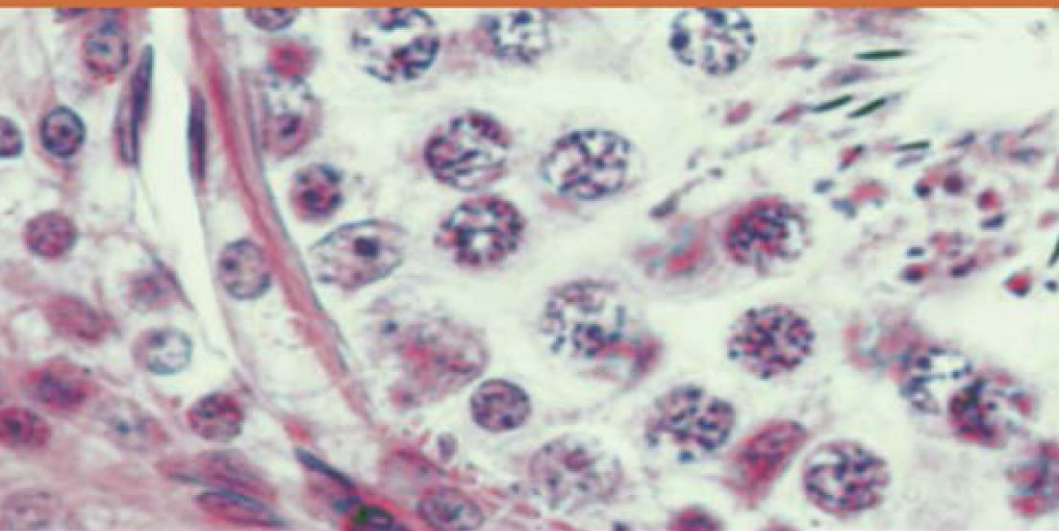


С.М. Зиматкин

# Гистология, цитология и эмбриология

## Краткий курс



Для студентов учреждений высшего образования

**Зиматкин, С. М.**  
3-62 Гистология, цитология и эмбриология : краткий курс : учебное пособие / С. М. Зиматкин. – Минск : Вышэйшая школа, 2020. – 300 с. : ил.  
ISBN 978-985-06-3173-2.

Изложены основные вопросы цитологии (учение о клетке), общей гистологии (учение о тканях), частной гистологии (микроскопическая организация органов) и эмбриологии (развитие зародыша и плода человека). Вся терминология приведена в соответствии с Международной гистологической номенклатурой.

Для студентов учреждений высшего образования по медицинским специальностям.

**УДК [611.018+611.013](075.8)  
ББК 28.70я73**

# СОДЕРЖАНИЕ

---

Предисловие .....	3
<b>Тема 1. Введение в предмет. Методы исследования. История развития. .</b>	<b>4</b>
Введение .....	4
Методы исследования .....	4
История развития .....	6
<b>Тема 2. Цитология. Цитоплазма клетки .....</b>	<b>8</b>
Общие сведения .....	8
Плазмолемма .....	11
Транспорт веществ через плазмолемму .....	12
Клеточные соединения .....	13
Цитоплазма .....	15
Органеллы .....	15
Мембранные органеллы .....	15
Немембранные органеллы .....	19
Органеллы специального назначения .....	23
Включения .....	23
Гиалоплазма .....	24
<b>Тема 3. Ядро клетки. Клеточный цикл .....</b>	<b>24</b>
Репродукция клеток .....	29
Жизненный цикл клетки (клеточный цикл) .....	31
Действие радиации .....	34
Старение клеток .....	34
Смерть клеток .....	35
<b>Тема 4. Общая гистология. Эпителиальные ткани .....</b>	<b>36</b>
Учение о тканях .....	36
Источники развития тканей в эмбриогенезе .....	37
Клеточные популяции и диффероны.	
Стволовые и камбиальные клетки .....	39
Эпителиальные ткани .....	40
Покровные эпителии .....	40
Железистый эпителий .....	45
<b>Тема 5. Ткани внутренней среды. Кровь и лимфа. Кроветворение .....</b>	<b>47</b>
Ткани внутренней среды .....	47
Кровь .....	48

Лимфа .....	55
Гемопозэ .....	56
<b>Тема 6. Собственно соединительные ткани .....</b>	<b>58</b>
Рыхлая соединительная ткань .....	59
Плотная соединительная ткань .....	64
Соединительные ткани со специальными свойствами .....	65
<b>Тема 7. Скелетные соединительные ткани .....</b>	<b>66</b>
Хрящевые ткани .....	67
Костные ткани .....	69
Клетки и межклеточное вещество .....	69
Кость как орган. Строение трубчатой кости .....	71
Развитие костной ткани (остеогенез) .....	72
<b>Тема 8. Мышечные ткани .....</b>	<b>76</b>
Гладкая мышечная ткань .....	76
Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань .....	78
Сердечная мышечная ткань .....	83
<b>Тема 9. Нервная ткань. Нейроны и нейроглия .....</b>	<b>85</b>
Нейроны .....	85
Внутреннее строение нейрона .....	88
Аксональный транспорт .....	90
Нейроглия (глиоциты) .....	91
Развитие нервной ткани .....	92
<b>Тема 10. Нервная ткань. Нервные волокна и окончания .....</b>	<b>94</b>
Нервные волокна .....	94
Регенерация нейронов и нервных волокон .....	97
Нервные окончания .....	98
Межнейрональные синапсы .....	98
Синаптическая передача .....	100
Эффекторные нервные окончания (эффекторы) .....	101
Рецепторные (чувствительные) нервные окончания (рецепторы) .....	103
Рефлекторные дуги .....	104
<b>Тема 11. Введение в частную гистологию. Нервная система .....</b>	<b>106</b>
Общие сведения .....	106
Нервная система .....	107
Периферическая нервная система .....	109
Нерв .....	109

