

КОНСПЕКТ
СЕРИЯ **ЛЕКЦИЙ**

ГИСТОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

**ПОСОБИЕ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ
К ЭКЗАМЕНАМ**

МОСКВА

В ПОМОЩЬ СТУДЕНТУ



Александр Седов
Гистология человека:
конспект лекций для вузов

Правообладатель авт.текста ЛА «Научная книга»

http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=182028

Гистология человека. Конспект лекций: Приор-издат; М.; 2007

ISBN 978-5-9512-0767-8

Аннотация

Настоящим изданием продолжается серия «Конспект лекций. В помощь студенту», в которую входят лучшие конспекты лекций по дисциплинам, изучаемым в вузах. Материал приведен в соответствие с учебной программой курса «Гистология человека». Используя данную книгу при подготовке к сдаче экзамена, студенты смогут в предельно сжатые сроки систематизировать и конкретизировать знания, приобретенные в процессе изучения этой дисциплины; сосредоточить свое внимание на основных понятиях, их признаках и особенностях; сформулировать примерную структуру (план) ответов на возможные экзаменационные вопросы. Данная книга служит пособием для успешной сдачи экзаменов.

Содержание

ЛЕКЦИЯ 1. Введение в курс гистологии	4
ЛЕКЦИЯ 2. Цитология. Цитоплазма	16
ЛЕКЦИЯ 3. Цитология. Ядро. Репродукция клеток	39
Конец ознакомительного фрагмента.	52

Александр Александрович Седов Гистология человека: конспект лекций

ЛЕКЦИЯ 1. Введение в курс гистологии

1. Определение гистологии как науки
2. Объекты исследования гистологии
3. Приготовление гистологических препаратов
4. Методы исследования
5. Исторические этапы развития гистологии

1. Гистология наука о микроскопическом и субмикроскопическом строении, развитии и жизнедеятельности тканей животных организмов. Следовательно, гистология изучает один из уровней организации живой материи тканевой. Различают следующие *иерархические уровни* организации живой материи:

- клеточный;
- тканевой;

- структурно-функциональные единицы органов;
- органнй уровень;
- системный уровень;
- организменный уровень

Гистология, как учебная дисциплина, включает в себя следующие разделы: цитологию, эмбриологию, общую гистологию (изучает строение и функции тканей), частную гистологию (изучает микроскопическое строение органов).

Основным объектом изучения гистологии является организм здорового человека и потому данная учебная дисциплина именуется как гистология человека.

Основная задача гистологии состоит в изучении строения клеток, тканей, органов, установления связей между различными явлениями, установление общих закономерностей.

Гистология, как и анатомия, относится к морфологическим наукам, главной задачей которых является изучение структур живых систем. В отличие от анатомии, гистология изучает строение живой материи на микроскопическом и электронно-микроскопическом уровне. При этом, изучение строения различных структурных элементов проводится в настоящее время с учетом выполняемых ими функций. Такой подход к изучению структур живой материи называется гистофизиологическим, а гистология нередко именуется как *гистофизиология*. Кроме того, при изучении живой материи на клеточном, тканевом и органном уровнях рассматривается не только форма, размеры и расположение интересующих

структур, но методом цито– и гистохимии нередко определяется и состав веществ, образующих эти структуры. Наконец, изучаемые структуры обычно рассматриваются с учетом их развития, как во внутриутробном (эмбриональном) периоде, так и на протяжении постэмбрионального онтогенеза. Именно с этим связана необходимость включения эмбриологии в курс гистологии.

Гистология, как любая наука, имеет свои *объекты и методы* их изучения. Непосредственными объектами изучения являются клетки, фрагменты тканей и органов, особым способом приготовленные для изучения их под микроскопом.

2. Объекты исследования подразделяются на:

- живые (клетки в капле крови, клетки в культуре и другие);
- мертвые или фиксированные, которые могут быть взяты как от живого организма (биопсия), так и от трупов.

В любом случае после взятия кусочков они подвергаются действию фиксирующих растворов или замораживанию. И в научных, и в учебных целях используются фиксированные объекты. Приготовленные определенным способом препараты, используемые для изучения под микроскопом, называются гистологическими препаратами.

Гистологический препарат может быть в виде:

- тонкого окрашенного среза органа или ткани;
- мазка на стекле;

- отпечатка на стекле с разлома органа;
- тонкого пленочного препарата.

Гистологический препарат любой формы должен отвечать следующим требованиям:

- сохранять прижизненное состояние структур;
- быть достаточно тонким и прозрачным для изучения его под микроскопом в проходящем свете;
- быть контрастным, то есть изучаемые структуры должны под микроскопом четко определяться;
- препараты для световой микроскопии должны долго сохраняться и использоваться для повторного изучения.

Эти требования достигаются при приготовлении препарата.

3. Выделяют следующие этапы приготовления гистологического препарата

Взятие материала (кусочка ткани или органа) для приготовления препарата. При этом учитываются следующие моменты: забор материала должен проводиться как можно раньше после смерти или забоя животного, а при возможности от живого объекта (биопсия), чтобы лучше сохранились структуры клетки, ткани или органа; забор кусочков должен производиться острым инструментом, чтобы не травмировать ткани; толщина кусочка не должна превышать 5 мм, чтобы фиксирующий раствор мог проникнуть в толщу кусочка; обязательно производится маркировка кусочка (указывается наименование органа, номер животного или фами-

лия человека, дата забора и так далее).

Фиксация материала необходима для остановки обменных процессов и сохранения структур от распада. Фиксация достигается чаще всего погружением кусочка в фиксирующие жидкости, которые могут быть простыми спирты и формалин и сложными раствор Карнуа, фиксатор Цинкера и другие. Фиксатор вызывает денатурацию белка и тем самым приостанавливает обменные процессы и сохраняет структуры в их прижизненном состоянии. Фиксация может достигаться также замораживанием (охлаждением в струе CO_2 , жидким азотом и другие). Продолжительность фиксации подбирается опытным путем для каждой ткани или органа.

Заливка кусочков в уплотняющие среды (парафин, целлоидин, смолы) или замораживание для последующего изготовления тонких срезов.

Приготовление срезов на специальных приборах (микротоме или ультрамикротоме) с помощью специальных ножей. Срезы для световой микроскопии приклеиваются на предметные стекла, а для электронной микроскопии – монтируются на специальные сеточки.

Окраска срезов или их контрастирование (для электронной микроскопии). Перед окраской срезов удаляется уплотняющая среда (депарафинизация). Окраской достигается контрастность изучаемых структур. Красители подразделяются на основные, кислые и нейтральные. Наиболее широко

используются основные красители (обычно гематоксилин) и кислые (эозин). Нередко используют сложные красители.

Просветление срезов (в ксилоле, толуоле), заключение в смолы (бальзам, полистерол), закрытие покровным стеклом.

После этих последовательно проведенных процедур препарат может изучаться под световым микроскопом.

