клетки отрицательный заряд, участвует в распознавании клетками друг друга и компонентов межклеточного вещества. В гликокаликсе находятся различные ферменты и некоторые молекулы, частично адсорбированные из среды, окружающей клетку.

Поверхность клетки, покрытая плазмолеммой, имеет различный рельеф: на одних участках она может быть сравнительно гладкой, на других — формирует крупные складки и выпячивания (например, псевдоподии), на третьих — содержит зоны специализированных *межклеточных соединений* (например, на латеральных участках эпителиоцитов — см. главу 3), на четвертых (апикальном полюсе) — покрыта *микроворсинками* и *ресничками* — специализированными выпячиваниями цитоплазмы, основу которых образуют высокоорганизованные элементы цитоскелета. Плазмолемма участвует также в *процессах эндоцитоза и экзоцитоза*.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ

При световой микроскопии в цитоплазме выявляются сравнительно немногочисленные структуры. С помощью специальных методов окраски и гистохимических методов в ней можно обнаружить лишь отдельные виды органелл (*митохондрии, клеточный центр, комплекс Гольджи*) и включений (*гранулы гликогена, липидные капли, секреторные включения*). Современные представления о структурной организации клетки, в частности ее цитоплазмы, в значительной мере основаны на данных *электронной микроскопии*. Структуры цитоплазмы, выявляемые при электронной микроскопии, в обобщенном виде представлены на схеме ультраструктурной организации клетки, которая демонстрирует также и ультраструктуру клеточного ядра (см. рис. 1.3).

Органеллы — постоянно присутствующие в цитоплазме структуры, выполняющие определенные функции в клетке. Каждая из них обладает характерными метаболическими реакциями и морфологическими признаками, позволяющими распознать их и оценить участие в клеточных процессах.

Классификации органелл. Выделяют органеллы *общего значения* (присутствуют во всех клетках и необходимы для обеспечения их жизнедеятельности) и *специальные* (имеются лишь в некоторых клетках и обеспечивают выполнение их специализированных функций). К первым относятся митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы, клеточный центр, компоненты цитоскелета, ко вторым — реснички, жгутики, микроворсинки, миофибриллы, акросома (спермиев).

Другая классификация разделяет органеллы в зависимости от содержания элементарной биологической мембраны на мембранные (митохондрии, ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы) и немембранные (рибосомы, протеосомы, компоненты цитоскелета, клеточный центр, реснички, жгутики, микроворсинки).

Функциональные системы (аппараты) клетки объединяют комплексы органелл, которые под контролем ядра совместно обеспечивают выполнение определенных важнейших функций клетки. Выделяют следующие аппараты: **энергетический** (митохондрии), **синтетический** (рибосомы, ЭПС, комплекс Гольджи), **внутриклеточного переваривания** (лизосомы, эндосомы, протеосомы, пероксисомы) и **опорно-двигательный аппарат — цитоскелет** (микротрубочки, микрофиламенты, промежуточные филаменты и органеллы, образованные элементами цитоскелета, — *органеллы, ассоциированные с цитоскелетом*).

Энергетический аппарат клетки

Митохондрии — мембранные органеллы длиной 2–10 мкм и диаметром 0,2–2 мкм, обеспечивающие клетку энергией, которая генерируется благодаря процессам окисления и аккумулируется в виде фосфатных связей АТФ. Митохондрии отвечают за выработку более 95% АТФ, синтезируемого в организме. Митохондрии также участвуют в биосинтезе стероидов, нуклеиновых кислот, окислении жирных кислот и гибели клетки механизмом апоптоза. Митохондрии выявляются при световой микроскопии с помощью некоторых окрасок. На срезах почечных канальцев они имеют вид темных палочек, ориентированных перпендикулярно базальной поверхности клеток (рис. 1.5) и придающих ей исчерченный вид (базальная исчерченность).

Детали строения митохондрий хорошо видны под электронным микроскопом. Их стенки состоят из *наружной* и *внутренней мембран*, разделенных *межмембранным пространством*, и содержат *митохондриальный матрикс*, в который обращены складки внутренней мембраны — *кристы*. На поверхности крист располагается АТФ-синтазный

комплекс. Матрикс — зернистое вещество умеренной плотности — заполняет полость митохондрии и содержит множество ферментов, крупные митохондриальные гранулы (с ионами Ca^{2+} и Mg^{2+}), а также (не видны на рисунке) митохондриальные рибосомы и митохондриальную ДНК.

