



## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Вступительное слово академика РАН Н.Д. Юшука</b> .....	5
<b>Предисловие</b> .....	6
<b>Список условных сокращений</b> .....	8
<b>Глава 1. Основы микроскопической и гистологической техники</b> .....	9
Микроскопическая техника .....	9
Гистологическая техника .....	10
<b>Глава 2. Цитология</b> .....	12
Клетки и неклеточные структуры .....	12
Плазмолемма. Цитоплазма. Органеллы. Включения .....	12
Ядро и деление клетки .....	19
<b>Глава 3. Эмбриология. Внутриутробное развитие человека</b> .....	50
Половые клетки .....	52
Дробление .....	53
Гастрюляция .....	54
Внезародышевые органы .....	55
Плацента человека. Пупочный канатик (изучается после женской половой системы) .....	57
<b>Глава 4. Общая гистология (учение о тканях)</b> .....	76
Эпителиальные ткани .....	78
Покровные эпителии .....	79
Железистые эпителии (железы) .....	81
Соединительные ткани (ткани внутренней среды). Классификация .....	93
Кровь. Форменные элементы .....	95
Кроветворение .....	103
Собственно соединительные волокнистые ткани.	
Специализированные соединительные ткани .....	105
Скелетные соединительные ткани .....	107
Хрящевые ткани .....	107
Костные ткани. Развитие костной ткани .....	111
Мышечные ткани .....	140
Нервная ткань .....	145
Нейроны. Нейроглия .....	146
Нервные волокна .....	147
Нервные окончания .....	148
<b>Глава 5. Частная гистология</b> .....	157
Органы нервной системы .....	157
Органы периферической нервной системы .....	157
Периферические нервы. Нервные ганглии чувствительные и автономные (вегетативные) .....	157
Органы центральной нервной системы .....	159
Спинной мозг .....	160
Головной мозг. Кора больших полушарий .....	161
Мозжечок .....	163
Сенсорная система (органы чувств) .....	174
Орган зрения .....	174
Орган обоняния .....	177
Орган слуха и равновесия .....	178
Орган вкуса .....	180
Органы сердечно-сосудистой системы .....	191

Органы кроветворения и иммуногенеза (лимфоидные органы) . . . . .	206
Центральные органы. . . . .	206
Периферические органы . . . . .	208
Органы эндокринной системы. . . . .	220
Центральные органы. . . . .	221
Гипоталамус. . . . .	222
Эпифиз. Гипофиз . . . . .	223
Периферические органы . . . . .	224
Щитовидная железа . . . . .	224
Околощитовидные (паращитовидные) железы. . . . .	225
Надпочечники. . . . .	226
Органы дыхательной системы . . . . .	242
Воздухоносные пути . . . . .	243
Легкие . . . . .	245
Кожа и её производные . . . . .	259
Органы пищеварительной системы. Общая характеристика. Отделы . . . . .	268
Полость рта. Общая характеристика . . . . .	270
Гистология и эмбриология органов полости рта . . . . .	270
Развитие органов полости рта и лица . . . . .	270
Развитие зубов, прорезывание молочных зубов. Смена зубов. . . . .	273
Строение сформированных зубов, их твердых и мягких тканей и опорно-удерживающего аппарата. . . . .	280
Строение слизистой оболочки полости рта выстилающего, жевательного и специализированного типов (губа, щека, мягкое небо, твердое небо, десны, язык). . . . .	285
Железы полости рта (мелкие и крупные) . . . . .	291
Миндалины . . . . .	293
Пищевод . . . . .	378
Желудок. . . . .	379
Тонкая кишка. . . . .	381
Толстая кишка. Червеобразный отросток. . . . .	383
Крупные пищеварительные железы среднего отдела пищеварительной трубки . . . . .	394
Печень. Желчный пузырь. . . . .	398
Поджелудочная железа . . . . .	399
Органы мочевыделительной системы (мочевая система) . . . . .	409
Почка. . . . .	410
Мочевыводящие пути . . . . .	413
Органы мужской половой системы . . . . .	423
Яички. . . . .	423
Семявыносящие пути . . . . .	423
Предстательная железа . . . . .	425
Органы женской половой системы . . . . .	434
Яичник . . . . .	434
Матка. . . . .	436
Молочная железа. . . . .	436
<b>Основная литература . . . . .</b>	<b>448</b>