Нервные узлы . . . . .	110
Центральная нервная система . . . . .	111
Спинальный мозг . . . . .	111
Вегетативная нервная система . . . . .	114
<b>Тема 12. Нервная система. Головной мозг . . . . .</b>	<b>116</b>
Головной мозг . . . . .	116
Ствол мозга . . . . .	117
Мозжечок . . . . .	118
Кора больших полушарий . . . . .	121
Пластичность нервной системы . . . . .	124
<b>Тема 13. Сенсорная система. Орган обоняния, орган зрения . . . . .</b>	<b>125</b>
Общие сведения . . . . .	125
Орган обоняния . . . . .	126
Орган зрения (глаз) . . . . .	128
Строение глазного яблока . . . . .	128
Ресничное тело . . . . .	130
Радужка . . . . .	131
Хрусталик . . . . .	131
Стекловидное тело . . . . .	132
Сетчатая оболочка (сетчатка) . . . . .	132
<b>Тема 14. Сенсорная система. Орган вкуса, орган слуха и равновесия . . . . .</b>	<b>136</b>
Орган вкуса . . . . .	136
Орган слуха и равновесия . . . . .	138
Наружное ухо . . . . .	139
Среднее ухо . . . . .	139
Внутреннее ухо . . . . .	140
Улитка . . . . .	140
Вестибулярная часть перепончатого лабиринта . . . . .	144
<b>Тема 15. Сердечно-сосудистая система . . . . .</b>	<b>147</b>
Кровеносные сосуды . . . . .	147
Артерии . . . . .	147
Микроциркуляторное русло . . . . .	150
Вены . . . . .	152
Лимфатические сосуды . . . . .	154
Сердце . . . . .	155
<b>Тема 16. Система кроветворения и иммуногенеза . . . . .</b>	<b>157</b>
Общие сведения . . . . .	157
Красный костный мозг . . . . .	158

Тимус (вилочковая железа) . . . . .	159
Лимфатические узлы. . . . .	162
Селезенка . . . . .	164
Лимфоидная система слизистых оболочек . . . . .	167
<b>Тема 17. Эндокринная система. Центральные органы. . . . .</b>	<b>167</b>
Общие сведения . . . . .	167
Гипоталамус . . . . .	168
Гипофиз . . . . .	169
Аденогипофиз . . . . .	169
Нейрогипофиз . . . . .	171
Гипоталамо-гипофизарное кровообращение . . . . .	171
Эпифиз . . . . .	173
<b>Тема 18. Эндокринная система. Периферические органы . . . . .</b>	<b>174</b>
Щитовидная железа . . . . .	174
Околощитовидные железы . . . . .	177
Надпочечники . . . . .	178
Одиночные гормонопродуцирующие клетки . . . . .	180
<b>Тема 19. Пищеварительная система. Органы ротовой полости . . . . .</b>	<b>180</b>
Ротовая полость . . . . .	183
<b>Тема 20. Пищеварительная система. Глотка, пищевод, желудок . . . . .</b>	<b>190</b>
Глотка . . . . .	190
Пищевод . . . . .	190
Желудок . . . . .	192
<b>Тема 21. Пищеварительная система. Кишечник . . . . .</b>	<b>196</b>
Тонкая кишка . . . . .	196
Толстая кишка . . . . .	201
Червеобразный отросток . . . . .	202
Прямая кишка . . . . .	203
<b>Тема 22. Пищеварительная система. Желчный пузырь. Печень.</b>	
Поджелудочная железа . . . . .	204
Печень . . . . .	204
Желчный пузырь . . . . .	208
Поджелудочная железа . . . . .	209
<b>Тема 23. Кожа и ее производные . . . . .</b>	<b>212</b>
Кожа . . . . .	212

Эпидермис .....	212
Дерма (собственно кожа) .....	214
Производные кожи .....	215
Волосы .....	215
Потовые железы .....	217
Сальные железы .....	217
Ногти .....	218
<b>Тема 24. Дыхательная система .....</b>	<b>218</b>
Общие сведения .....	218
Носовая полость .....	219
Гортань .....	219
Трахея .....	220
Легкие .....	221
<b>Тема 25. Мочевая система .....</b>	<b>225</b>
Почки .....	225
Мочевыводящие пути .....	232
Мочеточники .....	233
Мочевой пузырь .....	233
Развитие мочевой системы .....	234
<b>Тема 26. Мужская половая система .....</b>	<b>235</b>
Общие сведения .....	235
Яички .....	235
Семявыносящие пути .....	239
Добавочные железы .....	240
Семенные пузырьки .....	240
Простата (предстательная железа) .....	241
Бульбоуретральные железы .....	242
Половой член .....	242
Мужской мочеиспускательный канал (уретра) .....	243
Развитие половой системы .....	243
<b>Тема 27. Женская половая система. Яичник, желтое тело .....</b>	<b>244</b>
Общие сведения .....	244
Яичники .....	244
Желтое тело .....	248
<b>Тема 28. Женская половая система. Яйцеводы, матка, менструальный цикл, молочные железы .....</b>	<b>250</b>
Яйцеводы (маточные трубы) .....	250
Матка .....	251

Влагалище . . . . .	252
Наружные половые органы . . . . .	253
Овариально-менструальный цикл . . . . .	253
Развитие половой системы . . . . .	255
Молочные железы . . . . .	256
<b>Тема 29. Эмбриология человека. Развитие зародыша . . . . .</b>	<b>257</b>
Общие сведения . . . . .	257
Половые клетки . . . . .	257
Этапы эмбриогенеза . . . . .	260
<b>Тема 30. Эмбриология человека. Внзародышевые органы . . . . .</b>	<b>268</b>
Общие сведения . . . . .	268
Амнион . . . . .	268
Желточный мешок . . . . .	270
Аллантоис . . . . .	270
Хорион . . . . .	270
Плацента . . . . .	271
Пупочный канатик (пуповина) . . . . .	274
Система мать — плод . . . . .	274
Критические периоды развития . . . . .	275
<b>Приложения . . . . .</b>	<b>276</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>294</b>



# Тема 1

## ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

### ВВЕДЕНИЕ

**Гистология** (от гр. *histos* – ткань; *logos* – учение) – наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей организма. Относится к морфологическим наукам и в отличие от анатомии изучает микроскопическое строение организма, его тканевую, клеточную и субклеточную организацию.

Изучаемый предмет состоит из следующих четырех разделов.

- **Общая гистология** – учение о тканях.
- **Частная гистология** – изучает строение органов и систем организма (микроскопическая анатомия).
- **Цитология** – учение о клетке (клеточная биология).
- **Эмбриология** – учение о зародыше (об эмбриональном развитии животных и человека).

Все эти термины включены в название предмета «Гистология, цитология, эмбриология».

Гистология – это базовая, фундаментальная наука, которая лежит в основе медицинских знаний. Без знания микроскопической организации органов и тканей невозможно понять их болезни и пути лечения.

Для оценки *размеров клеток* используют единицы измерения *микрометры* (мкм,  $\mu$ ) ( $1 \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ м}$ , одной миллионной метра или одной тысячной миллиметра). Для оценки размеров *субклеточных структур* используют единицы в тысячу раз меньшие – *нанометры* ( $1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$  или одной тысячной микрометра).

