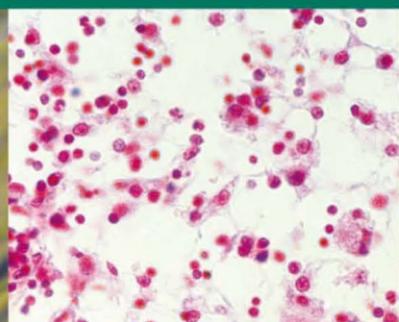
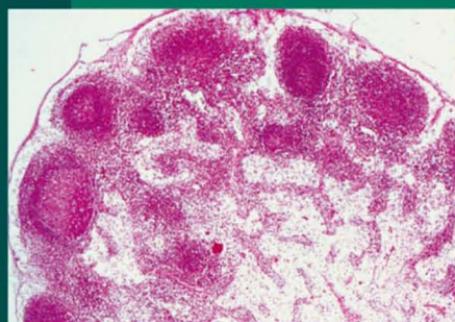


ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ



Для студентов учреждений
высшего образования

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

Утверждено
Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебника для студентов учреждений
высшего образования по специальностям
«Лечебное дело», «Педиатрия»



Минск
«Вышэйшая школа»
2018

УДК [611.018+611.013](075.8)

ББК 28.Оя73

3-62

Авторы: С.М. Зиматкин, Я.Р. Мацюк, Л.А. Можейко, Е.Ч. Михальчук

Рецензенты: кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии УО «Белорусский государственный медицинский университет» (заведующая кафедрой, кандидат медицинских наук доцент *Т.М. Студеникина*)

Все права на данное издание защищены. Воспроизведение всей книги или любой ее части не может быть осуществлено без разрешения издательства.

Зиматкин, С. М.

3-62 Гистология, цитология и эмбриология : учебник / С. М. Зиматкин [и др.]. – Минск : Вышэйшая школа, 2018. – 477 с. : ил.

ISBN 978-985-06-3002-5.

Изложены основы гистологии, цитологии и эмбриологии человека. Рассмотрены особенности микроскопического строения тканей и органов у детей разного возраста. Вся терминология приведена в соответствии с Международной гистологической номенклатурой.

Для студентов учреждений высшего образования по специальностям «Лечебное дело», «Педиатрия».

УДК [611.018+611.013](075.8)

ББК 28.Оя73

ISBN 978-985-06-3002-5

© Оформление. УП «Издательство
“Вышэйшая школа”», 2018

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник написан в соответствии с действующими типовыми учебными программами по предмету для студентов медицинских учреждений высшего образования, обучающихся по специальностям «Лечебное дело» и «Педиатрия». В нем на современном научном уровне изложены основы гистологии, цитологии и эмбриологии человека и животных. Рассмотрены особенности микроскопического строения тканей и органов у детей разного возраста.

При подготовке книги к изданию авторы поставили перед собой цель сделать ее интересной и увлекательной, лаконичной, простой и понятной, лишенной второстепенных деталей. Учебник должен помочь студентам понять не только микроскопическое строение и организацию клеток, тканей и органов организма человека и животных, но и структурные основы их функционирования (цито- и гистофизиологию). Текст максимально структурирован и легко зрительно воспринимается. Он хорошо иллюстрирован, а употребляемые термины приведены в соответствии с Международной гистологической номенклатурой. Надеемся, что настоящий учебник поможет студентам-медикам изучить и понять сложный, но интересный и необходимый врачам предмет и в будущем применить полученные знания в своей практической работе.

Учебник написан сотрудниками кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Гродненского государственного медицинского университета: главы 1–3, 6–8, 11 – профессором *С.М. Зиматкиным*, главы 10, 12, 16 – профессором *Я.Р. Мацюком*, главы 4, 5, 9, 17 – доцентом *Л.А. Можейко*, главы 4, 13 – 15 – доцентом *Е.Ч. Михальчук*.

Авторы искренне благодарны рецензентам и всем коллегам за ценные замечания и предложения, направленные на улучшение настоящего учебника, а лаборанту кафедры *Т.В. Климуть* – за техническую помощь при подготовке книги к изданию.

Профессор *С.М. Зиматкин*

Глава 1

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГИСТОЛОГИИ

Гистология (от греч. *histos* – ткань; *logos* – учение) – наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей организма.

Изучаемый предмет состоит из четырех разделов:

- *общая гистология* – учение о тканях;
- *частная гистология* – учение о микроскопическом строении органов (микроскопическая анатомия);
- *цитология* – учение о клетке (клеточная биология);
- *эмбриология* – учение о зародыше (об эмбриональном развитии животных и человека).

Деление курса гистологии на разделы условно, так как организм представляет собой единое целое, где все части связаны и взаимодействуют между собой. Клетки и их производные образуют ткани, из которых построены органы. Поэтому без знания цитологии трудно понять общую гистологию, без которой, в свою очередь, невозможно усвоить частную гистологию. Эмбриология дает представление о происхождении тканей и органов. Поэтому каждая последующая тема курса гистологии, цитологии, эмбриологии тесно связана с предыдущими и основана на них.