Для целей электронной микроскопии в этапах приготовления препаратов имеются некоторые особенности, но общие принципы те же. Главное отличие заключается в том, что гистологический препарат для световой микроскопии может длительно храниться и многократно использоваться. Срезы для электронной микроскопии используются однократно. При этом вначале интересующие объекты препарата фотографируются, а изучение структур производится уже на электронограммах.

Из тканей жидкой консистенции (кровь, костный мозг и другие) изготавливаются препараты в виде мазка на предметном стекле, которые также фиксируются, окрашиваются, а затем изучаются.

Из ломких паренхиматозных органов (печень, почка и другие) изготавливаются препараты в виде отпечатка органа: после разлома или разрыва органа, к месту разлома органа прикладывается предметное стекло, на которое приклеиваются некоторые свободные клетки. Затем препарат фиксируется, окрашивается и изучается.

Наконец, из некоторых органов (брыжейка, мягкая мозго-

вая оболочка) или из рыхлой волокнистой соединительной ткани изготавливаются пленочные препараты путем растягивания или раздавливания между двумя стеклами, также с последующей фиксацией, окраской и заливкой в смолы.

4. Основным методом исследования биологических объектов, используемым в гистологии является *микроскопирование*, т. е. изучение гистологических препаратов по микроскопом. Микроскопия может быть самостоятельным методом изучения, но в последнее время она обычно сочетается с другими методами (гистохимии, гисторадиографии и другие). Следует помнить, что для микроскопии используются разные конструкции микроскопов, позволяющие изучить разные параметры изучаемых объектов. Различают следующие *виды микроскопии*:

- световая микроскопия (разрешающая способность 0,2 мкм) наиболее распространенный вид микроскопии;
- ультрафиолетовая микроскопия (разрешающая способность 0,1 мкм);
- люминесцентная (флуоресцентная) микроскопия для определения химических веществ в рассматриваемых структурах;
- фазово-контрастная микроскопия для изучения структур в неокрашенных гистологических препаратах;
- поляризационная микроскопия для изучения, главным образом, волокнистых структур;
- микроскопия в темном поле для изучения живых объек-

тов;

- микроскопия в падающем свете для изучения толстых объектов;

- электронная микроскопия (разрешающая способность до 0,1–0,7 нм), две ее разновидности просвечивающая (трансмиссионная) электронная микроскопия и сканирующая или растровая микроскопии дает отображение поверхности ультраструктур.

Гистохимические и цитохимические методы позволяет определять состав химических веществ и даже их количество в изучаемых структурах. Метод основан на проведении химических реакций с используемым реактивом и химическими веществами, находящимися в субстрате, с образованием продукта реакции (контрастного или флюоресцентного), который затем определяется при световой или люминесцентной микроскопии.

Метод гистоавторадиографии позволяет выявить состав химических веществ в структурах и интенсивность обмена по включению радиоактивных изотопов в изучаемые структуры. Метод используется чаще всего в экспериментах на животных.

Метод дифференциального центрифугирования позволяет изучать отдельные органеллы или даже фрагменты, выделенные из клетки. Для этого кусочек исследуемого органа растирают, заливают физиологическим раствором, а затем разгоняют в центрифуге при различных оборотах (от 2-х до

150 тыс.) и получают интересующие фракции, которые затем изучают различными методами.

Метод интерферометрии позволяет определить сухую массу веществ в живых или фиксированных объектах.

Иммуноморфологические методы позволяют с помощью предварительно проведенных иммунных реакций, на основании взаимодействия антиген-антитело, определять субпопуляции лимфоцитов, определять степень чужеродности клеток, проводить гистологическое типирование тканей и органов (определять гистосовместимость) для трансплантации органов.

Метод культуры клеток (in vitro, in vivo) выращивание клеток в пробирке или в особых капсулах в организме и последующее изучение живых клеток под микроскопом.

Единицы измерения, используемые в гистологии

Для измерения структур в световой микроскопии используются в основном микрометры: 1 мкм составляет 0,001 мм; в электронной микроскопии используются нанометры: 1 нм составляет 0,001 мкм.

5. В истории развития гистологии условно выделяют три периода:

Домикроскопический период (с IV в. до н. э. по 1665 г.) связан с именами Аристотеля, Галена, Авиценны, Везалия, Фаллопия и характеризуется попытками выделения в организме животных и человека неоднородных тканей (твердых, мягких, жидких и так далее) и использованием методов ана-

томической препаровки.

Микроскопический период (с 1665 г. по 1950 г.). Начало периода связывают с именем английского физика Роберта Гука, который, во-первых, усовершенствовал микроскоп (полагают, что первые микроскопы были изобретены в самом начале XVII в.), во-вторых, использовал его для систематического исследования различных, в том числе биологических объектов и опубликовал результаты этих наблюдений в 1665 г. в книге «Микрография», в-третьих, впервые ввел термин «клетка» («целлюля»). В дальнейшем осуществлялось непрерывное усовершенствование микроскопов и все более широкое использование их для изучения биологических тканей и органов.

Особое внимание уделялось изучению строения клетки. Ян Пуркинье описал наличие в животных клетках «протоплазмы» (цитоплазмы) и ядра, а несколько позже Р. Броун подтвердил наличие ядра и в большинстве животных клеток. Ботаник М. Шлейден заинтересовался происхождением клеточного цитокенезисом. Результаты этих исследований позволили Т. Швану, на основании их сообщений, сформулировать клеточную теорию (1838–1839 гг.) в виде трех постулатов:

- все растительные и животные организмы состоят из клеток;
- все клетки развиваются по общему принципу из цитобластемы;
- каждая клетка обладает самостоятельной жизнедеятель-

ностью, а жизнедеятельность организма является суммой деятельности клеток.

Однако вскоре Р. Вирхов (1858 г.) уточнил, что развитие клеток осуществляется путем деления исходной клетки (любая клетка из клетки). Разработанные Т. Шваном положения, клеточной теории актуальны до настоящего времени, хотя формулируется по-иному.

Современные положения клеточной теории:

- клетка является наименьшей единицей живого;
- клетки животных организмов сходны по своему строению;
- размножение клеток происходит путем деления исходной клетки;
- многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток и их производных, объединенные в системы тканей и органов, связанные между собой клеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.
- Дальнейшее совершенствование микроскопов, особенно создание ахроматических объективов, позволило выявить в клетках более мелкие структуры:
 - клеточный центр Гертвиг, 1875 г.;
 - сетчатый аппарат или пластинчатый комплекс Гольджи, 1898 г.;
 - митохондрии Бенда, 1898 г.

