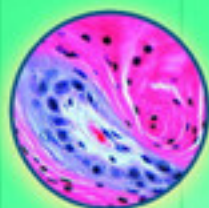
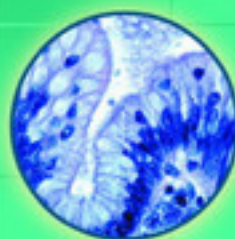


**ПОЛНЫЙ КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ**

Р.П. Самусев, М.Ю. Капитонова

# ОБЩАЯ И ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

РЕКОМЕНДОВАНО  
СТУДЕНТАМ МЕДИЦИНСКИХ  
И БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ ВУЗОВ



**ОНФКС**  
Мир и Образование

Рудольф Самусев

**Общая и частная гистология**

«Мир и Образование»

2010

## **Самусев Р. П.**

Общая и частная гистология / Р. П. Самусев — «Мир и Образование», 2010

В пособии изложены сведения по общей и частной гистологии в соответствии с учебной программой по дисциплине. Материал иллюстрирован снимками с оригинальных гистологических препаратов. Конспект лекций предназначен для повторения материала при подготовке к занятиям, зачетам и экзамену. В конце каждой главы приводятся тесты и вопросы для самоконтроля и ответы к ним. Для студентов медицинских и биологических специальностей вузов.

# Содержание

Предисловие	5
Список сокращений	6
Глава 1	7
1.1. Фиксация материала	8
1.2. Промывка фиксированного материала	9
1.3. Обезвоживание и уплотнение фиксированного материала	10
1.4. Приготовление блоков	11
1.5. Изготовление срезов	12
1.6. Окрашивание гистологических срезов	15
1.7. Заключение и этикетирование (маркировка) препаратов	16
1.8. Микроскоп и правила работы с ним	17
Глава 2	20
2.1. Клеточный цикл	30
2.2. Старение и гибель клеток	32
Тесты и вопросы для самоконтроля	33
Ответы	35
Глава 3	36
3.1. Поверхностный эпителий ( <i>epithelium superficiale</i> )	37
Конец ознакомительного фрагмента.	43

# **Рудольф Павлович Самусев, Марина Юрьевна Капитонова**

## **Общая и частная гистология**

### **Предисловие**

В настоящем пособии в краткой форме изложены сведения по общей и частной гистологии в соответствии с учебной программой по гистологии, цитологии и эмбриологии. Материал иллюстрирован снимками с оригинальных гистологических препаратов, а также электронограммами.

С позиций современной морфологической науки даны основные понятия по цитологии, типам тканей, приведены особенности микроскопического строения органов и систем человеческого организма.

Пособие может быть использовано для повторения материала при подготовке к занятиям, зачетам и экзамену по дисциплине.

Для студентов медицинского и биологического профилей высших учебных заведений, а также для молодых ученых-морфологов.

## Список сокращений

АДГ – антидиуретический гормон  
АКТГ – адренокортикотропный гормон  
АТФ – аденозинтрифосфат  
ГМК – гладко-мышечные клетки  
ГМТ – гладкая мышечная ткань  
ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота  
ДЭС – диффузная эндокринная система  
КЦ – клеточный цикл  
КЯП – комплекс ядерной поры  
ЛГ – лютеинизирующий гормон  
ОП – окаймленный пузырек  
ПНС – периферическая нервная система  
иРНК – информационная рибонуклеиновая кислота  
рРНК – рибосомная рибонуклеиновая кислота  
тРНК – транспортная рибонуклеиновая кислота  
РТК – рецепторные Т-клетки  
СКК – стволовые кроветворные клетки  
ТТГ – тиреотропный гормон  
ТЭМ – трансмиссионная электронная микроскопия  
ФК – фузогенный комплекс  
ФСГ – фолликулостимулирующий гормон  
ЦНС – центральная нервная система  
ЭПС – эндоплазматическая сеть

# Глава 1

## Гистологическая техника

Гистология, как и любая другая наука, имеет свои задачи и специфические методы исследования материала. Основным методом является изучение фиксированных и окрашенных гистологических препаратов под микроскопом в проходящем свете.

Традиционный способ подготовки материала для получения гистологического препарата включает следующее: 1) фиксацию материала; 2) промывку фиксированного материала; 3) обезвоживание и уплотнение материала; 4) приготовление блоков; 5) изготовление срезов (резка); 6) окрашивание срезов; 7) заключение и маркировку срезов.

## 1.1. Фиксация материала

Цель фиксации – максимально закрепить и сохранить в обрабатываемой ткани или органе его прижизненную структуру. После фиксации материал разрезают или расщепляют, чтобы получить срезы толщиной 5—20 мкм. Затем полученные срезы окрашивают или обрабатывают соответствующими способами для приготовления постоянных гистологических препаратов, способных сохраняться длительное время.

Фиксатор (фиксирующая жидкость) должен обладать следующими качествами: быстро проникать в ткани и коагулировать белки исследуемого материала – ткани или органа для исключения аутолиза; сводить до минимума деформацию (сморщивание или набухание) объекта; легко удаляться при промывке водой и не мешать дальнейшей обработке (уплотнению и окрашиванию) изучаемого материала.

Количество фиксатора по объему должно быть, как правило, в 100 раз больше объема фиксируемого материала. Используют фиксатор только один раз. Величина фиксируемого кусочка должна быть минимальной – не более 1 см<sup>3</sup> или 1 см в одном измерении, а в особых случаях не превышать 1 мм<sup>3</sup>.

Продолжительность фиксации – не менее 24 ч, при других методиках и экспресс-диагностике – от 3–5 мин до 6 ч. Большие колебания времени фиксации зависят от применяемых методик, специфики материала и фиксатора.

Из наиболее распространенных фиксаторов чаще всего применяют следующие:

- 1) формалин (10–20 % водный раствор);
- 2) этиловый спирт (этанол) 80–96 %;
- 3) смесь спирта с формалином (спирт-формол): 70 % этилового спирта 10 мл и 10–20 % раствора формалина 4 мл;
- 4) жидкость Мюллера: калия двуххромовокислого 2,5 г, натрия сульфата 1 г, воды 100 мл;
- 5) жидкость Ценкера: жидкости Мюллера 100 мл, сулемы 5 г, ледяной уксусной кислоты (добавляют сразу перед употреблением фиксатора) 5 мл;
- 6) жидкость Максимова (ценкер-формол): жидкости Ценкера 90 мл, формалина 10–20 % 10 мл.

## **1.2. Промывка фиксированного материала**

Промывка материала (кусочки органов, тканей или небольшие органы целиком, особенно от мелких экспериментальных животных) в водопроводной проточной воде, как правило, продолжается столько же, сколько длилась фиксация, чаще 18–24 ч. Затем фиксированные ткани и органы должны быть подготовлены для получения срезов различного типа: целлоидиновых, парафиновых или замороженных.

### **1.3. Обезвоживание и уплотнение фиксированного материала**

Этот этап необходим в случаях, если нужно получить целлоидиновые или парафиновые блоки. Перед заливкой материала в целлоидин или парафин из изучаемых объектов удаляют воду и уплотняют их. Для этого материал последовательно переносят в спирты возрастающей крепости, начиная с 70 % до абсолютного (100 %) включительно, т. е. проводят через батарею спиртов возрастающей крепости. Время пребывания в каждом спирте колеблется в зависимости от характера ткани от 4–6 до 24 ч.

## 1.4. Приготовление блоков

**Целлоидиновые блоки.** Материал из абсолютного спирта перекладывают в две порции (на 24 ч в каждую) смеси из равных количеств абсолютного спирта и эфира. Затем кусочки тканей последовательно помещают от 2 до 7 дней в растворы целлоидина: I (2 %), II (4 %), III (8 %), IV (8 %). Последний целлоидиновый раствор вместе с помещенными в него кусочками ткани подсушивают в эксикаторе наполовину, т. е. до получения 16 % раствора.

На поверхность целлоидина наливают 70 % спирт и через 1 сут вырезают из уплотненной массы кусочки материала, отступя от их краев на 3–5 мм, и с помощью густого раствора целлоидина наклеивают на деревянные кубики, предварительно обезжиренные спиртом или эфиром.

Целлоидиновые блоки до изготовления из них срезов хранят в 70 % этиловом спирте в банках с притертой пробкой.

**Парафиновые блоки.** Производят такие же обезвоживание и уплотнение изучаемого объекта, как и при целлоидиновой заливке, т. е. проводку через батарею спиртов возрастающей крепости. После этого кусочки перемещают в смесь равных частей абсолютного спирта и ксилола на 1–3 ч (или спирта и хлороформа на 6–12 ч), затем последовательно переносят в первый чистый ксилол на 1–3 ч (или хлороформ на 6–12 ч), во второй чистый ксилол на 1–3 ч (или хлороформ на 6–12 ч), насыщенный раствор парафина в ксилоле в термостате при температуре 37 °С на 2 ч (или хлороформе на 6–12 ч). Для этих целей применяется легкоплавкий парафин.

Далее кусочки тканей переносят в термостате в «чистый» тугоплавкий парафин при температуре 54–57 °С на 1,5–2 ч, во второй «чистый» парафин при той же температуре и на такой же срок. Наконец, материал (по объектам, органам или тканям) заливают расплавленным парафином в бумажные или металлические формочки и охлаждают водой низкой температуры в холодильнике, охлаждающих термосах, криостате и т. д. Эта процедура преследует определенную цель – равномерное затвердевание парафина и находящихся в нем тканей при постепенном снижении температуры скрепляющего субстрата.

Каждый из залитых в парафин комплексов в дальнейшем прикрепляют к деревянным кубикам, обработанным по той же методике, что и для целлоидиновых блоков, путем скрепления нижней, расплавленной прикосновением нагретого шпателя поверхности препарата с верхней поверхностью деревянного кубика.

Хранят парафиновые блоки в сухих банках с притертой пробкой в прохладных и недоступных солнечным лучам местах или шкафах, удаленных от нагревательных приборов и аппаратуры.

Необходимый блок извлекают непосредственно перед приготовлением срезов, а его остатки, если это необходимо для дальнейшего исследования, сразу после изготовления нужного количества срезов помещают в прежнее хранилище.

## 1.5. Изготовление срезов

Ткань, которую необходимо подвергнуть микроскопическому исследованию, режут на срезы на специальных аппаратах, получивших название микротомов (санные или роторные), с помощью особых стальных ножей.

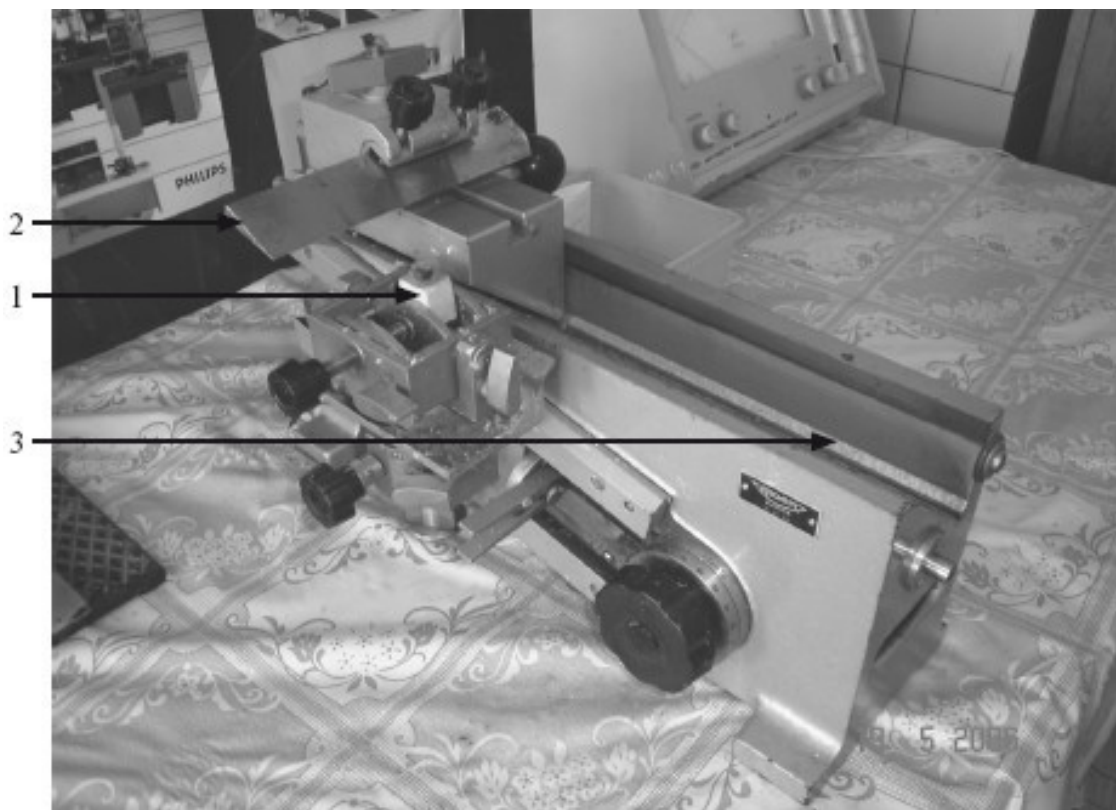
Наиболее распространенным из них является санный микротом (рис. 1.1). Этот аппарат состоит из массивной металлической подставки – основания с вертикальной и боковой, расположенной под острым углом пластинами с хорошо отшлифованными полосками – полозьями, по которым скользят в горизонтальном положении ножевые салазки с отшлифованными поверхностями – ножедержатель. На каждой поверхности имеется специальный паз с винтом для крепления микротомного ножа из прочной стали, заточку лезвия которого производят под контролем микроскопа.

