

Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина

Гистология

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61
ББК 5
Ю11

Ю11 **Ю.И. Афанасьев**
Гистология / Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина – М.: Книга по Требованию, 2024. – 763 с.

ISBN 978-5-458-39194-8

В шестом издании на современном уровне изложены основы гистологии, цитологии и эмбриологии. Представлены новые сведения о строении клетки и ее производных, строении, функциях тканей и органов в возрастном аспекте. Все термины приведены в соответствии с международными гистологической и эмбриологической номенклатурами. Рекомендовано для студентов медицинских ВУЗов, врачей всех специальностей

ISBN 978-5-458-39194-8

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

ПРЕДИСЛОВИЕ К ШЕСТОМУ ИЗДАНИЮ

В 2002 г. Министерством образования России была принята новая программа по гистологии, цитологии и эмбриологии, созданная большим коллективом авторов с учетом новых требований Государственного образовательного стандарта по специальностям "лечебное дело" и "медико-профилактическое дело". В создании программы приняли участие заведующие кафедрами гистологии, цитологии и эмбриологии 15 ведущих медицинских вузов России и Белоруссии. В ней на основании новейших достижений науки и опыта преподавания предмета в ведущих вузах России и Белоруссии изложена содержательная и методическая концепция преподавания гистологии, цитологии и эмбриологии при подготовке врача в соответствии с современными требованиями. В программе учтены пожелания и критические замечания коллег-гистологов в отношении программы 1998 г.

Многочисленные отзывы коллективов профильных кафедр свидетельствуют о широкой популярности представляемого учебника и востребованности его в медицинских вузах. К сожалению, к моменту выхода пятого издания учебника отечественная гистологическая наука лишилась ее блестящих представителей — профессоров Юлия Ивановича Афанасьева и Нины Алексеевны Юриной, чьими стараниями и талантом многие годы происходило совершенствование этого учебника. Коллектив кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова, которым многие годы руководил профессор Ю. И. Афанасьев и на базе которого в течение всех этих лет происходила работа по созданию и совершенствованию учебника, по предложению издательства "Медицина" и рекомендации Проблемной учебно-методической комиссии по гистологии, цитологии и эмбриологии Министерства здравоохранения РФ взял на себя смелость подготовить к изданию шестой вариант данного учебника, внося в него минимальные изменения в соответствии с требованиями новой "Программы по гистологии, цитологии и эмбриологии" 2002 г. Переработке подверглись в основном главы, касающиеся разделов, претерпевших за последние годы наибольшие изменения в связи с прогрессом науки и потребностями клиники: глава "Методы исследования в гистологии, цитологии и эмбриологии", "Кожа и ее производные", вновь введена глава "Общие принципы организации и функционирования тканей", которая предваряет изложение курса общей гистологии.

При подготовке нового издания этого учебника, ставшего за последние десятилетия самым распространенным учебным пособием в России и постсоветском пространстве, мы посчитали необходимым максимально бережно относиться к изложению материала коллективом авторов предыдущего издания, тем самым отдавая дань уважения нашим учителям.

*Академик РАН,
профессор С. Л. Кузнецов*

Глава I

ГИСТОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ. ИХ СОДЕРЖАНИЕ, ЗАДАЧИ И СВЯЗЬ С ДРУГИМИ МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИМИ НАУКАМИ. ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МЕДИЦИНЫ

Организм человека и животных представляет собой целостную систему, в которой можно выделить ряд иерархических уровней организации живой материи: клетки — ткани — морфофункциональные единицы органов — органы — системы органов. Каждый уровень структурной организации имеет морфофункциональные особенности, отличающие его от других уровней.

Гистология (от греч. *histos* — ткань, *logos* — учение) — наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей животных организмов.

Гистология вместе с другими фундаментальными медико-биологическими науками изучает закономерности структурной организации живой материи. В отличие от других биологических наук основным предметом гистологии являются именно ткани, представляющие собой систему следующей за клеточным уровнем организации живой материи в целостном организме. Тканям присущи общебиологические закономерности, свойственные живой материи, и вместе с тем собственные особенности строения, развития, жизнедеятельности, внутритканевые (внутриуровневые) и межтканевые (межуровневые) связи. Ткани служат элементами развития, строения и жизнедеятельности органов и их морфофункциональных единиц.

