

**Міністерство освіти і науки України
Дніпропетровський національний університет
ім. Олеся Гончара**

О.В.Федоненко, Т.В.Ананьєва, О.М.Маренков

КУРС ЛЕКЦІЙ З ГІСТОЛОГІЇ

Навчальний посібник

**Дніпропетровськ
2013**

УДК 611.018 (084)

Федоненко, О. В. Курс лекцій з гістології [Текст]: навч. посіб./
О.В.Федоненко, Т.В.Ананьєва, О.М.Маренков. – Д., 2013. – 61 с.

Рецензенти: докт. біол. наук, професор Чорна В.І.
докт. мед. наук, професор Родинський О.Г.

Викладено необхідний теоретичний матеріал за програмою нормативного курсу «Гістологія» для студентів, що навчаються за напрямом біологія. Посібник призначений для самостійної роботи та самопідготовки студентів ДНУ денної та заочної форм навчання.

Навчальне видання

Олена Вікторівна Федоненко
Таміла Володимирівна Ананьєва
Олег Миколайович Маренков

Курс лекцій з гістології

Навчальний посібник

© Федоненко О.В., Ананьєва Т.В.,
Маренков О.М., 2013

Вступ

Гістологія (від гр. «гістос» – тканина та «логос» – слово, знання) – це наука про закономірності будови, розвитку і функціонування різноманітних тканини живого організму.

Під біологічними тканинами розуміють філогенетично обумовлені комплекси клітин і міжклітинної речовини, подібні за будовою і функціями елементів, що до них належать.

Предмет гістології охоплює вивчення тонкої (мікроскопічної) і ультратонкої (субмікроскопічної) будови структур тваринного організму, їхнього розвитку і змін у різноманітних умовах життєдіяльності. Поєднання знань на гістологічному, біохімічному, анатомічному і фізіологічному рівнях дає змогу отримати цілісний образ організму, формувати теоретичні медико-біологічні підвалини.

Найважливішими визначними властивостями біологічних тканин є їх будова і функції – це дві взаємопов'язані і взаємообумовлені ознаки, що розвивалися і вдосконалювалися у процесі еволюції поряд з ускладненням загальної структурно-функціональної організації і поведінки тваринного організму. Саме цьому в основу визначення будь-якої тканини та її класифікації покладено дві головних ознаки – структура і функції, в залежності від особливостей будови і функціонування тканини відносять до тієї або іншої групи.

Розрізняють чотири типи тканин: епітеліальну, тканини внутрішнього середовища, м'язову та нервову. Клітини кожного з типів цих тканин мають основні структурні та функціональні ознаки, що відрізняють їх від клітин інших тканин, а міжклітинна речовина, розміщена між клітинами, також своєрідна для різних типів тканин. Проте у межах окремих тканин зустрічаються різноманітні морфофункціональні властивості клітин і міжклітинної речовини, що потребує у складі деяких тканин відокремлювати їх підтипи. Так, у тканинах внутрішнього середовища відрізняють кров і сполучну тканину, а останню розділяють на пухку, щільну, кісткову та хрящову. До складу м'язової тканини належать такі її різновиди, як гладка і поперечно посмугована (скелетна та серцева) мускулатура. Групи розрізняють і в інших тканинах. Морфо-функціональна класифікація тканин є найбільше поширеною і застосовується до теперішнього часу.

Сучасна гістологія має широкий арсенал різноманітних мікроскопічних методів дослідження, класичним є метод виготовлення постійного гістологічного препарату. Студентам необхідно ознайомитися з основами техніки виготовлення гістологічних препаратів, щоб зрозуміти їх суть і навчитися їх аналізувати, бо саме постійні препарати широко використовують як в наукових дослідженнях, так і в навчальному процесі.

РОЗДІЛ 1

ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ

Епітеліальні тканини, або епітелії, покривають поверхню тіла, слизистих і серозних оболонок внутрішніх органів (шлунку, кишковика та ін.), а також утворюють більшість залоз. У зв'язку з цим розрізняють покривний і залозистий епітелії.

Загальні ознаки епітелію, що відрізняють його від інших тканин:

1. Епітелій – гранична тканина, яка відмежовує організм від внутрішнього і зовнішнього середовища і при цьому здійснює з ними зв'язок. На поверхні організму розташований покривний епітелій, що здійснює функції поглинання речовин (всмоктування) і виділення продуктів обміну (екскреція). Він також вистилає просвіти внутрішніх органів (кишковика, нирок, матки, сечового міхура та ін.).

Бар'єрна (гранична) функція – важлива ознака епітеліальної тканини, що визначає структуру всіх її різновидів.

2. Клітини епітелію розташовані у вигляді суцільного пласта, який покриває великі поверхні. Розподіляючись пластом і функціонуючи як єдиний пласт, епітелій відмежовує підлягаючі тканини від зовнішнього для них середовища.

3. Основну масу в об'ємі епітеліальної тканини складають клітини (наприклад, у сполучній тканині над клітинами значно переважають міжклітинні структури). Епітелій може утворювати різні захисні структури – мушлі, хитини, кутикули.

4. Епітеліальні тканини, особливо покривна, характеризуються різко вираженою полярністю клітин. Базальна й апікальна частини епітелію значно відрізняються одна від одної структурно і функціонально. Полярність клітин пов'язана з граничним розташуванням епітелію. Зовнішнє середовище, що межує з апікальною частиною клітин, різко відрізняється від внутрішнього, що контактує з базальними ділянками.

5. Епітелій розташований на базальній мембрані (базальній пластинці) – шарі міжклітинної речовини, утвореної діяльністю як епітеліальних клітин, так і сполучної тканини. Базальна мембрана має товщину 20–100 нм, містить білки – колаген, ламінін, ентактин. Крізь базальну пластинку шляхом дифузії здійснюється живлення епітелію. Необхідно відзначити, що кровоносних і лімфатичних судин в епітелії немає. Таким чином, базальна мембрана, відокремлюючи епітелій від сполучної тканини, одночасно зв'язує їх між собою в епітеліально-сполучнотканинний комплекс. У епітеліальних клітин печінки немає базальної мембрани.

Епітелії беруть участь у побудові багатьох органів і є пластами клітин – епітеліоцитів, які мають неоднакову форму і будову в різних видах епітелію. Між клітинами, що становлять епітеліальний пласт, немає міжклітинної речовини, і клітини тісно зв'язані одна з одною за допомогою десмосом, проміжних і щільних контактів. До базальної мембрани епітеліоцити прикріплюються за допомогою напівдесмосом.

1.1. Покривний епітелій

У межах епітеліальної тканини існує досить велике різноманіття клітинних типів. Виділяють декілька класифікацій епітелію: за походженням, будовою, функціями. Найбільше поширення набула морфологічна класифікація, що враховує розташування клітин на базальній мембрані та їх форму на вільній, апікальній частині епітеліального пласта.

Згідно цієї класифікації розрізняють *одношарові* і *багатошарові* епітелії.

В одношарових епітеліях клітини у пласті розташовані в один шар і зв'язані з базальною мембраною.

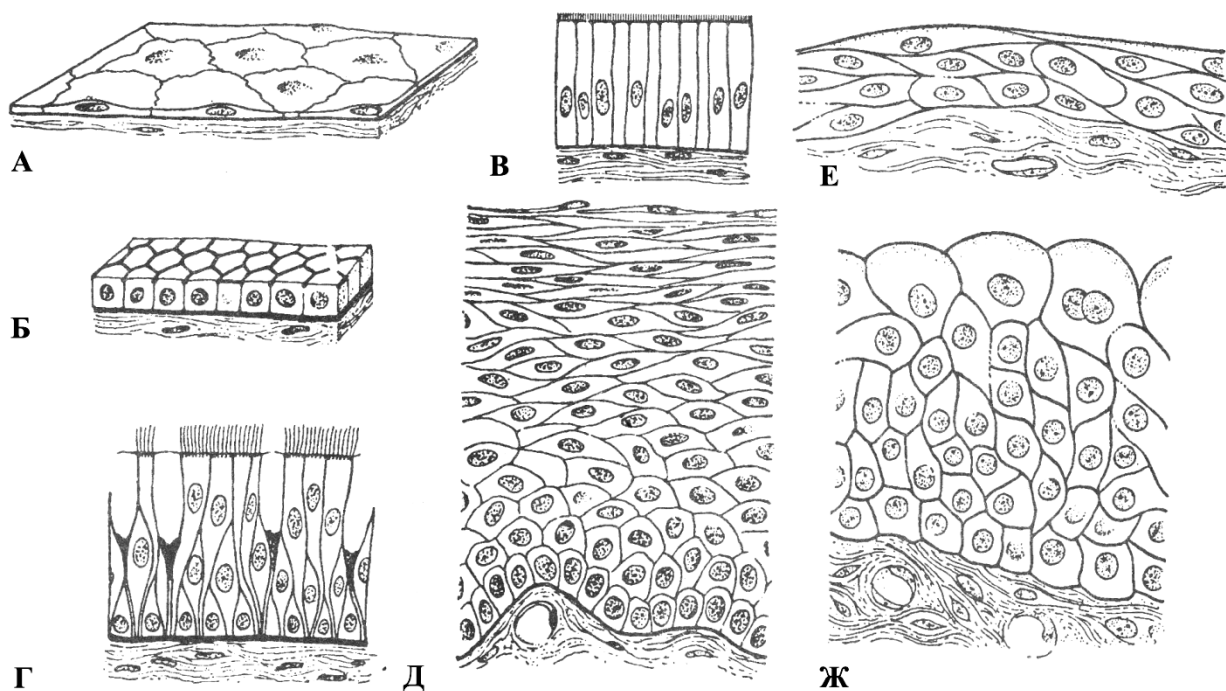


Рис. 1.1. Різновиди епітеліальних тканин. А – одношаровий плоский. Б – одношаровий кубічний. В – одношаровий циліндричний. Г – одношаровий циліндричний багаторядний миготливий. Д – багатошаровий плоский незроговілий. Е – багатошаровий перехідний в розтягнутому стані. Ж – багатошаровий перехідний у звичайному стані.

Одношаровий епітелій може бути однорядним і багаторядним. В однорядного всі клітини мають однакову форму – сплюснену, кубічну або призматичну і, отже, їх ядра лежать на одному рівні, тобто в один ряд. Такий епітелій називають ще ізоморфним (*isos* – рівний). За формою клітин епітелії поділяють на такі різновиди:

1. Плоский епітелій – висота клітин значно менше їх ширини.
2. Кубічний епітелій – клітини мають рівні ширину й висоту.

3. Призматичний (циліндричний) епітелій – висота клітин значно більше ширини.

Одношаровий епітелій, що має клітини різної форми і висоти, ядра яких лежать на різних рівнях, тобто в декілька рядів, носить назву багаторядного або псевдобагатошарового.

Багатошаровий плоский епітелій буває зроговілим, незроговілим і перехідним. Епітелій, в якому відбуваються процеси ороговіння, тобто перетворення клітин верхніх шарів у рогові луски, називають багатошаровим плоским зроговілим. За відсутності ороговіння епітелій є багатошаровим плоским не зроговілим.

Перехідний епітелій вистилає органи, схильні до сильного розтягування – сечовий міхур, сечовід тощо. За зміни об'єму органу товщина і будова епітелію також змінюються.

Джерела розвитку епітеліальної тканини. Епітелій розвивається з усіх трьох зародкових листків, починаючи з 3–4 тижня ембріонального розвитку людини. Залежно від ембріонального джерела розрізняють епітелії ектодермального, мезодермального і ентодермального походжень. З ектодерми походять багатошарові покривні епітелії, що граничать із зовнішнім середовищем: епідерміс шкіри, епітелій слизової оболонки ротової порожнини, рогівки ока. Ентодермальне і мезодермальне походження мають покривні епітелії внутрішніх органів і залозистий епітелій.

Будова різних типів покривного епітелію. Одношаровий плоский епітелій представлений в організмі ендотелієм і мезотелієм.

Ендотелій вистилає кровоносні й лімфатичні судини, а також камери серця, і є пластом плоских клітин – ендотеліоцитів, розташованих в один шар на базальній мембрані. Ендотеліоцити відрізняються відносною бідністю органел.

Ендотелій бере участь в обміні речовин і газів (O₂, CO₂) між кров'ю та іншими тканинами організму.

В разі його пошкодження можлива зміна кровотоку в судинах і утворення в їх просвітах тромбів – згустків крові.

Мезотелій розташовується на поверхні серозних оболонок, які вистилають в організмі ссавців три порожнини, що не сполучаються між собою: черевну, плевральну і перикардіальну. Клітини – мезотеліоцити – плоскі з нерівними краями, між сусідніми клітинами є контакти типу десмосом. Деякі з клітин містять 2–3 ядра, замість одного. На вільній поверхні клітини мають поодинокі мікрворсинки. Через мезотелій відбувається виділення і всмоктування серозної рідини.

Мезотеліальні клітини здатні до фагоцитозу часток різної природи. Вони захоплюють туш (фарбники), фрагменти м'язової тканини, меланінові включення, мікроорганізми. Проте здатність до фагоцитозу характерна для клітин мезотелію, що знаходяться в певному функціональному стані і ступені зрілості. Таким чином, одна з функцій мезотелію – захисна.

Однією з найхарактерніших особливостей мезотелію є його здатність до декомплексування і відпадання клітин у порожнину тіла. При цьому

десмосоми руйнуються, клітини округлюються і втрачають зв'язок з базальною пластинкою. У нормальних умовах 4–6% від загального числа мезотеліальних клітин виявляються зваженими в порожнинній (перитонеальній) рідині. Мезотелій бере участь в утворенні «серозно-лімфатичного бар'єру» між тканинами і порожниною тіла.

Мезотеліальне вистилання створює сприятливі умови для ковзання дотичних органів щодо один одного. Присутність мезотелію на поверхні органу перешкоджає утворенню сполучнотканинних спайок між органами черевної і грудної порожнин при порушенні їх цілісності.

Одношаровий кубічний епітелій вистилає частину ниркових каналців, виконуючи функцію зворотного всмоктування низки речовин з первинної сечі в кров.

Одношаровий призматичний епітелій характерний для середнього відділу травної системи. Він вистилає внутрішню поверхню шлунку, тонкої і товстої кишки, жовчного міхура, низки проток печінки і підшлункової залози. У шлунку всі клітини епітелію є залозистими; вони продукують слиз, що захищає стінки шлунку від механічного пошкодження грудками їжі та дії шлункового соку.

У тонкій кишці одношаровий призматичний епітелій активно виконує функцію всмоктування. Він утворений епітеліоцитами, що мають на апікальній поверхні «щіткову облямівку», яка складається з безлічі мікроворсинок. Кишкові епітеліоцити беруть участь у ферментативному розщеплюванні їжі на поверхні стінки кишковика («пристінкове травлення») і всмоктуванні продуктів, що утворилися. Завдяки мікроворсинкам поверхня всмоктування кишкового епітелію збільшується в 25–30 разів. На поверхні мікроворсинок відбувається гідроліз полісахаридів (разом з їх переварюванням у порожнині кишковика) і олігоцукрів. За допомогою методу негативного контрастування на поверхні мембран мікроворсинок були знайдені елементи діаметром 60–80 А, що повторювалися. Відокремлення цих часток від мембран та їх біохімічний аналіз дозволили встановити, що саме в них знаходяться ферменти, які беруть участь у завершальних стадіях гідролізу вуглеводів і білків. Ліпази, розташовані на зовнішніх мембранах кишкових епітеліоцитів, беруть участь в розщеплюванні тригліцеридів, які вивільняються в результаті переварення жирів у порожнині кишковика, до моногліцеридів. Таким чином, за допомогою пристінкового травлення відбуваються завершальні етапи гідролізу багатьох речовин.

Як відомо, поверхня слизистої оболонки кишковика покрита ворсинками і криптами, тобто виростами і поглибленнями. Біохімічними і біохімічними методами вдалося з'ясувати, що активність гідролітичних ферментів в епітеліоцитах ворсинок у кілька разів вища в порівнянні з клітинами епітелію крипт, причому всі ці ферменти локалізуються переважно або винятково на плазмолемі. Висока ферментативна активність свідчить про важливе значення пристінкового способу травлення.

Келихоподібні клітини виділяють слиз, який покриває епітелій і захищає його і підлягаючі тканини від механічних та хімічних ушкоджень.

Псевдобагатошаровий (багаторядний) епітелій є війчастим, або миготливим. У ньому розрізняють 4 види клітин: 1) війчасті, або миготливі епітеліоцити (основні функціональні клітини); 2) короткі вставні клітини (базальні), за рахунок яких відбувається оновлення тканини; 3) келихоподібні (слизисті); 4) базально-зернисті (ендокринні).

Вставні клітини є стовбуровими, здатними ділитися і перетворюватися на війчасті і слизисті клітини. До поверхні епітелію вершини вставних клітин не доходять, тому вона утворена миготливими клітинами, покритими багатошаровими війками.

Слизисті клітини мають келихоподібну форму і виділяють муцини на поверхню епітеліального пласта.

Окрім миготливих, вставних і слизистих епітеліоцитів у епітелії повітряноносних шляхів розрізняють ендокринні, базально-зернисті клітини, що виділяють у кровоносні судини гормони – біологічно активні речовини для здійснення регуляції дихальної системи.

Війчасті епітелії широко поширені як у хребетних, так і безхребетних тварин. У личинок губок, медуз, поліхет, молюсків війки знаходяться у покривних тканинах. Травний тракт, дихальні органи низки безхребетних, статева система і система виділення також містять миготливий епітелій. Мантія молюсків буває забезпечена війчастими клітинами. У хребетних тварин миготливий епітелій вистилає певні ділянки травного тракту (амфібії, риби), входить до дихальної системи всіх хребетних, вистилає провідні шляхи статевої системи, порожнини мозку (шлуночки і спинномозковий канал). У нижчих хребетних він утворює вистилання вторинної порожнини тіла, у деяких риб вистилає порожнину плавального міхура.

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій покриває зовні рогівку ока, вистилає порожнини рота і стравоходу. У ньому розрізняють 3 шари: 1) базальний; 2) шипуватий; 3) плоский (поверхневий).

Базальний шар складається з епітеліоцитів призматичної форми, розташованих на базальній мембрані. До їх складу входять стовбурові клітини, які після розмноження і диференціювання замінюють клітини вищерозміщених шарів епітелію.

Шипуватий шар складається з клітин неправильної багатокутної форми.

Плоский верхній шар утворений плоскими клітинами, які, пройшовши життєвий цикл, відмирають і відпадають з поверхні епітелію.

Багатошаровий плоский зроговілий епітелій утворює епідермальний шар шкіри. У епідермісі відбувається процес ороговіння – перетворення (трансформація) епітеліальних клітин у рогові луски. У клітинах при цьому синтезуються і накопичуються кератини – специфічні білки, а самі клітини поступово з нижнього шару переміщуються у вищерозміщені шари епітелію.

У епідермальному шарі шкіри долонь, підошов, пальців розрізняють 5 основних шарів: 1) базальний, 2) шипуватий, 3) зернистий, 4) блискучий, 5) роговий.

