

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ, МЕХАНИКИ И ОПТИКИ

ИНСТИТУТ ХОЛОДА И БИОТЕХНОЛОГИЙ



Т.Е. Бурова

СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Учебно-методическое пособие



Санкт-Петербург

2014

УДК 664.8.037

Бурова Т.Е. Строение тканей растительного и животного происхождения: Учеб.-метод. пособие / Под ред. А.Л. Ишевского. – СПб.: НИУ ИТМО; ИХиБТ, 2014. – 71 с.

Приведены теоретические положения, цели и задания для выполнения лабораторных работ № 1 и 2 по курсу «Основы технологии пищевых продуктов».

Предназначено для бакалавров направлений 260100.62 Продукты питания из растительного сырья и 260200.62 Продукты питания животного происхождения всех форм обучения.

Рецензент: кандидат техн. наук Р.А. Диденко

**Рекомендовано к печати редакционно-издательским советом
Института холода и биотехнологий**



В 2009 году Университет стал победителем многоэтапного конкурса, в результате которого определены 12 ведущих университетов России, которым присвоена категория «Национальный исследовательский университет». Министерством образования и науки Российской Федерации была утверждена программа его развития на 2009–2018 годы. В 2011 году Университет получил наименование «Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий, механики и оптики».

© Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий, механики и оптики, 2014

© Бурова Т.Е., 2014

ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ № 1, 2

СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

1. Теоретические положения

1.1. Строение клетки

Клетка – это элементарная живая система, которая лежит в основе строения, развития и функционирования всех живых организмов. Клетка – биологически автономная система, способная самостоятельно осуществлять все процессы, присущие живой материи (обмен веществ, рост, раздражимость, размножение и т.д.).

Клетки растений и животных выполняют определенные функции, что связано с их формой. Если у растительных организмов клетки имеют преимущественно однообразную полигональную форму вследствие плотного расположения и взаимного давления, то у животных организмов наблюдается большое разнообразие клеточных форм. Животные клетки могут иметь звездчатую форму с многочисленными отростками (нервные клетки), призматическую, кубическую, уплощенную (эпителиальные клетки), овальную (эритроциты низших позвоночных и птиц), веретеновидную (гладкие мышечные клетки) и др. Размеры клеток находятся в пределах от 0,8 мкм (бактерии) до 100 мкм в диаметре (яйцеклетка страуса). Однако в большинстве случаев диаметр составляет 0,5...40 мкм.

Клетки растений и животных при всем их многообразии имеют общие черты в строении. Так, все клетки состоят из цитоплазмы, различных органоидов и ядра (рис. 1).

Растительная клетка

Клеточная мембрана – очень важный компонент клетки. Благодаря особенностям ее строения поддерживается относительное постоянство химического состава клетки.

Электронно-микроскопические исследования показали, что плазматическая мембрана имеет толщину около 12 нм и сложную липопротеидную структуру. Наружный и внутренний слои, каждый

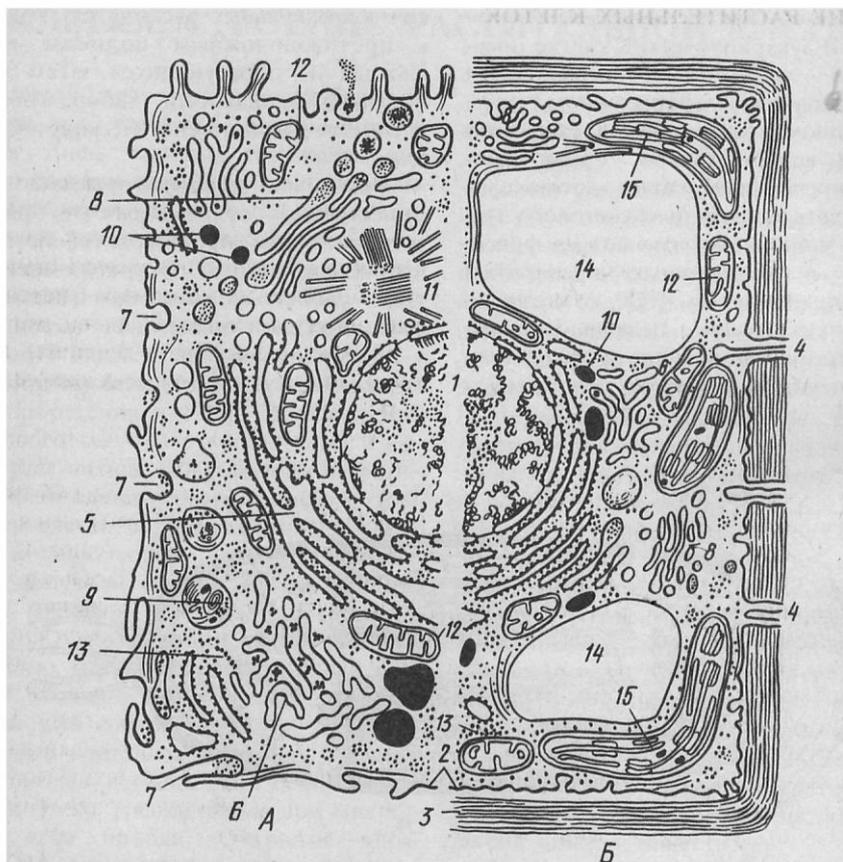


Рис. 1. Схема строения клетки:

А – животного происхождения; Б – растительного происхождения;
 1 – ядро с хроматином и ядрышком; 2 – плазматическая мембрана;
 3 – клеточная оболочка; 4 – плазмодесмы; 5 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 – гладкая эндоплазматическая сеть; 7 – образующиеся пиноцитозные вакуоли; 8 – комплекс Гольджи; 9 – лизосома; 10 – жировые включения; 11 – центриоль и микротрубочки; 12 – митохондрии; 13 – полирибосомы; 14 – вакуоли; 15 – хлоропласты

толщиной около 3 нм, состоят из белка, а между ними лежит слой фосфолипидных молекул, имеющий толщину 6 нм. Два слоя белка, разделенные слоем липидов, так называемая элементарная мембрана, по-видимому, представляет собой широко распространенную основную единицу мембранной структуры. Белки и липиды входят в состав мембран примерно в равном количестве (60...40 %), так в состав мембраны входит небольшое количество углеводов (менее 10 %), нуклеиновых кислот и других соединений. В мембране имеются поры – мельчайшие отверстия, через которые клетка осуществляет обменные процессы с окружающей средой. Эластичность и относительная

механическая прочность плазматической оболочки объясняется наличием белковых слоев.

По мнению ряда исследователей, структурную основу, по крайней мере, некоторых биологических мембран, возможно, составляет не двойной липидный слой, а «каркас» из молекул белка, к которым примыкают расположенные в той же плоскости липидные молекулы. По-видимому, не существует единого для всех биологических мембран плана строения: строение их может быть весьма различным, начиная от чисто белковой структуры (в головке бактериофага) и кончая классическим бимолекулярным липидным слоем, лежащим между двумя слоями белка (в миелиновой оболочке нервного волокна). Встречаются также мембраны, состоящие из белковых полимеров, чередующихся с липидами, или мембраны из двойного липидного слоя, в который встроены глобулярные молекулы ферментов (рис. 2).

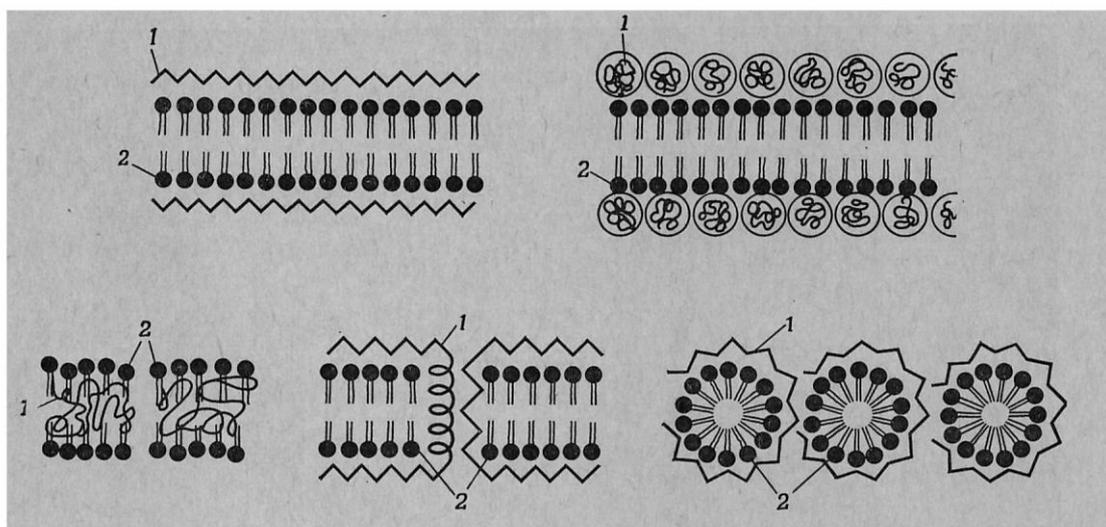


Рис. 2. Некоторые модели строения мембран: модели различаются между собой по предполагаемому расположению полипептидных цепей (1) и молекул фосфолипидов (2)

В настоящее время наибольшее распространение получила жидкостно-мозаичная структура мембран, согласно которой биомембраны состоят из двойного (или одинарного) слоя полярных липидов (фосфолипидов, гликолипидов, стеролов), не являющегося непрерывным. Слой липидов как бы прошивается белками-ферментами и транспортными белками. При этом различают белки: 1) интегральные, пронизывающие всю толщу мембран; 2) полуинтегральные, погруженные мембрану примерно наполовину, и 3) периферические,

располагающиеся на поверхности мембран, но не составляющие сплошного слоя. Глобулы интегральных и полуинтегральных белков связаны с липидами гидрофильно-гидрофобными взаимодействиями. Однако многие белки непрочно связаны с липидами и могут перемещаться в «липидном озере», в котором они как бы плавают. Необходимо помнить, что липиды различаются по размерам, конфигурации, заряду (фосфолипиды, гликолипиды и др.). В разных мембранах возможно их различное сочетание. Различны и мембранные белки. Вероятно, в зависимости от липидов и белков, входящих в состав той или иной мембраны, характер ее структуры различен (рис. 3).

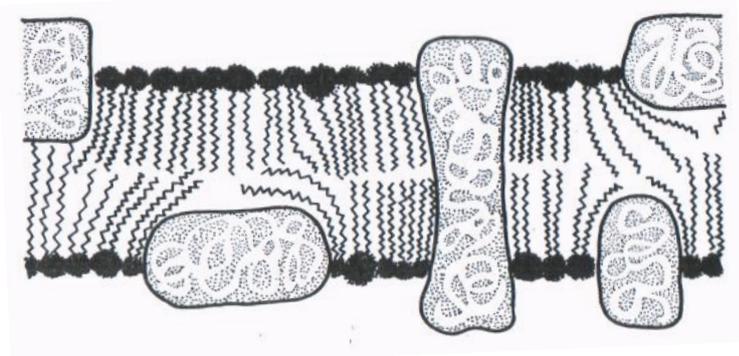


Рис. 3. Жидкостно-мозаичная структура мембраны

Важнейшее свойство клеточной мембраны – полупроницаемость, т.е. способность пропускать только определенные вещества. Этим обеспечивается непрерывная регуляция проникновения в клетку и выхода из нее ионов и молекул. В клетку могут проникать как растворимые (пиноцитоз), так и нерастворимые (фагоцитоз) вещества.

Повреждение плазматической мембраны вызывает разрушение клетки – цитолиз.

Цитоплазма – сложная многокомпонентная, пластичная, дифференцированная система, включающая ряд мембранных и немембранных структур. Именно в цитоплазме протекают основные процессы метаболизма. С помощью центрифугирования цитоплазму можно разделить на две примерно равные части. Все органоиды, как более тяжелые, окажутся в осадке. Надосадочная жидкость и будет представлять основное вещество цитоплазмы – гиалоплазму. Гиалоплазма имеет вид однородного (гомогенного) вещества, находящегося, чаще всего, в жидком состоянии. Однако она не является истинной жидкостью в обычном физическом смысле. Она не смешивается с во-

дой и представляет коллоидную систему, обратимо переходящую из золя в гель. Для гиалоплазмы характерная буферная способность, благодаря которой клетка может быстро восстанавливать изменившееся рН. Именно в гиалоплазме происходит анаэробная фаза дыхания – гликолиз.

Гиалоплазма находится постоянно в круговом движении, которое называется циклозом и присуще только живой клетке. Интенсивность циклоза зависит от температуры, обводненности клетки и других факторов.

Из немембранных структур цитоплазма клеток содержит микротрубочки и рибосомы.

Микротрубочки имеют диаметр 20...25 нм, толщину стенок 5...8 нм, а диаметр канала 10 нм. Предполагают, что стенки микротрубочек состоят из 13 цепочек глобулярных белков тубулинов, свернутых спирально. Микротрубочки могут разрушаться и снова возникать. Важнейшая функция микротрубочек – участие в различного рода перемещениях. В частности, с микротрубочками связано движение цитоплазмы. Однако механизм действия микротрубочек неясен. Предполагается участие микротрубочек в построении клеточных стенок.

Рибосомы – это компактные рибонуклеопротеидные частицы, лишенные мембран и имеющие размеры от 100 до 350 ангстрем. Они состоят из белка и особого типа рибонуклеиновой кислоты – рибосомальной (р-РНК). В каждой клетке несколько десятков тысяч рибосом. Они расположены не только в цитоплазме, но и в ядре, в митохондриях, в пластидах, чаще всего рибосомы прикреплены к мембранам эндоплазматической сети. В связи с этим различают два типа рибосом: 80S – цитоплазматические и 70S – локализованные в органоидах. Функцией рибосом является синтез белка.

Все остальные органоиды клетки представляют собой мембранные структуры.

Ядро – обязательный и постоянный компонент клетки, с которым связана способность последней к делению. У большинства клеток имеется только одно ядро, однако некоторые клетки могут быть многоядерными (клетки плесневого гриба мукора, костного мозга, печени, поперечно-полосатой мышечной ткани). Диаметр ядра колеблется от 5 до 20 мкм. Ядро обычно располагается в центре клетки, но иногда оно может перемещаться к периферии. Так, в молодых клетках

кожицы лука ядро находится в центре, а в старых оно смещено к оболочке.

Химический состав ядра представлен главным образом нуклеиновыми кислотами и белками. Например, изолированные ядра клеток гороха содержат дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) – 14 %, рибонуклеиновой кислоты (РНК) – 12 %, основных белков – 22,6 %, прочих белков – 51,3 %.

Ядро отделено от цитоплазмы тонкой ядерной оболочкой, имеющей мельчайшие поры. По своему строению ядерная оболочка близка к плазматической. Однако она отличается способностью пропускать ряд высокомолекулярных соединений (аминокислоты, нуклеиновые кислоты, белки).

В ядре имеется одно или два ядрышка – округлые тельца, в состав которых входят РНК и белки. Важнейшая функция ядрышка заключается в формировании рибосом.

Эндоплазматическая сеть – сложная система каналов, окруженных мембранами (6...7 нм), пронизывающая всю толщину цитоплазмы и связанная с оболочкой ядра и плазматической оболочкой. Каналы имеют расширения – цистерны, которые могут обособляться в крупные пузырьки и сливаться в вакуоли. Каналы и цистерны эндоплазматической сети заполнены электронно-прозрачной жидкостью – энхилемой, содержащей растворимые белки и другие соединения.

Различают два типа эндоплазматической сети: шероховатую и гладкую. На мембранах шероховатой эндоплазматической сети располагаются рибосомы. Шероховатая эндоплазматическая сеть обнаружена в клетках, интенсивно синтезирующих белки. Гладкая эндоплазматическая сеть характерна для клеток, синтезирующих углеводы, жиры, пигменты.

Физиологическое значение эндоплазматической сети многообразно. Каналы эндоплазматической сети могут использоваться для внутри- и межклеточного транспорта различных веществ. Образовавшиеся на рибосомах белки могут проникать в энхилему, заполняющую каналы. Благодаря этому белки транспортируются внутри клетки, а также между клетками. Мембраны эндоплазматической сети разделяют клетку на отдельные отсеки (компарменты) и тем самым предупреждают случайные взаимодействия веществ.

Аппарат Гольджи найден во всех растительных и животных клетках. Форма и размеры его сильно варьируют: то это сложная сеть

вокруг ядра (нервные клетки), то отдельные тельца палочковидной или серповидной формы (клетки растений). Однако микроскопическое строение одинаково как в растительных, так и в животных клетках. В комплекс Гольджи входят три структурных компонента: 1) крупные полости, расположенные группами (по 5...8); 2) система трубочек, которая отходит от полостей; 3) крупные и мелкие пузырьки, расположенные на концах трубочек. Одна из основных функций аппарата Гольджи – его участие в формировании плазмалеммы и клеточной оболочки. Одновременно цистерны аппарата Гольджи, по видимому, могут служить для удаления некоторых веществ, выработанных клеткой.

Лизосомы – органеллы диаметром около 2 мкм – окружены мембраной, возникшей из мембран эндоплазматической сети или аппарата Гольджи. Внутренняя полость лизосом заполнена жидкостью – энхилемой, в которой содержатся ферменты, главным образом гидролитические. Ферменты, катализирующие процессы распада, сосредоточены в лизосомах, благодаря мембране оказываются изолированными от остального содержимого клетки. Это имеет большое значение, так как предупреждает распад веществ, в частности белков, находящихся вне лизосом. Вместе с тем в лизосомах может происходить разрушение чужеродных веществ, попавших в клетку.

Пероксисомы – окруженные мембраной пузырьки сферической формы диаметром 0,5...1,5 мкм. В пероксисомах содержится ряд окислительных ферментов (каталаза, гликолатоксидаза) и осуществляется окисление ряда соединений с образованием перекисей. В клетках растений в пероксисомах проходят отдельные этапы фотодыхания.

Митохондрии представляют собой микроскопические тельца диаметром от 0,2 до 7 микрон разнообразной формы: нитевидные, палочковидные, овальные, четковидные и т.п.

В большинстве растительных и животных клеток митохондрии распределены равномерно по всей цитоплазме. Однако в специализированных клетках (почки, кишечный эпителий) они чаще всего сконцентрированы в тех местах, где наиболее активно происходит процесс обмена веществ.

В зависимости от физиологического состояния клетки количество митохондрий колеблется от 2...3 до 1000 и более. С ослаблением

физиологической активности клетки, со снижением интенсивности окислительных процессов количество митохондрий уменьшается.

Митохондрии имеют липопротеидную природу. Наиболее важный компонент митохондрий – белки, составляющие 65...70 % их сухого веса. Среди белков преобладают окислительные ферменты. Содержание жиров не превышает 25...30 %. Кроме того, в их состав входят в небольших количествах ДНК, РНК, а также ряд витаминов (А, В₆, В₁₂, С).

