

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Сибирский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

А.В. Потапов, С.В. Логвинов

ГИСТОЛОГИЯ

В ЭЛЕКТРОННЫХ МИКРОФОТОГРАФИЯХ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

ТОМСК
Издательство СибГМУ
2021

УДК 611.018(075.8)
ББК 28.706я73
П 640

Потапов, А.В.
П 640 **Гистология в электронных микрофотографиях: учебное пособие / А.В. Потапов, С.В. Логвинов. – Томск: Изд-во СибГМУ, 2021. – 157 с.**

Целью создания пособия является помощь студентам в освоении материала практических занятий при прохождении курса гистологии, цитологии и эмбриологии. Его основу составляют электронно-микроскопические фотографии различных клеточно-тканевых элементов и их описания, отражающие основные разделы курса.

Пособие составлено в строгом соответствии с учебной программой по дисциплине и предназначено для студентов, обучающихся по специальностям «лечебное дело», «педиатрия», «стоматология».

УДК 611.018(075.8)
ББК 28.706я73

Рецензенты:

А.В. Герасимов – д-р мед. наук, профессор кафедры гистологии, эмбриологии и цитологии ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России.

Л.Р. Мустафина – д-р мед. наук, профессор кафедры гистологии, эмбриологии и цитологии ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России.

Утверждено и рекомендовано к печати учебно-методической комиссией лечебного факультета (протокол № 110 от 06.11.2020 г.) ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России.

© А.В. Потапов, С.В. Логвинов, 2021
© Издательство СибГМУ, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ТЕМА 1. Понятие об электронной микроскопии	4
ТЕМА 2. Клетка. Клеточное ядро. Биологические мембраны. Органеллы. Внутриклеточные включения	15
ТЕМА 3. Эпителиальные ткани	27
ТЕМА 4. Ткани внутренней среды. Кровь. Лимфа.....	33
ТЕМА 5. Кроветворение	43
ТЕМА 6. Собственно соединительная ткань.....	47
ТЕМА 7. Скелетные соединительные ткани: хрящевые и костные	58
ТЕМА 8. Мышечные ткани	62
ТЕМА 9. Нервная ткань	65
ТЕМА 10. Нервная система.....	74
ТЕМА 11. Сердечно-сосудистая система	77
ТЕМА 12. Органы кроветворения и иммунной защиты	81
ТЕМА 13. Эндокринная система	84
ТЕМА 14. Дыхательная система.....	95
ТЕМА 15. Органы чувств	98
ТЕМА 16. Кожа.....	106
ТЕМА 17. Ротовая полость и ее производные	108
ТЕМА 18. Пищеварительная система	123
ТЕМА 19. Железы пищеварительной системы	127
ТЕМА 20. Система органов мочеобразования и мочевыделения	132
ТЕМА 21. Мужская половая система.....	137
ТЕМА 22. Женская половая система.....	141
ТЕМА 23. Основы эмбриологии человека.....	143
Список литературы	155

ТЕМА 1

ПОНЯТИЕ ОБ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Электронная микроскопия является основным морфологическим методом, позволяющим изучать ультраструктуру различных тканей и органов на субклеточном уровне, а в некоторых случаях – переходить на молекулярный уровень исследования. Она также сохраняет возможности световой микроскопии (увеличения 300–1500), а использование «полутонких» срезов (0,5–1 мкм) позволяет соединить современные и классические методы исследований тканей и органов в норме и патологии. Используя электронную микроскопию в биологических и медицинских исследованиях, стало возможным изучить особенности строения клеточных мембран, митохондрий, эндоплазматической сети, рибосом и других органелл, входящих в состав клетки.

Электронный микроскоп – это прибор, в котором вместо лучей света используются пучки электронов, ускоренные до больших энергий (30–50 кэВ) в условиях вакуума, что дает возможность получать сильно увеличенное изображение объектов.

Историческая справка

В начале XX века были получены все необходимые технические предпосылки для создания электронного микроскопа. В промышленных лабораториях, изучавших электронно-лучевые осциллографы, сконструировали вакуумную технику и стабильные источники высокого напряжения и тока, хорошие электронные эмиттеры. В 1924 г. Луи де Бройлем была выдвинута гипотеза о волновой природе электрона, которая была экспериментально подтверждена в 1927 г. К. Дэвиссоном и Л. Джермером в США и Дж. Томсоном в Англии, а Х. Буш обнаружил, что с помощью электрических и магнитных полей можно формировать электронные изображения. В 1931 г. Р. Руденберг подал патент на просвечивающий электронный микроскоп, который в 1932 г. построили М. Кнолль и Э. Руска, используя для фокусировки электронов магнитные линзы. В 1938 г. Э. Руска и Б. фон Боррис создали прототип промышленного электронного микроскопа, позволившего достичь разрешения 100 нм. В начале 40-х годов А. Пребус и Дж. Хиллер

в Торонтском университете (Канада) сконструировали первый электронный микроскоп высокого разрешения. Широкие возможности электронного микроскопа стали сразу же заметными, и его широким производством занялись фирма «Сименс-Хальске» в Германии и корпорация RCA в США. В конце 1940-х годов электронные микроскопы стали выпускать и другие компании.

Концепция современного электронного микроскопа была предложена в 1952 г. Чарльзом Отли, она смогла послужить основой для ряда технических усовершенствований, закончившихся конструированием промышленного варианта электронного микроскопа в середине 1960-х годов. В 1970 г. во Франции Дюпуи ввел в действие прибор с ускоряющим напряжением, равным 3,5 млн вольт, а в 1979 г. в Цюрихе Г. Биннигом и Г. Рорером был изобретен сканирующий электронный микроскоп. В 1986 г. Г. Бинниг и Г. Рорер (одновременно с Э. Руской) стали лауреатом Нобелевской премии по физике за создание электронного микроскопа.

В настоящее время существуют три основных типа электронных микроскопов. В 1930-х годах был сконструирован просвечивающий электронный микроскоп, позволяющий получить плоскостное изображение. В 1950-х годах – растровый (сканирующий) электронный микроскоп, способный создавать трехмерное изображение, т. е. получать пространственное изображение объекта. В 1980-х годах – растровый туннельный микроскоп.

Трансмиссионный просвечивающий электронный микроскоп

Похож на световой микроскоп, но вместо световых волн в нем используется пучок электронов, который ускоряется под действием сильного электрического поля. Источником электронов служит нагреваемый катод из гексаборида лантана или вольфрама. Для создания электрического поля катод находится под напряжением порядка 100000 В, которое фокусирует электроны в узкий пучок. Эта часть прибора получила название электронная пушка. Электроны продвигаются по колонне микроскопа, в которой создан высокий вакуум.

Световое изображение формируется оптическими линзами, а электронное – электрическими и магнитными полями. Магнитное поле, создаваемое витками катушки, по которой проходит ток, действует как собирающая линза, поэтому фокусное расстояние можно изменять, изменяя ток. Каждый электрон характеризуется определенной

длиной волны. Следовательно, разрешающая способность электронного микроскопа определяется эффективной длиной волны электронов, которая зависит от их скорости, т. е. от ускоряющего напряжения, значит, чем оно больше, тем меньше длина волны и тем больше скорость электронов, а значит, выше разрешение.

Контраст в просвечивающем электронном микроскопе достигается при рассеивании электронов, проходящих через образец. Когда пучок электронов проходит через образец, часть из них рассеивается из-за столкновений с ядрами атомов образца, часть – из-за столкновений с электронами атомов, а часть проходит, не рассеиваясь.

Строение современного просвечивающего микроскопа

Современный просвечивающий микроскоп состоит из следующих основных систем: оптической, вакуумной и системы электропитания (рис. 1). Также имеется ряд приспособлений: система охлаждения линз, нагрева паромасляных насосов, устройство для фотографирования.



Рис. 1. Современный электронный микроскоп

Для движения электронов необходим вакуум. Предварительный вакуум создается работой механического (форвакуумного) насоса. В последующем с помощью паромасляных насосов создается высокий вакуум порядка $6-7 \cdot 10^{-4}$ Па.

Для движения электронов необходим вакуум. Предварительный вакуум создается работой механического (форвакуумного) насоса. В последующем с помощью паромасляных насосов создается высокий вакуум порядка $6-7 \cdot 10^{-4}$ Па.

Оптическая система состоит из источника электронов, ряда магнитных линз, люминесцентного экрана для наблюдения за изображением. Ток, который проходит через вольфрамовую нить, нагревает ее и вызывает выброс электронов. Такой источник электронов называют катодом накаливания. Поток электронов, испускаемый катодом, поступает в фокусирующий цилиндр, откуда направляется в отверстие анода (центральную апертуру), расположенное против точки изгиба катода. Электроны, проходящие через центральную апертуру, образуют электронный луч, который направляется вниз по колонне микроскопа, фокусируется первой магнитной линзой и освещает объект.

В специальный держатель помещают медную сетку, на которой находится исследуемый объект. Держатель можно плавно перемещать вверх-вниз и вправо-влево. Проходя через объект часть электронов, не отклоняется от своего пути, другая часть рассеивается тяжелыми атомами образца, и выпадает из общего потока. Электроны, прошедшие объект, фокусируются второй (объективной), и третьей (проекционной) магнитными линзами и попадают на люминесцентный экран, который способен светиться при их воздействии. Полученное изображение рассматривают через бинокулярный световой микроскоп (рис. 2).

Увеличение, которое можно получить в современных просвечивающих электронных микроскопах, составляет от 1000 до ~1000000 раз (при увеличении в миллион раз яблоко вырастает до размеров Земного шара). Изображение можно сфотографировать, если поднять люминесцентный экран для того, чтобы луч попал на фотографическую пластинку.

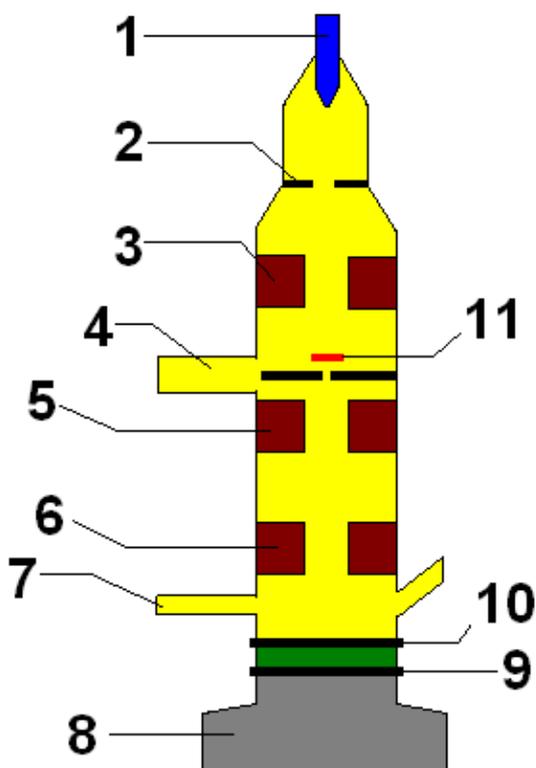


Рис. 2. Схема сканирующего электронного микроскопа

- 1 – катод: металлический электрод (обычно платиновый);
- 2 – анод: положительно заряженный электрод;
- 3 – конденсатор: электронная линза;
- 4 – шлюзовая камера для установки образца;
- 5 – объектив: электромагнитная линза;
- 6 – проектор;
- 7 – к вакуумному насосу;
- 8 – бетонное основание;
- 9 – фотографическая пластинка;
- 10 – флуоресцентный экран;
- 11 – образец

Недостатки просвечивающих электронных микроскопов:

- 1) приходится работать с фиксированными материалами;
- 2) на экране изображение получается только плоским (двумерным);
- 3) воздействие тяжелых металлов может разрушать и видоизменять клеточные структуры.

Растровый электронный микроскоп

С помощью электронных линз пучок электронов фокусируется в пятно очень малых размеров, которое непрерывно обходит поверхность образца подобно лучу, оббегающему экран телевизионной трубки. При бомбардировке объекта электронами пучка возникает электрический сигнал, который используется для формирования изображения на экране электронно-лучевой трубки или телевизионного кинескопа. Увеличение рассчитывается как отношение размера изображения на экране к размеру области, проходимой пучком на образце. В современных микроскопах диаметр пятна в нем не превышает 0,2 нм, но, обычно, он составляет единицы или десятки нанометров, следовательно, увеличение варьирует от 10 до 10 млн.

Высоковольтная микроскопия

Высоковольтные электронные микроскопы имеют ускоряющее напряжение от 300 до 400 кВ, что позволяет иметь более высокую проникающую способность, которая дает возможность получать объемные изображения толстых объектов и изучать целые клетки, не повреждая их. Микроскопы имеют небольшие размеры и поэтому могут быть установлены в обычном лабораторном помещении.

Растровый туннельный микроскоп

В растровом микроскопе в отличие от электронных микроскопов, рассмотренных выше, для фокусировки электронов применяются не магнитные линзы, а металлическое острие малого диаметра, которое является источником электронов. Электрическое поле создается в зазоре между острием и поверхностью образца. Ток тунлирования (число электронов, вытягиваемых полем из острия в единицу времени) зависит от расстояния между острием и поверхностью образца (обычно это расстояние меньше 1 нм). Если острие заканчивается одним атомом, то, можно сформировать изображение поверхности. Когда остриё перемещается вдоль поверхности препарата, ток меняется, это делает возможным получение изображение, отображающее рельеф поверхности образца.

Метод замораживания-скальвания

Метод «замораживания – скальвания» открывает новые возможности электронной микроскопии и позволяет исследовать тончайшие детали строения клетки, при этом в трансмиссионном электронном микроскопе получается объемное изображение (рис. 3). Когда используется стандартное замораживание, в клетках появляются кристаллы льда, заметно искажающие их структуру. Поэтому в данном методе клетки замораживают при температуре жидкого азота ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$), и кристаллы льда не успевают образоваться, следовательно, клетка не испытывает деформаций.

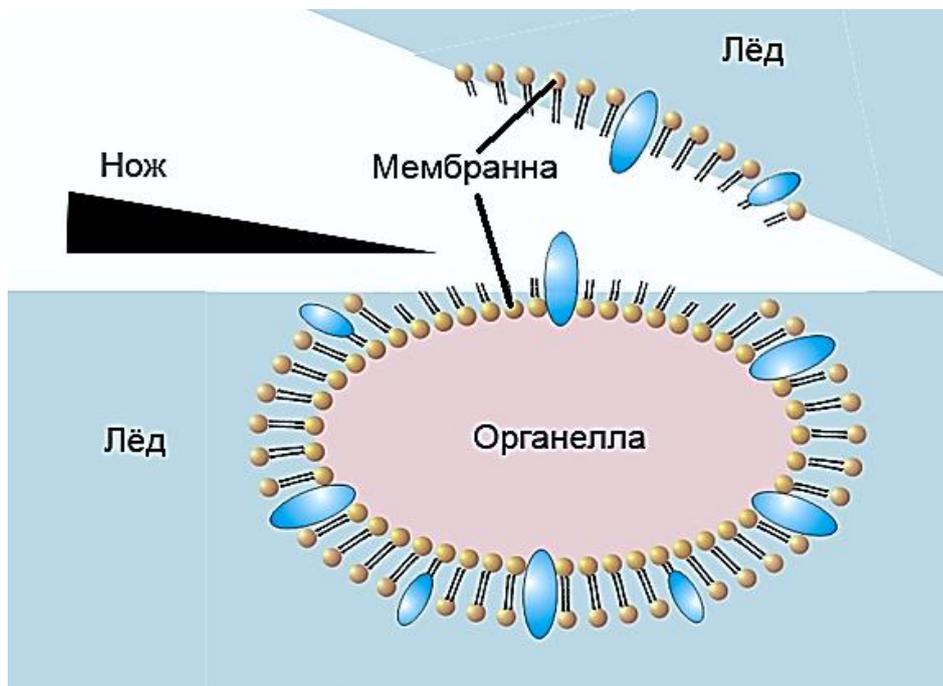


Рис. 3. Схема метода замораживания скальвания

Полученный путем заморозки в жидком азоте блок раскалывают лезвием ножа (отсюда и название метода «замораживание – скальвание»). Затем следует операция травления (в вакуумной камере избыток льда удаляют возгонкой). После травления более четко просматривается рельеф в плоскости скола. На поверхность полученного образца напыляется тонкий слой тяжелых металлов под углом к поверхности образца, что способствует появлению «эффекта тени», и поэтому изображение выглядит объемным.

Толщина оттененных образцов чрезмерно велика, а в трансмиссионном микроскопе электронный луч проникает только через очень тонкие срезы, поэтому органическую материю, подстилающую слой

металла, растворяют. В результате остается тонкий металлический отпечаток (или реплика) с поверхности образца, который и изучают в трансмиссионном микроскопе.

Используя этот метод можно изучать рельеф поверхности мембран клетки не измененных образцов. Показано, что общая организация клетки и ее компонентов при использовании этого метода сходна с тем, что мы видим при химической фиксации или при криотомии. С помощью этого метода удалось доказать, что клеточные мембраны не однородны по своей структуре, так как в их толщине можно увидеть глобулы интегральных белков.

Техника электронной микроскопии

Для исследования в электронном микроскопе препарат должен быть очень тонким и максимально контрастирован по сравнению с подложкой, которая является его опорой. Обычно используют препараты толщиной 2–200 нм, лежащие на тонких углеродных пленках, которые лежат на медной сетке (размер ячейки около 0,05 мм).

При приготовлении препарата для электронной микроскопии можно выделить следующие этапы работы:

1. Взятие материала.
2. Фиксация образцов.
3. Промывка образцов.
4. Обезвоживание.
5. Заливка кусочков.
6. Изготовление «полутонких» и ультратонких срезов.
7. Контрастирование.

Неточности, допущенные на любом этапе, сводят на нет всю работу. Брак обнаруживается только при изучении срезов в электронном микроскопе и не представляется возможным определить, когда была сделана ошибка.

Взятие материала

Для электронно-микроскопического исследования берутся материалы от лабораторных животных, биопсии, аутопсии, тканевых культур и т. д. При взятии материала необходимо иметь в виду, что посмертные изменения начинаются сразу после наступления смерти. Отличить нарушения ультраструктур, возникшие в результате фиксации, от изменений, наступивших при дальнейшей обработке материала, ча-

сто не представляется возможным. Часто посмертные изменения принимают за прижизненные нарушения, возникшие, как результат патологических процессов в клетке. Следовательно, материал для электронно-микроскопических исследований желательнее брать и помещать в фиксатор как можно скорее. Все процедуры рекомендуется проводить при низких температурах.

Фиксация

Ее целью является предотвращение развития посмертных изменений и сохранение структурных элементов клеток тканей и органов в том положении и месте, которое они занимали прижизненно. В качестве фиксации используют действие низких температур (замораживание) и различные химические вещества. Замораживание образца позволяет не использовать химические фиксирующие вещества и пропустить этап «обезвоживание», что позволяет сохранить структуру и состав без изменений.

Химические вещества, применяемые для фиксации, делят на две группы:

1. Стабилизирующие липиды (осмиевая кислота, бихромат калия, перманганат калия, глутаровый альдегид, формальдегид и т. д.).
2. Коагулирующие белки (сулема, пикриновая кислота, уксусная кислота, спирт, ацетон и т. д.).

В электронно-микроскопической технике в основном применяют фиксирующие вещества, относящиеся к первой группе, благодаря тому, что они не повреждают ультраструктуру клеток. Фиксаторы, коагулирующие белки, вызывают повреждение клеточных структур, но так как они характеризуются выраженным дегидратирующим действием, их применение оправдано для выявления образований, которые без такой фиксации не обнаружить.

Фиксация представляет собой сложный процесс взаимодействия химических соединений с веществами, входящими в состав клеток и тканей. Например, при действии осмиевой кислоты и альдегидов происходит образование поперечных связей между молекулами веществ. Четырех окись осмия взаимодействует с липидами по принципу образования двойных связей. При осмиевой фиксации разрушаются микротрубочки и микрофиламенты, но несомненным достоинством данного фиксатора является высокое разрешение клеточных мембран. Повреждающее действие осмиевой кислоты вызвано повышением кислотности тканей при данной фиксации, поэтому в состав фиксатора вводят

буферный раствор для повышения рН. Альдегидная фиксация не вызывает стабилизации липидов, но ее преимущество заключается в том, что альдегиды лучше связывают белки. Для получения хорошей картины структуры всех клеточных компонентов используют положительные качества различных фиксаторов при обработке одного объекта, например, часто проводят предварительную фиксацию альдегидами с последующей дофиксацией осмиевой кислотой. Качество фиксации так же зависит от способа применения фиксирующих веществ.

Наиболее часто применяются следующие способы фиксации:

- 1) погружная фиксация – образец погружают в раствор фиксатора;
- 2) фиксация на месте – фиксирующую жидкость наносят на объект;
- 3) перфузионная фиксация – фиксатор вводят в кровоток, и кровь с фиксирующим раствором омывает орган;
- 4) паровая фиксация – объект помещают в пары фиксатора.

Промывка

К концу фиксации часть фиксирующего вещества не связывается с тканевыми элементами. Взаимодействие оставшегося фиксатора с тканью может продолжаться длительное время и приводить к перефиксации. При этом наблюдается уменьшение числа белка, ткань становится хрупкой. Эти явления ухудшают возможность получения хороших ультратонких срезов. Поэтому после окончания фиксации объект должен быть отмытым от фиксатора. Промывку необходимо проводить в буферном растворе, который применялся для данной фиксации.

Обезвоживание

Данная процедура обуславливается средой, в которую заливают объект. Если ткань заливают в среду, которая смешивается с водой, то в обезвоживании нет необходимости. Однако большинство заливочных сред не смешиваются с водой. Следовательно, перед подобной заливкой необходимо препарат обезводить. Вытеснение воды из образца производят этиловым, метиловым спиртами, ацетоном. Известно, что перенесение фиксированного материала в обезвоживающую жидкость высокой концентрации приводит к повреждению тканей. Электронно-микроскопически при этом обнаруживаются очаги сжатия и разрыва клеточных компонентов. Из-за этого заливаемый препарат проводится через обезвоживающую среду возрастающей концентрации.

Заливка

Заливочные среды, применяемые в процессе приготовления препаратов для световой микроскопии, оказались непригодными для электронной микроскопии. Парафин слишком мягок, поэтому, используя его нельзя получить ультратонкие срезы. При заливке в целлоидин и желатин в процессе затвердевания происходит сильное сжатие тканей и вследствие этого деформация изучаемых ультраструктур. Заливочные среды, применяемые в электронной микроскопии должны удовлетворять следующим требованиям:

- 1) быть жидкими в мономерном (неактивном) состоянии, что необходимо для полной пропитки вещества;
- 2) быть достаточно твердыми в полимерном (активном) состоянии для получения хороших ультратонких срезов;
- 3) при полимеризации не изменяться в объеме;
- 4) быть химически инертными к заливаемым тканям, а также к реактивам, используемым для контрастирования образца;
- 5) смешиваться с веществами, применяемыми для обезвоживания;
- 6) не снижать четкости электронно-оптического изображения объекта при микроскопировании, то есть иметь малое рассеяние электронов;
- 7) быть устойчивыми к бомбардировке электронами.

Заливочные среды, применяемые в настоящее время для электронной микроскопии, делят на две группы: водорастворимые и водонерастворимые. Водорастворимые среды: аквон, дуркупан, гликольметакрилат, оксипропилметакрилат. Заливка в водорастворимые среды имеет свои особенности. Так, например, обезвоживание осуществляется не специальными веществами (спирт, ацетон), а пропитыванием заливочной средой возрастающей концентрации. Недостатком подобной заливки является то, что при альдегидной фиксации из тканей вымываются водорастворимые белки и гликоген и частично липиды. Преимуществом подобных заливок является широкая возможность применения цитохимических методов исследования. К водонерастворимым средам относят аралдит, эпон, вестопал, стирол и т. д. В настоящее время наиболее широко применяются аралдитовые и эпоновые заливочные среды. Их недостатком является то, что они обладают высоким показателем рассеивания электронов. На ультрамикротоме ножами из сколотого стекла или полированного алмаза делают срезы тканей толщиной обычно 30–40 нм.

Контрастирование

Полихромность светового луча определяет применение различных красителей. Электронный луч монохроматичен, следовательно, на данном этапе развития науки возможность получения цветowych изображений исключена. Изображение, получаемое в электронном микроскопе, имеет вид черно-белого снимка. Контраст возникает вследствие того, что различные структуры объекта обладают неодинаковой способностью пропускать электроны. Молекулы компонентов клеток живых организмов содержат мало тяжелых атомов, отклоняющих электроны. Значит, в биологические объекты необходимо вводить соединения, в состав которых входят тяжелые атомы, обуславливающие возникновение контраста и способствующие получению четкого изображения структур. К таким веществам относятся, прежде всего, осмиевая кислота и перманганат калия, являющиеся в тоже время и фиксаторами. Также применяют фосфорно-молибденовую, фосфорно-вольфрамовую кислоты, уранилацетат (соль урана), цитрат свинца (соль свинца), соли серебра и т. д. Веществам, применяемым для контрастирования, присущи некоторые особенности, так, например, соли свинца при высоких значениях рН хорошо выявляют различные мембраны и т. д. Однако, несмотря на некоторую избирательность, большинство контрастирующих веществ не являются специфичными в гистохимическом смысле. Наиболее часто применяют следующие способы контрастирования:

- 1) тотальное контрастирование – контрастирующее вещество добавляют в фиксатор или обезвоживающее вещество;
- 2) контрастирование на ультратонких срезах.

Контрастированные ультратонкие срезы изучают в электронных микроскопах. При хорошем контрасте можно различить структуры, находящиеся на расстоянии 0,1–0,2 нм друг от друга. Значит для того, чтобы на образце различить детали, разделенные расстоянием в 1 нм, необходимо увеличение порядка 100–200 тыс. Современные электронные микроскопы способны создать изображение с данным увеличением, но при этом на фотопластинке изображается слишком малая часть образца. Поэтому делают снимок на малом увеличении, а потом увеличивают его фотографически.

ТЕМА 2

КЛЕТКА. КЛЕТОЧНОЕ ЯДРО. БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ. ОРГАНЕЛЛЫ. ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

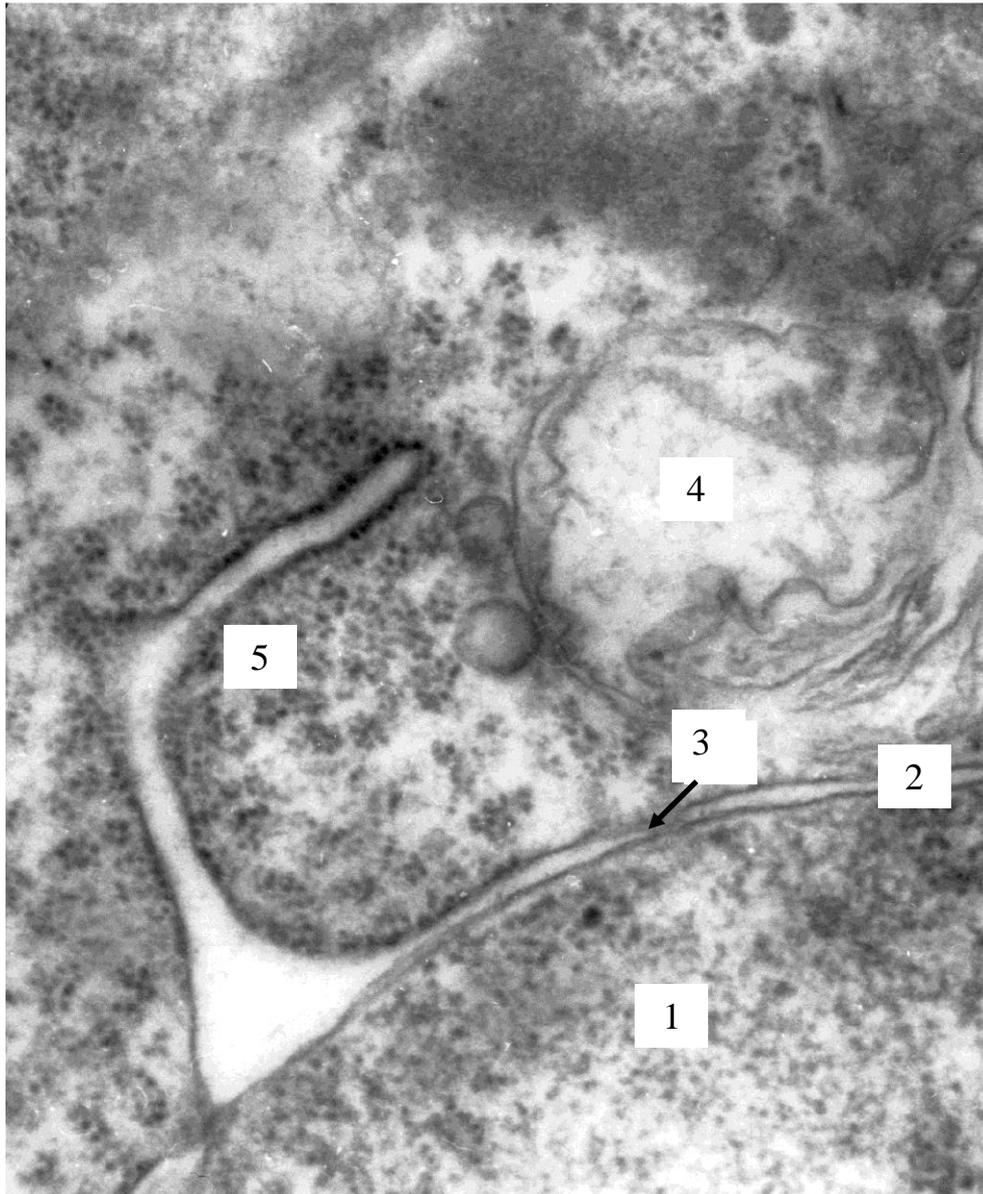


Рис. 4. Ядерная оболочка (кариолемма). Электронная микрофотография части биполярного нейрона сетчатки. Ув. $\times 125000$.

1 – ядро; 2 – ядерная оболочка (кариолемма); 3 – ядерные поры (стрелка); 4 – комплекс Гольджи; 5 – гранулярная эндоплазматическая сеть (по Е.Ю. Варакута)

Описание рисунка 4. На электронограмме представлена кариолемма, состоящая из двух элементарных биологическую мембран. Наружная ядерная мембрана является частью гЭПС, так как она связана с рибосомами. Внутренняя ядерная мембрана связана с гетерохроматином. Пространство между ядерными мембранами называется перинуклеарное пространство и может рассматриваться как часть циркуляторной системы клетки. Видны участки, на которых наружная и внутренняя ядерные мембраны соединяются и образуются кольцевидные отверстия (ядерные поры), в которые встроен комплекс ядерной поры (рис. 5).

Комплекс поры состоит из:

1) соединения наружной и внутренней мембран (мембранный компонент);

2) рибонуклеопротеидов, имеющих вид гранул или нитей (немембранный компонент) и образующих следующие структуры:

а) восемь белковых субъединиц, расположенных в вершинах восьмиугольника (периферические белковые субъединицы). «Восьмиугольников» три и они лежат друг над другом: первый – со стороны внутренней ядерной мембраны, второй – со стороны наружной, а третий – между ними;

б) фибриллы, отходящие от глобул и соединяющиеся в центре (диафрагма поры), перекрывают пору и регулируют ее проницаемость для различных молекул, т. е. получается «колесо» с восемью спицами;

с) в месте, где сходятся «спицы колеса», может находиться транспортируемая субъединица рибосом (центральная субъединица).

Количество ядерных пор зависит от активности синтетических процессов в клетке, так у сперматозоидов они могут отсутствовать.

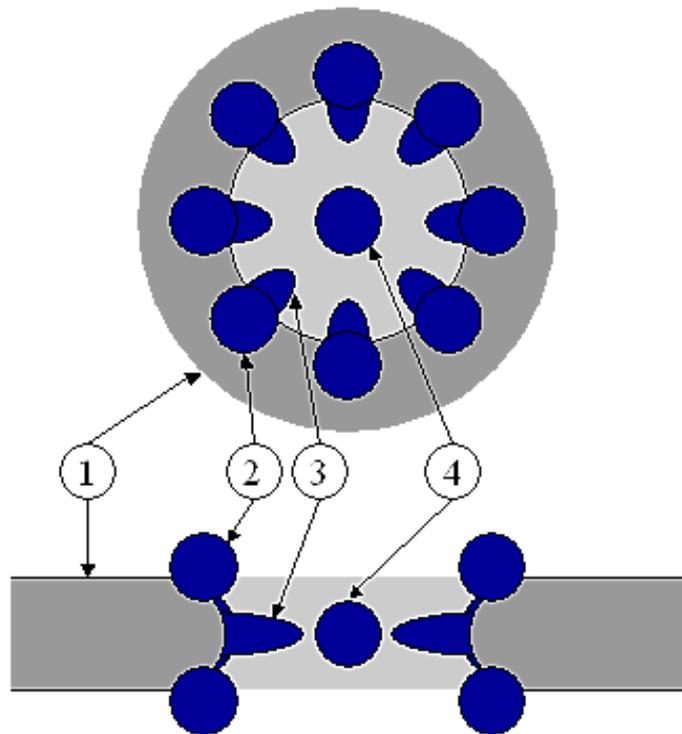


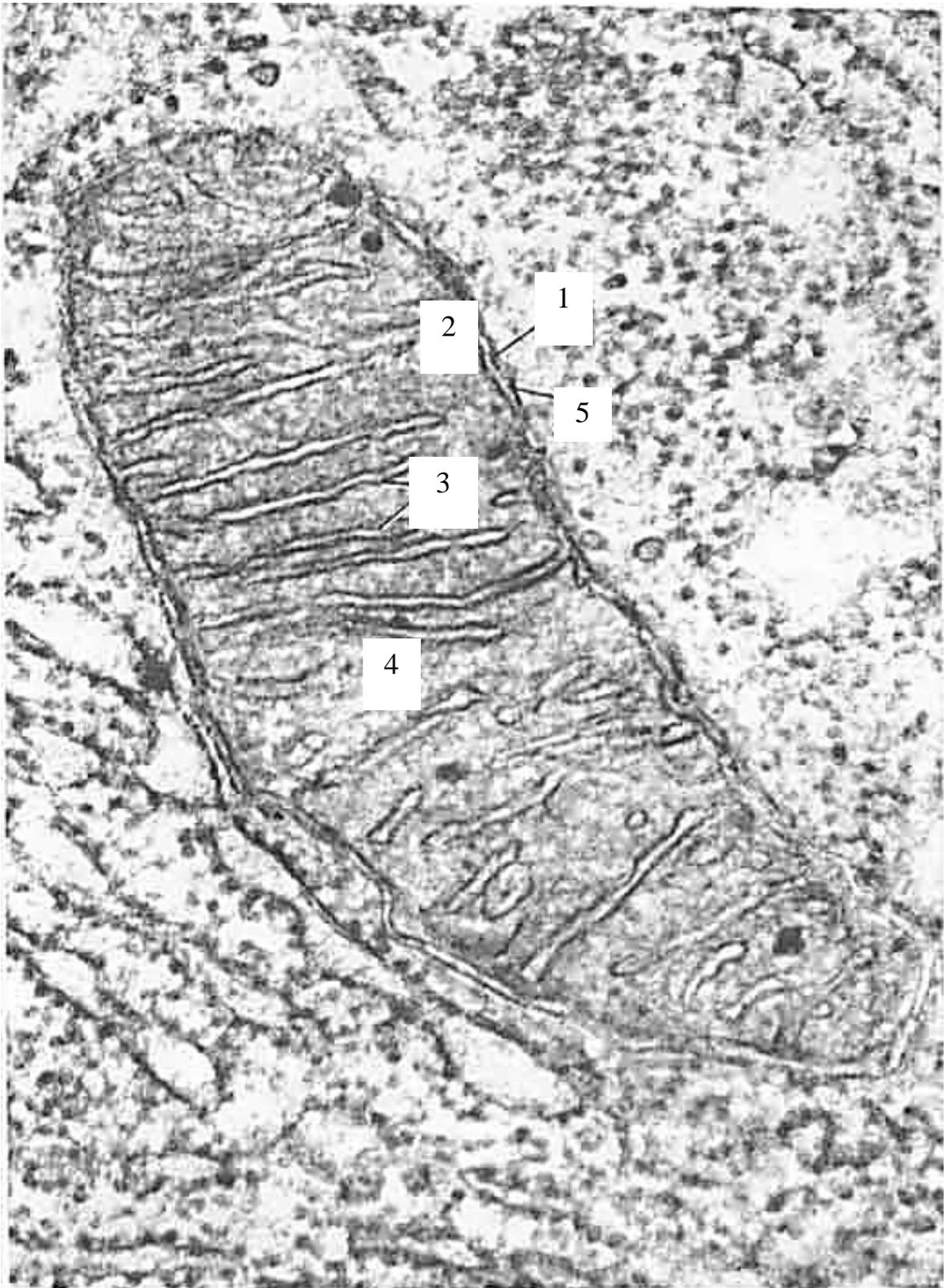
Рис. 5. Схема строения комплекса поры:
1 – ядерная оболочка, 2 – периферические гранулы, 3 – диафрагма, 4 – центральная гранула



Рис. 6. Гранулярная эндоплазматическая сеть.

Электронная микрофотограмма аденоцита гипофиза. Ув. $\times 82000$.

1 – каналцы гранулярного эндоплазматического ретикулума; 2 – рибосомы
(по И.И. Дедову)



**Рис. 7. Митохондрия. Электронная микрофотограмма клетки
концевого отдела поджелудочной железы. Ув. $\times 100000$.**

1 – наружная митохондриальная мембрана; 2 – внутренняя митохондриальная мембрана; 3 – митохондриальные кристы; 4 – митохондриальный матрикс; 5 – межмембранное пространство (по Ю.Н. Копаеву)

Описание рисунка 6. На электронограмме виден участок цитоплазмы аденоцита гипофиза. Центральную часть электронограммы занимает гранулярная эндоплазматическая сеть, которая представлена совокупностью мембранных структур (плоских мешков (цистерн), вакуолей, трубочек). Со стороны гиалоплазмы мембраны покрыты мелкими гранулами – рибосомами. Здесь проходит синтез экспортных и мембранных белков.

Эндоплазматическая сеть очень ранима при воздействиях: она быстро теряет рибосомы и разрушается. Однако благодаря способности к быстрым перестройкам может восстанавливаться.

Описание рисунка 7. На электронограмме виден фрагмент цитоплазмы ацинарной клетки поджелудочной железы, содержащий митохондрию. Хорошо видно, что её стенка образована двумя мембранами, наружной и внутренней, а между ними находится замкнутая полость или **межмембранное пространство**. Наружная митохондриальная мембрана – гладкая, не имеет складок или выступов, а внутренняя имеет складки, направленные внутрь митохондрии (**кристы**), которые на электронограмме имеют вид трубочек со светлым содержимым. На мембранах, образующих кристы, фиксированы ферменты дыхательной цепи, значит, чем больше крист, тем активнее митохондрия (так как складки увеличивают активную, работающую площадь). Часто на электронограмме не видно, что кристы отходят от внутренней мембраны.

Митохондриальный матрикс на электронограммах имеет мелкозернистое строение и располагается внутри митохондрии. В матриксе содержатся ферменты цикла трикарбоновых кислот; митохондриальная ДНК (в виде нитей), РНК, рибосомы (в виде мелких точек), ферменты и аппарат собственного белкового синтеза (так как часть белков митохондрий не кодируются в ДНК ядра). Просветление матрикса – это признак старения митохондрий.



Рис. 8. Комплекс Гольджи (пластинчатый комплекс).

Электронная микрофотограмма части цитоплазмы нервной клетки из спинномозгового узла крысы. Ув. $\times 84000$.

1 – диктиосома (стопка Гольджи) (КГ); 2 – пузырьки комплекса Гольджи;
3 – везикулы комплекса Гольджи (по Л.Н. Михайловой)

Описание рисунка 8. На электронограмме виден фрагмент цитоплазмы нервной клетки из спинномозгового узла крысы, содержащий комплекс Гольджи. В его состав входят **цистерны, везикулы и вакуоли.**

Цистерны имеют форму двояковогнутого диска, так как по бокам они шире, чем в центре (при гипертрофии клетки цистерны становятся вытянутыми). На электронограмме они видны в виде отдельных фрагментов, из-за того, что редко попадают в срез целиком, и увидеть их форму полностью становится сложно. Цистерны, заполнены светлым содержимым, так как электронно-прозрачны, уложены друг на друга в столбики («монетные столбики») и не сообщаются друг с другом. Кроме того, каждая цистерна в центре изогнута так, что выпуклая сторона обращена в сторону ядра клетки и получила название поверхность формирования (**цис поверхность**), а вогнутая – поверхность созревания (**транс поверхность**).

Везикулы имеют вид небольших округлых мешочков, содержащих упакованный продукт со светлым, электронно-прозрачным содержимым, готовый к отправке или применению внутри клетки. Они чаще встречаются на транс поверхности и расположены в периферической части цистерн.

Вакуоли чаще встречаются возле цис поверхности, заполнены продуктом, недавно поступившим из мест синтеза (например, гЭПС). Так как продукт поступает для доработки и упаковки т. е. он еще «не упакован», то вакуоли выглядят на электронограммах как большие и светлые расширенные цистерны.

Отличия от различных видов эндоплазматической сети на электронограммах

В гЭПС на цистернах имеются рибосомы, и не наблюдается их классическая укладка «в стопку». Кроме того, они могут встречаться по всей клетке, а не только возле ядра или центра клетки. Структуры аЭПС представлены пузырьками или расширенными вакуолями, и они также могут встречаться по всей клетке.

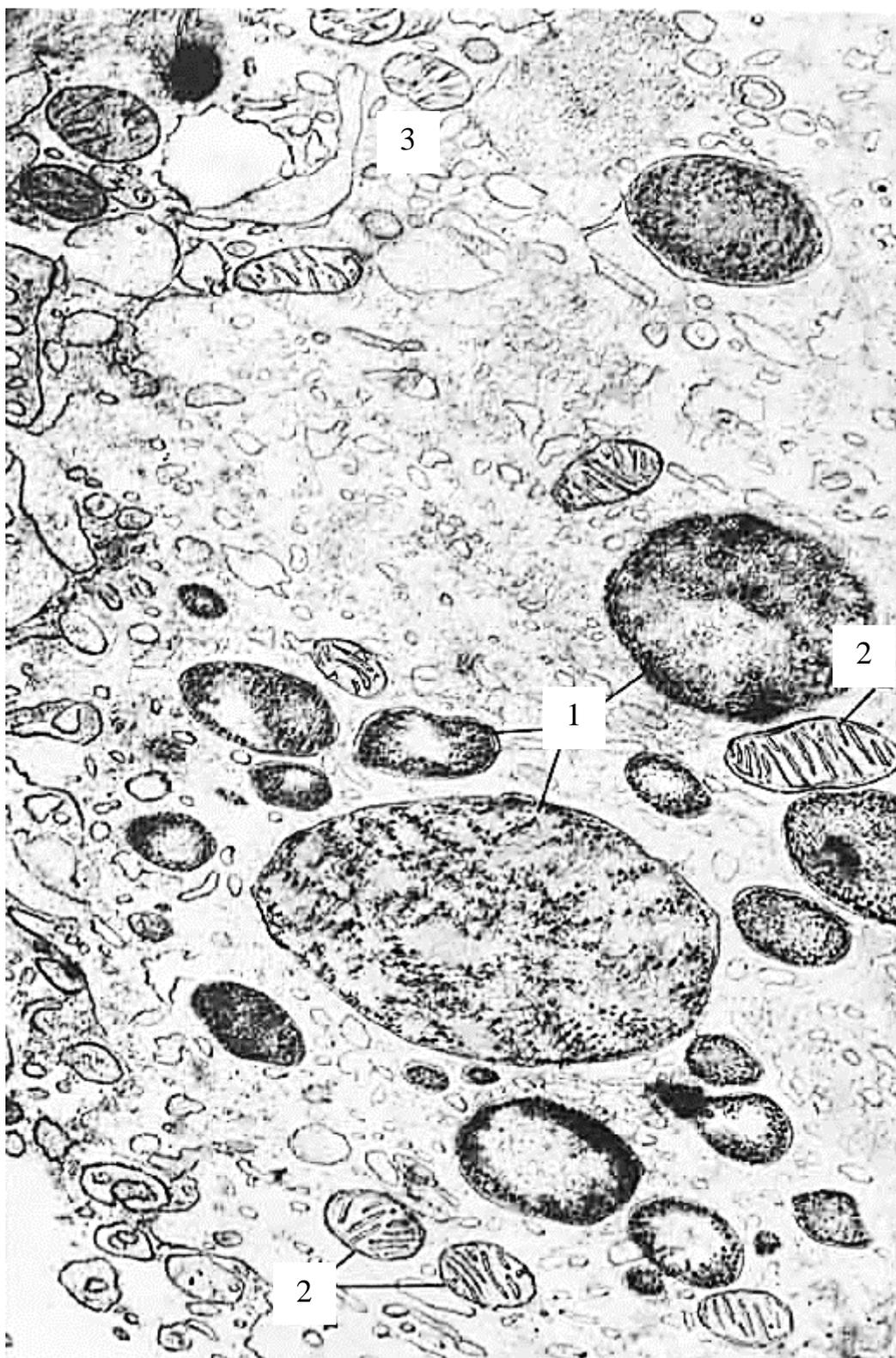


Рис. 9. Лизосомы. Электронная микрофотограмма цитоплазмы макрофага из лимфатического узла крысы. Ув. $\times 26000$.