С помощью винта можно регулировать наклон ножа к горизонтальной плоскости, а за счет барабанистого зажима – угол поворота ножа, что позволяет наиболее удобно ориентировать его к блоку и готовить оптимально тонкие срезы.

С левой стороны микротома располагается приспособление для равномерного поднятия подлежащего резанию объекта. Зажим с препаратом – объектодержатель продвигается по наклонной плоскости с помощью горизонтального микрометрического винта. На дужке винта нанесена шкала, указывающая, на какое расстояние вверх поднимается блок соответственно повороту винта (цена одного деления 1 мкм). Объектодержатель с помощью винтов можно установить за счет шарнира в любом направлении и отрегулировать тем самым расположение тканевых элементов в получаемых срезах.

*Приготовление среза:* блок устанавливают в объектодержателе микротома в соответствии с заданным наклоном и поворотом, прочно фиксируют микротомный нож в ножедержателе, причем лезвие его должно находиться выше верхней поверхности блока. Затем последний с помощью винта подводят до соприкосновения с режущей частью ножа, который отодвигается за объект. Микрометрический винт поворачивают на желаемую толщину и плавным движением ножевых салазок к себе делают срез. Полученный срез снимают с поверхности ножа мягкой беличьей или колонковой кистью и переносят в чашку Петри с водой (для парафиновых срезов воду подогревают).

Для изготовления серийных срезов используют ротационные микротомы с вертикально установленным ножом, неподвижно закрепленным в ножедержателе (рис. 1.2). Блокодержатель подвижен и перемещается с помощью шарнирного винта. Срезы одинаковой толщины подаются на движущуюся ленту и могут быть легко пронумерованы. Подобные микротомы применяют для тотального посрезного изучения отдельных объектов, особенно в эмбриологии.



**Рис. 1.1. Санний микротом.**

1 – объектодержатель; 2 – стальной нож; 3 – полозья.

Широкое распространение приобрели микротомы, в которых исследуемый материал может быть разрезан на срезы без предварительной заливки в среды благодаря замораживанию. Это позволяет не только сократить время процедуры получения срезов, но и устранить влияние всякого рода реактивов на тканевые элементы, что особенно важно и даже необходимо для микрохимического и гистохимического исследований.

К такому типу аппаратов относятся замораживающий микротом и криостат. Оба имеют объектные столики, микротомные ножи и подающие механизмы, т. е. основные части, характерные для описанного санного микротома.

В замораживающем микротоме к объектному столику подведен шланг от баллона со сжиженной углекислотой.

На поверхность объектного столика с предварительно замороженной водяной подушкой-основой помещают исследуемый материал, смоченный и залитый вокруг отстойной водопроводной водой. Затем кусочки медленно замораживают, пуская прерывистую струю углекислоты, и делают срезы необходимой толщины.



**Рис. 1.2. Ротационный микротом.**

1 – объектодержатель; 2 – держатель сменных лезвий.

В криостате используется тот же принцип замораживания тканей и одновременного ингибирования (блокировки) их ферментов. Это позволяет получить приближенные до максимума к прижизненным состояние и содержание их в тканевых элементах.

Охлаждение в криостате осуществляется с помощью либо углекислоты, либо мощных холодильных агрегатов, способных быстро заморозить изучаемый материал.

## 1.6. Окрашивание гистологических срезов

При различных микроскопических методах, за исключением электронной микроскопии, полученные срезы подвергают окраске, выявляющей различные структурные элементы тканей и клеток. Для этого применяют красители – основные или ядерные: например, гематоксилин, окрашивающий ядра клеток в цвета от синего до черного; кислые или цитоплазматические: например, эозин, тонирующий цитоплазму в красный цвет, пикриновую кислоту, окрашивающую ее в желтый цвет, и др.; нейтральные: например, нейтральный красный для прижизненной окраски клеточных элементов и др.

В зависимости от цели исследования используют многочисленные красители для выявления общей морфологии клетки, контрастирования кариоплазмы (ядра) и цитоплазмы (для окраски ядра в красный цвет применяют кармин, сафранин и т. д.). Специфическими красителями являются орсеин, окрашивающий эластические волокна в коричневый цвет, судан III окрашивает жир в желтый цвет, а четырехокись осмия – в черный цвет, нитрат серебра импрегнирует нервные клетки и волокна в цвета от коричневого до черного, метиленовый синий окрашивает нервные элементы в синий цвет.

Из множества различных красителей и их комбинаций, применяемых в современной общегистологической технике, наиболее распространенной является окраска гематоксилином и эозином.

Перед окраской срез подвергают депарафинированию, т. е. срезы последовательно проводят через растворитель парафина (ксилол), спирты нисходящей концентрации и помещают в чашку Петри с водой. Затем срезы обрабатывают в следующем порядке:

- 1) в растворе гематоксилина 5—10 мин;
- 2) в проточной воде 5—10 мин;
- 3) в дистиллированной воде 1–2 мин;
- 4) в растворе эозина 1—10 мин;
- 5) в дистиллированной воде 1–3 мин;
- 6) в 70 % спирте 1–2 мин;
- 7) в 96 % спирте 1–2 мин;
- 8) в 100 % спирте (абсолютный) 1–2 мин;
- 9) в карболксилоле 1–3 мин;
- 10) в ксилоле 1–3 мин;

11) в кедровом или канадском бальзаме (срез помещают в каплю бальзама между предварительно обезжиренными предметным и покровным стеклами).

## **1.7. Заключение и этикетирование (маркировка) препаратов**

После заключения среза в бальзам и под предметное стекло, т. е. после приготовления так называемого постоянного препарата, он подлежит обозначению – маркировке. Для этого справа и слева от покровного стекла наклеивают этикетки с надписями: слева – описание ткани или органа, объекта, из которого получен материал, справа – метод окрашивания; в необходимых случаях указывают фиксацию материала и дату изготовления препарата.

## 1.8. Микроскоп и правила работы с ним

**Микроскоп** – сложный и самый распространенный в биологии и медицине прибор для изучения мелких органов, клеток и тканей организма (рис. 1.3). Наиболее важное значение в нем имеют объективы. Они находятся в непосредственной близости от рассматриваемого объекта, отчего и получили свое название. Объектив состоит из ряда линз, закрепленных в оправе с международной стандартной резьбой в 36 витков в тубусе микроскопа любой оптической фирмы.

Увеличение микроскопа равно произведению цифровых значений объектива и окуляра, скоординированных на тубусе микроскопа, т. е. поставленных друг против друга.

Цена увеличения нанесена на обойме объектива и в верхней линзовой плашке окуляра [в рабочих студенческих микроскопах значения таковы: объектив  $\times 8$ ,  $\times 40$ ,  $\times 90$  (иммерсионный); окуляр  $\times 7$ ,  $\times 10$ ].

Общее увеличение светооптического микроскопа равно 2000–2500, однако полезное увеличение, способствующее выявлению деталей объекта, составляет 1500–1600.

Изображение, полученное от простой сферической линзы, направленной непосредственно на рассматриваемый объект, имеет два недостатка: сферическую и хроматическую аберрации, суть которых заключается в следующем.

Известно, что в двояковыпуклой линзе лучи, более удаленные от центра, т. е. центральной оптической оси, сильнее преломляются и пересекают главную оптическую ось на сравнительно близких расстояниях от центра линзы. Лучи, расположенные недалеко от оси, будут преломляться меньше и отдаляются от центра линзы. Таким образом, вместо стигматического точечного изображения возникает расплывчатое пятно. Такая погрешность оптической линзы получила название *сферической аберрации*.



Рис. 1.3. Световой микроскоп.

1 – окуляр; 2 – объектив; 3 – предметный столик; 4 – источник света.

Количественно сферическая aberrация характеризуется продольной aberrацией – линейным расстоянием между точками пересечения крайних и центральных лучей с главной оптической осью.

Продольные aberrации обусловлены материалом линзы и ее кривизной. В последнем случае aberrации собирающей и рассеивающей линз противоположны по знаку, что позволяет, комбинируя такие линзы в объективе, уменьшить сферическую aberrацию. Это в микроскопах достигается путем набора линз разной значимости в одном объективе.

Кроме сферической, существует *хроматическая aberrация*, связанная с тем, что волны различной длины преломляются неодинаково: фиолетовые сильнее, красные меньше всего. В результате этого белое пятно будет цветным, окрашенным во все цвета спектра на усредненном экране. Такая наслойка дополнительного цвета на окрашенные гистологические препараты нежелательна и должна быть сведена до минимума. Это достигается комбинацией линз из стекла специального состава. Такая система называется ахроматической и в простом варианте состоит из выпуклой линзы, изготовленной из кронгласа (легкий сорт стекла), склеенной с двояковыпуклой линзой из флинтгласа (тяжелый сорт стекла).

Все объективы микроскопа делятся на *ахроматы*, в которых устранена aberrация двух наиболее ярких цветов спектра – желтого и зеленого, *апохроматы*, в которых хроматическая aberrация устранена почти полностью, и *полуахроматы*; так называемые флюоритовые, занимающие среднее положение между названными объективами.

Для исследования мелких деталей, особенно при цитологических наблюдениях, используют *иммерсионные объективы с высокой разрешающей силой*.

Чтобы усилить освещенность, в таких системах применяют жидкости, уменьшающие рассеивание света (*водная и масляная иммерсия*) и заполняющие пространство между верхней поверхностью покровного стекла и передней линзой объектива.

Использование иммерсионного масла, имеющего одинаковый со стеклом и канадским бальзамом коэффициент преломления, создает идеальную гомогенную среду, обеспечивающую возможность различать мельчайшие детали клеток и тканей.

**Разрешающей способностью** называется способность объектива «разрешить», т. е. показать, наименьшее расстояние между двумя близлежащими деталями предмета, при кото-

ром они еще видны раздельно. Она выражается формулой  $PC = \frac{\lambda}{A}$ , где  $\lambda$  – длина световой волны,  $A$  – числовая апертура.

*Числовая апертура* – произведение показателя преломления среды, находящейся между предметом и объективом, и синуса половины угла, образованного двумя крайними лучами, которые еще проходят объектив. Формула ее такова:  $A = n \cdot \sin \alpha$ , где  $n$  – коэффициент преломления среды,  $\alpha$  – значение угла. В цифровом выражении показатель  $A$  выгравирован на обойме каждого объектива ниже знака линейного увеличения более мелким шрифтом. Таким образом, исследователь освобожден от необходимости вычисления апертуры по приведенной формуле. При подборе объективов для практических целей необходимо всегда обращать внимание на этот показатель: чем больше числовая апертура, тем выше разрешающая способность объектива, следовательно, и всего микроскопа как прибора, так как окуляр на значение разрешающей силы не влияет, что видно из ранее приведенных формул. Теоретически разрешение светового микроскопа составляет 0,2 мкм, практически оно обычно равно 0,4 мкм.