Электронно-микроскопические исследования позволили выявить строение митохондрий. Снаружи митохондрия окружена двойной мембраной (наружной и внутренней). Внутреннее пространство митохондрий заполняет матрикс в виде студнеобразной полужидкой массы. В матриксе сосредоточены ферменты цикла Кребса. Внутренняя мембрана образует многочисленные складки (кристы), расположенные перпендикулярно продольной оси органеллы и перегородки, разделяющие все внутреннее пространство митохондрий на отдельные отсеки, между которыми сохраняется связь. Во внутренней мембране митохондрий локализована дыхательная цепь (цепь переноса электронов). На внутренней поверхности мембраны через правильные промежутки расположены грибовидные частицы. Каждая митохондрия насчитывает $10^4 \dots 10^5$ таких грибовидных частиц. Установлено, что головки грибовидных частиц содержат фермент АТФ-синтазу, катализирующую образование АТФ за счет энергии, выделяющейся в аэробной фазе дыхания. Таким образом, основная функция митохондрий – синтез АТФ.

Клеточный центр (центросома) – органоид характерный для животных клеток и клеток некоторых растений. Основной частью клеточного центра являются две центриоли, которые представляют собой тельца от 0,4 до 0,9 микрон в диаметре. Клеточный центр играет важную роль при делении клетки. Он участвует в формировании митотического аппарата, который обеспечивает определенную ориентацию при расхождении хромосом.

Растительная клетка, наряду со множеством основных общих черт строения, присущих любой клетке, имеет специфические особенности: более сложную и толстую клеточную оболочку; наличие специальных органоидов – пластид, участвующих в процессе синтеза веществ; наличие сильно развитой системы вакуолей.

Клеточная оболочка придает клеткам и тканям растений механическую прочность, защищает протоплазматическую мембрану от разрушения под влиянием гидростатического давления, развиваемого внутри клетки. Однако такую оболочку нельзя рассматривать только как механический каркас. Клеточная оболочка обладает такими свойствами, которые позволяют противостоять давлению воды внутри клетки, и в то же время обладает растяжимостью и способностью к росту. Она является противоинфекционным барьером, принимает участие в поглощении минеральных веществ, являясь своеобразным ионообменником. Появились данные, что углеводные компоненты клеточной оболочки, взаимодействуя с гормонами, вызывают ряд физиологических изменений.

Первичная клеточная оболочка характерна для молодых клеток. По мере их старения образуется вторичная структура. В состав клеточной оболочки входят целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, липиды и небольшое количество белка. Компоненты клеточной оболочки являются продуктами жизнедеятельности клетки. Они выделяются из цитоплазмы и претерпевают превращения на поверхности плазмалеммы – поверхностной одинарной мембраны, ограничивающей толщину цитоплазмы от пектоцеллюлозной оболочки. Таким образом, это экстрацеллюлярные образования. Процентное соотношение веществ в первичных клеточных оболочках сильно колеблется. Например, в состав оболочки клеток колеоптилей овса входит: целлюлозы – 25 %, гемицеллюлозы – 51 %, пектиновых веществ – 3...5 %, белка – 10 %, липидов – 4 %.

Остов клеточной оболочки составляют переплетенные микро- и макрофибриллы целлюлозы. Целлюлоза, или клетчатка $(C_6H_{10}O_5)_n$, представляет собой длинные неразветвленные цепочки, состоящие из 3...10 тыс. остатков глюкозы, соединенных 1,4-связями. Молекулы целлюлозы объединены в мицеллу, мицеллы объединены в микрофибриллу, микрофибриллы объединены в макрофибриллу (рис. 4). Макрофибриллы, мицеллы и микрофибриллы соединены в пучки водородными связями. Структура микро- и макрофибрилл неоднородна. Наряду с хорошо организованными кристаллическими участками имеются паракристаллические, аморфные. Диаметр мицеллы составляет 5 нм, диаметр фибриллы – 30 нм.

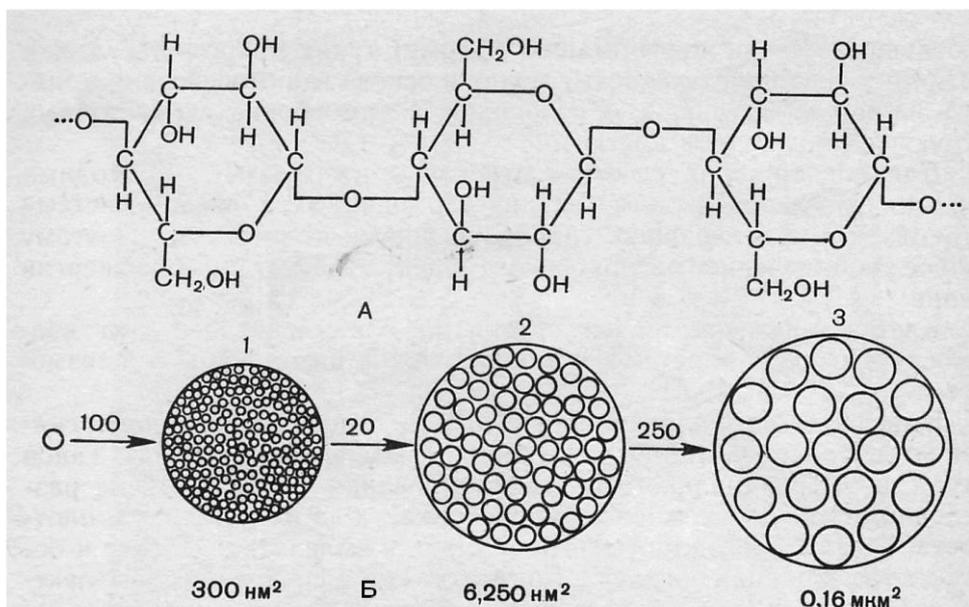


Рис. 4. Целлюлоза:

А – структура молекулы целлюлозы; Б – ассоциация молекул целлюлозы;
 1 – мицелла; 2 – микрофибрилла; 3 – макрофибрилла

Микро- и макрофибриллы целлюлозы в клеточной оболочке погружены в аморфную желеобразную массу – матрикс, состоящий из гемицеллюлозы, пектиновых веществ и белка. Гемицеллюлоза, или полуклетчатка, – это смесь веществ, в которую входят пентозаны и гексозаны. Из гемицеллюлоз наибольшее значение имеют ксилоглоуканы. Пектиновые вещества – полимерные соединения углеводного типа, обуславливающие высокую оводненность клеточной оболочки. Важнейшим представителем пектиновых веществ являются рамногалактуронаны. Клеточные стенки содержат также белок экстенсин (до 10 %) – это гликопротеид. Около 30 % всех аминокислот экстенсина представлено оксипролином. К оксипролину присоединяются углеводные цепочки, состоящие из четырех остатков моносахара арабинозы, которые согласно исследованиям Ламперта, придают устойчивость структуре экстенсина. Вместе с тем экстенсин является связующим звеном между полисахаридами, входящими в состав клеточной оболочки, соединяя их в единый каркас. Наряду с этим в состав клеточной оболочки входят специфические углевод-связывающие белки лектины, согласно современным представлениям участвующие в обеспечении узнавания и взаимодействия клеток, рецепторных свойств, защиты от инфекций. В клеточных оболочках локализован ряд ферментов, по преимуществу гидролаз. Эти ферменты, расщепляя

соответствующие связи, могут участвовать в растяжении клеточной оболочки.

Согласно исследованиям Альберсхейма в первичной клеточной оболочке микрофибриллы целлюлозы располагаются либо беспорядочно, либо перпендикулярно (в основном) продольной оси клетки. Между микрофибриллами целлюлозы находятся молекулы гемицеллюлозы, которые, в свою очередь, связаны через пектиновые вещества с белком. При этом последовательность веществ следующая: целлюлоза–гемицеллюлозы–пектиновые вещества–белок–пектиновые вещества–гемицеллюлозы–целлюлоза (рис. 5). Микрофибриллы целлюлозы и вещества матрикса оболочки связаны между собой. Единственными нековалентными связями являются водородные между целлюлозными микрофибриллами и гемицеллюлозой (по преимуществу ксилоглюканом). Между ксилоглюканом и пектиновыми веществами, так же как и между пектиновыми веществами и белком экстенсином, возникают ковалентные связи.

Толщина клеточной стенки колеблется у разных видов растений от десятых долей до 10 мкм. В первичной оболочке каждой клетки имеются тонкие участки – первичные поровые поля, через которые обычно проходят плазмодесмы – цитоплазматические нити, обрамленные мембраной (плазмалеммой). На каждые 100 мкм² клеточной оболочки имеется примерно 10...30 плазмодесм диаметром 0,2 мкм. Благодаря плазмодесмам протоплазма всех клеток объединена в единое целое – симпласт.

Между клеточными оболочками двух соседних клеток в местах их соприкосновения имеется так называемая срединная пластинка; в состав срединной пластинки входят пектиновые вещества, главным образом в виде пектатов кальция (кальциевая соль пектиновой кислоты). Эти вещества как бы цементируют, склеивают растущие клетки. При недостатке кальция пектиновые вещества превращаются в слизь, наблюдается разъединение ткани (мацерация). При созревании плодов пектиновые вещества срединных пластинок, склеивающие клетки, переходят в растворимую форму и благодаря этому плоды становятся мягкими.

Клеточная оболочка способна к эластическому (обратимому) и пластическому (необратимому) растяжению. Эластическое растяжение происходит под влиянием развивающегося в клетке давления воды (тургорного давления, или потенциала давления). Макрофибриллы

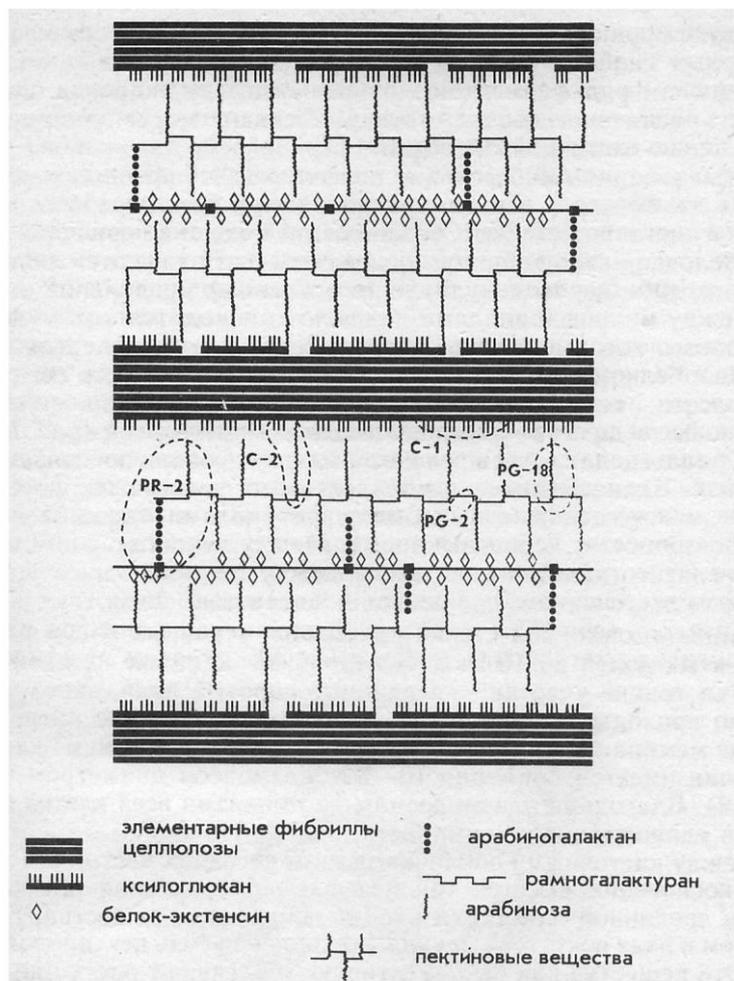


Рис. 5. Структура клеточной стенки (по Альберсхейму)

целлюлозы не связаны между собой и скреплены только матриком. Они под влиянием давления как бы раздвигаются, клеточная оболочка становится тоньше. Пластическое необратимое растяжение – это собственно рост клеточной оболочки. Рост клеточной оболочки начинается с ее разрыхления. Поскольку микрофибриллы практически не растягиваются в длину, то для того, чтобы произошло растяжение оболочки, они должны скользить вдоль оси растяжения, удаляясь друг от друга. Способность микрофибрилл скользить друг около друга очень важна для обеспечения роста растяжением. Чем это скольжение проходит легче, тем пластичнее клеточная стенка. Легкость скольжения обусловлена водородными связями между микрофибриллами целлюлозы и ксилоглюканом (пектиновыми веществами). Особенностью этих связей является их лабильность – легкое разрушение и возобновление, не требующее значительных энергетических затрат.

После того как растяжение клетки произошло, между вновь образовавшимися микрофибриллами целлюлозы и веществами матрикса возникают связи.

Клеточная оболочка способна к утолщению и видоизменению. В результате этого образуется ее вторичная структура. Утолщение оболочки происходит путем наложения новых слоев на первичную оболочку. Ввиду того, что наложение идет уже на твердую оболочку, фибриллы целлюлозы в каждом слое лежат параллельно, а в соседних слоях – под углом друг к другу. Этим достигается значительная прочность и твердость вторичной оболочки. По мере того как число слоев фибрилл целлюлозы становится больше и толщина стенки увеличивается, она теряет эластичность и способность к росту. Во вторичной клеточной стенке содержание целлюлозы значительно возрастает (в некоторых случаях до 60 % и более). По мере дальнейшего старения клеток матрикс оболочки может заполняться различными веществами – лигнином, суберином (одревеснение или опробковение оболочки). Лигнин образуется путем конденсации ароматических спиртов.

Клеточная оболочка легко проницаема как для воды, так и для растворенных веществ. Одревеснение заметно снижает ее проницаемость, а опробковение делает ее непроницаемой, вследствие чего клетка отмирает.

Пластиды играют важную роль в обмене веществ растительных клеток. Различают три основных типа пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты – зеленые пластиды линзообразной формы диаметром 4...6 микрон. Цвет их обусловлен зеленым пигментом хлорофиллом. Наличие хлоропластов определяет окраску листьев, стеблей, плодов. В состав хлоропластов входят белки (около 56 %), жиры (около 32 %), хлорофилл (7,7 %), небольшое количество РНК и ДНК и некоторые другие вещества. Хлоропласты способны передвигаться под воздействием освещения в сторону источника света.

Электронно-микроскопические исследования позволили установить, что снаружи хлоропласты покрыты двухслойной белково-липидной мембраной толщиной около 20 нм. Внутри хлоропласт заполнен бесцветной стромой (матриksom), рибосомами, липидными глобулами, крахмальными гранулами, а также фотосинтезирующими мембранами (граны и межгранные ламеллы), в которых и содержится

хлорофилл. В хлоропластах постоянно происходит распад старых и синтез новых молекул хлорофилла.

Биологическое значение хлоропластов заключается в первичном синтезе углеводов из углекислого газа и воды под воздействием световой энергии. Этот процесс называется фотосинтезом.

Хромопласты – это пластиды, окрашенные в красный, желтый, оранжевый цвета. Цвет хромопластов обусловлен наличием желтого (каротин), оранжевого (ксантофилл), красного (ликопин) пигментов. Форма хромопластов может быть округлой, палочковидной, серповидной. Наличие хромопластов определяет окраску плодов, корнеплодов, лепестков цветов, листьев.

Лейкопласты – бесцветные пластиды, лишённые пигментов. По форме и размерам они сходны с хлоропластами. Лейкопласты имеются в клетках всех бесцветных частей растений (в корнях, клубнях). В лейкопластах происходит накопление запасных питательных веществ: крахмала, белков, жиров.

Все пластиды едины по происхождению, и в онтогенезе процесс изменения пластид идет от лейкопластов через хлоропласты к хромопластам. Лейкопластам предшествуют пропластиды – частицы размером около 800 нм. При определенных условиях тот или иной тип может превратиться в другой. Так, лейкопласты на свету переходят в хлоропласты (позеленение клубней картофеля), хлоропласты могут превращаться в хромопласты (изменение окраски при созревании плодов). При превращении хлоропластов в хромопласты строма пластид дегенерирует, ламеллярная структура разрушается, сохраняется оболочка пластиды, а листья и плоды приобретают желтую окраску от находящихся в хлоропластах желтых пигментов – каротиноидов. Следовательно, хромопласты – это пластиды, которые дегенерировали путем липофанероза – жирового перерождения, и обратное превращение хромопластов в хлоропласты невозможно. Тонкая структура хлоропластов распадается, ценные для растения соединения покидают стареющие ткани и используются для различных биосинтезов.

Вакуоль – полость, заполненная клеточным соком и окруженная мембраной (тонопластом). В молодой клетке обычно имеется несколько мелких вакуолей (прывакуолей). В процессе роста клетки образуется одна центральная вакуоль. В образовании вакуоли могут участвовать пузырьки, отделяющиеся от аппарата Гольджи. Возможно образование «вторичных» вакуолей из участков цитоплазмы, изо-

лированных мембраной эндоплазматической сети, в которых с помощью гидролитических ферментов произошло переваривание веществ. Из мембран эндоплазматической сети и возникает, по-видимому, тонопласт. Тонопласт обладает избирательной проницаемостью, в нем локализована система активного транспорта веществ. Во многих случаях вещества, проникающие через плазмалемму, не проникают через тонопласт и не попадают в вакуоль. Вакуоль содержит клеточный сок, в котором растворены соли, органические кислоты, сахара и другие соединения. В связи с этим она играет важную роль в осмотических процессах поступления воды и поддержания тургора клетки. В вакуоли ряда клеток содержится пигмент (антоциан), который обуславливает окраску цветков, плодов, а также частично осеннюю окраску листьев.

Вакуоли – это место, где могут накапливаться и запасные питательные вещества. В вакуоль также экскретируются различные клеточные отбросы, которые затем могут там перерабатываться и обезвреживаться. Тонопласт может образовывать инвагинации. При этом часть цитоплазмы включается в вакуоль и там подвергается действию различных ферментов (переваривается). Это позволяет рассматривать вакуоль как гигантскую лизосому.

Животная клетка

Животная клетка имеет такое же строение, что и клетка растений. Но животные клетки не имеют целлюлозной клеточной оболочки и пластид. Вакуоли могут встречаться в животных клетках.

Из органоидов, играющих важную роль в процессе автолиза мясного сырья, следует назвать *лизосомы*, в которых сосредоточен большой набор гидролитических ферментов, в частности катепсинов. С гибелью животной клетки происходит нарушение целостности лизосом, в результате гидролазы высвобождаются и расщепляют полимерные молекулы органических веществ.

К органоидам специального назначения относятся сократительные нити – *миофибриллы*, которые располагаются в клетках гладкой и поперечнополосатой мышечной ткани и являются основными сократительными элементами мышечного волокна. Миофибриллы образованы белками актином и миозином, участвующими в процессах по-

смертного окоченения и расслабления при протекании автолиза мясного сырья.