1 – гетерофаголизосомы (вторичные) с электронноплотными частицами; 2 – митохондрии; 3 – эндоплазматическая сеть (по Ю.В. Машковцеву)

Описание рисунка 9. На электронограмме виден фрагмент цитоплазмы макрофага, на котором представлены все органеллы: лизосомы, митохондрии, аЭПС и гЭПС в центре и свободные рибосомы в верхнем углу справа.

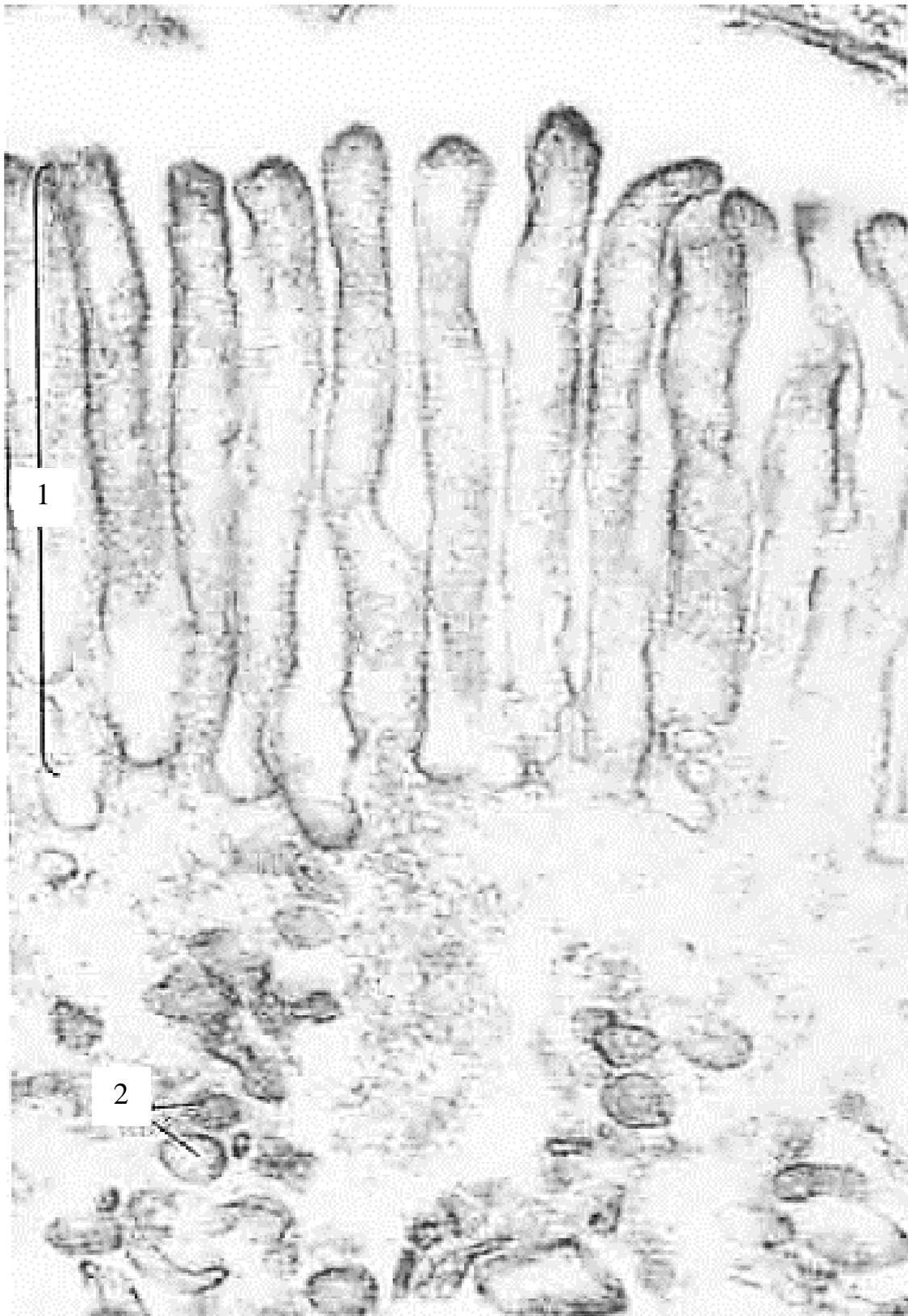
Лизосомы имеют различную форму, размеры и электронную плотность, что затрудняет идентификацию на электронограммах. Выделяют следующие виды лизосом: **везикулы Гольджи (первичные)** содержат неактивные кислые литические ферменты (кислая фосфатаза – маркер лизосом). На электронограмме они имеют самые мелкие размеры, а их содержимое – мелкозернистый вид. **Гетерофаголизосомы (вторичные)** – это первичные лизосомы, слившиеся с фагосомой, содержат литические ферменты в активной форме. На электронограмме имеют более крупные размеры (могут быть в 10–15 раз больше первичных), различную форму, а их содержимое либо однородное мелкозернистое (переваривание в разгаре или успешно завершается), либо в них содержатся различные структуры (переваривание только начинается или остались непереваренные остатки).

Существуют следующие разновидности гетеролизосом:

- 1) **гетерофаголизосома** (содержимое фагосома);
- 2) **аутофаголизосома** (содержимое поврежденная или погибшая собственная органелла).

Телолизосомы – третичные лизосомы (остаточные или резидуальные тельца) образуются, при неполном переваривании субстрата (липофусцин; миелиновые кольцевидные тельца, угольная пыль).

Мультивезикулярное тельце состоит из многочисленных мелких пузырьков с кислой фосфатазой заключенных в одну общую оболочку и образуется при слиянии первичной лизосомы с пиноцитозными пузырьками (в ней переваривается жидкий продукт, а не плотный как в фаголизосоме).



**Рис. 10. Апикальная часть клетки проксимального отдела нефрона.
Электроннограмма. Ув. $\times 124000$.
1 – микроворсинки; 2 – везикулы (по В.В. Королеву)**

Описание рисунка 10. На электронограмме представлены микроворсинки, которые располагаются на апикальной поверхности клетки и являются выростами цитоплазмы, покрытыми цитолеммой. На их поверхности находится гликокаликс, содержащий липопротеиды и гликопротеины, а внутри микроворсинки лежат актиновые сократимые микрофиламенты, которые позволяют микроворсинке двигаться (сгибаться, утолщаться и т.д.).

Отличия от ресничек и жгутиков:

- 1) они всегда имеют меньшие размеры;
- 2) внутри них лежат не микротрубочки, а микрофиламенты;
- 3) у них нет базального тельца в основании;
- 4) выполняют совершенно другие функции.

Функции микроворсинок:

- 1) увеличивают апикальную поверхность клеток для оптимального всасывания (например, в кишечнике, почечных канальцах);
- 2) участвуют в пристеночном пищеварении, так как в гликокаликсе микроворсинок обнаружено много ферментов, участвующих в расщеплении всасываемых веществ.

Описание рисунка 11. На электронограмме виден участок цитоплазмы гепатоцита. В цитоплазме видны скопления сплюснутых цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, темноокрашенные неправильной формы глыбки гликогена, многочисленные митохондрии.

Гликоген – полисахарид, откладывающийся в гиалоплазме, откладывается в печени (до 6% от её массы) и в скелетных мышцах (< 1%). Гликоген присутствует в цитоплазме в виде гранул диаметром от 10 до 40 нм, которые под электронным микроскопом выглядят плотными и кроме гликогена, содержат ферменты, катализирующие его синтез и распад. Отложение белковых гранул происходит в эндоплазматической сети.



Рис. 11. Гранулы гликогена. Электронная микрофотограмма части цитоплазмы гепатоцита. Ув. $\times 75000$.

1 – гранулы гликогена; 2 – митохондрии; 3 - гранулярная эндоплазматическая сеть; 4 – рибосомы (по Н.А. Гайдамакину)

ТЕМА 3

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

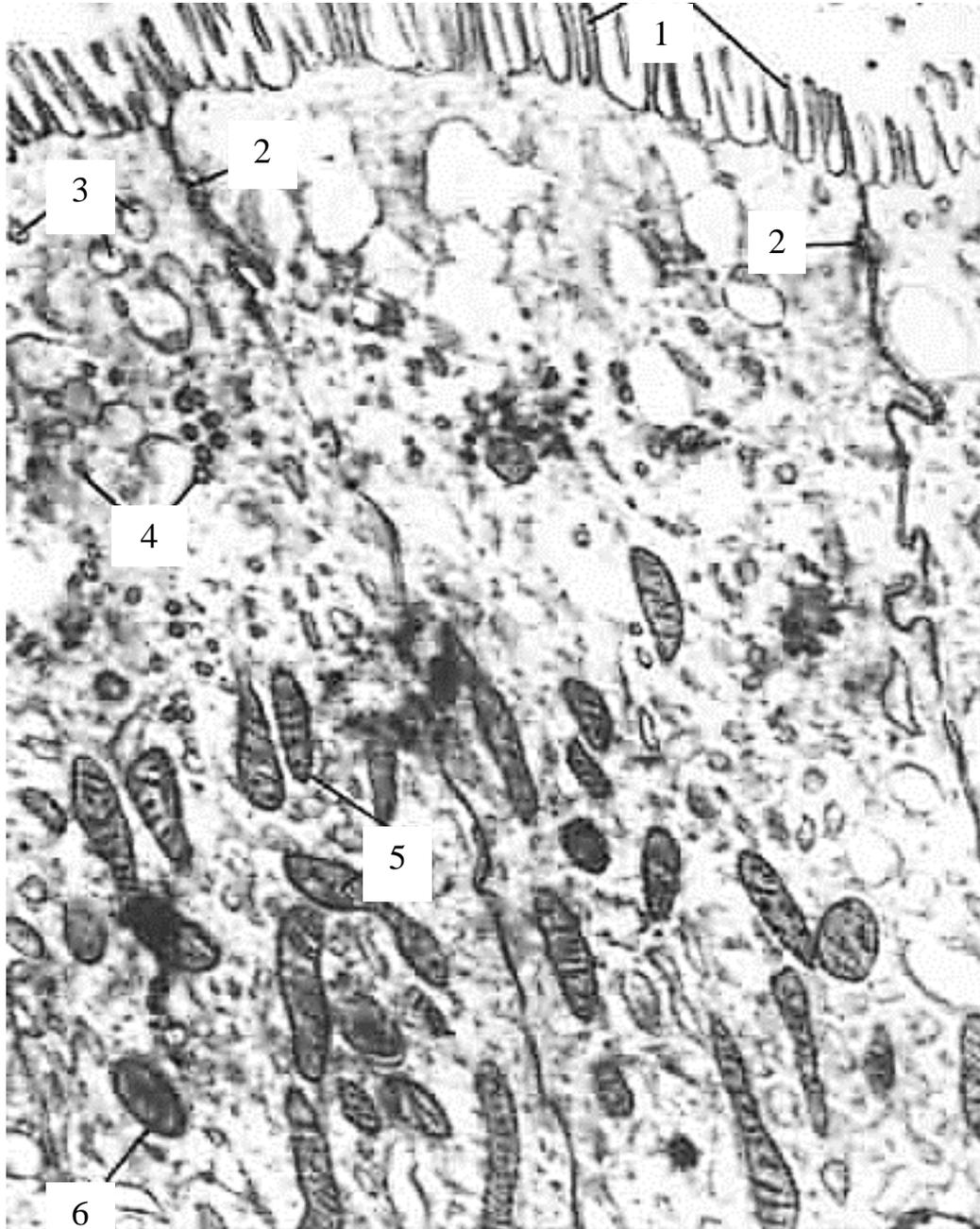


Рис. 12. Эпителий слизистой оболочки желчного пузыря собаки.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 16000$.

1 – микроворсинки на апикальной поверхности клетки; 2 – границы двух клеток;
3 – пиноцитозные везикулы; 4 – секреторные гранулы; 5 – митохондрии;
6 – лизосомы (по Джонсону с соавторами)

Описание рисунка 12. На электронограмме представлены апикальные части клеток эпителия желчного пузыря. Это призматические эпителиоциты, содержащие в цитоплазме многочисленные митохондрии вытянутой формы и мелкие, электроноплотные, гомогенные секреторные гранулы. На апикальной поверхности располагаются невысокие микроворсинки, так как в желчном пузыре идет активное всасывание воды и сгущение желчи. Некоторые продукты наоборот выделяются в желчь, поэтому в цитоплазме видны пиноцитозные везикулы, расположенные возле апикального полюса. Клетки между собой соединены плотными контактами (или замыкающими соединениями).

Описание рисунка 13. На электронограмме представлены клетки шиповатого слоя эпидермиса кожи. В них сохраняются органеллы: видна крупная митохондрия и многочисленные рибосомы, необходимые для синтеза белков, участвующих в ороговении. Ядро без признаков пикноза, хроматин дисперсный. Видно, что в некоторых местах клетки соединены десмосомами и поэтому тесно прилежат друг к другу в местах их контакта. Десмосомы обеспечивают прочность соединений между клетками и их устойчивость к механическим нагрузкам. В других местах между плазмолеммами двух клеток находится свободное пространство, из-за того, что при фиксации ткани клетки сморщиваются и в местах отсутствия десмосом клетки отходят друг от друга, а в области их наличия остаются прочно связанными. Плазмолемма становится неровной и поэтому клетка приобретает «шиповатый» вид.



Рис. 13. Фрагмент клеток шиповатого слоя кожи живота человека.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 40000$.

1 – ядро; 2 – тонофиламенты; 3 – десмосомы; 4 – клеточная мембрана;
5 – митохондрии; 6 – рибосомы (по И.Н. Михайлову и Л.Н. Михайловой)

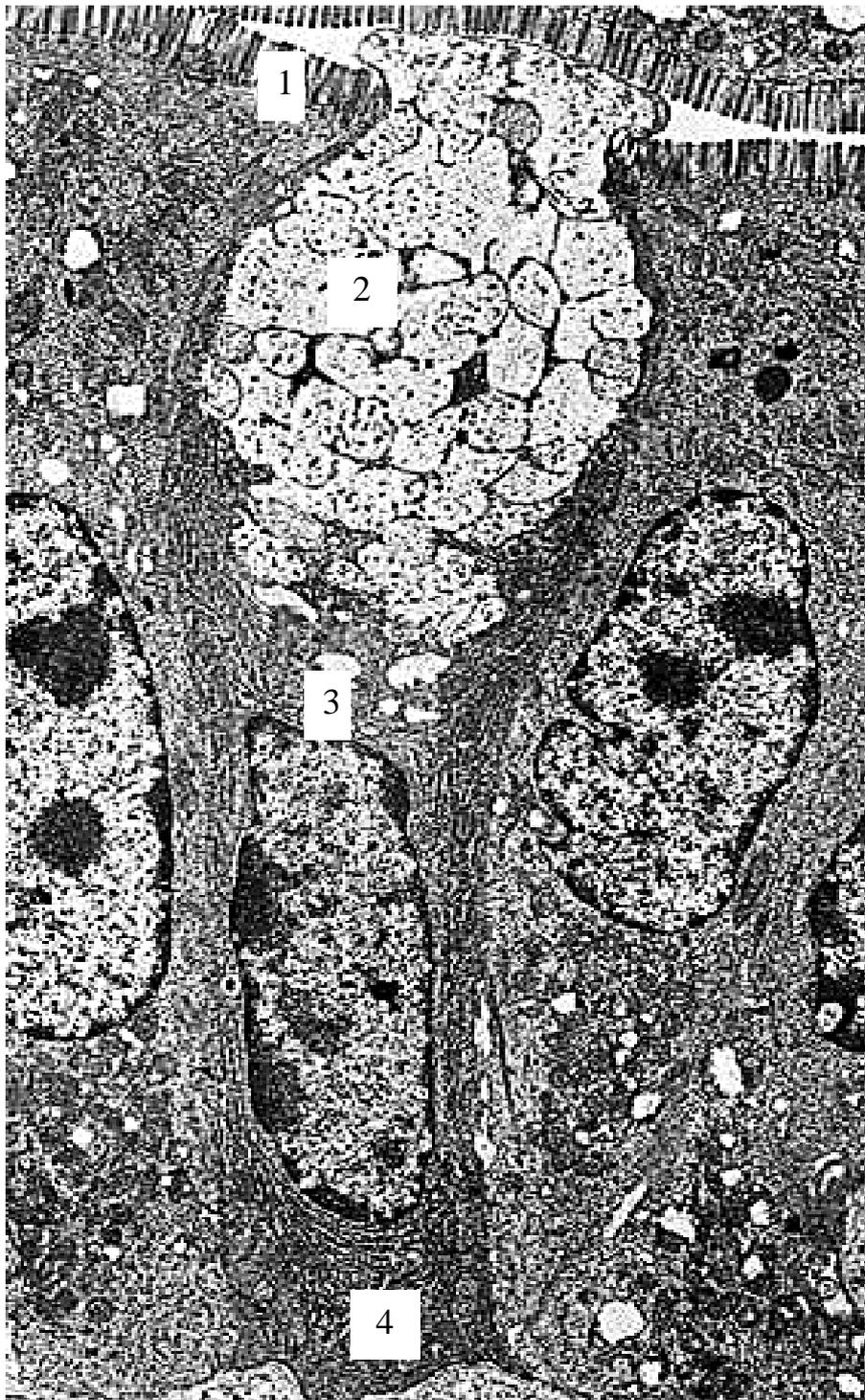


Рис. 14. Бокаловидная клетка тонкого кишечника.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 7000$.

1 – микроворсинки; 2 – секреторные гранулы; 3 – комплекс Гольджи; 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть (по L.S. Inqueira and J. Carneiro)

Описание рисунка 14. На электронограмме представлена бокаловидная клетка тонкого кишечника. Соединяется она с соседними эпителиальными клетками при помощи десмосом. В клетке располагается плотное ядро, расположенное в базальной части. Цитоплазма содержит гранулярную эндоплазматическую сеть, митохондрии, хорошо развитый аппарат Гольджи и секреторные гранулы. Наиболее крупные гранулы располагаются в апикальной части клетки. Слизь, выделяемая бокаловидными эпителиоцитами, служит для увлажнения поверхности слизистой оболочки кишечника и этим способствует продвижению пищевых частиц, а также участвует в процессах пристеночного пищеварения.

Описание рисунка 15. На электронограмме представлена сальная железа, образованная различно дифференцированными эпителиальными клетками (экзокриноцитами сальной железы или себоцитами). Базальные клетки лежат на базальной мембране и образуют периферический или ростковый слой концевой отдела железы. Себоциты мигрируют из базального слоя и дифференцируются. Эти клетки выполняют секреторную функцию, в них накапливаются в виде крупных включений липиды, которые в дальнейшем смещаются в направлении протока железы, распадаются и превращаются в секрет. **Кожное сало** облегчает трение соприкасающихся поверхностей кожи, а также препятствует развитию в ней микроорганизмов и служит жировой смазкой для волос и эпидермиса. За сутки сальные железы человека вырабатывают около 20 г кожного сала, которое смягчает кожу и придает ей эластичность. Тип секреции, при котором клетка полностью погибает и формируется секрет железы, называется голокриновым.



Рис. 15. Сальная железа. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 6800$.
1 – базальные клетки; 2, 3, 4 – дифференцирующиеся клетки; 5 – липидные включения; 6, 7 – погибающие клетки; 8 – соединительная ткань (по dr. V. L. Munger)

ТЕМА 4

ТКАНИ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ. КРОВЬ. ЛИМФА



Рис. 16. Сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит (нейтрофил).

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 12000$.

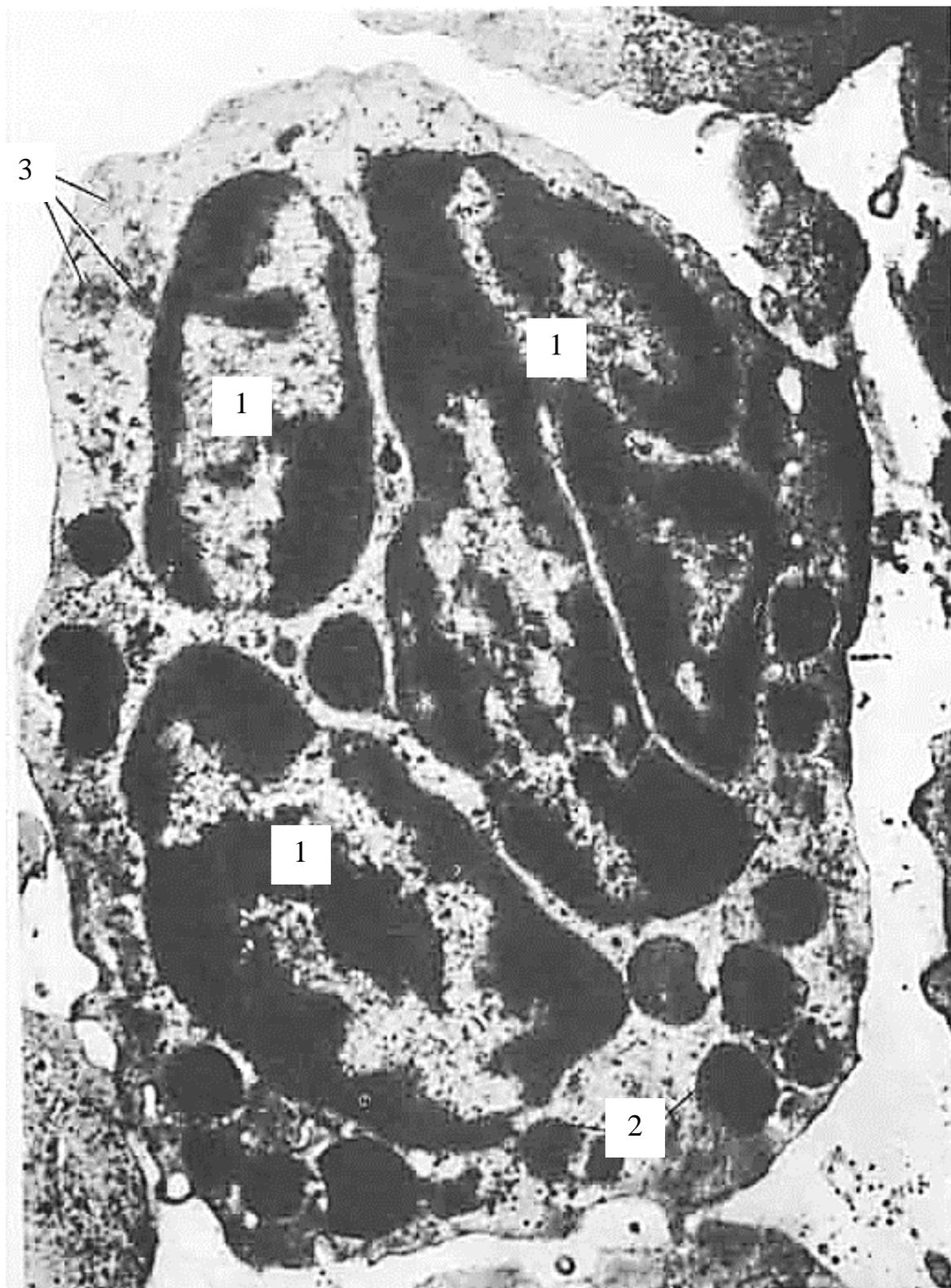
1 – сегменты ядра; 2 – перемычка между сегментами ядра; 3 – специфические нейтрофильные гранулы в цитоплазме; 4 – эндоплазматическая сеть; 5 – митохондрии (по Лоу и Фримену)

Описание рисунка 16. На электронограмме крупным планом представлен **нейтрофил**, содержащий в цитоплазме специфические и неспецифические азурофильные гранулы (лизосомы). **Ядро** клетки сегментировано, поэтому зернистые лейкоциты называют еще сегментоядерными. У нейтрофила ядро состоит из 3–5 сегментов, соединенных тонкими перемычками (у женщин иногда виден половой хроматин (барабанная палочка). Хроматин в ядре спирализован (гетерохроматин), поэтому синтетических процессов в зрелой клетке не наблюдается. Цитоплазма содержит немногочисленные митохондрии и цистерны ЭПС. Специфические гранулы мельче, чем у других гранулоцитов и окрашиваются как кислыми, так и щелочными красителями. Они содержат вещества, способствующие успешному фагоцитозу и бактерицидной активности нейтрофилов: лизоцим (разрушение стенки бактерий), щелочную фосфатазу, катионные белки и другие.

Функции нейтрофилов – неспецифический фагоцитоз.

Описание рисунка 17. На электронограмме крупным планом представлен **базофил**. Ядро клетки сегментировано (но слабее, чем у других гранулоцитов), или имеет дольчатое строение. Цитоплазма содержит немногочисленные органеллы, так как активных синтетических процессов в клетке не происходит, и цитоплазма окрашивается слабо оксифильно.

Специфические гранулы базофилов крупные, окрашиваются щелочными красителями, так как содержат кислые биологически активные вещества, обеспечивающие «запуск» воспаления и аллергических реакций немедленного типа: **гистамин** – повышает проницаемость тканей и сосудистой стенки, **гепарин** – снижает свертывание крови.



**Рис. 17. Базофильный гранулоцит (базофил).
Электронная микрофотограмма. Ув. ×18 000.**

1 – дольчатое ядро с глыбками плотного хроматина; 2 – базофильные гранулы;
3 – гранулы гликогена (по Бренару и Лепласу)

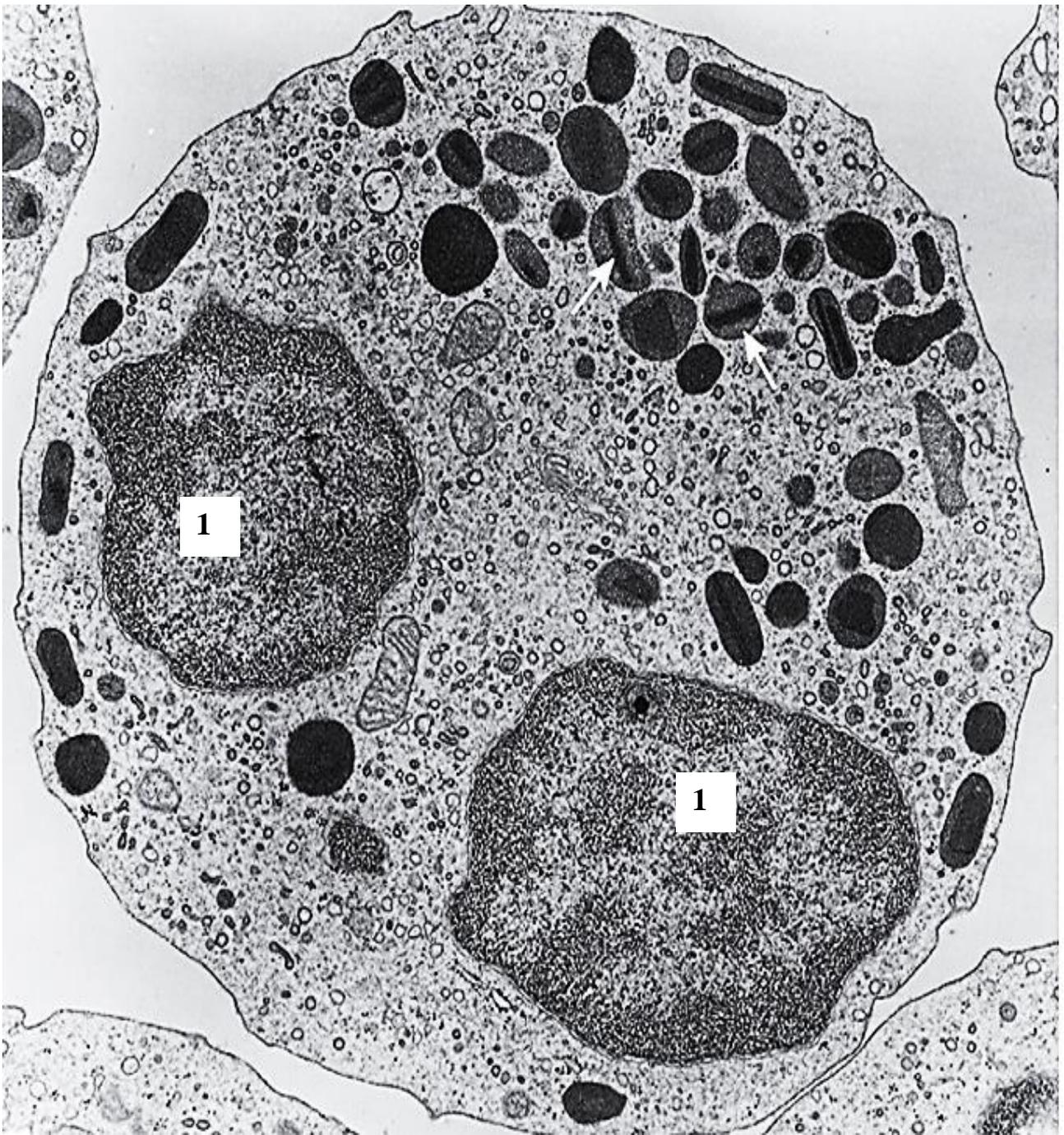


Рис. 18. Эозинофильный гранулоцит (эозинофил).

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 18\ 000$.

1 – сегментированное ядро с глыбками плотного хроматина; стрелки – специфические эозинофильные гранулы в цитоплазме (по L.P. Gartner и J.M. Hiatt)

Описание рисунка 18. На электронограмме крупным планом представлен **эозинофил**. Ядро клетки сегментировано, состоит в основном из 2 сегментов («форма пенсне»). Специфические гранулы эозинофила крупные овальной формы, окрашиваются кислыми красителями (эозин) в красный цвет, так как содержат основные (щелочные) белки и бывают двух типов: малые и большие. В центре **большой гранулы** располагается электронно-плотное кристаллоидное тело овальной формы, которое содержит антипаразитарные белки и ферменты, похожие на ферменты лизосом и пероксисом. На периферии гранулы под её мембраной располагается электронно-прозрачный матрикс, содержащий некоторые антигистаминные факторы и литические ферменты. **Малые гранулы** содержат арилсульфатазу, кислую фосфатазу, пероксидазу, катионный белок эозинофилов ЕСР.

Функции эозинофилов – антиаллергическая, антипаразитарная.

Описание рисунка 19. На электронограмме крупным планом представлен **моноцит**. Это самые крупные лейкоциты крови. Крупное, эксцентрично расположенное подковообразное ядро содержит неравномерно конденсированный хроматин. В цитоплазме располагаются многочисленные лизосомы, содержащие кислые гидролазы, арилсульфатазу, катепсин С, кислую фосфатазу, пероксидазу, вакуоли, большое количество рибосом и полирибосом, комплекс Гольджи, мелкие удлинённые митохондрии. Моноциты крови – это фактически незрелые клетки, находящиеся на пути из костного мозга в ткани. Образуются в костном мозге, выходят в кровоток и циркулируют около 2–4 суток.

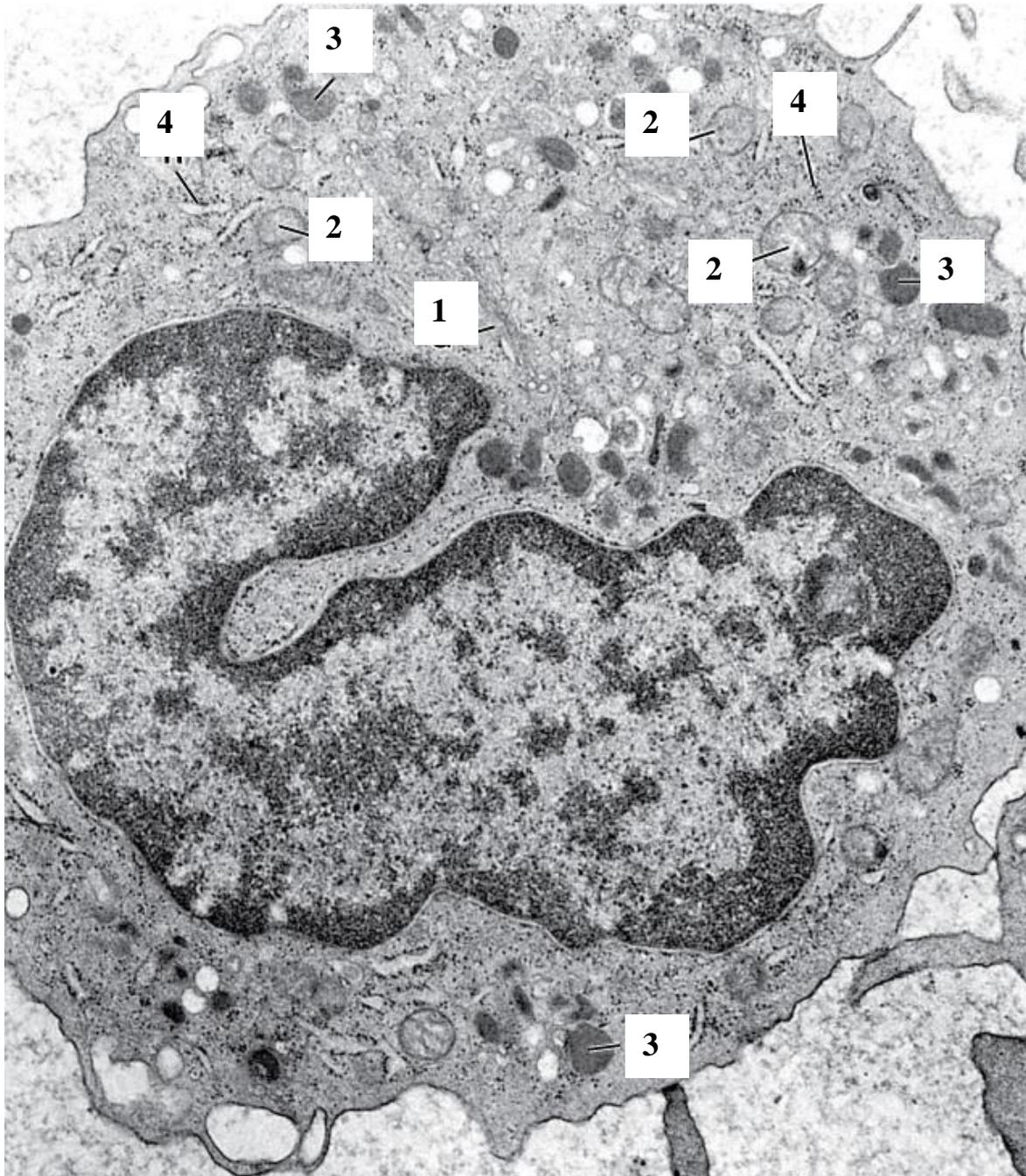


Рис. 19. Моноцит. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 22000$.

1 – аппарат Гольджи, 2 – митохондрия, 3 – лизосомы, 4 – свободная рибосома
(по А. Mescher)

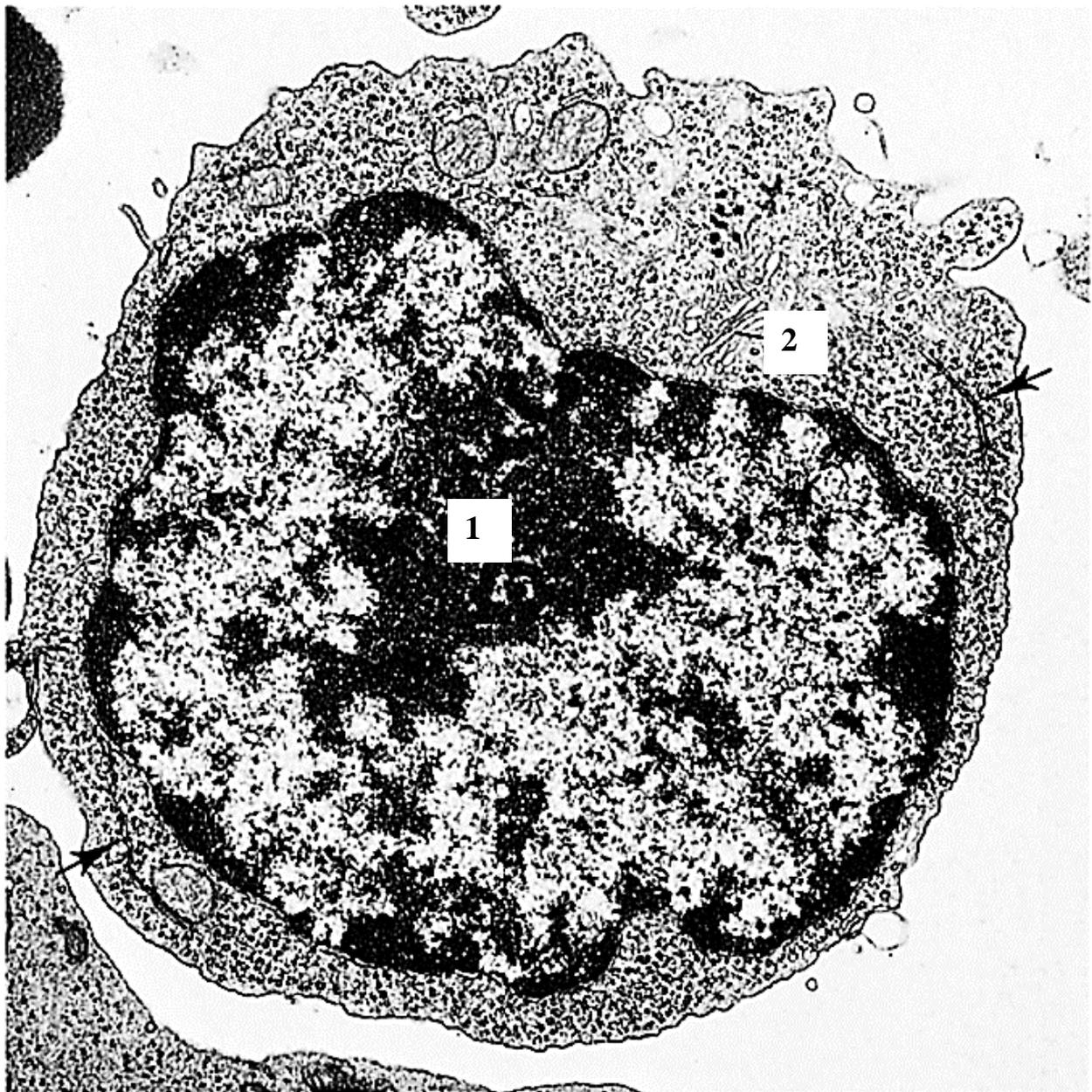


Рис. 20. Лимфоцит. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 18000$.
1 – ядро; 2 – аппарат Гольджи; стрелки – гранулярный эндоплазматический ретикулум (по L.P. Gartner и J.M. Hiatt)

Описание рисунка 20. На электронограмме представлен лимфоцит. В центре клетки лежит крупное ядро, заполненное гетерохроматином, в цитоплазме содержатся единичные митохондрии, слабо развитая грЭПС и пластинчатый комплекс, но содержится большое количество свободных рибосом и лизосом (азурофильные гранулы диаметром 0,5 мкм).

Лимфоциты делятся на большие (< 10 мкм), средние (7–10 мкм), малые (4,5–6 мкм). В периферической крови находятся малые (90%) и средние (10–12%) лимфоциты. По источникам развития выделяют:

Т-лимфоциты: их антигеннезависимая дифференцировка происходит в тимусе;

В-лимфоциты: у птиц они находятся в фабрициевой сумке (специальном органе, расположенном рядом с прямой кишкой), а у человека их антигеннезависимая дифференцировка идет в красном костном мозге.

Т- и В-лимфоциты различаются друг от друга по виду рецепторов на их мембране. При встрече лимфоцита с антигеном, к которому у него имеется рецептор, лимфоцит активируется, превращается в лимфобласт и пролиферирует, вследствие этого образуется клон клеток, с рецепторами к данному антигену.

По длительности жизни лимфоциты подразделяются на:

- короткоживущие (недели, месяцы), в основном В-лимфоциты;
- долгоживущие (месяцы, годы), в основном Т-лимфоциты.

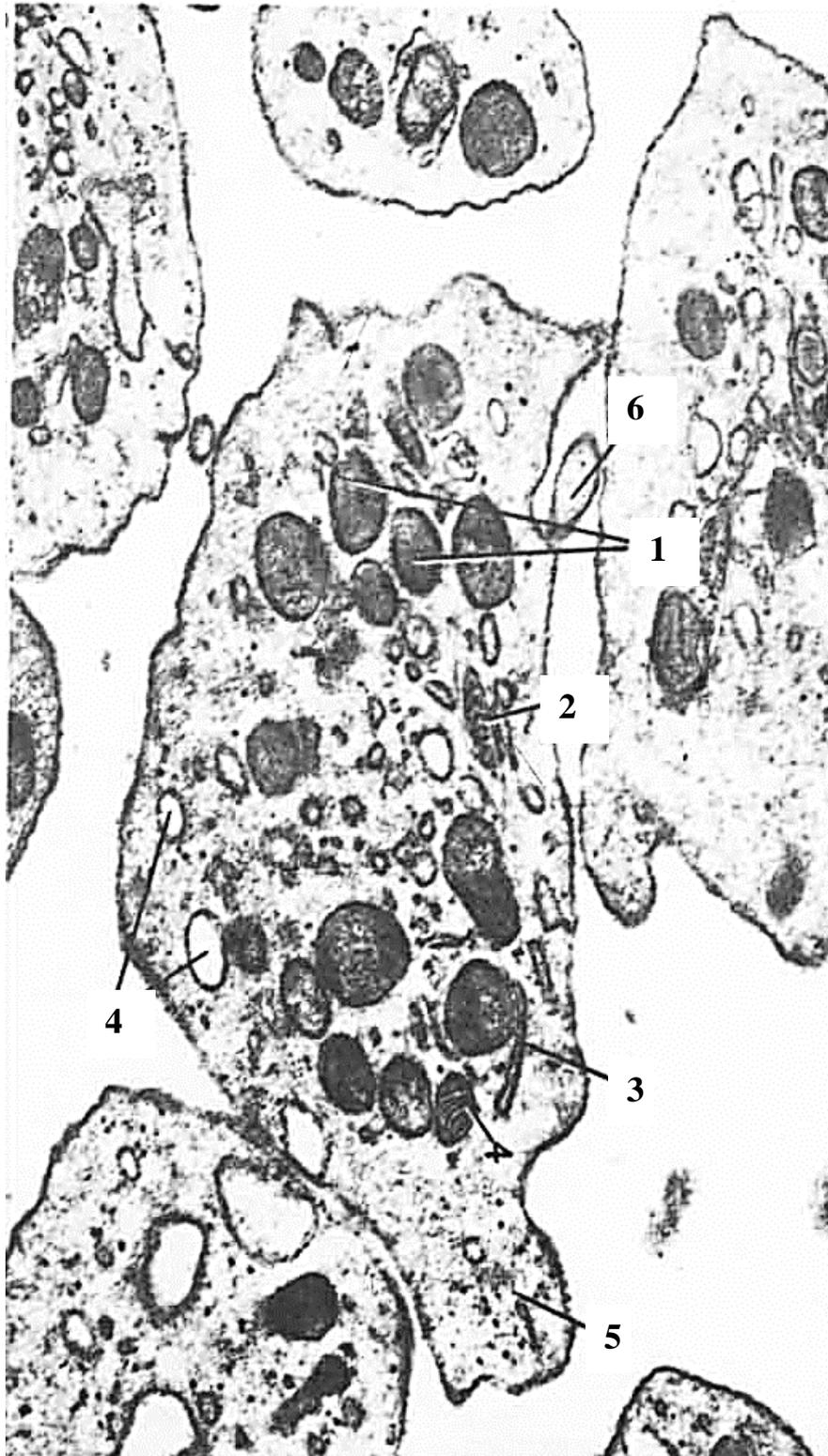


Рис. 21. Тромбоцит. Электронная микрофотограмма ультрамикроскопического среза тромбоцита крысы. Ув. $\times 35000$.

1 – тромбоцитарные гранулы; 2 – гранулы гликогена; 3 – эндоплазматическая сеть; 4 – вакуоли; 5 – отростки тромбоцита; 6 – отростки тромбоцита (по А.И. Грачевой)

Описание рисунка 21. На электронограмме представлен **тромбоцит**. Его цитоплазма состоит из **грануломера**, который расположен в центре пластинки и содержит различные виды гранул, и **гиаломера**, расположенного на периферии тромбоцита, в том числе и в его отростках. Образование псевдоподий и сохранение овальной формы тромбоцита возможно благодаря находящимся в гиаломере пучкам микротрубочек и микрофиламентов, которые состоят из сократительных белков.

Грануломер содержит митохондрии, частицы гликогена, рибосомы, единичные цистерны ЭПС, элементы КГ, гранулы. Выделяют следующие виды гранул:

- **альфа гранулы** содержат тромбоцитарные факторы свертывания крови, они более округлые и окружены мембраной;
- **бетта гранулы** содержат фосфор, АДФ, АТФ, кальций, серотонин и гистамин;
- **гамма гранулы** – это разновидность лизосом.

