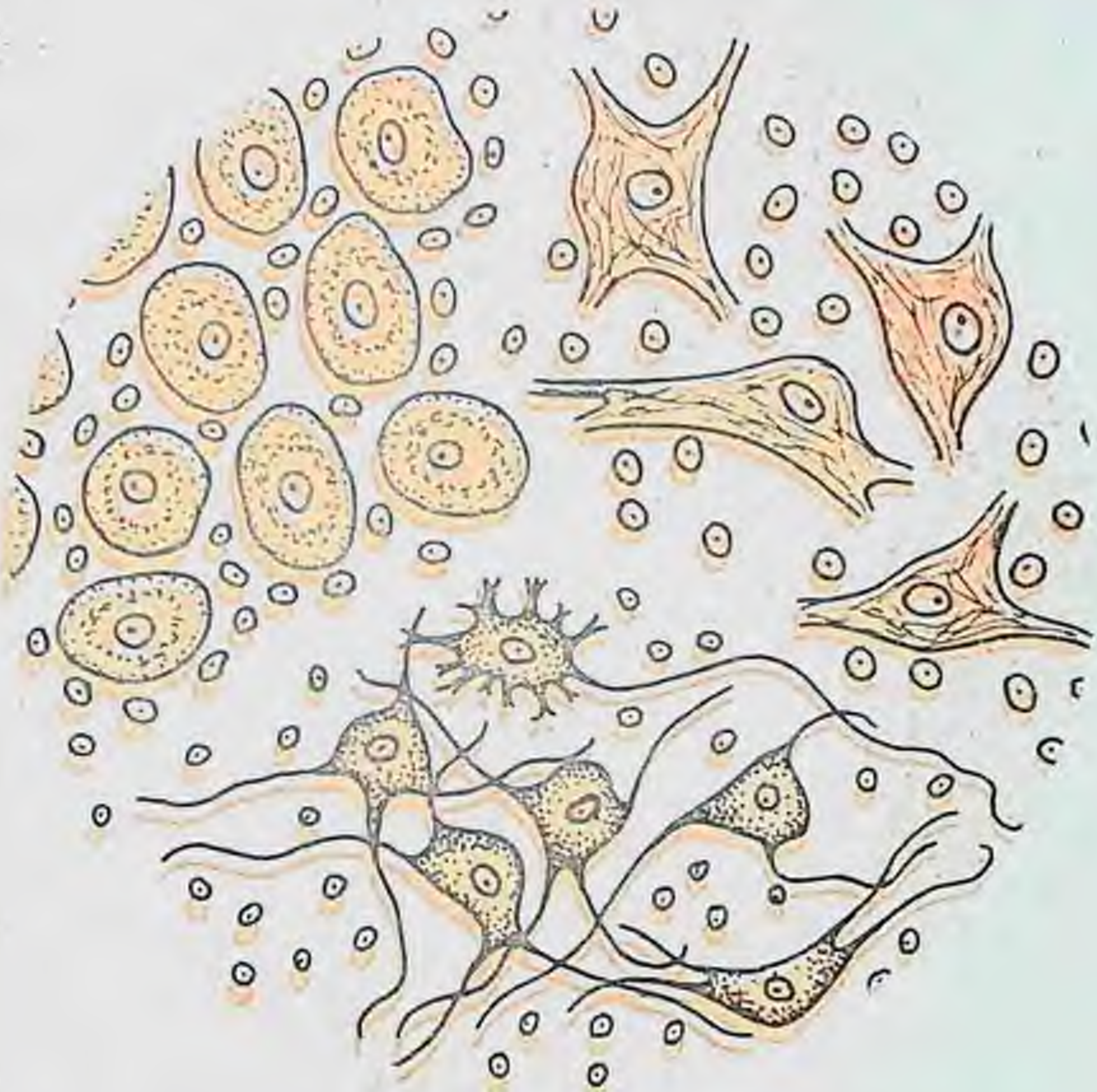
611-018
Н 731

А.И.НОВИКОВ, Е.С.СВЯТЕНКО



РУКОВОДСТВО К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГИСТОЛОГИИ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

616-018
Н 73

А. И. НОВИКОВ, Е. С. СВЯТЕНКО

РУКОВОДСТВО К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГИСТОЛОГИИ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

Допущено Министерством просвещения СССР
в качестве учебного пособия для студентов
педагогических институтов
по биологическим специальностям

БИБЛИОТЕКА
Инв. № 287583

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1984

ББК 28.05
Н 76

Рецензенты:
А. П. Ожегова, доцент кафедры анатомии и физиологии МГПИ им. В. И. Ленина
М. П. Чистяков, доцент кафедры зоологии ГГПИ

Новиков А. И., Святенко Е. С.
Н76 Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. специальностям.— М.: Просвещение, 1984.— 168 с., ил.

Практикум, составленный в соответствии с учебной программой, может служить руководством для самостоятельной работы студентов на лабораторных занятиях. Содержит описания гистологических препаратов, оригинальные рисунки, выполненные непосредственно с препаратов с помощью специальных приспособлений. В практикум включены инструкции по работе со световым микроскопом и по приготовлению препаратов.

Н $\frac{4309011000—535}{103(03)—84}$ 39—84

ББК 28.04
57.029

© Издательство «Просвещение», 1984 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

ЦЕЛЬ ИЗДАНИЯ И ПОСТРОЕНИЕ ПОСОБИЯ

Настоящее пособие представляет собой руководство для самостоятельного изучения студентами биологических факультетов гистологических препаратов на лабораторных занятиях по гистологии с основами эмбриологии. Оно поможет пониманию закономерностей строения, объемных отношений, функций и генезиса различных тканевых структур и особенностей эмбрионального развития организма. Таким образом, руководство обеспечивает возможность усвоения и запоминания богатого материала, накопленного современными гистологией и эмбриологией, закладывающего основы научного структурно-функционального подхода и анализа жизнедеятельности организма человека и животных.

Пособие содержит иллюстрации теоретических положений курса, оптимизирует их понимание и усвоение, служит целям формирования у будущего учителя биологии навыков и умений, необходимых для работы в школе. Документальный иллюстрированный и описательный материал пособия служит также целям усвоения студентами элементов введения в биологию и тем самым подготавливает их к изучению других биологических предметов — ботаники, зоологии, анатомии и физиологии человека и животных, цитологии, генетики и дарвинизма.

В этом практическом руководстве описано 99 препаратов. Эти описания сопровождают 109 рисунков, выполненных авторами с помощью рисовального аппарата или частично заимствованных из разных руководств. Ряд рисунков представляет собой копии микрофотографий, сделанных с серийных препаратов. Авторы стремились отразить в рисунках правильное соотношение гисто-

логических структур и свести до минимума схематизацию.

Описание гистологических препаратов сделано по единому плану и рассчитано на активную и максимально самостоятельную работу студентов на лабораторных занятиях. В текстовой части пособия дано объяснение гистофизиологических особенностей и закономерностей, которыми следует руководствоваться при изучении каждого гистологического объекта и выяснении указаний по технике микроскопии. Описание гистологических структур ведется от простого к сложному, с позиции организации целостного организма, тесно взаимодействующего с окружающей средой. Подчеркивая обязательную связь гистологических структур с выполняемой ими функцией, авторы стремились к тому, чтобы изучение каждого гистологического объекта служило иллюстрацией положений о единстве формы и содержания: структура — материальный субстрат функций организма; нет структуры без функции и функции без структуры. В объяснении функционального значения гистологических структур, изучаемых при световой микроскопии, отражены новые данные, полученные при электронно-микроскопических, гистохимических и других исследованиях.

Особое внимание уделено в пособии описанию изготовления и правил работы с так называемыми школьными препаратами. Этот материал может быть использован студентами не только на лабораторных занятиях, но и при подготовке к педпрактике, поможет будущему учителю разнообразить иллюстративный материал на уроках и в кружковой работе с учащимися применительно к условиям его деятельности.

В руководстве подобрано и описано больше гистологических препаратов, чем могут изучить студенты в часы учебных занятий. Это дает преподавателю возможность выбора гистологических объектов в зависимости от местной специфики кафедры, возможности изготовления тех или иных препаратов и т. п. Некоторые из них могут быть показаны в целях расширения кругозора и эрудиции студентов, а также использованы в кружковой работе.

Изложение основ гистологической техники и микроскопии преследует цель ознакомить студентов с принципами обработки и изучения гистологических объектов. Это необходимо для правильного подхода к изучению

и пониманию морфофункциональной специфики гистологических структур.

Пособие ни в коем случае не подменяет теоретической части курса, не дублирует в текстовой или иллюстративной части стабильный учебник по гистологии с основами эмбриологии (Ю. П. Антипчук, 1983). Там, где это необходимо, в руководстве сделаны ссылки на теоретический материал или иллюстрации учебника.

Все термины, включенные в пособие, приведены в соответствии с международными гистологическими номенклатурами, утвержденными на VIII (Висбаден, 1965) и IX (Ленинград, 1970) Международных конгрессах анатомов, гистологов и эмбриологов. Для лучшего понимания и осмысленного запоминания гистологических терминов, многие из которых являются общебиологическими, авторы объясняют иностранные названия, значения часто встречающихся греческих и латинских корней, приставок и т. п.

Выражаем благодарность коллегам: доцентам К. А. Бирюковой, А. П. Ожеговой, Е. П. Орестову и М. П. Чистякову — за рекомендации по улучшению пособия.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ РИСУНОК — НЕОБХОДИМЫЙ И ОСНОВНОЙ ЭТАП ИЗУЧЕНИЯ ПРЕПАРАТА

Зарисовывание препарата имеет исключительно важное значение в процессе его изучения: при зарисовке студент более внимательно рассматривает препарат и обращает внимание на детали, подчас очень важные, но которые могут остаться незамеченными при одном только просмотре препарата. Процесс зарисовки учит студента «читать» препарат, понимать своеобразие и общность различных клеток и тканей, глубже осмысливать их морфологические, генетические и функциональные особенности. Наконец, благодаря рисунку препарат лучше запоминается, закрепляется его зрительное представление и тем самым обеспечивается лучшее и более глубокое восприятие фактического материала.

Зарисовку надо проводить непосредственно с самого препарата, сразу в тетрадь без черновиков. Нельзя при этом пользоваться готовыми рисунками и таблицами: их механическое копирование с атласа, практикума или учебника полностью исключает дидактическое значение

процесса воспроизведения препарата на бумаге. При зарисовке надо соблюдать соотношения в размерах отдельных частей объекта. В рисунке необходимо отразить по возможности правдиво то, что наблюдается. Это может сделать каждый студент, предварительно разобравшийся в препарате и обладающий известным терпением и старанием. Изучение любого гистологического препарата обязательно нужно начинать с малого увеличения, при котором легче рассмотреть весь срез и выбрать в нем такие места, где видны интересующие наблюдателя типичные детали, удобные для дальнейшего изучения.

В препарате важно найти необходимые структуры, разрезанные продольно или поперечно, и мысленно воссоздать их картину целиком. Зарисовывая препарат при малом увеличении, надо (согласно указаниям настоящего пособия) время от времени, по ходу изучения среза, применять большое увеличение для рассмотрения отдельных деталей; полезно рядом с рисунком, сделанным при малом увеличении, дать отдельные детали препарата, нарисованные при большом увеличении. Выполнение практического курса должно научить студента определять в препаратах все типы клеток, неклеточные образования, ткани. Он должен понимать их тонкую структуру, функциональные особенности, а также уметь определять специфику различных стадий эмбриогенеза и уяснять связь морфологических изменений с физиологическими.

Для зарисовки препаратов студент должен иметь: тетрадь для рисования, мягкий простой карандаш, набор цветных карандашей (соответствующих цветам деталей препарата), лезвие для чинки карандашей (последние должны быть остро заточены еще до начала занятий), мягкий ластик. Рисунки следует выполнять на одной стороне листа, по 1—2 на середине каждой страницы.

Как рисовать? Сначала надо обозначить на рисунке основные элементы препарата и лишь потом врисовывать детали. Над рисунком следует указать дату, тему и порядковый номер занятий. Под рисунком записывают название препарата, вид животного, от которого взят материал, способ обработки препарата и увеличение, при котором выполнен рисунок. Обозначения можно делать либо цифрами (рядом давать в виде колонки объяснение этим цифрам), либо прямо указывать эти обозначения при выносных стрелках.

ЦИТОЛОГИЯ

Препараты главы о цитологии (учении о клетке) иллюстрируют основные морфофункциональные особенности клеток и неклеточных структур и теснейшую взаимосвязь и взаимозависимость их строения и функции.

Препарат 1 (школьный). Клетки эпителия слизистой оболочки рта. Соскоб со слизистой оболочки полости рта человека. Прижизненное наблюдение. Временный, неокрашенный препарат. Рис. 1.

Слизистая оболочка полости рта покрыта многослойным эпителием, состоящим из нескольких слоев клеток, разнообразных по величине и форме. При незначительном механическом воздействии эти клетки отделяются друг от друга и становятся доступными для изучения. Для изготовления препарата надо несколько раз с легким нажимом провести шпателем, стеклянной глазной лопаточкой, обратным концом спички или чистой щепочкой по слизистой оболочке щеки, твердого нёба или

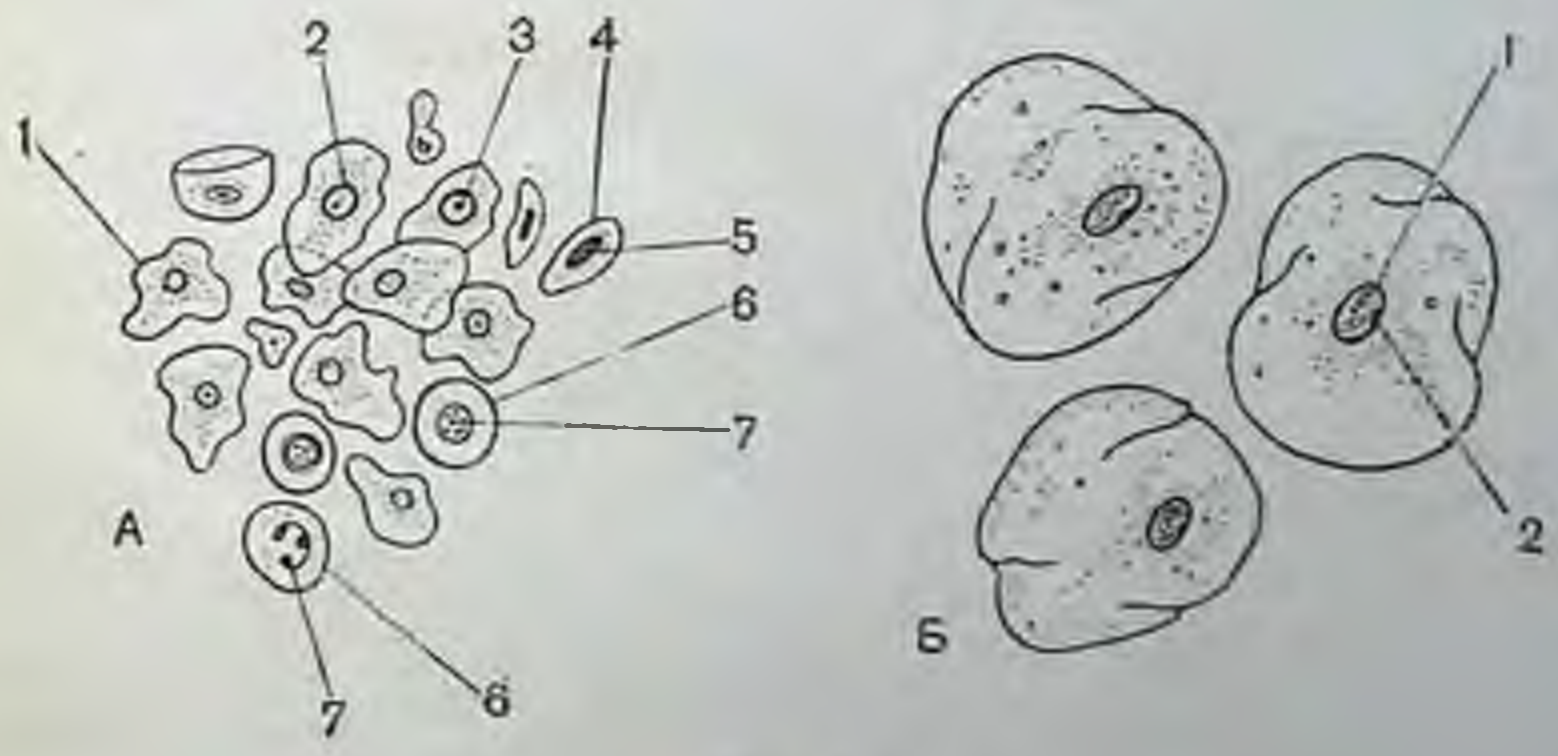


Рис. 1.

десны. При этом на кончике используемого для соскоба инструмента в капельке слюны окажутся слущенные клетки эпителия, выстилающего слизистую оболочку полости рта. Полученный соскоб надо поместить на предметное стекло и накрыть покровным. Выступившую из-под краев покровного стекла жидкость можно удалить фильтровальной бумагой через несколько минут, после того как клетки осядут на предметном стекле. При малом увеличении (А) видно значительное количество клеток, различных по величине и форме, лежащих поодиночке и группами. Надо выбрать и изучить отдельно лежащие клетки. Наиболее крупные из клеток имеют плоскую, черепицеобразную форму (1) с круглыми или овальными ядрами (2). Эти клетки располагались в поверхностных слоях эпителиального пласта и выполняли защитную механическую функцию. Они являются высокодифференцированными клетками, в которых интенсивность синтетических процессов невелика, поэтому в ядрах этих клеток ядрышки (3) очень мелкие или отсутствуют вовсе. Более мелкие клетки цилиндрической или овальной формы (4) с вытянутыми структурированными ядрами (5) располагались в более глубоких слоях эпителия; большинство этих клеток были способны к размножению. В препарате могут встретиться мелкие округлые клетки (6) с блестящим ядром лопастной или круглой формы (7) — лейкоциты, клетки крови, проникшие через стенку сосудов и находившиеся между эпителиальными клетками. Лейкоциты обладают фагоцитарной активностью. Таким образом, препарат демонстрирует, что один и тот же объект (например, эпителий слизистой оболочки полости рта) построен из клеток различных в морфологическом и функциональном отношениях. Этот препарат можно использовать также для демонстрации при большом увеличении (Б) половой Х-хромосомы в интерфазном ядре клеток организма человека. Если взять соскоб со слизистой оболочки рта женщины, то в ядрах (1) многих клеток можно видеть довольно крупную глыбку хроматина (2), прилежащую к ядерной мембране. Эта глыбка хроматина соответствует половой Х-хромосоме (половой хроматин, или тельце Барра).

Препарат 2. Клетки печени аксолотля (личинки амбистомы). Окраска гематоксилином, зозином. Рис. 2.

При малом увеличении видно, что основная масса

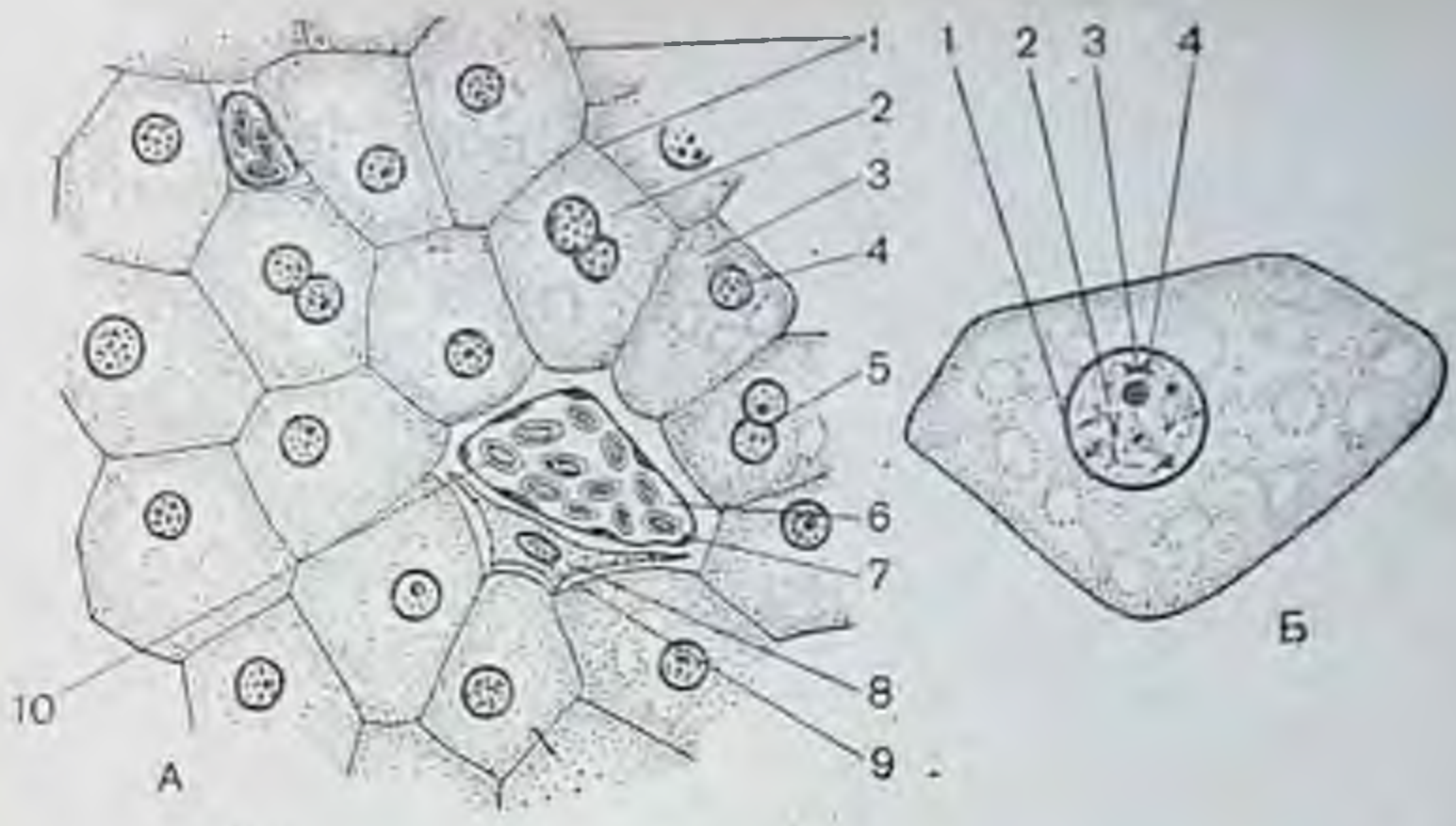


Рис. 2.

печени образована довольно крупными печеночными клетками (гепатоцитами). Эти клетки прилежат друг к другу и располагаются вокруг кровеносных сосудов, имеющих вид полостей округлой или неправильной формы. Надо выбрать (лучше в центральном отделе среза) участок с хорошо заметными клеточными границами и разрезом кровеносного сосуда и изучить строение печеночных клеток при большом увеличении (А). Печеночные клетки имеют многогранную форму, поэтому они на срезе выглядят многоугольными. Отдельные гепатоциты вследствие сдавливания соседними клетками на разрезе кажутся круглыми.

Гепатоциты разделены клеточными границами (1), соответствующими цитоплазматическим мембранам (их обнаруживают при электронной микроскопии) соседних клеток и узким межклеточным пространством. Цитоплазма (2) гепатоцитов слабо оксифильная, окрашивается эозином в светло-розовый цвет, имеет зернистую или сетчатую структуру. Неоднородность цитоплазмы связана с наличием в ней различных структур, выявляемых только при специальной обработке. Например, бесцветные вакуоли (3) различной величины соответствуют жировым включениям (см. препарат 10), растворенным спиртом и ксилолом в процессе гистологической обработки препарата. Относительно мелкие ядра (4) печеночных клеток имеют шарообразную или

эллипсоидную форму. Круглыми или овальными они выглядят только на срезе. Их величина зависит от уровня, через который прошел срез. Если срез сделан через экваториальную плоскость ядра, его диаметр больше, чем в том случае, когда срез прошел ближе к одному из полюсов ядра. Наличие безъядерных гепатоцитов также объясняется уровнем, на котором прошел срез через клетку. Нередко можно наблюдать печеночные клетки с двумя (5) и большим количеством ядер. Многоядерные гепатоциты образуются в результате амитотического деления ядер (см. препарат 31) без последующего разделения клеточного тела. Печеночные клетки располагаются вокруг кровеносных сосудов (6), стенки которых выстланы слоем плоских эндотелиальных клеток (7), имеющих на разрезе вид тонкой линии с утолщениями на месте ядра. Между печеночными клетками рассеяны пигментные клетки с отростками (8) — меланофоры. Их цитоплазма заполнена зернами меланина — бурого пигмента. Ядра (9) пигментных клеток хорошо заметны на фоне бурого пигмента и имеют такую же форму и строение, как ядра гепатоцитов. В просвете кровесных сосудов могут находиться свободно лежащие клетки крови. Чаще всего они представлены эритроцитами (10), желтовато-красными клетками овальной формы, с овальными темно-фиолетовыми ядрами. Иногда в просвете сосудов можно видеть единичные лейкоциты, имеющие округлую форму, светлоокрашенную цитоплазму и ядро лопастной или подковообразной формы. По периферии среза в некоторых случаях видны скопления лейкоцитов, образующие так называемый лимфоидный слой печени, являющийся у земноводных местом размножения лейкоцитов. Таким образом, на примере одного органа можно наблюдать клетки, значительно отличающиеся по форме, величине и расположению относительно друг друга. Одни из них (печеночные и пигментные клетки) образуют тканевый пласт, в котором, сдавливая друг друга, они принимают полигональную форму. Другие относятся к свободным клеткам (эритроциты, лейкоциты) и имеют более или менее округлую форму. Форма, размеры и расположение клеток в значительной степени связаны с их функциональными особенностями. При микроскопировании с иммерсионным объективом (Б) видно, что ядро обособлено от цитоплазмы

ядерной мембраной (1). В кариоплазме (2) находятся глыбки хроматина (3) различной величины, представляющие собой спирализованные (конденсированные) участки хромосом. Наличие плотно упакованных молекул ДНК в глыбках хроматина обусловливает их базофилию и окраску гематоксилином в фиолетовый цвет. В ядрах некоторых печеночных клеток можно видеть оксифильное, окрашенное эозином в розовый цвет ядрышко (4). Надо обратить внимание на соотношение по величине ядра и цитоплазмы.

Препарат 3. Нервные клетки. Спинной мозг кролика. Серебрение по Гросс-Бильшовскому. Рис. 97, 98.

При малом увеличении (рис. 97) надо найти в сером веществе (1) крупные клетки (2) с отростками. Они отходят от тела нейрона в разных направлениях и могут изгибаться в различных плоскостях. Поэтому все отростки нейрона в срез никогда не попадают. О количестве и характере отростков можно судить лишь на основании их начальных, отходящих от клетки участков. Надо выбрать и изучить при большом увеличении (рис. 98) несколько нейронов, наиболее удачно попавших в срез. Тело нейрона содержит бедное хроматином крупное ядро (1) округлой формы, с крупным ядрышком (2). Форма ядра не соответствует форме клетки. Форма нейрона является приспособлением к восприятию и проведению нервных импульсов и, таким образом, связана со спецификой функции этих клеток. Между нейронами видны части перерезанных нервных клеток и нейроглия (см. препарат 90).

Препарат 4. Эпителиальные клетки цилиндрической и кубической формы. Почка кролика. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 55.

При малом увеличении видны почечные канальцы, имеющие на поперечном разрезе округлую или овальную форму с просветом внутри. Стенка почечных канальцев выстлана одним слоем эпителиальных клеток. На одном срезе встречаются канальцы, выстланные клетками высокой призматической и кубической формы. Надо обратить внимание на взаимоотношения этих клеток. Они располагаются рядом друг с другом, образуя сплошной клеточный пласт. Границы клеток выражены достаточно хорошо. В просвет почечных канальцев обращены апикальные (верхние) отделы клеток. Противоположные им отделы называют базальными

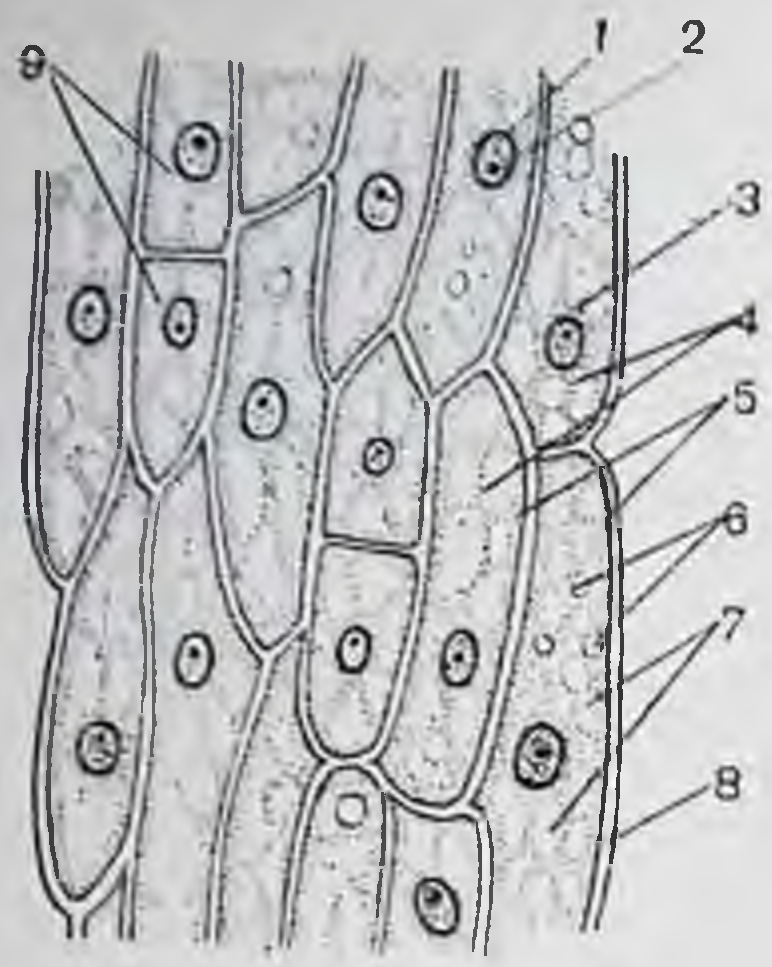


Рис. 3.

(нижними). При большом увеличении надо изучить и зарисовать несколько клеток высокой призматической формы (А), имеющих несколько меньшее основание, чем их высота. Каждая клетка содержит ядро (1) округлой или несколько овальной формы, располагающееся в ее базальном (2) отделе. Ядра хорошо структурированы. В них находятся глыбки хроматина различной величины и ядрышки. Цитоплазма имеет мелкозернистую структуру. Клетки кубической формы (Б) имеют приблизительно одинаковое основание и высоту. Ядра (1) этих клеток круглые, хорошо структурированные, располагаются в центральном отделе клетки. Мелкозернистая структура цитоплазмы выражена слабее, чем в клетках цилиндрической формы. Расположение клеток по отношению друг к другу, образование ими однослойного пласта, наличие апикального и базального отделов и тонкая организация клетки связаны со специфическими функциями образуемой ими эпителиальной ткани (см. препараты 53, 54 и др.).

Препарат 5 (школьный). Строение растительной клетки. Эпидермис чешуи репчатого лука. Рис. 3.

Для приготовления временного препарата надо отделить от луковицы лука мясистую чешую листа, вырезать из нее скальпелем или лезвием бритвы кусочек величиной приблизительно 0,5×0,5 мм. С верхней поверхности листа надо снять пинцетом наружную однослойную кожицу (эпидермис), положить ее в каплю воды на предметное стекло и накрыть покровным. При малом, а затем при большом увеличении видны крупные клетки многоугольной формы со смежными стенками. В растительных клетках различают протопласт и непротоплазматические образования. Протопласт представлен цитоплазмой, цитоплазматической мембраной и ядром. Ядро (1) с ядрышком (2) окружено цитоплазмой, составляющей так называемый ядерный

кармашек (3), соединенный тяжами (4) с постенным слоем (5) цитоплазмы. В цитоплазме встречаются капли эфирных масел (6). Тяжи цитоплазмы, пересекая клетку в различных направлениях, разделяют вакуоли (7) — внутренние непротоплазматические части клетки, представляющие собой полости различной величины и формы, ограниченные плазматической мембраной (тонопластом) и заполненные клеточным соком. В вакуолях встречаются мелкие, кубической или призматической формы кристаллы щавелевокислого кальция. В отличие от клеток животных организмов, цитоплазма которых окружена только плазматической мембраной, растительные клетки характеризуются наличием плотной оболочки (8) — клеточной стенки, представляющей собой непротоплазматическую часть клетки и являющуюся продуктом жизнедеятельности протопласта. Оболочка определяет форму клетки (ее называют наружным скелетом клетки), она защищает протопласт от повреждений, участвует в поглощении и проведении веществ, выделении секретов. Главным структурообразующим веществом оболочки растительной клетки является целлюлоза, придающая ей прочность. Среди крупных клеток в эпидермисе чешуи луковицы репчатого лука находятся мелкие клетки (9), расположенные попарно и образовавшиеся в результате деления. Сравнение описанных выше препаратов демонстрирует принципиальную общность строения животных и растительных клеток. Существенные морфофункциональные отличия клеток растений (наличие клеточной стенки, постоянной вакуолярной системы, хлоропластов, способность накопления эргастических включений и отсутствие необратимой специализации живых клеток) от животных клеток связаны с особенностями в способе питания и образе жизни этих организмов.

ОРГАНЕЛЛЫ (ОРГАНОИДЫ ОБЩЕГО ЗНАЧЕНИЯ)

Препарат 6. Митохондрии в клетках печени амфибии. Фиксация Са-формолом; окраска по Альтману. Рис. 4.

При малом увеличении видны располагающиеся рядами крупные, многоугольной и округлой формы печеночные клетки с тонкими клеточными границами. Между печеночными клетками заметны широкие кровенос-

Рис. 4.

ные капилляры, в которых находятся клетки крови (см. препарат 2). При большом увеличении на желтоватом фоне цитоплазмы (1) гепатоцитов (2) видны более или менее равномерно расположенные митохондрии (3) розово-красного цвета, имеющие форму округлых зерен или палочек. Часть митохондрий зернистой формы представляет собой поперечные разрезы палочковидных митохондрий. При различном функциональном состоянии клетки митохондрии могут выстраиваться в короткие цепочки (4) из нескольких зерен, слипаться между собой, образуя палочки и нити, которые могут вновь распадаться на зерна. Митохондрии — это постоянная, обязательная и необходимая структура цитоплазмы клеток животных и растений. На этом основании их относят к органоидам общего значения. Электронная микроскопия выявляет сложное мембранное строение митохондрий (Ю. П. Антипчук, 1983). Биохимические процессы проходят на поверхности митохондриальных мембран (особенно на внутренней). Они обеспечивают накопление необходимой для жизнедеятельности клетки энергии в форме АТФ. Другие функции — синтез нуклеиновых кислот и белка внутри митохондрий, обмен жирных кислот, нуклеотидов, аминокислот, накопление ионов — обеспечивают в известной степени поддержание структурной и функциональной самостоятельности митохондрий. Кроме того, митохондрии регулируют гликолиз в гиалоплазме. Функционально активные гепатоциты содержат 1500—2500 митохондрий. Митохондрии сравнительно недолговечны. По мере старения они утрачивают способность к фосфорилированию, приобретают причудливую форму и разрушаются. Способ-

ность митохондрий к делению обеспечивает их неоднократную сменяемость в течение жизни.

Препарат 7. Митохондрии в клетках эпителия кишечника аскариды. Фиксация хромово-осмиевой смесью Шамши; окраска по Альтману. Рис. 5.

При малом увеличении виден эпителий кишечника, представляющий собой однослойный клеточный пласт, образованный высокими призматическими клетками. Надо выбрать участок эпителия с вертикально разрезанными клетками и изучить их строение при большом увеличении. Все эпителиальные клетки (1) расположены на базальной мембране (2), отличающейся у аскариды большой толщиной. Клеточные границы (3) не окрашены и поэтому едва заметны. Верхняя (апикальная) поверхность клеток образует специальную структуру — кутикулу (4) или щеточную каемку — специальный органоид, обеспечивающий выполнение этими клетками специфической функции избирательного всасывания. В цитоплазме (5) базального отдела клеток кишечного эпителия находятся слабоокрашенные ядра (6) округлой или овальной формы, содержащие 1—2 хорошо различаемых ядрышка. В светлой цитоплазме отчетливо выделяются окрашенные в малиновый цвет митохондрии (7) в виде зерен, коротких палочек или извитых нитей. В цитоплазме апикального отдела эпителиальных клеток, преимущественно по их длинной оси, располагаются относительно крупные митохондрии палочковидной формы. В цитоплазме базального отдела эпителиальных клеток митохондрии значительно мельче и имеют вид мелких зерен. Различная форма митохондрий и неравномерное расположение в цитоплазме зависит от их способности легко изменять свои размеры и форму. Это следствие их различной функциональной нагрузки, выполняемой в эпителиальных клетках. Преимущественное расположение

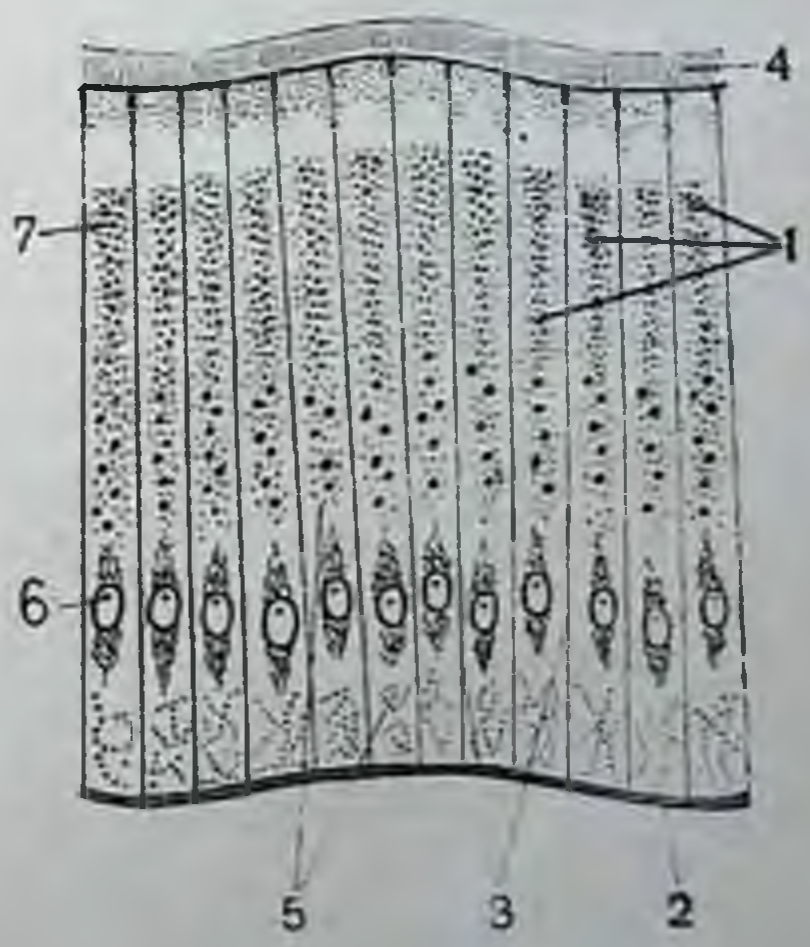


Рис. 5.

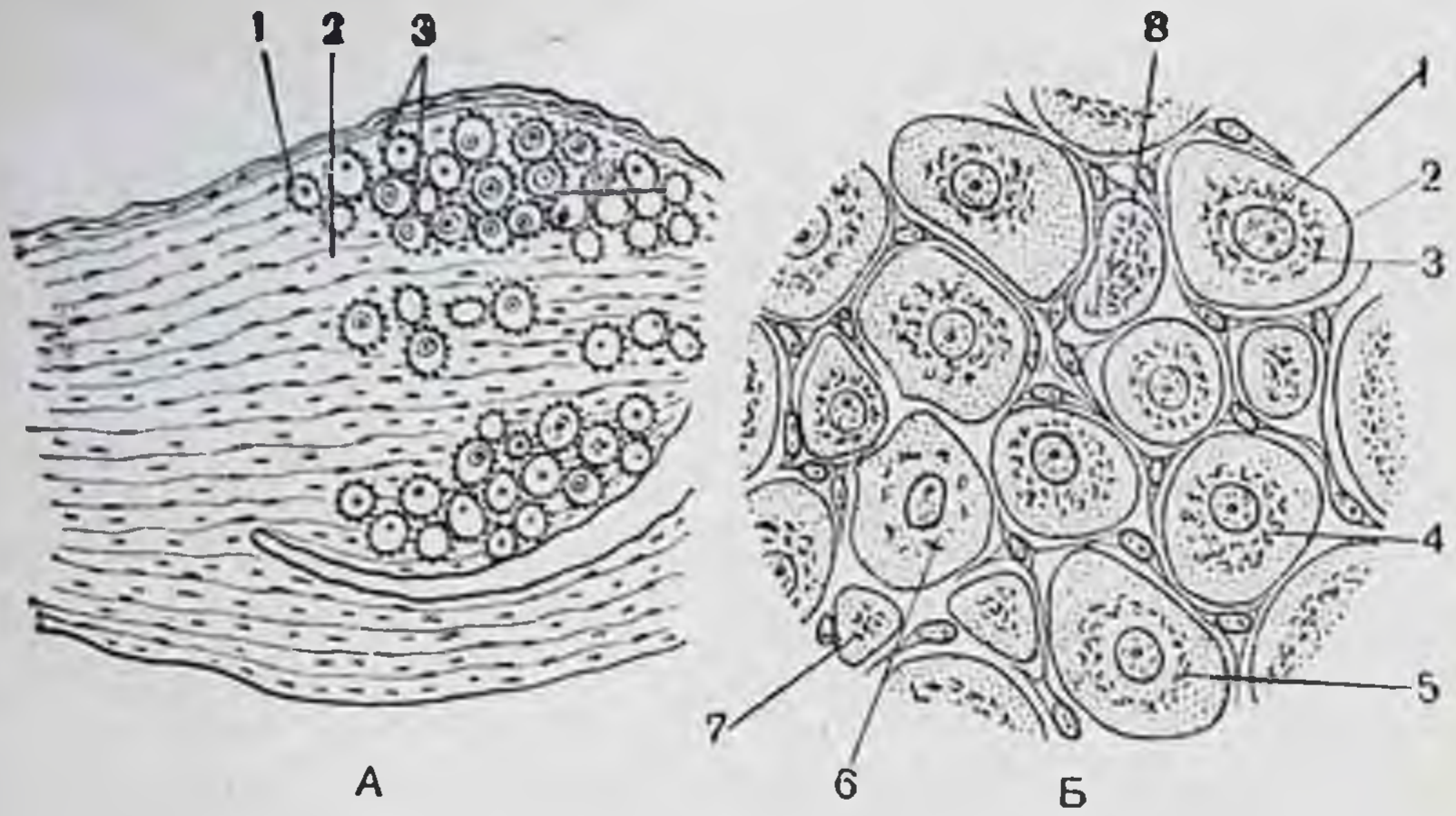


Рис. 6.

митохондрий в апикальных отделах клеток кишечного эпителия объясняется тем, что через апикальную поверхность этих клеток происходит избирательное всасывание. Такой процесс является активным, и для его обеспечения требуется энергия, освобождающаяся при распаде АТФ.

Препарат 8. Аппарат Гольджи в нейронах. Спинномозговой узел котенка. Обработка четырехокисью осмия. Рис. 6.

Спинномозговые узлы млекопитающих находятся вблизи спинного мозга (см. препарат 90) и содержат чувствительные нервные клетки. При малом увеличении (А) видны крупные нервные клетки — нейроны или нейроциты (1) — округлой формы, располагающиеся преимущественно в периферических отделах спинномозгового узла. Нейроны — наиболее крупные шаровидные клетки с отростками. Однако отростки нейронов выявляются только при специальной гистологической обработке и поэтому на данном препарате не видны. Между скоплениями нейронов находятся нервные волокна (2) и соединительная ткань. Вокруг нейронов видны в виде темных точек ядра (3) клеток-сателлитов или мантийных глиоцитов (см. препарат 92). Нейроциты отличаются друг от друга размерами, что связано как с действительными различиями их величины, так и направлением плоскости, через которую прошел срез: чем бли-

же он к экваториальной плоскости клетки, тем более крупной она кажется на препарате. Надо найти нейроны, в которых видны структурные компоненты, и изучить их при большом увеличении (Б). Вокруг ядра (1) на светлом фоне нейроплазмы (2) выделяется черная извилистая сеть (3). При восстановлении четырехокиси осмия металлический осмий откладывается черным осадком на поверхность структурных компонентов аппарата Гольджи, придавая ему вид клубка нитей или сети (отсюда старое название этой структуры — внутриклеточный сетчатый аппарат). Аппарат Гольджи состоит из изогнутых и анастомозирующих между собой нитей и перекладин. Иногда эта сеть вплотную прилегает к ядру и охватывает его, образуя как бы корзинку (4). В других нейронах (5) она располагается несколько отступая от ядра. Встречаются нейроциты, в цитоплазме которых аппарат Гольджи состоит из отдельных палочек, чешуек, фрагментов (6), не связанных между собой и разбросанных по всей нейроплазме. Строение и расположение в цитоплазме аппарата Гольджи связаны с различным функциональным состоянием нейронов. В нервных клетках (7), ядро которых не попало в срез, аппарат Гольджи занимает центральную часть клетки. В поверхностно срезанных нейроцитах (8) он срезан тангенциально; в этом случае он имеет вид сети, занимающей своими перекладинами всю нейроплазму. Изучение аппарата Гольджи на светооптическом уровне свидетельствует, что сетевидная форма этого образования характерна для большинства клеток тканей взрослого организма. Электронная микроскопия показала, что аппарат Гольджи представляет собой сложную мембранную систему, в состав которой входят три типа структур: цистерны, микропузырьки и вакуоли. Эти структурные особенности аппарата Гольджи послужили основанием для его названия — комплекс Гольджи или пластинчатый комплекс. Участок цитоплазмы, в котором располагается этот органоид, называют «зоной Гольджи». Анализ ультраструктурных и биохимических особенностей пластинчатого комплекса в различных клетках животных и растений показал, что структура его элементов в разных объектах сходна и он функционально связан с процессами, обеспечивающими жизнедеятельность клетки. Такие наблюдения дают основание для причисления комплекса Гольджи к органои-

287583

дам общего значения. Этот органоид особенно сильно выражен в клетках с интенсивным синтезом веществ (нервные, яйцевые, железистые). Комплекс Гольджи весьма активный органоид, участвующий в синтезе веществ, обеспечивающих рост и замену отмирающих частей клетки, а также потребности всего организма. Последнее достигается путем выделения синтезируемого продукта за пределы клетки. Комплекс Гольджи принимает участие в формировании аппарата внутриклеточного пищеварения (образование лизосом), образовании внутриклеточных включений (см. препараты 10, 11, 12 и др.) и накоплении веществ, подлежащих выведению из клетки (см. препараты 15, 16). Общее свойство этого органоида — изоляция содержимого клеточных включений от основной цитоплазмы. Это дает основание рассматривать комплекс Гольджи как мембранное депо клетки.

Препарат 9. Аппарат Гольджи в клетках поджелудочной железы морской свинки. Фиксация по Шампи; осмирование по Калачеву и Насонову. Рис. 7.

При малом увеличении (А) заметно, что железистые клетки (1) поджелудочной железы располагаются рядом друг с другом, образуя сплошные клеточные пласты. На удачно сделанном срезе видны железистые клетки конусовидной формы, образующие стенку концевых (секреторных) отделов (2) поджелудочной железы — полых образований округлой или овальной формы. Же-

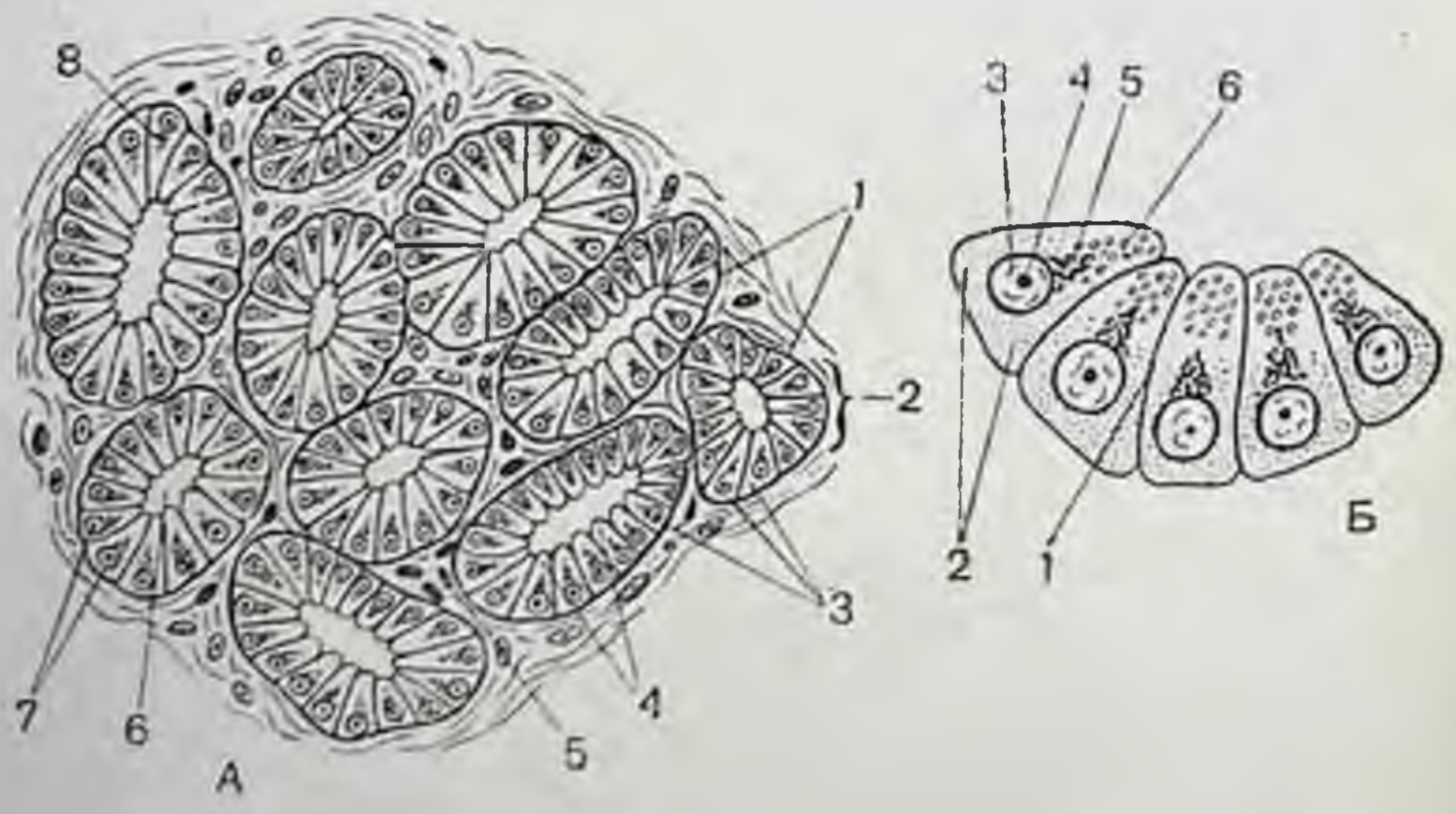


Рис. 7.

лезистые клетки характеризуются резко выраженной полярной дифференцировкой, проявляющейся в морфологических и функциональных отличиях их базальных (3) и апикальных (4) отделов. Расширенный базальный отдел клетки направлен к соединительной ткани (5); суженный апикальный отдел свободен и направлен в просвет (6) концевого отдела железы — место выхода секрета из клетки. Надо выбрать железистые клетки, разрезанные строго вдоль, в которых видны базальный и апикальный отделы и ядро (7), и изучить в этих клетках строение аппарата Гольджи (8) при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом (Б). Между железистыми клетками слабо заметны тонкие клеточные границы (1). В цитоплазме (2) расширенного базального отдела железистой клетки находится бесструктурное (при осмировании ткани ядерные структуры не выявляются), овальной формы ядро (3) и ядрышко (4). Над ядром расположены фрагменты сетчатого аппарата Гольджи (5) в виде переплетающихся нитей. Положение пластинчатого комплекса между ядром и свободной активной поверхностью клетки характерно для клеток с выраженной полярной дифференцировкой. В зоне расположения этого органоида и при его непосредственном участии начинается оформление секреторных гранул (6), которые накапливаются в апикальном отделе клетки, происходит формирование секрета, а затем выделение его в просвет железистого отдела.

Описание клеточного центра (центросомы) дано в препарате 30. Остальные органеллы (гранулярная и агранулярная эндоплазматическая сеть, рибосомы, лизосомы, микротрубочки) являются ультраструктурами. Их обнаруживают только при электронно-микроскопическом изучении клетки.

КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Препарат 10. Жировые включения в клетках печени аксолотля. Фиксация и окраска четырехокисью осмия с докраской кармином. Рис. 8.

При малом увеличении видны прилежащие друг к другу клетки многоугольной и округлой формы, а также другие структуры печени аксолотля (см. препараты 2, 6). В цитоплазме гепатоцитов находятся жиро-

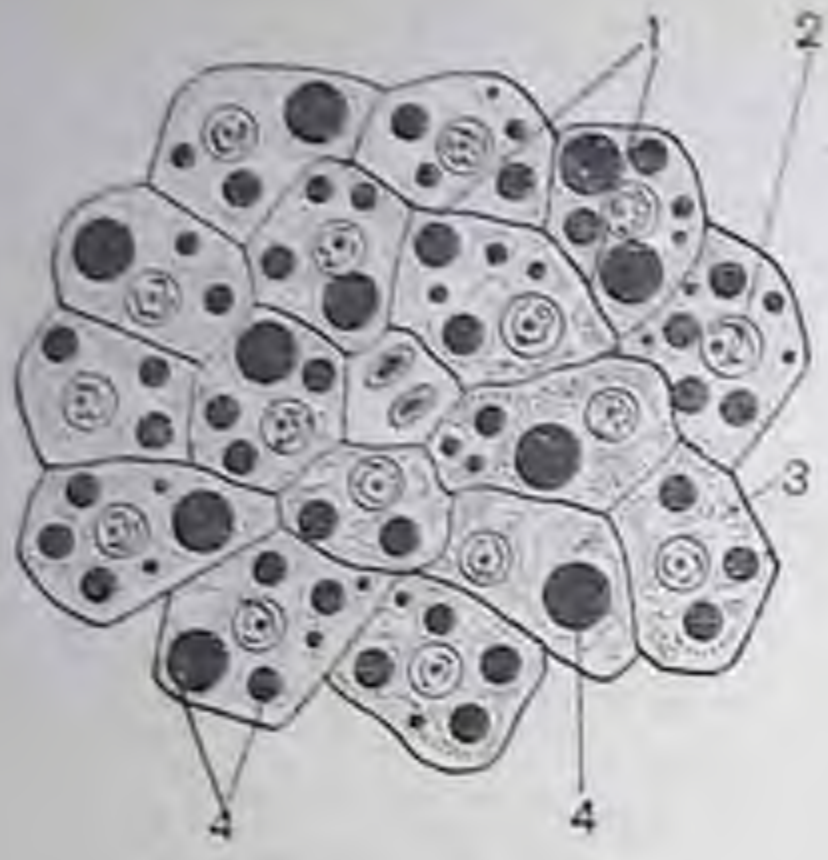


Рис. 8.

вые включения в виде черных капель различной величины. Один из методов сохранения на гистологическом препарате жира — применение осмиевых фиксаторов. Осмиевая кислота переводит жир в нерастворимое состояние. Восстановленный осмий адсорбируется на жировых каплях, окрашивая их в черный цвет. Жировые включения выявляются в основном в гепатоцитах, находящихся на периферии среза. Это результат воздействия осмиевой кислоты, и прежде всего на клетки, расположенные по периферии гистологического объекта, что делает затруднительным ее дальнейшее проникновение вглубь. Надо выбрать группу печеночных клеток с отчетливо видимыми жировыми включениями и изучить их при большом увеличении. Гепатоциты разделены клеточными границами (1). Их круглые структурированные ядра (2) окрашены в красный цвет. Цитоплазма (3) имеет желтовато-зеленоватый оттенок, в ней находятся в виде капель черные жировые включения (4). Присутствие жировых включений в цитоплазме не отражается на форме клетки и положении в ней ядра. Величина и количество жировых капель могут варьировать в широких пределах, в зависимости от количества жира, поступающего в организм с пищей. Первоначально синтезированный жир откладывается в печеночных клетках в виде мельчайших капель, которые, сливаясь между собой, образуют капли большего размера. Этим объясняется наличие в каждой клетке жировых капель разного размера, иногда заполняющих почти всю клетку. Электронно-микроскопическое изучение жировых включений показывает, что каждая жировая капля окружена мембраной, образованной при участии комплекса Гольджи (см. препараты 8, 9). Жировые включения — лабильный или нестойкий запасной жир — организм расходует по мере необходимости. Это трофичес-

кие, или непостоянные, включения цитоплазмы. В ядре клетки жира нет.

Препарат 11. Жировые включения в жировых клетках сальника кошки. Плоскостной препарат. Фиксация формалином, окраска суданом III и гематоксилином. Рис. 9. А.

Сальник млекопитающего имеет вид тонкой пленки. При изготовлении плоскостного препарата кусочек сальника растягивают на предметном стекле и помещают в глицерин (применение пихтового бальзама потребовало бы проведения через спирты и ксилол, которые растворяют жир). При малом увеличении видны кровеносные сосуды в виде светло-сиреневых полос, содержащие кровяные клетки. По ходу кровеносных сосудов находятся скопления крупных клеток круглой, овальной или неправильной многоугольной формы. Их жировые включения окрашены в желто-золотистый или красновато-оранжевый цвет. Судан III окрашивает только жировые включения, так как растворяется в жирах и, таким образом, является для них специфическим красителем. Все остальные структуры клетки и образования сальника окрашиваются в бледно-сиреневый цвет. Надо выбрать располагающиеся поодиночке недеформированные жировые клетки и изучить их строение при большом увеличении. Всю центральную часть клетки занимает крупная жировая капля (1). В результате посмертных изменений могут образовываться тонкие игольчатые кристаллы жирных кислот, придающие жировым каплям нежную исчерченность. Цитоплазма (2) оттеснена к периферии клетки и образует узкий, еле заметный ободок серо-голубого цвета, несколько расширяющийся в области расположения ядра. Цитоплазматический ободок выражен недостаточно четко, и для его обнаружения надо выбрать наиболее подходящую клетку. Овальное уплощенное ядро (3) бледно-фиолетового цвета оттеснено жировой каплей к

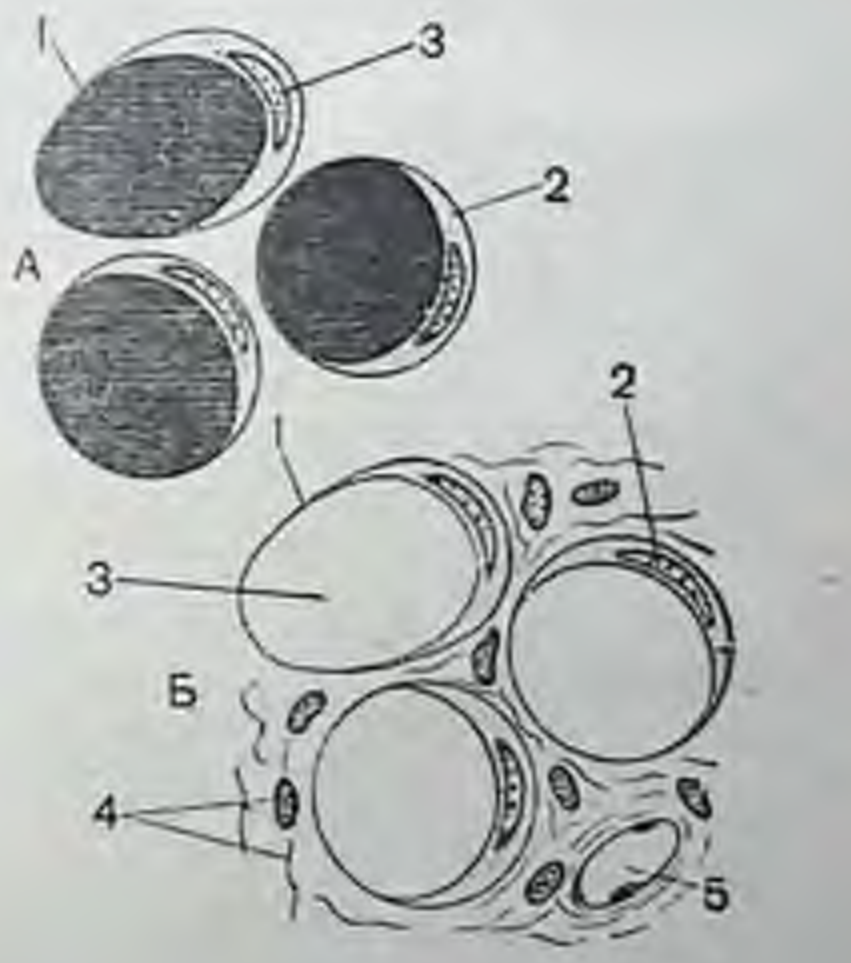


Рис. 9.

периферии клетки и может быть прижато к ее оболочке. Часто такие клетки называют перстневидными, поскольку цитоплазма с заключенным в ней ядром охватывает жировую каплю (на срезе), напоминая перстень (кольцо с камнем). Ядро видно далеко не во всех клетках. Если клетка повернута ядерной стороной вниз, то сильный блеск жировой капли мешает обнаружению ядра. У молодых животных и в случае жирового голодания в жировых клетках находится несколько мелких жировых капель. Основная функция жировых клеток состоит в запасании жира как макроэргического соединения. При распаде его высвобождается большое количество энергии, которая используется организмом как источник тепла, а также для фосфорилирования АДФ и образования АТФ. Кроме того, жир является источником образования воды в организме при недостаточном ее поступлении из окружающей среды.

Препарат 12. Жировые включения в клетках после обработки жирорастворяющими реактивами. Язык кролика. Окраска железным гематоксилином. Рис. 9, Б.

При малом увеличении видно, что большая часть среза представлена поперечнополосатыми мышечными волокнами (см. препарат 87), между которыми находится жировая ткань. Входящие в ее состав жировые клетки располагаются в виде скоплений, отдаленно напоминающих пчелиные соты. Надо изучить строение жировых клеток при большом увеличении. В жировой клетке (1) виден тонкий цитоплазматический ободок, который несколько расширяется в области уплощенного ядра (2). В некоторых клетках ядро не попадает в срез. Центральную часть клетки занимает пустота (3), образовавшаяся в результате растворения жировой капли при гистологической обработке препарата. Часто такие клетки называют перстневидными. Между жировыми клетками находятся рыхлая соединительная ткань (4) и кровеносные сосуды (5).

Препараты 11 и 12 дополняют друг друга: один из них представляет как бы негативное изображение другого. В процессе гистологической обработки препарата 12 спиртом, бензолом и ксилолом из цитоплазмы жировых клеток были извлечены жировые капли, на их месте образовались полости, но хорошо сохранился ободок цитоплазмы. Отчетливо заметно окрашенное гематоксилином в фиолетовый цвет ядро. На препарате 11,

наоборот, отчетливо выделяется жировая капля, а цитоплазма и ядро слабо заметны. Таким образом, сравнение препаратов 11 и 12 демонстрирует возможность с помощью различной гистологической обработки стабилизировать и обнаружить определенную цитоплазматическую структуру или, наоборот, разрушить (растворить) эту структуру.

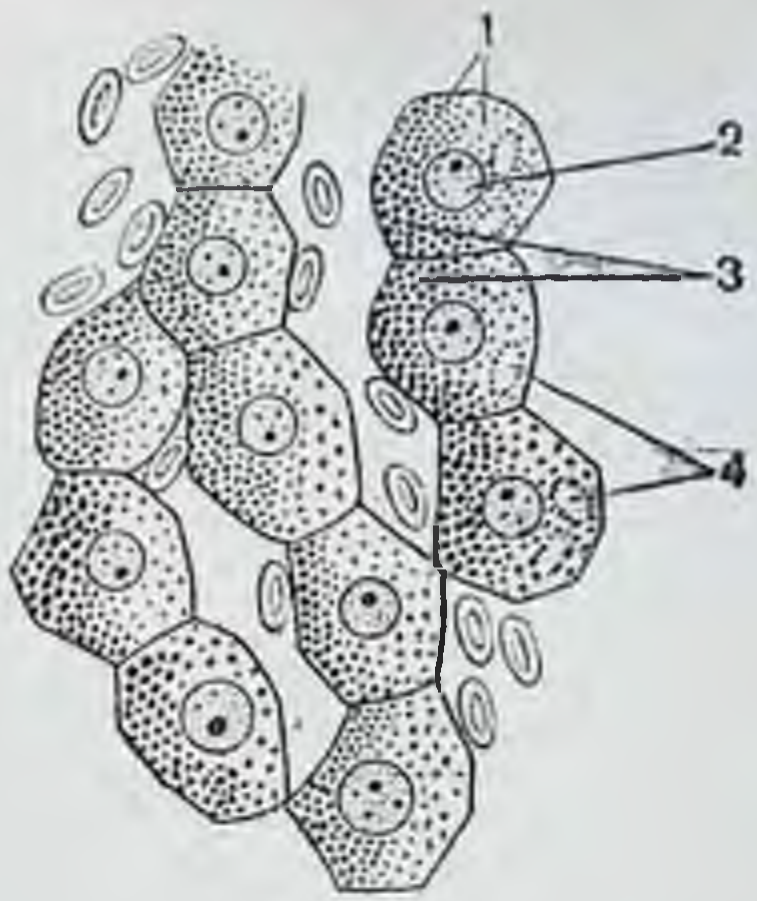


Рис. 10.

Препарат 13. Включения гликогена в клетках печени аксолотля. Окраска по Бесту. Рис. 10.

При малом увеличении видны клетки полигональной формы и другие структуры печени аксолотля (см. препараты 6, 10). В цитоплазме гепатоцитов видны включения гликогена, окрашенные в красно-фиолетовый цвет. Надо выбрать группу клеток с хорошо заметными границами и изучить форму и распределение этих включений при большом увеличении. В неокрашенной цитоплазме гепатоцитов находится большое количество гликогена в виде глыбок (1) различной величины и формы, заполняющих почти всю клетку. Структурированные ядра (2) этих клеток заметны по фиолетовой окраске. Встречаются гепатоциты, в которых гликоген в виде крупных глыбок скапливается на одной стороне клетки (3). Такое смещение гликогена представляет собой артефакт, связанный с проникновением фиксатора в клетку. Количество гликогена в клетках печени варьирует в широких пределах, что связано с поступлением углеводов с пищей и с расходованием их организмом. При интенсивной функциональной нагрузке количество гликогена в клетках резко падает вследствие его расщепления до моносахаридов. Гликоген — непостоянное включение цитоплазмы. Его глыбки состоят из мельчайших субмикроскопических гранул округлой формы с неровными контурами. Вокруг включений гликогена всегда располагаются мембраны гладкого эндоплазматического ретикулума, что связано с участием этого ор-

гликогена в обмене полисахаридов. Большое количество гликогена находится в нервных клетках и структурных элементах мышечной ткани. В цитоплазме гепатоцитов углеводные и жировые включения присутствуют одновременно. Однако выявить это трудно, так как для обнаружения каждого из них применяют взаимоисключающую гистологическую обработку препарата. Для приготовления постоянного препарата ткани, содержащей гликоген, ее нужно обработать спиртом и ксилолом, растворяющим жир. Поэтому в цитоплазме гепатоцитов, относительно свободной от гликогена, видны пустые, неокрашенные вакуоли различной величины (4), которые представляют собой полости, оставшиеся на месте жировых включений. Сравнение препаратов 6, 10 и 13 демонстрирует возможность выявления в одних и тех же клетках цитоплазматических структур, различных в морфологическом, химическом и функциональном отношении, путем специальной гистологической обработки препарата.