Ткани представляют собой систему клеток и неклеточных структур, объединившихся и специализировавшихся в процессе эволюции для выполнения важнейших функций в организме. Для каждой из 5 основных тканевых систем (нервная ткань, мышечная ткань, эпителиальная ткань, соединительная ткань, кровь) характерны присущие именно им особенности строения, развития и жизнедеятельности. Предметом общей гистологии, или собственно учения о тканях, являются общие закономерности, характерные для тканевого уровня организации и отличительные особенности конкретных тканей; предметом частной гистологии — закономерности строения, жизнедеятельности и взаимодействия различных тканей в органах на более высоких уровнях организации. Частная гистология служит основой для изучения микроскопического строения морфофункциональных единиц органов и органов в целом.

Курс гистологии включает в себя также цитологию — учение о клетке и эмбриологию — учение о зародыше. Эти самостоятельные в какой-то степени курсы предшествуют общей и частной гистологии.

Цитология (от греч. kytos — клетка, logos — учение) — наука о клетке. Она включает рассмотрение вопросов о строении и функциях клеток и их производных, их воспроизведении и взаимодействиях.

Цитология составляет необходимую часть гистологии, так как клетки являются основой развития, строения и функций тканей. В разделе общей цитологии рассматриваются общие принципы строения и физиологии клеточных структур. Частная цитология изучает особенности специализированных клеток в различных тканях и органах. Цитология в последние годы обогатилась многими научными открытиями, внесшими существенный вклад в развитие биологических и медицинских наук и в практику здравоохранения. Новые данные о структуре ядра, его хромосомного аппарата легли в основу цитодиагностики наследственных заболеваний, опухолей, болезней крови и многих других болезней. Раскрытие особенностей ультраструктуры и химического состава клеточных мембран является основой для понимания закономерностей взаимодействия клеток в тканевых системах, защитных реакциях и др. В медицинской практике широко используется цитодиагностика. Клетки здорового и больного организма изучаются в мазках крови и костного мозга, цереброспинальной жидкости, слюны, мочи, в образцах различных органов, взятых при биопсии.

Эмбриология (от греч. êmbryon — зародыш, logos — учение) — учение о зародыше, закономерностях его развития, строения и функций.

В курсе эмбриологии, преподаваемом в медицинском вузе, основное внимание обращается на закономерности эмбрионального развития человека. Знакомство будущего врача с особенностями эмбриогенеза человека имеет большое значение для формирования его научного мировоззрения и для практической деятельности. Сравнительная эмбриология дает богатый фактический материал для понимания развития человека. Особое значение в курсе эмбриологии придается источникам развития и механизмам образования тканей (гистогенез) на определенном этапе эмбриогенеза. Закономерности гистогенеза определяют морфофункциональные особенности тканевых структур в постнатальном онтогенезе, в частности их способность к регенерации. Поэтому изучение основных этапов эмбрионального развития предшествует изучению тканей. Таким образом, объединение гистологии, цитологии и эмбриологии в один предмет не формально, а отражает внутренние естественные связи между ними.

Гистология с цитологией и эмбриологией, как и другие биологические науки, решает главную задачу — выяснение структурной организации процессов жизнедеятельности и в связи с этим — возможности целенаправленного воздействия на них.

Изучение каждой структуры должно проводиться с исторических позиций, основывающихся на эволюционном учении Ч. Дарвина, согласно которому все составные части человеческого организма рассматриваются как результат филогенетического развития. Теории развития тканей (параллель-

ных рядов А. А. Заварзина и дивергентного развития Н. Г. Хлопина) устанавливают основные закономерности формирования тканей в филогенезе.

Исследование различных уровней организации живой материи в целостном организме должно базироваться на системном анализе, так как всякая структура является сложной системой, взаимодействующей с другими структурными элементами одинакового или различного уровня организации. Системный анализ позволяет выявить корреляции, характерные для внутриклеточных, тканевых и органных систем, установить закономерности взаимодействия части и целого и др. Вот почему задачей гистологии является не только описание строения и функционального назначения структур, но и установление связей между ними, раскрытие закономерностей их развития.

