В.Л. Быков, С.И. Юшканцева

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

АТЛАС

Рекомендовано Учебно-методическим объединением по медицинскому и фармацевтическому образованию вузов России в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по специальностям 060101.65 «Лечебное дело», 060103.65 «Педиатрия», 060105.65 «Медико-профилактическое дело», 060201.65 «Стоматология»

Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2013

УДК [611.013+611.018](084.42)
ББК 28.03я61+28.705я61+28.706я61
Б95

Экспертное заключение Учебно-методического объединения по медицинскому и фармацевтическому образованию вузов России №17-29/271 от 20 июня 2011 года

Быков, В. Л., Юшканцева, С. И.
Б95 Гистология, цитология и эмбриология : атлас : учеб. пособие / В. Л. Быков, С. И. Юшканцева. — М. : ГЭОТАР-Медиа, 2013. — 296 с. : ил.
ISBN 978-5-9704-2437-7

Целью атласа является помощь студентам в практическом освоении материала лабораторных занятий при изучении курса гистологии, цитологии и эмбриологии. Основу атласа составляют оригинальные рисунки с гистологических препаратов, отражающих основные разделы стандартного курса по предмету. Они дополнены рядом рисунков с электронно-микроскопических фотографий и схемами. Для удобства пользования атласом все его разделы содержат краткие систематизированные учебные тексты, которые не только дают пояснения к иллюстрациям, но и углубляют их восприятие, раскрывая роль и значение отдельных представленных структурных деталей. Авторы рисунков и текста — профессиональные гистологи, имеющие многолетний опыт преподавания.

Атлас предназначен студентам медицинских, биологических и ветеринарных вузов. Он может быть полезен аспирантам, преподавателям и врачам различных специальностей в качестве учебного пособия.

УДК [611.013+611.018](084.42)
ББК 28.03я61+28.705я61+28.706я61

Права на данное издание принадлежат ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа». Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».

ISBN 978-5-9704-2437-7

© Быков В. Л., 2013
© Быков В. Л., Юшканцева С. И., иллюстрации, 2013
© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2013
© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», оформление, 2013

ЦИТОЛОГИЯ

Цитология — наука о закономерностях строения, развития и жизнедеятельности клетки. В последние годы широкое распространение получил близкий по смыслу термин *«биология клетки»*, который особенно часто используют в тех случаях, когда речь идет об изучении фундаментальных закономерностей жизнедеятельности клетки. Термин «цитология» стал использоваться более ограниченно для обозначения прикладных, в частности, диагностических исследований клеточного материала. В отечественной научной и учебной литературе термин «цитология» часто используется в обоих указанных значениях. Цитологию подразделяют на общую и частную. *Общая цитология* изучает наиболее общие структурно-функциональные свойства, присущие всем клеткам организма. Как правило, ее изучение предшествует освоению курса гистологии. *Частная цитология* рассматривает специфические характеристики клеток конкретных тканей и органов, обусловленные особенностями их развития, жизнедеятельности и выполняемых функций. Обычно изучение вопросов частной цитологии включено в материал соответствующих разделов частной гистологии.

Клетка — элементарная структурная, функциональная и генетическая единица в составе всех растительных и животных организмов. Организм взрослого человека состоит примерно из 10^{13} клеток, которые подразделяют более чем на 200 типов, существенно различающихся своими структурными и функциональными особенностями. Вместе с тем, клетки всех типов характеризуются сходством общей организации и строения важнейших компонентов.

На светооптическом уровне клетки обычно изучают после их фиксации и окрашивания — в исследуемом цитологическом материале (мазках, отпечатках) или на гистологических срезах тканей и органов (рис. 1 и 2). Фиксация обеспечивает сохранность различных структур клетки, окрашивание способствует их выявлению благодаря неодинаковому сродству данных структур к гистологическим красителям. Наиболее распространенная общеобзорная окраска сочетает основной краситель *гематоксилин* с кислым красителем *эозином* (см. рис. 1 и 2). Гематоксилин, как и другие основные красители, связывается со структурами, содержащими кислоты, которые именуются *базофильными*. К ним относятся ядро (вследствие высокого содержания ДНК и РНК), а также цитоплазма — при высоком содержании в ней рибосом или гранулярной эндоплазматической сети. Эозин, подобно другим кислым красителям, окрашивает различные структуры, содержащие основные вещества (*оксифильные,* или *ацидофильные*) — цитоплазму клеток (в особенности, при высоком содержании в ней митохондрий и некоторых белковых секреторных гранул), а также отдельные компоненты межклеточного вещества (например, коллагеновые волокна). Оценить способность тех или иных компонентов клетки связываться с определенными красителями можно, сопоставляя клетки на срезах, окрашенных различными способами (см. рис. 2).

Компоненты клетки. Каждая клетка состоит из двух основных компонентов — ядра и цитоплазмы (см. рис. 1). ***Ядро*** отделено от цитоплазмы *ядерной оболочкой*; при световой микроскопии в неделящейся (интерфазной) клетке в нем выявляются темно окрашенный *(гетеро-)хроматин*, *ядрышко* в виде темной крупной гранулы и бесструктурная *кариоплазма* (см. рис. 1). Более мелкие структурные детали ядра не определяются.