## Глава 1

# ОСНОВЫ МИКРОСКОПИЧЕСКОЙ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕХНИКИ

### МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ ТЕХНИКА

В современной гистологии имеется большое количество *методов исследования*. Однако *основные* среди них — световая и электронная *микроскопия*. На лабораторных занятиях для распознавания клеток, тканей органов на оптическом и ультраструктурном уровне (на электронограммах) необходимо овладение некоторыми важными навыками микроскопии. Основные части, принцип работы оптического микроскопа изучаются на кафедрах физики, биологии.

Правила работы с обычным световым микроскопом.

- ▶ Установите микроскоп *на малом увеличении* до щелчка револьверного устройства.
- ▶ С помощью вогнутого зеркала установите от искусственного источника света *необходимое для микроскопии равномерное освещение поля зрения*.
- ▶ Опустите конденсор на 1,0–1,5 см от отверстия в предметном столике и положите на него над центром отверстия препарат покровным стеклом сверху. Нельзя располагать препарат вниз предметным стеклом.
- ▶ Добейтесь с помощью вращения *макрвинта* (кремальеры) *четкого изображения* и изучите препарат *на малом увеличении*. Вращать макровинт на малом увеличении нельзя!
- ▶ Для последующего *изучения какой-либо структуры на большом увеличении поставьте ее в центр поля зрения* и проверьте четкость изображения движением макровинта.
- ▶ *Переведите револьверное устройство на большое увеличение до щелчка* (под кон-

тролем зрения). После этого *микровинтом отрегулируйте фокус большого увеличения*.

- ▶ При работе *на большом увеличении для изучения оптической глубины* объекта (структуры располагаются на разных уровнях) следует *постоянно вращать макровинт вперед и назад*, не заходя за пределы ограничителя.
- ▶ Для большей контрастности изображения используйте конденсор.
- ▶ *По окончании микроскопии переведите микроскоп на малое увеличение и уберите препарат*. Нельзя вынимать препарат из-под объектива большого увеличения.

*Разрешающая способность* и *увеличение* микроскопа определяют качество изображения.

**Общее увеличение микроскопа** — это произведение увеличения объектива на увеличение окуляра. **Разрешающая способность микроскопа** — это наименьшее расстояние, при котором *две точки видны как отдельные*. Разрешающая способность *зависит от длины световой волны*. Разрешающая способность микроскопа увеличивается при использовании источника света с меньшей длиной волны. В стандартном *световом микроскопе*, использующем видимую часть спектра света (длина волны 0,4 мкм), она *равна ≈ 0,2 мкм*. В электронном микроскопе используется поток электронов с более короткой длиной волны. Разрешающая способность *ультрафиолетового микроскопа* составляет 0,1 мкм, а *электронного* — 0,1–0,7 нм. Увеличить разрешающую способность также можно, применяя иммерсионный объектив с использованием капли иммерсионного масла между объективом и предметом.

## ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕХНИКА

Совокупность приемов, методов приготовления гистологических препаратов для их микроскопического изучения называется **гистологической техникой**. На лабораторных занятиях изучаемые гистологические препараты, как правило, представляют собой постоянные, фиксированные (мертвые), окрашенные тонкие срезы тканей или органов. Реже применяют живой материал и приготовление препаратов для одномоментного изучения.

### Основные виды препаратов

- ▶ Тонкий срез органа, ткани.
- ▶ Мазок (крови, костного мозга).
- ▶ Отпечаток (печени, тимуса, селезенки).
- ▶ Пленочный или тотальный (цельный) препараты (мягкая мозговая оболочка, пленка рыхлой соединительной ткани, плевра, брюшина).

**Требования, предъявляемые к гистологическому препарату. Он должен быть:**

- ▶ Тонкий.
- ▶ Прозрачный.
- ▶ Оптически дифференцированный. *Оптическая дифференцировка чаще всего достигается окрашиванием* гистологическими красителями — структуры становятся различимыми, так как окрашиваются в разные цвета.