Гистология – это базовая, фундаментальная наука, которая лежит в основе медицинских знаний. Она относится к морфологическим наукам и в отличие от анатомии изучает *микроскопическое строение* организма, его тканевую, клеточную и субклеточную организацию. Для современной гистологии характерен функциональный подход к изучаемым структурам, т.е. установление взаимосвязи между строением клеток, тканей, органов и их функциями. Структура – материальный субстрат любой функции организма.

Гистология тесно связана с другими науками, прежде всего с медицинскими и биологическими: анатомией, физиологией, биохимией, биофизикой, генетикой и др. Она необходима для понимания последующих теоретических (физиология, биохимия, патологическая физиология и особенно патологическая анатомия) и клинических дисциплин. Например, без знания микроскопического строения почки

нельзя понять ее функции, болезни и методы их лечения. Это касается всех органов и систем организма, которые изучаются в курсе гистологии.

Данные гистологии широко используются в клинических дисциплинах, где наряду с клиническими и функциональными методами исследования используются гистологические методы – изучение клеток крови, красного костного мозга, пунктатов и биоптатов печени, селезенки, желудка и других органов.

Гистология – фундаментальная медико-биологическая наука, занимающая важное место в системе медицинского образования, закладывающая основы научного структурно-функционального подхода в анализе жизнедеятельности организма человека в норме и при патологии.

Размеры изучаемых структур в гистологии выражаются в микрометрах и нанометрах. Для оценки размеров клеток используют микрометры или микроны (мкм, μ). Размеры субклеточных структур измеряются в нанометрах (нм):

1 мкм (микрометр) = 10^{-3} мм (10^{-6} м),

1 нм (нанометр) – 10^{-3} мкм (10^{-9} м).

Методы исследования в гистологии

Основным методом исследования в гистологии является *микроскопический*, а аппараты, позволяющие изучать микрообъекты, *микроскопами*. В зависимости от того, что используется для просвечивания гистологического объекта, различают две основные группы микроскопов: световые и электронные. В световой микроскопии для просвечивания объекта используется световой поток, в электронной – пучок электронов.

Световая микроскопия

Современный световой микроскоп (рис. 1.1) имеет три системы устройств.

➤ **Оптическая система микроскопа** включает объектив и окуляр.

Объектив – это система линз, которая присоединяется к тубусу снизу и непосредственно направляется на объект.

Обычные увеличения объектива: $\times 4$, $\times 10$, $\times 40$ (сухие объективы), $\times 90$, $\times 100$ (иммерсионные). В последнем случае на покровное стекло помещают каплю иммерсионного масла.

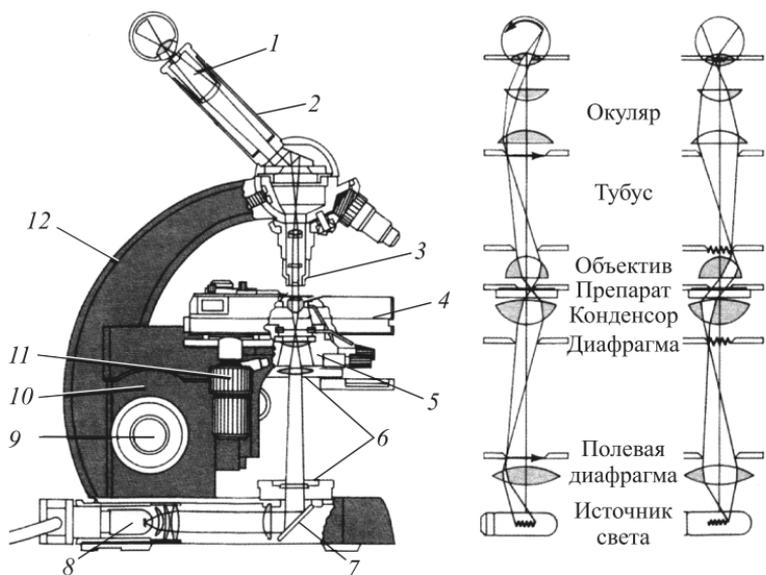


Рис. 1.1. Световой микроскоп и ход лучей в микроскопе (по С.Л. Кузнецову и др., 2006):

Оптическая система: 1 – окуляр; 3 – объектив.

Механическая система: 2 – тубус; 4 – предметный столик; 9 – макро- и микровинты; 10 – колонка; 11 – винты препаратоводителя; 12 – тубусодержатель.

Осветительная система: 5 – конденсор; 6 – диафрагма; 7 – зеркало; 8 – источник света

Окуляр вставляется в тубус сверху. Чаще применяются окуляры с увеличением $\times 7$, $\times 10$, $\times 15$.

Результующее увеличение микроскопа – это произведение увеличений объектива и окуляра, например: $40 \times 10 = 400$, что соответствует увеличению настоящих размеров объекта в 400 раз.

➤ **Осветительная система микроскопа** – это источник света (искусственный или естественный), зеркало, диафрагма и конденсор.

Зеркало собирает лучи от источника света, направляя их на препарат снизу. Плоская поверхность зеркала используется при естественном дневном освещении, так как падающие при этом лучи параллельны друг другу. Вогнутая же поверхность собирает лучи, расходящиеся от искусственного источника света.

Диафрагма – это система непрозрачных пластинок с отверстием посередине для ограничения светового потока, падающего на препарат.