Препарат 14. Желточные включения. Бластомеры дробящегося яйца лягушки. Окраска пикрофуксином. Рис. 11.

При малом увеличении виден зародыш лягушки на ранней стадии развития — дробления оплодотворенной яйцеклетки. Клетки, образовавшиеся в результате этого процесса, характеризуются значительной величиной и называются бластомерами. Надо изучить при большом увеличении строение одного из бластомеров. Почти вся цитоплазма бластомера заполнена желточными включениями — гранулами (1) желтого цвета, палочковидной, округлой или овальной формы. Желточные включения образованы протеинами, фосфолипидами и углеводами. Эти включения образуются в яйцеклетках постепенно, в процессе их развития при непосредственном участии сетчатого аппарата Гольджи (см. препараты 8, 9) и служат питательным материалом

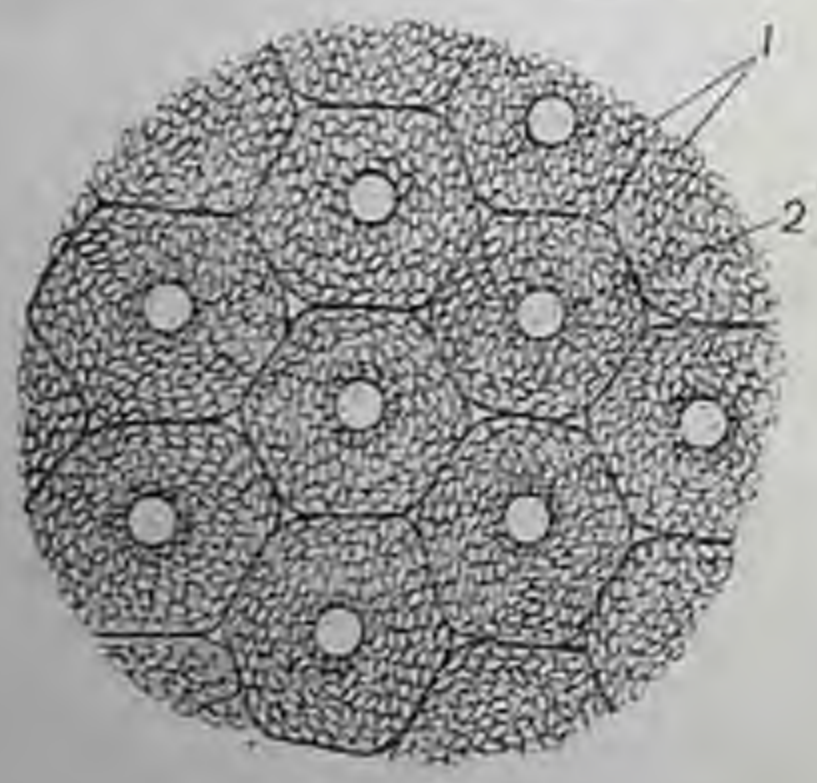


Рис. 11.

для развивающегося зародыша. Помимо желточных гранул, в цитоплазме бластомеров встречаются мелкие, буровато-коричневые пигментные включения (2), которые представляют собой защитное приспособление от сильного воздействия световых лучей. Скопления белка, различимые в световом микроскопе, в норме встречаются только в яйцеклетках и клетках зародыша на ранних этапах эмбриогенеза.

Препарат 15. Гранулы зимогена в секреторных клетках. Поджелудочная железа крысы. Окраска железным гематоксилином. Рис. 12.

При малом увеличении надо найти концевые секреторные отделы железы округлой или овальной формы, образованные одним слоем железистых клеток. В клетках и в просвете этих образований видны окрашенные в черный цвет гранулы зимогена. При большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом, надо изучить конические железистые клетки (1), в апикальных отделах (2) которых находятся гранулы зимогена (3). Базальная зона (4) выглядит гомогенной. На границе базальной и апикальной зон находится относительно крупное ядро (5) с ядрышком (6) и глыбками хроматина (7). Просматривая различные участки объекта, можно убедиться, что соотношение базальной и апикальной зон меняется в зависимости от физиологического состояния клетки. Перед выделением секрета гранулы зимогена сосредоточиваются у апикального

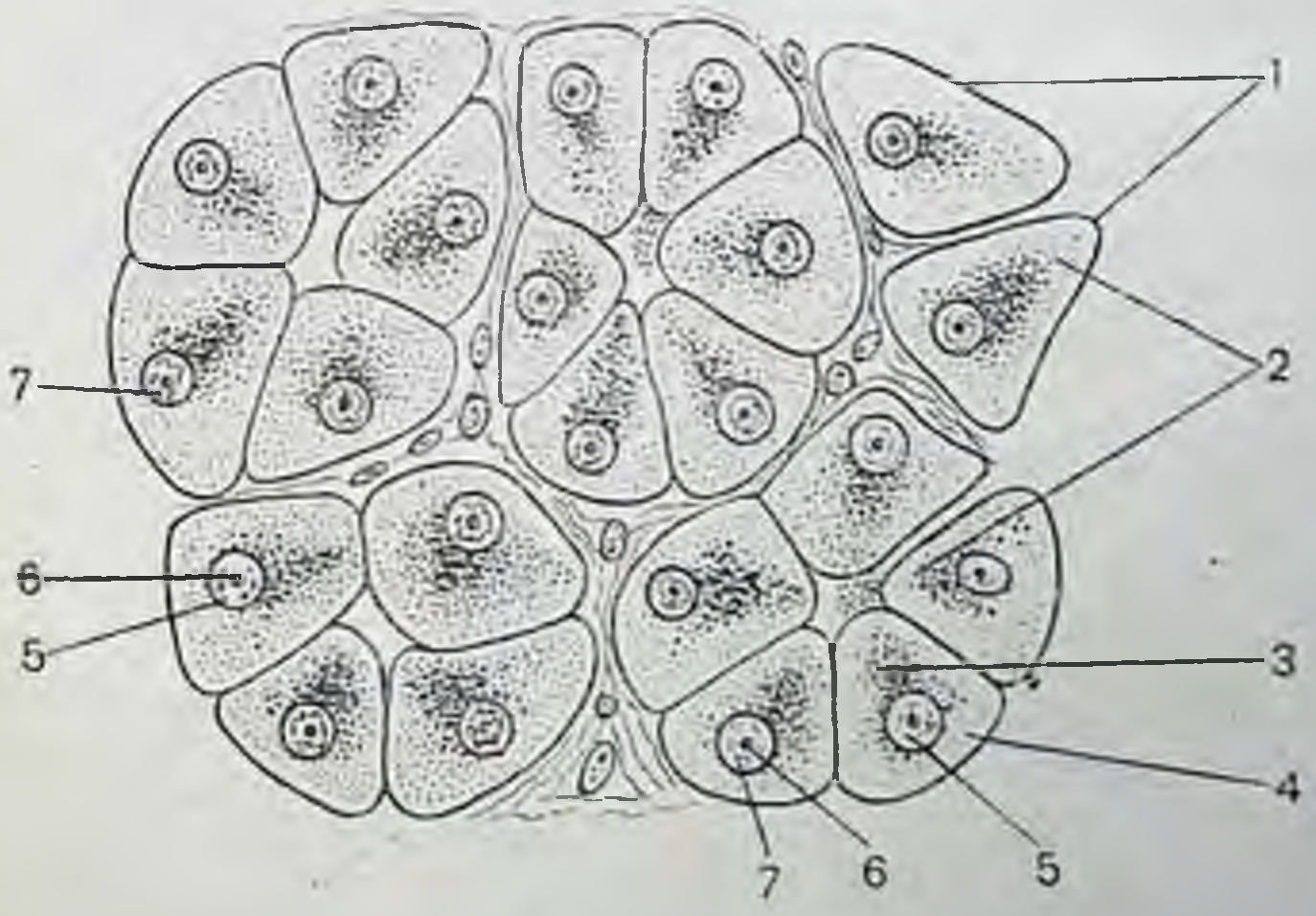


Рис. 12.

Рис. 13.

конца клетки, а ядро оттесняется ближе к базальной мембране. После выделения секрета в полость концевого отдела зимогенная зона уменьшается, изменяется также и положение ядра. Поверхность клеток в процессе выделения секрета не разрушается, что свидетельствует о мерокриновом (частичном) типе секреции.

Препарат 16. Белковые секреторные включения. Кожа аксолотля. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 13.

При малом увеличении надо найти край среза, образованный клетками, расположенными в несколько слоев, среди которых нетрудно заметить относительно крупные, овальной формы клетки, окрашенные в розово-красный цвет. При большом увеличении видно, что цитоплазма этих так называемых лейдиговских клеток (1) заполнена гранулами (2), представляющими собой секреторные включения. Круглое базофильное ядро (3) расположено ближе к центру клетки, оно содержит темно-синее ядрышко и такого же цвета глыбки хроматина. В некоторых клетках ядра не видны, так как они не попали в плоскость сечения.

Препарат 17. Пигментные клетки-хроматофоры. Кожа головастика. Неокрашенный временный препарат (школьный). Рис. 14.

Кусочек кожи головастика надо расправить препаровальными иглами на предметном стекле и заключить в глицерин. При малом увеличении видно, что неокрашенные структурные элементы кожи представляют как бы фон, на котором выделяются крупные пигментные клетки с отростками — меланофоры. При большом увеличении в цитоплазме тел и отростков меланофоров можно увидеть значительное количество глыбок меланина (1), которые могут маскировать ядра (2) этих клеток. Отростки (3) меланофоров способны изменять длину, вследствие чего меняется количество пигментных

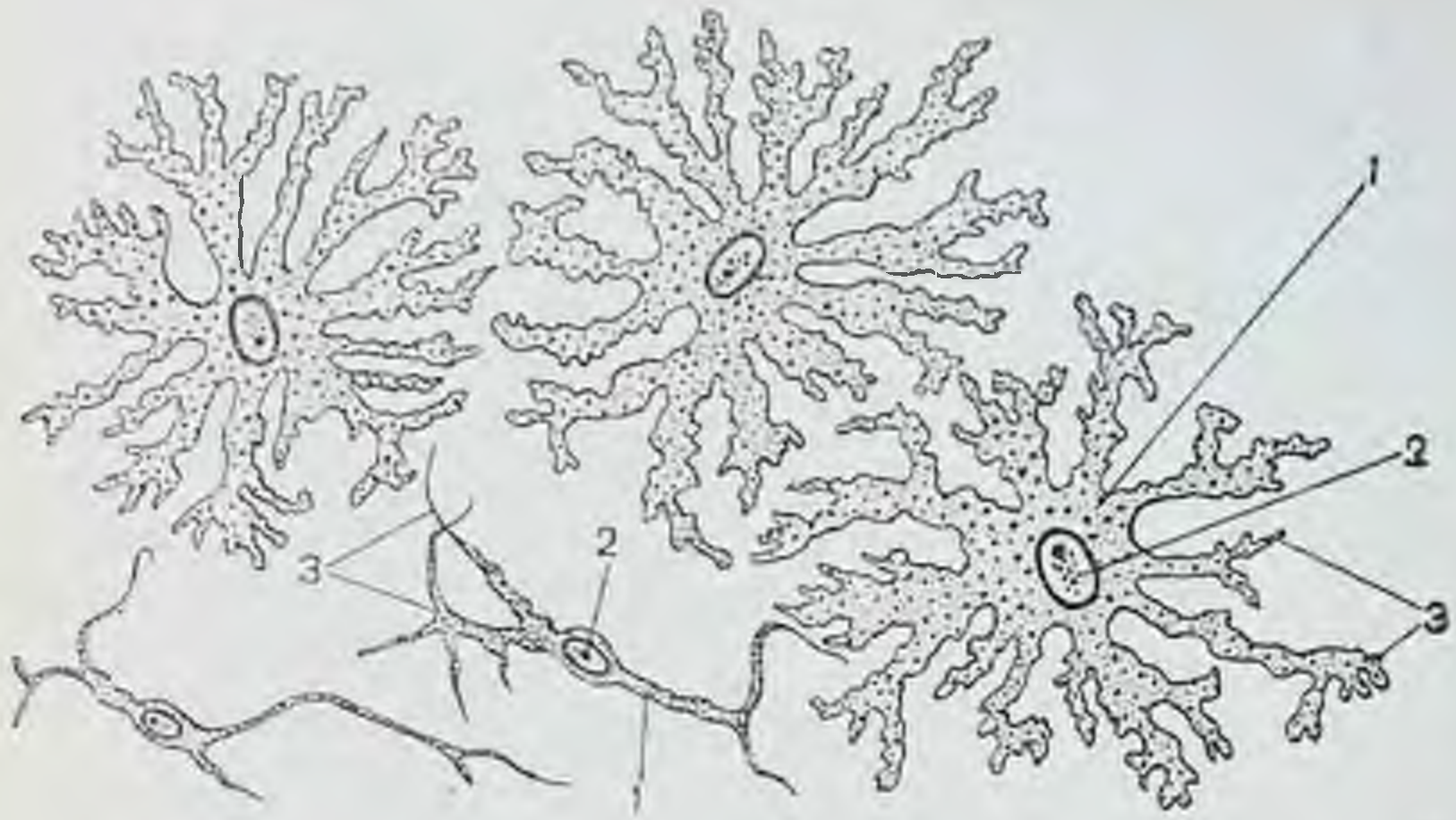


Рис. 14.

включений на единицу объема цитоплазмы и интенсивность окраски этих клеток, а следовательно, и цвет кожи животного. Последнее является приспособительной, защитной реакцией организма головастика. Меланофоры встречаются в эпидермисе и соединительной ткани кожи, в сосудистой оболочке и сетчатке глаза, а также в некоторых внутренних органах человека и животных.

ЯДРО

Препарат 18. Незрелые яйцеклетки черного таракана. Временный неокрашенный препарат (школьный). Рис. 15.

У взрослой самки черного таракана (в отличие от самца без крыльев) выделяют яичник. В капле водопроводной воды на предметном стекле надо отделить препаровальной иглой одну яйцевую трубочку. Удалив из ее расширенного конца неудобные для наблюдения зрелые яйцеклетки, надо при малом увеличении изучить незрелые яйце-

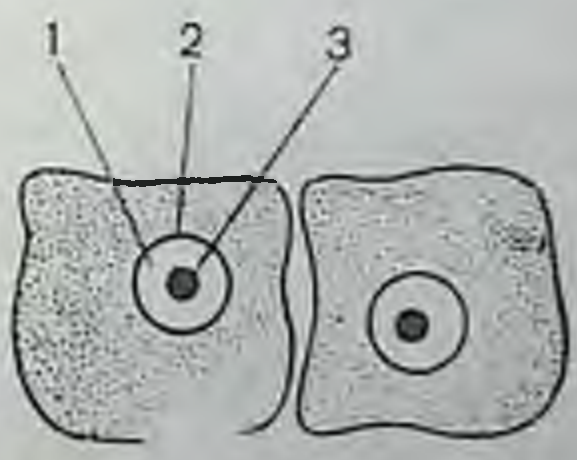


Рис. 15.

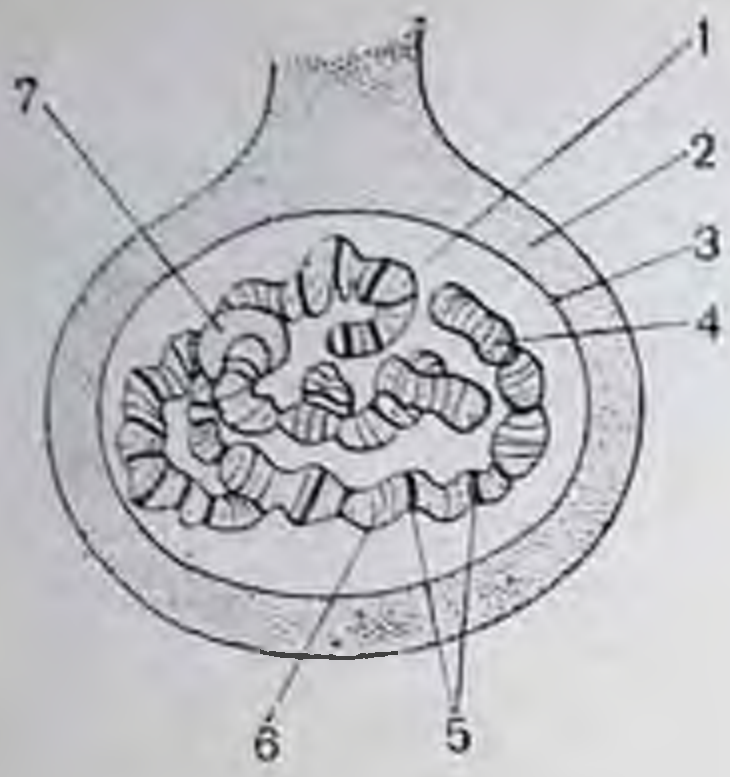


Рис. 16.

клетки, находящиеся в концевой части яйцевой трубочки. Незрелые яйцеклетки вследствие взаимного сдавливания имеют неправильную округлую форму. В центре клетки лежит крупное ядро (1), имеющее вид круглого пузырька. Ядро окружено тонкой ядерной мембраной (оболочкой) (2) и содержит 1—2 ядрышка (3). В живой, нефиксированной клетке ядро и цитоплазма имеют близкие коэффициенты светопреломления и поэтому нечетко различаются. Коэффициент светопреломления ядрышка значительно выше, вследствие чего оно выглядит более темным, контрастным, иногда опалесцирующим. Количество ядрышек находится в прямой зависимости от интенсивности обменных процессов в ядре. В содержимом ядра — кариоплазме не удается обнаружить какие-либо структуры, и она представляется оптически пустой.

Препарат 19. Ядро Бальбиани. Слюнные железы личинки комара Chironomus sp. Временный неокрашенный препарат (школьный). Рис. 16.

Для выделения слюнных желез личинке комара (мотылю) отрезают острой бритвой (или отрывают препаровальными иглами) на предметном стекле два первых сегмента головного конца. Из тела личинки вместе с гемолимфой выходят парные слюнные железы, имеющие вид полупрозрачной грозди или мелких телец овальной формы беловатого цвета. Эту манипуляцию можно контролировать с помощью бинокулярной лупы. Надо перенести слюнные железы на другое предметное стекло в каплю гемолимфы и накрыть покровным стеклом. При малом увеличении видна железа, состоящая в основном из клеток неправильной округлой формы. В сероватой мелкозернистой цитоплазме находятся крупные, структурированные ядра, строение которых надо изучить при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом. Ядро (1) шаровидной формы обособлено от цитоплазмы (2) ядерной мембра-

ной (3), имеющей вид темной линии. В прозрачной кариоплазме видны крупные, неправильной формы, неоднородные по строению, так называемые гигантские хромосомы (4). Хромосомы трудно проследить на всем их протяжении, так как они образуют клубок. Ядрышко темное и часто неправильной формы, что объясняется более высоким коэффициентом светопреломления по сравнению с другими ядерными структурами. Для того чтобы детально рассмотреть каждую хромосому, надо слегка надавить на покровное стекло. При этом повреждается ядерная оболочка, хромосомы выпадают из ядра и раскручиваются. Они имеют вид лент различной длины, со вздутиями и поперечной исчерченностью. Темные полосы (5) — диски — это наименее функционально активные участки хромосом. Светлые полосы (6) — междисковые пространства — ответственны за синтез РНК. В каждой хромосоме имеются сферические вздутия — пуффы (7), характеризующиеся рыхлым строением. Пуффы — наиболее активные участки — локусы хромосом, ответственные за синтез информационной РНК. Ядрышко рассматривают как специализированный пуфф, синтезирующий рибосомальную РНК. Сравнение изучаемого препарата с препаратом 18 демонстрирует, что интенсификация синтетических ядерных процессов может сопровождаться специфической организацией генетического материала. Особенности функционирования клетки в ряде случаев связаны с гипертрофическим (увеличенным) развитием генетического аппарата — полиплоидией. Увеличение числа хромосом (по сравнению с обычным для данного вида) сопровождается специфической их упаковкой. Наблюдаемая в живой клетке структуризация ядра объясняется тем, что интерфазные хромосомы, благодаря многократной редупликации, не сопровождающейся расхождением элементарных хромосомных нитей, сильно увеличиваются в размерах и становятся видимыми. Такие хромосомы называют гигантскими или политенными (многолентными).

Препарат 20. Ядра фиксированных клеток. Кишка аксолотля. Фиксация смесью Ценкера. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 17.

При малом увеличении видно, что просвет кишки имеет звездчатую форму (за счет сокращения ее стенки при фиксации) и выстлан эпителиальной тканью, пред-

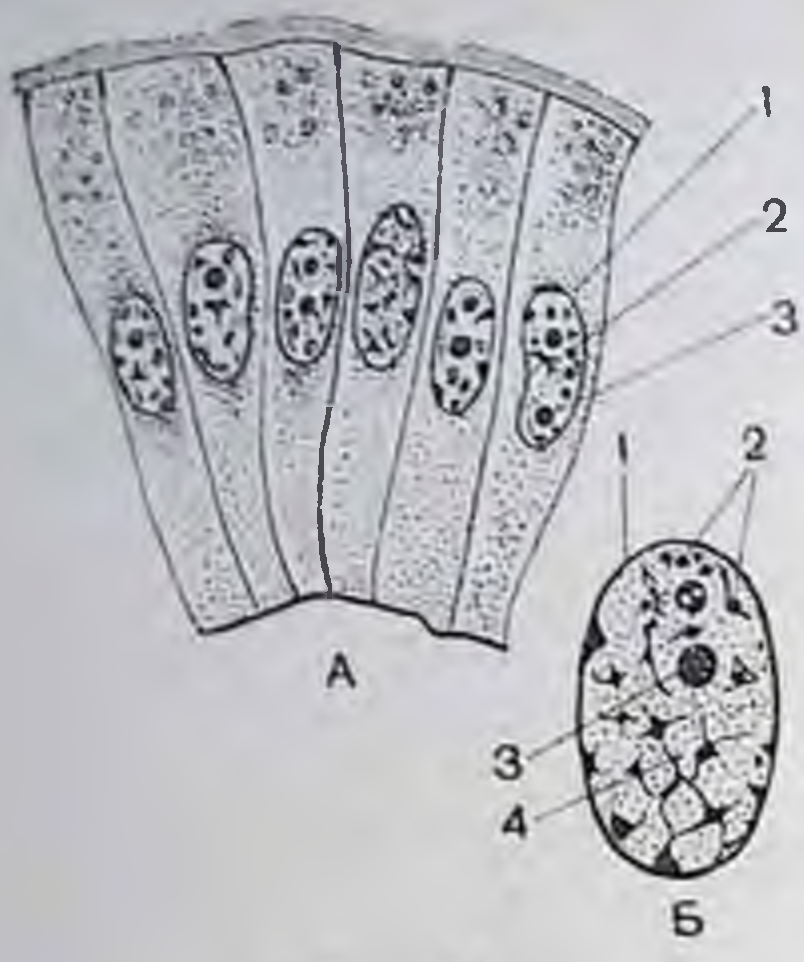


Рис. 17.

ставленной одним слоем плотно прилегающих друг к другу клеток цилиндрической формы (А). В базальных отделах этих клеток находятся ядра овальной формы (1), содержащие глыбки хроматина (2) и ядрышки (3). При большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом (Б), видно, что ядро состоит из значительного числа образований, ясно отличающихся друг от друга по своему строению. Фиксация и окраска позволяют выявить структуры, неразличимые в живом ядре. Под влиянием фиксатора мицеллы содержимого ядра теряют заряды, что обусловливает их агрегацию в виде нитей, зерен и глыбок. Вследствие разнообразия химического и коллоидного состояния структурных элементов ядра различные краски с различной интенсивностью окрашивают отдельные детали его структуры. Особенно интенсивно красится ядро так называемыми ядерными красками, которые представляют собой красящие вещества либо растительного происхождения (например, гематоксилин), либо животного происхождения (например, кармин) или основные (щелочные) краски. Окрашивание этими веществами имеет в своей основе главным образом адсорбцию, что является не микрохимической реакцией, а лишь методом для обнаружения морфологических структур ядра. О распределении и количестве в хромосомном аппарате ядра его химической основы — ДНК — позволяет судить цитохимическая реакция Фельгена (см. препарат 23). Различить в ядре структуры, имеющие ядрышковое происхождение (РНК) и хромосомное (ДНК), дают возможность гистохимические реакции при обработке препарата по Браше (см. препарат 24). Ядро обособлено от цитоплазмы особым образом устроенной ядерной мембраной, или оболочкой (1). В световой микроскоп ядерная мембрана видна в том случае, если она срезана косо и интенсивно окрашена. Ультраструктурная организа-

ция и ферментативное оснащение ядерной оболочки обеспечивает возможность активного и избирательного переноса крупных молекул и веществ. Таким образом осуществляется обмен между ядерным веществом и цитоплазмой. На наружном листке ядерной мембраны находятся рибосомы, при участии которых происходит синтез белка. Содержимое ядра — кариоплазма или нуклеоплазма — состоит из кариолимфы (ядерного сока), хроматиновых структур и ядрышек. Хроматиновые структуры представлены глыбками хроматина (2), которые концентрируются преимущественно по внутренней поверхности ядерной мембраны или вокруг ядрышка. Гистохимические реакции, например реакция Фельгена (см. препарат 23), и авторадиографический метод дают основание считать, что хроматин является комплексным соединением белка с нуклеиновой кислотой, т. е. нуклеопротеидом (ДНП). Хромосомы неделящегося ядра имеют вид сильно вытянутых деспирализованных нитей, не обнаруживающихся при световой микроскопии. Вследствие длины, извилистости и неупорядоченности расположения их трудно увидеть полностью и при электронно-микроскопическом исследовании ядра. На ультратонких срезах хромосомы оказываются перерезанными в разных направлениях и имеют вид палочек и гранул различных размеров. Однако деспирализация хромосом неполная. По их ходу встречаются спирализованные (конденсированные) участки, выявляющиеся при световой микроскопии как глыбки хроматина. Считают, что спирализация хромосом означает переход ДНП в неактивное состояние. Таким образом, в зависимости от характера упаковки элементарных хромосомных фибрилл различают две формы хроматина — конденсированный и диффузный. Диффузный хроматин соответствует эухроматину, который активен в синтетическом отношении. Процесс репликации и транскрипции обнаруживается именно в диффузном хроматине. Конденсированный хроматин соответствует генетически неактивному гетерохроматину, который в животных клетках выстилает всю ядерную оболочку, прерываясь (по данным электронной микроскопии) только в области пор. Глыбки конденсированного хроматина неправильной формы и различной величины разбросаны также по всему ядру. Некоторые из них локализованы около ядрышка. От глыбок хроматина легко отличить ядрыш-

ки (3), которые имеют вид темноокрашенных образований правильной округлой формы. Очертания ядрышек нерезкие в связи с отсутствием пограничной мембраны. Ядрышко обособлено от кариолимфы благодаря своей высокой плотности. Электронно-микроскопические и авторадиографические исследования дают основание считать ядрышко одним из продуктов активности хромосом в интерфазном ядре. Эта структура является весьма активным участком кариоплазмы, осуществляющим синтез белка, РНК, а также формирование рибосом. Синтезируемые в ядрышке вещества выделяются затем в цитоплазму. При этом ядрышко может вплотную подходить к ядерной мембране. Глыбки хроматина и ядрышки погружены в ядерный сок — нуклеолимфу (4). Этот компонент ядра плохо окрашивается и поэтому на препарате выглядит значительно светлее остальных образований ядра. При световой микроскопии эта часть ядра кажется бесструктурной. Электронно-микроскопическое и гистохимическое исследование показало, что в ядерном соке находятся гранулы РНП и сосредоточена большая часть ферментов ядра (дыхательные ферменты, ферменты, связанные с синтезом ДНК и РНК, ферменты белкового и аминокислотного обмена) и компонентов синтеза белка. Таким образом, нуклеолимфа ни в коей степени не является инертной промежуточной средой. Она транспортирует проходящие через нее вещества и осуществляет взаимосвязь ядерных и цитоплазматических структур. Надо сравнить общий рисунок и характер упаковки хроматина ядер клеток животного организма и растения (см. препараты 20 и 22).

В процессе жизнедеятельности клетки ядро претерпевает значительные и характерные структурные и функциональные изменения. В неделящейся клетке оно находится в интерфазном, метаболическом или рабочем состоянии и обеспечивает возможность выполнения клеткой ее специфических функций и подготовки к делению. Во время деления ядра оно претерпевает превращения, совершенно изменяющие структуру его интеркинетического состояния. Эпителиальные клетки кишки аксолотля интенсивно размножаются, поэтому в некоторых из них ядра не имеют описанного выше строения, так как находятся на различных стадиях митотического деления (см. препараты 28, 29, 30). Поскольку

интеркинетическое и митотическое состояние ядра перемежаются друг с другом и являются лишь двумя состояниями его жизненного цикла, постольку правильное представление о строении ядра можно получить, только связав структуры в том и другом состоянии в один общий процесс. Ядро принимает участие в синтезе белка и в других процессах метоболизма клетки, синтезе РНК и образовании рибосом, регуляции формообразовательных процессов и реализации наследственности, закодированной в ДНК посредством нуклеотидного кода, и, таким образом, необходимо для нормальной функции клетки. Изучение в морфологическом и функциональном отношении живых и фиксированных клеток демонстрирует значительную изменчивость формы и величины ядер. Однако общая структурная организация ядра всегда одинакова. Это свидетельствует о единстве принципов организации живого вещества в любой ткани животного и растительного организмов.

Препарат 21. Ядра клеток красного костного мозга кролика. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 18.

При малом увеличении видно, что красный костный мозг состоит из различных по величине и форме клеток. Большинство из них — это клетки крови, находящиеся на разных стадиях развития. Встречаются также клетки (ретикулярные и жировые), образующие строму (основу) костного мозга. Надо рассмотреть при большом увеличении особенности формы и структуры ядер этих клеток. Самыми крупными клетками костного мозга являются мегакариоциты. Они значительно превосходят в размере все остальные клетки красного костного мозга, имеют округлую или несколько неправильную форму (1), оксифильную цитоплазму и «гигантские» ядра (2). Ядра мегакариоцитов могут быть лопастными, сегментированными, дольчатыми, иногда кольце-

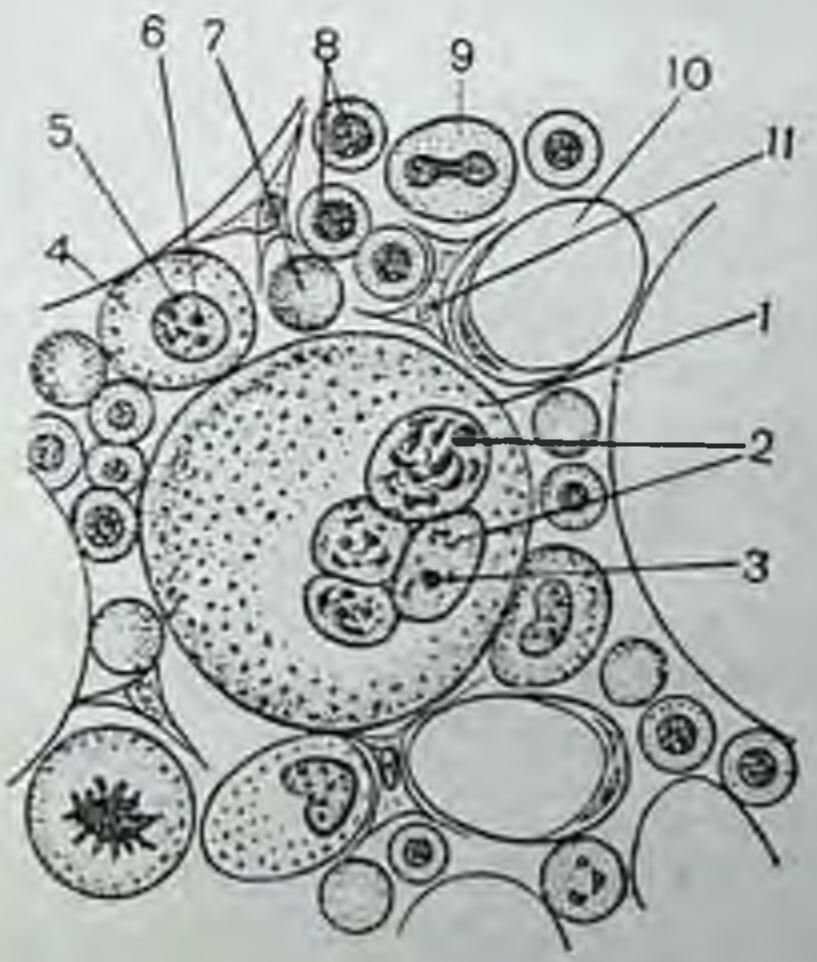


Рис. 18.

видной формы или состоят из утолщений типа четок. Они содержат крупные глыбки конденсированного хроматина, окрашенного в интенсивно-фиолетовый цвет, и множество ядрышек (3). Гемоцитобласты (клетки, образующие форменные элементы крови) (4) несколько меньше мегакариоцитов, имеют слабо базофильную цитоплазму и большое шаровидное светлоокрашенное ядро (5) с тонко структурированным хроматином и 1—2 ядрышками (6). Гемоцитобласты — исходная форма гемапоэза. Они интенсивно синтезируют белки. В их ядрах происходит активный процесс транскрипции, поэтому конденсированного хроматина немного. Часть клеток красного костного мозга находится на различных стадиях образования эритроцитов (7). Им свойственна различная степень оксифилии цитоплазмы (в связи с накоплением в ней гемоглобина), уплотнение и уменьшение ядра. В наиболее дифференцированных незрелых эритроцитах (нормобластах) (8) ядро сохраняет шаровидную форму и вследствие плотности упаковки хроматина выглядит почти черным. Активность нормобластов в синтезе РНК незначительна, основная часть хроматина их ядер находится в конденсированном состоянии. В меньшем количестве представлены зернистые лейкоциты на разных стадиях развития (9), имеющие в зависимости от степени дифференцировки ядра круглой, бобовидной или подковообразной формы с достаточно плотно упакованным хроматином и специфическую зернистость в цитоплазме. Кроме клеток крови, встречаются очень крупные жировые клетки (10) (см. препараты 10, 11 и 12). Ядра этих клеток имеют вытянутую овальную форму с плотно упакованным хроматином, расположены эксцентрично в узком ободке цитоплазмы. Имеются также ретикулярные клетки (11) отростчатой формы с слабо базофильной цитоплазмой, овальным, бледноокрашенным и тонкоструктурированным ядром и 1—2 ядрышками. Таким образом, изучение строения ядер клеток различных типов свидетельствует, что зависимость формы ядра от формы клетки хотя и имеет место, но далеко не постоянна. Особенности же структурной организации ядра (хроматиновые структуры и ядрышки) отражают степень активности синтетических процессов в клетке.

Препарат 22. Ядра растительных клеток. Корень лу-

ковицы лука. Окраска железным гематоксилином. Рис. 22.

При малом увеличении видна концевая часть корня — чехлик, состоящий из отмирающих, слущивающихся клеток. Зона размножения клеток — меристема, образована клетками прямоугольной формы. Зона роста состоит из таких же по форме, но более вытянутых клеток. При большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом, надо изучить строение неделящихся (интерфазных) ядер в клетках (1) меристемы. Крупное, шаровидное или слегка вытянутое ядро (2) располагается приблизительно в центре клетки. Кариоплазма обособлена от цитоплазмы (3) ядерной мембраной (4). Ядра растительных клеток по структуре принципиально не отличаются от ядер клеток животных. В ядре растительной клетки, как и в ядре животной, различают диффузный и конденсированный хроматин. Однако конденсированный хроматин ядра растительной клетки упакован в форме хромонем, различимых в световой микроскоп как скопления плотных, интенсивно окрашивающихся тонких нитей различного диаметра — хроматиновая сеть (5). Конденсированный хроматин растительных клеток располагается не по всей поверхности ядерной мембраны. Эти особенности структурной организации хроматина являются специфическими для ядер растительных клеток. Хроматин образует также глыбки и зерна. Крупные глыбки хроматина называются хромоцентрами (6) или кариосомами. Некоторые хромоцентры располагаются вблизи ядрышек. Одно-два ядрышка (7) представляют собой крупные, сферической формы образования.

Препарат 23. Дезоксирибонуклеиновая кислота в ядрах печеночных клеток. Печень аксолотля. Реакция Фельгена. (С методикой изготовления препаратов можно ознакомиться в руководствах по гистологической технике.) Рис. 19.

Гистохимическая реакция Фельгена дает возможность судить о наличии в клетке ДНК, ее локализации и интенсивности синтеза. Сущность метода Фельгена заключается в том, что продукты расщепления молекулы ДНК, взаимодействуя с бесцветной фуксинсернистой кислотой, образуют комплекс, обладающий пурпурной окраской. Таким образом, локализация продукта гистохимической реакции указывает местонахождение

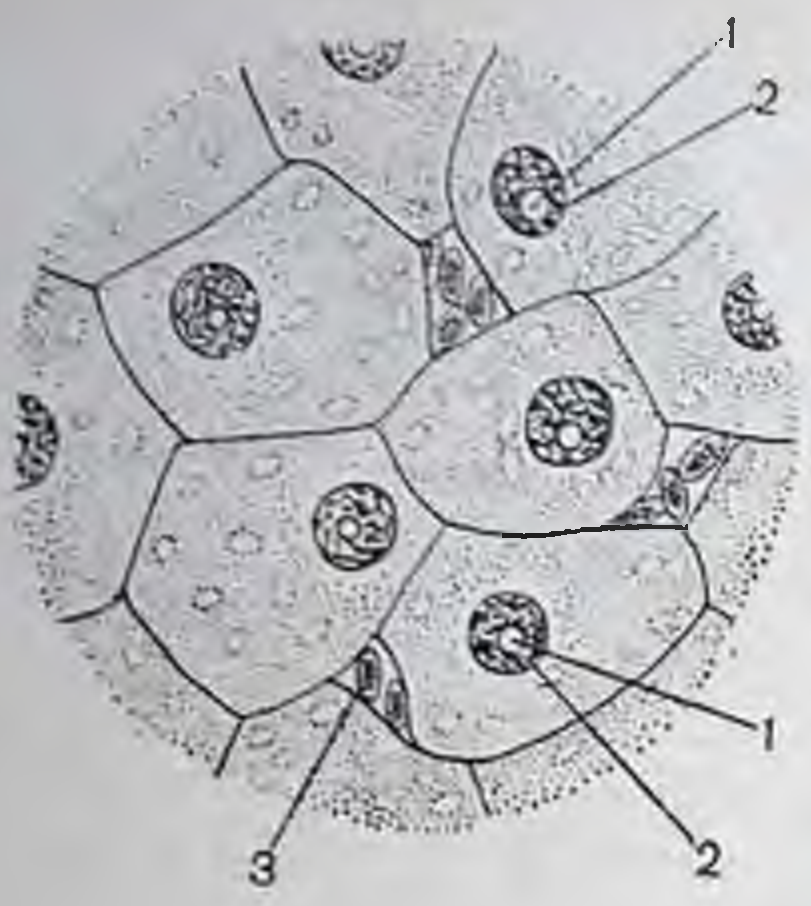


Рис. 19.

ДНК, а интенсивность окраски — ее концентрацию. При малом увеличении видны прилегающие друг к другу печеночные клетки (см. препараты 6 и 10). Их ядра имеют красно-фиолетовый цвет, так как окрашивается содержащаяся в них ДНК. Цитоплазма бесцветная, поскольку концентрация митохондриальной ДНК невелика (в митохондриях гепатоцитов находится ДНК, связанная с цитоплазматической наследственностью). При большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом, надо изучить структуру ядер гепатоцитов. Они содержат множество красно-фиолетовых глыбок, зерен и тонкоструктурированную сеть. Часть глыбок располагается по периферии ядра. Таким образом, проявляется неравномерность распределения ДНК (значит, и хроматина) по ядру. Зона ядрышек (1) бесцветна, так как ядрышки не содержат ДНК и являются Фельген-отрицательными. Рядом с ядрышковой зоной лежит несколько крупных, интенсивноокрашенных глыбок конденсированного околоядрышкового хроматина (2). Кроме гепатоцитов, в препарате видны клетки вытянутой уплощенной формы (так называемые Купферовские клетки). Ядра этих клеток (3) меньших размеров, чем ядра гепатоцитов, овальной или неправильной формы, очень интенсивно окрашены за счет плотных ярких глыбок и нитей. Существует количественная зависимость между содержанием ДНК в ядре и интенсивностью его окраски. Метод цитоспектрофотометрии позволяет сравнивать степень окрашенности препарата с эталоном, например гаплоидным ядром сперматозоида, или диплоидным ядром лимфоцита, или ядрами других клеток. Определение относительного количества ДНК в ядре выражается в единицах плоидности. Измерения содержания ДНК в гепатоцитах показывают, что количество ДНК в этих клетках неодинаково. Это свидетель-

ствует о том, что многие гепатоциты являются полиплоидными клетками. Поскольку в гепатоцитах имеется корреляция между размером ядра и количеством ДНК, постольку можно выделить на основании микроскопического исследования препарата ядра различных классов плоидности ($2n$, $4n$, $8n$ и т. д.).

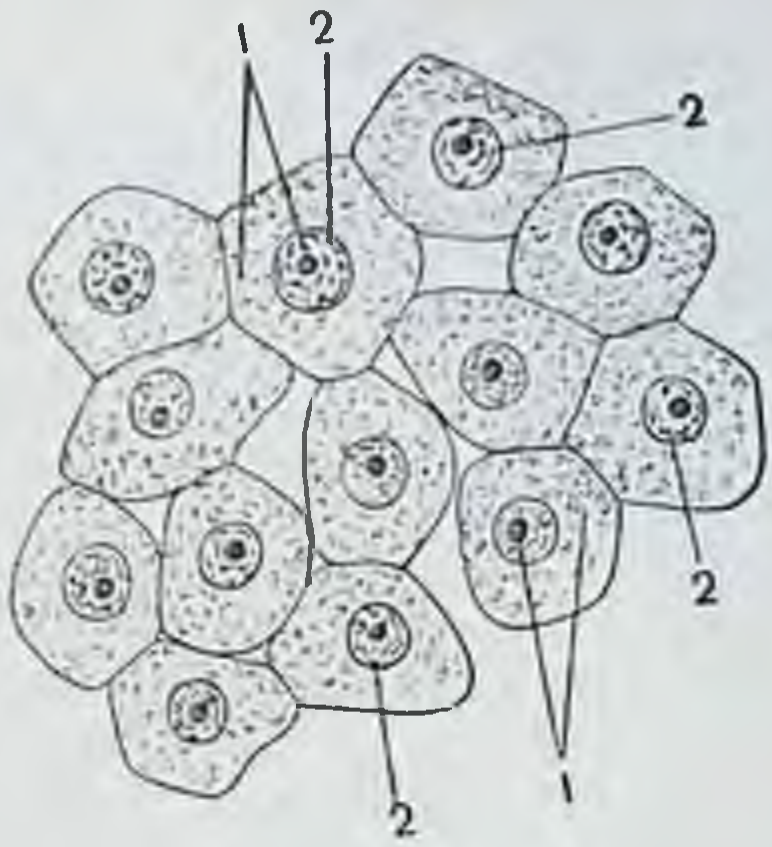


Рис. 20.

Препарат 24. Рибонуклеиновая кислота в клетках печени мыши. Окраска по Браше. (С методикой изготовления препарата можно ознакомиться в руководствах по гистологической технике.) Рис. 20.

Гистохимическая обработка препаратов по Браше дает возможность судить о распределении РНК в ядре и цитоплазме. Сущность метода заключается в избирательной адсорбции основных красителей (метиленового зеленого и пиронина) молекулами нуклеиновых кислот. Метиленовый зеленый и пиронин имеют сродство к молекулам фибриллярной формы. Поэтому ДНК хроматина ядра окрашивается в зеленый цвет. Пиронин адсорбируется на глобулярных нуклеопротеидных структурах и окрашивает РНК ядрышка и цитоплазмы в розовый цвет. Сравнение двух препаратов, окрашенных метиленовым зеленым и пиронином, один из которых предварительно обработан рибонуклеазой (фермент, разрушающий РНК), позволяет с достаточной степенью достоверности определить распространение в клетке РНК. При малом, а затем при большом увеличении (желательно с иммерсионным объективом) видно, что в препарате, не обработанном рибонуклеазой, плотные структуры ядрышкового происхождения (РНК) окрашены в розовый цвет (1), а структуры, имеющие хромоцентрическое происхождение (ДНК), — в зеленый цвет (2). На препарате, предварительно обработанном рибонуклеазой, хроматин по-прежнему окрашивается в зеленый цвет, а ядрышко становится бесцветным (вследствие разрушения РНК ферментом). Цитоплазма не

содержит РНК. Ее бледно-розовый цвет связан с окраской пиронином углеводов.

Препарат 25. Межклеточное вещество. Рыхлая соединительная ткань подкожной клетчатки крысы. (Препарат представляет собой небольшой кусочек подкожной клетчатки, зафиксированный, окрашенный железным гематоксилином, а затем расщепленный иглами на предметном стекле. Рыхлое расположение структурных элементов межклеточного вещества облегчает их изучение.) Рис. 73, А.

При малом увеличении видны многочисленные темноокрашенные ядра клеток, между которыми находится межклеточное вещество, содержащее различного вида соединительнотканные волокна. Надо выбрать наиболее тонкий (светлоокрашенный) участок препарата и изучить строение межклеточного вещества при большом увеличении. Межклеточное вещество состоит из основного или аморфного вещества и волокон. Бесструктурное и прозрачное основное вещество не обнаруживается при световой микроскопии и соответствует как бы фону препарата. Волокнистые структуры представлены коллагеновыми (1) волокнами, которые получили свое название из-за способности при длительном кипячении в воде давать клей — желатин, и эластическими (2) волокнами. Толстые, не ветвящиеся коллагеновые волокна имеют вид более или менее широких полос, располагающихся во всех направлениях. Они состоят из тонких волоконец (фибрилл), идущих параллельно друг другу и склеенных аморфным веществом. Такое строение обусловливает продольную исчерченность коллагеновых волокон, иногда заметную на препарате. Большая прочность коллагеновых волокон связана с их субмолекулярной организацией, строящейся по типу каната, в котором тончайшие нити (протофибриллы) сплетаются в прочный и нерастяжимый комплекс. Тонкие эластические волокна при световой микроскопии выглядят гомогенными, анастомозируют (соединяются) друг с другом и образуют единую эластичную сеть, легкорастяжимую и непрочную на разрыв. Эластические свойства этих волокон связаны с нестрогой упорядоченностью расположения протофибрилл в период расслабления волокна. При растяжении эластического волокна, напротив, протофибриллы располагаются параллельно его длинной оси. В отличие от клеток и других ядросодер-

жащих гистологических структур (см. препараты 18—24) межклеточное вещество представляет собой безъядерное живое вещество. Оно играет важную роль в обмене, являясь избирательным фильтром, через который вещества из кровеносных сосудов попадают в клетки, а продукты метаболизма — из клеток в кровеносные сосуды. Межклеточное вещество выполняет преимущественно механическую функцию в тканях. В соответствии с изменением действия механических факторов в нем происходит перестройка волокнистых структур. Межклеточное вещество образуется при непосредственном участии клеток рыхлой соединительной ткани фибробластов и фиброцитов (см. препарат 69) и за счет синтетических процессов, происходящих в нем самом. Структурные особенности и химический состав межклеточного вещества рыхлой соединительной ткани обусловливают его мягкую консистенцию. Межклеточное вещество занимает в организме человека и животных значительное место. Большое количество межклеточного вещества характерно для всех тканей внутренней среды.

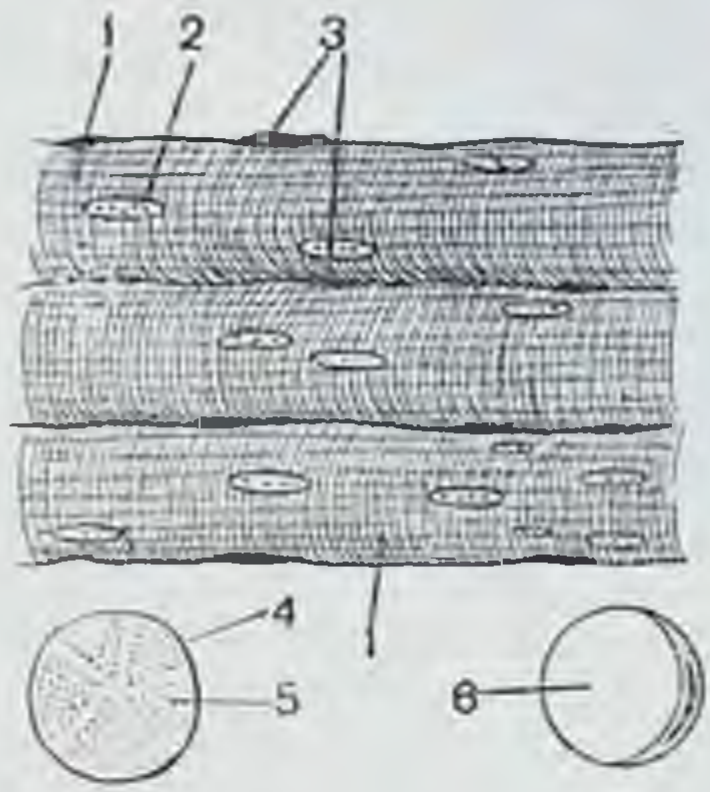


Рис. 21.

Препарат 26. Симпласт. Язык кролика. Окраска железным гематоксилином. Рис. 21.

При малом увеличении видно, что большинство гистологических структур являются неклеточными образованиями, имеющими вид тонких, длинных лент с многочисленными ядрами и исчерченностью цитоплазмы. Они называются поперечнополосатыми мышечными волокнами, имеют форму вытянутых цилиндров, могут располагаться поодиночке или пучками, идущими в трех взаимно перпендикулярных направлениях (продольном, поперечном и вертикальном). Поэтому поперечнополосатые мышечные волокна, перерезанные вдоль (на срезе видны только отрезки таких волокон), имеют вид лент различной длины. На поперечных срезах они имеют округлую, овальную (в результате взаимного сдав-

ливания) или полигональную форму. Часть поперечнополосатых мышечных волокон оказывается в косом сечении. Надо выбрать группу продольно срезанных слабоокрашенных (прозрачных) поперечнополосатых мышечных волокон и изучить их при большом увеличении. В одном мышечном волокне (1) число ядер (2) может достигать нескольких сотен, что дает основание отнести эти структуры к неклеточным формам организации живого вещества — симпластам. Одним из проявлений специфической дифференцировки цитоплазмы — саркоплазмы поперечнополосатого мышечного волокна является ее неоднородность, выражающаяся в поперечной и продольной исчерченности. Продольная исчерченность обусловлена наличием в саркоплазме специальных органоидов — миофибрилл, располагающихся параллельно друг другу вдоль длинной оси волокна и выполняющих специфическую для мышечных образований функцию сокращения (см. препарат 87). Поперечная исчерченность связана с неоднородностью структуры миофибрилл и дифференцировкой их на изотропные и анизотропные диски. Ядра поперечнополосатых мышечных волокон располагаются по периферии симпласта непосредственно под сарколеммой без особой правильности и имеют форму удлиненных овалов, содержат мало хроматина и 1—2 ядрышка. Их не следует путать с более мелкими округлыми или овальными темноокрашенными ядрами (3) соединительнотканных клеток, находящимися между мышечными волокнами, над или под ними (последнее можно определить с помощью микрометрического винта микроскопа). На поперечных срезах мышечные волокна (4) имеют округлую, овальную или полигональную форму, что свидетельствует о том, что эти симпласты не являются плоскими лентами, а их форма приближается к цилиндрической. Миофибриллы на поперечном разрезе имеют вид мелких точек (5). Иногда можно видеть, что группы миофибрилл отделены друг от друга прослойками саркоплазмы. В промежутках между поперечнополосатыми мышечными волокнами, кроме ядер соединительнотканных клеток, можно видеть жировые (6) клетки (см. препарат 12). На одном из краев среза, как правило, находится многослойный эпителий, полиморфные клетки которого тесно прилежат друг к другу, образуя сплошной пласт (см. препарат 87).

Препарат 27. Синцитий. Лимфатический узел кошки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 71.

При малом увеличении видно огромное количество лимфоцитов, имеющих вид мелких, круглых клеток темно-фиолетового цвета. В центральном отделе среза надо найти участок, относительно свободный от них, в котором видны клетки звездчатой формы, с слабо базофильной цитоплазмой и крупными структурированными ядрами. Надо изучить эти клетки и их взаимоотношения при большом увеличении. При светооптическом изучении создается впечатление, что клетки (1) связаны друг с другом своими цитоплазматическими отростками и образуют синцитий (соклетие), представленный ядросодержащими клеточными территориями звездчатой формы. Однако это впечатление ложное. Электронно-микроскопическое изучение синцития показало, что образующие его звездчатые структуры являются клетками, тесно соприкасающимися своими отростками. Следовательно, нет оснований относить синцитий к неклеточным структурам.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

Препарат 28. Митоз растительной клетки. Корень луковицы лука. Продольный срез. Окраска железным гематоксилином. Рис. 22.

При малом увеличении в кончике корня луковицы лука видны три резко различающиеся зоны. Концевая его часть образована корневым чехликом, состоящим из нескольких слоев плоских клеток, которые, достигнув поверхности, отмирают и постепенно слущиваются. Чехлик покрывает верхушку корня (так называемую точку роста) и выполняет защитную функцию. За корневым чехликом находится зона размножения клеток — меристема (делящаяся ткань), образованная клетками кубической формы, расположенными продольными рядами. Клеточные границы соответствуют соприкасающимся оболочкам соседних клеток (см. препарат 5). Зона роста представлена в основном молодыми клетками, у которых целлюлозная выстилка еще не сформировалась, вследствие чего их оболочка имеет вид тонкой одноконтурной линии. Часть этих клеток не делится (стадия интерфазы), а большинство находится на различных стадиях митоза. За зоной размножения

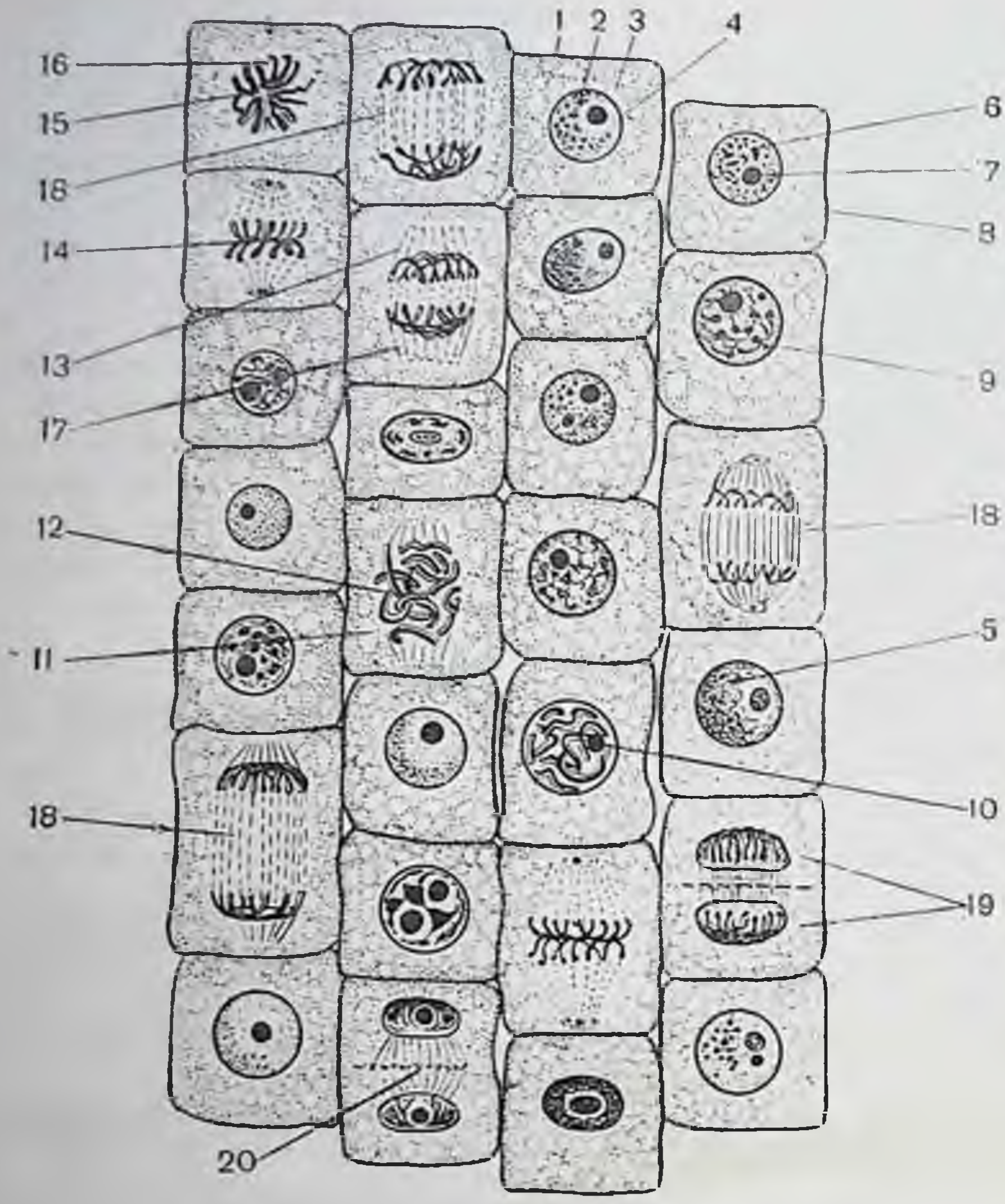


Рис. 22.

следует зона вытянутых клеток, или собственно корень. Она представлена вытянутыми вдоль длинной оси корня не размножающимися, а лишь растущими клетками. При большом увеличении надо просмотреть несколько полей зрения зоны размножения, найти и изучить клетки, находящиеся на разных стадиях митотического цикла; выбрать типичные, удачно попавшие в срез фигуры деления. Рисунки надо сделать в последовательности прохождения фаз митоза в живой клетке. Для удобства выполнения этой работы следует разделить лист альбома на десять частей, в каждой из них

зарисовать и обозначить следующие стадии: интермитотическая фаза (интерфаза); профаза (стадии плотного и рыхлого клубка и конец профазы); метафаза (прометафаза и стадия материнской звезды); начальная анафаза; поздняя анафаза; телофаза; разделившиеся (дочерние) клетки. Надо иметь в виду, что разделение митоза на фазы условно и на препарате наряду с типичными картинами различных стадий встретятся разнообразные переходы от одной фазы к другой. Сопоставляя статические картины, надо составить целостное представление о процессе митоза. Весь период существования клеток, способных к митотическому делению, называется митотическим циклом. Собственно митоз занимает лишь небольшую часть этого цикла. Большую часть митотического цикла клетки меристемы (1) находятся в интерфазе, под которой понимают отрезок времени, протекающий между двумя митотическими делениями. В интерфазе ядро (2) имеет округлую или овальную форму, обособлено от цитоплазмы (3) ядерной мембраной (4), содержит нежную хроматиновую сеть (5), мелкие глыбки хроматина (6) и 1—2 интенсивноокрашенных ядрышка (7). В интерфазе происходит рост клеток и подготовка их к митозу. Происходит удвоение (редупликация) молекул ДНК; вследствие интенсивного клеточного дыхания в цитоплазме создаются запасы АТФ, синтезируются макромолекулы, участвующие в образовании митотического аппарата (см. ниже). Хромосомы в процессе редупликации и после ее завершения находятся в деконденсированном состоянии и не обнаруживаются при световой микроскопии. Метод гистоавторадиографии позволяет на светооптическом уровне обнаружить морфологические эквиваленты процессов, происходящих в клетке в интерфазе. Профаза характеризуется прекращением нормального функционирования клетки и образованием митотического аппарата. В связи с прекращением синтетических процессов хромосомы инактивируются, конденсируются, утолщаются, укорачиваются, становятся видимыми в световой микроскоп. Вследствие этого в начале профазы (8) в ядре увеличиваются количество и величина глыбок хроматина, ядерная оболочка и ядрышко хорошо заметны. В результате дальнейшей конденсации хромосомы располагаются в ядре в виде клубка тонких, плотно закрученных нитей — стадия плот-

ного клубка (9). Продолжающаяся конденсация хромосом влечет к их дальнейшему утолщению и более рыхлому расположению в ядре — стадия рыхлого клубка (10). На этой стадии сохраняются ядрышко и ядерная оболочка и ядро еще представляет собой структуру, обособленную от цитоплазмы. Профаза завершается (11) растворением ядрышка; содержащиеся в нем молекулы РНК адсорбируются на поверхности хромосом. Ядерная мембрана распадается на ультрамикроскопические пузырьки эндоплазматической сети. В результате смешения кариоплазмы и цитоплазмы последняя называется миксоплазмой. Короткие, толстые, микроскопические видимые митотические хромосомы (12) беспорядочно лежат в миксоплазме и формируют хроматиновую часть митотического аппарата. Одновременно в цитоплазме начинается формирование митотического веретена (13) — ахроматиновой части митотического аппарата. Это происходит за счет полимеризации в длинные фибриллы и выстраивания в продольном направлении молекул специфического белка, синтезированного еще в интерфазе. Ультрамикроскопическая структура этих образований дает основание считать их микротрубочками. Следующей стадией митоза является метафаза (14), характеризующаяся завершением формирования митотического аппарата, который занимает по объему 50% тела клетки. Период от разрушения ядерной оболочки в конце профазы до расположения хромосом в экваториальной плоскости клетки в метафазе называется ранней метафазой, прометафазой или метакинезом. Вследствие продолжающейся полимеризации нитей митотического веретена каждая хромосома оказывается прикрепленной в области кинетохора к двум ахроматиновым нитям, подходящим к ним от противоположных полюсов клетки. Хромосомы перемещаются к центру клетки и располагаются в ее экваториальной плоскости — поздняя метафаза, или экваториальная пластинка. Центральные, изогнутые отделы хромосом с центромерой (15) обращены к центру клетки, а свободные теломерные концы (16) направлены на периферию. При рассмотрении хромосом сверху со стороны полюса (см. препарат 29) они образуют фигуру, напоминающую звезду. Поэтому метафазу называют также стадией материнской звезды. В этой фазе особенно отчетливо виден весь набор хромосом (карио-

тип) изучаемого объекта. Завершается метафаза началом разъединения хроматид (сестринских хромосом). Условно ее концом считают тот момент, когда хроматиды начинают отходить друг от друга и остаются соединенными лишь в области центромеров. Постепенно метафаза переходит в анафазу. В ранней анафазе (17) митотическое веретено вытягивается, клетка несколько удлиняется. Хроматиды каждой хромосомы вследствие натяжения нитей веретена и вызванного этим продольного расщепления центромеры отталкиваются и начинают расходиться к противоположным полюсам клетки. Таким образом, бывшие хроматиды становятся самостоятельными хромосомами, центромеры которых повернуты к полюсам клетки, а концы обращены к ее центру. В поздней анафазе (18) завершается расхождение хромосом и они собираются в области полюсов материнской клетки. Расхождение хромосом происходит очень быстро (они движутся со скоростью приблизительно 0,2—5 мкм в секунду). Завершающей стадией митоза является телофаза (19), на которой происходит реконструкция дочерних ядер, разрушение митотического аппарата и разделение тела клетки. Телофаза начинается с того момента, когда хромосомы доходят до полюсов клетки и в ней происходят заключительные кариокинетические и цитокинетические процессы. Кариокинетические процессы в телофазе как бы повторяют в обратном порядке изменения, происходящие в ядре в профазе. Постепенно хромосомы, находившиеся во время митоза в неактивном состоянии, меняют свои морфофизиологические свойства, деконденсируются, включаются в обменные процессы клетки и становятся невидимыми при светооптическом изучении. Исключение представляют глыбки хроматина (см. препарат 22). Из мембран эндоплазматической сети образуется новая ядерная оболочка; происходит синтез ядрышка при участии так называемой ядрышковой хромосомы. Цитокинетические процессы обеспечивают синтез фрагмопласта (20) — органеллы, свойственной только растительной клетке. Фрагмопласт выполняет функцию образования клеточной стенки, имеет бочкообразную форму и состоит из нитей, сформированных при участии микротрубочек и пузырьков Гольджи. Нити фрагмопласта протянуты от дочерних ядер к экватору клетки. Они направляют передвижение пузырьков Гольджи. из со-

держимого которых постепенно формируется клеточная стенка — клеточная пластинка. Мембраны пузырьков Гольджи сливаются по обе стороны клеточной пластинки и дают начало плазмалемме будущих дочерних клеток. Таким образом, митоз слагается из кариокинеза (деления ядра) и цитокинеза (деления клетки). Самыми продолжительными фазами митоза являются профаза и телофаза; самой короткой — анафаза. Во время митоза происходит более или менее равномерное распределение всех цитоплазматических структур между дочерними клетками. Молодая, только что обособившаяся клетка переходит в интерфазу, начиная этим свой митотический цикл. Сравнение кариокинеза у высших растений и животных (см. препарат 30) позволяет обнаружить сходство этих процессов. Вместе с тем митотическое деление у высших растений имеет свои особенности: формирование митотического аппарата происходит без участия центриолей и связанных с ними сфер; нити ахроматинового веретена имеют приблизительно одинаковую длину (отсутствует центральное веретено); разделение тела материнской клетки происходит при участии фрагмопласта.

Препарат 29. Митоз растительной клетки. Корень луковицы лука (поперечный срез). Окраска железным гематоксилином. Рис. 23.

При малом увеличении (А) видны меристематические клетки зоны деления. Клетки, расположенные по периферии корня, на срезе имеют приблизительно квадратную форму (1); по мере приближения к центрально-

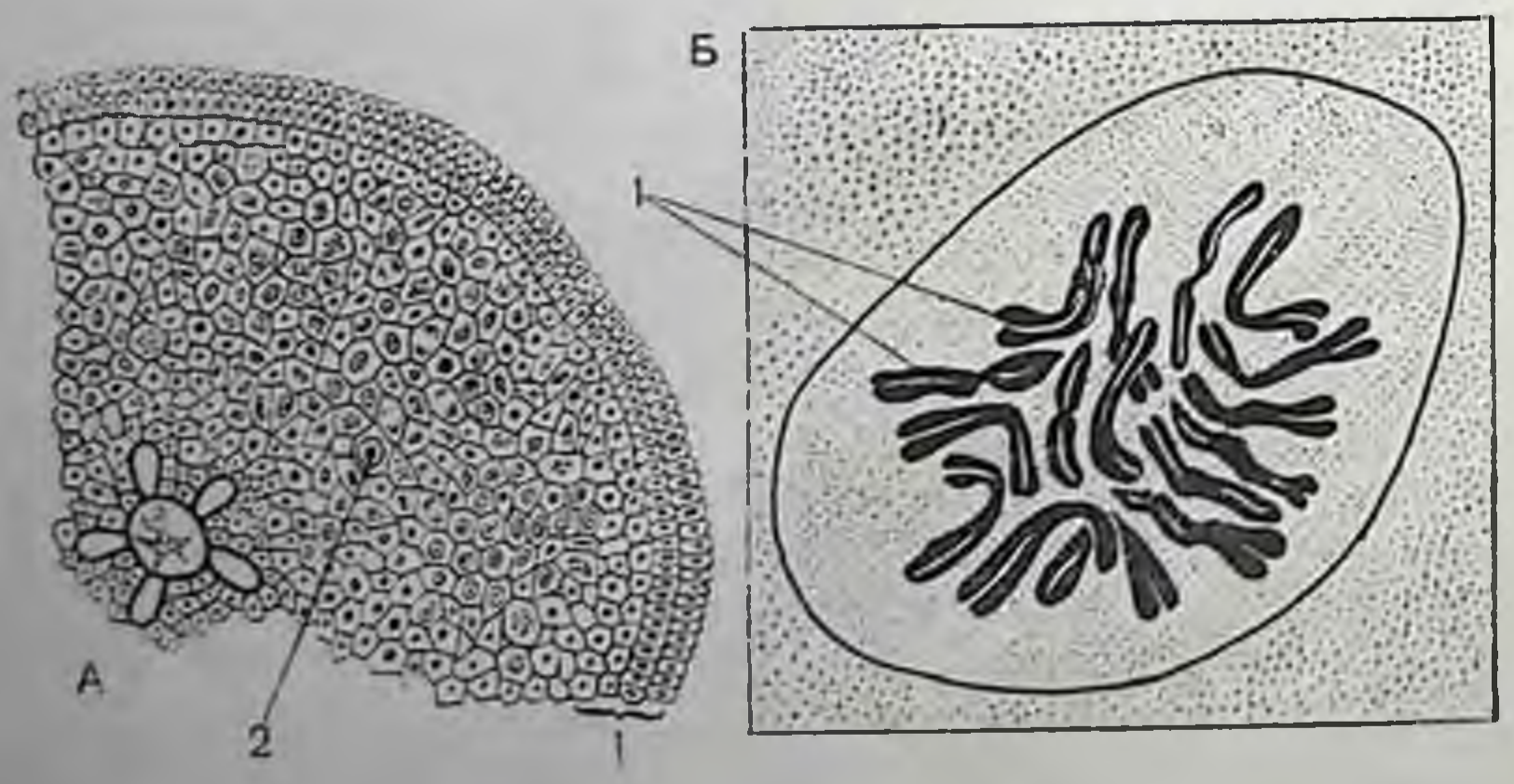


Рис. 23.