1.2. Растительные ткани

Тканью называется группа клеток, сходных со строению, функциям, имеющих одинаковое происхождение и определенную локализацию в растительном или животном организме.

Среди растительных тканей выделяют меристематические (образовательные), покровные, механические, проводящие и основные (рис. 6).

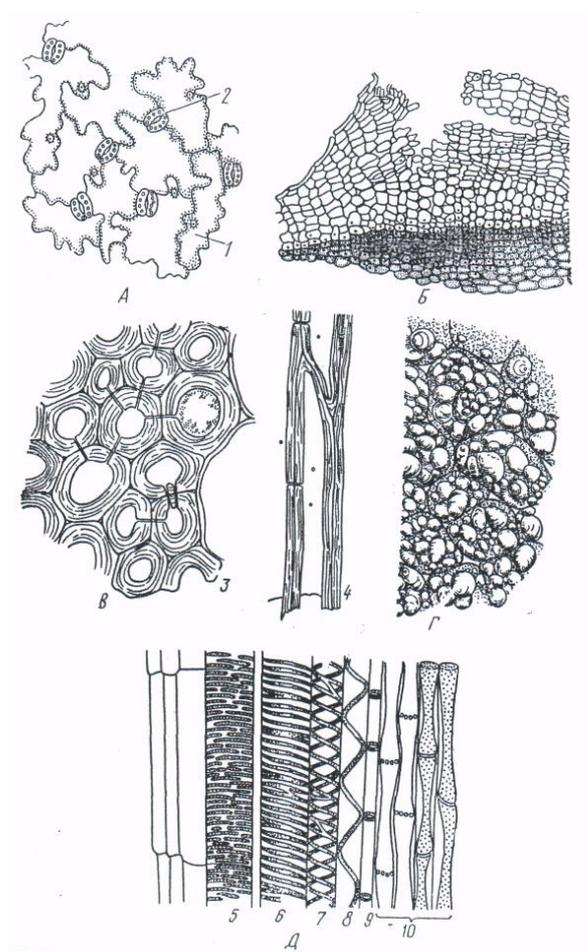


Рис. 6. Растительные ткани:

А – покровная ткань (кожица листа); Б – покровная ткань (пробка);

В – механическая ткань; Г – запасаящая ткань клубня картофеля;

Д – проводящая ткань;

1 – клетка кожицы; 2 – устьице; 3 – поперечный разрез; 4 – продольный разрез; 5–9 – сосуды; 10 – ситовидные трубки

Меристематические ткани

Меристематические ткани состоят из мелких клеток с тонкими оболочками и крупными ядрами, вакуолей в этих клетках мало или нет совсем. Основной функцией клеток меристемы является рост; эти клетки делятся, дифференцируются и дают начало тканям всех других типов. Меристематические ткани находятся в быстро растущих частях растения: в кончиках корней и стеблей и в камбии. Меристема в кончике стебля или корня, называемая верхушечной или апикальной, осуществляет рост этих органов в длину, а меристема камбия, называемая боковой, делает возможным увеличение толщины стебля или корня.

Покровные ткани

Покровные ткани предохраняют лежащие глубже тонкостенные клетки от высыхания и механических повреждений. Эти ткани находятся на поверхности органов растений и могут быть нескольких видов: кожица (эпидермис), пробка и корка.

Кожица – тонкая, обычно однослойная ткань, покрывающая листья, плоды, молодые стебли растений. Клетки кожицы плотно прилегают друг к другу, с нижележащими тканями клетки кожицы имеют менее прочное соединение, поэтому кожица легко сдирается. Эпидермис листьев и плодов целого ряда растений выделяет воскообразный водонепроницаемый материал, называемый кутином, который препятствует потере воды. На поверхности эпидермиса располагаются устьица – крошечные отверстия, ведущие внутрь органа. Тургорное давление в замыкающих клетках регулирует величину устьичных щелей, а тем самым и скорость прохождения через них кислорода, углекислого газа и паров воды. Некоторые из эпидермальных клеток корня имеют выросты – корневые волоски, которые увеличивают поверхность, всасывающую воду и растворенные минеральные вещества из почвы.

На рис. 7 представлено строение эпидермиса чешуи репчатого лука.

На рисунке видны крупные клетки многоугольной формы со смежными стенками. В растительных клетках различают протопласт и непротоплазматические образования. Протопласт пред-

ставлен 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 протоплазматические 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. Клетки эпидермиса характеризуются наличием плотной оболочки (8) – клеточной стенки, представляющей собой протоплазматическую часть клетки и являющейся 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. Среди крупных клеток в эпидермисе чешуи лука-вицы репчатого лука находятся мелкие клетки (9), расположенные попарно и образовавшиеся в результате деления.

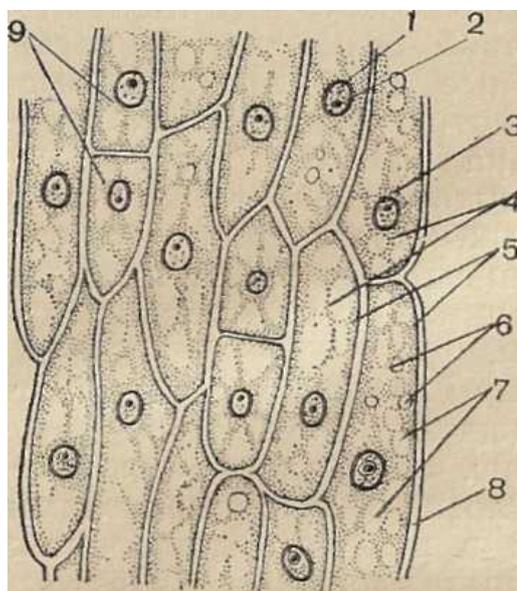


Рис. 7. Эпидермис чешуи репчатого лука

Пробка – более плотная ткань, состоящая из нескольких рядов клеток, расположенных один под другим. Стенки этих клеток пропи-

тываются особым веществом – суберином и опробковывают. Содержимое их постепенно отмирает, и они заполняются воздухом. Такая ткань служит надежной защитой и предохраняет растения от неблагоприятных условий. Пробка вырабатывается на стеблях к концу первого года жизни, на корнях – по мере их старения. Хорошо развита пробка на клубнях картофеля.

Корка покрывает старые ветви и столы деревьев. Она состоит из мертвых клеток. Образование корки связано с развитием пробки не только сплошным кольцом на поверхности ветви, но и отдельными участками в более глубоких слоях. Развившаяся пробка изолирует вышележащие живые участки тканей. Они уплотняются и образуют постоянно сжимающуюся корку.

Механические ткани

Механические ткани придают прочность растениям. Они могут быть представлены **колленхимой**, имеющей утолщенные углы клеточных стенок и обеспечивающей опору растению. Она встречается в стеблях и черешках листьев под самым эпидермисом. В другой ткани – **склеренхиме** – сильно утолщена вся клеточная стенка; склеренхимные клетки, обеспечивающие механическую прочность, можно найти в стеблях и корнях многих растений. Склеренхимные клетки могут иметь веретенообразную форму. Такие клетки называют лубяными волокнами, они располагаются во флоэме (лубе) стеблей многих растений. Округлые склеренхимные клетки, называемые каменистыми, находятся в плодах груш, твердой скорлупе орехов.

Проводящие ткани

Проводящие ткани служат для передвижения воды с растворенными минеральными солями и органических веществ.

По ксилеме (древесине) от корня к листьям передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Первичная и вторичная ксилема содержат клетки одних и тех же типов. Однако первичная ксилема не имеет сердцевинных лучей и этим ее организация отличается от вторичной.

В состав ксилемы входят морфологически различные элементы осуществляющие функции как проведения, так и хранения запасных

веществ, а также чисто опорные функции. Дальний транспорт осуществляется по трахеальным элементам ксилемы; трахеидам и сосудам, ближний – по паренхимным элементам. Опорные, иногда запасующие функции выполняют часть трахеид и волокна механической ткани, также входящей в состав ксилемы.

Трахеиды – мертвые клетки, суженные на концах. Они лишены протопласта. Длина трахеид в среднем составляет 1...4 мм, поперечник же не превышает десятых и даже сотых долей миллиметра. Стенки трахеид одревесневают, утолщаются и несут простые или окаймленные поры. Фильтрация растворов происходит через поры. Большая часть окаймленных пор находится около окончаний клеток, т.е. там, где растворы фильтруются из одной трахеиды в другую. Трахеиды встречаются у спорофитов всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных являются единственными проводящими элементами ксилемы.

Сосуды – это полые трубки, состоящие из отдельных члеников, располагающихся друг над другом.

Между расположенными один над другим члениками одного и того же сосуда имеются разного типа сквозные отверстия – перфорации. Благодаря перфорациям между члениками вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Эволюционно сосуды, по видимому, произошли из трахеид путем растворения замыкающих пленок пор и последующего их слияния в одну или несколько перфораций. Концы трахеид, первоначально сильно скошенные, заняли горизонтальное положение, а сами трахеиды стали короче и превратились в членики сосудов.

Сосуды появились независимо в разных линиях эволюции наземных растений. Однако наибольшего развития они достигают у покрытосеменных, где являются главнейшими водопроводящими элементами ксилемы. Возникновение сосудов – важное свидетельство эволюционного прогресса этого таксона, поскольку они существенно облегчают транспирационный ток вдоль тела растения.

Помимо первичной оболочки, сосуды и трахеиды в большинстве случаев имеют вторичные утолщения. В самых ранних по времени образования трахеальных элементах вторичная оболочка может иметь форму колец, не связанных друг с другом {кольчатые трахеиды и сосуды). Позднее появляются трахеальные элементы со спиральными утолщениями. Затем следуют сосуды и трахеиды с утолщениями, ко-

торые могут быть охарактеризованы как спирали, витки которых связаны между собой (лестничные утолщения). В конечном итоге вторичная оболочка сливается в более или менее сплошной цилиндр, располагающийся внутрь от первичной оболочки. Этот цилиндр прерывается в отдельных участках. Такие «перерывы» вторичной оболочки представляют собой поры. Сосуды и трахеиды с относительно небольшими округлыми участками первичной клеточной оболочки, не покрытыми изнутри вторичной оболочкой, нередко называют пористыми. В тех случаях, когда «перерывы» во вторичной оболочке образуют подобие сетки или лестницы, говорят о сетчатых, или лестничных, трахеальных элементах (лестничные сосуды и трахеиды) (рис. 8).

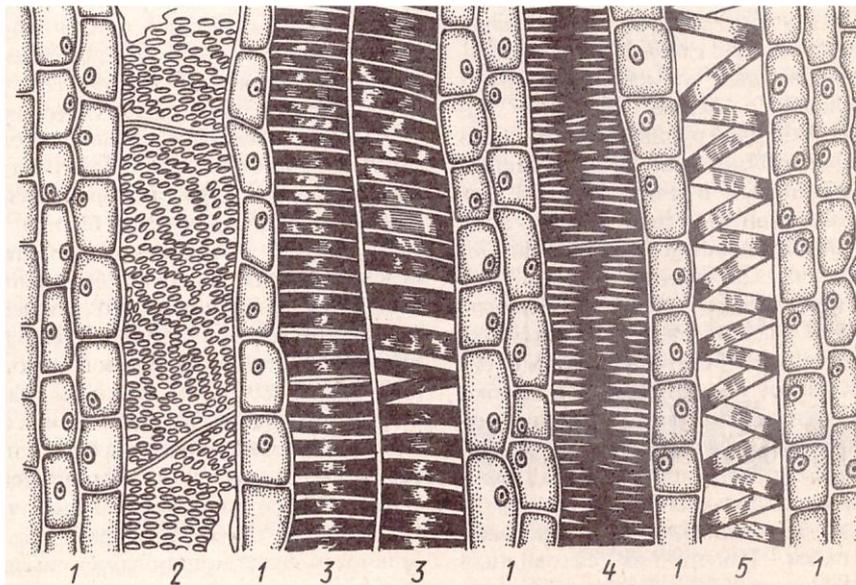


Рис. 8. Типы сосудов:

- 1 – древесинная паренхима; 2 – точечный сосуд; 3 – кольчатый сосуд;
4 – лестничный сосуд; 5 – спиральный сосуд

Вторичная, а иногда и первичная оболочки, как правило, лигнифицируются, т.е. пропитываются лигнином, и дают реакции на одревеснение (с раствором сернокислого анилина, флороглюцином, соляной кислотой и т.д.). Это придает им дополнительную прочность, но ограничивает возможности дальнейшего роста органа в длину.

Трахеальные элементы распределяются в ксилеме различным образом. Иногда на поперечном срезе они образуют хорошо выраженные кольца (кольцесосудистая древесина). В других случаях сосуды рассеяны более или менее равномерно по всей массе ксилемы

(рассеянно-сосудистая древесина). Особенности распределения трахеальных элементов в ксилеме используют при определении древесин различных пород деревьев.

Помимо трахеальных элементов, ксилема включает лучевые элементы, т.е. клетки, образующие сердцевинные лучи. Чаще всего сердцевинные лучи образованы тонкостенными паренхимными клетками (лучевая паренхима). Реже в лучах хвойных встречаются лучевые трахеиды. По сердцевинным лучам в горизонтальном направлении осуществляется ближний транспорт веществ. В ксилеме покрытосеменных помимо проводящих элементов содержатся также тонкостенные неодревесневшие живые паренхимные клетки, называемые древесинной паренхимой. По ним наряду с сердцевинными лучами отчасти осуществляется ближний транспорт. Кроме того, древесинная паренхима служит местом хранения запасных веществ. Элементы сердцевиновых лучей и древесинной паренхимы, подобно трахеальным элементам, возникают из камбия.

Флоэма – сложная проводящая ткань, по которой осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза от листьев к местам их использования или отложения в запас (конусы нарастания, подземные органы, зреющие плоды и семена и т.д.).

Первичная флоэма дифференцируется из прокамбия, вторичная (луб) – производная камбия. В стеблях флоэма находится обычно снаружи от ксилемы. В листьях флоэма обращена к нижней стороне пластинки. Первичная и вторичная флоэмы, помимо различной мощности ситовидных элементов, отличаются тем, что у первичной отсутствуют сердцевинные лучи.

В состав флоэмы входят ситовидные элементы, паренхимные клетки, элементы сердцевинных лучей и механические элементы. Большинство клеток нормально функционирующей флоэмы живые. Мертвыми будет лишь часть механических элементов.

Собственно проводящую функцию осуществляют ситовидные элементы. Различают два их типа: **ситовидные клетки** и **ситовидные трубки**. Стенки ситовидных элементов содержат многочисленные мелкие сквозные каналцы, собранные группами в так называемые **ситовидные поля**. У ситовидных клеток, вытянутых в длину и имеющих заостренные концы, ситовидные поля располагаются главным образом на боковых стенках. Ситовидные клетки – основной проводящий элемент флоэмы у всех групп высших растений, исклю-

чая покрытосеменные. Клеток-спутниц у ситовидных клеток нет. Ситовидные трубки покрытосеменных более совершенны. Они состоят из отдельных клеток – члеников, располагающихся один над другим. Длина отдельных члеников ситовидных трубок колеблется в пределах 150...300 мкм. Поперечник ситовидных трубок составляет 20...30 мкм. Эволюционно членики ситовидных трубок возникли из ситовидных клеток.

Ситовидные поля у члеников ситовидных трубок находятся главным образом на их концах. Ситовидные поля двух расположенных один над другим члеников образуют *ситовидную пластинку*. Членики ситовидных трубок формируются из вытянутых клеток прокамбия или камбия. При этом материнская клетка меристемы делится в продольном направлении и производит две клетки. Одна из них превращается в членик ситовидной трубки, а другая – в *клетку-спутницу*. Наблюдается и поперечное деление клетки-спутницы с последующим образованием двух-трех клеток-спутниц, расположенных продольно один над другим рядом с члеником ситовидной трубки (рис. 9).

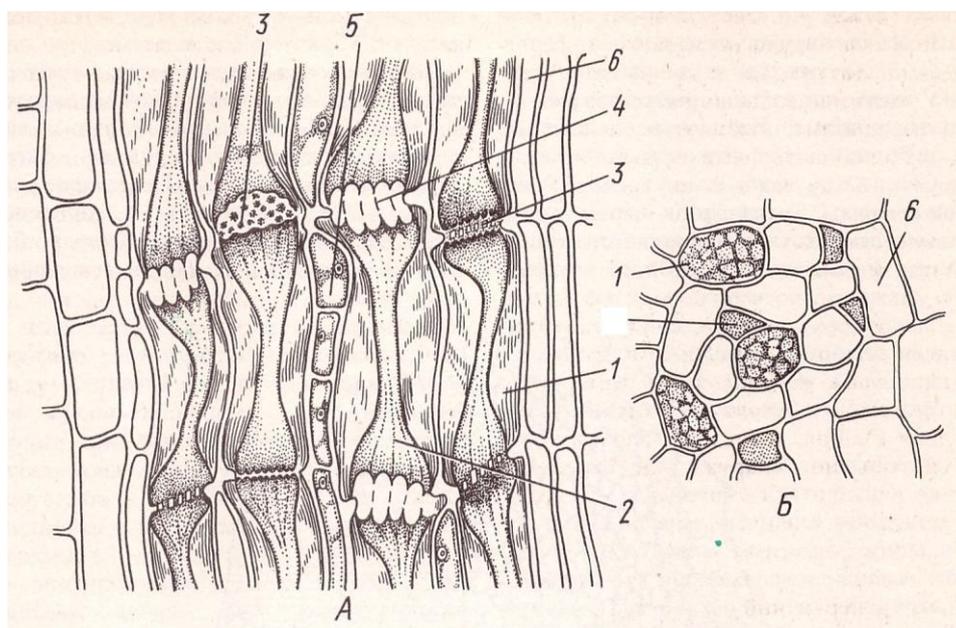


Рис. 9. Ситовидные элементы во флоэме тыквы:

А – продольный; Б – поперечный срезы;

1 – функционирующий членик ситовидной трубки; 2 – членик ситовидной трубки с закупоренной ситовидной пластинкой (образовалось мозолистое тело);

3 – незакупоренная ситовидная пластинка; 4 – закупоренная ситовидная пластинка; 5 – клетка-спутница; 6 – лубяная (флоэмная) паренхима

Предполагается, что клетки-спутницы вместе с члениками ситовидных трубок составляют единую физиологическую систему и, возможно, способствуют продвижению тока ассимилятов. При своем формировании членик ситовидной трубки имеет постенную цитоплазму, ядро и вакуолю. С началом функциональной деятельности членик заметно вытягивается. На поперечных стенках появляется множество мелких отверстий-перфораций, образующих каналцы диаметром несколько микрометров, через которые из членика в членик проходят цитоплазматические тяжи. На стенках каналцев откладывается особый полисахарид – каллоза, сужающий их просвет, но не прерывающий цитоплазматические тяжи.