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным методом исследования в гистологии является **микроскопический**, а приборы, позволяющие изучать микрообъекты, называются *микроскопами*. Наиболее часто применяют обычные *световые микроскопы*, где в качестве источника освещения используют естественный или искусственный видимый свет с длиной волны

0,4–0,7 мкм. Разновидностями световой микроскопии являются *ультрафиолетовая микроскопия*, использующая более короткие ультрафиолетовые лучи с длиной волны около 0,3 мкм; *люминесцентная микроскопия*, источником света в которой являются лучи синей части спектра с длиной волны 0,3–0,4 мкм. В момент действия этих лучей изучаемые структуры начинают светиться, и на основании различных типов свечения можно проводить их химический анализ; *фазовоконтрастная микроскопия* дает возможность изучать неокрашенные объекты благодаря особому устройству оптики. Используются также *темнопольная, интерференционная, поляризационная, конфокальная, сканирующая лазерная микроскопия*.

В электронном микроскопе используется пучок электронов, длина волны которых в 100 тыс. раз меньше, чем длина видимого света в световом микроскопе. Соответственно и разрешающая способность его будет во столько же раз больше.

Для качественного и количественного химического анализа гистологических структур используются *гистохимические методы*, с помощью которых можно оценить содержание различных веществ (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды), а также активность различных ферментов. Поэтому гистохимию часто называют *топографической биохимией*. Для количественного гистохимического анализа используются методы цитоспектрофотометрии. *Иммуногистохимия* — исследование локализации антигенов в структурах с помощью меченых антител. *Авторадиография* — метод, при котором исследуемому животному вводят меченое радиоактивным изотопом вещество, а затем прослеживают его распределение в клетках и органах с помощью фотоэмульсии, которой покрывают срезы, наблюдая участки ее восстановления.

Для исследования тканей и органов в микроскопе необходимо сначала приготовить их *гистологический препарат*: сделать тонкий срез органа и *окрасить* его с помощью специальных красителей. Последние делятся на *основные* и *кислые*. При этом структуры, которые окрашиваются основными красителями, называют *базофильными* (филия — «любовь» к основным красителям), а структуры, которые окрашиваются кислыми красителями, называются *оксифильными* («любят» кислые красители). *Полихроматофилия* — способность окрашиваться обоими типами красителей. *Метахромазия* — способность структур окрашиваться в тон, не свойственный цвету красителя (*например, синий краситель окрашивает их в красный цвет*).

Подробнее гистологическую технику изучают на практических занятиях, а также в научном студенческом кружке, где можно научиться самим изготавливать гистологические препараты.

Гистологические, цитологические методы исследования, такие как изучение мазков крови, красного костного мозга, пунктатов и биоптатов желудка, печени, почек, селезенки и других органов широко используются в медицинской практике и часто определяют правильность постановки диагноза и назначаемого метода лечения. Например, микроскопическое исследование мазков крови необходимо для оценки ее клеточного состава и является наиболее распространенным лабораторным анализом, а срочное цитологическое исследование опухоли часто используется во время хирургических операций в онкологии, и его результат определяет дальнейший ход операции.

## ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

В своем развитии гистология прошла три периода.

➤ **Домикроскопический период** начался более 2000 лет назад, когда великие ученые и врачи древности (Аристотель, Гален, Авиценна, Везалий и др.) без микроскопа пытались понять строение органов и тканей организма животных и человека.

➤ **Микроскопический период** начался около 400 лет назад, после изобретения первых микроскопов (Галилео Галилей, отец и сын Янсены, Карнелиус Дребель). Английский физик Р. Гук (1665) усовершенствовал микроскоп и впервые разглядел в некоторых растениях ячейки, названные им «клетками». Итальянский естествоиспытатель М. Мальпиги (1628–1694) описал строение кожи, селезенки, почки и других органов. Голландский исследователь А. Левенгук (1632–1783) впервые описал красные кровяные тельца и их движение в капиллярах, сперматозоиды, поперечную исчерченность скелетной и сердечной мышцы, нервные и сухожильные волокна. Им впервые были обнаружены живые существа в капле дождевой воды (простейшие). Чешский ученый Я. Пуркинэ впервые обнаружил и описал ядро в яйцеклетке, а затем в различных клетках тканей животных, ганглиозные нейроны коры мозжечка, проводящие волокна сердца (1825–1827). В 1938 г. немецкие ученые Шлейден и Шванн обобщили накопленные наукой факты и создали *клеточную теорию*, являющуюся величайшим открытием в биологии.

➤ **Современный период** развития гистологии начался с середины XX в., когда были созданы первые электронные микроскопы, стала развиваться цитохимия, иммуногистохимия, молекулярная биология.

Отечественная гистология развивалась в тесной связи с мировой наукой. Первые кафедры гистологии были открыты в Московском, Петербургском и Казанском университетах в 60-х годах XIX в., за-

тем в Киевском и Харьковском университетах. Очень скоро они стали центрами крупных гистологических исследований и школами подготовки научных кадров. Первыми руководителями кафедр и основоположниками российской гистологии были А.И. Бабухин, Ф.В. Овсянников, Н.М. Якубович, М.Д. Лавдовский, К.А. Арнштейн, П.И. Перемежко, Н.А. Хржонщевский. Выдающимися гистологами советского периода были Б.И. Лаврентьев, А.А. Заварзин, В.Г. Елисеев, Н.Г. Хлопин, Д.А. Насонов и др.

*Развитие гистологии в Беларуси* началось с открытия в 1923 г. на медицинском факультете Белорусского университета кафедры гистологии. Ее организатором и первым заведующим был профессор П.А. Мавродиادي, затем кафедрой заведовали профессор П.Я. Герке, профессор С.М. Миленков, профессор А.С. Леонтьук. С 1997 по 2009 г. кафедрой руководил профессор Б.А. Слука. Проводились комплексные исследования закономерностей онтогенетического развития на основе системного подхода, устанавливались этапы морфогенеза и становления гистофизиологии многих органов и систем организма. В настоящее время эти исследования успешно продолжаются под руководством заведующего кафедрой, доцента Т.М. Студеникиной.

В 1934 г. открылась кафедра гистологии в Витебском медицинском институте. Непродолжительное время ее возглавляли доценты В.С. Клиницкий и Л.И. Фалин. Много сделал для развития кафедры профессор В.Н. Блюмкин (1948–1962). С 1978 по 1996 г. кафедрой руководил профессор А.Ф. Суханов, внесший значительный вклад в изучение морфогенеза клеток и тканей в экстремальных условиях. С 1996 г. и по настоящее время кафедру возглавляет профессор О.Д. Мяделец, выдающийся педагог, издавший несколько учебников и пособий по общей и частной гистологии и ряд монографий, обобщающих результаты научных исследований кожи.