му отделу корня они приобретают многоугольную форму (2). Их крупные ядра находятся в состоянии интерфазы или различных стадий митоза. Фазы митотического деления видны с полюса клетки. Интерфаза и профаза выглядят так же, как и на препарате 28, анафазу и телофазу не удается увидеть целиком, так как клетки или не попадают полностью в срез, или их изучение затруднительно из-за отдаленности полюсов. Среди клеток, находящихся на стадии поздней метафазы, надо выбрать такую, в которой экваториальная пластинка не разрушена при резке на микротоме, все хромосомы располагаются в одной плоскости, и изучить ее при большом увеличении желательно с иммерсионным объективом (Б). Хромосомы (1) значительно различаются по форме и величине, имеют вид более или менее коротких или длинных, прямых или изогнутых палочек. Число хромосом, особенности их формы и другие признаки постоянны и специфичны для всех соматических (от греч. soma — тело; все клетки организма, за исключением половых, представляют собой соматические клетки) клеток представителей определенного вида растений, животных, а также для человеческого организма и определяются как набор хромосом или кариотип. Если перерисовать или сфотографировать набор хромосом, то можно подсчитать их число. Кариотип лука равен 16.

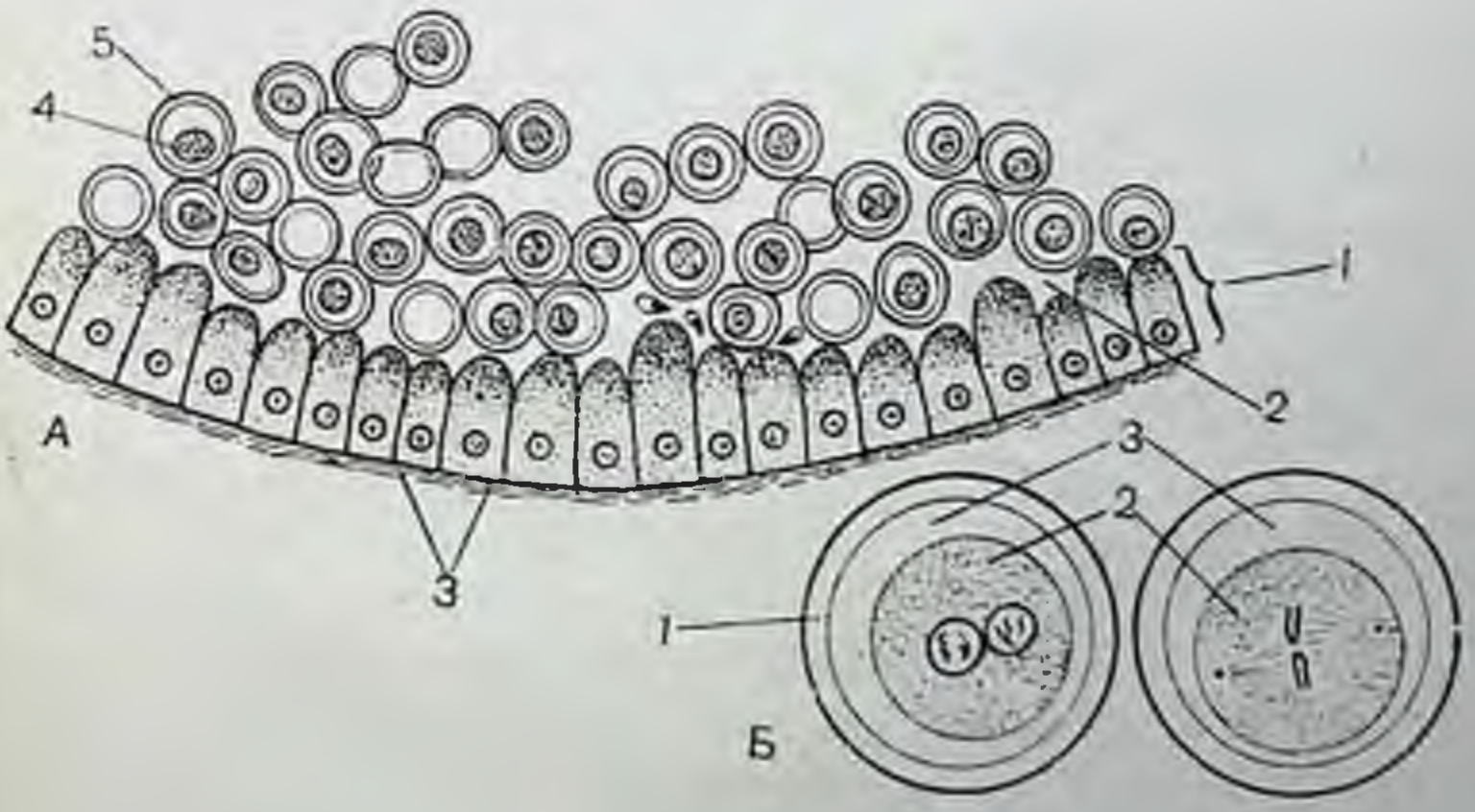


Рис. 24.

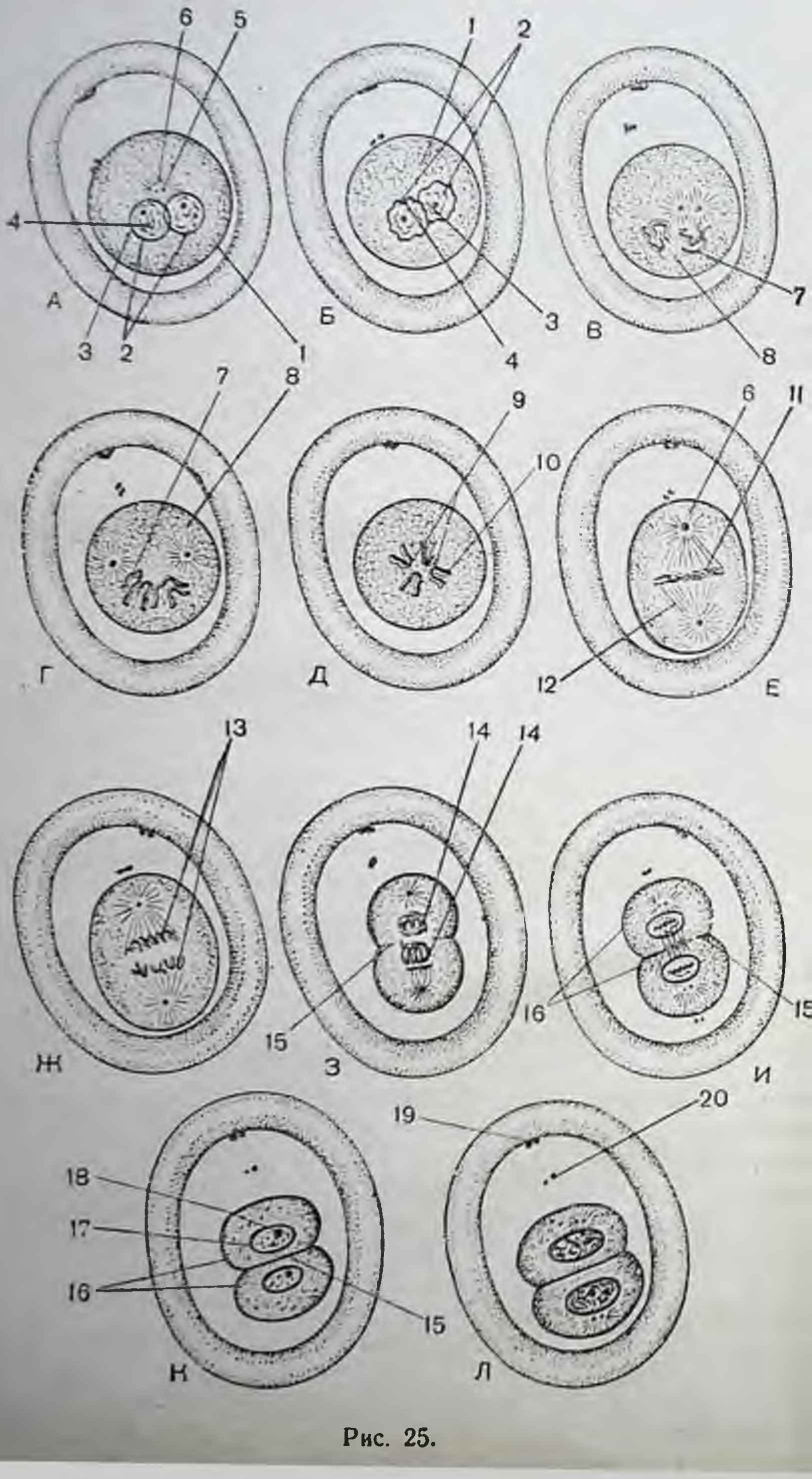


Рис. 25.

Препарат 30. Митоз яйцеклеток лошадиной аскариды. Поперечный срез матки. Окраска железным гематоксилином. Рис. 24 и 25.

При малом увеличении (рис. 24, А) видно, что стенка матки выстлана эпителиальной тканью (1), колбообразные клетки которой выступают в ее полость (2). Эпителий подстилает соединительная ткань (3), под которой лежат гладкие мышцы. В полости матки множество оплодотворенных яйцеклеток (4) — зигот, окруженных толстой оболочкой (5), находящихся на стадиях митотического деления и образования бластомеров. Оболочка на ранних стадиях созревания может прилежать к цитоплазме яйцеклетки, на более поздних стадиях (рис. 24, Б) между оболочкой (1) и яйцеклеткой (2) появляется светлая щель — околожелточное пространство (3). При большом увеличении (рис. 25), желательно с иммерсией, надо изучить стадии митотического деления (дробления) зиготы. Рисунки должны отражать последовательность прохождения фаз митоза. Следует разделить лист альбома на десять частей, на каждой из которых зарисовать и обозначить следующие стадии: ранняя профаза (А) происходит еще до завершения оплодотворения (см. препарат 38). Поэтому в цитоплазме (1) зиготы находятся два ядра (2) — женское (ядро яйцеклетки) и мужское (ядро сперматозоида). Установить их половую принадлежность трудно. Ядра-пронуклеусы окружены каждый оболочкой (3). Каждое из них содержит по две хромосомы (гаплоидный набор), которые вследствие начавшейся конденсации имеют вид фрагментов (4) тонких нитей. Около ядер иногда заметна центросома, или клеточный центр. Это образование состоит из одной или двух парных центриолей (5), представляющих собой мелкие, темноокрашенные зернышки. Удвоение центриолей происходит в телофазе предшествующего деления; расхождение же их начинается в профазе и завершается в метафазе. В неделящейся клетке центриоли обычно лежат в центре сферического слоя цитоплазмы, называемого центросомой или центросферой. В делящихся яйцах аскариды вокруг центросомы видна еще и лучистая зона (6) — астросфера. Каждая центриоль под электронным микроскопом имеет форму цилиндра, стенка которого состоит из 9 групп трубочек, а каждая группа в свою очередь содержит 2—3 трубочки. Цент-

риоли обычно располагаются парами и лежат перпендикулярно друг другу. Клеточный центр относится к органоидам общего значения. В процессе митоза он определяет полюсы делящейся клетки и принимает участие в формировании ахроматинового веретена. Стадия рыхлого клубка (Б) сопровождается деформацией ядерных оболочек и завершается (В) их растворением. Хромосомы (7) свободно лежат в миксоплазме (8). Центриоли начинают расходиться в противоположные стороны. Впоследствии они формируют полюсы митотического аппарата, определяя ориентацию митотического веретена деления. В прометафазе (Г) завершается конденсация хромосом, вследствие чего повышается их способность окрашиваться. На удачных срезах в миксоплазме могут быть видны четыре нитевидные хромосомы, отличающиеся по величине и форме. К концу метафазы (Д) и (Е) хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки. Если срез прошел через зиготу (Д) параллельно экваториальной плоскости веретена, то могут быть видны четыре петлеобразные хромосомы, образующие фигуру материнской звезды. Изогнутые отделы (9) хромосом направлены к центру клетки, а свободные концы (10) обращены к ее периферии. Иногда видно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид (сестринских хромосом), образование которых произошло путем редупликации еще в интерфазе. Центриоли в этом случае не видны, так как оказались вне плоскости среза. На меридиональном срезе зиготы (Е) виден окончательно сформировавшийся митотический аппарат. Его хроматиновая часть представлена хромосомами, образующими фигуру экваториальной пластинки (11). Ахроматиновая часть состоит из нитей (микротрубочек) ахроматинового веретена (12) и коротких нитей, идущих от центриолей к периферии клетки и образующих астросферу. Часть нитей веретена прикрепляется к хромосомам в области их кинетохоров. Четкость выявления структур ахроматиновой части митотического аппарата зависит от качества фиксации. Нередко при отчетливо выявленных центриолях веретено видно менее ясно, и наоборот, при хорошо видимом веретене хуже видны центриоли. Периферические отделы миксоплазмы вакуолизированы. В анафазе (Ж) хроматиды или сестринские хромосомы (13) разъединяются и отходят двумя группами в направлении центриолей; их

свободные концы направлены к экваториальной плоскости веретена, а изогнутые части — к полюсам клетки. В ранней телофазе (3) начинается потеря обособленности хромосом, их деконденсация и формирование ядер (14) дочерних клеток. Одновременно появляется начальная перетяжка (15) клетки, являющаяся следствием сложных, пока недостаточно изученных цитокинетических процессов. Одним из таких процессов считают токи цитоплазмы, в возникновении которых играет не последнюю роль агранулярная эндоплазматическая сеть. В поздней телофазе (11) продолжается реконструкция дочерних ядер, прогрессирует деконденсация хромосом, восстанавливается ядерная оболочка. Астросфера становится гомогенной; центральное веретено, которое может еще сохраняться, пересекает перетяжка, полностью разделяющая материнскую клетку на две дочерние (16). Органоиды приблизительно равномерно распределяются по дочерним клеткам. В клетках (бластомерах) разделившейся зиготы (К, Л) образуются ядерная мембрана (17) и ядрышко (18); ядра принимают обычное интеркинетическое строение. В пенистой цитоплазме около ядра иногда выявляется центросома. На всех стадиях митотического деления под оболочкой яйца видно первое редукционное тельце (19), а на поверхности зиготы — второе тельце (20) (см. препарат 38). Сравнение митотического деления клеток животных и растительных организмов (препараты 28, 29) демонстрирует, что, несмотря на некоторые различия в механизме карио- и цитокинеза, в функциональном отношении эти процессы идентичны. С функциональной точки зрения митоз может быть разделен на три периода: 1. Период реорганизации — начало образования структурных элементов, присущих митотическому ядру, разрушение некоторых структур и временное формирование новых (профаза). 2. Период движения и деления хромосом (метафаза и анафаза). 3. Период реконструкции — восстановление организации, типичной для неделящейся клетки (телофаза).

Препарат 31. Амитоз эпителиальных клеток. Отпечаток поверхности слизистой оболочки мочевого пузыря мыши. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 26.

При малом увеличении видны различной величины и формы (от округлой до гантелеобразной) ядра эпителиальных клеток слизистой оболочки мочевого пузыря.

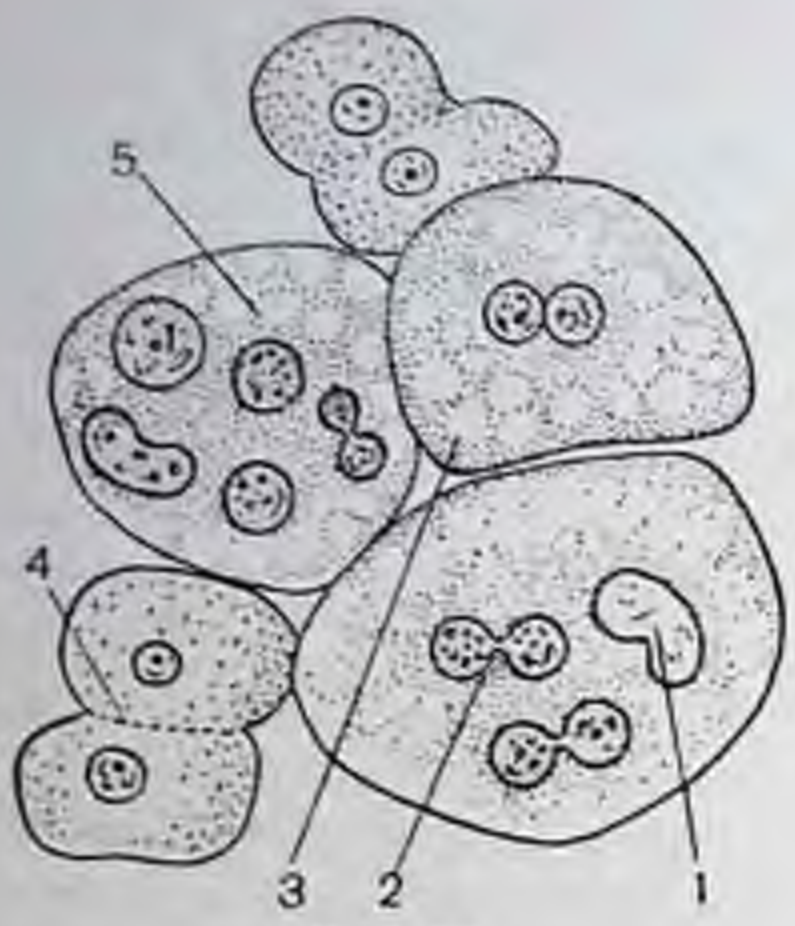


Рис. 26.

Слабо оксифильная цитоплазма этих клеток почти неразличима, однако с опущенным конденсором и прикрытой диафрагмой можно видеть клетки различной величины. В крупных, неправильной округлой формы клетках содержится одно, два, три и более ядер. Среди делящихся ядер можно видеть также ядра, находящиеся на различных стадиях амитотического деления. Эти ядра надо изучить при большом увеличении. Во время прямого деления ядро остается в интерфазном состоянии и клетка не перестает функционировать. О начале амитоза свидетельствует изменение формы ядра. Оно (1) вытягивается в длину, в средней части образуется перетяжка (2), которая быстро истончается и разрывается. Клетка становится двуядерной (3). В дальнейшем может произойти цитотомия (4). Нередко цитотомия задерживается или вообще не наступает, в результате чего возникают многоядерные клетки (5). Иногда видно деление ядрышка, которое удлиняется и перешнуровывается. Прямое деление клеток эпителия мочевого пузыря является дегенеративной формой, так как предшествует отмиранию этих клеток.

ОСНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ

Препараты этой главы иллюстрируют морфофизиологические и цитокинетические особенности половых клеток, эмбриональных зачатков и структур, возникающих в ходе гистогенеза. Они способствуют формированию целостного представления о самых ранних этапах индивидуального развития и демонстрируют на фактическом материале значение принципа исторической преемственности формы и структуры.

Препарат 32. Яйцеклетка моллюска. Яичник беззубки (анодонты). Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 27 и 28.

При малом увеличении надо найти в яичнике фолликулы с крупными, шарообразной формы яйцеклетками и изучить строение яйцеклетки при большом уве-

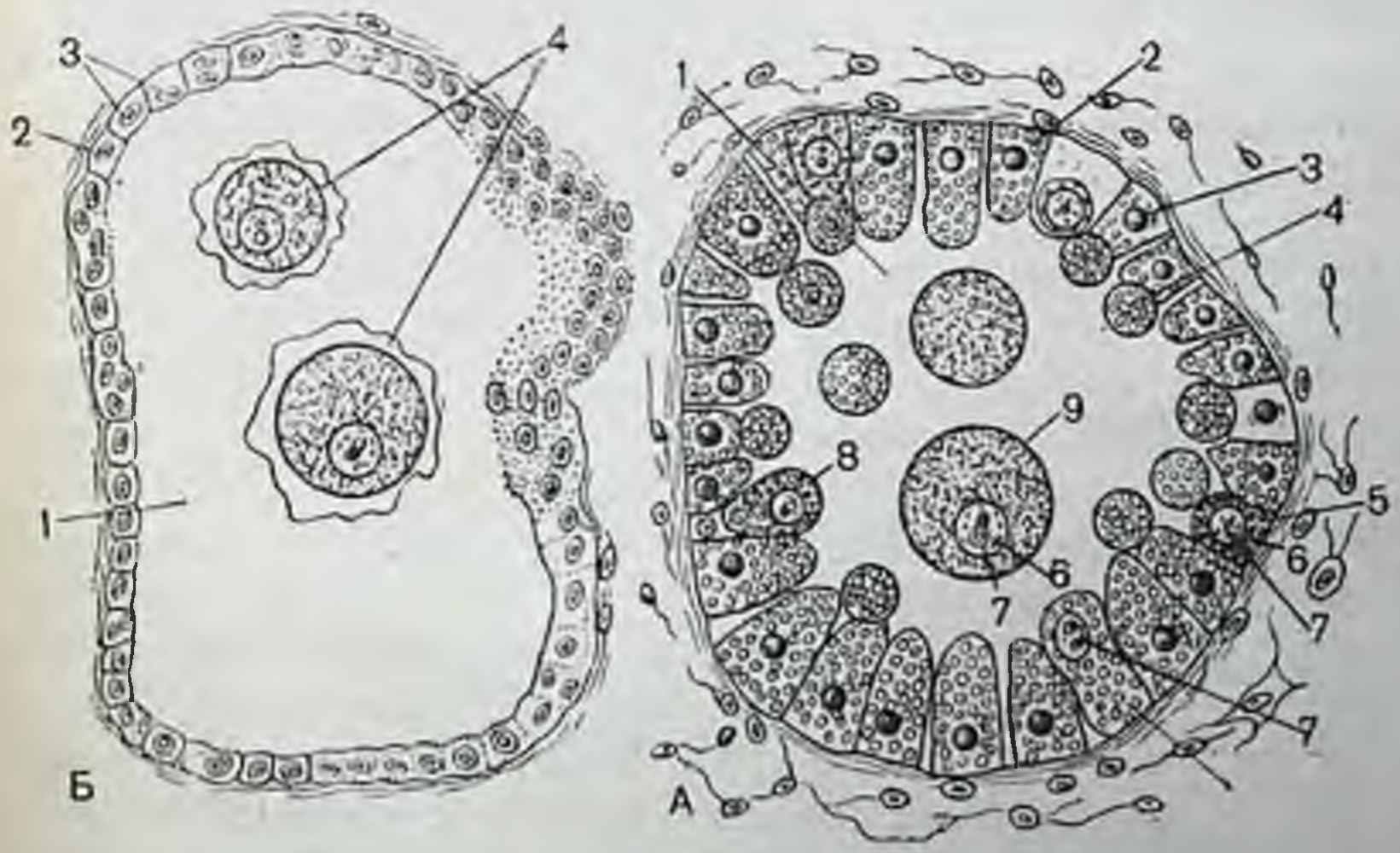


Рис. 27.

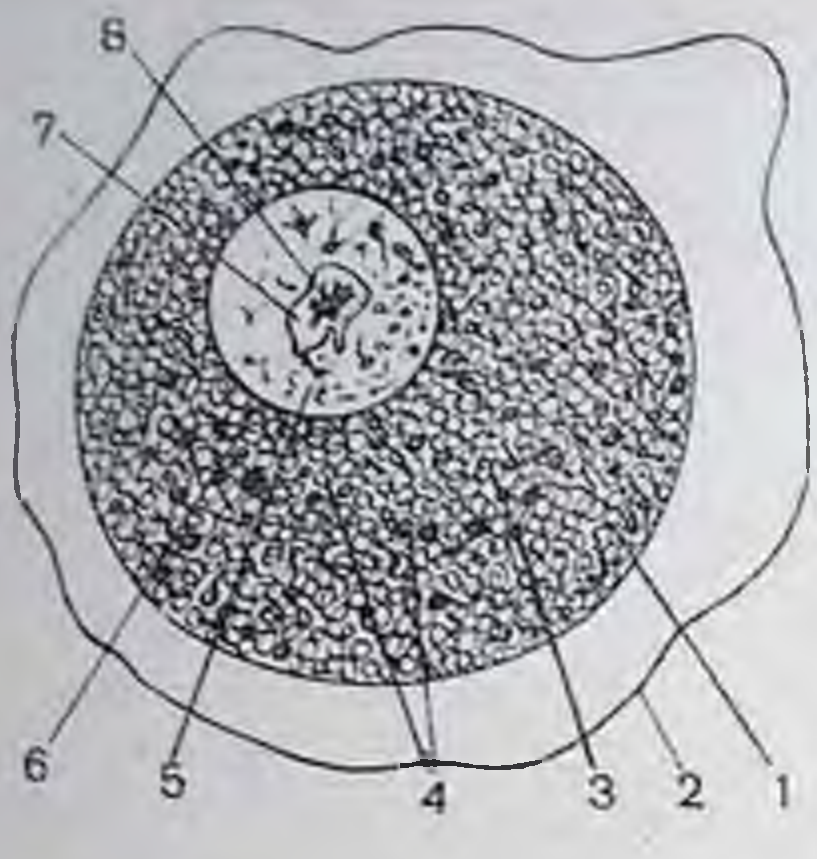


Рис. 28.

личении. В некоторых препаратах (рис. 27, А) большинство фолликулов имеют небольшой просвет (1) и относительно толстую стенку, образованную желточными клетками (2) цилиндрической формы, с маленьким компактным ядром (3) и цитоплазмой красноватого цвета. Поперечные и косые сечения клеток овальные или округлые (4). Среди этих клеток находятся ооциты первого порядка. В зависимости от фазы роста они имеют различную величину и окраску. В начале малого роста яйцеклетки (5) мелкие, с относительно крупным, бледно окрашенным ядром (6) и двойным ядрышком (7). По мере роста в цитоплазме яйцеклеток накапливается РНК, увеличивается количество органоидов, вследствие чего нарастает базофилия цитоплазмы и она приобретает красновато-фиолетовый цвет. В фазе большого роста (8) яйцеклетки увеличиваются в размере, продвигаются к просвету фолликула. Вследствие интенсивного синтеза белков и желтка цитоплазма приобретает оксифильные свойства, что проявляется появлением красноватого оттенка. Выросшие яйцеклетки (9) теряют связь со стенкой фолликула и оказываются в его просвете. В других препаратах виден также выводной проток (рис. 27, Б). Он имеет большой просвет (1) с относительно тонкой стенкой, образованной клетками (2) кубической формы, с мелкозернистой цитоплазмой и мелкими компактными ядрами (3). В просвете протока находятся яйцеклетки (4), завершающие рост. Их надо изучить при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом (рис. 28). Яйцеклетка покрыта прилегающей к цитоплазме тонкой первичной оболочкой—цитолеммой (1) и вторичной оболочкой (2), отделяющейся от яйцеклетки и образующей складки. В цитоплазме (3) находятся зерна желтка (4) красноватого цвета. Фиолетовый оттенок кортикального слоя цитоплазмы обусловлен значительным количеством ор-

ганоидов, участвующих в синтетических процессах. Бедное хроматином ядро (5) расположено эксцентрично, его оболочка (6) хорошо выражена. Ядрышко двойное. Неодинаковая окраска его более крупной (7) и мелкой (8) частей свидетельствует об их различном функциональном состоянии.

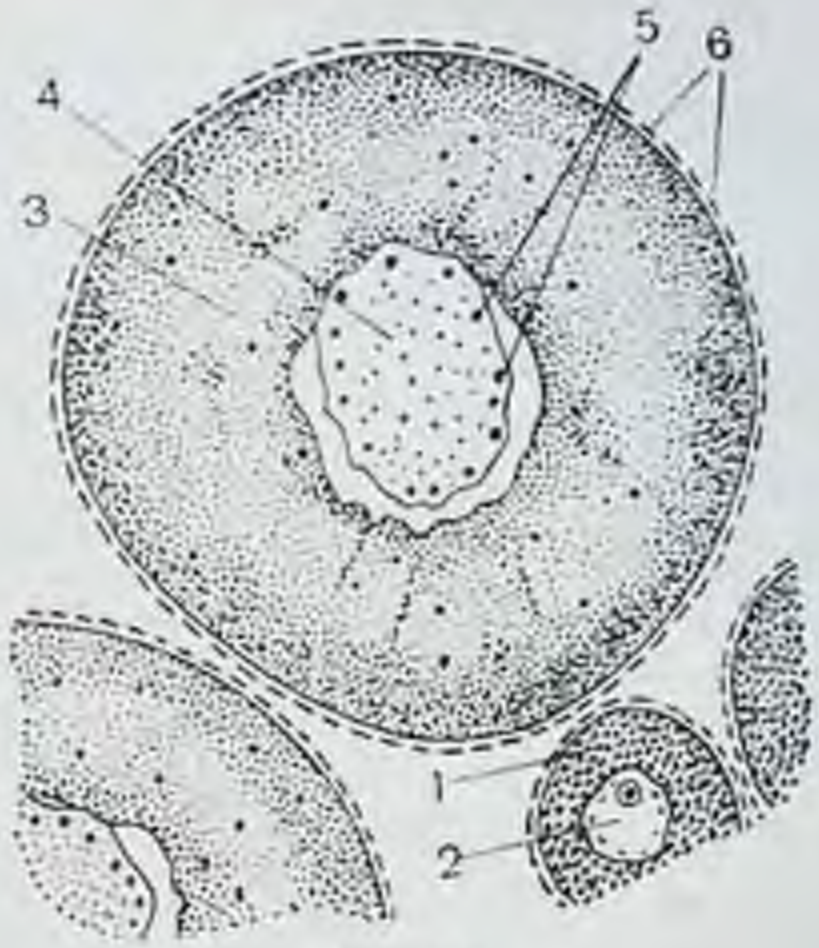


Рис. 29.

Препарат 33. Яйцеклетка лягушки. Яичник лягушки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 29.

При малом увеличении в соединительнотканной строме (основе) яичника видны яйцеклетки на разных этапах стадии роста, имеющие поэтому неодинаковую величину и окраску. В начале стадии роста яйцеклетка (1) небольшого размера, с базофильной цитоплазмой и бледным ядром (2). Хромосомы деконденсированы, на их ДНК многократно копируются рибосомные гены; на петлях хромосом типа «ламповых щеток» синтезируется информационная РНК. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней всех типов РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий. В фазе «большого роста» ооцит (3) резко увеличивается в объеме за счет отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; цитоплазма приобретает оксифильные свойства и окрашивается эозином в красноватый цвет. В крупном бледноокрашенном ядре (4) большое количество копий рибосомных генов в виде ядрышек (5), расположенных в основном под ядерной мембраной и образованных как бы «впрок» еще в фазе «малого роста». Структурная организация ядра свидетельствует о генетической активности наследственного материала. На всех этапах стадии роста яйцеклетки окружены слоем плоских фолликулярных клеток с ядрами (6) округлой, овальной или палочковидной формы, интенсивно окрашенными гематоксилином.

Препарат 34. Сперматозоиды петуха. Мазок спермы. Окраска железным гематоксилином. Рис. 30.

При малом увеличении надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом. Передняя часть сперматозоида представлена несколько вытянутой и изогнутой головкой (1), в области которой находится крупное компактное ядро. Цитоплазма образует слабо заметный ободок вокруг ядра. Электронная микроскопия обнаруживает в цитоплазме переднего отдела головки видоизмененные элементы комплекса Гольджи, образующие акросому (в ней содержится фермент гиалуронидаза, способствующий проникновению сперматозоида в яйцеклетку). Следующая за головкой шейка сперматозоида незаметно переходит в промежуточный, или связующий, отдел хвостика (2). Электронная микроскопия позволяет обнаружить в цитоплазме хвостика центриоли, митохондрии и осевую нить. Последняя является специальным органоидом, принимающим участие в обеспечении подвижности этой клетки. Являясь аппаратом движения, осевая нить построена по той же схеме, что и мерцательные реснички, жгутики, бичики простейших животных.

Препарат 35. Сперматозоиды морской свинки. Мазок спермы. Окраска железным гематоксилином. Рис. 31.

Рис. 30.

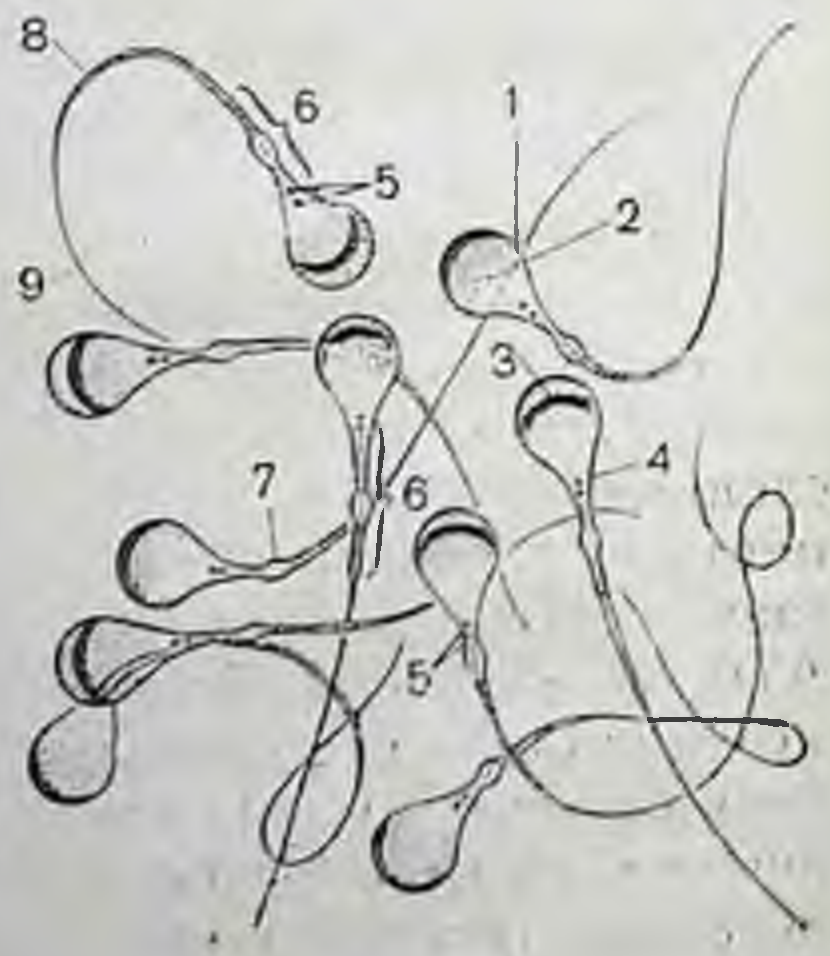


Рис. 31.

При малом увеличении видно большое количество сперматозоидов. Нередко они склеиваются головками и создается впечатление, что многие из них имеют по нескольку хвостиков. Надо найти участок, в котором сперматозоиды лежат поодиночке, и изучить их при большом увеличении (рис. 31), желательно с иммерсионным объективом. Сперматозоиды морской свинки отличаются от сперматозоидов петуха соотношением размеров их отделов и главным образом грушевидной формой головки (1). Головка содержит ядро (2), окруженное тонким слоем слабо заметной цитоплазмы, и акросому (3). Ядро занимает большую часть головки и бедно хроматином. Акросома имеет форму плотного, темноокрашенного чехлика (колпачка). В цитоплазме шейки (4) находятся две центриоли (5), имеющие вид очень мелких темных точек. Электронная микроскопия обнаруживает ближайшую к ядру центриоль в виде цилиндра и удаленную от ядра, сильно измененную и входящую в состав двигательного аппарата сперматозоида. В связующем отделе (6) имеется небольшое утолщение (7). Этот отдел содержит осевую нить хвостика и цитоплазму, богатую митохондриями, гликогеном и другими макроэргическими веществами, обеспечивающими сперматозоид энергией. Главный (8) отдел хвостика состоит из осевой нити и окружающей ее цитоплазмы. Последняя содержит фермент аденозинтрифосфатазу, расщепляющую АТФ. В концевом (9) отделе хвостика осевая нить покрыта только плазмалеммой. Представление о деталях строения хвости-

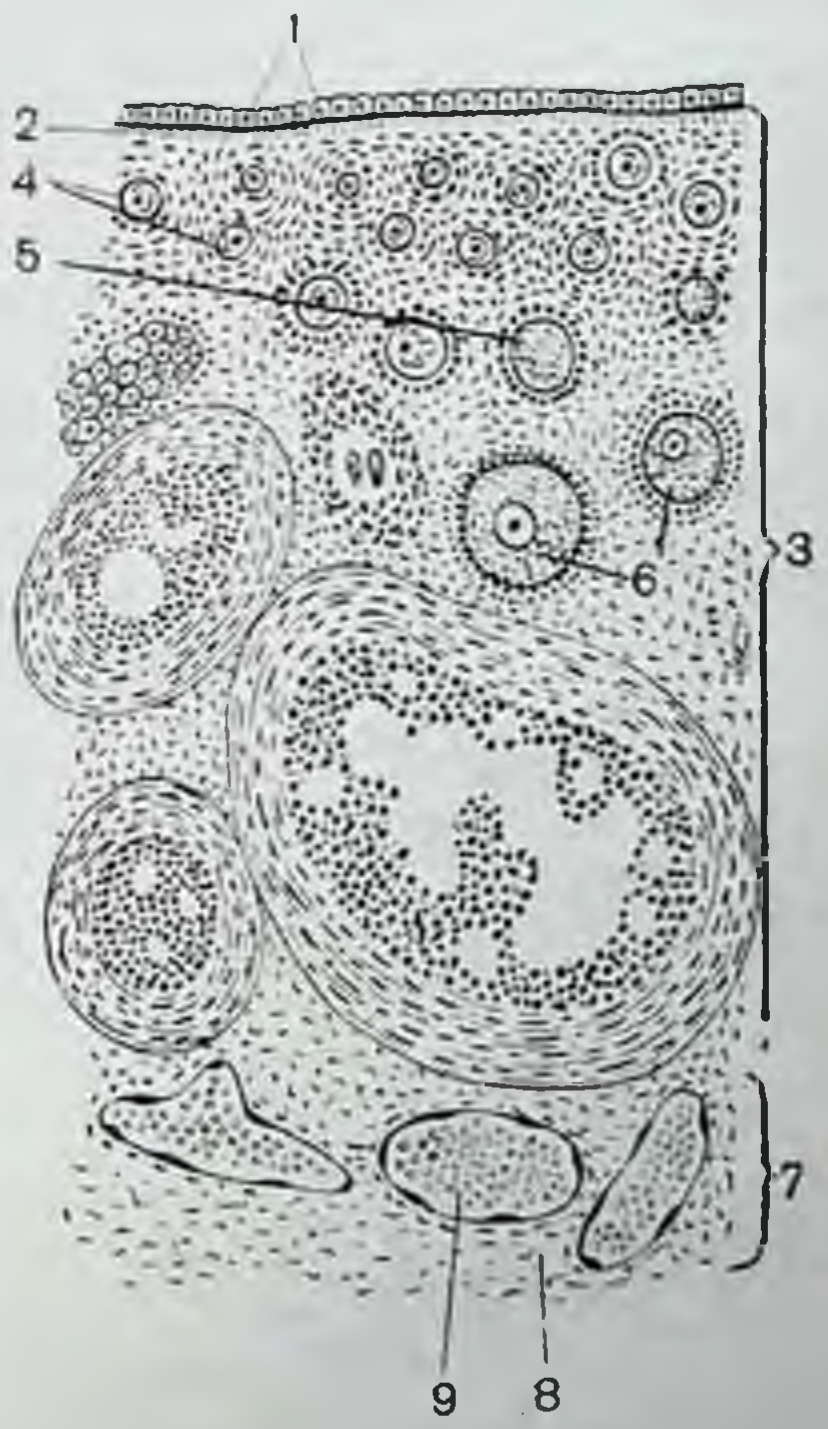


Рис. 32.

ка спермиев получено с помощью электронной микроскопии.

Препарат 36. Яйцеклетка млекопитающего. Яичник кошки. Окраска железным гематоксилином и эозином. Рис. 32—35.

При малом увеличении (рис. 32) под однослойным эпителием (1) и белочной оболочкой (2) в корковом веществе (3) видны яркоокрашенные фолликулы (4, 5, 6), размеры и организация которых зависят от степени их зрелости, а также образования, развившиеся вследствие овуляции или гибели фолликулов. В свет-

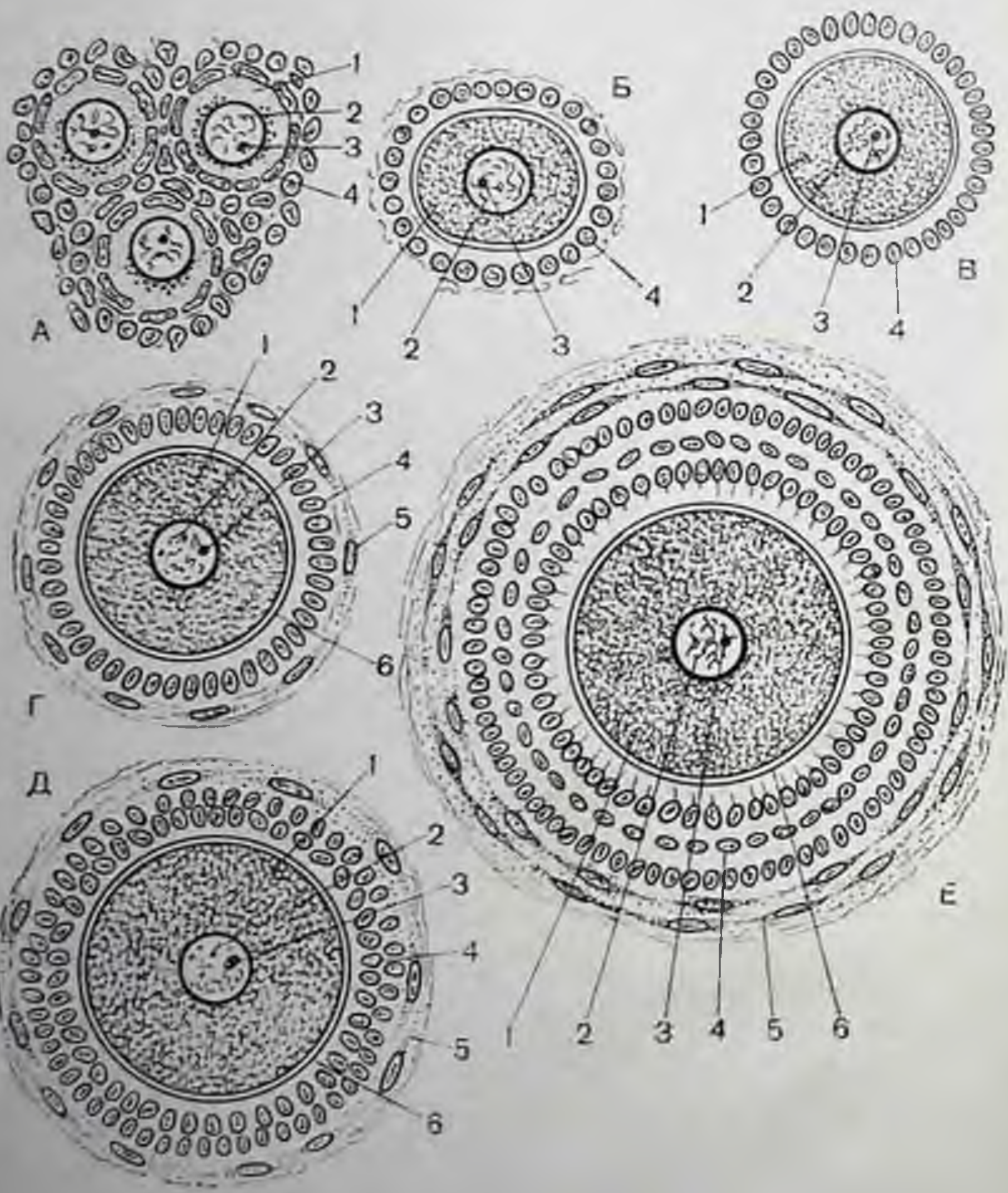


Рис. 33.

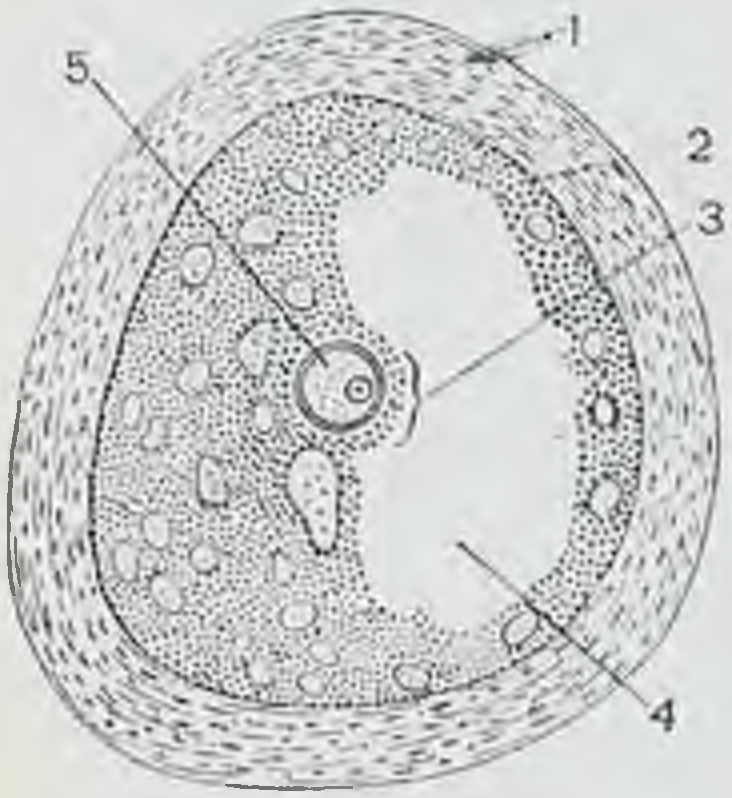


Рис. 34.

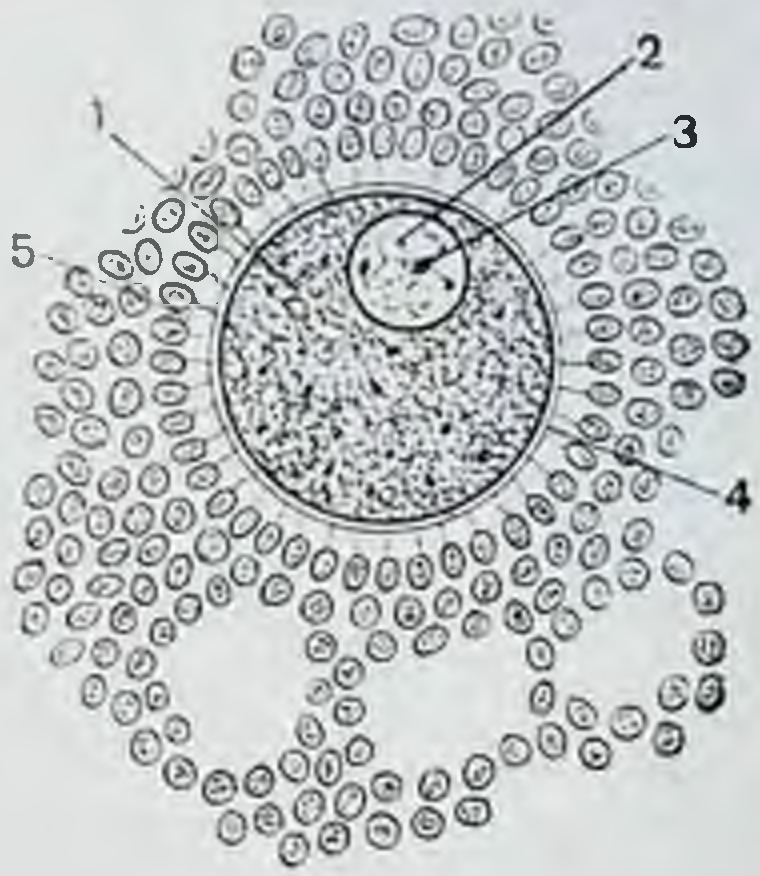


Рис. 35.

лоокрашенном мозговом веществе (7), образованном рыхлой соединительной тканью (8), находятся сосуды (9) и нервы. Надо просмотреть весь срез и выбрать удачно срезанные фолликулы, в которых видна яйцеклетка с ядром и другие структуры, последовательно иллюстрирующие этапы роста ооцита и перестройку окружающих его оболочек. Обозначив в альбоме контур части яичника, надо зарисовать фолликулы на разных этапах развития. Самые мелкие первичные фолликулы в большом количестве располагаются в поверхностной зоне коркового вещества. Их надо изучить при большом увеличении (рис. 33). Внутри первичного фолликула (А) находится ооцит первого порядка с мелкозернистой базофильной цитоплазмой (1) и ядром (2) с нежной сетью хроматина и ядрышком (3). Ооцит окружен одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия (4). Структурная и физико-химическая организация первичного фолликула свидетельствует о том, что расположенный в нем ооцит находится в начале фазы «малого роста». Хромосомы в ядре ооцита в основном деконденсированы для последующего многократного копирования рибосомных генов и синтеза информационной РНК. Базофилия цитоплазмы обусловлена накоплением в ней РНК, увеличением количества рибосом и митохондрий. В развивающихся фолликулах (Б, В, Г, Д и Е) объем ооцита начинает резко

увеличиваться за счет отложения в его цитоплазме желтка, жира и гликогена; ооцит вступает в период так называемого «большого роста». Цитоплазма все более становится оксифильной, ее органоиды скапливаются в периферических отделах, ближайших к фолликулярным клеткам. Отмечаются также изменения и в самом фолликулярном эпителии. В одних фолликулах (Б) он становится кубическим, что связано с началом его функционирования; в других (В, Г) — призматическим, в третьих (Д, Е) — многослойным вследствие усиленного размножения фолликулярных клеток. Вокруг фолликула образуется соединительнотканная оболочка (5) — тека. Изменения формы и структуры фолликулярных клеток, их пролиферация обусловлены тем, что эти клетки доставляют растущему ооциту аминокислоты, жиры, белки, синтезированные в других местах материнского организма. Между ооцитом и фолликулярным эпителием формируется так называемое перивоцитное пространство. Оно имеет вид двуконтурной оболочки (6), окрашенной в оранжево-розовый цвет. В перивоцитное пространство направлены, с одной стороны, выросты ооцита, а с другой стороны, сюда тянутся глубокие отростки (отроги) фолликулярных клеток. Питательные вещества транспортируются по тонким щелям между фолликулярными клетками, затем эти вещества попадают в перивоцитное пространство, откуда их захватывает ооцит путем пиноцитоза. Сосредоточение органоидов в периферических отделах цитоплазмы ооцита обусловлено синтезом белка, идущего на построение плазматической мембраны и мембраны эндоплазматического ретикулума. На более поздних этапах роста ооцита среди фолликулярных клеток появляется щель, которая заполняется серозной жидкостью, расширяется, и фолликул превращается в Граафов пузырек (рис. 34). Его стенка образована текой (1) и яркоокрашенным зернистым слоем (2), состоящим из нескольких рядов фолликулярных клеток. Этот слой образует выступ — яйценосный бугорок (3), вдающийся в полость (4) Граафового пузырька, заполненную фолликулярной жидкостью. На яйценосном бугорке находится выросший ооцит первого порядка (5). При большом увеличении (рис. 35) его цитоплазма (1) имеет ячеистую, зернистую структуру и включения, окрашенные в розовато-красный цвет.

Ядро (2) с ядрышком (3) и мелкими глыбками хроматина располагается центрально или эксцентрично. Ооцит окружен двуконтурной блестящей оболочкой (4), в мельчайших отверстиях которой между микроворсинками оолеммы находятся длинные отростки фолликулярных клеток. Внутренний слой фолликулярных клеток формирует лучистый венец (5).

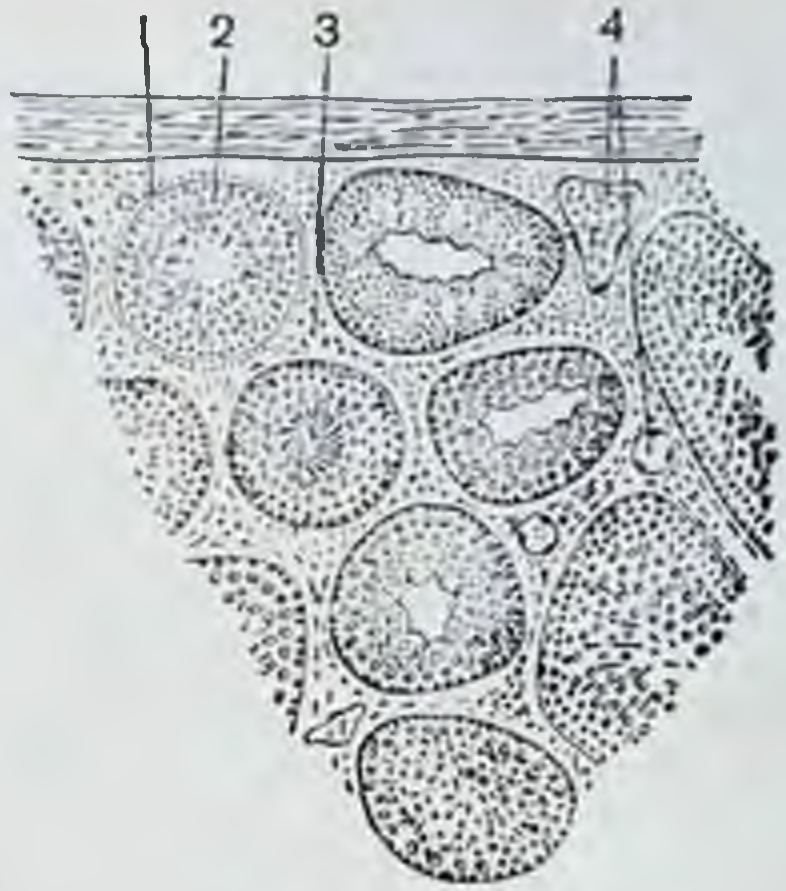


Рис. 36.

Препарат 37. Сперматогенез. Семенник крысы. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 36, 37.

При малом увеличении (рис. 36) видно большое количество срезанных в различных направлениях извитых семенных канальцев (1), имеющих в зависимости от плоскости сечения округлую, овальную или петлевидно изогнутую форму. Полость канальцев почти полностью заполнена мужскими половыми клетками (2), находящимися на разных стадиях сперматогенеза. Между извитыми канальцами располагается рыхлая соединительная ткань (3), содержащая кровеносные сосуды (4) и нервы. Сперматогенез происходит не одновременно по всей длине канальца, а волнообразно и на некоторых участках может совсем отсутствовать. В отдельных участках канальца новый цикл сперматогенеза может начинаться до окончания предыдущего цикла. Поэтому надо рассмотреть несколько сечений канальцев и, сопоставив микроскопические картины, восстановить общий ход сперматогенеза. Следует центрировать препарат так, чтобы в одном поле зрения находились три канальца с различными стадиями сперматогенеза. При большом увеличении (рис. 37) видно, что канальцы (А, Б, В) окружены тонкой соединительнотканной оболочкой (1), ядра (2) клеток которой имеют палочковидную форму. Стенка канальца выстлана клетками Сертоли, которые являются соматическими и в функциональном отношении идентичны фолли-

кулярным клеткам яичника. Их контуры неразличимы из-за большого количества половых клеток. Видны лишь крупные, бедные хроматином ядра (3) овальной, треугольной или конусовидной формы с одним или двумя ядрышками (4). Во многих канальцах (А) у самой стенки находятся сперматогонии (5) — мелкие клетки с узким, плохо различимым ободком цитоплазмы и относительно крупным, круглым, темноокрашенным ядром. Это самые молодые половые клетки, находящиеся на стадии размножения, о чем свидетельствуют фигуры кариокинетического деления (6). Ближе к просвету канальца располагаются самые крупные половые

Рис. 37.

клетки — сперматоциты первого порядка (7), образовавшиеся в процессе стадии роста. Они отличаются от сперматогоний не только величиной, но и более светлой окраской и иной структурой ядра. Ядерный аппарат сперматоцитов первого порядка претерпевает сложную перестройку, предшествующую стадии созревания. В интерфазном состоянии ядро круглое, бледноокрашенное. В профазе редукционного деления хромосомы конденсируются, утолщаются, попарно сближаются и взаимно перекручиваются. Поэтому ядро выглядит компактным и темноокрашенным. В сперматоцитах первого порядка иногда можно встретить фигуры (8) других фаз редукционного деления (см. препарат 39), по окончании которых образуются сперматоциты второго порядка. Последние удается видеть очень редко, поскольку за редукционным делением сразу следует второе деление созревания (эквационное). Образовавшиеся сперматиды (9) располагаются в несколько рядов, ближе к центральному отделу канальца и отличаются от сперматоцитов первого порядка меньшей величиной и бледной окраской ядра, что свидетельствует о деконденсации хромосом. В процессе стадии формирования сперматиды погружаются в цитоплазму клеток Сертоли и преобразуются в зрелые сперматозоиды (10). Головки последних вытянутой формы и темноокрашенные; хвостовые нити (11) обращены в просвет канальца. В других отделах канальцев (Б и В) видны сперматогонии, сперматоциты первого порядка и сперматиды, вступающие в стадию формирования; можно проследить некоторые этапы превращения сперматид (12) в сперматозоиды. В рыхлой соединительной ткани, находящейся между канальцами, располагаются довольно крупные интерстициальные клетки (13) полигональной формы с круглым слабоокрашенным ядром (14) и ядрышком (15), участвующие в обеспечении внутрисекреторной функции семенника.

Препарат 38. Оплодотворение яйцеклетки аскариды. Окраска железным гематоксилином. Рис. 38.

При малом увеличении надо найти отдельно лежащие яйцеклетки, между которыми видны относительно крупные темноокрашенные клетки конусовидной формы — сперматозоиды. От сперматозоидов животных других видов их отличает форма, отсутствие жгутика, маленькое ядро и блестящее тело, занимающее вершину

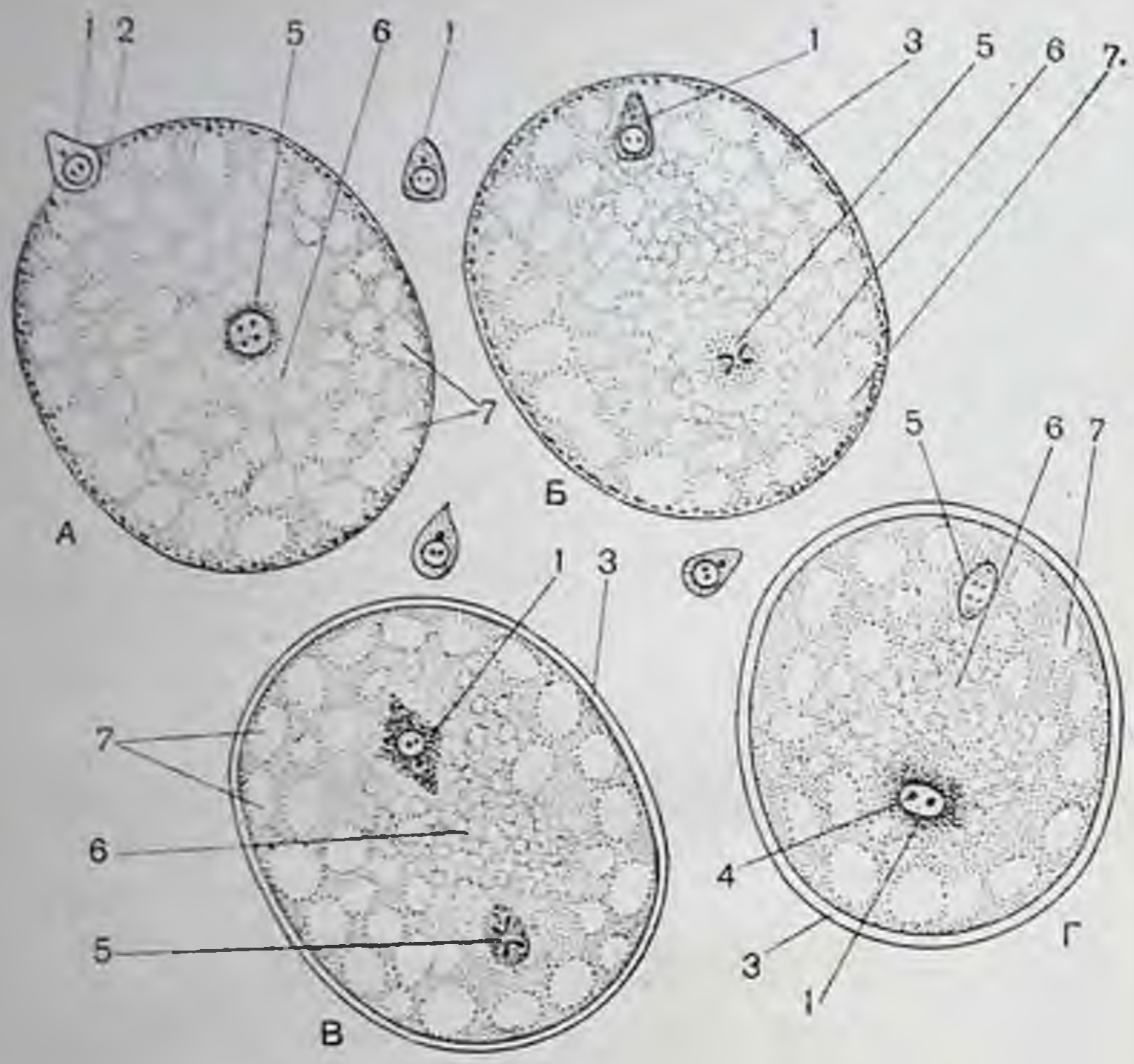


Рис. 38.

клетки. На разных этапах оплодотворения морфофункциональная характеристика клеток, участвующих в этом процессе, неодинакова. Поэтому при большом увеличении, желательно с иммерсией, надо изучить несколько яйцеклеток, сопоставить особенности их структурной организации и, таким образом, составить представление о механизме оплодотворения. Иногда удается видеть яйцеклетку (А) в момент внедрения в нее сперматозоида (1). В месте соприкосновения сперматозоида с яйцеклеткой хорошо виден «конус», или «воспринимающий» бугорок оплодотворения (2). В этой области происходит взаимодействие мембран обеих половых клеток, локальный лизис желточной оболочки, образование акросомной нити и проникновение сперматозоида в яйцеклетку (Б), после чего образуется оболочка оплодотворения (3), препятствующая проникновению других сперматозоидов. Сперматозоид пере-

мещается в центральную часть яйцеклетки (В, Г) и приобретает вид тельца с расплывчатыми контурами, внутри которого иногда заметны две темноокрашенные хромосомы (4). Конденсация хромосом ядра (5) яйцеклетки и растворение ядерной мембраны свидетельствует о начале делений созревания. На всех этапах оплодотворения яйцеклетки пенистая цитоплазма (6) содержит относительно крупные многочисленные вакуоли (7). Специальные исследования говорят о значительном снижении в ней синтетических процессов.

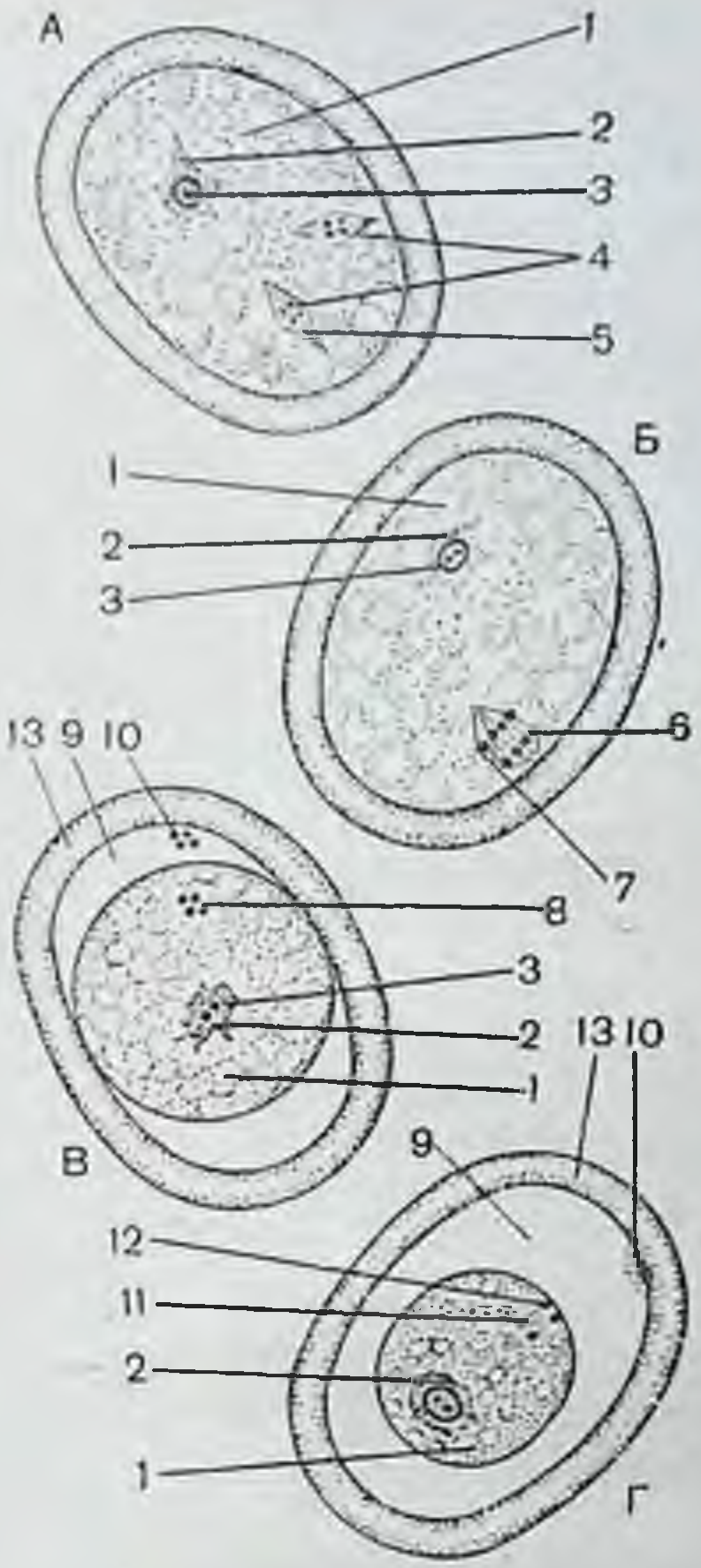


Рис. 39.

