

高等院校生命科学系列教材

简明脊椎动物组织与胚胎学

王 平 曹 焯 樊启昶 编著
陈茂生 董 巍



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

内容简介

动物组织学与胚胎学是动物生物学的后续,同时它为生命科学的许多学科奠定基础。在对动物大体解剖结构和进化地位的概念建立的基础上,深入探究动物机体的显微结构和形态发生。

本书简明扼要地介绍了构成脊椎动物的四种基本组织、十大器官与系统及四种代表动物(文昌鱼、爪蟾、鸡和人)的早期胚胎发生过程。书中图文并茂,采用了大量的切片图和模式图,便于学习和使用。另外还附有与教材配套使用的实验指导和组织学实验技术方法,一书在手,多种用途,非常实用。

本书可作为综合性高等院校生命科学专业的教材用书,也可供从事这一领域研究工作的人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

简明脊椎动物组织与胚胎学/王平等编著. —北京:北京大学出版社,2004.4

(高等院校生命科学系列教材)

ISBN 7-301-07011-X

I. 简… II. 王… III. ①脊椎动物门-动物学:组织学(生物) ②脊椎动物门-动物学:胚胎学 IV. Q959.304

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 014013 号

书 名: 简明脊椎动物组织与胚胎学

著作责任者: 王平 曹焯 樊启昶 陈茂生 董巍 编著

责任编辑: 郑月娥

标准书号: ISBN 7-301-07011-X/Q·0095

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村北京大学校内 100871

网 址: <http://cbs.pku.edu.cn> 电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672 编辑部 62752038

排 版 者: 兴盛达打字服务社 82715400

印 刷 者:

787 毫米×1092 毫米 16 开本 17.75 印张 440 千字

2004 年 4 月第 1 版 2004 年 4 月第 1 次印刷

定 价: 28.00 元

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有,翻版必究

前 言

动物组织学(基本组织、器官组织)和动物胚胎学是研究动物机体显微结构以及其形态发生的学科。《简明脊椎动物组织与胚胎学》是为高等综合院校生命科学专业本科生编写的教学用书。

法国解剖学家比夏(M. F. X. Bichat, 1771~1802)在解剖人体时发现人体的结构具有不同的层次。Bichat提出了“组织”的概念,即认为在动物体和细胞之间存在组织一级的结构和规律性。19世纪,随着显微镜微标本制备方法的进展和应用,逐步取代了早期只用肉眼或放大镜的研究方法,人们对动物的组织结构的认识不断深入,Histology一词被显微解剖学家引用,并成为生物学一门独立的分支学科。1841年Jacob Henle写的“General Anatomy”是以细胞学为基础的第一本组织学手册,为现代组织学奠定了基础。1852年R. A. Kolliker发表的“Handbuch der Gewebelehre des Menschen”可称为第一本现代组织学。他对动物组织的分类清楚简要,对不同组织给出了很好的形态描述。

20世纪以来,组织学继续发展,显微解剖学或组织学工作者将构成器官的基本组织分为四大类,即上皮组织、结缔组织、神经组织和肌肉组织,并得出了一个重要的结论:动物的每一个器官系统,如脑、肝、肠、皮肤,虽然它们在结构功能上差异很大,但它们都是由基本组织构成的。在基本组织理论的指导下,组织学开始了对动物各种器官系统的深入研究,逐渐确立了现今组织学中有关器官组织的内容。

组织学的建立有力地推动了胚胎学的发展,在动物组织学理论的框架下,动物的胚胎发生和形态构建过程被详细地研究。胚胎学的发展不仅建立了三胚层和从卵裂开始,经囊胚、原肠胚、神经胚、器官发生的动物发育模式,而且从细胞和组织的层面上,将动物的成体结构和它们的形态发生过程很好地统一在了一起。从此,动物组织与胚胎学成为继解剖学之后,动物科学发展的又一个重要的里程碑。动物组织与胚胎学的建立为生理学的发展奠定了坚实的基础。

从今天的教学体系看,动物组织与胚胎学的学习是动物生物学的继续,是对动物细微结构深入了解的必经过程,也是生物学一系列重要后继课程的必须准备,它对生理学、细胞生物学、发育生物学的学习尤为重要,它的技术和研究方法仍经常应用于当今生命科学研究之中。

作为一门形态学课程,学习过程中应注意以下几点:

1) 形态与功能相互联系 在形态学的学习中虽然首先应该着重掌握形态结构的基本内容,但是细胞、组织和器官的形态结构,无论显微、超微或分子水平,都是和生理功能密切相关的,联系功能才能更好地理解形态结构。

2) 动态的观点 因为动物体的形态结构,既表现有个体发育从简单到复杂的演变,又反映出系统发生进化的历程。同时,它们也都处在新陈代谢、机能状态的不断变化之中。以动态的观点去学习、观察和分析其形态结构,才能更接近实际。

3) 整体性的观点 形态学的教学是以分析的方法,由细胞的基本形态,细胞如何形成组织,组织如何形成器官循序进行的。学习过程应当注意,动物或人体都是一个整体,局部只是整体的一部分,用整体的观点才能认识与理解局部在机体形态建成及维持正常生命活动中的

