

Министерство образования и науки Российской Федерации

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

С. М. Завалеева

ЦИТОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ

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

Оренбург
2012

Светлана Завалеева

Цитология и гистология

«БИБКОМ»

2012

УДК 576.3(075.8)
ББК 28.05я73

Завалеева С. М.

Цитология и гистология / С. М. Завалеева — «БИБКОМ»,
2012

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

УДК 576.3(075.8)
ББК 28.05я73

© Завалеева С. М., 2012
© БИБКОМ, 2012

Содержание

Введение	5
1 Краткий очерк развития цитологии и гистологии	6
2 Методы исследования	10
3 Цитология	16
3.1 Общий план строения клетки	16
3.2 Поверхностный аппарат клетки	18
3.3 Соединения клеток. Контакты	22
3.4 Метаболический аппарат клетки	24
Конец ознакомительного фрагмента.	37

С. М. Завалеева

Цитология и гистология

Введение

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

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

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

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

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

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

В задачи гистологии входит:

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

1 Краткий очерк развития цитологии и гистологии

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

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

В противоположность преформизму в науке развивалась и теория эпигенеза, согласно которой организм животного не преобразован в половых клетках, а формируется в процессе своего развития заново. Основоположником этой теории был К.Ф. Вольф, переехавший в 1760 году из Германии в Россию и много лет проработавший в Петербургской Академии наук. К.Ф. Вольф вполне обоснованно считал, что организм всегда развивается из вещества яйцеклетки путем преобразования органов. Он первым наблюдал формирование органов из листовидных пластинок (зародышевых листков), изучил и описал развитие сердца и почек (таким образом, его можно считать родоначальником теории происхождения тканей из зародышевых листков).

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

Теодор Шванн, приняв ядро за критерий клеточного строения, смог составить элементарные структуры растений и животных и создать клеточную теорию, которая явилась величайшим открытием в биологии. Суть ее сводилась к следующему: клетки растений и животных принципиально сходны, имеют единый план строения, происхождения и гомологичны друг другу. Начиная с этого времени, гистология стала развиваться как наука. Значение клеточной теории для биологии можно сравнить с двумя другими великими открытиями – законом сохранения энергии и эволюционной теорией Дарвина. Большую роль в развитии клеточной теории Шванна сыграли труды выдающегося патологоанатома и патогистолога

Р. Вирхова. Крылатым стал его афоризм «*omnis cellula e cellula*» – «клетка от клетки». Он показал, что в основе патологических процессов (воспаления, дистрофии, новообразований) лежат изменения клеток.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

В 1943 году Н.Г. Хлопин предложил классифицировать ткани, исходя из генетического принципа. В основу своей генетической системы он положил не морфологические особенности нормально функционирующих тканей, а объем их «гистобластических потенциалов», то есть совокупность признаков, проявляющихся при различных условиях существования, в частности, в эксперименте при патологии. По мнению Н.Г. Хлопина, свойства каждой ткани

определяются источником происхождения и путями ее развития. Генетическая система была прекрасно разработана на культурах ткани позвоночных животных. В классификации основное место занимает «тканевой тип» – система гистологических структур, которые развиваются по основному закону эволюционной морфологии, схематически изображенному в виде филогенетического дерева, при этом, ученый особо подчеркивал связь указанных структур с зародышевыми листками.

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

При вузах были созданы НИИ и ЦНИЛы морфологии, Институт Мозга и другие. Обще-признанными авторитетами в области гистологии стали кафедры I МОЛМИ и Университета Дружбы народов, которыми руководил В.Г. Елисеев, создавший прекрасную гистологическую школу. Ученики В.Г. Елисеева (Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, М.Я. Субботин, В.А. Шахламов, А.И. Радостина и др.) сами стали руководителями крупных коллективов и кафедр морфологов. В Ленинграде получили дальнейшее развитие школы Н.Г. Хлопина (С.И. Щелкунов, А.Г. Кнорре, В.П. Михайлов, Б. Винников и др.), А.С. Догеля, А.А. Заварзина (А.А. Заварзин-мл., Д.И. Дейнека и др.), Н.Г. Колосова (В.Н. Швалев, В.Н. Майоров, А.А. Милохин и др.)

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

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

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

2 Методы исследования

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

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

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

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

Взятие и фиксирование материала. Максимальные размеры кусочков составляют 1х1х0,5 см; соотношение объема материала и фиксирующей жидкости должно быть не менее 1:9. Взятый из органа образец ткани погружают в фиксатор – простой 70 – 96 %-й спирт, 10 – 12 %-й формалин, растворы уксусной кислоты, бихромата калия, осмиевой кислоты или сложный (смеси простых фиксирующих жидкостей или солей тяжелых металлов в определенных пропорциях, обеспечивающие pH и молярность, близкие к таковым в организме). Действие фиксаторов проявляется в том, что в тканях и органах, в результате сложных биофизических процессов, происходит необратимая коагуляция белков, жизнедеятельность прекращается, то есть клеточные структуры становятся мертвыми. Они теперь находятся в том функциональном состоянии, в котором их застигла смерть, то есть зафиксированными. Фиксация приводит к некоторому уплотнению и уменьшению объема образца.

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

Окрашивание срезов. Срезы окрашивают, чтобы увеличить контрастность различных гистологических структур в препаратах, предназначенных для исследования в световом микроскопе. Разработаны разнообразные методы окраски. В процессе окрашивания происходят сложные химические и физические процессы, поэтому при выборе метода учитывают избирательное сродство структур клетки к определенным красителям с разными физико-химическими свойствами.

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

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

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

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

где λ – длина световой волны.

Для более точного расчета используют формулу, учитывающую конструкцию объектива:

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

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

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

В микроскопических исследованиях используют следующие единицы измерения:

– 1 мкм (микромметр) = 1×10^{-3} мм = 1×10^{-6} м;

– 1 нм (наномметр) = 1×10^{-3} мкм = 1×10^{-6} мм = 1×10^{-9} м;

– 1 Å (ангстрем) = 0,1 нм = 1×10^{-4} мкм = 1×10^{-7} мм = 1×10^{-10} м.

Из приведенных данных видно, что разрешающая способность световых микроскопов ограничена десятными долями микрона (микромметра). Структуры клетки меньшего размера

можно рассмотреть только с помощью электронного микроскопа. Подробное описание светового и электронного микроскопов дано в соответствующих руководствах и в курсе физики.

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

Люминесцентная микроскопия основана на том, что многие органические вещества, содержащиеся в клетках, способны светиться (флуоресцировать) при поглощении ими световой энергии. Спектр флуоресценции постоянно смещен в сторону более длинных волн по отношению к излучению, возбуждающему флуоресценцию. Этот спектр лежит в пределах коротких волн (длина от 0,25 до 0,4 мкм). Например, хлорофилл зеленых растений в ультрафиолетовых лучах светится красным светом, а другие вещества – зеленым или желтым (то есть с более короткими волнами). Этот принцип использован при создании люминесцентных микроскопов. Источником света в них служат ксеноновые или ртутные лампы (их спектр близок к ультрафиолетовому излучению), а объект исследуют через специальные фильтры.

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

Электронная микроскопия. В электронном микроскопе используются электронные лучи с более короткими, чем в световом микроскопе, длинами волн при напряжениях от 50000 до 100000 В. Длина волны электромагнитных колебаний, возникающих при движении потока или пучка электронов в условиях вакуума равна 0,0056 нм. Таким образом, разрешение достигает 0,002 нм или 0,000002 мкм, что в 100000 раз выше, чем в световом микроскопе. Разрешающая способность современных отечественных электронных микроскопов (ЭМВ-200, 300) и зарубежных (фирм Хитачи, Филипс) составляет не более от 1 до 5 А, однако на практике она не превышает от 0,2 до 0,5 нм, а для большинства биологических объектов от 1 до 2 нм. Методом электронной микроскопии исследуют ультратонкие срезы, толщиной от 500 до 1000 А, которые готовят на ультратомах – сложных электронных приборах, где ножами служат очень острые грани сломов зеркального стекла. Тончайшие срезы наносят на специальные металлические сетки с ячейками и помещают в вакуумную камеру электронного микроскопа. Обработка образцов тканей для ЭМ сходна с ранее описанной обработкой для световой микроскопии. Только здесь в качестве фиксаторов используют забуференные растворы параформа, тетроксид осмия, глютаральдегида (рН 7,0 – 7,4); образцы проводят через спирты восходящей концентрации и пропилен-оксид и заливают в синтетические смолы (аралдит, эпон или в их смесь). Чтобы более четко выявить, органеллы мембранного и немембранного типа в качестве контрастера применяют цитрат свинца и уранилацетат.