Наиболее типичное строение имеют *митохондрии с ламеллярными кристами* — пластинчатыми складками внутренней митохондриальной мембраны (рис. 1.6). Реже встречаются *митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами* (рис. 1.7), которые совместно с агранулярной ЭПС (аЭПС) принимают участие в синтезе стероидов. Митохондрии располагаются в тех участках цитоплазмы, где происходит активное потребление энергии, например вблизи органелл, участвующих в синтезе белков (см. рис. 1.6).

Синтетический аппарат клетки

Рибосомы — мелкие (диаметр — 15–30 нм) немембранные органеллы, видимые под электронным микроскопом как плотные гранулы (при очень большом увеличении в них различимы две асимметричные субъединицы). Они обеспечивают синтез белка из аминокислот (в особенности молекул, которые после синтеза остаются в гиалоплазме). Они образуют цепочки (*полирибосомы*, или *полисомы*), свободно располагающиеся в гиалоплазме или связанные с поверхностью мембран гранулярной ЭПС (грЭПС).

Эндоплазматическая сеть — мембранная органелла, осуществляющая синтез углеводов, липидов и белков, а также начальные посттрансляционные изменения последних. Она состоит из системы уплощенных, удлинённых, трубчатых и везикулярных образований.

Гранулярная ЭПС обеспечивает биосинтез, начальное гликозилирование и укладку/сворачивание мембранных, лизосомных белков и белков, предназначенных для экспорта из клетки. Она образована уплощенными мембранными цистернами и трубочками, на наружной поверхности которых располагаются рибосомы и полисомы, придающие мембранам зернистый (гранулярный) вид (см. рис. 1.6). В клетках, активно синтезирующих белки, уплощенные цистерны грЭПС располагаются плотно друг к другу параллельными рядами, занимая значительную часть цитоплазмы.

Агранулярная ЭПС представляет собой трехмерную систему мембранных анастомозирующих трубочек, канальцев, цистерн и пузырьков, на поверхности которых рибосомы отсутствуют (см. рис. 1.7). Совместно с митохондриями с тубулярно-везикулярными кристами, с которыми она обычно соседствует, аЭПС синтезирует стеролы

и стероидные гормоны. Участвует в синтезе гликогена (гликогенезе) и его разрушении (гликогенолизе), синтезе аскорбиновой кислоты и зрительных пигментов из витамина А (в фоторецепторных клетках сетчатки), обеспечивает детоксикацию различных веществ, накопление и выделение ионов Ca^{2+} .

Комплекс Гольджи выявляется при световой микроскопии с помощью специальных окрасок. Например, он определяется в надъядерной части фолликулярных клеток щитовидной железы (тироцитов) в виде сети из темных изогнутых и переплетающихся нитевидных структур (рис. 1.8). Сложная организация этой поляризованной мембранной органеллы раскрывается при электронной микроскопии, которая выявляет три ее основных элемента: 1) стопку изогнутых уплощенных, расширяющихся по краям *мешочков (цистерн)*, 2) *транспортные пузырьки* и 3) крупные *вакуоли*, или *секреторные пузырьки* (рис. 1.9). В комплексе Гольджи выделяют две поверхности, обладающие структурными и функциональными различиями: (а) *цис-поверхность* (незрелую, формирующуюся) — выпуклой формы, обращенную к грЭПС, к которой мигрируют многочисленные мелкие *транспортные пузырьки*; (б) *транс-поверхность* (зрелую) — вогнутой формы, обращенную к плазмолемме и связанную с отделяющимися от цистерн вакуолями. Функции комплекса Гольджи: синтез полисахаридов и гликопротеинов (гликокаликса, слизи); химические изменения (процессинг) молекул, транспортируемых из грЭПС, конденсация секреторного продукта и образование секреторных гранул; обеспечение новообразованных гранул мембраной и упаковка в нее секреторных продуктов; сортировка белков на транс-поверхности перед их окончательным транспортом.

Аппарат внутриклеточного переваривания

В состав аппарата внутриклеточного переваривания входят мембранные органеллы *эндосомы* и *лизосомы*, а также немембранные органеллы *протеосомы*. Функция этого аппарата состоит в регулируемом внутриклеточном расщеплении макромолекул внеклеточного и внутриклеточного происхождения.

Лизосомы — основной и наиболее изученный компонент аппарата внутриклеточного переваривания. Это — мембранные органеллы диаметром 0,1–2 мкм, активно участвующие в завершающих этапах процесса полного внутриклеточного переваривания захваченных клеткой макромолекул и структур (*гетерофагия*) или ее собственных поврежденных и изношенных компонентов

(*аутофагия*) посредством широкого спектра литических ферментов при низких значениях pH (5,0 и ниже). При электронной микроскопии они обычно имеют вид пузырьков с гетерогенным содержимым различной плотности (рис. 1.10). Однако достоверная идентификация лизосом возможна только на основании выявления в них гидролитических ферментов. Лизосомы подразделяют на *первичные* (неактивные, или гидролазные пузырьки), *вторичные* (активные, с кислым содержимым, перевариваемым материалом, или фаголизосомы) и *третичные* (телолизосомы, или остаточные тельца) — не способные полностью переварить находящиеся в них молекулы, длительно находящиеся в цитоплазме или выделяющие свое содержимое за пределы клетки.