Для познания закономерностей развития, строения, обмена и функции клеток, тканей и органов в современной гистологии широко применяются экспериментальные методы исследования, позволяющие вести наблюдения на живых объектах, моделировать различные процессы. Изучение микроструктур ведется на молекулярном, субклеточном, клеточном и тканевом уровнях с помощью микроскопирования в различных системах светооптических и электронных микроскопов, методов цито- и гистохимии, автордиографии, биометрии. Количественный анализ структур включает применение математического моделирования, ЭВМ, специализированных автоматических устройств.

Современные гистология, цитология и эмбриология вносят существенный вклад в разработку теоретических и прикладных аспектов современной медицины и биологии.

К фундаментальным теоретическим проблемам относятся:

- изучение закономерностей цито- и гистогенеза, строения и функции клеток и тканей;
- изучение закономерностей дифференцировки и регенерации тканей;
- выяснение роли нервной, эндокринной, иммунной систем организма в регуляции процессов морфогенеза клеток, тканей и органов и их функционирования;
- исследование возрастных изменений клеток, тканей, органов;
- исследование адаптации клеток, тканей и органов к действию различных биологических, физических, химических и других факторов;
- изучение процессов морфогенеза в системе мать—плод;
- исследование особенностей эмбриогенеза человека.

Актуальными прикладными проблемами являются исследование клеточной и тканевой совместимости при переливании крови, трансплантации тканей, при действии стрессовых факторов, изучение регенерационных возможностей тканей в различных условиях, разработка морфологических тестов для оценки возрастных изменений, цитодиагностики и др.

Прогресс современной гистологии в большей степени определяется тем, что она основывается на достижениях физики, химии, математики, кибернетики. Внедрение новейших методов исследования обусловило бурное развитие гистологии с цитологией и эмбриологией. Курс гистологии с цитологией и эмбриологией тесно связан с преподаванием других медико-биоло-

гических наук — биологии, анатомии, физиологии, биохимии, патологической анатомии, а также клинических дисциплин. Так, раскрытие основных закономерностей структурной организации клеток является основой для изложения вопросов генетики в курсе биологии. С другой стороны, изложение вопросов, касающихся эволюции живой материи, в курсе биологии является необходимой предпосылкой для изучения различных уровней организации живой материи в организме человека. Изучение закономерностей развития и строения органов в курсе анатомии базируется на данных гистологического анализа. В настоящее время, когда исследования клеточных и тканевых структур ведутся на субклеточном и молекулярном уровнях с применением биохимических методов, отмечается особенно тесная связь гистологии, цитологии и эмбриологии с биохимией и молекулярной биологией. В преподавании, научных исследованиях и клинической диагностике широкое применение нашли cito- и гистохимические данные. Знание нормальной структуры клеток, тканей и органов является необходимым условием для понимания механизмов изменений в них в патологических условиях. Поэтому гистология с цитологией и эмбриологией тесно связана с патологической анатомией и многими клиническими дисциплинами (внутренние болезни, акушерство и гинекология и др.).

Таким образом, гистология с цитологией и эмбриологией занимает важное место в системе медицинского образования, закладывая основы научного структурно-функционального подхода в анализе жизнедеятельности организма человека в норме и при патологии.

Глава II

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ И ЭМБРИОЛОГИИ

Современные методы исследования позволяют изучать ткани не только как единое целое, но и выделять из них отдельные типы клеток для изучения их жизнедеятельности в течение длительного времени, выделять отдельные клеточные органеллы и составляющие их макромолекулы (например, ДНК), исследовать их функциональные особенности.

Такие возможности постоянно открываются в связи с созданием новых приборов и технологий — различных типов микроскопов, компьютерной техники, рентгеноструктурного анализа, применения метода ядерно-магнитного резонанса (ЯМР), радиоактивных изотопов и автордиографии, электрофореза и хроматографии, фракционирования клеточного содержимого с помощью ультрацентрифугирования, разделения и культивирования клеток, получения гибридов; использования биотехнологических методов — получения гибридом и моноклональных антител, рекомбинантных ДНК и др.

Таким образом, на современном этапе развития гистологии биологиче-

ские объекты можно изучать на тканевом, клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях. Несмотря на внедрение разнообразных биохимических, биофизических, физических и технологических методов, необходимых для решения многих вопросов, связанных с жизнедеятельностью клеток и тканей, гистология в основе своей остается морфологической наукой со своим набором методов. Последние позволяют охарактеризовать процессы, происходящие в клетках и тканях, их структурные особенности.