意义。

本教材的编写,组织学部分以王平先生编写的《组织学讲义》为基础,进行了适当的修改,本书中所使用的大量的组织学图片是陈茂生先生多年教学与科研工作的积累。胚胎学部分参考和吸取了1980年人民教育出版社出版的曲淑惠等人编写的《动物胚胎学》的相关内容,在此表示对曲淑惠先生的怀念,及对李嘉泳、黄浙、张天荫等人的感谢。戚飞先生为本书版图的制作做了大量的工作,对此表示感谢。由于本书黑白印刷的限制,不能展现原本彩色图片明确、精美的效果,给使用者带来不便,编者表示歉意。作者诚挚欢迎专家、广大师生和其他读者予以评议和指正。

樊启昶

2003年12月

目 录

第一部分 基本组织	(1)
1 上皮组织	(3)
1.1 被覆上皮	(4)
1.2 腺上皮与腺体	(10)
1.3 上皮组织的再生及其变化	(12)
2 结缔组织	(13)
2.1 间充质——胚胎期的原始结缔组织	(14)
2.2 固有结缔组织	(14)
2.3 血液与淋巴	(20)
2.4 软骨和骨	(26)
3 肌肉组织	(31)
3.1 骨骼肌	(32)
3.2 心肌	(34)
3.3 平滑肌	(35)
4 神经组织	(37)
4.1 神经元	(38)
4.2 神经纤维	(40)
4.3 神经末梢——神经元与其他组织的联系	(42)
4.4 突触——神经元之间的联系	(45)
4.5 神经胶质细胞	(45)
4.6 神经组织的发生	(49)
4.7 神经纤维的溃变与再生	(49)
第二部分 器官与系统	(51)
5 神经系统	(53)
5.1 中枢神经系统	(53)
5.2 周围神经系统	(60)
6 感觉器官	(62)
6.1 眼	(62)
6.2 耳	(67)
7 循环系统	(69)
7.1 毛细血管	(70)
7.2 动脉	(71)
7.3 静脉	(73)

7.4	心脏.....	(74)
7.5	淋巴管系统.....	(76)
8	免疫系统	(78)
8.1	中枢淋巴器官.....	(79)
8.2	周围淋巴组织.....	(82)
9	消化系统	(91)
9.1	消化管.....	(91)
9.2	消化腺	(103)
10	呼吸系统.....	(112)
10.1	鼻腔.....	(112)
10.2	气管和支气管.....	(113)
10.3	肺.....	(114)
11	泌尿系统.....	(118)
11.1	肾.....	(118)
11.2	排尿管道.....	(125)
11.3	鸟类泌尿系统的特点.....	(126)
12	内分泌系统.....	(127)
12.1	垂体.....	(127)
12.2	甲状腺.....	(131)
12.3	甲状旁腺	(133)
12.4	肾上腺.....	(134)
12.5	松果体.....	(137)
13	生殖系统.....	(139)
13.1	睾丸.....	(139)
13.2	输精管道.....	(144)
13.3	雄性附属腺.....	(145)
13.4	阴茎.....	(146)
13.5	卵巢.....	(147)
13.6	输卵管.....	(150)
13.7	子宫.....	(151)
13.8	阴道.....	(153)
13.9	乳腺.....	(154)
14	皮肤.....	(155)
14.1	皮肤的结构.....	(155)
14.2	皮肤的附属器.....	(158)
第三部分 脊椎动物的胚胎发生		(161)
15	受精及动物的早期胚胎发育.....	(163)
15.1	受精.....	(164)

15.2	卵裂.....	(170)
15.3	囊胚的形成.....	(172)
15.4	原肠胚的形成.....	(174)
15.5	神经胚的形成.....	(179)
16	羊膜动物对经典胚胎发育模式的调整及胚外器官的发育.....	(182)
16.1	羊膜卵的结构.....	(182)
16.2	鸟类的胚胎发育.....	(183)
16.3	哺乳动物的胚胎早期发育.....	(192)
17	脊椎动物器官系统的发生.....	(199)
17.1	器官系统发生的奠定.....	(199)
17.2	器官发生.....	(201)
附录 I	显微制片技术简介.....	(220)
附录 II	常用试剂、染料的性质、用途和配制.....	(235)
附录 III	实验部分.....	(242)
实验 1	上皮组织.....	(242)
实验 2	结缔组织.....	(244)
实验 3	肌肉组织.....	(248)
实验 4	神经组织.....	(249)
实验 5	神经系统.....	(252)
实验 6	感觉器官.....	(254)
实验 7	循环系统.....	(255)
实验 8	免疫系统.....	(256)
实验 9	消化系统.....	(258)
实验 10	呼吸系统.....	(261)
实验 11	泌尿系统.....	(262)
实验 12	内分泌系统.....	(263)
实验 13	生殖系统.....	(265)
实验 14	皮肤.....	(267)
实验 15	爪蟾的早期胚胎发育.....	(269)
实验 16	鸡的早期胚胎发育.....	(271)
主要参考书目	(275)

第一部分 基本组织

细胞是生物体结构和功能的基本单位。组成动物体的细胞数量很大,种类极多,功能各异,执行不同功能的细胞在结构上具有不同的形态。一般来说,个体发育来源相同、形态相近、机能相关的细胞群和有关的细胞间质结合起来,共同组成执行一定功能的组织。

细胞间的结合在不同组织中形式不同。如上皮组织和一些其他组织,细胞排列紧密,彼此结合牢固,在细胞的相邻面之间广泛存在细胞粘连(cell adhesion)。细胞间结合更重要的结构是具有特殊构造的细胞连接(cell junction),其主要作用为机械性地使细胞连接更加牢固,有些还具有与细胞功能密切联系的特殊作用。上皮组织细胞间的连接结构数量多,并有多种类型;而结缔组织细胞大多分散存在,但有些相接触的细胞间也具有细胞连接。