По мере развития членика ситовидной трубки в протопласте образуются слизевые тельца. Ядро и лейкопласты, как правило, растворяются, граница между цитоплазмой и вакуолью – тонопласт – исчезает и все живое содержимое сливается в единую массу. При этом цитоплазма теряет полупроницаемость и становится вполне проницаемой для растворов органических и неорганических веществ. Слизевые тельца также теряют очертания, сливаются, образуя слизевой тяж и скопления около ситовидных пластинок. На этом формирование членика ситовидной трубки завершается. Длительность функционирования ситовидных трубок невелика. У кустарников и деревьев она продолжается не более 3...4 лет. По мере старения ситовидные трубки закупориваются каллозой и затем отмирают. Отмершие ситовидные трубки обычно сплющиваются давящими на них соседними живыми клетками.

Паренхимные элементы флоэмы (*лубяная паренхима*) состоят из тонкостенных клеток. В них откладываются запасные питательные вещества и, отчасти, по ним осуществляется ближний транспорт ассимилятов. У голосеменных клетки-спутницы отсутствуют и их роль выполняют прилегающие к ситовидным клеткам немногочисленные клетки лубяной паренхимы.

Сердцевинные лучи, продолжающиеся во вторичной флоэме, также состоят из тонкостенных паренхимных клеток. Они предназначены для осуществления ближнего транспорта ассимилятов.

Обособленные тяжи проводящей системы, состоящие из элементов ксилемы и флоэмы, называют *проводящими пучками* (рис. 10). Первоначально пучки возникают из прокамбия. Вокруг пучка нередко формируется обкладка из живых или мертвых паренхимных

клеток. Пучки могут быть полными, т.е. состоящими из флоэмы и ксилемы, и неполными, состоящими только из ксилемы или флоэмы. В тех случаях, когда часть прокамбия сохраняется, превращается затем в камбий, и пучок способен к вторичному утолщению, говорят об открытых пучках. Они встречаются у большинства двудольных и голосеменных растений. В закрытых пучках прокамбий полностью дифференцируется в проводящие ткани (у однодольных растений).

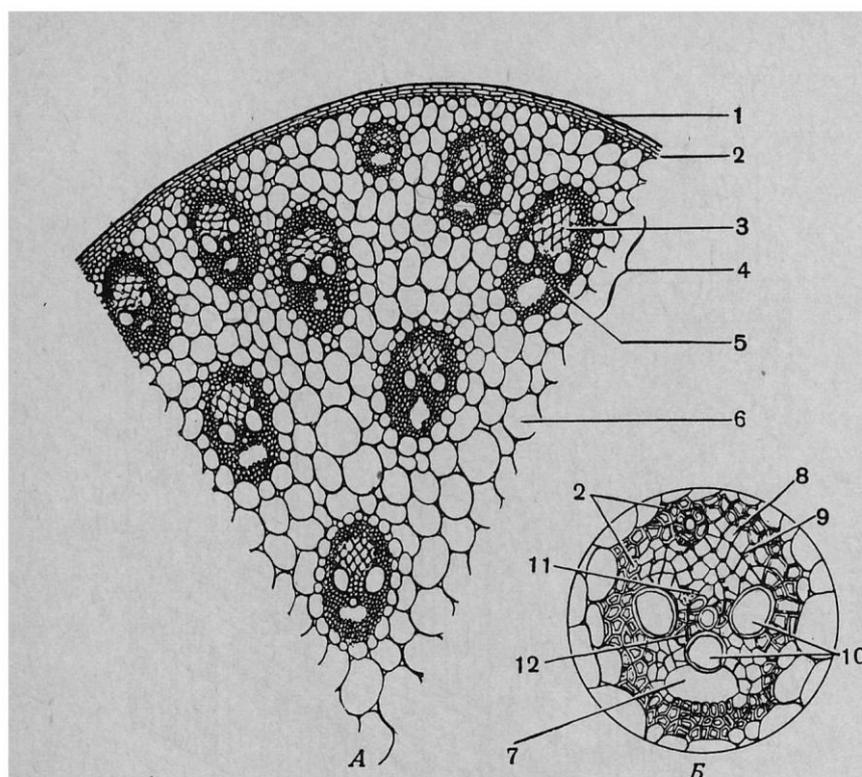


Рис. 10. Строение стебля однодольного растения – кукурузы:

А – поперечный срез; Б – увеличенное изображение сосудистого пучка;
 1 – эпидермис; 2 – механическая ткань; 3 – флоэма; 4 – сосудистый пучок;
 5 – ксилема; 6 – паренхима; 7 – межклетники; 8 – ситовидная трубка;
 9 – клетка-спутник; 10 – сосуды; 11 – ситовидная пластинка; 12 – трахеиды

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают пучки нескольких типов. Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы. Такие пучки называют коллатеральными.

У части двудольных растений (семейство пасленовые – картофель, томаты, баклажаны и др.; тыквенные – огурец, тыква, дыня, арбуз и т.д.) одна часть флоэмы располагается снаружи, а другая – с внутренней стороны ксилемы. Такой пучок называют биколлатеральным, а соответствующие участки флоэмы – наружной

и внутренней флоэмой. Камбий находится между наружной флоэмой и ксилемой.

Встречаются также концентрические пучки, при этом либо флоэма окружает ксилему (центроксилемные пучки), либо, наоборот, ксилема окружает флоэму (центрофлоэмные). Центрофлоэмные пучки найдены в стеблях и корневищах ряда двудольных (ревень, щавель) и однодольных (многие лилейные, осоковые). Известны пучки промежуточные по своим особенностям между закрытыми коллатеральными и центрофлоэмными. Центроксилемные пучки обычны для папоротников. В центре молодых корней голосеменных и покрытоименных, имеющих первичное строение, располагается проводящий пучок, получивший название радиального. Ксилема в таком пучке расходится лучами от центра, а флоэма располагается между лучами. Возникают эти пучки из прокамбия. В корнях двудольных и голосеменных между ксилемой и флоэмой сохраняется слой прокамбиальных клеток, которые позднее дифференцируются в камбий. Встречаются однолучевые (монархные), двухлучевые (диархные), трехлучевые (триархные), четырехлучевые (тетрархные), пятилучевые (пентархные) и многолучевые (полиархные) радиальные пучки. Последние обычны у однодольных.

Основные ткани

Большую часть тела растения составляют относительно мало специализированные основные ткани. Они занимают участки между другими постоянными тканями и присутствуют во всех вегетативных и репродуктивных органах. Основные ткани состоят из живых паренхимных клеток, разнообразных по форме: округлых, эллиптических, цилиндрических и т.д. Цитоплазма этих клеток чаще расположена по стенно. Клетки обычно тонкостенные, с простыми порами, но иногда их оболочки утолщаются и одревесневают. На основе главной выполняемой функции различают несколько подгрупп основных тканей: ассимиляционную, запасную, водоносную и воздухоносную.

По происхождению основные ткани почти всегда первичны и образуются при дифференциации клеток апикальных систем.

Ассимиляционная ткань. Основной функцией этой ткани является фотосинтез – процесс, при котором происходит поглощение и превращение электромагнитной энергии солнца хлорофиллом в хи-

мическую энергию с восстановлением углекислого газа, поглощаемого из атмосферы, и выделением кислорода. Синтезированные зелеными растениями органические вещества являются пищей для всех других организмов. Таким образом, зеленые растения являются первоисточником существования и развития жизни на Земле. К.А. Тимирязев писал, что зеленый лист, или, вернее микроскопическое зеленое зерно хлорофилла, является фокусом, точкой в мировом пространстве, в которую с одного конца притекает энергия солнца, а с другого – берут начало все проявления жизни на земле.

Процесс превращения солнечной энергии с помощью хлорофилла и с участием CO_2 и воды в потенциальную химическую энергию впервые был назван фотосинтезом в 1877 г. Фотосинтез, как процесс жизнедеятельности зеленого растения, является единственным процессом в биосфере, связанным с накоплением энергии от внешнего источника – солнца. Это явление природы составляет одно из основных звеньев биологического круговорота веществ. Обычно процесс фотосинтеза выражают элементарным уравнением



Процесс фотосинтеза протекает в листьях и молодых зеленых стеблях.

Важнейшей частью пластинки листа является *мезофилл*, с помощью которого осуществляется фотосинтез. Остальные ткани обеспечивают нормальную работу мезофилла. Прозрачный эпидермис, покрывающий лист плотным слоем, регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных проводящих пучков, составляющих основу жилкования листа, снабжает мезофилл водой и растворами солей, а также обеспечивает отток пластических веществ, образовавшихся в процессе ассимиляции. Механические ткани листа – склеренхима различных типов и колленхима – обеспечивают ему определенную прочность. Лист в наибольшей степени связан с окружающей средой и поэтому очень пластичен как по особенностям макро-, так и микроструктуры.

Мезофилл занимает все пространство между верхней и нижней эпидермой листа, исключая проводящие пучки и участки механической ткани. Клетки мезофилла относятся к основной хлорофиллоносной паренхиме. Чаще всего они дифференцированы на две ткани –

палисадную (столбчатую) и губчатую. Клетки палисадной ткани более или менее вытянутую длину и располагаются в один или несколько рядов, относительно плотно соприкасаясь друг с другом. Палисадная ткань содержит примерно $3/4 - 4/5$ всех хлоропластов листа, поэтому здесь осуществляется главная работа по ассимиляции CO_2 (рис. 11).

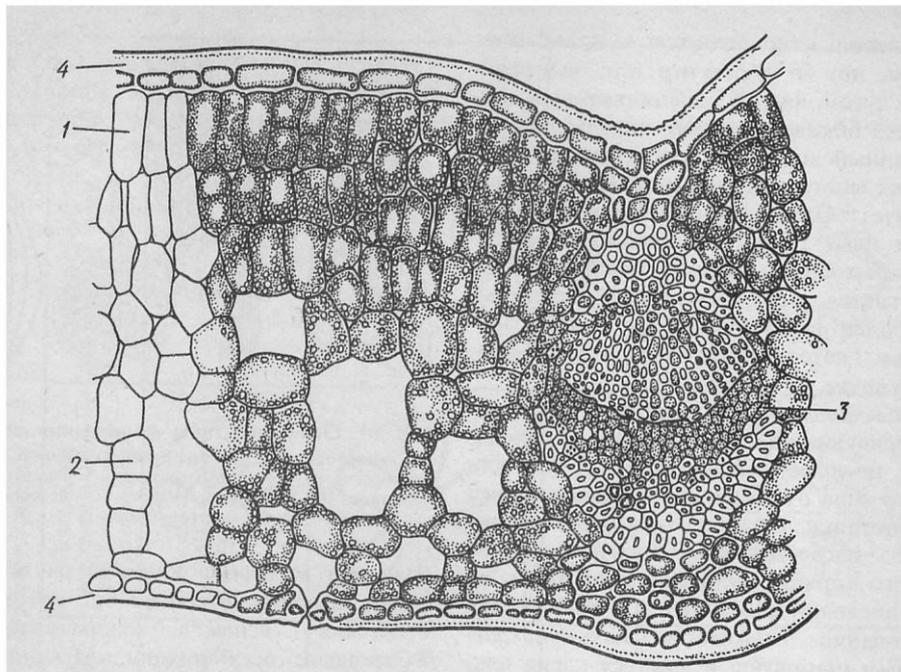


Рис. 11. Поперечный срез листа брусники:
1 – палисадная паренхима; 2 – губчатая паренхима;
3 – проводящий пучок жилки; 4 – эпидермис

Клетки губчатой ткани, как правило, располагаются очень рыхло. Через межклетники свободно осуществляется газообмен внутри листа. Часто такую ткань называют аэренхимой. В этом случае ассимиляционная функция совмещается с воздухоносной. CO_2 , поступающий через устьица внутрь листа, свободно распределяется по всей толще мезофилла, а выделяемый при фотосинтезе O_2 по межклетникам поступает к устьицам и через них выделяется наружу, в атмосферу. Благодаря развитой системе межклетников мезофилл обладает громадной внутренней поверхностью, во много раз превышающей наружную поверхность листа. У некоторых растений поверхность мезофилла увеличена за счет складок клеток, вдающихся внутрь (так называемая складчатая паренхима ряда хвойных).

На толщину мезофилла и особенности палисадной и губчатой тканей существенное влияние оказывают факторы внешней среды, в частности интенсивность освещения. У теневыносливых растений палисадная ткань нередко состоит лишь из одного слоя ворончатых по форме клеток. Наоборот, у растений открытых местообитаний палисадная паренхима обычно насчитывает несколько слоев клеток и имеет значительную общую толщину.

У растений умеренной климатической зоны, где вода в почве имеется в достаточном количестве, палисадная ткань, как правило, размещена на верхней стороне пластинки, а губчатая – на нижней.

Эпидермис сохраняется на листе в течение всей его жизни. За редчайшим исключением он покрывает лист сплошным «чехлом». Специализированными межклетниками эпидермиса являются устьичные щели.

Разнообразие в строении эпидермиса выражается в различной толщине клеточных оболочек, кутикулы, в наличии разного типа волосков, в числе устьиц и их размещении. Большинство такого рода особенностей зависит от условий местообитания и лишь отчасти определяется наследственностью. Устьица могут встречаться на обеих сторонах листа, только на верхней стороне у части водных растений, но наиболее типично они располагаются только на нижней стороне. Чаще всего устьица распределяются на поверхности листа беспорядочно и более или менее равномерно. Но на вытянутых листьях однодольных устьица обычно имеют вид правильных рядов в промежутках между жилками и их щели ориентированы параллельно продольной оси листа.

Проводящие ткани составляют основу жилок листа. Они состоят из первичных ксилемы и флоэмы, возникающих из прокамбия, и объединены обычно в закрытые коллатеральные пучки. Эти пучки образуют в листе непрерывную систему, связанную с проводящей системой стебля. Ксилема всегда ориентирована в сторону морфологически верхней, а флоэма – морфологически нижней поверхности листа. Пучки мелких жилок содержат лишь незначительное число собственно проводящих элементов. Как правило, пучки не соприкасаются непосредственно с мезофиллом листа, но отделены от них более крупными, часто лишенными хлорофилла обкладочными клетками, регулирующими передвижение веществ.

Наибольшую роль в снабжении листа растворами солей, водой и в оттоке образующихся в нем пластических веществ играют мелкие жилки, погруженные в мезофилл.

Механические ткани листа выполняют роль арматуры и противостоят его разрыву и раздавливанию. Волокна чаще сопровождают крупные проводящие пучки. Вместе с обкладочными клетками и проводящими пучками волокна образуют крупные жилки. В крупных жилках или по краю листа нередко находится колленхима, предохраняющая лист от разрывов. В мезофилле, особенно у видов, имеющих толстые листья, нередко встречаются разного вида склереиды, выполняющие функцию распорок.

Запасающие ткани. В запасающих тканях откладываются избыточные в данный период развития растения продукты метаболизма: белки, углеводы, жиры и др. Обычно это паренхимные живые тонкостенные клетки, но иногда оболочки клеток запасающих тканей могут утолщаться и тогда у них появляется дополнительная механическая функция.

Запасающие ткани широко распространены у растений и имеются в самых различных органах. У однолетних и многолетних растений это обычно эндосперм или зародыш семян. Многолетние растения, кроме того, накапливают запасные вещества в клубнях, луковицах, утолщенных корнях, сердцевине стеблей. Местом хранения резервных веществ может быть также паренхима проводящих тканей. Подобно ассимиляционным тканям, запасающая ткань нередко превращается в хлоренхиму (особенно в надземных органах).

Водоносная ткань. Назначение этой ткани – запасание воды. Крупноклеточная тонкостенная водоносная паренхима имеется в стеблях и листьях растений-суккулентов (кактусы, агавы, алоэ) и растений засоленных местообитаний (солерос). Крупные водоносные клетки встречаются в листьях злаков. В вакуолях клеток водоносной паренхимы есть слизистые вещества, способствующие удержанию влаги.

Воздухоносная ткань (аэренхима). Паренхиму со значительно развитыми межклетниками называют аэренхимой. Аэренхима хорошо развита в разных органах водных и болотных растений, но встречается и у сухопутных видов. Назначение аэренхимы – снабжение тканей кислородом, в некоторых случаях – листьев диоксидом углерода для обеспечения плавучести растений.

1.3. Ткани животного происхождения

Исследователи несколько расходятся во мнениях по вопросу о том, как следует классифицировать различные типы животных тканей и сколько вообще существует таких типов. Как правило, чаще всего склоняются к выделению следующих типов животных тканей: эпителиальной, соединительной, мышечной, нервной и репродуктивной.

Эпителиальная ткань

Эпителиальная ткань состоит из клеток, которые образуют наружные покровы тела или выстилают его внутренние полости. Эпителиальная ткань может выполнять функции защиты, всасывания, секреции и восприятия раздражения или одновременно несколько из этих функций.

Эпителий защищает нижележащие клетки от механического повреждения, воздействия вредных химических веществ и бактерий, высыхания. Наружный слой кожи, выстилка ротовой полости, пищевода и влагалища образованы *многослойным плоским эпителием*, который образован несколькими слоями плоских клеток в форме многоугольников, накладывающихся друг на друга.

Клетки *цилиндрического эпителия* имеют продолговатую форму и напоминают столбики или колонны, ядро обычно расположено ближе к основанию клетки. Цилиндрическим эпителием выстланы стенки желудка и кишечника. Эти клетки предназначены для выполнения секреторной функции, а также для всасывания питательных веществ и воды.

Клетки *кубического эпителия*, имеющие кубовидную форму, выстилают стенки почечных канальцев и служат для выделения самых разнообразных веществ.

Ресничный эпителий образован цилиндрическими клетками, которые имеют на свободной поверхности протоплазматические отростки – реснички. Ритмическое биение ресничек продвигает находящийся у поверхности клеток материал в определенном направлении. Так, большая часть дыхательных путей выстлана цилиндрическим ресничным эпителием.

Чувствительный (сенсорный) эпителий содержит клетки, специализированные для восприятия раздражений. Примером может

служить выстилка носовой полости – обонятельный эпителий, с помощью которого воспринимаются запахи.

Клетки *железистого эпителия* цилиндрической или кубической формы специализированы для секреции различных веществ, например, молока, пота и т.д.

Соединительная ткань

К группе соединительных тканей относятся собственно соединительная ткань (рыхлая и плотная), хрящевая, костная, кровь. Разновидностью рыхлой соединительной ткани является жировая ткань.

На долю соединительной ткани приходится в среднем 16 % массы мясной туши большинства домашних животных. Она входит в состав всех органов и выполняет многочисленные функции: опорную, связующую, питательную, защитную. Как сырье соединительная ткань широко применяется при производстве мясных продуктов, желатина, клея и т.д.

