

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее учебное пособие представляет собой краткий курс современной медицинской гистологии, цитологии и эмбриологии. Автор поставил перед собой цель сделать его интересным и увлекательным, лаконичным, простым и понятным, лишенным второстепенных деталей, но в то же время содержащим необходимый минимум знаний для студентов-медиков. Пособие должно помочь студентам понять микроскопическое строение и организацию тканей и органов организма человека, а также закономерности функционирования составляющих их клеток и тканей (цито- и гистофизиология). Текст пособия максимально структурирован (разбит на пункты, термины выделены жирным шрифтом и (или) курсивом) и легко зрительно воспринимается. Менее важная информация представлена меньшим шрифтом. Вся терминология приведена в соответствии с современной Международной гистологической номенклатурой. Материал изложен в соответствии с действующей типовой учебной программой по гистологии, цитологии и эмбриологии для студентов медицинских учреждений высшего образования.

Книга поможет студентам-медикам изучить и понять этот очень сложный, но интересный и необходимый будущим врачам предмет и в будущем применить полученные знания в своей практической работе. Пособие не заменяет учебник по предмету, но способствует контролируемому самостоятельной работе и особенно самообразованию. Оно расширяет выбор студента в способах получения знаний и способствует индивидуализации и повышению качества высшего медицинского образования.

В свободном доступе в интернете можно ознакомиться с озвученными презентациями (видеолекциями) автора (www.youtube.com — С.М. Зиматкин).

Автор выражает благодарность лаборанту кафедры Т.В. Климуть за техническую помощь при подготовке рукописи к изданию.

Признательность за ценные замечания автор выражает рецензентам: заведующему кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «Гомельский государственный медицинский университет» кандидату медицинских наук, доценту И.Л. Кравцовой; заведующему кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «Белорусский государственный медицинский университет» кандидату медицинских наук, доценту Т.М. Студеникиной.

Профессор С.М. Зиматкин

Тема 1

ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

ВВЕДЕНИЕ

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

Изучаемый предмет состоит из следующих четырех разделов.

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

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

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

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

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

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

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

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

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

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

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

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

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

В своем развитии гистология прошла три периода.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Тема 2

ЦИТОЛОГИЯ. ЦИТОПЛАЗМА КЛЕТКИ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Цитология – учение о строении, развитии и жизнедеятельности клеток.

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

Клеткам свойственны все пять признаков живого:

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

Основные положения клеточной теории:

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

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

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

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

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

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

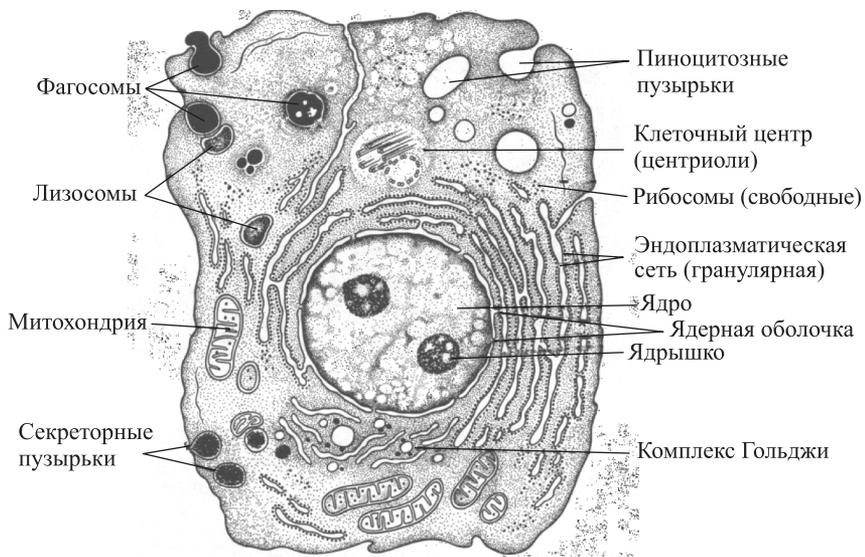


Рис. 2.1. План строения клетки (по В.Г. Елисееву, Ю.И. Афанасьеву, Е.Ф. Котовскому)