ТЕМА 5

КРОВЕТВОРЕНИЕ

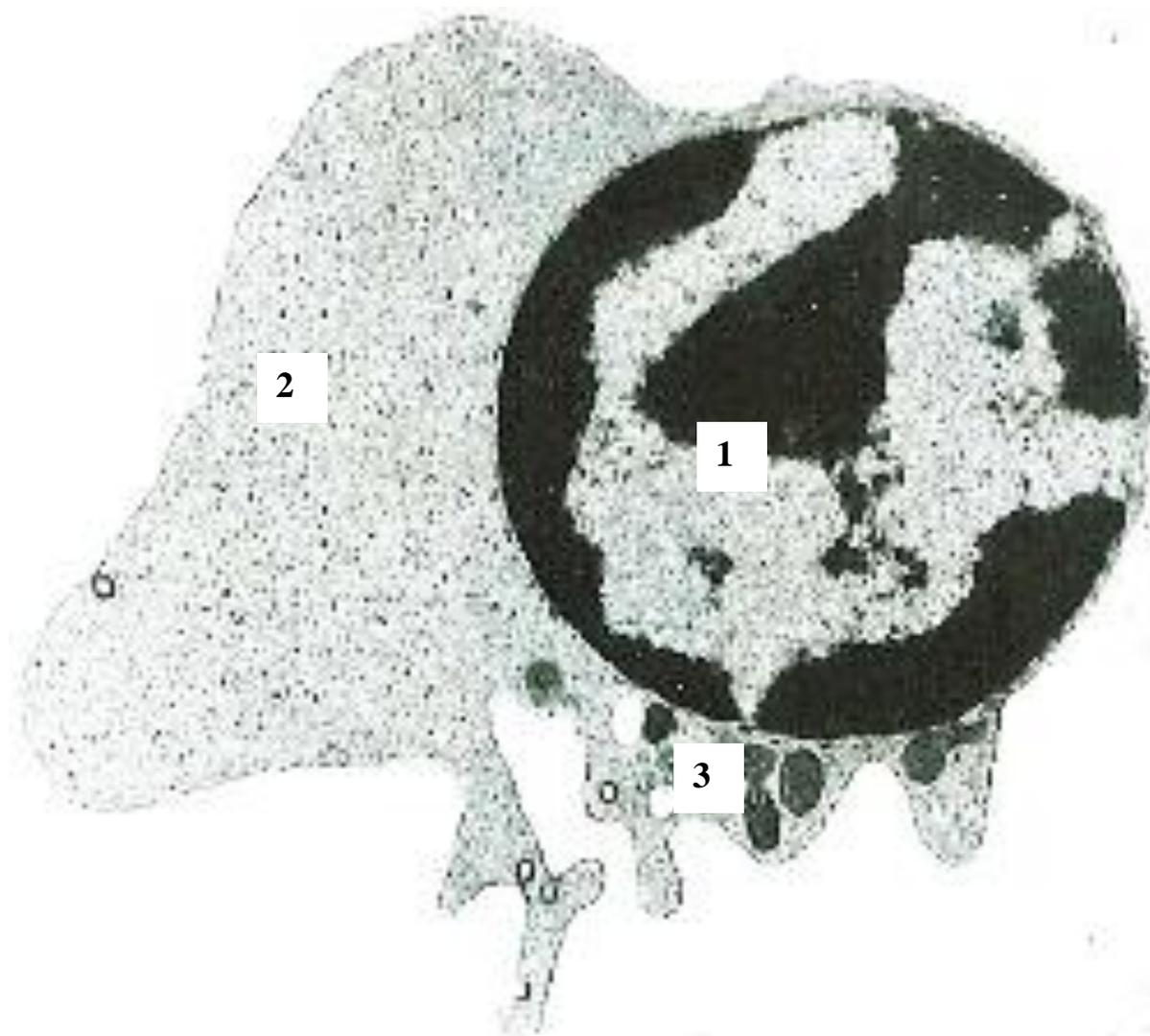


Рис. 22. Эритробласт. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 10000$.
1 – ядро; 2 – рибосомы; 3 – митохондрия (по D. Zucker–Franklin)

Описание рисунка 22. На электронограмме крупным планом представлен **эритробласт**. Клетка находится в костном мозге и в норме в крови не встречается. Ядро расположено в центре клетки, в нем хорошо видны глыбки гетерохроматина. При электронно-микроскопическом исследовании отмечается, что в этих клетках отсутствует гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. В клетках по мере дифференцировки увеличивается число свободных рибосом и полирибосом, диффузно распределенных по цитоплазме. Кроме того, в эритробласте могут обнаруживаться пучки микротрубочек, находящиеся на периферии клетки, и расположенные более или менее параллельно поверхности. Эритробласт способен к пролиферации, а дифференцировка его потомства приводит к появлению так называемого базофильного эритробласти.

Описание рисунка 23. На электронограмме крупным планом представлен **ацидофильный нормобласт** – клетка округлой формы с бесструктурным, немного эксцентрично расположенным, ядром с ярко выраженным пикнозом. Иногда маленькие частички ядра остаются в эритроцитах и называются тельцами **Хауэлла–Джолли**.

В норме оксифильных нормобластов сравнительно мало. Выталкивая на этой стадии ядро, клетка превращается в эритроцит, в котором сохраняются небольшие количества РНК, исчезающее в течение первых суток. Такой молодой эритроцит называется **ретикулоцитом**.

Описание рисунка 24. На электронограмме крупным планом представлен **эозинофильный миелоцит**. Клетка находится в костном мозге и в норме в крови не встречается. Ядро у эозинофильного миелоцита имеет овальную форму. По мере созревания эозинофильного миелоцита ядро становится сегментированным и будет содержать 2 сегмента («форма пенсне»). Хроматин в ядре дисперсный, так как синтетические процессы в клетке еще не завершены, она еще продолжает накопление специфических гранул. Цитоплазма содержит органеллы синтеза, необходимые для синтеза гранул: гЭПС, комплекс Гольджи, свободные рибосомы и митохондрии. Специфические гранулы у зернистых лейкоцитов впервые появляются на этапе миелоцита и, поэтому, мы можем выделить эозинофильные, базофильные и нейтрофильные миелоциты.

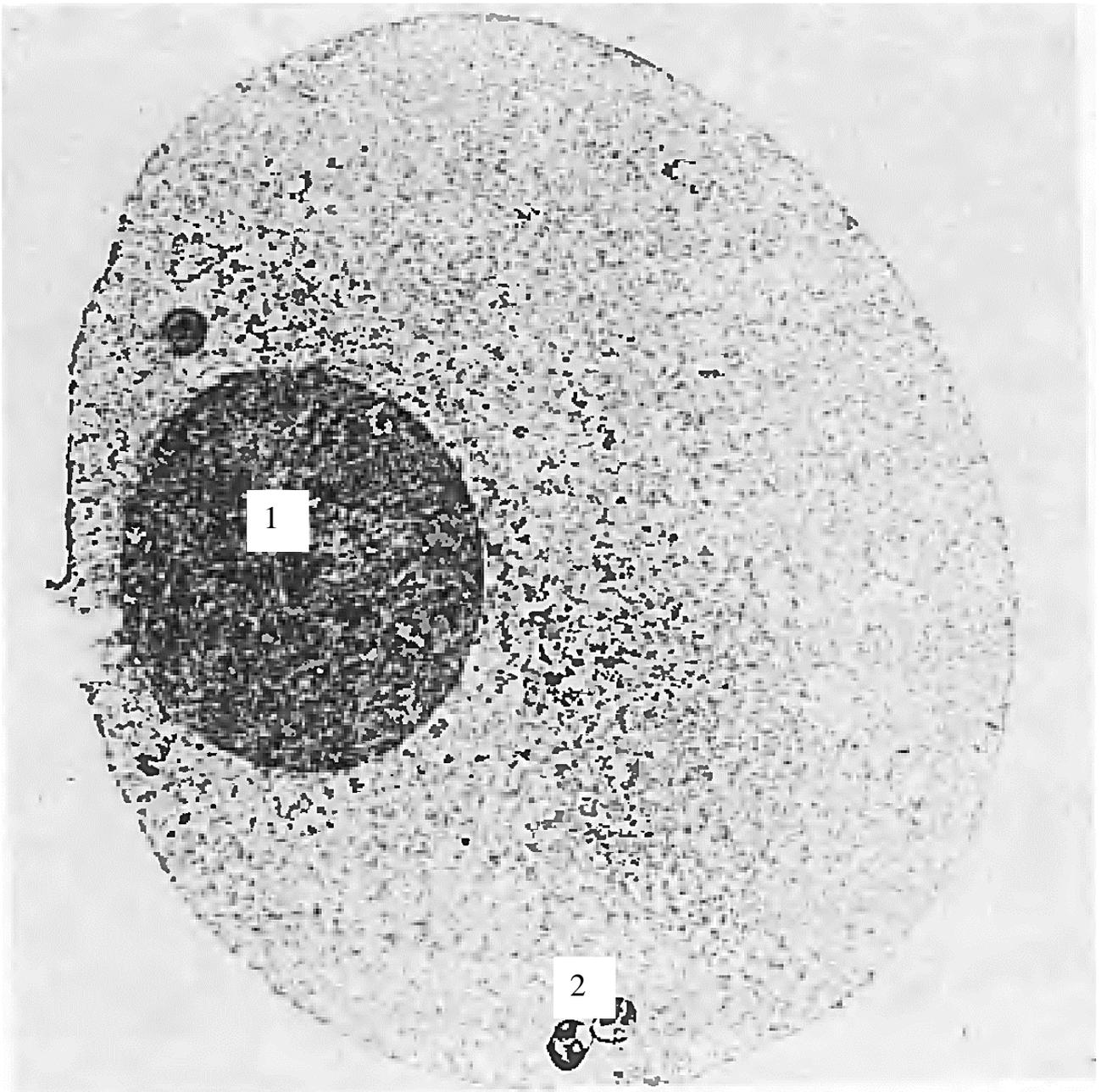


Рис. 23. Ацидофильный нормобластобласт.
Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 12000$.
1 – ядро; 2 – остатки митохондрий (по Э.И. Терентьевой и З.Г. Шишкановой)

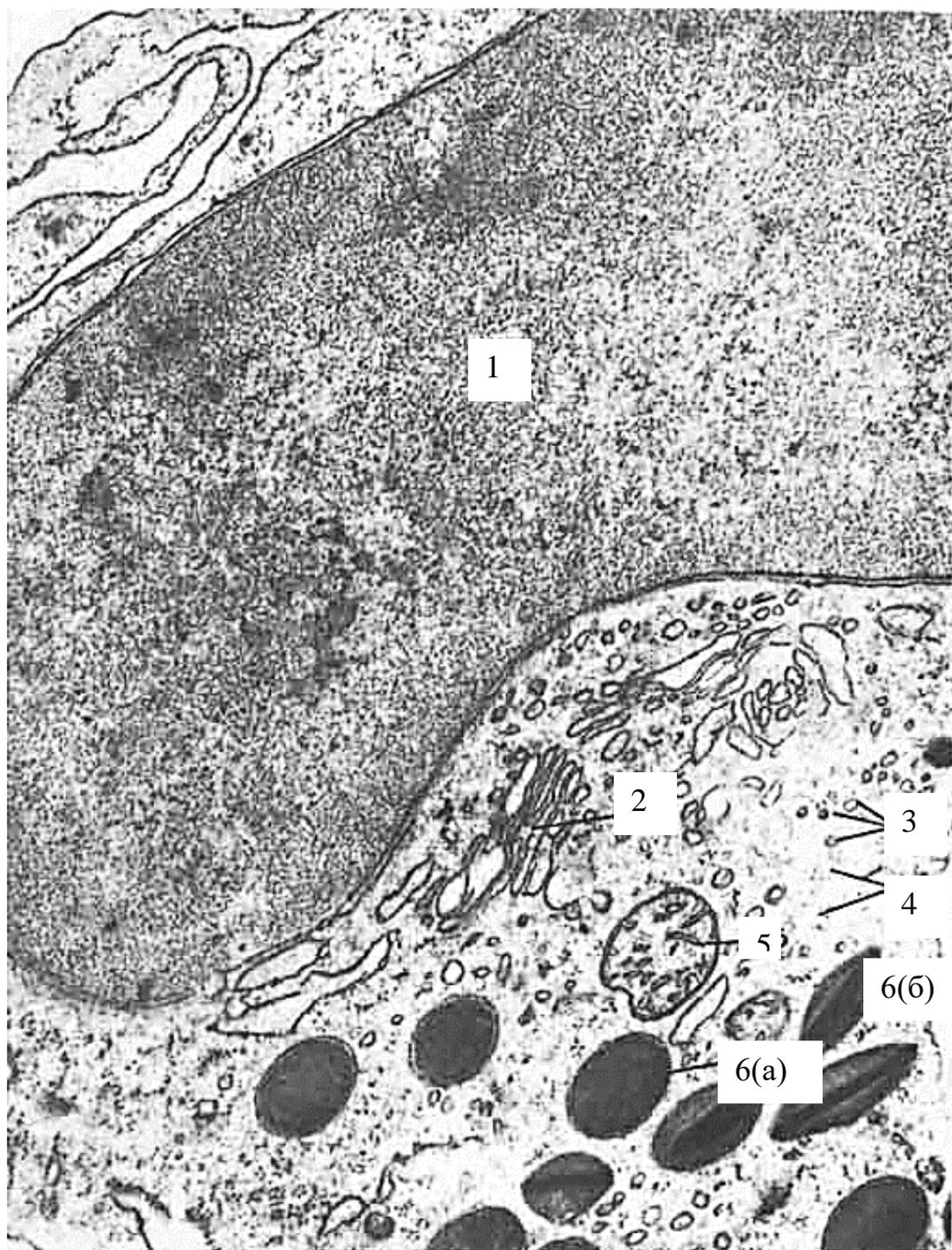


Рис. 24. Ацидофильный миелоцит. Электронная микрофотограмма эозинофильного миелоцита. Ув. $\times 27000$.

1— ядро; 2 – комплекс Гольджи; 3 – эндоплазматическая сеть; 4 – рибосомы; 5 – митохондрия; 6 – плотные гранулы: а – округлые плотные гранулы, б – призматические плотные гранулы (по Ю.В. Машковцеву)

ТЕМА 6

СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ



Рис. 25. Фибробласт. Электронная микрофотограмма фибробласта из раны кожи морской свинки. Ув. $\times 18000$.

1 – ядро; 2 – митохондрии; 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 4 – коллагеновые волокна (по М. Н. Росс)

Описание рисунка 25. На электронограмме виден **фибробласт** – основная клетка соединительной ткани, которая активно синтезирует элементы межклеточного вещества. Ядро фибробласта светлое и большое, содержит эухроматин, в цитоплазме хорошо развита гЭПС, которая имеет вид плотно упакованных цистерн и активно участвует в синтезе белковых фибрилл межклеточного вещества (тропоколлагена и эластина).

Межклеточное вещество представлено коллагеновыми фибриллами и аморфным компонентом (на электронограмме это электронно-прозрачные промежутки между фибриллами).

Описание рисунка 26. На электронограмме представлен **фиброцит** – клетка плотной оформленной соединительной ткани, синтезирующая компоненты межклеточного вещества и характеризующаяся низкой активностью синтетических процессов. Об этом свидетельствуют некоторые особенности строения, видимые на электронограмме. Ядро фиброцита содержит глыбки гетерохроматина (электронно-плотные структуры, фиксированные к внутренней ядерной мембране), обращает на себя внимание отсутствие ядрышка. Количество гЭПС умеренно. Она участвует в синтезе белковых фибрилл межклеточного вещества (тропоколлагена и эластина).

Межклеточное вещество этой ткани представлено фибриллами и аморфным компонентом (на электронограмме это электронно-прозрачные промежутки между фибриллами). Около фиброцита видны очень тонкие волокна – протофибриллы, которые образовались из отдельных молекул тропоколлагена, выделившихся из фиброцита. Некоторые волокна проходят перпендикулярно в плоскости среза и имеют вид точек. Зрелые эластические фибриллы тоньше, чем зрелые коллагеновые.



**Рис. 26. Фиброцит из вейной связки из 6-месячного плода человека.
Электроннограмма. Ув. $\times 18000$.**

1 – ядро; 2 – аппарат Гольджи; 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть;
4 – митохондрии; 5 – протофибриллы, ориентированные неупорядоченно;
6 – протофибриллы, ориентированные на поверхности клетки; 7 – коллагеновые
фибриллы; 8 – эластиновые фибриллы (по М. Н. Росс)

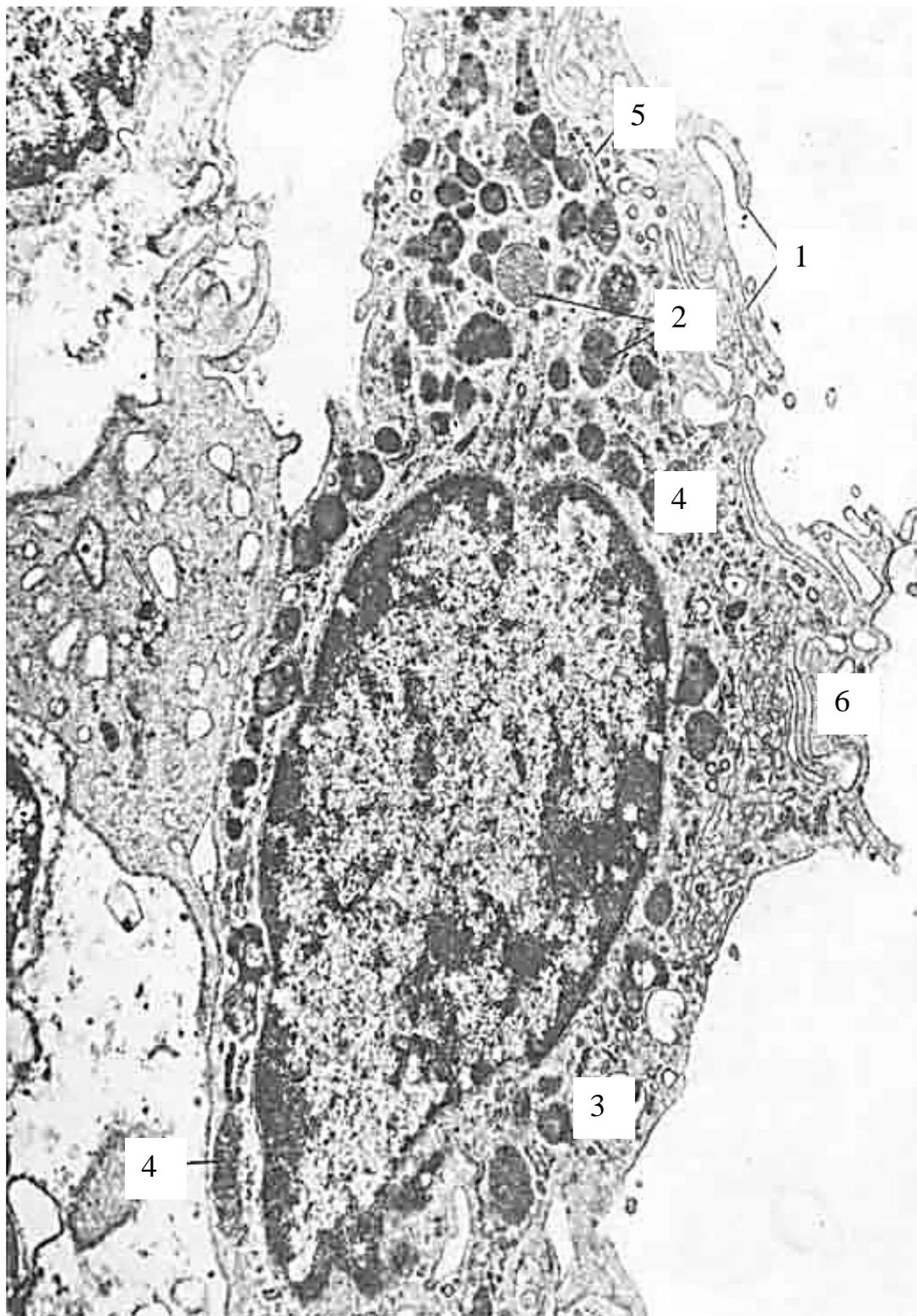


Рис. 27. Макрофаг. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 13000$.
1 – микроворсинки; 2 – лизосомы; 3 – вакуоли; 4 – митохондрии; 5 – гранулярная
эндоплазматическая сеть; 6 – пластинчатый комплекс (по И.Б. Токину)

Описание рисунка 27. На электронограмме представлен **макрофаг**. В центре клетке расположено ядро, форма которого повторяет форму клетки. В нем хорошо видны глыбки гетерохроматина, наличие которых свидетельствует о снижении синтетических процессов в данной клетке. Форма клетки отростчатая, видны многочисленные выросты цитоплазмы, необходимые для фагоцитоза, пиноцитоза и передвижения. Движение микроворсинок и образование выростов происходят за счет сокращения актиновых микрофиламентов.

Самые многочисленные органеллы макрофага – это **лизосомы**, причем в цитоплазме встречаются как первичные, так и более крупные и светлые гетерофагосомы. КГ необходим для образования первичных лизосом поэтому развит хорошо, гЭПС, необходимая для синтеза переваривающих ферментов лизосом и биологически активных веществ развита умеренно, а аЭПС представлена отдельными немногочисленными структурами, разбросанными по всей цитоплазме клетки.

Макрофаги развиваются из стволовой клетки крови (моноцитопоз).

Функции:

1. Фагоцитоз (специфический и неспецифический) различных плотных частиц (микробы, частицы пыли, клеточный детрит).

2. Участие в воспалении (макрофагическая фаза воспаления).

3. Участие в иммунных реакциях: макрофаг захватывает, **процессирует** (расщепляет на фрагменты) антиген и представляет его в комплексе с молекулой МНС на своей поверхности другим иммунокомпетентным клеткам.

Главный комплекс гистосовместимости (major histocompatibility complex), МНС – это группа мембранных белков, которые обеспечивают уникальность каждого организма и участвуют в реализации иммунных реакций. Выделяя биологически активные вещества, обеспечивают кооперативные взаимодействия лимфоцитов различных типов (В- и Т-лимфоцитов).

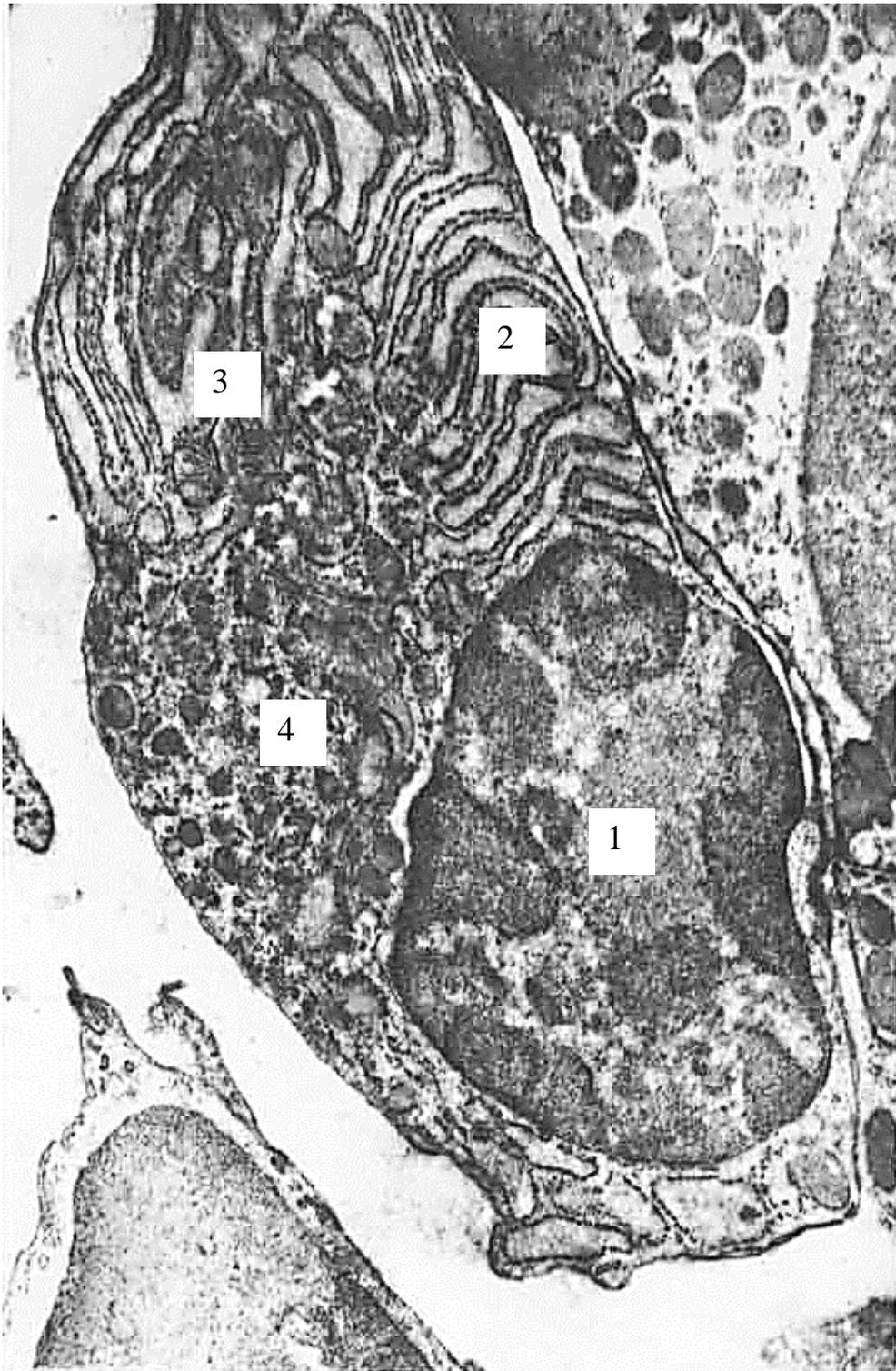


Рис. 28. Плазматическая клетка. Электронная микрофотограмма плазматической клетки из селезенки белой крысы. Ув. $\times 30000$.
1 – ядро; 2 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 3 – митохондрии; 4 – область светлого «дворика» (по Ю.И. Афанасьеву)

Описание рисунка 28. На электронограмме представлен **плазмоцит**. Клетка имеет овальную форму, **ядро** крупное, расположено эксцентрично, в нем хорошо видны ядрышко и глыбки гетерохроматина, расположенные в виде «спиц в колесе». Возле ядра расположен **Комплекс Гольджи**, который при световой микроскопии не окрашивается и выглядит как участок светлой цитоплазмы (дворик). Цистерны гЭПС многочисленные, несколько расширены, плотно упакованы и заполняют всю клетку. **Секреторные гранулы**, заполненные электронноплотным гомогенным содержимым и **свободные рибосомы**, имеющие вид темных точек, расположены по всей цитоплазме.

Плазматическая клетка имеет гематогенное происхождение (из В-лимфоцитов крови), топографически относится к клеткам рыхлой соединительной ткани и является эффекторной клеткой гуморального иммунитета. В ней активно идет синтез иммуноглобулинов (антител).

Функции плазмоцита: синтезирует антитела (иммуноглобулины), которые соединяются с растворенным антигеном, образуя комплекс «антиген-антитело», который фагоцитируют макрофаги и эозинофилы.

Описание рисунка 29. На электронограмме представлена **ретикулярная клетка**, имеющая длинные отростки. Они вместе с ретикулиновыми волокнами образуют рыхлую сеть (строму) красного костного мозга, лимфатических узлов, селезёнки и миндалин.

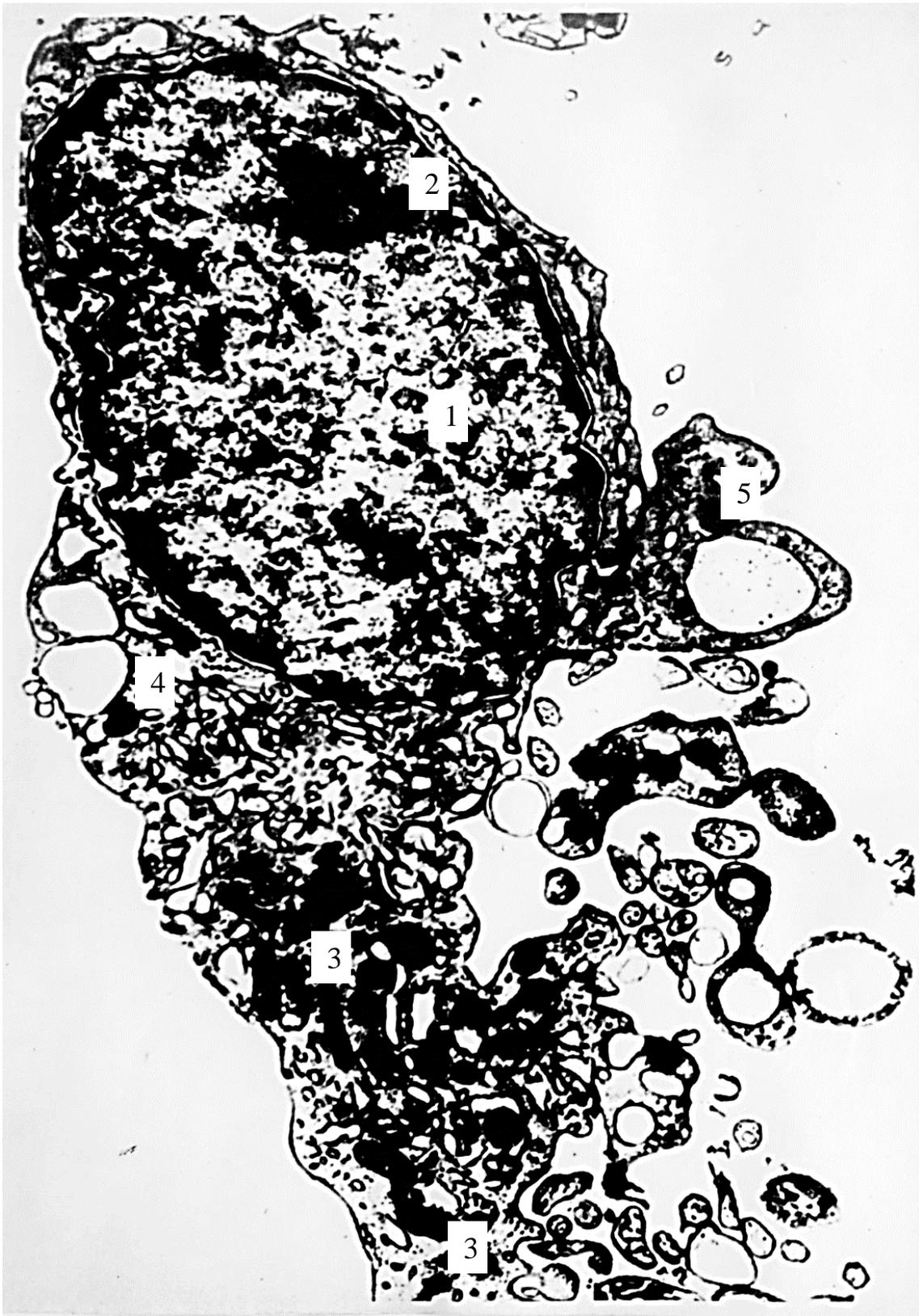


Рис. 29. Ретикулярная клетка. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 14000$.
1 – ядро; 2 – ядрышко; 3 – митохондрии; 4 – эндоплазматическая сеть; 5 – лизосома (по Э.И. Терентьевой и З.Г. Шишкановой)

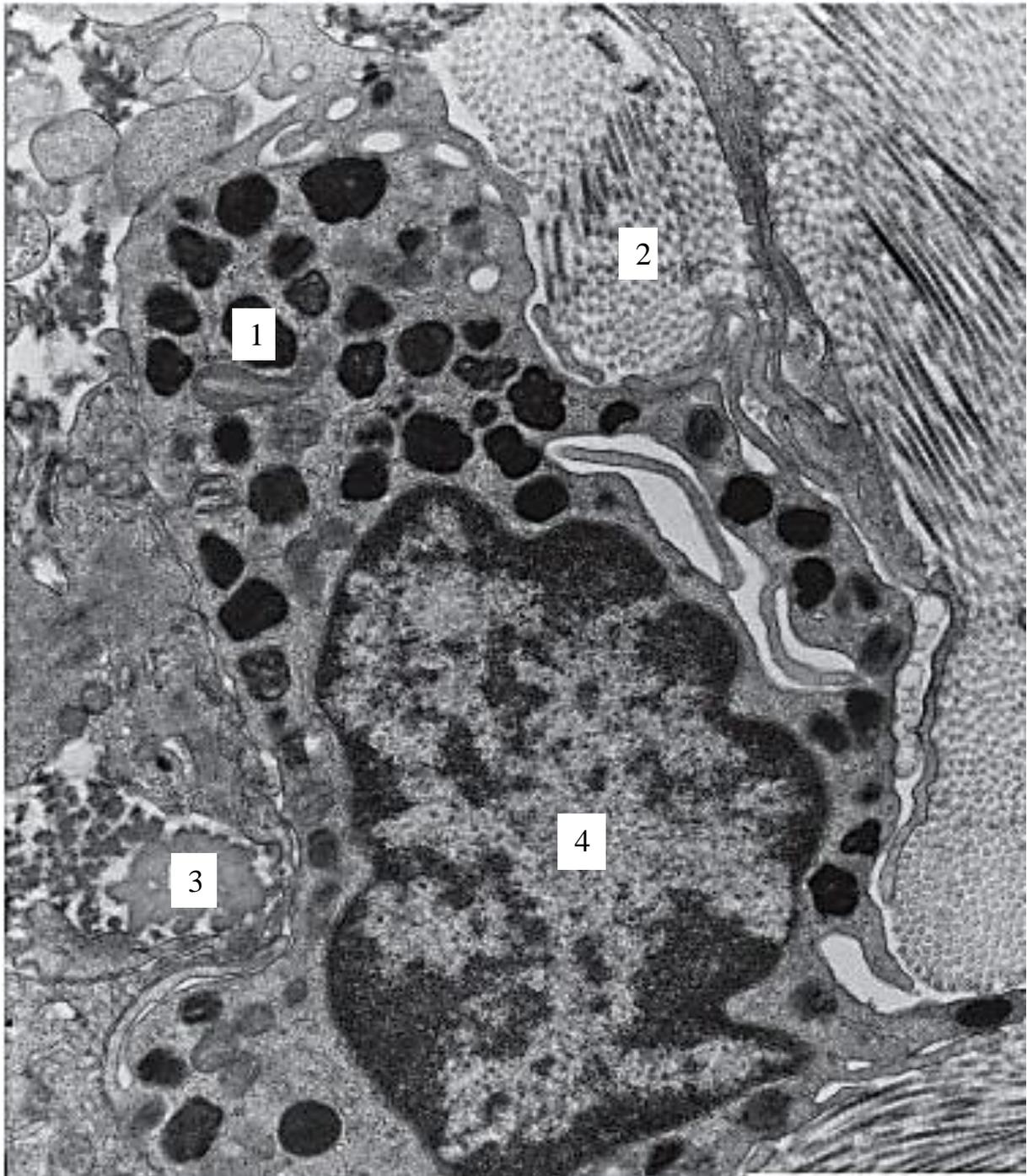


Рис. 30. Тучная клетка. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 14700$.
1 – базофильные гранулы; 2 – фибриллы коллагена; 3 – эластичная фибрилла;
4 – ядро (по М.С. Williams)

Описание рисунка 30. На электронограмме представлена **тучная клетка** соединительной ткани. Она морфологически и функционально сходна с базофилом крови, но это различные клеточные типы. Тучная клетка, как и базофил, происходит из предшественника в костном мозге, но окончательную дифференцировку проходит в соединительной ткани. Их особенно много в коже, в слизистой оболочке органов дыхательной и пищеварительной систем, вокруг кровеносных сосудов. Тучная клетка содержит многочисленные крупные метакроматические гранулы (модифицированные лизосомы), в которых находится гепарин (гепаринсульфат) и гистамин. При активации тучной клетки (наряду с секрецией содержимого гранул) также образуются метаболиты арахидоновой кислоты (простагландины, тромбоксан ТХА₂ и лейкотриены). Эти медиаторы обладают вазо- и бронхоактивными свойствами.

Описание рисунка 31. На электронограмме представлена **клетка бурой жировой ткани** (адипоцит), в которой хорошо видна цитоплазма и ядро клетки, содержащее эухроматин, а в кариолемме хорошо видны ядерные поры. Вокруг ядра расположены липидные включения, заполненные гомогенным содержимым и большое количество митохондрий, содержащих цитохромы, которые придают ткани бурый цвет. Свободные рибосомы в виде темных точек, разбросанных между органеллами, а аЭПС представлена отдельными пузырьками.

Бурая жировая ткань является соединительной тканью со специальными свойствами, у человека она встречается только перед моментом рождения и в первые месяцы жизни, располагается на шее, вдоль позвоночника за грудиной и около лопаток. Её основная функция - это образование тепла, которое активно тратится при понижении температуры окружающей среды. Источником образования жировых клеток является мезенхима.

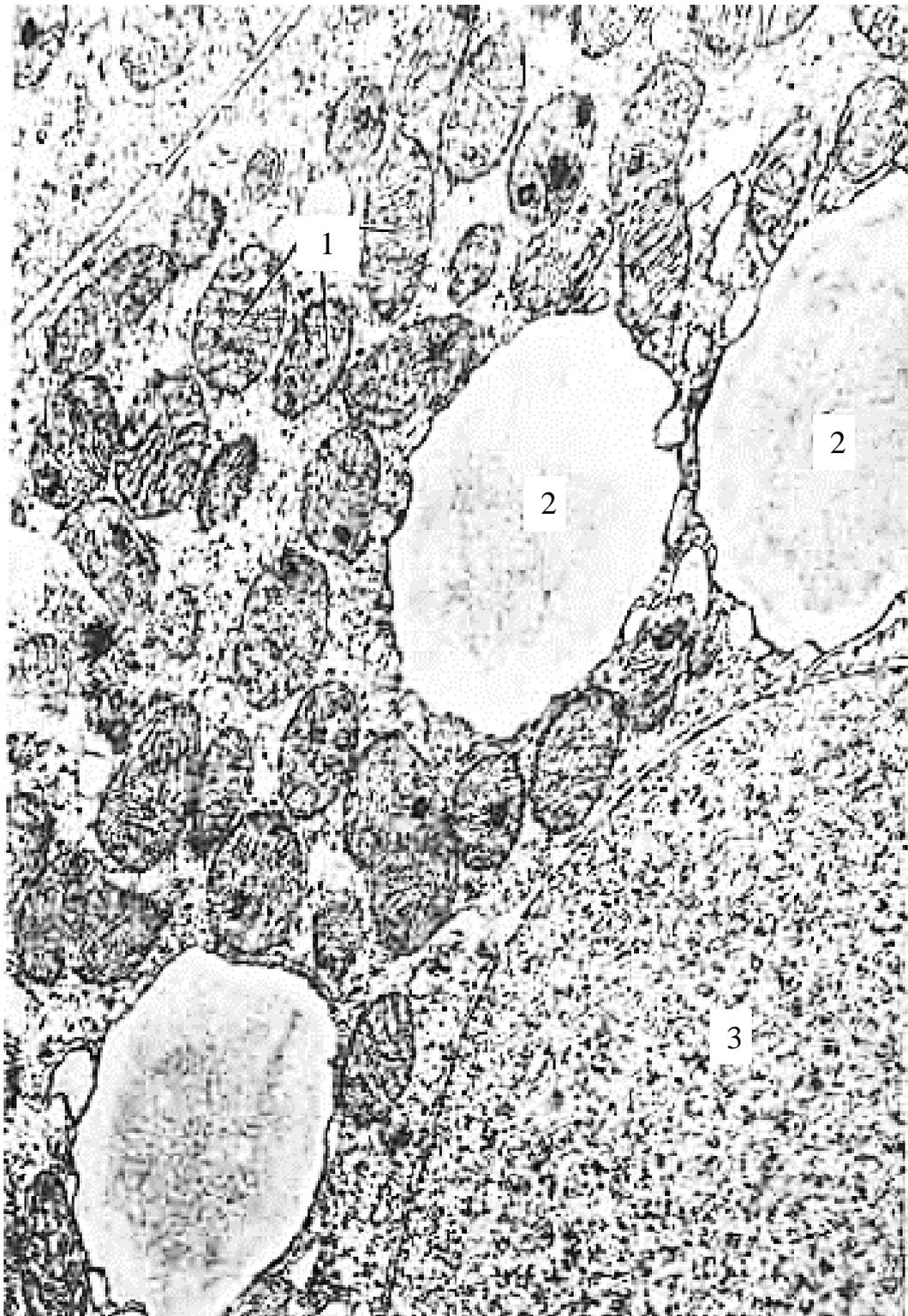


Рис. 31. Клетка бурой жировой ткани новорожденного крысенка.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 23000$.

1 – митохондрия; 2 – липидные включения; 3 – ядро (по Ю.И. Афанасьеву и Е.Д. Колодезниковой)

ТЕМА 7

СКЕЛЕТНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ: ХРЯЩЕВЫЕ И КОСТНЫЕ

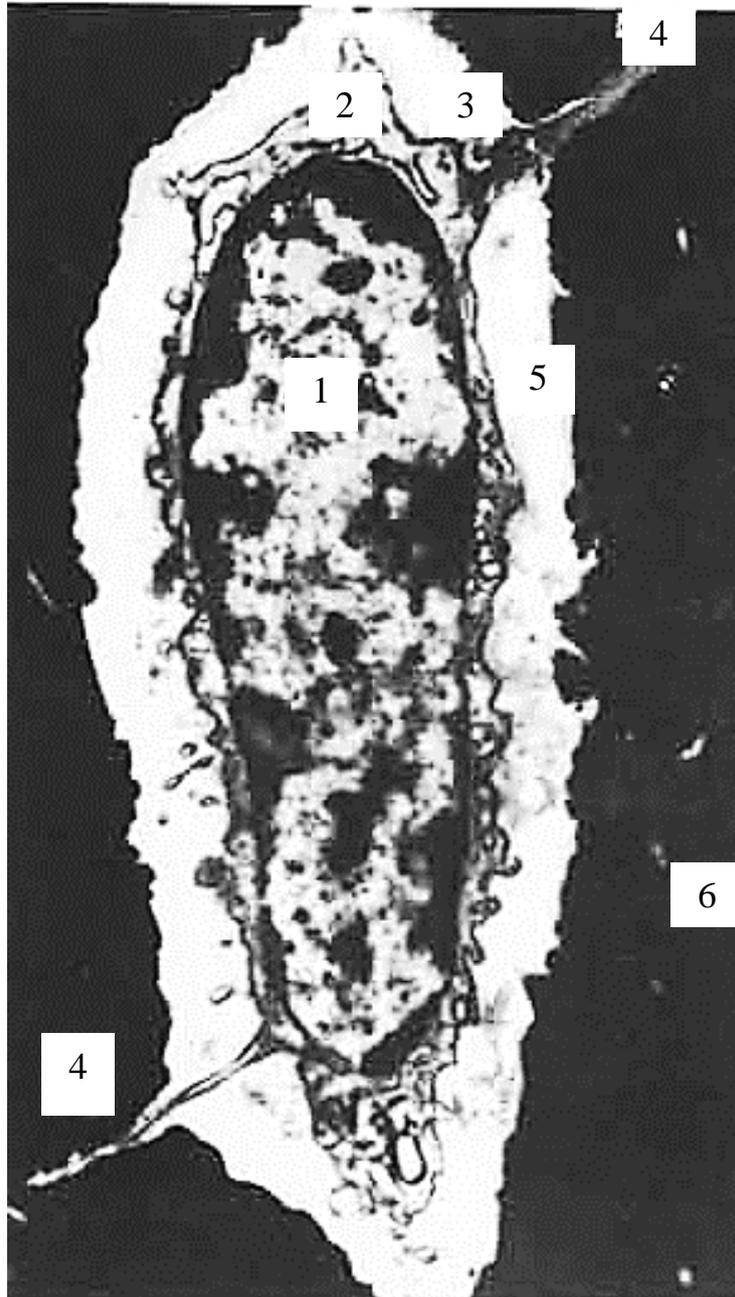
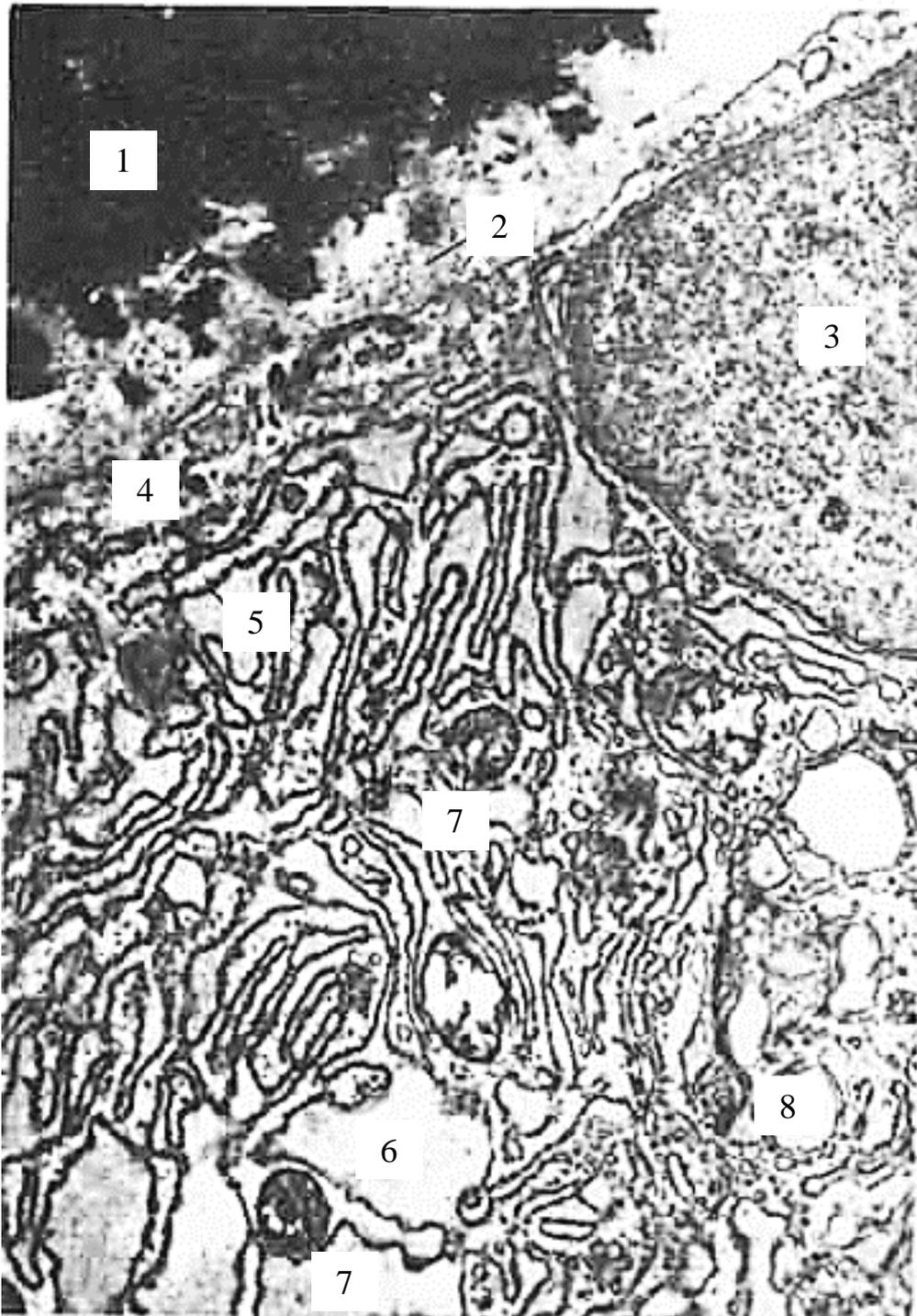


Рис. 32. Костная клетка – остеоцит. Электронная микрофотография костной клетки бедренной кости мыши. Ув. $\times 10000$.