Цитоплазма отделена от внешней (для данной клетки) среды плазмолеммой (клеточной мембраной) и содержит *органеллы* и *включения* (рис. 10), погруженные в неструктурированную прозрачную *гиалоплазму*. ***Органеллы*** — постоянно присутствующие в цитоплазме структуры, выполняющие определенные функции в клетке. ***Включения*** — временные компоненты цитоплазмы, образующиеся в результате накопления продуктов метаболизма клеток.

СТРУКТУРЫ ЦИТОПЛАЗМЫ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ ПРИ СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ

Структуры цитоплазмы, выявляемые при световой микроскопии, сравнительно немногочисленны. С помощью специальных методов окраски в ней можно выявить лишь отдельные виды органелл, в частности, *митохондрии* (рис. 3) и *комплекс Гольджи* (рис. 4 и 101). Большинство же органелл выявляются лишь при использовании электронной микроскопии (рис. 10–16).

С помощью гистохимических методов на уровне светового микроскопа в цитоплазме клеток можно выявить разнообразные по своему химическому составу включения, в частности, *гранулы гликогена* (рис. 5) и *липидные капли* (рис. 6 и 7). *Секреторные включения* (секреторные гранулы) отчетливо выявляются в апикальной части клеток концевых отделов поджелудочной железы (панкреатоцитов) и с помощью стандартных методов окраски препаратов (рис. 8). *Пигментные включения* цитоплазмы определяются благодаря их собственной окраске (рис. 9); ядро на этом препарате выделено с помощью дополнительной окраски (как и на препаратах, представленных на рис. 4–6) для оценки его расположения, формы и размеров.

СТРУКТУРЫ ЦИТОПЛАЗМЫ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ ПРИ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Структуры цитоплазмы, выявляемые при электронной микроскопии, в обобщенном виде представлены на объемной схеме ультраструктурной организации клетки, которая демонстрирует также и ультраструктуру клеточного ядра (см. рис. 10). На этой схеме показана *плазмолемма* (клеточная мембрана), которая занимает в клетке пограничное положение и обеспечивает многообразные процессы взаимодействия клетки с окружающей ее средой (другими клетками, межклеточным веществом). Поверхность клетки, покрытая плазмолеммой, имеет различный рельеф: на одних участках она может быть сравнительно гладкой, на других — содержит зоны специализированных межклеточных соединений (на латеральных участках), на третьих (на апикальном полюсе) — покрывает микроворсинки и реснички (на рис. 10 последние не показаны) — специализированные выпячивания цитоплазмы, основу которых образуют высоко организованные элементы цитоскелета. На рис. 10 показано также участие плазмолеммы в *процессах эндоцитоза* и *экзоцитоза*. Отдельные органеллы и их группы далее более детально изображены на рисунках, сделанных с электронных микрофотографий (рис. 11–16).

Митохондрии — мембранные органеллы длиной 2–10 мкм и диаметром 0,2–2 мкм, обеспечивающие клетку энергией, которая генерируется благодаря процессам окисления и аккумулируется в виде фосфатных связей АТФ. Митохондрии также участвуют в биосинтезе стероидов, окислении жирных кислот и синтезе нуклеиновых кислот. Наиболее типичное строение имеют *митохондрии с ламеллярными кристами* — пластинчатыми складками внутренней митохондриальной мембраны. Кристы обращены в митохондриальный матрикс — зернистое вещество умеренной плотности, заполняющее полость митохондрии (см. рис. 11) и содержащее множество ферментов, крупные митохондриальные гранулы (с ионами Ca^{2+} и Mg^{2+}), а также (не видны на рисунке) митохондриальные рибосомы и митохондриальную ДНК. Реже встречаются *митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами*, которые совместно с гладкой эндоплазматической сетью принимают участие в синтезе стероидов (см. рис. 12). Митохондрии располагаются в тех участках цитоплазмы, где происходит активное потребление энергии, например, в области органелл, участвующих в синтезе белков (см. рис. 11).

Рибосомы — мелкие (диаметр — 15–30 нм) плотные немембранные органеллы, состоящие из двух асимметричных субъединиц и обеспечивающие синтез белка из аминокислот (в особенности, молекул, которые после синтеза остаются в гиалоплазме). Они образуют цепочки (*полирибосомы*, или *полисомы*), свободно располагающиеся в гиалоплазме или связанные с поверхностью мембран эндоплазматической сети.

Эндоплазматическая сеть — органелла, обеспечивающая синтез углеводов, липидов и белков, а также начальные посттрансляционные изменения последних. Она имеет мембранное строение и состоит из системы уплощенных, удлиненных, трубчатых и везикулярных образований.