**Этапы приготовления постоянного гистологического материала**

1. *Взятие материала и его фиксация с целью сохранения прижизненной структуры* за счет денатурации белков и стабилизации структуры. *Фиксаторы* подразделяются на *простые* (формалин, этиловый спирт) и *сложные* (смесь нескольких веществ). Например, фиксатор Карнуа включает в свой состав хлороформ, ледяную уксусную кислоту, абсолютный спирт.
2. *Промывка в проточной воде* для удаления излишков фиксатора (за исключением объектов, фиксированных в спиртах). Для электронной микроскопии в качестве фиксатора используют тетраоксид осмия и глутаральдегид.
3. *Обезвоживание и уплотнение материала*. Обезвоживание *в спиртах* восходящей крепости от 50 до 100% удаляет

воду и несколько уплотняет материал. *Основное уплотнение необходимо для приготовления тонкого гистологического препарата. Оно осуществляется с помощью заливки в парафин, целлоидин или путем замораживания*. Для электронной микроскопии существует заливка в эпоксидные смолы.

4. *Приготовление срезов проводят с помощью приборов — микротомов со специальными ножами*. Для электронной микроскопии имеются ультрамикротомы для приготовления ультратонких срезов (50–60 нм). Для получения срезов из замороженных кусочков применяют криостаты, замораживающие микротомы. Для световой микроскопии срезы толщиной 5–10 мкм приклеиваются на предметные стекла.
5. *Окрашивание срезов производят гистологическими красителями с целью оптической дифференцировки структур*. Структуры, **окрашивающиеся красителями, называются хромофильными, а не воспринимающие красители — хромофобными**. *Способность структур так или иначе окрашиваться гистологическими красителями называется тинкториальными свойствами*.
6. *Заключение срезов. После обезвоживания и просветления на срез наносится капля гистологического клея-бальзама из смол хвойных деревьев, и накрывается покровным стеклом. Так защищают, «консервируют», готовят постоянный препарат*. Что касается временного гистологического препарата, то гистологические срезы заключают в желатин, глицерин.

*Структура и химический состав некоторых тканей (кость, зуб, кровь, костный мозг) требуют применения особых методов приготовления препаратов. Для изготовления препаратов зуба, кости существуют два основных способа: метод декальцинации и приготовления шлифов.*

1. **Метод декальцинации**. Для удаления солей кальция декальцинируют зуб, кость с помощью 5–7% азотной кислоты, трилона. Затем декальцинированный материал заливают по обычной



схеме в парафин или целлоидин, приготавливают и окрашивают срезы. Так, в гистологическом препарате зуба, кости выявляются и твердые, и мягкие ткани; кроме эмали, состоящей из 97% минеральных солей.

**2. Метод приготовления шлифов.** Кость или зуб распиливают на фрагменты и шлифуют на шлифовальном станке до тонкой прозрачной пластинки. Шлиф помещают на предметное стекло, наносят каплю бальзама и накрывают покровным стеклом. Мягкие ткани сгорают от высокой температуры, сопровождающей процесс приготовления шлифов. На неокрашенном шлифе выявляются только твердые ткани зуба, кости.

**Приготовление гистологических препаратов — мазков из тканей жидкостной консистенции** (кровь, костный мозг):

1. Приготовление тонкого мазка крови.
2. Фиксация мазка в этиловом спирте.
3. Окраска азуром II и эозином (по Романовскому—Гимзе).
4. Для длительного хранения мазок заключают в бальзам и накрывают покровным стеклом.

**Гистологические красители** подразделяют на кислые (эозин) и основные (гематоксилин).

**Кислые красители** — это растворы кислот и их солей, связывающиеся со структурами с положительным зарядом. Самый распространенный из них — эозин, окрашивает цитоплазму в розовый цвет. Структуры, окрашивающиеся кислыми красителями, называются *ацидофильными*, или *оксифильными* (от лат. *acidus* или греч. *oxus* — кислый, от греч. *philia* — любовь). Оксифилию дают структуры с высоким содержанием митохондрий, эритроциты из-за содержания гемоглобина.