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

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

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

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

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

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

Метод дифференциального центрифугирования основан на применении центрифуг, развивающих скорости от 20000 до 150000 мин и более. При центрифугировании в определенных условиях, например, в сахарозе в зависимости от градиента плотности, удается

отделить и осадить различные органеллы клеток: ядра, митохондрии, фракции пиноцитозных и синаптических пузырьков, рибосом и других компонентов, пригодных для гистохимического исследования.

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

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

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

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

Методы культивирования и трансплантации клеток и тканей. Сложность изучения тканей в организме обусловлена гетерогенностью и полифункциональностью их клеточного состава, наличием различных барьеров (гематотканевого, гематонервного и других), разнообразием межклеточных и межтканевых взаимоотношений. Изолированные клетки или ткани (культуры) оказываются свободными от воздействия окружающих тканей, от нервных, гуморальных и других влияний, таким образом, становится возможным изучать рост, дифференцировку и взаимоотношения клеток в так называемом «чистом виде».

Изучать культуры тканей можно как вне организма (*in vitro*), так и в составе организма (*in vivo*). При культивировании *in vitro* клетки и фрагменты тканей помещают в специальные флаконы, пробирки, чашки Петри или камеры Максимова. Для культивирования используют

как эмбриональные, так и взрослые, обновляющиеся ткани: элементы соединительной ткани (фибробласты), хрящевую и мышечную ткани (поперечно полосатые мышечные волокна и гладкие миоциты), клетки эпителиальных тканей (печени, легких, различных желез), нейроны, нейроглию и другие.

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

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

При культивировании кусочков тканей или органов *in vivo* их помещают в специальные небольшие камеры из миллиметровых фильтров и подсаживают в различные участки тела животного (под кожу, в переднюю камеру глаза). Особенность этого метода заключается в том, что жизнедеятельность клеток протекает в условиях целостного организма, с которым они сохраняют связь, и обмен веществ осуществляется через стенку миллиметрового фильтра.

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

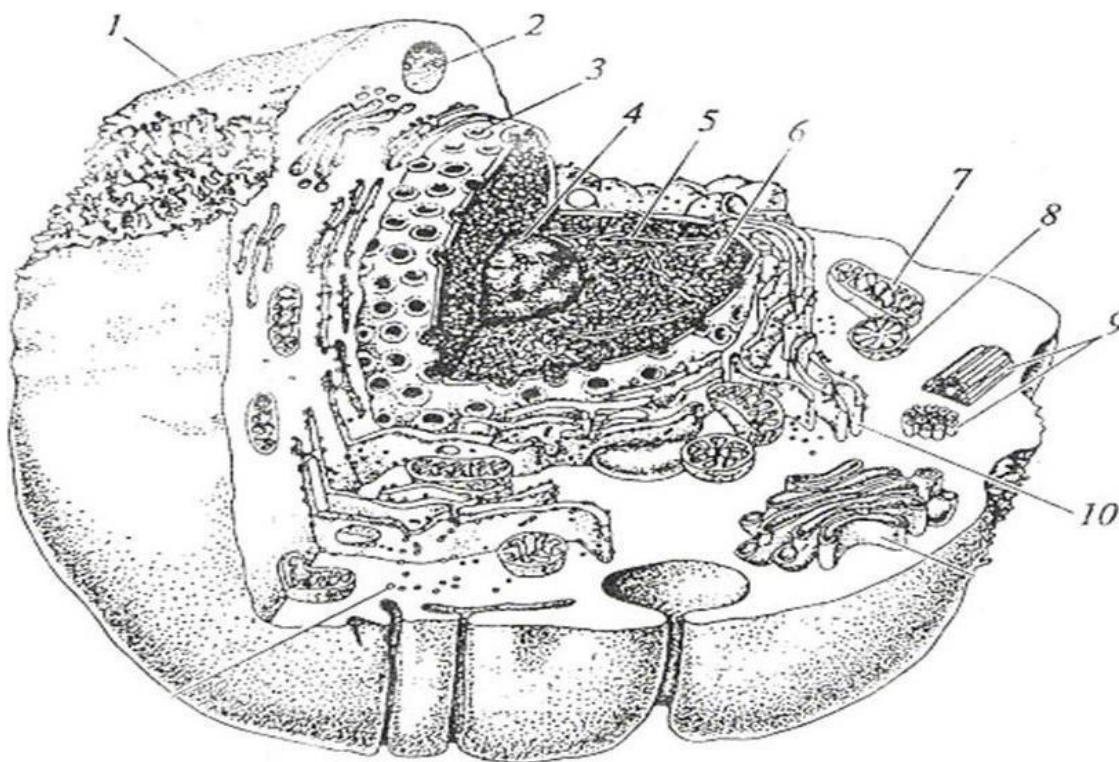
3 Цитология

3.1 Общий план строения клетки

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

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

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



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

Рисунок 3.1 – Общий план строения клетки животных организмов

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

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

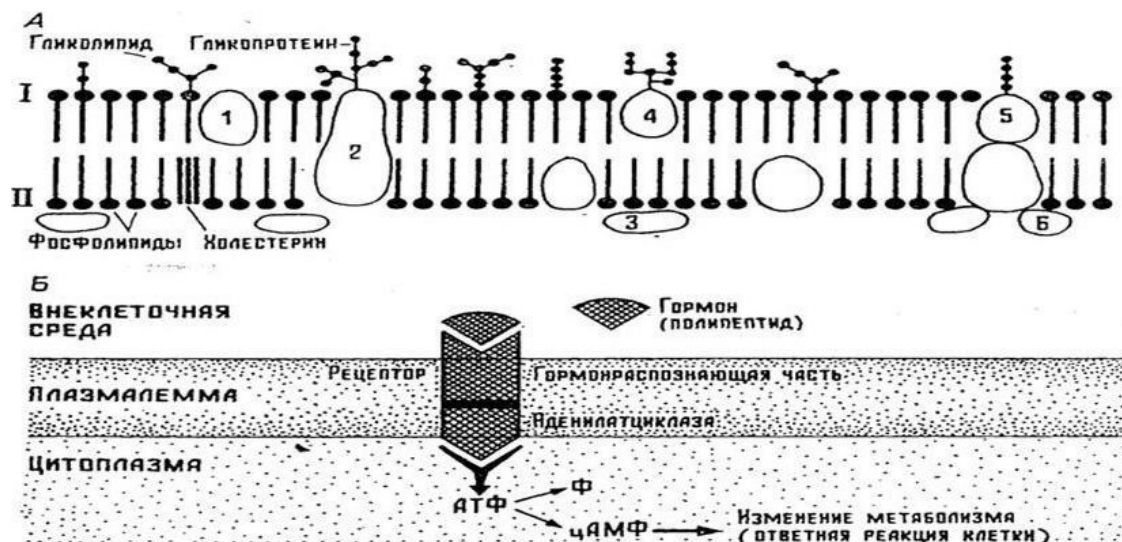
1) поверхностный аппарат клетки, включающий плазматическую мембрану и ее производные;

2) метаболический аппарат (цитоплазма и ее органоиды);

3) наследственный или ядерный аппарат клетки.