Распространенным типом остаточных телец в организме человека являются *липофусциновые гранулы* — мембранные пузырьки, содержащие труднорастворимый коричневый эндогенный пигмент липофусцин (рис. 1.22), который рассматривают как «пигмент старения» или «изнашивания». Под электронным микроскопом гранулы липофусцина имеют вид крупных округлых образований высокой электронной плотности, внутри которых находятся светлые пузырьки переменных размеров (см. рис. 1.7).

Эндосомы — мембранные пузырьки с постепенно закисляющимся содержимым (pH 6,0–5,5), которые обеспечивают перенос макромолекул с поверхности клетки в лизосомы и их частичный или полный гидролиз на стадиях, предшествующих лизосомному уровню деградации.

Протеосомы — очень мелкие (размером примерно с рибосому) органеллы в форме полого цилиндра, которые состоят из *основной (центральной) частицы* (мультикаталитического протеазного комплекса), охваченной с обеих сторон *регуляторными частицами* (рис. 1.11)

Основная частица образована стопкой из четырех кольцевидных ферментных протеолитических комплексов, состоящих каждый из семи белковых субъединиц (двух периферических α - и двух внутренних β -). Она пронизана каналом с большой центральной и двумя меньшими краевыми камерами. В центральную камеру обращены каталитические центры, расщепляющие посредством эндопептидаз линейные молекулы белков до коротких пептидов. Последние поступают в цитозоль, где далее расщепляются пептидазами до аминокислот или связываются с молекулой комплекса гистосовместимости I класса и представляются иммунной системе как потенциальные антигены.

Белок, подлежащий расщеплению, предварительно разворачивается и маркируется путем присоединения к нему маленького цитозольного белка

убиквитина с последующим образованием полиубиквитиновой цепочки, которая связывается с регуляторной частицей протеасомы. Молекулы убиквитина отделяются от протеасомы и используются повторно.

Регуляторные частицы обеспечивают АТФ-зависимое распознавание убиквитинированного белка, его развертывание и перенос (транслокацию) в основную частицу для расщепления.

Протеасомы разрушают до 80–90% внутриклеточных белков, включая короткоживущие сигнальные, регуляторные, ферментные, с измененной структурой (неправильно свернутые или денатурированные), а также некоторые экзогенные, в частности антигенные.

Пероксисомы (микротельца) — мембранные пузырьки разного размера с умеренно плотным однородным или мелкозернистым матриксом. По своей структуре и функциям эти органеллы трудно безоговорочно причислить к одному из указанных выше аппаратов клетки. Нередко их условно относят к аппарату внутриклеточного переваривания. Мелкие пероксисомы (0,05–0,25 мкм) называются *микрпероксисомами* и встречаются во всех клетках, а крупные (*макрпероксисомы*) диаметром 0,3–1,5 мкм — в гепатоцитах, макрофагах, клетках проксимальных почечных канальцев. Матрикс содержит многочисленные ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции, и каталазу. В нем иногда выявляется более плотная кристаллоидная сердцевина (нуклеоид) — область конденсации ферментов (рис. 1.12). Пероксисомы участвуют в расщеплении жирных кислот и других метаболических реакциях (обмен аминокислот, оксалата и полиаминов, синтез некоторых фосфолипидов). Они защищают клетку от действия перекиси водорода, оказывающей сильный повреждающий эффект, а также разрушают ряд токсических веществ.

Опорно-двигательный аппарат клетки — цитоскелет

Цитоскелет представляет собой сложную динамичную систему *микротрубочек, микрофиламентов и промежуточных филаментов* (см. рис. 1.3). Эти компоненты цитоскелета являются немембранными органеллами, образующими в клетке взаимодействующие трехмерные сети. Они входят также в состав ряда других более сложно организованных органелл (ресничек, жгутиков, микроворсинок, клеточного центра) и клеточных соединений (десмосом, полудесмосом, опоясывающих десмосом).

По отдельности элементы цитоскелета видны только под электронным микроскопом, однако при фиксации они часто образуют крупные агрегаты, выявляемые и при световой микроскопии.