Приступая к микроскопированию гистологических препаратов, необходимо помнить следующее: всякое исследование **надо начинать при малом увеличении** для ознакомления

с общим видом препарата, расположением тканевых структур различного характера, особенностями их окраски, сочетанием комплексов клеточных структур в различных слоях органа.

*При рассеянном искусственном и естественном освещении пользуются вогнутым зеркалом, при точечном источнике света – плоской его поверхностью, регулируя конденсором, особенно при работе с иммерсионными объективами, степень освещенности поля зрения.*

*Перед переходом на большое увеличение нужную деталь, подлежащую изучению, надо установить при малом увеличении в центре зрения и, не поднимая тубуса микроскопа микрометрическим винтом, плавным движением перевести револьвер на большое увеличение; дальнейшую юстировку (отработка четкости изображения) надо проводить с помощью только микрометрического винта.*

Микроскоп нужно содержать в чистоте, после работы вытирать от пыли фланелевой или марлевой салфеткой и предохранять от механических повреждений, не оставлять в местах солнечного освещения или теплового прогревания.

По окончании работы необходимо перевести револьвер микроскопа на малое увеличение, снять с предметного столика препарат, очистить от пыли и грязи сначала оптические, а затем механические части и сдать лаборанту свое рабочее место и все, что было принято перед лабораторной работой.

## Глава 2

### Строение клетки

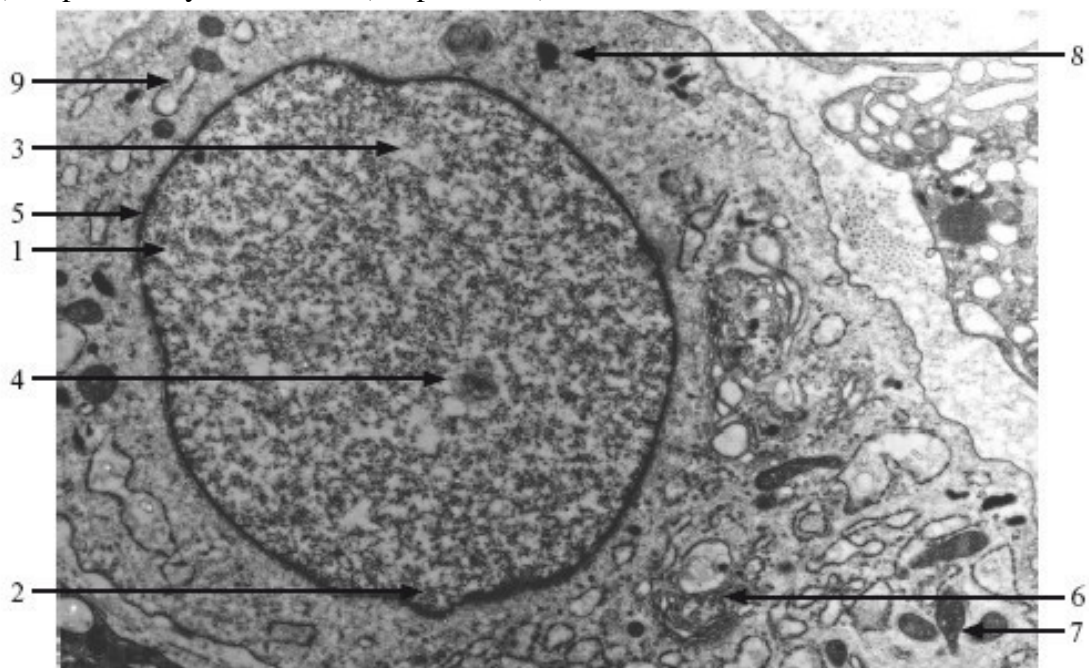
**Клетка** (cellula) – наименьшая структурная единица живого, способная к независимому существованию. Она является основой развития, строения и жизнедеятельности всех животных и растительных организмов.

Главные функции клетки: возбудимость, проводимость, сократимость, поглощение и ассимиляция, дыхание, секреция, экскреция, рост и репродукция.

Клетка состоит из трех основных частей: ядра, цитоплазмы и плазматической мембраны (цитолемма).

**Ядро** (nucleus) – система генетической детерминации и регуляции белкового синтеза в клетке (рис. 2.1).

*Структурные компоненты ядра:* хроматин (хромосомы), ядерная оболочка (кариолемма), ядрышко, нуклеоплазма (ядерный сок).



**Рис. 2.1. Фибробласт. Ядро. ТЭМ. ×22 000.**

1 – ядро; 2 – гетерохроматин; 3 – эухроматин; 4 – ядерное тельце; 5 – кариолемма; 6 – комплекс Гольджи; 7 – митохондрии; 8 – лизосомы; 9 – цистерны гранулярной ЭПС.

**Функции ядра:** воспроизведение, накопление, хранение и распределение генетического материала (содержит 23 пары ДНК хромосом); регуляция синтеза белка в цитоплазме посредством макромолекул рибосомной РНК (рРНК), информационной РНК (иРНК) и транспортной РНК (тРНК).

Различают *эухроматин* (слабоокрашиваемый, диспергированный, менее конденсированный, активно участвует в процессах транскрипции), соответствует сегментам хромосом, которые деспирализованы и открыты для транскрипции, и *гетерохроматин* (хорошо окрашиваемый, конденсированный, не постоянно участвует в процессах транскрипции), соответствующий конденсированным, плотно скрученным сегментам хромосом.

*Тельце Бара* – скопление гетерохроматина, соответствующее неактивной X-хромосоме у особей женского пола.

Организация хромосом сложная. Они состоят из спиралей, которые сформированы из гистоновых нуклеосом, образующих сердечники, вокруг которых обернута двойная спираль ДНК.

Молекула ДНК построена из двух антипараллельных цепей с комплементарной последовательностью нуклеотидов. Участок молекулы ДНК, кодирующий последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи, называется геномом.

*Ядерная оболочка* (nucleolemma) состоит из наружной и внутренней параллельных мембран, разделенных узким перинуклеарным пространством – цистерной, диаметром 10–30 нм. Мембраны продолжают друг друга вокруг ядерных пор.

К наружной ядерной мембране прикреплены *рибосомы*. Наружная мембрана переходит в *гранулярную эндоплазматическую сеть* (ГЭПС).

Внутренняя ядерная мембрана содержит сеть переплетающихся промежуточных (виментиновых) филаментов, связанных с *ядерной пластинкой*, к которой прикрепляются интерфазные хромосомы. Ядерная пластинка состоит из переплетенных промежуточных филаментов (ламинонов) толщиной 80—100 нм, образующих кариоскелет.

Ядерные поры – это каналы связи диаметром 70—100 нм между ядром и цитоплазмой, их число и распределение изменчивы. Двусторонний транспорт через пору обеспечивается белками экспортинами (транспортируют рНК из ядра) и импортинами (переносят белковые субъединицы рибосом).

Ядерная пора изнутри выстлана специализированными структурами, образующими комплекс ядерной поры.

*Комплекс ядерной поры* (КЯП) состоит из немембранных структур: белка-рецептора на сигналы ядерного импорта, а также крупных белковых гранул, определяющих границы поры.

Пора ограничена восемью вертикальными белковыми комплексами, которые представляют собой крупные белковые молекулы или компоненты рибосом, находящиеся в процессе транспорта. По горизонтали пора ограничена тремя кольцевидными структурами, располагающимися одна над другой и соединенными вертикально 8 «спицами». Пора содержит также цитоплазматические волокна, транспортер и ядерную корзину.

Первое кольцо со стороны цитоплазмы имеет волокнистую структуру – специализированный связывающий белок, который тянется в цитоплазму и обеспечивает импорт в ядро различных субстратов.

Среднее кольцо состоит из восьми трансмембранных белковых молекул, которые выступают и в просвет поры, и в перинуклеарную цистерну. Эти молекулы прикрепляют гликопротеиновые компоненты КЯП к наружному ободку поры. Центр среднего кольца занят «транспортером», прикрепленным к периферическим белкам среднего кольца.

Третье кольцо со стороны нуклеоплазмы аналогично по строению первому. От него в сторону нуклеоплазмы отходит ядерная корзина, которая деформируется при транспорте веществ через пору.

*Ядрышко* (nucleolus) – хорошо определяемое только в интерфазе ядерное образование (одно или несколько), наблюдаемое в клетках, активно синтезирующих белок. Под электронным микроскопом в ядрышке выделяют три типичных компонента: фибриллярный компонент, состоящий из тонких, диаметром 5–8 нм, нитей (совокупность первичных транскриптов – предшественников рРНК); гранулярный компонент – скопление плотных частиц диаметром 10–20 нм (поздние стадии образования предшественников рРНК); аморфный компонент, представляющий собой связанный с ядрышком хроматин, состоящий из ДНК в области ядрышкового организатора хромосомы.

Фибриллярный и гранулярный компоненты ядрышка образуют ядрышковую нить (нуклеолонема) толщиной 60–80 нм, формирующую в пределах ядрышка широкопетлистую сеть.

Ядрышко участвует в синтезе рРНК и формировании предшественников рибосомальных субъединиц. Размеры и число ядрышек увеличиваются при повышении функциональной активности клетки.

**Плазматическая мембрана (плазмолемма, клеточная мембрана)** окружает клетку и ограничивает ее от внешней среды; обеспечивает распознавание клеткой других клеток, а также взаимодействие с межклеточным веществом (прикрепление к его элементам, взаимодействие с сигнальными молекулами: гормонами, медиаторами, цитокинами и др.); регулирует движение ионов и макромолекул из клетки и в клетку (селективная проницаемость), осуществляет активный и пассивный транспорт веществ (эндоцитоз – фагоцитоз и пиноцитоз, экзоцитоз); обеспечивает механическое и химическое взаимодействие между клетками, а также движение клетки (образование псевдо-, фило- и ламеллоподий).

Молекулярное строение плазматической мембраны описывается жидкостно-мозаичной моделью, согласно которой она состоит из двойного фосфолипидного слоя, внутри которого распределены интегральные и периферические белки; гидрофильные концы фосфолипидов обращены наружу, гидрофобные цепи – внутрь; между хвостами противоположащих молекул фосфолипидов имеются слабые гидрофобные связи.

При замораживании – скалывании плазмолемма расщепляется вдоль так, что большая часть интегральных белков отходит к внутреннему листку (Р-поверхность, или протоплазматическая) и только некоторые – к наружному (Е-поверхность, или наружная).

Белки занимают разное положение в бислое, составляя более 50 % от массы мембраны. Некоторые белки прикреплены к мембране с помощью специальных компонентов цитоскелета (интегральные белки), другие передвигаются к поверхностям мембраны (трансмембранные белки – белки-переносчики, белки мембранных насосов, белки ионных каналов).

В плазмолемме присутствуют также гликолипиды, участвующие в межклеточных взаимодействиях, холестерин, обеспечивающий стабильность ее структуры, а также молекулы углеводов, соединенные либо с гликолипидами, либо с интегральными белками и действующие как рецепторы химического взаимодействия между клетками (например, рецепторы гормонов). В составе плазмолеммы имеются также интегрины – трансмембранные белки, служащие рецепторами для внеклеточных макромолекул (фибронектина и ламинина), которые обеспечивают связь клетки с внеклеточным матриксом.

**Гликокаликс (поверхностная оболочка)** находится на внешней поверхности плазматической мембраны. Он сформирован олигосахаридными компонентами интегральных гликопротеинов мембраны и гликолипидами, придает отрицательный заряд поверхности клетки, играет роль в иммунологической специфичности, содержит антигены групп крови, участки-рецепторы, а также служит защитным механическим барьером. В клетках тонкой кишки гликокаликс содержит ферменты, гидролизующие дисахариды и полипептиды, участвующие в пищеварении.