Современный этап развития гистологии начинается с 1950 г. с момента начала использования электронного мик-

роскопа для изучения биологических объектов, хотя электронный микроскоп был изобретен раньше (Е. Руска, М. Кноль, 1931 г.). Однако для современного этапа развития гистологии характерно внедрение не только электронного микроскопа, но и других методов: цито- и гистохимии, гисторадиографии и других вышеперечисленных современных методов. При этом обычно используется комплекс разнообразных методик, позволяющий составить не только качественное представление об изучаемых структурах, но и получить точные количественные характеристики. Особенно широко в настоящее время используются различные морфометрические методики, в том числе автоматизированные системы обработки полученной информации с использованием компьютеров.

ЛЕКЦИЯ 2. Цитология.

Цитоплазма

1. Понятие цитология
2. Строение плазмолеммы
3. Строение межклеточных контактов
4. Состав гиалоплазмы
5. Классификация органелл
6. Строение общих органелл
7. Строение немембранных органелл
8. Классификация включений

1. Цитология наука о строении, развитии и жизнедеятельности клеток. Следовательно, цитология изучает закономерности структурно-функциональной организации первого (клеточного) уровня организации живой материи. Клетка является наименьшей единицей живой материи, обладающей самостоятельной жизнедеятельностью и способностью к самовоспроизведению. Субклеточные образования (ядро, митохондрии и другие органеллы) хотя и являются живыми структурами, но не обладают самостоятельной жизнедеятельностью.

Клетка элементарная единица живого, состоящая из цитоплазмы и ядра и являющаяся основой строения, развития и жизнедеятельности всех животных и растительных орга-

НИЗМОВ.

Основные компоненты клетки:

- ядро;
- цитоплазма.

По соотношению ядра и цитоплазмы (ядерно-цитоплазматическое отношение) клетки подразделяются на:

- клетки ядерного типа объем ядра преобладает над объемом цитоплазмы;
- клетки цитоплазматического типа цитоплазма преобладает над ядром.

По форме клетки бывают:

- круглыми (клетки крови);
- плоскими;
- кубическими или цилиндрическими (клетки разных эпителиев);
- веретенообразными;
- отростчатыми (нервные клетки) и другие.

Большинство клеток содержат одно ядро, однако могут быть в одной клетке 2, 3 и более ядер многоядерные клетки. В организме имеются структуры (симпласты, синцитий), содержащие несколько десятков или даже сотен ядер. Однако эти структуры образуются или в результате слияния отдельных клеток (симпласты), или в результате неполного деления клеток (синцитий). Морфология этих структур будет рассмотрена при изучении тканей.

Структурные компоненты цитоплазмы животной

клетки:

- плазмолемма (цитолемма);
 - гиалоплазма;
 - органеллы;
 - включения.
- Плазмолемму, окружающую цитоплазму, нередко рассматривают как одну из органелл цитоплазмы.

2. Строение и функции плазмолеммы (цитолеммы)

Плазмолемма оболочка животной клетки, ограничивающая ее внутреннюю среду и обеспечивающая взаимодействие клетки с внеклеточной средой.

Плазмолемма имеет толщину около 10 нм, и состоит на 40 % из липидов, на 5-10 % из углеводов (в составе гликокаликса), и на 50–55 % из белков.

Функции плазмолеммы:

- разграничивающая (барьерная);
- рецепторная или антигенная;
- транспортная;
- образование межклеточных контактов.

Основу строения плазмолеммы составляет двойной слой липидных молекул билипидная мембрана, в которую местами включены молекулы белков, также имеется надмембранный слой гликокаликс, структурно связанный с белками и липидами билипидной мембраны, и в некоторых клетках имеется подмембранный слой.

Строение билипидной мембраны

Каждый монослой ее образован в основном молекулами фосфолипидов и, частично, холестерина. При этом в каждой липидной молекуле различают две части: гидрофильную головку и гидрофобные хвосты. Гидрофобные хвосты липидных молекул связываются друг с другом и образуют билипидный слой. Гидрофильные головки билипидного слоя соприкасаются с внешней или внутренней средой. Билипидная мембрана, а точнее ее глубокий гидрофобный слой, выполняет барьерную функцию, препятствуя проникновению воды и растворенных в ней веществ, а также крупных молекул и частиц.

На электроннограмме в плазмолемме четко определяются три слоя наружный и внутренний электронноплотные, промежуточный с низкой электронной плотностью.

Белковые молекулы встроены в билипидный слой мембраны локально и не образуют сплошного слоя. *По локализации в мембране* белки подразделяются на:

- интегральные пронизывают всю толщу билипидного слоя;
- полуинтегральные включающиеся только в монослой липидов (наружный или внутренний);
- прилежащие к мембране, но не встроены в нее.

По выполняемой функции белки плазмолеммы подразделяются на:

- структурные белки;
- транспортные белки;

- рецепторные белки;
- ферментные.

Находящиеся на внешней поверхности плазмолеммы белки, в также гидрофильные головки липидов обычно связаны цепочками углеводов и образуют сложные полимерные молекулы гликопротеиды и гликолипиды. Именно эти макромолекулы и составляют надмембранный слой – *гликокаликс*. В неделящейся клетке имеется подмембранный слой, образованный микротрубочками и микрофиламентами.

Значительная часть поверхностных гликопротеидов и гликолипидов выполняют в норме рецепторные функции, воспринимают гормоны и другие биологически активные вещества. Такие клеточные рецепторы передают воспринимаемые сигналы на внутриклеточные ферментные системы, усиливая или угнетая обмен веществ и тем самым оказывают влияние на функции клеток. Клеточные рецепторы, а возможно и другие мембранные белки, благодаря своей химической и пространственной специфичности, придают специфичность данному типу клеток данного организма и составляют *трансплантационные антигены* или *антигены гистосовместимости*.

Помимо барьерной функции, предохраняющей внутреннюю среду клетки, плазмолемма выполняет транспортные функции, обеспечивающие обмен клетки с окружающей средой.

Различают следующие способы транспорта веществ:

- пассивный транспорт способ диффузии веществ через плазмолемму (ионов, некоторых низкомолекулярных веществ) без затраты энергии;
- активный транспорт веществ с помощью белков-переносчиков с затратой энергии (аминокислот, нуклеотидов и других);
- везикулярный транспорт через посредство везикул (пузырьков), который подразделяется на эндоцитоз транспорт веществ в клетку, и экзоцитозтранспорт веществ из клетки.

В свою очередь *эндоцитоз подразделяется* на:

- фагоцитоз захват и перемещение в клетку крупных частиц (клеток или фрагментов, бактерий, макромолекул и так далее);
- пиноцитоз перенос воды и небольших молекул.

Процесс фагоцитоза подразделяется несколько фаз:

- адгезия (прилипание) объекта к цитолемме фагоцитирующей клетки;
- поглощение объекта путем образования вначале углубления (инвагинации), а затем и образования пузырьков – фagosомы и передвижения ее в гиалоплазму

3. Строение и функции межклеточных контактов

В тех тканях, в которых клетки или их отростки плотно прилежат друг к другу (эпителиальная, гладкомышечная и другие) между плазмолеммами контактирующих клеток формируются связи – межклеточные контакты.