Микротрубочки — наиболее крупные компоненты цитоскелета (диаметр около 24–25 нм) — полые цилиндрические образования длиной до нескольких микрометров (рис. 1.13). Их стенка состоит из димеров белковых молекул α - и β -тубулина. Важнейшие функции микротрубочек: поддержание формы и полярности клетки, обеспечение внутриклеточного транспорта (посредством связанных с микротрубочками моторных белков динеина и кинезина), движения ресничек и хромосом в митозе (формируют ахроматиновое веретено, необходимое для клеточного деления). Микротрубочки в цитоплазме образуют сети либо располагаются в виде пучков, например в отростках нейронов, в составе митотического веретена (см. рис. 1.13). Микротрубочки образуют основу других органелл (центриолей, ресничек, жгутиков), частично сливаясь друг с другом с формированием пар, или дублетов (в аксонеме ресничек и жгутиков — см. рис. 3.12), и триплетов (в базальном тельце и центриоли — см. ниже).

Клеточный центр, или центросома, — немембранная органелла, образованная двумя полыми цилиндрическими структурами — центриолями, расположенными рядом во взаимно перпендикулярных плоскостях (диплосома) и окруженными перичентриолярным матриксом (рис. 1.14 а, б). Основу обеих центриолей составляют девять триплетов частично слившихся микротрубочек, соединенных между собой поперечными белковыми мостиками — «ручками» (рис. 1.14). В клеточном центре (центросоме) содержатся две центриоли (более старая материнская и более молодая дочерняя), которые располагаются во взаимно перпендикулярных плоскостях. Их края соединены друг с другом гибкими белковыми связями. В материнской центриоли каждый триплет связан с центриолярными сателлитами (глобулярными белковыми тельцами), или субдистальными придатками, состоящими из конусовидной «ножки» и сферической «головки» (см. рис. 1.14 и 1.15). Головки сателлитов представляют собой непосредственные центры образования микротрубочек.

Микрофиламенты — тонкие нити диаметром 5–7 нм, образованные преимущественно белком актином, лежат в цитоплазме поодиночке, в виде сетей или пучками. В большинстве клеток они концентрируются в области кортикальной (терминальной) сети под плазмолеммой. Взаимодействуя с другими белками, микрофиламенты обладают сократимостью, в частности, они обеспечивают сократимость мышечных клеток, процессы экзо- и эндоцитоза, образование псевдоподий и миграцию клеток. Микрофиламенты участвуют в организации структуры некоторых межклеточных соединений (опоясывающих десмосом), образуют

основу («каркас») ряда органелл, например микроворсинок (рис. 3.9), стереоцилий.

Промежуточные филаменты — белковые нити толщиной около 10 нм, располагающиеся в цитоплазме в виде трехмерной сети, окружающей ядро. Они обеспечивают распределение органелл по определенным участкам цитоплазмы клетки, участвуют в образовании рогового вещества в эпителии, входят в состав десмосом и полудесмосом. В клетках различных тканей промежуточные филаменты различаются по своей химической природе и молекулярной массе. Определение экспрессируемых клеткой промежуточных филаментов используется в клинической диагностике для выявления ряда опухолевых заболеваний.

ВКЛЮЧЕНИЯ

Включения — временные компоненты цитоплазмы, образующиеся в результате накопления продуктов метаболизма клеток. В зависимости от свойств и функции содержащихся в них веществ включения традиционно подразделяют на *трофические, секреторные, экскреторные и пигментные*.

Трофические включения характерны для всех клеток; они содержат питательные вещества, которые служат субстратами для получения энергии и/или синтеза клеточных продуктов.

Гранулы гликогена являются одними из наиболее распространенных трофических включений. Они представляют собой полимер углевода глюкозы, особенно многочисленны в гепатоцитах, кардиомиоцитах, эпителиоцитах полости рта, влагалища, матки. Их крупные скопления можно выявить на уровне светового микроскопа с помощью ШИК-реакции; частицы имеют вид малиновых гранул, неравномерно распределенных по цитоплазме (рис. 1.16). Мелкие плотные β -частицы гликогена диаметром 20–40 нм видны только при большом увеличении электронного микроскопа. Мелкие β -частицы образуют крупные скопления, часто в форме розеток — α -частиц (рис. 1.17, см. также рис. 1.7, 1.10 и 1.12).

Липидные включения видны в виде липидных капель различного размера, которые выявляются при обработке материала, сохраняющей липиды в тканях, и использовании специальных методов окрашивания, например суданом черным (рис. 1.18) или суданом III (рис. 1.19). Самые крупные (гигантские) липидные капли встречаются в клетках жировой ткани — адипоцитах (см. рис. 1.19 и 5.10). На гистологических срезах материала, подготовленного и окрашенного стандартными

методами, липидные включения выглядят как «пустые» вакуоли вследствие удаления липидов (рис. 5.10 и 5.12). На ЭМФ плотность липидных капель варьирует от умеренной до высокой в зависимости от их состава и способа фиксации (рис. 1.20, 5.11 и 5.13).