组织不只是由细胞组成,细胞间质是构成组织的另一重要成分。细胞间质是细胞的产物,存在于细胞之间。它不仅提供了细胞生存的条件和物质交换的环境,也起着支持作用。由于各种基本组织的细胞排列的紧密程度不同,功能各异,因此细胞间质的数量也差别很大。实际上,动物体有一定的构形,能站立、运动等等,完全是依靠作为支架的结缔组织的细胞间质维持着。因此,细胞间质是不可忽视的组织成分。分析细胞间质,则要注意质的差异和量的多少。

综合考虑形态、机能和发生等因素,普遍认为脊椎动物体由四种基本组织构成,它们是:上皮组织、结缔组织、神经组织和肌肉组织。

上皮组织

- 1.1 被覆上皮
 - 1.1.1 被覆上皮主要类型的形态、分布和功能
 - 1.1.2 上皮细胞间的连接
 - 1.1.3 上皮组织的基底面
 - 1.1.4 上皮组织游离面的特化结构
- 1.2 腺上皮与腺体
 - 1.2.1 外分泌腺
 - 1.2.2 内分泌腺
- 1.3 上皮组织的再生及其变化

上皮组织主要由大量紧密且规则排列的上皮细胞和极少量细胞间质构成,细胞间以特化的细胞连接彼此相连,将上皮细胞联系组成片层状的组织结构。

上皮组织的机能是多样的,分布于不同的器官和部位,其功能各异。总体来说,上皮组织的功能主要有保护(皮肤表皮)、吸收(小肠上皮)、分泌(腺上皮)和感觉(神经上皮)等。从机能方面可以把上皮组织分为三大类:被覆上皮(covering epithelium)、腺上皮(glandular epithelium)、感觉上皮(sensory epithelium)。其中,被覆上皮分布在身体内外表面(皮肤表面和体腔表面)、器官内外表面(如内脏器官的外表面和消化、呼吸、泌尿、生殖等管道的腔面,以及血管的腔面),它们对动物体的保护、器官系统的界面划定、微环境的维持、功能层面(如小肠绒毛)的建立发挥着重要的作用;而腺上皮则是构成各种腺体器官的主要组织成分。

上皮组织的起源三个胚层均有,主要是内胚层和外胚层,但也有起源于中胚层的,如泌尿和生殖管道等,血管腔和体腔的上皮则起源于由中胚层发生的间质细胞。胚胎发育的研究证明:腺体,不论是外分泌腺(如消化腺、乳腺等)或内分泌腺(如甲状腺、肾上腺等)都由上皮组织下陷形成,并保留着上皮细胞的结构特点。此外,还有一些特化的上皮细胞,分布在感觉器官中,具有接受特定刺激的功能。

上皮组织有极性,其一面朝向体表或管道、囊腔的内腔,形成游离面。游离面常形成各种特殊的结构,以适应其特定的生理机能,如微绒毛、纤毛。相对面称为基底面,以基膜与结缔组织相连。上皮组织中一般没有血管和淋巴管,只能借助结缔组织中的血管,通过渗透方式进行物质交换。上皮组织中神经分布较丰富,大部分为感觉神经纤维,在上皮细胞间形成神经末梢。上皮组织具有较强的再生能力,包括正常生理性更新和创伤修复。

1.1 被覆上皮

被覆上皮或称边界上皮。顾名思义,这类上皮覆盖于体表,体腔、内脏器官的表面及体内各种管道和囊腔的内表面。

1.1.1 被覆上皮主要类型的形态、分布和功能

被覆上皮组织细胞密集排列形成膜状结构,因所在器官或部位的不同,上皮细胞的形状、排列的层次,以及细胞游离面的分化有所不同,并表现出与功能相适应的特点。组织学将被覆上皮分为以下主要的不同类型(表 1-1)。

表 1-1 被覆上皮的类型和主要分布

上皮类型		主要分布
单层上皮	单层扁平上皮	内皮: 心、血管和淋巴管 间皮: 胸膜、腹膜和心包膜 其他: 肺泡、肾小囊等
	单层立方上皮	肾小管、甲状腺滤泡等
	单层柱状上皮	胃、肠、胆囊、子宫等
	假复层纤毛柱状上皮	呼吸道等
复层上皮	复层扁平上皮	角化的: 表皮等 未角化的: 口腔、食道和阴道
	复层柱状上皮	眼睑结膜、男性尿道等
	变移上皮	肾盏、肾盂、输尿管和膀胱

1) 单层扁平上皮(simple squamous epithelium) 由一层扁平的多边形细胞组成,细胞边缘不规则,彼此镶嵌,紧密相连形成连续的一层薄膜。细胞核常呈扁圆形,位于细胞的中央,核所在部位较细胞的其他部位稍厚,核以外的部分一般都较薄(图 1.1-1,2)。单层扁平上皮分布在胸膜、腹膜等处称为间皮(mesothelium)(图 1.1-3);衬贴在心血管和淋巴管腔面的单层扁平上皮称为内皮(endothelium)(图 1.1-4)。