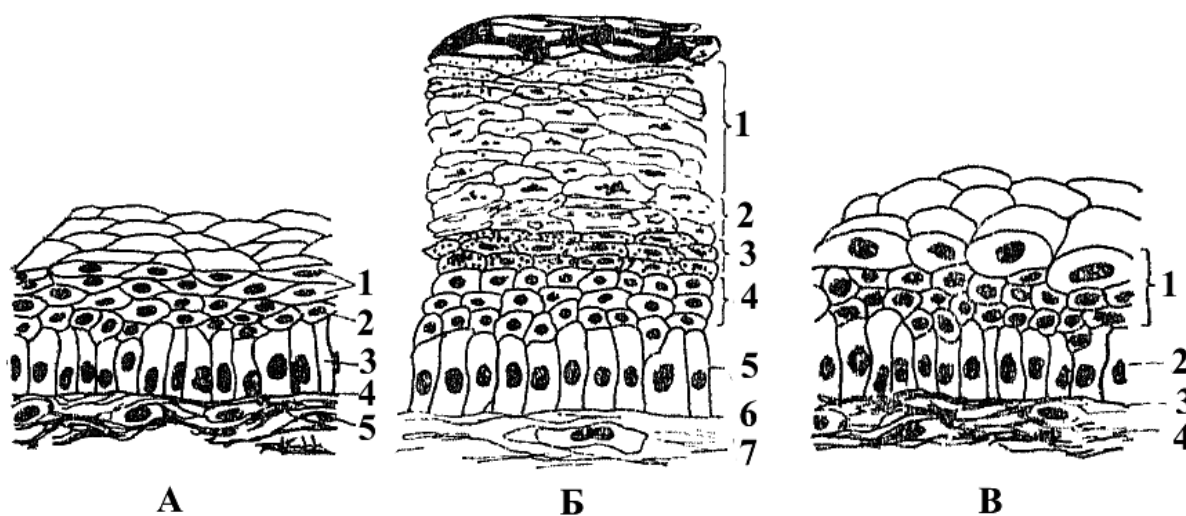


Рис. 1.2. Схема будови багатошарових епітеліїв. А – багатошаровий плоский незроговілий епітелій: 1 – шар плоских клітин, 2 – шипуватий шар, 3 – базальний шар, 4 – базальна мембрана, 5 – сполучна тканина. Б – багатошаровий плоский зроговілий епітелій: 1 – роговий шар, 2 – блискучий шар, 3 – зернистий шар, 4 – шипуватий шар, 5 – базальний шар, 6 – базальна мембрана, 7 – сполучна тканина. В – перехідний епітелій: 1 – покривні клітини, 2 – базальні клітини, 3 – базальна мембрана, 4 – сполучна тканина.

Базальний шар складається з клітин-епітеліоцитів циліндричної форми. У цитоплазмі клітин синтезуються специфічні білки. У цьому шарі є стовбурові клітини, які після розподілу диференціюються і переміщуються у вищерозміщені шари. Тому базальний шар ще називають ростковим, або зачатковим.

Шипуватий шар складається з клітин багатокутної форми, зв'язаних між собою десмосомами. У місці контакту на поверхні клітин помітні «шипики» – вирости, направлені назустріч один одному. У шипуватому шарі, як і в базальному окрім епітеліоцитів є пігментні клітини відросткової форми – меланоцити, що містять меланін – гранули чорного пігменту, а також епідермальні макрофаги – дендроцити і лімфоцити, які створюють в епідермісі систему імунного контролю.

Зернистий шар складається з клітин сплющеної форми, які містять тонофібрили і зерна кератогіаліну – фібрилярного білка, що перетворюється в клітинах вищерозміщених шарів в елеїдин, а потім у кератин – рогову речовину.

Блискучий шар утворений плоскими клітинами, що містять у цитоплазмі елеїдин – речовину, що сильно заломлює світло.

Роговий шар – переважає у шкірі пальців, долонь, підошов ніг і відносно тонкий у решті ділянок шкіри. По мірі переміщення клітин з блискучого шару в роговий у них за участю лізосом зникають ядра і органели. Клітини заповнюються кератином (роговою речовиною), що складається з кератинових фібрил, і пухирцями повітря. Крайні зовнішні рогові луски втрачають зв'язок одна з одною і постійно відпадають з поверхні епітелію. На зміну їм приходять нові з нижчерозташованих шарів.

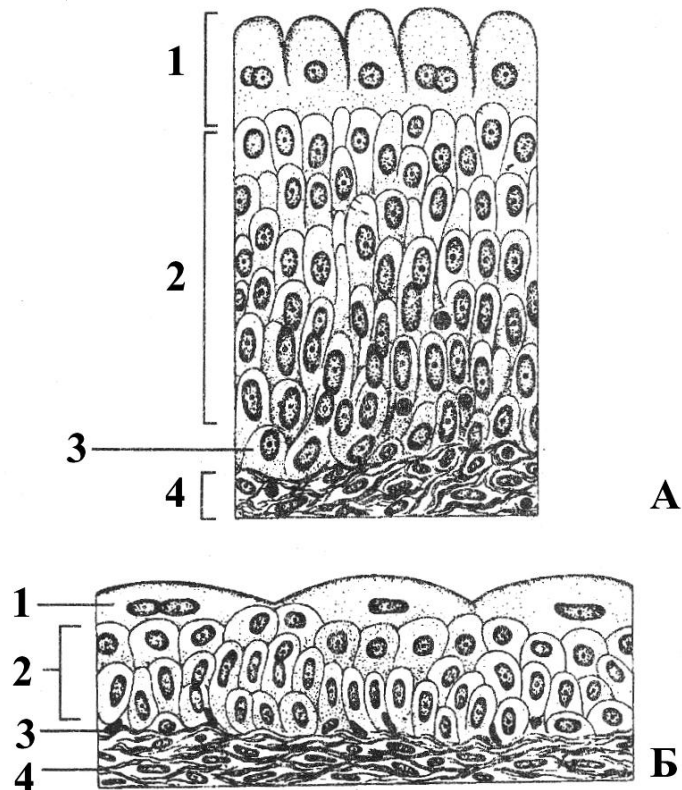


Рис. 1.3. Перехідний епітелій сечового міхура. А – нерозтягнутий стан, Б – розтягнутий стан. 1 – поверхневий шар, 2 – проміжний шар, 3 – базальний шар, 4 – сполучна тканина.

Перехідний епітелій характерний для сечовідводних органів – балій нирок, сечоводів, сечового міхура, стінки яких схильні до розтягування при заповненні сечею. У ньому розрізняють 3 шари клітин: 1) базальний з дрібними округлими клітинами; 2) проміжний з клітинами різної форми; 3) поверхневий з крупними, часто дво- і триядерними клітинами, що мають різну форму в залежності від стану стінки органів.

При розтягуванні стінки стають тоншими і поверхневі клітини епітелію сплющуються. Між клітинами здійснюється щільний контакт для запобігання проникненню рідини через стінку органів.

Регенерація. Покривний епітелій завдяки своєму граничному розташуванню постійно зазнає впливу зовнішнього середовища, тому епітеліоцити швидко зношуються і гинуть.

Джерелом їх відновлення є стовбурові клітини епітелію, що зберігають здатність до розподілу протягом усього життя організму. Вони знаходяться в

базальному шарі багатошарових епітеліїв і в певних ділянках одношарових. Висока здатність епітелію до фізіологічної регенерації служить підставою для швидкого відновлення його в патологічних умовах. З віком у покривному епітелії спостерігається ослаблення процесів оновлення.

1.2. Залозистий епітелій

Залозистий епітелій складається із залозистих, або секреторних клітин – *гландулоцитів*, які здійснюють синтез і виділення специфічних продуктів – секретів. Шляхом секреції в організмі відбувається утворення слини, молока, шлункового і кишкового соку, жовчі та ін. У клітинах залозистого епітелію сильно розвинений гранулярний ендоплазматичний ретикулум (ергастоплазма), комплекс Гольджі.

Секреція включає чотири фази: надходження в залозисті клітини з крові і лімфи різних неорганічних сполук, води і низькомолекулярних органічних речовин (амінокислот, моносахаридів); синтез з цих продуктів секрету і формування його у вигляді гранул; виведення секреторних гранул з клітини (екструзія); відновлення початкового стану залозистих клітин.

Розрізняють три типи виділення секрету:

- 1) мерокриновий – клітини зберігають свою будову (клітини слинних залоз);
- 2) апокриновий – часткове руйнування апікальних відділів (клітини молочних залоз).
- 3) голокриновий – повне руйнування залозистих клітин і накопичення секрету в цитоплазмі (клітини сальних залоз шкіри).

Виділення секрету може здійснюватися в одній і тій же клітині різними шляхами на різних етапах життєвого циклу, при стимуляції або при патології. Тому класифікація залоз по типу екструзії досить умовна.

Залози виконують в організмі секреторну функцію; секрети, що в них виробляються, мають важливе значення для процесів травлення, зростання, розвитку та ін.

Залози бувають одноклітинними і багатоклітинними. Кожен тип цих залоз може характеризуватися за низкою ознак.

Одноклітинні залози можуть мати різну форму, розташовуватися в товщі епітеліального пласта (ендоепітеліальні залози) або за його межами (екзоепітеліальні залози), можуть виділяти секрет в кров або на вільну поверхню (ендо- і екзокринні залози), виробляти білкові, мукополісахаридні (або мукопротеїдні) та інші секрети, можуть розділятися по типу виділення секрету (мерокринові й голокринові).

Багатоклітинні залози мають клітини двох основних типів: секреторні (ацинарні) і клітини вивідних проток. Клітини першого типу виробляють специфічний для даної залози секрет і утворюють секреторний, кінцевий відділ (ацинус). Клітки другого типу формують систему проток, по яких секрет просувається (або якийсь час зберігається), попутно збагатившись водою, фільтрованою через стінки протоки, або навпаки, віддаючи надлишок

води і солей, або поповнюючись слизистими, білковими, мінеральними або іншими компонентами. Отже, клітини проток нерідко теж виконують секреторну функцію, разом з фільтруючою і механічною.

Таблиця 1.

Класифікація одноклітинних залоз

Ознака	Характеристика
Форма клітин	Келихоподібна, грушовидна, овальна, неправильна, червоподібна
Розташування по відношенню до епітеліального пласта	Ендоепітеліальні, екзоепітеліальні
Напрямок виділення секрету	Ендокринні (виділяють секрет в кров або міжклітинне середовище), екзокринні (виділяють секрет на вільну поверхню епітеліального пласта)
Тип секреції	Голокриновий, мерокриновий
Склад секрету	Білковий (серозний або гранулярний), мукополісахаридний, змішаний (білково-мукополісахаридний)

Таблиця 2.

Класифікація багатоклітинних залоз

Ознака	Характеристика
Форма секреторних відділів	Трубчасті, альвеолярні, трубчасто-альвеолярні
Ступінь галуження секреторних відділів	Нерозгалужені, розгалужені
Ступінь галуження вивідних проток	Прості залози (нерозгалужена протока), складні залози (розгалужена протока)
Склад секрету	Білковий, мукопротеїдний, мукополісахаридний, ліпідний, сольовий і ін.
Розташування по відношенню до епітеліального пласта	Екзоепітеліальні, ендоепітеліальні
Напрямок виділення секрету	Екзокринні, ендокринні
Тип секреції	Мерокриновий, голокриновий, апокриновий

Багатоклітинні залози можуть мати розгалужені або нерозгалужені вивідні протоки. Залози з нерозгалуженими протоками називаються простими, а з розгалуженими протоками – складними.

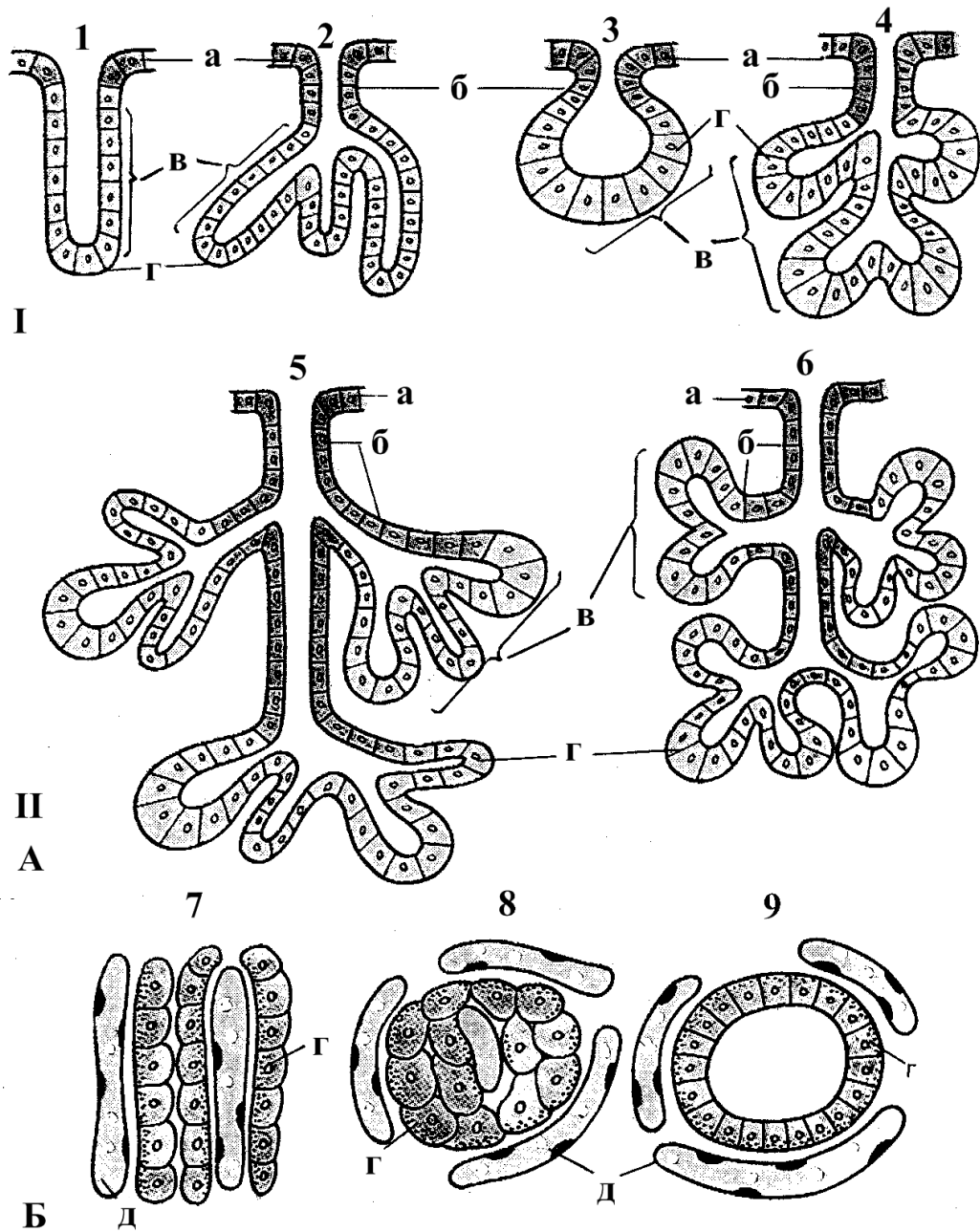


Рис. 1.4. Багатоклітинні залози.

А – будова екзокринних залоз (схема). Б – будова ендокринних залоз (схема);
 I – прості залози; II – складні залози.

Залози: 1 – трубчаста нерозгалужена, 2 – трубчаста розгалужена, 3 – альвеолярна нерозгалужена, 4 – альвеолярна розгалужена, 5 – альвеолярно-трубчаста, 6 – альвеолярна, 7 – трабекулярна, 8 – дифузна, 9 – фолікулярна.
 а – епітелій, б – вивідна протока, в – кінцевий відділ, г – гландулоцит, д – гемокапіляр.

Секреторні відділи також можуть бути розгалужені, тоді в одну протоку впадає декілька секреторних відділів – *прості розгалужені залози*. Якщо секреторні відділи не розгалужені, то кожна протока завершується одним кінцевим секреторним відділом – *прості нерозгалужені залози*.

За формою кінцевих відділів (ацинусів) розрізняють трубчасті, альвеолярні і трубчасто-альвеолярні залози. Багатоклітинні залози, як і одноклітинні, можуть бути екзо- і ендоепітеліальними, хоча більшість їх належить до екзоепітеліального типу. За напрямом виділення секрету багатоклітинні залози поділяють на:

1) ендокринні залози (внутрішньої секреції) виробляють високоактивні речовини – гормони, що поступають у кров. Часто ці залози складаються тільки із залозистих клітин і не мають вивідних проток (гіпофіз, епіфіз, щитовидна залоза та ін.). Виділення секрету відбувається через базальну пластинку в тканинну рідину, лімфу, кров;

За хімічним складом секрету багатоклітинні залози діляться на білкові (серозні), слизисті (мукозні), білково-слизисті (змішані), сальні (що виробляють ліпідні секрети). Найчастіше до складу секреторного продукту входять білкові та слизисті компоненти лише з переважанням одного з них. У деяких випадках секрет містить солі й кислоти. Так, шкірні залози молюска *Dolium* виділяють 4%-ну сірчану кислоту, залози багатьох багатоніжок виробляють синильну кислоту і хінони, обкладові залози шлунку – соляну кислоту, деякі залози виділяють гази (залозисті клітини плавального міхура риб).

Регенерація залоз. У залозах постійно відбуваються процеси фізіологічної регенерації у зв'язку з їх секреторною діяльністю. У мерокринових і апокринових залозах відновлення початкового стану після виділення секрету відбувається шляхом внутрішньоклітинної регенерації, а іноді і шляхом розмноження. У голокринових залозах відновлення здійснюється за рахунок розмноження спеціальних, стовбурових клітин. Знов утворені клітини шляхом диференціювання перетворюються на залозисті.

З віком у залозах відбуваються дистрофічні зміни: знижується секреторна активність залозистих клітин, змінюється склад секретів, що виробляються, слабшають процеси регенерації, розростається сполучна тканина (строми залоз).

РОЗДІЛ 2
ТКАНИНИ ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА
(ОПОРНО-ТРОФІЧНІ ТА ЗАХИСНІ)

Під поняттям «тканини внутрішнього середовища» об'єднуються різноманітні за своєю загальною морфологією і окремими функціями різновиди тканин, які, проте, мають загальне походження і виконують схожі опорно-трофічні функції. Наявність цих загальних ознак виправдовує об'єднання в одну тканину таких своєрідних її різновидів, як кров, лімфа, пухка й щільна сполучна тканина: ретикулярна, кісткова і хрящова.



Рис. 2.1. Класифікація тканин внутрішнього середовища

В онтогенезі тканини внутрішнього середовища виникають з мезенхіми – примітивної малодиференційованої пухкої тканини, що з'являється у зародка на ранніх стадіях розвитку.