Конденсор состоит из линз, фокусирующих лучи света на препарате. Поднимая и опуская конденсор (с помощью винта), можно настраивать фокусировку лучей.

➤ **Механическая система микроскопа** включает в себя тубус, тубусодержатель, колонку и предметный столик с препаратоводителем.

Соединенные с колонкой макро- и микровинты поднимают и опускают тубусодержатель с тубусом для фокусировки изображения на сетчатке глаза наблюдателя. Макровинт используется при рассматривании объектов на малом увеличении, а микровинт – на большом. Препаратоводитель удерживает и перемещает гистологический препарат по предметному столику в двух плоскостях с помощью винтов.

Необходимо помнить, что микроскоп дает перевернутое изображение объекта.

Микроскопическое исследование проводится в проходящем свете, поэтому препарат должен быть достаточно тонким и прозрачным.

В обычных световых микроскопах источником освещения служит естественный или искусственный свет. В обоих случаях световой поток, проходя через конденсор микроскопа, концентрируется, далее проходит через гистологический препарат, изменяясь за счет разного преломления его структур. Затем пучок света идет через объектив, в котором формируется изображение. Далее изображение увеличивается системой линз окуляра, после чего воспринимается глазом.

Любой микроскоп имеет два основных показателя, характеризующих его возможности:

- общее увеличение микроскопа – соотношение между линейными размерами полученного в микроскопе изображения объекта и настоящими размерами этого объекта. Оно определяется как произведение увеличений объектива и окуляра микроскопа и достигает $\times 2000$;

- разрешающая способность – наименьшее расстояние между двумя точками объекта, на котором они еще видны отдельно друг от друга. При повышении разрешающей способности можно увидеть более мелкие детали гистологического препарата.

Разрешающая способность микроскопа определяется по формуле

$$d_0 = \lambda / 2,$$

где d_0 — расстояние раздельного видения точек объекта, λ — длина волны.

Минимальная длина волны видимой части спектра равна примерно 0,4 мкм. Следовательно, для обычного светового микроскопа наименьшее разрешаемое расстояние равно приблизительно 0,2 мкм.

Таким образом, в световом микроскопе можно видеть не только отдельные клетки размером от 4 до 150 мкм, но и их внутриклеточные структуры — органеллы, включения. Для усиления контрастности микрообъектов применяют их окрашивание.

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 ультрафиолетовые лучи или лучи синей части спектра с длиной волны 0,3–0,4 мкм. В момент прохождения 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. Используется также темнопольная, интерференционная, поляризационная, конфокальная, сканирующая лазерная микроскопия, принципы которой студенты должны понять при изучении физики.

Для исследования тканей и органов в микроскопе необходимо сначала приготовить их гистологический препарат: сделать тонкий срез органа и окрасить его с помощью специальных красителей.

Приготовление гистологических препаратов

Гистологический препарат является основным объектом изучения в гистологии. Он должен быть тонким и прозрачным, чтобы легко пропускать лучи света и может представлять собой тонкий срез органа (5–10 мкм), тотальный препарат (например, мягкая мозговая оболочка), отпечаток органа (например, отпечаток печени или селезенки), мазок (например, мазок крови или костного мозга), пленку из ткани (рыхлая соединительная ткань).

Классическим и основным объектом исследования в гистологии продолжает оставаться окрашенный срез фиксированной ткани или органа.

Процесс изготовления гистологического препарата включает следующие основные этапы: 1) взятие материала и его фиксацию; 2) уплотнение материала; 3) изготовление срезов; 4) окрашивание срезов; 5) заключение срезов в бальзам или другие прозрачные среды (полистирол, целлоидин).

Фиксация заключается в том, что взятый из органа небольшой кусочек (3–5 мм) погружают в фиксатор (формалин, 70% спирт и др.). Фиксация вызывает коагуляцию белков и прекращение жизнедеятельности, предотвращает процессы разложения и тем самым способствует сохранению целостности структур. Для уплотнения образцов чаще всего применяют парафин, целлоидин, органические смолы. Залитые в уплотняющие среды кусочки приобретают пластичность, необходимую для приготовления из них тонких срезов. Приготовление срезов толщиной от 5 до 50 мкм производят на специальных аппаратах – микротомов (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Изготовление парафиновых срезов (по Э.Г. Улумбекову, Ю.А. Чельшеву)

Окрашивание срезов применяют для увеличения контрастности гистологических структур при изучении их в микроскопах. В микроскопической технике применяются самые разнообразные методы окрашивания. Из них наиболее распространенным является метод окрашивания гематоксилином и эозином. Кроме него, имеется большая группа специальных методов, позволяющих избирательно выявлять в изученном материале те или иные структуры. При обработке срезов красителями происходят сложные химические и физические процессы.

Гистологические красители делятся на *основные* и *кислые*. При этом структуры, которые окрашиваются основными красителями, называют *базофильными*, а структуры, которые окрашиваются кислыми красителями, — *оксифильными*.

Полихроматофилия — способность окрашиваться обоими типами красителей. *Метахромазия* — способность структур окрашиваться в цвет, не свойственный цвету красителя (например, структуры окрашиваются в красный цвет синим красителем).