В 1958 г. в открывшемся Гродненском медицинском институте кафедру гистологии, цитологии и эмбриологии организовал доцент А.И. Ювченко (1958–1960), затем ее возглавлял доцент И.И. Хворостухин (1958–1960), изучавший регенераторные свойства хрящевой и костной ткани. С 1967 по 1997 г. кафедрой руководил профессор А.А. Туревский, создавший Гродненскую школу гистологов. Под его руководством проводились исследования нервно-гормональной регуляции желудка и кишечника, а также роль желчи в поддержании структурно-метаболического гомеостаза многих органов. С 1997 по 2002 г. кафедрой заведовал профессор Я.Р. Мацюк, известный своими исследованиями по гистофизиологии желудочных желез в условиях

гормонального дисбаланса в организме, а также по выяснению закономерностей становления органов у потомства, родившегося от матерей, находящихся под воздействием радионуклидов и экспериментального холестаза. С 2002 г. кафедрой заведует профессор С.М. Зиматкин, известный своими работами по функциональной нейроморфологии.

В 1990 г. открылся медицинский институт в Гомеле. Кафедру гистологии, цитологии и эмбриологии организовала и возглавляла в течение 20 лет доцент Т.Г. Кузнецова. Ее научные исследования были связаны с изучением клеток крови методом атомно-силовой микроскопии, с ультраструктурными изменениями миокарда при гипокинезии и воздействии инкорпорированных радионуклидов. В настоящее время кафедрой успешно руководит доцент И.Л. Кравцова. Проводится морфофункциональная оценка клеточно-тканевых систем в условиях различных негативных воздействий на организм.

## Тема 2

### ЦИТОЛОГИЯ. ЦИТОПЛАЗМА КЛЕТКИ

#### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

**Цитология** – учение о строении, развитии и жизнедеятельности клеток.

**Клетка** – наименьшая единица живого, состоящая из цитоплазмы и ядра, являющаяся основой строения, развития и жизнедеятельности организма и подчиненная его регуляторным механизмам.

Клеткам свойственны все пять признаков живого:

- определенная структурная организация;
- обмен веществ с окружающей средой;
- постоянное самообновление и самовоспроизведение;
- раздражимость и возбудимость;
- движение.

**Основные положения клеточной теории:**

- клетка – наименьшая единица живого;
- клетки разных организмов сходны по своему строению;
- размножение клеток происходит путем деления исходной клетки («всякая клетка от клетки»);

• многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток, объединенные в системы тканей и органов.

Клеточная теория (1938) легла в основу изучения не только нормального строения тканей, но и патологических изменений тканей и органов («клеточная патология» Р. Вирхова, 1856).

Организм человека состоит примерно из  $10^{14}$  (100 триллионов) клеток, подразделяющихся более чем на 200 типов. В зависимости от выполняемых функций различные клетки организма могут значительно отличаться по своей форме, размерам и внутреннему строению. В организме человека встречаются круглые, плоские, кубические, призматические, веретеновидные, отростчатые клетки. Их размеры колеблются от 4 до 150 мкм. При этом форма, размеры и внутреннее строение клеток всегда наилучшим образом соответствуют выполняемым ими функциям.

Несмотря на внешние отличия, все клетки организма человека и животных имеют **общий план строения**. Они состоят из **цитоплазмы** и **ядра** и отделены от окружающей среды **клеточной мембраной** (рис. 2.1).

Клетка разделена на отсеки (компарменты) с помощью биологических мембран. Все мембраны в клетках имеют общий план

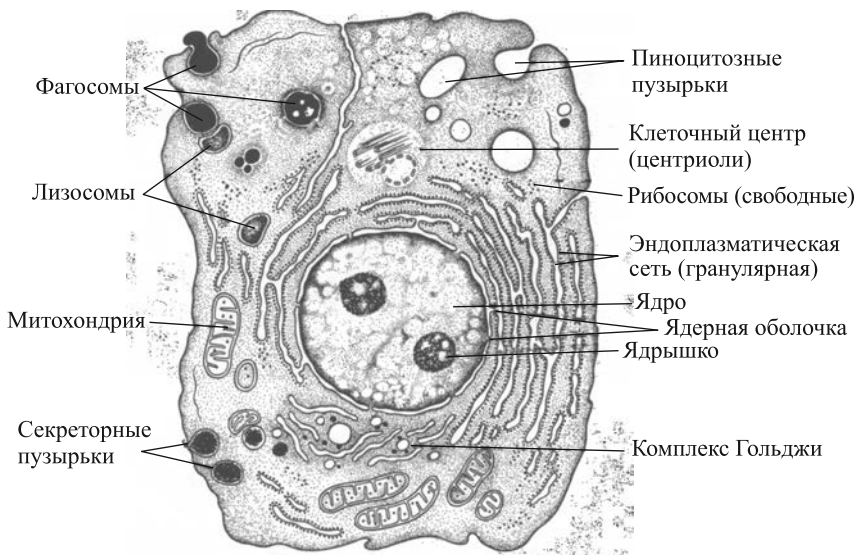


Рис. 2.1. План строения клетки (по В.Г. Елисееву, Ю.И. Афанасьеву, Е.Ф. Котовскому)

строения, который обобщен в понятии *универсальная биологическая мембрана*.

Универсальная биологическая мембрана образована двойным слоем молекул *фосфолипидов* общей толщиной 6 нм. При этом *гидрофобные* (боятся воды) хвосты молекул фосфолипидов обращены внутрь, навстречу друг другу, а *гидрофильные* (любят воду) головки обращены наружу мембраны, навстречу воде (рис. 2.2).

В этот двойной слой липидов встроены *белки*. Их подразделяют на *интегральные* (пронизывают весь бислой липидов), *полуинтегральные* (погружены до половины липидного бислоя) или *поверхностные* (располагаются на внутренней или наружной поверхности липидного бислоя). При этом белковые молекулы могут двигаться, «плавать» в «липидном море», наподобие айсбергов благодаря текучести мембраны. По своей функции эти белки могут быть *структурными* (поддерживают определенную структуру мембраны), *рецепторными* (образуют рецепторы биологически активных веществ), *транспортными* (осуществляют транспорт веществ через мембрану) и *каталитическими (белками-ферментами)*, которые катализируют определенные химические реакции. Эта наиболее признанная в настоящее время *жидкостно-мозаичная модель* биологической мембраны.

Мембраны разделяют клетку на отсеки (компарменты), в которых процессы и химические реакции могут идти независимо друг от друга.