Главной особенностью соединительной ткани является наличие сильно развитого межклеточного вещества и относительно небольшое число клеток. Межклеточное вещество состоит из однородного аморфного основного вещества и тончайших волоконцев. В зависимости от вида соединительной ткани основное вещество может быть полужидкое, слизеподобное. В результате химических изменений основное вещество уплотняется, не теряя эластичности, и превращается в хрящевую ткань. Дальнейшее уплотнение основного вещества в результате накопления минеральных солей приводит к образованию прочной костной ткани.

Рыхлая соединительная ткань

Если в собственно соединительной ткани много клеток и относительно немного волокнистого межклеточного вещества, то такую ткань называют рыхлой соединительной тканью. Расположение волокнистого межклеточного вещества в собственно соединительной ткани может быть различным, и это находит выражение в ее классификации. Если волокна в ткани располагаются в различных направлениях, то такую ткань называют неоформленной, а если в одном направлении – оформленной. Рассматривая одну из разновидностей

собственно соединительной ткани – рыхлую неоформленную соединительную ткань, можно заметить, что некоторые ее клетки совместно с клетками крови и другими клетками соединительной ткани принимают активное участие в защитных реакциях организма – фагоцитозе и воспалении, что свидетельствует о единстве крови и рыхлой неоформленной соединительной ткани в процессе развития воспаления.

Рыхлая неоформленная соединительная ткань очень распространена в организме человека и млекопитающих животных и располагается под кожей, заполняет пространства между клетками, тканями и органами, сопровождает сосуды, нервы и протоки. Она также состоит из клеток и межклеточного вещества. Клеточные элементы рыхлой неоформленной соединительной ткани представлены периваскулярными клетками – перицитами, ретикулярными клетками – фибробластами, гистиоцитами, тучными, жировыми и пигментными клетками (рис. 11). Кроме того, в этой ткани встречаются клетки крови – лимфоциты, плазмциты, а также макрофаги. В состав межклеточного вещества рыхлой неоформленной соединительной ткани входит волокнистое и аморфное вещество. Волокнистое межклеточное вещество преколлагеновыми, эластическими, коллагеновыми и ретикулярными волокнами, а аморфное – высокомолекулярными кислыми мукополисахаридами – гепарином, гиалуроновой и хондроитинсерной кислотой, которые связаны с белками.

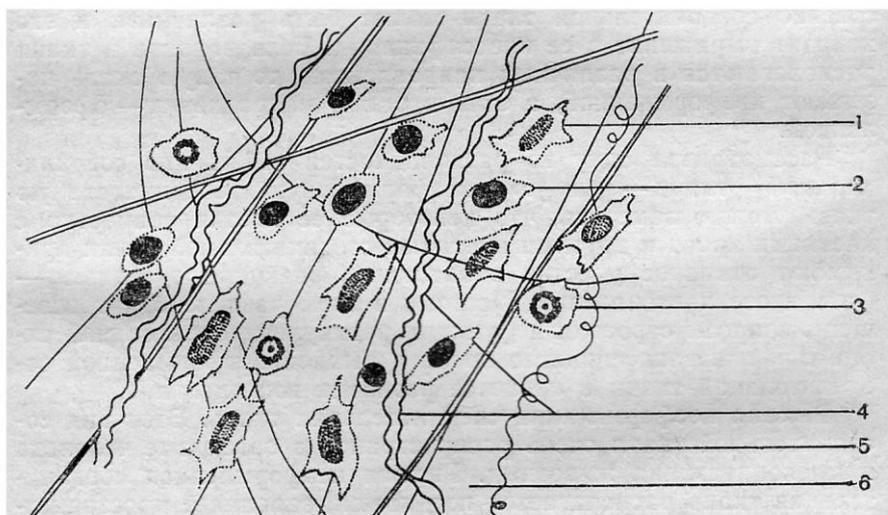


Рис. 11. Рыхлая неоформленная соединительная ткань:
 1 – фибробласт; 2 – гистиоцит; 3 – тучная клетка; 4 – коллагеновые волокна;
 5 – эластические волокна; 6 – аморфное межклеточное вещество

Периваскулярные клетки, или перициты, являются малодифференцированными клетками и располагаются по периферии кровеносных капилляров. Они имеют удлиненную, часто веретеновидную форму. Цитоплазма имеет отростки, окрашивающиеся слабо и неравномерно. В центре клетки располагается округлое или овальное ядро, богатое хроматином. Периваскулярные клетки напоминают фибробласты, но имеют меньшие размеры.

Фибробласты являются основной клеточной формой рыхлой неоформленной соединительной ткани. Фибробласты имеют уплощенную форму, а в поперечном разрезе – веретеновидную. Длина клеток около 20 мкм. Цитоплазма фибробластов образует отростки. Ядро овальной формы, располагается в центральной утолщенной части клетки, оно слегка вдавлено в месте локализации клеточного центра. Хроматин ядра мелкодисперсный, распыленный. В ядре располагается одно либо несколько ядрышек. Ядро фибробластов окрашивается слабо, а ядрышки – интенсивно.

Фибробласты, как показывает их название, являются основным продуцентом волокнистого межклеточного вещества – коллагеновых и эластических волокон, а также аморфного межклеточного вещества.

Наряду с фибробластами в рыхлой неоформленной соединительной ткани взрослых организмов встречаются более дифференцированные формы фибробластов, закончившие цикл развития, – фиброциты. Последние утрачивают способность к митотическому делению и не продуцируют межклеточного вещества соединительной ткани. В отличие от ядра фибробластов ядро фиброцитов содержит больше хроматина и интенсивнее окрашивается щелочными красителями. Объем ядра у этих клеток уменьшается, форма его приближается к сферической, размеры клеток также уменьшаются.

Гистиоциты в рыхлой неоформленной соединительной ткани содержатся примерно в том же количестве, что и фибробласты. По функции гистиоциты отличаются от фибробластов тем, что не образуют межклеточного вещества соединительной ткани, а выполняют трофическую и защитную роль. Гистиоциты имеют округлую или овальную форму, границы клетки четко очерчены и лишь под электронным микроскопом видно, что цитоплазма клеток имеет субмикроскопические пластинчатые отростки, при помощи которых гистиоциты охватывают и фагоцитируют различные частицы.

Ядро гистиоцитов чаще овальной либо бобовидной формы, контуры ядра слегка изрезаны. В ядре наблюдается много хроматина. Цитоплазма гистиоцитов богата вакуолями, пиноцитозными пузырьками, мелкими гранулами, лизосомами, пищеварительными вакуолями, или фагосомами. Однако в цитоплазме этих клеток наблюдается мало митохондрий, цитоплазматических мембран комплекса Гольджи и эндоплазматической сети. Гистиоциты способны к амебоидному движению при помощи псевдоподий цитоплазмы. Они интенсивно фагоцитируют нейтральные жиры, коллоидные красители; последнее свойство используется для идентификации этих клеток.

В рыхлой неоформленной соединительной ткани гистиоциты чаще всего встречаются в непосредственной близости от мелких кровеносных сосудов и в местах скопления жировых клеток. При воспалительных процессах гистиоциты перемещаются в очаг воспаления, где фагоцитируют инородные частицы и белки, переваривая их при помощи гидролитических ферментов лизосом. В очаге воспаления гистиоциты увеличиваются в размерах, становятся иногда многоядерными и превращаются в макрофаги.

Жировые клетки, или липоциты, – клетки, в цитоплазме которых накапливается жир. Жир в клетках появляется сначала в виде очень мелких капель, которые затем сливаются в одну крупную каплю, заполняющую почти всю цитоплазму. В таких клетках цитоплазма оттесняется на периферию, под плазмалемму и располагается там узким ободком, в наиболее широкой части которого лежит ядро, имеющее серповидную форму. В этом же месте размещается очень плохо развитый комплекс Гольджи и почти полностью отсутствует эндоплазматическая сеть. Таким образом, с накоплением жира в клетке редуцируются органоиды и резко возрастают ее размеры – до 120 мкм. Жир в жировых клетках представлен в основном триглицеридами, а иных липидов – фосфолипидов, холестерина, свободных жирных кислот и др. – немного.

В рыхлой неоформленной соединительной ткани жировые клетки располагаются группами по периферии мелких кровеносных сосудов. При хорошем питании организма скопления жировых клеток бывают настолько велики, что рыхлая неоформленная соединительная ткань превращается в жировую ткань. Жировая ткань млекопитающих животных и человека подразделяется на белую и бурую жировую ткань.

Белая жировая ткань у человека располагается под кожей нижней части живота, бедер, ягодиц, в сальнике, брыжейке, подбрюшной. Скопления жировых клеток разделяются прослойками рыхлой неоформленной соединительной ткани на небольшие дольки, внутри которых жировые клетки располагаются настолько плотно, что их форма становится многоугольной. Клетки рыхлой неоформленной соединительной ткани сдавливаются и располагаются между жировыми клетками, коллагеновыми и эластическими волокнами, кровеносными и лимфатическими сосудами.

Количество белой жировой ткани изменяется в зависимости от питания организма. При недостаточном питании используется резервный жир, при распаде которого выделяется энергия и высвобождается большое количество воды. В этом случае жировые капли в цитоплазме клеток распадаются на мелкие капельки, которые окружаются митохондриями. Последние при помощи оксидазы жирных кислот расщепляют жир, а сами жировые клетки, потерявшие много жира, принимают исходные размеры и форму.

Бурая жировая ткань обнаружена лишь у новорожденных детей и у тех видов млекопитающих животных, которые в зимний период впадают в продолжительную спячку. Локализована бурая жировая ткань у млекопитающих животных и человека в области лопаток, на шее, вдоль позвоночника, за грудиной, между мышцами подвешивающего пояса верхней конечности. Бурый цвет жировой ткани обусловлен значительным развитием густой сети мелких кровеносных сосудов, а также наличием пигментов – цитохромов, имеющих в многочисленных митохондриях жировых клеток. В отличие от клеток белой жировой ткани эти жировые клетки имеют меньшие размеры, а жировые включения представлены мелкими каплями, которые сплошь окружены митохондриями. Ядра округлой формы и располагаются в центре клеток. В жировых клетках бурой жировой ткани митохондрии при расщеплении жира образуют мало молекул аденозинтрифосфорной кислоты и значительное количество энергии выделяется в виде тепла, согревающего организм.

Основными функциями жировой ткани являются запасание питательного материала, защита внутренних органов от ударов и сотрясений, предохранение организма от переохлаждения.

Жировая ткань широко используется при производстве пищевых продуктов (колбасы, полуфабрикаты и др.), топленых жиров пищевого и технического назначения.

Тучные клетки, или тканевые базофилы (гепариноциты), у млекопитающих животных и человека, помимо рыхлой неоформленной соединительной ткани, наблюдаются в миндалинах, печени, зубной железе, стенке матки, молочных железах, подслизистой оболочке пищеварительного канала, языке. В этих органах тучные клетки располагаются по ходу мелких кровеносных и лимфатических сосудов. Эти клетки имеют разнообразную форму, и цитоплазма их образует отростки лишь во время амёбовидных движений. Ширина тучных клеток может достигать 14 мкм, а длина – 22 мкм. Ядро располагается зачастую в центре клетки, оно невелико, хроматин в нем мелкозернистый, хорошо заметно одно или несколько ядрышек.

Вся цитоплазма тучных клеток заполнена зернистостью. У молодых гепариноцитов зернистость локализуется в околядерной зоне, а затем заполняет всю цитоплазму. Обилие специфической зернистости в цитоплазме обусловило наименование этого вида клеток – тучные. Зернистость тучных клеток содержит мукополисахарид гепарин, препятствующий свертыванию крови, отсюда и иное наименование этих клеток – гепариноциты. Кроме гепарина, зернистость тучных клеток содержит гиалуроновую и хондроитинсерную кислоты, а также физиологически активные вещества – гистамин и серотонин. Цитоплазматическая зернистость имеет вид плотных телец, зачастую округлой формы, диаметром 0,3...1 мкм. Эти тельца имеют сетчатое, пластинчатое либо кристаллическое строение. Тучные клетки способны выделять гранулы за пределы клетки.

Пигментные клетки в рыхлой неоформленной соединительной ткани человека и млекопитающих животных сконцентрированы лишь в определенных местах. Пигментные клетки более широко представлены у низших позвоночных и беспозвоночных, у которых они известны под иным названием – хроматофоры.

Пигментные клетки имеют большие размеры, цитоплазма их образует тонкие ветвистые отростки. Ядро находится в центре клетки, оно округлое и имеет ядрышко. Цитоплазма пигментных клеток заполнена коричневым и черным пигментом в виде мелких зерен или коротких палочек. Пигменты относятся к группе меланинов (*melanos* – темный, черный) и являются продуктами недоокисления ами-

нокислоты тирозина, поэтому пигментные клетки часто называют меланоцитами.

Межклеточное вещество рыхлой неоформленной соединительной ткани может быть аморфным и волокнистым. Аморфное межклеточное вещество представлено мукополисахаридами – гепарином, гиалуроновой и хондроитинсерной кислотами. Они продуцируются тучными клетками, а кислоты – фибробластами. Поскольку кислые мукополисахариды со временем могут изменять свою вязкость вследствие связывания различного количества воды, то аморфное межклеточное вещество имеет различную плотность: меньшую в молодом возрасте и большую при старении организма. Аморфное межклеточное вещество все время обновляется: оно, с одной стороны, продуцируется упомянутыми клетками, а с другой – гидролизуется и рассасывается при помощи ферментов, например гиалуронидазы.

Волокнистое межклеточное вещество рыхлой неоформленной соединительной ткани представлено преколлагеновыми, коллагеновыми, эластическими и ретикулярными волокнами. Коллагеновые волокна построены из волокнистого белка коллагена. В состав коллагенового волокна входят пучки тонких волокон – фибрилл, соединенных между собой межклеточным цементирующим веществом. В свою очередь, коллагеновые фибриллы состоят из множества еще более тонких протофибрилл, образованных молекулами белка коллагена. Протофибриллы в коллагеновой фибрилле располагаются настолько закономерно, что области перекрытия молекул коллагена образуют более светлую, а промежутки между молекулами – более темную зону фибриллы. В связи с этим коллагеновые волокна в электронном микроскопе имеют поперечную исчерченность с длиной периода в 64 нм. Спиральное расположение полипептидных цепей молекулы коллагена, протофибрилл коллагена, а также коллагеновых волокон обуславливает характерную для коллагеновых волокон малую растяжимость и большую механическую прочность. Образуют коллагеновые волокна фибробласты, которые вначале синтезируют белок тропоколлаген, а затем последний в межклеточном веществе полимеризуется в коллагеновые протофибриллы.

Молодые коллагеновые волокна, которые еще богаты мукополисахаридами, называются преколлагеновыми волокнами.

В рыхлой неоформленной соединительной ткани коллагеновые волокна располагаются в различных направлениях и не соединяются между собой.

Эластические волокна построены из волокнистого белка проэластина (*elasticus* – упругий, гибкий, растяжимый) и полисахарида эластомуцина, который объединяет белковые нити. Образуют эластические волокна фибробласты. Эластические волокна в рыхлой неоформленной соединительной ткани могут соединяться друг с другом, образуя эластические сети. В отличие от коллагеновых волокон эластические волокна не столь прочны, однако весьма растяжимы и эластичны. Они имеют способность сильно преломлять свет, поэтому их можно увидеть в натуральных препаратах соединительной ткани в виде прямых, тонких, блестящих нитей. Эластические волокна весьма устойчивы к воздействию щелочей и кислот. В процессе старения эластических волокон снижается их растяжимость и они распадаются на отдельные фрагменты.

Благодаря характерному строению рыхлая соединительная ткань заполняет промежутки между всеми органами, мускулами; выстилает кровеносные сосуды; образует подкожную клетчатку; выполняет питательную и защитную функции.

Плотная соединительная ткань

Этот вид соединительной ткани характерен тем, что в нем волокнистое, или фибриллярное, межклеточное вещество превалирует над клетками и аморфным межклеточным веществом. В зависимости от расположения соединительнотканых волокон плотная соединительная ткань подразделяется на два вида: плотную неоформленную и плотную оформленную соединительную ткань. В плотной неоформленной соединительной ткани пучки волокон межклеточного вещества располагаются в различных направлениях и не имеют строгой, закономерной линейной ориентации. В плотной оформленной соединительной ткани, как свидетельствует ее наименование, пучкам соединительнотканых волокон свойственна закономерная линейная ориентация, отражающая воздействие механических сил на ткань. В зависимости от того, какие волокна составляют основную массу ткани, плотная оформленная соединительная ткань подразделяется на коллагеновую и эластическую.

Плотная неоформленная соединительная ткань у человека и млекопитающих животных образует основу кожи (рис. 12).

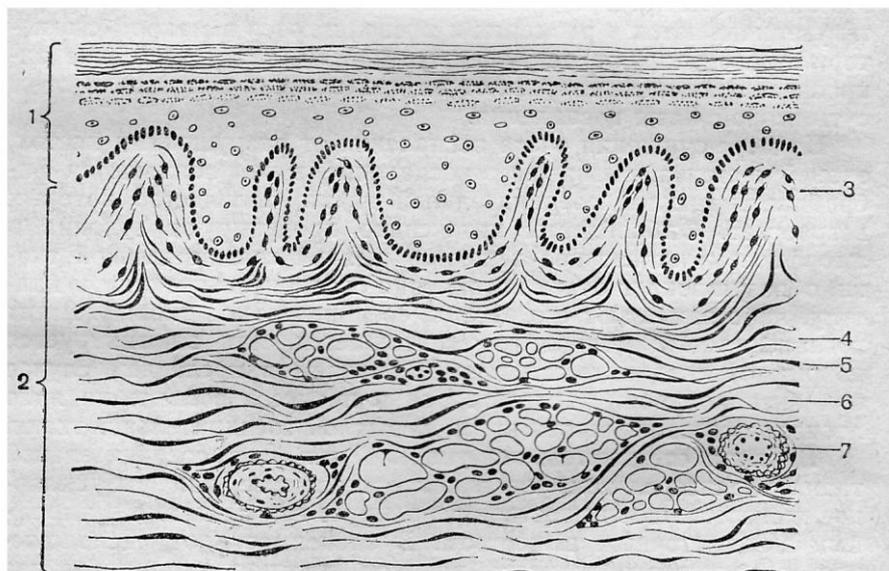


Рис. 12. Плотная неоформленная соединительная ткань кожи человека:
1 – эпидермис; 2 – дерма; 3 – сосочковый слой дермы; 4 – сетчатый слой дермы;
5 – эластические волокна; 6 – пучки коллагеновых волокон;
7 – кровеносные сосуды

Вследствие постоянного и всестороннего механического воздействия пучки коллагеновых волокон располагаются в различных плоскостях и переплетаются. Наряду с коллагеновыми волокнами в этом виде соединительной ткани имеется некоторое количество эластических волокон, которые располагаются в прослойках рыхлой неоформленной соединительной ткани между пучками коллагеновых волокон, а также по ходу сосудов и нервов. Клеток в этой ткани мало, они в основном представлены фибробластами, фиброцитами, изредка встречаются и другие клетки, встречающиеся в рыхлой неоформленной соединительной ткани.