Подробней гистологическая техника изложена в специальных руководствах, ее изучают на практических занятиях, а также в научном студенческом кружке, где можно научиться самим изготавливать гистологические препараты.

Гистохимия

Гистохимия — наука, объединяющая (связывающая) гистологию и биохимию. Ее называют топографической биохимией, поскольку она позволяет изучать топографию (региональное и клеточное распределение, локализацию) в тканях и органах химических веществ (белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот) и активность различных ферментов. В биохимии содержание и обмен веществ обычно изучают в гомогенатах (однородной массе разрушенных структур) органов и тканей, что не позволяет определять их точную тканевую и клеточную локализацию. В гистохимии, проводя химические реакции в срезах или мазках органов и тканей, получают точную картину тканевого (собственно гистохимия), клеточного (цитохимия) и субклеточного (электронная гистохимия) распределения содержания веществ или активности ферментов. При этом продукты химических реакций выявляются в препаратах под микроскопом, что делает гистохимические методы особо чувствительными.

Возникновение окраски при постановке гистохимических реакций — сложный физико-химический процесс, в котором могут преобладать физические (при окраске липидов) или химические (при выявлении активности ферментов) факторы.

Гисто- и цитохимические методы могут значительно быстрее и точнее, чем гистологические, выявить в клетках и тканях функциональные, возрастные и патологические изменения. Их используют для выяснения патогенеза и диагностики многих заболеваний. Чаще всего выявляют в тканях

и органах липиды, нуклеиновые кислоты, гликоген, активность маркерного фермента митохондрий сукцинатдегидрогеназы, а также маркерного фермента лизосом, кислой фосфатазы.

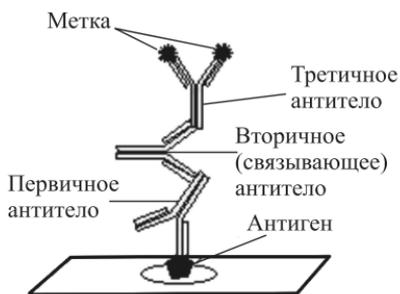


Рис. 1.3. Иммуногистохимический метод

Многие химические вещества являются антигенами, к ним можно получить антитела, которые будут избирательно с ними связываться в результате иммунной реакции и указывать (с помощью специальных химических меток) расположение исследованных веществ. Этот подход использует **иммуногистохимия**. С помощью данного метода можно определить локализацию в тканях различных клеточных продуктов (белков, гормонов, ферментов, иммуноглобулинов), компонентов клеток (рецепторов, сократительных и промежуточных филаментов) и даже отдельных генов. При наличии соответствующих меченых антител можно выявить практически любой тканевой или клеточный антиген (рис. 1.3).

Радиоавтография

Радиоавтография представляет собой один из основных методов изучения метаболических процессов в клетке, объединяющий в себе принципы морфологического и биохимического анализов. Известно, что сложные химические соединения, входящие в состав клеток, подвержены постоянному самообновлению. Для их синтеза (нуклеиновых кислот, белков, углеводов и др.) клетка использует более простые соединения, поступающие в организм — нуклеозиды, аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды и др.). В эти вещества-предшественники вводят радиоактивную метку, чаще всего в

виде радиоактивного водорода (^3H) или углерода (^{14}C), поскольку они входят в состав всех органических соединений. Меченое вещество-предшественник вводят в организм и оно сразу же используется им для синтеза соответствующих сложных молекул: меченые — тимидин для синтеза ДНК, аминокислота метионин — для синтеза белков, моносахара и сульфат натрия — для образования полисахаридов и т.д. В этих случаях вновь синтезируемые в организме молекулы сложных веществ в своем составе будут иметь радиоактивный элемент. Последний и будет выявляться в изготовленных из того или иного органа гистологических или ультратонких срезах, покрытых фотоэмульсией, которая регистрирует радиоактивный распад изотопов.

Механизм этого явления заключается в том, что при распаде радиоактивное вещество, находящееся в срезе, испускает α -, β - частицы или γ -лучи, которые действуют на фотоэмульсию, представляющую собой взвесь микрокристаллов бромистого серебра в желатине, формируя в ней скрытое изображение, обнаруживаемое при проявлении в виде зерен восстановленного серебра. По локализации зерен серебра в фотоэмульсии над структурами клеток и тканей судят о месте включения меченого вещества во вновь образуемое сложное соединение, а по количеству зерен — об интенсивности этого процесса.

Гибридизация *in situ*

Метод основан на высокой аффинности (сродстве) комплементарных участков нуклеиновых кислот. Процесс их избирательного связывания называют *гибридизацией*. В ходе дифференцировки и функционирования в клетках включаются определенные фрагменты ДНК — гены. Эти активные, деблокированные гены можно выявить с помощью меченой (изотопом P^{32} или биотином) специально синтезированными комплементарными фрагментами информационной РНК (РНК-зонды). При нанесении на срез исследуемого органа эти зонды специфически связываются с исследуемыми участками ДНК — генами в месте их нахождения (*in situ*) в клетках и тканях. Следовательно, происходит процесс гибридизации *in situ*. Затем меченый изотопом зонд выявляется методом автордиографии, а зонд, меченый биотином — по его высокой аффинности к авидину или стрептавидину. Последние предваритель-

но метят пероксидазой, которую выявляют диаминобензидиновым методом, принятым в иммуногистохимии.