Ознаки тканин внутрішнього середовища і відмінності від епітеліальної тканини:

1) сильний розвиток міжклітинної речовини, що розсовує клітини одну від одної на значну відстань;

2) тканини внутрішнього середовища мають клітини, як правило, позбавлені полярності;

3) тканини внутрішнього середовища займають «внутрішнє» положення в організмі (тобто вони не межують із зовнішнім середовищем і з середовищем вторинних порожнин організму).

В процесі еволюції тканини внутрішнього середовища виникли одночасно з епітелієм і можуть розглядатися як стародавніші тканини «загального характеру».

2.1. Кров і лімфа

Кров і лімфа є особливими різновидами тканин мезенхимного походження, що створюють внутрішнє середовище організму (разом з пухкою волокнистою сполучною тканиною).

Кров і лімфа мають рідку консистенцію і складаються з двох основних компонентів: міжклітинної речовини (плазми) і зважених у ній формених елементів. Обидві тканини тісно взаємозв'язані та функціонально і генетично пов'язані зі сполучною тканиною.

Кров складається з міжклітинної речовини – плазми крові і формених елементів: еритроцитів, лейкоцитів і тромбоцитів (кров'яні пластинки). Об'єм плазми рівний 55–65%, а формених елементів – 40–45% крові. Кров в організмі людини складає 5–9% маси тіла.

Функції крові:

- 1) транспортна;
- 2) дихальна – перенесення кисню і вуглекислоти;
- 3) трофічна – перенесення поживних речовин;
- 4) екскреторна – перенесення метаболітів і продуктів обміну;
- 5) захисна – забезпечення гуморального і клітинного імунітету;
- 6) гуморальна – перенесення гормонів і біологічно активних речовин;
- 7) гомеостатична – підтримка постійності іонного складу і рН внутрішнього середовища організму.

Плазма крові містить 90–93% води і 7–10% сухої речовини, яка містить білки, органічні і мінеральні сполуки. До основних білків плазми крові належать альбуміни, глобуліни і фібриноген. Альбуміни сприяють перенесенню кров'ю погано розчинних у воді речовин (наприклад, жирних кислот). Глобуліни поділяються на альфа-, бета- і гамма-глобуліни (у цій фракції містяться антитіла). Фібриноген забезпечує зсідання крові завдяки своїй здатності переходити в нерозчинну форму – фібрин. Плазма, що утворюється при зсіданні крові, позбавлена фібрину, називається сироваткою. У плазмі крові присутні біологічно активні речовини (ферменти,

гормони), велике значення мають іони натрію, хлору, калію, магнію, цинку, міді.

Формені елементи крові

Еритроцити, або червоні кров'яні тільця, у людини і ссавців – високодиференційовані, без'ядерні клітини, які в процесі еволюції втратили всі органели і пристосовані до виконання практично єдиної функції – дихальної, що здійснюється завдяки наявності у них дихального пігменту – гемоглобіну. Крім того, еритроцити беруть участь у транспорті амінокислот, антитіл, токсинів і низки лікарських речовин.

Кількість еритроцитів дорівнює в чоловіків від $3,9 \times 10^{12}$ до $5,5 \times 10^{12}$ в 1л, у жінок – від $3,7 \times 10^{12}$ до $4,9 \times 10^{12}$ в 1л. Еритроцити у людини і ссавців мають форму двоввігнутих дисків. Їх називають дискоцитами. У нормі дискоцити становлять 80% від загальної кількості еритроцитів.

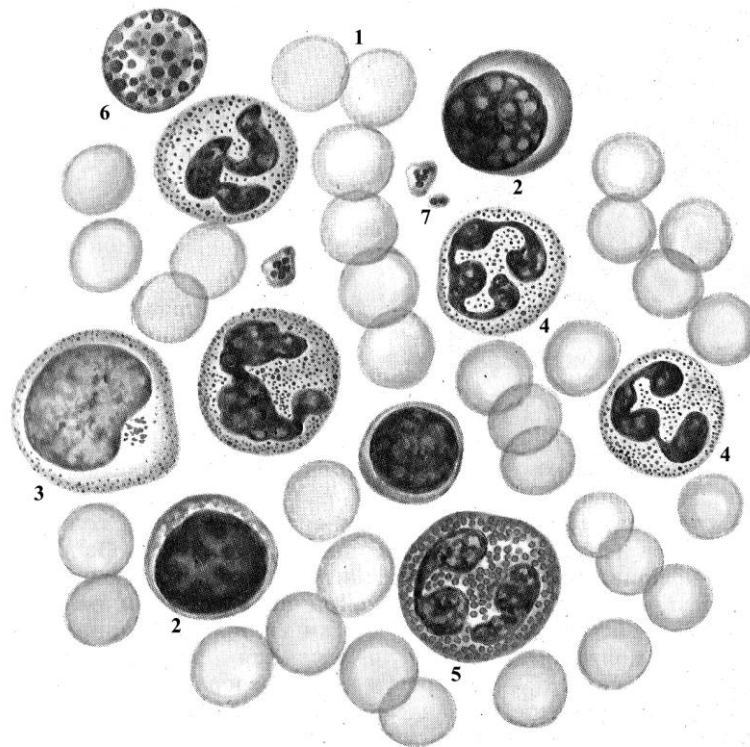


Рис. 2.2. Мазок крові дорослої людини (загальний вигляд). 1 – еритроцити; 2 – лімфоцити; 3 – моноцити; 4 – нейтрофільні гранулоцити; 5 – еозинофільні гранулоцити; 6 – базофільні гранулоцити; 7 – тромбоцити.

Виявлені й інші форми еритроцитів – планоцити (плоскі), стоматоцити (куполоподібні), сфероцити (кулясті), ехиноцити (шиповидні). Останні два види належать до старіючих форм еритроцитів.

За розмірами еритроцити поділяють на нормоцити – 75%, макроцити (великі розміри) – 12% та мікроцити.

Поряд зі зрілими еритроцитами в нормальній крові міститься 1–5% молодих форм, бідних на гемоглобін.

Форму еритроцитів підтримують бета-сіалоглікопротеїн у мембрані еритроциту та каркас із білка спектрину, який зсередини прилягає до плазмолемі і пов'язаний з нею іншим білком – анкеріном. Еритроцит укритий плазмолемою товщиною близько 20 нм. На її зовнішній поверхні розташовані антигенні олігосахариди, які зумовлюють групову належність еритроцитів, фосфоліпіди, сіалові кислоти. Гемоглобін становить одну третину від загальної маси еритроциту. Гемоглобін – це складний білок, побудований з білкової частини – глобіну та небілкової групи – гему, що містить залізо. Гемоглобін швидко приєднує кисень, утворюючи нестійку сполуку – оксигемоглобін, який легко розпадається і віддає кисень тканинам. Частково гемоглобін зв'язується з вуглекислотою, утворюючи карбгемоглобін, але більша частина вуглекислоти переноситься плазмою крові. Гемоглобін легко утворює сполуку із чадним газом – карбоксигемоглобін.

Еритроцитам властива висока еластичність і пружність, завдяки чому вони здатні проходити судинами меншого діаметру, ніж вони самі.

Середній термін життя еритроцитів людини – 120 діб. У крові можна знайти різні за віком еритроцити: молоді, функціонально зрілі та старіючі. Молоді форми еритроцитів мають назву ретикулоцитів.

В організмі щодня руйнується близько 200 млн. еритроцитів, при цьому гемоглобін розпадається на глобін і залізовмісну гемінову групу. Залізо, що вивільнилося, використовується для утворення нових еритроцитів.

Лейкоцити, або білі кров'яні клітини периферичної крові хребетних і людини, характеризуються активною рухливістю і різноманітним за морфологічними ознаками і біологічною роллю. Всі лейкоцити підрозділяють на дві групи: зернисті лейкоцити, або гранулоцити, і незернисті лейкоцити, або агранулоцити.

Група зернистих лейкоцитів характеризується наявністю в цитоплазмі специфічної зернистості та сегментованими ядрами. При забарвленні крові сумішами кислого (еозин) і основного (азур) фарбників зернистість в одних лейкоцитах виявляється спорідненість до кислих фарбників, і такі лейкоцити називаються *еозинофільними*, або *ацидофільними*; в інших – до основних фарбників – *базофільні* лейкоцити; у третіх – до основних і кислих фарбників – *нейтрофільні*, або *гетерофільні* лейкоцити.

Група незернистих лейкоцитів відрізняється відсутністю специфічної зернистості в цитоплазмі і несегментованими ядрами. Вони підрозділяються на лімфоцити і моноцити.

Всі лейкоцити мають кулясту форму. Кількість лейкоцитів може значно змінюватися залежно від прийому їжі, фізичного і розумового навантаження тощо. Лейкоцити здатні до активного переміщення за допомогою псевдоподій. Поток крові лейкоцити розносять по всьому організму. Певні типи лейкоцитів беруть участь у захисній функції, забезпечуючи фагоцитоз мікробів, чужорідних речовин і продуктів розпаду клітин, а також беруть участь у формуванні гуморального та клітинного імунітету.

Гранулоцити (зернисті лейкоцити)

Нейтрофільні гранулоцити, нейтрофіли мають округлу форму, їх діаметр в краплині крові близько 7–9 мкм. У крові дорослої людини нейтрофілів міститься більше, ніж інших лейкоцитів; їх кількість досягає 65–75 % від загального числа лейкоцитів. Залежно від ступеня диференціювання і форми ядра розрізняють сегментоядерні нейтрофіли – зрілі клітини з ядром, що складається з 3–5 сегментів, сполучених тонкими перемичками, і паличкоядерні нейтрофіли – незрілі форми клітин з підковоподібним ядром. Цитоплазма нейтрофілів слабооксифільна, в ній міститься дрібна зернистість. Гранули нейтрофілів є спеціалізованими лізосомами, що містять не менше 10 білків-ферментів, які знищують мікроорганізми: катепсини, еластазу, протеїнази – для розщеплення білків, а також лізоцим – для руйнування клітинної оболонки бактерій. Нейтрофіли – рухомі клітки, вони можуть мігрувати з кровоносних судин і пересуватися до джерела подразнення. Нейтрофіли мають високу здатність до фагоцитозу і беруть участь у гострих запальних реакціях. Головна їх функція – руйнування і фагоцитоз тканинних уламків і мікроорганізмів. Тривалість життя нейтрофілів близько 8 діб, при цьому в кров'яному руслі вони знаходяться 8–12 годин, а потім виходять у сполучну тканину, де виявляється їх максимальна активність. Нейтрофіли містять мітохондрії і велику кількість глікогену. Клітина одержує енергію шляхом гліколізу, що дозволяє їй існувати у бідних киснем пошкоджених тканинах. Кількість органел, необхідних для синтезу білка, мінімальна, тому нейтрофіл не здатний до тривалого функціонування і гине після єдиного спалаху активності. Загиблі нейтрофіли складають основний компонент гною (гнійні клітини). До складу гною також входять загиблі клітини сполучної тканини, бактерії, тканинна рідина.

Базофільні гранулоцити, базофіли мають діаметр близько 9 мкм у краплині крові. У крові людини вони складають 0,5–1% від загального числа лейкоцитів. Знаходяться в межах кісткового мозку і кровоносного русла, в крові циркулюють 1–2 діб. Як і інші лейкоцити, вони можуть покидати кровотік, але їх здатність до амебоїдного руху обмежена. Частіше мають тридольне S-подібне ядро. Містять всі види органелл, вільні рибосоми, глікоген.

Цитоплазма базофілів заповнена крупними овальними гранулами з щільним вмістом.

Функція базофілів полягає в їх участі в метаболізмі гістаміну й гепарину, які необхідні для регуляції процесів зсідання крові та проникності судин. Базофіли беруть участь в імунологічних реакціях організму, зокрема в реакціях алергічного характеру. Базофіли реагують на комплекс антиген–антитіло. Вони легко приєднують особливі антитіла – імуноглобуліни E (IgE), що циркулюють у крові. Чужорідні білки-антигени (алергени) спричинюють утворення IgE-антитіл, які їх зв'язують. Комплекси IgE+антиген, діючи на базофіли, призводять до їх дегрануляції і вивільненню гістаміну. Це обумовлює різке розширення судин, появу набряків тощо. Фагоцитарна активність базофілів виражена слабо.

Еозинофільні гранулоцити, еозинофіли – крупніші клітини, в порівнянні з нейтрофільними, діаметр 9–10 мкм. Їх кількість коливається в межах 1–5% від загального числа лейкоцитів. Термін знаходження еозинофілів у кров'яному руслі – 3–8 годин, у подальшому вони мігрують у тканини, що контактують із зовнішнім середовищем (слизові оболонки дихальних і сечостатевого шляхів, кишковика), де продовжують функціонувати.

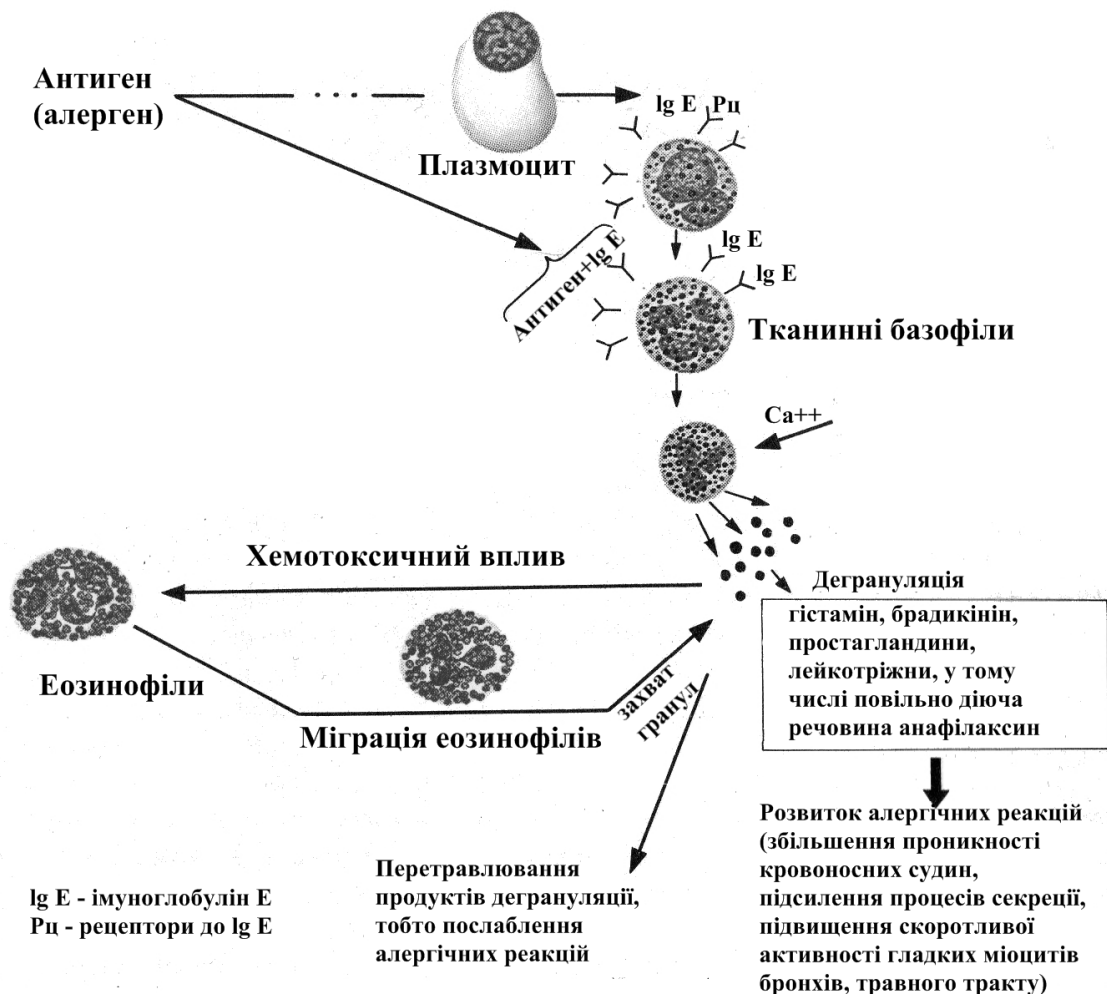


Рис. 2.3. Схема участі еозинофільних та базофільних гранулоцитів в алергічних реакціях

Залежно від стадії розвитку розрізняють сегментоядерні еозинофіли – зрілі клітини з ядром, що складається з двох крупних сегментів, сполучених тонкою перемичкою, і паличкоядерні еозинофіли – незрілі клітини з підковоподібним ядром. Цитоплазма містить добре розвинену гранулярну ендоплазматичну мережу, невелику кількість цистерн гладкої ендоплазматичної мережі, скупчення рибосом, окремі мітохондрії, багато глікогену. Характерна ознака еозинофілів – наявність специфічних оксифільних гранул овальної форми, в яких містяться протеолітичні ферменти, а також гістаміназа, фосфоліпаза D.

Еозинофіли здатні до фагоцитозу, проте їх фагоцитарна активність нижча, ніж у нейтрофілів. Вони беруть участь у захисних реакціях організму на чужорідний білок у алергічних і анафілактичних реакціях. Виявлено, що в областях розвитку реакції антиген–антитіло у вогнищах запалення утворюються речовини, які стимулюють вихід еозинофілів з кісткового мозку в циркулюючу кров і звідти в тканини. Еозинофіли мають позитивний хемотаксис до пептиду, що виділяється тканинними базофілами при руйнуванні їх гранул. Ферменти еозинофілів руйнують речовини, що вивільняються базофілами при імунних реакціях (алергія, анафілаксія): арилсульфатаза руйнує анафілаксин, гистаміназа – гістамін.

Не маючи здатності синтезувати гістамін, еозинофіли можуть накопичувати його, фагоцитуючи гістаміновмісні гранули, які виділяються базофілами, а також абсорбувати його на своїй цитолемі за допомогою специфічних рецепторів до гістаміну. Крім того, еозинофіли виробляють спеціальний чинник – сигнальну речовину, що гальмує вивільнення гістаміну з базофілів.

Функцією еозинофілів також є знищення паразитів у місцях їх занурення в тканини організму (але не в області їх остаточної локалізації). Специфічні цитоплазматичні гранули еозинофілів містять набір протеолітичних і гідролітичних ферментів та подовжений кристалоїд, що має кубічну структуру і складається з антипаразитарного агента (багатого аргініном лужного білка), лізосомних ферментів і пероксидази. Після активації антитілами і компонентами комплементу еозинофіли виділяють вміст гранул і ліпідні медіатори, що ушкоджують оболонки паразитів. Секреція вмісту гранул запускається протягом декількох хвилин і може продовжуватися декілька годин. Після дегрануляції еозинофіли знищуються апоптозом.

Термін життя еозинофілів приблизно 8–14 днів. Вміст їх у крові коливається протягом доби (максимум – у нічні години, мінімум – у ранкові).

Агранулоцити (незернисті лейкоцити)

Лімфоцити у крові дорослих людей складають 20–35%. Залежно від розмірів та стадії диференціювання розрізняють великі, середні та малі (найбільше зрілі) лімфоцити.