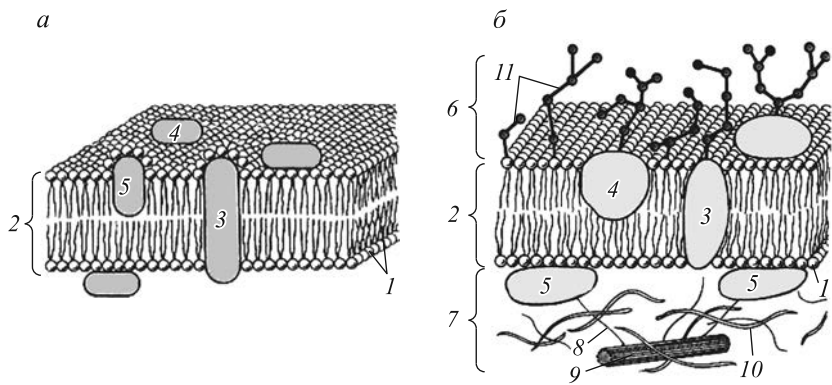


Рис. 2.2. Строение универсальной биологической (а) и клеточной мембраны (б) (по О.В. Волковой, Ю.К. Елецкому):

1 – молекулы фосфолипидов; 2 – бислой липидов; 3 – интегральные (трансмембранные) белки; 4 – полуинтегральные белки; 5 – периферические белки; 6 – гликокаликс; 7 – подмембранный слой; 8 – микрофиламенты; 9 – микротрубочки; 10 – промежуточные филаменты; 11 – молекула гликолипидов

Имея общий план строения, разные биологические мембраны клетки различаются по своему химическому составу, организации и свойствам в зависимости от функций структур, которые они образуют.

## ПЛАЗМОЛЕММА

**Плазмолемма (цитолемма, клеточная мембрана)** – биологическая мембрана, окружающая клетку снаружи (см. рис. 2.2). Это самая толстая (10 нм) и сложно организованная мембрана клетки. В ее основе лежит *универсальная биологическая мембрана*, покрытая снаружи *гликокаликсом*, а изнутри, со стороны цитоплазмы, – *подмембранным слоем*.

**Гликокаликс** (3–4 нм толщины) представлен углеводными цепочками, связанными с белками и липидами, входящими в состав мембраны. Эти углеводные цепочки играют роль рецепторов, обеспечивающих *распознавание* клеткой соседних клеток и межклеточного вещества и *взаимодействие* с ними. В гликокаликсе находятся иммуноглобулины, рецепторы гистосовместимости, рецепторы многих гормонов и нейромедиаторов.

**Подмембранный слой** образован микротрубочками и сократимыми, актиновыми микрофиламентами, которые являются частью *цитоскелета клетки*. Подмембранный слой обеспечивает поддержание формы клетки, изменения клеточной поверхности, участвует в эндо- и экзоцитозе, секреции, движении.

Плазмолемма выполняет множество *функций*:

- цитолемма отделяет, ограничивает клетку от окружающей среды и обеспечивает ее связь с внешней средой;
- распознавание данной клеткой других клеток и взаимодействие с ними;
- распознавание клеткой межклеточного вещества и прикрепление к его компонентам (волоконкам, базальной мембране);
- транспорт веществ и частиц в цитоплазму и из нее;
- взаимодействие с сигнальными молекулами (гормонами, медиаторами, цитокинами) благодаря наличию на поверхности цитолеммы специфических рецепторов к ним;
- обеспечение движения клетки (образование псевдоподий) благодаря связи плазмолеммы с сократимыми элементами цитоскелета.

В плазмолемме расположены многочисленные **рецепторы**, через которые биологически активные вещества (*сигнальные молекулы*,



*первичные посредники*: гормоны, медиаторы, факторы роста) действуют на клетку. Рецепторы представляют собой сложные белки, встроенные в плазмолемму или расположенные внутри клетки и специализирующиеся на восприятии специфических сигналов химической или физической природы. Эти химические или физические факторы при взаимодействии с рецептором инициируют открытие ионных каналов и (или) образование внутриклеточных сигнальных молекул — *вторичных посредников*, вызывающих каскад биохимических изменений в клетке, приводящих к определенному физиологическому ответу (изменению функции клетки).

Рецепторы плазмолеммы состоят из трех частей: надмембранной, осуществляющей взаимодействие с веществом (лигандом); внутримембранной, осуществляющей перенос сигнала; внутриклеточной, погруженной в цитоплазму и связанной с *G*-белками, ферментом аденилатциклазой и др.

## Транспорт веществ через плазмолемму

Через плазмолемму происходит обмен веществ между клеткой и окружающей средой или другими клетками. Вещества могут проходить через нее несколькими способами:

- путем *простой диффузии* (для мелких молекул, из области их высокой концентрации в зону их низкой концентрации, т.е. по градиенту концентрации); этот способ переноса характерен для воды, кислорода, углекислого газа и ряда ионов;
- путем *облегченной диффузии* — механизм, обеспечивающий избирательный перенос некоторых ионов с помощью трансмембранных белков ионных каналов и белков-переносчиков (по градиенту концентрации, без затраты энергии);
- путем *активного транспорта* с затратой энергии, против градиента концентрации (для глюкозы, аминокислот), с помощью *белков-транспортёров*.

Примером механизмов, обеспечивающих активный транспорт ионов, служит натрий-калиевый насос (представленный белком-переносчиком —  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФазой}$ ), благодаря которому ионы  $\text{Na}^+$  выводятся из цитоплазмы, а ионы  $\text{K}^+$  одновременно переносятся в нее.

Крупные молекулы или частицы могут проходить через плазмолемму путем эндоцитоза (поступление веществ внутрь клетки) или экзоцитоза (выход веществ из клетки в окружающую среду). Эти процессы также относятся к активному транспорту.

**Эндоцитоз** частиц или микроорганизмов происходит путем *фагоцитоза*, а растворенных веществ и жидкостей — путем *пиноцитоза*. В обоих случаях происходит инвагинация плазмолеммы в области частицы, или капельки, затем она окружается плазмолеммой, которая далее отшнуровывается, и *фагосома*, или *пиноцитозный пузырек*, поступает внутрь клетки. В последующем она сливается с *первичной лизосомой*, и образуется *фаголизосома*, в которой происходит разрушение (переваривание) поступившего в клетку вещества.

**Экзоцитоз** — процесс выведения веществ из клетки, происходящий в результате слияния с плазмолеммой внутриклеточных секреторных пузырьков и последующего высвобождения их содержимого наружу клетки.