При активации генов происходит процесс транскрипции с образованием соответствующей информационной РНК. Для ее обнаружения используют синтезируемый комплементарный меченый фрагмент одноцепочечной ДНК (ДНК-зонд), который избирательно связывается с комплементарным участком информационной РНК, выявляя ее наличие и локализацию в клетке. Это тоже гибридизация *in situ*.

Методы исследования живых клеток и тканей

Изучение живых структур позволяет получить наиболее полную информацию об их жизнедеятельности — проследить процессы развития, роста, дифференцировки, миграции, деления клеток, их взаимодействие в различных условиях, реактивные изменения в ответ на влияние различных факторов.

Все методы исследования живых клеток и тканей можно разделить на две группы: прижизненные исследования клеток и тканей в организме (*in vivo*) и исследования клеток и тканей в культуре (*in vitro*).

Метод культивирования является одним из самых распространенных. Выделенные из организма человека или животных клетки, образцы тканей или органов помещают в стеклянные или пластмассовые сосуды со специальной питательной средой (плазма крови, эмбриональный экстракт, а также искусственные среды). Различают *суспензионные* культуры (клетки взвешены в среде), тканевые, органные и *монослойные* культуры (клетки образуют на стекле сплошной слой). Важно обеспечить температуру, соответствующую температуре тела и стерильность среды. В этих условиях клетки в течение длительного времени сохраняют свою жизнедеятельность — способность к пролиферации, росту, детерминации, дифференцировке, движению, межклеточным контактам. Такие культуры могут существовать длительное время (дни, месяцы и годы), если обновлять среду культивирования и пересаживать жизнеспособные клетки в другие сосуды. Некоторые виды клеток благодаря изменениям в их геноме могут сохраняться и размножаться в культуре, образуя непрерывные клеточные линии. В настоящее время получены клеточные линии фибробластов, миоцитов, эпителиоцитов, макрофагов и другие, которые существуют многие годы.

Взятые при пункции или биопсии из организма человека клетки могут в культуре тканей использоваться для определения пола, наследственных заболеваний, выявления действия токсичных веществ.

В последние годы разработаны методы разделения тканей на клетки, выделение отдельных типов клеток и их культивирование.

Электронная микроскопия

В *электронном микроскопе* используется пучок электронов, длина волны которых в 100 тыс. раз меньше, чем волн видимого света в световом микроскопе. Соответственно и разрешение его будет во столько же раз больше. В электронном микроскопе в качестве линз используют электромагнитные катушки.

Основными типами электронных микроскопов являются трансмиссионный (просвечивающий) и сканирующий (растровый).

Трансмиссионный электронный микроскоп состоит из осветителя (электронная пушка с блоком конденсорных линз), объективной линзы и окуляра (промежуточная и проекционная линзы). В качестве источника электронов используется вольфрамовая нить, накаливаемая до необходимой температуры проходящим током очень высокого напряжения (>100 кВ). Необходимым условием перемещения электронов в колонне микроскопа является создание в ней глубокого вакуума (ниже 10^{-4} мм рт. ст.). Изображение получается на люминесцентном экране микроскопа за счет падения на него электронов, прошедших через изучаемый образец. В результате получается плоскостное (двухмерное) изображение, которое наблюдают на экране через окуляры (рис. 1.4).

Приготовление препаратов для трансмиссионной электронной микроскопии включает те же этапы, что и для световой микроскопии. Однако образцы берут очень маленькими кусочками (< 1 мм) и фиксируют *глутаральдегидом* (стабилизирует белки), а затем *четырёхокисью осмия* (стабилизирует фосфолипиды и одновременно контрастирует ткань). Затем образцы обезвоживают, а для их уплотнения используют эпоксидные смолы, которые полимеризуются при высокой температуре. Срезы толщиной 30–50 нм готовят с помощью *ультрамикротомы*, помещают на сеточки, а затем

контрастируют с помощью солей тяжелых металлов (свинца, фольфрама, урана). Осаждаясь на ультраструктурах, эти соли поглощают электроны и делают их изображения темными.

Сканирующий электронный микроскоп — это разновидность электронного микроскопа, в котором изображение получается за счет выбивания с поверхности объекта электронов сканирующим пучком электронов очень малого диаметра. На поверхность объекта сначала наносится металлическое напыление. При микроскопии электронный пучок последовательно сканирует поверхность объекта, выбивая из напыленного вещества вторичные электроны, которые попадают на электронный детектор, формирующий пространственное (трехмерное) изображение объекта на экране монитора.

В зависимости от ориентации участков объекта относительно направления электронного пучка, продуцируемого электронной пушкой, а также степени напыления, разные участки образца дают различную вторичную электронную эмиссию, регистрация которой с помощью специального детектора позволяет получать на телеэкране трехмерное изображение поверхности объекта (рис. 1.5).