Подмембранный (кортикальный) слой плазмолеммы образован упорядоченной сетью поперечно связанных белковых нитей из актина и актинсвязанных белков (прежде всего филламина), которая выстилает изнутри Р-поверхность плазматической мембраны.

Через плазмолемму постоянно осуществляется трансмембранный транспорт, который бывает пассивным и активным.

**Пассивный транспорт** происходит без затрат энергии, за счет градиента концентрации, и включает простую и облегченную диффузию. Простая диффузия – перенос мелких неполярных молекул (кислород, азот, углекислый газ, бензол) и незаряженных полярных молекул (вода, глицерин) по градиенту концентрации. Облегченная диффузия – прохождение большинства

ионов и мелких молекул через мембрану по специальным белковым каналам или с помощью белков-переносчиков.

**Активный транспорт** является энергозатратным процессом, в котором перенос более крупных молекул осуществляется с помощью белков-переносчиков против градиента концентрации ионов, с активным участием плазмолеммы (эндо- и экзоцитоз).

Эндоцитоз включает пиноцитоз – перенос жидкости и мелких молекул диаметром 60—100 нм (неселективный и селективный) и фагоцитоз – поглощение веществ с образованием крупных эндосом (диаметром 250 нм и более).

Неселективный эндоцитоз осуществляется путем инвагинации участка плазмолеммы с последующим слиянием его краев и образованием эндосомы. Слияние мембран происходит с образованием активного фузогенного комплекса (ФК). ФК образуется при взаимодействии специального N-этилmaleимидчувствительного белка слияния (NSF) и связывающего белка (SNAPS).

Селективный эндоцитоз, или рецепторно-опосредованный эндоцитоз, – более эффективный способ эндоцитоза (перенос гормонов, фагоцитоз лейкоцитами бактерий), опосредованный путем связывания мембранных рецепторов с молекулами поглощаемого вещества с образованием окаймленных пузырьков и кавеол.

Участок мембраны, несущий рецепторы с макромолекулами поглощаемого вещества – лигандами, формирует окаймленную ямку, которая окружается гексагональной корзиной из окаймляющего белка клатрина. Клатринная корзина усиливает инвагинацию, превращая ямку в *окаймленный пузырек* (ОП). Как только ОП «проваливается» в цитоплазму, клатрин сбрасывается с его поверхности и возвращается на поверхность клетки, снова встраиваясь в плазмолемму, а содержимое ОП подвергается процессингу (переваривание).

Экзоцитоз – это выведение продуктов из клетки без нарушения целостности плазмолеммы. Избыток мембраны удаляется при экзоцитозе, что предотвращает бесконечное увеличение поверхности клетки.

Трансцитоз характерен для некоторых типов клеток, например эндотелиоцитов стенок кровеносных сосудов, особенно капилляров. Он объединяет признаки эндоцитоза и экзоцитоза. Трансцитоз заключается в том, что на одной поверхности клетки формируется эндоцитозный пузырек, который переносится к противоположной ее поверхности и, становясь экзоцитозным пузырьком, выделяет свое содержимое во внеклеточное пространство.

**Цитоплазма** – второй важнейший компонент клетки, в котором располагаются все органеллы (рибосомы, митохондрии, комплекс Гольджи и т. д.) и совершаются физиологические процессы.

**Рибосомы** (ribosomae) – плотные немембранные органеллы, представляющие собой частицы рибонуклеопротеина (рРНК и ряд белков) размером 12 x 25 нм, состоящие из асимметричных большой и малой субъединиц. Они часто группируются вдоль нити иРНК, формируя полисомы; соединившись с иРНК, синтезируют белок.

Рибосомы и полисомы могут быть свободными (синтезируют белки для клетки) или фиксированными на мембранах ЭПС (синтез белка для выделения из клеток).

**Гранулярная ЭПС** – система трубочек и цистерн, окруженных мембраной, снаружи усеянной рибосомами. Она обеспечивает биосинтез всех мембранных белков и белков, предназначенных для экспорта из клетки, а также начальное гликозилирование и посттрансляционные изменения белковых молекул.

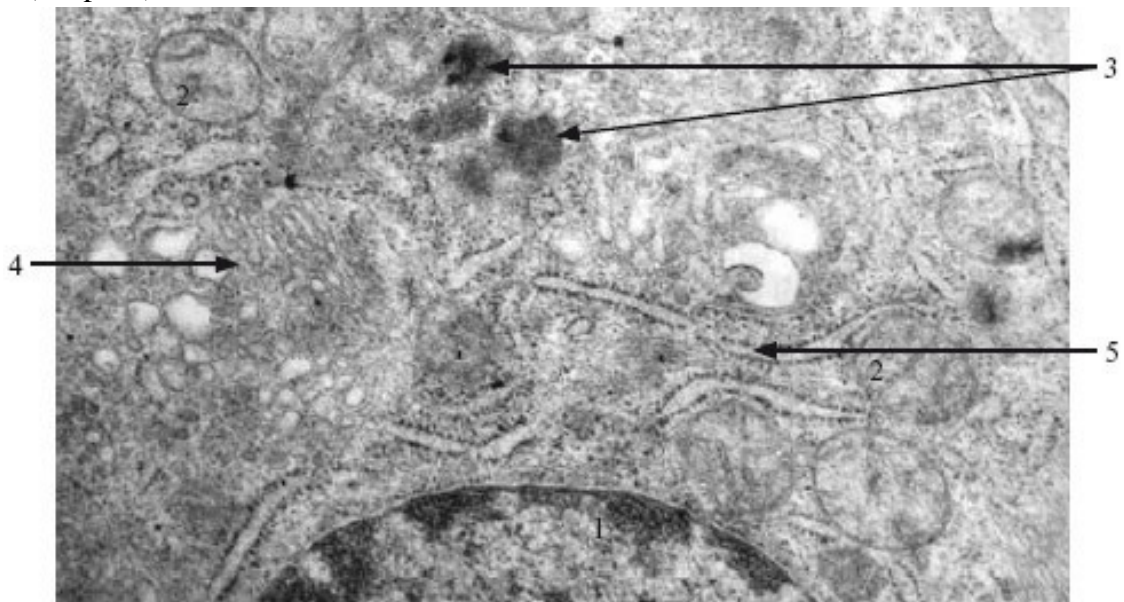
В ГЭПС различают внутреннюю часть (цистерну), содержащую продукты синтеза, и рецепторы (специфические гликопротеины, рибофорины) на мембранах, к которым прикрепляются большие субъединицы рибосом.

иРНК располагается между малой и большой субъединицами рибосомы; наблюдается в клетках, синтезирующих белки «на экспорт» (гландулоциты слюнных желез, желез пищеварительного тракта и др.).

Агранулярная (гладкая) ЭПС – нерегулярная, неправильной формы сеть анастомозирующих трубочек, канальцев, цистерн и везикул диаметром 20—100 нм, окруженных мембранами без рибосом. Она выполняет функции небелкового синтеза (углеводы, липиды, холестерин), синтеза стероидных гормонов, детоксикации лекарств, обмена жиров и холестерина, выделения и обратного поглощения ионов кальция во время сокращения и расслабления миофибрилл.

Переходная (транзиторная) ЭПС – участок перехода ГЭПС в АЭПС у формирующейся поверхности комплекса Гольджи, в котором цистерны распадаются на отдельные окаймленные транспортные пузырьки, переносящие материал из ГЭПС в комплекс Гольджи.

*Митохондрии* (mitochondriones) – палочковидные, различимые в световом микроскопе мембранные полуавтономные органеллы длиной 2—10 мкм и шириной 0,2–2,0 мкм (рис. 2.2). Они построены из наружной и внутренней мембран, разделенных межмембранным пространством (матрикс).



**Рис. 2.2. Фрагмент клетки. ТЭМ. ×20 000.**

1 – ядро; 2 – митохондрии; 3 – лизосомы; 4 – комплекс Гольджи; 5 – цистерны гранулярной ЭПС.

Наружная мембрана окружает всю органеллу, содержит много молекул специализированных транспортных белков (поринов), а также небольшое количество рецепторов и ферментных систем.

Внутренняя мембрана формирует кристы, содержащие ферментные комплексы цепи переноса электронов, которые участвуют в окислительном фосфорилировании. В ее состав входят белки 3 типов: 1) транспортные, 2) ферменты дыхательной цепи и сукцинатдегидрогеназа, 3) комплекс АТФ-синтетазы.

Кристы – это складки внутренней мембраны толщиной 18–20 нм. На них находятся элементарные (грибовидные) частицы – оксисомы, или  $F_1$ -частицы, состоящие из головки диаметром 8–9 нм и ножки толщиной 2–3 нм, на которых происходит сопряжение процессов окисления и фосфорилирования.

Большинство крист по форме пластинчатые (ламеллярные), в некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника, желтого тела яичника и др.) они имеют форму пузырьков и трубочек (тубулярно-везикулярные кристы).

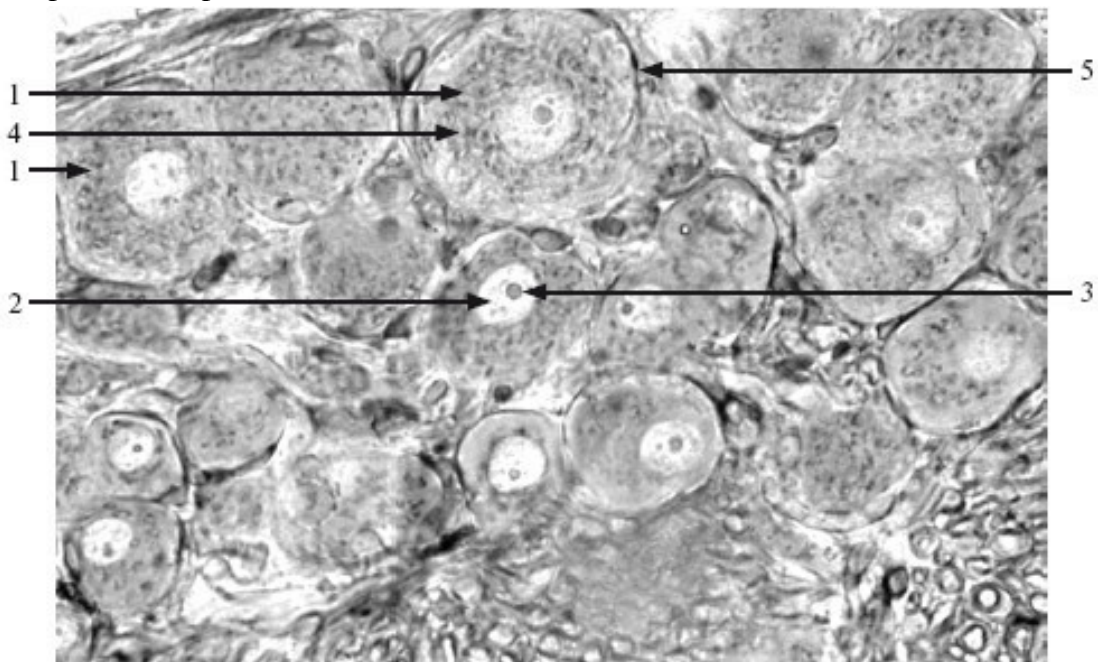
Матрикс (внутренняя среда) содержит гранулы, которые связывают двухвалентные катионы (магния и кальция). В матриксе находятся ферменты цикла Кребса, ферменты белкового синтеза и окисления жирных кислот.

Митохондрии имеют собственный генетический аппарат из ДНК (кольцевой формы), иРНК, тРНК и рРНК (с ограниченной способностью к кодированию), поэтому большинство белков митохондрий кодируются ядерной ДНК. Они производят аденозин-трифосфат (АТФ) – главный и первичный запас энергии в клетке. Это энергетические станции клетки.

Жизненный цикл митохондрий – около 9—10 сут, их разрушение происходит путем аутофагии, а образование новых – путем перешнуровки предсуществующих.