3.2 Поверхностный аппарат клетки

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



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

Рисунок 3.2 – Плазмалемма

Лежащий в основе плазмолеммы билипидный слой образуют полярные молекулы фосфолипидов (с гидрофильной головкой и гидрофобными хвостиками), а также молекулы холестерина. Билипидный слой асимметричен, почти все гликолипиды сконцентрированы в наружном монослое, в котором, кроме того, сосредоточены высокомолекулярные, более насыщенные жирные кислоты, в отличие от внутреннего слоя, в состав которого входят ненасыщенные жирные кислоты. Внутренняя сторона мембраны по отношению к наружной заряжена более отрицательно. В билипидном слое находятся различные белки: интегральные, полуинтегральные и субповерхностные. Белки обеспечивают такие функции клетки как рецепцию, регулируемый транспорт, структурную организацию процессов метаболизма и др. Интегральные белковые молекулы, прочно ассоциированные липидами, нельзя выделить из мембран, не разрушив последних, в отличие от легкоэстрагируемых периферических белков, расположенных вне билипидного слоя, но либо ковалентно связанных непосредственно с липидами, либо через олигосахарид – с фосфатидилинозитолом наружного монослоя. Интегральные белки могут быть соединены с многочисленными углеводными остатками и, по существу являться гликопротеинами. От консистенции билипидного слоя во многом зависит активность мембраны.

Снаружи плазмолемму покрывает гликокаликс (glycocalix) – слой полисахаридов, в котором находятся разветвленные молекулы олигосахаридов, гликолипидов и гликопротеинов, многие из которых выступают из мембраны в виде «антенн-рецепторов». Благодаря им, клетка способна ориентироваться в окружающей среде, распознавая себе подобных, участ-

вывать в образовании ткани, воспринимать различные раздражения (звуковые, химические, температурные, механические и другие).

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

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

Плазмолемма выполняет следующие функции:

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

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

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

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

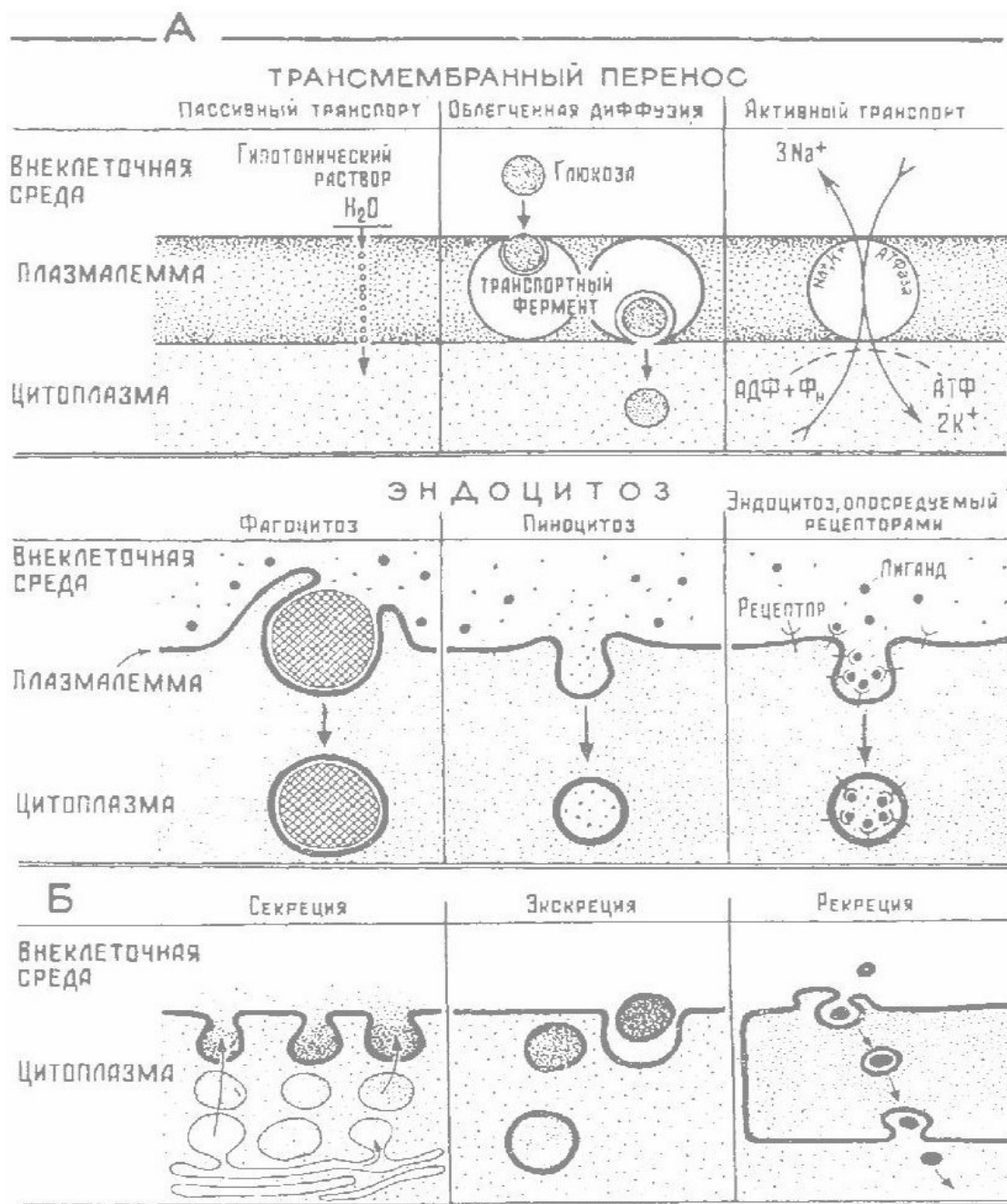


Рисунок 3.3 – Участие плазмалеммы в поступлении (А) и выведении (Б) веществ

3 Активный транспорт (связанный с затратами энергии) – это перенос молекул или ионов через мембрану по электрохимическому градиенту. Так как содержимое всех клеток заряжено отрицательно, то катионы всегда стремятся внутрь клетки, тогда как анионы отталкиваются клеткой. Внутри клеток и внеклеточной жидкости, как известно, преобладают ионы: Na^+ , K^+ и Cl^- , причем натрий активно выкачивается из клетки, а калий активно в нее поступает. Этот процесс называется калийнатриевым насосом ($>K^+ Na^+$ насосом). Для обеспечения активного транспорта организм расходует энергию, запасенную в аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ). Работу калий-натриевого насоса, которую запускает определенный раздражитель из внешней среды, например медиатор ацетилхолин (АЦХ) и адреналин (А), можно сравнить с ключом, открывающим только определенный замок: в данном случае замком будет служить рецептор на интегральном белке. После возбуждения АЦХ домены

интегрального белка раскручиваются. В нем появляется канал, ионы с внутренней стороны мембраны перераспределяются на наружную, и знак потенциала изменяется. На мембране появляется электрический ток.