1 – ядро; 2 – эндоплазматическая сеть; 3 – плазмолемма; 4 – отростки остеócита; 5 – костная лакуна (полость); 6 – межклеточное вещество кости (по Бауду и Вебер–Златкину).

Описание рисунка 32. На данной электронограмме виден **остеоцит** лежащий в **костной лакуне**, которая заполнена электронно-прозрачной межклеточной жидкостью. Форма ядра остеоцита повторяет форму «тела» клетки, не содержит ядрышка. Большая часть хроматина представлена глыбками гетерохроматина. Клетка имеет отростчатую форму и слабовыраженную цитоплазму, каналы, в которых лежат отростки остеоцитов, называются **костными канальцами**. В них, кроме отростков остеоцитов, находится межклеточная жидкость, являющаяся аморфным компонентом межклеточного вещества и сообщаящаяся с жидкостью, находящейся в костных лакунах.

Остеоцит не принимает активного участия в синтезе межклеточного вещества, со всех сторон окружен сильно минерализованным межклеточным веществом. Костные канальца соединяются между собой и пронизывают всю костную ткань, поэтому отростки остеоцитов контактируют друг с другом и участвуют в транспорте минеральных и органических веществ или, наоборот, мобилизуют из кости соли. Остеоциты образуются из остеобластов, являются стареющими формами клеток костной ткани, не делятся, не растут и не регенерируют.



**Рис. 33. Остеобласт. Электронная микрофотограмма
остеобласта из голени новорожденной мыши. Ув. $\times 16000$.**

1 – минерализованное основное вещество кости; 2 – костный матрикс с многочисленными коллагеновыми фибриллами; 3 – ядро остеобласта; 4 – плазмолемма остеобласта; 5, 6 – эндоплазматическая сеть; 7 – митохондрии; 8 – комплекс Гольджи (по Родину)

Описание рисунка 33. На электронограмме виден **остеобласт**, который очень активно синтезирует элементы межклеточного вещества. **Ядро остеобласта** большое и светлое, содержит эухроматин, гЭПС в цитоплазме очень хорошо развита и представлена плотно упакованными параллельно лежащими уплощенными цистернами. Она участвует в синтезе белковых фибрилл межклеточного вещества кости (коллагена). Более округлые и широкие цистерны аЭПС в остеобласте синтезируют углеводы межклеточного вещества (например, гликозаминогликаны). **Комплекс Гольджи**, расположенный возле ядра, содержит расширенные цистерны, а в периферических отделах крупные везикулы, будущие секреторные пузырьки.

Остеобласт лежит в костной лакуне, которая окружена костным матриксом, содержащим воду (7%) и соли гидроксиапатита (70%) и не пропускающим электроны. Поэтому на электронограмме костный матрикс выглядит как черная область. Костная лакуна заполнена еще неминерализованным матриксом (остеоидом), который содержит отдельные коллагеновые фибриллы, образовавшиеся из коллагена, выделенного остеобластом.

Гормональная регуляция процессов в костной ткани: паратгормон активирует разрушение кости остеокластами, а кальцитонин – ее образование остеобластами и остеоцитами.

ТЕМА 8

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

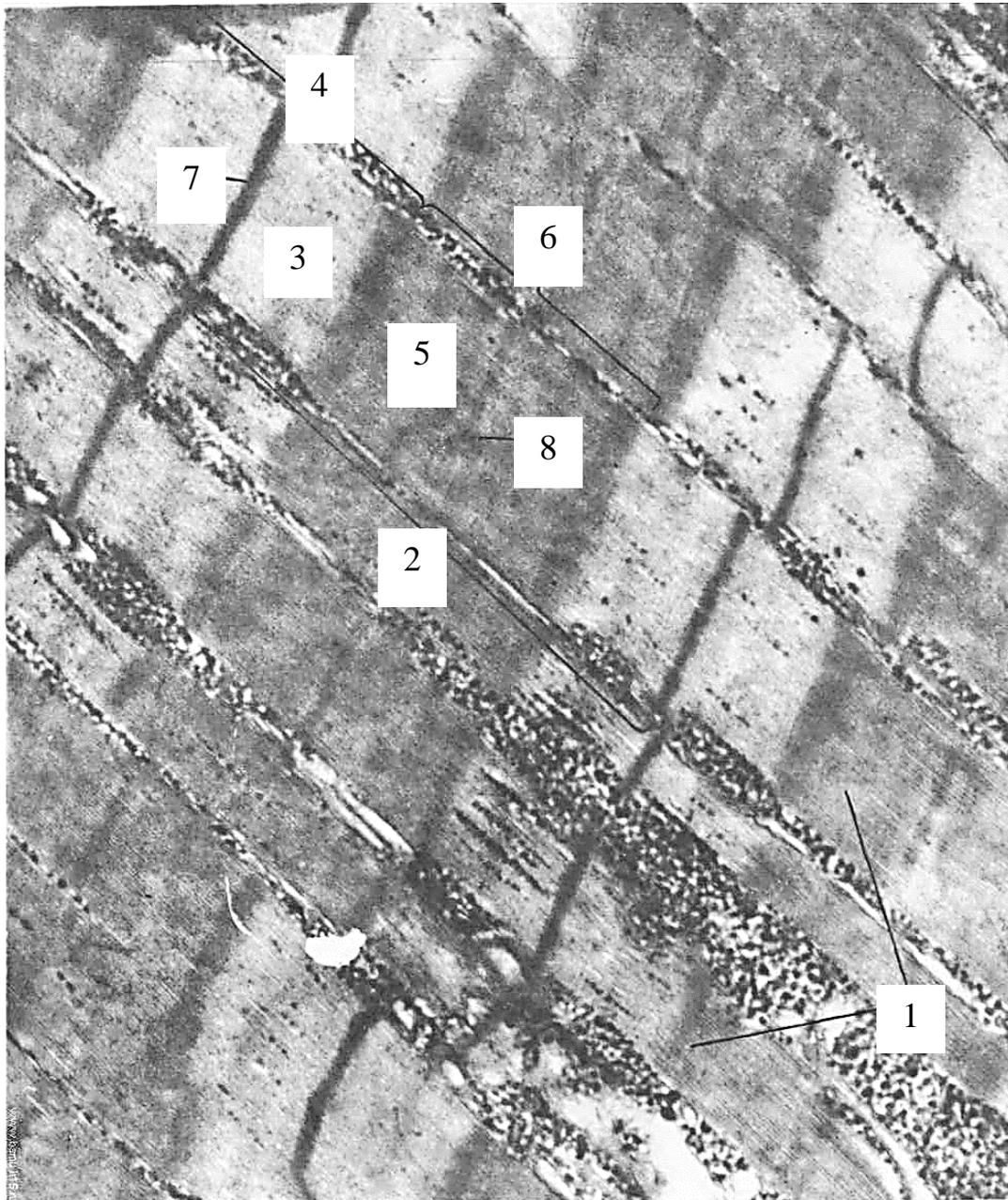


Рис. 34. Поперечно-полосатое мышечное волокно.

**Электронная микрофотограмма мышечного волокна
из скелетной мышцы аксолотля. Ув. $\times 27000$.**

1 – миофибриллы; 2 – саркомер; 3, 4 – 1/2 диска I; 5 – 1/2 диска A; 6 – диск A;
7 – Z линия; 8 – полоска M (по В.Г. Гилеву)

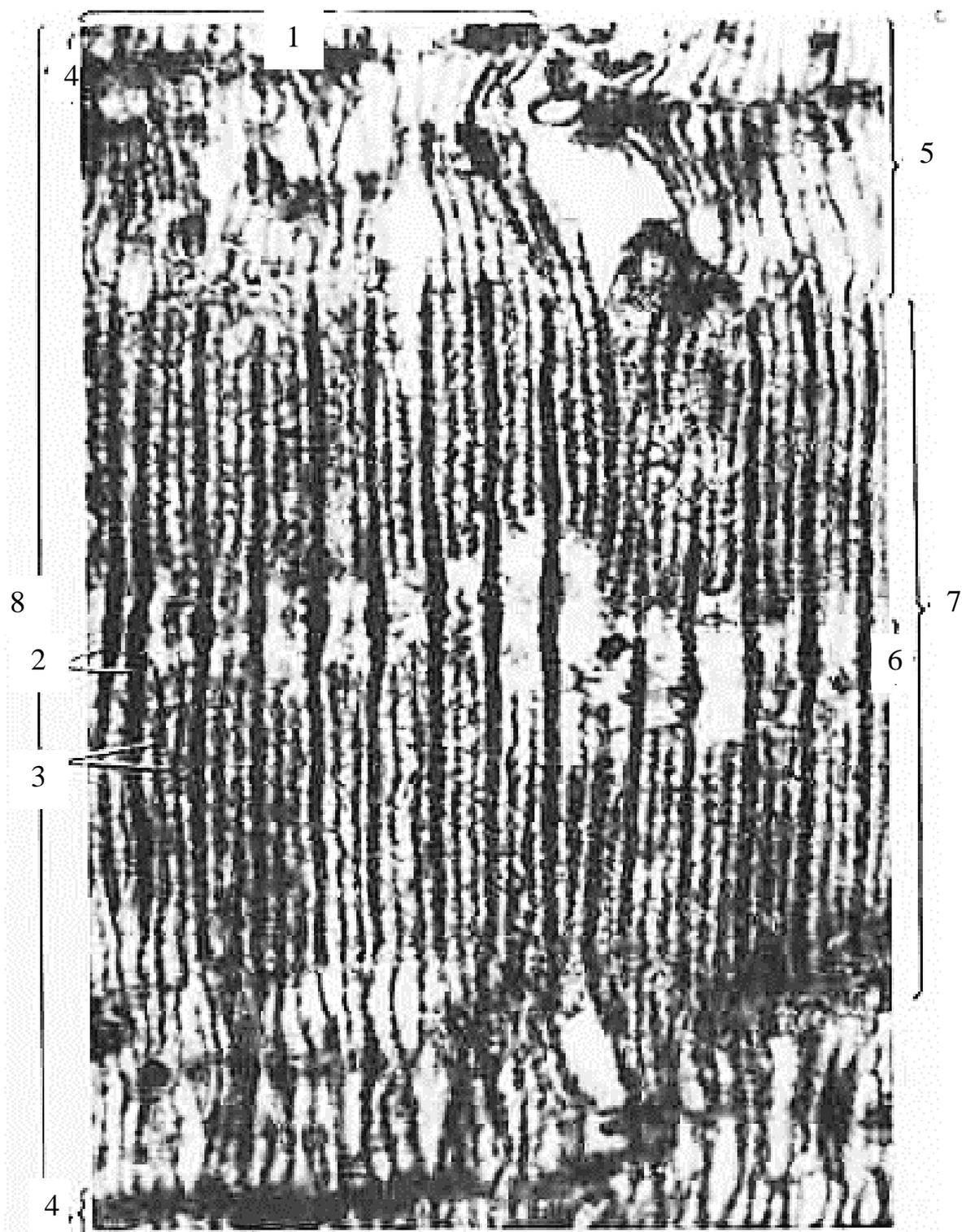
Описание рисунка 34. На данной электронограмме видна часть скелетного мышечного волокна (миосимпласта), содержащая миофибриллы, состоящие из параллельных рядов миофиламентов, которые являются нитями из сократительных белков. Видны **тонкие нити**, состоящие из актина, тропомиозина и тропонина, и **толстые**, образованные миозином, вокруг одного миозинового филамента располагаются шесть актиновых. Специализированная укладка миофиламентов придает фибрилле поперечную исчерченность, так как в ней хорошо видны светлые и темные диски. **Светлые диски** называются **I-дисками** (изотропными), так как преломляют лучи только в одной плоскости и выглядят светлыми. I-диск образован тонкими филаментами. В центре I-диска видна темная **Z-линия** (телофрагма) – это место прикрепления тонких филаментов. Z-линии являются границами саркомера.

Темные диски преломляют лучи в нескольких плоскостях, выглядят темными и поэтому называются анизотропными (**A-дисками**). По середине A-диска проходит более светлая полоска, содержащая только толстые миозиновые филаменты (**H-полоска**), прикрепляющиеся в центре A-диска к мезофрагме (**M-линия**). На периферии A-диска находятся темные зоны, так как в этой области находятся и толстые филаменты, и тонкие.

Саркомер это часть миофибриллы, расположенная между двумя Z-полосками и имеющая формулу: $1/2$ диска I + целый диск A + $1/2$ диска I.

Когда происходит сокращение миофибриллы, актиновые нити глубоко продвигаются к средней линии A-диска и заходят между миозиновыми. При этом уменьшается ширина I-диска и H-полоски, а ширина A-диска не изменяется.

Описание рисунка 35. На данной электронограмме виден **саркомер поперечно-полосатой миофибриллы**, который, очевидно, находится в сокращенном состоянии, так как тонкие (актиновые) филаменты глубоко проникли в A-диск, поэтому I-диск и H-полоска узкие.



**Рис. 35. Электронная микрофотограмма
поперечно-полосатых миофибрилл. Ув. $\times 175000$.**

1 – часть миофибриллы; 2 – миозиновые филаменты; 3 – актиновые миофиламенты; 4 – линия Z (телофрагма); 5 – часть I-диска; 6 – линия М (мезофрагма); 7 – А-диск; 8 – саркомер (по Х. Хаксли)

ТЕМА 9

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

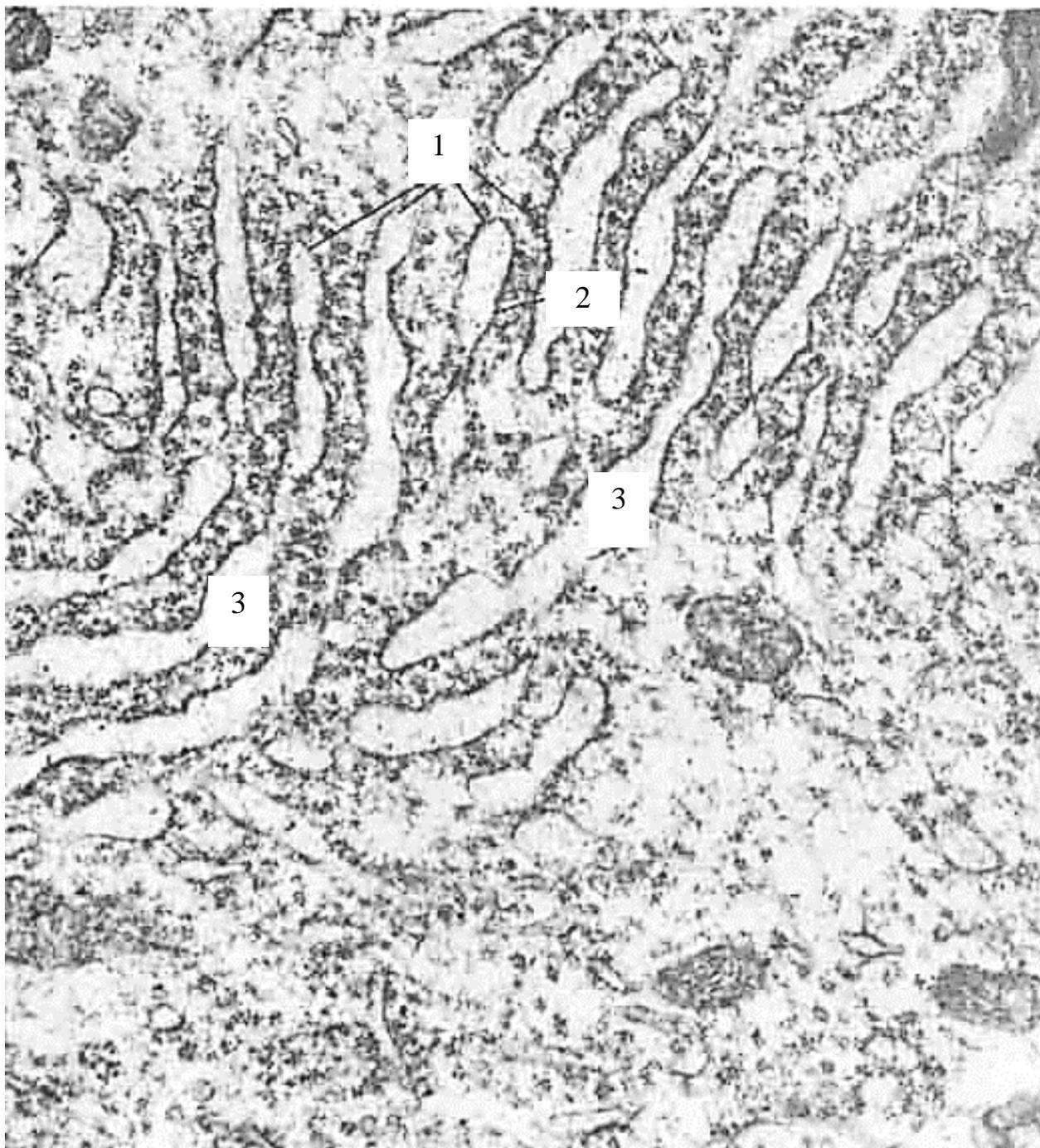


Рис. 36. Хроматофильное вещество (тигроид).

Электроннограмма части нервной клетки. Ув. ×30000.

1 – мембраны ЭПС; 2 – рибосомы (фиксированные на гЭПС); 3 – цистерны (по И.И. Глезеру)

Описание рисунка 36. На данной электронограмме виден участок цитоплазмы тела (перикариона) нейрона, который при световой микроскопии на препаратах, окрашенных основным красителем (например, толуидиновым синим) соответствует глыбке хроматофильного вещества (базофильная субстанция, тигроидное вещество, тигроид). **Хроматофильное вещество** встречается в теле нейрона и дендритах. Базофилия данной области связана со скоплением здесь свободных рибосом (на данной электронограмме имеют вид мелких точек между цистернами) и рибосом, фиксированных на мембранах гЭПС.

Исчезновение базофильных глыбок называется **хроматолиз**. Наблюдается при перераздражении или поражении нейрона. При этом цистерны распадаются на отдельные пузырьки. Это состояние обратимо.

Описание рисунка 37. На данной электронограмме представлено **миелиновое волокно**, которое состоит из осевого цилиндра, миелиновой оболочки и олигодендроглиоцита. **Осевой цилиндр** содержит нейрофибриллы, направляющие аксональный транспорт и создающие цитоскелет аксона, митохондрии, обеспечивающие энергию для аксонального транспорта и проведения нервного импульса, и цистерны ЭПС.

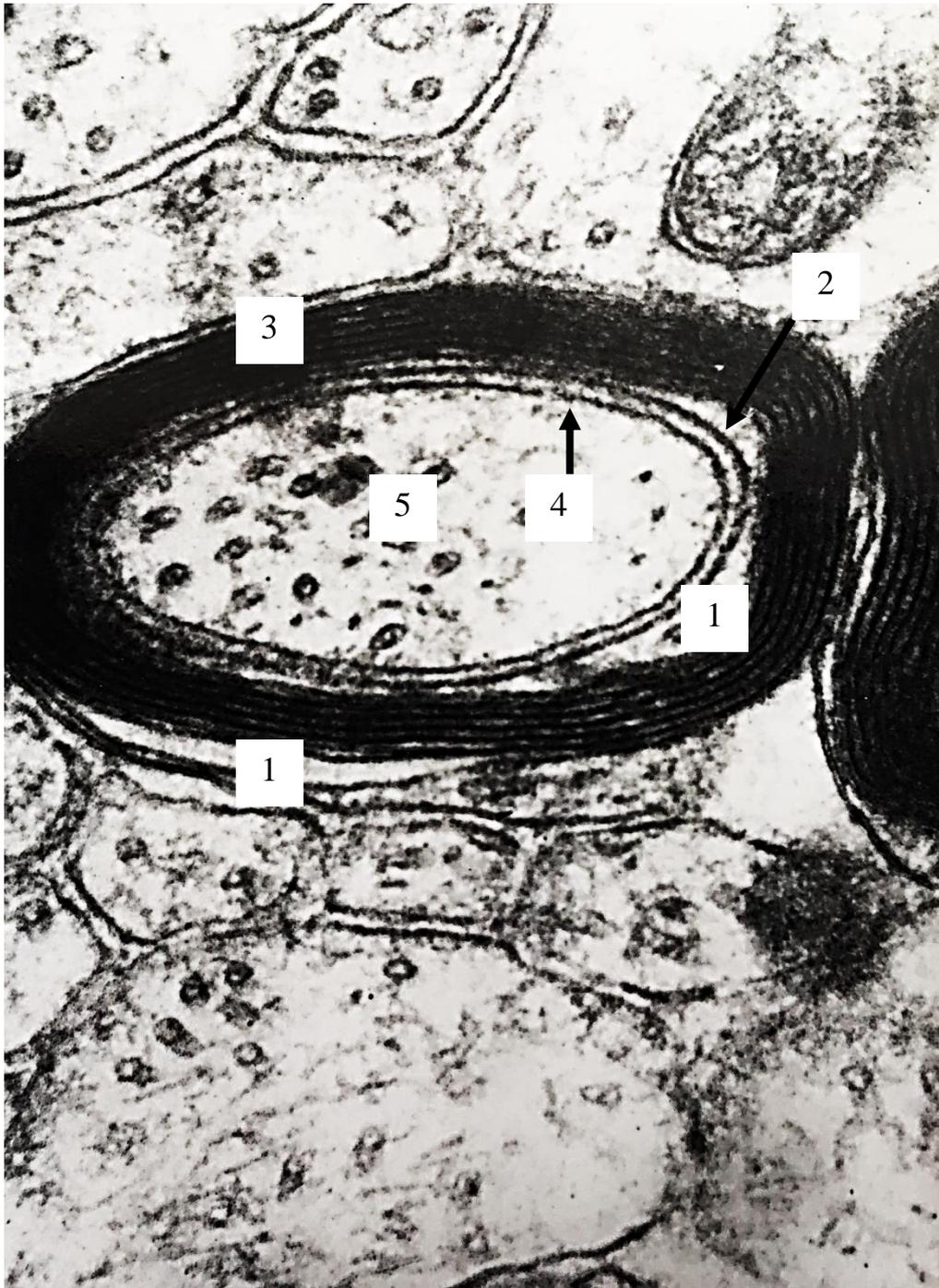


Рис. 37. Миелиновое (мякотное) нервное волокно. Электронная микрофотограмма поперечного среза зрительного нерва человека. Ув. $\times 48000$.
1 – цитоплазма олигодендроглиота; 2 – клеточная оболочка нейролеммоцита (стрелка); 3 – витки мезаксона; 4 – аксолема (стрелка); 5 – аксоплазма (по С.В. Логвинову)

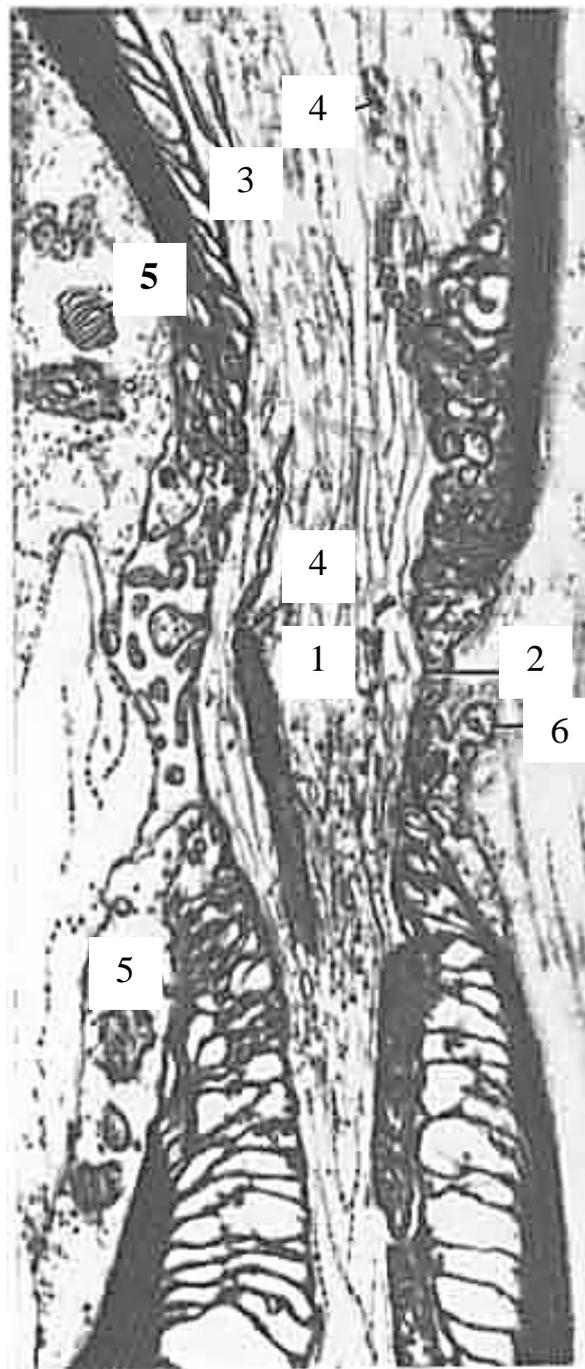


Рис. 38. Узловой перехват (перехват Ранвье) в миелиновом нервном волокне седалищного нерва. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 7000$.
1 – осевой цилиндр; 2 – аксолема; 3 – эндоплазматическая сеть в аксоплазме; 4 – митохондрии в аксоплазме; 5 – митохондрии нейролеммоцитов (шванновских клеток); 6 – узловая интердигитация двух леммоцитов в области их контакта (из атласа Родина)

Описание рисунка 38. На электронограмме представлено продольное сечение миелинового волокна. Осевой цилиндр (отросток нейрона) в миелиновом волокне окружен нейролеммоцитами, которые образуют миелиновую оболочку «обкручиваясь» вокруг него, причем, каждый леммоцит окружает только небольшой участок осевого цилиндра, так как их длина намного меньше длины отростка нервной клетки. Леммоциты выстраиваются цепочкой вдоль осевого цилиндра и, таким образом, он весь окружается ими, а границы между ними четко различимы. Это и есть **межузловые перехваты** или **перехваты Ранвье**. Миелиновое волокно снаружи окружено **эндоневрием**.

Описание рисунка 39. На данной электронограмме крупным планом представлена область насечек миелина. Миелинизация нервных волокон происходит постепенно в первые годы жизни ребенка, когда цитолемма нейролеммоцита (мезаксон) накручивается на отросток нейрона. Одновременно нервное волокно (и его осевой цилиндр и леммоцит) растут в длину, т. е. получается, что первые витки миелина более короткие, чем последующие, которые накладываются на них. В области насечек миелин выглядит расслоенным, потому что между витками мезаксона имеются прослойки цитоплазмы нейролеммоцита. Видны области насечек, в которых миелин расслоен и состоит из отдельных витков мезаксона, разделенных прослойками цитоплазмы нейролеммоцита.

Почему осевой цилиндр в миелинизированном волокне не возбуждается по всей длине?

1. Цитолемма отростка нервной клетки плотно окружается **миелиновой оболочкой**; поскольку миелиновая оболочка образована цитолеммой леммоцита (состоящей, в основном, из липидов), следовательно, она является электрическим изолятором.
2. **Na⁺-каналы**, обеспечивающие передачу импульса, практически отсутствуют в тех местах, где аксолема сращена с миелином, а в области перехватов этих каналов очень много.

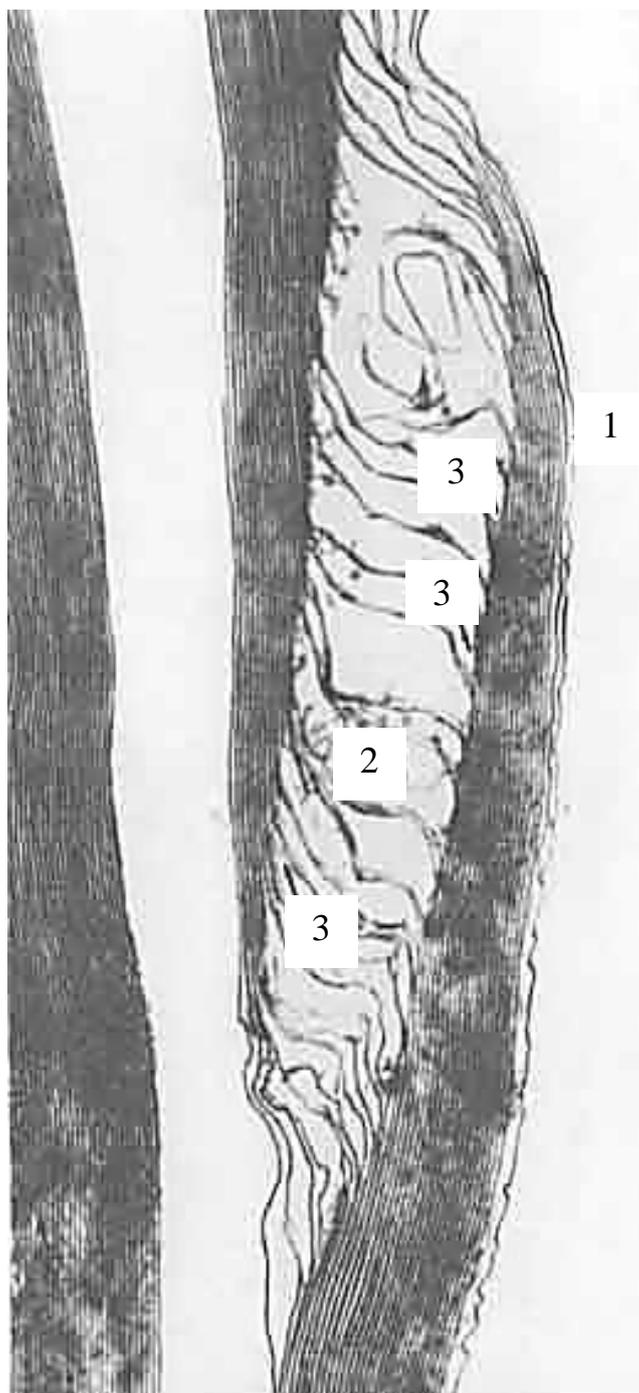
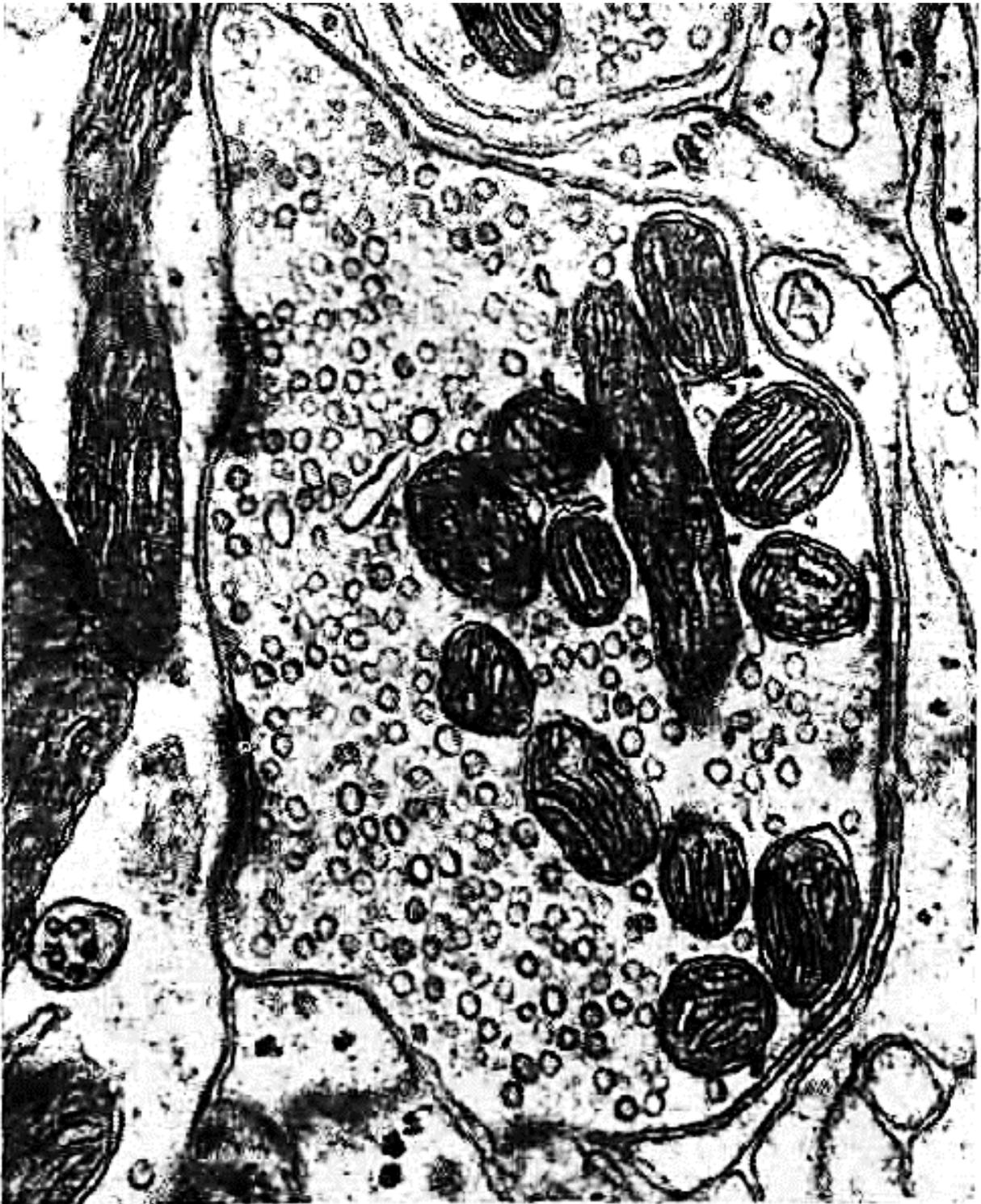


Рис. 39. Строение мезаксона в области насечки миелина (насечки Шмидта–Лантермана). Электронная микрофотограмма. Продольный разрез боковой части миелинового нервного волокна седалищного нерва. Ув. ×65000. 1 – аксолема; 2 – цитоплазма леммоцита, заключенная между двумя слоями его клеточной оболочки в насечке неврилеммы; 3 – разрезание мезаксона в области насечки неврилеммы (из атласа Родина)



**Рис. 40. Аксо-дендритические межнейронные синапсы.
Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 75000$. (по Дж. Хойзеру)**

Описание рисунка 40. На данной электронограмме видны синаптические окончания. Крупные, темные структуры, лежащие в центре отростка, это митохондрии, также хорошо видны многочисленные мелкие пузырьки, содержащие медиатор. Расплывчатые темные участки, расположенные вдоль щели, являются основными местами выделения медиатора.

Описание рисунка 41. На электронограмме представлен **нейромышечный синапс (моторная бляшка)**. Двигательное (эффекторное) нервное окончание, встречающееся только в скелетной мышечной ткани, где нервное волокно контактирует с миосимпластом.

По строению **нейромышечное соединение** похоже на классический синапс в нервной ткани. В его состав входят следующие структуры. **Нейроэмоцит (шванновская клетка)** окружает область контакта, изолируя и защищая его, его цитоплазма содержит митохондрии и цистерны гранулярной ЭПС. **Аксон двигательного нейрона**, расположенного в передних рогах спинного мозга, возле **нейромышечного соединения** теряет миелиновую оболочку, а его аксолема (плазмолемма) является пресинаптической частью синапса. В аксоплазме лежат синаптические пузырьки, содержащие ацетилхолин (медиатор в моторной бляшке), и митохондрии, обеспечивающие энергию для транспорта медиатора из тела нейрона и его обратный захват из синаптической щели. **Мышечное волокно (миосимпласт)** в области нейромышечного синапса теряет поперечную исчерченность и является постсинаптической мембраной, образуя многочисленные складки для увеличения площади контакта с медиатором.



Рис. 41. Нейромышечный синапс (моторная бляшка).

Электронная микрофотограмма. Ув. ×33000.

1 – концевое разветвление нервного волокна; 2 – митохондрии; 3 – синаптические пузырьки; 4 – пресинаптическая мембрана; 5 – постсинаптическая мембрана; 6 – складки постсинаптической мембраны; 7 – синаптическая щель; 8 – нейролеммоцит; 9 – саркоплазма; 10 – ядро мышечного волокна (по Г. Еляковой)

ТЕМА 10

НЕРВНАЯ СИСТЕМА



Рис. 42. Нерв. Поперечный срез. Электронная микрофотограмма. Ув. ×17000.
1 – осевой цилиндр периферического безмиелинового нервного волокна; 2 – ядро нейролеммоцита; 3 – мезаксон; 4 – поперечные срезы коллагеновых протофибрилл эндоневрия (по Элфину)

Описание рисунка 42. На данной электронограмме представлено безмиелиновое волокно, построенное таким образом, что в цитоплазму одной глиальной клетки «вдавлено» несколько осевых цилиндров, «подвешенных» на мезаксонах, представляющих собой дубликатуру цитолеммы нейролеммоцита. Каждое нервное волокно окружено эндоневрием.

Описание рисунка 43. На данной электронограмме видна нервная клетка. Ядро нейрона имеет мелкодисперсный хроматин и содержит хорошо выраженное ядрышко. В силу относительно большого диаметра ядро выглядит (особенно в крупных нейронах) как оптически пустое. В крупных нейронах хорошо развит **комплекс Гольджи**. Обычно он располагается между ядром и местом отхождения аксона, что отражает мощный транспорт белков, синтезированных в гранулярной эндоплазматической сети перикариона, в аксон.

Аксонный холмик – это место, где начинается аксон. Он не содержит гранулярную эндоплазматическую сеть и рибосомы, но содержит многочисленные микротрубочки и нейрофиламенты.

В перикарионе и дендритах нейрона развита гранулярная эндоплазматическая сеть. Она соответствует глыбкам хроматофильного вещества, которые впервые обнаружил Франц Ниссль, при окраске метиленовым синим, поэтому её в нейронах иногда называют веществом Ниссля (тигроид).

Значительные энергетические потребности нервных клеток обеспечивает преимущественно аэробный метаболизм, поэтому они содержат многочисленные митохондрии и крайне чувствительны к гипоксии.

В нейронах (особенно с возрастом) накапливается липофусцин. Нейроны некоторых ядер мозга содержат иные пигменты, поэтому эти образования и получили своё название (*substantia nigra*, *locus coeruleus*).

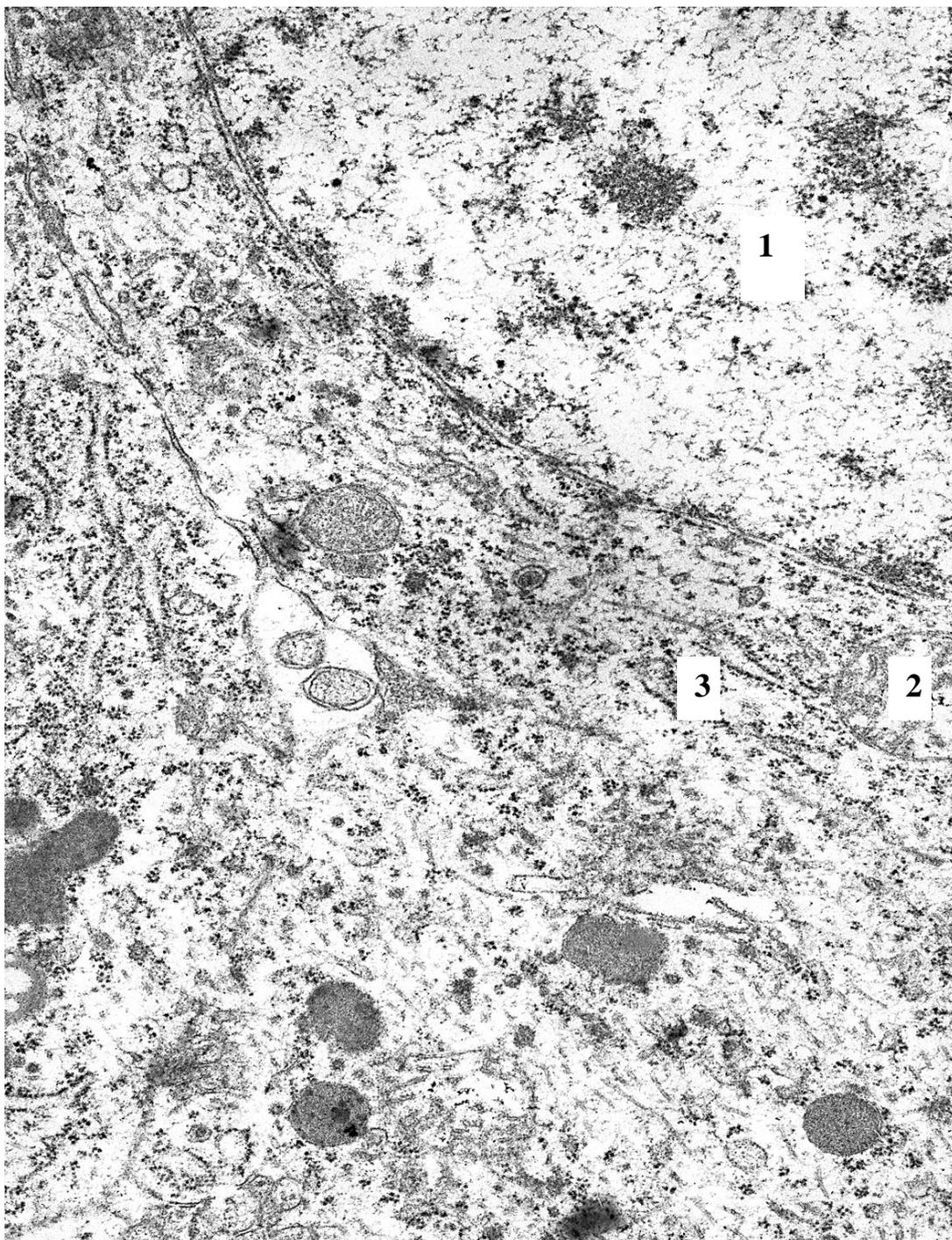


Рис. 43. Нервная клетка коры головного мозга крысы.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 17000$.

1 – ядро нейрона; 2 – митохондрии; 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть
(по К.Ю. Максимовой)

ТЕМА 11

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

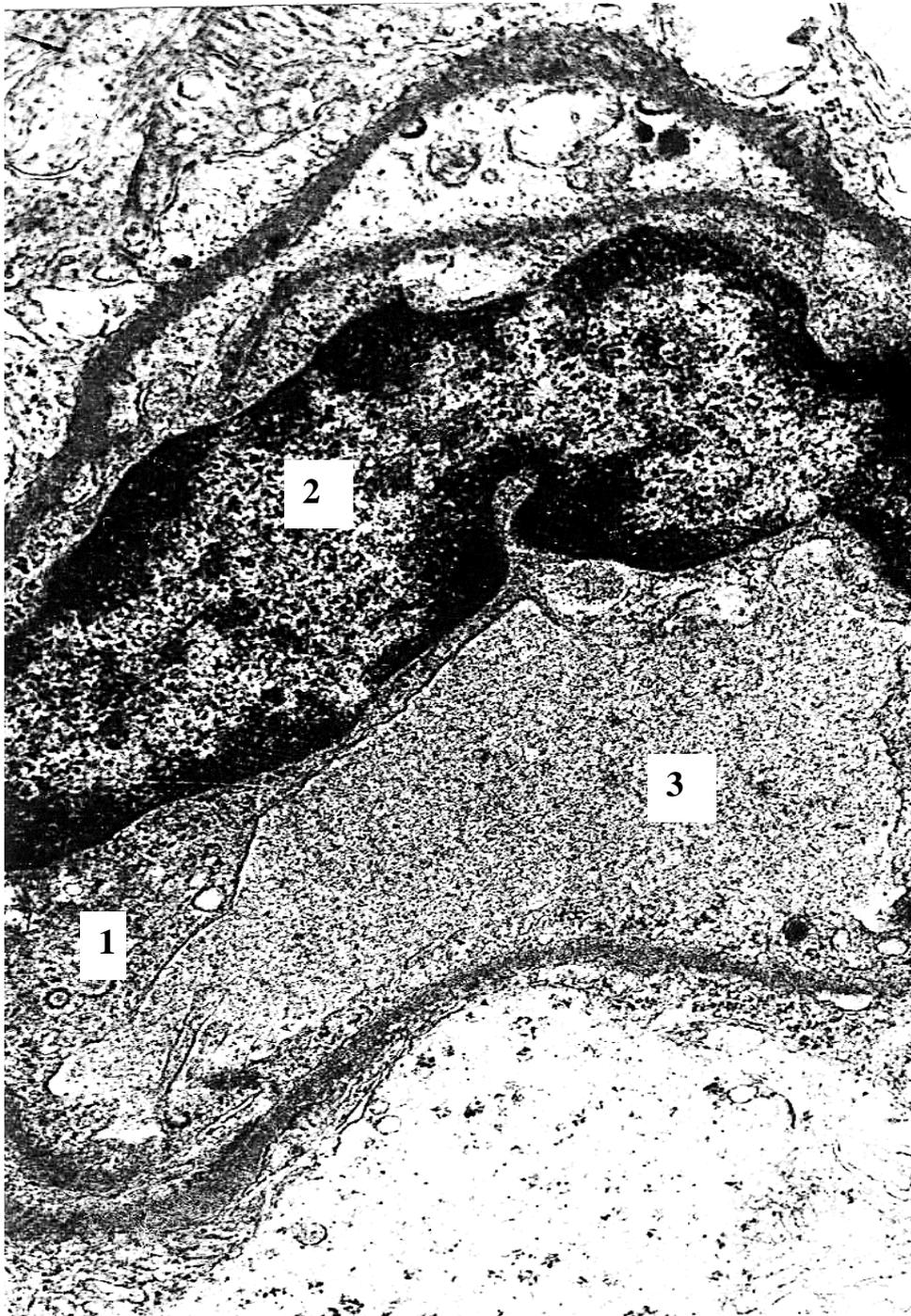


Рис. 44. Кровеносный капилляр сетчатки (соматического типа).