## Клеточные соединения

**Клеточные соединения** — это специальные структуры плазмолеммы, которые обеспечивают соединения между соседними клетками. Различают *простые* и *сложные* клеточные соединения. В *простых клеточных соединениях* плазмолеммы клеток сближаются на 15–20 нм и молекулы их гликокаликса взаимодействуют друг с другом. Иногда выпячивания плазмолеммы одной клетки входят в углубления соседней клетки, образуя зубчатые и пальцевидные соединения.

*Сложные клеточные соединения* бывают трех видов: запирающие, сцепляющие и коммуникационные. В *запирающих соединениях* интегральные белки «прошивают» по периметру плазмолеммы соседних клеток. Благодаря этому *межклеточные щели запираются* и через них из внешней среды не могут пройти между клетками даже малые молекулы (рис. 2.3).

К *сцепляющим (заякоряющим) соединениям* относят адгезивный поясок и десмосомы. *Десмосомы (пятна сцепления)* — парные структуры размером около 0,5 мкм. В них гликокаликсы плазмолемм соседних клеток тесно взаимодействуют, а со стороны клеток в этих участках в плазмолемму вплетаются пучки промежуточных филаментов цитоскелета клеток. *Адгезивный поясок* располагается между клетками в виде полосы (см. рис. 2.3).

К *коммуникационным (проводящим) соединениям* относят щелевидные соединения (нексусы) и синапсы. *Нексусы* имеют размер 0,5–3 мкм. В них плазмолеммы соседних клеток сближаются до 2–3 нм и их пронизывают многочисленные ионные каналы (*коннексоны*). Через них ионы могут быстро переходить из одной клетки

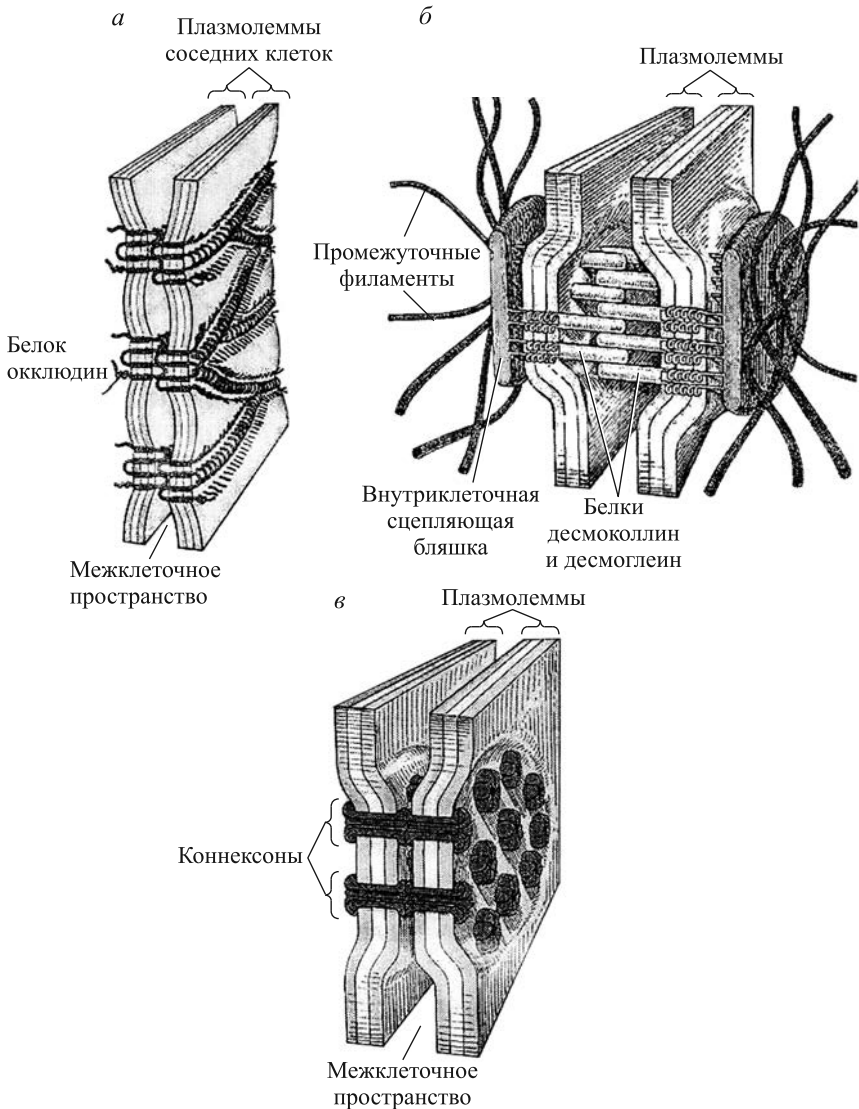


Рис. 2.3. Сложные клеточные соединения:  
 а – запирающая зона; б – десмосома; в – нексус

в другую, передавая возбуждение, например между клетками миокарда. *Синапсы* встречаются между нейронами, а также между ней-

ронами и эффекторными клетками (мышечными, железистыми) и будут подробно описаны в нервной ткани (нервные окончания).

## ЦИТОПЛАЗМА

**Цитоплазма** – это часть клетки, отделенная от окружающей среды плазмолеммой и включающая в себя органеллы, включения и гиалоплазму.

### Органеллы

**Органеллы** – это постоянные, обязательные структурные компоненты клетки. Они имеют определенное строение и специализированы на выполнении специфических функций. Органеллы подразделяются на органеллы общего значения и органеллы специального значения, а также на мембранные (образованные биологическими мембранами) и немембранные (в их состав мембраны не входят).

**Органеллы общего значения** имеются во всех клетках и необходимы для обеспечения их жизнедеятельности. К ним относятся *эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы, митохондрии, рибосомы, клеточный центр, цитоскелет*.

**Органеллы специального значения** имеются лишь в некоторых клетках и обеспечивают выполнение ими специальных функций. К ним относят *микроворсинки, реснички, тонофиламенты и тонофибриллы* (у разных эпителиальных клеток), *миофибриллы* (в мышечных волокнах и клетках), *жгутики* и *акросомы* (в сперматозоидах).

### Мембранные органеллы

**Эндоплазматическая сеть** – трехмерная замкнутая сеть канальцев, трубочек, цистерн диаметром от 20 до 1000 нм, расположенных в цитоплазме клетки. В ней происходит синтез сложных органических соединений и их транспорт в другие участки клетки, к другим органеллам для выполнения специфических функций или дальнейшего превращения.

Различают гранулярную (шероховатую) и агранулярную (гладкую) эндоплазматическую сеть.