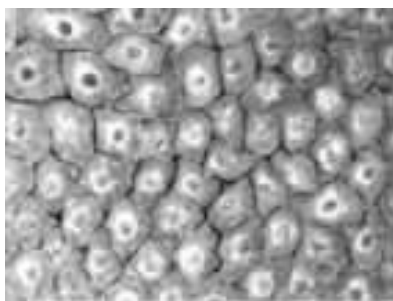


图 1.1-1 单层扁平上皮整装片



图 1.1-2 单层扁平上皮立体模式图

2) 单层立方上皮(simple cuboidal epithelium) 这类上皮细胞从矢状断面(即侧面)观察时,大致呈正方形,但从表面观察时呈六边形。细胞核大致呈圆球形,位于细胞的中央,如甲状腺的滤泡上皮(图 1.1-5,6)及肾脏集合管上皮。甲状腺滤泡上皮细胞的高矮形态,可因年龄、

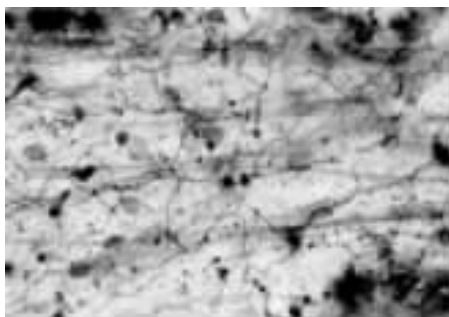


图 1.1-3 蛙 肠系膜整装片,
AgNO₃ 法,40X



图 1.1-4 血管内皮,H.E,40X
箭头所指为内皮细胞

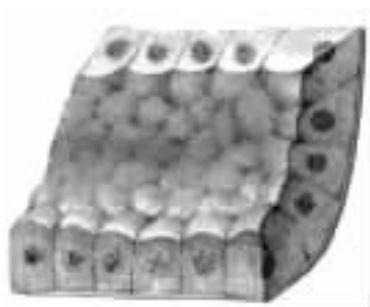


图 1.1-5 单层立方上皮立体模式图

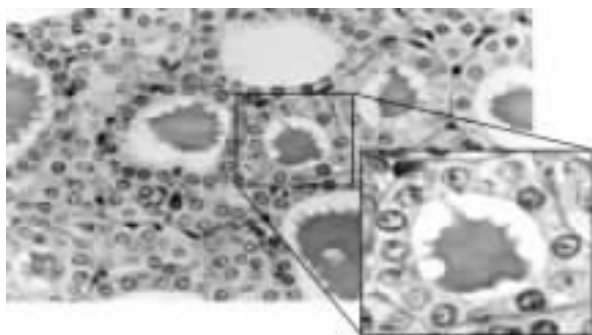


图 1.1-6 兔 甲状腺滤泡,H.E,40X
右下角为局部放大,可见细胞核排列整齐

生理状态而变化。

3) 单层柱状上皮 (simple columnar epithelium) 为一层较高的棱柱形细胞并行排列而成。从矢状断面观察时,细胞呈长方形,细胞核呈椭圆形,位于细胞近基底部,整齐地排列在同一水平面上(图 1.1-7,8)。分布于胃、肠的粘膜及腺体导管中,多具有分泌、吸收的功能。如小肠上皮在柱状的吸收细胞间嵌有分泌粘液的杯状细胞(goblet cell)(图1.1-9)。吸收细胞的游离



图 1-7 单层柱状上皮立体模式图

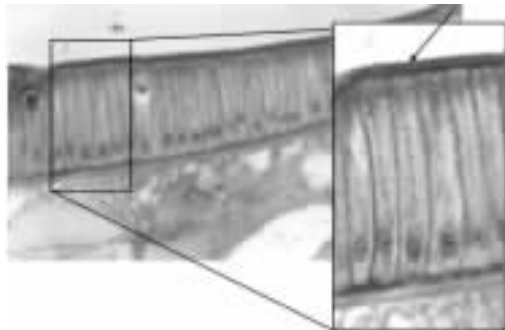


图 1.1-8 蛔虫消化道,H.E,40X
右下角为局部放大,可见整齐排列
的单层柱状细胞,箭头所指为纹状缘

面常具有密集的微绒毛整齐排列形成的纹状缘(striated border),大大增加了细胞的吸收面。

肺的小支气管、输卵管和子宫等的粘膜上皮都有纤毛,为单层柱状纤毛上皮。

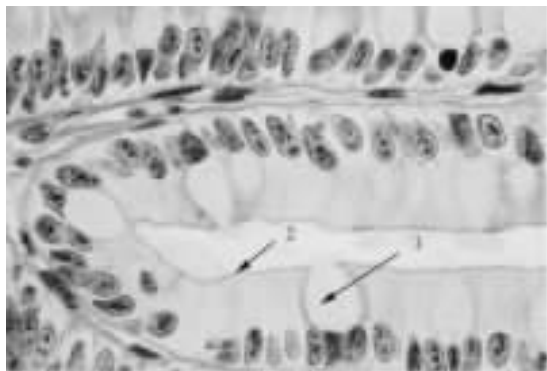


图 1.1-9 蛭小肠绒毛的局部,三色染色,40X
箭头所指:1. 杯状细胞;2. 纹状缘

气管具纤毛的细胞可多达 300 根,纤毛在细胞表面能作节律性的摆动,将呼吸道分泌的粘液以及粘着的灰尘、细菌等排出体外。气管的上皮细胞中也嵌有分泌粘液的杯状细胞(图 1.1-11)。