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 17000$.

1 – цитоплазма эндотелиальной клетки; 2 – ядро эндотелиальной клетки;
3 – просвет капилляра (по А.В. Потапову)

Описание рисунка 44. На данной электронограмме представлен **соматический гемокпилляр** (I типа) сетчатки. Он имеет достаточно ровный контур просвета, в отличие от капилляров других типов. Клетки соединены между собой плотными контактами и десмосомами. Цитоплазма имеет примерно одинаковую толщину на всем протяжении, не содержит фенестр и отверстий. Базальная мембрана непрерывная, выражена хорошо.

Описание рисунка 45. На данной электронограмме видна **посткапиллярная венула**, образующаяся в результате слияния нескольких капилляров. По своему строению она напоминает капилляр, но имеет диаметр 12–30 мкм и большое количество перицитов. В **собирательных венулах** (диаметр 30–50 мкм), хорошо выражена внутренняя, состоящая из эндотелиального и подэндотелиального слоев, и наружная, образованная рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, оболочки. **Мышечные венулы** имеют диаметр до 100 мкм и характеризуются наличием гладких миоцитов, которые не имеют строгой ориентации и формируют один слой.

Описание рисунка 46. На данной электронограмме виден **вставочный диск**, который является местом соединения двух кардиомиоцитов. Благодаря вставочным дискам, миокард, состоящий из отдельных клеток, работает как единый синцитий (функциональный синцитий). Вставочный диск образован следующими видами контактов. **Пальцевидные межклеточные соединения**, повышающие площадь контакта между клетками, чтобы разместить в месте контакта больше десмосом и нексусов. **Десмосомы**, обеспечивающие прочность сцепления между кардиомиоцитами, не дают миокарду при растяжении разрываться на отдельные клетки. **Нексусы** или щелевые контакты, содержащие ионные каналы, обеспечивающие передачу импульса между кардиомиоцитами.

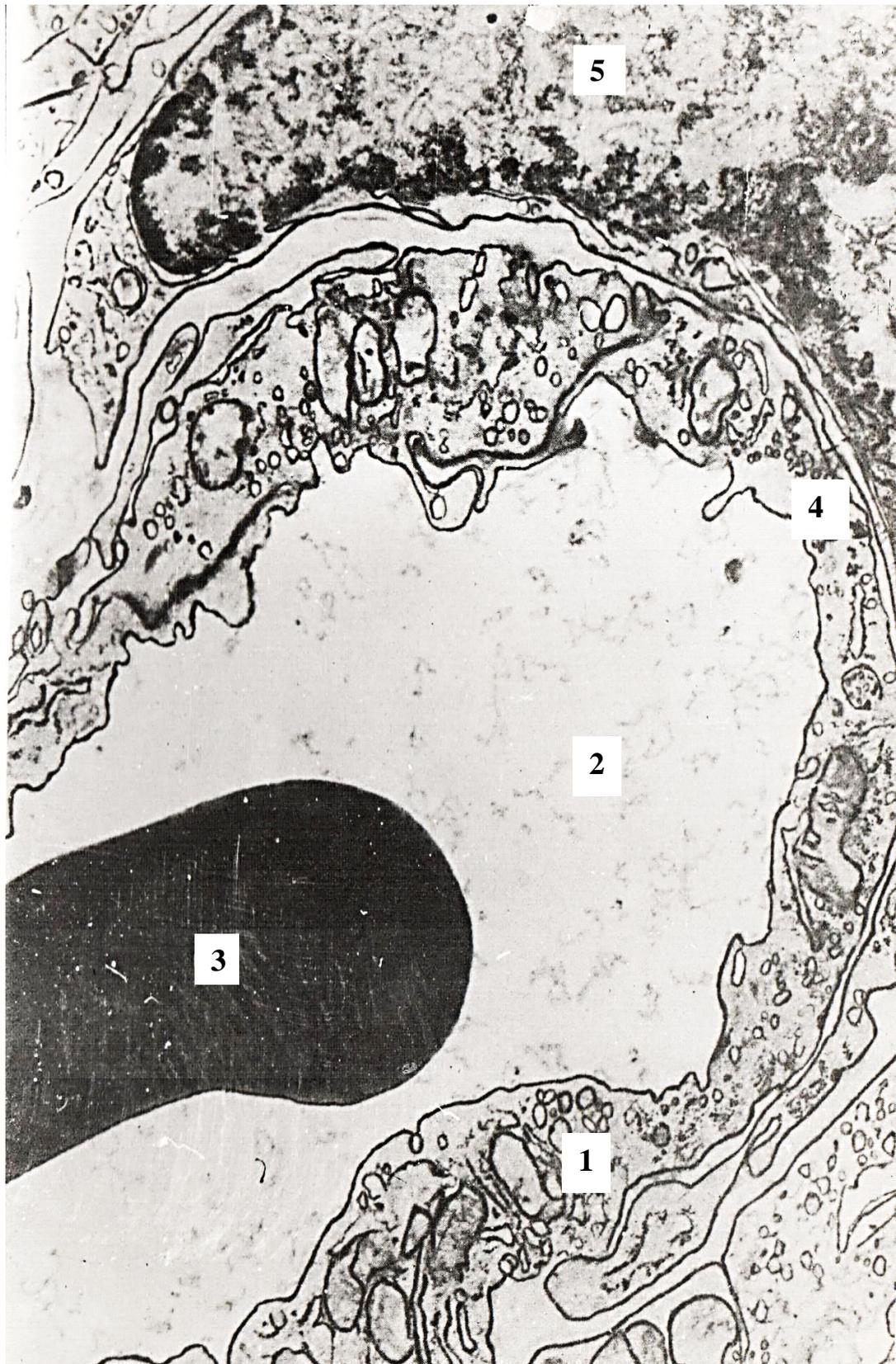


Рис. 45. Венола. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 17000$.

1 — эндотелий; 2 — просвет венолы; 3 — эритроцит; 4 — везикулы в цитоплазме эндотелиоцита; 5 — адвентициальная клетка (по И.И. Дедову)



Рис. 46. Вставочный диск между сердечными мышечными клетками миокарда морской свинки. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 76000$.
1 – вставочный диск (граница между мышечными клетками); 2 – сарколемма; 3 – миофибриллы; 4 – митохондрии (из атласа В.Г. Елисеева и др.) стрелочка без цифры

ТЕМА 12

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ ЗАЩИТЫ

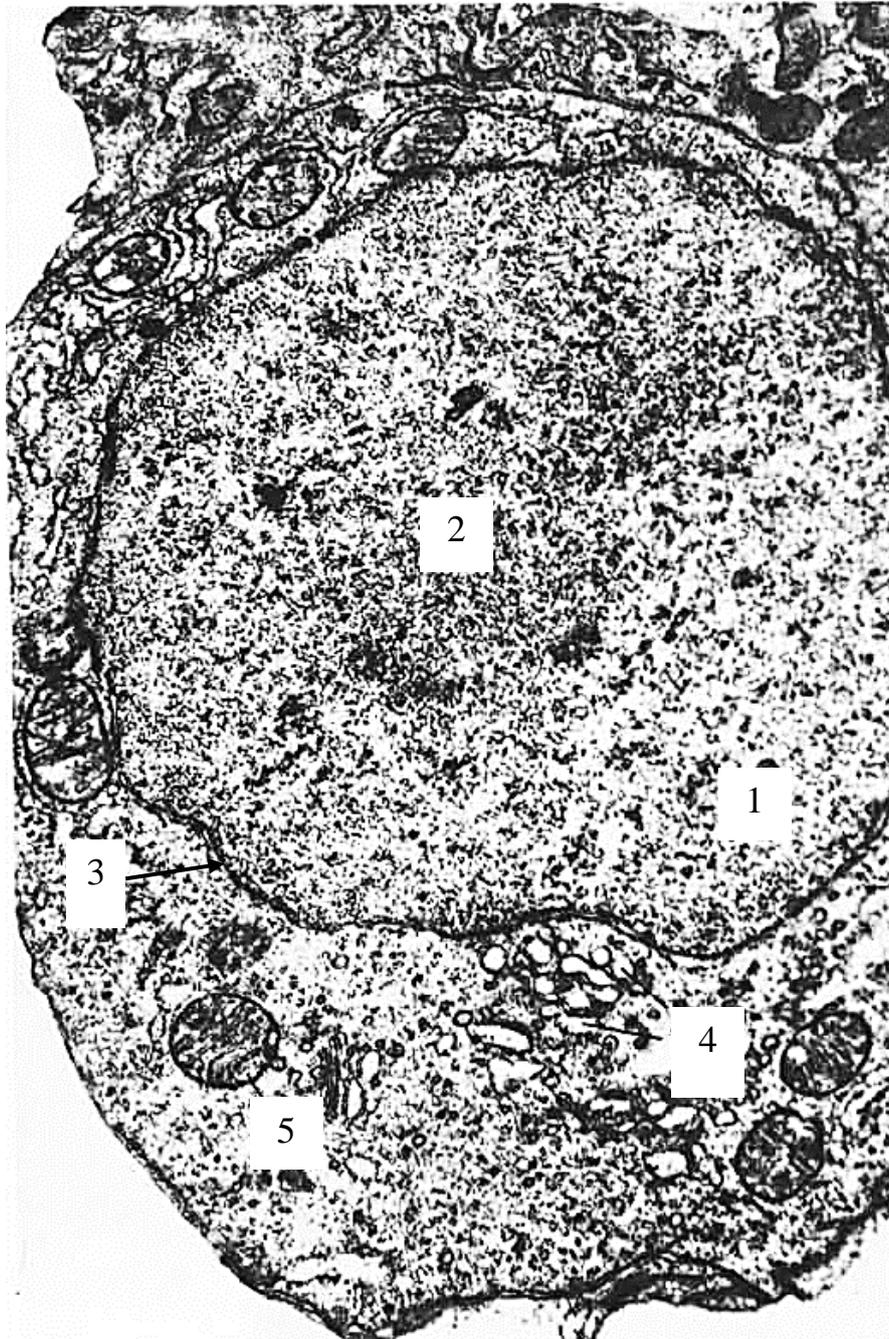


Рис. 47. Электронная микрофотограмма лимфобласта селезенки. Ув. $\times 15000$.
1 – кариоплазма; 2 – ядрышко; 3 – ядерная мембрана; 4 – комплекс Гольджи;
5 – митохондрии (по Ю.В. Афанасьеву)



Рис. 48. Электронная микрофотограмма эндотелиальных клеток кровеносного капилляра лимфатического узла мышцы. Пиноцитоз. Ув. $\times 30\ 000$.
1 – ядра эндотелиальных клеток; 2 – эндоплазматическая сеть; 3 – контакты эндотелиальных клеток друг с другом; 4 – пиноцитозные пузырьки; 5 – базальная мембрана; 6 – просвет кровеносного капилляра (по Ю.В. Машковцеву)

Описание рисунка 47. На данной электронограмме крупным планом представлен **лимфобласт**. Ядро клетки большое, кариоплазма светлая, имеется ядрышко. Это отражает высокую активность клетки, так как она постоянно синтезирует белки и нуклеиновые кислоты, необходимые для митоза. В цитоплазме много рибосом, осуществляющих синтез белков для нужд клетки и придающих ей базофильную окраску. Имеется комплекс Гольджи, гранулярная ЭПС и митохондрии округлой формы. Поскольку данный лимфобласт находится в селезенке, следовательно, мы имеем дело с антигензависимым лимфопозом, т. е. этот лимфобласт образовался из лимфоцита, простимулированного антигеном, значит, он образовался в результате бласттрансформации.

Описание рисунка 48. На электронограмме изображен **эндотелиоцит** кровеносного капилляра лимфатического узла, так как в отличие от лимфатического капилляра в нем хорошо выражена базальная мембрана, а у лимфокапилляра базальная мембрана отсутствует.

Ядро клетки содержит дисперсный хроматин (эухроматин), а в цитоплазме видны структуры, отражающие транспортную функцию эндотелия, поэтому в цитоплазме много пиноцитозных везикул.

Виды транспорта, осуществляемые эндотелием:

- ✓ **пассивный** (диффузия): газы, ионы, вода;
- ✓ **активный** пиноцитоз: транспорт с затратой энергии и мембран.

ТЕМА 13

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА



**Рис. 49. Электронная микрофотограмма фрагмента тёмной
хромаффинной клетки мозгового вещества надпочечника. Ув. $\times 37500$.
1 – секреторные гранулы (по К.А. Зуфарову)**

Описание рисунка 49. На данной электронограмме представлен фрагмент тёмной хромаффинной клетки мозгового вещества надпочечника. В мозговом веществе синтезируются и выделяются гормоны «острого» стресса: катехоламины, адреналин и норадреналин. Среди клеток мозгового вещества различают светлые – адреналоциты, секретирующие адреналин, и темные – норадреналоциты, секретирующие норадреналин. Цитоплазма клеток густо заполнена электронно-плотными секреторными гранулами. Сердцевина гранул заполнена белком, аккумулирующим секреторные катехоламины, которые оказывают влияние на метаболизм углеводов и липидов, гладкие миоциты сосудов, желудочно-кишечного тракта и бронхиального дерева, а также на миокард. Образование и выброс в кровь катехоламинов стимулируется при активации симпатической нервной системы. Данная клетка принадлежит к нейроэндокринным клеткам APUD-системы, так как в электронно-плотных хромаффинных гранулах, помимо катехоламинов, находятся пептиды (энкефалины и хромогранины).

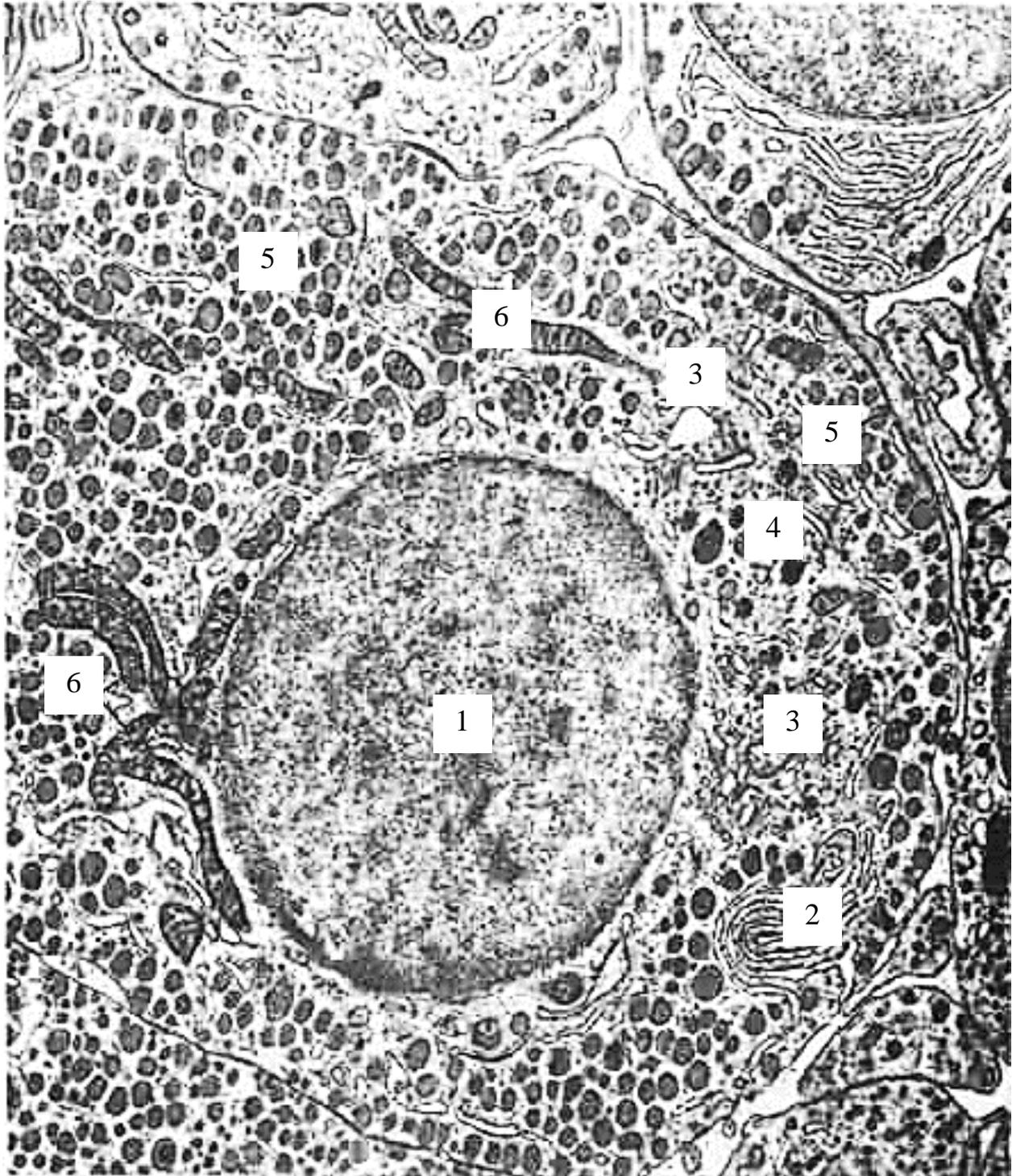


Рис. 50. Передняя доля гипофиза крысы. Ацидофильная (соматотропная) клетка. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 20\ 000$.

1 – ядро; 2 – эндоплазматическая сеть; 3 – комплекс Гольджи; 4 – формирующиеся гранулы секрета; 5 – зрелые гранулы; 6 – митохондрии (по В.С. Стрижкову)

Описание рисунка 50. На электронограмме представлена **соматотропная клетка** аденогипофиза, основной задачей которой является секреция гормонов белковой природы в кровь. Об активной эндокринной белковой секреции свидетельствуют следующие особенности строения соматотропного эндокриноцита. гЭПС имеет вид небольших скоплений или отдельных цистерн и участвует в синтезе гормона. **Комплекс Гольджи** расположен возле ядра, в срезе видны его цистерны, крупные вакуоли, и формирующиеся на **транс-поверхности** (поверхности созревания) секреторные гранулы. **Митохондрии** округлые, удлинённые и разветвлённые, дают энергию для синтеза. **Секреторные гранулы** овальные или округлые, электроноплотные, гомогенные, они заполняют всю клетку, а не располагаются на апикальном полюсе, например, как в экзокринных клетках поджелудочной железы или клетках Панета. Секреторные гранулы могут выделяться в любом месте цитолеммы, затем их содержимое попадает в просветы между клетками и в капилляры. Поэтому у данной клетки нет выраженной полярности, типичной для других эпителиоцитов. При световой микроскопии секреторные гранулы окрашиваются ацидофильно.

Функции соматотропного гормона:

- 1) ускоряет синтез белков в клетках,
- 2) ускоряет рост клеток, тканей и органов.

Поэтому особенно много соматотропоцитов у детей в периоды активного роста.

Недостаток гормона вызывает гипофизарный нанизм (карликовость), избыток – гигантизм или акромегалию.

Регуляция деятельности соматотропоцита осуществляется клетками гипоталамуса.



Рис. 51. Гонадотропный эндокриноцит аденогипофиза крысы.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×35000.

1 – ядро; 2 – комплекс Гольджи; 3 – накопление секрета в концевых расширениях цитомембран; 4 – накопление секреторного материала в вакуолях внутриклеточного сетчатого аппарата; 5 – митохондрии; 6 – гранулярная эндоплазматическая сеть (по В.С. Стрижкову)

Описание рисунка 51. На электронограмме представлена базофильная секреторная клетка аденогипофиза (фоллитропоцит), которая активно секретирует гормоны белковой природы в кровь. Цистерны гЭПС расширены и равномерно распределены по всей цитоплазме. Зрелые гранулы в клетке мелкие, округлые, электроноплотные и однородные. Характерной чертой данной клетки является расположение комплекса Гольджи в центре клетки, он хорошо выражен и имеет кольцевидную форму.

Функции фолликулостимулирующего гормона: стимулирует овогенез и сперматогенез, а также синтез половых гормонов в яичнике и в семеннике. Поэтому число данных клеток повышено в периоды полового созревания. **Недостаток содержания гормона** замедляет развития половых органов и нарушает репродуктивную функцию, а **избыток** вызывает преждевременное половое созревание.

Регуляция деятельности фоллитропоцита осуществляется гипоталамическими гормонами. При недостатке половых гормонов (старческий возраст, гибель стероидсинтезирующих клеток гонад) – гипоталамус выделяет много фоллилиберинов, что приводит к чрезмерной стимуляции фоллитропоцитов.



Рис. 52. Задняя доля гипофиза белой мыши.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×25300.

1 – просвет кровеносного капилляра; 2 – ядро эндотелиальной клетки; 3 – фенестры в эндотелии; 4 – базальная мембрана; 5 – перикапиллярное пространство; 6 – аксоны нейросекреторных клеток гипоталамической области; 7 – скопление нейросекреторных гранул в аксоплазме; 8 – питуицит (по А.Л. Поленову и М.А. Беленькому)

Описание рисунка 52. На данной электронограмме виден **фенестрированный капилляр** (гемокапилляр II типа) в нейрогипофизе. Характерен для эндокринных желез, кишечника и других внутренних органов, где происходит интенсивный транспорт веществ между кровью и окружающими тканями. Нейрогипофиз является нейрогемальным органом, так как здесь находятся нейро-сосудистые синапсы, по которым гормоны (окситоцин и вазопрессин) образованные в телах нейронов передних ядер гипоталамуса выделяются в кровь. Они образованы контактом аксона нейросекреторного нейрона с капилляром. Аксоны нейросекреторных нейронов содержат темные секреторные гранулы и контактируют с базальной мембраной капилляра, которая непрерывна и хорошо выражена на всем протяжении капиллярной стенки. Эндотелиоцит капилляра имеет большое ядро с ядрышком, а цитоплазма имеет разную толщину на протяжении капиллярной стенки. Видны ее резкие истончения, облегчающие транспорт гормона в кровь.

Окситоцин вызывает сокращение гладких миоцитов внутренних органов и миоэпителиальных клеток.

Вазопрессин (антидиуритический гормон) уменьшает количество выделяемой мочи, вызывает сокращение гладких миоцитов сосудов.

Описание рисунка 53. На данной электронограмме представлен «темный» **пинеалоцит** шишковидной железы. В шишковидной железе эндокринные клетки (пинеалоциты) отростчатой формы. «Тёмные» пинеалоциты имеют ядро овоидной формы со складчатой оболочкой и крупным ядрышком, умеренно электронно-плотный матрикс цитоплазмы, свободные рибосомы, полисомы, митохондрии, комплекс Гольджи, лизосомы, одиночные цистерны гранулярной эндоплазматической сети, микротрубочки и микрофиламенты. Маркёры секреторной активности – эндокринные везикулы, синаптические ленты и сферы в цитоплазме «тёмных» пинеалоцитах в отличие от «светлых» не обнаруживаются.

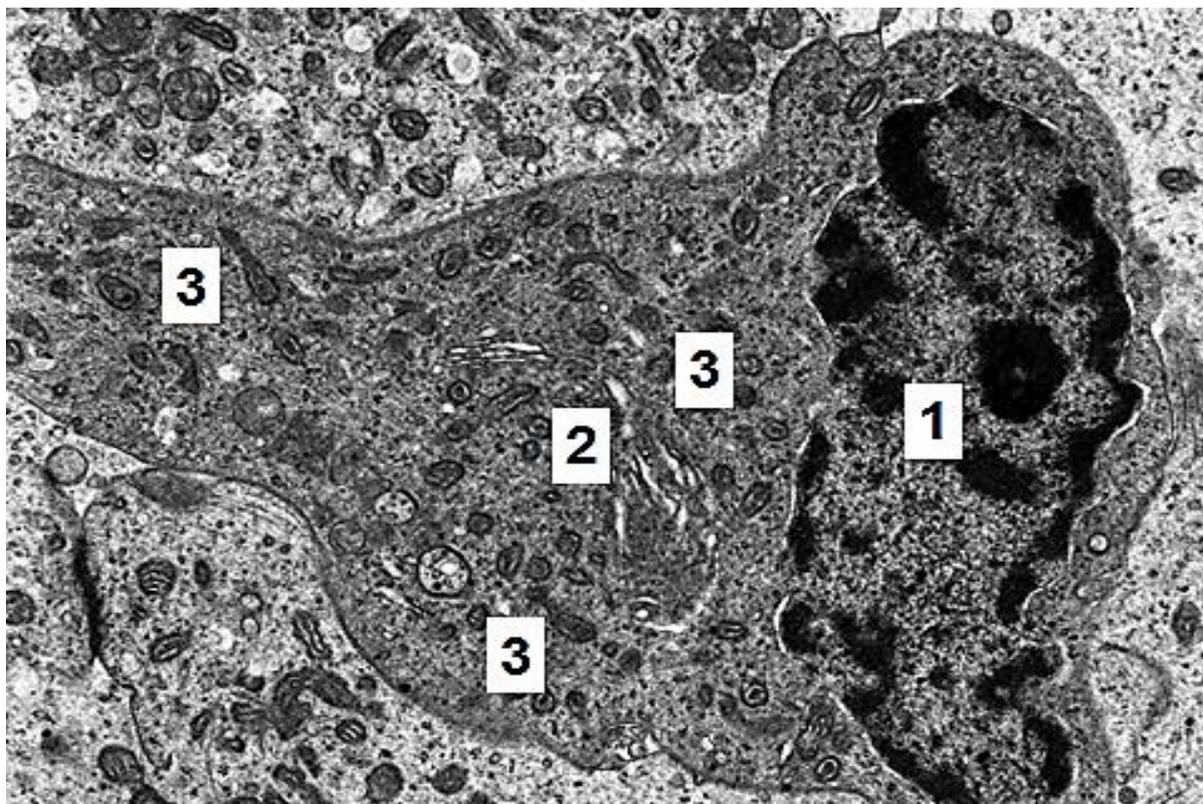


Рис. 53. «Тёмный» пинеалоцит шишковидной железы дикой мыши. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 8700$.
1 – ядро с ядрышком, 2 – комплекс Гольджи, 3 – митохондрии (по А.В. Герасимову)



Рис. 54. Фолликул щитовидной железы.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 18\,000$.

1 – полость фолликула; 2 – микроворсинки; 3 – митохондрии; 4 – везикулы эндоплазматической сети; 5 – цистерны эндоплазматической сети; 6 – ядро; 7 – базальная мембрана (по Н.П. Дмитриевой)

Описание рисунка 54. На данной электронограмме представлена стенка фолликула щитовидной железы, образованная призматическим однослойным эпителием, лежащим на базальной мембране. Клетки расположены пластом и тесно прижаты друг к другу, имеют многочисленные межклеточные контакты. Ядро клетки расположено в базальной части, имеет овальную форму и содержит эухроматин. В цитоплазме хорошо развиты оба вида ЭПС и свободные рибосомы цистерны гЭПС, которые сильно различаются по размеру (от мелких везикул, до огромных расширенных цистерн).

Полость фолликула заполнена мелкозернистым электронопрозрачным содержимым – тироглобулином, который в своем составе имеет как белковый, так и углеводный компоненты. Тироциты активно всасывают продукты расщепления тироглобулина из полости фолликула. На апикальной поверхности клетки располагаются микроворсинки на гликокаликсе которых также локализованы ферменты, переводящие ион йода в атомарную форму и встраивающие его в молекулу тироглобулина.

Функции йод-содержащих гормонов (тироксин, 3-йод-тиронин) заключаются в регуляции основного обмена и процессов развития, роста и дифференцировки тканей. Они стимулирует рост скелета, созревание нервной системы. Поэтому особенно высока активность тироцитов у детей в периоды активного роста.

Недостаток гормона вызывает у детей **карликовость** и **кретинизм**, у взрослых – **микседему**, избыток – **тиреотоксикоз**.

Регуляция деятельности тироцита: при понижении уровня йод-содержащих гормонов в крови гипоталамус синтезирует и выделяет либерины, под действием которых активируются тиротропоциты аденогипофиза и начинают выделять тиротропный гормон, который стимулирует тироцит к ускорению синтеза гормона и выделению его в кровь.

ТЕМА 14

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА



Рис. 55. Апоикальная часть ресничатого эпителиоцита слизистой оболочки трахеи. Электронная микрофотография. Ув. $\times 63000$. 1 – цитоплазма; 2 – плазмолемма реснички; 3 – периферические дублеты микротрубочек; 4 – центральная пара микротрубочек; 5 – базальное тельце; 6 – цитоплазма клетки (дистальный отдел) (по F. Sjostand)

Описание рисунка 55. На электронограмме виден апикальный полюс призматического эпителиоцита трахеи с многочисленными ресничками. **Ресничка** – это вырост **цитоплазмы**, покрытый цитолеммой, внутри которого располагается **аксонема**, построенная следующим образом: 9 дуплетов из микротрубочек по периферии и один в центре ($9x^2 + 2$). **Базальное тельце** погружено в цитоплазму клетки в основании реснички, может также рассматриваться как проксимальная часть реснички. Образуется на основе центриоли, которая мигрирует на периферию клетки под цитолемму и состоит из 9 триплетов микротрубочек ($9x^3 + 0$).

Отличия от микроворсинок: у ресничек всегда большие размеры (примерно в 5–7 раз длиннее) и их «скелет» состоит из микротрубочек, а не из микрофиламентов, в основании реснички располагается базальное тельце.

Описание рисунка 56. На данной электронограмме представлен **соматический гемокapилляр** (I типа) в стенке альвеолы. Полость альвеолы, выстлана однослойным, плоским эпителием. Это альвеолоциты I типа, участвующие в газообмене и входящие в состав аэрогематического барьера. Клетки соединены между собой плотными контактами и десмосомами. Базальная мембрана альвеолярного эпителия непрерывная, выражена хорошо. Прослойки между альвеолами образованы рыхлой соединительной тканью и содержат гемокapилляры соматического типа. Образующие его эндотелиоциты не имеют фенестр или отверстий в своей стенке, а их базальная мембрана сплошная и хорошо выражена. В участках, где капилляр тесно контактирует с альвеолоцитом и где формируется аэрогематический барьер, базальные мембраны капилляра и альвеолярного эпителия срастаются. Среди клеток соединительной ткани преобладают фибробласты (синтезируют межклеточное вещество интерстиция) и макрофаги (могут мигрировать в полость альвеолы и уходить снова в интерстиций, а затем в регионарные лимфоузлы, выполняя защитные функции).

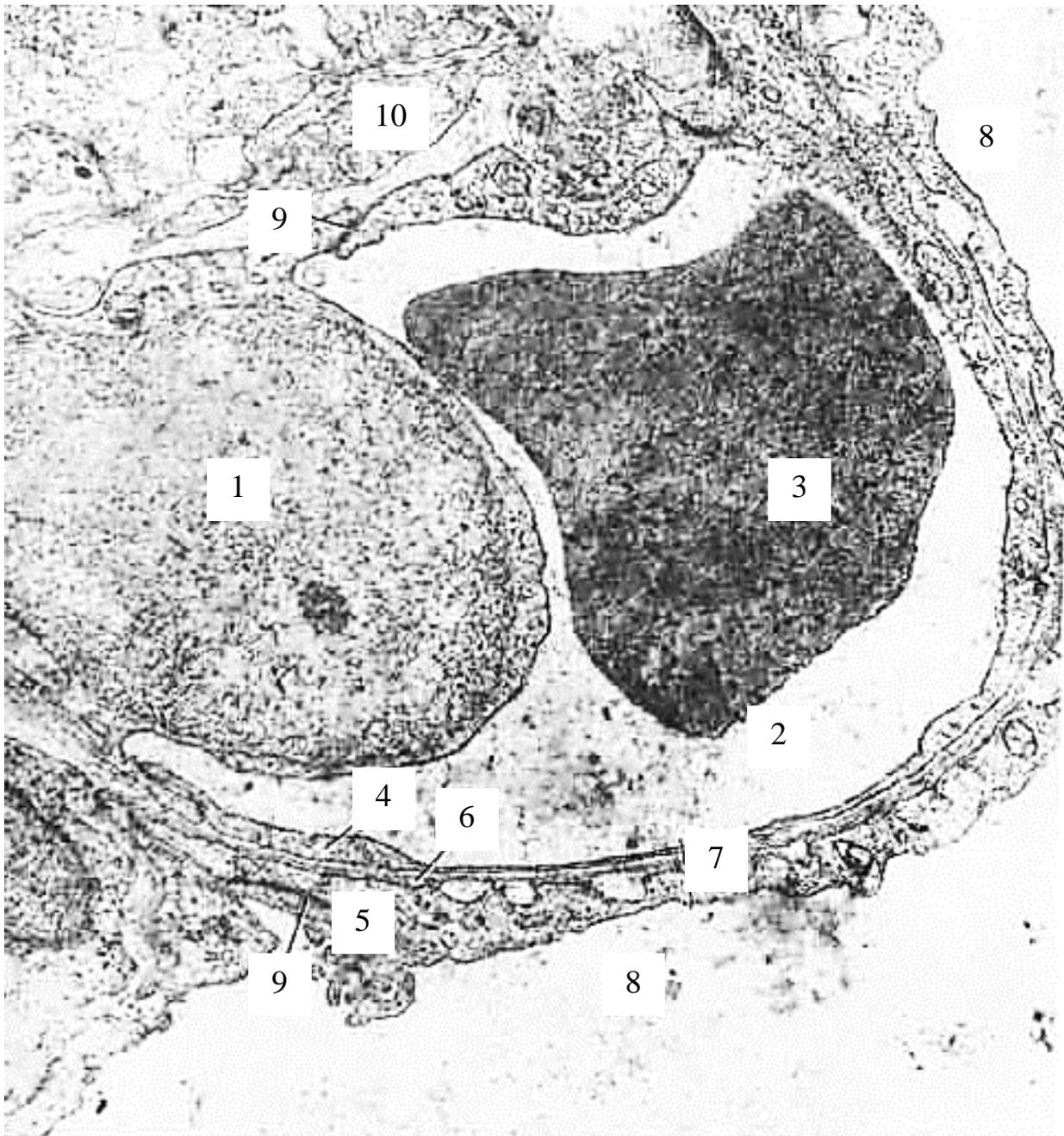


Рис. 56. Альвеола и кровеносный капилляр легкого.

Электронная микрофотография. Ув. ×25 000.

1 – ядро эндотелиальной клетки; 2 – просвет кровеносного капилляра; 3 – эритроцит; 4 – цитоплазма эндотелиальной клетки; 5 – цитоплазма клетки альвеолярного эпителия; 6 – базальные мембраны эндотелия и эпителия; 7 – воздушно-кровяной барьер; 8 – просвет альвеолы; 9 – десмосомы; 10 – часть соединительнотканной клетки альвеолярной перегородки (по В.А. Шахламову)

ТЕМА 15

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

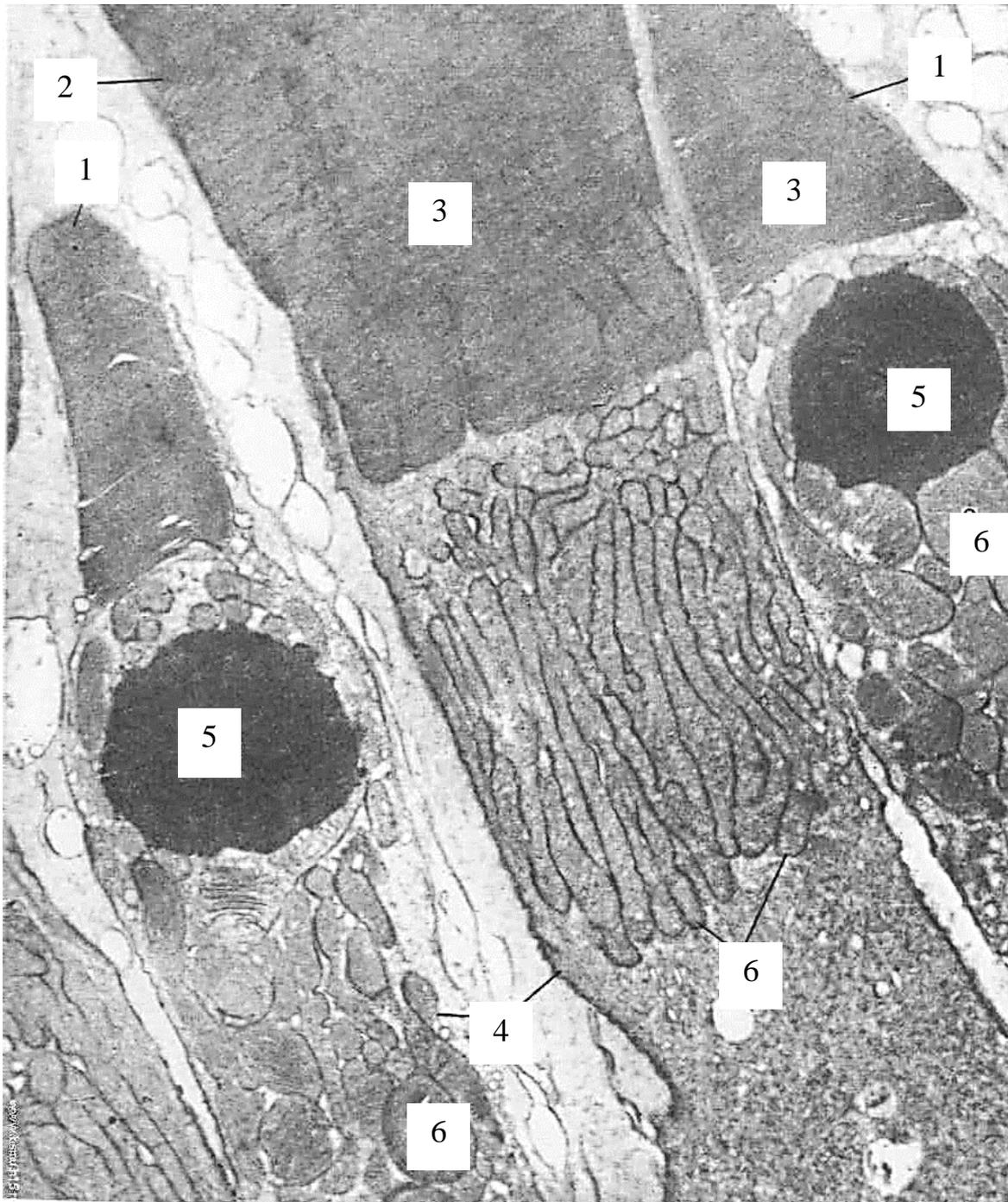


Рис. 57. Палочковые и колбочковые нейроны сетчатки лягушки.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 15000$.

1 – колбочки сетчатки; 2 – палочка сетчатки; 3 – наружные сегменты;
4 – внутренние сегменты; 5 – эллипсоид; 6 – митохондрии (по В.Л. Боровягину)

Описание рисунка 57. На данной электронограмме представлен слой палочек и колбочек сетчатки. Палочки и колбочки сетчатки являются видоизмененными дендритами палочко- и колбочконесущих нейронов (афферентных нейронов, тела которых расположены в наружном ядерном слое). Между ними расположены отростки пигментных клеток, в которых на свету накапливается пигмент для поглощения избыточного света. Чувствительные клетки органа зрения относятся к первично чувствующим (нейросенсорным).

Механизм рецепции в палочках сетчатки: фотон света попадает на мембрану наружного сегмента, где локализован родопсин (рецепторный белок) ==> родопсин изменяет конформацию и распадается на опсин и ретиналь ==> это приводит к гиперполяризации мембраны рецепторного нейрона ==> передача импульса на биполярный нейрон.

Колбочковые нейроны содержат другой рецепторный белок не родопсин, а **иодопсин**, который тоже содержит ретиналь, но отличается своей белковой частью. По её природе подразделяется на три вида: **синий** (коротковолновый, с длиной 420 нм), **зелёный** (средневолновый, с длиной 530 нм) и **красный** (длинноволновый, с длиной 625 нм). **Механизм рецепции колбочковых нейронов** сходен с таковым в палочковых. Прежде, чем попасть на рецепторный белок, свет проходит через эллипсоид (липидную каплю) в основании наружного сегмента, и на рецепторный белок попадет свет только той длины волны, которую пропустит липидная капля. Следовательно, каждая колбочка возбуждается только волной определенной длины. Поэтому они обеспечивают цветное зрение.

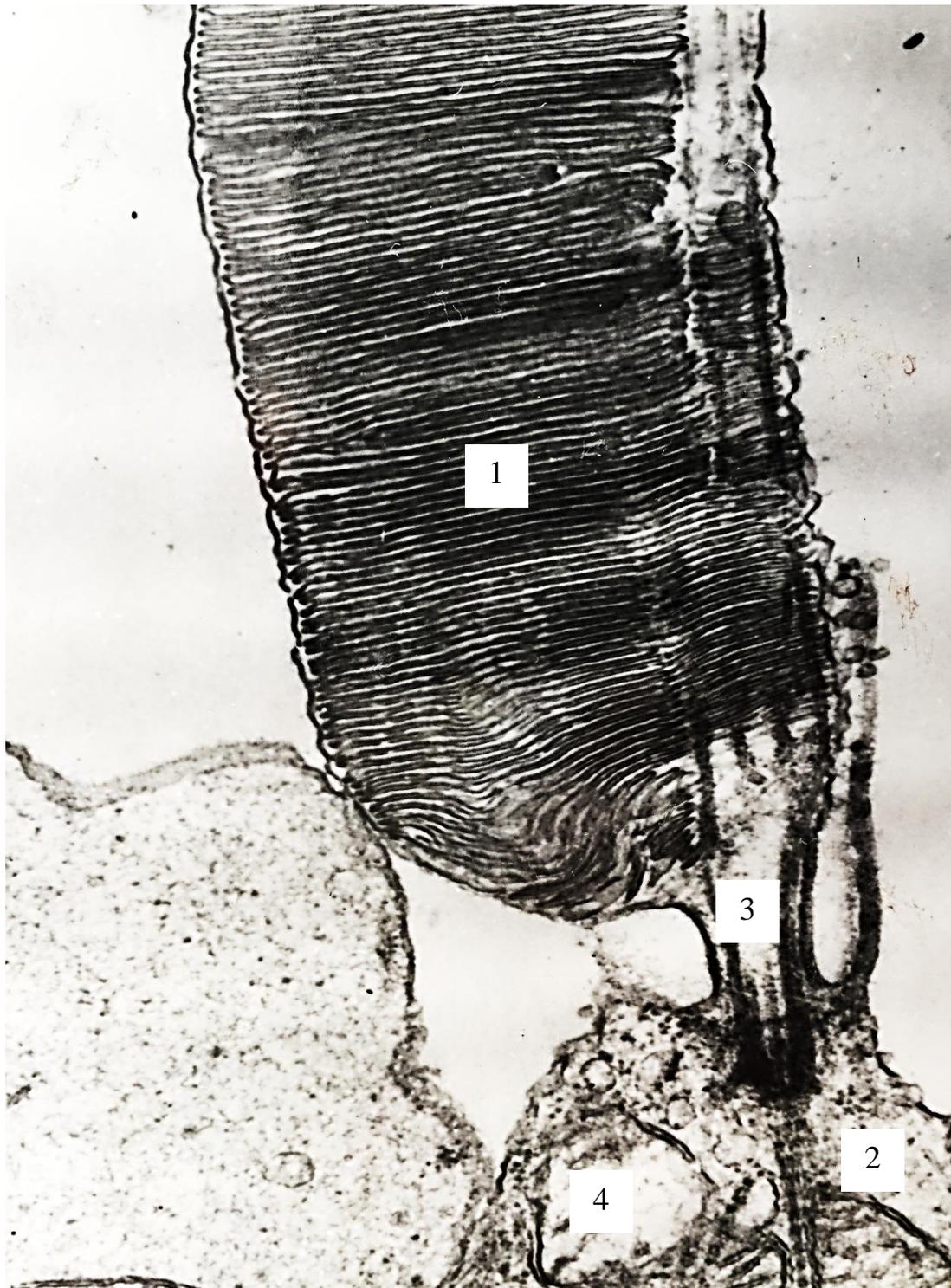


Рис. 58. Соединительный мостик палочкового нейрона сетчатки глаза человека. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 14000$.