Главными этапами цитологического и гистологического анализа являются выбор объекта исследования, подготовка его для изучения в микроскопе, применение методов микрофотографирования, качественный и количественный анализ изображений.

Объектами исследования служат живые и фиксированные клетки и ткани, их изображения, полученные в световых и электронных микроскопах или на телевизионном экране дисплея. Существует ряд методов, позволяющих проводить анализ указанных объектов.

Методы микрофотографирования гистологических препаратов

Основными методами изучения биологических микрообъектов являются световая и электронная микроскопия, которые широко используются в экспериментальной и клинической практике.

Микрофотографирование — основной метод изучения микрообъектов, используемый в биологии более 300 лет. С момента создания и применения первых микроскопов они постоянно совершенствовались. Современные микроскопы представляют собой разнообразные сложные оптические системы, обладающие высокой разрешающей способностью. Размер самой маленькой структуры, которую можно видеть в микроскопе, определяется наименьшим разрешаемым расстоянием (d_0), которое в основном зависит от длины волны света (λ) и длины волн электромагнитных колебаний потока электронов и др. Эта зависимость приближенно определяется формулой $d_0 = \frac{1}{2}\lambda$. Таким образом, чем меньше длина волны, тем меньше разрешаемое расстояние и тем меньше по размерам микроструктуры можно видеть в препарате. Для изучения гистологических препаратов применяют разнообразные виды световых микроскопов и электронные микроскопы.

Световая микроскопия. Для изучения гистологических микрообъектов применяют обычные световые микроскопы и их разновидности, в которых используются источники света с различными длинами волн. В обычных световых микроскопах источником освещения служит естественный или искусственный свет (рис. 1, А). Минимальная длина волны видимой части спектра равна примерно 0,4 мкм. Следовательно, для обычного светового микроскопа наименьшее, разрешаемое расстояние равно приблизительно 0,2 мкм ($d_0 = \frac{1}{2} 0,4 \text{ мкм} = 0,2 \text{ мкм}$), а общее увеличение (произведение увеличения объектива на увеличение окуляра) может быть 1500—2500.

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

Ультрафиолетовая микроскопия. Это разновидность световой микроскопии. В ультрафиолетовом микроскопе используют более короткие ультра-

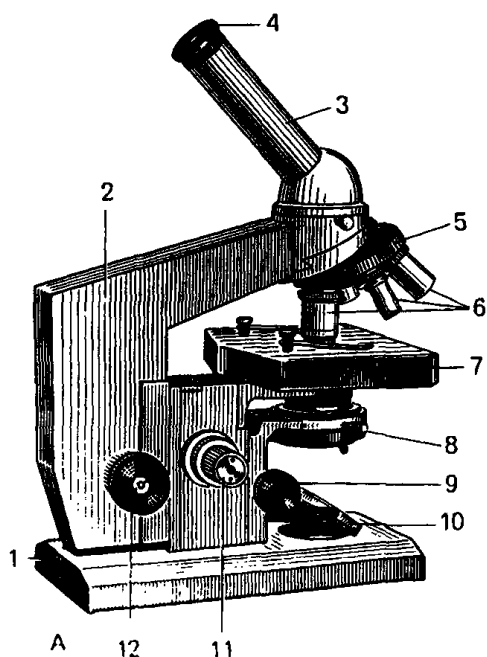
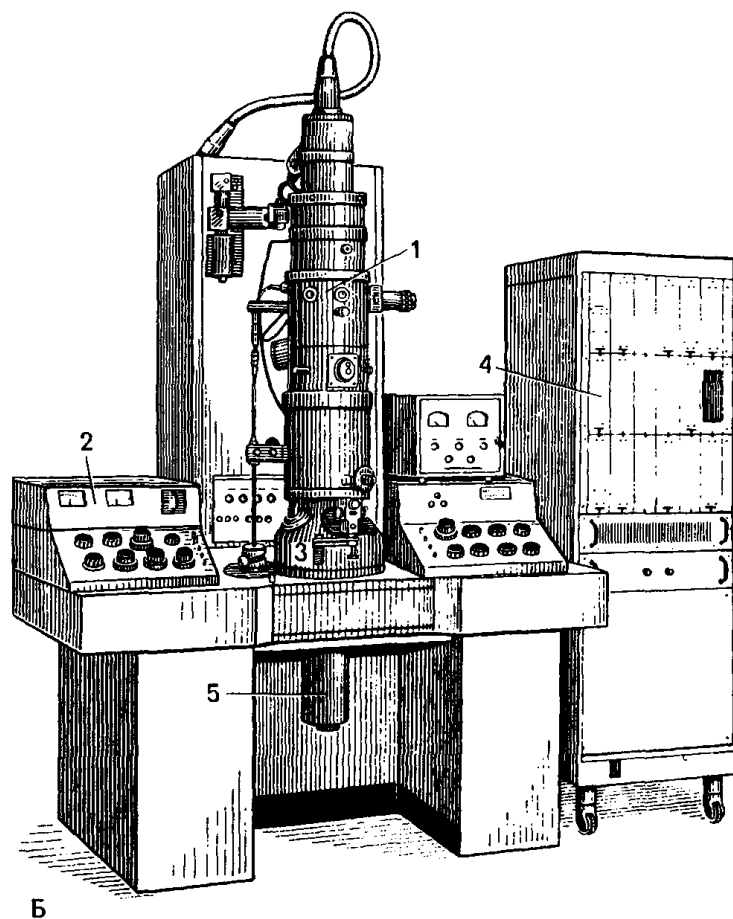