Малі лімфоцити поділяються в свою чергу на світлі і темні, складають велику частину (близько 70–75%) всіх лімфоцитів крові людини.

Середні – 10–12%, мають діаметр близько 10 мкм.

Плазмоцити (лімфоплазмоцити) складають у крові людини 1–2%.

Серед лімфоцитів по шляхах диференціювання і ролі в становленні захисних реакцій виділені два основні види – Т- і В-лімфоцити.

Т-лімфоцити (тимусзалежні лімфоцити) утворюються зі стовбурових клітин кісткового мозку в тимусі, вони забезпечують реакції клітинного імунітету і регуляцію гуморального імунітету.

Це лімфоцити-довгожителі, можуть жити кілька (десятки) років. Серед популяції Т-лімфоцитів розрізняють кілька субпопуляцій: Т-кілери, або клітини-вбивці, специфічний цитотоксичний ефект яких забезпечує

протипухлинний і трансплантаційний імунітети; Т-хелпери (помічники) мають здатність специфічно розпізнавати антиген і посилювати утворення антитіл В-лімфоцитами; Т-супресори пригнічують здатність В-лімфоцитів до продукції антитіл; Т-клітини пам'яті – лімфоцити, що довгий час зберігають інформацію про антиген.

В-лімфоцити, або бурсазалежні, утворюються у птахів у фабрицієвій сумці. А у людини В-лімфоцити утворюються зі стовбурових клітин у кістковому мозку, подальше їх диференціювання відбувається у лімфатичних фолікулах шлунково-кишкового тракту. Їх головна функція – синтез захисних білків-імуноглобулінів (антитіл) і забезпечення гуморального імунітету. В-лімфоцити здатні перетворюватись у плазмоцити, які також продукують антитіла.

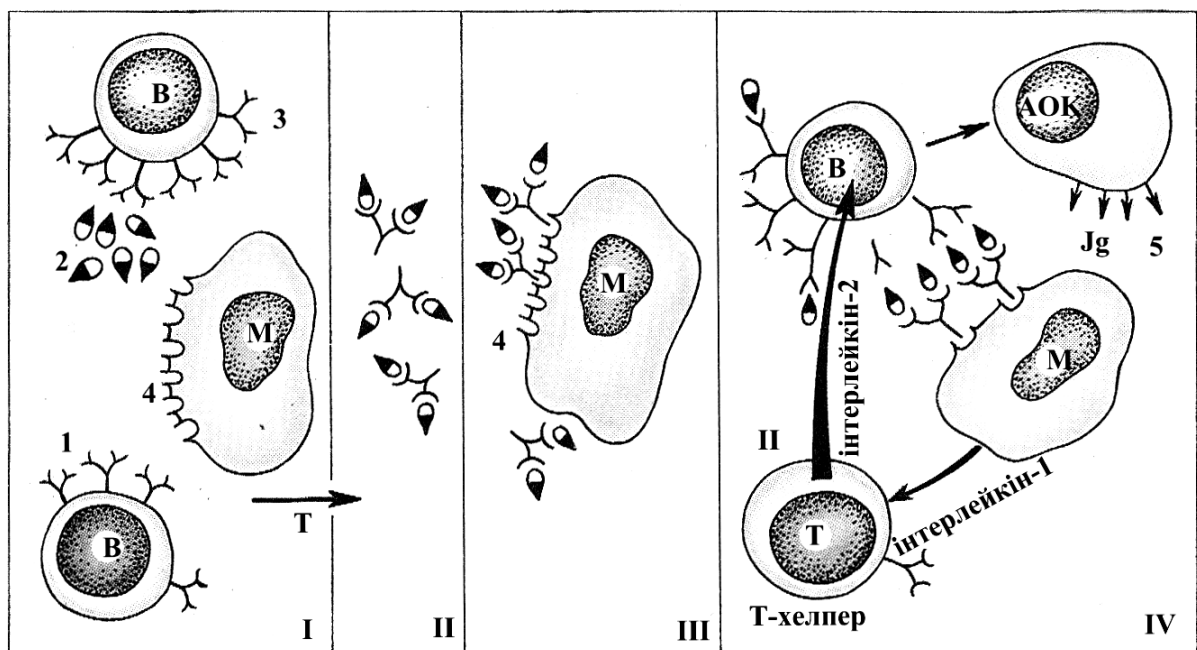


Рис. 2.4. Взаємодія клітин в імунній реакції. Схема взаємодії Т- і В-лімфоцитів та макрофагів. I – антиген-реактивні Т-лімфоцити за допомогою своїх рецепторів розпізнають чужорідні молекули антигенів; II-III – комплекси рецепторів Т-лімфоцитів та антигенів захоплюються та перетравлюються макрофагами, які мають власні рецептори; IV – В-лімфоцити, контактуючи з макрофагами, за допомогою своїх рецепторів отримують від них антигенові інформацію. Т-лімфоцит-хелпер продукує медіатор – «індуктор імунітету» (інтерлейкін-2). В результаті цих взаємодій В-лімфоцит трансформується в клітини, які продукують антитіла, інактивуючі антигени.

Т – Т-лімфоцити; М – макрофаги; ІІ – «індуктор імунітету»; АОК – Клітини, які продукують антитіла. 1 – рецептори Т-лімфоцитів; 2 – антиген; 3 – рецептори В-лімфоцитів; 4 – рецептори макрофагів; 5 – антитіла.

Виявляють Т- і В-лімфоцити та їх субпопуляції імунологічними методами, що базуються на специфічності будови мембран цих клітин.

Моноцити набагато крупніші за інші лімфоцити (9-12 мкм) в краплині крові, їх кількість у крові людини коливається в межах 6–8% від загального числа лейкоцитів. За діаметром це найбільші клітини серед лейкоцитів. У цитоплазмі містяться всі органели, численні лізосоми. Ядро найчастіше бобовидне. Моноцити належать до макрофагічної системи організму.

Клітини цієї системи характеризуються походженням з промоноцитів кісткового мозку, здатністю до піноцитозу й імунного фагоцитозу.

Час перебування моноцитів у крові варіює від 36 до 104 годин, після чого вони виходять із судин і в тканинах перетворюються на тканинні макрофаги, які є кінцевою стадією диференціювання цих клітин крові.

Тромбоцити (кров'яні пластинки) мають вид найдрібніших безбарвних тілець округлої, овальної, веретеноподібної або неправильної форми, що відокремилися від гігантських клітин кісткового мозку – мегакаріоцитів. Тромбоцити – без'ядерні фрагменти їх цитоплазми розміром 2–3 мкм.

Завдяки здатності до склеювання на препаратах крові вони звичайно зустрічаються групами.

Кров'яні пластинки беруть участь у процесі зсідання крові. Ця функція визначається їх здатністю швидко розпадатися, склеюватися в групи, навколо яких виникають нитки фібрину. В процесі зсідання крові кров'яні пластинки виділяють низку речовин (фосфоліпіди, ліпопротеїди та ін.) та різні ферменти (каталаза, кисла фосфотаза тощо).

Тривалість життя кров'яних пластинок близько 5–8 днів.

Кров'яні пластинки ссавців у неактивному стані мають форму круглих дисків, підтримуваних периферичним кільцем мікротрубочок. Поверхня пластинок утворює систему вп'ячувань (відкритих каналців), які можуть далеко заглиблюватися у цитоплазму.

Мембрана пластинок оснащена різноманітними рецепторами: до тромбіну, АДФ (регулятору агрегації пластинок), катехоламінам, колагену і т.д. Дуже добре розвинений субмембранний скоротливий апарат, або система мікрофіламентів. Мікрофіламенти – це комплекс актина з нем'язовим міозином. При активації пластинок мережа філаментів скорочується, стягуючи органели до центру: відбувається централізація органел.

Оскільки тромбоцити – елементи крові з активними метаболічними процесами, в їх цитоплазмі багато мітохондрій. Енергетику пластинок також забезпечують відкладення глікогену. Характерними органелами тромбоцитів є каналця, заповнені електронно-щільним вмістом (так звана щільна тубулярна система). Ці каналця – різновид ендоплазматичної мережі, вони накопичують іони Ca^{++} , які виходять в цитоплазму у момент скорочення пластинок, а скорочення – це Ca -залежний процес. Канальці тубулярної системи активно контактують з поверхневими відкритими каналцями.

Іншою функцією щільних каналців, ймовірно, є синтез простагландинів – регуляторів скорочення судин.

Найбільше специфічні органели тромбоцитів – гранули, серед яких розрізняють α -гранули (помірної густини) і β -гранули, або щільні тільця. У число α -гранул, ймовірно, входять звичні лізосоми і пероксисоми. У складі α -гранул знайдений цілий спектр речовин, серед яких – гідролітичні ферменти, чинники зсідання крові (специфічні чинники тромбоцитів, АДФ, АТФ) і скорочення судин (серотонін), фібриноген, тромбоцитарний чинник росту, Ca^{2+} і т.д. У β -гранулах містяться, головним чином серотонін, катехоламіни, АДФ і АТФ. Серотонін і катехоламіни поглинаються пластинками з плазми крові.

Хоча тромбоцити – фрагменти клітин, вони проявляють активність, властиву справжнім клітинам: здатність до розпластування, скорочення, пересування (зокрема, хемотаксису), піноцитозу. Фагоцитувати вони не можуть, хоча чужорідні частинки адсорбуються на їх поверхні і проникають вглиб відкритих каналців.

Сигналом до активації пластинок є взаємодія з тромбіном, АДФ або колагеном.

Гемограма. Лейкоцитарна формула. При клінічних аналізах досліджують хімічний склад крові, визначають кількість еритроцитів, лейкоцитів, гемоглобіну, швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ). У здорової людини формені елементи крові знаходяться у певних кількісних співвідношеннях, які прийнято називати гемограмою, або формулою крові. Важливе значення для характеристики стану організму має диференційне підрахування лейкоцитів. Відсоткові співвідношення різних форм лейкоцитів називають лейкоцитарною формулою.

Лімфа це жовтувата рідина білкової природи. Складається вона з лімфоплазми і формених елементів. За хімічним складом лімфоплазма близька до плазми крові, але містить менше білка, альбуміни переважають над глобулінами.

Формені елементи лімфи представлені лімфоцитами (98%), а також моноцитами та іншими видами лейкоцитів. Лімфа утворюється в лімфатичних капілярах тканин і органів, куди під впливом різних чинників, зокрема осмотичного і гідростатичного тиску, з тканин постійно надходять різні компоненти лімфоплазми. З капілярів лімфа переміщується в периферичні лімфатичні судини, по них – в лімфатичні вузли, потім у крупні лімфатичні судини і вливається у кров. Склад лімфи постійно змінюється. Розрізняють периферичну лімфу (до лімфатичних вузлів), проміжну (після проходження через лімфатичні вузли) і центральну (лімфу грудної і правої лімфатичних проток). Процес лімфоутворення тісно пов'язаний з надходженням води та інших речовин з крові в міжклітинні простори і утворенням тканинної рідини.

2.2. Кровотворення (гемопоез)

Розрізняють ембріональний гемопоез, що відбувається в ембріональний період, коли кров розвивається в тканину, і постембріональний – процес фізіологічної регенерації крові.

Ембріональний гемопоез. Початкові стадії розвитку крові відбуваються в стінці жовткового мішка, а потім йдуть у печінці, кістковому мозку, селезінці, тимусі, лімфатичних вузлах.

У стінці жовткового мішка кровотворення починається в кінці 2-го – на початку 3-го тижня ембріонального розвитку. Спочатку в мезенхимі відособлюються кров'яні островці. У них мезенхимні клітини перетворюються на стовбурові клітини крові. Частина з них диференціюється в первинні клітини крові (бласти), більшість з яких після мітотичного розподілу перетворюється на первинні еритробласти. У деяких первинних еритроблестах ядро лізується і видаляється з клітин, в інших – ядро зберігається. В результаті утворюються без'ядерні та ядерні первинні еритроцити.

Після редукції жовткового мішка основним кровотворним органом тимчасово стає печінка.

Печінка закладається на 3–4-му тижні ембріонального розвитку, а на 5-му стає центром кровотворення. Джерелом служать стовбурові клітини, що мігрували з жовткового мішка. З них утворюються бласти, які диференціюються у вторинні еритроцити, а також зернисті лейкоцити.

У тимусі стовбурові клітини диференціюються в лімфоцити і дають початок Т-лімфоцитам.

Селезінка – універсальний кровотворний орган, у ній відбувається утворення всіх формених елементів крові.

У лімфатичних вузлах з клітин-попередників диференціюються лімфобласти, а надалі – середні та малі лімфоцити.

У кістковому мозку зі стовбурових клітин формуються усі формені елементи крові.

Постембріональний гемопоез відбувається у спеціалізованих гемопоетичних тканинах – мієлоїдній, де відбувається утворення еритроцитів, гранулоцитів, тромбоцитів, моноцитів, і в лімфоїдній – де відбувається диференціювання і розмноження Т- і В-лімфоцитів і плазмоцитів. Мієлоїдна тканина розташована в епіфізах трубчастих і порожнинах багатьох губчастих кісток, лімфоїдна – у лімфатичних фолікулах.

Згідно із сучасною схемою кровотворення в усіх гістогенетичних рядах, що завершуються утворенням дозрілих формених елементів крові, виділяють такі класи клітин:

I клас – поліпотентні клітини-попередниці (стовбурові клітини);

II клас – частково детерміновані клітини-попередниці (з них можуть утворюватись вже не всі види формених елементів);

III клас – уніпотентні клітини-попередниці (здатні розвиватись лише в одному напрямку під впливом гормоноподібних речовин, які мають назву гемопоетинів);

IV клас – морфологічно розпізнавані проліферуючі клітини-попередниці;

V клас – дозріваючі клітини (втрачають здатність до мітотичного поділу й зазнають змін, пов'язаних із їхнім перетворенням у дозрілі формені елементи);

VI клас – дозрілі клітини, здатні до виходу в кров.

Окремі гістогенетичні ряди мають такі назви: еритропоез, гранулоцитопоез, моноцитопоез, тромбоцитопоез, лімфопоез.

Теорія клітинних популяцій і поняття про «стовбурову клітину». Для того, щоб відповісти на головне питання гістогенезу, яка клітина є початковим елементом, необхідно познайомитися з основними поняттями теорії клітинних популяцій, запропонованої Жільбертом і Лайта (Gilbert T., Lajtha L., 1965; Lajtha L., 1967). Ця необхідність викликана тим, що кровотворна тканина, на відміну від інших тканин, дифузно розсіяна по організму і клітини цієї тканини безперервно переміщуються (репопулюють). Аналіз гістогенетичних процесів у такій тканині вимагає спеціальних підходів, які дозволили б вивчати одночасно всі клітини, що беруть участь у кровотворенні, і визначати зміни в клітинному складі цих тканин як під час рівноважного стану, так і при порушеннях цього стану. Теорія клітинних популяцій дозволяє в оцінці особливостей гістогенезу використовувати додаткові критерії, особливо кількісні.

Клітинна популяція повинна бути охарактеризована, перш за все, за двома параметрами – у просторі та часі. Визначення об'єму популяції, так само, як і підбір ознак, що її характеризують (наприклад, територіальна близькість клітин у популяції), можуть бути в значній мірі вибрані довільно (наприклад, кровотворна тканина або лімфоїдна). Так, лімфоцити периферичної крові, селезінки, лімфовузлів і зобної залози можна залежно від завдань дослідження розглядати або як одну популяцію лімфоцитів, або як окремі популяції – різні в різних органах. Можна всі клітини кісткового мозку приймати за одну популяцію, або, навпаки, вважати кожен ряд гістогенезу (еритроцитний, гранулоцитний і т.д.) за різні клітинні популяції. Розтягнутий у часі гістогенетичний ряд можна представити у вигляді ланцюга з декількох клітинних популяцій. Число цих популяцій залежно від мети дослідження може бути вибране також досить довільно.

Для тканин, які проліферують, доцільно виділити чотири популяції, які оцінюються за наступними основними ознаками: здатності до самопідримки, тобто збереженню постійності числа клітин у популяції; здатності до розмноження і диференціювання, а також можливостям «входу» клітин у популяцію і «виходу» з неї. Протягом свого життєвого циклу клітина може по черзі переходити з популяції одного типу в популяцію іншого типу. Це пов'язано з диференціацією.

У кровотворній тканині, що проліферує, виділяють наступні чотири популяції клітин: 1) популяція, що самопідтримується (стовбурові клітини); 2) транзитна, що ділиться; 3) транзитна, що не ділиться (проста); 4) популяція диференційованих клітин.

Популяція, яка самопідтримується, характеризується перш за все тим, що в неї не вносяться інші клітини ззовні, але частина її клітин, ділячись, може виходити в наступну – транзитну популяцію. Популяцію, яка самопідтримується, представляють стовбурові клітини. Вони виникають в ембріональному стані і зберігаються в дорослому організмі протягом всього життя. «Стовбурова клітина» може бути визначена як малодиференційований поліпотентний попередник усіх клітин тканини. Звичайно стовбурові клітини діляться рідко, але за деяких умов їх проліферативна активність може посилюватися.

Популяція стовбурових клітин має дуже своєрідні властивості. Наприклад, ці клітини ніби відчують величину популяції, підтримуючи її на певному рівні. Частина клітин переходить увесь час до наступної популяції. Таким чином, цей тип популяції не має «входу», але забезпечений «виходом». У регулюванні об'єму популяції, ймовірно, виконують істотну роль механізми зворотного зв'язку.

Стовбурові кровотворні клітини, як і клітини інших тканин, здатних до оновлення, є популяцією, що самопідтримується. Вони поліпотентні, тобто для всіх паростків кровотворення існує загальна стовбурова клітина, що вибирає напрям диференціювання залежно від конкретних умов, до яких вона потрапляє. Ці клітини знаходяться переважно в червоному кістковому мозку, рідко діляться і за своєю морфологією близькі до типу малого лімфоциту.

Наступна популяція, до якої переходять стовбурові клітини, має вже інші особливості. Це «транзитна популяція», що ділиться, але не є початковою і не може існувати без поповнення її ззовні, не зважаючи на те, що її клітини здатні до мітозу. Поповнення такої популяції відбувається за рахунок стовбурових клітин. Таким чином, ця популяція забезпечена і «входом», і «виходом». Відповідно до давно сталих уявлень про стадії розвитку кровотворних клітин, можна виділити декілька транзитних популяцій. Всі вони характеризуються нездатністю до повноцінної самопідтримки. Кожній з таких популяцій властиве певне число розподілів, після яких вони неминуче переходять до наступної популяції. У кожній з них також відбувається диференціювання.

Нарешті, клітини, поділившись востаннє, переходять в «просту», або транзитну популяцію, що не «ділиться». Знаходячись у цій популяції, клітини зазнають істотних змін, пов'язаних з їх диференціюванням. У цей період вони готуються до подальшого, іноді досить тривалого функціонування. Така популяція не здатна до самопідтримки, оскільки клітини її не діляться. Вони можуть переходити в наступну популяцію. У кровотворній тканині до популяції, що не ділиться, належать майже повністю диференційовані клітини.