**Основные красители** представляют собой основания или их соли. Самый распространенный основной краситель — гематоксилин, окрашивает ядро клеток, структуры, содержащие нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК), а также структуры, несущие

отрицательный заряд, в фиолетовый цвет. Структуры, окрашивающиеся основными красителями, называются *базофильными* (от греч. *basis* — основание и *philia* — любовь). Клетки с хорошо развитой гЭПС, с рибосомами отличаются базофилией. Некоторые структуры (их химический состав) меняют цвет основных красителей. *Метахромазия* — окраска не в цвет красителя, а в промежуточный. Метахромазию дают гранулы базофилов, межклеточное вещество хряща, содержащие много сульфатированных гликозаминогликанов.

Структуры, слабо воспринимающие и кислые, и основные красители, называют **нейтрофильными (гетерофильными)**. Для обзорных целей чаще всего применяют метод окрашивания гематоксилином и эозином.

С целью выявления некоторых структур, не окрашивающихся обычными красителями, применяют *специальные красители*. *Нервная ткань, ретикулярные волокна* избирательно окрашиваются солями тяжелых металлов (*нитрат серебра*  $AgNO_3$ ). *Эластические волокна* окрашиваются в бордовый цвет *орсеином, резорцин-фуксином*. *Липиды* окрашиваются *суданом III* и *осмием* ( $OsO_4$ ) в оранжевый и, соответственно, в черный цвет.

Среди методов выявления определенных химических веществ применяют цито- и гистохимические методы окраски. Для выявления ДНК используют реакцию Фельгена. При этом структуры, содержащие ДНК, окрашиваются при применении реактива фуксин-сернистой кислоты в красно-вишневый цвет.

**Реакция Браше.** Красители метиленовый зеленый и пиронин выявляют структуры, содержащие РНК и ДНК. Пиронин окрашивает РНК в розово-красный цвет, а метиленовый зеленый — ДНК в сине-зеленый цвет.

В настоящее время применяются многочисленные методы, в том числе иммуногистохимические, с использованием моноклональных антител к клеточным и тканевым антигенам с целью изучения размножения клеток, опухолевого роста, апоптоза и др.

## Глава 2

# ЦИТОЛОГИЯ

Цитология (биология клетки) изучает строение клетки, ее функции в течение всего жизненного цикла от появления клетки и до смерти или будущих делений. Первые растительные клетки пробки открыты физиком Робертом Гуком в 1665 г., первые животные клетки — оптоком-любителем Левенгуком. В 1695 г. его друг Гамм — студент-медик — увидел под микроскопом эритроциты, спермии. 1838–1839 гг. была опубликована клеточная теория (М. Шлейдена и Т. Шванна), оказавшая большое влияние на дальнейшее развитие цитологии, морфологических дисциплин, медицины. Ее главные положения (современная интерпретация):

1. Клетка — основная структурно-функциональная и генетическая единица живого организма.
2. Клетки различны, но имеют общий план организации.
3. Клетка — источник образования новых клеток.
4. В процессе жизни клеток возникают их производные — продукты клеточной деятельности.
5. Из клеток формируются ткани, органы и системы организма человека, обеспечивающие рост, развитие, жизнедеятельность организма.
6. В процессе жизнедеятельности происходит изменение ее структуры.

У взрослого насчитывают  $10^{15}$  клеток, и среди них 250 различных типов клеток, но все они имеют одинаковый план строения. Клетка — элементарная структурно-функциональная и генетическая единица всех живых организмов (табл. 1).

**Производные клетки — продукты ее жизнедеятельности (табл. 2).**

**Морфофункциональные системы клеток.**

1. Рецепторно-барьерно-транспортная — плазмолемма.
2. Энергообеспечение — митохондрии.
3. Синтетическая — эндоплазматическая сеть (ЭПС) (гранулярная ЭПС, агранулярная ЭПС), комплекс Гольджи.
4. Внутриклеточного переваривания (эндосомы, лизосомы, пероксисомы).
5. Опорно-двигательная — цитоскелет.
6. Промежуточного обмена — гиалоплазма.
7. Хранения, воспроизведения, реализации генетической информации, размножения и наследования генетического материала — ядро и его структуры (табл. 3).