Рис. 1. Микроскопы для биологических исследований.

А — стандартный световой биологический микроскоп серии "Биолам": 1 — основание; 2 — тубусодержатель; 3 — наклонный тубус; 4 — окуляр; 5 — револьвер; 6 — объективы; 7 — столик; 8 — конденсор с ирисовой диафрагмой; 9 — винт конденсора; 10 — зеркало; 11 — микрометрический винт; 12 — макрометрический винт.

Б — трансмиссионный электронный микроскоп с автоматизированной системой обработки изображений: 1 — колонка микроскопа (с электронно-оптической системой и камерой для образцов); 2 — пульт управления; 3 — камера с люминесцентным экраном; 4 — блок анализа изображений; 5 — датчик видеосигнала.



фиолетовые лучи с длиной волны около 0,2 мкм. Разрешаемое расстояние здесь в 2 раза меньше, чем в обычных световых микроскопах, и составляет приблизительно 0,1 мкм ($d_0 = \frac{1}{2} 0,2 \text{ мкм} = 0,1 \text{ мкм}$). Полученное в ультра-

фиолетовых лучах невидимое глазом изображение преобразуется в видимое с помощью регистрации на фотопластинке или путем применения специальных устройств (люминесцентный экран, электронно-оптический преобразователь).

Флюоресцентная (люминесцентная) микроскопия. Явления флюоресценции заключаются в том, что атомы и молекулы ряда веществ, поглощая коротковолновые лучи, переходят в возбужденное состояние. Обратный переход из возбужденного состояния в нормальное происходит с испусканием света, но с большей длиной волны. В флюоресцентном микроскопе в качестве источников света для возбуждения флюоресценции применяют ртутные или ксеноновые лампы сверхвысокого давления, обладающие высокой яркостью в области спектра 0,25—0,4 мкм (ближние ультрафиолетовые лучи) и 0,4—0,5 мкм (сине-фиолетовые лучи). Длина световой волны флюоресценции всегда больше длины волны возбуждающего света, поэтому их разделяют с помощью светофильтров и изучают изображение объекта только в свете флюоресценции. Различают собственную, или первичную, и наведенную, или вторичную, флюоресценцию. Любая клетка живого организма обладает собственной флюоресценцией, однако она часто бывает чрезвычайно слабой.

Первичной флюоресценцией обладают серотонин, катехоламины (адреналин, норадреналин), содержащиеся в нервных, тучных и других клетках, после фиксации тканей в парах формальдегида при 60—80 °С (метод Фалька).

Вторичная флюоресценция возникает при обработке препаратов специальными красителями — флюорохромами.