4) 假复层纤毛柱状上皮(pseudostratified ciliated columnar epithelium) 这种上皮形似复层,实际上是由不同形状和不同高度的一层细胞所形成。所有细胞的基部都附着于同一基膜上,而各种细胞的顶部则因细胞长短不一,矮的棱形细胞和锥体细胞不能都到达游离面,只有柱状细胞和杯状细胞可以到达游离面。由于各种不同类型的细胞长短不一,核的位置也就参差不齐,从切片中看很像是复层上皮(图 1.1-10)。柱状细胞表面有纤毛,所以又称为假复层纤毛柱状上皮。位于细胞游离面的纤毛数很多,如



图 1.1-10 假复层纤毛柱状
上皮立体模式图

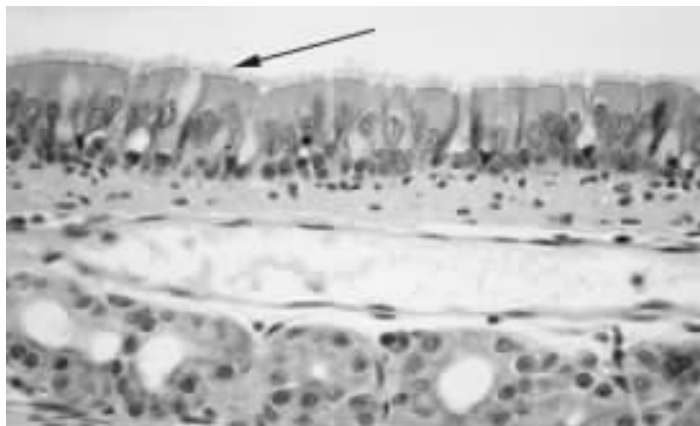


图 1.1-11 兔气管,H.E,40X
箭头所指为纤毛

5) 复层扁平上皮(stratified squamous epithelium) 这种上皮细胞层数不定,一般浅层细胞较扁平,中间细胞层呈多角形,基底层细胞为矮柱状,较为幼稚,可不断分裂并向表层推移,因此表面细胞受摩擦不断死亡脱落,基底层细胞源源不断地补充。某些部位的复层扁平上皮,如皮肤的表皮最表层细胞变态形成强韧的无生命的角质层(图 1.1-12,13)。角质层和下面的活的上皮细胞紧密相连。角质层既防止体内水分的散失,又可避免磨损的伤害以及细菌的侵入,因此可以认为是防护的第一线。其他部位的复层扁平上皮没有角化层,而且由腺体的分泌物润湿,如口腔、食道是由唾液腺分泌润湿其表面的(图 1.1-14,15)。

6) 变移上皮(transitional epithelium) 变移上皮的特点是细胞层次和形态可随器官的收缩或膨胀而变形和移位。当膀胱未充尿处于收缩状态时,细胞层次多至 6~8 层,此时基部细

胞接近于立方形,中层细胞为梨形。表面的细胞大而圆,略呈方形或长方形,呈馒头状,称为盖细胞,表层特化为壳层,防止尿液侵蚀(图 1.1-16)。当膀胱充满尿液处于膨胀状态时,细胞只有 2~3 层,均变扁平,尤其是表层的细胞与复层扁平上皮的表层细胞十分相似(图 1.1-17)。