Типы межклеточных контактов:

- простой контакт;
- десмосомный контакт;
- плотный контакт;
- щелевидный или нексус;
- синаптический контакт или синапс.

Простые контакты занимают наиболее обширные участки соприкасающихся клеток. Расстояние между билипидными мембранами соседних клеток составляет 15–20 нм, а связь между клетками осуществляется за счет взаимодействия макромолекул соприкасающихся гликокаликсов. Посредством простых контактов осуществляется слабая механическая связь – адгезия, не препятствующая транспорту веществ в межклеточных пространствах. Разновидностью простого контакта является контакт «типа замка», когда плазмолеммы соседних клеток вместе с участком цитоплазмы как бы впячивается в друг друга (интердигитация), чем достигается большая поверхность соприкосновения и более прочная механическая связь.

Десмосомные контакты или пятна сцепления представляют собой небольшие участки взаимодействия между клетками, диаметром около 0,5 мкм. Каждый такой участок (десмосома) имеет трехслойное строение и состоит из двух десмосомэлектронноплотных участков, расположенных в цитоплазме в местах контакта клеток, и скопления электронноплотного материала в межмембранном пространстве (15–20 нм). Количество десмосом на одной клетке может дости-

гать 2 000. Функциональная роль десмосом обеспечение механической связи между клетками.

Плотные соединения или замыкательные пластинки обычно локализуются между эпителиальными клетками в тех органах (в желудке, кишечнике и других), в которых эпителий отграничивает агрессивное содержимое этих органов (желудочный сок, кишечный сок). Плотные контакты находятся только между апикальными частями эпителиальных клеток, охватывая по всему периметру каждую клетку. В этих участках межмембранные пространства отсутствуют, а билипидные слои соседних плазмолемм сливаются в одну общую билипидную мембрану. В прилежащих участках цитоплазмы соприкасающихся клеток отмечается скопление электронноплотного материала. Функциональная роль плотных контактов – прочная механическая связь клеток, препятствие транспорту веществ по межклеточным пространствам.

Щелевидные контакты или нексусы ограниченные участки контакта соседних цитолемм, диаметром 0,5–3,0 мкм, в которых билипидные мембраны сближены на расстояние 2–3 нм, а обе мембраны пронизаны в поперечном направлении белковыми молекулами коннексонами, содержащими гидрофильные каналы. Через эти каналы осуществляется обмен ионами и микромолекулами соседних клеток, чем и обеспечивается их функциональная связь (например, распространение биопотенциалов между кардиомиоцитами, их содру-

жественное сокращение в миокарде).

Синаптические контакты или синапсы – специфические контакты между нервными клетками (межнейронные синапсы) или между нервными и другими клетками (нервно-мышечные синапсы и другие). Функциональная роль синаптических контактов заключается в передаче возбуждения или торможения с одной нервной клетки на другую или с нервной клетки на иннервируемую клетку.

4. Гиалоплазма

Гиалоплазма или матрикс цитоплазмы составляет внутреннюю среду клетки. Она состоит из воды (90 %) и различных биополимеров (7 %) белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, липидов, из которых основную часть составляют белки различной химической и функциональной специфичности. В гиалоплазме содержатся также аминокислоты, моносахара, нуклеотиды и другие низкомолекулярные вещества. Биополимерные соединения образуют с водой коллоидную систему, которая в зависимости от условий может быть более плотной (в форме геля) или более жидкой (в форме золя) как во всей цитоплазме, так и в отдельных ее участках. В гиалоплазме локализуются и взаимодействуют между собой и средой гиалоплазмы различные органеллы и включения. При этом расположение их чаще всего специфично для определенных типов клеток. Через билипидную мембрану гиалоплазма взаимодействует с внеклеточной средой. Следовательно, гиалоплазма является весьма динамичной сре-

дой и играет важную роль в функционировании отдельных органелл и жизнедеятельности клетки в целом.

Органеллы – постоянные структурные элементы цитоплазмы клетки, имеющие специфическое строение и выполняющие определенные функции.

5. Классификация органелл:

общие органеллы, присущие всем клеткам и обеспечивающие различные стороны жизнедеятельности клетки. Они в свою очередь *делятся* на:

- мембранные органеллы: митохондрии, эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, лизосомы, пероксисомы;
- немембранные органеллы: рибосомы, клеточный центр, микротрубочки, микрофибриллы, микрофиламенты.

Специальные органеллы, имеющиеся в цитоплазме только определенных клеток и выполняющие специфические функции этих клеток. Специальные органеллы *делятся* на:

- цитоплазматические – миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы;
- органеллы клеточной поверхности – реснички, жгутики.

Общая характеристика мембранных органелл

· Все разновидности мембранных органелл имеют общий принцип строения:

- они представляют собой замкнутые и изолированные участки в гиалоплазме (компарменты), имеющие свою внутреннюю среду;
- стенка их состоит из билипидной мембраны и белков,

подобно плазмолемме.

- Однако билипидные мембраны органелл имеют и некоторые особенности:

- толщина билипидных мембран органелл меньше (7 нм), чем в плазмолемме (10 нм);

- мембраны отличаются по количеству и качеству белков, встроенных в мембраны.

Однако тот факт, что мембраны имеют общий принцип строения позволяет мембранам органелл и плазмолеммы взаимодействовать друг с другом встраиваться, сливаться, разъединяться, отшнуровываться. Этим достигается *рециркуляция мембран*. Общий принцип строения мембран объясняется тем, что все они образуются в эндоплазматической сети, а их структурная и функциональная специализация происходит в основном в *пластинчатом комплексе*.

6. Строение и функции общих органелл

Митохондрии наиболее обособленные структурные элементы цитоплазмы клетки, обладающие в значительной степени самостоятельной жизнедеятельностью. Существует даже точка зрения, что митохондрии в историческом развитии вначале представляли собой самостоятельные организмы, а затем внедрились в цитоплазму клеток, где и ведут сапрофитное существование. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что в митохондриях имеется самостоятельный генетический аппарат (митохондральная ДНК) и синтетический аппарат (митохондриальные рибосомы). Однако сейчас

уже достоверно установлено, что часть митохондриальных белков синтезируется в клетке.

Строение митохондрий

Форма митохондрий может быть овальной, округлой, вытянутой и даже разветвленной, но преобладает овально-вытянутая. Стенка митохондрий образована двумя билипидными мембранами, разделенные пространством в 10–20 нм. При этом внешняя мембрана охватывает по периферии в виде мешка всю митохондрию и отграничивает ее от гиалоплазмы. Внутренняя мембрана отграничивает внутреннюю среду митохондрии, при этом она образует внутрь митохондрии складки кристы. В некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника) внутренняя мембрана образует не складки, а везикулы или трубочки – *трубчато-везикулярные кристы*. Внутренняя среда митохондрии (*митохондриальный матрикс*) имеет тонкозернистое строение и содержит гранулы (митохондриальные ДНК и рибосомы).