В межклеточном веществе плотной соединительной ткани мало основного вещества и много коллагеновых, ретикулиновых и эластиновых волокон, которые могут располагаться либо параллельно друг другу (в сухожилиях) либо образовывать густую, беспорядочно и плотно переплетенную сеть (в дерме кожи). Такая ткань встречается в организме повсюду: она связывает кожу с мышцами, удерживает в надлежащем положении железы и соединяет много другие образования. Специализированными видами плотной соединительной ткани являются сухожилия и связки. Сухожилия – не эластичные, но гибкие

тяги, прикрепляющие мышцы к костям. Связки обладают некоторой упругостью и соединяют между собой кости. Особенно густое сплетение соединительнотканых волокон находится в дерме, располагающейся между эпидермисом и подкожной клетчаткой; именно этот слой после химической обработки – дубления – превращается в выделанную кожу.

Плотная оформленная коллагеновая соединительная ткань образует сухожилия и связки. В этих структурных компонентах опорно-двигательного аппарата человека и млекопитающих пучки коллагеновых волокон располагаются параллельно друг другу и довольно плотно. Между пучками волокон остаются треугольные щели, в которых в межклеточном аморфном веществе располагаются фиброциты.

Цитоплазма фиброцитов тонкими пластинками окружает пучки коллагеновых волокон первого порядка. В поперечном разрезе фиброциты имеют почти треугольную форму и называются сухожильными клетками. Фиброциты, или сухожильные клетки, располагаются цепочками между пучками коллагеновых волокон первого порядка.

Пучки коллагеновых волокон первого порядка объединяются в пучок второго порядка, который окружается тонкой прослойкой рыхлой неоформленной соединительной ткани – эндотением (*tendo* – сухожилие). По такому же принципу пучки коллагеновых волокон второго порядка объединяются в пучки третьего порядка, которые также окружаются прослойками соединительной ткани, но эти прослойки более мощные и носят название перитенония. Последний построен из двух видов соединительной ткани: внутренняя часть перитенония, прилежащая к коллагеновым волокнам и продолжающаяся в эндотений, представлена рыхлой неоформленной соединительной тканью, а наружная его часть – плотной оформленной соединительной тканью, волокна которой располагаются циркулярно, охватывая сухожилие. Иногда пучки коллагеновых волокон третьего порядка и являются сухожилием или связкой, но встречаются еще и пучки четвертого порядка. Таким образом, перитеноний является наружной соединительнотканной оболочкой сухожилия, от которой внутрь сухожилия отходят прослойки рыхлой неоформленной соединительной ткани. По этим прослойкам соединительной ткани к сухожилиям и связкам подходят сосуды и нервы. В сухожилиях и связках наряду с

пучками коллагеновых волокон имеется весьма незначительное количество эластических волокон.

Плотная оформленная эластическая соединительная ткань у человека и млекопитающих животных образует вейную связку и головные связки. Строение этой ткани напоминает строение плотной оформленной коллагеновой соединительной ткани, с той лишь разницей, что основными структурными компонентами ее являются эластические волокна. Коллагеновых волокон в этой ткани мало. Эластические волокна подразделяются тонкими прослойками рыхлой неоформленной соединительной ткани, которая одновременно их и объединяет. В этих прослойках располагаются также немногочисленные тонкие коллагеновые волокна. Хотя эластические волокна и идут в одном направлении, но они лишены прямолинейности, свойственной плотной оформленной коллагеновой соединительной ткани. Плотная оформленная эластическая соединительная ткань не подразделяется на пучки, как коллагеновая. Ее клеточные элементы представлены преимущественно фиброцитами, однако в ней встречаются и другие клетки, которые присущи рыхлой неоформленной соединительной ткани. Последние располагаются по ходу кровеносных сосудов между эластическими волокнами.

Хрящевая ткань

Хрящевая ткань широко представлена в теле позвоночных животных и человека. Она также состоит из клеток и межклеточного вещества и характеризуется тем, что ее межклеточное вещество представлено большим количеством плотного основного вещества и волокон. Клетки лежат в небольших полостях – капсулах – поодиночке или группами (по 2 или по 4). Хрящевая ткань, обладая твердостью и упругостью, является одним из компонентов скелета и выполняет опорную и механическую функции. Она служит исходной тканью для развития в процессе эмбрионального гистогенеза трубчатых костей скелета. Хрящевая ткань подразделяется на 3 вида: гиалиновую, эластическую и волокнистую хрящевую ткань.

Гиалиновая хрящевая ткань или гиалиновый (стекловидный) хрящ полупрозрачен, имеет голубоватый оттенок. Он покрывает суставные поверхности костей, находится на концах ребер, в трахее, в

носовой перегородке. В межклеточном веществе гиалинового хряща с возрастом откладываются соли кальция.

Гиалиновая хрящевая ткань, как и любой другой вид хрящевой ткани, состоит из клеток, называемых хондробластами и хондроцитами (*chondros* – хрящ), а также межклеточного аморфного и волокнистого вещества, продуцируемого хондробластами. Волокнистое межклеточное вещество гиалиновой хрящевой ткани представлено очень тонкими пучками коллагеновых волокон, которые погружены в аморфное межклеточное вещество, состоящее из кислых мукополисахаридов – гиалуроновой и хондроитинсерной кислот и их соединений с протеинами типа хондромукоида. Несмотря на то, что мукополисахариды связывают большое количество (до 70 %) воды, вязкость межклеточного вещества хрящевой ткани очень высока. При световой микроскопии в гиалиновой хрящевой ткани не видно коллагеновых волокон, поскольку коэффициент их преломления равен таковому аморфного межклеточного вещества. Коллагеновые волокна обнаруживаются лишь при поляризационной микроскопии, а также при специальной обработке хрящевой ткани (рис. 13).

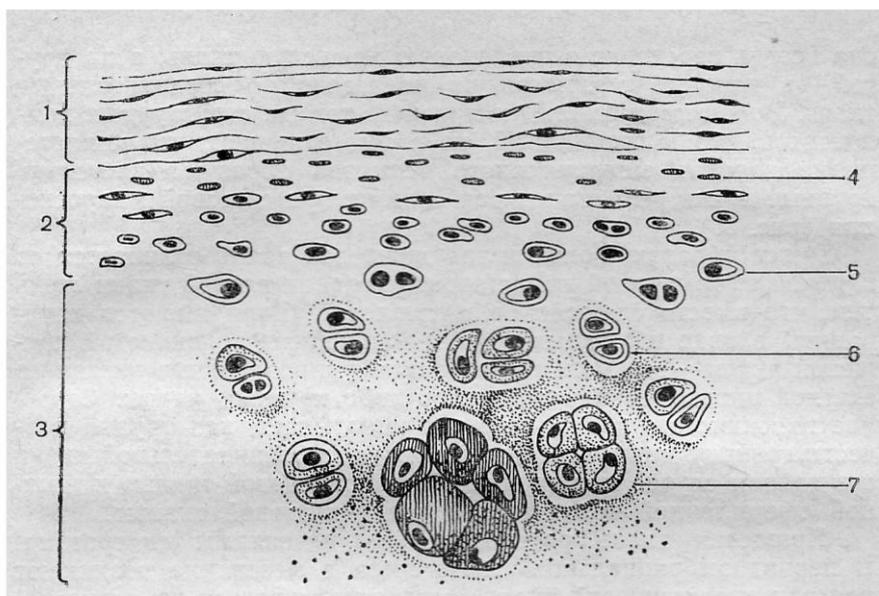


Рис. 13. Гиалиновый хрящ:

1 – перихондрий; 2 – зона молодой хрящевой ткани; 3 – зона высокодифференцированной хрящевой ткани; 4 – хондробласты; 5 – хондроциты; 6 – изогенные группы хондроцитов; 7 – хрящевая капсула

По периферии гиалиновый хрящ одет плотной соединительной тканью, называемой надхрящницей или перихондрием, в состав кото-

рой входят молодые хрящевые клетки – хондробласты, а также фибробласты, фиброциты и пучки толстых коллагеновых волокон. Между ними располагаются кровеносные сосуды и нервы, окруженные очень тонкими прослойками рыхлой неоформленной соединительной ткани. Хондробласты локализуются в основном в поверхностных периферических зонах хряща на границе последнего с перихондрием. Они имеют вид мелких веретенообразных клеток, лежащих параллельно надхрящнице. Ядро хондробластов овальное, несколько удлиненное, бедное хроматином. Размножаясь митозом, хондробласты вытесняют часть клеток в более глубокие части хряща.

Хондробласты средней зоны хряща постепенно дифференцируются в хондроциты, которые утрачивают способность к синтезу коллагеновых волокон и межклеточного аморфного вещества. Хондроциты в глубоких зонах хряща округляются и начинают делиться amitotически, однако ввиду большой плотности межклеточного вещества хрящевой ткани они не могут отойти друг от друга и образуют изогенные, или одинаковые по происхождению, группы клеток, в состав которых входят несколько хондроцитов.

Вокруг изогенных групп хрящевых клеток в межклеточном веществе возникает светлая зона – хрящевая капсула за счет того, что хондромукоид в процессе старения превращается в простой белок альбумоид, который не содержит уже хондроитинсерной кислоты.

Коллагеновые волокна межклеточного вещества гиалинового хряща вплетаются в перихондрий, составляя с ним единое целое. Хрящевая ткань не имеет сосудов, и питание хряща осуществляется за счет сосудистой сети надхрящницы.

Эластическая хрящевая ткань образует эластический, или сетчатый, хрящ. Этот вид хрящевой ткани встречается у человека и млекопитающих животных в ушной раковине, наружном слуховом проходе, слуховых трубах, надгортаннике и некоторых хрящах гортани. Она построена по тому же принципу, что и гиалиновая хрящевая ткань, но отличается от последней тем, что непрозрачна. В натуральных препаратах она окрашена в желтоватый цвет, и, что самое главное, в межклеточном веществе наряду с тонкими коллагеновыми волокнами располагается сеть толстых, видимых в световом микроскопе эластических волокон (рис. 14). Изогенных групп клеток в эластической хрящевой ткани меньше, чем в гиалиновой. В эластическом

хряще в отличие от гиалинового никогда не наблюдается отложения солей кальция, или обызвествления.

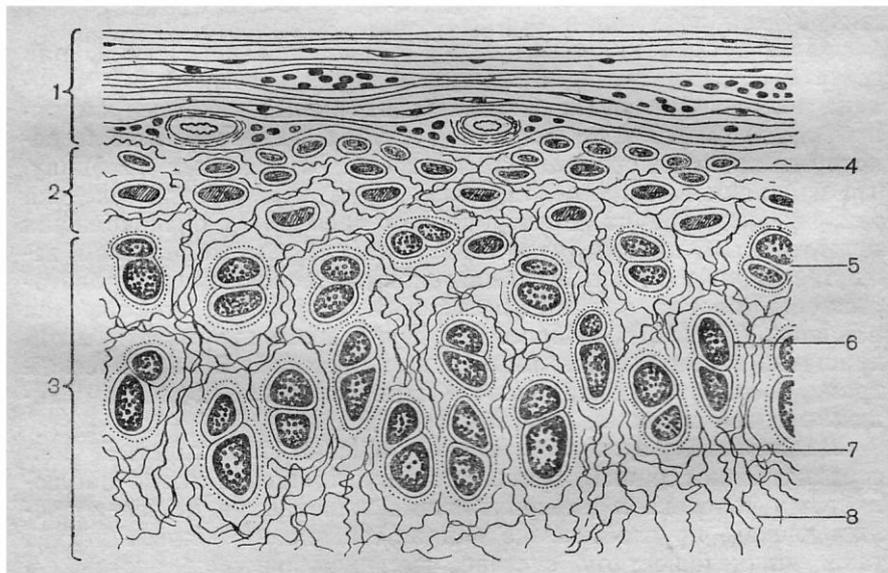


Рис. 14. Эластический хрящ млекопитающего:

1 – перихондрий; 2 – зона молодой хрящевой ткани; 3 – зона высокодифференцированной хрящевой ткани; 4 – хондробласт; 5 – хондроциты; 6 – изогенные группы хондроцитов; 7 – хрящевая капсула; 8 – эластические волокна

Волокнистая хрящевая ткань образует волокнистый, или соединительнотканый, хрящ. Этот вид хрящевой ткани наблюдается у человека и млекопитающих животных в межпозвоночных дисках, круглой связке бедра, соединении лонных костей таза, нижнечелюстном суставе, грудиноключичном суставе, а также в тех местах, где сухожилия и связки переходят в гиалиновый хрящ, прикрепляясь к костям. Рассматривая волокнистую хрящевую ткань, можно видеть, что на одной стороне она всегда переходит в гиалиновую хрящевую ткань, а на другой – в плотную оформленную коллагеновую соединительную ткань. Волокнистый хрящ построен из тех же структурных компонентов, что и гиалиновый, но с тем отличием, что коллагеновые волокна межклеточного вещества образуют настолько крупные пучки, что становятся видимы при световой микроскопии (рис. 15).

Таким образом, волокнистая хрящевая ткань отличается от плотной оформленной коллагеновой соединительной ткани лишь тем, что вместо фиброцитов в хрящевой ткани имеются хондроциты в виде изогенных групп. Хондроциты волокнистой хрящевой ткани – это мелкие удлиненные или овальные клетки со светлой цитоплазмой

и овальным либо круглым ядром. Строение волокнистого хряща еще раз показывает, как трудно провести границу между отдельными видами соединительной ткани и в данном случае между волокнистой хрящевой тканью и плотной оформленной коллагеновой соединительной тканью.

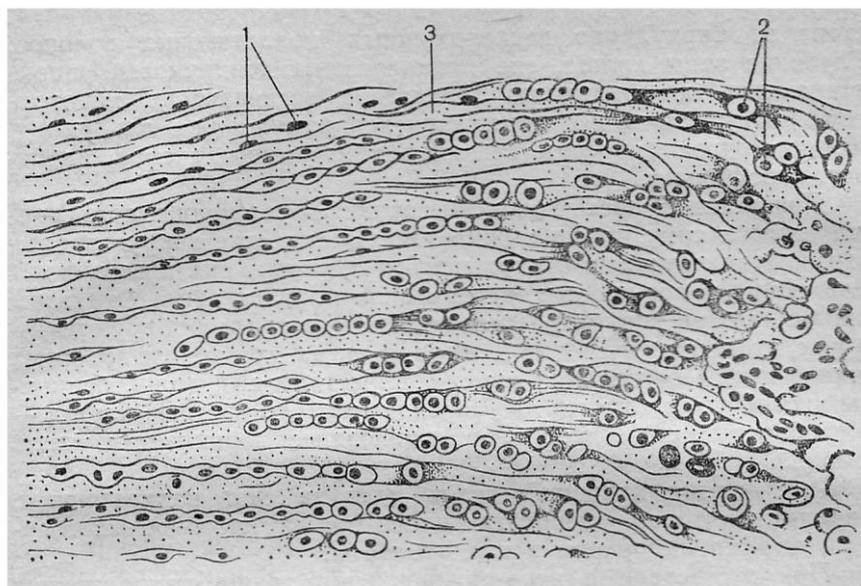


Рис. 15. Переход плотной оформленной коллагеновой соединительной ткани в волокнистую хрящевую ткань:

1 – фиброциты; 2 – хондроциты; 3 – пучки коллагеновых волокон

Костная ткань

В состав костной ткани входят костные клетки – остециты – и сильно развитое межклеточное вещество, состоящее из основного (аморфного) вещества и большого количества коллагеновых волокон. Коллагеновые волокна образуют пучки фибрилл, внутри которых в промежутках между молекулами коллагена и на поверхности фибрилл находятся кристаллы минеральных солей, прочно соединенные с фибриллами водородными связями и ионными силами. Мукопротеид оссеомукоид и мукополисахариды основного вещества костной ткани склеивают фибриллы и заполняют свободное пространство между ними. Такое скрепление органической основы с минеральной частью обуславливает исключительную твердость и упругость кости.

Органическая часть костной ткани называется оссеином. Он построен в основном из белковых веществ: коллагена (93 %), оссеому-

коид, альбумины, глобулины и другие белки. В небольшом количестве входят липиды, в частности лецитин, соли лимонной кислоты и пр.

Около половины массы костной ткани составляют минеральные вещества, представленные главным образом фосфатами кальция, которые откладываются в виде кристаллов гидроксиапатита. Кроме того, содержатся карбонат кальция, фосфат магния, фторид и хлорид кальция, железа, натрия, калия и многие микроэлементы.

С увеличением возраста животных наряду с повышением общего количества минеральных веществ в костной ткани возрастает содержание карбонатов и уменьшается количество фосфатов. Это приводит к снижению прочности костной ткани, увеличению ее хрупкости. Аналогичный процесс может развиваться в костной ткани при недостаточном поступлении определенных солей.

Кости убойных животных составляют до 20 % массы крупного и мелкого рогатого скота. Их используют для пищевых целей, получения жира, желатина, клея, костной муки.

Основное вещество откладывается в виде концентрических колец (костных пластинок), образующих стенки каналов, а клетки оказываются замурованными в полостях, имеющих в основном веществе. Костные клетки связаны между собой и с гаверсовыми каналами своими протоплазматическими отростками, лежащими в тончайших канальцах в основном веществе. Через эти канальцы костные клетки получают кислород и различные необходимые им вещества и освобождаются от продуктов обмена.

Чтобы сделать срез, кость декальцинируют, т.е. 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.

На поперечном срезе (рис. 16) при малом увеличении (А) видно, что межклеточное вещество пластинчатой костной ткани организовано в тонкие, тесно прилегающие 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.

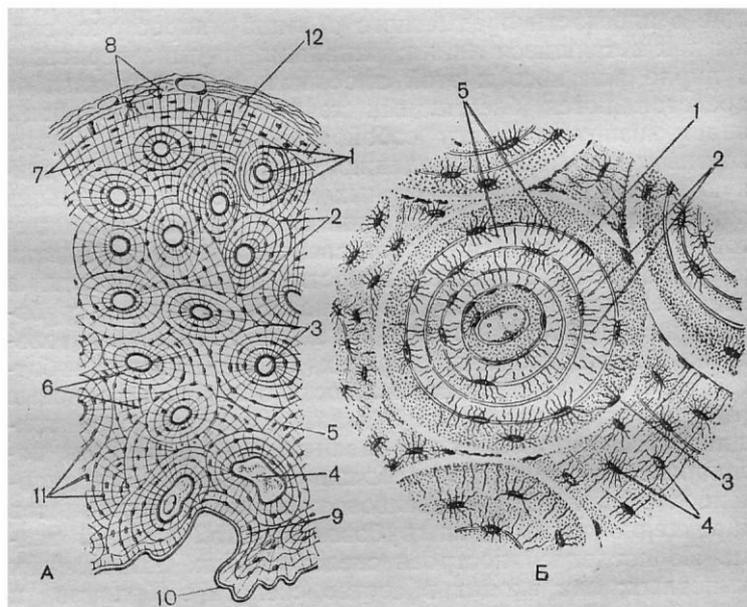


Рис. 16. Поперечный разрез кости

На срезе 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. Видны остатки разрушившихся в процессе гистологической обработки сосудов, нервов и сопровождающей их рыхлой соединительной ткани (4). Гаверсовы системы не прилегают 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). Часть кости, ограничивающая костномозговую полость, образована внутренними генеральными пластинками (9), имеющими такую же форму, как и наружные. Внутренние генеральные пластинки примыкают к волокнистой оболочке – эндоосту (10). Расположение генеральных пластинок не связано с кровеносными сосудами. Хотя костные пластинки в различных от-

делах 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.