### ПЛАЗМОЛЕММА И ЕЕ РОЛЬ

Биологические белково-липидные мембраны представлены в клетке не только в плазмолемме, но и во внутренней и наружной мембранах ядерной оболочки и во всех

Таблица 1. Компоненты клетки. План строения клетки

План строения клетки		
Плазмолемма и ее структурные компоненты: • <b>надмембранный комплекс (слой)</b> — гликокаликс; • биологическая белково-липидная мембрана; • <b>подмембранный комплекс (слой)</b>	Цитоплазма • Гиалоплазма (обеспечивает промежуточный обмен, свободна от органелл и включений). • Органеллы — постоянные обязательные структуры, выполняющие определенные функции клетки; новообразование органелл имеет ядерную детерминацию. • Включения — непостоянные необязательные структуры	Ядро — выполняет генетическую программу жизни клетки. Его основные структуры: 1. Ядерная оболочка. 2. Ядерный матрикс. 3. Хроматин 4. Ядрышко (ядрышки)

Таблица 2. Производные клетки — продукты ее жизнедеятельности. Неклеточные структуры

Межклеточное вещество	Надклеточные структуры	Некоторые клетки, утратившие ядра в результате дифференцировки, стали постклеточными структурами. Постклеточные структуры — не содержат ядер, но выполняют нужные для организма функции
<ul style="list-style-type: none"> <li>Основное аморфное вещество.</li> <li>Волокна (коллагеновые, эластические, ретикулярные)</li> </ul>	<ol style="list-style-type: none"> <li>Симпласты — многоядерные образования. Образуются в результате слияния клеток в процессе развития в общую цитоплазматическую массу с множеством ядер (скелетные мышечные волокна).</li> <li>Синцитий — клетки, связаны цитоплазматическими мостиками (например, сперматогонии)</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>Эритроциты.</li> <li>Тромбоциты.</li> <li>Роговые чешуйки</li> </ol>

Таблица 3. Плазмолемма (толщина: 8-11 нм) — самая толстая из клеточных мембран

Плазмолемма (толщина: 8-11 нм)		
Основные функции	Структура	Химический состав
<ol style="list-style-type: none"> <li>Рецепторная, контактная.</li> <li>Барьерная.</li> <li>Избирательная проницаемость, поддержание клеточного гомеостаза.</li> <li>Опорно-двигательная</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>Гликокаликс — надмембранный комплекс. Веточки олигосахаридов образуют основу гликокаликса и формируют отрицательный заряд. В нем рецепторы гормонов, гистосовместимости, ферменты.</li> <li>Основная часть плазмолеммы — белково-липидная мембрана. Ее описывают в виде жидкостно-мозаичной модели. В липидный бислой мембраны погружены и связаны с ним молекулы белков. Плазмолемма, как и все мембраны клеток, электронно-микроскопически представлена трехслойной мембраной: между двумя электронно-плотными слоями расположен светлый слой. Липидный бислой обеспечивает избирательную проницаемость мембраны. В нем гидрофобные хвосты липидов обращены внутрь и соответствуют светлому слою мембраны. Гидрофильные головки расположены снаружи и соответствуют двум электронно-плотным слоям мембраны.</li> <li>Подмембранный комплекс (слой) — это кортикальный уплотненный слой цитоплазмы с элементами цитоскелета. Сократительные нити микрофиламентов, микротрубочки, связанные с пристеночными белками, обеспечивают упругость, подвижность, транспорт через плазмолемму в обе стороны</li> </ol>	<p><b>Белки 50%:</b> интегральные — погружены в липидный слой, мозаично включены в плазмолемму, трансмембранные — проходят через всю мембрану и периферические (спектрин, фибронектин).</p> <p><b>Липиды 40%:</b> лецитин, кефалин, холестерин и др.</p> <p><b>Углеводы 10%</b> — в составе гликолипидов и гликопротеидов, полисахаридов в гликокаликсе</p>

мембранных органеллах. Эти мембраны отличаются от плазмолеммы отсутствием гликокаликса, толщиной, содержанием и составом белков, липидов и углеводов.