Пигментные включения — это скопления эндогенных (образующихся в организме) или экзогенных (попадающих в организм извне) окрашенных веществ — пигментов. К наиболее известным эндогенным пигментам относят *гемоглобин* (переносящий кислород пигмент красного цвета, растворенный в цитоплазме эритроцитов), *миоглобин* (красный пигмент, сходный с гемоглобином, содержащийся в цитоплазме поперечнополосатых мышечных клеток и волокон), *меланины* (группу пигментов от желтоватого до черного цвета, которые вырабатываются пигментными клетками — меланоцитами), *липофусцин* (золотисто-коричневый пигмент изнашивания и старения). Пигментные включения хорошо выявляются при световой микроскопии. Гранулы меланина (меланосомы) в пигментных клетках имеют вид мелких коричнево-черных скоплений пигмента (рис. 1.21). Липофусцин в виде гранул может образовывать крупные скопления, нередко занимающие существенную часть цитоплазмы (см. рис. 1.22). Эти гранулы имеют характерную ультраструктуру (см. выше рис. 1.7) и относятся также к третичным лизосомам (остаточным тельцам).

Секреторные включения представляют собой секреторные гранулы — мембранные пузырьки различных размеров, содержащие продукты синтеза железистых клеток, которые выделяются из клетки путем экзоцитоза. В зависимости от характера содержимого окраска этих гранул на гистологических препаратах и их электронная плотность на ЭМФ варьируют в широких пределах. Типичным примером секреторных включений являются *зимогенные* (содержащие неактивные ферменты) *гранулы* в клетках поджелудочной железы (панкреатоцитах). При световой микроскопии они хорошо видны в виде оксифильных гранул, которые накапливаются в апикальной части клетки (рис. 1.23) и выводятся в узкий просвет концевой отдела. При электронной микроскопии можно проследить в клетках образование, транспорт и выведение содержимого секреторных гранул (рис. 1.24).

Экскреторные включения по своему строению сходны с секреторными, однако они содержат вредные продукты метаболизма, подлежащие удалению из клетки.

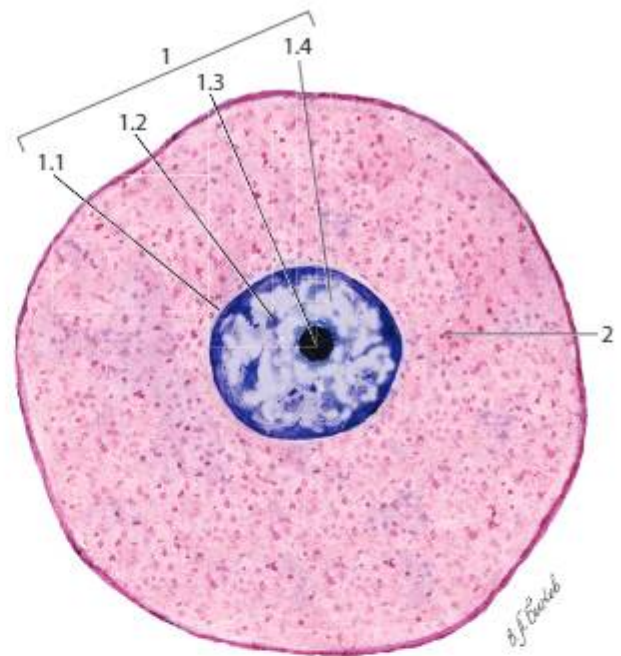
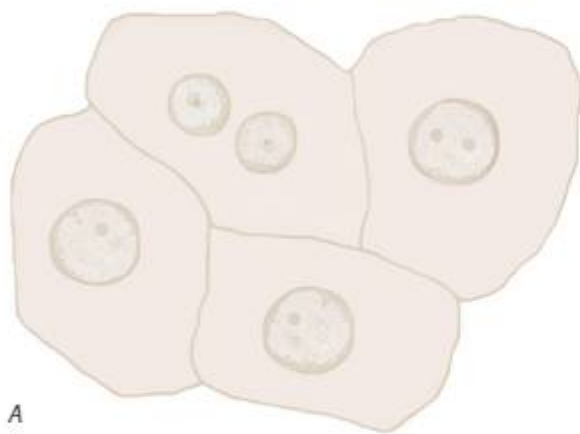
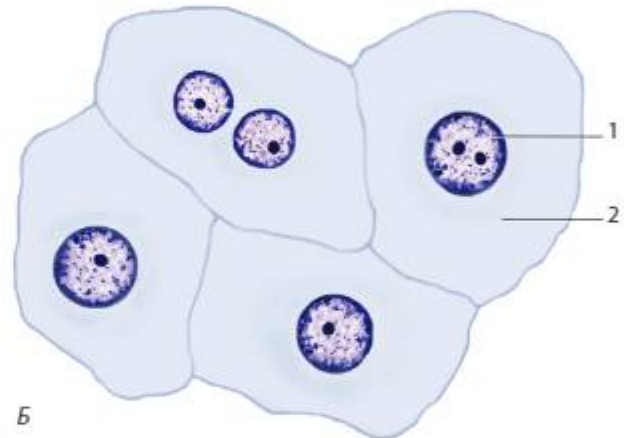