Существуют различные флюорохромы, которые специфически связываются с определенными макромолекулами (акридин оранжевый, родамин, флюоресцеин и др.). Например, при обработке препаратов чаще всего употребляется флюорохром акридиновый оранжевый. В этом случае ДНК и ее соединения в клетках имеют ярко-зеленое, а РНК и ее производные — ярко-красное свечение. Таким образом, спектральный состав излучения несет информацию о внутреннем строении объекта и его химическом составе. Вариант метода флюоресцентной микроскопии, при котором и возбуждение, и излучение флюоресценции происходят в ультрафиолетовой области спектра, получил название метода *ультрафиолетовой флюоресцентной микроскопии*.

Фазово-контрастная микроскопия. Этот метод служит для получения контрастных изображений прозрачных и бесцветных живых объектов, невидимых при обычных методах микроскопирования. Как уже указывалось, в обычном световом микроскопе необходимая контрастность структур достигается с помощью окрашивания. Метод фазового контраста обеспечивает контрастность изучаемых неокрашенных структур за счет специальной кольцевой диафрагмы, помещаемой в конденсоре, и так называемой фазовой пластинки, находящейся в объективе. Такая конструкция оптики микроскопа дает возможность преобразовать не воспринимаемые глазом фазовые изменения прошедшего через неокрашенный препарат света в изменение его амплитуды, т. е. яркости получаемого изображения. Повышение контраста позволяет видеть все структуры, различающиеся по показателю преломления. Разновидностью метода фазового контраста является метод *фазово-темнопольного контраста*, дающий негативное по сравнению с позитивным фазовым контрастом изображение.

Микроскопия в темном поле. В темнопольном микроскопе только свет, который дает дифракцию структур в препарате, достигает объектива. Происходит это благодаря наличию в микроскопе специального конденсора, который освещает препарат строго косым светом; лучи от осветителя направляются сбоку. Таким образом, поле выглядит темным, а мелкие частицы в препарате отражают свет, который далее попадает в объектив. Разрешение этого микроскопа не может быть лучше, чем у светлопольного микроскопа, так как используется такая же длина волны. Но здесь достигается больший контраст. Он используется для изучения живых объектов, авторадиографических объектов, например зерен серебра, которые выглядят светлыми на темном поле. В клинике его применяют для изучения кристаллов в моче (мочевая кислота, оксалаты), для демонстрации спирохет, в частности *treponema pallidum*, вызывающей сифилис, и др.

Интерференционная микроскопия. Разновидностями фазово-контрастного микроскопа являются интерференционный микроскоп, который предназначен для количественного определения массы ткани, и дифференциальный интерференционный микроскоп (с особой оптикой), который специально используют для изучения рельефа поверхности клеток и других биологических объектов.

В интерференционном микроскопе пучок света от осветителя разделяется на два потока: один проходит через объект и изменяет по фазе колебания, второй идет, минуя объект. В призмах объектива оба пучка соединяются и интерферируют между собой. В результате строится изображение, в котором участки микрообъекта разной толщины и плотности различаются по степени контрастности. Проведя количественную оценку изменений, определяют концентрацию и массу сухого вещества.

Фазово-контрастный и интерференционный микроскопы позволяют изучать живые клетки. В них используется эффект интерференции, возникающий при комбинации двух наборов волн, который создает изображение микроструктур. Преимуществом фазово-контрастной, интерференционной и темнопольной микроскопии является возможность наблюдать клетки в процессе движения и митоза. При этом регистрация движения клеток может производиться с помощью цейтраферной (покадровой) микрокиносъемки.

Поляризационная микроскопия. Поляризационный микроскоп является модификацией светового микроскопа, в котором установлены два поляризационных фильтра — первый (поляризатор) между пучком света и объектом, а второй (анализатор) между линзой объектива и глазом. Через первый фильтр свет проходит только в одном направлении, второй фильтр имеет главную ось, которая располагается перпендикулярно первому фильтру, и он не пропускает свет. Получается эффект темного поля. Оба фильтра могут вращаться, изменяя направление пучка света. Если анализатор повернуть на 90° по отношению к поляризатору, то свет через них проходить не будет. Структуры, содержащие продольно ориентированные молекулы (коллаген, микротрубочки, микрофиламенты), и кристаллические структуры при изменении оси вращения проявляются как светящиеся. Способность кристаллов или паракристаллических образований к раздвоению световой волны на обыкновенную и перпендикулярную к ней называется двойным лучепреломлением. Такой способностью обладают фибриллы поперечнополосатых мышц.