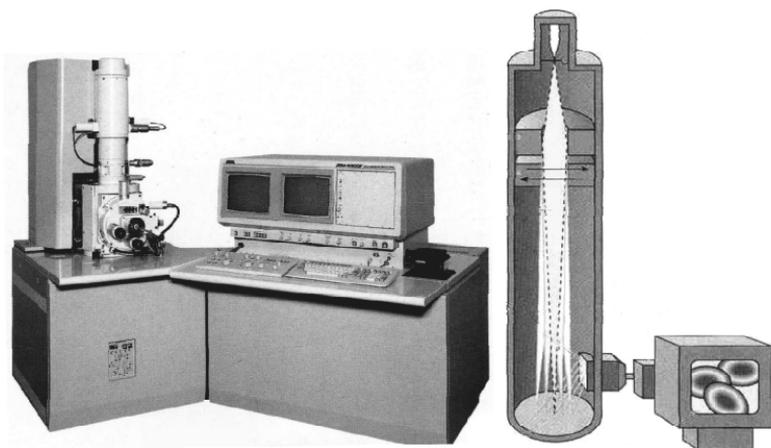


Рис. 1.5. Сканирующий электронный микроскоп и схема его оптической системы. Описание в тексте

Криофрактография — метод электронно-микроскопического препарирования, в основе которого лежит быстрое и глубокое замораживание изучаемого объекта, его скалывание

в замороженном состоянии и изготовление реплики, т.е. «слепок» с поверхности полученного скола. Затем эта поверхность изучается с помощью сканирующего электронного микроскопа. Достоинством метода является то, что он дает наглядную информацию о трехмерной внутренней (пространственной) организации биологических объектов (рис. 1.6).

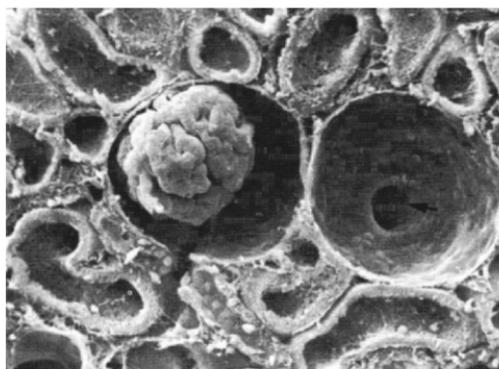


Рис. 1.6. Почечные тельца и извитые каналцы. Метод замораживания-скальвания с последующей сканирующей электронной микроскопией

Микрофотографирование — получение увеличенных изображений микрообъектов (микроскопических участков гистологических, гистохимических, электронно-микроскопических препаратов). Оно является основной формой документирования, подтверждения результатов гистологического, цитологического исследования. В XX в. единственной формой микрофотографирования была традиционная, с использованием фотоматериалов, которые захватывали и хранили точное изображение микрообъектов. Несмотря на большую трудоемкость процесса и стоимость фотографий, удавалось достигать высочайшего качества изображений, что особенно важно для научных исследований.

В новом тысячелетии на смену традиционной микрофотографии приходит цифровая, которая благодаря чрезвычайной простоте (для пользователя) и скорости процесса, а также удобству компьютерного архивирования изображений получает широкое распространение. Она не требует фотоматериалов, фотореактивов, специального затемненного помещения и оборудования для приготовления негативов и снимков, а главное, больших затрат времени и знания искусства фототехники.

В современных цифровых фотоаппаратах изображение воспринимается не фотопленкой, а сенсорными матрицами, разрешение которых приближается к разрешающей способности фотопленок. При этом получаемое изображение мгновенно обрабатывается (оцифровывается) процессором камеры, и появляется на дисплее самого фотоаппарата либо компьютера. Если по своим параметрам оно удовлетворяет пользователя, то оно записывается на электронный носитель (карта памяти, жесткий диск) и архивируется. Ввод изображений в компьютер позволяет хранить, сортировать, извлекать из компьютера изображения, а также обмениваться ими с другими исследователями, используя для этого современные средства компьютерных телекоммуникаций.

Морфометрия — (от греч. *morphe* — форма; *metreo* — мерить, измерять) — раздел биометрии, обеспечивающий количественную оценку параметров клеточных и тканевых структур на гистологических и цитологических препаратах (или их фотографиях). С ее помощью можно выявить количество объектов исследования на единице площади, а также их размеры и форму. Морфометрические методы используются при изучении объектов не только на светооптическом, но и на электронно-микроскопическом уровне.

Цитофотометрия дает возможность оценить содержание исследуемого вещества или активности фермента в структурных элементах клеток, тканей и органов. В основе цитофотометрии лежит явление поглощения света исследуемым веществом или окрашенным продуктом гистохимической реакции для выявления количества изучаемого вещества или активности фермента. Измерения производятся путем оценки оптической плотности этого окрашенного продукта в структурах при длине световой волны, соответствующей максимуму его поглощения.

Измерения производятся на специальном приборе — цитофотометре или с помощью компьютерного анализатора изображений.

В компьютерную систему анализа изображения входят: микроскоп, имеющий фото-, видеовыход, связанный с видеокамерой (аналоговая или цифровая); плата захвата изображения (при использовании аналоговой камеры), которая переводит аналоговое изображение в цифровую форму (фрейм-граббер); компьютер со специальным программным обеспе-



Рис. 1.7. Схема компьютерного анализатора изображения. Описание в тексте

чением, осуществляющим управление камерой, цифровую обработку изображения и выдающим информацию о параметрах анализируемого объекта (рис. 1.7).