Певна частка остаточно дозрілих клітин виноситься з кровотворної тканини в кров'яне русло і починає здійснювати свої специфічні функції. Ці клітини можуть бути віднесені в популяцію диференційованих клітин, що поповнюється тільки за рахунок попередньої популяції. Диференційовані зрілі клітини, виконавши свої функції, зрештою гинуть.

Еритропоез починається, як і у всіх інших клітин крові із стовбурової клітини. Нащадки стовбурових клітин – *гемоцитобласти* з базофільною цитоплазмою, крупним світлим ядром і 2–3 ядерцями. В ході гистогенезу гемоцитобласт, що спочатку є поліпотентної клітиною, стає чутливим до дії гормону *еритропоетину* – речовини, яка обумовлює диференціювання даного гемоцитобласта у бік еритропоезу.

Клітини, чутливі до еритропоетину, здатні до розподілу і диференціювання в *проеритробласти*. Ці клітини поступово починають накопичувати гемоглобін. Залізо, що входить до складу гему, проеритробласти одержують від макрофагів або ретикулярних клітин, що фагоцитують загиблі еритроцити. Фагоцити при цьому входять у контакт з клітинами еритроїдного ряду і передають їм залізовмісний феритин або гемосидерін. Білкові компоненти гемоглобіну синтезуються в еритроїдних клітинах до тих пір, поки в них зберігається хоча б мінімальна кількість рибосом і РНК.

У результаті розподілу проеритробласту з'являються дрібніші округлі клітини – *базофільні еритробласти*, оскільки їх цитоплазма має різко виражену базофілію, пов'язану з накопиченням у ній РНК.

Базофільні еритробласти енергійно розмножуються і дають ряд ще дрібніших клітинних форм – *поліхроматофільних еритробластів*, названих так за ознакою забарвлення.

Після розмноження і диференціювання поліхроматофільних еритробластів, що поступово накопичують гемоглобін, утворюються *ацидофільні еритробласти*, які на початкових стадіях ще діляться, але поступово їх ядра втрачають округлу форму, пікнотиуються і клітини спочатку перетворюються в *ретикулоцити*, а потім в *еритроцити*.

Таким чином, розвиток еритроцитів протікає за схемою: уніпотентний попередник – проеритробласт – еритробласт (базофільний – поліхроматофільний – ацидофільний) – ретикулоцит – еритроцит.

Гранулопоез також починається зі стовбурової клітини, яка через низку проміжних стадій диференціюється в трьох напрямках: нейтрофіли, еозинофіли і базофіли.

Для кожної з груп гранулоцитів розвиток складається з наступних форм: уніпотентний попередник – мієлобласт – промієлобласт – метамієлобласт – паличкаядерний і сегментоядерний гранулоцит.

У міру розвитку гранулоцитів клітини зменшуються в розмірах: змінюється форма ядер, з'являється зернистість у цитоплазмі.

Мієлобласти – крупні клітини, що мають ядро і специфічну зернистість в цитоплазмі. Диференціюючись, вони дають початок *промієлоцитам*, здатним ділитися мітозом. У них відсутня специфічна зернистість.

Мієлоцити (нейтрофільні, або гетерофільніє) розмножуються мітозом, вони мають усі органели, мітохондрій мало.

У міру розмноження мієлоцитів ядро з округлого стає бобоподібним, ядерця зникають, клітини не діляться і переходять в *метамієлоцити*. При дозріванні ядро набуває вигляд зігнутої палички – це паличкоядерні лейкоцити. Потім ядро сегментується і клітина перетворюється в сегментоядерний, нейтрофільний лейкоцит. Якщо в процесі дозрівання мієлоцитів ядро набуває підковоподібної форми, то утворюється *еозинофільний метамієлоцит*, а потім зрілий еозинофільний лейкоцит. Базофільні мієлоцити зустрічаються в меншій кількості, ніж нейтрофільні й еозинофільні мієлоцити. Ядро – округлої форми, без ядерця, з рихлим розташуванням хроматину. У міру дозрівання базофільний мієлоцит перетворюється в *базофільний метамієлоцит*, а потім у зрілий базофільний лейкоцит.

Лімфопоез. Утворення лімфоцитів відбувається у ранньому постнатальному онтогенезі переважно у виличковій залозі, де лімфоцити (тимоцити) посилено розмножуються. Поява їх у крові новонароджених пов'язана зі швидким виникненням захисних імунореакцій при перших зіткненнях організму з різними антигенами, що надходять з зовнішнього середовища. Лімфопоез у дорослому організмі відбувається у червоному кістковому мозку, а дозрівання і диференціювання клітин – у лімфатичних вузлах, селезінці, тимусі. Основний напрямок у розвитку лімфоцитів: уніпотентний попередник (стовбурова клітина) – гемоцитобласт (лімфобласт) – великий лімфоцит – середній лімфоцит – малий лімфоцит. Отже, в процесі лімфопоезу відбувається поступове зменшення розмірів клітини, ущільнення ядер, зниження мітотичної активності.

Тромбопоез. Кров'яні пластинки також утворюються в кістковому мозку за схемою: уніпотентний попередник – мегакаріобласт – промегакаріоцит – мегакаріоцит – тромбоцит.

Мегакаріобласт – крупна клітина з лапчастим ядром і дифузним розташуванням хроматину. На стадіях промегакаріоциту й мегакаріоциту відбувається збільшення і сегментація ядра та збагачення клітини цитоплазмою. Характерна наявність каналів агранулярної ендоплазматичної мережі. По них відбувається відокремлення кров'яних пластинок від поверхні мегакаріоциту, багаті на псевдоподії. В області псевдоподій і відбувається вихід ділянок цитоплазми, тобто кров'яних пластинок.

2.3. Сполучні тканини

Сполучні тканини – це група тканин внутрішнього середовища, яка містить власне сполучні тканини, сполучні тканини зі спеціальними властивостями і скелетні сполучні тканини (хрящову і кісткову). Сполучні тканини характеризуються різноманітністю клітин і добре розвиненою міжклітинною речовиною, що складається з волокон і основної аморфної речовини. Будова міжклітинної речовини та її фізико-хімічні особливості

визначають значною мірою функціональне значення різновидів сполучної тканини.

Сполучна тканина виконує функції:

- 1) механічну, опорну і формоутворюючу, входячи до складу капсули і строми багатьох органів;
- 2) захисну, здійснюючи захист внутрішніх органів (фасції, хрящі, кістки), у ній відбувається фагоцитоз і вироблення імунних тіл;
- 3) пластичну, беручи активну участь у процесах адаптації до змінних умов існування, регенерації, в загоєнні ран;
- 4) трофічну, регулюючи живлення в щільних тканинах, їх участь в обміні речовин і підтримці гомеостазу внутрішнього середовища організму.

2.3.1. Власне сполучна тканина

В основу класифікації сполучних тканин покладений принцип співвідношення клітин і міжклітинних структур, а також ступінь упорядкованості розташування сполучно-тканинних волокон. Власне сполучну тканину підрозділяють на волокнисті сполучні тканини і сполучні тканини зі спеціальними властивостями.

Волокнисті сполучні тканини підрозділяють на рихлу і щільну, а останню, в свою чергу, на неоформлену й оформлену.

Рихла волокниста тканина виявляється у всіх органах, тому що вона супроводжує кровоносні та лімфатичні судини й утворює строму багатьох органів. Клітини сполучної тканини гетерогенні за походженням. Розрізняють: фібробласти, макрофаги, плазмоцити, зернисті клітини, адіпоцити, пігментоцити, адвентиційні клітини, перицити судин, а також лейкоцити, що мігрують сюди з крові.

Фібробласти (від лат. *fibra* – волокно, грец. *blastos* – паросток, зачаток) – найбільше численна група клітин, різних за ступенем диференціювання, що характеризуються здатністю синтезувати фібрилярні білки (колаген, еластин) і глікозаміноглікани з подальшим виділенням їх в міжклітинну речовину. Розвиваються в ембріогенезі з мезенхимних клітин, а у постембріональний період – зі стовбурових клітин.

У процесі диференціювання утворюється діферон – ряд клітин: стовбурові клітини – напівстовбурові клітини-попередники – малоспеціалізовані клітини – диференційовані фібробласти – фіброцити. З діяльністю фібробластів пов'язане утворення основної речовини і волокон, загоєння ран, розвиток рубцюватої тканини та ін. У звичних умовах фібробласти здатні до незначної рухливості і слабкої фагоцитарної активності. Під час руху фібробласт сплющується, а поверхня його може збільшитися в 10 разів.

Фіброцити – дефінітивні форми розвитку фібробластів, мають веретеноподібну форму з відростками і невеликим числом органел, вакуолей, ліпідів і глікогену.

Макрофаги – рухомі клітини, що блукають і активно фагоцитують, багаті на органели для внутрішньоклітинного переварювання поглиненого

матеріалу і синтезу антибактеріальних та інших біологічно активних речовин. Макрофаги утворюються зі стовбурової гемопоетичної клітини. Оновлення макрофагів у пухкій волокнистій сполучній тканині відбувається в 10 разів швидше, ніж фібробластів.

Макрофагів багато в ділянках, забезпечених кровоносними судинами. Їх кількість значно зростає при запаленні. Вони мають різну форму: сплющені, округлі, неправильної форми з нерівними краями і чітко обкресленими межами. Макрофаги звичайно мають одне ядро невеликого розміру з глибокі хроматину. Цитоплазма базофільна, багата лізосомами, фагосомами і піноцитозними пухирцями.

Макрофаги секретують у міжклітинну речовину біологічно активні чинники і ферменти (інтерферон, протеази та ін.), завдяки чому забезпечують їх різноманітні захисні функції.

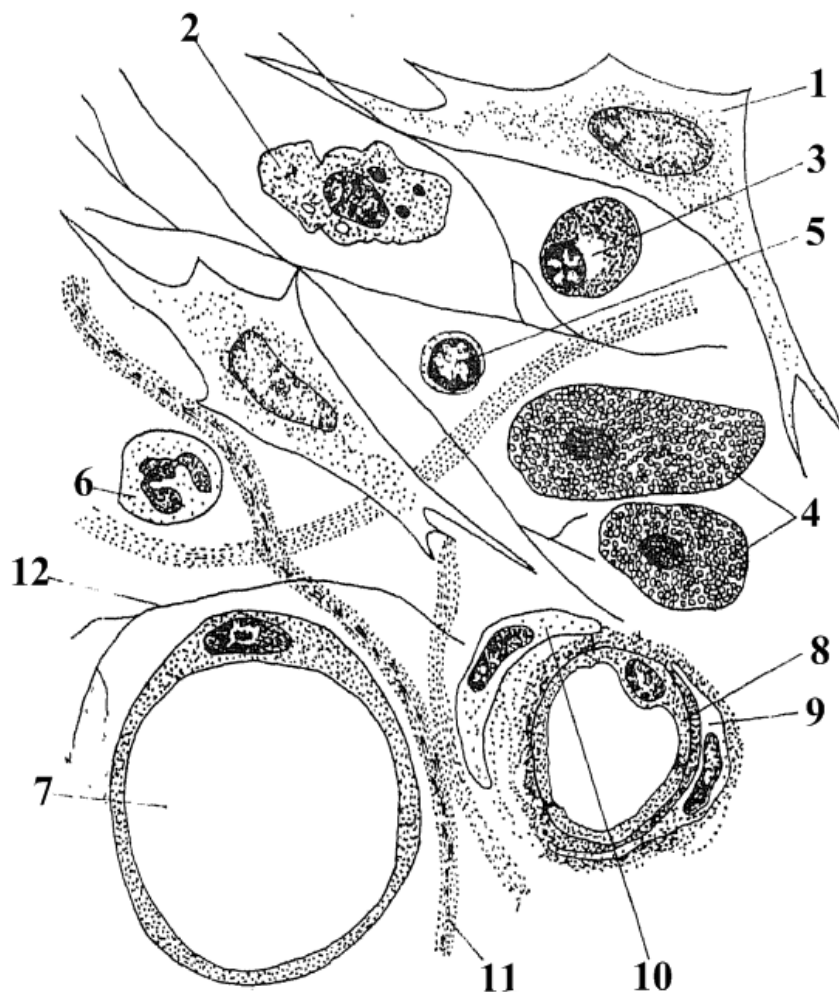


Рис. 2.5. Клітини сполучної тканини. 1 – фіброцит; 2 – макрофаг; 3 – плазматична клітина; 4 – тучна клітина; 5 – лімфоцит; 6 – нейтрофільний гранулоцит; 7 – адипоцит; 8 – ендотеліоцит; 9 – серицит; 10 – адвентиціальна клітина; 11 – колагенове волокно; 12 – еластичне волокно.

Виділяють моноклеарну макрофагічну систему, до якої відносять сукупність усіх клітин, що мають здатність захоплювати з тканинної рідини організму чужорідні частки і загиблі клітини, тобто клітинний детрит. Клітини цієї системи здатні до фагоцитозу, мають на своїй поверхні рецептори до імуноглобулінів і походять з промоноцитів кісткового мозку й моноцитів крові. Макрофагічна система є потужним захисним апаратом, що бере участь у загальних і місцевих захисних реакціях організму.

Плазматичні клітини (плазмоцити) – забезпечують гуморальний імунітет. Вони синтезують антитіла – білки гамма-глобуліни, що виробляються при появі в організмі антигену, аналогічно В-лімфоцитам крові. Плазмоцити зустрічаються в пухкій волокнистій тканині, в сальнику, селезінці тощо і утворюються з В-лімфоцитів, мають округлу або овальну форму з невеликими ядрами.

Зернисті клітини (тканинні базофіли) мають у цитоплазмі специфічну зернистість і виступають регуляторами місцевого гомеостазу сполучної тканини. Зернистість цих клітин подібна до гранул базофільних лейкоцитів крові. Гранули містять кілька речовин, що мають велике фізіологічне значення. Першою з них є гепарин, який запобігає зсіданню крові, має протизапальну дію. Друга речовина – гістамін, який становить 10% умісту гранул, діє на непосмуговані м'язи, викликаючи їх скорочення, а також сприяє виходу плазми з венул і капілярів за рахунок розширення і підвищення проникності їхньої стінки. Отже, зернисті клітини беруть участь у регуляції згущення крові, підвищенні проникності гемато-тканинного бар'єру, в процесах запалення та ін. У людини зернисті клітини виявляються усюди, де є прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини, особливо багато їх у стеках шлунково-кишкового тракту, матці, молочній залозі. Вони мають різноманітну форму – овальну, неправильну, іноді з відростками, що пов'язане із здатністю до амебоїдного руху. Ядра цих клітин невеликі, органели розвинені слабо. Їх кількість змінюється залежно від різних фізіологічних станів організму: зростає в матці і молочних залозах у період вагітності, а в шлунку, кишковнику і печінці – в розпал травлення.

Попередники зернистих клітин остаточно не визначені. Вважають, що вони походять зі стовбурних кровотворних клітин червоного кісткового мозку і характеризуються вкрай рідкісним процесом мітотичного розподілу.

Адіпоцити (жирові клітини) – мають здатність накопичувати у великих кількостях резервний жир, що використовується в трофіці, енергоутворенні і метаболізмі води. Адіпоцити розташовані групами, рідше – поодинокі і, як правило, біля кровоносних судин. Накопичуючись у великих кількостях, вони утворюють жирову тканину.

Клітини мають кулясту форму. В їх цитоплазмі міститься велика крапля нейтрального жиру (тригліцеридів) і невелика кількість інших ліпідів – холестерину, фосфоліпідів та ін. Витрачання депонованого в адіпоцитах жиру відбувається під дією ліполітичних гормонів (адреналіну, інсуліну) і тканинного ліполітичного ферменту (ліпази).

Пігментоцити (пігментні клітини) – містять у цитоплазмі пігмент меланін. У людей чорної і жовтої рас пігментоцити більше поширені, чим і визначається колір шкіри, незмінний залежно від сезону року. Меланоцити мають короткі, непостійної форми відростки. До сполучної тканини ці клітини належать формально, оскільки розташовані в ній. Але походять вони не з мезенхіми, а з нервових гребенів.

Адвентиційні клітини – мало спеціалізовані клітини, супроводжують кровоносні судини. Вони мають сплюснену або веретеноподібну форму із слабофільною цитоплазмою, овальним ядром і слабо розвиненими органелами. В процесі диференціювання можуть перетворюватися у фібробласти й адіпоцити.

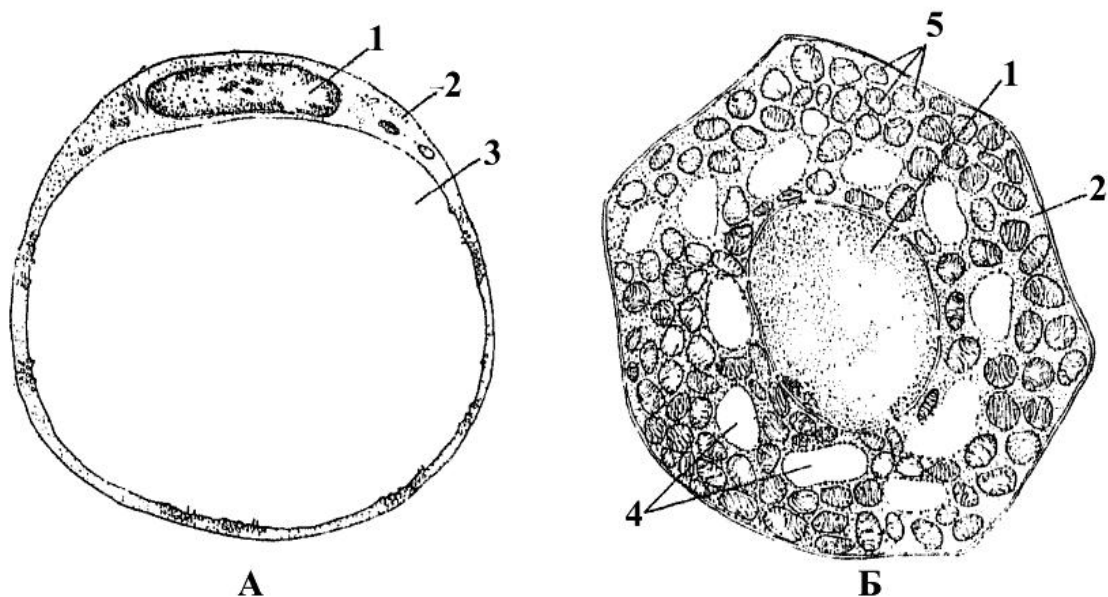


Рис. 2.6. Схема будови адіпоцитів білої та брурої жирової тканини: А – однокрапельний адіпоцит, Б – багатокрапельний адіпоцит; 1 – ядро; 2 – цитоплазма; 3 – велика краплина жиру; 4 – більш дрібні краплини жиру; 5 – мітохондрії.