Препарат 39. Деление созревающих яйцеклеток лошадиной аскариды. Матка аскариды. Окраска железным гематоксилином. Рис. 39.

При малом увеличении в полости матки (см. препарат 30) видно значительное количество яйцеклеток округлой или овальной формы. Надо выбрать яйцеклетки на различных стадиях делений созревания, изучить и зарисовать их при большом увеличении, желательно с иммерсией. В препарате с хромосомными фигурами первого деления созревания среди яйцеклеток находятся ооциты первого порядка (А, Б). В их пенистой цитоплазме (1) находится сперматозоид (2), имеющий вид тельца с неясными контурами, внутри которого иногда видны две хромосомы (3). В хромосомах женского ядра хорошо видны их половинки (хроматиды) задолго еще до наступления мейоза. Поэтому в профазе (А) первого деления созре-

вания хромосомная структура женского ядра имеет вид двух тетрад (4), образованных попарно сближенными гомологичными хромосомами. Иногда в области каждой тетрады видно центральное ахроматиновое веретено (5), которое на концах усечено наподобие веретена растительной клетки (центросома исчезает при развитии яйца аскариды). В анафазе (Б) первого деления мейоза гомологичные хромосомы женского ядра лежат на некотором расстоянии друг от друга: от двух тетрад две хромосомы (6), состоящие каждая из двух половинок, находятся под плазмалеммой, а две другие хромосомы (7), тоже двойные, лежат в периферическом отделе цитоплазмы. В срезе матки, сделанном на другом уровне, среди яйцеклеток надо найти ооциты второго порядка. При подготовке ко второму делению мейоза в цитоплазме ооцита (В) видны две хромосомы, каждая из которых уже расщеплена ранее на свои половинки, образует двойную фигуру, называемую диадой (8). Две другие диады вместе с ничтожным количеством цитоплазмы отделены от яйцеклетки и расположены в околожелточном пространстве (9) в виде первого редукционного тельца — полоцита (10). В анафазе (Г) второго деления мейоза видна хромосомная структура, в которой от каждой диады одна хроматида (11) или половинка расщепившейся по длине хромосомы останется в зрелой яйцеклетке, а другая хроматида (12) отщепится во второе редукционное тельце. При этом первое редукционное тельце сморщится, разделится на два еще более мелких образования и окажется прижатым к оболочке яйца. Сперматозоид начинает преобразовываться в мужское ядро. Таким образом, в итоге двух делений созревания при оогенезе в отличие от сперматогенеза образуются одна зрелая яйеклетка и три редукционных тельца. Цитоплазма яйцеклетки на всех этапах созревания имеет пенистое строение, в ней видны многочисленные вакуоли, более крупные в начале созревания, более мелкие в конце созревания. После редукционного деления вследствие сжатия яйцеклетки между оболочкой (13) яйца и цитоплазмой яйцеклетки образуется щель — околожелточное пространство, увеличивающееся во время эквационного деления и служащее местом, в котором располагаются редукционные тельца.

Препарат 40. Сингамия в яйцеклетках лошадиной аскариды. Матка аскариды. Поперечный срез. Окраска железным гематоксилином. Рис. 25.

При малом увеличении в полости матки (см. препарат 30) надо найти яйца, в которых завершается процесс оплодотворения, изучить и зарисовать их при большом увеличении, желательно с иммерсией. В яйцах (А), только что завершивших созревание, цитоплазма (1) содержит два пронуклеуса (2) — ядро яйцеклетки и ядро сперматозоида, каждое из которых имеет гаплоидный набор хромосом. Отличить мужской пронуклеус от женского пока не удается. Оба пронуклеуса напоминают строение интерфазных ядер, в которых видны оболочка (3), ядерная сеть (4) и ядрышки. В пронуклеусах других клеток (Б) ядерная оболочка деформирована. Вместе с тем хорошо видны хромосомные нити, глыбки хроматина и ядрышки. В яйцах (В) и (Г) встречаются клетки, оболочки и ядрышки пронуклеусов которых растворены и в цитоплазме находятся две пары хромосом, имеющих вид петель. Одна пара хромосом конденсируется из женского пронуклеуса, другая — из мужского. В некоторых яйцах (Д) и (Е) можно видеть объединение хромосом в общую метафазную фигуру, что свидетельствует о завершении внутренней фазы оплодотворения и переходе к первому митозу, которым начинается дробление.

Препарат 41. Дробление яиц лошадиной аскариды. Матка аскариды. Окраска железным гематоксилином. Рис. 40.

При малом увеличении в полости матки (см. препарат 30) видно большое количество яиц, находящихся на разных этапах дробления (дробление — это процесс митоза, при котором после каждого очередного деления клетки становятся по размеру все мельче и мельче, а зародыш в целом почти не растет). Центрируя эти яйца в поле зрения поочередно в той последовательности, в какой совершается дробление, надо изучить и зарисовать их при большом увеличении, желательно с иммерсией. На предыдущем препарате было показано, что профаза первого деления зиготы проходит еще до завершения оплодотворения, затем в метафазе мужские и женские хромосомы объединяются в общий комплекс, после чего начинается дробление. В яйцах (А) непосредственно после завершения внутренней фазы опло-

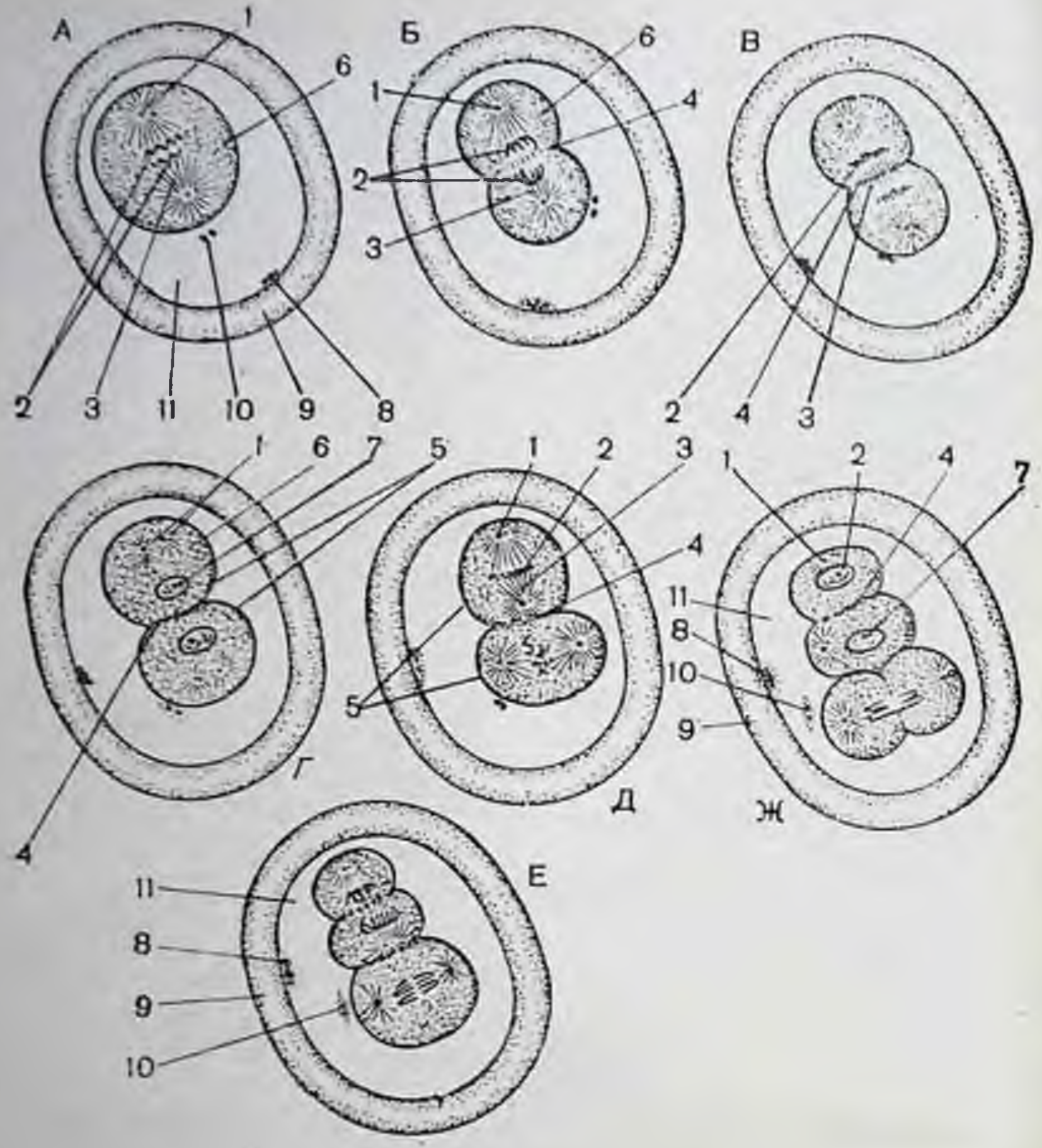


Рис. 40.

дотворения расщепившиеся вдоль хромосомы отходят двумя комплексами в направлении центриолей (1) — возникает анафаза с двумя дочерними звездами хромосом (2). От центриолей к дочерним звездам протянуты микротрубочки ахроматинового веретена (3). В ранней телофазе (Б) хромосомы в каждой дочерней группе теряют правильность очертания, становятся зубчатыми, бледнеют и одновременно намечается начальная перетяжка зиготы (4). В поздней телофазе (В) хромосомы деконденсируются, включаются в обменные процессы клетки и окончательно теряют свою видимую обособленность. Лучистость вокруг центриолей и ахро-

матиновое веретено исчезают, центриоли удваиваются. От ахроматинового веретена сохраняется его бывшая экваториальная область, сильно уплотнившаяся и сократившаяся. В этом месте образуется перетяжка, отделяющая бластомеры (части зародыша) друг от друга. В яйцах, завершивших первое деление (Г), можно видеть два бластомера (5) одинаковой величины, на образование которых израсходован весь материал зиготы. Это свидетельствует о полном и равномерном дроблении. В пенистой цитоплазме (6) бластомеров находится интерфазное ядро с глыбками хроматина и ядрышком (7). Иногда около ядра видны удвоенные центриоли. На следующих стадиях дробления (Д, Е, Ж) происходят митозы и, таким образом, увеличивается число клеток при отсутствии роста зародыша: бластомеры не увеличиваются в размерах, в их ядрах происходит только дупликация ДНК. Вследствие этого в результате дробления ядра не уменьшаются в своих размерах, в то время как объем цитоплазмы уменьшается почти вдвое после каждого деления. На ранних этапах дробления в яйцах отчетливо видны редукционные тельца: первые два тельца (8) под оболочкой (9) яйца, третье (10) или на поверхности зародыша, или в околожелточном пространстве (11).

Препарат 42. Дробление яйца лягушки. Меридиональный срез икринки. Окраска гематоксилином и пикрофуксином. Рис. 41.

Дробящееся яйцо лучше изучать при малом увеличении. Препарат надо ориентировать анимальным полюсом вверх. Икринки, используемые для приготовления препаратов, обычно состоят из 2, 4, 8 и более бластомеров, не все из которых попадают в плоскость сечения. Поэтому их число на срезе чаще всего меньше, чем в целой икринке. Наличие на срезе (А) двух бластомеров (1), отделенных меридиональной бороздой дробления (2), свидетельствует, что данный срез сделан с икринки на стадии двух или четырех бластомеров. Обнаружение на срезе (Б) двух анимальных микромеров (3) и двух вегетативных макромеров (4), отделенных меридиональной и широтной (5) бороздами дробления, свидетельствует, что срез сделан с икринки на стадии восьми бластомеров. На срезах (В) с большим числом бластомеров сохраняются микромеры и макромеры и в известной мере удается определить ха-

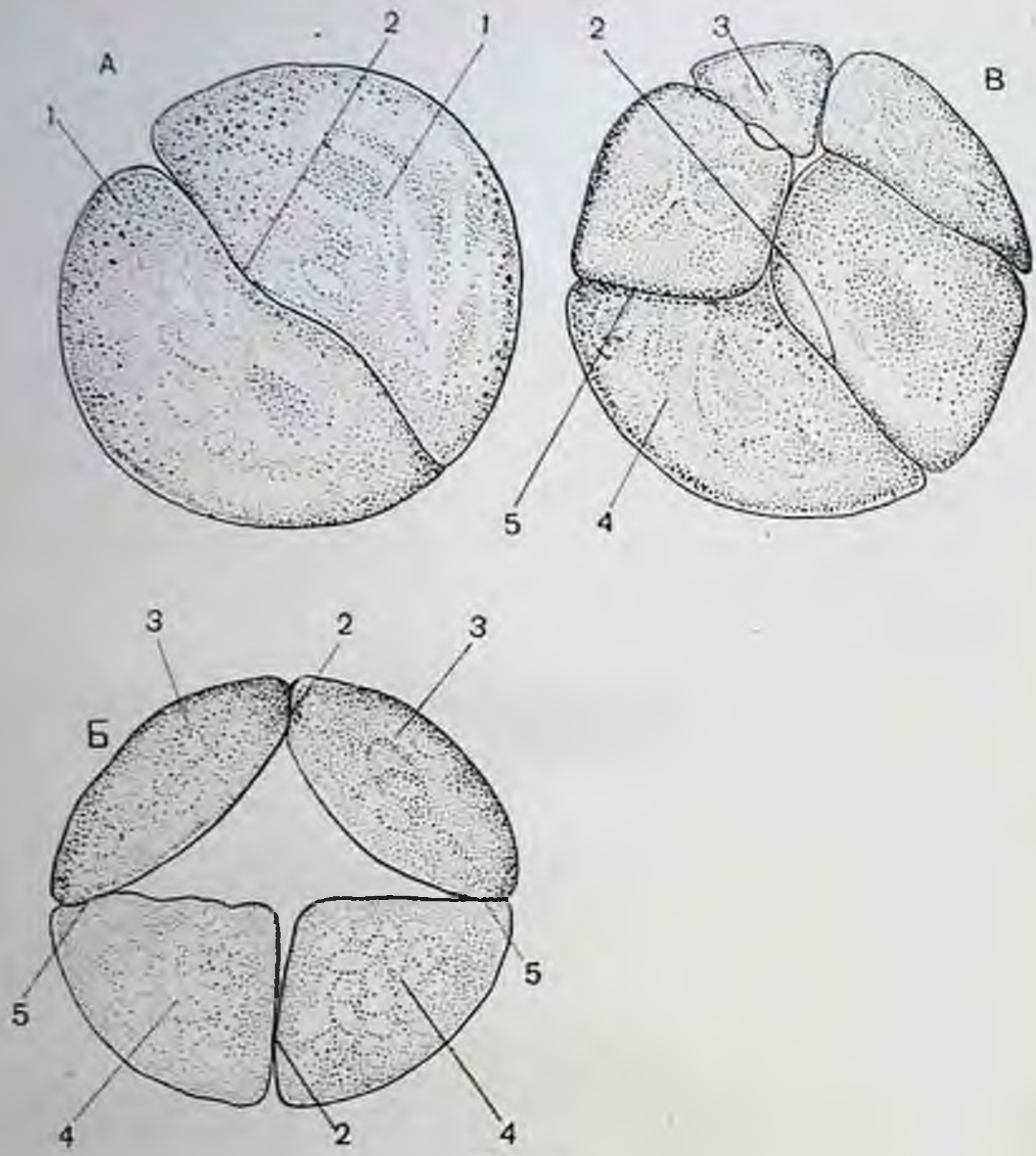


Рис. 41.

рактер борозд дробления. Обращает внимание отчетливое разделение бороздами анимальных бластомеров, их значительная пигментация и небольшие размеры по сравнению с макромерами. Срезы дробящихся яиц лягушки иллюстрируют их полное, неравномерное дробление.

Препарат 43. Бластула (зародышевый пузырь) лягушки. Меридиональный срез. Окраска гематоксилином и пикрофуксином. Рис. 42.

Объект можно изучать при малом увеличении. Препарат демонстрирует не только особенности строения бластулы лягушки, но и общие черты бластул разных животных. Последнее свидетельствует об общности

происхождения органического мира и служит примером параллелизма в эволюционном развитии структур. При удачном сечении зародыша видна его пигментированная анимальная часть — крыша (1), светлая, вегетативная часть — дно (2) и расположенная между ними экваториальная или «краевая» зона (3). Сохранение расположения этих участков яйца в бластуле объясняется тем, что в процессе дробления материал зиготы почти не перемещается, а лишь разделяется на все большее количество клеток; в сущности происходит распределение единой цитоплазмы яйца между образующимися бластомерами. Стенка бластулы — бластодерма (4) многослойна; бластомеры расположены на нескольких уровнях, не образуя правильного ряда, что обусловлено особенностями дробления (к меридиональным и широтным бороздам присоединяются и тангенциальные, параллельные поверхности зародыша). Вследствие неодинаковой толщины бластодермы полость бластулы — бластоцель (5) расположена эксцентрично, ближе к анимальному полюсу. В анимальной части стенка бластулы тонкая, состоит из 2—3 рядов мелких, сплющенных клеток многогранной формы, содержащих пигментные зерна и образующих эпителиоподобный пласт. В вегетативной части стенка толстая, состоит из многих слоев беспорядочно расположенных, местами разобщенных небольшими щелями крупных клеток многогранной и округлой формы, загруженных желточными включениями. В «краевой» зоне стенка бластулы образована клетками средней величины, содержащими небольшое количество пигментных зерен и желточных включений. Их форма и окраска отражают постепенный переход от клеток анимального полюса к клеткам вегетативного полюса. Бедные хроматином ядра (6) бластомеров находятся в состоянии биохимической активности; в них происходит репликация ДНК и синтез

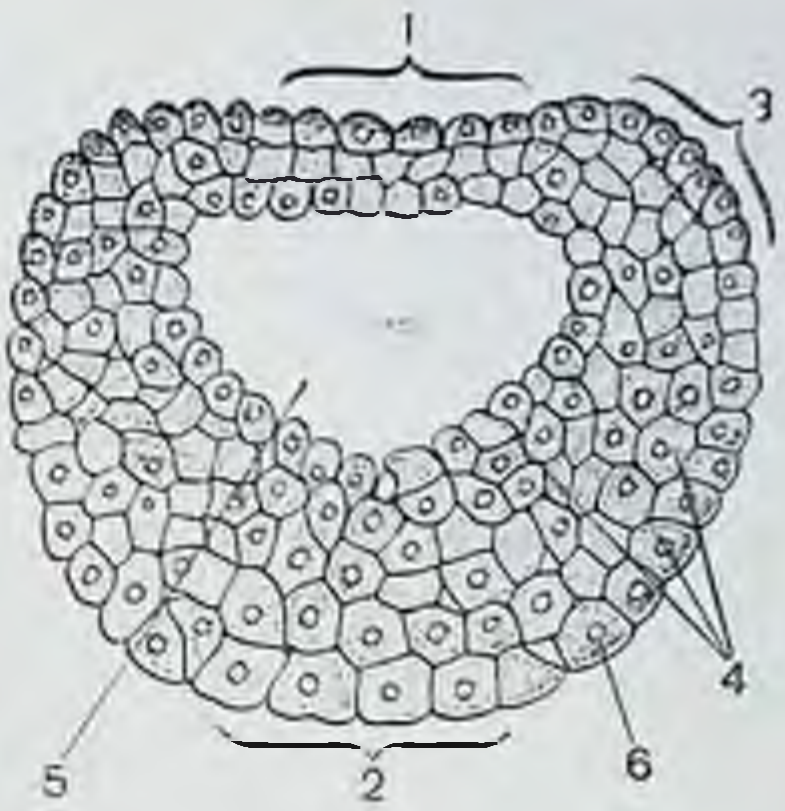


Рис. 42.

РНК; фигуры митоза наблюдаются редко, так как большая часть жизненного цикла соответствует интерфазному периоду. Митоз при дроблении протекает очень быстро. Бластомеры различаются по морфологическим признакам, биохимическим свойствам, функциональным особенностям и потенции к развитию. Региональные различия свидетельствуют о начале дифференцировки будущих зародышевых листков — эктодермы, хордомезодермы, энтодермы.

Препарат 44. Гаструла лягушки. Сагиттальный разрез. Окраска гематоксилином и пикрофуксином. Рис. 43.

Препарат следует ориентировать спинной стороной

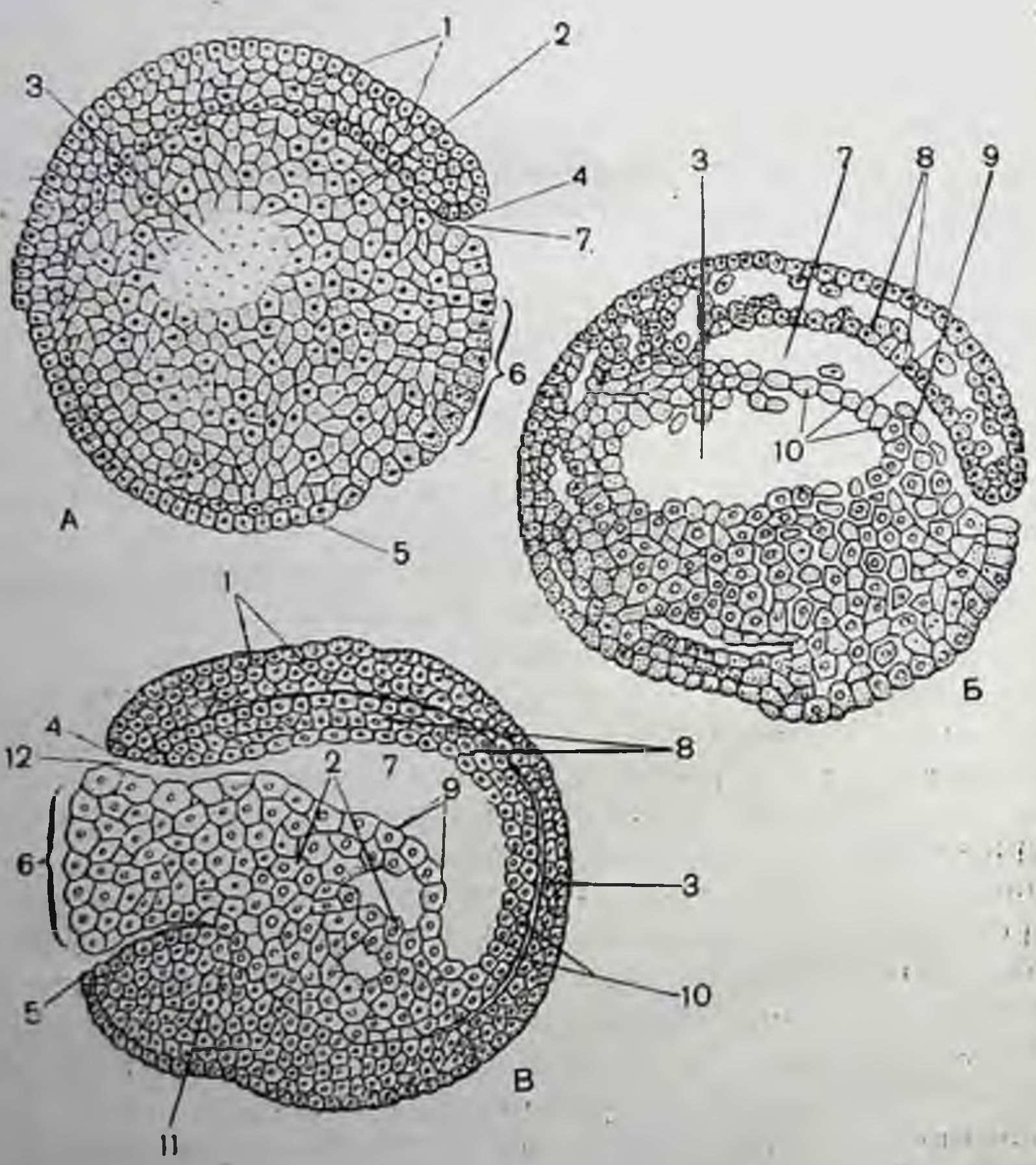


Рис. 43.

зародыша кверху (на этой стороне наиболее четко обозначена складка обрастания) и изучить при малом увеличении. В зависимости от степени завершенности процесса гаструляции различают раннюю, среднюю и позднюю гаструлу. На срезе ранней гаструлы (А) видны два зародышевых листка — эктодерма (1) и энтодерма (2) и первичная полость тела — бластоцель (3). Эктодерма покрывает бо́льшую часть наружной поверхности зародыша, многослойна, состоит из пигментированных клеток. Энтодерма в основном находится внутри зародыша, представлена крупными клетками, содержащими желточные включения. Эктодерма и энтодерма образовались вследствие обрастания более активной анимальной половиной бывшей бластулы ее вегетативной половины. Этот процесс быстрее распространился по спинной стороне зародыша, где край обрастания становится дорзальной губой (4) бластопора — зародышевого отверстия. На брюшной стороне зародыша край обрастания заметен слабее и представлен едва намечающейся вентральной губой (5) бластопора. Между губами бластопора находится несколько выступающая из зародыша желточная пробка (6), состоящая из крупных энтодермальных клеток. В месте границы серого серпа бывшей зиготы с ее вегетативной частью находится небольшое углубление — зачаток полости первичной кишки (7). На тотальном препарате это углубление представлено серповидной бороздкой, возникшей вследствие инвагинации и иммиграции части клеток будущей хорды и энтодермы. На срезе средней гаструлы (Б) видна возникшая вследствие удлинения и углубления серповидной бороздки полость первичной кишки — гастроцель. Крыша гастроцеля (8) образована подвернувшимся через дорсальную губу бластопора материалом серого серпа, представляющим зачаток спинной струны или хорды. Дно (9) первичной кишки образовано клетками вегетативного полюса бывшей бластулы. Эти клетки образуют также тонкую перегородку (10), отделяющую бластоцель от гастроцели. Таким образом, на этой стадии внутрь зародыша переместился материал серого серпа и непигментированных клеток вегетативной части бластулы. На срезе поздней гаструлы (В) гастроцель увеличена в размере, бластоцель в виде узкой щели смещена к периферии, зачаток хорды свернут в плотный тяж вакуолизирован-

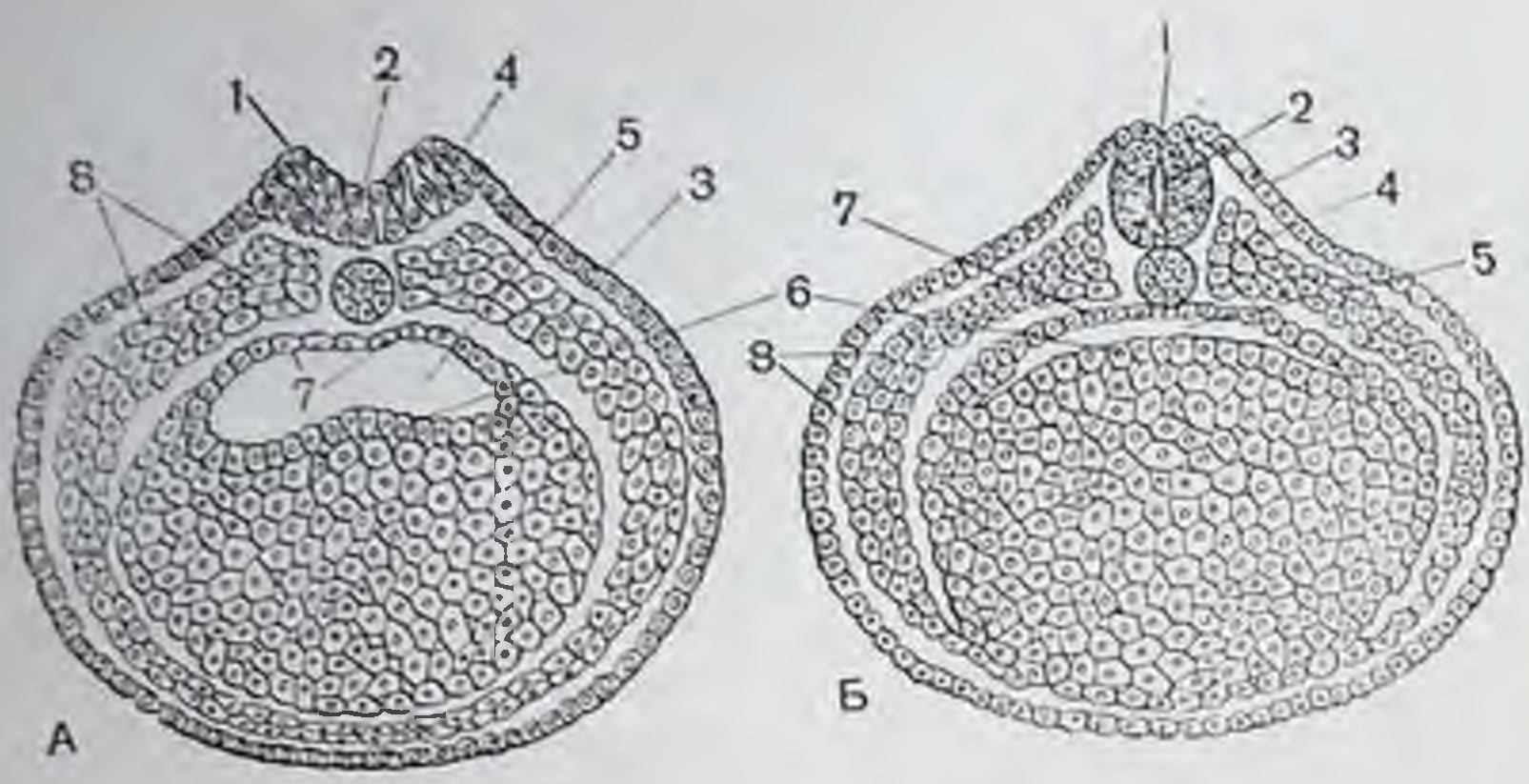


Рис. 44.

ных клеток, вентральная и дорсальная губы бластопора четко обозначены; боковые губы, складка обрастания, замкнутая по кругу, видны в общем виде только на тотальном препарате. Материал «краевой» зоны бывшей бластулы, подвернувшийся через боковые губы бластопора, распространяется внутрь зародыша и дает начало среднему зародышевому листку — мезодерме (11). В отличие от ланцетника мезодерма амфибий перемещается вперед и вентрально между эктодермой и энтодермой и не входит в состав стенки первичной кишки. Материал будущей хорды погружается в глубь зародыша, поэтому первичная кишка некоторое время оказывается незамкнутой на своей дорсальной стороне. Бластопор (12) в отличие от ланцетника прикрыт желточной пробкой и имеет вид узкой щели, расположенной между желточной пробкой и дорсальной губой.

Препарат 45. Нейрула лягушки. Поперечный срез зародыша. Окраска гематоксилином и пикрофуксином. Рис. 44.

Надо ориентировать срез спинной поверхностью зародыша кверху и изучить при малом увеличении. На спинной стороне эктодерма несколько утолщена. Нейруляция индуцируется взаимодействием материала будущей хорды и расположенного над ним участка дорсальной эктодермы. В силу их непосредственного контакта и пространственной взаимосвязи материал хорды сворачивается в плотный тяж клеток, а эктодерма дифферен-

цируется и образует нервную пластинку. Последняя утолщается, становится плоской, затем изгибается в желобок. На срезе (А) видны нервные валики (1) и ограниченная ими нервная пластинка (2). Толщина этих образований обусловлена как увеличением высоты образующих их клеток, так и нагромождением клеток друг на друга. Цитоплазма этих клеток содержит пигментные зерна и небольшое число желточных включений; ядра лежат на разных уровнях, бедны хроматином, бледноокрашенные, что свидетельствует об их функциональной активности. Клеточный материал нервных валиков и нервного желобка почти однороден. Однако клетки нервных валиков отличаются меньшей величиной, неправильным расположением и бо́льшим содержанием пигмента. Остальная часть эктодермы кожная (3). Она в основном однослойна, образована мелкими, темноокрашенными клетками кубической формы, цитоплазма которых содержит пигментные зерна; ядра бедны хроматином. Под нервным желобком находится хорда (4), состоящая из плотнорасположенных клеток с четко выраженными границами, цитоплазмой, содержащей небольшое количество пигментных зерен и желточных включений, с бедными хроматином ядрами. Первичная кишка замкнута. Ее полость (5) в виде узкой щели расположена эксцентрично; нижняя, более толстая стенка (6) кишки состоит из крупных клеток, цитоплазма которых богата желточными включениями. Светлые участки в клетках соответствуют расположению ядер. Часть клеток, ближайших к просвету кишки, разрушена, что свидетельствует о процессе их ассимиляции. Клетки, подлежащие усвоению зародышем, в своей совокупности составляют желточную энтодерму. Верхняя стенка (7) первичной кишки тонкая, состоит из клеток, относящихся к кишечной энтодерме. Мезодерма (8), образованная из материала «краевой» зоны бывшей бластулы, представлена плотным пластом однородных клеток и имеет вид двух клиньев, соединяющихся на брюшной стороне зародыша. Широкие основания этих клиньев располагаются по бокам от хорды, а их узкие вершины распространяются вентрально между эктодермой и энтодермой. На срезе (рис. 44) поздней нейрулы лягушки (Б) видно, что нервные валики (1) срослись, а нервный желобок свернут в нервную трубку (2).

Рис. 45.

Препарат 46. Первичная полоска. Зародыш цыпленка в конце суток инкубации. Тотальный препарат. Окраска гематоксилином. Рис. 45.

При малом увеличении или с помощью лупы надо ориентировать зародышевый бластодиск широкой светлой частью кверху. Эта часть соответствует переднему концу зародыша. Внутренний отдел бластодиска свободен от желтка. Его называют светлым полем (1). Грушевидная центральная часть светлого поля — зародышевый щиток (2) образовался вследствие сгущения клеточного материала, идущего на построение тела зародыша. Наружный отдел бластодиска содержит желток. Его называют темным полем (3). По средней линии светлого поля от заднего, суженного конца к переднему располагается первичная полоска (4), образующая на переднем конце расширение — гензеновский узелок (5). Формированию этих структур предшествовало движение клеток по краям бластодиска. Столкнувшиеся у его заднего конца клеточные потоки слились и образовали по средней линии клеточный тяж. В средних участках щитка клетки продвигались медленнее. Поэтому и образовался гензеновский узелок. По первичной полоске проходит светлый желобок — первичная бороздка (6), переходящая в области гензеновского узелка в первичную ямку (7). Эти два углубления образовались вследствие миграции клеток в промежуток между эктодермой и энтодермой. Материал мезодермы подвернулся и мигрировал под эктодерму через боковые края первичной бороздки, а материал хорды — через передний край первичной ямки. Закладка мезодермы просвечивает в виде боковых теней (8) около первичной полоски и гензеновского узелка. Материал хорды (головной отросток) иногда виден под эктодермой в виде продольной тени (9), идущей от гензеновского узелка к головному концу зародыша. Сопос-

тавление зародышевого щитка цыпленка с гаструлой лягушки (см. препарат 44) демонстрирует определенное сходство их строения. Края первичной бороздки по своему значению соответствуют боковым губам бластопора, передний край первичной ямки — дорсальной губе, первичные бороздка и ямка — бластопору. Материал хорды и мезодермы в том и другом случае переместился под эктодерму и расположен вдоль тела зародыша на его спинной стороне.

Препарат 47. Первичная полоска. Поперечный разрез зародыша цыпленка. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 46.

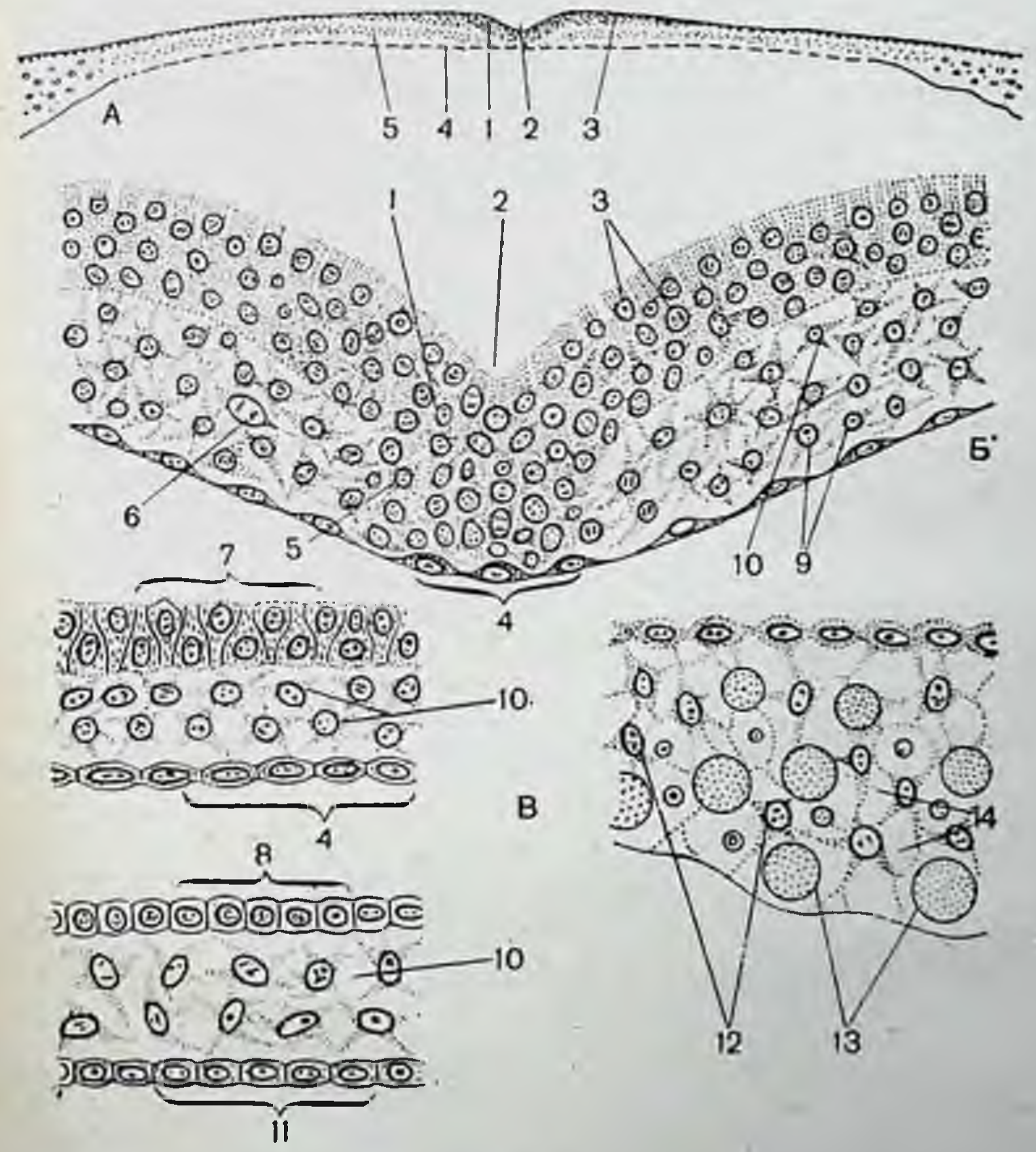


Рис. 46.

При малом увеличении (А) надо ориентировать объект так, чтобы его средняя часть была в центре поля зрения, а плотный и широкий клеточный слой с небольшим углублением — сверху. Скопление клеток в центре объекта представляет собой первичную полоску (1). Сверху имеется углубление — первичная бороздка (2), образовавшаяся вследствие миграции клеток под эктодерму. По обе стороны от первичной полоски зародышевый материал разделен на зародышевые листки: поверхностно расположенную, более мощную, плотную, многослойную эктодерму (3), находящуюся на желтке тонкую, однослойную кишечную энтодерму (4) и лежащую между ними рыхлую мезодерму (5). Надо изучить и зарисовать зародышевые листки при большом увеличении (Б, В). Эктодерма первичной полоски образована высокими, прилежащими друг к другу клетками, митотически активные ядра (6) которых расположены на разных уровнях. По мере удаления от первичной полоски эктодерма истончается, приобретая вид двурядного (7), а затем и однослойного пласта (8) кубических клеток. В периферических частях бластодиска внезародышевая эктодерма представлена тонкой пластинкой из плоских клеток. В мезодерме, ближайшей к первичной полоске, клетки расположены компактно, их ядра (9) образуют густое скопление. В периферических участках мезодермы клетки звездчатой или веретенообразной формы расположены рыхло, образуя синцитий (10). Внезародышевая кишечная энтодерма представлена тонким, однослойным листком уплощенных клеток. Желточная энтодерма (11) утолщена особенно в области темного поля, образована клетками неправильной отростчатой формы, ядра (12) которых видны среди многочисленных желточных шаров (13), глыбок и вакуолей (14). Эти клетки вырабатывают ферменты, расщепляющие желток, и всасывают питательные вещества. Край обрастания представляет собой малодифференцированную бластодерму, которая в процессе обрастания желтка расслаивается на внезародышевую эктодерму и желточную энтодерму.

Препарат 48. Сомиты, хорда и нервная трубка. Поперечный разрез зародыша цыпленка. Окраска гематоксилином. Рис. 47.

При малом увеличении надо ориентировать объект нервной трубкой (1), имеющей форму овала с щелевид-

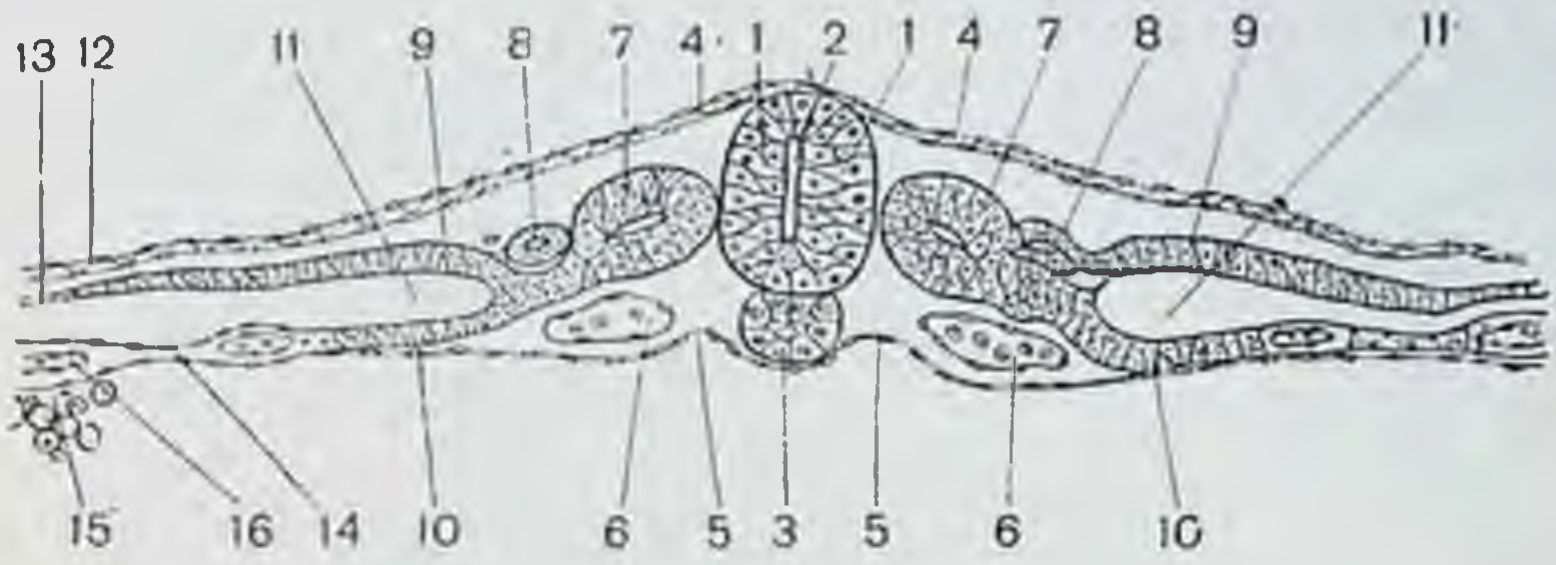


Рис. 47.

ной полостью (2) кверху. Ниже, под нервной трубкой находится хорда (3). Верхняя поверхность зародыша образована эктодермой (4); нижняя — кишечной энтодермой (5), над которой лежат тонкостенные полости — закладки будущих дуг аорты (6). По бокам от нервной трубки находится мезодерма, представленная сомитами (7), сегментными ножками — нефротомами (8) и спланхнотомами. Париетальный (пристенный) листок (9) спланхнотома обращен к эктодерме, а висцеральный (внутренний) листок (10) — к энтодерме. Между листками спланхнотома находится вторичная полость тела — целом (11). В периферических частях препарата видны внезародышевая эктодерма (12), внезародышевые листки мезодермы — париетальный (13) и висцеральный (14) — и желточная энтодерма (15). Эти структуры в дальнейшем принимают участие в образовании туловищной и амниотической складок и стенок желточного мешка. Между желточной энтодермой и внезародышевым висцеральным листком мезодермы находятся кровяные островки (16), из которых будут развиваться кровеносные сосуды.

Препарат 49. Туловищная и амниотическая складки. Поперечный разрез зародыша цыпленка. Окраска гематоксилином. Рис. 48, 49, 50.

При малом увеличении надо ориентировать объект (рис. 48) нервной трубкой (1) кверху, найти кожную эктодерму (2), кишечную энтодерму (3), хорду (4), сомиты (5), нефротомы (6), париетальный (7) и висцеральный (8) листки спланхнотома, целом (9) и кровеносные сосуды (10). Во многих закладках происходит дифференцировка клеток, связанная с процессами

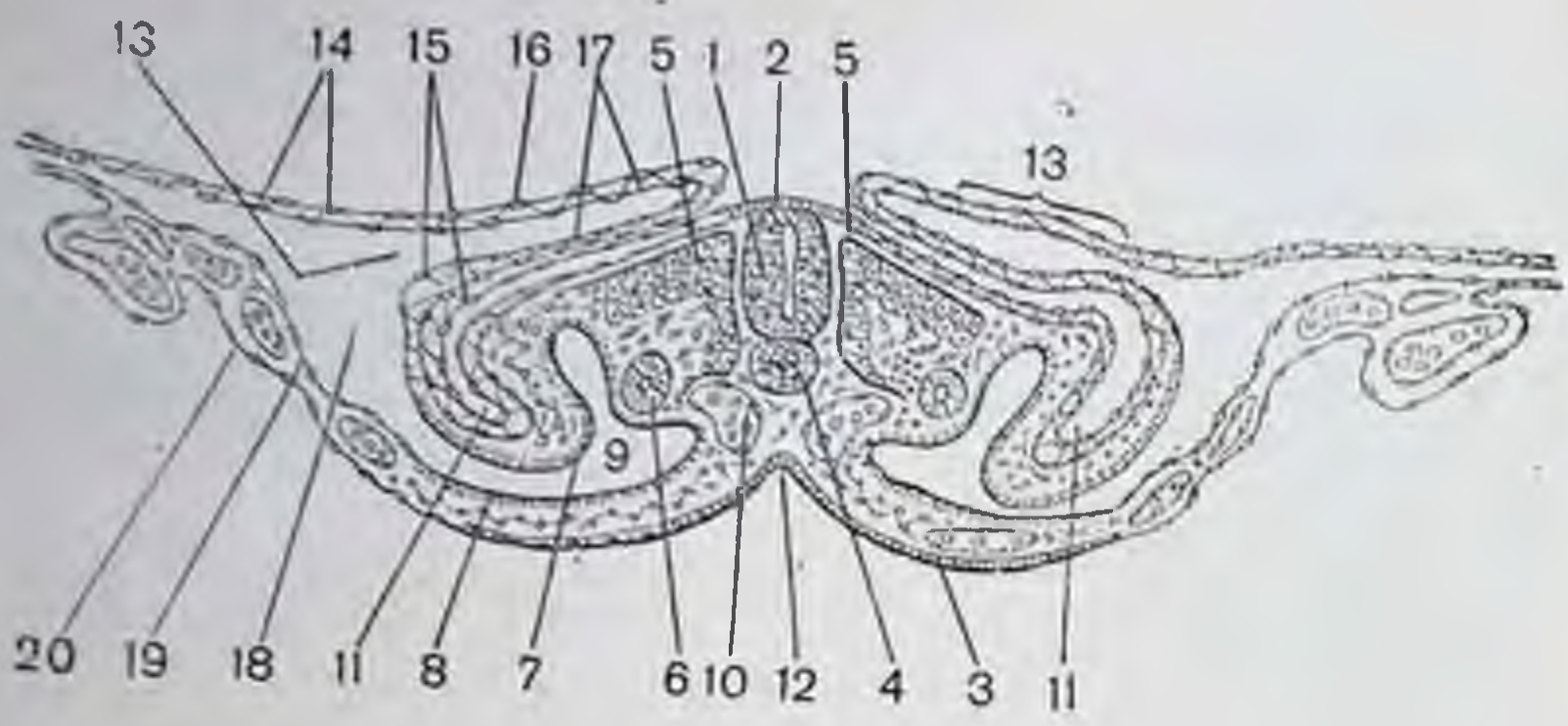


Рис. 48.

гистогенеза и органогенеза. Зародыш несколько приподнят над поверхностью бластодиска и отделен от него кольцевидным перехватом — туловищной складкой (11), разрез которой виден справа и слева от нижнего края зародыша. В этом месте область перехода зародышевых частей во внезародышевые несколько прогнута вниз, в результате чего зародыш оказывается отграниченным от внезародышевых частей и обособленным от желтка, а кишечная пластинка приобретает вид желобка (12). Дорсально от туловищной складки образуется кольцевидной формы амниотическая складка (13), разрез которой виден по обе стороны от тела зародыша. Наружный (14) и внутренний (15) листки амниотической складки образованы внезародышевой эктодермой (16) и подстилающим ее листком мезодермы (17). Между ними, в особенности у основания складки, находится внезародышевое целомическое пространство (18). В месте, где амниотическая складка поднялась над бластодиском и отошла от остальных внезародышевых частей, стенка желточного мешка образована только внезародышевой висцеральной мезодермой (19) и желточной энтодермой (20). В дальнейшем из туловищной складки формируется пупочный канатик, в котором проходят желточный проток и желточные сосуды. Амниотическая складка зарастает над зародышем, ее внутренний листок образует стенку амниона, а наружный — серозную оболочку. Надо рассмотреть зародышевые закладки и внезародышевые оболочки при большом увеличении. Стенка первной трубки (рис. 49, А) утолщена, образована митотически делящимися клетками. Начало

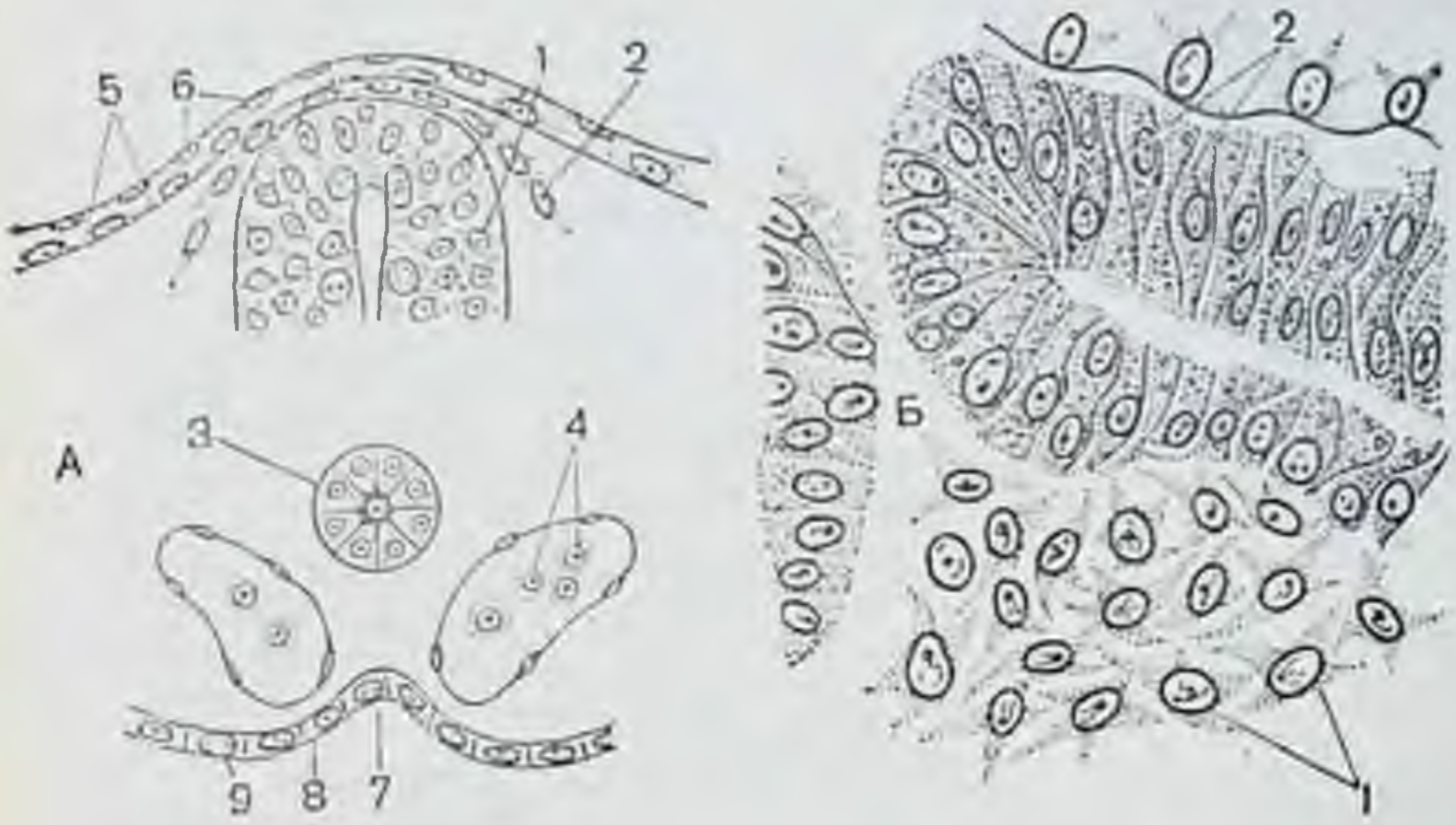


Рис. 49.

детерминации медуллобластов (1) и ганглиобластов (2) в нейральном и нейроглиальном направлениях удается обнаружить при специальной обработке препарата. Вакуолизация цитоплазмы клеток хорды (3) обеспечивает внутреннее напряжение и тем самым опорную функцию. В просвете кровеносных сосудов находятся клетки крови (4). Кожная эктодерма двуслойна, с ха-

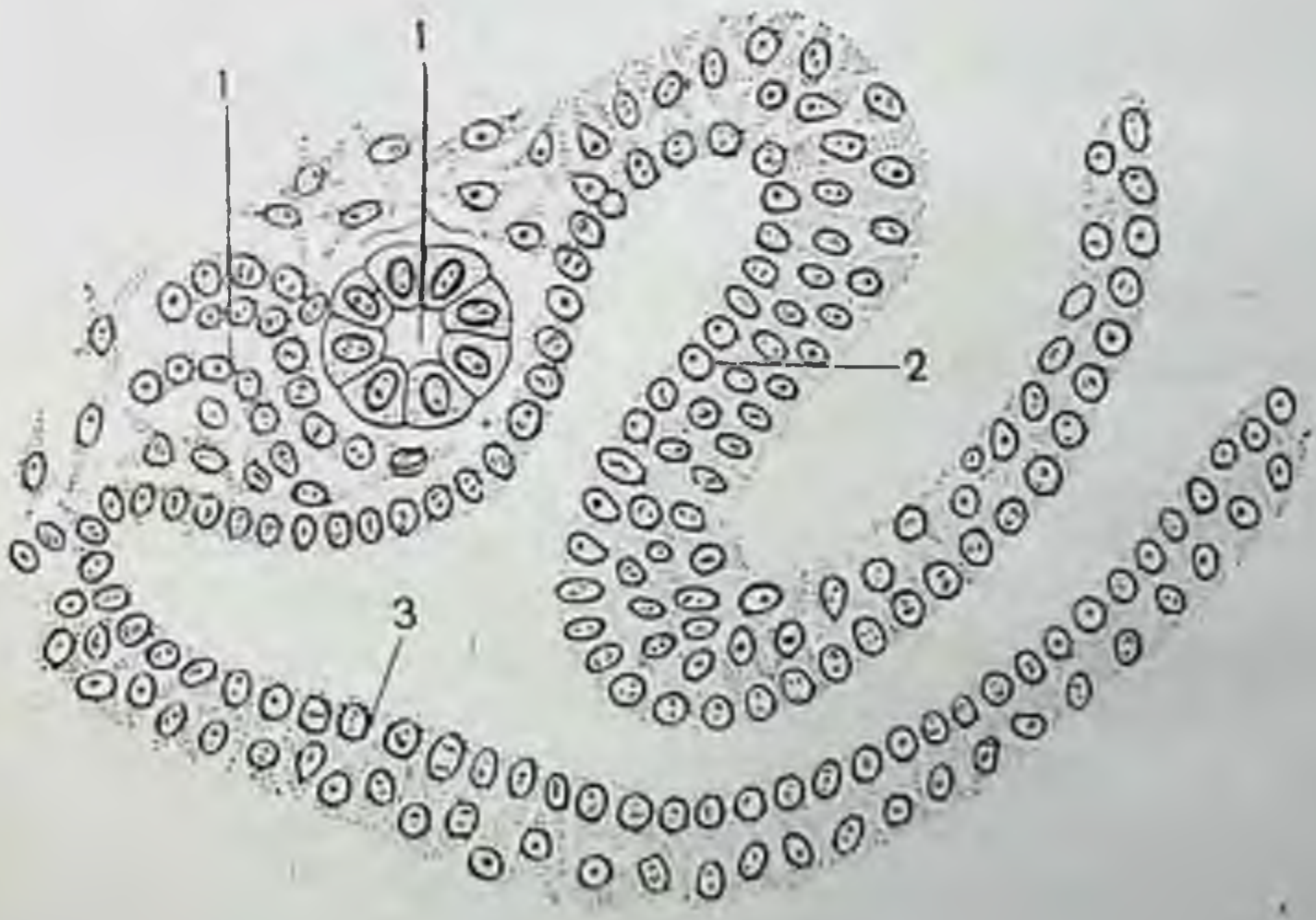


Рис. 50.

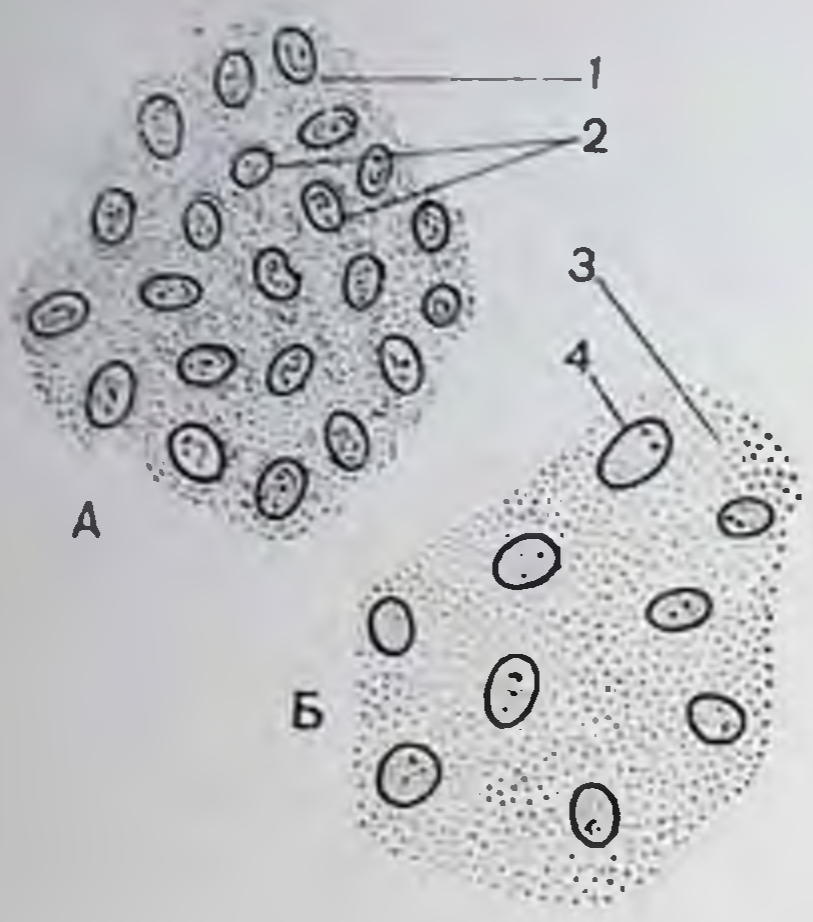


Рис. 51.

рактерно расположенными клетками (5) базального слоя и плоскоклеточной перидермой (6). Кишечная энтодерма в области желобка (7) утолщена, образована кубическими клетками (8), среди которых встречаются митозы (9). Отделы сомитов (рис. 49, Б), обращенные к нервной трубке и хорде, преобразуются в склеротом (1), образованный синцитиально связанными звездчатыми клетками, выселяющимися в пространство между нервной трубкой, хордой и производными нефротомов. Остальная часть сомита является кожномышечной пластинкой (2) — компактной, эпителиоподобной закладкой, состоящей из столбчатых клеток с лежащими на разных уровнях ядрами. Из материала сегментной ножки (рис. 50) формируются канальцы первичной почки (1). Париетальный (2) и висцеральный (3) листки спланхнотома имеют вид эпителиоподобных пластов, состоящих из столбчатых клеток, ядра которых лежат на разных уровнях. Внезародышевая эктодерма постепенно истончается, превращаясь в однослойный пласт плоских клеток. Толщина же желточной энтодермы постепенно увеличивается в направлении от центральных частей бластодиска к периферическим. Ее кубические клетки становятся высокими призматическими, а ближе к периферии энтодермальный пласт приобретает синцитиальное строение. Париетальный и висцеральный листки внезародышевой мезодермы по мере их удаления от туловищной складки постепенно истончаются за счет уплощения их клеток.

Препарат 50. Амнион человека. Тотальный препарат. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 51.

Надо найти объект при малом увеличении. Затем при большом увеличении, манипулируя микровинтом и меняя фокусное расстояние, убедиться, что амниотическая оболочка представлена эпителием — внезароды-

шевой эктодермой (А) и соединительнотканной стромой — внезародышевым париетальным листком мезодермы (Б). Эпителий образован клетками с неясными границами, бледноокрашенной цитоплазмой (1) и ядрами (2), лежащими на одном уровне, что указывает на однослойный характер эпителия на всем протяжении оболочки. В зависимости от стадии развития и местоположения эпителий может быть плоским, кубическим и высоким призматическим. В строме амниона видна эмбриональная студенистая соединительная ткань (3), в которой расположены многочисленные ядра (4) малодифференцированных клеток — фибробластов. В более дифференцированной строме амниотической оболочки различают базальную мембрану, слой плотной соединительной ткани с несколькими слоями фибробластов и слой рыхлой соединительной ткани, связывающей амнион с хорионом (см. препарат 51).

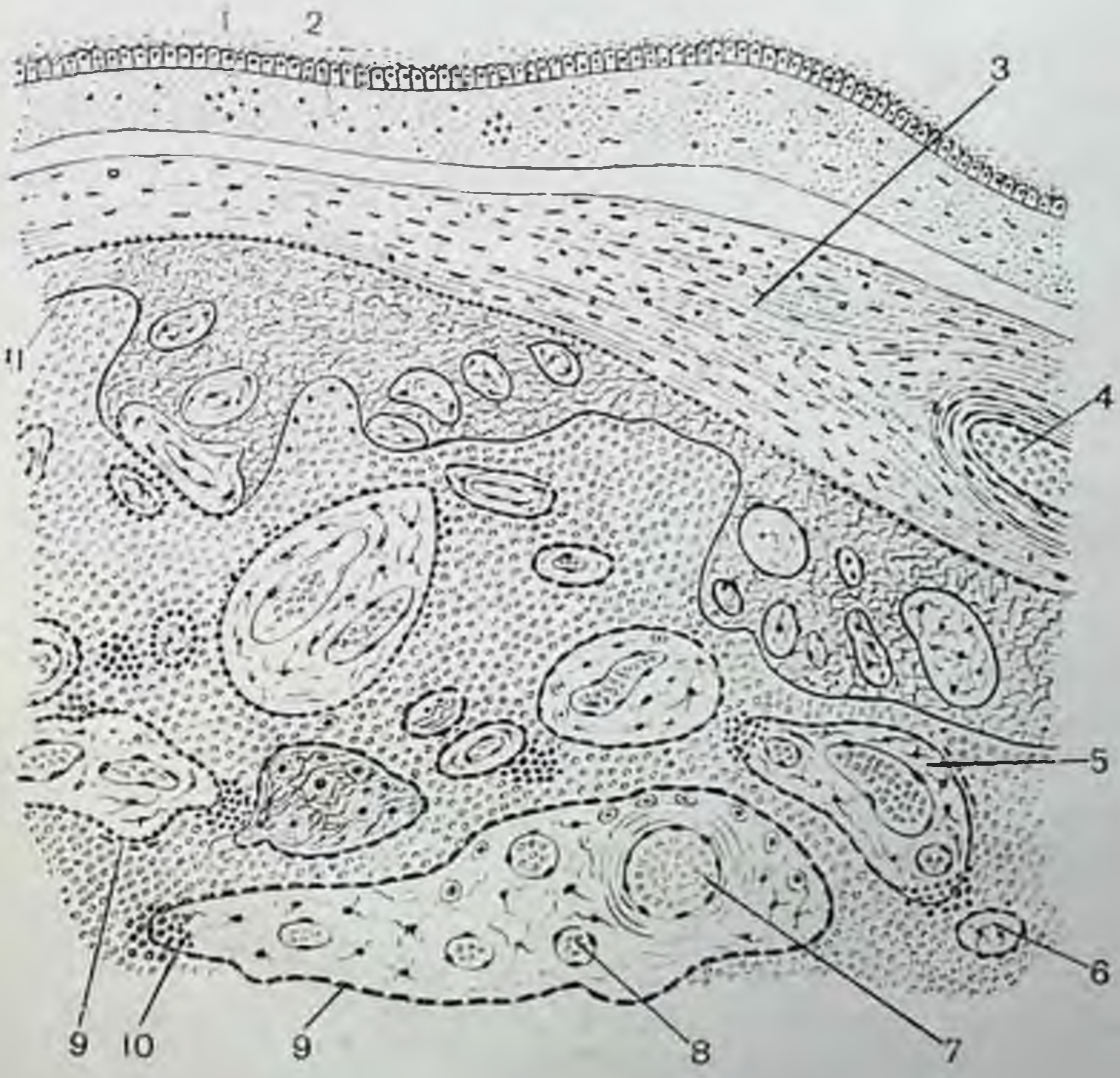


Рис. 52.

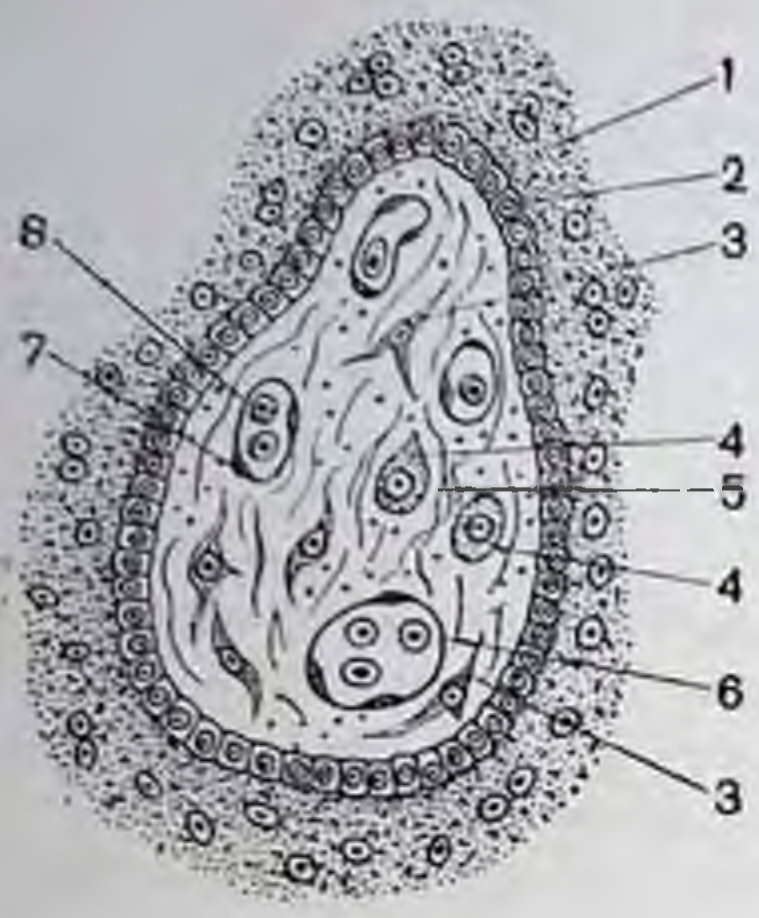


Рис. 53.