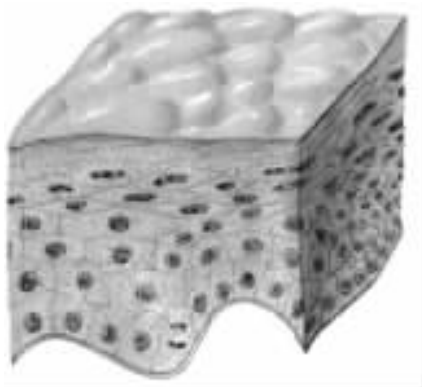


图 1.1-12 角化复层扁平上皮立体模式图

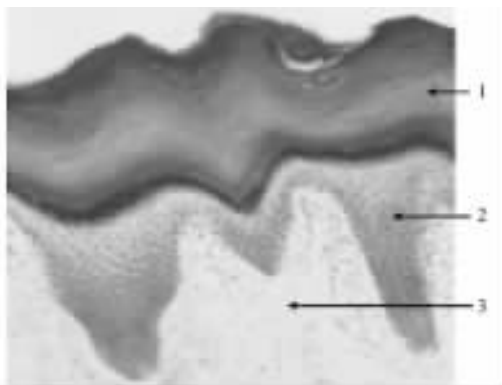


图 1.1-13 人掌皮, H. E, 10X
箭头所指: 1. 角质层; 2. 复层扁平上皮; 3. 结缔组织

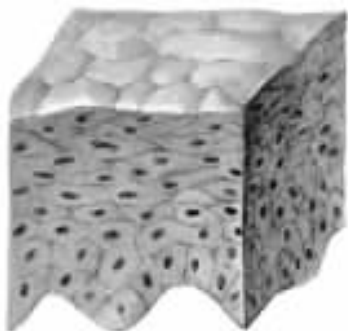


图 1.1-14 未角化复层扁平上皮立体模式图

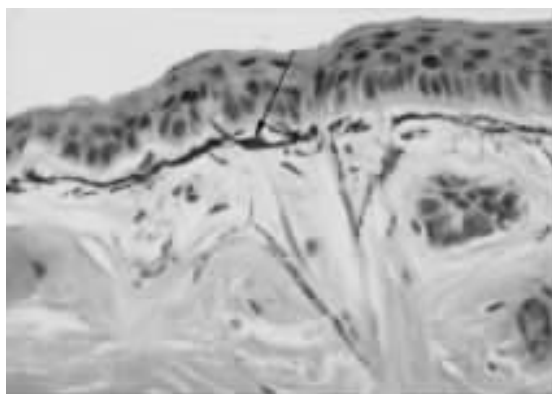


图 1.1-15 蛙皮肤, H. E, 40X
箭头所指为表皮下的色素细胞层



图 1.1-16 收缩状态小鼠膀胱, 三色, 40X
箭头所指为壳层的盖细胞



图 1.1-17 舒张状态小鼠膀胱, 三色, 40X

1.1.2 上皮细胞间的连接

通常,相邻上皮细胞间的界面凹凸不平或有突起,相互间形成指状或锯齿状镶嵌以加固细胞间的结合和扩大接触面,成为镶嵌连接(interdigitation),如肾小管的上皮。细胞间结合的更重要的结构是具有特殊构造的细胞连接。根据相邻细胞间相接区的超微结构,这些细胞连接可以区分为:(1)闭锁型,如闭锁小带(zonula occludens)(或称紧密连接,tight junction);(2)粘着型,如粘着小带(zonula adherens)(或称中间连接,intermediate junction)、粘着斑(macula adherens)(或称桥粒连接,desmosome);(3)融合型,如缝隙连接(gap junction)。闭锁型可以封闭细胞间隙,防止与外界环境的通连;粘着型把细胞牢固地结合在一起,而融合型则构成了细胞间可自由交换离子和水分的通道(图1.1-18)。

光镜观察,在立方或柱状上皮细胞顶端,有围绕细胞膜的环状结构,称为闭锁堤(terminal bar)。电镜证明,闭锁堤是由不同连接形成的连接复合体(junctional complex)。最表层为紧密连接,其下方为中间连接,最下方为桥粒连接。紧密连接开始于最表层,位于微绒毛下,形成 $0.2\sim 0.5\ \mu\text{m}$ 宽的环带,围绕着细胞,相邻两细胞膜外层融合形成吻合网,或只相距 $2.0\ \text{nm}$,一般靠近连接部位的细胞质比周围的致密。紧密连接是最紧密和强有力的连接,它形成了防止物质经细胞间隙进入上皮下组织的有效屏障。中间连接位于紧密连接下,也呈环带状,宽约 $0.3\sim 0.5\ \mu\text{m}$,相邻面细胞质膜相距 $20\ \text{nm}$,其间充满少颗粒的物质,膜内有少电子区和稠密的细胞质,有许多微丝终止于稠密的细胞质区。桥粒连接位于中间连接下,在相邻两细胞间形成盘状结构,直径约 $200\sim 400\ \text{nm}$,细胞间距 $20\sim 25\ \text{nm}$,充满多颗粒的物质,盘中央形成致密线,细胞质膜内也有少电子区和电子稠密的细胞质区,也有许多微丝终止于此区,或形成发卡样,以环部连到此区。以上不同的连接形式共同组成复杂的连接复合体。

缝隙连接在上皮组织中位于相邻细胞侧面的深部,呈大小不等的平板状。缝隙连接在邻接的两细胞间有连接小体(connexon)。连接小体由6个亚单位呈环形排列成为一个 $7\sim 8\ \text{nm}$

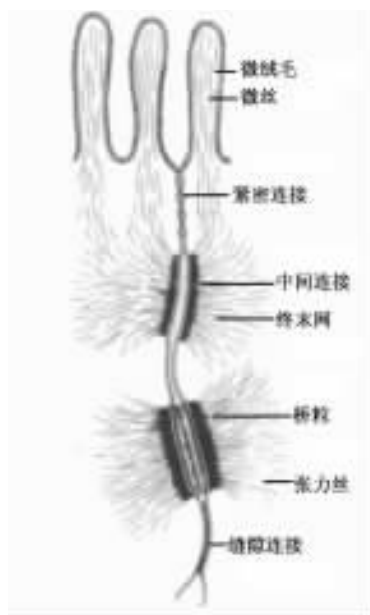


图1.1-18 上皮细胞连接超微结构模式图

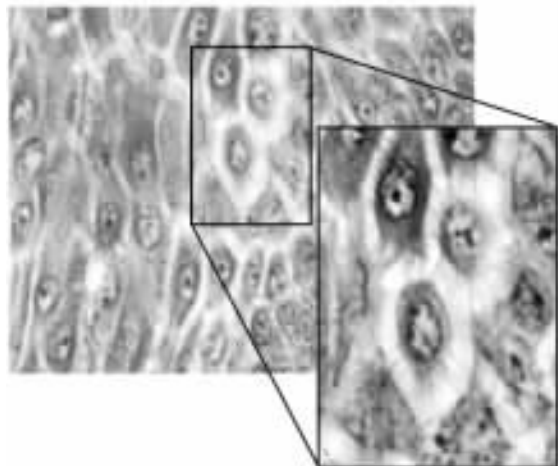


图1.1-19 马阴唇细胞间桥 H.E

的球形小粒,一端嵌入细胞膜内,另一端与相邻对侧的细胞膜的连接小体在缝隙中对应结合。连接小体中央有直径为 1.5 nm 的中央小管,通连两个细胞的胞质,供细胞间交换离子和某些小分子物质,借此相邻细胞间交换化学信息,协调各细胞的功能。此外,缝隙连接也存在于所有组成细胞间存在着电偶联的其他组织中,如心肌、平滑肌和神经细胞间。此种连接的电阻很低,在心肌细胞、平滑肌细胞和神经细胞间,可经此传递电冲动。