Рис. 1.1. Строение клетки по данным световой микроскопии (на примере нервной клетки чувствительного узла спинномозгового нерва)

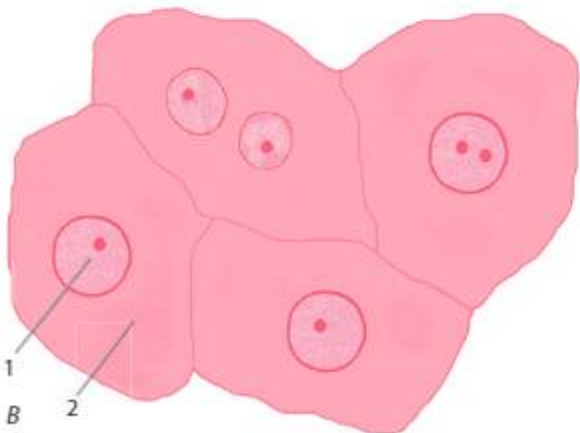
Окраска: гематоксилин–эозин. 1 — ядро; 1.1 — ядерная оболочка, 1.2 — хроматин, 1.3 — ядрышко, 1.4 — кариоплазма; 2 — цитоплазма



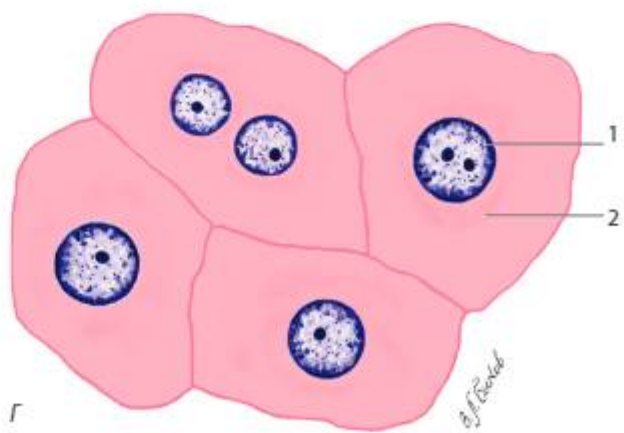
А



Б



В



Г

Рис. 1.2. Клетки на гистологических срезах, окрашенных различными способами

А — неокрашенный срез; Б — срез, окрашенный гематоксилином; В — срез, окрашенный эозином; Г — срез, окрашенный гематоксилином–эозином. 1 — ядро; 2 — цитоплазма