1 – наружный сегмент; 2 – внутренний сегмент; 3 – соединительная ресничка; 4 – митохондрия (по С.В. Логвинову)

Описание рисунка 58. На электронограмме представлен соединительный мостик палочкового нейрона сетчатки, состоящий из наружного и внутреннего сегментов. **Наружный сегмент** содержит большое количество лежащих поперек постоянно обновляющихся сдвоенных мембран, которые называются **мембранными дисками**. Образование дисков начинается в проксимальных отделах, затем они смещаются в дистальном направлении, «стареют» и поглощаются клетками пигментного эпителия. Для обновления дисков необходим витамин А, при его недостатке возникает «куриная слепота» – неспособность видеть в ночное время из-за гибели наружных сегментов. Наружный сегмент связан с внутренним соединительной ресничкой – **цилией**. **Во внутреннем сегменте** находятся множество митохондрий и полирибосом, цистерны аппарата Гольджи и небольшое количество элементов гранулярного и гладкого эндоплазматического ретикулула. В сегменте происходит синтез белка. **Палочковые нейроны** расположены в периферических отделах сетчатки и являются рецепторами черно-белого ночного зрения. В сетчатке около 130 млн палочковых нейронов

Колбочковые нейроны лежат в центре сетчатки, а их общее число составляет около 7 млн. Особенно велико их число в желтом пятне – области лучшего видения. В них наружные сегменты состоят из полудисков, образованных глубокими инвагинациями цитолеммы, напоминающими гребенку, имеющими коническую форму. **Ядро** колбочковой клетки более крупное, чем у палочковой. Во внутреннем сегменте находится липидная капля (эллипсоид), окруженная митохондриями. Колбочковые нейроны обеспечивают цветное дневное зрение.

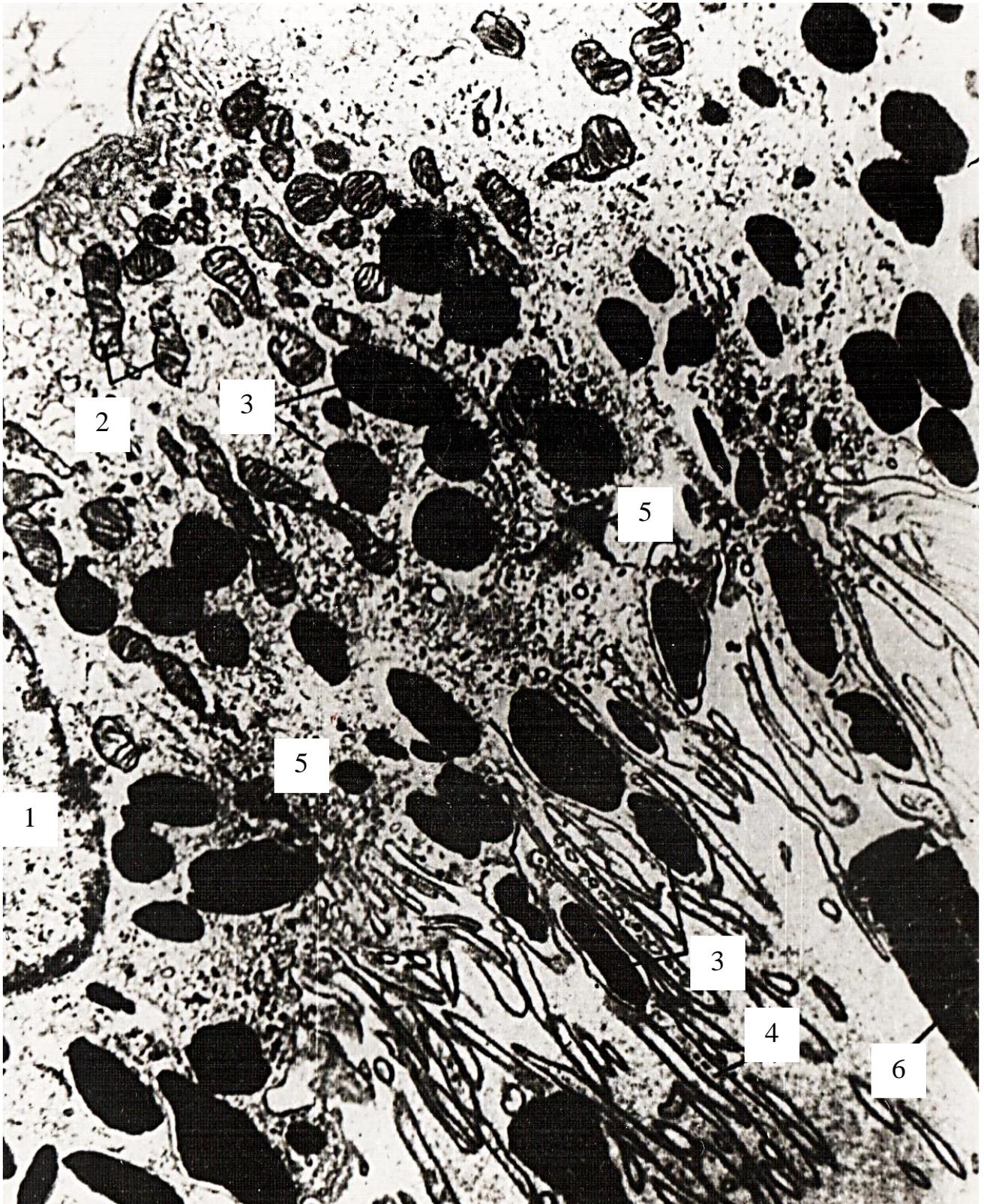


Рис. 59. Пигментные клетки сетчатки.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 18000$.

1 – ядро; 2 – митохондрии; 3 – гранулы пигмента; 4 – отростки цитоплазмы; 5 – десмосомы; 6 – наружный сегмент палочки сетчатки (по Кунабара)

Описание рисунка 59. На электронограмме видны пигментноэпителиоциты сетчатки, лежащие на базальной мембране и своим основанием контактирующие с базальным комплексом сосудистой оболочки. От их вершин, в виде «бороды», отходят многочисленные микроворсинки, окружающие наружные сегменты палочковых и колбочковых нейронов, содержащие пигмент **меланин**, который мигрирует сюда из тел клеток пигментного эпителия.

При дневном свете количество меланина увеличивается, и он, перемещаясь в отростки, поглощает часть световых волн и препятствует перевозбуждению палочковых и колбочковых нейронов. Микроворсинки глубоко проникают между палочками и колбочками сетчатки и окружают их. В темноте наоборот пигмент перемещается в центральные отделы клетки, отростки исчезают, что способствует большему возбуждению фоторецепторов.

Функции пигментного слоя:

- **трофическая функция** обеспечение транспорта питательных веществ и кислорода из сосудистой оболочки к фоторецепторным нейронам;
- **защитная функция** – защита палочковых и колбочковых нейронов от избыточного светового излучения;
- **компонент** гематоретинального барьера;
- **фагоцитоз и переваривание** постоянно разрушающихся наружных сегментов палочковых нейронов;
- **синтез ретиналя** (части зрительного пигмента родопсина) и транспорт его к фоторецепторным нейронам.



Рис. 60. Волосковые клетки пятна маточки перепончатого лабиринта мыши. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 15000$.

1 – вестибулярная волосковая клетка типа II; 2 – вестибулярная волосковая клетка типа I; 3 – нервные окончания на грушевидных вестибулоцитах; 4 – нервные окончания на столбчатых вестибулоцитах; 5 – пучок статических волосков; 6 – стереоцилии (неподвижные волоски); 7 – кинетоцилии (подвижные волоски); 8 – поддерживающие клетки; 9 – десмосомы (по А.А. Бронштейну и Г.А. Пяткиной)

Описание рисунка 60. На данной электронограмме представлен фрагмент пятна маточки вестибулярного лабиринта внутреннего уха, осуществляющей восприятие силы тяжести и линейных ускорений. Сенсорный эпителий состоит из **вестибулярных волосковых клеток**, осуществляющих непосредственно восприятие раздражений и **вестибулярных поддерживающих клеток**, выполняющих вспомогательные функции (трофическая, защитная, изолирующая, и др.). Поддерживающие клетки лежат на базальной мембране, контактируют с соседними клетками с помощью десмосом в базальной части, содержат темное овальное ядро и множество митохондрий, а апикальной частью разделяют рецепторные клетки. **Вестибулярные волосковые клетки** развиваются из слуховых плакод (эктодерма) и поэтому являются сенсоэпителиальными (вторично чувствующими). На апикальной поверхности этих клеток находится кутикула, от которой отходят 60–80 неподвижных волосков – стереоцилии и одна подвижная ресничка – киноцилия. В области пятна они покрыты отолитовой мембраной, которая при линейном ускорении смещает стереоцилии, и приводит к возбуждению клетки (если стереоцилии приближаются к киноцилии) или ее торможению (если отдаляются).

ТЕМА 16

КОЖА

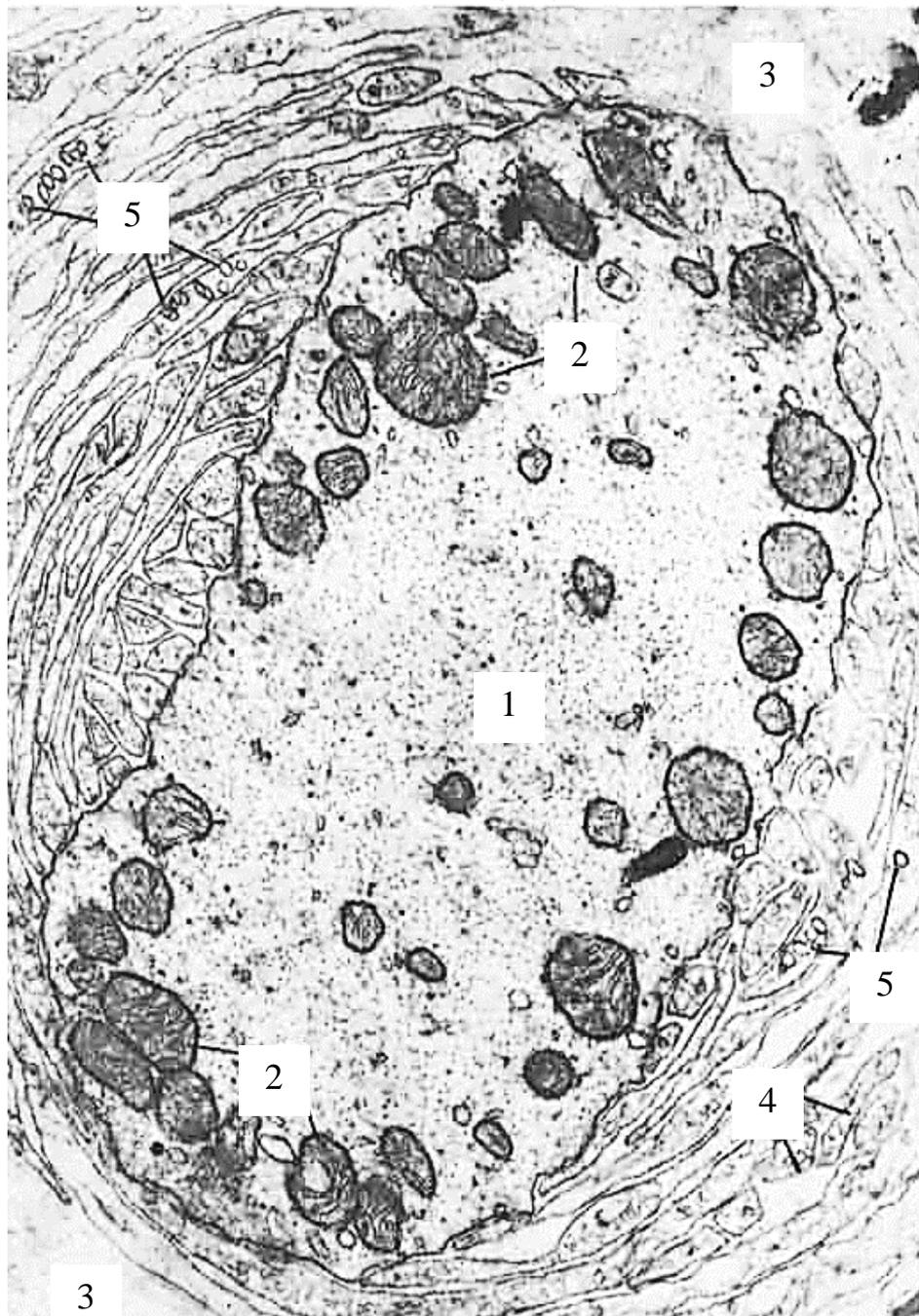


Рис. 61. Пластинчатое (фатер-пачиниево) тельце.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 10000$.

1 – дендрит; 2 – митохондрии; 3 – щелевое промежуточное пространство;
4 – отростки нейролеммоцитов внутренней колбы; 5 – пиноцитозные везикулы
(по В.Л. Черепнову)

Описание рисунка 61. На данной электронограмме представлено **пластинчатое тельце (тельце Фатер–Паччини)** – рецептор давления, располагающийся в большом количестве в сетчатом слое дермы. Внутри тельца расположена **внутренняя колба** (внутренняя луковица), состоящая из внутренних шванновских клеток. В центре располагается дендрит чувствительного нейрона, в котором различимы мелкие митохондрии. Нейролеммоциты внутренней колбы имеют уплощенную отростчатую форму, и между ними образуется щель, через которую дендрит проникает в центр внутренней луковицы. Снаружи тельца располагается **соединительнотканная капсула**, образованная фибробластами и соединительнотканными волокнами.

ТЕМА 17

РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ



Рис. 62 а. Секреторные клетки околоушной железы.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 10000$.

1 – полость железы; 2 – ядро секреторной клетки; 3 – микроворсинки на апикальной поверхности клетки (по К.А. Зуфарову и соавт.)

Описание рисунка 62 а. На данной электронограмме представлены секреторные клетки околоушной железы. Они имеют коническую форму. На поверхности их суженной апикальной части присутствуют короткие микроворсинки. Это пример типичной полярно дифференцированной белоксинтезирующей и секретирующей клетки. В базальной части клеток находятся ядро и развитая гранулярная эндоплазматическая сеть, секреторные гранулы скапливаются в апикальной части. Секреторные гранулы белковых клеток содержат амилазу и гликопротеины. Между соседними клетками прослежены специализированные межклеточные контакты: промежуточные, десмосомы, плотные и щелевые.

Описание рисунка 62 б. На данной электронограмме представлены секреторные клетки поднижнечелюстной железы. Ацинусы слюнных желёз состоят из миоэпителиальных и ацинарных клеток, между которыми имеются контакты. Ядро миоэпителиальной клетки овоидной формы, ацинарных – сфероидной. Хроматин в ядрах умеренно конденсирован. Имеются ядрышки. В цитоплазме миоэпителиальной клетки выявляются миофиламенты. При формировании актино-миозиновых комплексов в момент сокращения ядро миоэпителиальной клетки изгибается и закручивается. В ацинарной клетке в базальной области цитоплазмы, окружающей ядро, располагаются митохондрии и развитая гранулярная эндоплазматическая сеть, над ядром – зона комплекса Гольджи и многочисленные секреторные везикулы, заполненные в сероцитах поднижнечелюстных желёз белых крыс материалом умеренной электронной плотности.

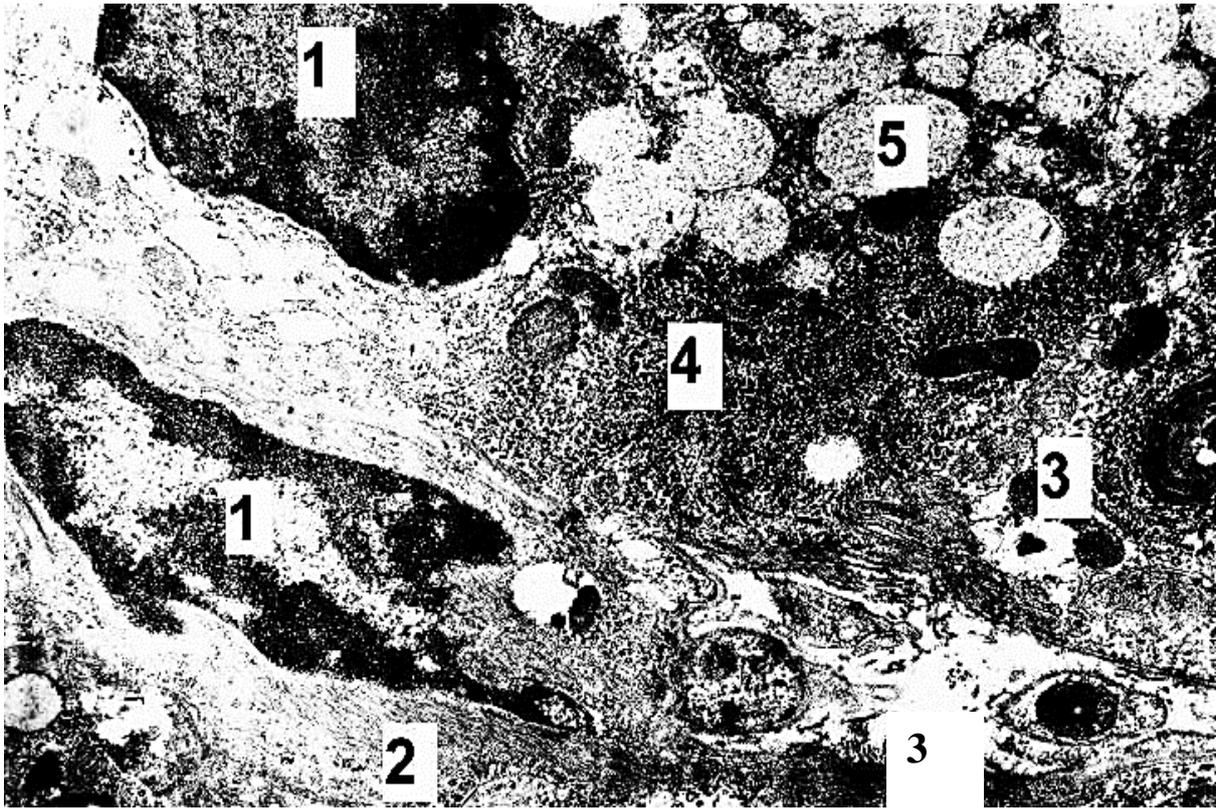


Рис. 62 б. Поднижнечелюстная слюнная железа крысы.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 10000$.

1 – ядра миоэпителиальной и ацинарной клеток, 2 – миофиламенты, 3 – митохондрии, 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 5 – секреторные везикулы (по В.П. Костюченко)

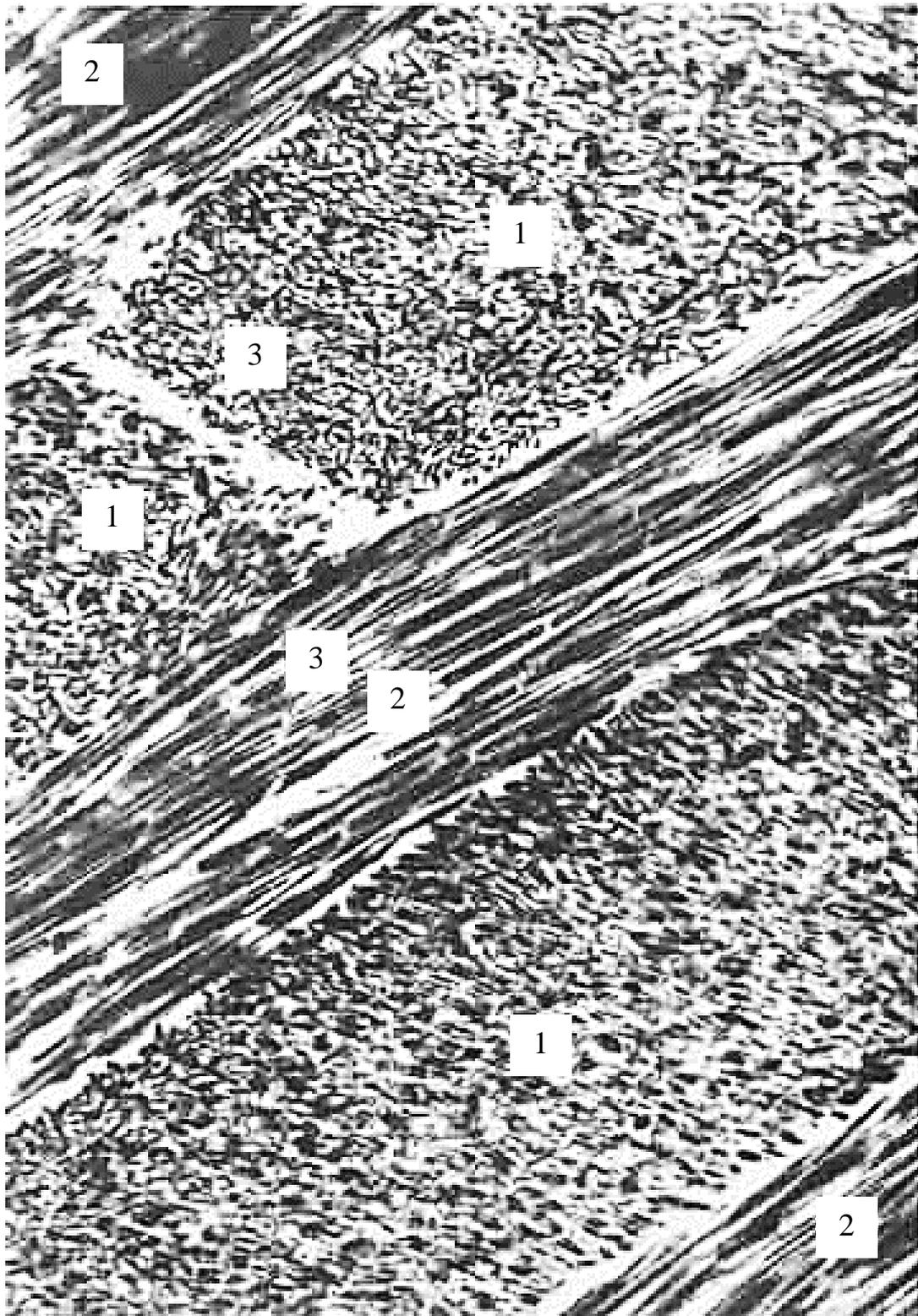


Рис. 63. Эмалевые призмы зуба.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 44800$.

1 – поперечные срезы эмалевых призм; 2 – продольные срезы эмалевых призм;
3 – кристаллы гидроксиапатита в эмалевых призмах (по Тревисту и Глемчеру)

Описание рисунка 63. На электронограмме приведена электронная микрофотография эмали, которая образована эмалевыми призмами и межпризменным веществом. Эмалевые призмы имеют извитую форму и переплетаются между собой, поэтому на электронограмме видны одновременно их продольные и поперечные срезы. Классическая призма на поперечном срезе имеет форму шестиугольника и образована фибриллярным белковым матриксом, расположенным в виде упорядоченной сети и кристаллами гидроксиапатита, которые видны на продольном срезе в виде коротких линий, а на поперечных срезах призм в виде темных точек. Кристаллы гидроксиапатита в центре призмы ориентированы параллельно ее длинной оси, а на периферии - под углом к её поверхности. Межпризменное вещество эмали состоит из таких же кристаллов гидроксиапатита, как и сама призма, но отличается их ориентацией: они лежат почти под прямым углом к кристаллам, образующим призму.

Эмалевые призмы, имеют извитой (S-образный) ход, поэтому на продольных шлифах одни участки срезаются вдоль, а другие – поперек. В результате образуются темные и светлые радиальные эмалевые полосы шириной около 100 мк (полосы Шрегера).

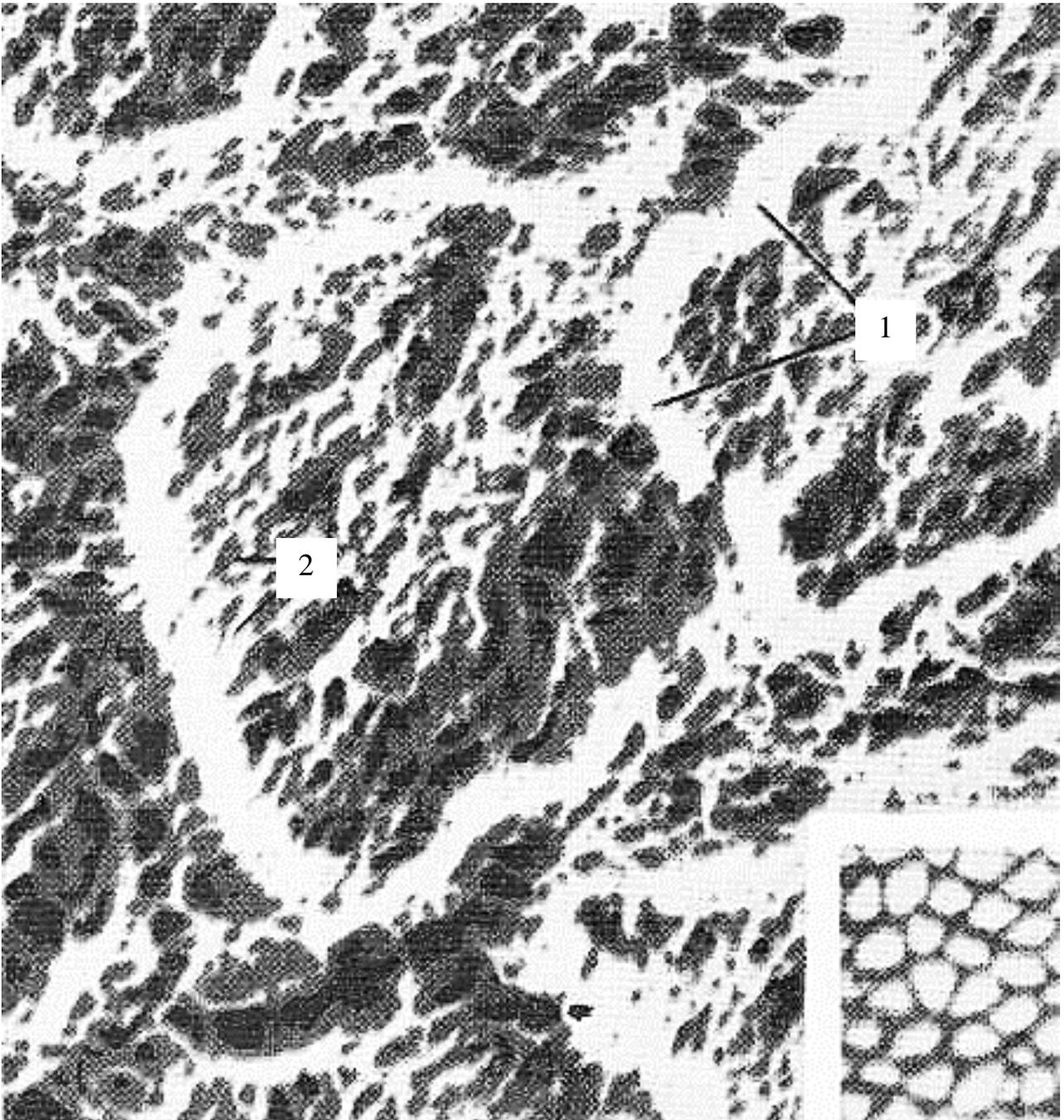


Рис. 64. Органическое вещество эмалевых призм зуба.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 10000$.

1 – границы эмалевых призм; 2 – сеть органического вещества в призмах и между ними (по Скотту)

Описание рисунка 64. Приведена электронная микрофотография эмали, состоящей из эмалевых призм и органического вещества, которое состоит из неколлагеновых протеинов, получивших название «**эмалевые протеины**» (белки). Они являются гликозированными полипептидами, синтезированными и выделенными (посредством мерокринного механизма) энамелобластами. Выделяют два различных класса эмалевых протеинов: энамелины и амелогенины. **Энамелин** является кислым гликопротеином с молекулярной массой 72 000, характеризуется высоким уровнем содержания глицина, серина (фосфосерина), аспарагиновой и глутаминовой кислот, которая находится в форме гамма-карбоксихлутаминовой кислоты, имеющей тесное сродство к кальцию. **Амелогенин** – это гидрофильный, богатый пролином гликопротеин с молекулярной массой 30 000. Амелогенины кроме пролина, так же обогащены лейцином, гистидином и глутаминовой кислотой. В органической матрице эмали присутствуют гликозаминогликаны, протеогликаны и липидов. Эти органические вещества играют определенную роль в кальцификации протеинов.

Описание рисунка 65. На данной электронограмме представлен участок деминерализированного дентина. Дентин включает в себя 70–72% неорганического вещества, 28–30% органического вещества и воды. Органический матрикс дентина образован **коллагеном 1-го типа**. Коллагеновые волокна матрикса дентина погружены в **основное аморфное вещество**, состоящее из гликозаминогликанов (хондроитинсульфаты) которые, соединясь с неколлагеновыми протеинами, образуют протеогликаны – главные составляющие матрикса дентина. **Около 20% органического матрикса** дентина составляют неколлагеновые протеины.

В органической основе дентина также обнаружены **липиды** (гликолипиды и фосфолипиды), вероятно, участвующие в минерализации матрикса.

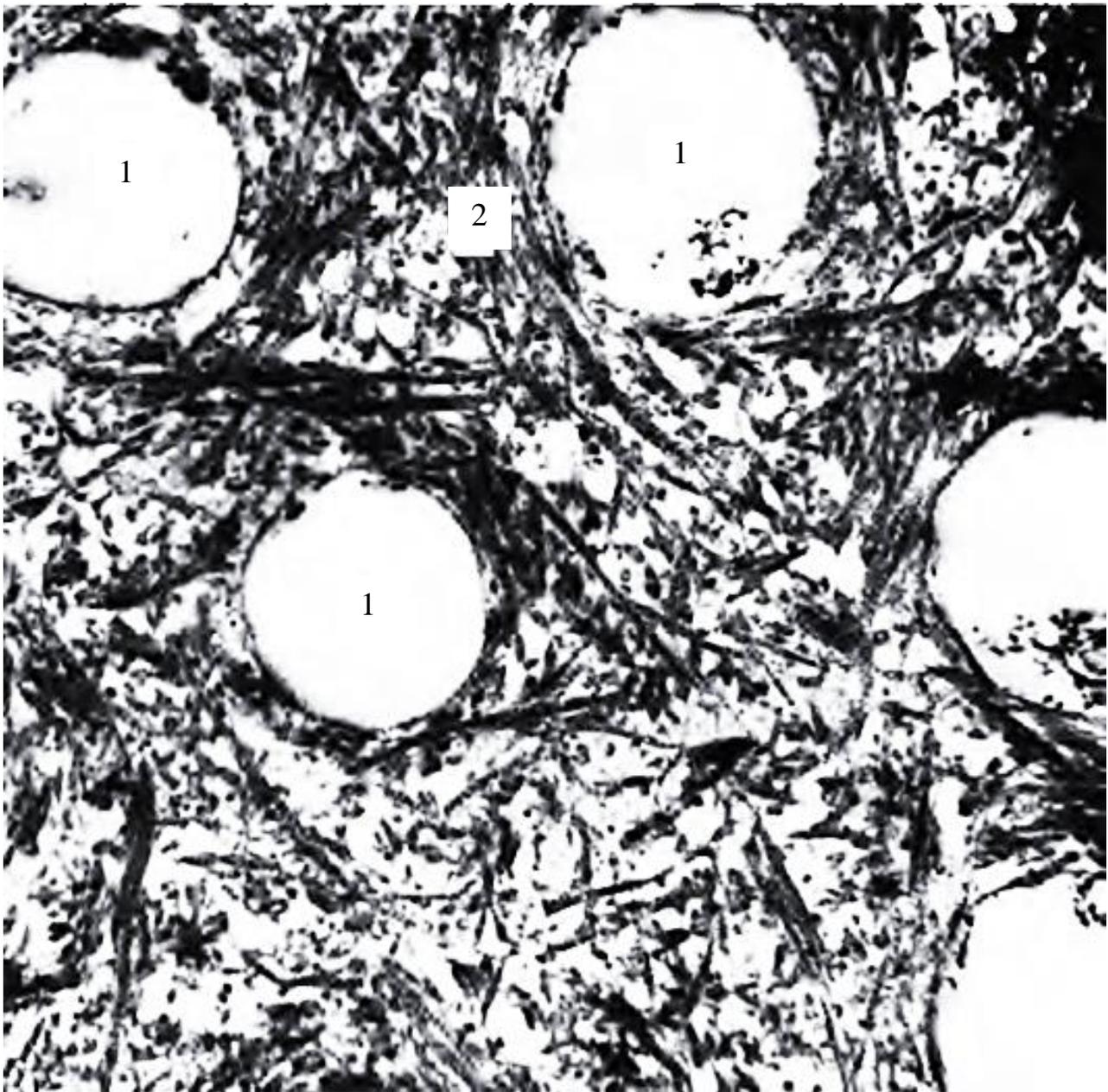


Рис. 65. Деминерализированный дентин постоянного зуба человека.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 17800$.

1 – канальца дентина 2 – коллагеновые фибриллы (по Джонсону и Парксу)

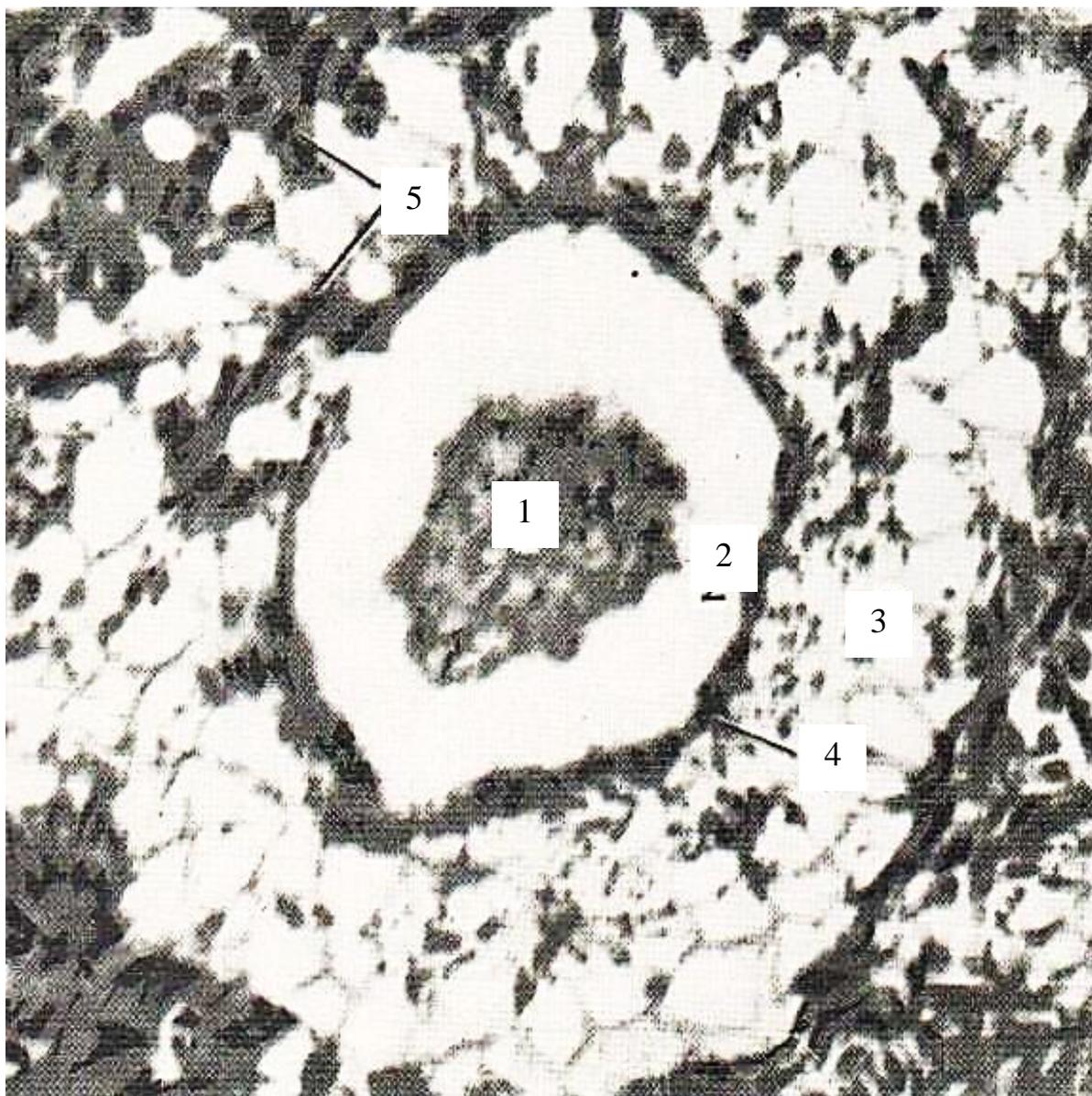


Рис. 66. Дентинные канальца зуба человека.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 30000$.

1 – отросток одонтобласта; 2 – просвет канальца; 3 – оболочка канальца; 4 – кутикула оболочки; 5 – межканальцевый матрикс (по Джонсону и Парксу)

Описание рисунка 66. На данной электронограмме представлены каналца дентина зуба человека. Это тонкие конусообразные трубочки диаметром от 1 до 3–4 мкм, идущие в радиальном направлении от пульпы зуба к эмали или цементу. Изнутри стенка каналца дентина выстлана **тонкой пленкой органического вещества** – пограничной пластинкой (мембраной, или оболочкой Неймана), проходящей по всей длине дентинного каналца и содержащей **высокие концентрации** гликозаминогликанов и характеризующейся полным отсутствием коллагеновых волокон. Отростки одонтобластов располагаются по всей длине дентинных трубочек, заканчиваются у дентиноэмалевой границы и содержат отдельные цистерны ГЭС и АЭС. В начальной части каналцев на уровне преддентина наблюдаются единичные полирибосомы и митохондрии, элементы цитоскелета, лизосомы и вакуоли. Дентинная жидкость является трансудатом капилляров пульпы, по белковому составу похожа на плазму и содержит гликопротеины и фибронектин.

Описание рисунка 67. На данной электронограмме представлены клетки пульпы эмалевого органа. В ней различают три слоя: внутренний эмалевый эпителий, промежуточный слой и наружный эмалевый эпителий. **Клетки внутреннего эмалевого эпителия**, усиленно размножаются и превращаются в **амелобласты** – клетки эмалевого органа, вырабатывающие эмаль. **Промежуточные клетки** накапливают между собой жидкость, приобретают отростчатое строение и становятся похожи на клетки ретикулярной ткани. Они образуют пульпу эмалевого органа, которая осуществляет питание амелобластов, а в дальнейшем является источником кутикулы зуба. **Клетки наружного эмалевого эпителия** имеют уплощенную форму, в области образующейся коронки они дегенерируют, а в месте образования будущего корня зуба они образуют эпителиальное корневое влагалище (влагалище Гертвига), которое индуцирует его развитие.

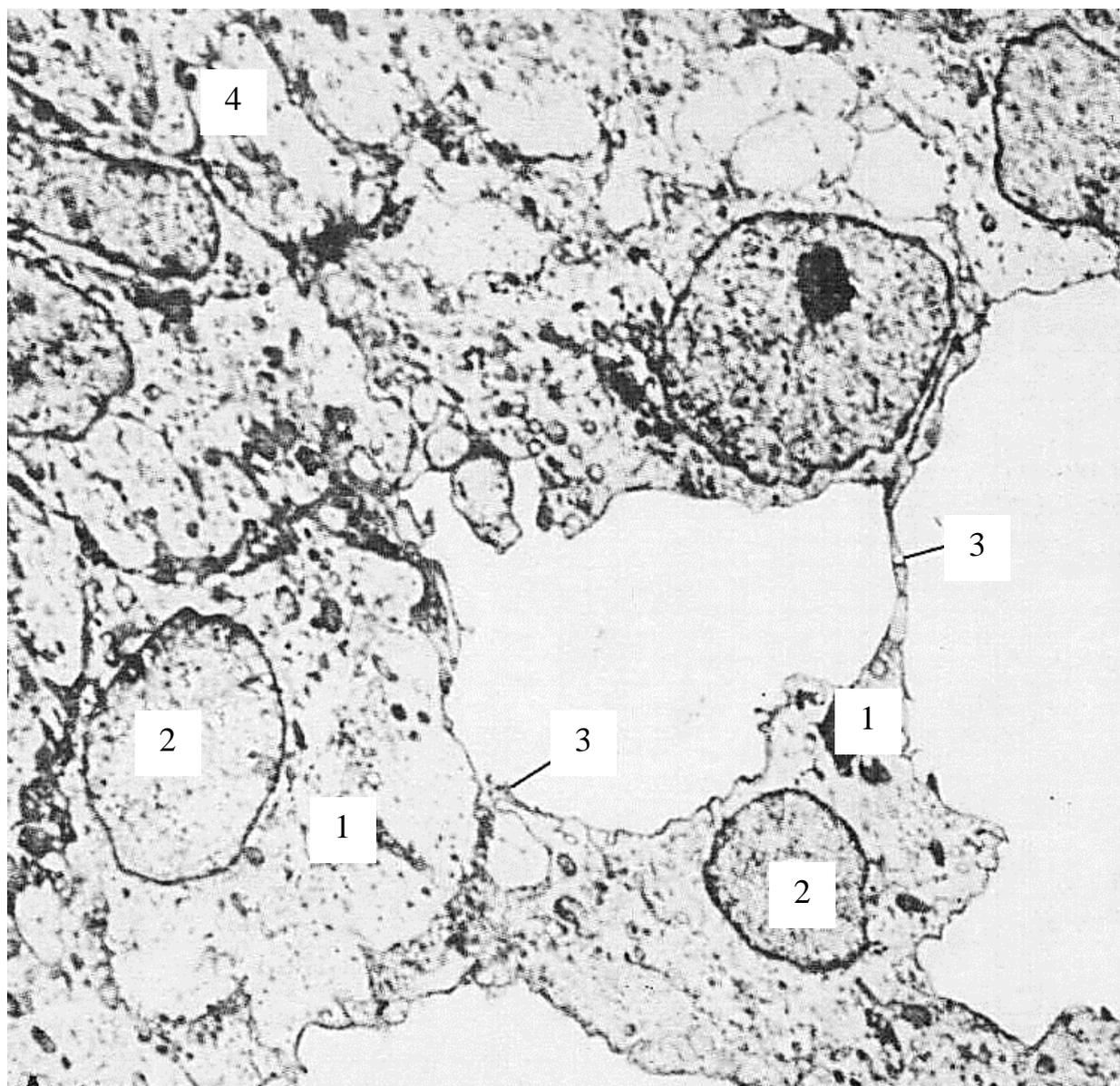


Рис. 67. Пульпа эмалевого органа.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×4800.

1 – клетки пульпы эмалевого органа; 2 – ядра; 3 – межклеточные контакты;
4 – клетки промежуточного слоя (по Панесу)

Описание рисунка 68. На данной электронограмме представлен участок цитоплазмы клетки, образующей эмаль, а внизу виден «продукт» её деятельности – эмаль. Клетка называется амелобласт или энамелобласт. Она встречается только в момент образования эмали молочных и постоянных зубов и имеет эктодермальное происхождение. К моменту прорезывания зуба эти клетки исчезают. В базальной части клетки располагается ядро, митохондрии, а в центральной части клетки – органеллы синтеза. От апикальной части клетки отрастает короткий и толстый отросток Томса, в котором накапливаются секреторные гранулы, которые затем выделяются наружу. Секреторные гранулы имеют овальную или округлую форму, содержат электронно-плотное вещество, окруженное светлым ободком.

Энамелобласт располагается на периферии образованной им эмали, и сдвигается по мере её образования. **Сформированная эмаль** обладает очень высокой электронной плотностью, так как содержит максимальное количество минеральных веществ (96%) среди всех тканей организма. К моменту прорезывания зуба, когда эмаль полностью сформирована, энамелобласты атрофируются и превращаются в плоский эпителий. В норме у взрослых энамелобластов нет. Поэтому эмаль не регенерирует.