**Гранулярная эндоплазматическая сеть (ЭПС)** на наружной поверхности мембран содержит рибосомы, на которых происходит *биосинтез белков на экспорт* (для выделения из клетки либо образования интегральных белков плазмолеммы). При этом образующиеся

на рибосомах полипептидные цепи белка поступают внутрь канальцев эндоплазматической сети, где формируется их вторичная и третичная структура. Затем они транспортируются по каналам ЭПС, отщуровываются от них в виде мелких пузырьков, которые вливаются в цистерны комплекса Гольджи (рис. 2.4).

**Агранулярная ЭПС** не имеет на своей поверхности рибосом. В ней происходит синтез сложных липидов (холестерин, стероидные гормоны) и углеводов (гликоген). Кроме того, в ней происходит обезвреживание чужеродных веществ (ксенобиотиков), к которым относятся и многие лекарственные вещества, с помощью ферментов семейства цитохрома P450, а также депонирование ионов  $Ca^{2+}$  (например, в ЭПС мышечных волокон). При гомогенизации ткани для биохимического исследования цитоплазматическая сеть разрушается, и ее фрагменты сливаются в пузырьки, называемые в биохимии *микросомами*.

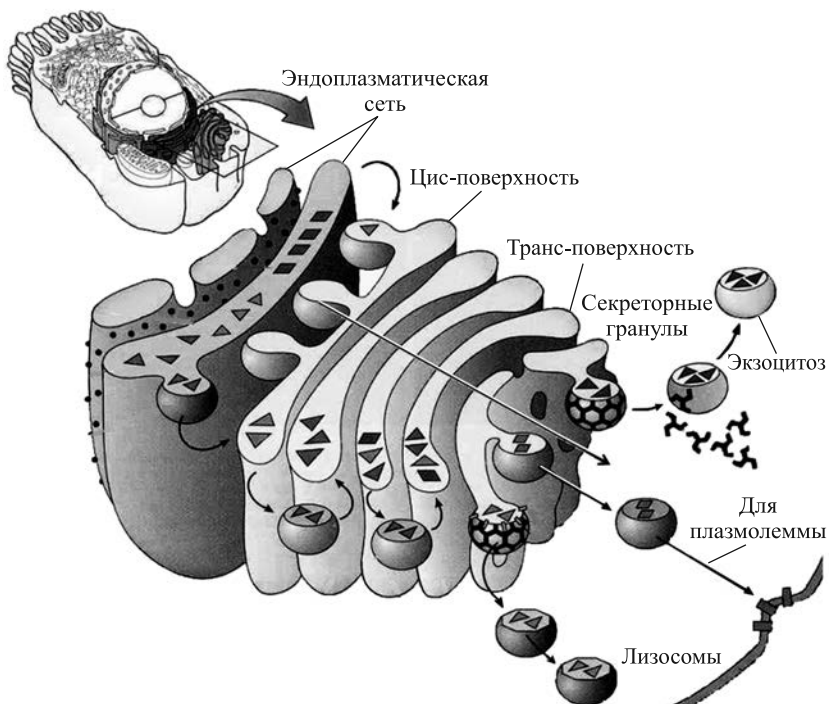


Рис. 2.4. Организация и работа комплекса Гольджи

В соответствии с вышеуказанными функциями гранулярная эндоплазматическая сеть хорошо развита в клетках, осуществляющих синтез белка на экспорт, а гладкая эндоплазматическая сеть — в клетках, синтезирующих углеводы и липиды, а также участвующих в детоксификации (разрушении чужеродных веществ).

**Комплекс Гольджи (пластинчатый комплекс)** — совокупность связанных между собой цистерн, мешочков, вакуолей и пузырьков, образованных биологической мембраной. При этом плоские цистерны образуют стопки, которые выпуклой стороной обращены к ядру (*цис-поверхность*), а вогнутой — к цитолемме (*транс-поверхность*). Между ними располагаются цистерны *медиальной части* комплекса Гольджи. При этом в цис-поверхность (незрелая, формирующаяся поверхность) вливаются пузырьки из эндоплазматической сети, а от транс-поверхности (зрелой) отделяются вакуоли со зрелым секретом, предназначенным для экзоцитоза (на экспорт), плазмолеммы, либо образования первичных лизосом (см. рис. 2.4).

В комплексе Гольджи происходит:

- фосфорилирование и сульфатирование белка, его частичное расщепление (*процессинг*), образование сложных комплексов между белками, углеводами и липидами, синтезированными в эндоплазматической сети;

- накопление и упаковка секрета в мембраны;
- выведение секрета из клетки;
- образование первичных (неактивных) лизосом.

**Эндосомы** — мембранные пузырьки с постепенно закисляющимся содержимым, которые осуществляют перенос макромолекул с поверхности внутрь клетки и их частичное или полное переваривание, предшествующее лизосомальному гидролизу. Различают *ранние эндосомы* — транспортные пузырьки, которые образуются как впячивания плазмолеммы и расположены на периферии клетки. В них в условиях слабокислой среды (рН 6,0) происходит частичное переваривание макромолекул протеазами. Ранние эндосомы перемещаются вглубь клетки, где в них вливаются *гидролазные пузырьки*, содержащие до 70 гидролитических ферментов (их раньше называли *первичными лизосомами*), которые отделяются от комплекса Гольджи. Кроме того, в них вливаются пузырьки с протонными насосами, которые встраиваются в их мембрану и обеспечивают постепенное снижение рН внутри эндосом. Так ранние эндосомы превращаются в *поздние*, а при дальнейшем снижении рН (< 5) — в *лизосомы*. Эндосомы и лизосомы объединены в единую систему в связи с наличием в их мембранах АТФ-зависимого протонного

насоса, создающего низкие значения рН внутри этих органелл. При этом поздние эндосомы иногда называют *эндолизосомами*, или *ранними лизосомами*.

**Лизосомы** — пузырьки, образованные биологической мембраной и заполненные гидролитическими ферментами. В лизосомах обнаружено более 70 ферментов (протеазы, липазы, нуклеазы и др.), способных расщеплять все органические соединения и биополимеры кислой среды.

Различают первичные, вторичные и третичные лизосомы. *Первичные лизосомы* — собственно лизосомы, которые только отделились от комплекса Гольджи, имеют размер 200–400 нм и неактивны, поскольку их гидролитические ферменты активируются лишь в кислой среде, которая постепенно устанавливается в лизосомах с помощью протонных насосов, встроенных в их оболочку. *Вторичные лизосомы (фаголизосомы)* — это первичные лизосомы с активированными ферментами, слившиеся с чужеродными частицами, захваченными клеткой в результате фагоцитоза (*гетерофагосомы*), или с компонентами самой клетки (*аутофагосомы*). В фаголизосомах происходит переваривание веществ, захваченных извне, или собственных биополимеров клетки. *Третичные лизосомы (остаточные тельца)* содержат непереваренные остатки содержимого фаголизосом (миелиновые фигуры, гранулы липофусцина). Особенно много остаточных телец накапливается в долгоживущих, стареющих клетках, или при недостаточности лизосомальных ферментов (*лизосомные болезни, болезни накопления*).