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

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

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

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

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

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

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

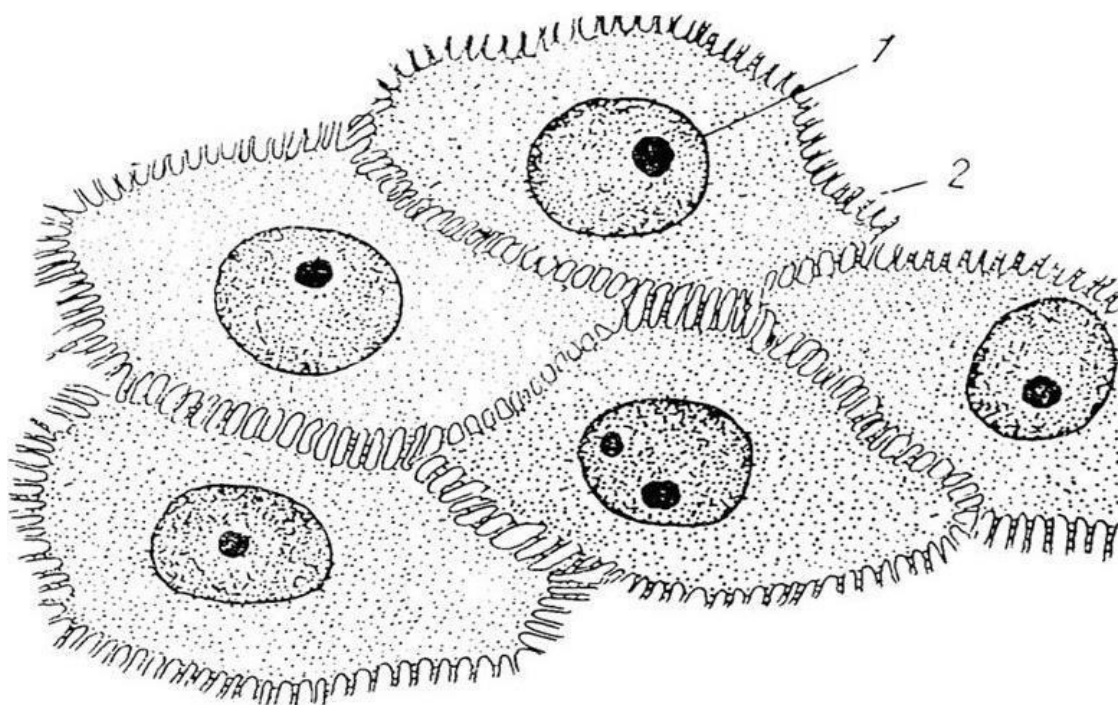
По функциональному значению межклеточные контакты можно разделить на следующие типы: изолирующие; механические; химические; электрические;

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

3.3 Соединения клеток. Контакты

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

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



1 – ядро; 2 – клеточные мостики.

Рисунок 3.4 – Клеточные мостики в эпидермисе носового зеркала быка

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

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

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

лами. Эти контакты характерны для клеток покровного эпителия. Их функция – механическая связь между клетками.

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

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

Межнейрональные синапсы (*synapsis*) связывают нервные клетки или их отростки друг с другом и служат для передачи нервного импульса от клетки к клетке в одном направлении (от пресинаптического полюса к постсинаптическому). Изолирующие, или плотные контакты (*zonula occludens*) – это самые тесные межклеточные соединения (пояски замыкания), которые блокируют распространение веществ по межклеточным пространствам, препятствуют свободному перемещению внутримембранных белков и других компонентов, находящихся в плазмолемме апикальной и базальной поверхности соседних клеток, и способствуют поддержанию полярности клеток.

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

К механическим относят контакты, устроенные сравнительно просто, – по типу инвагинаций или пальцевидных отростков, а также десмосомы (*maculae adherens*), которые представляют собой сложные соединения прилегающих друг к другу утолщенных осмиофильных мембран. В области десмосомы между мембранами соседних клеток формируется центральная пластинка из электронноплотного вещества гликокаликса (десмокальмин, десмоплакины, соли кальция), которая связана с мембранами контактирующих клеток системой поперечных промежуточных филаментов (тонофибрилл). Со стороны подмембранного слоя десмосома укреплена при помощи компонентов цитоскелета. По структуре различают точечные и опоясывающие десмосомы.

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

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

3.4 Метаболический аппарат клетки

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

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

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

Эндоплазматическая сеть (ЭПС). Это система внутриклеточных мембран. Существует две разновидности ЭПС – гранулярная, или ГрЭПС (reticulum endoplasmaticum granulosum) и гладкая, или ГлЭПС (reticulum endoplasmaticum nongranulosum), связанные структурно и функционально. Иногда выделяют переходную ЭПС. Толщина мембран от 6 до 7 нм. В ГрЭПС мембраны формируют уплощенные цистерны (с шириной полости более 20 нм), на поверхности которых располагаются многочисленные рибосомы. Мембраны ГлЭПС образуют сетевидную систему трубочек, каналов и пузырьков небольшого диаметра (рисунки 3.5, 3.6).

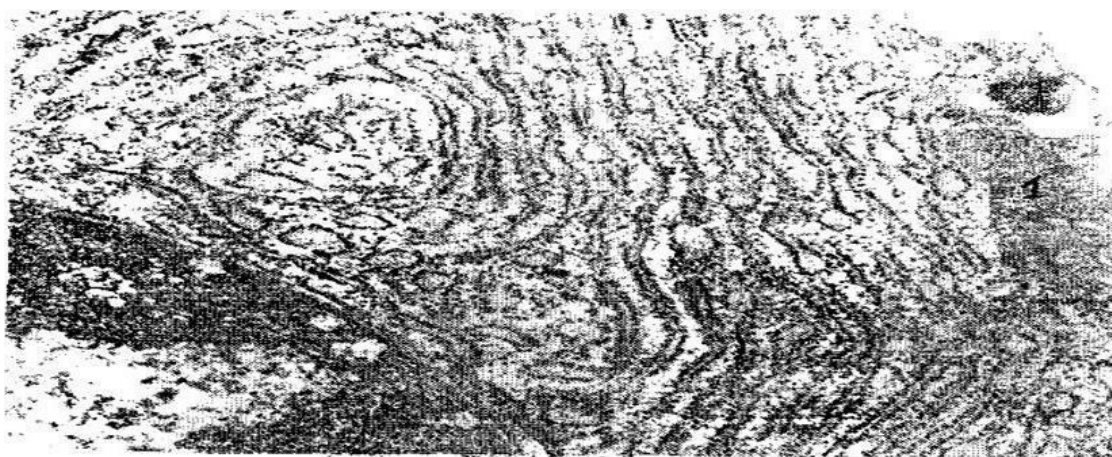
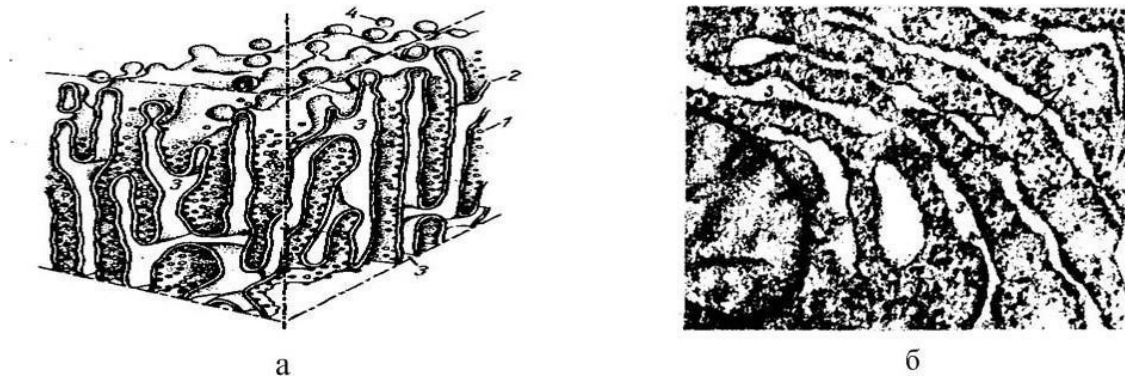


Рисунок 3.5 – Электронная микрофотография участка клетки ацинуса поджелудочной железы.

На рисунке 3.5 видны параллельно упакованные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикула (эргастоплазмы), на поверхности цистерн находятся рибосомы. Внизу

фотографии расположена часть ядра, внешняя мембрана которого также усеяна рибосомами. Наверху рисунка часть митохондрии (1).