Функции митохондрий образование энергии в виде АТФ. Источником образования энергии в митохондрии (ее «топливом») является пировиноградная кислота (*пируват*), которая образуется из углеводов, белков и липидов в гиалоплазме. Окисление пирувата происходит в митохондриальном матриксе в цикле трикарбоновых кислот, а на кристах митохондрий осуществляется перенос электронов, фосфорилирование АДФ и образование АТФ. Образующаяся в митохондриях и, частично, в гиалоплазме АТФ является един-

ственной формой энергии, используемой клеткой для выполнения различных процессов.

Эндоплазматическая сеть в разных клетках может быть представлена в форме уплощенных цистерн, канальцев или отдельных везикул. Стенка этих образований состоит из билипидной мембраны и включенных в нее некоторых белков и отграничивает внутреннюю среду эндоплазматической сети от гиалоплазмы. *Различают две разновидности эндоплазматической сети:*

- зернистая (гранулярная или шероховатая);
- незернистая или гладкая.

На наружной поверхности мембран зернистой эндоплазматической сети содержатся прикрепленные рибосомы. В цитоплазме могут быть обе разновидности эндоплазматической сети, но обычно преобладает одна форма, что и обуславливает функциональную специфичность клетки. Следует помнить, что названные две разновидности являются не самостоятельными формами эндоплазматической сети, так как можно проследить переход зернистой эндоплазматической сети в гладкую и наоборот.

Функции зернистой эндоплазматической сети:

- синтез белков, предназначенных для выведения из клетки («на экспорт»);
- отделение (сегрегация) синтезированного продукта от гиалоплазмы;
- конденсация и модификация синтезированного белка;

- транспорт синтезированных продуктов в цистерны пластинчатого комплекса или непосредственно из клетки;
- синтез билипидных мембран.

Гладкая эндоплазматическая сеть представлена цистернами, более широкими каналами и отдельными везикулами, на внешней поверхности которых отсутствуют рибосомы.

Функции гладкой эндоплазматической сети:

- участие в синтезе гликогена;
- синтез липидов;
- дезинтоксикационная функциянейтрализация токсических веществ, посредством соединения их с другими веществами.

Пластинчатый комплекс Гольджи (сетчатый аппарат) представлен скоплением уплощенных цистерн и небольших везикул, ограниченных билипидной мембраной. Пластинчатый комплекс подразделяется на субъединицы – *диктиосомы*. Каждая диктиосома представляет собой стопку уплощенных цистерн, по периферии которых локализуются мелкие пузырьки. При этом, в каждой уплощенной цистерне периферическая часть несколько расширена, а центральная сужена. В диктиосоме различают два полюса:

- цис-полюс – направлен основанием к ядру;
- транс-полюс – направлен в сторону цитолеммы.

Установлено, что к *цис-полюсу* подходят транспортные вакуоли, несущие в пластинчатый комплекс продукты, синтезированные в зернистой эндоплазматической сети. От

транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмолемме для его выведения из клетки. Однако часть мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом.

Функции пластинчатого комплекса:

- транспортная – выводит из клетки синтезированные в ней продукты;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой эндоплазматической сети;
- образование лизосом (совместно с зернистой эндоплазматической сетью);
- участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс цитолеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);
- модификация мембран, синтезированных в эндоплазматической сети и превращение их в мембраны плазмолеммы.

Среди многочисленных функций пластинчатого комплекса на первое место ставят транспортную функцию. Именно поэтому его нередко называют транспортным аппаратом клетки.

Лизосомы наиболее мелкие органеллы цитоплазмы (0,2–0,4 мкм) и поэтому открытые (де Дюв, 1949 г.) только с использованием электронного микроскопа. Представляют собой тельца, ограниченные липидной мембраной и содержащие электронноплотный матрикс, состоящий из набора гидролитических белков-ферментов (50 гидролаз), способных

расщеплять любые полимерные соединения (белки, липиды, углеводы и их комплексы) на мономерные фрагменты. Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза.

Функция лизосом обеспечение внутриклеточного пищеварения, то есть расщепления как экзогенных, так и эндогенных веществ.

Классификация лизосом:

- первичные лизосомы электронноплотные тельца;
- вторичные лизосомы фаголизосомы, в том числе аутофаголизосомы;
- третичные лизосомы или остаточные тельца.

Истинными лизосомами являются мелкие электронноплотные тельца, образующиеся в пластинчатом комплексе.

Пищеварительная функция лизосом начинается только после слияния лизосомы с фагосомой, то есть фагоцитированным веществом, окруженным билипидной мембраной. При этом образуется единый пузырек фаголизосома, в которой смешивается фагоцитированный материал и ферменты лизосомы. После этого начинается расщепление (гидролиз) биополимерных соединений фагоцитированного материала на мономерные молекулы (аминокислоты, моносахара и так далее). Эти молекулы свободно проникают через мембрану фаголизосомы в гиалоплазму и затем утилизируются клеткой, то есть используются или для образования энергии или на построение биополимерных структур. Но не всегда фагоцитированные вещества расщепляются полностью.

Дальнейшая судьба оставшихся веществ может быть различной. Некоторые из них могут быть выведены из клетки посредством *экзоцитоза*, по механизму обратному *фагоцитозу*. Некоторые вещества (прежде всего липидной природы) не расщепляются лизосомальными гидролазами, а накапливаются и уплотняются в фаголизосоме. Такие образования называются *третичными лизосомами* или остаточными тельцами. В процессе фагоцитоза и экзоцитоза осуществляется регуляция мембран в клетке: в процессе фагоцитоза часть плазмолеммы отшнуровывается и образует оболочку фагосомы, в процессе экзоцитоза эта оболочка снова встраивается в плазмолемму. Установлено, что некоторые клетки в течение часа полностью обновляют плазмолемму.

Кроме рассмотренного механизма внутриклеточного расщепления фагоцитированных экзогенных веществ, таким же способом разрушаются эндогенные биополимеры – поврежденные или устаревшие собственные структурные элементы цитоплазмы. Вначале такие органеллы или целые участки цитоплазмы окружаются билипидной мембраной и образуется вакуоль *аутофаголизосома*, в которой осуществляется гидролитическое расщепление биополимерных веществ, как и в фаголизосоме.

Следует отметить, что все клетки содержат в цитоплазме лизосомы, но в различном количестве. Имеются специализированные клетки (*макрофаги*), в цитоплазме которых содержится очень много первичных и вторичных лизосом. Та-

кие клетки выполняют защитные функции в тканях и называются клетками-чистильщиками, так как они специализированы на поглощение большого числа экзогенных частиц (бактерий, вирусов), а также распавшихся собственных тканей.

Пероксисомы – микротельца цитоплазмы (0,1–1,5 мкм), сходные по строению с лизосомами, однако отличаются от них тем, что в их матриксе содержатся кристаллоподобные структуры, а среди белков-ферментов содержится каталаза, разрушающая перекись водорода, образующуюся при окислении аминокислот.