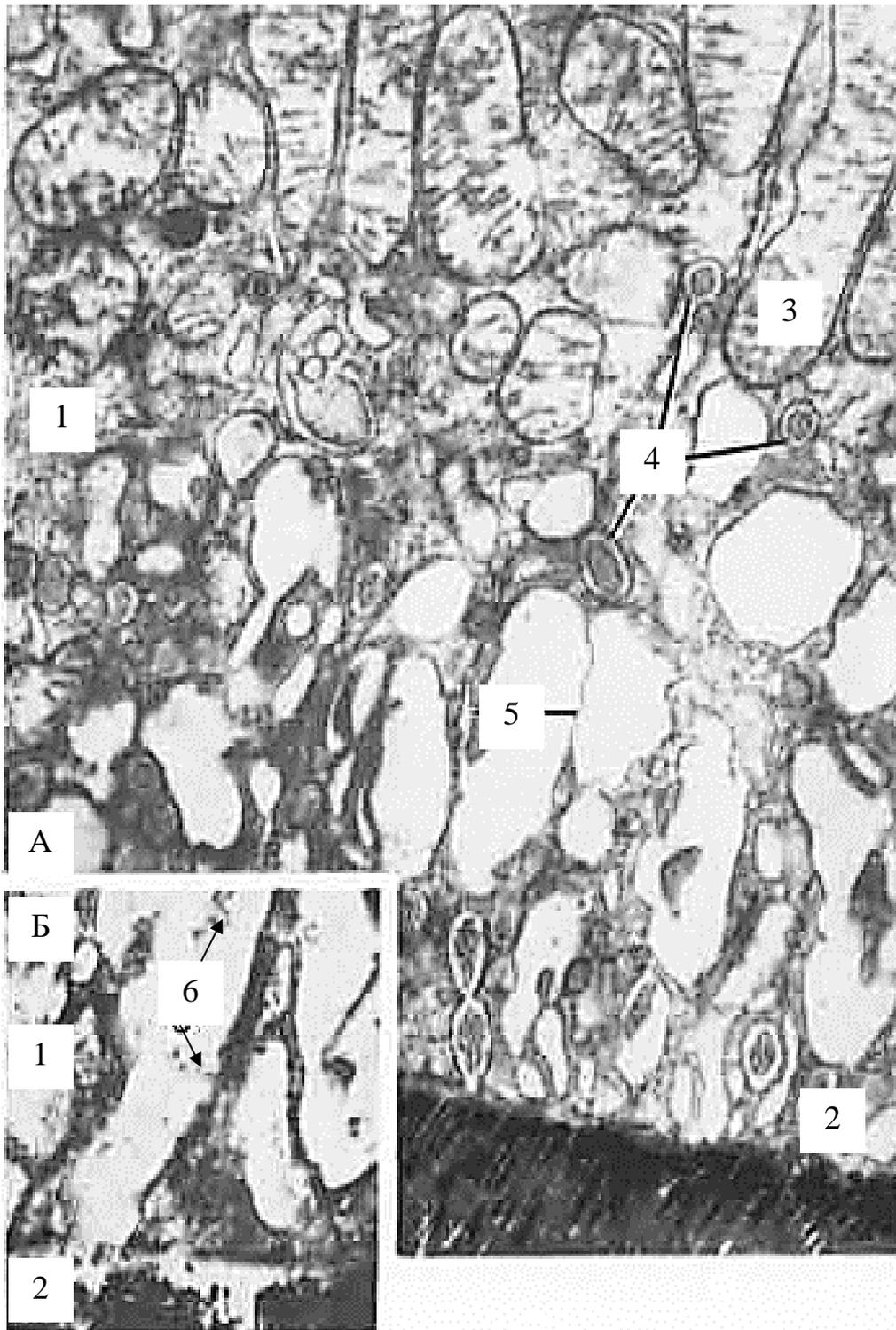


Рис. 68. Амелобласты, находящиеся на границе с эмалью.
Ув. (А) ×48000; (Б) ×36000.

1 – амелобласты; 2 – эмаль; 3 – митохондрии; 4 – гранулы в цитоплазме;
 5 – дистальные отростки амелобластов; 6 – мелко гранулярный материал между
 дистальными отростками и эмалевыми призмами (по Эдварду)

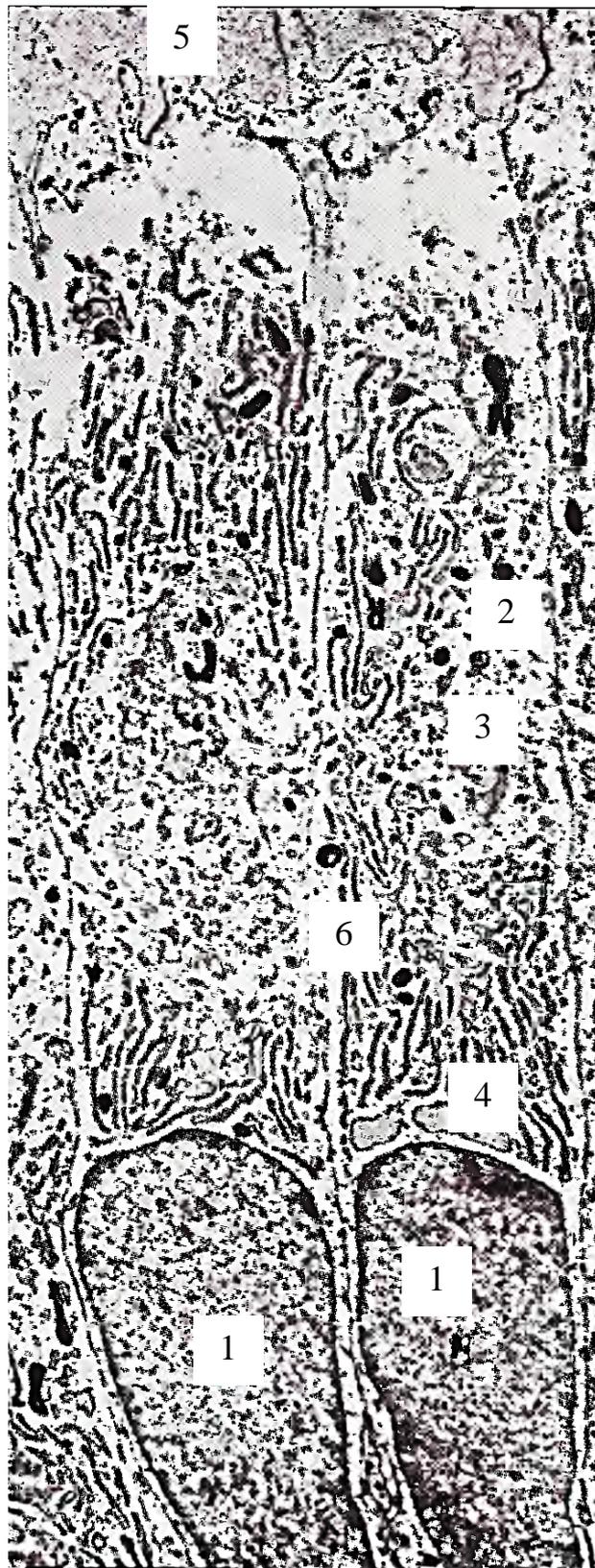


Рис. 69. Одонтобласты. Электронная микрофотограмма. Ув. ×4800.
1 – ядро; 2 - митохондрии; 3 – комплекс Гольджи; 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 5 – отростки одонтобласта; 6 – клеточная мембрана (по Нилену и Скотту)

Описание рисунка 69. На электронограмме представлены одонтобласты пульпы зуба, образующие дентин и обеспечивающие его трофику. Ядра одонтобластов светлые, содержат эухроматин и 1–4 крупных ядрышка. В базальной части цитоплазма содержит цистерны гранулярной эндоплазматической сети, большое число лизосом, митохондрии, гранулы гликогена, мелкие липидные капли, а в апикальной – секреторные гранулы с преколлагеном и протеогликанами предентина. Элементы цитоскелета, ориентированны преимущественно вдоль клетки. Промежуточные филаменты одонтобластов содержат виментин. Апикальная часть тела одонтобласта суживается, продолжаясь в длинный ветвящийся отросток Томса, который расположен в канальце дентина и содержит продольно ориентированные элементы цитоскелета, многочисленные пузырьки, отдельные митохондрии и короткие цистерны агранулярной эндоплазматической сети. Соседние одонтобласты связаны многочисленными межклеточными соединениями (щелевыми, плотными контактами и десмосомами), поэтому они способны регулировать перемещение молекул и ионов между пульпой и предентином.

ТЕМА 18

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

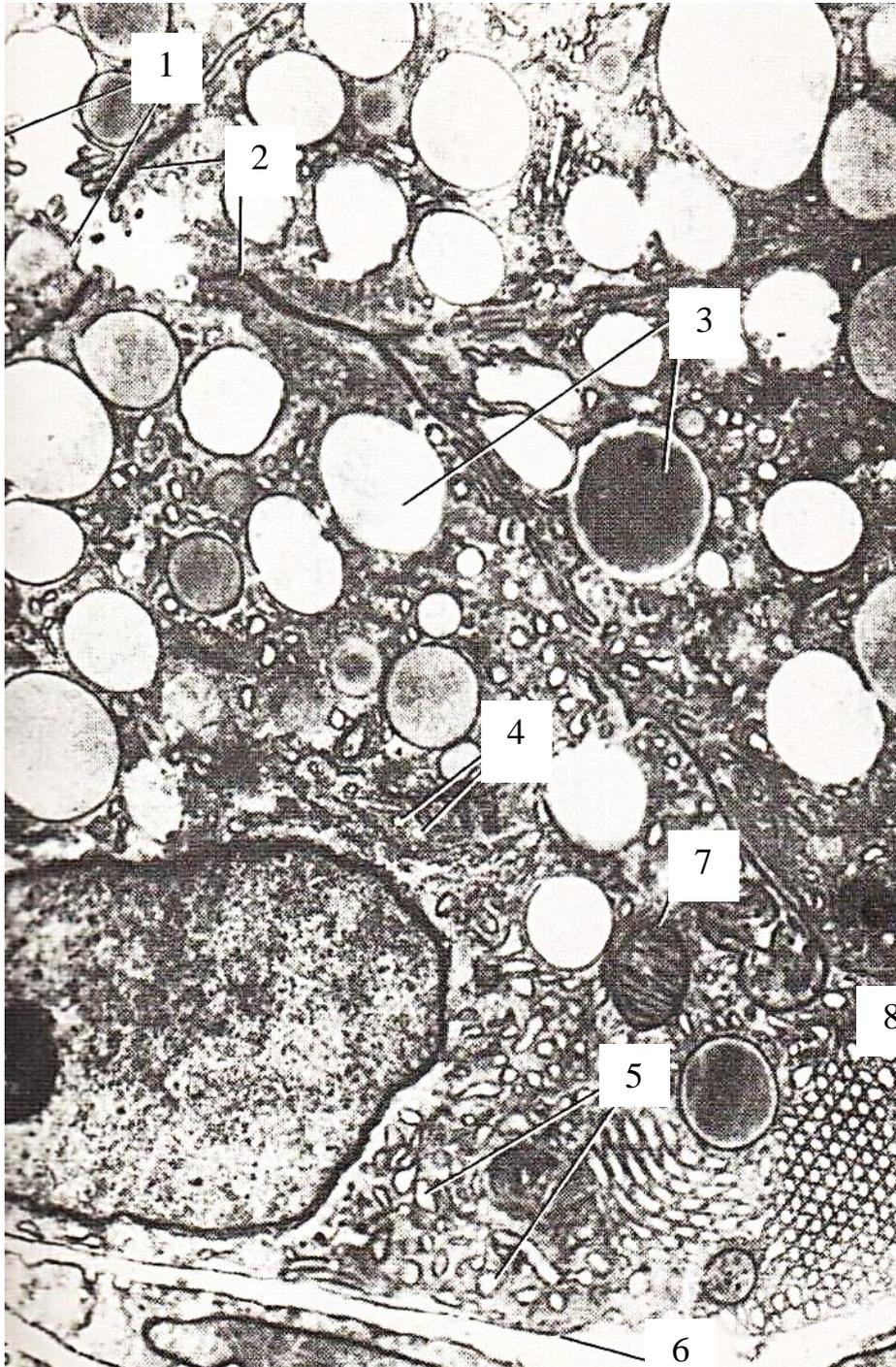
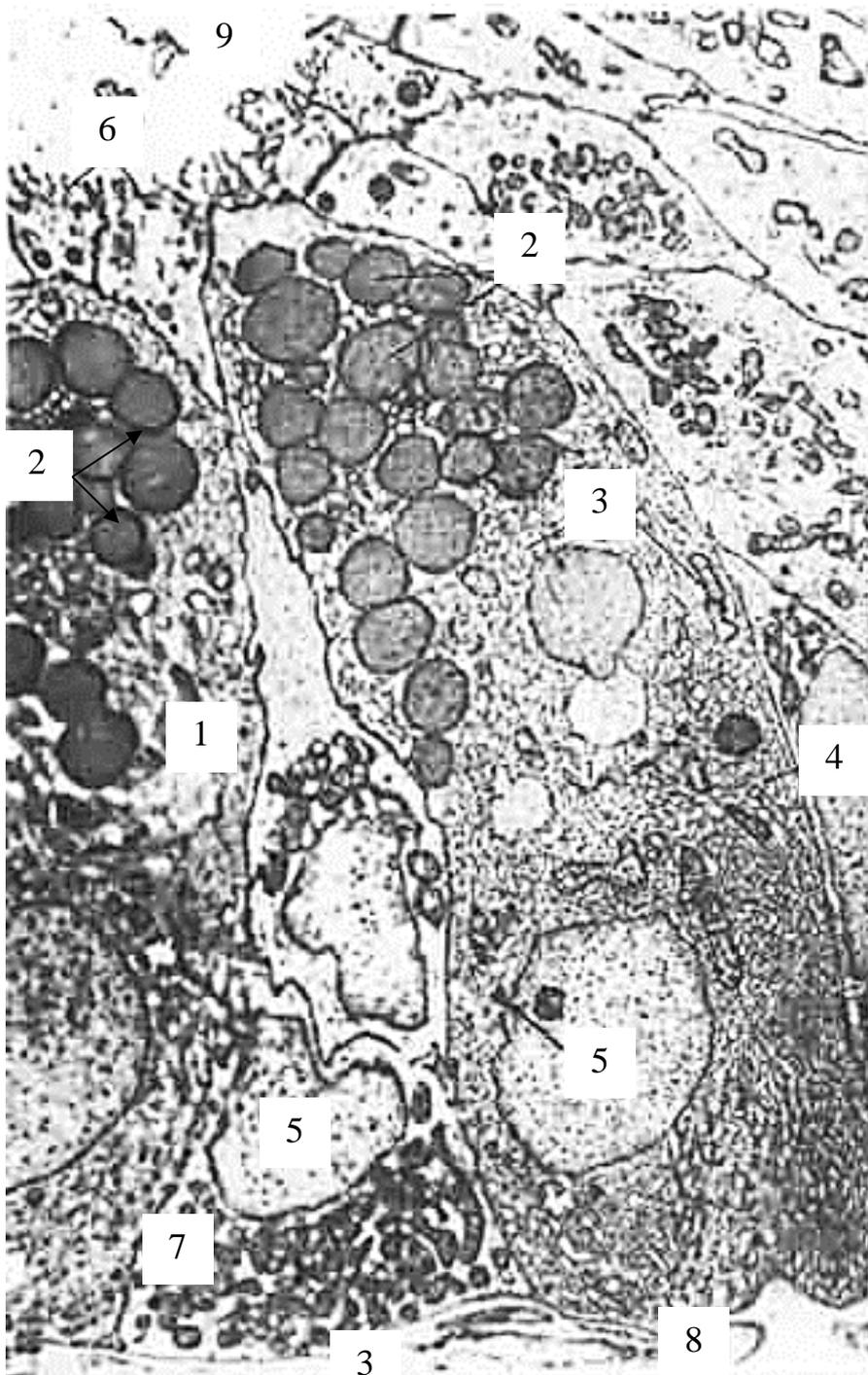


Рис 70. Главная клетка собственной железы желудка. Ув $\times 13000$.

1 – микроворсинки; 2 – плотные контакты; 3 – секреторные гранулы; 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат; 5 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 – базальная мембрана; 7 – митохондрии; 8 – десмосома (по Т. Ито)

Описание рисунка 70. На данной электронограмме видны главные экзокриноциты собственных желез желудка, которые располагаются в области дна и тела железы. Клетки призматической формы и в них хорошо видны базальная и апикальная части. В **базальной части** расположено округлое ядро, гЭПС, комплекс Гольджи и митохондрии. На апикальной поверхности располагаются короткие микроворсинки. В **апикальной части** обнаруживаются секреторные гранулы диаметром 0,9–1 мкм., содержащие **пепсиноген** – профермент (зимоген), который активизируется соляной кислотой и переходит в активную форму – пепсин. В детском возрасте в гранулах также содержатся **липаза** и **химозин** в неактивной форме. В активной фазе синтеза и накопления секрета клетки крупные, в них хорошо различимы секреторные гранулы, а после их выделения размеры клеток заметно уменьшаются.



**Рис. 71. Эпителий крипты тонкой кишки.
Электронная микрофотограмма. Ув. ×4000.**

1 – экзокриноцит с ацидофильными гранулами; 2 – апикальная зернистость; 3 – митохондрии; 4 – эндоплазматическая сеть; 5 – ядро; 6 – микроворсинчатая каемка столбчатых клеток; 7 – базальная часть столбчатых клеток; 8 – базальная мембрана; 9 – полость крипты (по Триеру)

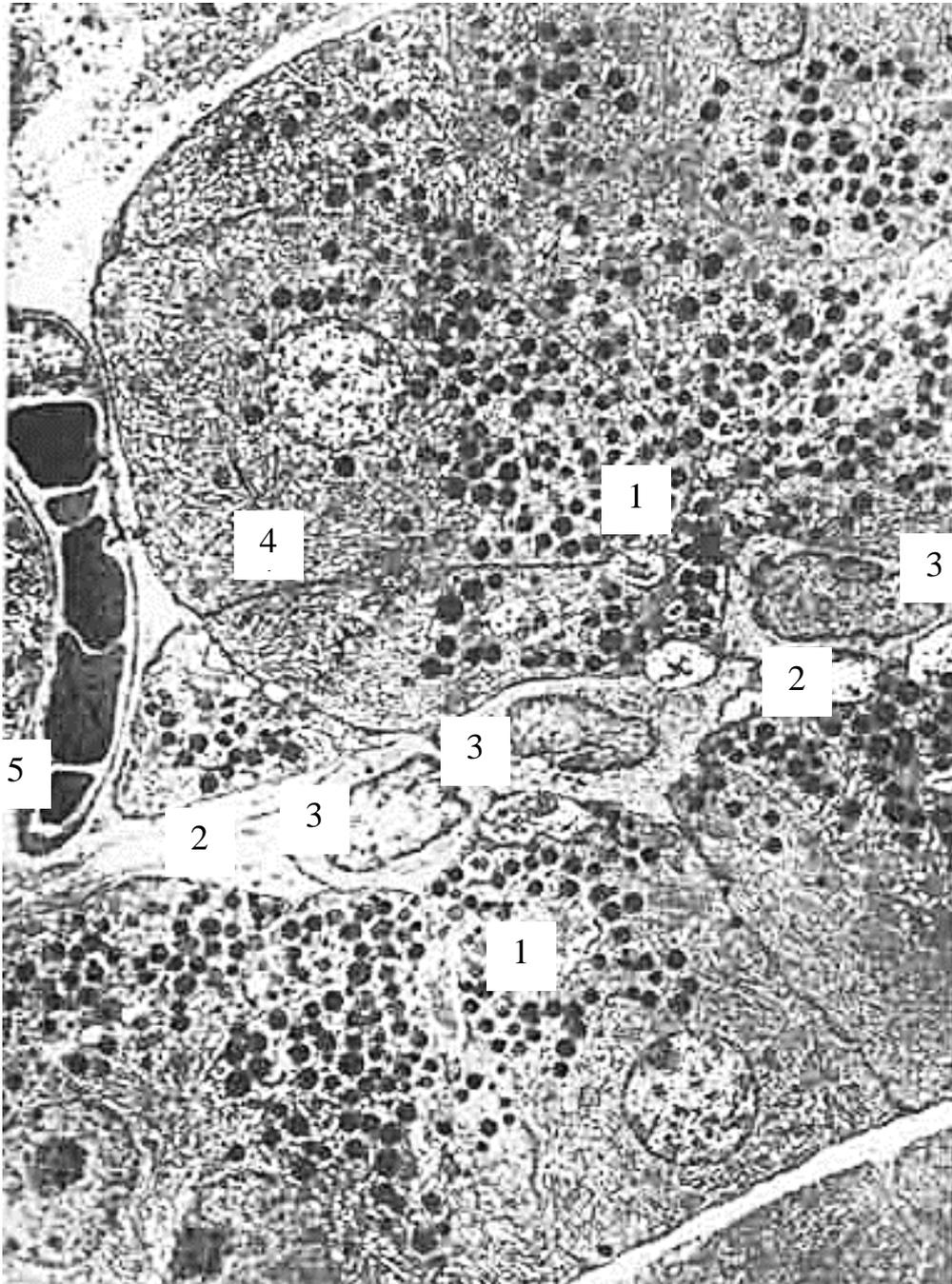
Описание рисунка 71. На данной электронограмме виден фрагмент эпителиальной выстилки крипты тонкого кишечника (простой трубчатой железы), лежащий на базальной мембране. В эпителии крипты видны клетки следующих типов. **Столбчатые энтероциты** наиболее многочисленны. Их роль заключается во всасывании питательных веществ из кишечника. Ядра энтероцитов светлые, преобладает эухроматин, митохондрии располагаются равномерно по всей цитоплазме. На апикальном полюсе расположена исчерченная каемка, образованная микроворсинками.

Клетки Панета (клетки с ацидофильной зернистостью) также подразделяются на базальную и апикальную части. Возле базальной мембраны лежит аппарат синтеза, представленный небольшими цистернами ЭПС. Ядро большое светлое преобладает эухроматин, хорошо выражено плотное ядрышко. Секреторные гранулы расположены в апикальной части клетки и заполнены гомогенным содержанием умеренной электронной плотности.

Эндокринные клетки содержат темные мелкие гранулы, расположенные под ядром и подготовленные для отправки через базальную мембрану в кровь.

ТЕМА 19

ЖЕЛЕЗЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ



**Рис. 72. Экзокринная часть поджелудочной железы.
Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 3200$.**

1 – апикальные части экзокринных панкреоцитов; 2 – просвет ацинуса; 3 – центроацинозные клетки; 4 – эндоплазматическая сеть в базальной части экзокринных панкреоцитов; 5 – кровеносный капилляр (по Экхольму с соавт.)

Описание рисунка 72. На данной электронограмме видны экзокринные панкреоциты. **Базальная часть клетки** содержит округлое светлое ядро, заполнена небольшими многочисленными цистернами гЭПС, митохондриями и называется **гомогенной**, так как в ней не содержатся секреторные включения. **Апикальная часть клетки** содержит мелкие зимогенные секреторные гранулы высокой электронной плотности и поэтому называется **зимогенной**. После приема пищи гранулы выделяются для пищеварения и поэтому в клетке их мало. Комплекс Гольджи лежит между ядром и секреторными гранулами. **Центроацинозные клетки** являются частью вставочного выводного протока, имеют плоскую или уплощенную форму и светлую цитоплазму бедную органеллами. Они также являются камбиальным резервом для обновления ациноцитов.

Описание рисунка 73. На электронограмме видны клетки островка Лангерганса поджелудочной железы.

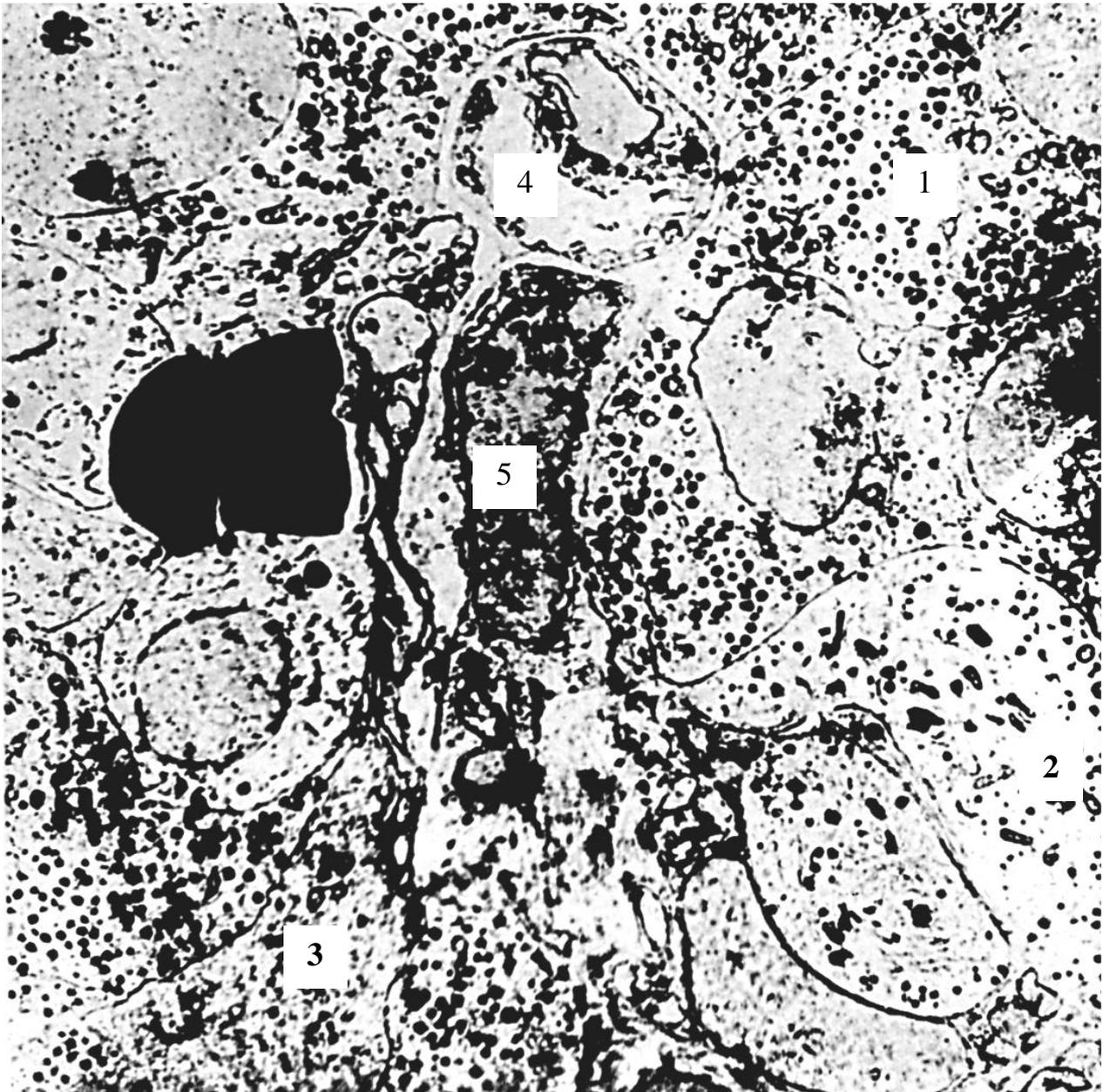
Различают следующие виды инсулоцитов:

- **В-клетки (базофильные)** составляют 70% от всех клеток островка имеют в цитоплазме секреторные гранулы с широким светлым ободком, содержащие гормон инсулин (в комплексе с цинком), который понижает в крови концентрацию глюкозы и активирует ее поглощение клетками организма. Секреторные гранулы размером около 200 нм ограничены одинарными мембранами.
- **А-клетки (ацидофильные)** составляют 20% от всех клеток островка, секретируют гормон **глюкагон**, являющийся антагонистом инсулина, стимулирующий распад гликогена в печени и способствующий увеличению содержания глюкозы в крови. Секреторные гранулы диаметром около 300 нм в диаметре.
- **Д-клетки** составляют 5–10% от всех клеток островка, содержат плотные гранулы без светлого ободка, в которых находится гормон **соматостатин**, снижающий работу А и В-клеток островков. Размер гранул около 325 нм.
- **Д₁-клетки** составляют 1–5% от всех клеток островка и вырабатывают **вазоинтестинальный полипептид**, снижающий артериальное давление и активирующий выработку панкреатического сока.

Секреторные гранулы имеют диаметр 220–350 нм, наполнены гранулярным, умеренно осмиофильным материалом с узким ободком и окруженные одинарной мембраной.

- **РР-клетки** составляют 1–5% от всех клеток островка, содержат маленькие, окруженные одинарной мембраной секреторные гранулы диаметром 140–120 нм с гомогенным содержимым. В них находится **панкреатический полипептид**, угнетающий секреторную активность поджелудочной железы.

Описание рисунка 74. На данной электронограмме виден желчный капилляр печени, находящийся внутри тяжелой гепатоцитов. Он **не имеет собственной стенки**, так как является частью межклеточного пространства между соседними гепатоцитами. Цитолемма контактирующих гепатоцитов образует микроворсинки и соединяется при помощи интердигитаций, опоясывающих десмосом, плотных и щелевидных контактов. Билиарной стороной гепатоциты вырабатывают желчь, поступающую в желчный капилляр и далее в отводящие протоки. Желчные капилляры, диаметром 0,5–1,5 мкм, на периферии классической дольки переходят в каналцы Геринга, стенка которых образована плоским или кубическим эпителием.



**Рис. 73. Островок поджелудочной железы.
Электронная микрофотограмма. Ув. ×7500.**

1 — А-клетка; 2 — В-клетка; 3 — Д-клетка; 4 — капилляр; 5 — соединительная ткань
(по К.А. Зуфарову и соавтр.)



Рис. 74. Желчный капилляр печени.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×30000.

1 — просвет желчного капилляра; 2 — микроворсинки; 3 — замыкательные пластинки; 4 — границы между клетками; 5 — гранулы гликогена (по Ю.С. Ченцову)

ТЕМА 20

СИСТЕМА ОРГАНОВ МОЧЕОБРАЗОВАНИЯ И МОЧЕВЫДЕЛЕНИЯ

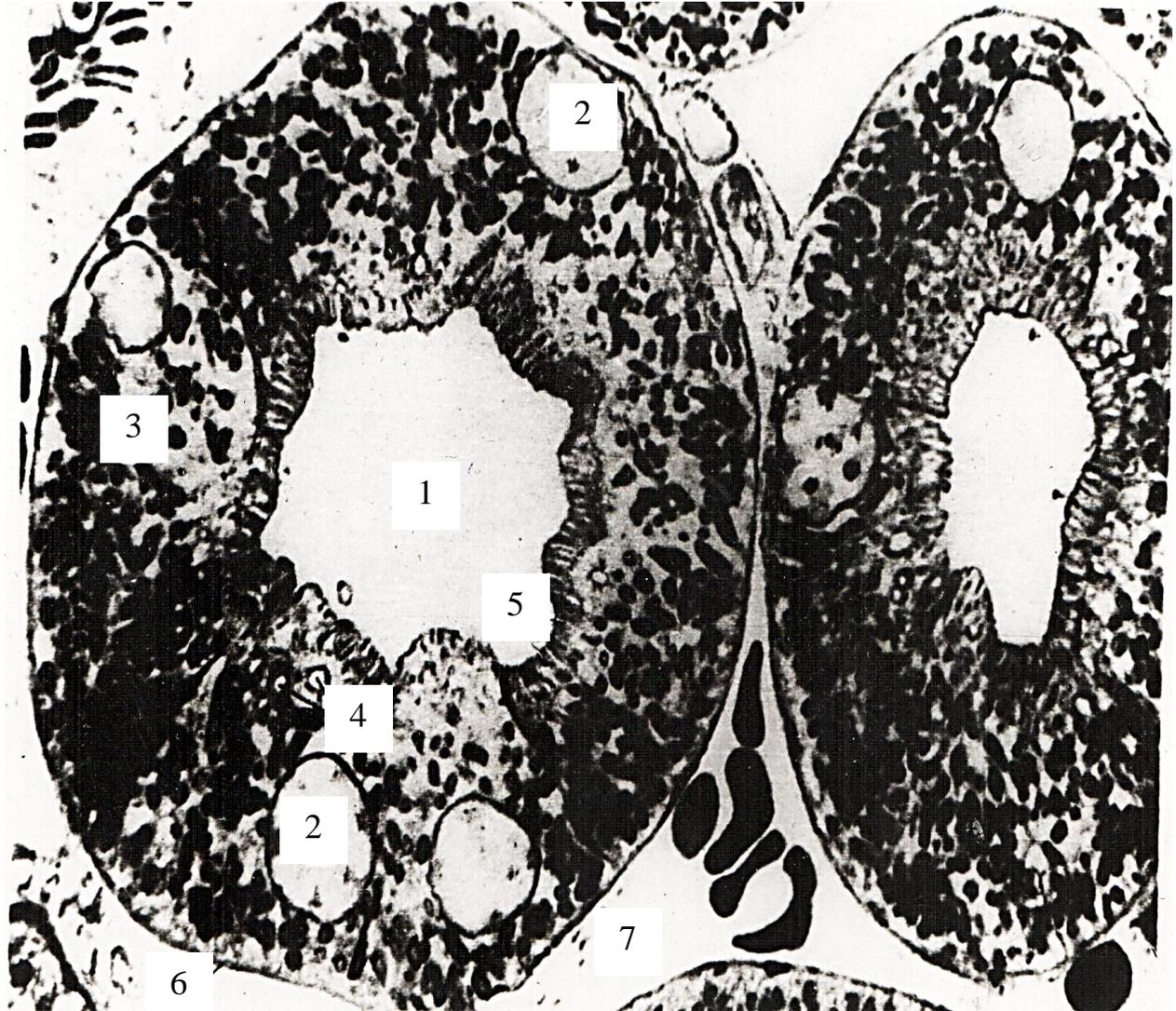


Рис. 75. Проксимальный каналец нефрона.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 3000$.

1 – просвет почечного канальца; 2 – ядра эпителиальных клеток; 3 – митохондрии; 4 – везикулы; 5 – микроворсинчатая каемка; 6 – базальная мембрана; 7 – капилляр (из атласа Родина)



Рис. 76. Сосудистый клубочек почки.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 3000$.

1 – эндотелий; 2 – мезангиальная клетка; 3 – базальная мембрана;
4 – подоцит; 5 – эритроцит (по К.А. Зуфарову и соавт.)

Описание рисунка 75. На электронограмме виден проксимальный каналец нефрона, образованный эпителиоцитами цилиндрической или кубической формы. Весь объём клетки, за исключением апикальной части, заполнен большим числом митохондрий, которые ориентированы вдоль её апикально-базальной оси. Эпителиоциты лежат на базальной мембране, которая формирует глубокие впячивания, увеличивающие её площадь для транспорта веществ. Для них характерно крупное округлое ядро, множество пиноцитозных пузырьков, вакуолей, масса лизосом. На апикальном полюсе располагается щеточная каемка, представленная большим числом микроворсинок, которые в 30–40 раз увеличивают площадь всасывания. Просвет канальца слабо выражен.

Описание рисунка 76. На данной электронограмме виден сосудистый клубочек почки, который состоит из 40–50 кровеносных капилляров. Их эндотелий располагается на внутренней поверхности базальной мембраны, которую с наружной стороны со всех сторон окружают клетки внутреннего (париетального) листка капсулы нефрона. Клетки состоят из одного слоя эпителиоцитов, получивших название подоциты и обхватывающих капиллярную петлю, как осьминог или морская звезда. В центре клетки содержится ядро неправильной формы с глубокими инвагинациями и хорошо развитый комплекс Гольджи, микротрубочки и филаменты в цитоплазме.

Функции подоцитов: образование фильтрационного барьера; **фагоцитоз** и расщепление макромолекул, фильтрующихся из крови; **синтез** базальной мембраны, общей для подоцита и эндотелиоцита; **синтез** эритропоэтина.

Наружный листок капсулы состоит из одного слоя плоских эпителиальных клеток. Между капиллярами располагается соединительная ткань клубочка, образованная мезангиальными клетками и межклеточным веществом, содержащим адгезивный белок ламинин и коллаген. Мезангиальные клетки бывают гладкомышечные, макрофагические и транзиторные. Первые синтезируют межклеточный матрикс, способны к сокращению и регулируют кровоток в сосудах клубочка. Вторые на своей поверхности содержат Fc-рецепторы для фагоцитоза.

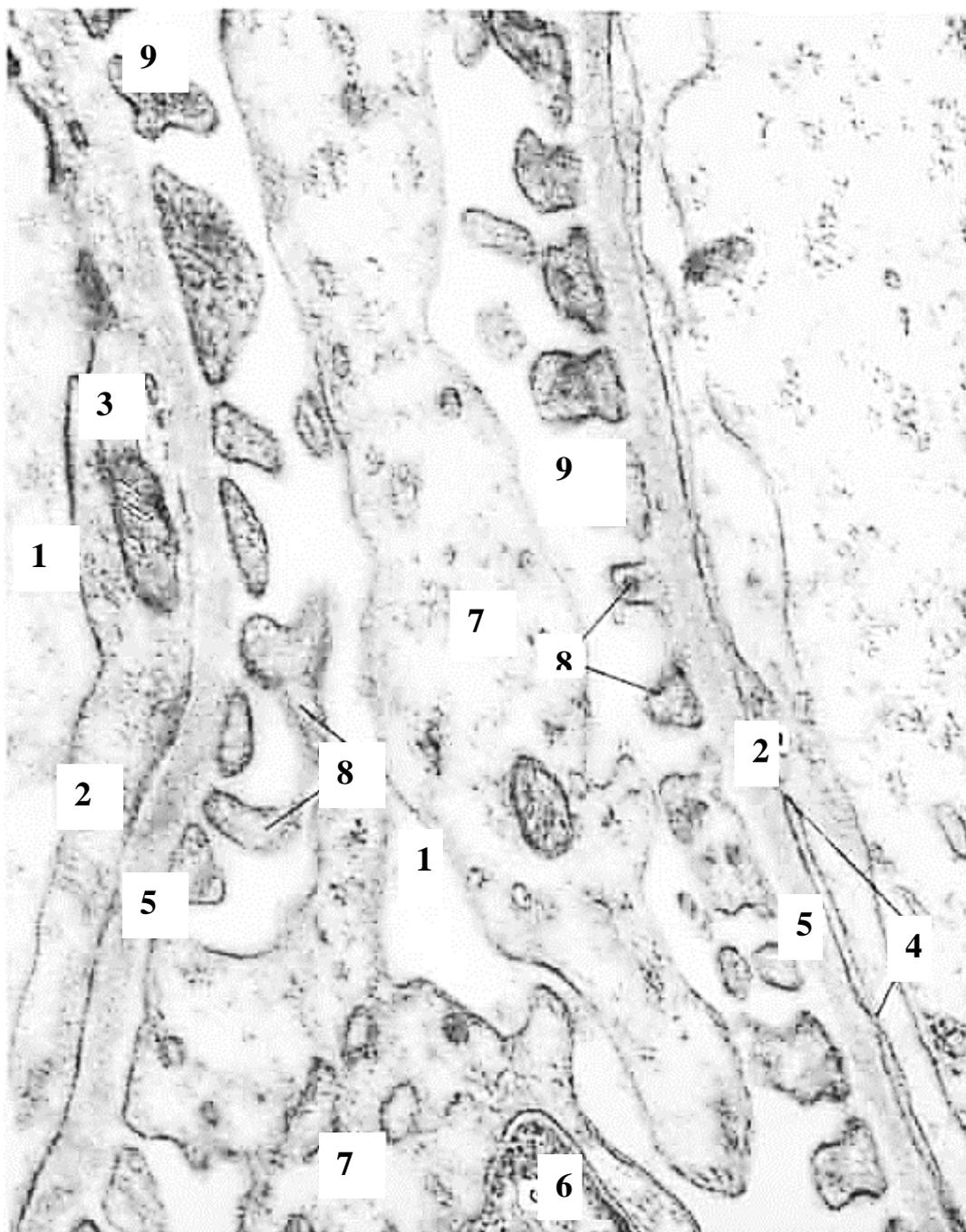


Рис. 77. Висцеральные клетки капсулы (подоциты) и кровеносный капилляр из почечного тельца крысы.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×84000.

1 – просвет капилляра; 2 – цитоплазма эндотелиальной клетки; 3 – митохондрия; 4 – фенестры в эндотелиальных клетках; 5 – базальная мембрана; 6 – ядро; 7 – цитотрабекулы; 8 – цитоподии; 9 – субподоцитарное пространство (по В.В. Королеву)

Описание рисунка 77. На электронограмме представлен фильтрационный барьер почечного тельца, образованный подоцитом, трехслойной базальной мембраной и эндотелием капилляров, участвующий в образовании первичной мочи. Из плазмы крови через барьер проходят вода, соли, глюкоза, низкомолекулярные белки.

Подоцит – плоская отростчатая клетка, от тела которой во все стороны отходят большие ветвящиеся отростки или цитотрабекулы (первичные отростки), а от них отходят цитоподии (вторичные отростки), которые прикрепляются к базальной мембране. Между цитоподиями лежат фильтрационные щели, которые затянуты тонкими мембранами с поперечной исчерченностью (щелевые диафрагмы).

Эндотелий капилляров образован плоскими фенестрированными эндотелиоцитами. Размер фенестр составляет 0,1 мкм, а их количество зависит от интенсивности кровообращения в почечном тельце, при этом они могут занимать до 30% от общей площади эндотелиоцитов.

Эндотелий расположен на **трехслойной базальной мембране**, которая является общей для него и подоцитов. Наружный и внутренний слои в мембране светлые (наружная и внутренняя пластинки), а средний – темный (плотная пластинка). **Плотная пластинка** образована коллагеном IV типа и белком ламинином, которые образуют ячейки диаметром 7 нм. Через эту сеть в мочу попадают только мелкие белковые молекулы.

ТЕМА 21

МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА



Рис. 78. Суспенцицит (клетка Сертоли) в семеннике между сперматогониями. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 18175$.

1 – ядро; 2 – эндоплазматическая сеть; 3 – липоидные включения; 4 – митохондрии; 5 – базальная мембрана; 6 – коллагеновые протофибриллы; 7 – сперматогонии (по Баво)

Описание рисунка 78. На электронограмме видны поддерживающие клетки Сертоли (суспендоциты), которые имеют пирамидальную форму, лежат на базальной мембране и выступают в просвет извитого канальца. В базальной части лежит **ядро** неправильной формы с инвагинациями и трехчленным ядрышком. В цитоплазме хорошо развита АгрЭПС, комплекс Гольджи, липиды, углеводы, липофусцин. В базальной части клеток также лежат включения в виде кристаллов, имеющих филаментозную структуру (кристаллы Шарко). Их состав и функция неизвестны.

Между боковыми отростками соседних клеток образуются межклеточные контакты, которые делят сперматогенный эпителий 2 отсека:

- 1) **базальный**, содержащий сперматогонии;
- 2) **адлюминальный**, содержащий сперматоциты I-го и II-го порядка, сперматиды.

В состав гематотестикулярного барьера входят следующие структуры:

- эндотелий капилляра;
- базальная мембрана капилляра;
- стенка извитого семенного канальца (базальный, миоидный, волокнистый слой);
- клетки Сертоли и плотные контакты между ними.

Функции гематотестикулярного барьера:

- 1) **предотвращение** аутоиммунных реакций;
- 2) **предотвращение** поступления к растущим половым клеткам повреждающих химических и биологических веществ;
- 3) **обеспечение** транспорта питательных и регуляторных веществ;
- 4) **создание** в адлюминальной зоне особой гормональной среды с высоким содержанием тестостерона.

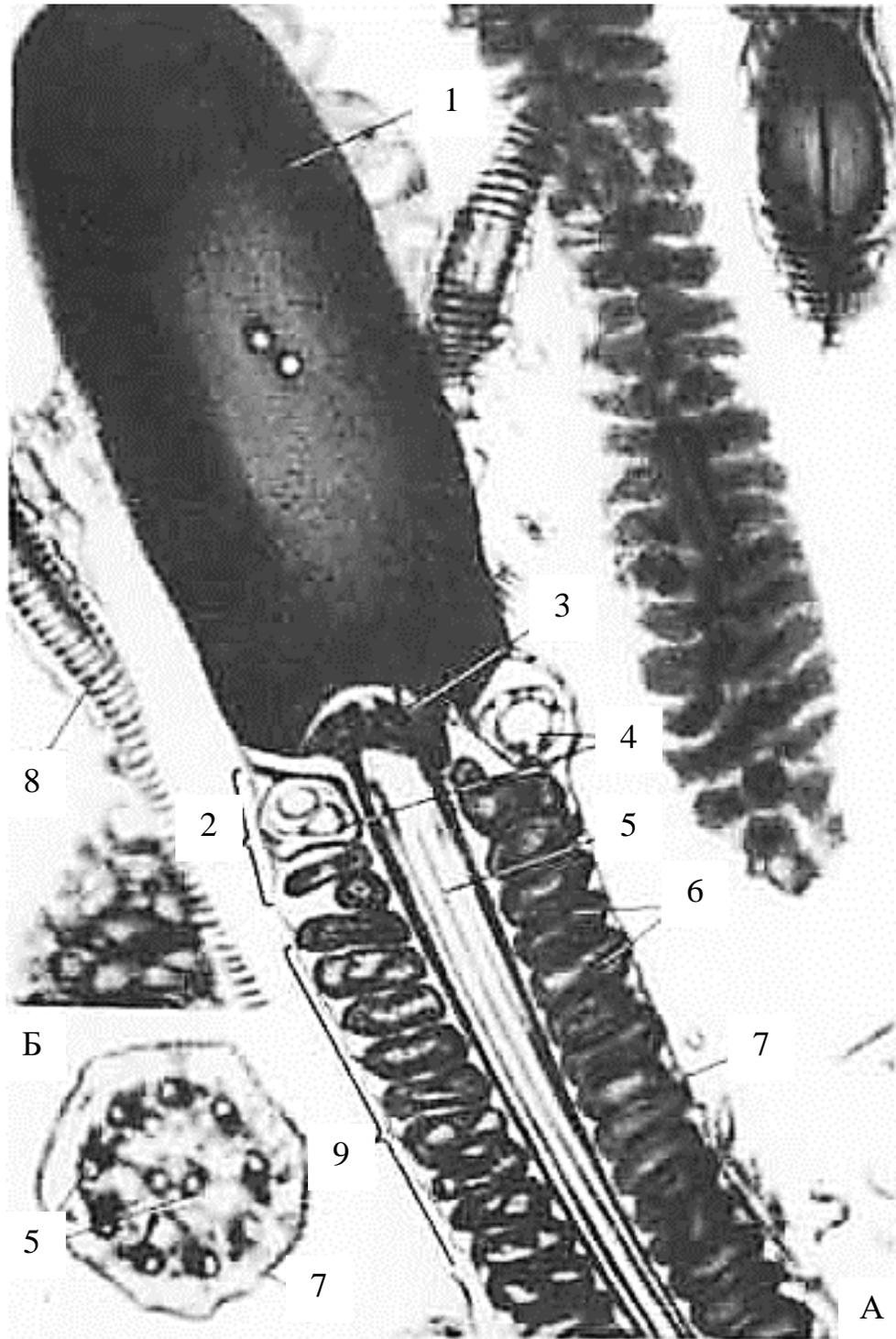


Рис. 79. Сперматозоид. Электронная микрофотограмма сперматозоида летучей мыши. Ув. (А) $\times 21500$; (Б) $\times 14000$.