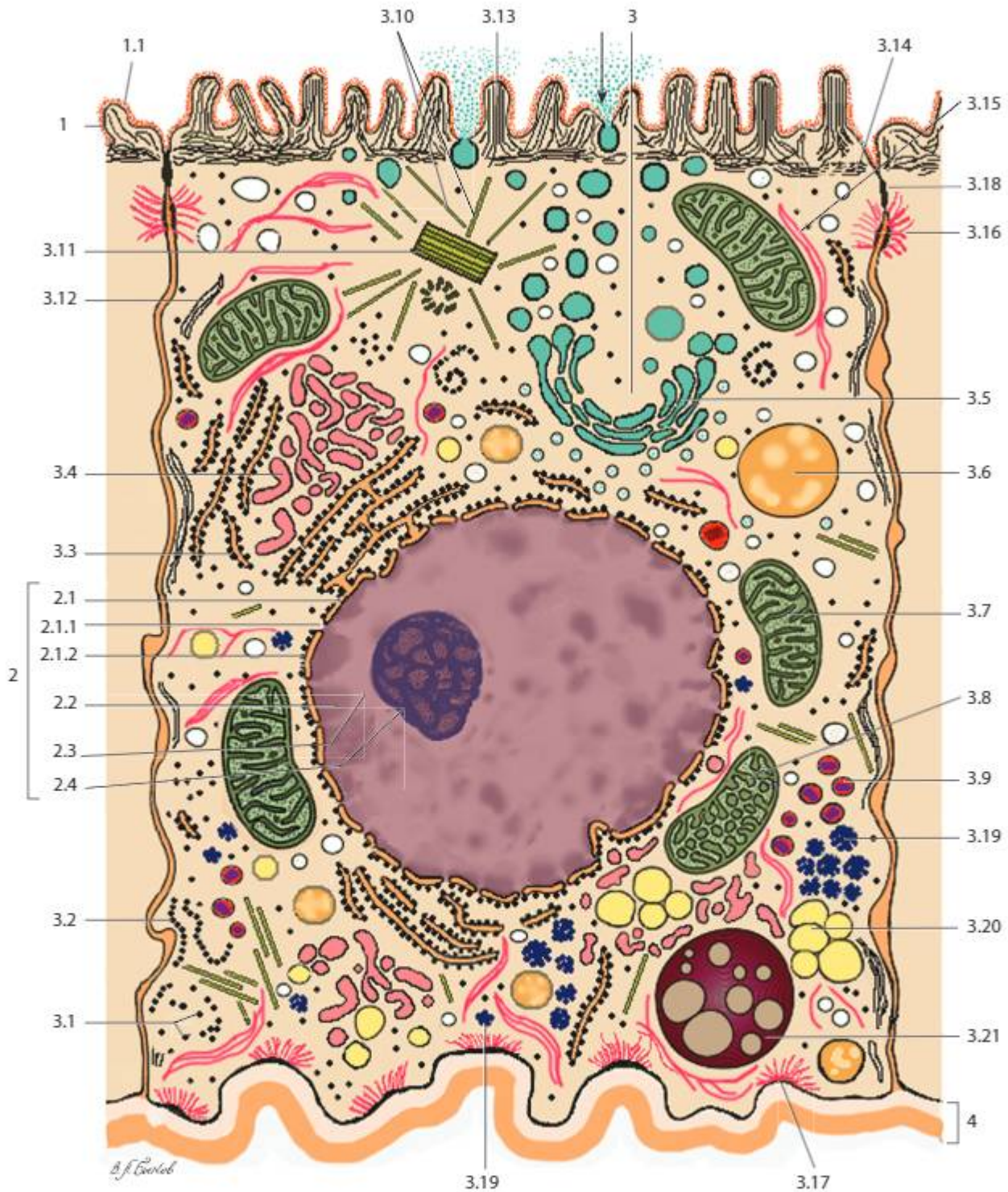


Рис. 1.3. Строение клетки по данным трансмиссионной электронной микроскопии (на примере клетки железистого эпителия). Схематический рисунок

1 — плазмолемма (клеточная мембрана): 1.1 — гликокаликс; 2 — ядро: 2.1 — ядерная оболочка, 2.1.1 — ядерные поры, 2.1.2 — наружная ядерная мембрана с рибосомами на поверхности, 2.2 — гетерохроматин, 2.3 — эухроматин, 2.4 — ядрышко; 3 — цитоплазма: 3.1 — свободные рибосомы, 3.2 — полисома, 3.3 — цистерны гРАПС, 3.4 — цистерны аЭПС, 3.5 — комплекс Гольджи, 3.6 — вторичные (активные) лизосомы, 3.7 — митохондрии с ламеллярными (пластинчатыми) кристами, 3.8 — митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами, 3.9 — пероксисома, 3.10 — микротрубочки, 3.11 — клеточный центр, 3.12 — пучок микрофиламентов, 3.13 — микроворсинки на апикальной поверхности, 3.14 — кортикальная (терминальная) сеть микрофиламентов, 3.15 — промежуточные филаменты, 3.16 — десмосома, 3.17 — полудесмосома, 3.18 — плотное соединение, 3.19 — гранулы гликогена, 3.20 — липидные капли, 3.21 — гранула липофусцина; 4 — базальная мембрана. Стрелка — экзоцитоз содержимого секреторных гранул