7. Строение и функции немембранных органелл

Рибосомы аппараты синтеза белка и полипептидных молекул. По локализации подразделяются на:

- свободные находятся в гиалоплазме;
- несвободные или прикрепленные связаны с мембранами эндоплазматической сети.

Каждая рибосома состоит из малой и большой *субъединиц*. Каждая субъединица рибосомы состоит из рибосомальной РНК и белка *рибонуклеопротеида*, которые образуются в ядрышке. Сборка субъединиц в единую рибосому осуществляется в цитоплазме. Для синтеза белка отдельные рибосомы с помощью матричной или информационной РНК объединяются в цепочки рибосом – *полисомы*. Свободные и прикрепленные рибосомы, помимо отличия в их локализации, отличаются определенной функциональной специфич-

ностью: свободные рибосомы синтезируют белки для внутренних нужд клетки (белки-ферменты, структурные белки), прикрепленные синтезируют белки «на экспорт».

Клеточный центр – цитоцентр, centrosома, центриоли. В неделящейся клетке клеточный центр состоит из двух основных структурных компонентов:

- диплосомы;
- центросферы.

Диплосома состоит из двух центриолей – материнской и дочерней, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из микротрубочек, образующих структуру в виде полого цилиндра (диаметром 0,2 мкм, длиной 0,3–0,5 мкм). Микротрубочки с помощью «ручек» объединяются в триплеты (по три трубочки), образуя 9 триплетов.

Центросфера бесструктурный участок гиалоплазмы вокруг диплосомы, от которого радиально отходят микротрубочки (лучистая сфера).

Функции цитоцентра:

- образование веретена деления в профазе митоза;
- положение центриолей в некоторых эпителиальных клетках предопределяется их полярную дифференцированность;
- участие в формировании микротрубочек клеточного каркаса;
- в реснитчатых эпителиальных клетках центриоли являются базальными тельцами ресничек.

Микротрубочки полые цилиндры (внешний диаметр – 24 нм, внутренний – 15 нм), являются самостоятельными органеллами, образуя *цитоскелет*, или же входят в состав других органелл (центриолей, ресничек, жгутиков). Стенка микротрубочки состоит из глобулярного белка *тубулина*, который состоит из отдельных округлых образований – *глобул*, диаметром 5 нм. Такие глобулы могут находиться в гиалоплазме в свободном состоянии или же, под влиянием определенных факторов, соединяться между собой и формировать микротрубочки, а затем снова распадаться. Так формируются, а затем распадаются микротрубочки веретена деления в разные фазы митоза. Однако, в составе центриолей, ресничек и жгутиков микротрубочки являются устойчивыми образованиями. Большая часть микротрубочек участвует в формировании *внутриклеточного каркаса*, который поддерживает форму клетки, обуславливает определенное положение органелл в цитоплазме, а также предопределяет направление внутриклеточных перемещений. *Белки тубулины* не обладают способностью к сокращению, а следовательно и микротрубочки не сокращаются. Однако в составе ресничек и жгутиков происходит взаимодействие между микротрубочками и их скольжением относительно друг друга, что и обеспечивает движение ресничек и жгутиков.

Микрофибриллы или промежуточные филаменты, представляют собой тонкие (10 нм) неветвящиеся нити, локализующиеся преимущественно в кортикальном (подмембран-

ном) слое цитоплазмы. Они состоят из белка, но разного в разных клетках (в эпителиальных клетках *кератина*, в фибробластах *виментина*, в мышечных клетках *десмина* и другие). Функциональная роль микрофибрилл состоит в участии, наряду с микротрубочками, в формировании клеточного каркаса, выполняя опорную функцию. В некоторых клетках (эпидермоциты кожи) микрофибриллы объединяются в пучки и образуют *тонофибриллы*, которые рассматриваются как специальные органеллы, выполняющие опорную роль.

Микрофиламенты еще более тонкие нитчатые структуры (5–7 нм), состоящие из сократительных белков (актина, миозина, тропомиозина), неодинаковых в разных клетках. Локализуются преимущественно в кортикальном слое цитоплазмы. В совокупности микрофиламенты составляют *сократительный аппарат клетки*, обеспечивающий различные виды движений:

- перемещение органелл,
- ток гиалоплазмы,
- изменение клеточной поверхности,
- образование псевдоподий и перемещение клетки.

Скопление микрофиламентов в мышечных волокнах образует специальные органеллы – *миофибриллы*.

8. Включения – непостоянные структурные компоненты цитоплазмы.

Классификация включений:

- трофические;
- секреторные;
- экскреторные;
- пигментные.

В процессе жизнедеятельности в некоторых клетках накапливаются *случайные включения*:

- медикаментозные,
- частички угля,
- кремния и так далее.

Трофические включения – лецитин в яйцеклетках, гликоген, липиды, имеются почти во всех клетках. *Секреторные включения* – секреторные гранулы в секретирующих клетках (зимогенные гранулы в ацинозных клетках поджелудочной железы, секреторные гранулы в эндокринных железах и другие). *Экскреторные включения* – вещества, подлежащие удалению из организма (например, гранулы мочевой кислоты в эпителии почечных канальцев). Пигментные включения – меланин, гемоглобин, липофусцин, билирубин и другие. Эти включения имеют определенный цвет и придают окраску всей клетке (меланин – черный или коричневый, гемоглобин – желто-красный и так далее). Необходимо отметить, что пигментные включения характерны только для определенных типов клеток (меланин содержится в меланоцитах, гемоглобин – в эритроцитах). Однако, липофусцин может накапливаться во многих типах клеток обычно при их старении. Его наличие в клетках свидетельствует о их старении и

функциональной неполноценности.

ЛЕКЦИЯ 3. Цитология.

Ядро. Репродукция клеток

- 1 Структурные элементы интерфазного ядра
2. Жизненный цикл клетки
3. Репродукция клеток
4. Реакция клеток на внешнюю среду

В организме человека содержатся только *эукариотические* (ядерные) типы клеток. *Безъядерные структуры* (эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки) являются вторичными (постклеточными) образованиями, так как они образуются из ядерных клеток в результате их специфической дифференцировки. В подавляющем большинстве клеток содержится одно ядро, но встречаются двуядерные и даже многоядерные клетки. Форма ядра в большинстве клеток круглая (сферическая) или овальная. В некоторых клетках ядра имеют вытянутую или палочковидную форму. В зернистых лейкоцитах ядро подразделяется на сегменты (сегментоядерные лейкоциты). Локализуется ядро обычно в центре клетки, но в клетках эпителиальных тканей ядра нередко сдвинуты к базальному полюсу.

1. Структурные элементы ядра бывают четко выражены только в определенный период клеточного цикла *в интерфазе*. В период деления клетки (в период *митоза* или

мейоза) одни структурные элементы исчезают, другие существенно преобразуются.