*Клетки получают многочисленную информацию из наружной и внутренней среды. Они образуют соединения — клеточные контакты с соседними клетками и межклеточным веществом, адгезивные связи, осуществляют адресную миграцию и пр. Клеточные взаимодействия могут быть сведены в схему:*

Сигнал (лиганд) → рецептор → второй посредник → ответ<sup>1</sup>

Рецепторы бывают мембранные, цитоплазматические, ядерные. Роль вторичных посредников часто выполняют цАМФ,

цГМФ или  $Ca^{2+}$  и др. Ответы клетки на сигналы могут быть очень разнообразными. К примеру, повышение или угнетение функции, перепрограммирование синтеза и др. Взаимодействия клеток обеспечивают рецепторы, адгезивные молекулы и специализированные клеточные контакты. *Наиболее распространенными молекулами клеточной адгезии являются:*

- ▶ Кодгеринины связывают клетки друг с другом.
- ▶ Интегрины обеспечивают контакт клеток с межклеточным веществом.
- ▶ Селектины связывают эндотелиальные клетки с лейкоцитами, мигрирующими по сосудам в окружающую ткань.
- ▶ Хоминговые молекулы лейкоцитов и молекулы иммуноглобулинов обеспечивают взаимодействие иммунных клеток в ходе иммунной реакции.

<sup>1</sup> цАМФ — циклический аденозин 3',5'-монофосфат, цГМФ — циклический гуанозинмонофосфат.



## Межклеточные соединения (контакты)

**Механические.** Соседние клетки контактируют на расстоянии 15–20 нм с помощью гликокаликса плазмолеммы. *Это простые контакты. Остальные контакты относятся к сложным.*

**Интердигитации.** Пальцевидные межклеточные соединения устроены по типу замка. Увеличивают площадь межклеточных обменных процессов и прочность контактов.

**Опоясывающие десмосомы (адгезивные пояски)** располагаются на латеральной поверхности эпителиоцитов, окружая их по периметру. К утолщениям плазмолеммы изнутри подходят *актиновые микрофиламенты*. В межклеточной щели содержатся *адгезионные белки кодгеринины*.

**Десмосомы (пятна адгезии)**, состоящие из утолщений плазмолеммы соседних клеток, где *изнутри* дугообразно прикрепляются *тонофиламенты (промежуточные филаменты)*. В межклеточной щели имеются адгезивные белки, объединяющие эпителиоциты в пласт. *Полудесмосомы* — *половинки десмосом* — прикрепляют эпителиоциты к базальной мембране.

**Плотные (замыкающие) соединения**, в отличие от других, блокируют межклеточный транспорт благодаря прочным межклеточным связям. В области контакта *частично сливаются наружные части соседних плазмолемм*. Располагаются в виде пояска у апикальных полюсов клетки и состоят из *взаимосвязанных тяжелей внутримембранных частиц, напоминая «шток»*.

**Коммуникативные щелевидные соединения (нексусы)** представлены коннексонами — трансмембранными трубочками, соединяющими в межклеточной щели соседние клетки. Коннексоны состоят из белков — коннексинов. Эти *контакты обеспечивают структурно-функциональную, электрические и химические связи клеток*. Они пропускают мелкие молекулы, ионы и способствуют распространению биопотенциалов для синхронных сокращений кардиомиоцитов в миокарде. *К щелевидным соединениям могут быть отнесены синапсы.*

**Специализированные структуры клеточной поверхности** — **выросты цитоплазмы,**

**покрытые плазмолеммой:** реснички с микротрубочками и *микроворсинки* с актиновыми филаментами, а также *базальные инвагинации, базальные лабиринты*.