*Комплекс Гольджи (КГ)* – мембранная органелла, которая состоит из нескольких диско-видных мешочков (цистерн), собранных в стопку, не анастомозирующих между собой, а также пузырьков и вакуолей (рис. 2.3).

Другая сторона стопки образует внешнюю вогнутую поверхность (транс-поверхность, или поверхность созревания).



**Рис. 2.3. Комплекс Гольджи. ×300.**

1 – нейрон (псевдоуниполярный); 2 – ядро; 3 – ядрышко; 4 – комплекс Гольджи; 5 – олигодендроглиоцит.

Мелкие везикулы диаметром 40–80 нм (включая транспортные везикулы ЭПС) связаны с внутренней выпуклой цис-поверхностью, а конденсированные вакуоли – секретированные вещества, конденсированные в гранулы, – с внешней транс-поверхностью.

В зависимости от типа клетки и ее активности размеры и степень развития КГ варьируют.

Функции КГ: переработка и перераспределение мембран; синтез полисахаридов и гликопротеинов; модификация продуктов ЭПС путем прибавления жирных кислот, сульфатирования, гликозилирования; концентрация и упаковка синтезированных веществ в секреторные гранулы; участие в образовании лизосом.

*Лизосомы* (lysosomae) – плотные органеллы, окруженные одинарной мембраной (см. рис. 4.2). Они содержат около 60 гидролитических ферментов (протеазы, нуклеазы, липазы, гликозидазы, фосфорилазы, фосфатазы, сульфатазы), активно участвующих во внутриклеточном пищеварении. Лизосомы могут быть обнаружены по позитивной реакции на кислую фосфатазу.

Первичные лизосомы – вновь образованные тельца, еще не принимавшие участия в пищеварении.

Вторичные лизосомы – органеллы, в которых происходит переваривание; они имеют различное происхождение. Различают следующие разновидности лизосом:

– гетерофагическая вакуоль, или фаголизосома, формируется, когда вещества, поглощенные из внешней среды, изолируются в фагосоме, которая сливается с первичной лизосомой;

– аутофагическая вакуоль, или аутофагосома, образуется, когда органелла, подлежащая разрушению, окружается мембранами ГЭПС, которые формируют вакуоль, сливающуюся с первичной лизосомой;

– мультивезикулярное тельце образуется, когда жидкость, поступившая в клетку внутри мелких пиноцитозных пузырьков, окружается мембраной и формируется вакуоль, сливающаяся с первичной лизосомой;

– остаточные тельца – лизосомы, содержащие непереваренные вещества.

Лизосомы формируются гранулярной ЭПС и КГ.

Гидролазы лизосом, возможно, движутся прямо из элементов ЭПС в первичные лизосомы в обход КГ.

Распространенным типом остаточных телец в организме человека являются липофусциновые гранулы, накапливающиеся в некоторых клетках (нейроны, кардиомиоциты) при старении.

Эндосомы, или окаймленные пузырьки, вовлечены в связанный с рецепторами плазмолеммы захват клеткой специфических макромолекул из окружающей среды и их переваривание. Они формируются после того, как специфические макромолекулы связываются с рецепторами плазматической мембраны, что вызывает скопление рецепторов в одном месте и формирование покрытых плазмолеммой углублений, которые инвагинируют и отделяются, образуя окаймленные пузырьки, окруженные клатрином.

Клатрин формирует структуру, похожую на решетчатую корзинку. Последняя окружает везикулу предположительно для того, чтобы эндосомы не сливались с другими мембранными органеллами.

Выделяют ранние (периферические) и поздние (перинуклеарные) эндосомы.

Эндосомы обеспечивают перенос макромолекул с поверхности клетки в лизосомы и их частичный или полный гидролиз на стадиях, предшествующих лизосомальному уровню деградации.

**Функция лизосом:** активное участие в завершающих этапах процесса внутриклеточного переваривания захваченных клеткой макромолекул, что лежит в основе гетерофагии (защитные реакции клетки) и аутофагии (омоложение, т. е. обновление клеточных структур).

*Пероксисомы* (*микротельца*) (peroxysomae) – мембранные органеллы, содержащие каталазу – фермент, синтезирующий и разрушающий перекись водорода, которая обладает сильным повреждающим эффектом.

Это сферические или удлинённые пузырьки диаметром 0,05– 1,5 мкм, с умеренно плотным однородным или мелкозернистым содержимым (матриксом), в котором иногда выявляется плотная сердцевина (нуклеоид), имеющая кристаллическое строение.

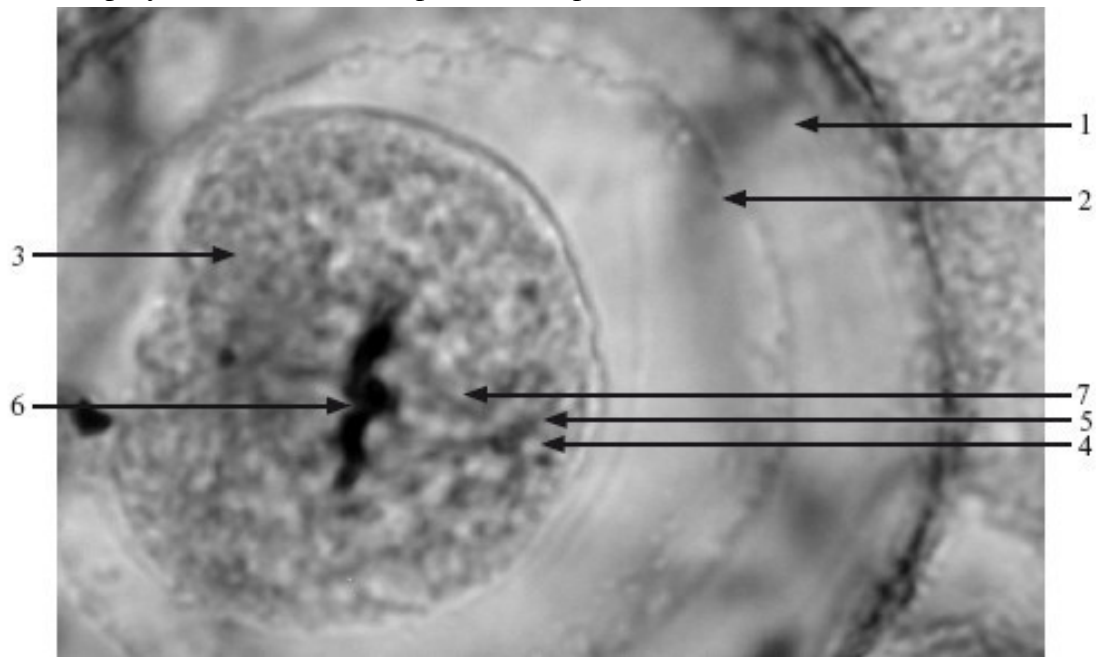
Выделяют мелкие пероксисомы (микропероксисомы) диаметром 0,05—0,25 мкм, встречающиеся во всех клетках, и крупные (макропероксисомы) – диаметром 0,3–1,5 мкм – в гепатоцитах, макрофагах и других клетках.

Матрикс пероксисом содержит до 15 ферментов. Наиболее важные из них – это пероксидаза, каталаза, оксидаза, уратоксидаза.

Образование пероксисом происходит в гранулярной ЭПС путем отпочковывания от ее элементов, а их ферменты синтезируются в гранулярной ЭПС.

**Функции пероксисом:** метаболизм перекиси водорода, холестерина, жиров и расщепление пуриновых и пиримидиновых оснований.

**Центриоли (centrioli)** – немембранные органеллы, которые участвуют в делении клетки (рис. 2.4). Это пара коротких палочек, расположенных под прямым углом друг к другу (диплосома); они образуют клеточный центр (цитоцентр).



**Рис. 2.4. Центросома в яйцеклетке лошадиной аскариды.  $\times 400$ .**

1 – оболочка; 2 – зона сморщивания; 3 – цитоплазма; 4 – центриоль; 5 – центросфера; 6 – хромосомы; 7 – нити ахроматинового веретена.

Перед делением клетки центриоли самоудваиваются: каждая родительская центриоль формирует под прямым углом к себе дочернюю центриоль.

Центриоли образуют полюса митотического веретена, где микротрубочки берут начало и сходятся.

Каждая центриоль имеет стенку, состоящую из 9 триплетов микротрубочек (на поперечном срезе центриоли они напоминают колесо), связанных поперечными белковыми мостиками («ручками»). Каждый триплет центриоли связан со сферическими тельцами диаметром 70–75 нм (сателлитами); расходящиеся от них микротрубочки образуют центросферу.

Формируют базальные тельца, от которых отходят реснички и жгутики – органеллы специального значения, участвующие в процессах движения. Их основу составляет каркас из микротрубочек, называемый осевой нитью, или аксонемой.

Аксонема образована девятью периферическими парами микротрубочек и одной центрально расположенной парой, окруженной центральной оболочкой, от которой к периферическим дублетам расходятся радиальные спицы. Периферические дуплеты связаны друг с дру-

гом мостиками нексина, а к соседним дуплетам отдают «ручки» из белка динеина, который обладает активностью АТФазы.

*Цитоскелет* (cytoskeleton) относится к структурному каркасу клетки. Это компоненты цитоплазмы, которые поддерживают форму клетки, стабилизируют прикрепление клетки, лежат в основе эндо- и экзоцитоза, играют роль в подвижности клетки и т. д.

В цитоскелет входит несколько волокнистых структур: микротрубочки, микрофиламенты, промежуточные филаменты и микротрабекулы.

**Микротрубочки** – прямые структуры диаметром 25 нм и длиной несколько микрометров; толщина стенки составляет 4–5 нм, а просвет 14–15 нм. Различают 2 вида микротрубочек:

– лабильная популяция находится в цитоплазме в свободном состоянии и полимеризуется или деполимеризуется в зависимости от температуры, давления, наличия каких-либо лекарств и т. д.;

– стабильная популяция формирует стенки центриолей и аксонемы ресничек и жгутиков; имеет стенку толщиной 4–5 нм, которая окружает внутреннюю полость и состоит из 13 параллельных спирально расположенных протофиламентов (линейных полимеров тубулина).

Микротрубочки часто заканчиваются около центриолей в маленьких плотных тельцах (сателлиты центриолей).

**Функции микротрубочек:** поддержание формы и полярности клетки и внутриклеточного транспорта макромолекул в ней, обеспечение движения ресничек, жгутиков и хромосом (в митозе).

*Актиновые микрофиламенты (тонкие филаменты)* – филаменты толщиной 5–6 нм (F-актиновая форма), которые содержат 10–15 % от общего количества белка в клетке; актин существует также в глобулярной форме (G-актин). Они многочисленны на периферии клетки, где формируют под плазматической мембраной плотную сеть. Участвуют в трансформации цитоплазмы в формы зольгель, эндоцитозе, экзоцитозе, а также локомоции немышечных клеток.

*Миозиновые филаменты (толстые филаменты)* диаметром в среднем 14–15 нм. Обычно ассоциированы с актином в мышечных клетках. В поперечнополосатых мышцах полимеризуются в ясно различимые филаменты.

Миозин также находится в низких концентрациях в немышечных клетках, однако его функциональная роль здесь не совсем ясна.

*Промежуточные филаменты* – это гетерогенная популяция, включающая филаменты диаметром от 8 до 11 нм.

Выделяют кератиновые, виментиновые, десминовые, нейро-и глиальные филаменты.

Кератиновые филаменты (тонофиламенты) обычно располагаются в эпителиальных клетках и часто ассоциированы с десмосомами.

Десминовые филаменты формируют в скелетных, гладких и сердечной мышцах сети, которые объединяют миофибриллы.

Виментиновые филаменты присутствуют в фибробластах и других клетках – производных мезенхимы. Они стабилизируют содержимое ядра и тесно ассоциированы с ядерной оболочкой и ядерными порами.

Нейрофиламенты осуществляют поддержку отростков нейронов и обеспечивают состояние геля в цитоплазме клеток.

Глиальные филаменты присутствуют в астроцитах, олигодендроцитах и клетках микроглии центральной нервной системы (ЦНС).