Міжклітинна речовина складається з колагенових, ретикулярних, еластичних волокон, а також з основної речовини. Міжклітинна речовина утворюється, з одного боку, шляхом секреції, здійснюваної сполучнотканинними клітинами, а з іншого – за рахунок плазми крові, що надходить у міжклітинний простір.

У зародка людини утворення міжклітинної речовини відбувається з 1-2 місяця розвитку. Протягом життя міжклітинна речовина постійно поновлюється – резорбується і відновлюється.

Колагенові волокна визначають міцність різних видів сполучної тканини. У пухкій волокнистій сполучній тканині вони розташовуються в різних напрямках у вигляді пучків. Внутрішня структура колагенового волокна визначається фібрилярним білком – колагеном, який синтезується

фібробластами. Розрізняють 12 типів колагену, що розрізняються за молекулярною організацією, органною і тканинною приналежністю.

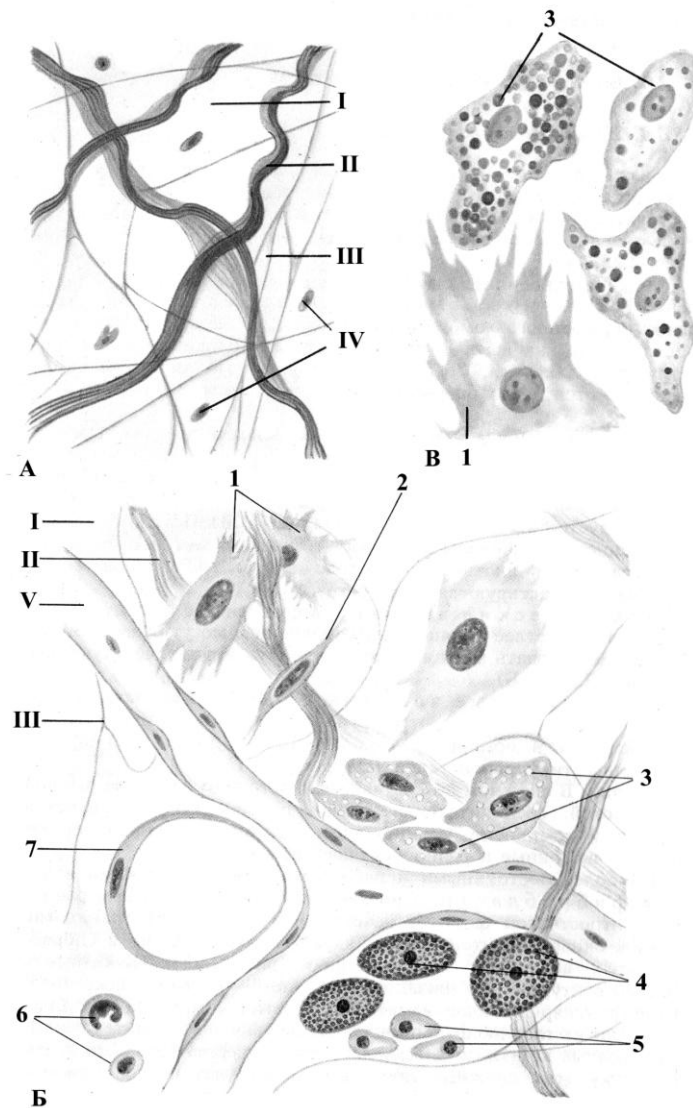


Рис. 2.7. Пухка волокниста сполучна тканина.

А, Б, В – приклади препаратів. I – основна речовина; II – колагенові волокна; III – еластичні волокна; IV – клітини; V – кровоносна судина. 1 – фібробласти, 2 – фіброцити, 3 – макрофаги, 4 – тучні, 5 – плазмоцити, 6 – лейкоцити, 7 – жири.

До складу колагенового волокна входять від одиничних до десятків фібрил. Волокна відзначаються малою розтяжністю і великою міцністю на розрив. При кип'ятінні вони утворюють клейку речовину (греч. *colla* - клей), що і лягло в основу назви цих волокон.

Ретикулярні волокна містять білок колаген і велику кількість вуглеводів, які синтезуються ретикулярними клітинами кровотворних органів і утворюють тривимірну мережу (ретикулум), звідки і беруть свою назву.

Еластичні волокна визначають пружність, еластичність і розтяжність сполучної тканини. По міцності вони поступаються колагеновим і мають волокна округлої або сплющеної форми. Товщина еластичних волокон менша, ніж колагенових, але іноді може досягати декількох мікрометрів (у щільній тканині вийної зв'язки).

Основним хімічним компонентом еластичних волокон є глобулярний білок еластин, що синтезується фібробластами. У порівнянні з колагеном еластин містить менше полярних амінокислот (гідрооксилізіну і гідрооксипроліну). Для еластину характерна відсутність цистину і наявність амінокислот, що беруть участь у стабілізації молекулярної структури еластину і надають йому здатності до розтягування, еластичності. Зрілі еластичні волокна містять близько 90% еластичних білків. Електронна мікроскопія дозволила встановити, що еластичні волокна в центрі містять аморфний компонент, а по периферії – мікрофібрилярний.

Аморфний (основний) компонент міжклітинної речовини.

Клітини і волокна сполучної тканини вміщені в аморфний компонент, або основну речовину. Це желеподібне гідрофільне середовище, утворене за допомогою фібробластів. Основна речовина бере участь у транспорті метаболітів між клітинами і кров'ю, у механічній, опорній, захисній функціях.

До складу аморфної речовини входять ліпіди, альбуміни і глобуліни крові, мінеральні речовини (солі Na, K, Ca і ін.). Кількість основної речовини в різних ділянках сполучної тканини неоднакова: багато її на межах з тканинами іншого походження, мало – біля капілярів і судин.

Фізико-хімічний стан міжклітинної речовини значною мірою визначає функціональні особливості сполучної тканини. Чим щільніше міжклітинна речовина, тим сильніше виражена механічна, опорна функції.

2.3.2. Щільна волокниста сполучна тканина

Щільна волокниста сполучна тканина характеризується: 1) сильним розвитком волокнистих структур, що додають їй велику щільність і міцність; 2) значним переважанням волокнистих компонентів над аморфною речовиною; 3) бідністю й однотипністю клітинного складу; головним чином, це клітини – фіброцити.

Розрізняють неоформлену і оформлену щільну сполучну тканину. До першої відносять сітчастий шар шкіри, сполучну тканину оболонки, що покривають суглоби і деякі внутрішні органи. Колагенові волокна в неоформленій щільній сполучній тканині тісно прилягають одне до одного і утворюють густу повсть з нерегульованим розташуванням фібрилярних структур. Аморфної речовини в цій тканині міститься мало, різноманітність клітин невелика (майже винятково фібробласти і фіброцити). Клітини, як правило, сильно сплюснуті оточуючими їх волокнами. Ці тканини виконують, в основному, механічну функцію.

Оформлена щільна сполучна тканина відрізняється від неоформленої тим, що волокна її міжклітинної речовини закономірно орієнтовані один

щодо одного, тобто розташовані строго впорядковано. Оформлена волокниста сполучна тканина зустрічається в сухожиллях і зв'язках, у фіброзних мембранах.

Волокниста сполучна тканина сухожилля – це нерозтяжні тяжі, якими м'яз прикріплюється до кісток. Для цієї тканини характерне паралельне розташування колагенових волокон, що дуже тісно прилягають одне до одного. Кожне з волокон має таку ж будову, як і в пухкій сполучній тканині. Між колагеновими волокнами розташовуються сухожилльні клітини – фіброцити. На подовжніх зрізах сухожилля клітини мають форму паралелограмів, ромбів або трапецій і розташовані низками між колагеновими волокнами. На поперечних зрізах фіброцити мають зірчасту форму. Короткі відростки звужуються у напрямку до кінців і охоплюють багатогранні або неправильно округлі в перетині колагенові волокна. Пластинчасті відростки оточують волокна, побудовані з колагенових фібрил.

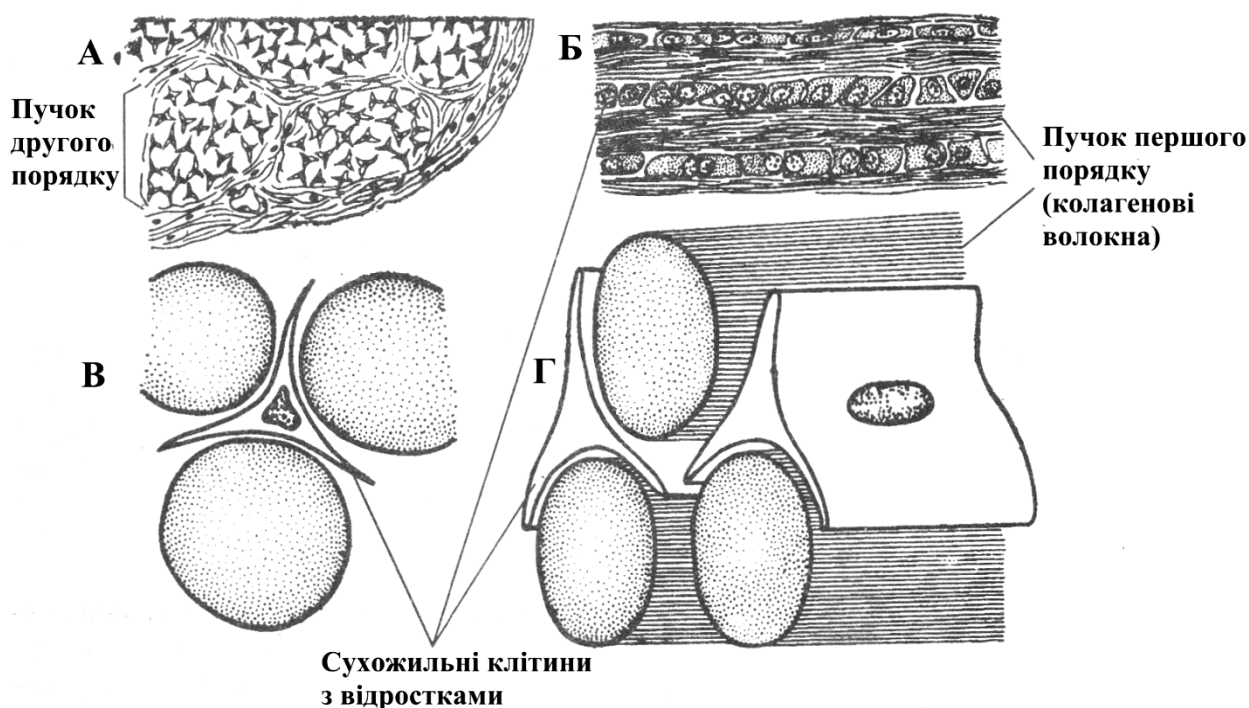


Рис. 2.8. Схема морфологічної організації сухожилля. А – поперечний розріз. Б – повдовжний розріз. В, Г – схема розташування колагенових пучків першого порядку.

Сухожилля в цілому має досить складну організацію. Колагенові волокна, розташовані паралельно одне одному, називають пучками першого порядку. Вони розмежовуються сухожилльними клітинами. Групи пучків першого порядку (по 50–100 волокон) об'єднуються в міцніші пучки, покриті сполучнотканинною оболонкою, яка містить кровоносні судини і нервові розгалуження. Це пучки другого порядку. Прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини, що розділяють пучки другого порядку, називаються *ендотенонієм*. Групи таких пучків знов охоплюються сполучнотканинною

оболонкою і утворюють пучки третього порядку. У крупних сухожиллях можуть бути і пучки четвертого і навіть п'ятого порядків. Ззовні сухожилля також вкрито сполучнотканинною оболонкою – *перитенонієм*. У перитенонії і ендотенонії проходять кровоносні судини, що живлять сухожилля, нерви і нервові закінчення, що посилають в центральну нервову систему сигнали про стан натягнення тканини сухожилів.

Сухожилльні клітини – високодиференційовані, не здатні до мітотичного розподілу. Проте, при пошкодженні сухожилля в ньому розвиваються регенераторні процеси. Джерелом служать малодиференційовані клітини, розташовані біля судин в ендотенонії і перитенонії.

До щільної оформленої волокнистої сполучної тканини відноситься і вийна зв'язка. Пучки її утворені еластичними волокнами і нечітко підрозділені.

До фіброзних мембран відносять сухожилльні центри діафрагми, капсули деяких органів, тверду мозкову оболонку, склеру, охрястя, окістя та ін. Фіброзні мембрани важко розтягуються внаслідок того, що пучки колагенових волокон і клітини між ними (фібробласти і фіброцити) розташовуються в певному порядку в декілька шарів один над одним. Окремі пучки волокон, що знаходяться на різних рівнях, переходять з одного шару в інший, зв'язуючи їх між собою. Окрім пучків колагенових волокон, у фіброзних мембранах є еластичні волокна.

Таким чином, головна роль у гістофізіології щільних сполучних тканин належить не клітинам і аморфній речовині, а міцному остову волокнистих компонентів, об'єднаних у пучки. Сам принцип організації остова і перш за все орієнтація в ньому волокон чітко адаптовані до тих механічних навантажень, які витримує цей вид тканин.

2.4. Хрящова тканина

Хрящова тканина належить до високоспеціалізованої групи сполучних тканин з вираженими механічними функціями, вони також виконують опорну, захисну функції і беруть участь у водно-сольовому обміні. У тканині сильно розвинена міжклітинна речовина, а клітин відносно небагато.

Хрящові тканини входять до складу органів дихальної системи, суглобів, міжхребетних дисків тощо.

Будь-який хрящ як анатомічне утворення має власну загальну організацію. З поверхні хрящ вкритий охрястям, до складу якого входять продовжні клітини типу фібробластів і пучки колагенових волокон, між ними розгалуджуються кровоносні судини і нерви. Охрястя повільно переходить у поверхневі шари хряща. Клітини у цій зоні сплюснені й розташовані поодинокі у міжклітинній хрящовій речовині. Вони називаються *хондробластами*. У глибинних шарах хряща клітини *хондроцити* звичайно згруповані у комплекси, названі *ізогенні групи*. Цей термін вказує на єдність походження клітин у такому комплексі.

Гіаліновий (склоподібний) хрящ є найпоширенішим різновидом хрящової тканини. З неї побудована основна частина хрящів дихальних шляхів, вентральні частини ребер, суглобові поверхні. В ембріонів гіаліновий хрящ утворює велику частину скелета, в живому організмі гіаліновий хрящ має напівпрозорий вигляд і забарвлений у голубувато-білий колір. Фібрилярність виявляється лише при спеціальних методах обробки препаратів і в поляризованому світлі.

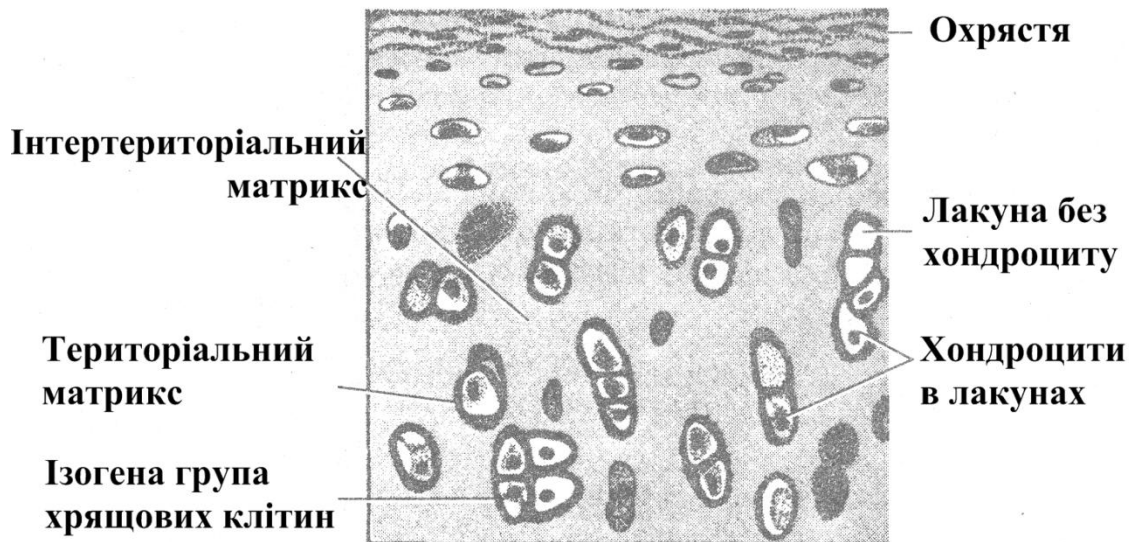


Рис. 2.9. Схема морфологічної організації гіалінового хряща.

Міжклітинна речовина гіалінового хряща, як і всіх типів хрящової тканини, в основному складається з різновиду білка колаген-хондрину. Міжклітинна речовина відзначається високою гідрофільністю, що обумовлює її густину, тургор і сприяє дифузії поживних речовин, води і солей. Проте крупні білкові молекули, що мають властивості антигенів, не проходять. Цим пояснюється успішна трансплантація в клініці ділянок хряща.

Еластичний хрящ є іншим різновидом хрящової тканини, що зустрічається у надгортаннику, вушній мушлі, крилах носу тощо. У міжклітинній речовині цього хряща виявлено значну кількість еластичних волокон, які утворюють густу сітку навколо окремих хрящових клітин та ізогенних груп. У свіжому стані еластичний хрящ має жовтуватий колір. Його механічні властивості пов'язані з наявністю в ньому, поряд з колагеновими, також і еластичних волокон, які надають цій тканині високої гнучкості та еластичності. Еластичний хрящ ніколи не вапнується.

Волокниста хрящова тканина – це перехідна форма між гіаліновим хрящем та щільною сполучною тканиною. Цей різновид хряща зустрічається у між хребцевих дисках і круглій зв'язці стегна. Міжклітинна речовина містить паралельно направлені колагенові пучки, котрі поступово розрихляються й переходять у гіаліновий хрящ. З'являються справжні

хрящові клітини, розміщені в ізогенних групах. Волокнистий хрящ не має охрястя.

Клітини хрящової тканини. У ході розвитку хрящової тканини утворюється діферон: стовбурові клітини – напівстовбурові клітини – хондробласти – хондроцити.

Хондроцити – основний вид клітин хрящової тканини. Вони мають овальну, округлу форми залежно від ступеня диференціювання. Розташовані в особливих порожнинах у міжклітинній речовині поодинокі або групами по дві-чотири, а в центрі хряща – по шість-вісім клітин. Це здійснюється тому, що в глибоких шарах хряща щільність міжклітинної речовини збільшується і хрящові клітини після поділу не мають можливості відійти одна від одної. Групи клітин, що лежать в одній порожнині, називаються ізогенними. Вони утворюються шляхом розподілу однієї клітини. Розрізняють три типи хондроцитів у ізогенних групах.

Перший тип хондроцитів характеризується високим ядерно-цитоплазматичним співвідношенням, розвитком вакуолярних елементів, наявністю мітохондрій та рибосом.