Препарат 51. Плодная часть плаценты человека. Отвесный срез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 52, 53.

При малом увеличении (рис. 52) надо ориентировать препарат так, чтобы в верхнем отделе поля зрения был расположен правильный ряд темноокрашенных ядер (1), принадлежащих клеткам однослойного призматического эпителия. Последний входит в состав стенки амниона и выстилает плаценту со стороны, обращенной к амниотической полости. Под эпителием расположен слабоокрашенный, бедный клетками слой (2) стенки амниона, образованный эмбриональной студенистой соединительной тканью. При изготовлении препарата амнион может отслаиваться, образуя под собой щель. Ниже этой щели видна хориальная пластинка (3), образованная более дифференцированной соединительной тканью, содержащей пупочные кровеносные сосуды (4). Под хориальной пластинкой находятся древовидно-ветвящиеся вторичные или истинные ворсинки (5, 6) хориона. Они отходят от хориальной пластинки не равномерно, а группами по 15—16 штук, образуя так называемые котиледоны. Последние в области контакта с тканями материнского организма отделены неполными перегородками, или септами (см. препарат 52). Поперечные, косые или продольные сечения ворсинок кажутся изолированными образованиями различной величины и формы. В соединительнотканной основе ворсинок видны сечения крупных пупочных сосудов (7) и капилляров (8). Ворсинки и плацентарная (внутренняя) поверхность хориальной пластинки покрыты слоем трофобласта (9). Интенсивноокрашенные ядра его клеток расположены в 1—2 ряда. В трофобласте некоторых ворсинок имеются скопления ядер (10) — пролиферационные почки, являющиеся местами образования новых веточек ворсинок. Межворсинковые пространства

заполнены материнской кровью. Трофобласт распределен не сплошным слоем. Там, где его нет, плацентарная поверхность хориальной пластинки и поверхность ворсинок покрыты канализированным фибрином (11) — бесклеточной оксифильной массой кирпично-красного цвета. Это вещество может заполнять некоторые межворсинковые пространства, образуя конгломераты из нескольких ворсинок. При большом увеличении (рис. 53) видно, что поверхность ворсинок образована плазмодиотрофобластом (1), представляющим протоплазматическую массу с интенсивноокрашенными мелкими ядрами. Под плазмодием, на границе с соединительной тканью находится цитотрофобласт (2), состоящий из одного ряда кубических клеток. Структура ядер этих клеток свидетельствует о митотической активности. В соединительнотканной основе ворсинок видны отростчатые клетки типа фибробластов (3), макрофаги (4), коллагеновые волокна (5). В просвете мелких сосудов (6) и капилляров (7) находятся клетки крови (8) зародыша.

Препарат 52. Материнская часть плаценты человека. Отвесный срез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 54.

Материнская часть плаценты состоит из базальной пластинки, септ (перегородок) и межворсинковых пространств — лакун, заполненных кровью. При малом увеличении надо ориентировать объект базальной пластинкой (1) книзу. Последняя находится на краю среза и представляет глубокий, не разрушенный трофобластом слой слизистой оболочки матки. Соединительная ткань базальной пластинки содержит крупные, с четкими границами и светлой цитоплазмой децидуальные (отпадающие) клетки (2). Иногда встречаются гигантские многоядерные клетки (3). Септы отходят от базальной пластинки и вдаются в толщу

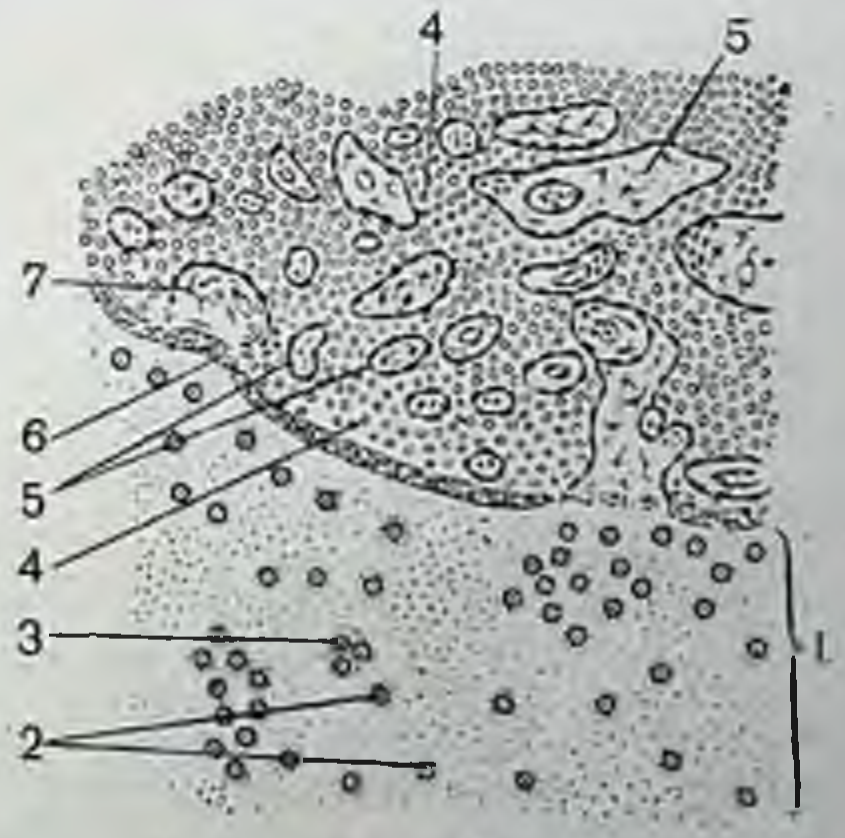


Рис. 54.

плаценты. Они не всегда попадают в срез; иногда могут быть видны их основания. Перегородки делят плаценту на камеры-лакуны, которые хорошо заметны невооруженным глазом с материнской стороны плаценты. В лакунах находится кровь (4), в которую погружены ветвления ворсинок (5) хориона. Плацентарная поверхность базальной пластинки и ее перегородок покрыта слоем канализированного фибриноида (6). Концы некоторых ворсинок (7) доходят до фибриноида и срастаются с ним.

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Препараты этой главы иллюстрируют основные морфофункциональные особенности эпителиальных тканей.

Препарат 53. Однослойный призматический и однослойный кубический эпителии. Почка кролика. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 55.

При малом увеличении надо найти поперечные срезы почечных канальцев, имеющих вид округлых или овальных полых образований, выстланных однослойным эпителием. В зависимости от калибра канальца эпителий может быть различной высоты — кубический или призматический. Под эпителием находится рыхлая соединительная ткань, богатая кровеносными сосудами. Надо выбрать каналец, выстланный однослойным призматическим (А) или кубическим (Б) эпителием с хоро-

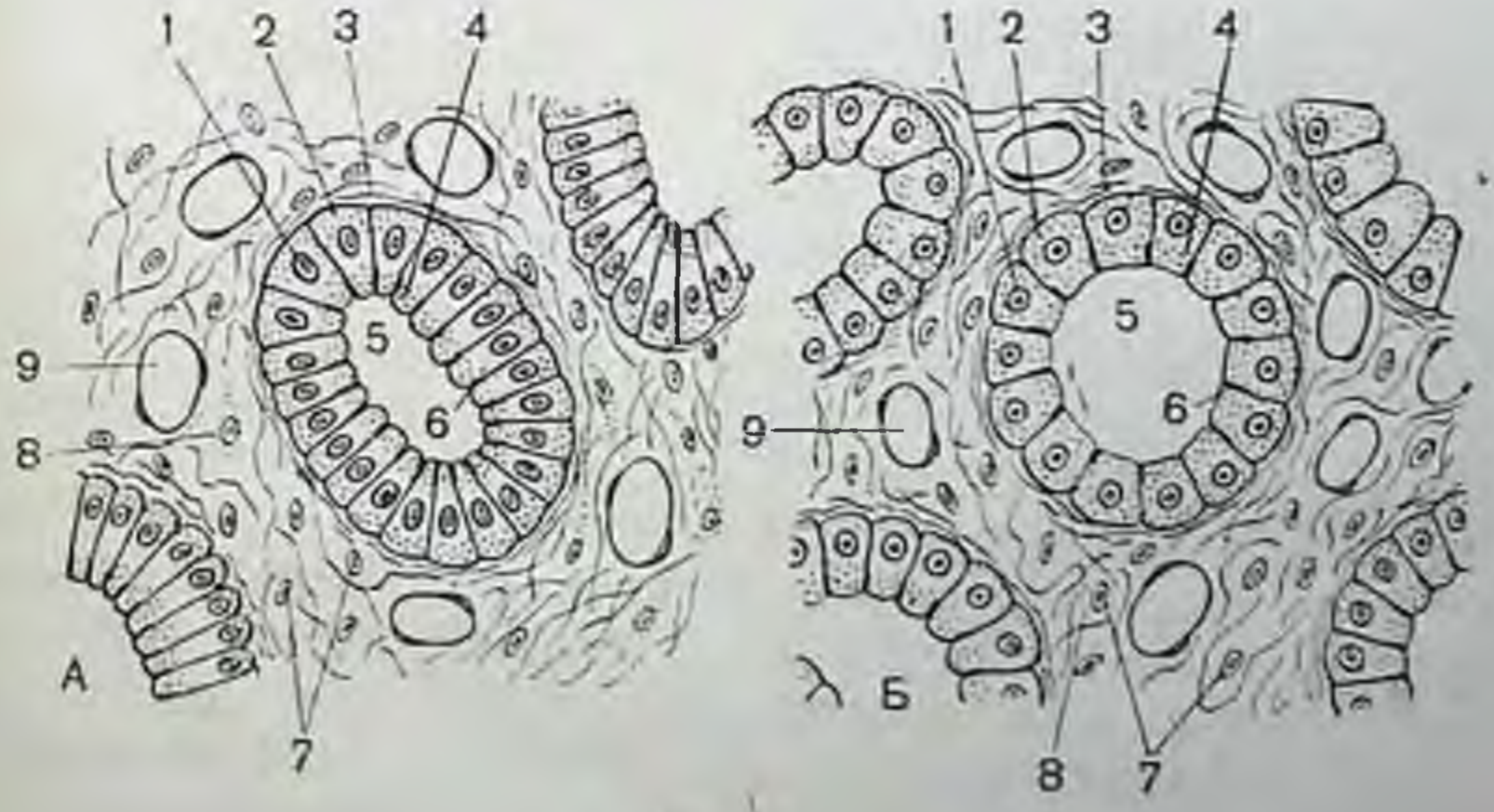


Рис. 55.

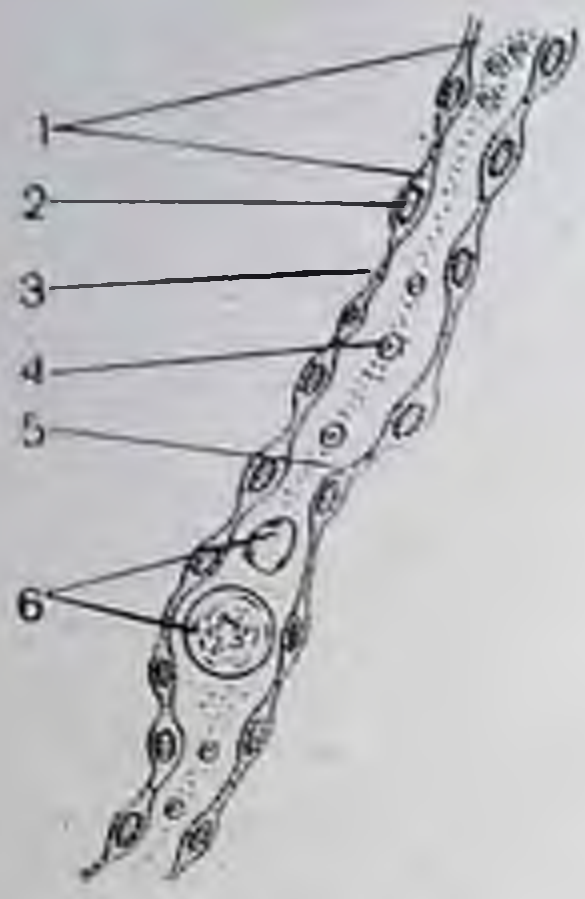


Рис. 56.

шо выраженными границами клеток, изучить и зарисовать участок с эпителиального пласта при большом увеличении. Ядра (1) клеток кубического эпителия круглые, расположены приблизительно в центре клеток. В призматическом эпителии ядра располагаются в базальном отделе (2) клеток. Базальные концы эпителиальных клеток обращены к соединительной ткани и располагаются на базальной мембране (3). Апикальные концы (4) клеток обращены в просвет канальца (5). Между апикальными концами клеток видны замыкательные пластинки (6) — образования, препятствующие проникновению тканевой жидкости по межклеточным промежуткам за пределы эпителиального пласта. В подстилающей эпителий рыхлой соединительной ткани видны ядра (7) соединительнотканных клеток, межклеточное вещество (8), капилляры (9). Физиологическая и репаративная регенерация рассмотренных эпителиев происходит за счет митотического деления их клеток. Эти эпителии развиваются из нефротома и относятся к эпителиям нефродермального типа.

Препарат 54. Однослойный плоский эпителий (мезотелий). Брыжейка кролика. Отвесный срез. Окраска гематоксилином и эозином или железным гематоксилином. Рис. 56.

При малом увеличении надо найти отвесный срез брыжейки, которая представляет собой складку брюшины в виде тонкой пленки. Обе поверхности брыжейки покрыты однослойным плоским эпителием, образующим сплошной клеточный пласт, под которым находится рыхлая соединительная ткань. Изучая препарат при большом увеличении, надо обратить внимание на форму эпителиальных клеток. Клетки мезотелия (1) вытянуты в горизонтальном направлении, имеют плоскую форму, их высота значительно меньше, чем ширина. В месте расположения ядра (2) высота клетки несколько увеличена. Границы между клетками видны плохо, но

положение ядер дает возможность наметить эти границы (3). Этот эпителий покрывает серозные оболочки (брюшину, плевру и др.), развивается из мезодермы (из листков спланхнотома); у зародыша он выстилает вторичную полость тела — целом. Поэтому однослойный плоский эпителий называют мезотелием или целомическим эпителием. Мезотелий относится к эпителиям мезодермального типа. Мезотелий млекопитающих в процессе эволюции в значительной степени утратил полярную дифференциацию, сохранив функцию пограничности, что проявляется в ограничении разрастания подстилающей его соединительной ткани при воспалении. Под мезотелием видны ядра (4) клеток рыхлой соединительной ткани, ее межклеточное вещество (5) и кровеносные сосуды (6), в которых могут находиться кровяные клетки — эритроциты и лейкоциты.

Препарат 55. Однослойный плоский эпителий (мезотелий). Сальник кролика. Тотальный препарат. Импрегнация азотнокислым серебром. Рис. 57.

Препарат представляет собой не срез, а кусочек сальника в виде просвечивающей пленки, распластанной на предметном стекле. Вследствие этого становятся доступными для изучения структурные элементы сальника при рассмотрении их сверху. Толщина препарата в различных участках неодинакова, что влечет за собой разную интенсивность импрегнации серебром. При малом увеличении надо выбрать наиболее тонкий участок препарата, окрашенный в желтоватый цвет, на фоне которого выступают извилистые черные линии — границы между эпителиальными клетками, которые стали заметными вследствие импрегнации серебром цементирующего межклеточного вещества. При большом увеличении видны многоугольные клетки мезотелия (1) с границами извилистой формы, образующие характерный для эпителиальной ткани

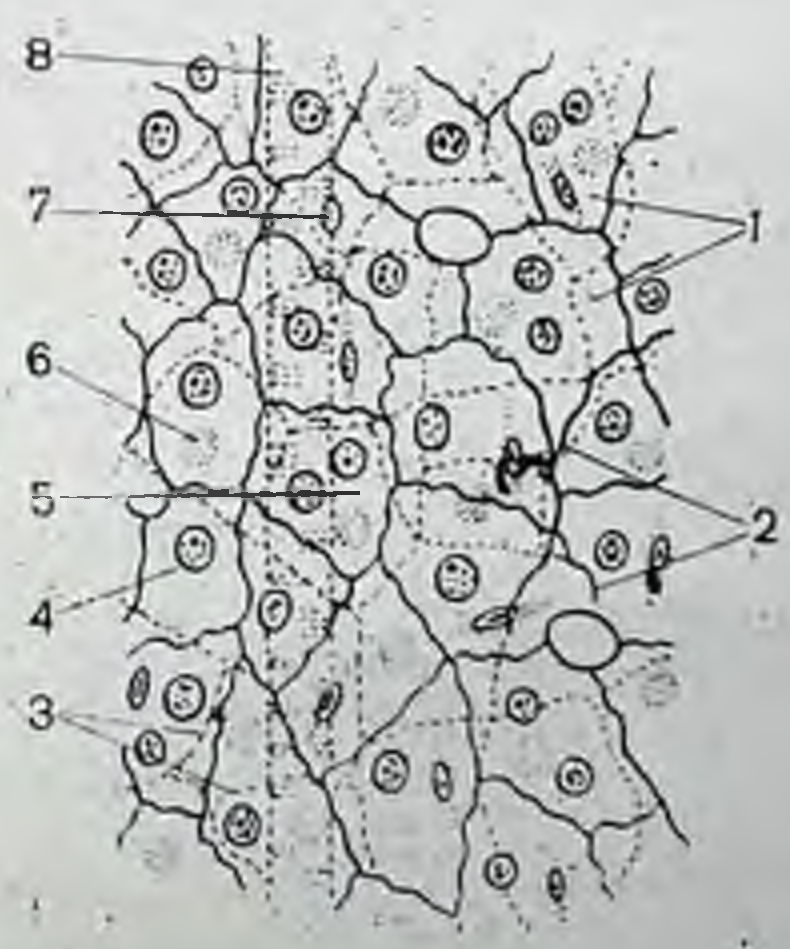


Рис. 57.

клеточный пласт. Так как обе поверхности сальника покрыты эпителием, то в зависимости от фокусировки (при работе микровинтом) хорошо видны как границы (2) клеток верхнего эпителиального пласта, так и границы (3) клеток нижнего пласта. В каждой клетке мезотелия можно различить ядро (4) округлой или овальной формы. Встречаются двуядерные клетки (5) и многоядерные структуры, образующиеся за счет амитотического деления ядер. Иногда ядра эпителия кажутся лежащими на пересечении клеточных границ. Это либо ядра (6) эпителиальных клеток другой нижней поверхности сальника, либо ядра (7) соединительнотканных клеток, выделяю-

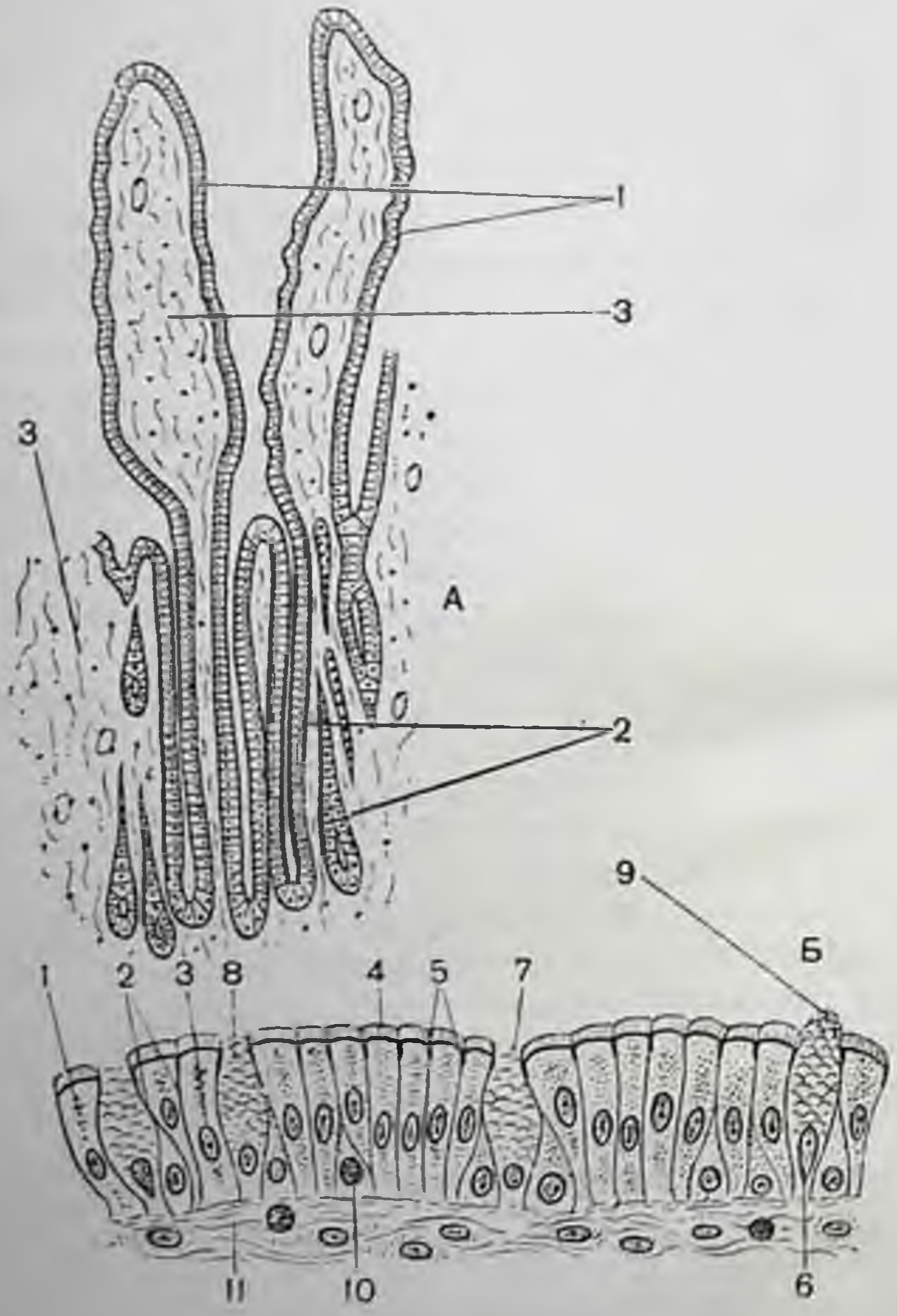


Рис. 58.

щиеся своей веретенообразной формой и более темной окраской. В соединительной ткани сальника находятся кровеносные сосуды (8). Физиологическая и репаративная регенерация однослойного плоского эпителия происходит путем митотического деления его клеток.

Препарат 56. Однослойный призматический кутикулярный (каемчатый) эпителий. Тонкая кишка кошки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 58.

Однослойный призматический кутикулярный эпителий выстилает слизистую оболочку тонкого кишечника млекопитающих, которая образует выпячивания — ворсинки и впячивания — крипты. При малом увеличении надо ориентировать препарат (А) так, чтобы ворсинки (1) и расположенные ниже крипты (2) находились в верхней части среза, найти продольно разрезанную ворсинку и выбрать на ее поверхности участок вертикально разрезанного эпителия, под которым находится ретикулярная соединительная ткань (3). При большом увеличении надо изучить и зарисовать однослойный эпителиальный пласт (Б). Эпителий в основном состоит из клеток призматической формы (1), между апикальными концами, как правило, заметны их границы (2). Полярная дифференциация проявляется в базальном расположении ядер овальной формы (3) и наличии на апикальных концах клеток, выполняющих функцию избирательного всасывания, кутикулы (4). В зависимости от функционального состояния и фиксации кутикула может выглядеть гомогенной или исчерченной. Под кутикулой между апикальными концами клеток видны замыкательные пластинки (5). Среди обычных клеток кишечного эпителия выделяются формой и светлой окраской бокаловидные клетки (6) — это одноклеточные железы, продуцирующие слизь. Их форма зависит от степени наполнения слизью. Переполненная клетка имеет вид бокала с расширением в апикальной части и короткой базальной ножкой, где лежит ядро треугольной, уплощенной или изогнутой формы. Надо найти бокаловидные клетки на разных стадиях накопления (7, 8) и выделения секрета (9). Между базальными концами эпителиальных клеток встречаются блуждающие клетки — лимфоциты (10), проникающие в эпителий из подлежащей ретикулярной соединительной ткани (11) и обладающие фагоцитарной активностью. Типичной базальной мембраны в эпителии ки-

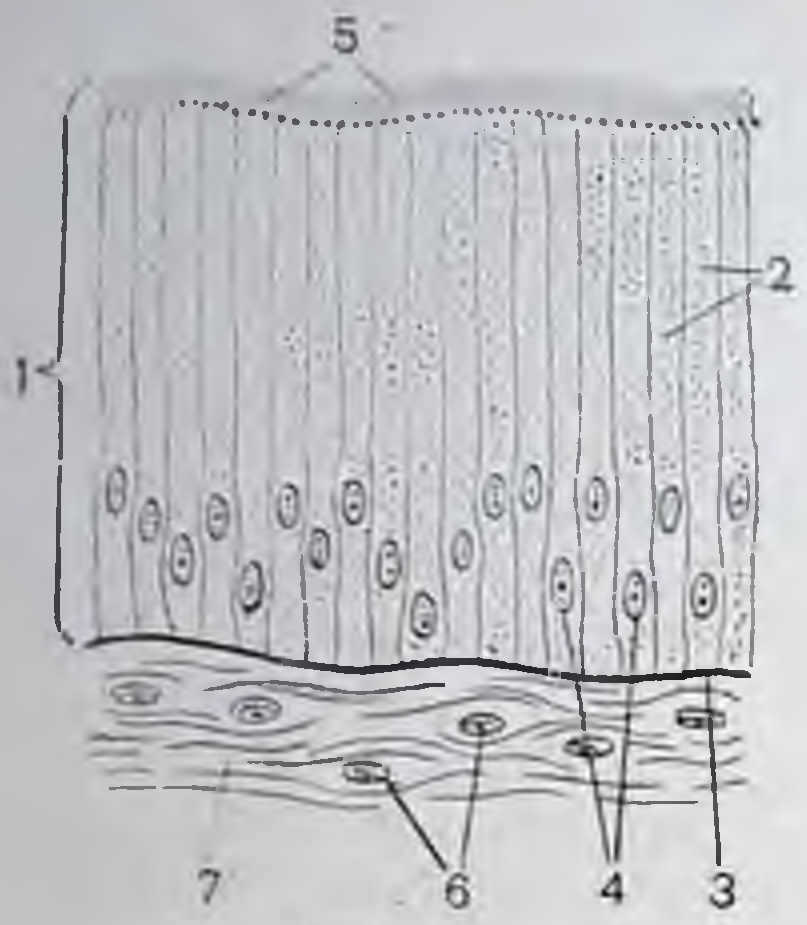


Рис. 59.

шечника нет. Камбием, обеспечивающим возможность физиологической и репаративной регенерации, являются эпителиальные клетки крипт. Однослойный призматический кутикулярный эпителий кишечника млекопитающих развивается из энтодермы и относится к эпителиям энтодермального типа.

Препарат 57. Однослойный мерцательный эпителий. Мантия беззубки. Окраска железным гематоксилином. Рис. 59.

При малом увеличении надо ориентировать препарат так, чтобы эпителиальный пласт, располагающийся по краю среза, имеющий вид темноокрашенной полосы различной ширины, находился в верхней части среза. Под эпителием располагается соединительная ткань. Надо выбрать наиболее светлый участок эпителиального пласта (1), изучить его строение и зарисовать при большом увеличении. Высокие, цилиндрические эпителиальные клетки (2) располагаются в один слой на базальной мембране (3), которая имеет вид узкой черной полоски. Обращает на себя внимание выраженная полярная дифференциация клеток. Ядра (4) овальной формы с зернистым хроматином и ядрышком находятся в базальной части клеток и лежат на различном уровне в разных клетках, благодаря чему образуют как бы несколько рядов. Свободная апикальная поверхность клеток обращена в мантийную полость и покрыта тесно расположенными ресничками (5). В подстилающей эпителий соединительной ткани видны ядра соединительнотканных клеток (6) и межклеточное вещество (7).

Препарат 58. Однослойный многорядный мерцательный эпителий. Трахея кошки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 60.

При малом увеличении надо ориентировать препарат так, чтобы эпителиальный пласт находился на верхнем крае среза, выбрать вертикально разрезанный учас-

ток, изучить и зарисовать его при большом увеличении. Все клетки эпителиального пласта (1) располагаются на слабоокрашенной базальной мембране (2), которая отграничивает эпителий от соединительной ткани (3). Высота и форма эпителиальных клеток различны. Низкие вставочные клетки (4) пирамидной формы расширенным основанием обращены к базальной мембране. Эти клетки являются камбиальными. Суженными вершинами они внедряются между более высокими вставочными клетками (5), имеющими веретенообразную форму. Самые высокие эпителиальные клетки начинаются от базальной мембраны узкой ножкой и достигают свободной поверхности эпителиального пласта. Возможны два способа дифференцировки этих клеток. Апикальная поверхность одних из них снабжена ресничками, выполняющими функцию перемещения различных частиц (пыли, микроорганизмов и т. п.) по поверхности эпителия. Такие клетки называют мерцательными (6). Другие из высоких клеток бокаловидные (7) (см. препарат 56) отличаются от мерцательных светлой окраской и формой. Ядра (8) этих клеток треугольные, интенсивно окрашенные и сдавленные слизистыми включениями, находятся в верхней части суженной ножки бокаловидных клеток. Выделяемая бокаловидными клетками слизь необходима для нормальной подвижности ресничек и самоочищения от вдыхаемых инородных частиц. В высоких клетках ярко проявляется полярная дифференциация. Вследствие различной фор-

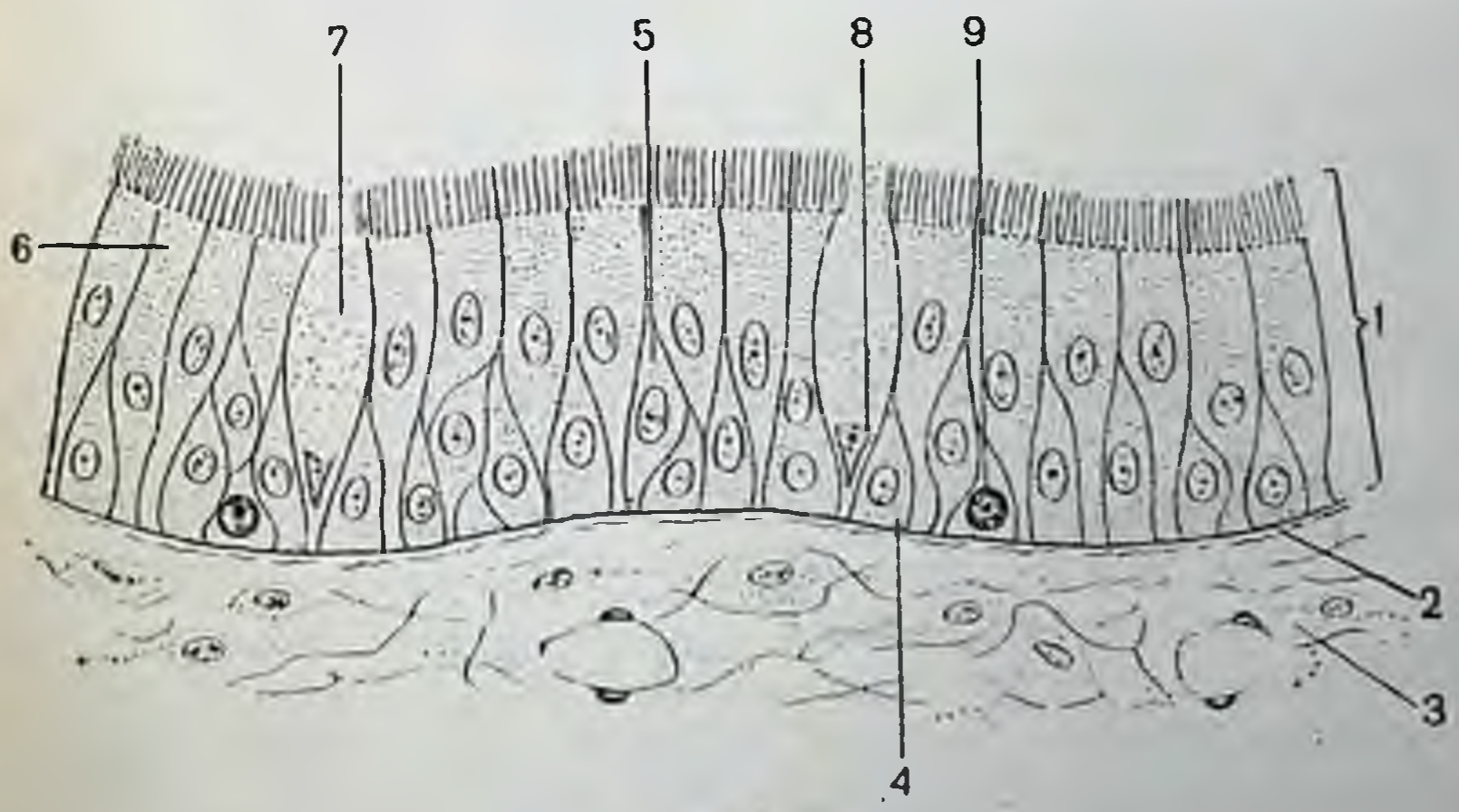


Рис. 60.

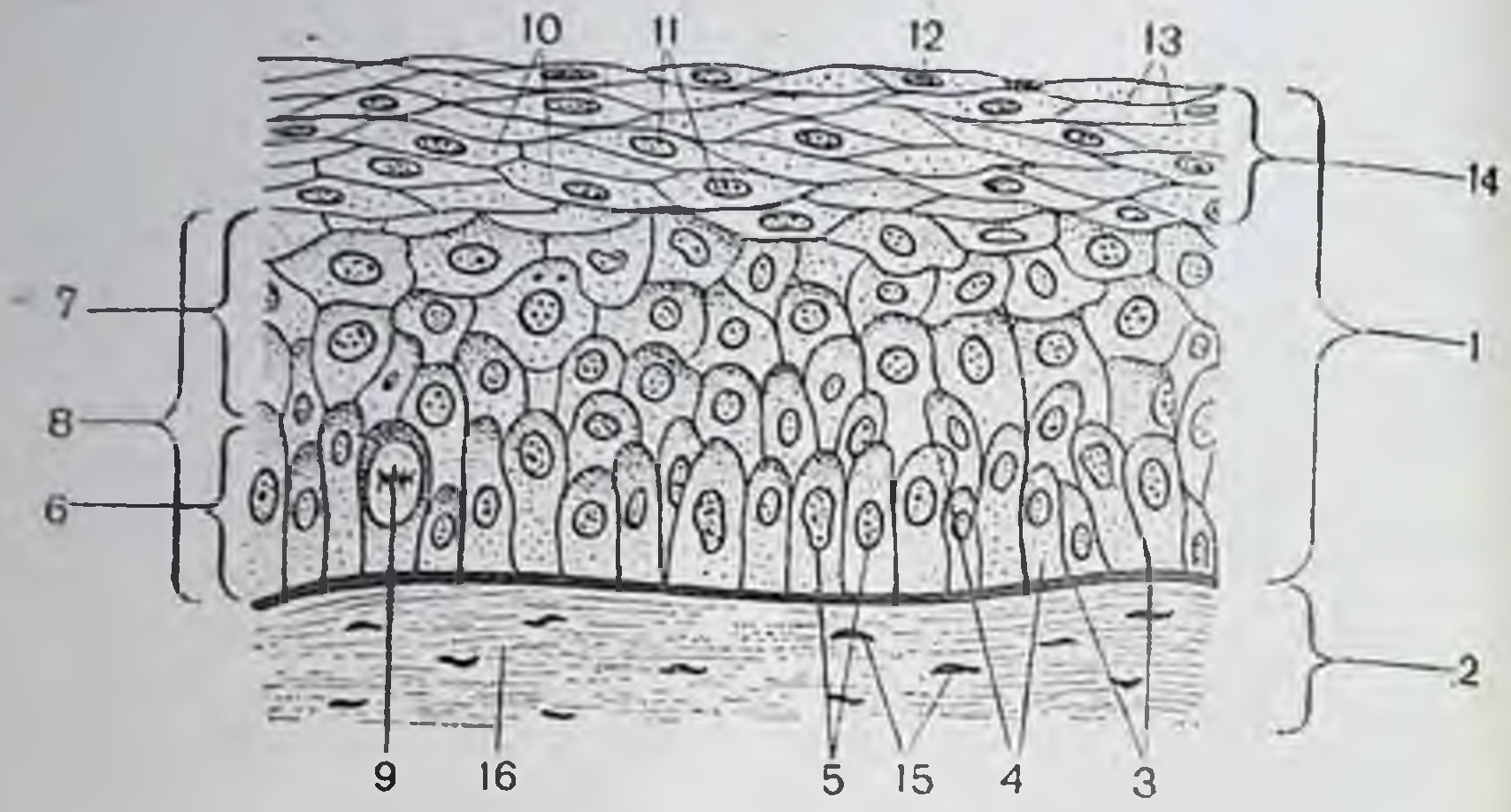


Рис. 61.

мы и вышины клеток их ядра лежат на разных уровнях, образуя несколько рядов, что оправдывает название эпителия — многорядный. В базальной части эпителиального пласта встречаются блуждающие клетки (9) — лимфоциты, проникающие из соединительной ткани в межклеточные щели и обладающие фагоцитарной активностью. Физиологическая и репаративная регенерация обеспечивается низкими вставочными клетками. Однослойный многорядный мерцательный эпителий дыхательных путей млекопитающих развивается из эктодермы и относится к группе эпидермальных эпителиев.

Препарат 59. Многослойный плоский слабо ороговевающий эпителий. Роговица глаза коровы. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 61.

При малом увеличении надо ориентировать препарат таким образом, чтобы эпителиальный пласт находился в верхней части среза. Граница эпителия с соединительной тканью представляет ровную линию — признак, характерный для слабо ороговевающих эпителиев. Надо выбрать участок эпителия, в котором видны границы клеток, изучить и зарисовать его при большом увеличении. Необходимо обратить внимание на различное строение клеток в разных слоях эпителия — вертикальный анизоморфизм. Эпителиальный пласт (1) отделен от соединительной ткани (2) базальной мембра-

ной (3), на которой в один слой расположены клетки (4) призматической формы с закругленными апикальными концами и ядрами (5), лежащими ближе к апикальному концу. Эти клетки образуют базальный слой (6). Выше в несколько рядов располагаются клетки разнообразной полигональной и отростчатой формы с центрально лежащими ядрами. Они образуют слой шиповатых клеток (7). Оба слоя объединяются в общий ростковый слой (8). Митозы клеток (9) этого слоя свидетельствуют об их камбиальности. По мере деления клетки отодвигаются от соединительной ткани, в результате чего ухудшаются условия их питания, они перестают размножаться, уплощаются (10), их ядра (11) принимают овальную форму, затем сморщиваются, уплотняются (12). В цитоплазме накапливается волокнистый скелетный белок — кератин (роговое вещество). Клетки этого слоя превращаются в роговые чешуйки (13), формируют тонкий поверхностный слой (14) и постепенно слущиваются. В подстилающей эпителий соединительной ткани видны ядра соединительнотканных клеток (15) и межклеточное вещество (16). Физиологическая и репаративная регенерация обеспечивается клетками росткового слоя. Развивается эпителий из эктодермы и относится к группе эпидермальных эпителиев.

Препарат 60. Многослойный плоский сильно ороговевающий эпителий (эпидермис). Кожа пальца человека. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 62.

Надо рассмотреть срез кожи в лупу или через окуляр. Эпидермис темный, а соединительнотканная часть кожи светлая. При малом увеличении (А) следует ориентировать препарат так, чтобы эпителиальный пласт находился в верхней части среза. Граница эпителия и соединительной ткани имеет форму сильно изогнутой кривой. Надо обратить внимание на взаимоотношение эпителиального пласта (1) и подстилающей его соединительной ткани (2), которая глубоко вдается в толщу эпителия, образуя сосочки (3), богатые кровеносными сосудами (4). Неровная граница обеспечивает значительное увеличение поверхности соприкосновения эпидермиса и соединительной ткани, что улучшает питание эпителия и увеличивает прочность сцепления этих тканей. Надо найти участок эпидермиса, разрезанный строго вертикально. Часть эпидермиса, примыкающая

к базальной мембране (5), образует ростковый слой (6). Над ним узкий, темноокрашенный зернистый слой (7). Выше находится светлоокрашенный, сильно отражающий свет, блестящий слой (8). Самым поверхностным и толстым является роговой слой (9), в котором видны расположенные друг над другом отверстия — сечения штопорообразных протоков (10) потовых желез (11), находящихся за пределами эпидермиса в соединительнотканной части кожи. В соединительнотканной части кожи находятся скопления жировых клеток (12) и рецепторы (13). Следует изучить и зарисовать каждый слой эпидермиса при большом увеличении (Б). Обратить внимание на вертикальный анизоморфизм. Ростковый слой (1) представлен клетками двух видов. Одни из них имеют призматическую форму (2) с плохо выраженными границами и структурированными ядрами (3), формируют базальный слой эпидер-

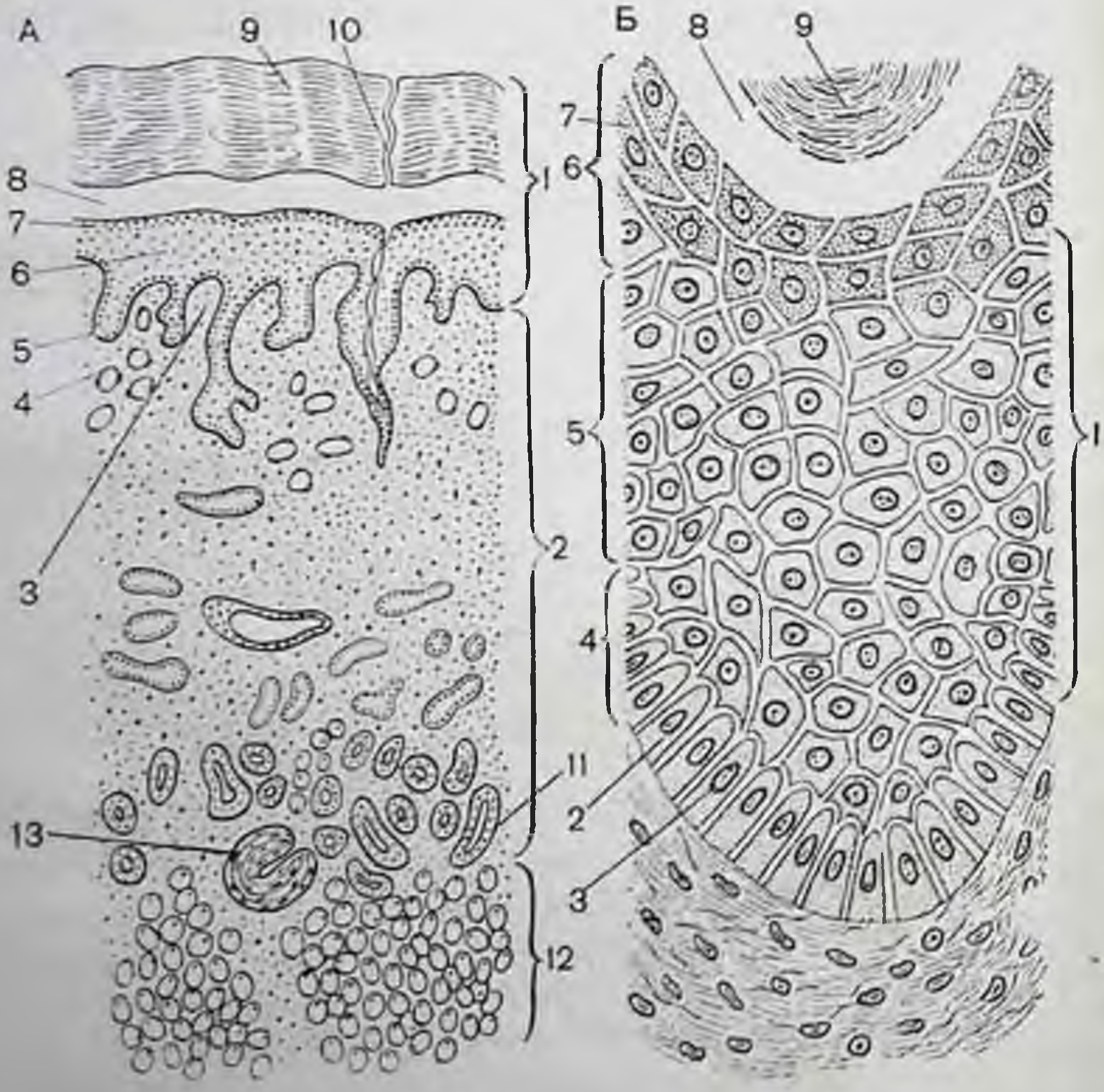


Рис. 62.

миса (4). Встречаются митозы этих клеток, что свидетельствует об их камбиальности. Другие клетки росткового слоя неправильной отростчатой формы располагаются в несколько рядов и формируют довольно толстый слой шиповатых клеток (5). Выше находятся слои постепенно ороговевающих клеток. Зернистый слой (6) образован 2—3 рядами клеток вытянутой формы, цитоплазма которых содержит зерна кератогиалина (7) — промежуточного продукта, образованного по ходу превращения белков в роговое вещество — кератин. Последующий этап ороговения характеризуется накоплением в клетках элеидина — продукта превращения кератогиалина. Заполненные элеидином клетки сильно преломляют свет и формируют блестящий слой (8). Границы клеток этого слоя еле заметны, ядра не видны. Роговой слой (9) по толщине может превышать все остальные слои эпидермиса, вместе взятые (см. А). Он состоит из мертвых ороговевших клеток, имеющих вид безъядерных чешуек, постепенно слущивающихся с поверхности кожи. В глубокой части рогового слоя могут сохраняться клеточные границы; в поверхностной его части они неразличимы. Роговой слой защищает эпидермис от механических и других воздействий (внедрения микробов, высушивающего действия воздуха). Физиологическая и репаративная регенерация эпителия происходит за счет клеток базального слоя. Эпидермис развивается из эктодермы и относится к эпидермальным эпителиям.

Препарат 61. Переходный эпителий. Мочевой пузырь кролика. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 63 и 64.

Переходный эпителий по количеству слоев является двуслойным (рис. 63). Базальный слой (1) состоит из клеток различной формы, расположенных на базальной мембране (2). Одни клетки мелкие и низкие (3), другие — крупные и высокие (4). Покровный слой (5) образован гигантскими клетками (6), не связанными с базальной мембраной. В зависимости от наполнения мочевого пузыря, эпителиальный пласт находится в растянутом или сокращенном состоянии. Эта гистофизиологическая особенность переходного эпителия связана с возможностью изменения конфигурации и расположения образующих его клеток. При обычной фиксации слизистая оболочка мочевого пузыря образует складки,

в глубине которых переходной эпителий находится в сокращенном состоянии; на поверхности складок слизистой оболочки переходный эпителий растянут. При малом увеличении надо ориентировать препарат так, чтобы эпителиальный пласт находился в верхней части среза. Найти в глубине складки слизистой оболочки участок сокращенного переходного эпителия, разрезанного строго вертикально, изучить и зарисовать его при большом увеличении (рис. 64). В сокращенном виде (А) эпителиальный пласт (1) отграничен от подстилающей его соединительной ткани (2) слабо выраженной базальной мембраной (3), образующей с ним почти ровную границу. Мелкие клетки (4) базального слоя (5) имеют нечеткие границы. Их ядра (6) овальной формы, с хорошо выраженной структурой. Митозы этих клеток свидетельствуют об их камбиальности. Крупные клетки базального слоя в сокращенном переходном эпителии приобретают веретенообразную форму, вклиниваются между друг другом и располагаются в несколько рядов. Глубже находятся более мелкие веретенообразные (7) клетки, а поверхностнее — более крупные (8). Светлоокрашенные, округлой формы яд-

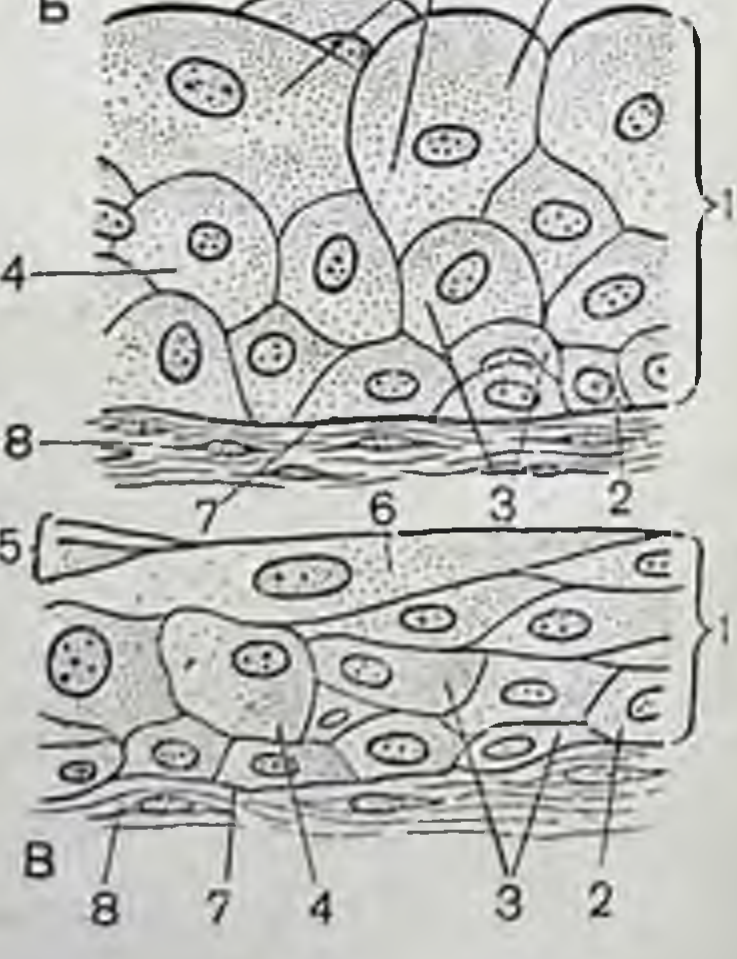


Рис. 64.

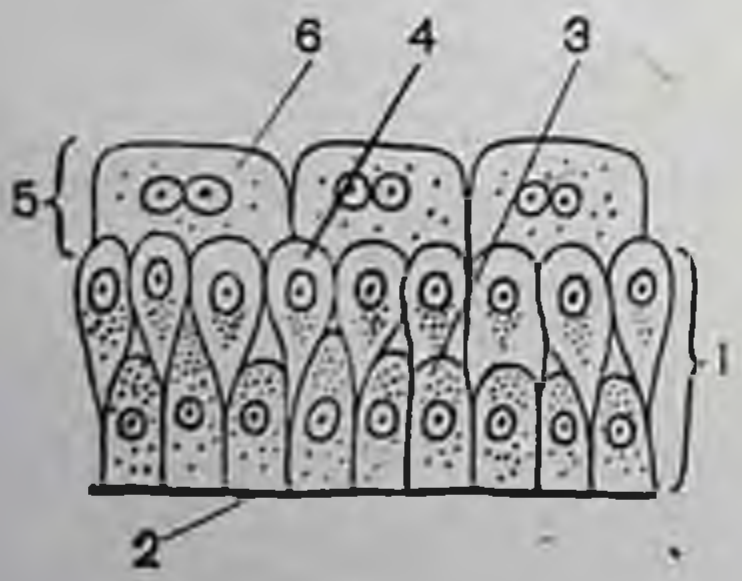


Рис. 63.

ра (9) этих клеток становятся крупнее по мере увеличения размеров клеток. Таким образом, базальный слой приобретает хорошо выраженное многорядное строение. Покровный слой (10) сокращенного переходного эпителия состоит из крупных, неопределенной формы клеток (11), на свободной поверхности которых находится кутикула (12), препятствующая диффузии воды из тканей в мочу и обратному всасыванию мочи в организм. Вследствие амитотического деления ядер клетки покровного слоя могут быть многоядерными. При малом увеличении надо найти на вершинах складки слизистой оболочки вертикально разрезанный участок растянутого переходного эпителия, изучить и зарисовать его при большом увеличении (Б, В). Растянутый эпителиальный пласт (1) значительно тоньше, чем сокращенный. Форма его клеток отличается от таковой в глубине складок. Мелкие клетки (2) базального слоя (3) хорошо окрашены, границы между ними еще менее ясны, чем в сокращенном эпителии, ядра округлой формы. Крупные клетки (4) базального слоя теряют веретенообразную форму, несколько округляются. Отчетливо выявляется покровный слой (5), состоящий из гигантских, иногда многоядерных клеток уплощенной формы (6). Эпителий располагается на базальной мембране (7), которую подстилает рыхлая соединительная ткань (8). Физиологическая и репаративная регенерация эпителия обеспечивается мелкими клетками базального слоя. Переходный эпителий развивается из эктодермы. Он представляет собой специализированный вид эпидермального эпителия. Вертикальный анизоморфизм, многослойность и различное строение клеток в разных слоях переходного эпителия выражены иначе, чем в многослойном плоском эпителии. Это объясняется отсутствием ороговения и приспособленностью к различному растяжению. Сравнение эпителиев одинакового происхождения — эпидермиса, многослойного слабо ороговевающего эпителия роговицы и переходного эпителия мочевого пузыря — демонстрирует зависимость особенностей строения эпителия от его местоположения в организме и специфики выполняемых функций.

Препарат 62. Железистый эпителий. Антеннальная (зеленая) железа речного рака. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 65.

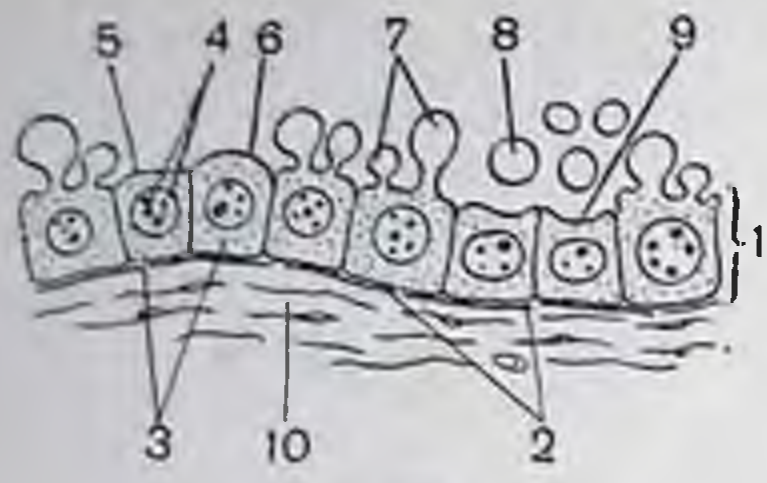


Рис. 65.

Антеннальная железа речного рака имеет вид мешочка, разделенного на многочисленные округлые камеры, стенки которых выстланы однослойным железистым эпителием. При малом увеличении надо найти небольшую по размерам камеру, в полости которой нет или мало секрета; при большом увеличении изучить и зарисовать железистый эпителий. Эпителиальный пласт (1) располагается на базальной мембране (2). Он состоит из железистых клеток, которые находятся в различном функциональном состоянии и имеют вследствие этого неодинаковую форму. Клетки кубической формы (3) с крупными ядрами и одним или несколькими ядрышками (4) находятся в фазе выработки (5) и накопления (6) секрета. По мере увеличения количества секрета он скапливается в апикальной зоне клеток, на свободной поверхности которых появляются прозрачные вздутия (7), содержащие секрет и разжиженную цитоплазму. Затем наступает фаза выделения секрета по апокриновому типу: отторгающаяся апикальная часть клетки принимает булавовидную форму и отделяется от клетки, образуя каплю секрета (8), после чего секреторные клетки принимают уплощенную форму с выемкой на свободной поверхности (9). Затем эти клетки вступают в фазу восстановления, обеспечивающуюся за счет регенерации утраченной части клетки. Под эпителием располагается рыхлая соединительная ткань (10).

Препарат 63. Железистый эпителий. Сальная железа кожи человека. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 66.

Препарат представляет собой вертикальный срез волосистой части кожи. При малом увеличении препарат надо ориентировать так, чтобы эпидермис находился в верхней части среза. В соединительнотканной части (в нижнем отделе среза) надо найти секреторный отдел сальной железы, образованный в основном прилежащими друг к другу светлыми, крупными, с ячеистой цитоплазмой, эпителиальными клетками. При большом увеличении надо изучить и зарисовать железистый эпи-

телий, клетки которого находятся в различном функциональном состоянии. На периферии железы находится слой мелких клеток (1) с округлыми, хорошо структурированными ядрами и плохо выраженными границами. Митозы этих клеток свидетельствуют об их камбиальности. Изучение клеток, располагающихся по направлению от периферии секреторного отдела к выводному протоку, позволяет проследить стадии голокриновой секреции, которая завершается превращением клетки в секреторную массу. Клетки, лежащие в более глубоких отделах железы, характеризуются различной степенью накопления в цитоплазме жировых секреторных включений. В результате гистологической обработки жир растворяется и от жировых включений остаются круглые пустоты, придающие цитоплазме пенистый вид (2). По мере накопления жировые капли сливаются друг с другом, ядра железистых клеток пикнотизируются (3), оболочка клеток разрушается (4) и они сливаются в общую секреторную массу (5). Физиологическая и репаративная регенерация эпителия происходит за счет камбиальных клеток, располагающихся на периферии железы. Развивается эпителий из эктодермы и относится к эпителиям эпидермального типа.

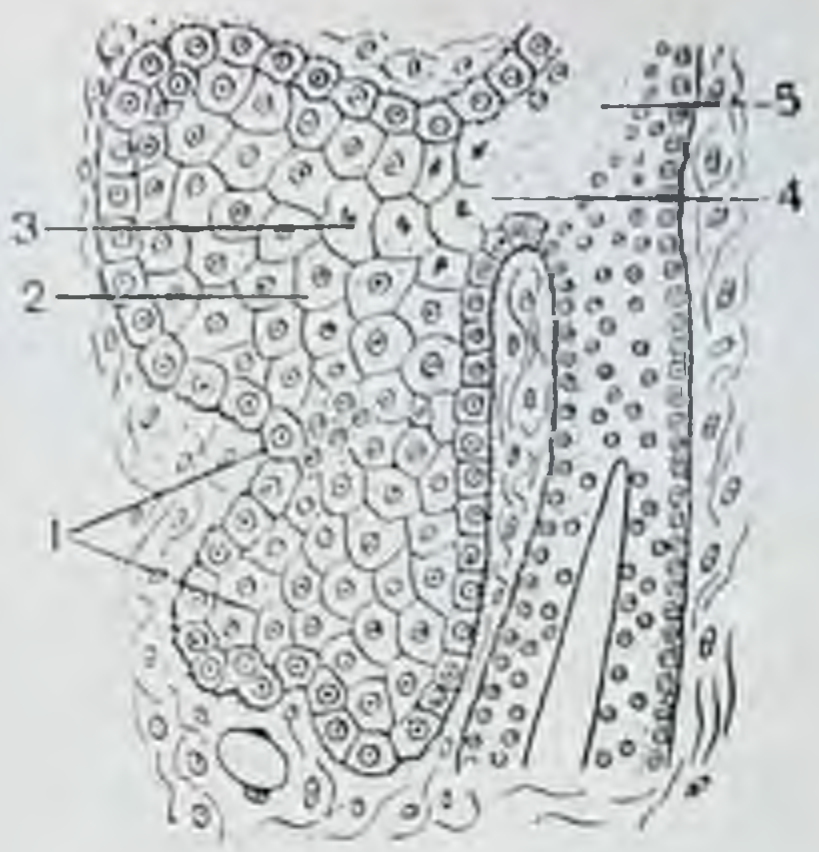


Рис. 66.

Препарат 64. Железистый эпителий. Простые трубчатые железы дна желудка собаки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 67.

При малом увеличении надо ориентировать препарат так, чтобы эпителиальный пласт находился на верхнем крае среза.. Надо изучить строение слизистой оболочки при большом увеличении. Слизистая оболочка желудка покрыта однослойным призматическим железистым эпителием (1), который выстилает с подстилающей его рыхлой соединительной тканью (2) углубления — желудочные ямки (3). Эпителиальный пласт

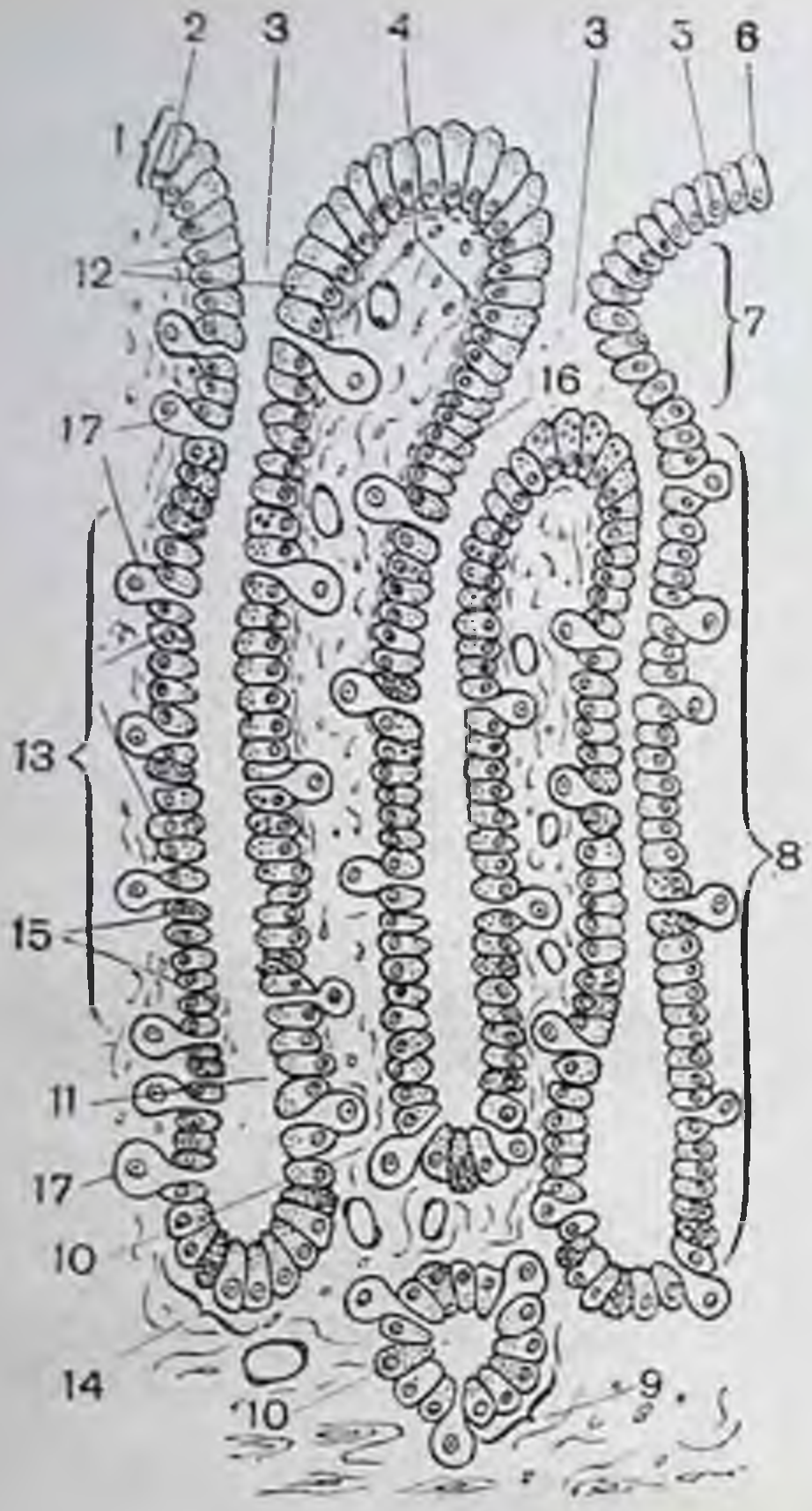


Рис. 67.

располагается на базальной мембране (4) и представлен железистыми клетками призматической или цилиндрической формы, выделяющими слизеподобный (мукондный) секрет, защищающий слизистую оболочку желудка от механического воздействия пищи и химического воздействия желудочного сока. В клетках хорошо выражена полярность. В их базальном отделе располагается овальной формы ядро (5), апикальная часть клетки заполнена светлоокрашивающимся мукондным секретом (6). В рыхлой соединительной ткани находятся тесно расположенные простые трубчатые железы. Короткие выводные протоки (шейки) (7) этих желез открываются в желудочные ямки. Если срез прошел отвесно, то выводные протоки и секреторные отделы (8) желез оказываются перерезанными по всей своей длине; при косом сечении железы имеют круглую или овальную форму (9). Между концевыми отделами видны значительной ширины промежутки (10), образующиеся в процессе изготовления препарата (рыхлая соединительная ткань сжимается значительно сильнее, чем железистая ткань). Узкие просветы (11) концевых отделов находятся между рядами плотно расположенных клеток, неодинаковых в функциональном и морфологическом отношении. Выводные протоки выстланы слоем мелких, слабо секретирующих клеток низкой призматической формы (12), в которых встречаются митозы,

что свидетельствует об их камбиальности. Эти клетки обеспечивают физиологическую и репаративную регенерацию секреторного эпителия желез и эпителия желудочных ямок. В области тела (13) и дна (14) железы располагаются главные клетки (15), мелкие кубические или неправильные по форме, с центрально расположенным ядром и базофильной ячеистой цитоплазмой. Они вырабатывают профермент пепсиноген, в дальнейшем превращающийся в пепсин. Добавочные клетки (16) располагаются непосредственно за шейкой железы, мелкие, с ядрами, расположенными в базальном отделе, выделяют слизистый секрет. Главные и добавочные клетки трудно различимы, их можно распознать лишь по расположению в железе. Клетки третьего типа называются обкладочными (17). Они располагаются преимущественно в области тела железы, значительно крупнее главных и добавочных, имеют округлую или овальную форму, резко оксифильную цитоплазму, круглое или несколько вытянутое ядро. Эти клетки выделяют хлориды, превращающиеся на поверхности слизистой оболочки желудка в соляную кислоту. Железистые клетки слизистой оболочки желудка секретируют по мерокриновому типу. Железистый эпителий желудка развивается из эптодермы.

ОПОРНО-ТРОФИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Препараты этой главы иллюстрируют основные морфофункциональные особенности опорно-трофических тканей. Это ткани внутренней среды, или соединительные ткани.

Препарат 65. Мазок крови человека. Окраска по Гимза-Романовскому. (Одним из проявлений структурных и функциональных особенностей форменных элементов крови является их различное отношение к красителям; оксифильные компоненты клеток окрашиваются в красный цвет, а базофильные — синий или фиолетовый.) Рис. 68.