上述不同的连接形式也经常独立存在,例如桥粒连接在复层扁平上皮的棘细胞层的细胞间特别多见。光学显微镜下所谓的“细胞间桥”即是由细胞的突起和桥粒形成的,它常出现在神经的室管膜细胞、腺细胞等其他类型的细胞间(图 1.1-19)。细胞连接和其他结构一样,在发生上有从简到繁逐步建成的过程,同时也因上皮组织的不同功能状态而变化。

1.1.3 上皮组织的基底面

基膜(basement membrane)是上皮组织基底面与结缔组织相连的一层匀质薄膜。光镜下一般染色难以分辨,用镀银法可染成黑色,PAS 反应呈阳性。基膜的厚薄因上皮的类型而异,如气管的假复层柱状纤毛上皮的基膜和肾近曲小管的基膜较厚,明显可见,而血管内皮下的基膜则很薄,难以显示。

电镜下可以看到,基膜结构分两层。靠近上皮基底面的一层为均匀致密的基板(basal lamina),一般厚约 50~100 nm,个别部位(如角膜的前基膜、肾小球的基膜)可厚达 300 nm。基板由富含粘多糖的基质和包埋其中的微丝网组成,贴近结缔组织的一层称网板(reticular lamina),由糖蛋白和包埋其中的细束网状纤维组成,个别部位的基板较厚,没有网板,如人体肾小球的基膜。实际上光镜下显示的基膜图像还包括上皮细胞的细胞衣(cell coat)成分。

基膜的功能除对上皮组织起着支持和固着作用外,同时还形成上皮细胞与结缔组织界面的半透膜,在物质交换中起着分子筛的作用。

电镜下观察到,在上皮细胞基底面的质膜内有时具有桥粒的结构,因无相邻细胞,实际上只是完整桥粒的一半,称为半桥粒(hemidesmosome),它形成与基膜相接部位的特化结构(图 1.1-20)。

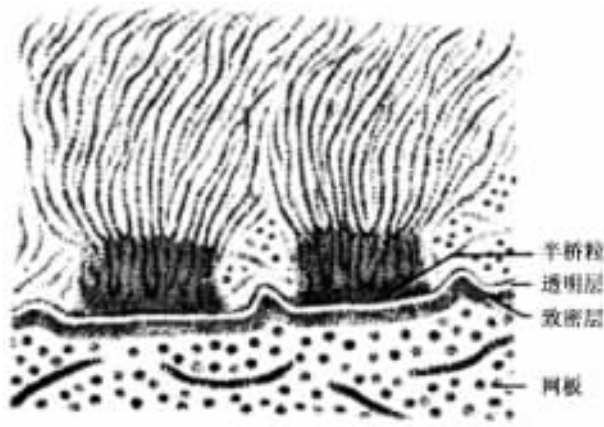


图 1.1-20 半桥粒和基膜超微结构模式图

1.1.4 上皮组织游离面的特化结构

上皮直接与外环境相接触的游离面,常分化形成适应其特殊生理功能的结构。

皮肤的表皮接触的外环境为干燥的空气,其上皮结构为复层,同时表层细胞角化形成角质蛋白,可防水和防止蒸发,使深层细胞得以生存。其他部位上皮的表面都保持湿润以维持其细胞的生命。不同部位的上皮可以以不同的方式维持其湿润,如肠上皮有粘液细胞分泌粘液。

一些细胞的游离面在电镜下观察到具有微细指状突起,称微绒毛(microvillus)。微绒毛一般长约 $0.5\sim 1.5\mu\text{m}$,其中含有许多纵行的微丝,微丝与细胞表面的终网(terminal web)的微丝相连。微绒毛普遍存在于上皮细胞中,尤其是与分泌和吸收有关的细胞中,但数量多少、形状排列规整与否有着差异。光镜下小肠上皮吸收细胞表面呈纵纹状的纹状缘(striated border),如图1.1-8中所示的蛔虫消化道中的纹状缘,电镜下即由密集、形状一致、排列规整的微绒毛组成。此处微绒毛的主要作用是扩大细胞表面的吸收面积,对一些物质的透过有筛选作用。

纤毛(cilium)是上皮细胞游离面的毛状突起,能运动。纤毛比微绒毛长而且粗,长约 $5\sim 10\mu\text{m}$,直径约 $0.2\mu\text{m}$ 。特殊染色方法在光镜下可见在纤毛基部的细胞质内有一深染的基小体。纤毛有其独特的复杂结构。纤毛能有节律地朝一个方向摆动,无数纤毛节律性摆动,可以清除一些分泌物或附着的灰尘、微生物等,例如呼吸道的上皮(图1.1-11)。

组织学将光镜下不能运动的纤毛状结构称为静纤毛(stereocilium),如附睾管上皮的静纤毛。电镜下静纤毛的结构似微绒毛,但较长,有分支,排列凌乱,有时可见其顶端膨大,其中含有分泌物。