Избирательная проницаемость плазмолеммы клетки реализуется через транспорт и определяется структурой плазмолеммы, ее билипидным слоем, его гидрофобной сердцевиной. Аполярные (липофильные, стероидные гормоны, холестерин) вещества свободно проходят через мембрану клетки. Их рецепторы расположены внутри клеток (в цитоплазме или ядре). Полярные (гидрофильные, белки, пептидогликаны) не проникают через мембрану. Их рецепторы встроены в плазмолемму.

Различают молекулярный трансмембранный и мультимолекулярный трансмембранный перенос.

**Молекулярный трансмембранный перенос** осуществляется способами:

**1. Пассивного транспорта** (по градиенту концентрации):

- путем простой диффузии ( $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $O_2$ );
- путем облегченной диффузии (с участием транслоказ, образующих транспортные каналы).

**2. Активного транспорта** — против градиента концентрации с затратой АТФ и белков переносчиков.

**Мультимолекулярный (везикулярный) трансмембранный перенос.**

**1. Эндоцитоз** — поступление веществ в клетку. Разновидности: **пиноцитоз** (питье), **фагоцитоз** (пожирание, еда). *Эндоцитоз чаще всего рецепторно-опосредованный* (иммунные процессы).

**2. Экзоцитоз** — выведение веществ из клетки. В нем выделяют: 1) **секрецию** — выведение растворенных веществ из клетки. Она бывает **спонтанная** — **конститутивная и регулируемая сигналом** (накапливание  $Ca^{2+}$  в цитозоле); 2) **экскреция** — выведение твердых веществ из клетки.

**3. Трансцитоз** — вещества проходят транзитом через клетку.

События рецепторно-опосредованного эндоцитоза — лиганд + соответствующий рецептор = пузырек, окаймленный белком-клатрином (последний затем удаляется). Содержимое сливается с эндосомой, с лизосомой. Происходит рециркуляция мембран: при эндоцитозе мембрана утрачивается, при экзоцитозе — восстанавливается.

## ОРГАНЕЛЛЫ. МЕМБРАННЫЕ И НЕМЕМБРАННЫЕ

Митохондрии — мембранные органеллы представляют собой аппарат энергообеспечения клетки-синтеза АТФ. Длина митохондрий от 2 до 10 мкм и диаметр 0,2–2 мкм.

Митохондрии открыл в 1897 г. К. Бенда. Основными маркерами являются сукцинатдегидрогеназа (СДГ) и цитохромоксидаза. Митохондрии имеют собственный геном, на него приходится 1% общего количества ДНК в клетке. Она сходна с бактериальной ДНК и обеспечивает синтез 5–6% митохондриальных белков. Имеет лишь частично независимую от ядра систему репликации. За счет митохондриальной ДНК восстанавливается частично внутренняя мембрана митохондрий. Митохондриальная ДНК мутирует значительно чаще, чем ядерная и является причиной митохондриальных болезней.

Митохондрии делятся, почкуются. Митохондриальная наследственность передается по материнской линии. Митохондрии живут до 10 сут. Существует гипотеза, что в процессе эволюции митохондрии появились в результате симбиоза бактерий, прокариот с эукариотическими клетками человека. Представляют собой каналцы, имеющие наружную и внутреннюю мембрану. От внутренней мембраны отходят выпячивания — кристы. Количество и площадь крист зависит от активности митохондрий. Между мембранами — матрикс. Митохондрии располагаются в клетках в местах, где высока потребность в энергии, в местах синтеза углеводов, липидов. Основные виды митохондрий: *ламиллярные* — пластинчатые с пластинчатыми складками внутренней мембраны и *тубуловезикулярные*, участвующие в синтезе стероидных гормонов (кора надпочечников) в контакте с аЭПС. В сердечной мышечной ткани, в скелетных мышцах митохондрии крупные, разветвленные, напоминающие кабель, поставляющий энергию в разные части мышцы.

На наружной мембране расположены рецепторы, распознающие и не пропускающие высокомолекулярные белки. На внутренней мембране — ферменты дыхательной цепи и СДГ. На кристах в оксисомах (элементарных  $F_1$ -частицах) происходит сопряжение окисления и фосфорилирова-

### Классификация органелл