**Пероксисомы** — пузырьки размером 0,1–1,5 мкм, окруженные биологической мембраной. Они заполнены мелкозернистым матриксом, а в центре иногда расположена кристаллическая структура — *сердцевина*, состоящая из фибрилл и трубочек, где концентрируются более 15 ферментов. Пероксисомы отшнуровываются в виде пузырьков от цистерн эндоплазматической сети. В них в присутствии кислорода происходит окисление аминокислот и образование *перекиси водорода*, которая используется для окисления сложных липидов и вредных для клетки веществ. При этом избыток гидроперекиси в пероксисомах разрушается ферментами *каталазой* и *пероксидазой*. Существуют так называемые *пероксисомные болезни*, связанные с дефектом ферментов пероксисом. При них развиваются тяжелые поражения нервной системы.

**Митохондрии** под световым микроскопом имеют вид *нитей* и *зерен* размером от 0,5 до 10 мкм. В клетке находится от 500 до 2000 митохондрий. Эти органеллы имеют две биологические мем-

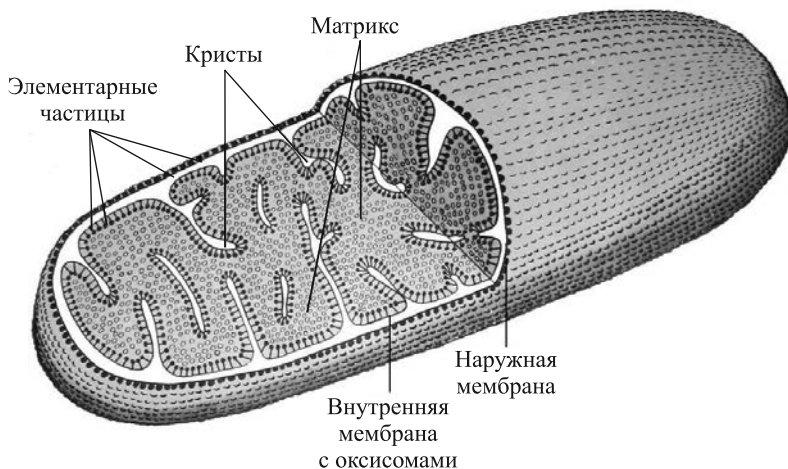


Рис. 2.5. Строение митохондрии

браны. Внутренняя мембрана образует складки – *кристы*, на поверхности которых расположены *оксисомы* – ферментные комплексы, в которых происходит синтез АТФ (рис. 2.5).

Митохондрии являются «энергетическими станциями клетки». В них происходят окисление органических соединений в цикле трикарбоновых кислот и тканевое дыхание с образованием углекислого газа и воды. Извлекаемая при этом энергия запасается в макроэнергических связях АТФ (окислительное фосфорилирование). Поэтому митохондрий особенно много в клетках, которые для своего функционирования нуждаются в большом количестве энергии.

Между кристами митохондрии заполнены мелкозернистым материалом – *матриксом*, в котором выявляются собственная ДНК, РНК и рибосомы. Поэтому митохондрии способны к собственному биосинтезу части (10%) своих белков. Продолжительность жизни митохондрий составляет 5–10 дней, после чего они подвергаются аутофагии с помощью лизосом.

## Немембранные органеллы

**Рибосомы** – рибонуклеопротеиновые гранулы размером 25 нм. Состоят из двух субъединиц: малой (10 нм) и большой (15 нм), между которыми при биосинтезе белка (трансляция) располагается нить информационной РНК (иРНК). При этом малая субъединица



связывается с РНК, а большая – катализирует образование полипептидной цепи. Субъединицы рибосом образуются в ядрышках, а затем выходят из ядра в цитоплазму через ядерные поры (рис. 2.6). Сборка рибосом из субъединиц происходит перед началом синтеза белка, а по его завершению они опять распадаются.

В синтетически активной клетке содержится несколько миллионов рибосом. Различают *свободные рибосомы* (не связаны с мембранами и расположены в гиалоплазме во взвешенном состоянии) и *несвободные рибосомы* (связанные с мембранами цитоплазматической сети). Рибосомы могут располагаться поодиночке (в этом слу-

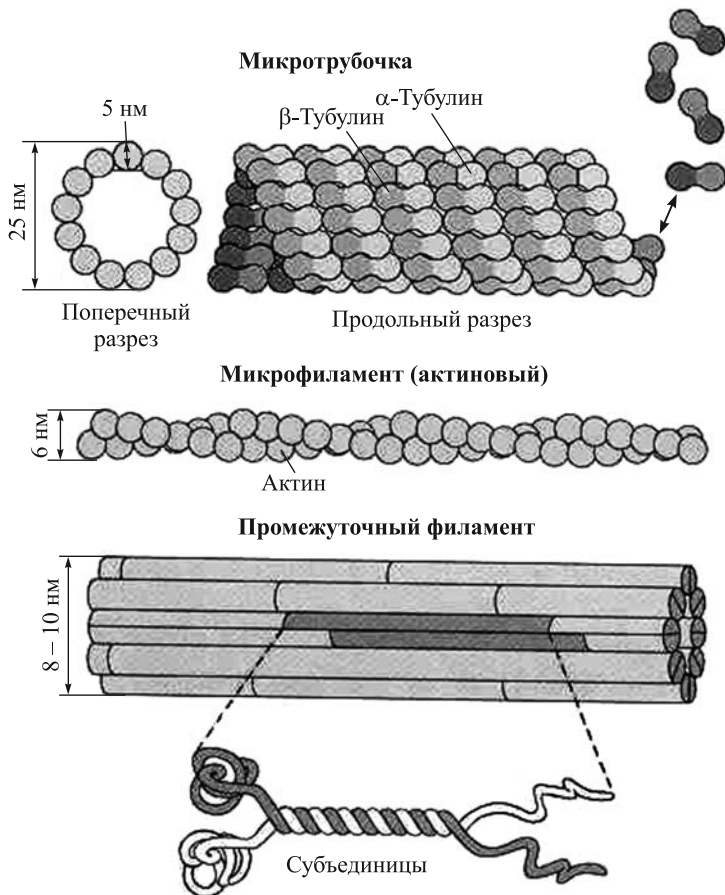


Рис. 2.6. Компоненты цитоскелета