1 – ядро; 2 – шейка; 3 – проксимальная центриоль; 4 – ядерное кольцо дистальной центриоли; 5 – аксонема; 6 – митохондриальная спираль; 7 – клеточная оболочка; 8 – хвост; 9 – связующая часть (по Фаусету)

Описание рисунка 79. На электронограмме виден сперматозоид или мужская гамета, состоящий из головки и хвоста. Это высокоспециализированная клетка, главной и единственной задачей которой является участие в оплодотворении. **Головка сперматозоида** содержит ядро с гаплоидным набором хромосом. В ядре отсутствуют ядрышки и ядерные поры, что свидетельствует о низком уровне жизненных процессов в клетке.

В головке сперматозоида располагается акросома, являющаяся видоизмененным **комплексом Гольджи**. Она содержит гиалуронидазу и трипсин, которые будут разрушать оболочки яйцеклетки при оплодотворении.

Хвост сперматозоида имеет следующие части:

а) шейка (связующая часть) содержит проксимальную и дистальную центриоли. От передней части дистальной центриоли отходит аксонема;

б) промежуточная часть (митохондриальное влагалище) содержит множество митохондрий, спирально уложенных вокруг аксонемы;

с) главная часть хвоста, имеет следующее строение: 9 дуплетов микротрубочек на периферии и 1 дуплет в центре;

д) терминальная часть состоит из микрофиламентов.

ТЕМА 22

ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

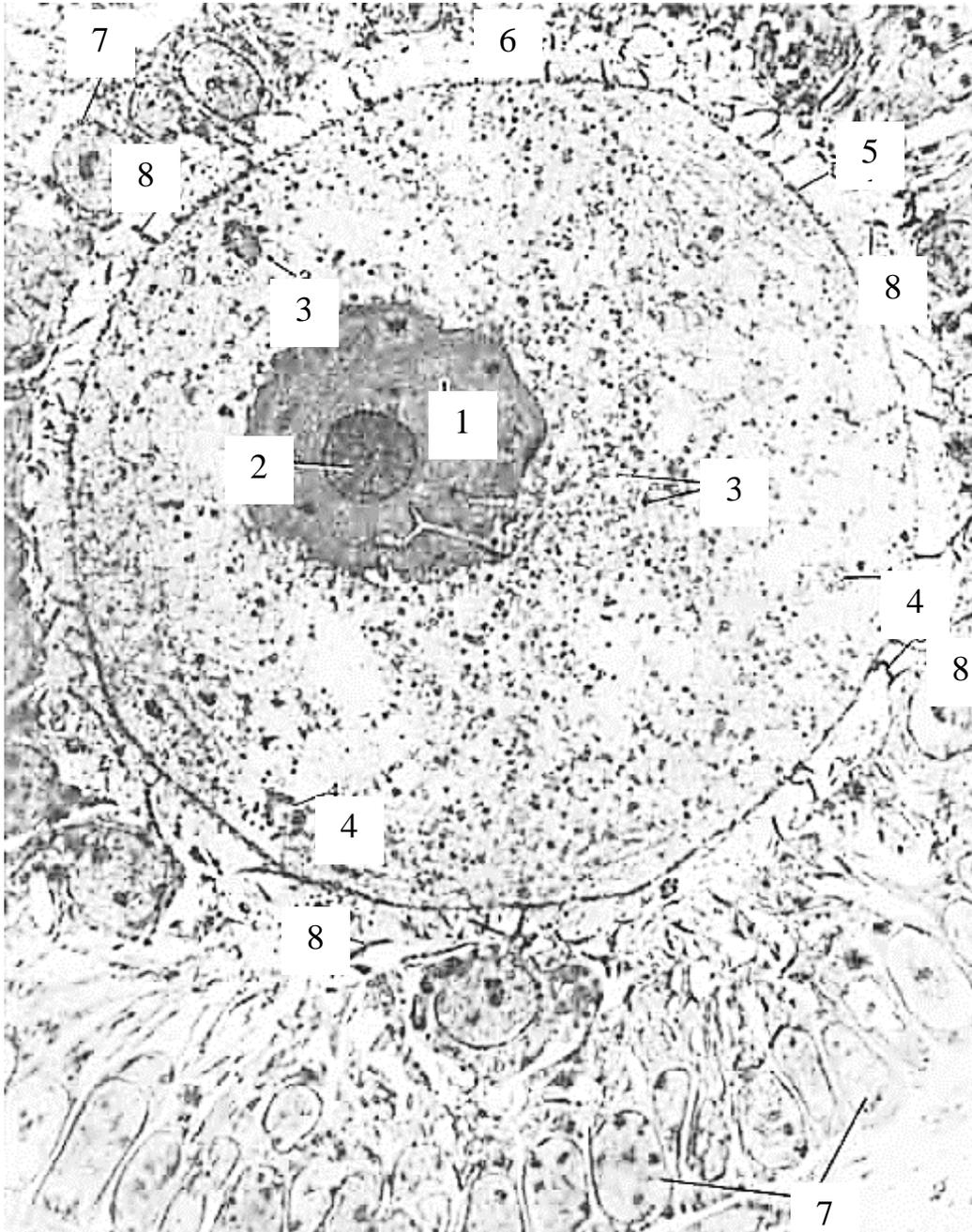


Рис. 80. Овоцит из фолликула яичника.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×2500.

1 – ядро; 2 – ядрышко; 3 – желточные включения в цитоплазме; 4 – мультивезикулярные тельца; 5 – клеточная оболочка (оволемма) с микроворсинками; 6 – прозрачная оболочка; 7 – фолликулярные клетки; 8 – отростки фолликулярных клеток (по Родиной)

Описание рисунка 80. На электронограмме представлен первичный овоцит млекопитающего. В нем хорошо выражена прозрачная оболочка, которая в примордиальных фолликулах отсутствует, видны окружающие его фолликулярные клетки. Различают следующие оболочки яйцеклетки.

Первичная или плазмолемма, имеющая на своей поверхности микроворсинки, увеличивающие площадь соприкосновения овоцита с фолликулярным эпителием.

Вторичная или прозрачная зона, состоит из гликозаминогликанов (в частности, гиалуроновой кислоты) и гликопротеинов и образована совместной деятельностью фолликулоцитов и овоцита. Она проницаема для отростков фолликулярных клеток, которые контактируют с яйцеклеткой и при помощи щелевых контактов регулируют её созревание. При оплодотворении и первичная и вторичная оболочки разрушаются ферментами сперматозоида.

Третичная оболочка или лучистый венец, образована фолликулярными клетками, расположенными в несколько слоев. Эпителиоциты содержат светлые ядра с ядрышками и хорошо развитый комплекс Гольджи.

Овоцит в фолликуле содержит диплоидный набор хромосом в ядре, так как еще находится на стадии профазы 1 мейоза. В цитоплазме овоцита находится запас питательных веществ, поэтому ядерно-цитоплазменное отношение смещено в её сторону (1 : 500). По содержанию и распределению желтка яйцеклетка млекопитающих относится к **вторично изолецитальным**.

Цитоплазма овоцита содержит органеллы синтеза, митохондрии и мультивезикулярные тельца. У овоцита отсутствует клеточный центр, но хорошо развиты желточные включения. Под цитолеммой расположены кортикальные гранулы, которые участвуют в образовании оболочки оплодотворения при кортикальной реакции.

ТЕМА 23

ОСНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

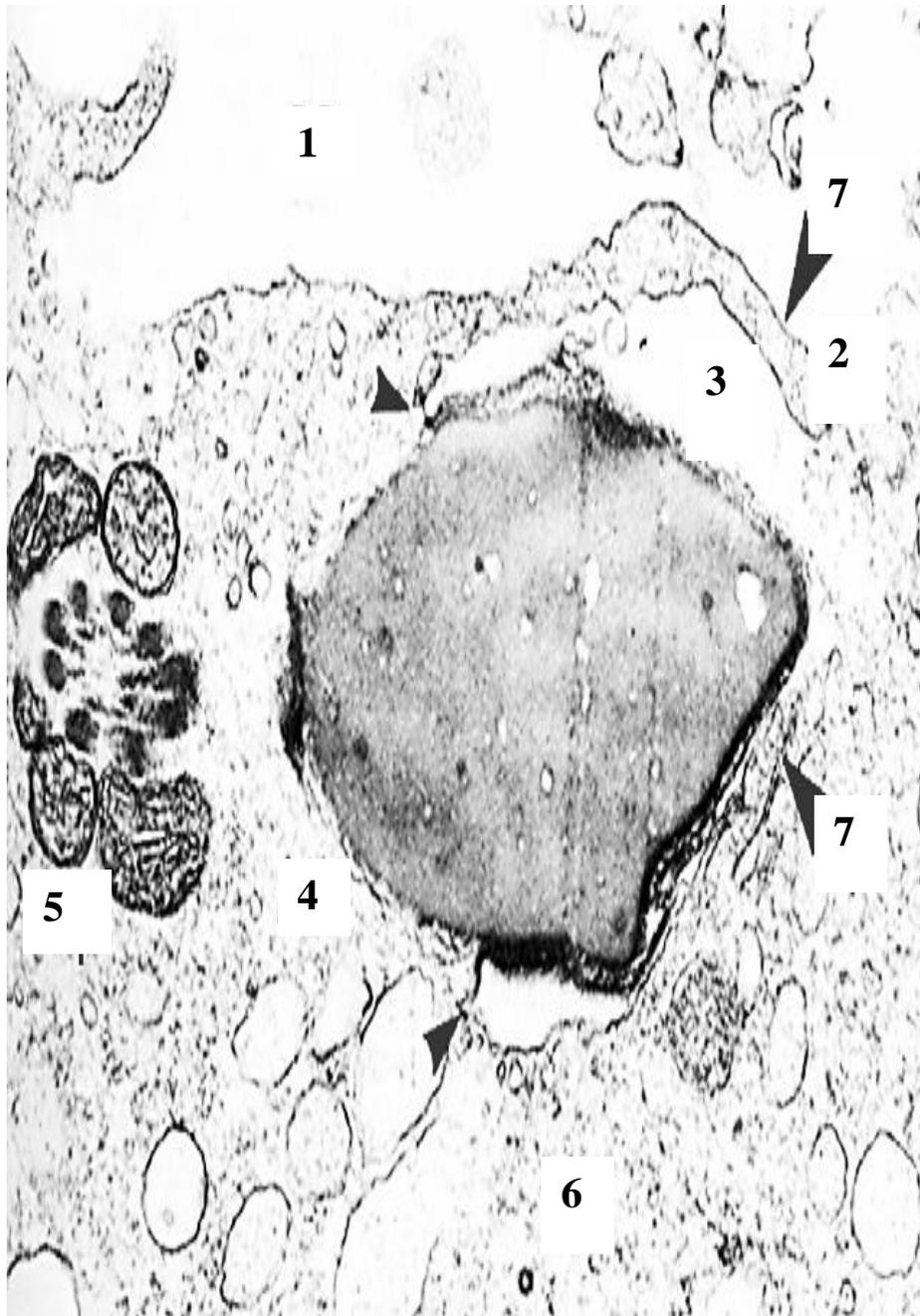


Рис. 81. Овоцит через два часа после оплодотворения *in vitro*.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 40700$.

1 – перивителлиновое пространство; 2 – бугорок оплодотворения; 3 – мембрана акросомы; 4 – ядерная мембрана сперматозоида; 5 – митохондрии; 6 – цитоплазма; 7 – дефект в плазмолемме яйцеклетки (стрелка) (по Н. Sathananthan et al.)

Описание рисунка 81. На электронограмме показано проникновение головки и шейки сперматозоида в ооплазму в начале анафазы второго деления мейоза. После непосредственного контакта специфических рецепторов сперматозоидов с оболочками овоцита начинается акросомальная реакция. Происходит разрушение лучистого венца и прозрачной оболочки яйцеклетки протеолитическими ферментами (трипсин, гиалуронидаза, протеазы), выделяющимися из акросомы сперматозоидов. Наиболее активный сперматозоид раньше других успевает разрушить оболочки яйцеклетки и достигает её плазмолеммы, при этом происходит слияние мембран женской и мужской гамет и образуется небольшое выпячивание (бугорок оплодотворения). Слившиеся участки мембран затем разрушаются, и через образовавшееся отверстие спермий проникает в яйцеклетку. Его плазмолемма при этом «сползает» и закрывает дефект, образовавшийся в плазмолемме яйцеклетки (стрелка). В яйцеклетку проникает часть сперматозоида (головка, связующий и промежуточный отделы). На электроннограмме видны аксонема и митохондриальный комплекс сперматозоида, необходимо отметить, что эти структуры в дальнейшем резорбируются и активной роли в развитии не играют. Таким образом, количество цитоплазмы, попавшей в яйцеклетку из сперматозоида, незначительно. Она объединяется с цитоплазмой яйца (плазмогамия). В эту фазу происходит взаимодействие между рецепторами сперматозоида и яйцеклетки, после чего их мембраны сливаются, и головка и шейка сперматозоида оказываются в ооплазме (стрелки).

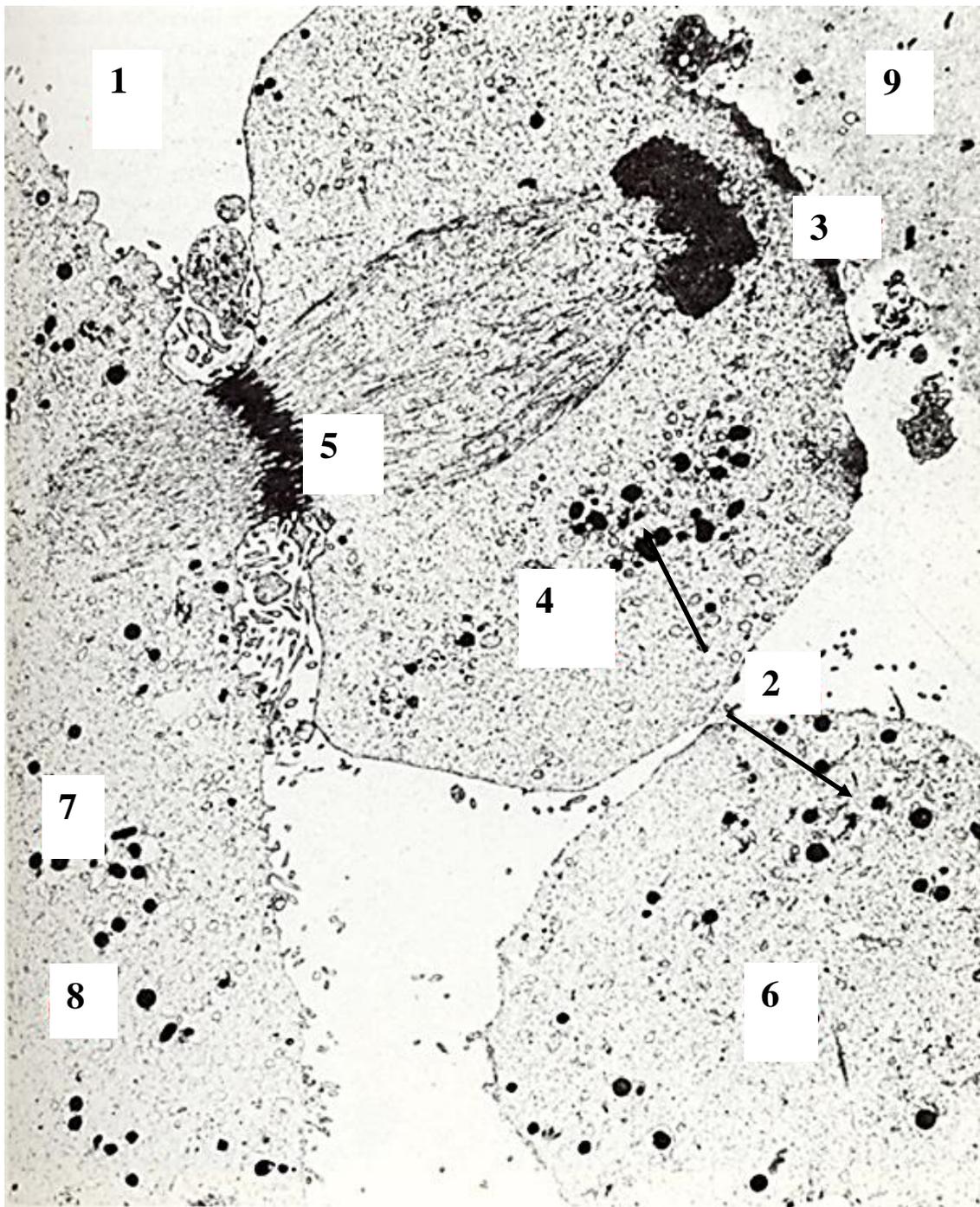


Рис. 82. Образование второго редуцированного тельца через три часа после оплодотворения *in vitro*. Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 6810$.
1 – периветелинное пространство; 2 – кортикальные гранулы (стрелки); 3 – микрофиламенты; 4 – второе полярное тельце; 5 – сократимое кольцо; 6 – первое полярное тельце; 7 – митохондрии; 8 – овоцит (по Н. Sathananthan et al.)

Описание рисунка 82. На электронограмме показана телофаза II мейоза и образование второго полярного тельца через 3 часа после оплодотворения. Хорошо видно веретено второго деления мейоза, состоящее из многочисленных микротрубочек и соединяющее полярное тельце с овоцитом узким мостиком цитоплазмы. Центриоли отсутствуют. Хроматиды обособляются, деконденсируются и увеличиваются в объеме, начинает образовываться ядерная оболочка. Вследствие активности сократимого кольца образуется борозда деления, которая углубляется, отделяя полярное тельце от овоцита. Наблюдается выделение кортикальных гранул – **кортикальная реакция**.

В ооплазму через участок мембраны сперматозоида поступают ионы натрия и, поэтому, меняется заряд мембраны яйцеклетки с отрицательного на положительный. В ооплазме наблюдается повышение содержания ионов кальция, что приводит к перемещению кортикальных гранул к мембране яйцеклетки, с которой они сливаются, т.е. происходит экзоцитоз кортикальных гранул. Содержимое кортикальных гранул приводит в неактивную форму рецепторы сперматозоидов и уплотняет блестящую оболочку, вследствие чего другие сперматозоиды уже не могут проникнуть в яйцеклетку. Выделяемые мукополисахариды и осмотически активный гликопротеид создают осмотический градиент, обуславливающий поступление воды из цитоплазмы яйца в пространство между плазматической мембраной и блестящей оболочкой (перивителлиновое пространство), в котором и располагается второе полярное тельце. В результате объем яйцеклетки несколько уменьшается, а блестящая оболочка отделяется от поверхности яйца и называется оболочкой оплодотворения. Часть кортикальных гранул не подверглась экзоцитозу и располагаются в полярном тельце.

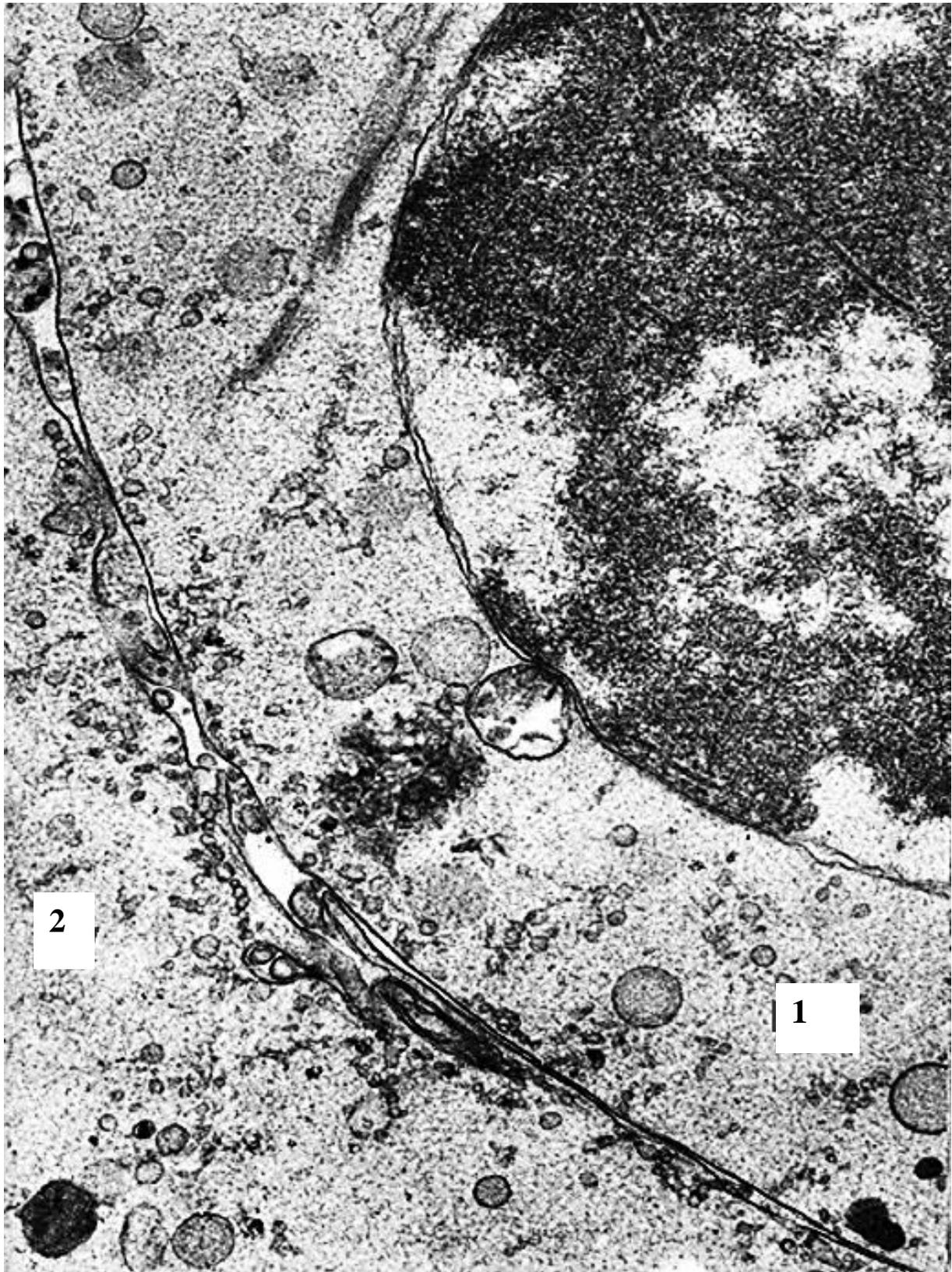


Рис. 83. Контакт между оплодотворенным овоцитом и вторым полярным тельцем через 26 часов после оплодотворения.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 8600$.

1 – второе полярное тельце; 2 – овоцит (по Н. Sathananthan et al.)

Описание рисунка 83. На электронограмме показана зона контакта между оплодотворенным овоцитом и вторым полярным тельцем. Наличие двойной ядерной мембраны, окружающей хромосомы, и отсутствие кортикальных гранул свидетельствуют о том, что это именно второе полярное тельце, а не первое.

Описание рисунка 84. На электронограмме показаны два пронуклеуса (мужской и женский). Они имеют одинаковые размеры, и в них хорошо выражены ядрышки (так называемые «пронуклеоли» или «проядрышки»). Женский пронуклеус образуется из генетического материала овоцита. Мужской пронуклеус не идентичен ядру сперматозоида, так как после его проникновения в яйцеклетку ядерная оболочка исчезает и образуется снова из материала яйцеклетки, хроматин деконденсируется, а белки протамины заменены на гистоны. Ядро увеличивается в размерах, хроматин его разрыхляется, становится неотличимым от ядра яйцеклетки. Пронуклеусы лежат на некотором удалении друг от друга, но вскоре начинается их сближение. У человека слияния пронуклеусов не наблюдается, но после их контакта наблюдается растворение ядерных оболочек и образование метафазной пластинки первого клеточного деления зиготы.

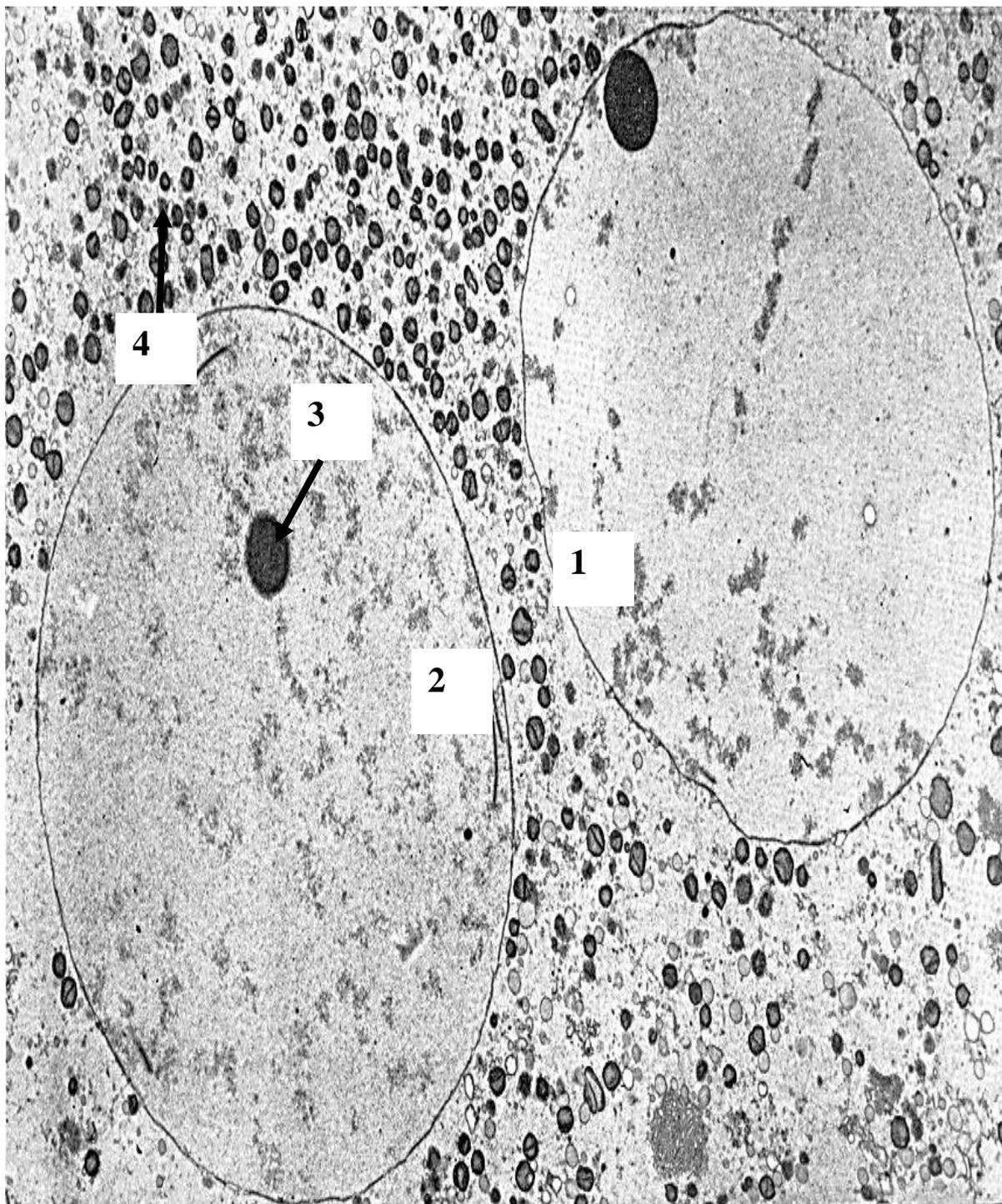


Рис. 84. Стадия двух пронуклеусов через 26 часов после оплодотворения.

Электронная микрофотограмма. Ув. $\times 8600$.

1 – пронуклеус; 2 – хроматин; 3 – ядрышко (стрелка); 4 – желточные включения (стрелка) (по Н. Sathananthan et al.)

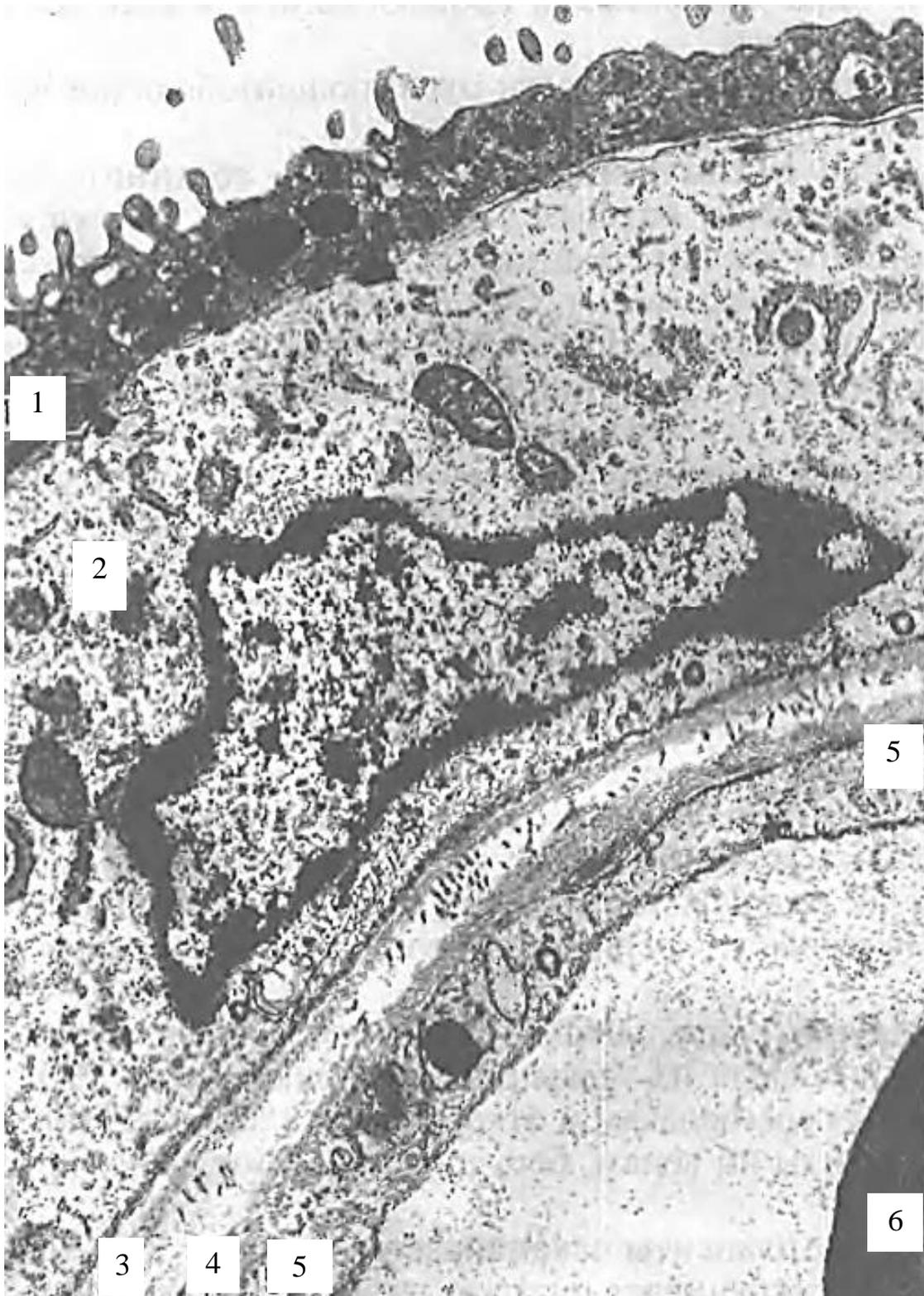


Рис. 85. Плацентарный барьер на 28 неделе беременности.

Электронная микрофотограмма. Ув. ×45000.

1 – симпластотрофобласт; 2 – цитотрофобласт; 3 – базальная мембрана трофобласта; 4 – базальная мембрана эндотелия; 5 – эндотелиоцит; 6 – эритроцит (по У.Ю. Яцожинской)

Описание рис. 85. На электронограмме представлен гематоплацентарный барьер. Следует помнить, что в гемохориальной плаценте не происходит смешения крови зародыша с кровью матери. Питательные вещества и кислород из материнской крови диффундируют в кровь зародыша через слои трофобласта, покрывающего вторичные ворсины хориона, соединительную ткань ворсин и через эндотелий сосудов плода, проходящих в ворсинах. Вышеперечисленные структуры формируют **гемоплацентарный барьер**.

Структура **плацентарного барьера** в различные периоды беременности неодинакова. Примерно к середине беременности **слой цитотрофобласта** сильно истончается или исчезает, оставляя лишь изолированные островки клеток. Поэтому, во второй половине беременности (особенно к ее концу) тканевые слои, составляющие **плацентарный барьер**, отделяющий кровь плода от материнской крови, становятся значительно тоньше.

Незадолго до родов **плацентарный барьер** состоит из следующих слоев:

1 - тонкий слой симпластотрофобласта с микроворсинками на поверхности, контактирующий с материнской кровью;

2 - базальная мембрана, находящаяся под ним;

3 - слой соединительной ткани, расположенной глубже;

4 - базальная мембрана капилляров;

5 - эндотелий капилляров плода.

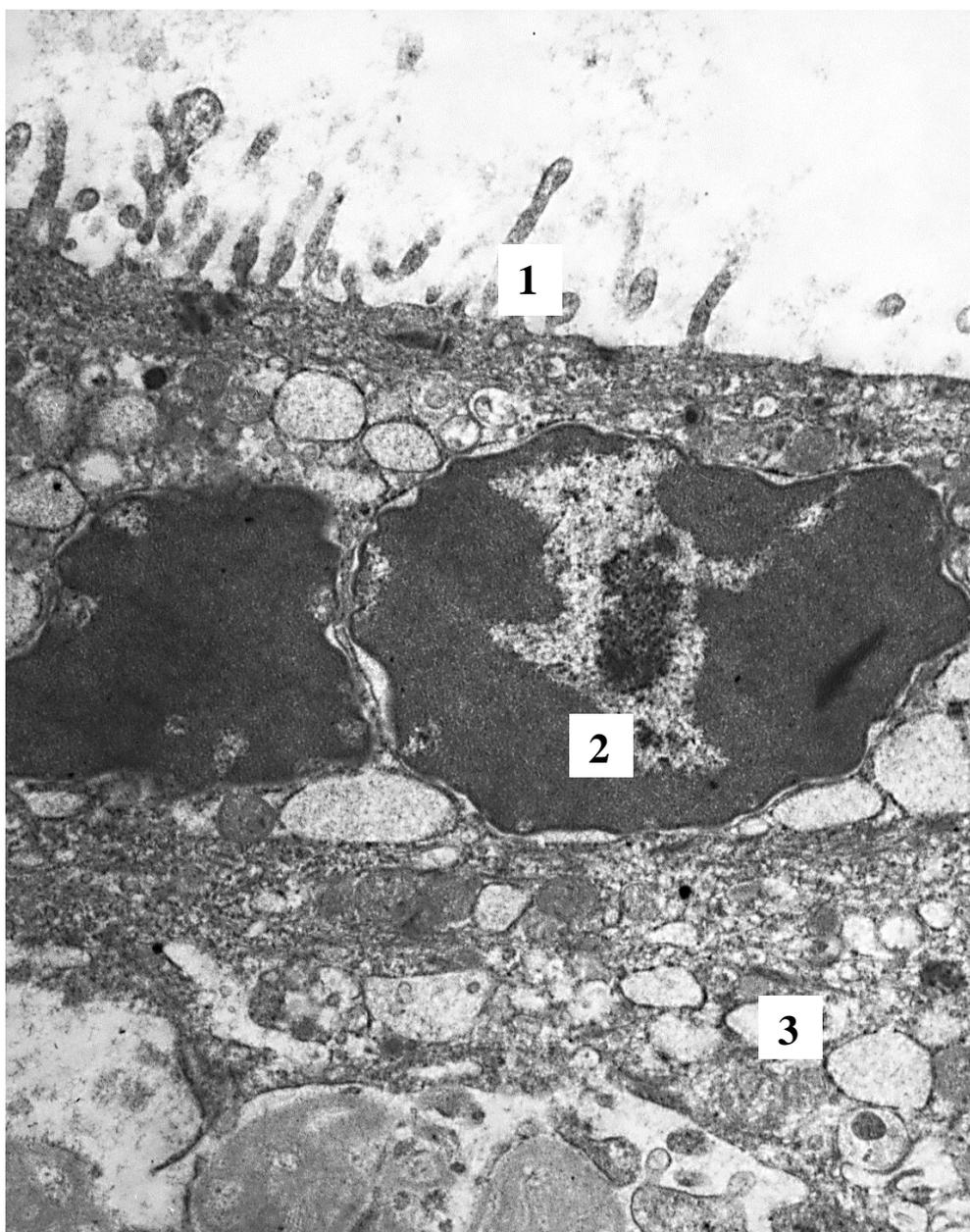


Рис. 86. Симпластотрофобласт на 38 неделе беременности.

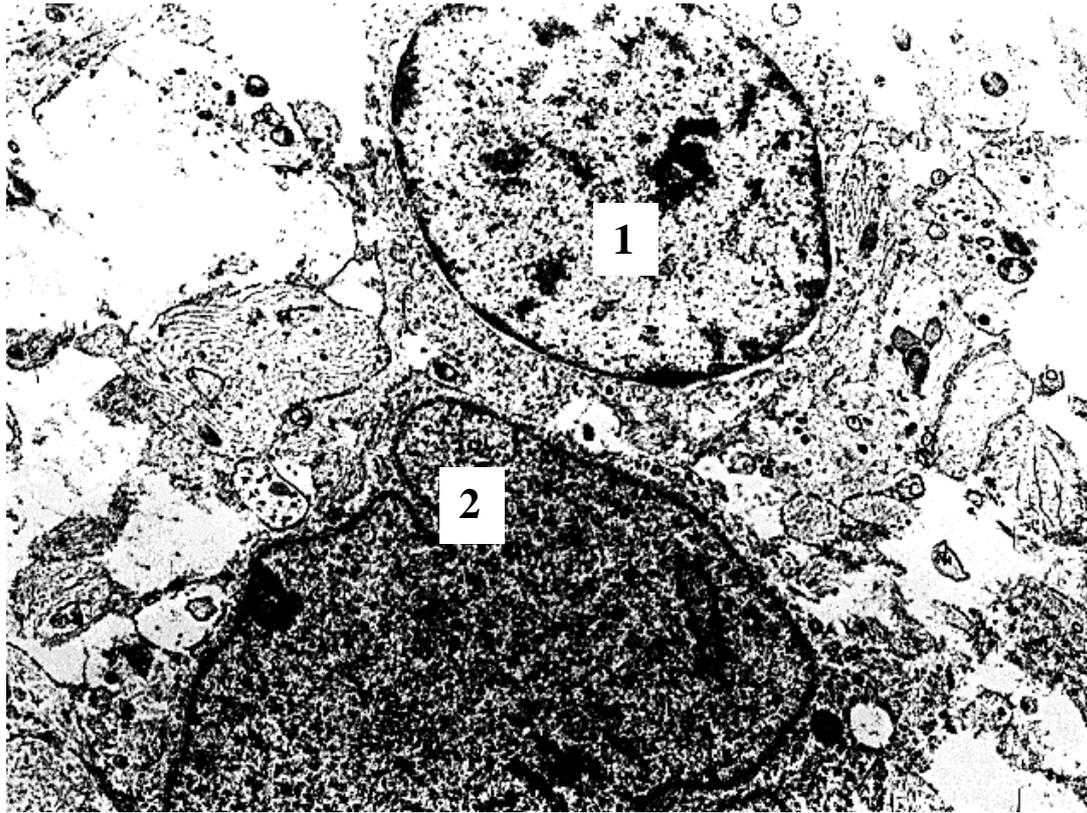
Электронная микрофотограмма. Ув. ×6500.

1 – микроворсинки симпластотрофобласта; 2 – ядро симпластотрофобласта;
3 – вакуоли (по Л.Р. Мустафиной)

Описание рисунка 86. На электронограмме виден симпластотрофобласт, покрывающий ворсину плаценты. На его поверхности, в виде щеточной каемки, появляются многочисленные микроворсинки, участвующие в транспорте через гематоплацентарный барьер. В конце беременности симпластотрофобласт сильно истончается, а его ворсины покрываются фибриноидом, который образуется в результате свертывания плазмы крови и распада трофобласта («фибриноид Лангханса»). Цитотрофобласт почти полностью исчезает, и под синцитием можно обнаружить только лишь единичные клетки и кровеносные сосуды плода, которые прилегают к участкам, на которых сохранился синцитотрофобласт.

Описание рисунку 87. На электронограмме представлены нейро- и глиобласты развивающегося мозга плода человека на 9–10 неделях развития. Хорошо видны **глиобласты**, имеющие неправильную форму ядра и клетки, и **нейробласты**, характеризующиеся правильной формой, округлым светлым ядром, окруженным небольшим ободком цитоплазмы, которая характеризуется слабой дифференцировкой и бедностью органелл. В ней встречаются лишь единичные цистерны ЭПС и митохондрии.

Ядра нейробластов и глиобластов по своему строению похожи на ядра клеток зрелого мозга, т.к. в них уже видна двойная ядерная мембрана, ядрышко и хроматин, который находится как в дисперсном (нейробласт), так и в конденсированном (глиобласт) состоянии.



**Рис. 87. Нейробласт и глиобласт в промежуточном слое коры мозга. Плод 9 недель развития. Электронная микрофотограмма. Ув. ×24000.
1 – нейробласт; 2 – глиобласт (по А.В. Салонскому)**

ЛИТЕРАТУРА

Рекомендуемая

1. Кузнецов, С.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии: учебное пособие / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров, В.Л. Горячкина. – М.: МИА, 2010. – 376 с.
2. Быков, В.Л. Гистология, цитология и эмбриология: Атлас / В.Л. Быков, С.И. Юшканцева. – Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 296 с.
3. Жункейра, Л.К. Гистология: атлас: учебное пособие / Л.К. Жункейра, Ж. Карнейро; пер. с англ. под. ред. В.Л. Быкова. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 576 с.
4. Кузнецов, С.Л. Гистология органов полости рта: Атлас: учебное пособие / С.Л. Кузнецов, В.Э. Торбек, В.Г. Деревянко. – М.: Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2016. – 132 с.
5. Гистология. Атлас для практических занятий: учебное пособие для студентов медицинских вузов / Н.В. Бойчук [и др.]. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 160 с.
6. Общий курс гистологии: учебное пособие / Е.Ю. Варакута, А.В. Герасимов, А.В. Потапов [и др.]; под ред. С.В. Логвинова. – Томск: Изд-во СибГМУ, 2016. – 213 с.
7. Ross M.H., Pawlina W. Histology: A Text and Atlas With Correlated Cell and Molecular Biology. Wolters Kluwer Health, 2015 – 992 p.

Использованная

1. Алмазов, И.В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов. – М. Медицина, 1978. – 544 с.
2. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов / В.Г. Елисеев, Ю.И. Афанасьев, Е.Ф. Котовский, А.Н. Яцковский. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2004. – 447 с.
3. Гемонов, В.В. Атлас по гистологии и эмбриологии органов ротовой полости и зубов / В.В. Гемонов, Э.Н. Лаврова, Л.И. Фалин. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2002. – 312 с.
4. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология: учебник / В.Л. Быков. – СПб: Сотис, 2013. – 520 с.

5. Быков, В.Л. Частная гистология человека: учебник / В.Л. Быков. – СПб: Сотис, 2013. – 300 с.
6. Гистология, эмбриология, цитология: учебник, / под редакцией Ю.И. Афанасьева и Н.А. Юриной. – 6-е изд., перераб. и доп. – М.: «ГЭОТАР-Медиа», 2016. – 213 с.
7. Карупу, В.Я. Электронная микроскопия: учеб. пособие для биол. факультетов ун-тов / В.Я. Карупу. – Киев: Вища шк, 1984. – 208 с.
8. Потапов, А.В. Гистология и эмбриология органов ротовой полости [Текст]: учебное пособие / А.В. Потапов, Е.Ю. Варакута, С.В. Логвинов. – Томск: СибГМУ, 2012. – 88 с.
9. Atlas of Fine Structure of Human Sperm Penetration, Eggs, and Embryos Cultured In Vitro. / Trounson A., Wood C., Sathananthan H.A. Biology, 1985. – 302 p.

Учебное издание

**Алексей Валерьевич Потапов,
Сергей Валентинович Логвинов**

ГИСТОЛОГИЯ

В ЭЛЕКТРОННЫХ МИКРОФОТОГРАФИЯХ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Редактор Коломийцев А.Ю.
Технический редактор Коломийцева О.В.
Обложка Гончаров С.Б.

Издательство СибГМУ
634050, г. Томск, пр. Ленина, 107
тел. +7 (3822) 901–101, доб. 1760
E-mail: otd.redaktor@ssmu.ru

Подписано в печать 25.11.2021 г.
Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Гарнитура «Times New Roman». Печ. л. 9,8. Авт. л. 3,2.
Тираж 100 экз. Заказ № 36

Отпечатано в Издательстве СибГМУ
634050, Томск, ул. Московский тракт, 2
E-mail: lab.poligrafii@ssmu.ru