*Микротрабекулярная решетка (МР)* – трехмерная сеть нитей в эргастоплазме некоторых клеток, обнаруживается только под электронным микроскопом.

Наличие этой решетки указывает на то, что эргастоплазма – не просто гомогенный белковый раствор, но является в высшей степени структурированным гелем, который объединяет филаментные компоненты и органеллы в единое структурно-функциональное целое.

Предполагают, что МР участвует в координации метаболической активности компонентов клетки с помощью специальных «управляющих» протеинов.

*Включения (inclusiones)* – скопления некоторых временно присутствующих веществ внутри клетки. Обычно к ним относятся скопление гликогена, капли липидов и секреторные гранулы.

Гликоген образует скопления в виде электронно-плотных агрегатов, известных как  $\alpha$ -розетки, или в виде мелких кластеров  $\beta$ -частиц.

Жировые капли в зависимости от способа фиксации видны в виде черных (осмий) или светло-серых (альдегиды) образований. Они могут иметь ограничивающую мембрану, но чаще встречаются в виде гомогенной субстанции.

Секреторные гранулы включают слизистые капли, некоторые гормоны, протеины и пигментные гранулы.

## 2.1. Клеточный цикл

**Клеточный цикл** (КЦ; *cyclus cellularis*) – совокупность явлений между двумя последовательными делениями клетки или между ее образованием и гибелью (рис. 2.5).

В ходе КЦ обеспечивается функция воспроизведения клеток и передачи генетической информации. КЦ включает собственно митотическое деление и интерфазу – промежуток между делениями.

**Интерфаза** включает пресинтетический, или постмитотический ( $G_1$ ), синтетический (S) и постсинтетический, или премитотический ( $G_2$ ), периоды. В интерфазе клетка увеличивается в размерах и удваивает генетический материал.

В большинстве тканей делится лишь небольшая часть клеток, остальные дифференцируются и пребывают в  $G_0$ -периоде.

**$G_1$ -период** – промежуток сразу после митотического деления клетки; характеризуется активным ростом клетки и синтезом белка и РНК, благодаря чему дочерние клетки достигают нормальных размеров и восстанавливают необходимый набор органелл. В этот период синтезируются особые «запускающие белки», или активаторы S-периода, которые обеспечивают переход клетки в S-период.

**S-период** характеризуется удвоением (репликацией) ДНК и синтезом белков (гистонов), обеспечивающих нуклеосомную упаковку вновь синтезированной ДНК. Одновременно удваивается число центриолей. S-период у большинства клеток длится 8—12 ч.

**$G_2$ -период** продолжается вплоть до митоза. В течение этого периода клетка готовится к делению: происходит созревание центриолей, запасается энергия, синтезируются РНК и белки (тубулины). Длительность  $G_2$ -периода составляет 2–4 ч.

За  $G_2$ -периодом следует митоз. Он завершает КЦ, образуется две идентичные (дочерние) клетки.

**Митоз** (*mitosis*; кариокинез, или непрямоe деление клетки) является универсальным механизмом деления клеток. Он включает основные фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (см. рис. 2.5).

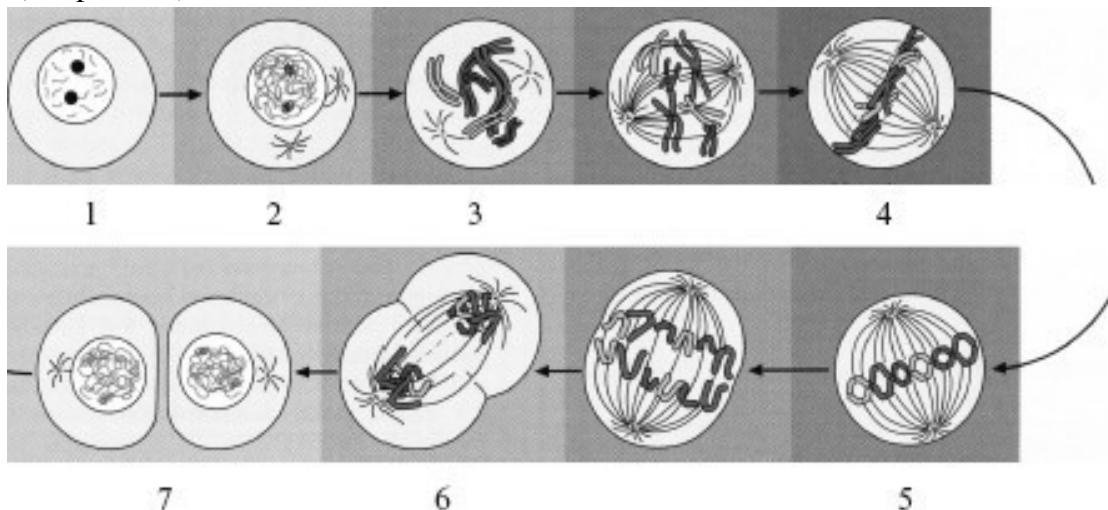


Рис. 2.5. Клеточный цикл (схема).

1 – интерфаза; 2 – профазы; 3 – прометафазы; 4 – метафазы; 5 – анафазы; 6 – телофазы; 7 – цитокинез.

Профаза начинается с конденсации хромосом, которые под световым микроскопом предстают в виде нитевидных структур.

Каждая хромосома состоит из двух параллельно лежащих хроматид, связанных друг с другом с помощью суженного участка – центромеры.

К концу профазы ядрышко и ядерная оболочка исчезают, а центриоли мигрируют к противоположным полюсам клетки и дают начало нитям митотического (ахроматинового) веретена. В области центромеры образуются особые белковые комплексы – кинетохоры, которые прикрепляют хроматиды к нитям веретена.

*Метафаза* соответствует максимальной конденсации хромосом. Они выстраиваются в области экватора митотического веретена в виде экваториальной (метафазной) пластинки (вид сбоку) или материнской звезды (вид со стороны полюсов), удерживаемые здесь благодаря сбалансированному натяжению кинетохорных микротрубочек.

Сестринские хроматиды в конце этой фазы разделяются щелью, соединенные только в области центромеры.

*Анафаза* начинается с синхронного расщепления всех хромосом на сестринские хроматиды (в области центромера) и движения дочерних хромосом к противоположным полюсам клетки. Характеризуется удлинением митотического веретена за счет некоторого расхождения полюсов клетки. Завершается скоплением на полюсах клетки двух идентичных наборов хромосом (стадия дочерних звезд).

В конце анафазы благодаря сокращению актиновых микро-филаментов, концентрирующихся по окружности клетки (сократимое кольцо), начинает образовываться клеточная перетяжка.

*Телофаза* – конечная стадия митоза, в течение которой реконструируются ядра дочерних клеток и завершается их разделение. Вокруг хромосом восстанавливается кариолема, с которой связывается формирующаяся ядерная пластинка, вновь появляются ядрышки. Ядра дочерних клеток постепенно увеличиваются, а хромосомы прогрессивно деспирализуются и исчезают, замещаясь картиной хроматина интерфазного ядра. Клеточная перетяжка углубляется, так что дочерние клетки в течение некоторого времени остаются связанными только узким мостиком из пучка микротрубочек – срединным тельцем; дальнейшая перешнуровка цитоплазмы завершается образованием двух дочерних клеток.

В телофазе происходит также распределение органелл между дочерними клетками (митохондрий, ЭПС, комплекс Гольджи).

**Эндомитоз** – вариант митоза, при котором происходит удвоение числа хромосом внутри ядра без разрушения кариолеммы и образования веретена деления, что приводит к значительному увеличению содержания ДНК в ядре – полиплоидии и увеличению его объема.

Наличие полиплоидных клеток – нормальное явление в печени, эпителии мочевого пузыря, клеток концевых отделов слюнных желез, поджелудочной железы.

Основной смысл развития полиплоидии заключается в усилении функциональной активности клетки.

Общий контроль активности деления клеток обеспечивают протоонкогены, антионкогены, факторы роста (факторы роста нервов, эпидермальный фактор роста, тромбоцитарный фактор роста, инсулиноподобные факторы роста, колониестимулирующие факторы и др.), а также кейлоны – гормоноподобные регуляторы, угнетающие клеточное размножение.

## 2.2. Старение и гибель клеток

После функционирования в течение определенного периода времени клетка стареет и гибнет.

Морфологическими признаками старения клетки являются уменьшение ее объема, редукция большинства органелл, увеличение содержания лизосом, накопление пигментных и жировых включений, нарастание проницаемости клеточных мембран, вакуолизация цитоплазмы и ядра.

Гибель клеток обеспечивается двумя видами морфологических изменений, которые соответствуют различным механизмам ее развития – некрозом и апоптозом.

**Некроз** возникает под действием выраженных повреждающих факторов (перегревание, переохлаждение, недостаток кислорода, нарушение кровоснабжения, механические травмы и т. п.).

При некрозе происходит разрушение клеточных структур после выделения гидролаз и других ферментов из поврежденных лизосом, кариопикноз, кариорексис и кариолизис ядра, исчезновение клеточных границ и распад клетки.

**Апоптоз** – физиологическая (запрограммированная) гибель клеток. Это активный энергозатратный генетически контролируемый процесс, регулируемый внутренней программой, которая запускается внешними факторами.

При апоптозе клетка теряет все специализированные структуры на своей поверхности (микроворсинки и межклеточные соединения), происходит уплотнение цитоплазмы и ядра. Конденсация цитоплазмы приводит ко все более компактному расположению органелл, которые в отличие от некроза сохраняют свою целостность.

Изменения в ядре включают только кариопикноз и кариорексис (без разрушения кариолеммы), кариолизис отсутствует; хроматин в ядре укладывается в виде крупных полулуний, после чего ядро распадается на фрагменты.

Плазмолемма клетки образует многочисленные вздутия и выпячивания, содержащие органеллы и фрагменты ядра, которые отшнуровываются, формируя округлые или овальные апоптозные тела. Последние захватываются соседними клетками посредством фагоцитоза и перевариваются ими.

Апоптоз – один из фундаментальных и универсальных механизмов тканевого гомеостаза, который наблюдается в различных тканях человека и животных в норме, патологии, эмбриональном развитии и у взрослого.

## Тесты и вопросы для самоконтроля

Выберите правильные ответы.

**1. Плазматическая мембрана:**

- а) связана с определенными компонентами цитоскелета;
- б) состоит из трех липидных слоев;
- в) содержит на наружной поверхности гликокаликс;
- г) не дает возможности белкам перемещаться в толще мембраны.

**2. Ядерная пора:**

- а) шестиугольная;
- б) ограничена одинарной мембраной;
- в) является структурой скорее изменчивой, нежели стабильной;
- г) делает возможным сообщение между ядром и цитоплазмой.

**3. Рибосомы:**

- а) прикреплены к поверхности внутренней ядерной мембраны;
- б) организованы в полисомы в клетках, синтезирующих белок для собственных нужд;
- в) всегда связаны с иРНК;
- г) состоят из большой и малой субъединиц.

**4. Агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть:**

- а) часто выглядит как разветвляющиеся и анастомозирующие друг с другом трубочки;
- б) иногда несет на своих мембранах рибосомы;
- в) присутствует в клетках, где происходит детоксикация лекарственных средств;
- г) редко наблюдается в клетках скелетных мышц.

**5. Комплекс Гольджи:**

- а) имеет конденсированные вакуоли, связанные с его наружной (цис-) поверхностью;
- б) имеет конденсированные вакуоли, связанные с его внутренней (транс-) поверхностью;
- в) синтезирует мультивезикулярные тельца;
- г) участвует в синтезе некоторых липопротеинов.

**6. Внутриклеточное переваривание:**

- а) связано с лизосомами;
- б) включает процесс аутофагии;
- в) происходит в комплексе Гольджи;
- г) участвует в обновлении состава органелл, их переработке.

**7. Цитоскелет:**

- а) включает микротрубочки;
- б) включает гликокаликс;
- в) включает промежуточные филаменты;
- г) включает актиновые филаменты.

**8. Ядерная оболочка:**

- а) отсутствует у всех эпителиальных клеток;
- б) содержит эухроматин;
- в) иногда продолжается в цистерны комплекса Гольджи;
- г) сформирована двумя ядерными мембранами.