Краткая история развития гистологии

В своем развитии гистология прошла три периода.

➤ **Домикроскопический период** начался более 2000 лет назад, когда великие ученые и врачи древности (Аристотель, Гален, Авиценна, Везалий) без микроскопа пытались понять строение органов и тканей организма животных и человека. Этот период продолжался до конца XVI в., когда французским анатомом М.Ф. Биша были описаны свойства тканей и дана их подробная классификация (21 вид — по расположению в организме и внешним признакам: цвету, консистенции и др.).

➤ **Микроскопический период** начался около 400 лет назад, после изобретения первых микроскопов (1600 г. — Галилео Галилей; 1610 г. — отец и сын Янсены; 1619 г. — 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—1683) 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. Пуркинью впервые обнаружил и описал ядро в яйцеклетке, а затем в различных клетках тканей животных, гангли-

озные нейроны коры мозжечка, проводящие волокна сердца (1825–1827). Завершением этого периода были работы Шлейдена и Шванна (1838), которые обобщили накопленные научные факты и создали *клеточную теорию*, являющуюся величайшим открытием в биологии. Они показали, что все растения и животные имеют единый план строения и развития и состоят из клеток. Клеточная теория легла в основу изучения не только нормального строения тканей, но и патологических изменений тканей и органов (книга «Клеточная патология» Р. Вирхова, 1856). Дальнейшее развитие гистологической техники позволило все глубже изучать строение тканей и органов. Например, метод импрегнации азотнокислым серебром, разработанный итальянским ученым К. Гольджи, позволил описать внутриклеточный сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), провести фундаментальные исследования нервной системы (Р. Кахаль) и создать основы нейrohистологии.

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

Отечественная гистология развивалась в тесной связи с развитием мировой науки. На первых шагах это были разделы и курсы в программе смежных дисциплин – анатомии, патологической анатомии, сравнительной анатомии и физиологии (30–40 гг. XIX в.). Позднее гистологию стали преподавать на самостоятельных кафедрах. В 60-х гг. XIX в. кафедры гистологии были созданы почти одновременно в Московском и Петербургском, а затем Харьковском, Казанском и Киевском университетах. 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 1924 г. на медицинском факультете Белорусского государственного университета кафедры гистологии. Ее организатором и первым заведующим был профессор П.А. Мавродиadi. В 1925 г. она стала называться Гистологический институт медицинского факультета БГУ. Была создана гистологическая лабора-

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Методы исследования. История развития гистологии.	4
Методы исследования в гистологии.	5
Световая микроскопия	5
Приготовление гистологических препаратов	8
Гистохимия	10
Радиоавтография	11
Гибридизация <i>in situ</i>	12
Методы исследования живых клеток и тканей	13
Электронная микроскопия	14
Краткая история развития гистологии.	19
Глава 2. Цитология	22
Общая организация животных клеток	25
Плазмолемма	27
Транспорт веществ через плазмолемму	30
Клеточные соединения.	31
Органеллы.	33
Мембранные органеллы.	34
Немембранные органеллы.	41
Цитоскелет	42
Органеллы специального назначения	44
Включения	44
Гиалоплазма	45
Ядро	46
Репродукция клеток	51
Жизненный (клеточный) цикл	53
Регуляция деления клеток и их жизненного цикла	55
Взаимодействие структурных компонентов клетки при синтезе белков и небелковых веществ	57
Восстановление клеток после повреждения (регенерация)	58
Адаптация клеток	59
Радиационные аспекты реактивности клеток	59
Старение и смерть клеток.	60
Глава 3. Введение в учение о тканях. Эпителиальные ткани	63
Источники развития тканей в эмбриогенезе	66
Эпителиальные ткани	68
Покровные эпителии	69

Однослойные эпителии	71
Многослойные эпителии	73
Железистый эпителий	76
Возрастные изменения эпителиальных тканей	78
Глава 4. Ткани внутренней среды	80
Кровь и лимфа	81
Форменные элементы крови	81
Лимфа	90
Особенности крови у детей и при старении организма	91
Гемопоз	93
Собственно соединительные ткани	98
Волокнистые соединительные ткани	101
Соединительные ткани со специальными свойствами	115
Возрастные изменения собственно соединительных тканей	118
Скелетные соединительные ткани	119
Хрящевые ткани	119
Костные ткани	126
Глава 5. Мышечные ткани	139
Гладкая мышечная ткань	140
Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань	143
Сердечная мышечная ткань	149
Особенности мышечных тканей у детей	151
Особенности мышечных тканей при старении	152
Глава 6. Нервная ткань	152
Нейроны	152
Внутреннее строение нейронов	156
Транспорт веществ по отросткам нейронов	158
Нейроглия	159
Нервные волокна	161
Регенерация нейронов и нервных волокон	164
Нервные окончания	165
Межнейрональные синапсы	165
Синаптическая передача	168
Эффекторные нервные окончания (эффекторы)	169
Чувствительные нервные окончания (рецепторы)	171
Рефлекторные дуги	174
Основные положения нейронной теории	175
Развитие нервной ткани (нейрогистогенез)	175
Особенности нервной ткани в детском организме	177