Гранулярная эндоплазматическая сеть обеспечивает биосинтез и начальное гликозилирование мембранных белков и белков, предназначенных для экспорта из клетки. Она образована уплощенными мембранными цистернами и трубочками, на наружной поверхности которых располагаются рибосомы и полисомы, придающие мембранам зернистый (гранулярный) вид (см. рис. 11).

Агранулярная эндоплазматическая сеть представляет собой трехмерную систему мембранных анастомозирующих трубочек, канальцев, цистерн и пузырьков, на поверхности которых рибосомы отсутствуют (см. рис. 12). Агранулярная эндоплазматическая сеть участвует в синтезе липидов (в частности, стероидов — совместно с митохондриями с тубулярно-везикулярными кристами, с которыми она обычно соседствует), гликогена, обеспечивает детоксикацию различных веществ и накопление ионов Ca^{2+}.

Комплекс Гольджи совместно с рибосомами и эндоплазматической сетью образует *синтетический аппарат клетки*. Это — сложно организованная поляризованная мембранная органелла, которая представлена тремя основными элементами: (1) стопкой изогнутых уплощенных, расширяющихся по краям мешочков (цистерн), (2) пузырьками и (3) крупными вакуолями, или секреторными пузырьками (см. рис. 13). В комплексе Гольджи выделяют две поверхности, обладающие структурными и функциональными различиями: (а) *цис-поверхность* (незрелую, формирующуюся) — выпуклой формы, обращенную к эндоплазматической сети; (б) *транс-поверхность* (зрелую) — вогнутой формы, обращенную к плазмолемме и связанную с отделяющимися от цистерн вакуолями. Функции комплекса Гольджи: синтез полисахаридов и гликопротеинов (гликокаликса, слизи); химические изменения (процессинг) молекул, транспортируемых из гранулярной эндоплазматической сети, конденсация секреторного продукта и образование секреторных гранул; обеспечение новообразованных гранул мембраной и упаковка в нее секреторных продуктов; сортировка белков на транс-поверхности перед их окончательным транспортом.

Эндосомы и лизосомы образуют *аппарат внутриклеточного переваривания*, функция которого состоит в регулируемом внутриклеточном расщеплении макромолекул внеклеточного и внутриклеточного происхождения.

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

Лизосомы — мембранные органеллы диаметром 0,1–2 мкм, активно участвующие в завершающих этапах процесса полного внутриклеточного переваривания захваченных клеткой макромолекул посредством широкого спектра литических ферментов при низких значениях pH (5,0 и ниже). Лизосомы, не способные полностью переварить находящиеся в них молекулы, преобразуются в *остаточные тельца*, которые могут долго находиться в цитоплазме или выделять свое содержимое за пределы клетки. Распространенным типом остаточных телец в организме человека являются *липофусциновые гранулы* — мембранные пузырьки, содержащие труднорастворимый коричневый эндогенный пигмент липофусцин (см. рис. 12), который рассматривают как «пигмент старения» или «изнашивания».

Пероксисомы (микротельца) — мембранные пузырьки диаметром 0,05–1,5 мкм с умеренно плотным однородным или мелкозернистым матриксом, содержащим многочисленные ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции, и каталазу. В матриксе иногда выявляется более плотная кристаллоидная сердцевина (нуклеоид), (см. рис. 14) — область конденсации ферментов. Пероксисомы участвуют в расщеплении жирных кислот и других метаболических реакциях (обмен аминокислот, оксалата и полиаминов, синтез некоторых фосфолипидов). Они защищают клетку от действия перекиси водорода, оказывающей сильный повреждающий эффект, а также разрушают ряд токсических веществ.

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

Микротрубочки — наиболее крупные компоненты цитоскелета (диаметр около 24–25 нм) — полые цилиндрические образования длиной до нескольких микрометров (см. рис. 15).

Их стенка состоит из димерами из белковых молекул α- и β-тубулина. Важнейшие функции микротрубочек: поддержание формы и полярности клетки, обеспечение внутриклеточного транспорта, движения ресничек и хромосом в митозе (формируют ахроматиновое веретено, необходимое для клеточного деления). Микротрубочки в цитоплазме образуют сети, либо располагаются в виде пучков, например, в отростках нейронов, в составе митотического веретена (см. рис. 15).

Микротрубочки образуют основу других органелл (центриолей, ресничек, жгутиков), частично сливаясь друг с другом с формированием пар, или дублетов (в аксонеме ресничек и жгутиков — см. рис. 37), и триплетов (в базальном тельце и центриоли).

Центриоль (см. рис. 16) — цилиндрическая структура длиной 0,3–0,5 мкм и диаметром 0,15–0,2 мкм из девяти триплетов частично слившихся микротрубочек, объединенных поперечными белковыми мостиками («ручками»). С каждым триплетом посредством ножек связаны сателлиты — глобулярные белковые тельца, которые являются центрами образования микротрубочек. В клеточном центре содержатся две центриоли, которые располагаются во взаимно перпендикулярных плоскостях.

Микрофиламенты — тонкие нити диаметром 5–7 нм, образованные преимущественно белком актином, лежат в цитоплазме поодиночке, в виде