**9. Скорее включениями, чем органеллами, являются все перечисленные структуры,**

кроме:

- а) капли жира;
- б) лизосома;
- в) гликоген;

- г) кристаллоид;
- д) гранула слизи.

**10.** Ядрышко характеризуется всеми перечисленными структурами, кроме:

- а) фибриллярный компонент, представляющий собой ранние стадии формирования предшественников рРНК;
- б) хроматин, связанный с ядрышком;
- в) ядерная пластинка;
- г) гранулярный компонент, представляющий собой поздние стадии формирования предшественников рРНК.

**11.** Из всех перечисленных утверждений о лизосомах неверно то, что они:

- а) связаны с активностью кислой фосфатазы;
- б) участвуют во внутриклеточном пищеварении;
- в) содержат ряд гидролитических ферментов;
- г) могут быть идентифицированы по цитохимической реакции на каталазу;
- д) часто выглядят как плотные, окруженные мембраной тельца.

**12.** Митоз в клеточном цикле не включает следующей фазы:

- а) анафаза;
- б) профаза;
- в) метафаза;
- г) интерфаза;
- д) телофаза.

**13.** Цитохимическое исследование выявило в цитоплазме клетки большое содержание гидролитических ферментов. Об активности каких органелл свидетельствует этот факт?

**14.** Известно, что в живой клетке происходит постоянное перемещение органелл. Какие структурные элементы клетки принимают в этом участие?

**15.** В клетку проник фактор, нарушающий целостность мембран лизосом. Какие изменения произойдут в клетке?

**16.** В процессе жизнедеятельности клетки резко увеличивается число цистерн и канальцев агранулярной эндоплазматической сети. Синтез каких веществ активизируется в клетке?

**17.** На клетки подействовали препаратом, изменяющим структуру рибосом. Какие процессы будут нарушены в первую очередь?

**18.** С помощью микроманипулятора из клетки удалили комплекс Гольджи. Как это отразится на ее дальнейшей жизнедеятельности?

**19.** Клетку обработали препаратом, блокирующим функцию ядрышка. Как это отразится на жизнедеятельности клетки?

**20.** На препарате видна митотически делящаяся клетка (диплоидная) на стадии анафазы. Сколько хромосом входит в состав каждой дочерней звезды?

## Ответы

- 1:** а, в.
- 2:** г.
- 3:** б, в, г.
- 4:** а, в.
- 5:** б, г.
- 6:** а, б, г.
- 7:** а, в, г.
- 8:** г.
- 9:** б.
- 10:** в.
- 11:** г.
- 12:** г.
- 13.** Об активности лизосом.
- 14.** Микрофиламенты и микротрубочки.
- 15.** Аутолитические. Аутолиз.
- 16.** Липидов и углеводов.
- 17.** Синтез белков (процессы трансляции).
- 18.** Нарушатся синтез углеводов, образование лизосом, упаковка, созревание и выведение секреторных продуктов клетки.
- 19.** Нарушатся образование рибосом и синтез белков.
- 20.** 46 хромосом.

## Глава 3

### Эпителиальные ткани

**Эпителиальные ткани** (ЭТ; *textus epitheliales*) – это ткани, выстилающие внутренние органы и полости тела и покрывающие наружную его поверхность, а также образующие большинство желез. Характеристика ЭТ:

- ◆ специализированы для выполнения различных функций: абсорбция, секреция, экскреция, транспортная, сенсорная, защитная и т. д.;

- ◆ состоят из специализированных клеток – эпителиоцитов, лежащих в один слой (однослойный эпителий) или в несколько слоев (многослойный эпителий), а также рядов (многорядный эпителий);

- ◆ клетки расположены тесно друг к другу с узкими межклеточными промежутками между ними;

- ◆ не содержат сосудов, но обладают высокой способностью к регенерации;

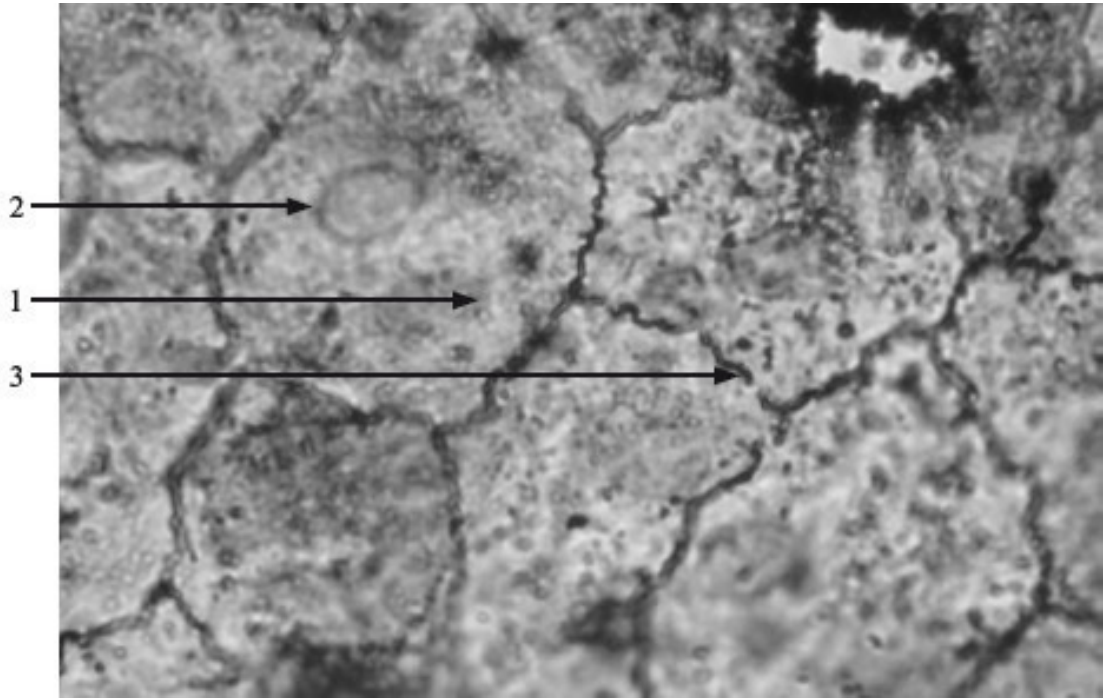
- ◆ эпителиоциты характеризуются полярностью, наличием развитых межклеточных соединений и специализированы для выполнения разнообразных функций переноса;

- ◆ отделены от подлежащей рыхлой соединительной ткани особым структурным слоем – базальной мембраной (пластинкой).

Выделяют поверхностный (покровный), железистый, чувствительный и герминативный эпителий (схема 3.1).