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

Рисунок 3.6 – Строение гранулярной эндоплазматической сети

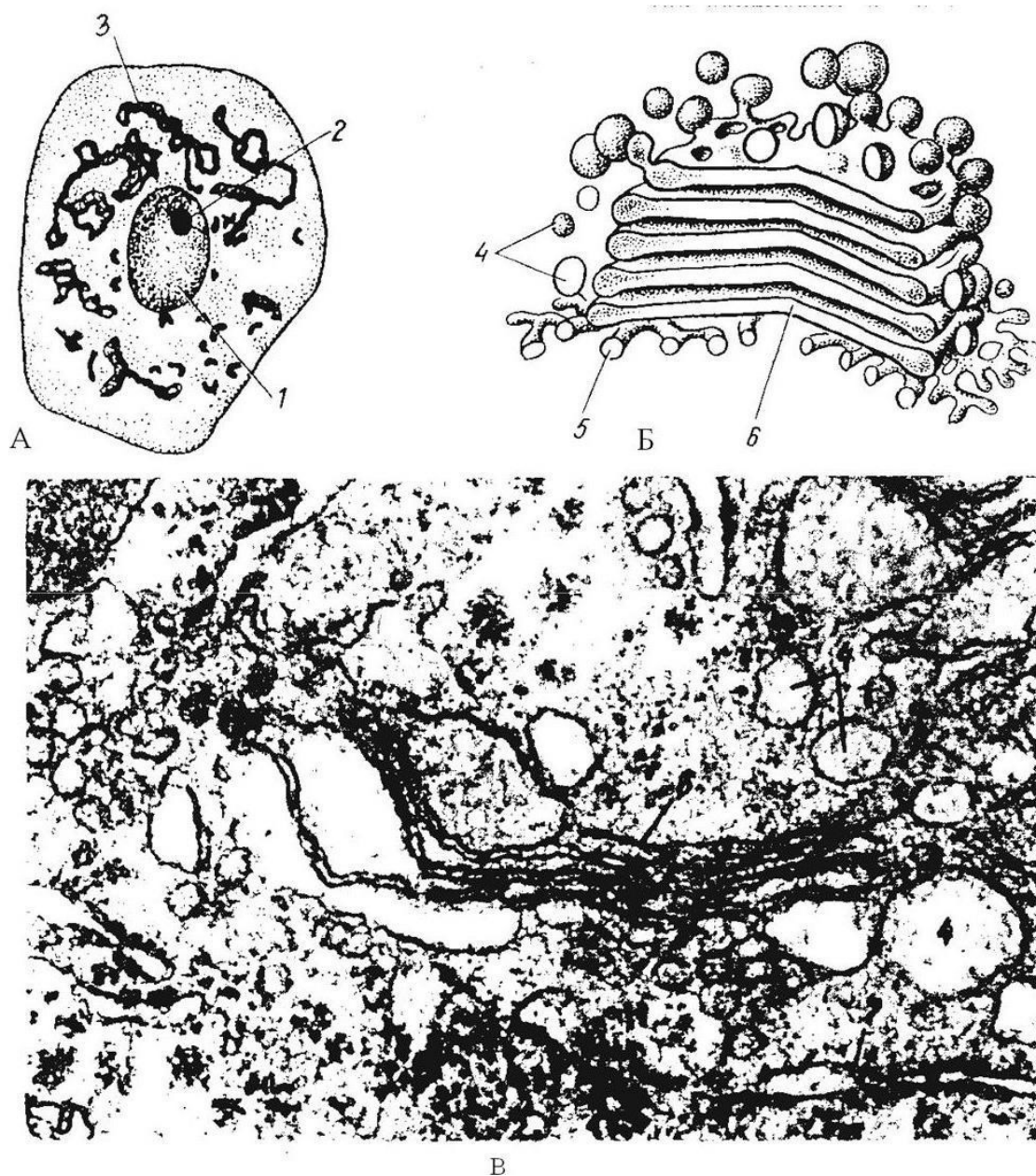
Несмотря на структурную связь Гр и Гл ЭПС их функциональное значение различно.

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

В ГлЭПС с помощью встроенных в мембраны ферментов (в частности оксидаз) осуществляется детоксикация веществ. ГлЭПС способна накапливать и транспортировать ионы, служить резервуаром для питательных веществ; на её мембранах протекает синтез липидов, а также гидролитическое расщепление гликогена. В ГлЭПС коры надпочечников синтезируются предшественники стероидных гормонов ЭПС (особенно гладкая) – весьма лабильная структура, способная к глубоким перестройкам (показано в экспериментах на клетках печени) ЭПС компартментализирует синтетические процессы, протекающие в цитоплазме, и участвует в транспорте веществ из одной части клетки в другую, а также за пределы клетки.

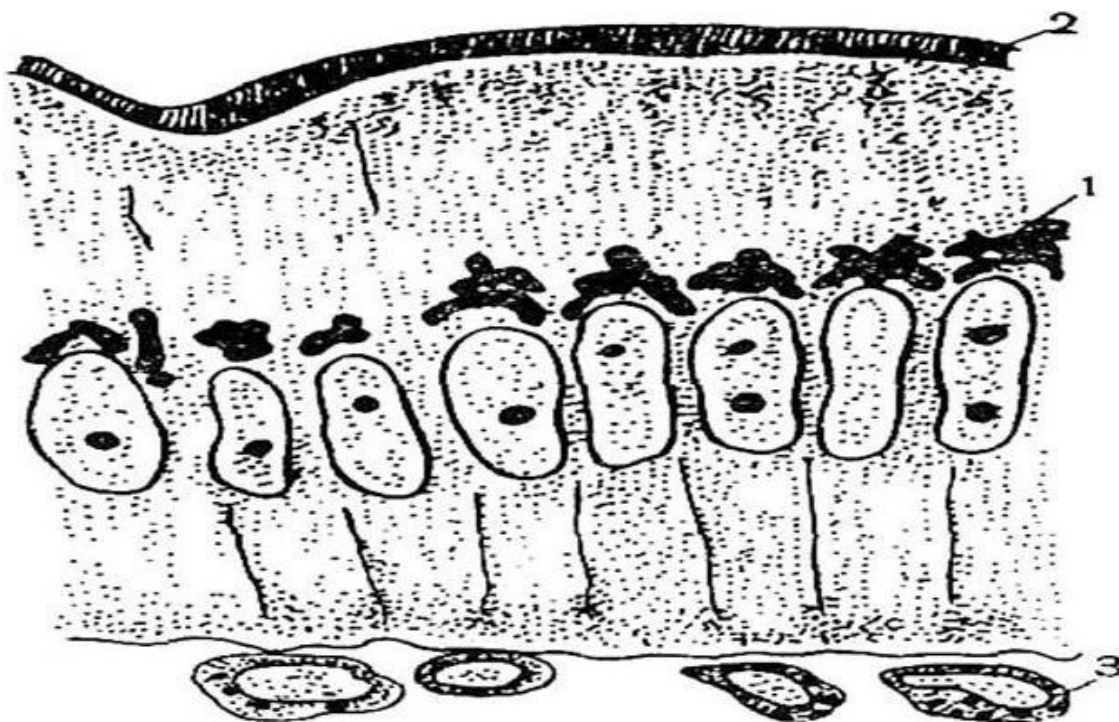
Аппарат Гольджи (АГ). Пластинчатый комплекс наряду с ЭПС и рибосомами входит в состав синтетического аппарата клетки. АГ представлен стопками уплощенных цистерн, вакуолями, или секреторными пузырьками, различного диаметра и транспортными пузырьками. Комплекс указанных элементов, имеющих мембранное строение,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