При малом увеличении видно большое количество эритроцитов — мелких округлых клеток, окрашенных вследствие насыщения кислородом гемоглобина в бледно-розовый цвет. Среди них встречаются единичные лейкоциты — клетки темно-фиолетового цвета, обусловленного базофилией их ядер. Надо выбрать место с

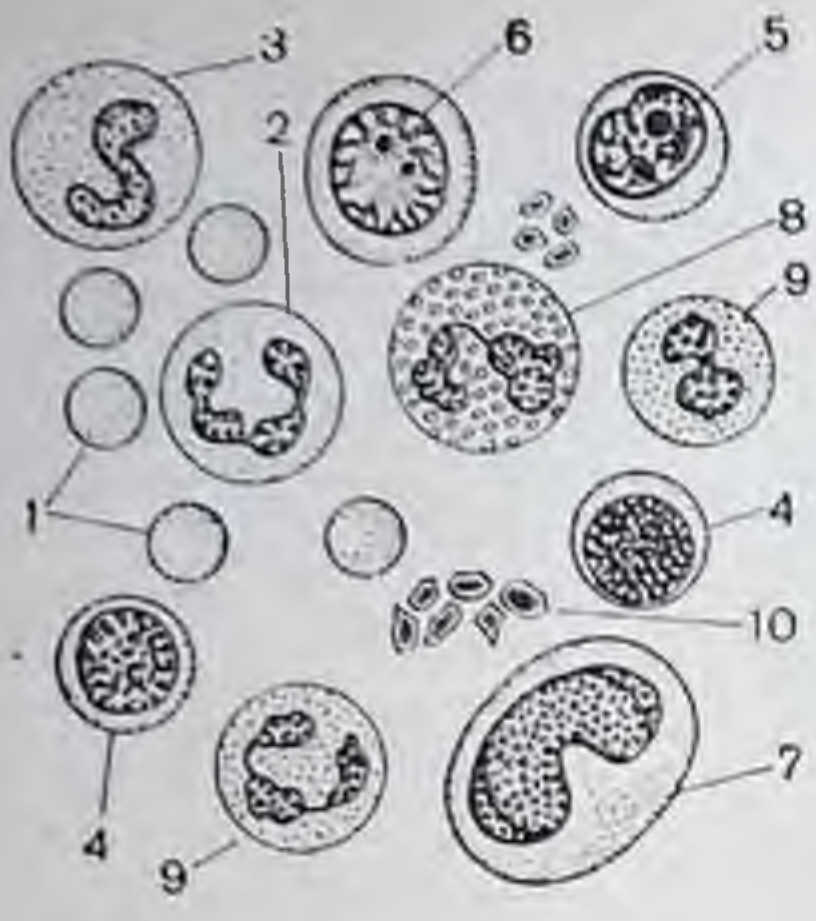


Рис. 68.

хорошо зафиксированными эритроцитами (в результате плазмолиза они могут принять звездчатую форму) и при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом, найти и зарисовать форменные элементы крови. Эритроциты (1) вследствие значительного количественного преобладания (в 1 мм³ крови 4,5—5 млн.) занимают почти все поле зрения. В мазке крови они распластаны на предметном стекле и поэтому выглядят круглыми. Неравномерность окраски (центральные отделы светлые) связана с морфофункциональными особенностями этих клеток — высокодифференцированных структур, приспособленных к выполнению функции переноса кислорода и углекислоты. У большинства млекопитающих и человека в процессе эритропоэза (развития в красном костном мозге) эритроциты накапливают в цитоплазме гемоглобин, утрачивают ядро и приобретают форму двояковогнутых дисков. Наиболее тонкий центральный отдел эритроцита содержит меньше гемоглобина, чем его периферическая часть, и на препарате просвечивает. Зрелые эритроциты не способны к синтезу нуклеиновых кислот и гемоглобина. Относительно низкий уровень обмена обеспечивает им довольно длительный период жизни — 120 суток. Лейкоциты находятся в крови в значительно меньшем количестве (в 1 мм³ их 6—9 тыс.), поэтому для их обнаружения нужна определенная настойчивость. Внимательно просматривая одно поле зрения за другим, надо найти все виды лейкоцитов. Эти клетки имеют шарообразную форму (при изготовлении мазка они несколько растекаются по предметному стеклу). Большинство лейкоцитов крупнее эритроцитов и всегда содержат ядро. Многосторонняя функциональная специализация лейкоцитов (фагоцитарная активность большинства из них, способность к выходу через сосудистую стенку в

ткани и активному движению, участие в обменных процессах, выработка иммунных тел) обусловливает разнообразие их строения. Чаще остальных форм встречаются сегментоядерные нейтрофилы (2). Их зернистость не проявляет сродства ни к кислым, ни к основным красителям, поэтому называется нейтрофильной. Эти клетки относятся к группе зернистых лейкоцитов— гранулоцитов. Ядра большинства нейтрофилов разделены нитевидными перетяжками на сегменты и часто располагаются эксцентрично. В зависимости от возраста нейтрофила ядро обнаруживает различную степень усложнения формы. Основная масса нейтрофилов представлена зрелыми клетками с ядрами, разделенными на 2—3 и более сегментов. Сегментация ведет к увеличению удельной поверхности ядра (отношение площади поверхности к массе), что обусловливает значительную интенсивность обменных процессов. У молодых нейтрофилов, иногда встречающихся в крови, ядро напоминает изогнутую палочку, подкову или латинскую букву s. Эти нейтрофилы называются палочкоядерными (3). В слабо оксифильной цитоплазме нейтрофилов при иммерсионном увеличении видна еле заметная мелкая зернистость бледно-розового цвета. Большинство гранул являются лизосомами. Поверхностный слой цитоплазмы не содержит зернистости и образует псевдоподии при амебоидном движении этих клеток. Нейтрофилы могут выходить из кровеносных сосудов в ткани, накапливаться в очагах воспаления и фагоцитировать микроорганизмы. И. И. Мечников назвал эти клетки микрофагами. Обычно нейтрофилы составляют до 70% всех лейкоцитов. На втором месте по численности находятся лимфоциты (25—30 % всех лейкоцитов), поэтому их также нетрудно обнаружить. Строение лимфоцитов не отличается однородностью. Основную форму представляют малые лимфоциты (4) — это мелкие клетки с интенсивно темно-фиолетовым, богатым хроматином ядром. Оно имеет круглую или слегка бобовидную форму и занимает почти всю клетку. Ядро окружено узким ободком базофильной цитоплазмы, иногда расположенной около одной его стороны в виде серпа. Заметно явное преобладание массы ядра над цитоплазмой. Ядро средних лимфоцитов (5), занимающее бо́льшую часть клеточного тела, светлое, с хорошо заметными ядрышками и вдавливанием, со стороны которого

располагается узкая каемка базофильной цитоплазмы. Эти лимфоциты встречаются на препарате довольно редко. Ядро больших лимфоцитов (6) круглой или бобовидной формы имеет небольшое количество хроматина и хорошо заметные ядрышки. Бледно-голубая слабо базофильная цитоплазма образует довольно широкую кайму. Эти лимфоциты встречаются на препарате крайне редко. Цитоплазме некоторых лимфоцитов свойственна мелкая зернистость. Базофилия цитоплазмы обусловлена содержанием рибонуклеопротеидов. Степень базофилии отражает функциональное состояние клетки. Лимфоциты обладают меньшей подвижностью, чем нейтрофилы, так как вследствие небольшого количества цитоплазмы они образуют очень короткие псевдоподии. Деление лимфоцитов на малые, средние и большие связано со степенью развития гранулярной эндоплазматической сети, а также со способностью некоторых лимфоцитов синтезировать поступающие за пределы клетки специфические белки — антитела. Лимфоциты, выполняющие эту функцию, относят к категории иммунокомпетентных клеток. Лимфоциты могут накапливаться в очаге воспаления и фагоцитировать не только микроорганизмы, но и отмирающие клетки. В этом случае их называют макрофагами. Значительно реже в мазке встречаются моноциты (7), 5—8% от всех лейкоцитов. Их ядра имеют различную форму, от бобовидной и подковообразной до двух-, трехдольчатой и полиморфной. Моноциты содержат значительное количество слабо базофильной пепельно-серой цитоплазмы и, хотя иногда в ней заметна мелкая зернистость, относятся к агранулоцитам. После их миграции в ткани моноциты приобретают способность к амебоидному движению и превращаются в макрофаги. Для того чтобы найти эозинофилы (3—5% всех лейкоцитов) (8), требуется значительная настойчивость. Эозинофилы представляют собой клетки с бледно-фиолетовым ядром, состоящим из двух-трех сегментов, слабо базофильной цитоплазмой, заполненной резко оксифильной крупной зернистостью, окрашивающейся эозином в ярко-красный цвет (это послужило основанием для их названия). Эозинофильные гранулы относят к лизосомам. После иммиграции в ткани эозинофилы приобретают способность обезвреживать чужеродные белки, продукты распада тканевых белков в очаге воспаления и принимают уча-

стие в защите организма при интоксикациях. Подвижность и фагоцитарная активность эозинофилов низкая. Найти базофилы (9) в мазке крови здорового человека трудно, так как этих лейкоцитов там крайне мало (0,5—1%). Они представляют собой клетки со слабоокрашенным ядром округлой или лопастной формы и слабо оксифильной цитоплазмой, содержащей крупные зерна различной величины, окрашивающиеся основными красителями метахроматично в различные оттенки фиолетового цвета (метахромазия — способность клеточных структур окрашиваться в цвет, отличающийся от цвета красителя). Такое окрашивание гранул базофилов связано с наличием в них кислых мукополисахаридов. Гранулы базофилов содержат гепарин, который образуется в печени и препятствует свертыванию крови. Разделение лейкоцитов на зернистые и незернистые формы основано не только на наличии или отсутствии в цитоплазме специфической зернистости. Эти формы лейкоцитов отличаются биологическими свойствами, проявляющимися при воспалении. Наряду с клетками в препарате видны кровяные пластинки (10) — мелкие, плохо окрашивающиеся тельца округлой, веретенообразной или неправильной формы. Разнообразие формы связано с их большой чувствительностью к изменению среды. В центральной части кровяной пластинки находится мелкая базофильная зернистость — хромомер, периферический отдел — гиаломер — прозрачен. Кровяные пластинки способны к амебоидному движению, поэтому в мазке они образуют скопления. Способность быстро склеиваться в конгломераты и распадаться обусловливает участие этих структур в свертывании крови.

Препарат 66. Кровь лягушки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 69.

Рис. 69.

При малом увеличении видны эритроциты овальной формы с оксифильной цитоплазмой и базофильным ядром. Среди них встречаются более мелкие ядросодержащие клетки округлой формы — это лейкоциты. При большом увеличении видно, что эритроциты (1) являются самыми крупными форменными элементами. Хотя живые эритроциты имеют двояковогнутую форму, на мазке они в профиль не видны и выглядят овальными. Гомогенная цитоплазма (2) окрашена в розовый цвет вследствие оксифилии гемоглобина. В отличие от эритроцитов большинства млекопитающих и человека эритроциты амфибий имеют овальные темно-фиолетовые ядра (3). В периферическом отделе цитоплазмы под оболочкой находится образование в виде «краевого обруча», представляющего пучок микротрубочек. Кровяные пластинки имеют ядра, что дает основание называть их клетками-тромбоцитами (4). По форме они напоминают эритроциты, но мельче их приблизительно в три раза. Ядра тромбоцитов богаты хроматином и окрашены в вишнево-красный цвет, а цитоплазма тромбоцитов базофильная, бледно-голубая. Лейкоциты лягушки похожи на лейкоциты человека. Самые многочисленные — лимфоциты (5) — не имеют больших различий в величине. Нередко они образуют псевдоподии. Моноциты (6) с бобовидным ядром (7) встречаются значительно реже. Среди гранулоцитов чаще попадаются нейтрофилы (8). Эозинофилы (9) и особенно базофилы (10) встречаются редко. Иногда можно видеть лейкоциты, в цитоплазме которых содержатся пигментные зернышки.

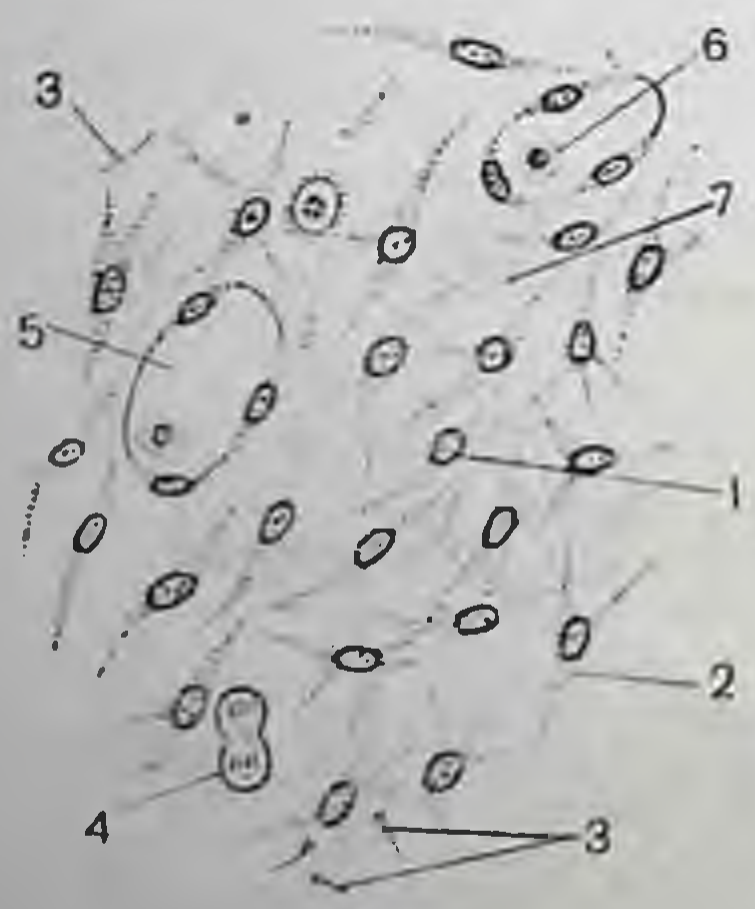


Рис. 70.

Препарат 67. Мезенхима. Зародыш цыпленка. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 70.

Надо выбрать участок малодифференцированной мезенхимы, представляющий рыхлый синцитий (см. препараты 47, 48, 49), и изучить его при большом увеличении. Клетки мезенхимы (1) имеют отростчатую или

веретенообразную форму с круглым или овальным ядром и узким ободком цитоплазмы. Клетки соприкасаются отростками (2). Местами видны отростки, отрезанные от клеток (3). Встречаются клетки, делящиеся митозом (4). В процессе дифференциации мезенхимные клетки утрачивают отростки, их синцитиальные связи нарушаются и они могут превращаться в эндотелиальные клетки, имеющие вид тонких пластинок с утолщением на месте ядра и формирующие стенку первичных кровеносных сосудов — эндотелиальных трубок (5). В просвете сосудов находятся первичные эритроциты (6) округлой формы, с круглыми ядрами и оксифильной цитоплазмой, также развивающиеся в процессе дифференциации мезенхимы. В процессе эмбриогенеза клетки мезенхимы дифференцируются в клетки эмбриональной соединительной ткани, а затем в клетки опорно-трофических тканей. Межклеточное аморфное вещество (7), в которое они погружены, не окрашено. В результате фиксации оно может образовывать зернистые осадки. Дифференцировка межклеточного вещества проявляется в образовании разных в морфофункциональном отношении волокнистых структур и изменении физических и химических свойств. Мезенхима существует только на ранних стадиях эмбриогенеза. Ее образуют клетки, выделившиеся из мезодермы и энтодермы. Мезенхима заполняет промежутки между зародышевыми листками и осевыми органами.

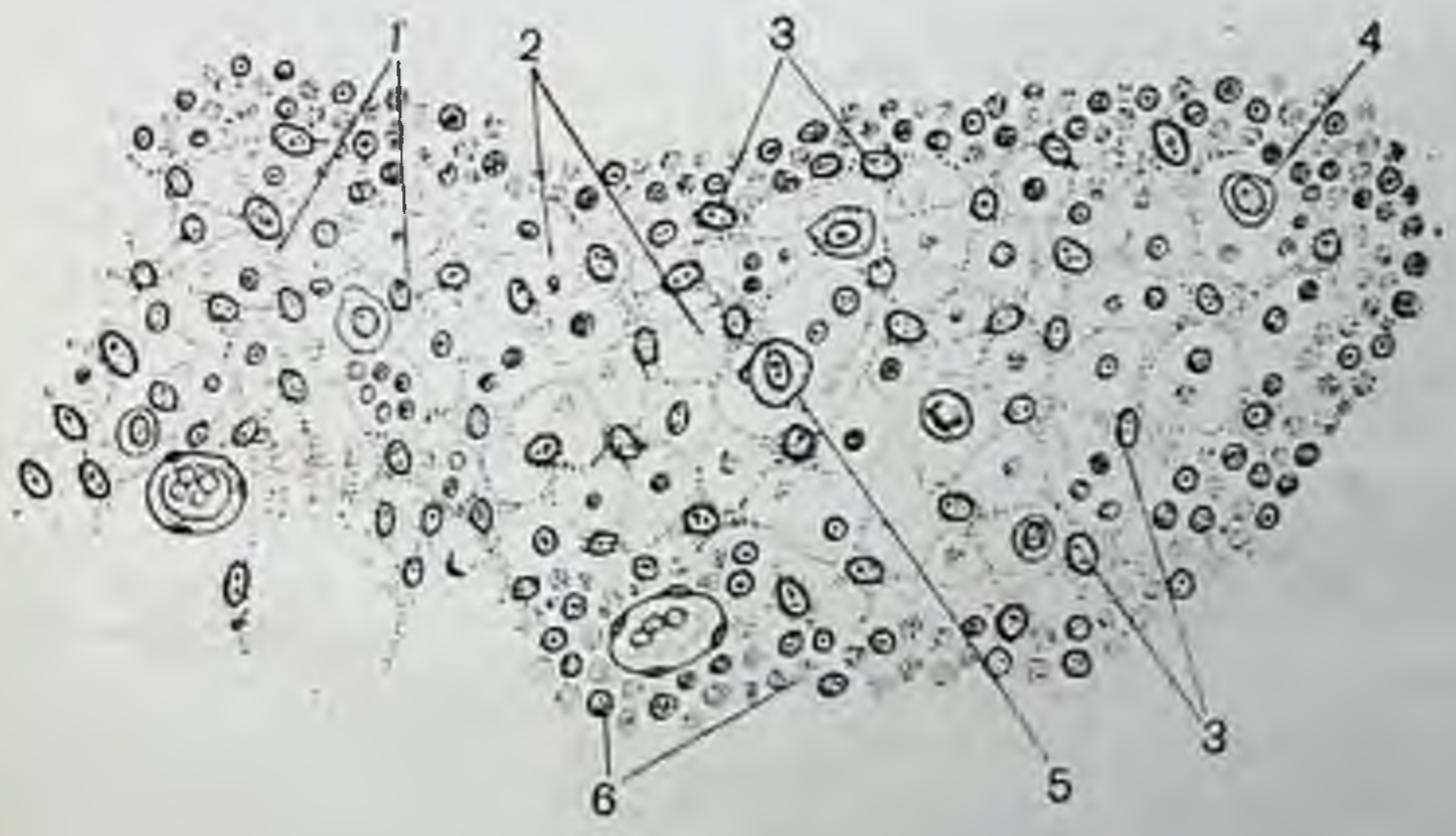


Рис. 71.

Рис. 72.

Препарат 68. Ретикулярная (сетчатая) ткань. Лимфатический узел кошки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 71, 72.

Лимфатический узел — кроветворный орган, в котором развиваются лимфоциты. Его строма (основа) образована ретикулярной тканью. При малом увеличении видно, что большая часть лимфатического узла занята скоплениями лимфоцитов, затрудняющими изучение ретикулярной ткани. В центральном отделе лимфатического узла надо найти светлые пространства, почти не занятые лимфоцитами. В них видна ретикулярная ткань, которую надо изучить и зарисовать при большом увеличении (рис. 71). Ретикулярная ткань состоит из ретикулярных клеток (1) со слабоокрашенной цитоплазмой и из межклеточного вещества (2). Большая часть клеток, соединяясь отростками, образует сетчатый ретикулярный остов — синцитий (см. препарат 27). Ядра (3) ретикулярных клеток имеют округлую или овальную форму, окрашены бледнее ядер лимфоцитов (поэтому в них видно ядрышко). Среди ретикулярных клеток выделяются малодифференцированные камбиальные клетки (4) с более светлыми ядрами и слабо базофильной цитоплазмой, способные превращаться в другие клетки — давать начало кроветворным клеткам, фибробластам и др. За счет этих клеток осуществляется физиологическая и репаративная регенерация ретикулярной ткани. При раздражении ретикулярной ткани клетки освобождаются от синцитиальной связи, теряют отростки, округляются и становятся свободными макрофагами (5). В свободных участках ретикулярного синцития находятся малые лимфоциты (6) — мелкие округлые клетки с округлым, сильноокрашенным ядром и почти незаметным ободком цитоплазмы. Роль межклеточного аморфного вещества выполняет лимфа, протекающая через ретикулярный синцитий. Волокнистые структуры (рис. 72) представлены ретикулиновыми во-

локпами (1), обнаруживающимися при специальной обработке. Они находятся в тесной связи с ретикулярными клетками (2), располагаясь во всех направлениях по их поверхности. Ядра (3) ретикулярного синцития бледноокрашенные, слабо выделяется и цитоплазма. Кроме отмеченных структур, на препарате видны лимфоциты (4) и свободные макрофаги (5). Ретикулярная ткань участвует в кроветворении, выполняет трофическую и защитную функции. Опорная функция выражена слабо. Сетевидное строение ретикулярной ткани указывает на ее генетическую близость к мезенхиме. Наличие волокон свидетельствует о более высокой степени развития. Располагаясь в кроветворных органах, миндалинах, слизистой оболочке кишечника и в органах, защищенных от механических воздействий, эта ткань находится в условиях, не требующих развития опорных структур. Поэтому ее развитие в филогенезе шло не столько по пути приспособления к опорной функции, сколько в направлении, обеспечивающем трофические функции.

Препарат 69. Рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань. Подкожная клетчатка крысы. Окраска железным гематоксилином. Рис. 73.

При малом увеличении видно, что межклеточное вещество рыхлой, волокнистой, неоформленной соединительной ткани содержит значительное количество основного вещества с рыхло расположенными, волокнистыми структурами. Толстые, не ветвящиеся коллагеновые волокна идут во всех направлениях в виде прямых или волнообразно изогнутых тяжей. Прижизненно пучки коллагеновых волокон образуют сплошную сеть, все элементы которой натянуты. При вырезании пленки рыхлой, неоформленной, волокнистой соединительной ткани напряжение коллагеновых волокон падает и часть из них изгибается. Тонкие анастомозирующие эластические волокна образуют крупнопетлистую сеть. В межклеточном веществе находятся многочисленные клетки рыхлой, неоформленной, волокнистой соединительной ткани. При малом увеличении видны только их ядра. Надо найти тонкий (светлый) участок препарата с рыхлым расположением волокон и значительным количеством клеток, не налегающих друг на друга, изучить его при большом увеличении (А). Коллагеновое волокно (1) представляет пучок тонких, извилистых фи-

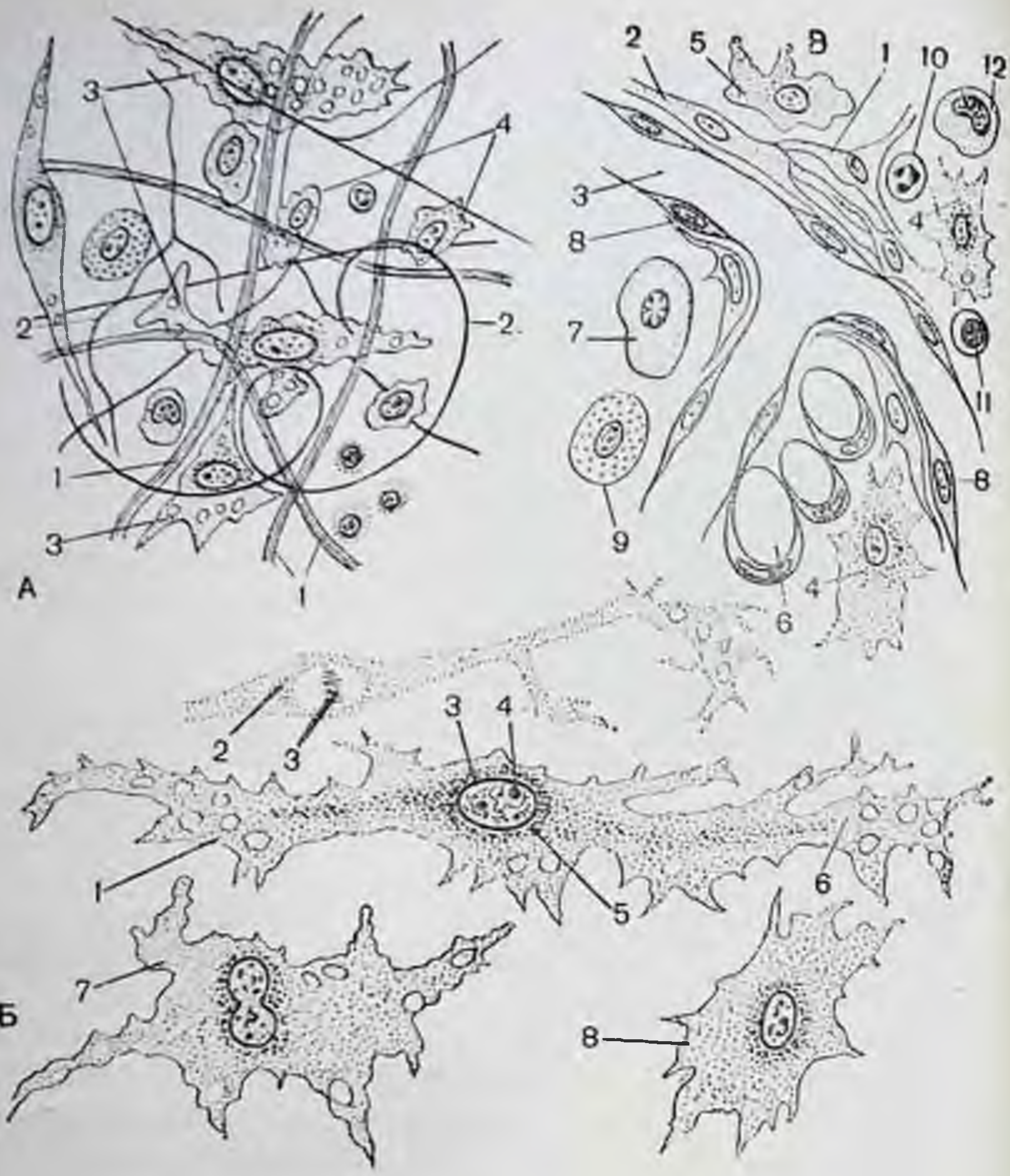


Рис. 73.

брилл одинаковой толщины, погруженных в цементирующее межфибриллярное вещество. Такое строение проявляется в его продольной исчерченности. Продольно ориентированные молекулы коллагена состоят из полипептидов, образующих спираль. Спиральное скручивание наблюдается и у протофибриллей. Такая организация обеспечивает прочность и гибкость коллагеновых волокон. Толщина коллагенового волокна зависит от количества формирующих его фибрилл. Эластические волокна

противоположны коллагеновым по своим морфологическим особенностям, физическим свойствам и молекулярной организации. Молекулы белка эластина располагаются в этих волокнах без определенной ориентации, что и определяет их эластические свойства. Эластические волокна (2) тонкие, однородные на всем протяжении, анастомозирующие друг с другом, легкорастяжимые и непрочные на разрыв. Третья разновидность волокон представлена аргирофильными волокнами — молодыми, недифференцированными коллагеновыми волокнами, выявляющимися при обработке серебром. Самыми многочисленными клетками волокнистой соединительной ткани млекопитающих и человека являются фибробласты (3). Фибробласты обладают незначительной подвижностью, которая при раздражении увеличивается; способны размножаться митотическим и амитотическим путями; с их деятельностью связано образование основного вещества и волокон; при патологических состояниях они участвуют в заживлении ран, развитии рубцовой ткани, образовании соединительнотканной капсулы вокруг инородного тела. Приблизительно в таком же количестве, как и клетки фибробластического ряда, встречаются гистиоциты (4), значительно отличающиеся биологическими свойствами. Они располагаются поодиночке или группами, имеют круглую, вытянутую или неправильную форму, могут образовывать псевдоподии. Границы этих клеток резко очерчены, что свидетельствует об отсутствии тесной связи с межклеточным веществом. Цитоплазма темноокрашенная, пенистая за счет вакуолей и включений. Эти особенности свидетельствуют об участии гистиоцитов в обмене веществ и фагоцитарной деятельности. Круглые, овальные или бобовидные ядра гистиоцитов содержат много хроматина, собранного в крупные глыбки и окрашенного значительно темнее ядер фибробластов. При воспалении ткани гистиоциты увеличиваются в размере, обнаруживают способность к активному передвижению. Эти функциональные особенности послужили основанием для их названия блуждающими клетками в покое. Таким образом, гистиоциты выполняют трофическую и защитную функции и этим значительно сближаются с ретикулярными клетками (см. препарат 68). При рассмотрении с иммерсией (Б) тело фибробласта (1) с поверхности имеет вид уплощенной пластинки непра-

вильной формы, с большим количеством отростков, с неясными контурами. В профиль эти клетки имеют веретенообразную форму (2), в области ядра они толще, к периферии истончаются. Ядра (3) фибробластов правильной овальной формы, с мелкозернистым, равномерно распределенным хроматином и ядрышками (4). Цитоплазма неоднородна. Ядро окружено темноокрашенной зернистой эндоплазмой (5) с органоидами и включениями, выявляющимися при специальной обработке. Периферическая часть цитоплазмы почти гомогенная. Ее плохо окрашивающаяся эктоплазма (6) как бы постепенно переходит в основное вещество, вследствие чего контуры фибробластов слабо различимы. В поверхностных слоях эктоплазмы при электронной микроскопии обнаруживаются гранулярный цитоплазматический ретикулюм и рибосомы, участвующие в образовании волокон этой ткани. В зависимости от стадии развития и функционального состояния фибробластов относительное количество их эндо- и эктоплазмы неодинаково. Фибробласты, находящиеся на ранних стадиях онтогенеза, содержат больше эндоплазмы, тогда как в клетках (7) на поздних стадиях развития и заканчивающих свой жизненный цикл более выражена эктоплазма. Такие высокодифференцированные, утратившие способность к размножению клетки называются фиброцитами (8). В рыхлой, волокнистой и неоформленной соединительной ткани (В), кроме ретикулярных клеток (1), к малодифференцированным элементам относятся адвентициальные клетки (2), расположенные вокруг капилляров (3), которые имеют неправильную звездчатую, вытянутую или веретенообразную форму, интенсивноокрашенную цитоплазму и небольшое, богатое хроматином ядро. Остальные клеточные элементы являются производными адвентициальных и ретикулярных клеток, фибробластов (4) и гистиоцитов (5) или же иммигрируют из кровеносных сосудов. Жировые клетки (6) — липоциты — располагаются вблизи кровеносных сосудов, являются производными адвентициальных элементов, гистиоцитов и фибробластов — клеток, активно участвующих в промежуточном обмене. Жир появляется в их цитоплазме в виде мелких капель, сливающихся в большую жировую каплю, почти заполняющую тело клетки. Цитоплазма и ядро оттесняются к периферии, и клетка приобретает форму перстня. На

препаратах, обработанных в процессе изготовления спиртом, жир растворяется и жировые клетки кажутся пустыми. Число жировых клеток и количество жира в них подвержено значительным колебаниям и находится в зависимости от питания животного. Плазматические клетки-плазмоциты (7) круглой или овальной формы, морфологически близки к лимфоцитам, отличаются характерным строением ядер. Темные компактные глыбки хроматина, нередко имеющие треугольную форму, расположены радиально на внутренней поверхности ядерной оболочки, что придает ядру вид колеса со спицами. Плазматические клетки дифференцируются из стволовых кроветворных клеток, принимают участие в защитных реакциях организма, синтезируя антитела и глобулины плазмы. Эндотелиальные клетки (8) плоской формы образуют внутреннюю выстилку кровеносных сосудов. Хотя по строению они имеют много общего с эпителиальной тканью (мезотелием), но, являясь производными мезенхимы, относятся к соединительнотканным клеткам, приспособившимся к условиям функционирования в сосуде. Тучных клеток (9) мало в рыхлой соединительной ткани крысы и очень много у кролика. Их количество находится в обратной зависимости от числа базофилов в крови животного. Тучные клетки способны к амебоидному движению, могут быть округлыми, овальными, вытянутыми, с широкими отростками. Они содержат базофильную зернистость, выявляющуюся при специальной обработке. Ядра этих клеток небольшие, округлой формы, с плотно упакованным хроматином. Тучные клетки выделяют вещество типа гепарина, образующееся в печени и препятствующее свертыванию крови. Кроме того, подобно базофилам крови, они содержат гистамин — вещество, расширяющее кровеносные сосуды, снижающее кровяное давление, увеличивающее проницаемость капилляров. Эти клетки выделяют медиатор серотонин и принимают участие в образовании межклеточного вещества. Предполагают, что они происходят из стволовых клеток красного костного мозга и лимфоцитов. Наряду с клетками, развивающимися в рыхлой, волокнистой, неоформленной соединительной ткани, в ней могут находиться, иногда в значительном количестве, выселившиеся из крови лейкоциты. Высокоспециализированные гранулоциты (10) сохраняют

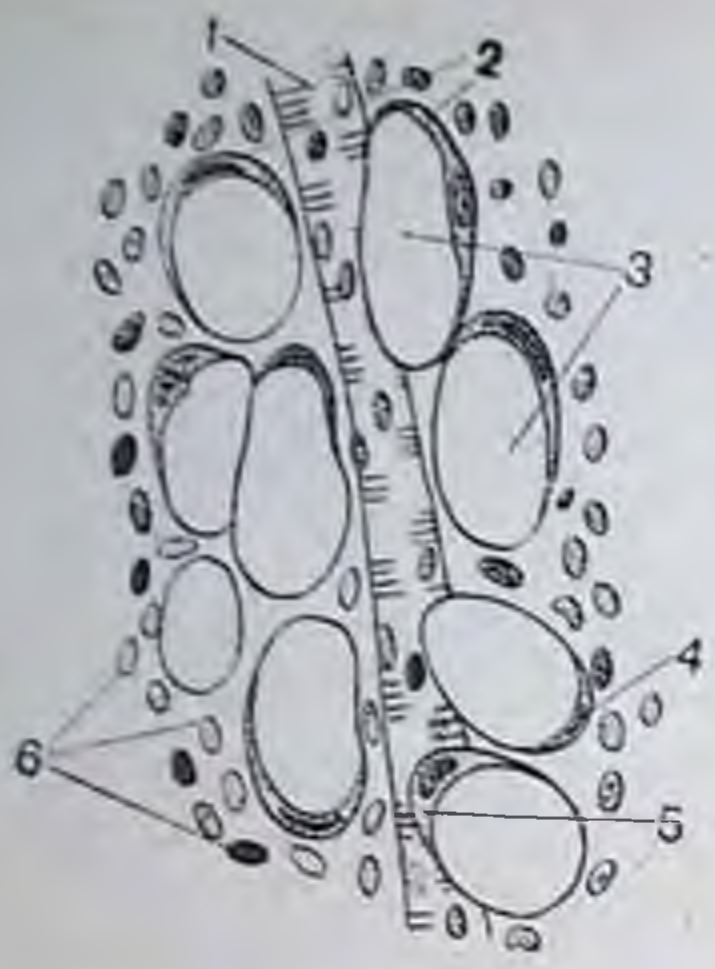


Рис. 74.

обычное строение. Лимфоциты (11) и моноциты (12) превращаются в макрофаги. Это указывает на тесную морфофункциональную связь крови и рыхлой, волокнистой, неоформленной соединительной ткани.

Препарат 70. Жировая ткань. Сальник кошки. Окраска суданом III и гематоксилином. Плоскостной препарат. Рис. 74.

Методика приготовления препарата, объяснение строения сальника как органа и описание входящих в его состав жировых клеток и мезотелия показаны в препарате 11. Рыхлая соединительная ткань может содержать огромное количество жировых клеток. В этом случае ее правильнее назвать жировой тканью. Специфическая для жира окраска суданом III позволяет выявить жировые вакуоли красновато-оранжевого цвета. Остальные структурные элементы жировых клеток и рыхлой соединительной ткани окрашены гематоксилином в серо-сиреневый цвет различной интенсивности. При малом увеличении видно, что жировые клетки лежат в рыхлой соединительной ткани большими массами, имеющими дольчатое строение, небольшими группами и поодиночке. Надо выбрать участок препарата, в котором жировые клетки не деформированы, расположены поодиночке, и изучить его при большом увеличении. По ходу кровеносных сосудов (1) находятся группы жировых клеток (2). Из-за взаимного сдавливания они утрачивают сферическую форму и приобретают овальные или многоугольные очертания. В отдельно лежащих клетках видно оттесненное жировой каплей (3) уплощенное ядро (4) и узкий цитоплазматический ободок (5). Иногда энергичное накапливание жира или другая причина приводят к разрыву оболочки жировой клетки, капля жира выходит в межклеточное вещество и окружается фибробластами. Жировые клетки образуются из активно участвующих в промежуточном обмене веществ недифференцированных

камбиальных элементов рыхлой соединительной ткани, в частности из ретикулярных и адвентициальных клеток и гистиоцитов. Накопление жира можно рассматривать как проявление функционального состояния недифференцированных соединительнотканных элементов. Количество жира и число жировых клеток подвержено значительным колебаниям и находится в прямой зависимости от питания животного. В межклеточном веществе видны ядра (6) соединительнотканных клеток овальной или вытянутой формы. При установке фокуса микроскопа на верхнюю или нижнюю поверхность сальника видны округлые ядра мезотелия. Волокнистые структуры рыхлой соединительной ткани не окрашены. Жировая ткань играет роль депо макроэргических соединений и косвенно роль депо воды. В ней происходит активный процесс обмена жирных кислот и углеводов. Поскольку каждая жировая клетка — это эластический пузырек, противостоящий давлению, жировая ткань формирует мягкие эластические прокладки между органами. Таким образом, противостоящая растяжению рыхлая соединительная ткань вместе с жировыми клетками образует важную в функциональном отношении механическую систему.

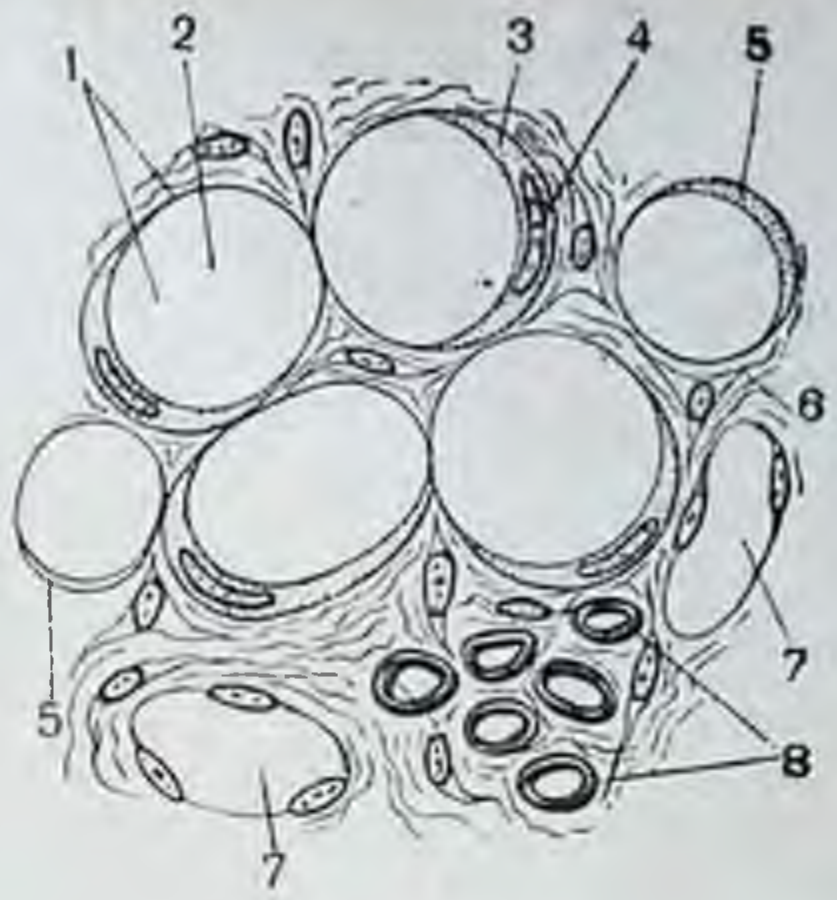


Рис. 75.

Препарат 71. Жировая ткань. Кожа пальца человека. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 62, А и 75.

При малом увеличении (рис. 62, А) надо ориентировать препарат так, чтобы эпидермис находился в верхней части поля зрения. В нижнем отделе среза находится подкожная жировая клетчатка (12), представленная жировой тканью. В процессе изготовления препарата (проводка через спирты и другие органические растворители) жировые включения растворяются и на их месте остаются пустоты, указывающие, что в клет-

ках был жир. В случае растворения больших жировых вакуолей, заполнявших почти всю цитоплазму, клетки выглядят пустыми и образуют структуру, по виду напоминающую пчелиные соты. Надо изучить строение жировой ткани при большом увеличении (рис. 75). Всю внутреннюю часть жировой клетки (1) занимает пустота (2), оставшаяся на месте растворенного жира. Ободок цитоплазмы (3) расширяется в области прижатого к оболочке уплощенного ядра (4). Сходство формы жировых клеток с кольцом, украшенным камнем, дало основание назвать их перстневидными. Некоторые клетки выглядят безъядерными (5), так как ядро не попало в срез. Между жировыми клетками находится рыхлая соединительная ткань (6) с сосудами (7) и нервными стволиками (8). Жировую ткань можно видеть и на других препаратах, например на препаратах 26, 69, 87.

Препарат 72. Плотная коллагеновая соединительная ткань. Сухожилие теленка; продольный разрез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 76.

Сухожилие представляет орган, в состав которого входит плотная соединительная ткань. При малом увеличении надо выбрать участок с правильным продольным разрезом коллагеновых пучков и изучить его строение при большом увеличении. Межклеточное вещество содержит огромное количество толстых прямых или волнистой формы коллагеновых пучков (1), лежащих параллельно друг другу. Ориентированное расположение коллагеновых волокон определяется силой натяжения сухожилия, действующей постоянно и в одном направлении. Пучки состоят из тонких коллагеновых волокон (что проявляется в продольной исчерченности), склеенных небольшим количеством аморфного вещества. Имеется небольшое число эластических волокон, выявляющихся при специальной окраске. Между пучками коллагеновых волокон в один ряд параллельными цепочками располагаются ядра фиброцитов (2) — сухожильных клеток. Их цито-

Рис. 76.

плазма и пластинчатые отростки на продольном срезе не видны. Нередко ядра фиброцитов лежат рядом (3), что может быть следствием их амитотического деления. Так как сухожилие почти целиком построено из плотной коллагеновой соединительной ткани, на препарате можно изучить не только строение этой ткани, но и строение сухожилия как органа. Коллагеновые пучки, между которыми находятся фиброциты, называют пучками первого порядка. Группы пучков первого порядка окружены рыхлой соединительной тканью, образующей тонковолокнистые прослойки — эндотеноний (4), объединяющий их в пучки второго порядка (5). Фиолетовый оттенок эндотеноия связан с окрашенными гематоксилином ядрами (6) многочисленных соединительнотканных клеток. Несколько пучков второго порядка формируют пучок третьего порядка, окруженный более толстым слоем рыхлой соединительной ткани — перитеноием. Эндотеноний и перитеоний содержат кровеносный сосуд (7). В плотной соединительной ткани сухожилия, выполняющей преимущественно механическую функцию, сильно выражена дифференцировка межклеточного вещества, значительно количественно преобладающего над клетками. Структурная организация сухожилия (сильное развитие и правильное расположение коллагеновых фибриллярных пучков) обеспечивает основную функцию этого органа — противодействие растяжению и разрыву. Фиброциты представляют высокодифференцированные клетки, заканчивающие цикл развития, не способные давать начало новым тканевым элементам. Регенерационные процессы в сухожилии обеспечиваются недифференцированными камбиальными клетками, расположенными по ходу кровеносных сосудов в эндотеноии и в перитеоии. Сухожилие служит примером ткани — органа, в котором камбиальные элементы отделены от функциональных частей (пучков первого порядка) и вынесены в эндотеноний и перитеноний. Развивается плотная соединительная ткань из мезенхимы склеротома.

Препарат 73. Плотная коллагеновая соединительная ткань. Сухожилие теленка. Поперечный разрез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 77.

При малом, а затем при большом увеличении видно, что рыхлая соединительная ткань скрепляет отдельные

элементы сухожилия. Сухожилие окружено перитеноном (1), ограничивающим пучок третьего порядка (2), от которого отходят прослойки рыхлой соединительной ткани в глубь сухожилия, образуя эндотеноний (3), ограничивающий пучки второго порядка (4), округлой, клиновидной и многоугольной формы. Внутрь пучков второго порядка соединительная ткань не проникает, и пучки первого порядка отделены друг от друга только фиброцитами (5). Фиброциты, или сухожильные клетки, сдавленные коллагеновыми пучками, имеют треугольную, звездчатую или напоминающую птицу форму и называются также крылатыми клетками. Сравнение фиброцитов на поперечном и продольном разрезах дает представление об их форме: это вытянутые клетки, снабженные несколькими пластинчатыми отростками, проникающими между пучками первого порядка. Разнообразие формы пучков первого порядка свидетельствует о том, что они представляют собой не ленты, а довольно толстые тяжи неправильной округлой формы, состоящие из большого количества спаянных между собой тонких протофибрилл. В перитеноний и эндотеноний находятся кровеносные сосуды (6) и нервные стволы (7).

Препарат 74. Эластическая ткань. Выйная связка быка. Продольный разрез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 78.

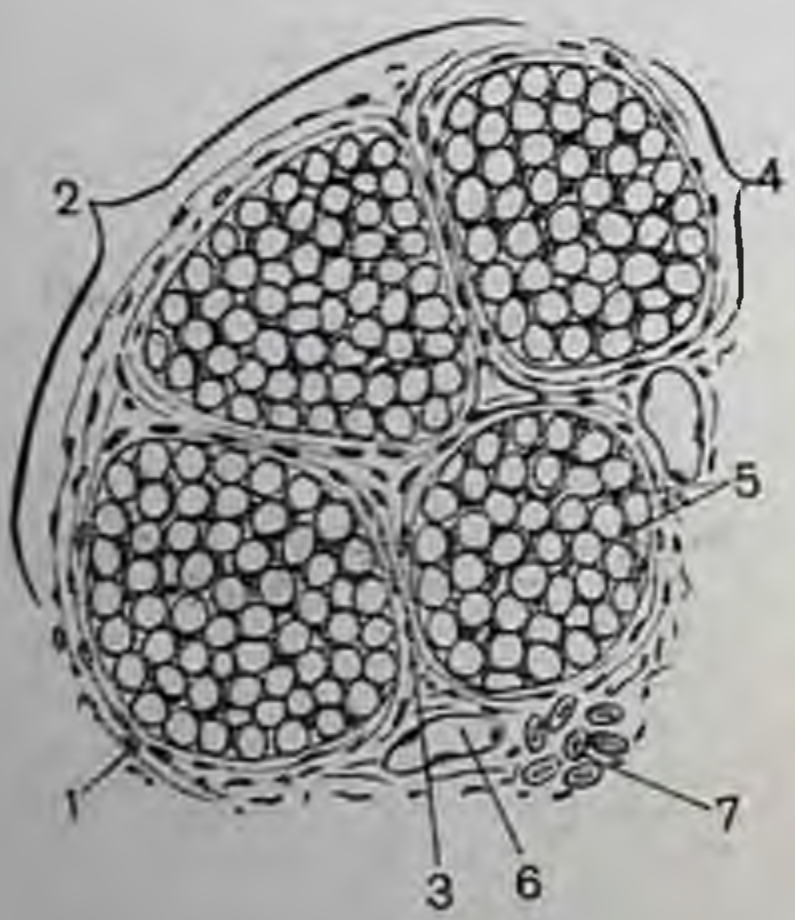


Рис. 77.

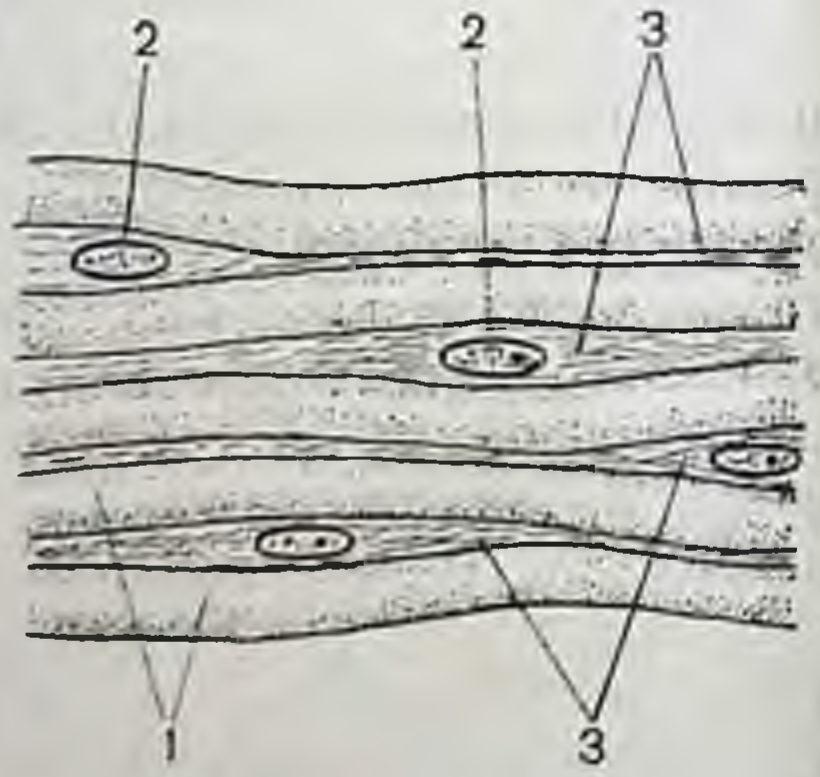


Рис. 78.

При малом увеличении видно, что эластическая связка представляет собой тяж эластических волокон, одетый плотной фиброзной тканью — перитенонием. Участок среза с продольно расположенными эластическими волокнами надо изучить при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом. Межклеточное вещество эластической ткани содержит большое количество толстых, гомогенных, окрашенных пикриновой кислотой в желтый цвет эластических волокон (1). Они идут параллельно, прилегают друг к другу, являясь основным функциональным элементом эластической ткани. Из клеточных форм преобладают фиброциты (2). В щелях между эластическими волокнами располагается соединительная ткань, связывающая эластические волокна в единое целое. Коллагеновые волокна (3) окрашены в ярко-красный цвет. Благодаря этим волокнам выйная связка наряду с эластичностью обладает большой прочностью. В рыхлой соединительной ткани находятся камбиальные элементы, кровеносные сосуды и нервные стволы.

Препарат 75. Эластическая ткань. Выйная связка быка. Поперечный разрез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 79.

При малом увеличении видно, что формирующие связку эластические волокна не образуют пучков. При большом увеличении эластические волокна (1) имеют форму кругов, овалов, многоугольников, расположенных близко друг к другу. Клеточные элементы представлены фиброцитами (2). Между эластическими волокнами находятся звездообразные промежутки, заполненные рыхлой соединительной тканью (3), образующей основу связки и скрепляющей эластические волокна. Упругость связки обеспечивается эластическими, а прочность — коллагеновыми волокнами, плохо различимыми из-за небольшой толщины.

В рыхлой соединительной ткани (рис. 79) находятся кровеносные сосуды (4) и нервы (5).

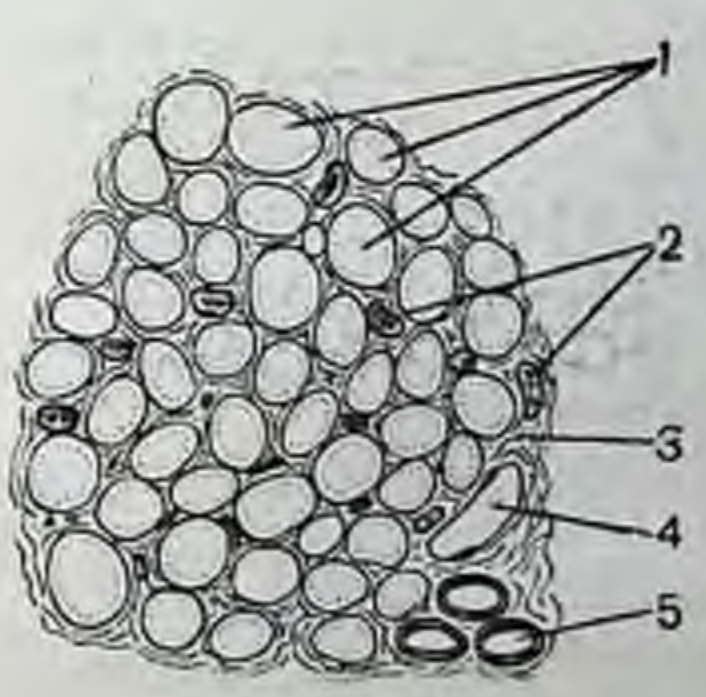
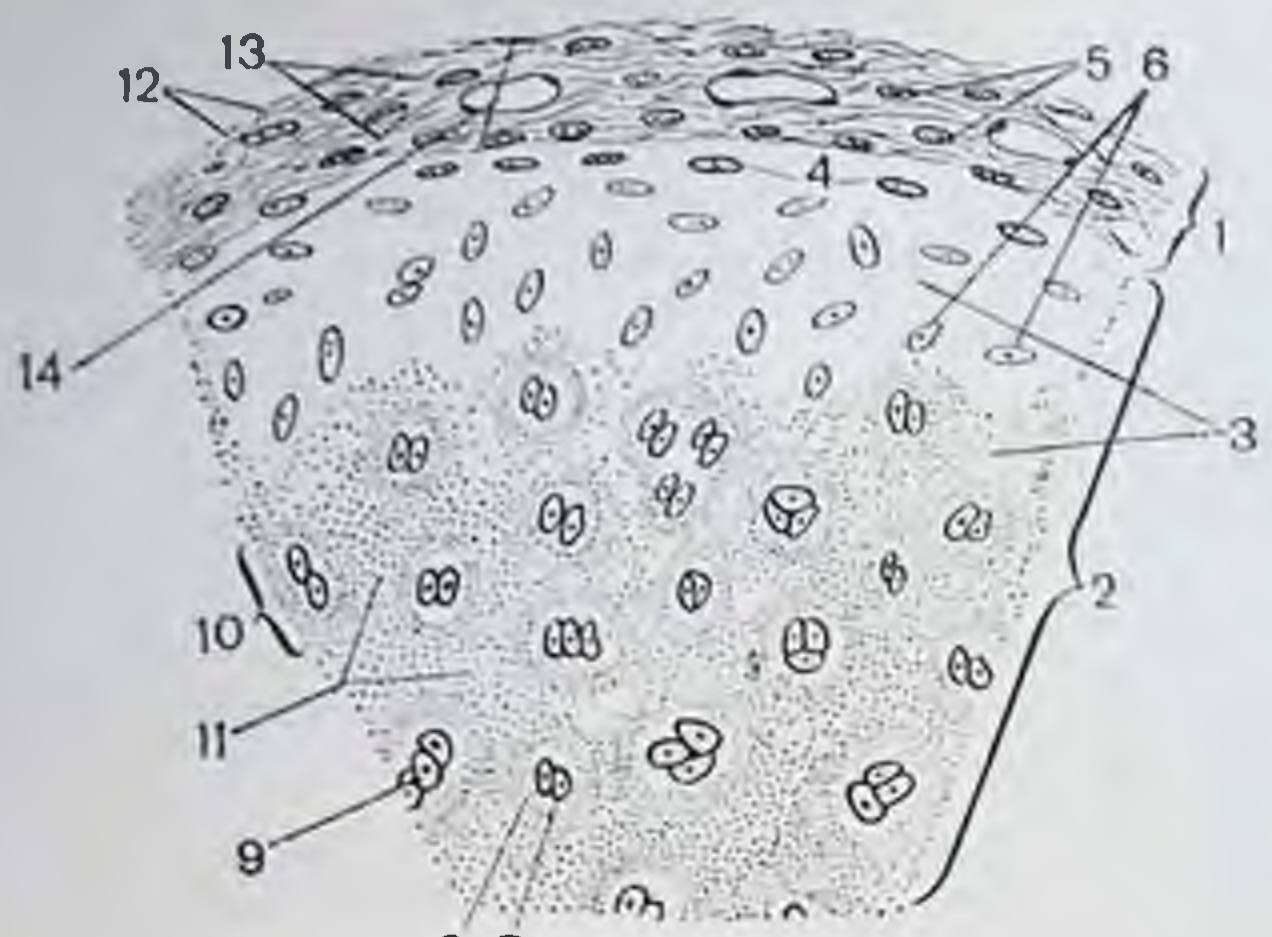


Рис. 79.



8 7

Рис. 80.

Препарат 76. Гиалиновый хрящ. Ребро теленка. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 80.

Препарат дает возможность изучить не только хрящевую ткань, но и строение хряща как органа. При малом увеличении надо ориентировать препарат так, чтобы надхрящница, имеющая вид полосы, интенсивно окрашенной эозином, находилась в верхней части поля зрения. При большом увеличении непосредственно под надхрящницей (1) надо изучить гиалиновый хрящ (2), состоящий из плотного гомогенного межклеточного вещества, окрашенного в фиолетовый цвет различных оттенков, и хрящевых клеток, располагающихся поодиночке или группами. Однородность основного вещества только кажущаяся. Обработка веществами, растворяющими аморфное вещество (пепсин, баритовая вода, раствор марганцевокислого калия), позволяет выявить коллагеновые волокна, имеющие одинаковый показатель преломления со склеивающим их хондромукоидом. В зависимости от оттенков окраски межклеточного вещества, формы и расположения хрящевых клеток различают поверхностную, промежуточную и глубокую зоны хряща. Строение каждой из них связано с особенностями выполняемых функций. Поверхностная зона молодого хряща имеет слабо базофильное или слабо оксифильное межклеточное вещество (3) и молодые хрящевые клетки — хондробласты (4), мало отличаю-

щиеся от клеток надхрящницы (5). Они имеют уплощенную, вытянутую параллельно поверхности хряща форму, постепенно дифференцируются и превращаются в хондроциты (6), лежащие в полостях, образованных межклеточным веществом и окруженные капсулами (7). Капсулы представляют светлоокрашенное, недавно образованное перицеллюлярное (околоклеточное) промежуточное вещество и выражены более отчетливо в промежуточной и глубокой зонах хряща. Межклеточное вещество промежуточной зоны зрелого хряща характеризуется наличием базофильных участков (8), окрашенных в темно-фиолетовый цвет и расположенных вокруг хондроцитов неправильной, округлой, треугольной или вытянутой перпендикулярно поверхности хряща формы с круглыми, бедными хроматином ядрами. Хондроциты могут делиться амитозом. Плотное межклеточное вещество препятствует отхождению дочерних клеток, вследствие чего возникают изогенные группы (9), состоящие из лежащих в общей полости 2—4 хондроцитов. Базофильную зону межклеточного вещества, окружающую изогенные группы, называют клеточной территорией (10). Слабо базофильное вещество между клеточными территориями называют интертерриториальным веществом (11). Иногда эти участки становятся оксифильными вследствие уменьшения количества хондромукоида. Глубокая зона старого хряща характеризуется значительной дифференцировкой промежуточного вещества, проявляющейся в чередовании базофильных, слабо базофильных и оксифильных участков и наличии изогенных групп, состоящих из значительного количества хондроцитов. Разнообразие формы хрящевых клеток обусловливается действием плотного межклеточного вещества. За счет размножения хрящевых клеток и образования ими межклеточного вещества происходит рост хряща изнутри. Хрящевые клетки в основном осуществляют трофическую функцию хрящевой ткани. Опорную функцию выполняет в основном промежуточное вещество, что проявляется в специфике его организации. Премежуточное вещество также принимает участие в обменных процессах организма. Покрывающая хрящ надхрящница, или перихондр, состоит из двух нерезко отграниченных слоев — наружного (12) и внутреннего (13), построенных из плотной соединительной ткани. Вследствие оксифилии входящих в состав над-

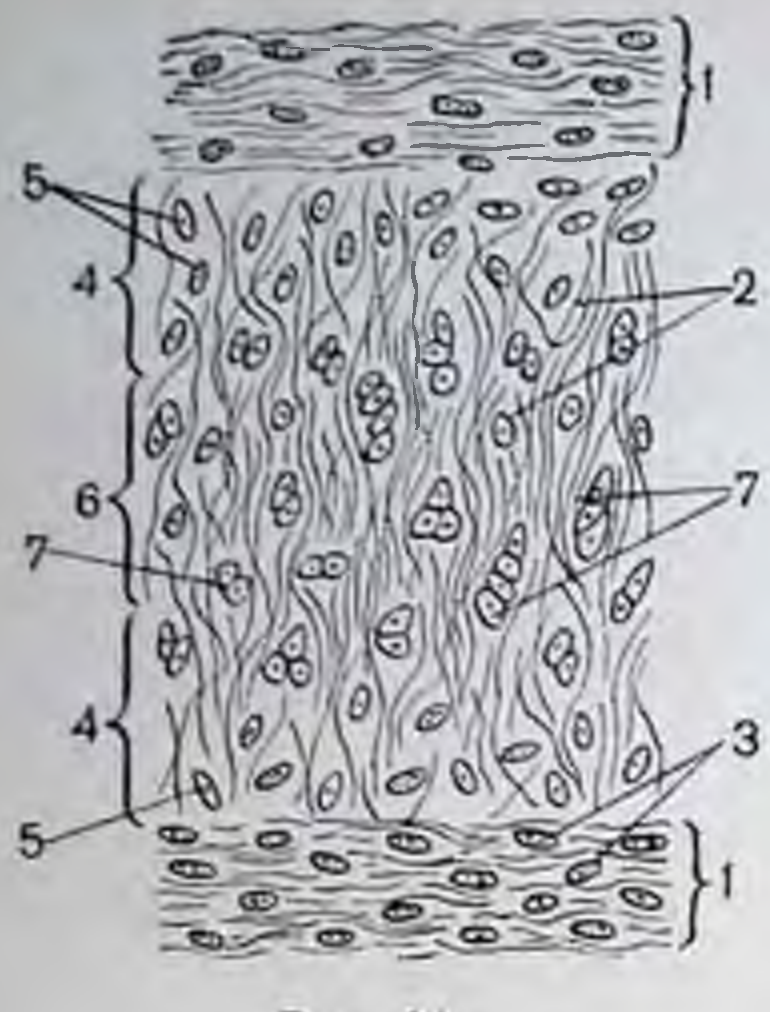


Рис. 81.

хрящницы коллагеновых волокон она окрашивается эозином в розовый цвет. Плотная соединительная ткань ее наружного слоя бедна аморфным веществом, содержит большое количество коллагеновых волокон, между которыми зажаты ядра соединительнотканных клеток с неразличимой цитоплазмой. Внутренний (хондрогенный) слой надхрящницы состоит из рыхло расположенных коллагеновых волокон, между которыми в аморфном веществе находятся малодифференцированные камбиальные клетки, превращающиеся в процессе развития в хондроциты. Хотя надхрящница отличается от хряща, между ее клетками и хондроцитами имеются переходные формы, она без резкой границы переходит в хрящ и плотно соединена с ним коллагеновыми волокнами, общими для хондрогеннового слоя и хряща. Таким образом, постепенный переход соединительной ткани надхрящницы в поверхностную зону хряща проявляется в форме и строении клеток, отчетливости фибриллярных структур и тинкториальных свойствах (способности окрашиваться) межклеточного вещества. Надхрящница, особенно ее хондрогенный слой, богата кровеносными сосудами (14), которые не проникают в хрящевые ткани; ее питание происходит за счет диффузии в промежуточное вещество питательных веществ и кислорода из крови. Камбиальные элементы надхрящницы — хондробласты — превращаются в хондроциты, продуцируют межклеточное вещество и обеспечивают рост хряща извне. Гиалиновый хрящ встречается в организме чаще других видов хрящевой ткани. Из него построена большая часть скелета зародыша, а у взрослых организмов — суставные поверхности костей, реберные хрящи, большинство хрящей дыхательных путей. Гиалиновый хрящ, так же как и остальные виды хрящевой ткани, развивается из мезенхимы склеротома.

Препарат 77. Эластический хрящ. Ушная раковина

млекопитающего. Окраска орсеином или железным гематоксилином. Рис. 81.

Необходимо изучить морфофункциональные особенности хрящевой ткани в целом, а также строение хряща как органа. При малом и большом увеличении видно, что обе поверхности эластического хряща покрыты надхрящницей (1). Участок, включающий надхрящницу, поверхностную зону молодого хряща и глубокую зону старого хряща, надо изучить при большом увеличении. В промежуточном веществе находятся различные по толщине и густоте расположения эластические волокна, хорошо заметные на фоне склеивающего их светло-окрашенного аморфного вещества. Имеются и коллагеновые волокна, неразличимые при световой микроскопии. Межклеточное вещество поверхностной зоны содержит тонко ветвящиеся, рыхло расположенные эластические волокна (2). Хондробласты (3) вытянутой, уплощенной формы, располагаются в капсулах поодиночке, параллельно поверхности хряща. В промежуточной зоне (4) зрелого хряща эластические волокна несколько толще и располагаются гуще. Хондроциты становятся округлыми (5) или сдавливаются промежуточным веществом. Самые толстые эластические волокна располагаются в глубокой зоне (6) старого хряща, где формируют густую сеть, особенно плотную около хрящевых полостей. Хондроциты образуют изогенные группы (7), несколько вытянутые поперек хрящевой пластинки, состоящие из 2—3 хрящевых клеток. Надхрящница без резкой границы переходит в межклеточное вещество молодого хряща. В морфологическом и функциональном отношении она идентична надхрящнице гиалинового хряща. Эластический хрящ входит в состав надгортанника и ушной раковины.

Препарат 78. Волокнистый (соединительнотканный) хрящ. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 82.

При малом увеличении надо найти гиалиновый хрящ и проследить постепенный его переход в ткань волокнистого хряща, а затем в плотную волокнистую соединительную ткань сухожилия. При большом увеличении видно, что в месте перехода гиалинового хряща в волокнистый находятся параллельно направленные пучки коллагеновых волокон (1). Вследствие уменьшения оксифилии основного вещества и большой толщины пучков они отчетливо выделяются на фоне меж-

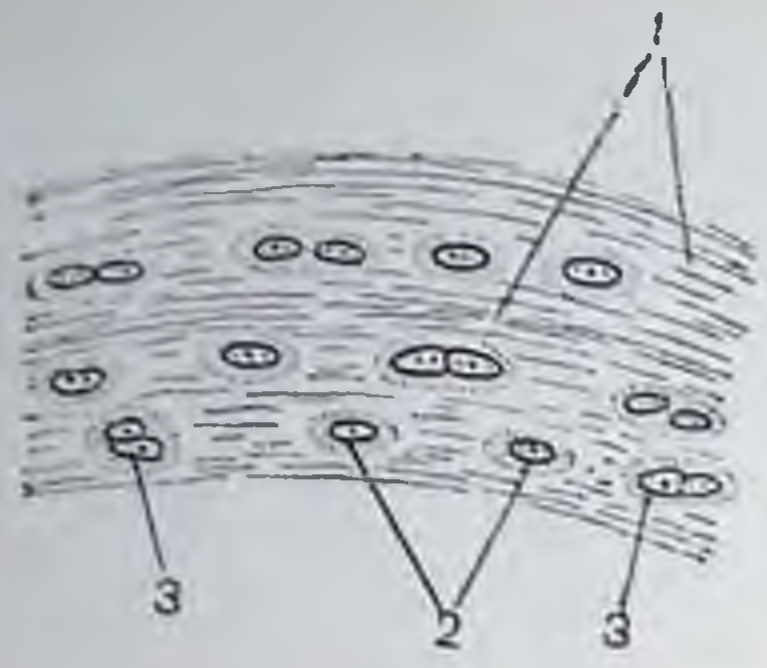


Рис. 82.