Классификация структурных элементов интерфазного ядра:

- хроматин;
- ядрышко;
- кариоплазма;
- кариолема.

Хроматин представляет собой вещество, хорошо воспринимающее краситель (хромос), откуда и произошло его название. Хроматин состоит из хроматиновых фибрилл, толщиной 20–25 нм, которые могут располагаться в ядре рыхло или компактно. На этом основании *различают два вида хроматина:*

- эухроматин – рыхлый или деконденсированный хроматин, слабо окрашивается основными красителями;
- гетерохроматин – компактный или конденсированный хроматин, хорошо окрашивается этими же красителями.

При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматиновых фибрилл и превращение *хроматина* в хромосомы. После деления в ядрах дочерних клеток происходит деспирализация хроматиновых фибрилл и хромосомы снова преобразуются в хроматин. Следовательно, хроматин и хромосомы представляют собой различные фазы одного и того же вещества.

По химическому строению *хроматин состоит из:*

- дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) 40 %;
- белков около 60 %;
- рибонуклеиновой кислоты (РНК) 1 %.

Ядерные белки представлены формами:

- щелочными или гистоновыми белками 80-85 %;
- кислыми белками 15-20 %.

Гистоновые белки связаны с ДНК и образуют полимерные цепи дезоксирибонуклеопротеида (ДНП), которые и представляют собой хроматиновые фибриллы, отчетливо видимые при электронной микроскопии. На определенных участках хроматиновых фибрилл осуществляется транскрипция с ДНК различных РНК, с помощью которых осуществляется затем синтез белковых молекул. Процессы транскрипции в ядре осуществляются только на свободных хромосомных фибриллах, то есть в *эухроматине*. В конденсированном хроматине эти процессы не осуществляются и потому *гетерохроматин* является неактивным хроматином. Соотношение эухроматина и гетерохроматина в ядре является показателем активности синтетических процессов в данной клетке. На хроматиновых фибриллах в S-периоде интерфазы осуществляется также процессы редупликации ДНК. Эти процессы происходят как в эухроматине, так и в гетерохроматине, но в гетерохроматине они протекают значительно позже.

Ядрышко – сферическое образование (1–5 мкм в диаметре) хорошо воспринимающее основные красители и располагающееся среди хроматина. В одном ядре может содержать-

ся от 1 до 4-х и даже более ядрышек. В молодых и часто делящихся клетках размер ядрышек и их количество увеличены. Ядрышко не является самостоятельной структурой. Оно формируется только в интерфазе в определенных участках некоторых хромосом – ядрышковых организаторах, в которых содержатся гены, кодирующие молекулу рибосомальной РНК. В области *ядрышкового анализатора* осуществляется транскрипция с ДНК рибосомальной РНК. В ядрышке происходит соединение рибосомальной РНК с белком и образование субъединиц *рибосом*. *Микроскопически в ядрышке различают:*

- фибриллярный компонент – локализуется в центральной части ядрышка и представляет собой нити рибонуклеопро-теида (РНП);
- гранулярный компонент – локализуется в периферической части ядрышка и представляет скопление субъединиц рибосом.

В профазе митоза, когда происходит спирализация хроматиновых фибрилл и образование хромосом, процессы транскрипции РНК и синтеза субъединиц рибосом прекращаются и ядрышко исчезает. По окончании митоза в ядрах вновь образованных клеток происходит деконденсация хромосом и появляется ядрышко.

Кариоплазма (нуклеоплазма) или ядерный сок состоит из воды, белков и белковых комплексов (нуклеопро-теидов, гликопротеидов), аминокислот, нуклеотидов, сахаров. Под

световым микроскопом кариоплазма бесструктурна, но при электронной микроскопии в ней определяются гранулы (15 нм), состоящие из рибонуклеопротеидов. Белки кариоплазмы являются в основном белками-ферментами, в том числе ферментами гликолиза, осуществляющих расщепление углеводов и образование АТФ. *Негистоновые* (кислые) белки образуют в ядре структурную сеть (ядерный белковый матрикс), которая вместе с ядерной оболочкой принимает участие в создании внутреннего порядка, прежде всего в определенной локализации хроматина. При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре, взаимодействие ядра и цитоплазмы.

Кариолема (нуклеолема) – ядерная оболочка отделяет содержимое ядра от цитоплазмы (барьерная функция), в то же время обеспечивает регулируемый обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Ядерная оболочка принимает участие в фиксации хроматина.

Кариолема состоит из двух билипидных мембран – внешней и внутренней *ядерной мембраны*, разделенных перинуклеарным пространством, шириной от 25 до 100 нм. В кариолеме имеются поры, диаметром 80–90 нм. В области пор внешняя и внутренняя ядерные мембраны переходят друг в друга, а перинуклеарное пространство оказывается замкнутым. Просвет поры закрыт особым структурным образованием – *комплексом поры*, который состоит из фибриллярного и гранулярного компонента. Гранулярный ком-

понент представлен белковыми гранулами диаметром 25 нм, располагающимися по краю поры в три ряда. От каждой гранулы отходят фибриллы и соединяются в центральной грануле, располагающейся в центре поры. Комплекс поры играет роль диафрагмы, регулирующей ее проницаемость. Размеры пор стабильны для данного типа клеток, но число пор может изменяться в процессе дифференцировки клетки. В ядрах сперматозоидов ядерные поры отсутствуют. На наружной ядерной мембране могут локализоваться прикрепленные рибосомы. Кроме того, наружная ядерная мембрана может продолжаться в каналцы эндоплазматической сети.

Функции ядер соматических клеток:

- хранение генетической информации, закодированной в молекулах ДНК;
- репарация (восстановление) молекул ДНК после их повреждения с помощью специальных репаративных ферментов;
- редупликация (удвоение) ДНК в синтетическом периоде интерфазы;
- передача генетической информации дочерним клеткам во время митоза;
- реализация генетической информации, закодированной в ДНК, для синтеза белка и небелковых молекул: образование аппарата белкового синтеза информационной, рибосомальной и транспортной РНК.

Функции ядер половых клеток:

- хранение генетической информации;
- передача генетической информации при слиянии женских и мужских половых клеток.

2. Клеточный, или жизненный, цикл клетки – это время существования клетки от деления до следующего деления, или от деления до смерти. Для разных типов клеток клеточный цикл различен.

В организме млекопитающих и человека *различают следующие три группы* клеток, локализующиеся в разных тканях и органах:

- часто делящиеся клетки (малодифференцированные клетки эпителия кишечника, базальные клетки эпидермиса и другие);
- редко делящиеся клетки (клетки печени – гепатоциты);
- неделящиеся клетки (нервные клетки центральной нервной системы, меланоциты и другие).

Жизненный цикл у этих клеточных типов различен.

Жизненный цикл у часто делящихся клеток – это время их существования от начала деления до следующего деления. Жизненный цикл таких клеток нередко называют *митотическим циклом*. Такой клеточный цикл *подразделяется* на два основных периода:

- митоз или период деления;
- интерфаза – промежуток жизни клетки между двумя делениями.