1.2 腺上皮与腺体

腺上皮是具有分泌作用的上皮。如小肠上皮和气管上皮中分泌粘液的杯状细胞(goblet cell),称为单细胞腺(unicellular gland)(图1.2-1);多数的分泌细胞则群集成为多细胞腺(multicellular gland)。以腺上皮为主要组成成分的器官称腺体(gland)。腺细胞的分泌物为液状,其中含有酶、糖蛋白或激素等。

腺体可分为外分泌腺(exocrine gland)与内分泌腺(endocrine gland)两类。从发生上来看,两者都起源于上皮细胞陷入结缔组织,进一步分裂增生、分化形成。

1.2.1 外分泌腺

外分泌腺与被覆上皮仍保留着联系,连接腺体与被覆上皮的部分分化形成导管。外分泌腺都具有形成分泌物的腺泡和排出分泌物的导管,又称有管腺。腺泡(又称末房)由腺上皮围成管泡状,腺泡周围有结缔组织和毛细血管,腺上皮细胞通过基膜从血管获得原料,经过细胞内加工合成分泌物质。贮存在细胞内的分泌物常呈颗粒状,称分泌颗粒。腺体分泌时,将分泌物排入腺腔,通过导管排出。

外分泌腺种类很多,在结构、分泌物的性质和腺细胞排除分泌物的方式上,各有不同。

组成分泌部的腺细胞的形态结构,因腺体的种类、分泌物的性质和细胞的功能状态而差别显著。导管与分泌部直接相通,由单层或复层上皮构成。导管除输出分泌物外,有的还有吸收

和分泌的功能。通常将分泌部的形状和导管是否分支作为外分泌腺的分类命名,大致有五种类型:单管腺(如肠腺)、单泡腺(如蛙皮肤的粘液腺)(图 1.2-2)、复管腺(如胃腺)、复泡腺(如腮腺)以及复管泡状腺(如胰腺)。

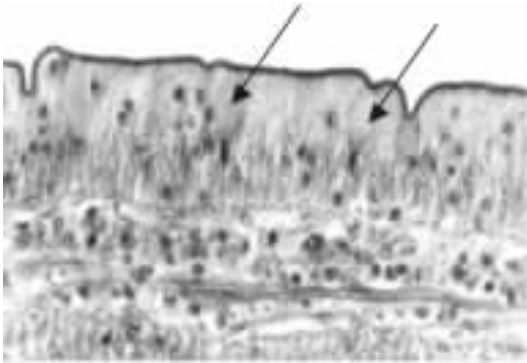


图 1.2-1 小肠绒毛杯状细胞,三色,40X
箭头所指为杯状细胞

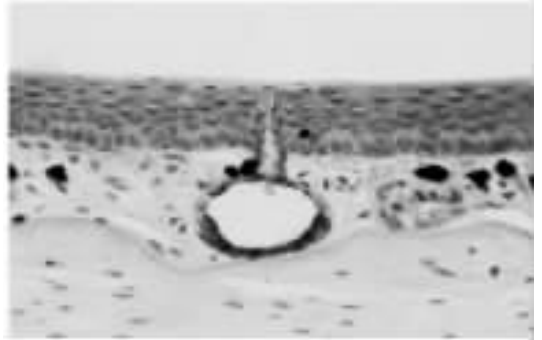


图 1.2-2 蛙皮肤单管泡状腺,H.E,10X

根据分泌物的性质,腺体分为浆液腺(serous gland)、粘液腺(mucous gland)和混合腺(mixed gland)(图 1.2-3)。浆液腺的分泌部由浆液性细胞构成,分泌物呈水样或稀乳汁样,其中含有酶,如各种消化酶等。粘液腺的分泌部由粘液性细胞构成,分泌物含粘蛋白,与水混合形成粘液,具有滑润保护作用。混合性腺是指腺体组成中既有浆液性细胞或腺泡,又有粘液性细胞或腺泡。

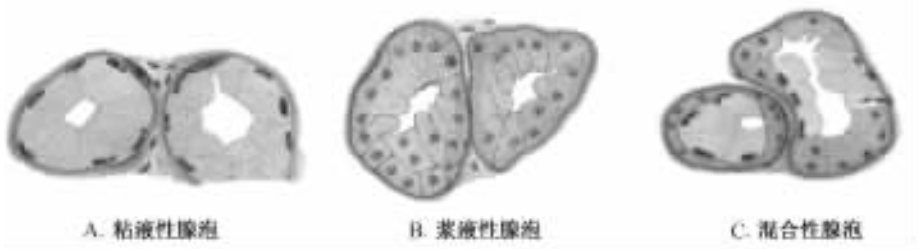


图 1.2-3 三种腺体腺泡模式图

分泌细胞以不同的方式释放其分泌物。多数情况细胞产物聚集成分泌颗粒,但有些细胞的产物不聚集成可见的分泌颗粒,只以分子或接近分子的形式释放,甚至电镜下也看不到分泌颗粒,如浆细胞、成纤维细胞等。聚集的分泌物释放方式常分为:局部分泌(merocrine secretion)和全浆分泌(holocrine secretion)。局部分泌最为常见,分泌颗粒被界膜包着,释放时分泌颗粒的膜与质膜融合,将分泌物排出,不损伤细胞的完整性,实际上是以胞吐的方式排出,故又称胞吐分泌(exocytosis secretion)。全浆分泌是一个“剧烈”的过程,分泌细胞先在细胞质中集聚分泌物,最后细胞死亡分解,随着分泌物将残留的细胞器等同时排除,全浆分泌的腺体很少,易见的如皮脂腺。