клеточного вещества. Продольная исчерченность коллагеновых волокон отражает их фибриллярную структуру. В хрящевых полостях аморфного вещества располагаются хондроциты (2) веретенообразной, округлой или сдавленной формы. В поверхностной зоне молодого хряща хондроциты располагаются поодиночке, иногда близко друг к другу. В глубокой зоне старого хряща на значительном расстоянии друг от друга находятся изогенные группы (3), состоящие из 3—4 клеток. Соотношение оксифильных коллагеновых волокон и базофильного межклеточного вещества и особенности хрящевых клеток в различных участках волокнистого хряща неодинаковы. В направлении от гиалинового хряща к сухожилию волокнистый хрящ все более становится похожим на сухожилие. Увеличивается количество коллагеновых пучков, располагающихся более компактно; количество склеивающего их аморфного вещества уменьшается. В конечных участках волокнистый хрящ отличается от сухожилия лишь тем, что между коллагеновыми пучками располагаются не фиброциты (сухожильные клетки), а сдавленные хондроциты, превращающиеся в сухожильные клетки плотной волокнистой соединительной ткани сухожилия. Волокнистый хрящ встречается в организме там, где происходит переход плотной волокнистой соединительной ткани в гиалиновый хрящ, в межпозвоночных дисках, в области лонного сочленения, в местах прикрепления сухожилий к костям и образует некоторые связки. На примере волокнистого хряща можно еще раз убедиться, что резкой границы между хрящом и соединительной тканью провести нельзя. Характерным отличием хряща является значительное развитие специфически дифференцированного аморфного вещества.

Препарат 79. Грубоволокнистая костная ткань. Жаберная крышка селедки. Тотальный неокрашенный препарат. Рис. 83.

При малом увеличении надо найти тонкий участок костной ткани, в котором на фоне гомогенного светлого

основного вещества располагаются костные тельца — образования вытянутой, веретенообразной или уплощенной формы, лучше видимые в затемненном поле зрения. При большом увеличении видно, что костные тельца представляют беспорядочно расположенные полости (1), форма которых зависит от количества отходящих костных канальцев (2), пронизывающих твердое, пропитанное известковыми солями промежуточное вещество (3). Костные полости и канальцы хорошо видны, так как заполнены воздухом, отличающимся показателем преломления от пихтового бальзама, в который заключен препарат. Костные канальцы, проходящие в плоскости предметного столика микроскопа, видны как ветвящиеся линии; канальцы, идущие перпендикулярно или косо к этой плоскости, в местах изгибов представляются блестящими точками (4). Канальцы анастомозируют между собой и с канальцами других костных полостей и объединяют костные полости в единую систему. Форма костных полостей и канальцев повторяет форму располагавшихся в них костных клеток — остеоцитов. При изготовлении препарата клетки разрушаются и в костных полостях видны их остатки в виде зернистой массы (5). Основное вещество грубоволокнистой костной ткани выглядит гомогенным только на неокрашенных препаратах. Специальная обработка (серебрение) дает возможность выявить оссеиновые (близкие к коллагеновым) волокна неодинаковой толщины, располагающиеся в различных направлениях поодиночке или в составе небольших пучков. Неупорядоченное расположение оссеиновых волокон и остеоцитов характерно только для грубоволокнистой костной ткани. Из последней построен скелет низших позвоночных животных; она входит в состав скелета эмбрионов и находится в молодых костях высших млекопитающих и человека; у взрослых организмов эта ткань встреча-

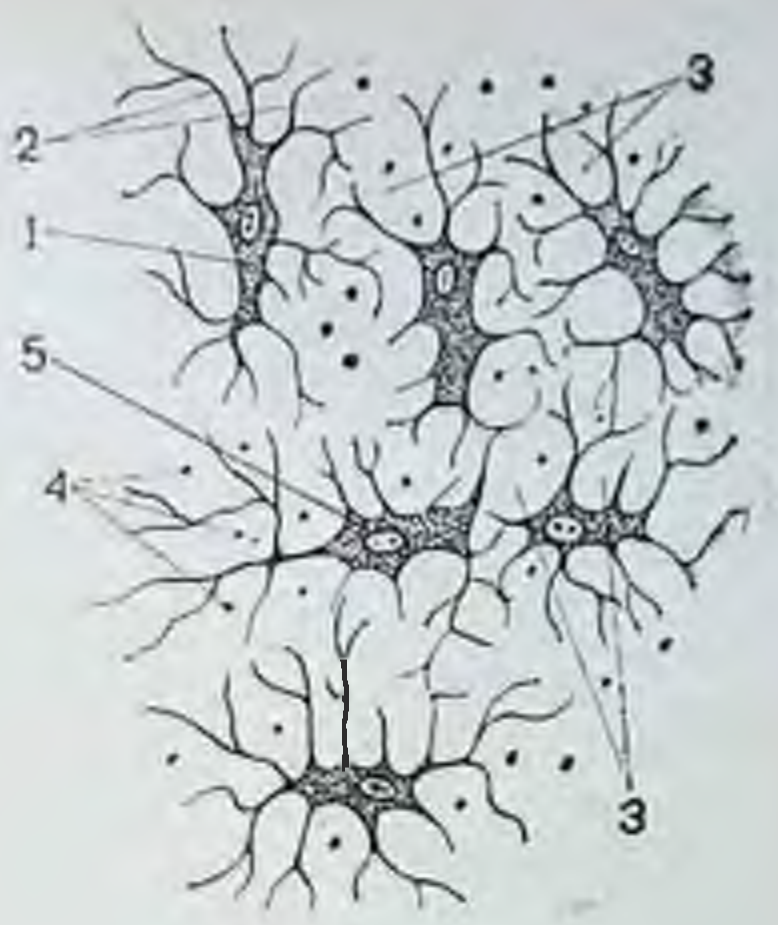


Рис. 83.

ется в местах прикрепления к кости сухожилий и на месте зарастающих черепных швов.

Препарат 80. Пластинчатая костная ткань. Диафиз трубчатой кости собаки. (Чтобы сделать срез, кость декальцинируют (удаляют кальциевые соли, придающие твердость межклеточному веществу). При помещении кости в 10%-ный раствор соляной кислоты кальциевые соли переводятся в растворимые соединения и легко удаляются без нарушения структуры костной ткани.) Поперечный срез. Окраска тионином и пикриновой кислотой. Рис. 84.

При малом увеличении (А) видно, что межклеточное вещество пластинчатой костной ткани организовано в тонкие, тесно прилежащие костные пластинки, отличающиеся по форме и толщине. Большинство этих пластинок (гаверсовы пластинки) имеет форму полых цилиндров различного диаметра, вставленных друг в друга и образующих гаверсовы системы или остеоны. Расположение пластинок гаверсовых систем определяется направлением кровеносных сосудов, проходящих главным образом по длине кости. На поперечном сре-

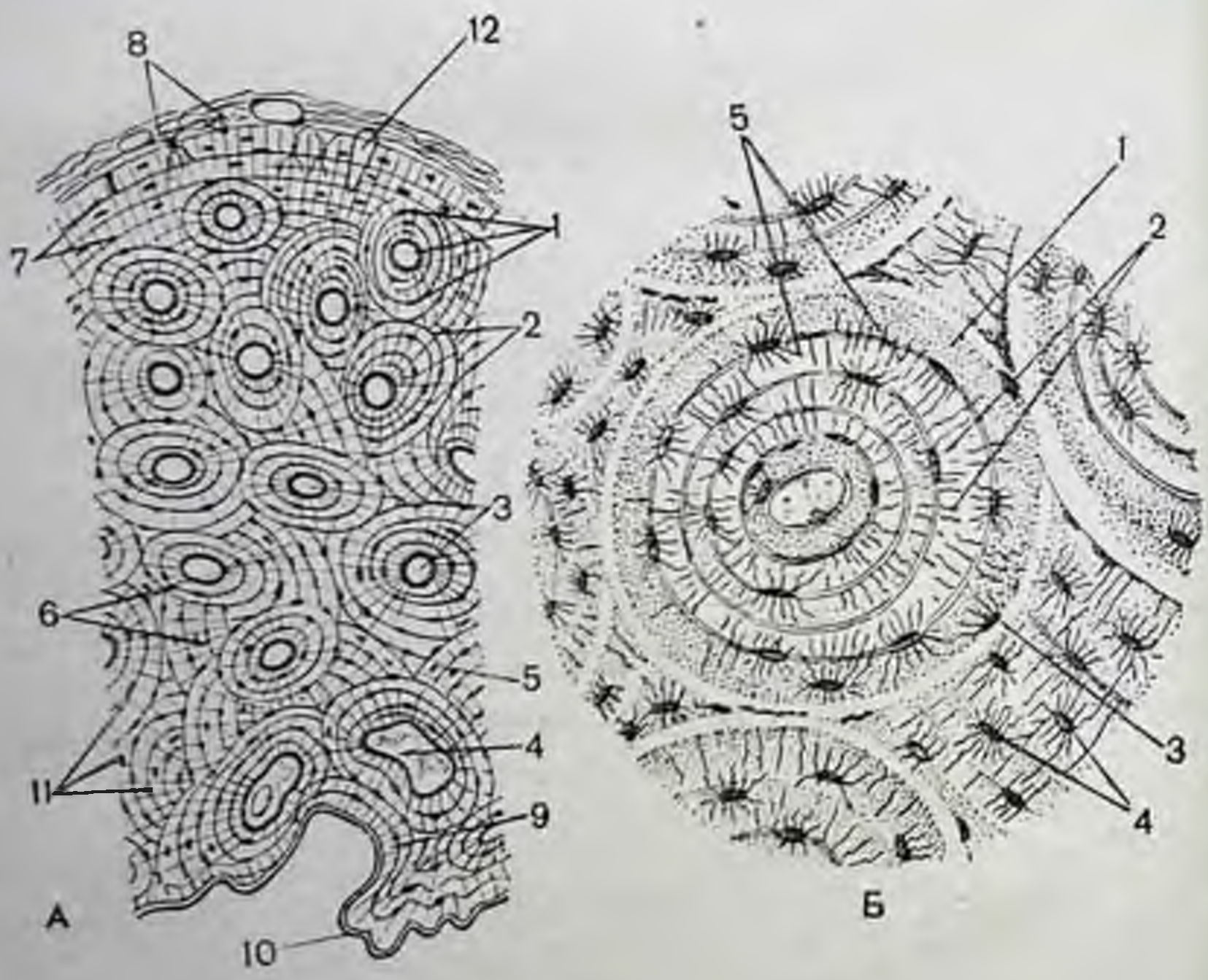


Рис. 84.

зе остеоны (1) представлены концентрически располагающимися гаверсовыми пластинками (2) округлой или, если срез прошел косо, овальной формы. В центре остеона находится полость внутренней костной пластинки — гаверсов канал (3), служащий для прохождения сосудов и нервов. На препарате видны остатки разрушившихся в процессе гистологической обработки сосудов, нервов и сопровождающей их рыхлой соединительной ткани (4). Гаверсовы системы не прилежат вплотную друг к другу, между ними находятся вставочные участки (5) различной формы и величины, отграниченные спайными линиями. Вставочные участки состоят из вставочных промежуточных костных пластинок (6), лежащих параллельно друг другу и не входящих в состав гаверсовых систем; их расположение не связано с направлением кровеносных сосудов. Эти пластинки являются остатками остеонов, разрушившихся в процессе перестройки костной ткани. Наружная поверхность диафиза трубчатой кости образована наружными общими или генеральными костными пластинками (7) вытянутой формы, располагающимися параллельно друг другу в несколько рядов под надкостницей — периостом (8), остатки которой иногда сохраняются на препарате. Часть кости, ограничивающая костномозговую полость, образована внутренними генеральными пластинками (9), имеющими такую же форму, как и наружные. Внутренние генеральные пластинки примыкают к эндоосту (10) — волокнистой оболочке, остатки которой иногда видны на препарате. Расположение генеральных пластинок не связано с кровеносными сосудами. Хотя костные пластинки в различных отделах кости отличаются по форме, их строение однотипно, так как они образованы межклеточным веществом (состоят из плотного аморфного вещества и тонких коллагеновых волокон). В промежуточном веществе пластинчатой костной ткани находятся костные полости (11), повторяющие звездчатую, несколько вытянутую форму остеоцитов. Кровеносные сосуды и нервы входят в кость из надкостницы или эндооста через прободающие или питательные (фолькмановские) каналы (12), которые не окружены системами костных пластинок. Они связывают гаверсовы каналы (см. препарат 81). При большом увеличении (Б) видно пластинчатое строение остеона, что объясняется упорядо-

ченным расположением оссеиновых волокон. В каждой гаверсовой пластинке пучки этих волокон имеют примерно одинаковую толщину, лежат параллельно и ориентированы в определенном направлении. Однако оссеиновые волокна соседних пластинок располагаются по отношению друг к другу под углом, а иногда почти перпендикулярно. Пластинки, в которых оссеиновые волокна оказались перерезанными более или менее поперек, отличаются темным оттенком и называются зернистыми пластинками (1). Они чередуются со светлыми и блестящими костными пластинками, оссеиновые волокна которых оказались в продольном сечении. Эти пластинки называются волокнистыми (2). Пучки оссеиновых волокон могут переходить из одной костной пластинки в другую, обеспечивая прочность их соединения. Остеон представляет структурную и функциональную единицу компактного вещества костной трубчатой ткани. Каждая гаверсова система отделена от окружающих частей спайной линией (3), состоящей в основном из оссеомукоида, цементирующего костные пластинки. Остатки разрушенных при гистологической обработке остеоцитов располагаются в костных полостях (4), находящихся внутри или между костными пластинками. Костные полости соседних пластинок отличаются тем, что имеют форму овала, длинная ось которого располагается по ходу оссеиновых волокон пластинки. В зернистых пластинках костные полости выглядят круглыми, а в волокнистых — овальными. В соседних пластинках костные полости лежат параллельно друг другу, образуя характерные кольцевидные ряды в гаверсовых системах и прямые или изогнутые ряды в вставочных участках и генеральных пластинках. Костные полости переходят в костные канальцы (5) — места расположения отростков остеоцитов. Последние пронизывают пластинки, анастомозируют друг с другом и с канальцами соседних полостей, образуя единую, вытянутую в радиальном направлении сеть. Канальцы, отходящие от внутреннего ряда костных полостей, открываются в гаверсов канал, а отходящие от наружных рядов костных полостей, доходят до края гаверсовой системы и заканчиваются слепо или образуют петли, возвращающиеся обратно, и открываются в те же или иные соседние костные полости. Через стенку сосудов гаверсовых каналов пропотевает жидкость, со-

держащая питательные вещества, распространяется по канальцам, по всей гаверсовой системе, омывая остеоциты и промежуточное вещество. Участки промежуточного вещества, прилегающие к костным полостям и канальцам, не содержат оссеиновых волокон, интенсивно окрашены и называются руженеймановскими оболочками. Исторически происхождение костной ткани связано с совершенствованием механических структур соединительной ткани. Пластинчатая костная ткань входит в состав скелета млекопитающих и человека и представляет высшую форму твердых тканей, которая в филогенезе появилась позднее грубоволокнистой костной ткани. Организация промежуточного вещества в пластинки, объединение их в гаверсовы системы, различное направление оссеиновых волокон смежных пластинок и переход отдельных их пучков в соседние пластинки являются характерной особенностью пластинчатой костной ткани и обеспечивают ее исключительную прочность, необходимую для выполнения ведущей функции этой ткани — опорно-механической. Костная ткань служит примером того, что в организме не бывает тканей, выполняющих только одну, узкоспециальную функцию. Эта ткань наряду с выполнением опорной функции играет важную роль в минеральном обмене организма. Развивается костная ткань из мезенхимы склеротома. Ее рост, физиологическая и репаративная регенерация происходят в основном за счет камбиальных клеток внутреннего слоя надкостницы (см. препарат 83).

Препарат 81. Пластинчатая костная ткань. Трубчатая кость собаки. Продольный разрез диафиза. Окраска тионином и пикриновой кислотой. Рис. 85.

При малом увеличении гаверсовы каналы (1) имеют вид параллельно идущих щелей. Вследствие несколько извилистой формы они редко попадают в срез целиком. Их стенки образованы систе-

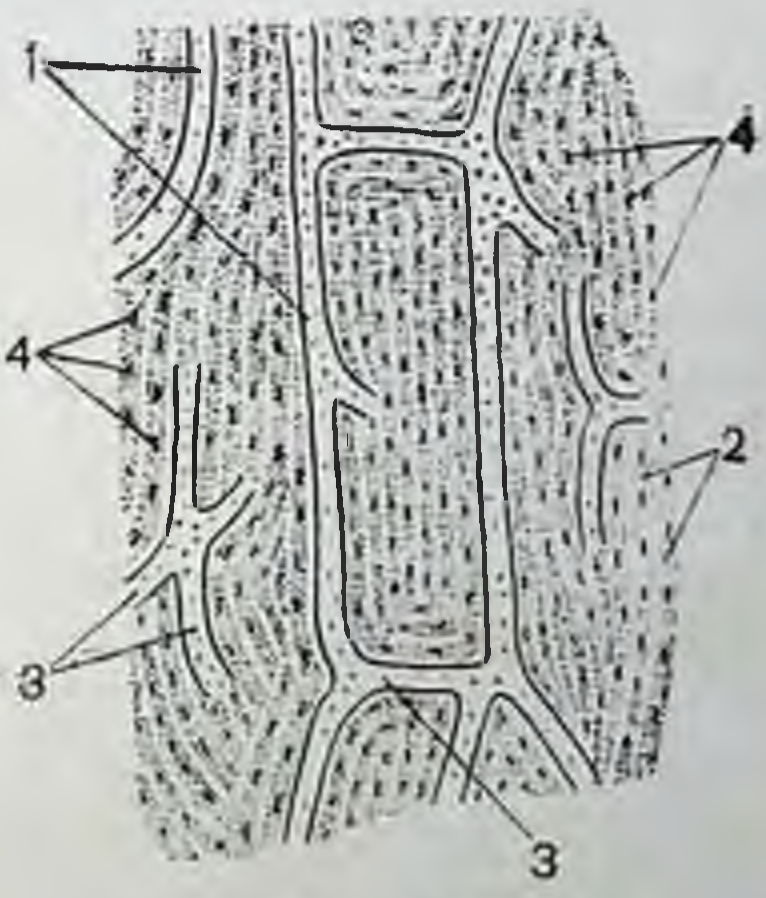


Рис. 85.

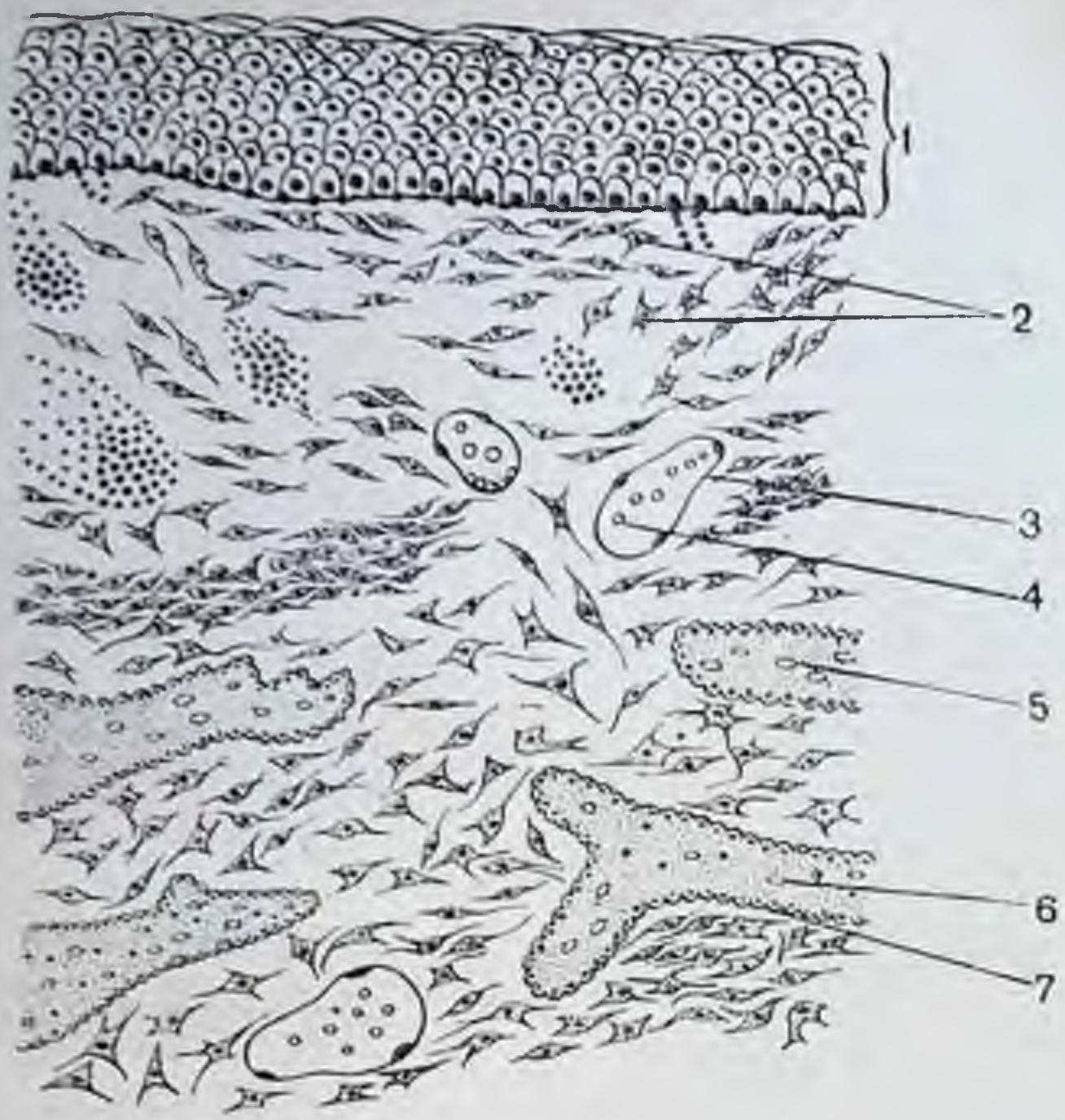


Рис. 86.

мами гаверсовых пластинок (2), идущих параллельно каналам и обусловливающих продольную исчерченность промежуточного вещества и пластинок костной ткани. Гаверсовы каналы соединены прободающими (фолькмановскими) каналами (3). Костные полости (4) лежат в пластинках и между ними и образуют характерные продольные ряды. При большом увеличении костные полости имеют звездчатую форму, а отходящие от них канальцы образуют сеть, пронизывающую промежуточное вещество и открывающуюся в гаверсовы каналы.

Препарат 82. Развитие кости из эмбриональной соединительной ткани. Голова зародыша свиньи. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 86, 87.

При малом увеличении (рис. 86) виден гистогенез тканей и органов головы. Кожный покров представлен эмбриональными тканями. Особенностью эмбрионального эпителия (1) является ровная граница с подлежащей соединительной тканью (2), резкое выделение базального слоя (за счет богатых хроматином ядер образующих его клеток), отсутствие признаков орого-

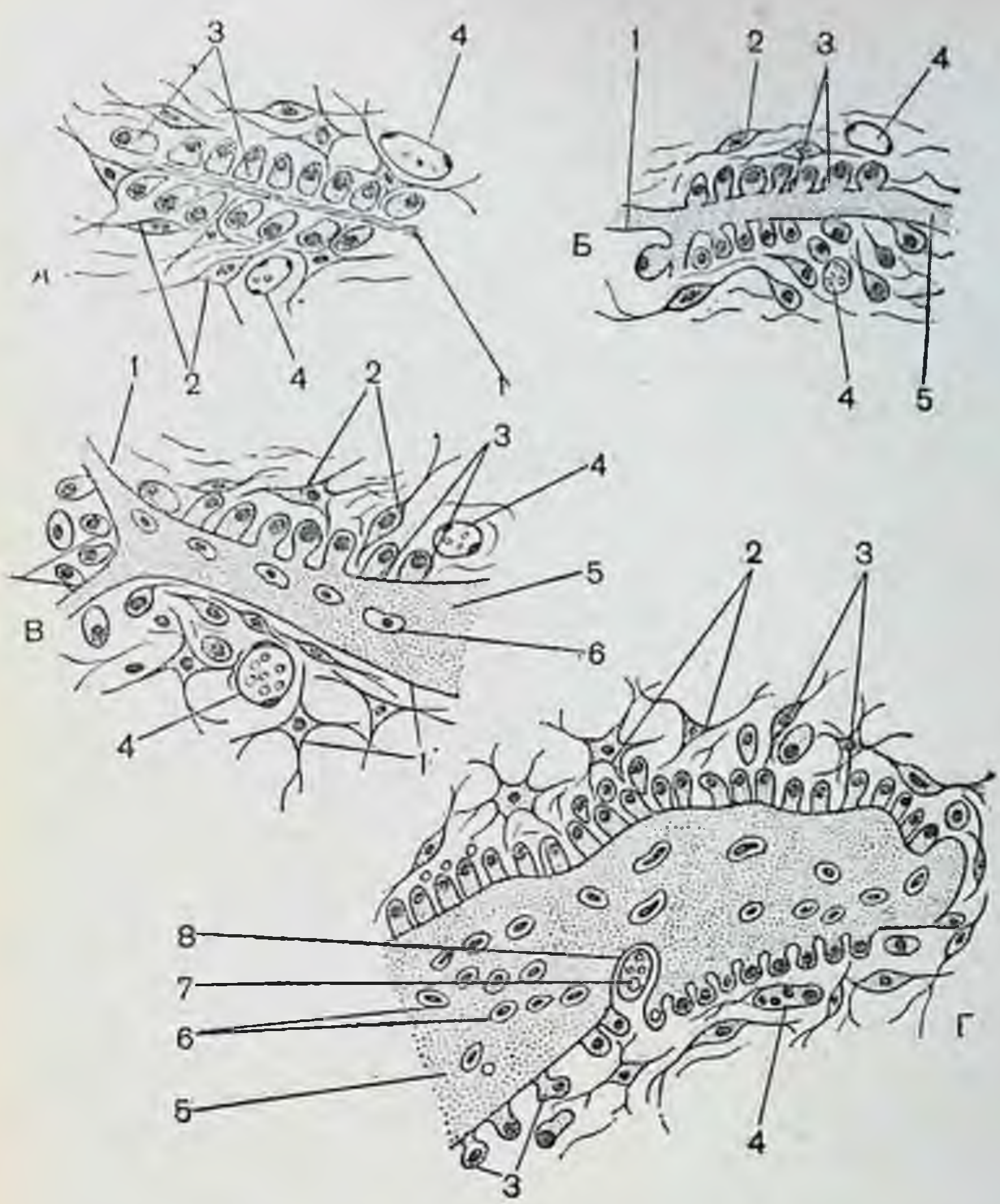


Рис. 87.

вения в клетках вышележащих слоев. Эмбриональная соединительная ткань представлена клетками веретенообразной или звездчатой формы и межклеточным веществом, содержащим тонкие волоконца (поэтому эту ткань нельзя назвать мезенхимой). В соединительной ткани находятся кровеносные сосуды (3), в полостях которых могут быть эритроциты (4). Развивающаяся костная ткань образует скелетогенные закладки в виде островков неправильной формы (5). Промежуточное вещество скелетогенных закладок резко оксифильно, в нем замурованы остеоциты (6). Надо выбрать участок

развивающейся костной ткани, вокруг которого видны ряды остеобластов (7), и изучить его при большом увеличении (рис. 87, А, Б, В, Г). На поверхности развивающейся кости (1) находится остеогенная костеобразующая ткань. Она развивается из зародышевой соединительной ткани. Ее клетки (2) теряют отростки, округляются и превращаются в остеобласты (3). Остеобласты имеют низкую призматическую, многоугольную, угловатую или вытянутую форму и располагаются на поверхности скелетогенной закладки. Промежуточное вещество остеогенной ткани плотнее, чем мезенхимное, не содержит волокон, соединяющих впоследствии надкостницу с костной тканью и со стенкой кровеносных сосудов (4). В дальнейшем из этой ткани разовьется надкостница. Остеобласты образуют промежуточное вещество костной ткани (5), они дифференцируются, теряют способность к делению, замуровываются в промежуточном веществе и превращаются в остеоциты (6), располагающиеся в костных полостях. Рост скелетогенной закладки происходит за счет дифференцировки новых остеобластов, расположенных на ее поверхности и образующихся из зародышевой соединительной ткани. Постепенно скелетогенная закладка превращается в грубоволокнистую костную ткань. Параллельно с образованием костной ткани происходит ее частичное разрушение, осуществляемое остеокластами (7) — крупными многоядерными структурами, являющимися симпластами (см. препараты 21, 26). В тех местах, где остеокласты прилежат к костной ткани, происходит ее резорбция, в результате образуются углубления и выемки (лакуны) (8). На более поздних этапах остеогенеза грубоволокнистая костная ткань замещается пластинчатой. Надо тщательно изучить весь срез, так как на нем обычно можно найти разные стадии образования костной ткани.

Препарат 83. Развитие кости на месте хряща. Трубчатая кость зародыша млекопитающего. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 88, 89.

Большинство костей закладывается в эмбриогенезе в виде хрящевых моделей или болванок, в общем повторяющих форму будущей кости. При малом увеличении (рис. 88) надо изучить весь срез. Это дает возможность увидеть различные стадии остеогенеза и представить процесс в целом. Хрящевая модель претерпевает

разрушение и перестройку. Гиалиновый хрящ постепенно заменяется грубоволокнистой костной тканью, дальнейшее преобразование которой завершается развитием пластинчатой кости. Остеогенез начинается с перестройки надхрящницы средней части диафиза, утолщения ее, дифференцировки остеобластов и превращения надхрящницы в надкостницу. Остеобласты (1) образуют промежуточное вещество (2) грубоволокнистой костной ткани и замуровываются в нем, превращаясь в остеоциты (3). Формируется костная манжетка (4), охватывающая среднюю часть диафиза. Она имеет губчатое строение и состоит из грубоволокнистой костной ткани. Этот этап развития костной ткани вне хрящевой закладки называют периостальным окостенением. В результате образования костной манжетки нарушается питание хрящевой закладки, вследствие чего начинается энхондральное окостенение. В центральном отделе диафиза происходят дистрофические изменения, проявляющиеся в увеличении объема хрящевых клеток, сморщивании их ядер, увеличении хрящевых полостей. В межклеточном веществе откладываются соли; появляется так называемая точка обызвествления хряща. Через отверстия в костной манжетке кровеносные сосуды (5) надкостницы, окруженные эмбриональной соединительной тканью, врастают в диафиз, соприкасаясь с обызвествленным хрящом. Протеолитические ферменты клеток эмбриональной соединительной ткани растворяют обызвествленное межклеточное вещество хряща (хондролиз). Хрящ постепенно разрушается,

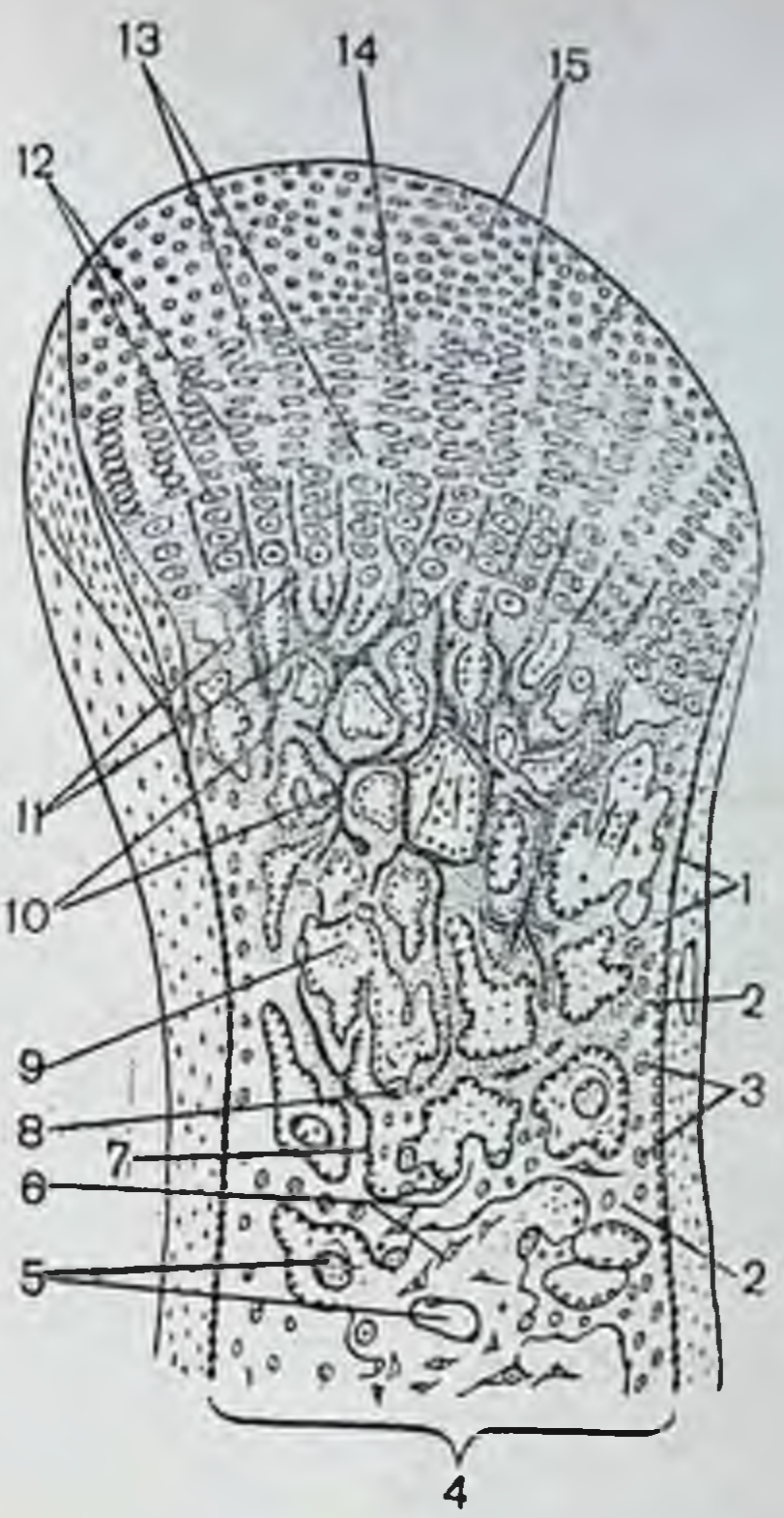


Рис. 88.

в нем образуются пространства, напоминающие по форме ниши или пещеры (6). На поверхности оставшихся участков обызвествленного хряща располагаются остеобласты (7), образующие вокруг ниш пластинчатую костную ткань. Она состоит из неравномерно утолщенных пластинок костного вещества и построена по типу губчатой кости. Таким образом, при энхондральном остеогенезе оксифильное межклеточное вещество откладывается в форме костных пластинок и содержит остатки резко базофильного межклеточного вещества обызвествленного хряща. Одновременно с процессом образования костной ткани происходит ее разрушение. В эмбриональной соединительной ткани дифференцируются остеокласты (8), разрушающие костную ткань диафиза и остатки обызвествленного хряща, начиная с середины диафиза по направлению к обоим эпифизам. Образуются крупные полости и пространства (9), формируется костномозговая полость. В дальнейшем процессы энхондрального и перихондрального окостенения идут параллельно, но перестройка периостальной кости происходит иначе, чем энхондральной. В процесс периостального остеогенеза вовлекаются кровеносные сосуды, идущие по длинной оси диафиза. Вокруг них из дифференцирующейся эмбриональной соединительной ткани развиваются концентрически располагающиеся пластинки первичных остеонов (гаверсовых систем). Несколько позднее со стороны периоста происходит образование генеральных пластинок. Периостальная кость представляет основу компактного вещества. В процессе энхондрального остеогенеза дегенерация хрящевой ткани распространяется по направлению к эпифизам. Зона разрушения хряща (10) переходит в зону обызвествления хряща (11), затем следует зона набухших хрящевых клеток (12), представляющая собой зону начального разрушения хряща. На границе с диафизом, в эпифизах находится зона хрящевых клеток (13), в которой хондроциты в результате размножения и интенсивного образования основного вещества располагаются в виде колонок или столбиков (14). Далее находится зона неизмененного хряща (15). Окостенение эпифизов начинается позднее, чем окостенение диафиза. Точка окостенения охватывает почти весь эпифиз, за исключением слоя хряща, одевающего суставную поверхность, и хрящевой пластинки роста (или эпифи-

зарной линии, отграничивающей эпифиз от диафиза). Хрящ суставной поверхности сохраняется в течение всей жизни, тогда как хрящ эпифизарной линии окостеневает к 20—25-летнему возрасту, следствием чего является прекращение роста кости в длину. Сосуды, врастающие в эпифиз из надкостницы, не окружены костными пластинками, остеоны не образуются и эпифизы построены из губчатой кости. При большом увеличении (рис. 89) надо изучить участок перехода эпифиза в диафиз. Зона неизмененного хряща (1) представлена типичным гиалиновым хрящом с базофильным основным веществом (2), в котором изогенными группами и поодиночке лежат хондроциты (3). В зоне хрящевых колонок (4) хондроциты интенсивно размножаются, количество их увеличивается. Вследствие сдавливания

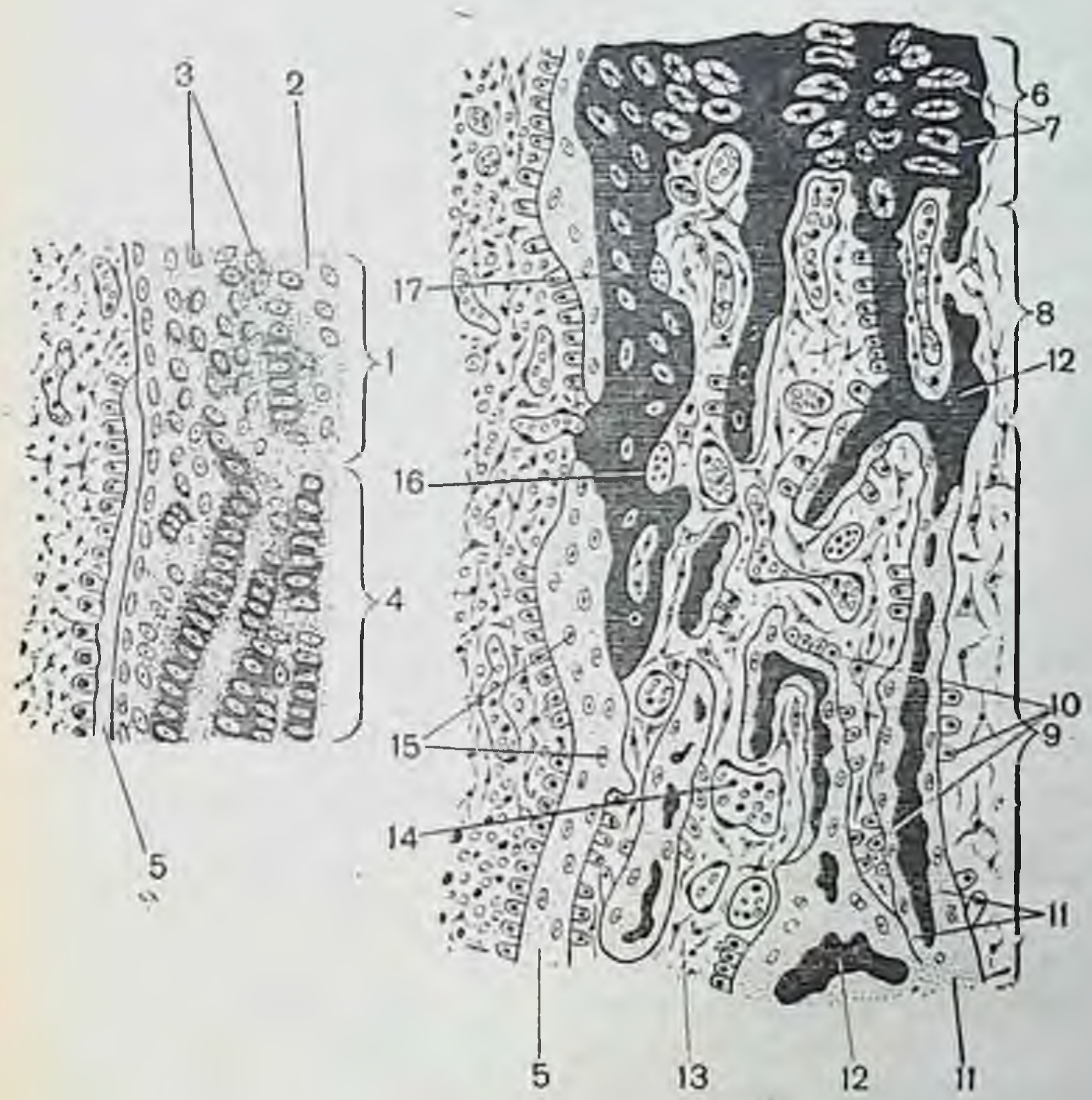


Рис. 89.

костной манжеткой (5) основного вещества хрящевой ткани хондроциты уплощаются и располагаются один над другим, образуя ряды и колонки, идущие параллельно длинной оси диафиза (так называемый столбчатый хрящ). В зоне набухших клеток (6) находятся крупные, округлые, утратившие способность к размножению хондроциты, называющиеся пузырчатыми клетками (7), так называемый пузырчатый хрящ. В зоне обызвествления (8) происходит пропитывание промежуточного вещества хряща известковыми солями. Вследствие базофилии оно интенсивно окрашивается гематоксилином. Из зоны разрушения хряща (9) в начальную часть эпифиза вдаются остатки межклеточного вещества хряща в виде зубчатых полосок фиолетового цвета. Вокруг этих участков располагаются ряды остеобластов (10) низкой, призматической или угловатой формы. Они образуют энхондральную кость (11), имеющую вследствие оксифилии промежуточного вещества вид розовых полосок, располагающихся вокруг фиолетовых остатков обызвествленного хряща (12). Между перекладинами энхондральной кости находится эмбриональная соединительная ткань (13) с многочисленными кровеносными сосудами (14). На периферии расположена перихондральная кость, окруженная рядами остеобластов. В ее толще замурованы остеоциты (15). На поверхностях энхондральной и перихондральной костей находятся остеокласты (16) разнообразной формы, нередко с отростками и выступами. Их ядра округлы и бедны хроматином. Цитоплазма резко оксифильна, богата гидролитическими ферментами, находящимися в лизосомах, выделение которых за пределы остеокласта вызывает разрушение костного вещества. В местах соприкосновения остеокластов с костью часто видны впадины и ямки (17), являющиеся результатом разрушающего действия остеокластов. Поскольку перихондральная кость откладывается снаружи хрящевой формы, она не содержит остатков обызвествленного хряща. В противоположность этому энхондральная кость откладывается именно вокруг этих остатков, и поэтому в костных перекладинах базофильных участков хряща легко отличить энхондральную кость от перихондральной. Рост хряща, его разрушение и связанное с этими процессами образование энхондральной кости обеспечивает увеличение массы ко-

стного вещества и рост кости как органа в длину. В результате развития и утолщения периостальной манжетки кость растет в толщину.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Препараты этого раздела иллюстрируют основные морфофункциональные особенности мышечной ткани.

Препарат 84. Изолированные гладкие мышечные клетки. Мышечная оболочка тонкой кишки или мочевого пузыря млекопитающего. Окраска квасцовым гематоксилином. Рис. 90.

На срезах гладкой мышечной ткани трудно получить разрез мышечных клеток на всем их протяжении. Для представления о форме структурных элементов этой ткани изучают изолированные мышечные клетки, полученные путем мацерации гладкой мышечной ткани. Кусочек тонкой кишки или мочевого пузыря млекопитающего кладут в мацерирующую жидкость (33-градусный спирт за 24 ч или больший срок), затем промывают водой и осторожно срезают слизистую оболочку. Мышечную вместе с покрывающей ее серозной оболочкой нарезают кусочками и красят квасцовым гематоксилином (в течение 12—24 ч). Для приготовления временного препарата объект промывают водой и расщипывают в капле глицерина, накрывают покровным стеклом и микроскопируют в глицерине. Для изготовления постоянного препарата объект обезвоживают в спиртах, просветляют в карболксилоле, расщипывают в капле ксилола и заключают в пихтовый бальзам. При малом увеличении среди нераспавшихся кусочков гладкой мышечной ткани, обрывков мышечных клеток и рыхлой соединительной ткани находят изолированные гладкие мышечные клетки и изучают при большом увеличении. Эти клетки вытянутой, веретенообразной, часто несколько изогнутой формы, равномерно суживаются в периферических отделах, образуя заостренные концы. Цитоплазма-саркоплазма (1) обычно гомогенная, при удачной окраске и микроскопия с

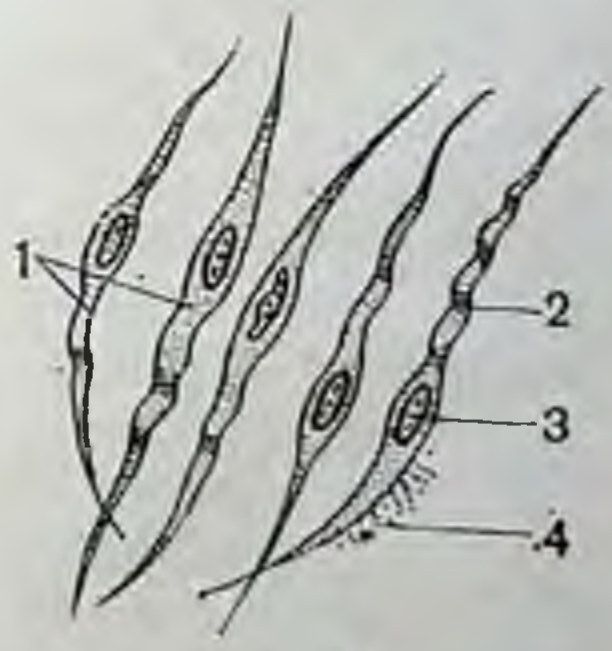


Рис. 90.

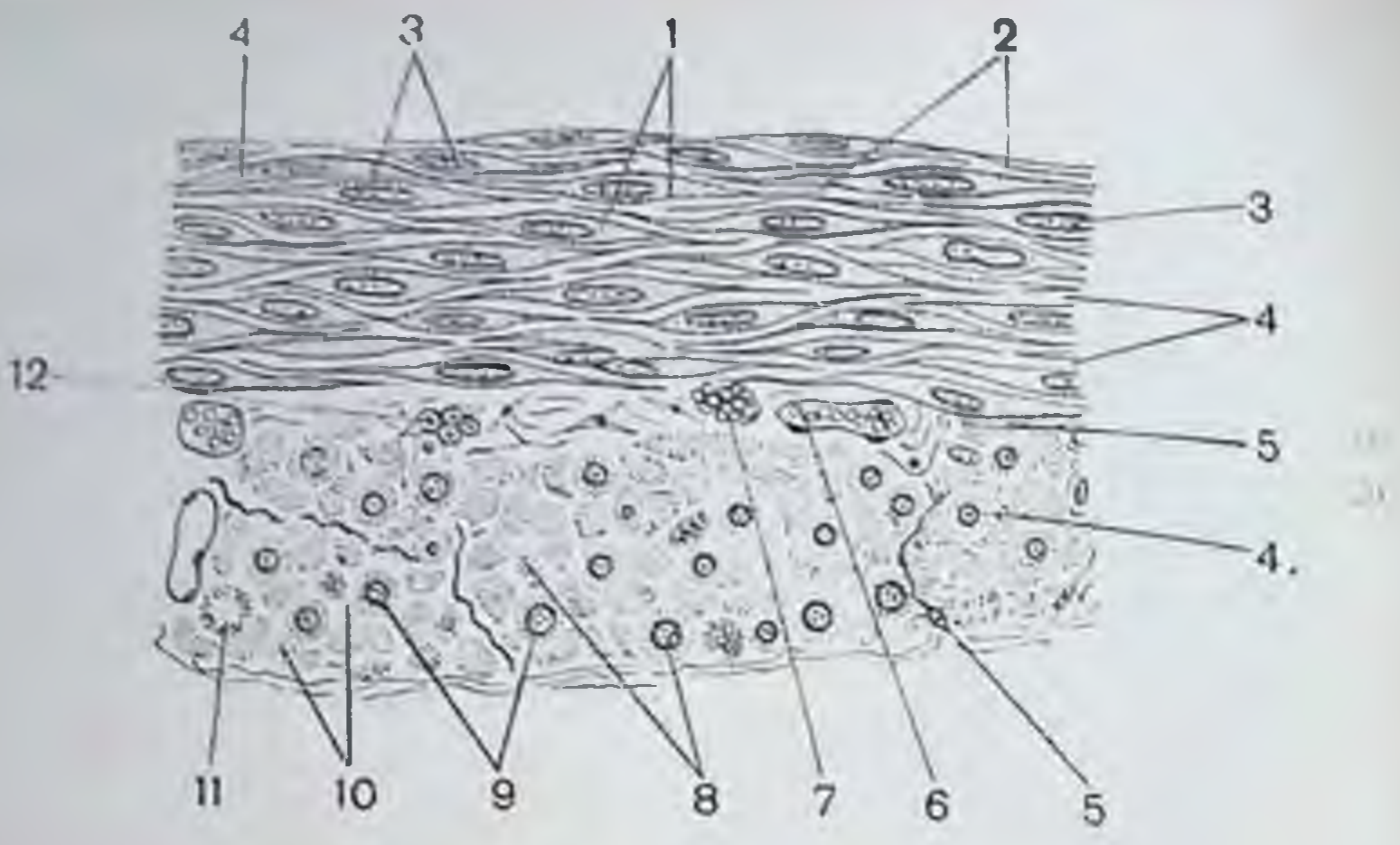


Рис. 91.

иммерсионным объективом слегка продольно исчерченная за счет идущих вдоль клетки миофиламентов (мышечных протофибрилл), не объединяющихся в пучки и не образующих настоящих фибрилл. Темные полосы (2) в отдельных мышечных клетках являются волнами сокращения, вызванными фиксацией. В среднем отделе клетки находится ядро (3) палочковидной формы и богатое хроматином. Плазмалемма при световой микроскопии неразличима. На поверхности мышечных клеток могут быть обрывки (4) базальной мембраны, одевающей каждую клетку, и прикрепляющихся к ней коллагеновых фибрилл рыхлой соединительной ткани, которая связывает мышечные клетки в морфологически и функционально единую систему.

Препарат 85. Гладкая мышечная ткань. Кишка млекопитающего. Поперечный срез. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 91.

При малом увеличении ориентируют препарат слизистой оболочкой вверх. Под ее соединительнотканной частью находится мышечная оболочка, представленная внутренним кольцевым и наружным продольным слоями. Структурные элементы гладкой мышечной ткани — мышечные клетки. В продольном сечении они веретенообразные, темноокрашенные. Их палочковидные ядра вытянуты вдоль клетки. В поперечном сечении мышечные клетки имеют форму округлых или многоугольных пло-

шалок различного диаметра, в некоторых из которых находятся круглые ядра. Надо изучить строение гладкой мышечной ткани на продольном и поперечном разрезах при большом увеличении, суженной диафрагме и опущенном конденсоре. В кольцевом слое через одни клетки срез прошел в области наиболее толстых ядросодержащих отделов (1); через другие — в области заостренных концов (2). Заостренные концы одних мышечных клеток вклиниваются между расширенными отделами других, формируя мышечный пласт, в котором клетка контактирует с значительным количеством соседних, объединяющихся в «эффектор» (моторную единицу). Согласованная работа мышечной ткани достигается передачей рабочего импульса через соприкасающиеся поверхности клеток, что связано с отсутствием нервных приборов на каждой мышечной клетке. Такое взаимодействие мышечных клеток способствует реализации одного из свойств мышечной ткани — распространению возбуждения. Функциональным элементом гладкой мышечной ткани является не клетка, а клеточный комплекс, согласованно реагирующий на рабочий импульс, воспринимаемый одной или несколькими клетками. Ядра (3) мышечных клеток имеют вытянутую форму с глыбками хроматина и ядрышками. Форма и структура ядер позволяет узнать гладкую мышечную ткань, когда границы отдельных клеток определить не удается. Ядро и части саркоплазмы, в которых располагаются органоиды общего значения, выполняют трофическую функцию в гладкой мышечной ткани. В саркоплазме находятся ультраструктурные образования — миофиламенты или мышечные протофибриллы, располагающиеся по длинной оси клетки, формирующие ее сократительный аппарат и обеспечивающие основную функцию мышечной ткани — сократимость. Гладкие мышечные клетки одеты обычной плазмалеммой и базальной мембраной, отграничивающей их от тончайших прослоек рыхлой соединительной ткани. Эти структуры при световой микроскопии имеют вид тонких светлых прослоек (4) между мышечными клетками. Гладкие мышечные клетки развиваются из мезенхимы, но отделяются от рыхлой соединительной ткани базальной мембраной. Если соединительнотканного остова нет и клетки плотно прилегают друг к другу, между ними образуется специальный аппарат связи типа десмосом, обна-

руживаемый при электронной микроскопии. Группы мышечных клеток разделены прослойками рыхлой соединительной ткани (5) с сосудами (6) и нервами (7). Поперечные сечения центральных отделов мышечных клеток (8) имеют вид крупных круглых или многоугольных площадок с круглым ядром (9). При срезе через концы мышечных клеток видны площадки небольшого диаметра (10). Ближе к центральному отделу они значительно крупнее (11). В последних двух случаях, разумеется, ядро в срез попасть не может. Сечения отдельных мышечных клеток темные, так как срез прошел через волны сокращения. Мышечные клетки образуют пучки, окруженные рыхлой соединительной тканью, разделяющей также кольцевой и продольный мышечные слои. Кроме сосудов и нервов, в ней находятся нервные клетки (12) межмышечного (Ауэрбахова) нервного сплетения. Рыхлая соединительная ткань, формирующая каркас вокруг каждой гладкой мышечной клетки и образующая прослойки между группами клеток и мышечными слоями, представляет опорный аппарат гладкой мышечной ткани. Последняя входит в состав внутренних органов и сосудов. Мышечные клетки, объединенные соединительной тканью и десмосомами в единое целое, способны развивать значительную силу натяжения или сдавливания. Физиологическая и репаративная регенерация этой ткани происходит за счет камбиальных клеток соединительной ткани, которых особенно много вблизи кровеносных сосудов. Гладкие мышечные клетки обладают способностью к митотическому и амитотическому делению. Регенераторная способность гладкой мышечной ткани слабее, чем эпителиальных тканей и тканей внутренней среды. Этой ткани свойственна функциональная гипертрофия. Повышение рабочей нагрузки приводит к утолщению стенки органа за счет увеличения количества и размера гладких мышечных клеток (например, в стенке матки при беременности).

Препарат 86. Гладкая мышечная ткань. Мочевой пузырь лягушки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 92.

Препарат представляет растянутую стенку мочевого пузыря. У лягушки она тонкая, пропускает свет и может быть микроскопирована целиком. При малом увеличении видны пучки гладких мышечных клеток не-

одинаковой толщины, идущие в различных направлениях и образующие сеть, в петлях которой находится рыхлая соединительная ткань. Надо выбрать тонкий мышечный пучок и изучить его при большом увеличении. Гладкие мышечные клетки узкой, вытянутой, веретенообразной формы с заостренными концами (1). В центральном отделе лежит богатое хроматином ядро (2) палочковидной формы. Ширина ядра почти соответствует ширине клетки. Саркоплазма выглядит гомогенной. Мышечные клетки одеты миолеммой или сарколеммой, неразличимой при световой микроскопии. В рыхлой соединительной ткани, находящейся между мышечными пучками, видно межклеточное вещество (3), ядра фиброцитов и фибробластов (4), кровеносные сосуды (5) с темноокрашенными кровяными клетками и нервы (6). Встречаются отдельно лежащие мышечные клетки (7) разветвленной формы с ядром треугольной формы (8) и отростками, доходящими до мышечных пучков. Видимо, эти клетки находятся в морфологической и функциональной связи с клетками мышечных пучков и образуют единый сократительный аппарат мочевого пузыря.

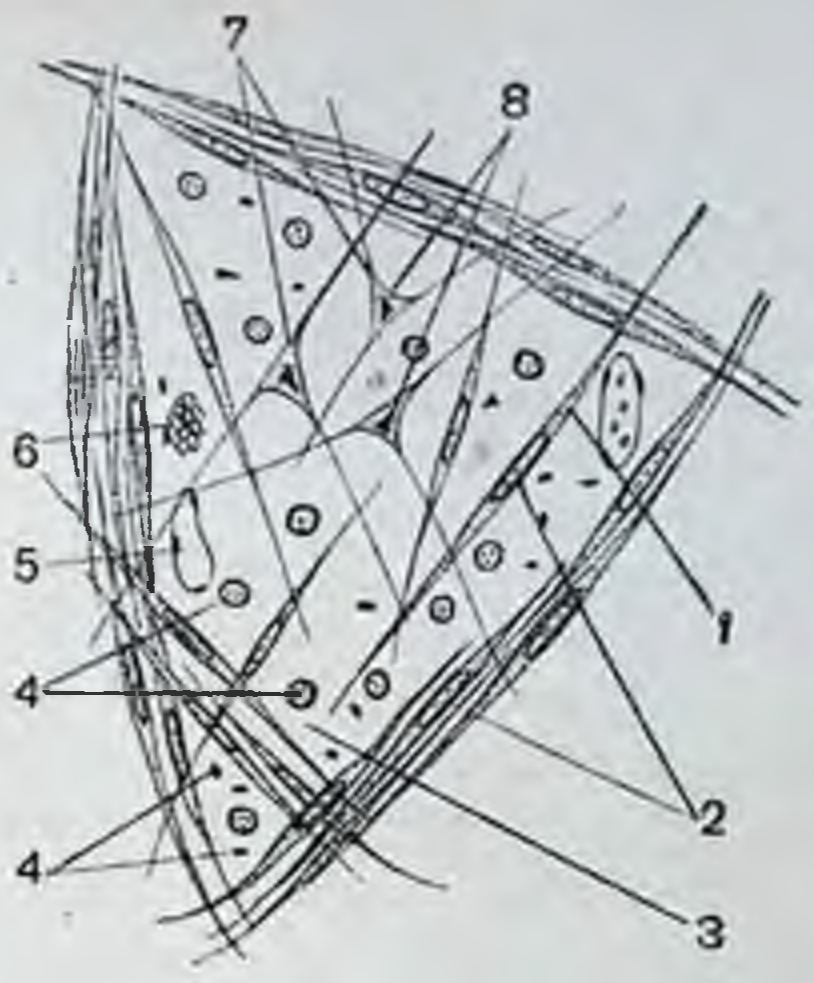


Рис. 92.

Препарат 87. Поперечнополосатая мышечная ткань. Язык млекопитающего. Окраска железным гематоксилином. Рис. 93.

При малом увеличении виден один из краев среза, покрытый многослойным, плоским, ороговевающим эпителием, образующим с подстилающей его рыхлой соединительной тканью выступы — сосочки языка. Эпителий, покрывающий противоположный край среза, имеет обычное для многослойного эпителия строение (препараты 59, 60). Под рыхлой соединительной тканью находится поперечнополосатая скелетная мышечная ткань, структурные и функциональные единицы кото-

рой — поперечнополосатые мышечные волокна — образуют пучки, располагающиеся в трех почти взаимно перпендикулярных направлениях. Поэтому на срезе видны их продольные и поперечные сечения. Между пучками мышечных волокон находится рыхлая соединительная и жировая ткань. Надо изучить при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом, структуру поперечнополосатых мышечных волокон в продольном и поперечном сечениях (косые сечения неудобны для этой цели). Хотя мышечные волокна (1) редко попадают в срез на всем своем протяжении, видно, что это вытянутые в длину образования цилиндрической формы, суживающиеся на концах, покрытые оболочкой-сарколеммой (2). Под сарколеммой в саркоплазме находятся многочисленные ядра (3) вытянутой по оси мышечного волокна формы и бедные хроматином. Иногда ядра лежат попарно или цепочкой, что указывает на их способность к делению. Если срез прошел по касательной (4) поверхностно относительно мышечного волокна, то ядра в нем видны по всей плоскости среза. Совместно с органоидами общего значения ядра активно участвуют в обменных процессах и представляют генетический и трофический аппарат поперечнополосатых мышечных волокон. Большое количество ядер (в зависимости от длины мышечного волокна их насчитывают от нескольких десятков до нескольких

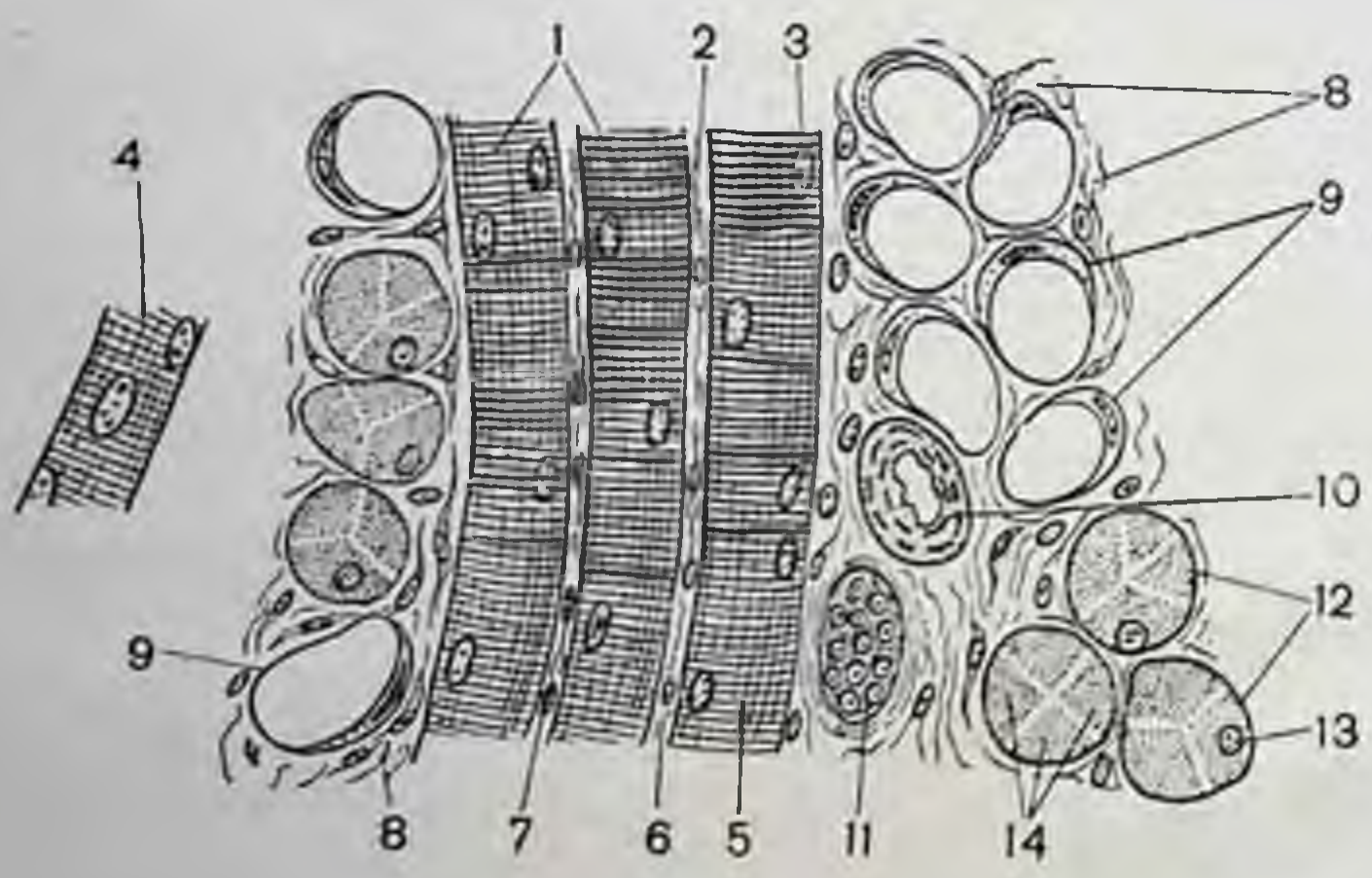


Рис. 93.

сотен) и отсутствие ограниченных ядерных территорий является основанием для причисления поперечнополосатых мышечных волокон к неклеточным образованиям — симпластам (см. препарат 26). Поперечнополосатые мышечные волокна имеют продольную и поперечную исчерченность. Первая связана с наличием в саркоплазме миофибрилл, располагающихся вдоль мышечного волокна. Длина их соответствует длине мышечного волокна, они лежат близко друг к другу, поэтому продольная исчерченность выражена не во всех мышечных волокнах одинаково (лучше в тонких местах среза). Поперечная исчерченность (5) связана с неоднородностью строения, различной физико-химической организацией и разными оптическими свойствами миофибрилл по их длине. Миофибрилла состоит из чередующихся темных, способных к двойному лучепреломлению (анизотропных) участков — дисков и светлых, не обладающих этой способностью (изотропных) дисков. Неоднородность строения миофибриллы обусловливает эффект ее поперечной исчерченности. Одинаковые диски соседних миофибрилл располагаются в одной плоскости, что обусловливает эффект поперечной исчерченности всего мышечного волокна. Эта морфофункциональная особенность мышечного волокна отражена в названии ткани — поперечнополосатая мышечная ткань. Миофибриллы относятся к специальным органоидам и являются морфологическим субстратом основной специфической функции мышечной ткани — сократимости. В сарколемме при электронной микроскопии различают два листка. Наружный представляет собой базальную мембрану, к которой прикреплены коллагеновые фибриллы, располагающиеся в виде решетки, что обеспечивает возможность увеличения мышечного волокна в ширину при сокращении и в длину при расслаблении. Наружный листок сарколеммы относится к категории опорных структур поперечнополосатых мышечных волокон, благодаря которым напряжение, развивающееся в мышце при сокращении, превращается в работу двигательного аппарата организма. Внутренний листок имеет строение, типичное для клеточных и симпластических оболочек. Его основная функциональная особенность — распространение возбуждения на все мышечные волокна. Между поперечнополосатыми мышечными волокнами находится эндомизий (6) — тонкие прослой-

ки рыхлой соединительной ткани. Они переходят в волокнистый остов и связывают мышечные волокна в единый комплекс. Ядра (7) клеток эндомизия отличаются от мышечных ядер вытянутой формой, большим содержанием хроматина и более темной окраской. Поперечнополосатые мышечные волокна объединены в пучки, окруженные рыхлой соединительной тканью — перимизием (8), с жировыми клетками (9), кровеносными сосудами (10) и нервами (11). На поперечном сечении (12) мышечные волокна округлой или вследствие взаимного сдавливания многоугольной формы, с периферически расположенными круглыми ядрами (13). Центральная часть мышечных волокон занята поперечными сечениями миофибрилл (14), имеющими вид темных точек, разделенных прослойками саркоплазмы. Мышца как орган представляет систему мышечных и соединительнотканных элементов, содержащих кровеносные сосуды и нервы. Поперечнополосатая мышечная ткань произвольна по сокращению. Из нее построена скелетная мускулатура, и она входит в состав некоторых внутренних органов. Большинство скелетных мышц развивается из миотомов. Источником развития некоторых мышц области головы и частично шеи является мезенхима. В поперечнополосатой мышечной ткани в течение жизни организма происходят физиологическая регенерация и перестройка. Полная репаративная регенерация возможна при благоприятных условиях натяжения и своевременном подрастании к мышечным волокнам регенерирующих нервов.

Препарат 88. Сердечная мышечная ткань. Сердце барана. Окраска железным гематоксилином. Рис. 94, 95.