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



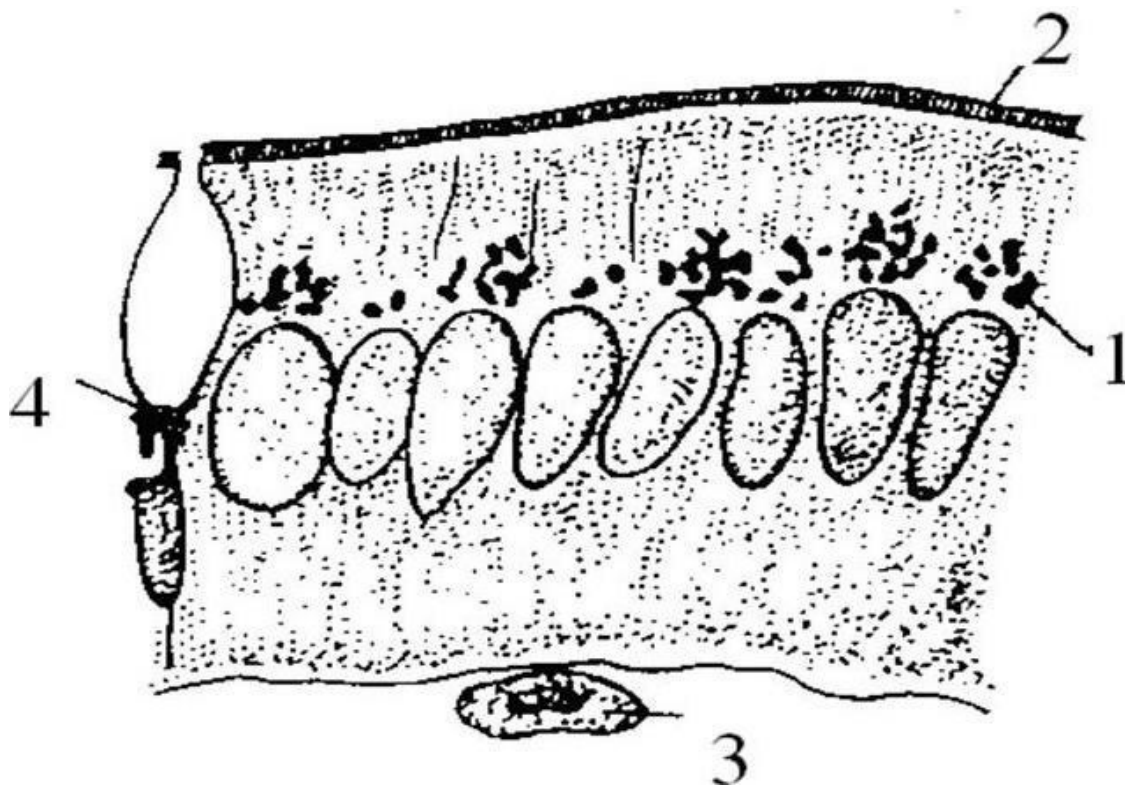
А – нервные клетки спинного мозга, импрегнация серебром по методу Гольджи: 1 – ядро; 2 – ядрышко; 3 – пластинчатый комплекс. Б – схема трехмерной реконструкции (ультрамикроскопическое строение). В – аппарат Гольджи на срезе (печень): 4 – вакуоли; 5 – трубки; 6 – плоские цистерны, 7 – мембраны гранулярной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

Рисунок 3.7 – Пластинчатый комплекс



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

Рисунок 3.8 – Аппарат Гольджи в клетках двенадцатиперстной кишки голодной мыши



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

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

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

Содержимое пузырьков и вакуолей (секреторный продукт) умеренной плотности.

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

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

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

Лизосомы участвуют и в аутофагии – самопереваривании отдельных органелл и участков цитоплазмы клетки, необратимо изменившихся в результате старения или использующихся для поддержания жизнедеятельности клетки в экстремальных условиях. Процессы аутофагии можно рассматривать как механизм физиологической регенерации и как способность организма поддерживать эндогенное питание в условиях голодания. Разновидностью аутофагии служит кринофагия – регуляция лизосомами поступления в кровь секрета, например, из клеток щитовидной железы или аденогипофиза. Специфическая аутофагия проявляется в эмбриональном и постнатальном морфогенезе, в репаративной регенерации,

гистогенезе и дифференцировке клеток. Ферменты, содержащиеся в больших количествах в лизосомах гранулярных лейкоцитов, выполняют защитную функцию в организме.

Пероксисомы (peroxysomae). Это своеобразные аналоги лизосом, представляющие собой мембранные пузырьки диаметром от 0,05 до 1,5 мкм. Содержимое пузырьков умеренно плотное, однородное или зернистое, иногда в нем выявляют более плотную сердцевину, образованную фибриллами и трубочками. Пероксисомы содержат до 15 гидролитических ферментов, состав которых может варьировать. Наиболее важные из них – пероксидаза, каталаза, оксидазы D-аминокислот и уратоксидаза.

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

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

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

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

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

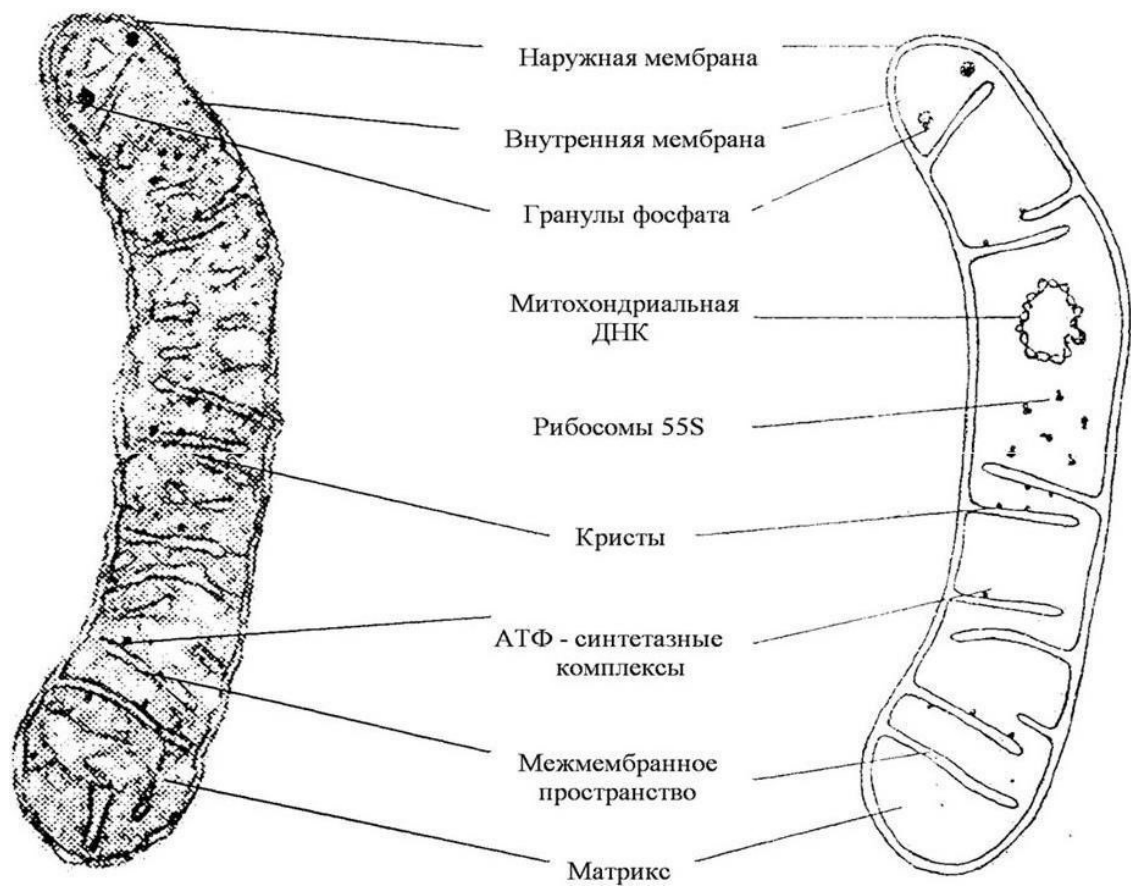
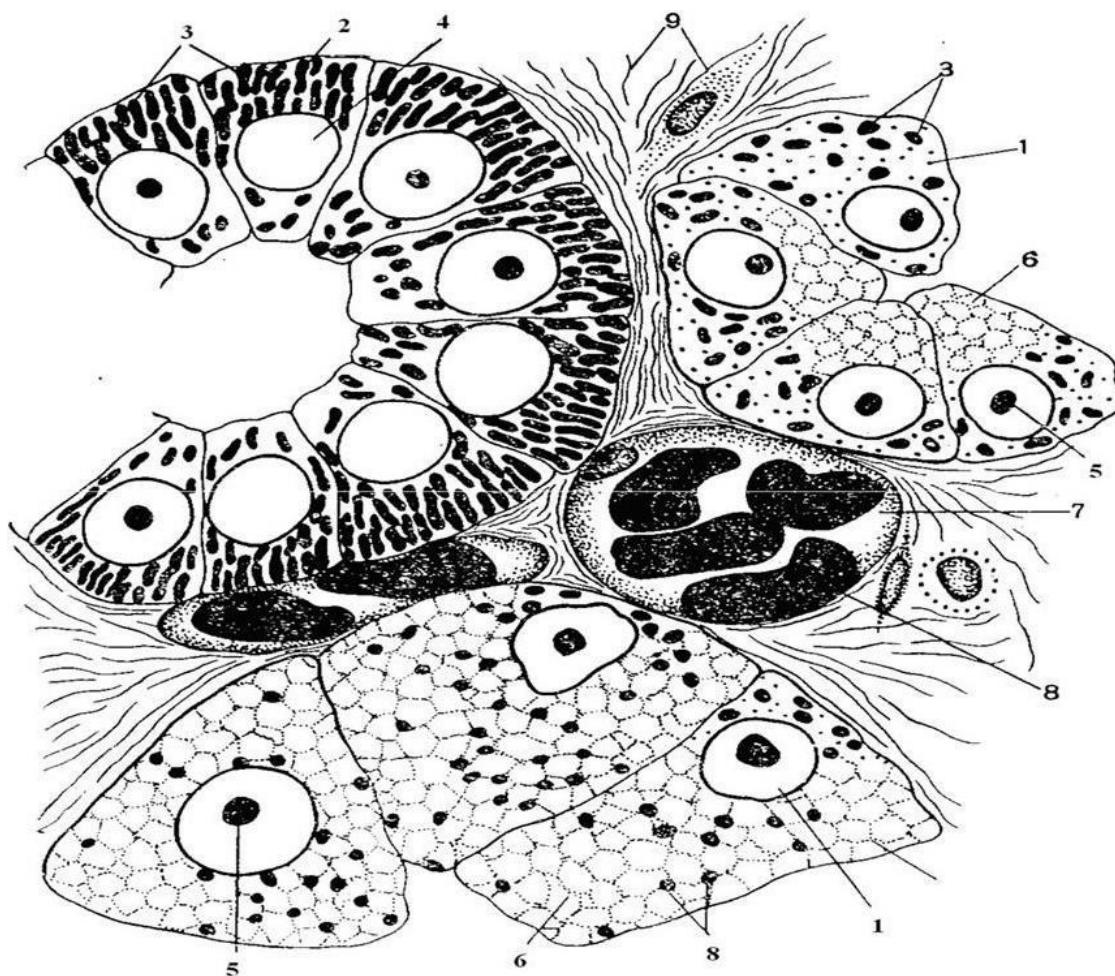