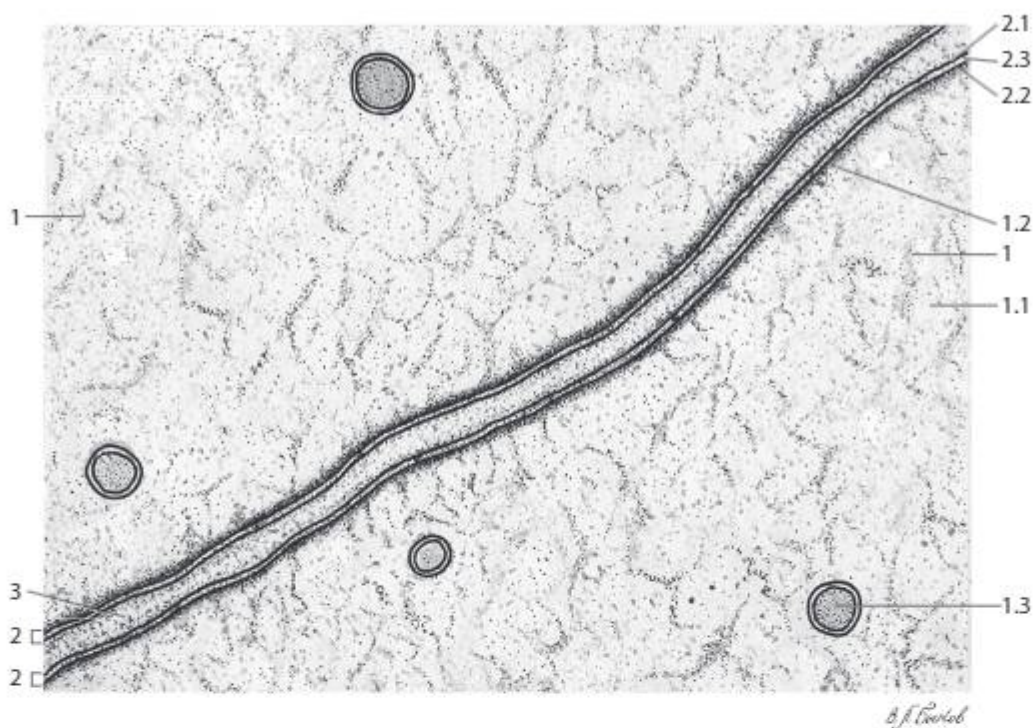


Рис. 1.4. Ультраструктурная организация плазмолеммы (в области границы двух соседних клеток)

Рисунок с ЭМФ. 1 — участки цитоплазмы: 1.1 — гиалоплазма, 1.2 — элементы цитоскелета, 1.3 — транспортные пузырьки; 2 — плазмолемма: 2.1 — наружная плотная пластинка, 2.2 — внутренняя плотная пластинка, 2.3 — промежуточная прозрачная пластинка; 3 — межклеточное вещество

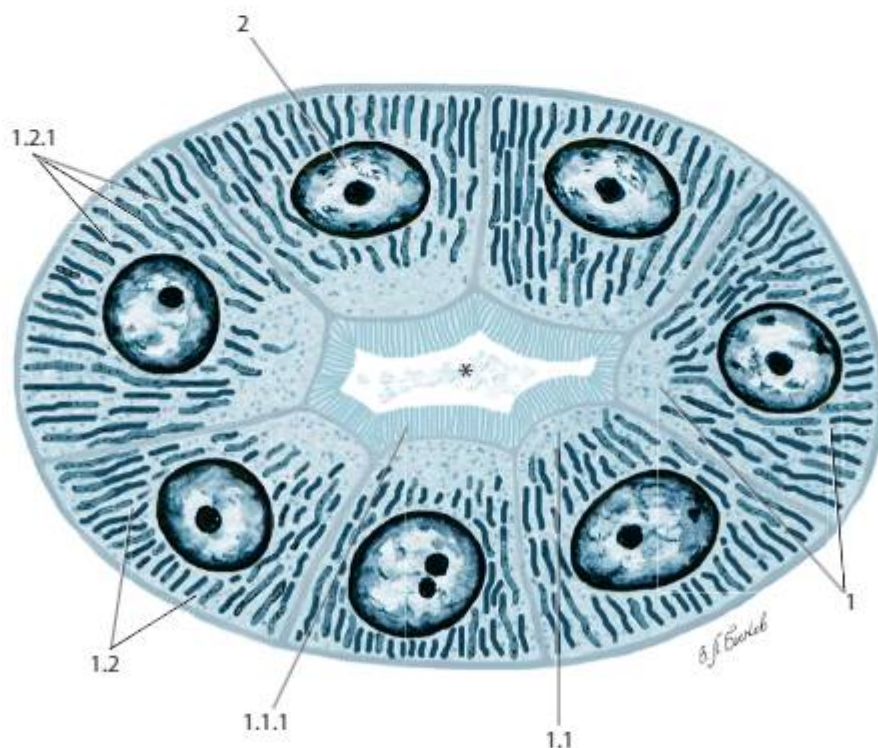


Рис. 1.5. Митохондрии (в эпителиальных клетках почечного канальца)

Окраска: железный гематоксилин. 1 — цитоплазма клетки почечного канальца: 1.1 — апикальная часть, 1.1.1 — щеточная каемка, 1.2 — базальная часть, 1.2.1 — митохондрии; 2 — ядро клетки. Звездочка — просвет канальца