При малом увеличении видна стенка сердца, состоящая из трех оболочек, образованных различными тканями. Внутренняя оболочка — эндокард выглядит темноокрашенной полосой. Он выстлан эндотелием, под которым находится рыхлая соединительная ткань, богатая эластическими волокнами, и гладкая мышечная ткань. Основную массу стенки сердца составляет мышечная оболочка — миокард, представленный сердечной мышечной тканью, образующей перекладины. Между мышечными перекладинами находится рыхлая соединительная ткань. При гистологической обработке она сморщивается и на ее мес-

те образуются щели. Наружная оболочка сердца — эпикард состоит из рыхлой соединительной ткани, богатой жировыми клетками. Снаружи эпикард покрыт мезотелием. Надо изучить строение миокарда при большом увеличении, желательно с иммерсионным объективом (рис. 94). Хотя сердечная мышечная ткань поперечнополосатая, в связи с функциональной спецификой она существенно отличается от скелетной мышечной ткани. Структурными элементами сердечной мышечной ткани являются поперечнополосатые мышечные клетки — сердечные миоциты. Основная масса миокарда образована рабочей мускулатурой, обеспечивающей сокращение. Миоциты рабочей мускулатуры имеют структурные, цитологические и функциональные особенности, отличающие их от атипических сердечных мышечных клеток, поперечнополосатых волокон скелетной мышечной ткани и гладких мышечных клеток. Сердечные миоциты (1) в продольном сечении почти прямоугольные. В центральной части клетки расположено ядро (2) овальной формы, вытянутое по длинной оси. В периферических отделах саркоплазмы находятся пучки миофибрилл, обусловливающие продольную исчерченность миоцитов. Слабо выраженная поперечная исчерченность обусловлена неоднородностью организации миофибрилл, дифференцировкой их на диски, сходной с таковой миофибрилл скелетных мышц. Поэтому сердечная мышечная ткань является разновидностью поперечнополосатой мышечной ткани. Сердечные миоциты располагаются цепочкой, что создает впечатление многоядерных симпластических структур, образующих сеть из анастомозирующих

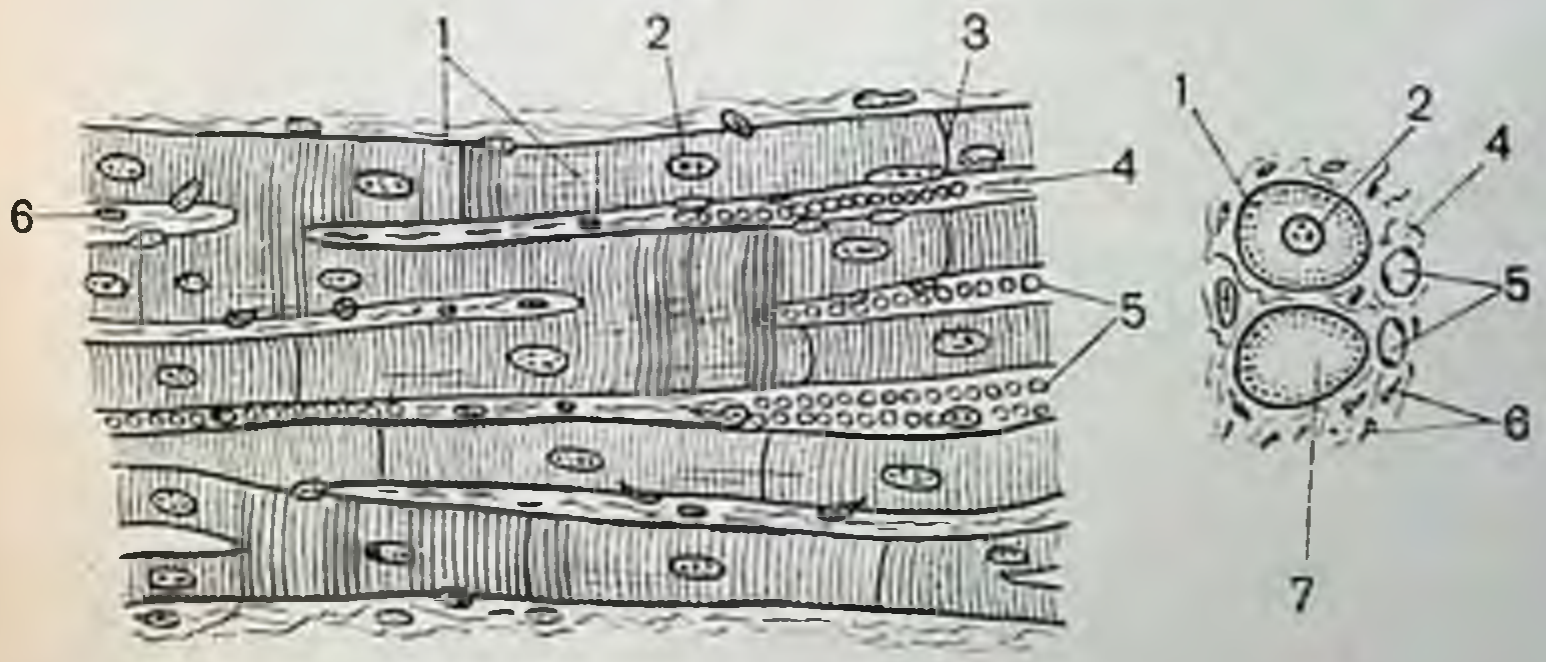


Рис. 94.

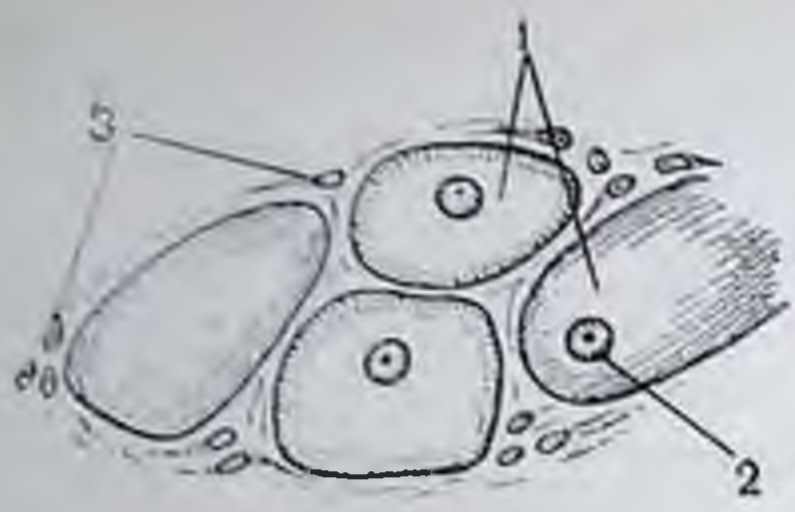


Рис. 95.

перекладин. Характерным морфологическим признаком сердечной мышечной ткани являются специфически организованные контакты смежных миоцитов. Они выглядят темными полосками и называются вставочными дисками (3). Электронная микроскопия показала, что последние образованы внутренними листками саркоплеммы соседних миоцитов. Соединение миоцитов осуществляется структурами, сходными с десмосомами эпителиальной ткани. Таким образом, с помощью вставочных дисков миоциты объединяются в анастомозирующие мышечные комплексы (сердечные мышечные волокна), обеспечивающие сокращение миокарда как единого целого. Ферментативное оснащение вставочных дисков дает основание предположить их активное участие в передаче возбуждения от одной клетки к другой. Миоциты, объединенные в мышечные перекладины, окружены тонковолокнистой соединительной тканью (4), богатой капиллярами (5). Ядра (6) соединительнотканных клеток мельче ядер миоцитов и отличаются темной окраской. На поперечном разрезе миоциты округлой или неправильной многоугольной формы. Центрально расположенные круглые ядра окружены свободной от миофибрилл саркоплазмой (7). Миофибриллы имеют вид радиально расположенных темных точек. Кроме рабочих миоцитов, в состав миокарда входит проводящая мускулатура, благодаря которой достигается согласованность сокращений предсердий и желудочков. При малом увеличении между эндокардом и рабочей мускулатурой миокарда видны различные сечения миоцитов проводящей системы, объединенные в мышечные волокна или располагающиеся пучками. Они отличаются от рабочей мускулатуры более светлой окраской и толщиной. Их надо изучить при большом увеличении (рис. 95). В продольном сечении проводящие миоциты (1) имеют неправильные очертания и расширения, в которых находятся слабоокрашенные крупные ядра (2). Проводящие миоциты светлее рабочих, так как в них меньше миофибрилл. Последние

обычно располагаются по периферии этих клеток, не имеют строгой ориентации, слагаются в перекрещивающиеся пучки, поэтому на продольных сечениях видны лишь их отдельные фрагменты. В саркоплазме проводящих миоцитов отсутствует общая поперечная исчерченность, заметная лишь в области пучков миофибрилл. Пучки атипических мышечных волокон сопровождает рыхлая соединительная ткань (3), содержащая капилляры и нервные клетки. Сердечная мышечная ткань непроизвольная по сокращению. Специфика организации и особенности связей с нервной системой обусловливают непрерывность ее сокращения. Сердечная мышечная ткань развивается из миоэпикардиальной пластинки мезодермы. Физиологическая регенерация проявляется сменяемостью ультраструктур миоцитов (внутриклеточная регенерация). Проявлением физиологической регенерации является также компенсаторная гипертрофия миоцитов и их ультраструктур при повышении функциональной нагрузки миокарда. При повреждении сердечной мышечной ткани происходит неполная репаративная регенерация, проявляющаяся в образовании соединительнотканного рубца. Восстановление миоцитов крайне редко.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань филогенетически связана с эволюцией многоклеточных организмов и представляет высшую, наиболее совершенную форму организации живой материи. Она образует нервную систему, обеспечивающую регистрацию и анализ состояния организма на всех уровнях его организации, восприятие действия факторов окружающей среды и быстрые, биологически целесообразные реакции на них. Препараты этого раздела иллюстрируют основные морфофункциональные особенности нервной ткани.

Препарат 89. Мультиполярные нервные клетки. Сетчатка глаза лошади. Плоскостной пленочный препарат. Окраска метиленовым синим. Рис. 96.

Срезы нервной ткани мало удобны для изучения морфологии нейронов. На разрезах нервных клеток видна лишь часть их отростков, да и то на небольшом протяжении. Плоскостной препарат сетчатки глаза в этом отношении более удобен: он дает возможность ясно ви-

Рис. 96.

деть не только тела нервных клеток, но и их многочисленные отростки на сравнительно значительном протяжении. В пленочном препарате сетчатки глаза окрашены в основном нейроны ганглиозного слоя. При малом увеличении, изменяя фокусное расстояние, на разной глубине препарата видны мультиполярные нейроны различной величины, окрашенные метиленовым синим в синий цвет. Глиальные элементы почти не окрашены. При большом увеличении перикарион (1) с отростками имеет звездчатую форму. Если тело нейрона не окрашено диффузно, то видно округлое ядро (2). Многочисленные отростки неодинаковы в морфологическом и функциональном отношении. Один из них — аксон (3), или нейрит, — наиболее тонкий, длинный, одинаковой толщины на всем протяжении, не ветвится. Он выполняет функции проведения нервного импульса от перикариона к другому нейрону. Остальные отростки короткие, их называют дендритами (4). Являясь продолжением тела нейрона, они отходят широким, быстро суживающимся основанием, древовидно ветвятся, постепенно истончаются. Дендриты воспринимают нервный импульс и проводят его к телу клетки. В процессе дифференцировки нейробласта в эмбриогенезе нейрит образуется раньше других отростков. Дендриты формируются при дальнейшей дифференцировке как усложнение формы нейрона. Они увеличивают его поверхность, обеспечивая оптимальные условия для контакта с другими тканевыми элементами, восприятия нервных импульсов и обмена веществ.

Препарат 90. Двигательные нейроны. Спинной мозг кролика. Серебрение по Гросс-Бильшовскому. Рис. 97, 98.

Через окуляр, лупу или невооруженным глазом надо рассмотреть поперечный срез спинного мозга, кото-

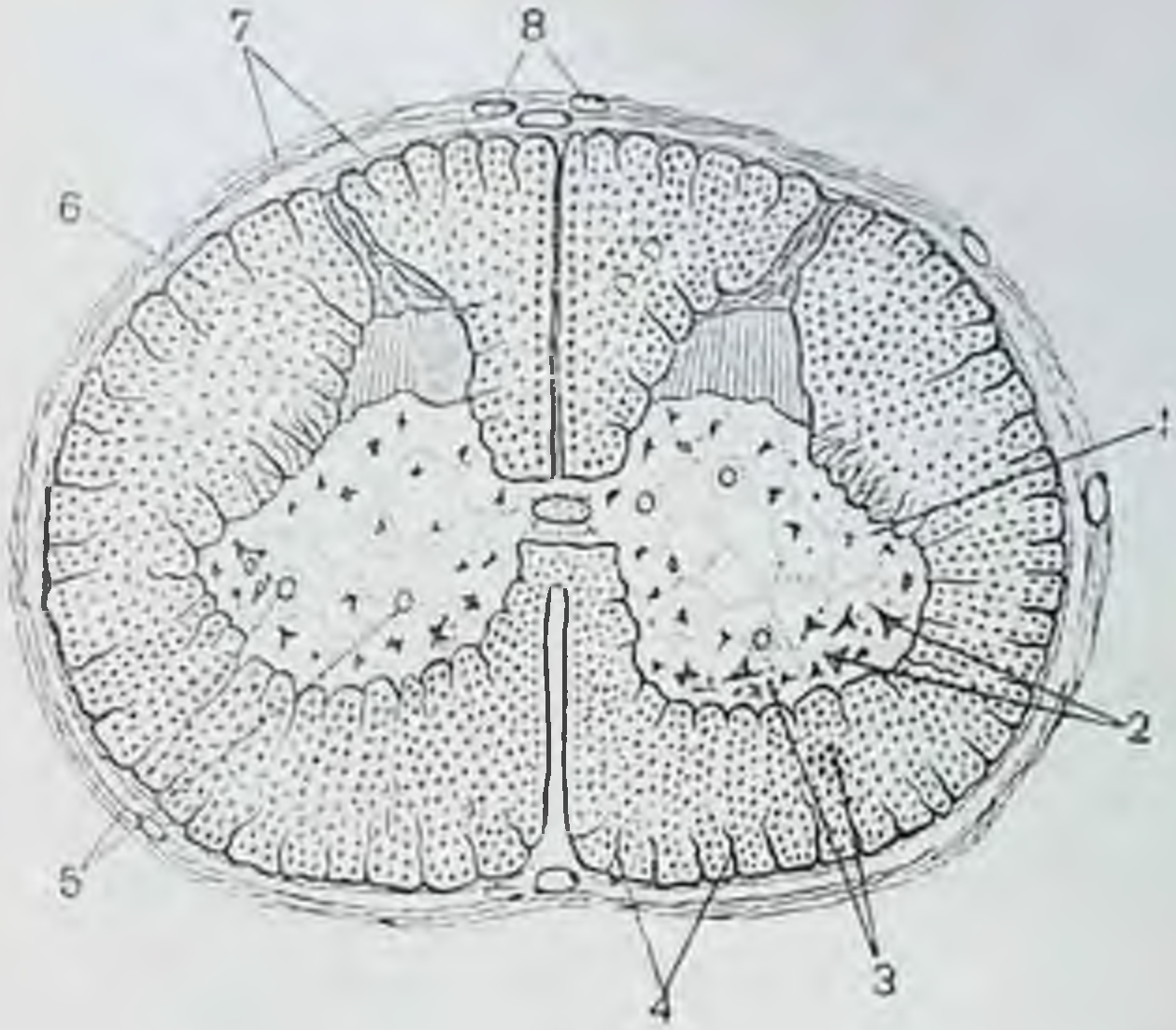


Рис. 97.

рый имеет овальную форму в шейном или поясничном отделе или округлую форму в грудном отделе и состоит из двух симметричных половин. Центральную часть органа занимает серое вещество, образующее фигуру в форме расправленных крыльев бабочки или буквы «Н». В сером веществе на срезе различают широкие округлые выступы — передние рога и узкие, длинные выступы — задние рога. По периферии находится светлоокрашенное белое вещество. При малом увеличении (рис. 97) видно, что серое вещество (1) состоит из нейронов и нейроглии. Темноокрашенные нейроны (2) мультиполярной формы располагаются поодиночке или группами, формируя ядра серого вещества. Наиболее крупные — двигательные нейроны (мотонейроны) располагаются в передних рогах серого вещества, объединяясь в двигательное ядро спинного мозга. Между нейронами видны темноокрашенные ядра клеток нейроглии (3); их отростки выходят за пределы серого вещества и вместе с рыхлой соединительной тканью участвуют в образовании радиально расходящихся перегородок (4) в белом веществе; нейроглия располагается вокруг сосудов (5) и на поверхности спинного мозга, образуя тонкую пограничную оболочку. Белое ве-

щество состоит в основном из прилежащих друг к другу миелиновых нервных волокон (6), являющихся отростками нейронов, лежащих в спинном и головном мозге и за пределами центральной нервной системы. Поверхность спинного мозга покрыта оболочками (7), построенными из рыхлой и плотной соединительной ткани, содержащей кровеносные сосуды (8). Надо найти в передних рогах крупные мультиполярные мотонейроны, выбрать из них те, отростки и ядра которых попали в срез, и изучить их тонкое строение при большом увеличении (рис. 98). Ядро (1) мотонейрона крупное, округлой или овальной формы, бедное хроматином, с крупным ядрышком (2). Встречаются нейроны, ядра которых срезаны по касательной или вовсе не попали в срез. Отростки нейрона отходят в различных плоскостях, поэтому форма клеток находится в зависимости от количества попавших в срез отростков. Отростки имеют извилистый ход и попадают в срез в непосредственной близости от нейрона (3) или на некотором расстоянии от него (4), и тогда они кажутся вне связи с нейронами. Поэтому не всегда возможно отличить нейрит от дендритов. Дендриты мотонейронов разветвляются в пределах серого вещества; нейриты покидают спинной мозг в составе периферических нервов и образуют двигательные нервные окончания — эффекторы (см. препарат 99) в скелетных мышцах. Эффекторный нейрон является последним звеном рефлекторной дуги. По нейритам мотонейронов, в частности, передаются импульсы произвольных движений. Таким образом, нейриты мотонейронов могут достигать огромной длины (до 1 м). Тела мотонейронов входят в состав центральной нервной системы, а их нейриты — в состав периферической нервной системы (см. препарат 94). Количество нейроплаз-

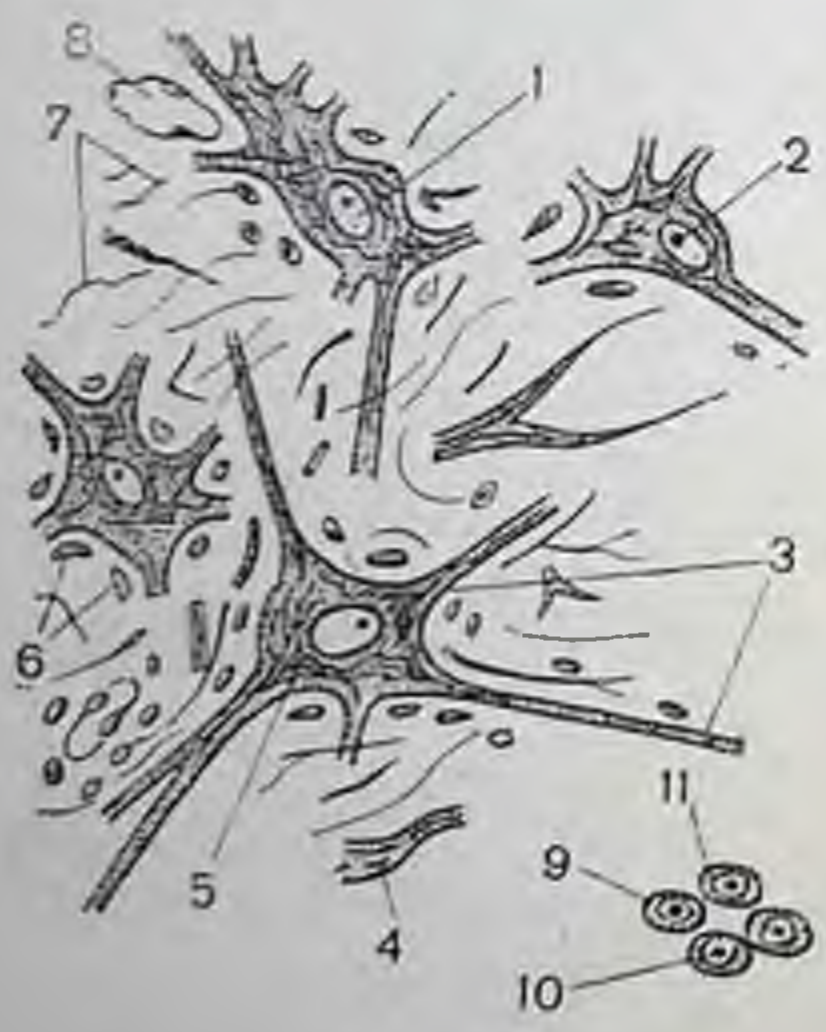


Рис. 98.

мы — аксоплазмы — в нейрите в тысячи раз превышает объем нейроплазмы перикариона. В нейроплазме видны импрегнированные серебром тонкие черные нейрофибриллы (5), идущие в теле нейрона в разных направлениях, а в его отростках — параллельно продольной оси. Нейрофибриллы — специальные органоиды нейроплазмы. Нейрофибриллярный аппарат представляет морфологическое выражение линейной организации белковых молекул нейроплазмы.

Степень выраженности этого компонента нейроплазмы зависит от функционального состояния нейрона. Электронно-микроскопическое изучение нейроплазмы не обнаружило структур, соответствующих нейрофибриллам; обнаружены нейрофиламенты, или протонейрофибриллы, и микротрубочки, неразличимые при световой микроскопии. Считают, что они представляют комплексы белковых молекул, вследствие фиксации и обработки азотнокислым серебром склеиваются в пучки, на поверхности которых откладываются частицы восстановленного серебра. Протонейрофибриллы выполняют в нейроне, в особенности в его отростках, опорную функцию. Вокруг нейронов видны мелкие, округлые ядра (6) клеток нейроглии и тонкие глиальные волокна (7), образованные отростками глиоцитов. От глиальных волокон отличаются толстые, интенсивноокрашенные отростки нейронов, тела которых лежат в других отделах спинного мозга или за его пределами. В тонких прослойках рыхлой соединительной ткани проходят кровеносные сосуды (8). Белое вещество спинного мозга образовано миелиновыми нервными волокнами (9), проходящими в своем большинстве по его длинной оси. На поперечном срезе эти волокна имеют округлую форму, на косом — овальную. В центре мякотного волокна находится светлоокрашенный отросток нейрона — осевой цилиндр (10), окруженный миелиновой оболочкой (11). Пучки нервных волокон разделены глиальными перегородками, образованными отростками глиальных клеток серого вещества. Физиологическая регенерация нейронов проявляется постепенной сменяемостью ультраструктур нейроплазмы (внутриклеточная регенерация). При их повреждении репаративная регенерация возможна также на уровне ультраструктур нейроплазмы. В случае гибели нейроцитов репаративная регенерация не происходит.

Рис. 99.

Препарат 91. Тигроид в двигательных нейронах. Спинной мозг кролика. Окраска по методу Ниссля. Рис. 99.

Препарат представляет поперечный срез спинного мозга (см. препарат 90), окрашенный основным красителем толлуидиновым синим, выявляющим базофильные структуры нейронов. Эти структуры находятся в основном в нейроплазме, поэтому окрашиваются преимущественно нейроны. Остальные тканевые элементы не окрашиваются, вследствие чего срез светлый и слабо заметен на предметном стекле. При малом увеличении надо найти в передних рогах спинного мозга крупные мультиполярные нейроциты, выделяющиеся голубой окраской на бледном фоне среза. Выбрав нервные клетки с хорошо окрашенной базофильной зернистостью, с отростками и ядрами, попавшими в срез, надо изучить их при большом увеличении. Двигательные нейроны имеют бедное хроматином пузырьковидное ядро (1) и 1—2 базофильных ядрышка (2). В нейроплазме видны глыбки базофильного вещества, названного в честь описавшего их нейрогистолога веществом Ниссля (3). Крупные, неправильной угловатой формы глыбки Ниссля располагаются наиболее плотно вокруг ядра. На периферии перикариона и в дендритах (4) они мельче, несколько вытянуты в длину и расположены реже. Базофильное вещество никогда не встречается в аксоплазме (5), а также в месте отхождения аксона от перикариона — аксональном бугорке (6). Особенность расположения глыбок Ниссля позволяет отличить аксон от дендритов. Крупные глыбки Ниссля придают перикариону пятнистый вид, отдаленно напоминающий рисунок тигровой шкуры. Поэтому вещество Ниссля нередко называют тигроидным веществом. Электронное микроскопирование нейроплазмы показывает, что глыбки базофильного вещества представляют участки, со-

ответствующие гранулярной эндоплазматической сети и скоплениям свободных рибосом, РНК которых обусловливает базофилию этих участков цитоплазмы. Установлено, что в этих участках нейроплазмы происходит активный синтез белков. Хотя глыбки Ниссля специфичны для нейронов, электронно - микроскопическое исследование показывает, что специфическим является лишь своеобразное расположение конгломератов гранулярной цитоплазматической сети и рибосом в нейроплазме. Содержание, распределение и величина глыбок тигроидного вещества подвержены функциональным колебаниям. Повышение интенсивности специфической деятельности нейрона сопровождается увеличением его базофилии. В условиях перенапряжения, травмы, кислородного голодания и т. п. глыбки Ниссля распадаются на пылевидные частицы и исчезают. Эти морфологические изменения находятся в зависимости от характера поражения и дают основание судить о состоянии нейрона. Нормализация нейрона сопровождается восстановлением структуры базофильного вещества. Между нейронами видны косые сечения их отростков (7), мелкие голубые ядра глиоцитов (8), кровеносные сосуды (9).

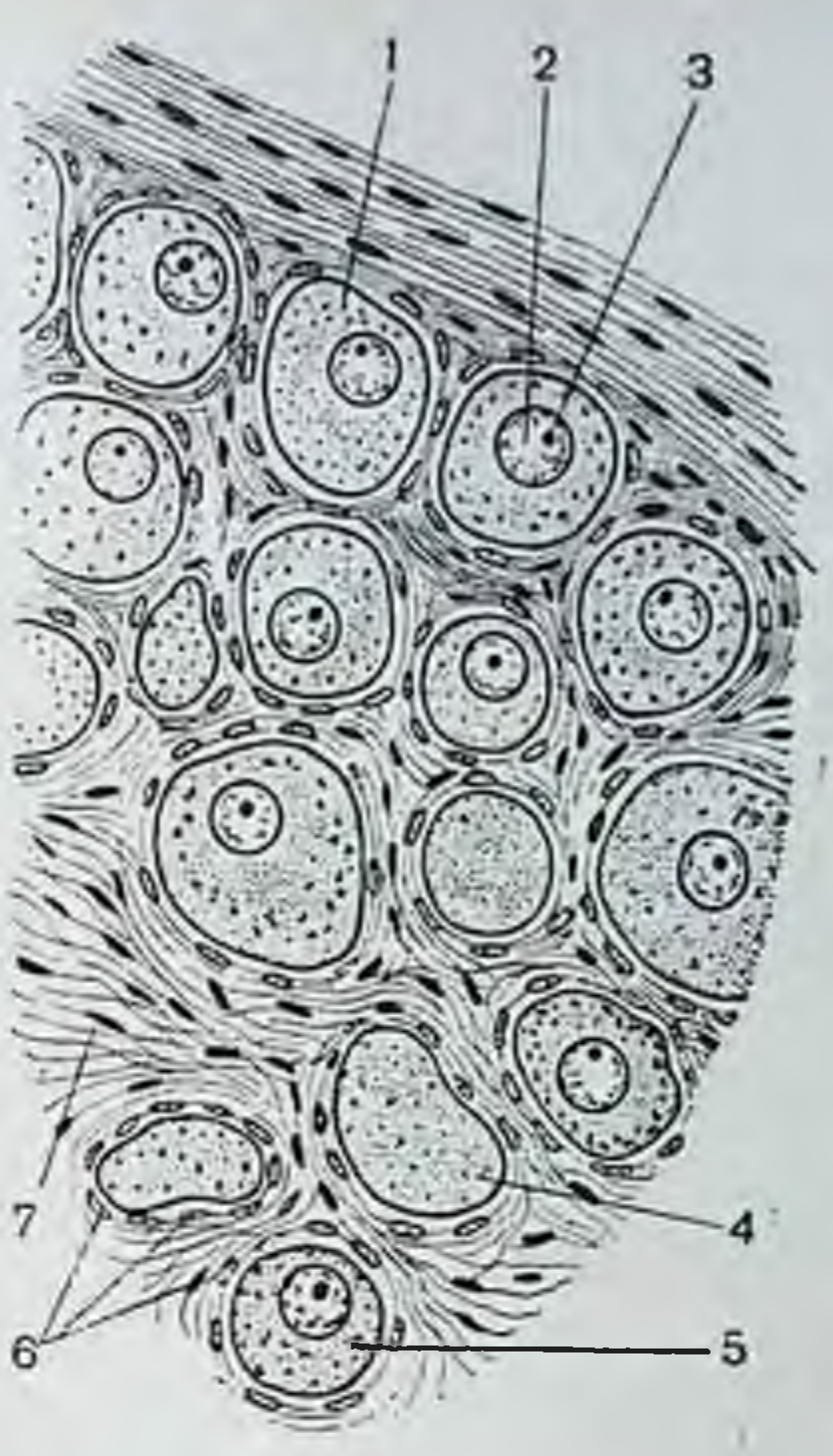


Рис. 100.

Препарат 92. Чувствительные нейроны. Спинномозговой узел собаки. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 6, А, 100.

Чувствительные нейроны млекопитающих и человека располагаются вне центральной нервной системы, чаще всего они входят в состав спинномозговых узлов,

расположенных в непосредственной близости от спинного мозга. При малом увеличении (рис. 6, А) видно, что спинномозговой узел покрыт капсулой из плотной соединительной ткани с элементами рыхлой соединительной ткани, содержащей жировые клетки. Плотная соединительная ткань проникает в глубь органа, образуя его остов, в ней проходят кровеносные сосулы. Тела нейронов (1) расположены под капсулой спинномозгового узла и в его центральной части по ходу нервных волокон (2), являющихся нейритами и дендритами этих нейронов. Спинномозговой узел спаян с пучками нервных волокон, образованных нейритами мотонейронов спинного мозга. Среди этих нервных волокон нейроны отсутствуют. При большом увеличении (рис. 100) видны значительных размеров перикарионы округлой формы (1). Крупное пузыревидное ядро (2) с четко выраженной ядерной мембраной, небольшим количеством мелких глыбок хроматина, крупным оксифильным ядрышком (3) располагается центрально. Если срез прошел вне зоны расположения ядра или по касательной к телу нейрона, клетки (4) выглядят безъядерными. Чем дальше от экваториальной плоскости нейрона прошел срез, тем более мелким выглядит нейрон. Вокруг ядра находятся мелкая зернистость и небольшие глыбки (5). Это глыбки Ниссля, выявляющиеся в чувствительных нейронах при обычной гистологической обработке. Неодинаковая степень хроматофилии нейроплазмы (наличие темных и светлых клеток) служит морфологическим выражением различного функционального состояния нейроцитов. Вокруг перикариона находятся круглые, бедные хроматином ядра (6) мантийных глиоцитов, представляющих олигодендроглию. Глиальная оболочка покрыта тонкой соединительнотканной капсулой. Овальные ядра (7) соединительнотканных клеток богаты хроматином. В результате фиксации нейроциты сжимаются сильнее соединительнотканной капсулы, между ними образуется щель, представляющая артефакт. Обычная окраска не выявляет отростки нейронов. Импрегнация серебром позволяет выявить, что афферентные нейроны являются псевдоуниполярными (ложноодноотростчатыми). В процессе эмбриогенеза дендрит и нейрит биполярного нейробласта сближаются, их основания сливаются. Дендрит и нейрит начинаются от общего выроста тела нейроцита, созда-

ющего впечатление одного отростка, с последующим Т-образным делением. Несмотря на изменение формы тела, биполярность афферентного нейрона сохраняется в постэмбриональном периоде. Впечатление об этих нейронах как об униполярных ложно, поэтому они и называются ложноодноотростчатыми. Дендрит чувствительного нейрона большой протяженности (более 1 м), выходит из спинномозгового узла в составе периферического нерва и может закончиться в любой ткани воспринимающим нервным аппаратом — рецептором. По дендриту чувствительные нервные импульсы передаются к телу его нейрона. Нейрит афферентного нейрона входит в спинной мозг и образует синапс — структуру, с помощью которой нервный импульс передается нейронам центральной нервной системы. Таким образом, вследствие большой длины дендрита псевдоуниполярные рецепторные нейроны имеют огромную протяженность. В результате воздействия внешней или внутренней среды чувствительные нейроциты генерируют нервные импульсы и передают их нейронам центральной нервной системы. Рецепторным нейроном начинается любая рефлекторная дуга.

Препарат 93. Синапсы на нейронах мозжечка. Мозжечок собаки. Импрегнация серебром по Гросс-Бильшовскому. Рис. 101.

С помощью окуляра, лупы или невооруженным глазом видно, что поверхность среза мозжечка образует извилины, разделенные бороздами. Снаружи лежит серое вещество, образованное телами нейронов и глиальными элементами; под ним — белое вещество, представленное миелиновыми нервными волокнами. При малом увеличении видно, что нейроны коры мозжечка располагаются слоями, отличающимися толщиной и окраской. Между светлоокрашенным наружным — молекулярным и темноокрашенным —

Рис. 101.

зернистым слоями располагается в виде узкой полосы средний — ганглиозный слой, образованный крупными нейронами грушевидной формы, светло-коричневого цвета, с темными, разветвляющимися в молекулярном слое дендритами. Эти клетки называются грушевидными нейроцитами или, по имени описавшего их нейрогистолога, клетками Пуркиня. Надо найти грушевидные нейроциты с большим количеством дендритов и изучить их при большом увеличении. В теле (1) клетки Пуркиня центрально расположено крупное, бедное хроматином ядро (2) с темными ядрышками. В нейроплазме находятся нейрофибриллы (3). От верхнего полюса нейрона отходят одним или двумя толстыми корнями дендриты (4), формирующие в молекулярном слое (5) древовидные разветвления. (Из-за небольшой толщины среза видны толстые ветви дендритов.) От нижнего полюса нейроцитов отходит тонкий нейрит (6), спускается в зернистый слой (7) и следует к нейронам одного из ядер мозжечка. Нейриты грушевидных клеток проходят в разных плоскостях, поэтому их отрезки (8) лежат среди ядер нейронов зернистого слоя. Грушевидные клетки воспринимают нервные импульсы от нейроцитов мозжечка и нейронов, лежащих за его пределами. По их нейритам нервные импульсы передаются клеткам ядер мозжечка, от которых далее они выносятся за его пределы. Морфологическим субстратом для передачи нервных импульсов с нейрона на нейрон являются межнейрональные синапсы. Разветвления нейритов нейронов коры мозжечка и некоторых нейронов, расположенных за ее пределами, прилежат к телам и дендритам клеток Пуркиня, образуя структуры, напоминающие корзиночки (видны отдельные, составляющие их части в виде черных волокон). Эти структуры являются перицеллюлярным аппаратом или первым (пресинаптическим) полюсом синапса (9). Второй (постсинаптический) полюс образован телами и разветвлениями дендритов, грушевидных нейронов. Общность строения пре- и постсинаптического полюса проявляется в приспособлении к наибольшему увеличению площади контакта плазматических мембран нейронов. Плазмалемма нейронов принимает участие в генерации и передаче нервных импульсов. Морфологическая поляризация синапса соответствует его динамической поляризации в одну сторону. Струк-

турные особенности синаптического аппарата, наблюдаемые даже при световой микроскопии, обеспечивают взаимодействие нейронов друг с другом и объединение их в рефлекторные дуги.

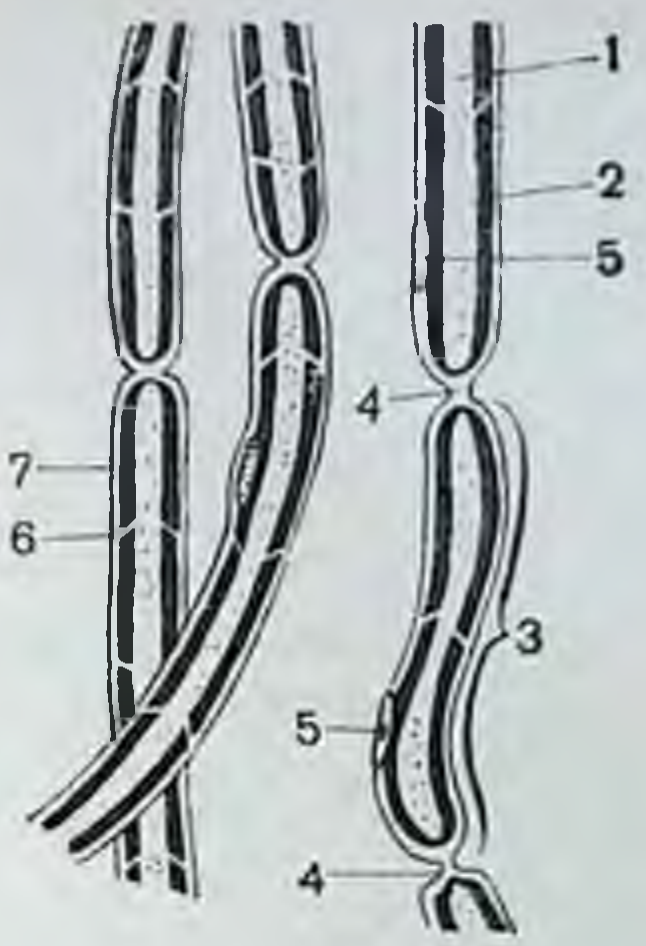


Рис. 102.

Препарат 94. Миелиновые нервные волокна. Седалищный нерв лягушки. Обработка осмиевой кислотой. Рис. 102.

При малом увеличении видны отдельные и собранные в пучки миелиновые нервные волокна. Надо выбрать отдельно лежащее, не поврежденное после расщипывания нерва миелиновое волокно и просмотреть его по всей длине. Толщина его неодинакова. Через некоторые интервалы оно многократно истончается, образуя на поверхности короткие узловые перехваты, или перехваты Ранвье. Надо изучить строение участка миелинового волокна с перехватом Ранвье при большом увеличении (рис. 102). Миелиновое нервное волокно состоит из сравнительно толстого, светлого осевого цилиндра (1), занимающего его центральную часть. Осевой цилиндр может быть аксоном двигательного или дендритом чувствительного нейрона. Он одет миелиновой оболочкой (2), интенсивно окрашенной осмиевой кислотой в темно-коричневый цвет. Эта оболочка образована леммоцитами — клетками, гомологичными олигодендроцитам центральной нервной системы. Леммоциты (3) располагаются цепочками. Их границы соответствуют перехватам Ранвье (4). Отрезок миелинового волокна, заключенный между перехватами, называют сегментом (междоузлием); его оболочка представлена одной глиальной клеткой с ядром (5), лежащим в ее наружной части, приблизительно в центре сегмента. Миелиновая оболочка имеет светлые, в виде косых линий структуры — насечки нервного волокна, или насечки Шмидта — Лантермана (6).

Электронная микроскопия показала, что эти насечки являются прослойками цитоплазмы между завитка-

ми мезаксона (см. с. 161). В области контакта леммоцитов миелиновая оболочка прерывается, нервное волокно суживается, образуя перехват Ранвье. Область перехвата имеет большое значение для доступа к осевому цилиндру необходимых веществ, находящихся в тканевой жидкости. Поверхность нервного волокна покрыта тонкой соединительной мембраной. В оболочке миелинового нервного волокна различают внутренний толстый и наружный (7) тонкий слой, состоящий из цитоплазмы леммоцитов и их ядер. Проведение импульса по нервному волокну связано с функцией аксолеммы. Миелиновые нервные волокна характеризуются быстрым и точным проведением нервных импульсов, что объясняют относительной толщиной осевого цилиндра, наличием перехватов Ранвье и сильным развитием миелинового слоя. Миелиновые нервные волокна обычно располагаются пучками, входят в состав периферических нервов или образуют белое вещество — проводящие пути спинного и головного мозга. Миелиновые волокна центральной нервной системы имеют оболочку, образованную олигодендроцитами. В них отсутствуют перехваты Ранвье, насечки Шмидта — Лантермана и соединительнотканная базальная мембрана, поскольку роль соединительной ткани в мозге выполняет нейроглия, в частности олигодендроглия. Физиологическая регенерация леммоцитов обеспечивается процессами, происходящими в активном центре — перикарионе нервной клетки. Синтезируемые вещества (в частности, белки) и образующиеся органеллы (митохондрии) непрерывно оттекают вместе с нейроплазмой по аксону. Разрушившиеся в процессе функциональной активности нейрона завитки мезаксона заменяются новыми в результате синтетических процессов в леммоцитах. В случае нарушения, задержки или прекращения синтетических процессов в леммоцитах разрушение миелиновых пластинок продолжается, а замена новыми отсутствует. Следствием этого является демиелинизация нервных волокон, сопровождающаяся тяжелейшими расстройствами их функции. Репаративная регенерация миелинового нервного волокна возможна только при сохранности тела нейрона.

Препарат 95. Безмиелиновые нервные волокна. Симпатический нерв. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 103, 104.

При малом увеличении надо выбрать расщипанные пучки нервных волокон и изучить строение нервного волокна при большом увеличении (рис. 103). Безмиелиновое нервное волокно значительно тоньше миелинового и, как показывает название, не имеет миелиновой оболочки. Оно состоит из тонких осевых цилиндров (1), являющихся нейтритами двигательных или вставочных нейронов и леммоцитов (шванновских клеток), располагающихся цепочкой. Световая микроскопия не выявляет границ шванновских клеток и их отношений с осевыми цилиндрами. Безмиелиновая оболочка видна как однородный тяж цитоплазмы, содержащей ядра (2) овальной формы, одевающей несколько осевых цилиндров. Цитоплазма леммоцитов образует шванновскую оболочку. Снаружи нервное волокно одето соединительнотканной базальной мембраной. Осевые цилиндры располагаются рыхло и переходят в соседние безмякотные волокна. Они не изолированы так тщательно, как в мякотных нервных волокнах, что связано с особенностями иннервации внутренних органов. Электронная микроскопия дает представление об иных, чем в миелиновом волокне, морфофункциональных отношениях осевых цилиндров и леммоцитов (рис. 104). Осевые цицилиндры (1), принадлежащие различным нейронам, погружаются в цитоплазматический тяж, образованный леммоцитами (2), оболочка которых (3) охватывает их и образует складки (4). На дне этих складок располагаются отростки нейронов. Последние отграничены от цитоплазмы (5) леммоцитов как их собственной мембраной, так и мембраной шванновской клетки. Ядра (6) леммоцитов располагаются центрально. Физио-

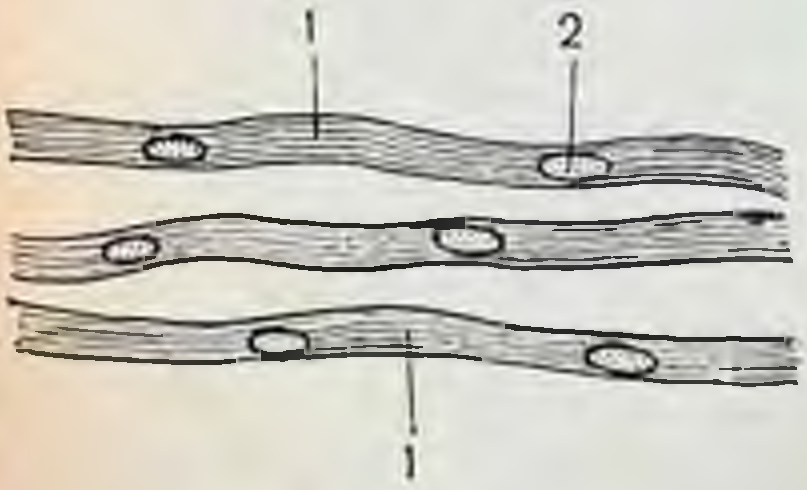


Рис. 103.

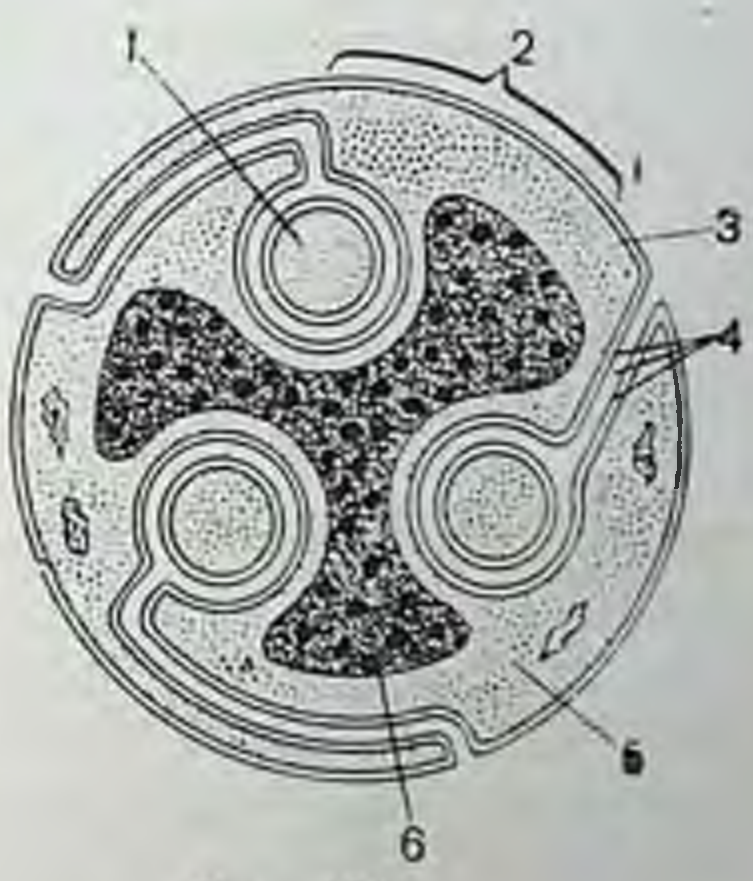


Рис. 104.

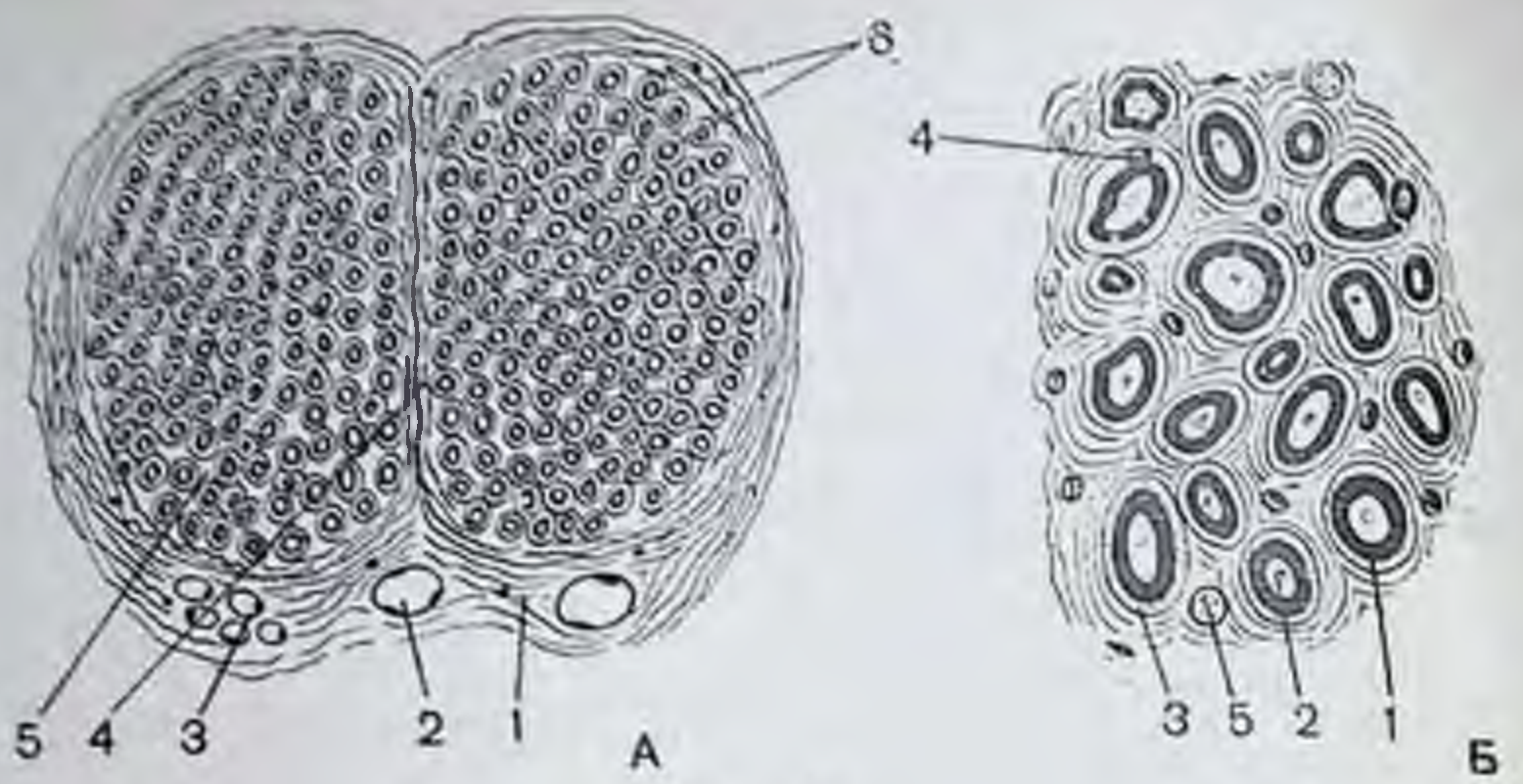


Рис. 105.

логическая регенерация безмиелинового волокна обеспечивается процессами, происходящими в теле нейрона и в леммоцитах (внутриклеточная физиологическая регенерация). Репаративная регенерация возможна лишь при сохранности тела нейрона.

Препарат 96. Миелиновые и безмиелиновые нервные волокна. Периферический нерв млекопитающего. Поперечный срез. Обработка осмиевой кислотой. Рис. 105.

При малом увеличении (А) видна поверхность нерва, покрытая соединительнотканной оболочкой — эпиневрием (1), в котором находятся кровеносные сосуды (2) и жировые клетки (3). Плотная соединительная ткань делит нервы на отдельные пучки различной величины, округлой или овальной формы. От оболочки нервного пучка — периневрия (4) идут прослойки рыхлой соединительной ткани, окружающей группы и отдельные нервные волокна. Соединительнотканные образования внутри нервного пучка называются эндоневрием (5). Пучки состоят из нервных волокон, в состав которых входят длинные отростки различных в функциональном и морфологическом отношении нейронов. Нервные волокна располагаются не строго параллельно и оказываются перерезанными поперек (6) и косо. Надо изучить строение нервных волокон в поперечном сечении при большом увеличении (Б). Нервные волокна отличаются толщиной, цветом и строением. В наиболее толстых миелиновых волокнах различают миелиновую оболочку (1), имеющую вид периферически расположенного черного кольца, и внутреннюю светлую часть, пред-

ставленную осевым цилиндром (2). Миелиновая оболочка нервных волокон, лежащих в центральных отделах пучка, может быть бесцветной или светло-серого цвета, что объясняется неравномерным проникновением осмиевой кислоты при фиксации. Иногда видна в виде тонкого ободка цитоплазма (3) шванновских клеток, свободная от миелина. Попавшие в срез ядра (4) леммоцитов округлой формы прилежат к миелиновой оболочке. Встречаются безмиелиновые волокна (5); в светлой цитоплазме их леммоцитов иногда видны осевые цилиндры в виде мелких точек.

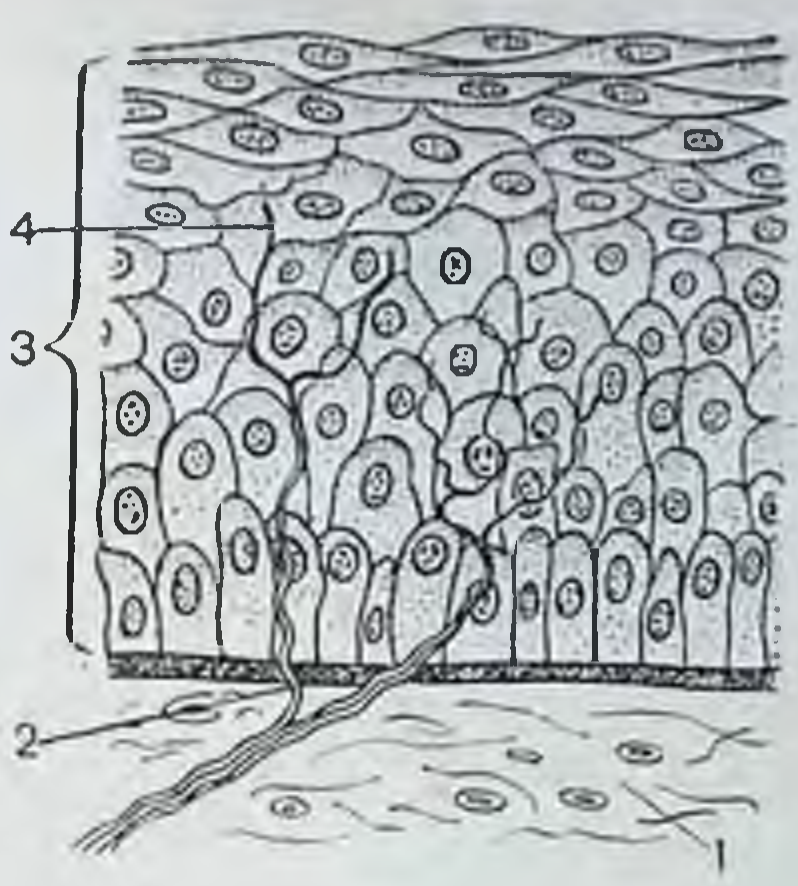


Рис. 106.

Препарат 97. Чувствительное нервное волокно. Роговица глаза кролика. Импрегнация по Гросс-Бильшовскому. Рис. 106.

При малом увеличении надо найти многослойный полиморфный эпителий и подстилающую его рыхлую соединительную ткань. Эти ткани недостаточно контрастны, так как импрегнация серебром выявляет прежде всего нервные элементы. На общем светлом фоне находят тонкие, черного цвета нервные волокна, образующие разветвления древовидной формы. Надо изучить концевой аппарат нервного волокна при большом увеличении. Со стороны соединительной ткани (1) подходит относительно тонкое миелиновое нервное волокно (2) — дендрит чувствительного нейрона. Оно направляется к эпителиальному пласту (3), теряет миелиновую оболочку, древовидно ветвится и проникает в эпителиальную ткань. Осевой цилиндр распадается на тонкие терминальные (конечные) ветви, располагающиеся между эпителиальными клетками и представляющие свободные чувствительные нервные окончания, или рецепторы (4). Чувствительные нервные окончания относятся к периферическим или рецепторно-нейрональным синапсам, обеспечивающим связь чувствительного нейрона с любыми другими не нервными образования-

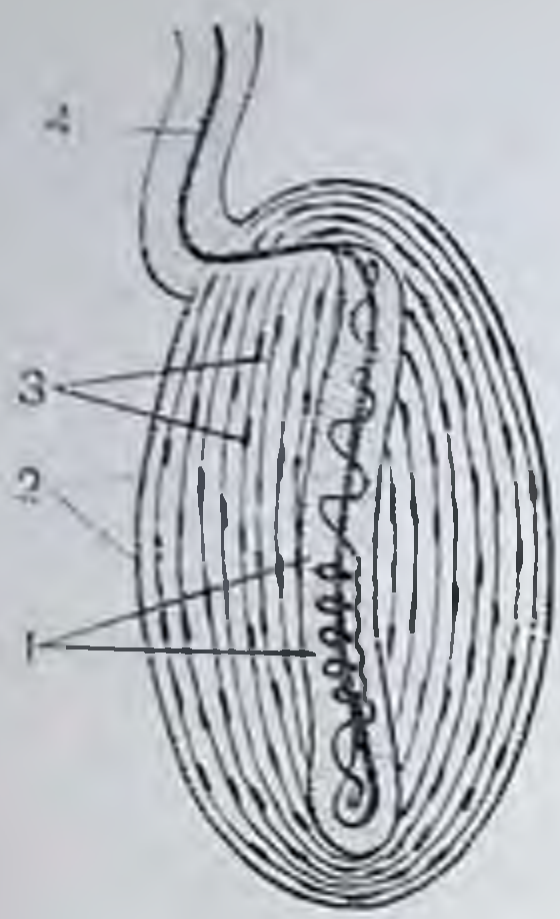


Рис. 107.

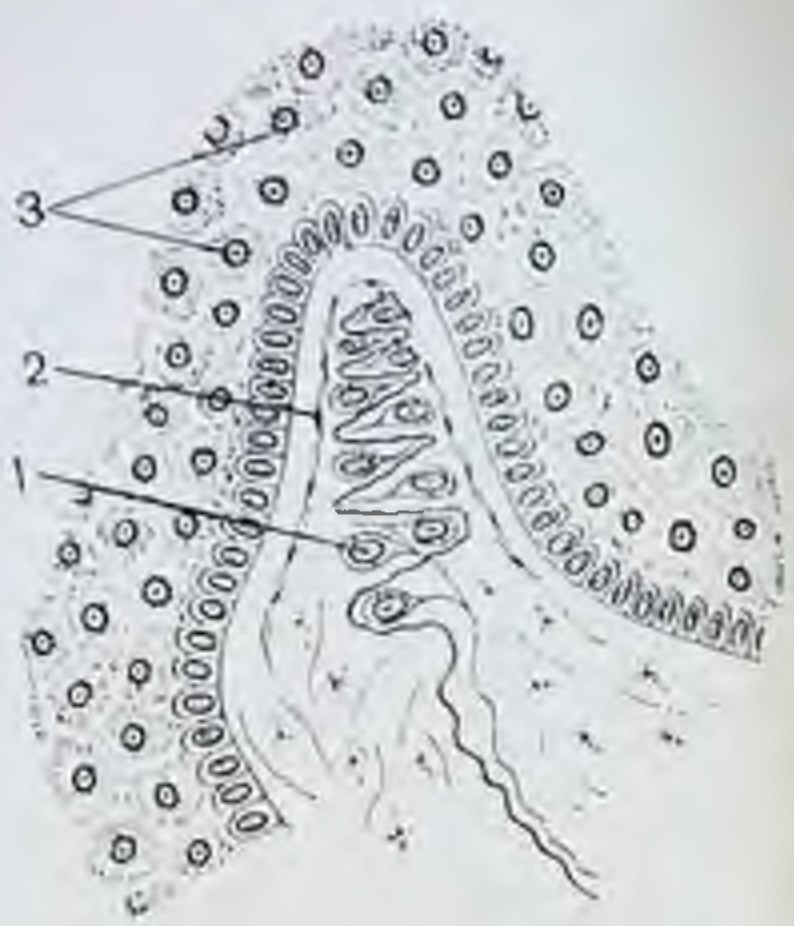


Рис. 108.

ми, в частности с эпителиальной тканью. Электронная микроскопия обнаруживает принципиальное сходство строения рецепторов с структурой межнейрональных синапсов (см. препарат 93). В образовании рецепторов принимают участие не только элементы нервной ткани, но и тканей, в которых располагается концевой аппарат. Свободные рецепторы характеризуются значительной изменчивостью. Функциональные изменения иннервируемых тканей ведут к перестройке рецепторного аппарата. Веточки рецептора могут распадаться, затем в процессе физиологической регенерации отрастать заново, приспосабливаясь таким образом к местным условиям.

Препарат 98. Сложные инкапсулированные рецепторы (тельца Фатер — Пачини и тельца Мейснера). Кожа пальца человека. Окраска гематоксилином и эозином. Рис. 62, А, 107, 108.

При малом увеличении (см. рис. 62,А) видно, что в глубоких слоях кожи, в области перехода сетчатого слоя в подкожную жировую клетчатку, пучки коллагеновых волокон плотной соединительной ткани разрыхляются, между ними появляются промежутки, заполненные жировой тканью. В этом отделе кожи находятся крупные чувствительные нервные окончания — тельца Фатер — Пачини (13). В зависимости от плоскости сечения рецептор имеет округлую или овальную

форму. Являясь принадлежностью дендрита чувствительного нейрона, тельца Фатер — Пачини состоят из осевого цилиндра и видоизмененных глиальных и соединительнотканных клеток, поэтому относятся к сложным рецепторам. Дендрит чувствительного нейрона (осевой цилиндр) выявляется при обработке препарата азотнокислым серебром. Глиальные и соединительнотканные компоненты видны при обычной окраске; их надо изучить при большом увеличении (рис. 107). Центральный отдел рецептора представлен внутренней колбой (1) цилиндрической формы, образованной видоизмененными глиальными клетками. Эти клетки видны в световой микроскоп и кажутся однородной массой с едва различимыми ядрами. Вокруг внутренней колбы располагается наружная капсула (2), состоящая из плоских, концентрически наслаивающихся соединительнотканных клеток типа фиброцитов с хорошо заметными ядрами (3). Наличие капсулы и особенности ее строения послужили основанием для названия телец Фатер — Пачини инкапсулированными рецепторами или пластинчатыми тельцами. Импрегнация серебром выявляет мякотный нерв (4), подходящий к пластинчатому тельцу. Он теряет миелиновую оболочку и распадается внутри тельца на терминальные разветвления. Электронной микроскопией установлено, что эти разветвления контактируют с глиальными клетками внутренней колбы по типу синаптических контактов. Тельца Фатер — Пачини находятся также в стенке кишечника, брыжейке, молочной железе. Они воспринимают давление на орган и внутриорганное давление. В рыхлой соединительной ткани сосочкового слоя кожи, непосредственно под эпидермисом, находятся другие сложные инкапсулированные рецепторы — тельца Мейснера, отличающиеся меньшей величиной, вытянутой перпендикулярно поверхности эпидермиса эллипсоидной формой и соотношением соединительнотканных и глиальных клеток. При

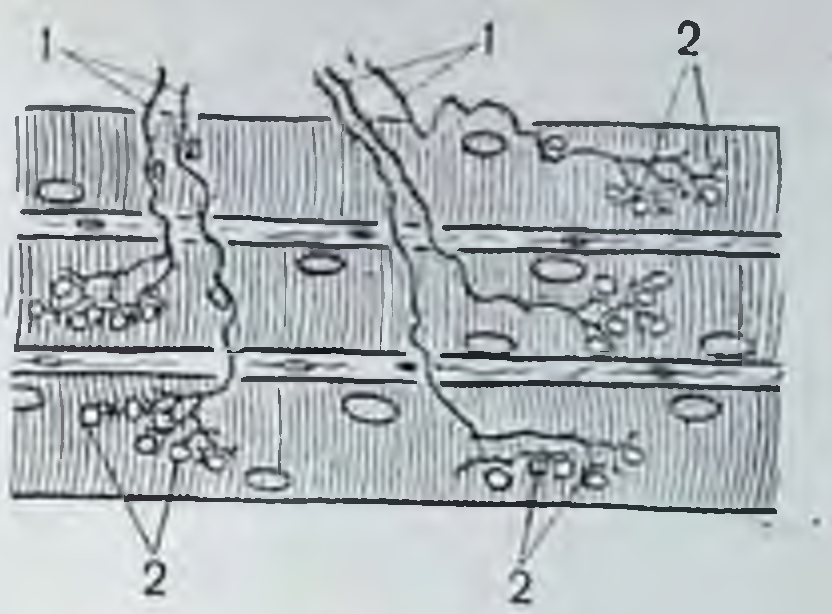


Рис. 109.

большом увеличении, лучше с иммерсионным объективом (рис. 108), видно, что внутренняя часть рецептора состоит из уплощенных глиальных клеток (1), вытянутых перпендикулярно его продольной оси. Снаружи рецептор покрыт тонкой соединительнотканной оболочкой (2), граничащей с базальной мембраной эпидермиса (3). Тельца Мейснера являются осязательными тактильными рецепторами — воспринимают давление на кожу или прикосновение к ней. При деформации соединительнотканной капсулы и глиальных клеток рецептора возникает импульс, воспринимаемый нервным волокном.

Препарат 99. Двигательные нервные окончания в скелетных мышцах млекопитающего. Импрегнация серебром. Рис. 109.

При малом увеличении в поперечнополосатой мышечной ткани видны нервные стволы. При большом увеличении надо найти отходящие от нервного ствола миелиновые нервные волокна (1), содержащие аксоны двигательных нейронов спинного мозга. Они подходят к поперечнополосатым мышечным волокнам и в месте контакта с ними образуют нервно-мышечный синапс, называемый двигательным нервным окончанием, эффектором или мышечной бляшкой (2). Электронная микроскопия обнаруживает, что мякотное нервное волокно теряет миелиновую оболочку, делится на веточки, которые погружаются в мышечное волокно. Аксолемма является пресинаптической мембраной; сарколемма поперечнополосатого мышечного волокна — постсинаптической.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Алмазов И. В., Сутулов Л. С. Атлас по гистологии и эмбриологии. — М.: Медицина, 1978.

Антипчук Ю. П. Гистология с основами эмбриологии. — М.: Просвещение, 1983.

Белоусов Л. В. Введение в общую эмбриологию. — М.: Изд-во МГУ, 1980.

Бодемер Е. Современная эмбриология. — М.: Мир, 1971.

Волкова О. В., Елецкий Ю. К. Основы гистологии с гистологической техникой. — М.: Медицина, 1982.

Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. — М.: Просвещение, 1981.

Гистология/Под ред. В. Г. Елисеева, Ю. И. Афанасьева, Ю. Н. Копаева, Н. А. Одиной. — М.: Медицина, 1972.

Елисеев В. Г., Афанасьев Ю. И., Котовский Е. Ф. Атлас микроскопического строения клеток, тканей и органов. — М.: Медицина, 1970.

Иванов И. Ф., Ковальский П. А. Цитология, гистология, эмбриология. — М.: Колос, 1976.

Кацнельсон З. С., Рихтер И. Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. — М.: Медицина, 1963.

Кнорре А. Г. Эмбриональный гистогенез. — Л.: Медицина, 1971.

Токин Б. П. Общая эмбриология. — М.: Высшая школа, 1970.

Фалин Л. И. Эмбриология человека. Атлас. — М.: Медицина, 1976.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Цель издания и построение пособия 3
Гистологический рисунок — необходимый и основной этап изучения препарата 5
Цитология 7
Органеллы (органоиды общего значения) 13
Клеточные включения 19
Ядро 27
Деление клеток 41
Основы эмбриологии 53
Общая гистология 87
Эпителиальные ткани 87
Опорно-трофические ткани 103
Мышечные ткани 139
Нервная ткань 149
Рекомендуемая литература 167

Новиков Алексей Иванович
Святенко Екатерина Сергеевна

РУКОВОДСТВО К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГИСТОЛОГИИ С ОСНОВАМИ ЭМБРИОЛОГИИ

ИБ № 7164

Зав. редакцией *Т. П. Крюкова*
Редактор *Н. В. Королева*
Младший редактор *Ж. Ю. Газаева*
Оформление *А. Н. Бобровича*
Рисунки *А. И. Новикова*
Художественный редактор *В. Г. Ежков*
Технический редактор *С. С. Якушкина*
Корректор *Н. И. Новикова*

Сдано в набор 16.02.84. Подписано к печати 13.09.81 Формат 84×108¹/₃₂. Бум. типограф. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8,82. Усл. кр.-отт. 9,03. Уч.-изд. л. 9,03. Тираж 18 000 экз. Заказ 2205. Цена 50 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 129846, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41

Областная типография управления издательств, полиграфии и книжной торговли Ивановского облисполкома, 153628, г. Иваново, ул. Типографская, 6

50 к.