### 3.1. Поверхностный эпителий (epithelium superficiale)

*Однослойный плоский эпителий (рис. 3.1):*

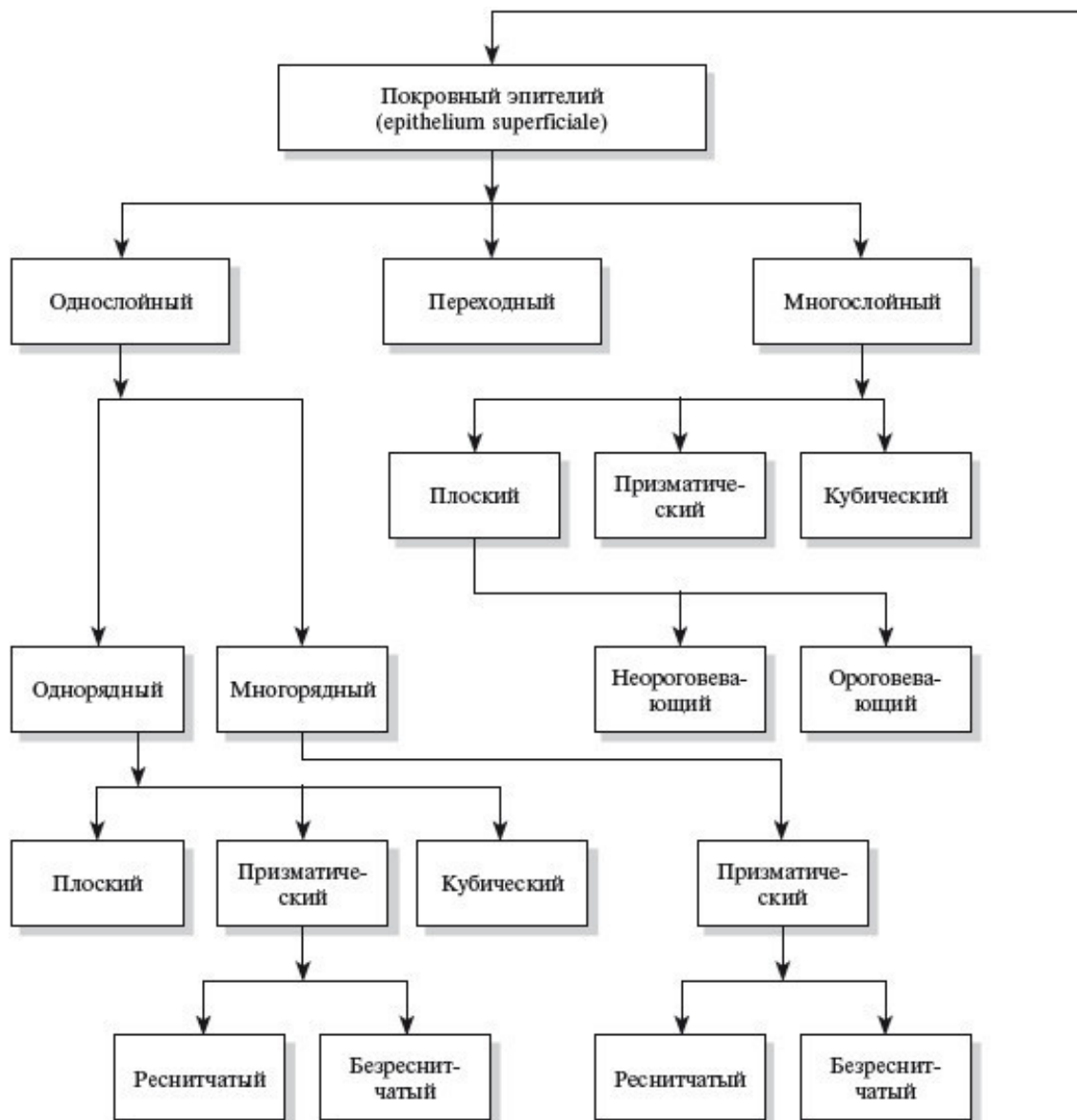


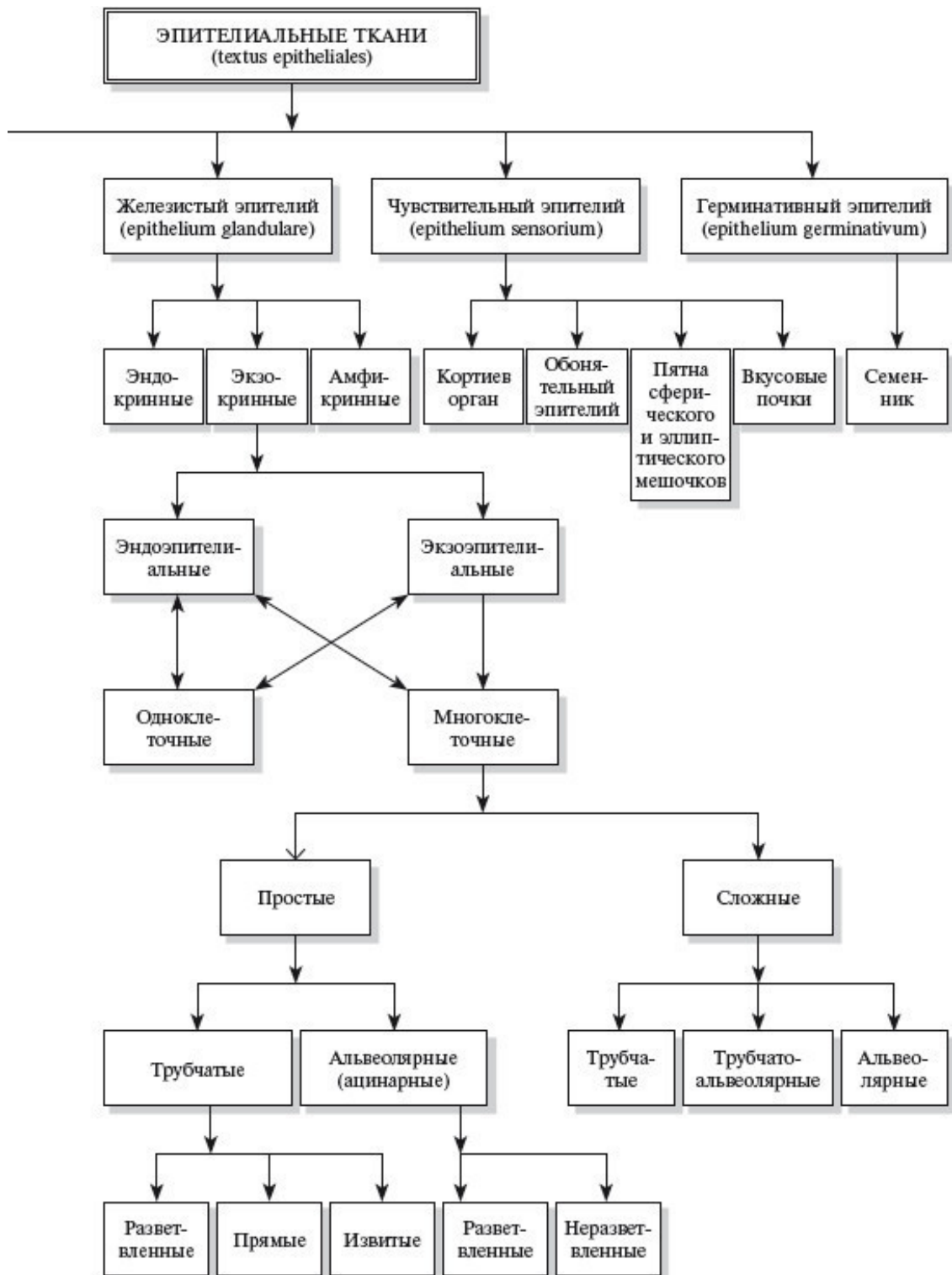
**Рис. 3.1. Однослойный плоский эпителий (мезотелий сальника); тотальный препарат.  $\times 300$ .**

1 – эпителиоцит; 2 – ядро; 3 – клеточные границы.

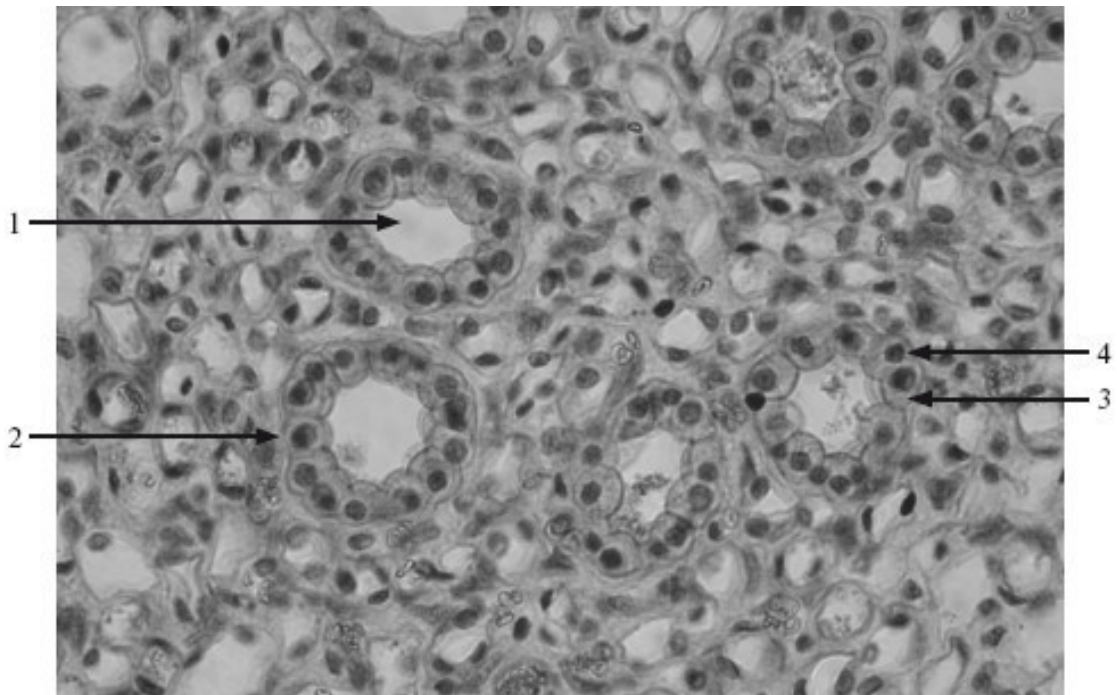
- состоит из одного слоя плоских клеток;
- выстилает кровеносные сосуды (эндотелий), плевральную, брюшинную и другие серозные полости (мезотелий);
- образует париетальный слой почечной капсулы Боумена – Шумлянского, петли Генле нефрона и т. д.

Схема 3.1. **Виды эпителия**





**Однослойный кубический эпителий (рис. 3.2):**

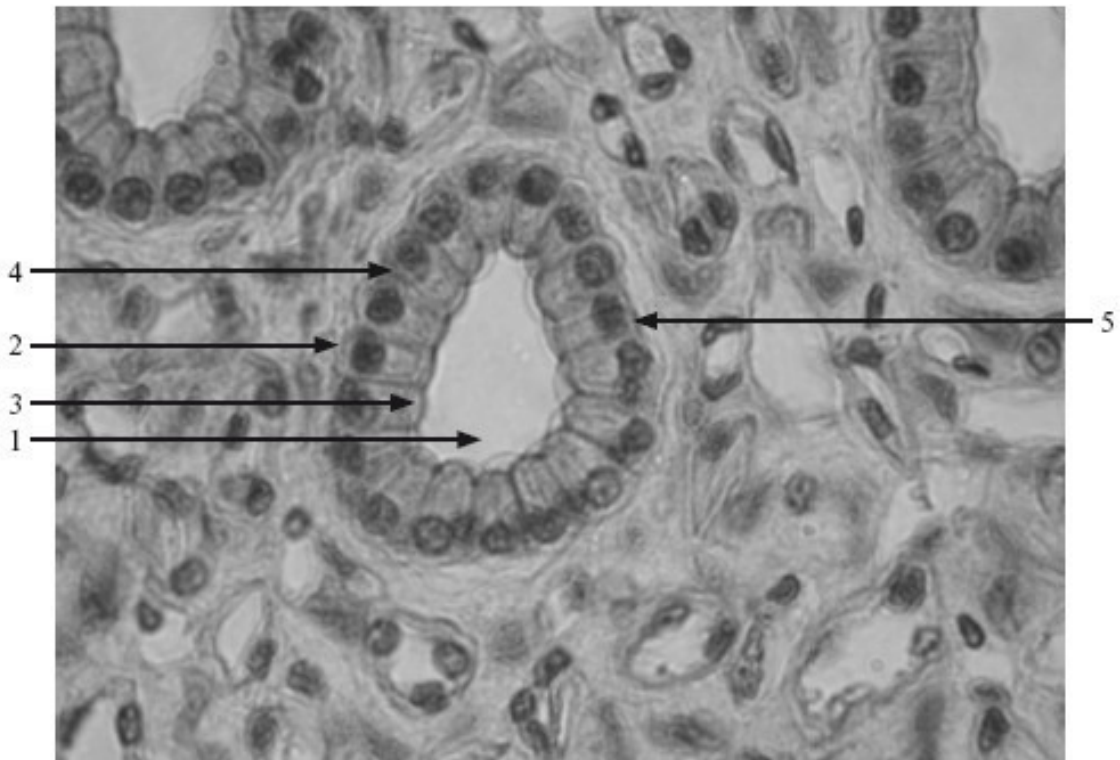


**Рис. 3.2. Однослойный кубический эпителий канальцев почки. ×300.**

1 – просвет канальца; 2 – базальная мембрана; 3 – эпителиальные клетки; 4 – ядро.

- состоит из одного слоя многогранных клеток, которые на гистологических срезах выглядят кубическими;
- выстилает дистальные части почечных канальцев, фолликулы щитовидной железы, поверхность яичника и т. д.

**Однослойный призматический эпителий (рис. 3.3):**



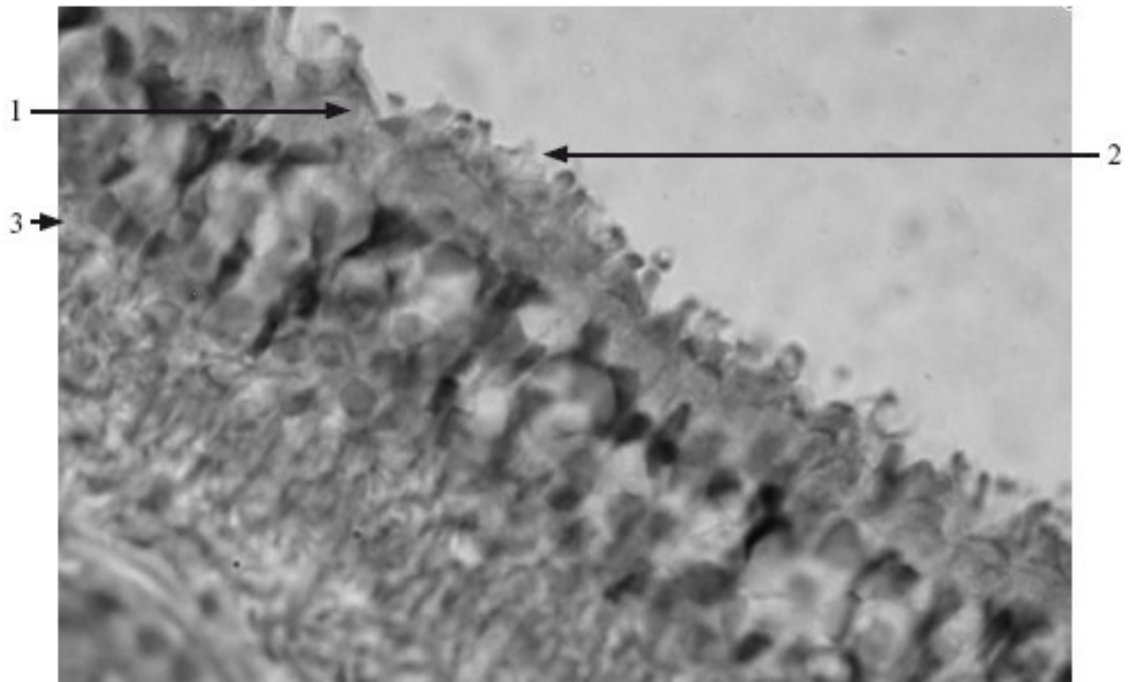
**Рис. 3.3. Однослойный призматический эпителий канальцев почки.  $\times 500$ .**

1 – просвет канальца; 2 – базальная мембрана; 3 – апикальный полюс эпителиоцита; 4 – ядро эпителиоцита; 5 – базальный полюс эпителиоцита.

- состоит из многогранных клеток, вытянутых в одном направлении и имеющих на гистологических срезах вид призм или цилиндров;
- клетки расположены в один слой;
- выстилает желудок, тонкую и толстую кишки и экскреторные протоки многих желез.

Выделяют *призматический реснитчатый* (эпителий матки, маточной трубы) и *безреснитчатый* (эпителий желудка, тонкой кишки) виды.

**Многорядный эпителий (рис. 3.4):**



**Рис. 3.4. Однослойный многорядный реснитчатый эпителий трахеи. ×440.**  
1 – эпителиоциты; 2 – реснички; 3 – базальная мембрана.

## **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.