Рисунок 3.10 – Ультраструктура митохондрии



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

Рисунок 3.11 – Митохондрии в клетках различных отделов околоушной железы крысы

Митохондрии участвуют в синтезе АТФ – макроэнергетического соединения, при гидролизе которого высвобождается энергия. В митохондриях происходит аэробное окисление органических соединений (клеточное дыхание) и освободившаяся энергия используется вновь для синтеза молекул АТФ. В указанных реакциях участвует ряд ферментов так называемого цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса), которые локализованы в матриксе митондрий. На мембранах крист затем происходит окислительное фосфолирование при участии расположенных здесь белков цепи окисления и ферментов фосфолирования АДФ (аденозинтрифосфорной кислоты), поэтому митохондрии и называют энергитическими станциями, или органеллами клеточного дыхания.

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

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

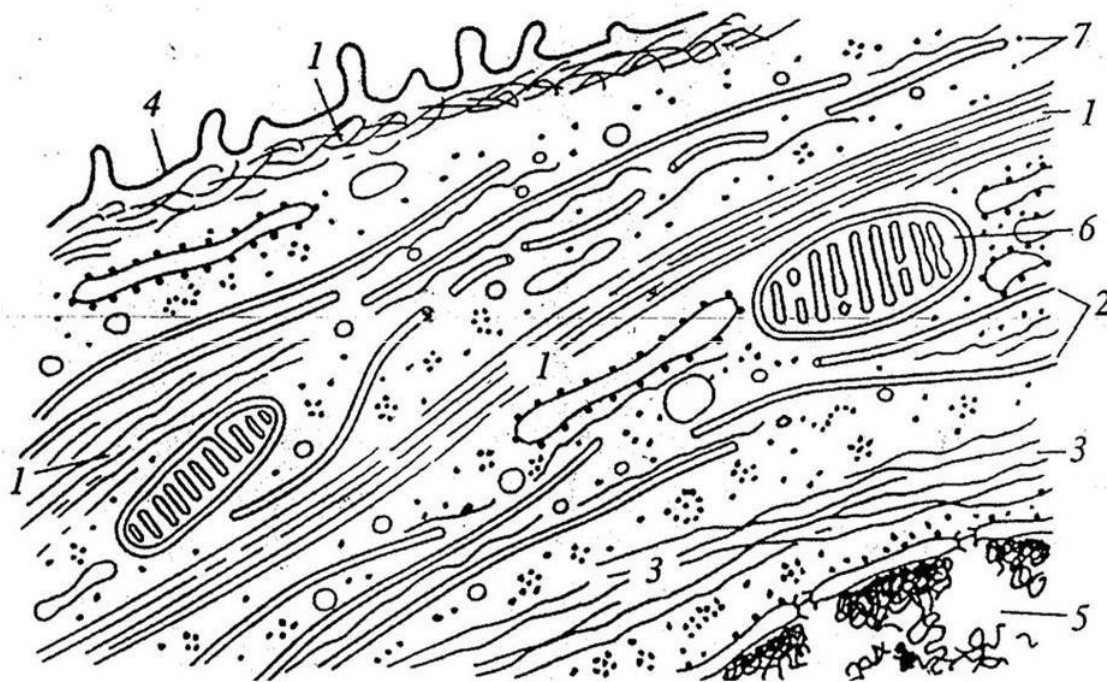
Каждая рибосома состоит из двух ассиметричных субъединиц: большой, катализирующей сборку пептидных цепей, и малой, связывающей иРНК. Субъединицы образованы рибосомальными РНК (рРНК), синтезирующимися в ядрышке и особыми белками, которые

связываются с рРНК в ядре. В дальнейшем субъединицы по отдельности через ядерные поры поступают из ядра в цитоплазму, где и участвуют в синтезе белка. Рибосомы могут встречаться в виде свободных единичных органелл, образовывать комплексы (от 3 до 30 рибосом) – полисомы (последние характерны для недифференцированных камбиальных клеток), или быть фиксированными на мембранах эндоплазматической сети (что характерно для высоко специализированных клеток, синтезирующих белок на «экспорт»). Функционально неактивные рибосомы постоянно обмениваются своими субъединицами. Сборка рибосом происходит в начале синтеза белка, а по завершении синтеза они диссоциируют.

Синтез полипептидных молекул начинается с того, что малая субъединица связывается с участком иРНК; далее рибосома передвигается вдоль цепи иРНК и в это время происходит специфическое присоединение к рибосоме молекулы транспортной РНК (тРНК), антикодон которой комплементарен соответствующему кодону иРНК. В полипептид включается около 20 аминокислот в секунду, а белковая молекула среднего размера синтезируется примерно за 1 мин. Когда образование белковой цепочки завершается, субъединицы диссоциируют, освобождаясь от иРНК, а новая рибосома занимает место своей предшественницы. О количестве РНК и интенсивности белкового синтеза на светооптическом уровне судят по тинкториальному признаку – степени базофилии цитоплазмы клетки.

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

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



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

Рисунок 3.12 – Схематическое изображение цитоскелетных компонентов клеток

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

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

Промежуточные филаменты (ПФ) прочные и устойчивые в химическом отношении нити, толщиной около от 10 до 15 нм. Они формируют трехмерные сети вокруг ядра, входят в состав десмосом и полудесмосом эпителиальных клеток, сопровождают нейротрубочки отростков нейронов (дендритов и аксонов). Построены из скрученных в виде канатика тонких фибриллярных белков, природа которых недостаточна выяснена. ПФ не участвуют в движении и делении клеток, но обеспечивают равномерное распределение сил деформации между клетками ткани. В эпителии кожи участвуют в образовании рогового вещества.