При большом увеличении (Б) видно пластинчатое строение остеона, что объясняется упорядоченным 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 соседних пластинках костные полости лежат параллельно друг другу, образуя характерные кольцевидные ряды в гаверсовых системах и прямые или изогнутые ряды во вставочных участках и генеральных пластинках. Костные полости переходят в костные каналы (5) – места расположения отростков остеоцитов. Последние пронизывают пластинки, анастомозируют друг с другом и с каналами 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, содержащая питательные вещества, распространяется по канальцам, по всей гаверсовой системе, омывая остециты и промежуточное вещество. Участки промежуточного вещества, прилегающие к костным полосам и канальцам, не содержат оссеиновых волокон, интенсивно окрашены и называются руженеймановскими оболочками.

Кровь

Кровь сельскохозяйственных животных – ценное сырье для производства широкого ассортимента продукции пищевого, лечебного, кормового и технического назначения. Использование крови на пищевые и комовые цели обусловлено высоким содержанием в ней полноценных белков (около 40 % всех белков). Количество крови у крупного рогатого скота составляет 7...8 % живой массы, в теле свиней – около 4,5, в теле овец – 7, в теле птицы – 7,6...10 %.

Кровь является жидкой соединительной тканью, которая циркулирует в артериях, венах и капиллярах. Она выполняет ряд весьма важных функций, обусловленных ее строением.

Кровь состоит из жидкого межклеточного вещества – плазмы и клеток – форменных элементов. К форменным элементам относятся эритроциты (красные кровяные клетки), лейкоциты (белые кровяные клетки), тромбоциты (красные кровяные пластинки). Соотношение плазмы и форменных элементов в составе крови различных животных неодинаково: в крови крупного рогатого скота на долю плазмы и форменных элементов приходится соответственно 63 и 37, у мелкого рогатого скота – 72 и 28, у свиней – 56 и 44 %. Плотность крови составляет 1055 кг/м³, плазмы – 1027...1034, сыворотки – 1024, эритроцитов – 1080...1090, фибрина – 700...800 кг/м³. Так как эритроциты тяжелее плазмы, они могут оседать в ней. На этом свойстве основано отделение форменных элементов от плазмы методом отстаивания, центрифугирования и сепарирования крови (рис. 17).

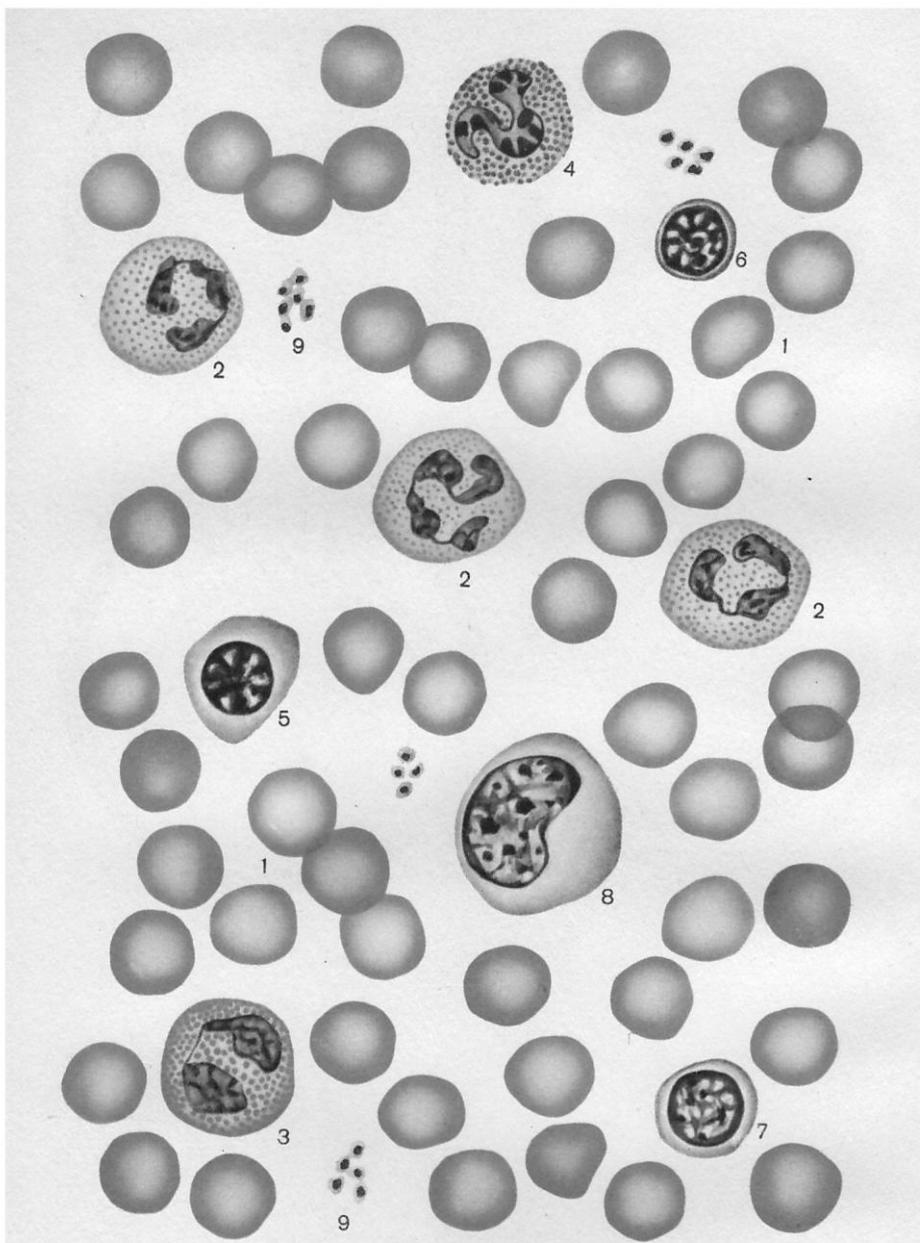


Рис. 17. Форменные элементы крови человека:

1 – эритроциты; 2 – нейтрофилы; 3 – эозинофил; 4 – базофил; 5 – плазмоцит;
6 – малый лимфоцит; 7 – большой лимфоцит; 8 – моноцит; 9 – тромбоциты

Плазма крови – это жидкое межклеточное вещество крови. Она представляет собой вязкую жидкость желтоватого цвета, которая состоит из смеси белков, аминокислот, углеводов, жиров, солей, гормонов, ферментов и растворенных газов. Воды в плазме содержится от 90 до 93 %, белка – 7...8 %, глюкозы – 0,1 %, солей – 0,9 %. В плазме крови присутствуют белки различных типов, которые имеют специфические функции: альфа-, бета- и гамма-глобулины, альбумин, ли-

попротеиды, фибриноген. Белковая фракция гамма-глобулина богата антителами; альбумины и глобулины регулируют содержание воды в крови. Собственный белок плазмы фибриноген принимает непосредственное участие в процессе свертывания крови. Свертывание крови связано с переходом фибриногена из растворимого состояния в нерастворимый белок фибрин в поврежденном участке кровеносного сосуда. Длинные тонкие нити фибрина образуют сетчатую структуру, в которой застревают клетки крови, в первую очередь тромбоциты, формируя тромб и закупоривая кровеносный сосуд. Кроме того, в плазме крови находятся различные органические соединения и конечные продукты обмена веществ: мочевины, мочевая кислота, креатинин, билирубин и др., поступающие в кровь из клеток и тканей. После свертывания крови и выпадения фибрина плазма крови превращается в сыворотку крови. Таким образом, в плазму крови поступают питательные вещества из пищеварительного тракта, которые транспортируются ко всем клеткам тела (питательная функция крови). Продукты жизнедеятельности клеток организма также поступают в плазму крови и доставляются к выделительным органам (коже, почкам, кишечнику) – выделительная функция.

Свое название *эритроциты* получили в связи с наличием в цитоплазме дыхательного пигмента гемоглобина, который имеет желто-зеленую окраску, и лишь совокупность многих клеток обуславливает характерный красный цвет крови (*erithros* – красный). В цитоплазме эритроцита сосредоточено примерно 33 % гемоглобина от массы клетки. Гемоглобин способен быстро соединяться с кислородом и отдавать его тканям, а также удалять из тканей углекислый газ. Таким образом, эритроциты участвуют в осуществлении дыхательной функции. Эритроциты представляют собой высокоспециализированные клетки, в связи с чем они утратили митохондрии, клеточный центр, эндоплазматическую сеть, а у млекопитающих даже ядро. Снаружи эритроциты покрыты полупроницаемой оболочкой, в них содержится около 60 % воды и 40 % сухого вещества, из которых 90 % – гемоглобин. В 1 мм³ крови содержится 4...4,5 млн. эритроцитов у женщин и 4,5...5 млн. – у мужчин. Форма эритроцитов млекопитающих – двояковогнутый диск, диаметр их составляет около 8 мкм, поверхность – 125 мкм², а объем – 90 мкм³. Эритроциты прочих позвоночных имеют овальную форму и содержат ядро. При прохождении через мельчайшие кровеносные сосуды – капилляры – форма эритроцитов изменя-

ется вследствие эластичности клеток. Эритроциты могут контактировать своими поверхностями и образовывать скопления, похожие на монетные столбики. Плотность эритроцитов больше плотности лейкоцитов и плазмы крови. Отсутствие ядра в зрелых эритроцитах млекопитающих, а также органоидов, синтезирующих белок, приводит к ранней гибели эритроцитов; они существуют около 120 суток.

Белые кровяные клетки – *лейкоциты* – имеют шаровидную форму и в отличие от эритроцитов имеют ядро. В 1 мм³ крови человека содержится 4000...8000 лейкоцитов. На протяжении суток количество лейкоцитов в крови изменяется в связи с пищеварением, физической нагрузкой. Лейкоциты способны к активному движению при помощи псевдоподий – временных выпячиваний цитоплазмы клетки. При данном способе передвижения лейкоцитов резко изменяется форма ядра и клетки. Лейкоциты могут передвигаться не только в пределах кровеносного русла, но и проникать между эндотелиальными клетками кровеносных капилляров в окружающую соединительную и эпителиальную ткани. Лейкоциты способны к захватыванию и внутриклеточному перевариванию инородных тел, микроорганизмов в связи с наличием в их цитоплазме разнообразных гидролитических ферментов. Велика также роль лейкоцитов в образовании иммунокомпетентных белков и бактерицидных веществ.

В зависимости от наличия в цитоплазме зернистости лейкоциты подразделяются на зернистые и незернистые лейкоциты. К зернистым лейкоцитам относят эозинофилы, цитоплазматические гранулы которых окрашиваются кислым красителем эозином, базофилы, гранулы которых окрашиваются основными красителями, и нейтрофилы, или гетерофилы, гранулы которых в некоторой степени воспринимают как кислые, так и основные красители. Незернистые лейкоциты подразделяются на моноциты (*monos* – один, единый), лимфоциты (*lymph* – вода, влага), а последние – на В-лимфоциты, Т-лимфоциты (тимоциты) и плазмоциты.

От общего числа лейкоцитов эозинофилы составляют примерно 3...5 % и способны обезвреживать чужеродные белки и белки отмерших тканей.

Базофилов в крови человека немного: от общего количества лейкоцитов базофилы составляют 0,5...1 %. По современным представлениям, базофилы принимают участие в процессах свертывания

крови и обеспечивают проницаемость сосудов для форменных элементов крови.

Нейтрофилы являются наиболее распространенным видом лейкоцитов. От общего числа лейкоцитов нейтрофилы составляют 50...60 %. Диаметр нейтрофилов достигает 10...12 мкм. Из всех зернистых лейкоцитов цитоплазматические гранулы нейтрофилов самые мелкие. Диаметр гранул не превышает 0,2...0,5 мкм, они овальной формы. Гранулы содержат гидролитические ферменты и являются типичными лизосомами. Нейтрофилы способны захватывать и переваривать с помощью гидролитических ферментов лизосом микроорганизмы. Это явление было названо И. И. Мечниковым фагоцитозом, а сами клетки – микрофагами. Весьма активно передвигаясь, нейтрофилы выходят за пределы сосудистого русла и скапливаются в огромных количествах в очаге воспаления. Фагоцитируя микроорганизмы, нейтрофилы гидролизуют их, при этом сама клетка разрушается под действием ферментов. При разрушении нейтрофилов высвобождаются физиологически активные вещества, которые тормозят развитие микроорганизмов и стимулируют размножение клеток, способствуя регенеративным процессам. Погибшие нейтрофилы вместе с остатками разрушенных клеток и тканей образуют массу, именуемую гноем.

Лимфоциты – наиболее распространенный вид незернистых лейкоцитов. От общего количества лейкоцитов в крови человека лимфоциты составляют 25...35 %. Лимфоциты имеют шаровидную форму, диаметр клеток колеблется от 7 до 10 мкм. Продолжительность жизни лимфоцитов колеблется в среднем от 3 суток до 6 месяцев, а некоторых клеток – до 5 лет.

Лимфоциты состоят из двух популяций клеток: Т-лимфоцитов (или тимоцитов) и В-лимфоцитов. Т-лимфоциты ответственны за систему клеточного иммунитета. Они уничтожают чужеродные клетки, клетки, уклонившиеся от нормального развития, противодействуют патогенным вирусам, грибам, а также определяют направление кроветворения. В-лимфоциты ответственны за систему гуморального иммунитета. Они защищают организм от бактериальных и повторных вирусных инфекций, вырабатывая специальные белки – антитела, причем выработка антител В-лимфоцитами происходит под индуцирующим влиянием Т-лимфоцитов.

Плазмоциты являются конечным этапом дифференцировки некоторых В-лимфоцитов. Плазмоциты встречаются в кровяном русле,

костном мозге, селезенке, лимфатических узлах, рыхлой соединительной ткани. В здоровом организме от общего количества всех лимфоцитов плазмоциты составляют около 1 %. Однако при воспалительных процессах количество плазмоцитов резко возрастает, что связано с синтезом иммунных белков гамма-глобулинов. Иногда высокая концентрация этого белка приводит к его отложению в виде гранул и кристаллов, получивших название телец Рассла. Помимо гамма-глобулинов, плазмоциты синтезируют глобулины плазмы крови.

Моноциты – самые крупные клетки крови, их диаметр может достигать 20 мкм. Однако в крови они не столь многочисленны, как лимфоциты, и количество их колеблется в пределах 5...8 % от общего количества лейкоцитов. Моноциты способны к фагоцитозу и выполняют в организме защитные функции. По современным представлениям, моноциты могут давать начало многим клеткам: гистиоцитам соединительной ткани, купферовским клеткам печени, альвеолярным макрофагам легких, свободным и фиксированным макрофагам селезенки, костного мозга, лимфатических узлов, перитонеальным и плевральным макрофагам, остеокластам, клеткам микроглии нервной ткани.

Тромбоциты (красные пластинки) крови человека представляют собой бесцветные, сферические тельца размером 2...3 мкм, которые лишены ядер. В 1 мм³ крови человека их насчитывается от 200 до 300 тыс. Красные пластинки содержат фермент тромбопластин, который играет важную роль в начальных процессах свертывания крови. Фермент освобождается при разрушении красных пластинок. Продолжительность жизни красных пластинок оценивается в 8 суток. Если у млекопитающих красные пластинки безъядерные, то у позвоночных животных иных классов в них имеется относительно крупное ядро, в связи с чем они называются тромбоцитами.

В организме форменные элементы крови находятся в определенных количественных соотношениях, которые принято называть формулой крови или гемограммой, а процентные соотношения различных видов лейкоцитов в крови называют лейкоцитарной формулой.

Количественный и качественный состав крови очень чутко реагирует на изменение физиологических параметров и отражает общее состояние организма. Незначительные отклонения от нормального

состояния организма вызывают изменения морфологических и функциональных показателей крови. Поэтому в медицинской практике анализ крови имеет большое значение для характеристики состояния организма и играет существенную роль в диагностике заболеваний. При анализе крови, как правило, определяют процентное соотношение лейкоцитов, поскольку оно является одним из важнейших клинических показателей. У здорового человека лейкоцитарная формула имеет следующий вид: базофилы – 0,5...1 %, эозинофилы – 3...5 %, нейтрофилы – 50...60 %, лимфоциты – 25...35 %, моноциты – 5...8 %.

Мышечная ткань

На долю мышечной ткани в животном организме приходится свыше 40 % массы. Мышцы выполняют две основные функции – двигательную и опорную. Мышечная ткань осуществляет процессы движения внутри организма, входя в состав стенок полых органов: сердца, желудка, кишечника, кровеносных сосудов и т.д. Мышечная ткань, присутствуя в составе скелетных мышц, принимает участие в опорной функции организма, осуществляет большой объем механической работы, перемещая тело в пространстве, проводит возбуждение (проводящая система сердца), осуществляет функцию терморегуляции путем изменения теплопродукции, принимает участие в обмене веществ, служит огромным депо резервного белка, вырабатывает электрическую энергию (электрические угри, скаты), выполняет защитные функции (брюшной пресс) и др.

Мышечная ткань возникла в процессе эволюции, очевидно, из клеток, которые приобрели способность к сокращению благодаря развитию в цитоплазме сократительных белковых структур. Примером таких клеток, способных к сокращению, могут быть сократительные клетки кишечнополостных, которые, как известно, не имеют мышечной ткани.

Мышечная ткань тесно связана с нервной как в филогенезе, так и в онтогенезе. Связи этих двух тканей выражаются в их одновременном появлении в филогенезе у одних и тех же систематических групп многоклеточных организмов. Становление мышечной и нервной ткани в онтогенезе идет также параллельно. Мышечная ткань тесно связана с нервной тканью не только структурно, но и функционально.

Обе ткани характеризуются хорошо выраженной возбудимостью и способностью к распространению возбуждения.

Мышечная ткань человека и позвоночных животных подразделяется на гладкую и поперечнополосатую. В свою очередь поперечнополосатая мышечная ткань разделяется на поперечнополосатую скелетную мышечную ткань и поперечнополосатую сердечную мышечную ткань. Последняя состоит из поперечнополосатой сердечной рабочей мышечной ткани и поперечнополосатой сердечной проводящей мышечной ткани.