3. Способы размножения (репродукции) клеток

Различают два основных способа размножения клеток:

- митоз (кариокенез) – не прямое деление клеток, которое происходит в основном в соматических клетках;
- мейоз или редукционное деление – характерно только для половых клеток.

В литературе нередко описывают третий способ деления клеток – *амитоз* или прямое деление клеток, которое осуществляется посредством перетяжки ядра и цитоплазмы, с образованием двух дочерних клеток или одной двуядерной. Однако в настоящее время принято считать, что прямой способ деления характерен только для старых и дегенерирующих клеток и является отражением патологии клетки. Возможен четвертый тип репродукции клетки – *эндорепродукция*, характеризуется увеличением объема клетки, увеличением количеством ДНК в хромосомах, увеличивается количество функциональных органелл. Клетка является гипертрофированной, но к увеличению числа клеток эндорепродукция не приводит, а лишь повышается функциональная активность клеток. Она наблюдается в клетках печенегепатоцитах, в эпителии мочевого пузыря.

Отмеченные выше два основных периода в жизненном цикле часто делящихся клеток (митоз и интерфаза) в свою очередь подразделяются на фазы или периоды. *Митоз подразделяется* на 4 фазы:

- профаза;
- метафаза;

- анафаза;
- телофаза.

В каждой фазе происходят определенные структурные преобразования.

Профаза характеризуется морфологическими изменениями ядра и цитоплазмы. В ядре происходит: конденсация хроматина и образование хромосом, состоящих из двух *хроматид*, исчезновение ядрышка, распад кариолеммы на отдельные пузырьки. В цитоплазме отмечается *редупликация* (удвоение) центриолей и расхождение их к противоположным полюсам клетки, формирование из микротрубочек веретена деления, репродукция зернистой эндоплазматической сети, а также уменьшение числа свободных и прикрепленных рибосом.

В *метафазе* происходит образование метафазной пластинки, или материнской звезды, неполное обособление сестринских хроматид друг от друга.

Анафаза характеризуется полным обособлением (расхождением) хроматид и образованием двух равноценных диплоидных наборов хромосом, расхождением хромосомных наборов к полюсам митотического веретена и расхождением самих полюсов.

Телофаза характеризуется деконденсацией хромосом каждого хромосомного набора, формированием из пузырьков ядерной оболочки, цитотомией перетяжкой двуядерной клетки на две дочерние самостоятельные клетки, появлени-

ем ядрышка в ядрах дочерних клеток.

Интерфаза подразделяется на 3 периода:

- G₁, или пресинтетический;
- S, или синтетический;
- G₂, или постсинтетический.

Каждый период характеризуется прежде всего некоторыми функциональными особенностями. В G₁ (*пресинтетическом*) периоде происходит:

- усиленное формирование синтетического аппарата клетки – увеличение числа рибосом, а также количества различных видов РНК (информационной, рибосомальной, транспортных);

- усиление синтеза белков, необходимых для роста клетки;
- подготовка клетки к синтетическому периоду – синтез ферментов, необходимых для образования новых молекул ДНК.

Для *S-периода* характерно удвоение (редупликация) ДНК, что приводит к удвоению плоидности диплоидных ядер и является обязательным условием для последующего митотического деления клетки.

G₂-период (постсинтетический, или премитотический) характеризуется усиленным синтезом информационной РНК, а также усиленным синтезом всех клеточных белков, но особенно белков-тубулинов, необходимых для последующего (в профазе митоза) формирования *митотического веретена деления*.

Описанные закономерности жизненного цикла характерны прежде всего для часто делящихся клеток. Однако клетки некоторых тканей (например, клетки печеночной ткани – гепатоциты), по выходе из митоза, вступают в так называемый *Ю-период*, во время которого они выполняют свои многочисленные функции в течении многих лет, не вступая в S-период. Однако при определенных обстоятельствах (при поражении или удалении части печени) они вступают в нормальный клеточный цикл, то есть в S-период, синтезируют ДНК, а затем *митотически* делятся. Такие клетки относятся к редко делящимся клеткам, и их жизненный цикл подразделяется на *митоз, Ю-период, S-период, J2-период*.

Большинство клеток нервной ткани, особенно нейроциты центральной нервной системы, по выходе из митоза еще в эмбриональном периоде, в дальнейшем не делятся. Жизненный цикл таких *неделяющихся клеток* состоит из следующих периодов: митоза, роста, длительного функционирования, старения, смерти. Однако на протяжении длительного жизненного цикла такие клетки постоянно регенерируют по внутриклеточному типу: белковые и липидные молекулы, входящие в разнообразные структурные компоненты клеток, постепенно заменяются новыми, а следовательно такие клетки постепенно обновляются. Вместе с тем на протяжении жизненного цикла в цитоплазме неделяющихся клеток постепенно накапливаются различные, прежде всего липидные включения, в частности *липофусцин*, который рассмат-

ривается как пигмент старения.

Кроме рассмотренных двух основных способов размножения (репродукции) клеток различают еще третий способ – *эндорепродукцию*, который, хотя и не приводит к увеличению числа клеток, однако приводит к увеличению числа работающих структур и увеличению функциональной способности клетки. Именно поэтому он и называется эндорепродукцией. Этот способ характеризуется тем, что после митоза новообразованные клетки вступают как обычно в G₁-период, затем и в S-период. Однако после удвоения ДНК такие клетки не вступают в G₂-период и в митоз. В результате количество ДНК оказывается вдвое увеличенным 4n, 4c и такие клетки называются *полиплоидными*. Полиплоидные клетки могут снова вступать в S-период и снова увеличивать свою ploидность (8n, 8c; 16n, 16c и так далее). В полиплоидных клетках увеличивается размер ядра и цитоплазмы, то есть такие клетки являются *гипертрофированными*. Некоторые полиплоидные клетки после редупликации ДНК вступают в митоз, однако он не заканчивается *цитотомией* и такие клетки становятся двуядерными. Таким образом, при эндорепродукции увеличения числа клеток не происходит, но увеличивается количество ДНК, число органелл, а следовательно увеличивается и функциональная способность полиплоидной клетки. Способностью к эндорепродукции обладают не все клетки. Наиболее характерна эндорепродукция для печеночных клеток, особенно с увеличением возраста (в ста-

рости 80 % гепатоцитов у человека являются полиплоидными), а также для ацинозных клеток поджелудочной железы, эпителия мочевого пузыря.

4. Реакция клеток на внешние воздействия

Описанная морфология клеток не является стабильной (постоянной). При воздействии на организм различных неблагоприятных факторов в строении различных структур проявляются различные изменения. В зависимости от факторов воздействия изменения клеточных структур проявляются неодинаково в клетках разных органов и тканей. При этом изменения клеточных структур могут быть *адаптивными*

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.