Другий тип хондроцитів відзначається зниженим ядерно-цитоплазматичним співвідношенням, інтенсивним розвитком гранулярного ендоплазматичного ретикулуму і комплексу Гольджі.

Третій тип хондроцитів має найнижче ядерно-цитоплазматичне співвідношення, відзначається сильним розвитком і упорядкованим розташуванням гранулярного ендоплазматичного ретикулуму.

Хондробласти – це молоді сплюснені клітини, здатні до проліферації та синтезу міжклітинної речовини хряща. Вони є нащадками стовбурових клітин. Цитоплазма хондробластів має добре розвинений гранулярний і гранулярний ендоплазматичний ретикулум і комплекс Гольджі.

За участі хондробластів відбувається периферичний – *апозиційний ріст* хряща. Хондробластоцити в процесі розвитку хряща перетворюються в хондроцити.

Хондрогістогенез. Розвиток хрящової тканини здійснюється як в ембріональному, так і постембріональному періоді при регенерації.

Джерелом розвитку хрящових тканин є мезенхіма. У тих місцях тіла зародка, де утворюється хрящ, мезенхіма спочатку зміцнюється, клітини втрачають свої відростки, посилено розмножуються і щільно прилягають одна до одної, створюючи певний тиск – тургор. Такі ділянки називаються хондрогеними острівцями. Мезенхимні клітини, що входять до їх складу, диференціюються в хондробласти – клітини, які утворюють хрящову тканину. У цитоплазмі таких клітин збільшується кількість вільних рибосом, з'являються ділянки гранулярного ендоплазматичного ретикулуму. У наступній стадії – первинної хрящової тканини, клітини центральної ділянки (первинні хондроцити) збільшуються у розмірі, набувають округлої форми. В їх цитоплазмі розвивається гранулярний ендоплазматичний ретикулум, де відбувається синтез і секреція фібрилярних білків (колагену). Таким чином утворюється оксифільна міжклітинна речовина.

У подальшому настає стадія диференціювання хрящової тканини – хондроцити набувають здатності синтезувати як фібрилярні білки, так і зв'язані з неколагеновими білками протеоглікани.

По периферії хрящової закладки на межі з мезенхімою формується охрястя – оболонка, що вкриває хрящ ззовні. Вона складається із зовнішнього волокнистого та внутрішнього хондрогенного шарів. У хондрогенній зоні клітини, інтенсивно ділячись, диференціюються в хондробласти, котрі зберігають здатність до синтезу ДНК, розмноження, а також до синтезу компонентів міжклітинної речовини.

Хрящові клітини, розташовані в центрі молодого хряща, зберігають здатність протягом деякого часу до мітотичного розподілу. За рахунок збільшення кількості цих клітин відбувається внутрішнє збільшення маси хряща, що називається *інтерстиціальним ростом*. Він спостерігається в ембріогенезі, а також при регенерації хрящової тканини.

В міру росту і розвитку хряща центральні ділянки все більше віддаляються від живильних судин і починають відчувати дефіцит у трофіці. Внаслідок цього хондроцити втрачають здатність до розмноження.

Останній етап розвитку диференційованого хряща супроводжується поглибленням суперечностей між ростом тканини та її живленням, створюються умови, незадовільні для функціонування клітин та міжклітинної речовини. Поблизу клітин відкладаються солі кальцію (вапнування), а в центрі хряща спостерігається *азбестова дистрофія*. У хрящі виникають порожнини, в які врастають кровоносні судини, тому часто на місці зруйнованого хряща розвивається кісткова тканина.

2.5. Кісткова тканина

Кісткова тканина – спеціалізований тип сполучної тканини з високою мінералізацією міжклітинної речовини, що містить близько 70% неорганічних сполук. З цієї тканини побудовані кістки скелету, що мають виражені опорну, механічну і захисну функції для внутрішніх органів, а також є депо солей кальцію, фосфору та ін. Матрикс кісткової тканини (органічна речовина) представлений в основному білками і ліпідами. Органічні і неорганічні компоненти в поєднанні один з одним дають дуже міцну опорну тканину, здатну витримувати розтягування, стиснення тощо.

Не зважаючи на високий ступінь мінералізації, в кісткових тканинах відбувається постійне оновлення речовин, що входять до їх складу. Морфофункціональні властивості кісткової тканини змінюються залежно від віку, м'язової активності, умов живлення.

Кісткова тканина будується з клітин і міжклітинної речовини. Як і всі інші види сполучної тканини, вона має сильно розвинену міжклітинну речовину, а клітин порівняно мало. За хімічними властивостями органічних компонентів кісткова міжклітинна речовина вельми близька до хрящової. У ній також міститься різновид колагену, званий осеїном.

Мінеральна речовина кістки складається з кристалів гідрокси- або оксиапатиту, які мають вид голчастих або пластинчастих часток.

За структурою міжклітинної речовини кісткову тканину ділять на два різновиди: ретикулофіброзну (грубоволокнисту) і пластинчасту.

Клітини кісткової тканини. Кісткові тканини містять три види клітин: *остеоцити, остеобласти і остеокласти*. В ході розвитку кісткової тканини утворюється два діферонт: перший – стовбурові остеогенні клітини, напівстовбурові стромальні клітини, остеобласти, остеоцити; другий діферон гематогенного походження – стовбурові кровотворні клітина, напівстовбурові кровотворні клітини, монобласти, промоноцити, моноцити, остеокласти.

Остеоцити – це переважаючі по кількості дефінітивні клітини кісткової тканини, що втратили здатність до розподілу. Вони мають відросткову форму, компактне, відносно крупне ядро і слабкобазофільну цитоплазму. Органели розвинені слабо. Наявність центріолей не встановлено. Обмін речовин між остеоцитами і кров'ю здійснюється через тканинну рідину.

Остеобласти, остеобластоцити – молоді клітини, що створюють кісткову тканину. У кістці, що сформувалася, вони зустрічаються тільки в глибоких шарах окістя і в місцях регенерації кісткової тканини після її травми. Остеобласти бувають різної форми: кубічної, пірамідальної тощо. Ядро округлої або овальної форми. У цитоплазмі добре розвинені гранулярний ендоплазматичний ретикулум, мітохондрії і комплекс Гольджі.

Остеобласти так само, як і остеоцити, в які вони перетворюються, – клітини, що не діляться.

Остеокласти – це клітини гематогенної природи, здатні поруйнувати звапнований хрящ і кістку. Містять від трьох до декількох десятків ядер. Цитоплазма слабкобазофільна, іноді оксифільна. Остеокласт багатий мітохондріями і лізосомами, гранулярний ендоплазматичний ретикулум розвинений відносно слабо. У тому місці, де остеокласт стикається з кістковою речовиною, утворюється лакуна.

Міжклітинна речовина складається з основної речовини, що включає неорганічні солі. У ній розташовуються колагенові волокна, що створюють невеликі пучки. Волокна можуть мати безладний (у ретикулофіброзній кістковій тканині) або чітко орієнтований (у пластинчастій кістковій тканині) напрям.

В основній речовині кісткової тканини в порівнянні з хрящовою міститься відносно невелика кількість хондроїтиносірчаної кислоти, але багато лимонної та інших кислот, створюючих комплекси з кальцієм. У кістковій тканині знайдено більше 30 мікроелементів (мідь, стронцій, цинк, барій, магній та ін.), що виконують важливу роль у метаболічних процесах в організмі.

Ретикулофіброзна (грубоволокниста) кісткова тканина зустрічається, в основному, у зародків. У дорослому організмі вона виявляється на місці зарослих черепних швів і в місцях прикріплення сухожилів до кісток. У

нижчих хребетних (риб і амфібій) з грубоволокнистої тканини будується весь скелет.

Безладно розташовані колагенові волокна утворюють у ній товсті пучки. В основній речовині ретикулофіброзної кісткової тканини знаходяться кісткові порожнини (лакуни) подовжено-овальної форми з довгими каналцями, в яких лежать остецити з відростками. З поверхні грубоволокниста кістка покрита окістям.

Пластинчаста кісткова тканина – це найпоширеніший різновид кісткової тканини в дорослому організмі. Складається з кісткових пластинок, утворених кістковими клітинами і мінералізованою аморфною речовиною з колагеновими волокнами, орієнтованими в певному напрямі. Причому в сусідніх пластинках волокна мають різний напрям, завдяки чому досягається велика міцність пластинчастої кісткової тканини.

У вищих хребетних скелет утворений пластинчастими кістками. Структурною одиницею такої кістки є кісткова пластинка. Це шар міжклітинної речовини, що містить упорядковано розташовані колагенові волокна. Поперечник кісткових пластинок вимірюється декількома мікронами, а протяжність їх може бути досить великою, але дуже варіює залежно від типу кістки. Кісткові пластинки розташовуються тісно одна до одної, причому в сусідніх пластинках осейнові волокна проходять звичайно у різних напрямках. Частина осейнових волокон переходить з однієї пластинки в іншу. Це додає кістці міцність. Між кістковими пластинками знаходяться кісткові клітини – остецити. Пластинчаста кістка в різних частинах скелета може бути або губчастою (наприклад, в епіфізах трубчастих кісток), або компактною (у діяфізах кісток). У першому випадку групи кісткових пластинок утворюють шаблину, що йде у різних напрямках. Між шаблоною знаходяться порожнини, заповнені червоним кістковим мозком і численними капілярами.

Трубчаста кістка побудована, в основному, з пластинчастої кісткової тканини. У компактній кістці кісткові пластинки розташовуються строго впорядковано, паралельно довгій осі трубчастої кістки. Їх орієнтування визначається ходом кровоносних судин, навколо яких кісткові пластинки утворюють циліндри, вбудовані один в одній. Навколо однієї кровоносної судини розташовуються 5–15 циліндрів з кісткових пластинок. Між пластинками знаходяться кісткові клітини. Комплекс пластинок, оточуючих одну кровоносну судину, що проходить паралельно осі трубчастої кістки носить назву *остеон* (гаверсова система).

Компактна речовина, що створює діяфіз кістки, складається з кісткових пластинок, розташованих в певному порядку, утворюючи складні системи. У діяфізі розрізняють три шари:

- 1) зовнішній шар загальних пластинок;
- 2) середній, створюючий навколо судин остеони;
- 3) внутрішній шар загальних пластинок.

Зовнішні загальні пластинки не утворюють повних кілець навколо діяфіза кістки, перекиваються на поверхні наступними шарами пластинок.

Внутрішні загальні пластинки добре розвинені там, де компактна речовина кістки межує з кістковомозковою порожниною. Там, де компактна речовина переходить в губчасту, його внутрішні загальні пластинки продовжуються в пластинки шаблони губчастої речовини.

У зовнішніх загальних пластинках проходять наскрізні канали, по яких з окістя всередину кістки входять судини

У середньому шарі кісткові пластинки розташовуються в остеонах, формуючи *остеонні* пластинки, а також *вставочні* пластинки, що лежать між остеонами. Остеони – структурна одиниця компактної речовини трубчастої кістки. Судини, розташовані в каналах остеонів, сполучаються одна з одною і з судинами кісткового мозку й окістя.

На поперечному зрізі компактної кістки остеони розташовуються на деякій відстані один від одного. Ці простори теж заповнені *вставними* кістковими пластинками, які не створюють концентричних систем. Вся кістка, в цілому, охоплюється декількома шарами кісткових пластинок, званими *зовнішніми, загальними або генеральними*, до яких із зовнішньої сторони кістки примикає окістя.

Окістя (периост) складається з двох шарів: зовнішній (волокнистий) і внутрішній (клітинний). Зовнішній утворений волокнистою сполучною тканиною. Клітинний шар містить остеобласти різного ступеня диференціювання і остеокласти. Через окістя проходять судини, що живлять кров, і нерви, які розгалужуються у внутрішньому шарі. Окістя пов'язує кістку з навколишніми тканинами і бере участь в її трофіці, розвитку, зростанні і регенерації.

Ендост – дуже тонка і ніжна оболонка, що вистилає кістку з боку кісткового мозку. Як і періост, вона утворена волоконною сполучною тканиною і містить остеобласти і остеокласти.

Кровоносні судини утворюють у внутрішньому шарі окістя густу мережу. Лімфатичні судини розташовуються, в основному, в зовнішньому шарі окістя.

Окістя включає мієлінові і безмієлінові волокна, створюючі пухке сплетіння. Ці волокна належать до нервової тканини і, супроводжуючи кровоносні судини, проникають у канали остеонів, а потім у кістковий мозок.

Остеогістогенез. Розрізняють ембріональний і постембріональний остеогістогенез. У ембріона кісткова тканина розвивається з мезенхіми двома способами: 1) безпосередньо з мезенхіми; 2) з мезенхіми на місці раніше утвореної хрящової моделі кістки. Постембріональний розвиток кістки здійснюється при регенерації.

Процес утворення кісткової тканини з мезенхіми називається прямим остеогістогенезом. При розвитку кісткової тканини безпосередньо з мезенхіми визначають наступні етапи.

Перший етап – формування у складі мезенхіми остеогенного зачатка. При цьому проходить локальне розмноження мезенхімних клітин із вrostанням у скелетогенний острівцець кровоносних судин.

Другий етап – остеїдний – характеризується виділенням остеогенними клітинами у міжклітинний простір колагену і глікопротеїнів, протеогліканів та ліпідів.

Третій етап – власне утворення грубоволокнистої кістки – полягає у вапнуванні міжклітинної речовини (відкладання солей кальцію). Для цього необхідна присутність у міжклітинній речовині лужної фосфатази, яку продукують остеобласти, та білка остеонектину.

Четвертий етап – пов'язаний з діяльністю остеокластів і заміщенням грубих різно спрямованих пучків осейових волокон на кісткові пластинки.

Ділянка остеогістогенезу представлена розгалуженою системою *кісткових балок (щаблин)* різної конфігурації. Вони оточені мезенхімними клітинами з крупними світлими ядрами і невеликим об'ємом цитоплазми. Між клітинами мезенхіми видно кровоносні судини (скупчення еритроцитів в просвітах). У мінералізованій гомогенній речовині кісткових балок замуrowані остецити. Вони розташовуються в кісткових лакунах. По периферії кожна балка оточена переривистими рядами остеобластів. У тих ділянках, де навколо балки групуються тільки призматичні остеобласти з інтенсивно базофільною цитоплазмою, відбувається апозиційний ріст балки. У таких випадках між остеобластами і матриксом балки визначається вузька смужка немінералізованої міжклітинної речовини, синтезованої цими клітинами – *остеїд*. Якщо ж процеси новоутворення кістки слабшають або припиняються, то остеобласти набувають сплющеної форми або відсутні. У таких ділянках спостерігається руйнування – резорбція кісткового матриксу, навколо них концентруються остеокласти. У зоні зіткнення остеокласта з кістковою балкою визначається порожнина зруйнованого кісткового матриксу – ерозійна лакуна.

Спосіб розвитку кісткової тканини через стадію хряща називається *непрямим остеогістогенезом*. Це спосіб розвитку більшості кісток скелета в організмі.

Спочатку з мезенхіми утворюється хрящова модель майбутньої трубчастої кістки. Вона складається з гіалінового хряща, покритого охрястям. У процесі остеогістогенезу скелетогенні клітини охрястя диференціюються в остеобласти, виробляючи міжклітинну речовину кістки. В результаті утворюється *перихондральна* кісткова тканина, яка згодом перетвориться в пластинчасту. Охрястя перетворюється в окістя і порушується живлення хряща, він піддається мінералізації. У мінералізованій хрящ з окістя врастають кровоносні судини разом з мезенхімними клітинами, остеобластами і остеокластами. Так усередині хряща утворюється *ендохондральна* кістка. Пери- і ендохондральна кістка представляють розгалужену мережу кісткових балок із замуrowаними остеоцитами, по периферії вони оточені остеобластами, в місцях резорбції – остеокластами. Новоутворена ендохондральна кістка активно руйнується остеокластами – виникає первинна кістково-мозкова порожнина, формується строма кісткового мозку і починаються процеси кровотворення.

Розповсюдження фронту утворення кістки в довжину призводить до чіткої зональності в будові гіалінового хряща. На межі між кісткою і хрящем виділяється зона *резорбції* (*руйнування*), вона характеризується руйнуванням мінералізованого хряща і заміщенням його кістковою тканиною. За нею слідує зона *гіпертрофії* (містить набряклі вакуолізовані хондроцити). Далі – зона *проліферації*, де сплюснені хондроцити розташовані колонками, як стовпчики монет. Крайня зона – *незмінний хрящ* має типову для гіалінової хрящової тканини будову.

Процес утворення кісткової тканини завжди відбувається в тих ділянках мезенхіми, де є кровоносні судини. Матрикс кісткових балок швидко мінералізується, тому кісткова тканина наростає виключно по *апозиційному механізму*, за рахунок накладення нової кісткової тканини на вже наявну поверхню.

РОЗДІЛ 3

М'ЯЗОВІ ТКАНИНИ

М'язова тканина належить до високоспеціалізованих тканин, що забезпечують рух організму в просторі і скоротливі процеси у внутрішніх органах. Вона має досить різноманітну будову, характер скорочення і походить з різних ембріональних закладок. Все це створює необхідність розділяти м'язову тканину на різновиди. Можна класифікувати мускулатуру хребетних і безхребетних за різними ознаками:

- 1) за будовою виділяють гладку, поперечносмугасту і мускулатуру з подвійною косою покресленістю;
- 2) за розташуванням в організмі розрізняють мускулатуру внутрішніх органів, серцеву і соматичну;
- 3) за функціями – тонічну, тетанічну і м'язову тканину з "замикальною" функцією;
- 4) за походженням – ектодермальну, ентодермальну і мезодермальну.

Найбільше прийнятою класифікацією мускулатури хребетних є морфофункціональна, за якою розрізняють гладку і поперечносмугасту (скелетну і серцеву) м'язову тканину.

3.1. Гладка мускулатура

Гладка мускулатура хребетних тварин входить у м'язові оболонки судин, стінку шлунку, кишкового міхура, виявляється в селезінці, шкірі та інших органах. Структурною одиницею гладкої м'язової тканини служить гладком'язова клітина – *міоцит*. Вона має, як правило, веретеноподібну форму. Довжина клітин коливається від 20 до 500 мкм, а поперечник рівний 10–20 мкм. Найбільша величина гладком'язових клітин спостерігається в матці під час вагітності.

У розширеній центральній частині клітини розташовується подовжене ядро зі щільно упакованим пристінково розподіленим хроматином. З поверхні м'язова клітина оточена мембраною – міолемою, тотожною плазмолемі інших клітин. Зовні вона вкрита ще тонкою базальною мембраною (пластинкою), до зовнішньої поверхні якої прикріплюються колагенові і аргирофільні волокна. Окрім механічної функції, базальні пластинки, які оточують клітини, виконують важливу роль в підтримці клітинного гомеостазу.

Клітини можуть утворювати у внутрішніх органах пласти або тяжі великої протяжності, об'єднані сполучнотканинними прошарками і пронизані судинами і нервами. Нервові закінчення, звичайно, підходять не до кожної м'язової клітини, а до групи з 10–12 клітин, що є ефекторною одиницею.