Глава 7. Введение в частную гистологию. Нервная система	179
Нервная система	181
Периферическая нервная система. Нерв	182
Центральная нервная система.	184
Спинной мозг	184
Головной мозг	187
Кора больших полушарий головного мозга	192
Гематоэнцефалический барьер	198
Вегетативная нервная система	199
Особенности нервной системы у детей	202
Глава 8. Сенсорная система	204
Орган обоняния	205
Орган зрения	207
Строение глазного яблока	208
Функциональные аппараты глаза.	217
Особенности органа зрения у детей	218
Орган вкуса	219
Орган слуха и равновесия.	221
Глава 9. Сердечно-сосудистая система.	229
Кровеносные сосуды.	229
Артерии	230
Микроциркуляторное русло	233
Вены.	238
Лимфатические сосуды	240
Дополнительные сведения о сосудах.	241
Особенности сосудов у детей	241
Сердце	242
Особенности сердца у детей и при старении организма.	247
Глава 10. Кроветворная и иммунная системы	248
Красный костный мозг.	249
Тимус	252
Лимфатические узлы.	257
Гемолимфатические узлы.	261
Селезенка	261
Лимфоидная система слизистых оболочек	267
Иммунокомпетентные клетки.	268
Взаимодействие клеток в иммунном ответе	270

<i>Глава 11. Эндокринная система</i>	272
Центральные органы	273
Гипоталамус	273
Гипофиз	276
Эпифиз	280
Периферические органы	281
Щитовидная железа	281
Околощитовидные железы	284
Надпочечники	285
Дисперсная эндокринная система	288
Особенности эндокринных желез в детском возрасте	289
<i>Глава 12. Пищеварительная система</i>	294
Ротовая полость	296
Губы	296
Щеки	297
Десны	298
Твердое и мягкое нёбо. Язычок	298
Язык	299
Большие слюнные железы	302
Околоушные слюнные железы	303
Поднижнечелюстные слюнные железы	304
Подъязычные слюнные железы	305
Зубы	306
Миндалины	312
Глотка	314
Пищевод	315
Желудок	318
Кишечник	327
Тонкая кишка	327
Гистофизиология процессов пищеварения и всасывания в тонком кишечнике	333
Структурные особенности отделов тонкой кишки	335
Пейеровы бляшки	335
Толстая кишка	336
Червеобразный отросток	338
Прямая кишка	339
Печень. Поджелудочная железа	341
Печень	341
Желчный пузырь	347
Поджелудочная железа	350

<i>Глава 13. Общий покров</i>	357
Кожа и ее производные	357
Эпидермис	359
Отличительные особенности слоев эпидермиса	364
Дерма (собственно кожа)	367
Придатки (производные) кожи	369
Железы кожи	370
Потовые железы	371
Сальные железы	372
Ногти	374
Особенности кожи и ее производных в зависимости от возраста	375
 <i>Глава 14. Дыхательная система</i>	 378
Носовая полость	379
Гортань	380
Трахея	382
Легкие	385
Респираторный отдел	388
Особенности дыхательной системы в зависимости от возраста	392
 <i>Глава 15. Мочевая система</i>	 395
Почки	395
Нефрон	397
Эндокринная система почек	405
Мочевыводящие пути	408
Почечные чашечки и лоханки	408
Мочеточники	408
Мочевой пузырь	409
Особенности почек в зависимости от возраста	410
 <i>Глава 16. Половые системы</i>	 414
Мужская половая система	414
Развитие мужской половой системы	415
Яичко (семенник)	416
Семявыносящие пути	421
Придаток яичка	422
Добавочные железы мужской половой системы	423
Бульбоуретральные железы	426
Половой член	427
Женская половая система	428
Развитие женской половой системы	428
Яичники	429

Желтое тело433
Яйцеводы435
Матка436
Влагалище440
Наружные половые органы женщины440
Молочные железы441
Овариально-менструальный цикл443
<i>Глава 17. Эмбриология человека</i>	<i>.446</i>
Основные характеристики половых клеток447
Этапы эмбриогенеза451
Внезародышевые органы462
Амнион463
Желточный мешок463
Аллантоис465
Хорион465
Плацента465
Система мать – плод469
Критические периоды развития469
Литература471

Учебное издание

Зиматкин Сергей Михайлович
Мацюк Ярослав Романович
Можейко Лариса Андреевна
Михальчук Елена Чеславовна

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

Учебник

Редактор *В.В. Такушевич*
Художественный редактор *В.А. Ярошевич*
Технический редактор *Н.А. Лебедевич*
Корректор *О.И. Голденкова*
Компьютерная верстка *Н.В. Шабуня*

Подписано в печать 05.11.2018. Формат 84×108/32. Бумага офсетная. Гарнитура «NewtonC». Офсетная печать. Усл. печ. л. 25,2. Уч.-изд. л. 25,8. Тираж 250 экз. Заказ 3968.

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/3 от 08.07.2013.

Пр. Победителей, 11, 220004, Минск.

e-mail: market@vshph.com <http://vshph.com>

Открытое акционерное общество «Типография “Победа”».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 2/38 от 29.01.2014.

Ул. Тавлая, 11, 222310, Молодечно.