Гладкая мышечная ткань

Гладкая мышечная ткань млекопитающих животных и человека входит в состав мышц, расположенных в стенках сосудов и полых внутренних органов (за исключением глотки и начальной части пищевода), из нее построена ресничная мышца глаза. Большинству беспозвоночных присуща гладкая мышечная ткань (рис. 18).

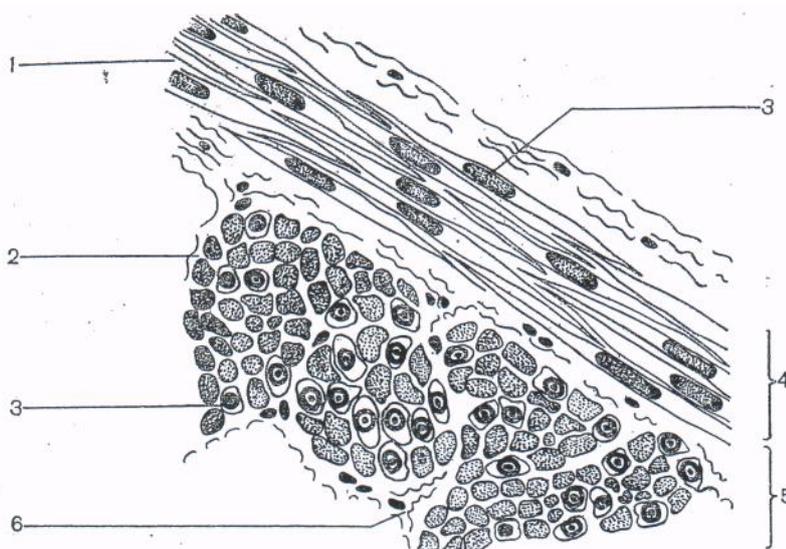


Рис. 18. Гладкая мышечная ткань млекопитающего:

1 – продольный; 2 – поперечный разрез мышечных клеток; 3 – ядра мышечных клеток; 4 – мышечные группы; 5 – мышечные пласты; 6 – рыхлая неоформленная соединительная ткань

Гладкая мышечная ткань сокращается медленно и может длительное время находиться в состоянии сокращения, которое называется *тоническим сокращением*.

Клетки гладкой мышечной ткани имеют веретенообразную форму и заостренными концами и достигают в длину от 20 до 500 мкм. Они содержат единственное расположенное в центре ядро. Цитоплазма этих клеток выглядит под микроскопом однородной. Однако после специальной химической обработки в клетках тонкие продольно расположенные фибриллы, осуществляющие мышечное сокращение. Сократительный аппарат – **миофибриллы** гладкой мышечной клетки располагаются по ее продольной оси. Они хорошо видны на поперечных срезах клеток и достигают в диаметре 1...2 мкм. Миофибриллы состоят из миофиламентов диаметром до 10...12 мкм, которые в гладкой мышечной клетке не имеют строгой упорядоченности, а разбросаны по всей цитоплазме.

Гладкие мышечные клетки объединяются в пучки, состоящие из 10...12 клеток. Это объединение возникает благодаря особенностям иннервации гладкой мускулатуры и облегчает прохождение нервного импульса на всю группу гладких мышечных клеток.

Группы гладких мышечных клеток объединяются при помощи рыхлой неоформленной соединительной ткани в *мышечные пласты*, между которыми проходят кровеносные сосуды и нервы. Сокращается гладкая мышечная ткань ритмично, медленно и способна при этом развивать большую силу. Движения гладких мышц невозможно контролировать, поэтому гладкую мускулатуру называют *непроизвольной*.

Поперечнополосатая мышечная ткань

Поперечнополосатые мышцы (или скелетная мускулатура) по питательным и вкусовым достоинствам является наиболее важным компонентом мяса и мясопродуктов. У млекопитающих животных и человека она входит в состав мускулатуры скелета, мышц рта, языка, глотки, верхней трети пищевода, лица, глаза (за исключением ресничной мышцы), уха, диафрагмы, наружного сфинктера анального отверстия.

Поперечнополосатая мышечная ткань характеризуется тем, что еще в эмбриогенезе мышечные клетки (миоциты) объединяются в большой, удлинённый многоядерный симпласт, который называют ***поперечнополосатым мышечным волокном***. Этот вид мышечной ткани имеет отличия от гладкой мышечной ткани:

– миофибриллы в мышечных волокнах расположены упорядоченно. Каждая миофибрилла состоит из регулярно повторяющихся фрагментов, находящихся на одном уровне. Они имеют различное строение и оптические свойства, в связи с чем поперечнополосатое мышечное волокно поперечно исчерчено;

– поперечнополосатые мышечные волокна намного длиннее и толще гладких мышечных клеток. Они могут достигать длины 13 см при толщине 150 мкм;

– поперечнополосатые мышечные волокна многоядерные, их ядра располагаются под плазмалеммой, или сарколеммой (*sarcos* – мясо), на периферии саркоплазмы, в то время как у гладких мышечных клеток они занимают срединное положение;

– скорость сокращения поперечнополосатых мышечных волокон в 10...25 раз выше, нежели гладких мышечных клеток.

Поперечнополосатые мышечные волокна являются основной структурной и функциональной единицей этого вида мышечной ткани. Поперечнополосатые мышечные волокна имеют цилиндрическую форму с закругленными концами, либо концы волокна образуют несколько небольших отростков. Оболочка поперечнополосатого мышечного волокна, или сарколемма, имеет трехслойное строение и толщину около 10 нм. Под сарколеммой поперечнополосатого мышечного волокна примерно через каждые 5 мкм располагаются овальные, слегка удлинённые ядра. Ядер очень много, от нескольких десятков до нескольких сотен, в зависимости от длины мышечного волокна. Помимо ядер клетки содержат рибосомы, митохондрии, лизосомы и другие органоиды. Большую часть объема мышечных клеток занимают миофибриллы – длинные тонкие нити, собранные в пучки и расположенные параллельно оси волокна. Пространство между миофибриллами и органоидами заполнено саркоплазмой – неоднородной массой, состоящей из полужидкого белкового азота с капельками жира и глыбками гликогена и эндоплазматической сети, которая соединяет отдельные участки миофибрилл между собой и с сарколеммой. Между отдельными мышечными волокнами находятся тонкие прослойки межклеточного вещества, состоящего из волокон соединительной ткани и бесструктурного желеобразного вещества (рис. 19).

В саркоплазме мышечных волокон содержится **миоглобин**, или **мышечный гемоглобин**, который обуславливает их красный цвет. В

зависимости от содержания миоглобина в мышечной ткани различают красные, белые и промежуточные мышцы. Наибольшее количество миоглобина имеют красные мышцы, сокращающиеся с большой частотой (мышцы крыла колибри). Белые мышцы, которые сокращаются с низкой частотой, содержат мало миоглобина (мышцы крыла курицы).

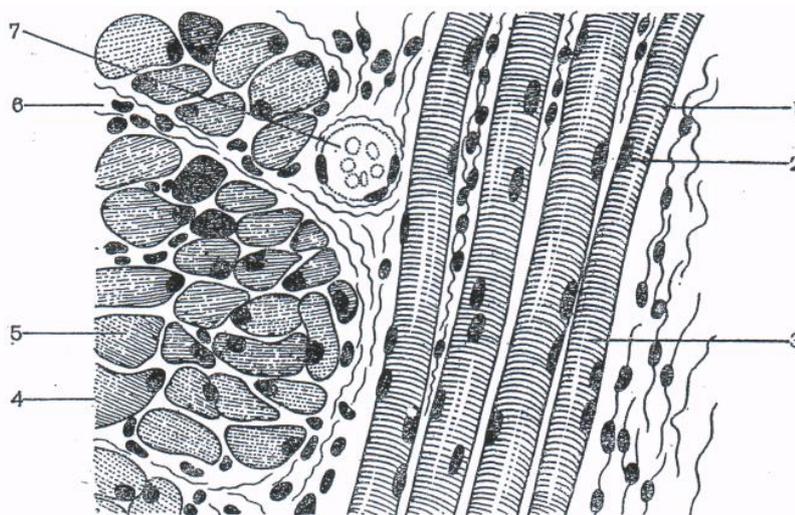


Рис. 19. Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань млекопитающего:
 1 – мышечные волокна в продольном разрезе; 2 – ядра мышечных волокон;
 3 – поперечная исчерченность; 4 – мышечные волокна в поперечном разрезе;
 5 – миофибриллы в саркоплазме; 6 – эндомизий; 7 – кровеносный сосуд

Мышечные волокна объединяются в пучки, образующие отдельные мускулы. Мускулы покрыты плотными пленками из соединительной ткани – фасциями. Между пучками и волокнами проходят нервы и кровеносные сосуды.

Основными сократительными элементами мышечного волокна являются сократительные нити – миофибриллы, состоящие из правильно чередующихся темных и светлых участков, придающих всему волокну поперечную исчерченность.

Электронные микрофотографии показывают, что миофибриллы образованы двумя типами нитей: толстыми (толщиной 10 нм, длиной 1,5 мкм) и тонкими (толщиной 5 нм, длиной 2 мкм). Путем избирательного экстрагирования белков и методами гистохимического и иммунохимического окрашивания показано, что толстые нити состоят из миозина, а тонкие – из актина. Тонкие и толстые нити расположены таким образом, что на поперечном разрезе каждая толстая нить

окружена шестью тонкими, причем каждая такая группа в свою очередь служит центром группы из шести толстых нитей (рис. 20).

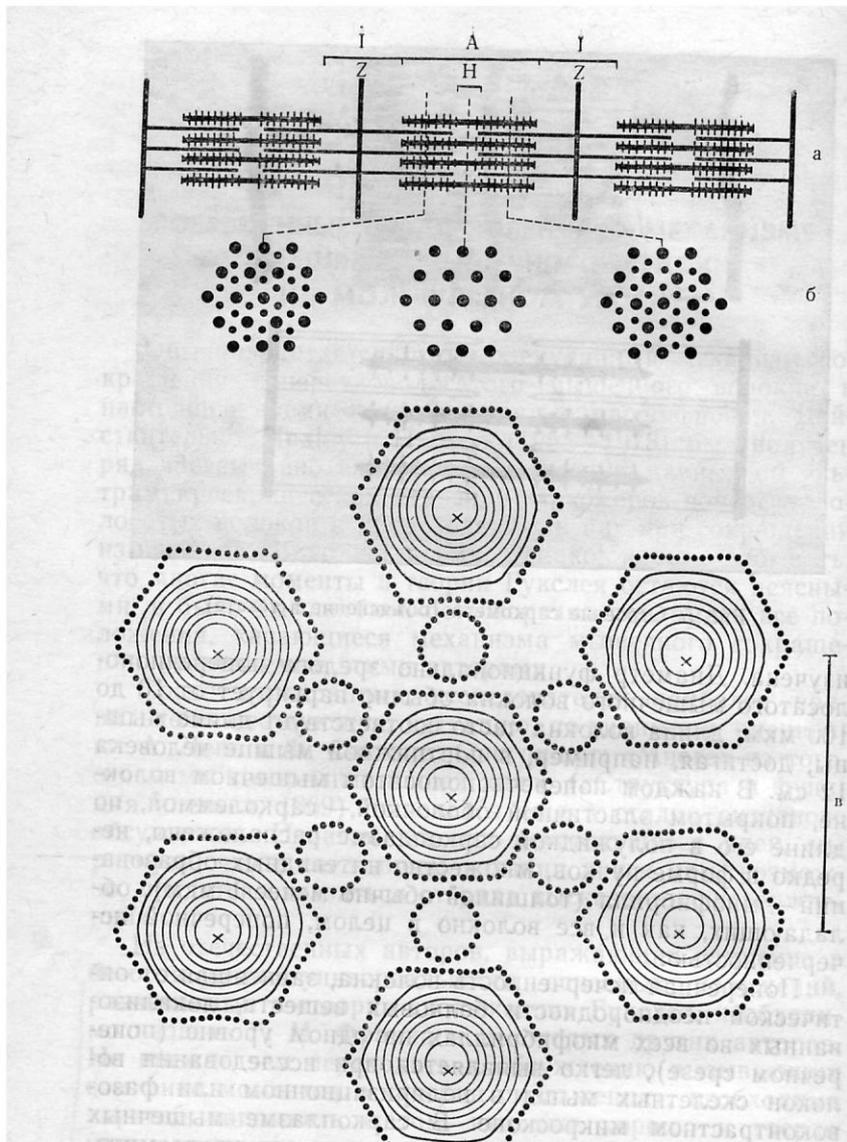


Рис. 20. Строение мышечного волокна

Видимая в обычный микроскоп структура из темных и светлых полос образована чередованием плотных дисков А и менее плотных дисков I. Каждая структурная единица состоит из одного диска А и примыкающих к нему с обеих сторон дисков I и отделена от соседней единицы тонкой, плотной и жесткой белковой пластинкой Z, проходящей посередине диска I. Средняя часть диска А несколько светлее и называется областью Н. Как показывают электронные микрофотографии, толстые нити имеются только в диске А, а диск I содержит только тонкие нити. Это жесткие палочки, отходящие от пластинки Z с

обеих сторон. Последние, однако, заходят до некоторой степени в диск А – в промежутки между толстыми нитями. Таким образом, на обоих концах диска А имеются как толстые, так и тонкие нити, средняя часть (область Н) содержит только толстые нити. Тонкие нити кажутся гладкими, а на толстых видны мельчайшие выступы, расположенные с интервалами 6...7 нм по всей их длине и достигающие до соседней тонкой нити. Эти выступы имеют вид мостиков, соединяющих оба комплекса нитей. Химический анализ показывает, что миозин сосредоточен в дисках А, а актин – в дисках I. Таким образом, толстые нити состоят из миозина, а тонкие – из актина. Темные (А) и светлые (I) диски разных миофибрилл расположены один против другого, т.е. темные – против темных, а светлые – против светлых, что в целом и придает мышечному волокну поперечную исчерченность.

Нервная ткань

Для согласованной деятельности организма необходима координационная система соответствующей сложности. Нервная система, которая интегрирует деятельность всех частей организма, является самой сложной из всех его систем. Нервная ткань, из которой построена нервная система, способна к восприятию информации и обеспечивает реакцию на нее всего организма.

Восприятие информации осуществляется особыми образованиями нервной ткани, которые называются рецепторами (*receptor* – тот, что воспринимает).

В основе функции нервной системы лежит процесс отражения, или рефлекс (*reflexus* – обращение назад), основанный на отражении объективных явлений внешней или внутренней среды организма. На этой основе возникла рефлекторная теория, объясняющая принципы работы головного мозга. Функция нервной системы была хорошо изучена отечественными физиологами И.М. Сеченовым и И.П. Павловым. Основными функциями нервной системы являются отражение явлений внешнего мира и внутренней среды организма, генерация и проведение нервных импульсов, интеграция деятельности всех систем организма.

Цель работы: рассмотреть под микроскопом препараты клеток и тканей растительного и животного происхождения; сделать рисунки препаратов, необходимые обозначения и дать их краткие описания.

2. Материалы и оборудование

1. Микроскопы.
2. Препараты растительных и животных тканей.

3. Порядок выполнения работы

Лабораторная работа выполняется фронтальным методом тремя-четырьмя группами студентов по 2...3 человека.

Бакалавры направления 260100.62 «Продукты питания из растительного сырья» изучают строение клеток и тканей растительного происхождения, а бакалавры направления 260200.62 «Продукты питания животного происхождения» – строение клеток и тканей животного происхождения.

Набор препаратов для бакалавров направления 260100.62:

- строение клетки кожицы репчатого лука;
- поперечный разрез листа;
- поперечный разрез корня (корни моркови и свеклы);
- продольный разрез стебля;
- поперечный разрез стебля.

Набор препаратов для бакалавров направления 260200.62:

- рыхлая соединительная ткань;
- гиалиновый хрящ;
- эластический хрящ;
- волокнистый хрящ;
- поперечный разрез кости;
- кровь человека;
- кровь лягушки;
- гладкая мышечная ткань;
- поперечнополосатая мышечная ткань.

1. Все бакалавры под руководством преподавателя знакомятся с правилами работы с микроскопом, настраивают микроскопы к работе.

2. Работа с препаратами

Препарат устанавливают на предметный столик микроскопа, закрепляют, фокусируют изображение при малом увеличении (x8) с

помощью макровинта и рассматривают препарат. Затем устанавливают большое увеличение (x20), фокусируют изображение с помощью микровинта и рассматривают препарат.

В рабочей тетради делают рисунок препарата, все необходимые обозначения, дают краткое описание данного препарата.

3. По окончании работы все препараты убирают в коробки, микроскопы устанавливают на малое увеличение.

4. Оформление работы

Отчет о работе должен содержать:

1. Цель работы.
2. Краткое описание строения клеток и тканей растительного (животного) происхождения.
3. Рисунки рассмотренных препаратов и их краткие описания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Антипчук Ю.П.** Гистология с основами эмбриологии: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. спец. – М.: Просвещение, 1983. – 240 с.

2. **Кольман Я., Рем К.-Г.** Наглядная биохимия. 2-е изд. / Пер. с нем. – М.: Мир, 2004. – 469 с.

3. Холодильная технология пищевых продуктов. Ч. III. Биохимические и физико-химические основы: Учеб. для вузов/ В.Е. Куцакова, А.В. Бараненко, Т.Е. Бурова, М.И. Кременевская. – СПб.: ГИОРД, 2011. – 272 с.

4. **Новиков А.И., Святенко Е.С.** Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. спец.. – М.: Просвещение, 1984. – 168 с.

5. Практикум по анатомии растений: Учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов. 3-е изд., перераб. и доп. / Р.П. Барыкина, Л.Н. Кострикова, И.П. Кочемарова и др.; Под ред. Д.А. Транковского. – М.: Высш. шк., 1979. – 224 с.

6. Щеглов Н.Г. Технология консервирования плодов и овощей: Учеб.-практ. пособие. – М.: Изд-во «Палеотип»; Издательско-торговая корпорация «Дашков и К°», 2002. – 380 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ № 1, 2	
СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО	
ПРОИСХОЖДЕНИЯ.....	3
1. Теоретические положения.....	3
1.1. Строение клетки.....	3
1.2. Растительные ткани.....	18
1.3. Ткани животного происхождения.....	33
2. Материалы и оборудование.....	65
3. Порядок выполнения работы.....	65
4. Оформление работы.....	66
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	66

Бурова Татьяна Евгеньевна

СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Учебно-методическое пособие

Ответственный редактор
Т.Г. Смирнова

Титульный редактор
Е.О. Трусова

Компьютерная верстка
О.В. Долговская

Дизайн обложки
Н.А. Потехина

*Печатается
в авторской редакции*

Подписано в печать 24.01.2014. Формат 60×84 1/16
Усл. печ. л. 4,19. Печ. л. 4,5. Уч.-изд. л. 4,25
Тираж 50 экз. Заказ № С 1а

НИУ ИТМО. 197101, Санкт-Петербург, Кронверкский пр., 49
ИИК ИХиБТ. 191002, Санкт-Петербург, ул. Ломоносова, 9