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

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

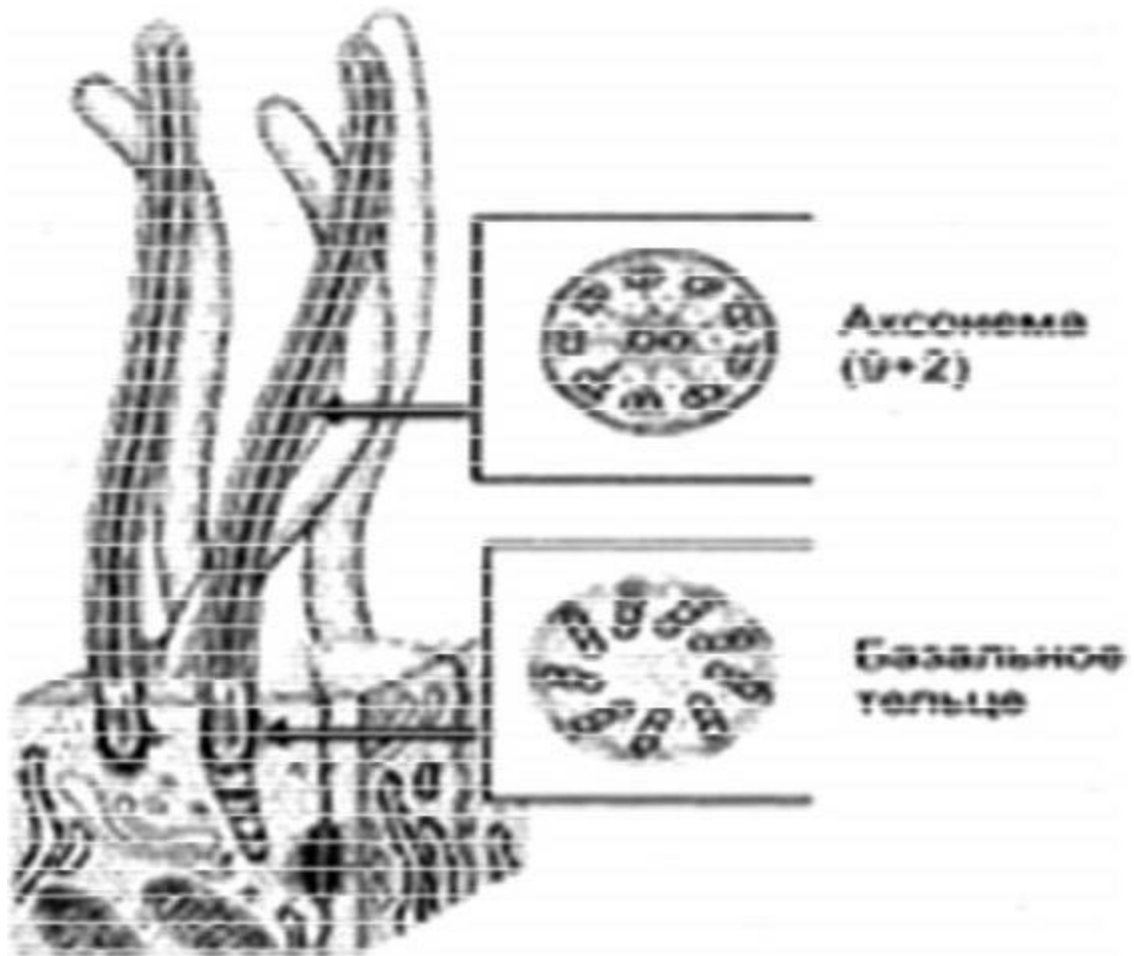
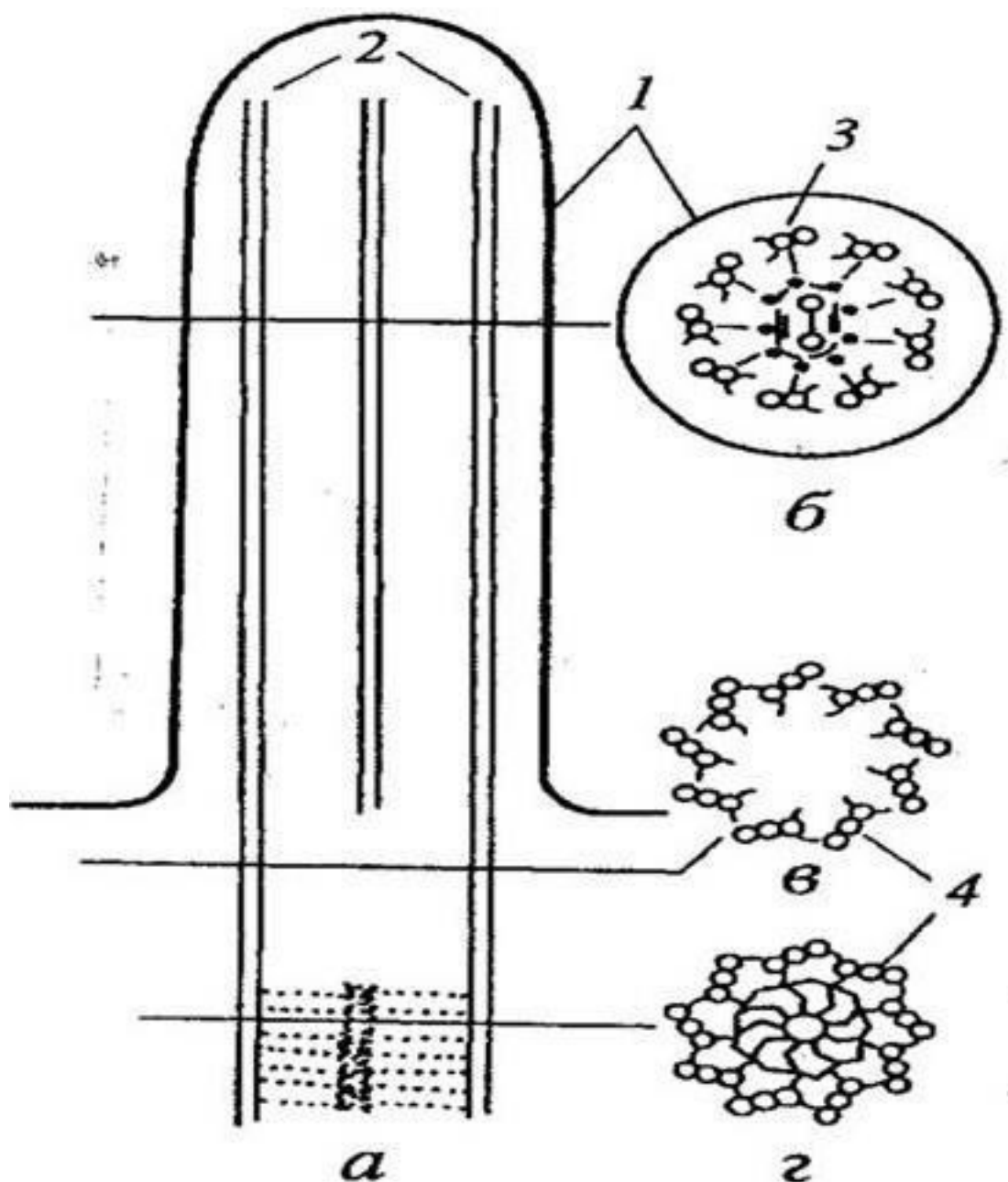


Рисунок 3.13 – Ресничка – тонкий вырост на поверхности клетки

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



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

Рисунок 3.14. – Общее строение реснички

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

Базальное тельце (БТ) по своему строению сходно с центриолью и лежит в основе каждой реснички или жгутика. На уровне апикального конца базального тельца микротру-

бочка С-триплета заканчивается, а микротрубочки А и В продолжают в соответствующие микротрубочки аксономы реснички или жгутика. Таким образом, БТ – это та же центриоль, но специализирующаяся на регуляции движения жгутиков или ресничек.

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

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

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

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

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

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

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.