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

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

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

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

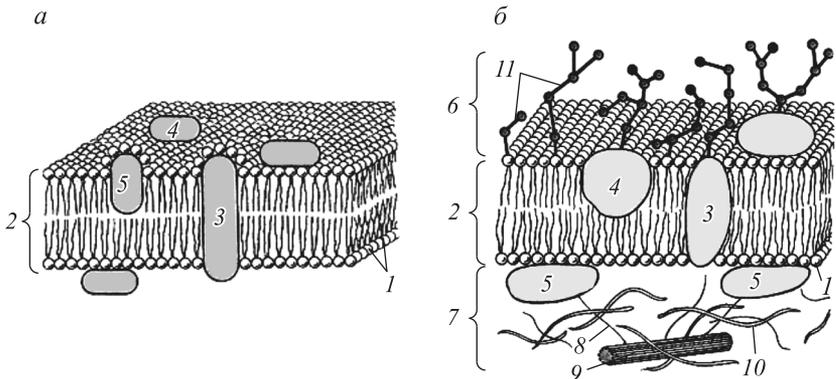


Рис. 2.2. Строение универсальной биологической (а) и клеточной мембраны (б) (по О.В. Волковой, Ю.К. Елецкому):

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

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

ПЛАЗМОЛЕММА

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

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

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

Плазмолемма выполняет множество *функций*:

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

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

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

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

Транспорт веществ через плазмолемму

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

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

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

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

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

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

Клеточные соединения

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

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

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

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

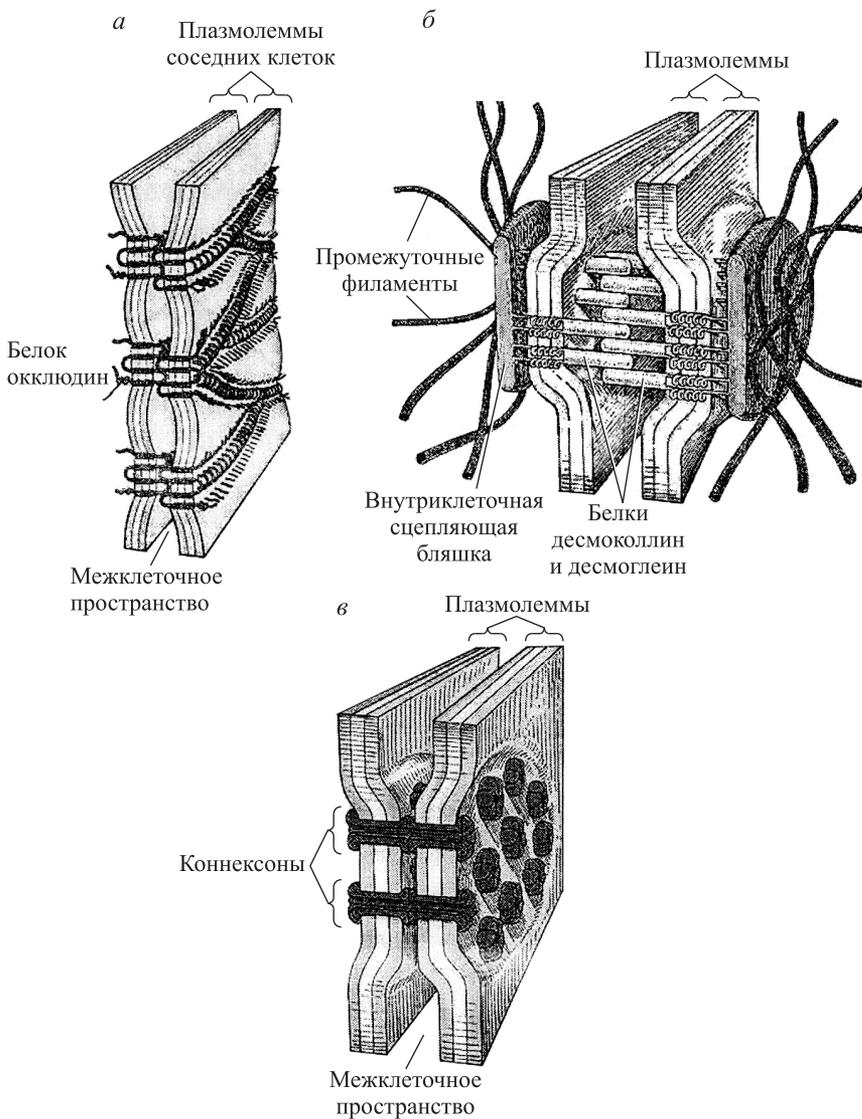


Рис. 2.3. Сложные клеточные соединения:
a – запирающая зона; *б* – десмосома; *в* – нексус

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

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

ЦИТОПЛАЗМА

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

Органеллы

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

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

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

Мембранные органеллы

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

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

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

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

Агранулярная ЭПС не имеет на своей поверхности рибосом. В ней происходит синтез сложных липидов (холестерин, стероидные гормоны) и углеводов (гликоген). Кроме того, в ней происходит обезвреживание чужеродных веществ (ксенобиотиков), к которым относятся и многие лекарственные вещества, с помощью ферментов семейства цитохрома Р450, а также депонирование ионов Ca^{2+} (например, в ЭПС мышечных волокон). При гомогенизации ткани для биохимического исследования цитоплазматическая сеть разрушается, и ее фрагменты сливаются в пузырьки, называемые в биохимии *микросомами*.

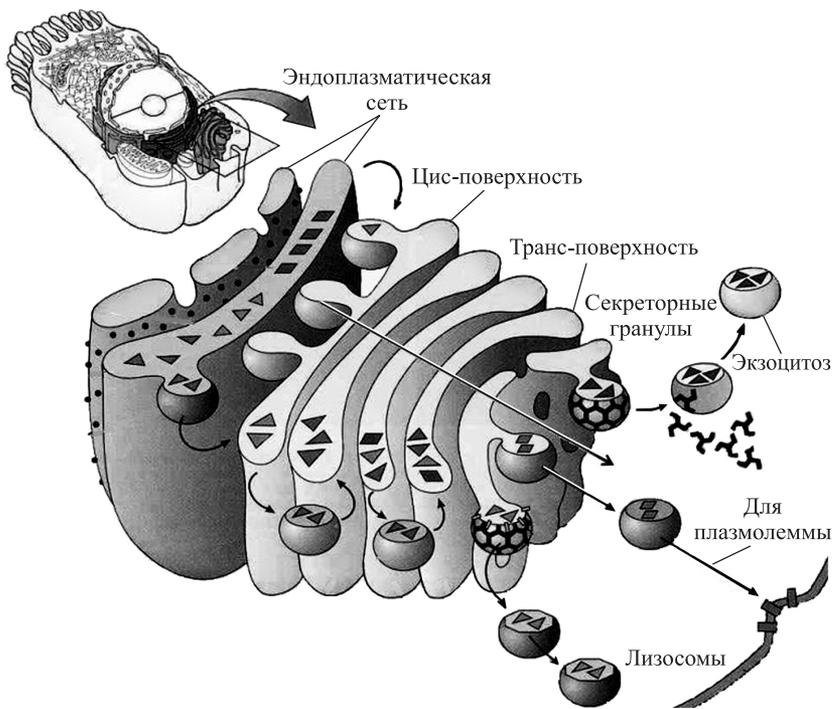


Рис. 2.4. Организация и работа комплекса Гольджи

СОДЕРЖАНИЕ

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

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

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

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

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

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

Учебное издание

Зиматкин Сергей Михайлович

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

Краткий курс

Учебное пособие

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

Подписано в печать 12.02.2020. Формат 60×84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 17,67. Уч.-изд. л. 18,0. Тираж 400 экз. Заказ 23.

Республиканское унитарное предприятие «Издательство “Вышэйшая школа”».

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

Пр. Победителей, 11, 220004, Минск.

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

Республиканское унитарное предприятие «Издательский центр
Белорусского государственного университета». Свидетельство о государственной
регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 2/63
от 19.03.2014. Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.