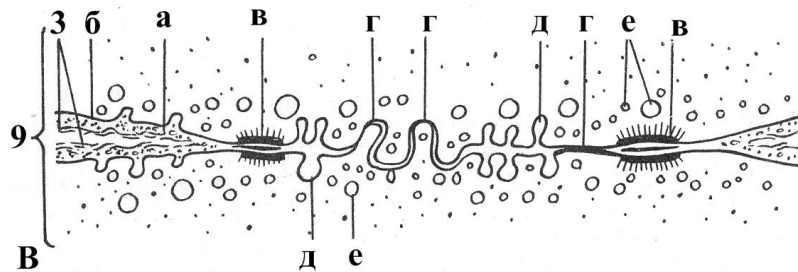
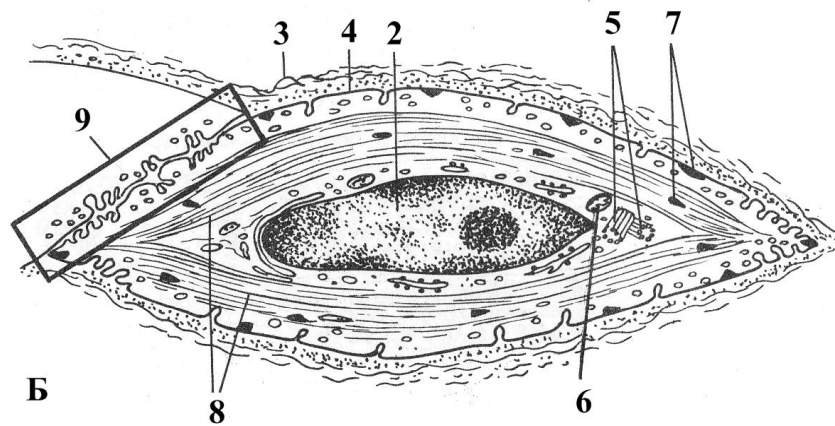
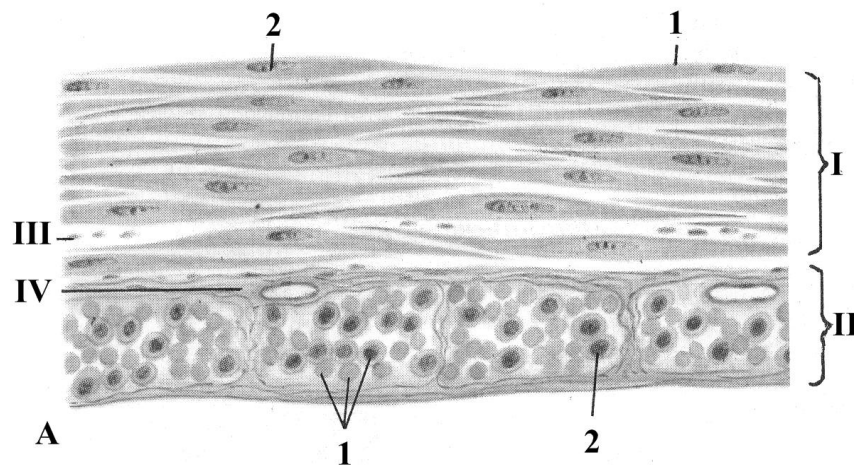


Рис. 3.1. Гладка м'язова тканина. А – препарат, Б – ультраструктура гладкого міоциту, В – зона міо-міоцитного контакту (схеми). I – повздовжній та II – поперечний шари гладких міоцитів; III – ендомізій; IV – перимізій. 1 – гладкий міоцит; 2 – ядро; 3 – еластичні волокна; 4 – мітохондрія; 5 – клітинний центр; 6 – мітохондрія; 7 – щільні тільця; 8 – міофіламенти; 9 0 міо-міоцитний контакт: а – базальна мембрана, б – плазмолемма, в – десмосома, г – нексус, д – кавеоли, е – везикули.

Електронно-мікроскопічні дослідження гладком'язової клітини показали, що міофібрил, тобто мікроскопічно видимих ниток, що тягнуться через всю клітину, і описаних на рівні світлової мікроскопії, насправді не існує.

У цитоплазмі цих клітин присутні лише подовжньо орієнтовані субмікроскопічні міофіламенти, звичайно зібрані в пучки. Довжина міофіламентів не перевищує 1–2 мкм. У тонких міофіламентах міститься білок актин, а в товстих – міозин (у скороченому м'язі). У цитоплазмі гладком'язових клітин знаходяться у великій кількості дрібні міхурці, які містять іони кальцію, необхідні для здійснення скорочення. Ці міхурці за своїм призначенням, очевидно тотожні елементам саркоплазматичного ретикулуму поперечносмугастих м'язів. Разом зі структурами, безпосередньо пов'язаними зі здійсненням скорочення, у гладком'язовій клітині є "трофічні" компоненти, до них належать мітохондрії, внутрішньоклітинний сітчастий апарат, клітинний центр, ендоплазматичний ретикулум, включення глікогену. Всі вони розташовуються, в основному, поблизу ядра і забезпечують обмін речовин у клітині.

Гладка мускулатура має здібність до фізіологічної репаративної і внутрішньоклітинної регенерації.

3.2. Скелетна мускулатура

Скелетна м'язова тканина будується з поперечносмугастих м'язових волокон. Структурною одиницею цієї тканини служить не клітина, як у гладкій мускулатурі, а поперечносмугасте волокно – симпластичне багатоядерне утворення. Волокна мають витягнуту циліндричну форму. Їх довжина варіює від 400–600 мкм до 10–12 см, а поперечник від декількох десятків до сотень мікрон. Кожне м'язове волокно покрите оболонкою – *сарколемою*. Вона складається з двох основних шарів: внутрішнього – плазмолемі, подібній плазматичній мембрані інших клітин, і зовнішнього – базальної мембрани, що містить в собі тонкі волокнини, склеєні аморфною речовиною, і тісно спаюється з колагеновими і аргирофільними волокнами навколишньої сполучної тканини.

Кожне м'язове волокно, таким чином, оточене тонким прошарком сполучної тканини, яку називають *ендомізієм*. Групи м'язових волокон утворюють пучки, покриті міцнішою сполучнотканинною оболонкою – *перимізієм*. Увесь м'яз, в цілому, охоплюється *фасцією*, або *епімізієм*. По сполучнотканинних прошарках усередині м'яза проходять кровоносні судини, що розгалужуються на капіляри, а також нерви, які утворюють на м'язових волокнах рецепторні й афекторні закінчення. Розподіл і кількість ядер може бути різним. Навколо ядер і між міофібрилами знаходиться саркоплазма (цитоплазматичні м'язові волокна) з різними органоидами і включеннями.

Скоротливими елементами поперечносмугастого м'язового волокна є міофібрили, які заповнюють основну його масу. Поперечник міофібрил рівний 0,5–2 мкм, а довжина зрівнюється з довжиною всього волокна.

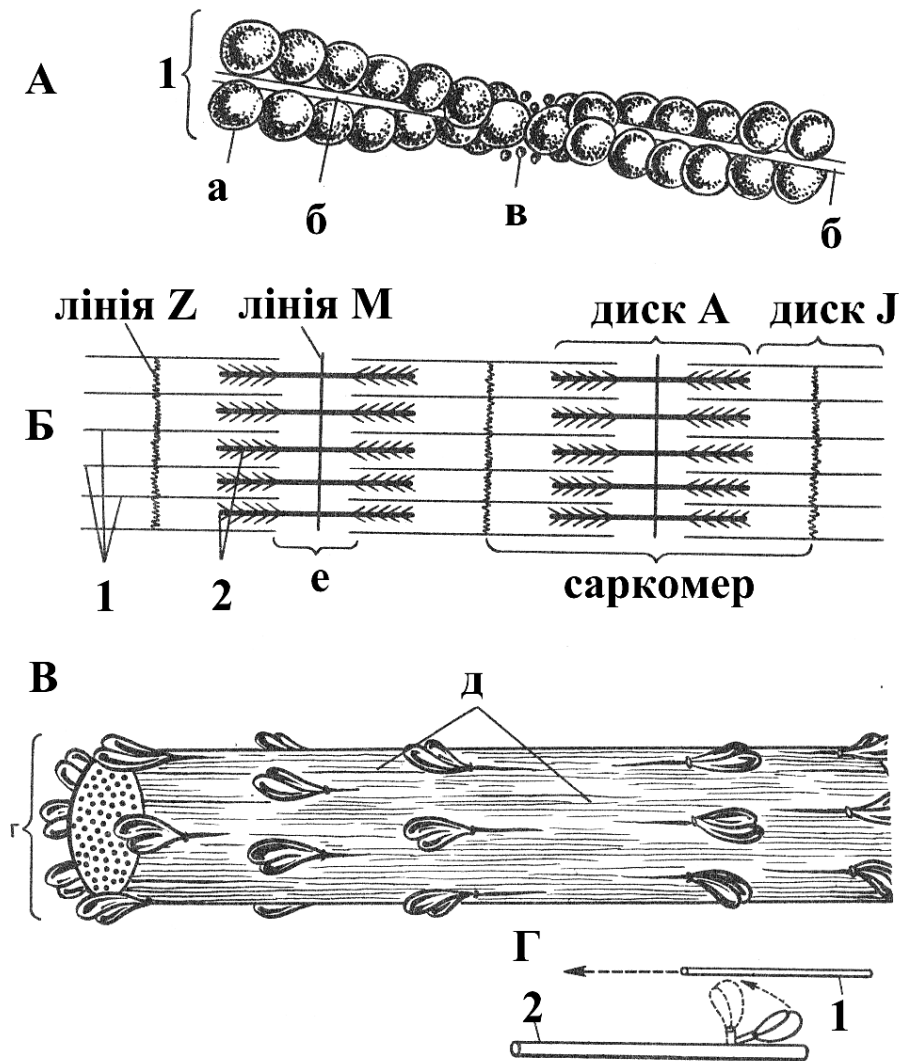


Рис. 3.2. Будова міофібрили. А – склад та структура тонкого міофіламенту. Б – порядок розташування міофіламентів у міофібрилі. В – склад та структура товстого міофіламенту. Г – принцип «роботи» поперечного мостика (схеми). 1 – тонкий міофіламент: а – мономер актину, б – тропоміозин, в – тропонін; 2 – товстий міофіламент: г – шість рядів поперечних мостиків – голівки молекул міозину, д – хвостові ділянки молекул міозину, е – світла зона.

Поперечна покресленість міофібрил пов'язана з їх фізичною і хімічною неоднорідністю. У міофібрилах розрізняють темні анізотропні ділянки з подвійним променезаломленням (А-диски) та ізотропні світлі ділянки без подвійного променезаломлення (І-диски), закономірно розташовані уповдовж волокна. У розслабленому м'язі в центрі кожного ізотропного диска знаходиться «смужка Z». У середній частині анізотропного диска помітна світла зона – диск Н, в самому центрі якого розташована «смужка М» (мезофрагма). За рахунок чергування ізотропних й анізотропних сегментів кожна міофібрила набуває поперечної покресленості. Оскільки у волокні міофібрили розташовуються впорядковано, так, що ізотропні й анізотропні

диски сусідніх міофібрил точно співпадають – все волокно, в цілому, також має поперечну покресленість.

Структурною одиницею міофібрили служить саркомер – ділянка міофібрили, що обмежена двома смужками Z і складається з половини ізотропного, цілого анізотропного і половини наступного ізотропного диска.

Кожна міофібрилла складається з паралельно лежачих ниток або протофібрил різної товщини ("товстих і тонких"). Поперечник тонких – 50–70 Å, товстих – 100–120 Å. На поперечних зрізах м'язового волокна протофібрили мають вид дрібних і крупних крапок, упакованих гексагонально. Кожна товста протофібрила оточена шістьма тонкими, причому співвідношення товстих ниток до тонких складає 1:2.

Тонкі нитки, створюючи ізотропні диски, містять білок актин. Одним своїм кінцем ці нитки прикріплюються до Z-смужки, що перетинає I-диск посередині. Товсті нитки містять міозин і представляють основну частину A-дисків. У нескороченому саркомері вільні кінці актинових ниток заходять між міозиновими, закінчуючись біля меж дисків H. Таким чином, у периферичних ділянках A-дисків присутні й міозинові, й актинові нитки, які в цих ділянках перекривають одна одну ("зона перекриття"). У цих зонах між товстими і тонкими протофібрилами виявляються короткі поперечно орієнтовані містки довжиною 130 Å, які розташовані на відстані 143 Å по висі волокнини.

У поперечносмугастому м'язовому волокні можна розрізнити скоротні, трофічні й опорні структури. До перших належать міофібрили, до других – компоненти цитоплазми, які забезпечують метаболізм, до третіх – смужки Z, M, канали T-системи, що упорядковують розташування міо- і протофібрил, а також базальна мембрана і плазмолема з її різними диференціюваннями, що здійснюють міцний зв'язок м'язового волокна із сухожиллям.

Скорочення міофібрил. У процесі скорочення міофібрили відбувається взаємне ковзання тонких ниток відносно товстих, ніби втягування ізотропного диска в анізотропний, внаслідок чого довжина саркомеру зменшується. Число поперечних містків між товстими і тонкими нитками при цьому збільшується. У скороченому саркомері міозинові протофібрили рухаються до зіткнення зі смужками Z, а актинові нитки, рухаючись назустріч одна одній, досягають середини анізотропних дисків або навіть заходять за рівень смужки M, тобто перекривають одна одну.

Вважають, що в області актинового центру міозину є короткі ділянки поліпептидного ланцюжка, які можуть змінювати свою конфігурацію, то витягуватись, то скручуватись в α -спіраль з утворенням водневих зв'язків. Коли міофібрила знаходиться у розслабленому стані, в середовищі іони Ca^{2+} відсутні і зберігається, хоча і безладна, але витягнута конфігурація поліпептидного ланцюжка-"містка".

При активації міофібрили іони Ca^{2+} , що поступають із саркоплазматичного ретикулуму, сполучають негативний іон АДФ, прикріплений до актину, з іоном АТФ кінця містка. Негативний заряд АТФ у

результаті цього нейтралізується, сила відштовхування зникає і поліпептидний ланцюжок коротшає, частково перебудовуючись в α -спіраль.

Такий процес супроводжується звільненням потенційної енергії, яка була запасена у витягнутому поліпептидному ланцюжку. При вкороченні цього ланцюжка відбувається переміщення актинової нитки відносно міозинової на один "крок" у напрямку до центру саркомера. Останній при цьому коротшає.

В результаті вкорочення містка АТФ, приєднаний до кінця поліпептидної нитки, наближається до області АТФ-азного центру цього ланцюга і відбувається відщеплювання останньої фосфатної групи від АТФ-"містка", тобто АТФ перетворюється в АДФ. Зв'язок між актиною і міозиною протофібрилами при розщепленні АТФ порушується. Можна сказати, що даний міозиновий місток відпрацював.

Для підготовки до нового циклу роботи містка необхідна "підсадка" нового іона АТФ замість того, що утворив АДФ, що і відбувається, мабуть, за рахунок заміни цього АДФ на АТФ цитоплазми. Поява АТФ на кінці містка призводить до нового його розтягування. Місток при цьому готовий до повторного циклу роботи. Така робота відбувається, якщо в середовищі наявні іони Ca^{2+} . Після припинення збудження, тобто в процесі розслаблення м'яза, іони Ca^{2+} віддаляються в саркоплазматичний ретикулум, так що всі містки виявляються витягнутими, але не входять у контакт з актиновими нитками.

Для роботи м'язового волокна дуже велике значення має саркоплазматичний ретикулум. У його цистернах (особливо літеральних, прикордонних з поперечними каналами ділянках) відбувається накопичення Ca^{2+} , таких важливих для акту скорочення. Крім того, саркоплазматичний ретикулум є джерелом швидкого отримання енергії, необхідної для скорочення міофібрил.

3.3. Серцева м'язова тканина

Серцева м'язова тканина є різновидом поперечносмугастої мускулатури і має різну структуру в різних відділах серця. Наприклад, виділяють два різновиди м'язової тканини міокарду: робочу і провідну мускулатуру. Основна частина міокарду складається з робочої мускулатури. При розгляді її у світловий мікроскоп створюється враження, що вона складається із сильно витягнутих розгалужених волокон, або симпластів, розділених щілиноподібними просторами. Проте за допомогою електронної мікроскопії було показано, що м'язова тканина міокарду має клітинну будову, причому клітини розташовані ланцюжками одна за одною. Щілиноподібні простори між волокнами містять ендомізій, в якому біля волокон проходять капіляри і м'язові судини. У клітинах м'язової тканини міокарду ядра мають подовжену форму і розташовані центрально, оточені саркоплазмою, а міофібрили знаходяться на периферії. Міофібрили мають поперечну покресленість, дуже схожу на таку у поперечносмугастої соматичної мускулатури. Міофібрили

складаються з тонких актинових і товстих міозинових протофібрил, упакованих як і в скелетному м'язі гексагонально.

У серцевій робочій мускулатурі завжди дуже багато мітохондрій (саркосом), розташованих тісними рядами між міофібрилами. Мітохондрії надзвичайно багаті кристами, що свідчить про інтенсивний перебіг дихальних процесів у міокарді й активний синтез АТФ.

Завдяки могутній енергетичній оснащеності серцевий м'яз працює без зупинки протягом всього життя.

Саркоплазматичний ретикулум у серцевій мускулатурі має вид каналів і ампульних розширень, орієнтованих по ходу міофібрил. Він розвинений, звичайно, меншою мірою, ніж у соматичній мускулатурі. Вельми своєрідною структурою серцевої мускулатури є "вставні смужки". У електронний мікроскоп видно, що в області вставних смужок межі сусідніх клітин мають порізані контури: одна клітина вдається в іншу пальцеподібними виступами. Серцевий м'яз відзначається автоматизмом скорочень, але частота та інтенсивність скорочень регулюється нервовими імпульсами.

Узгодженість у скороченнях передсердя і шлуночків пов'язана з діяльністю спеціальних м'язових клітин, що створюють так звану "провідну систему серця". Ця система передає імпульси з передсердя на шлуночки. М'язова тканина провідної системи утворює провідну або атипovu мускулатуру. Для неї характерна слабка скорочуваність, але висока здатність передавати імпульси з передсердя на шлуночок.

У цитоплазмі клітин провідної системи міститься багато глікогену і мало мітохондрій, що говорить про переважання в них анаеробного гліколізу над окислювальним фосфорилуванням. У них знайдено багато лізосом. Поперечносмугасті міофібрили розташовуються рідко і проходять нечітко паралельно одна одній. Канали Т-системи в м'язових клітинах провідної системи не зустрічаються. Ядра розташовані центрально. Клітини провідної системи багато інвертовані.

Вставні смужки (або диски) перетинають волокно або по прямій лінії, або, частіше, мають ступінчасту форму і відповідають межах клітин серцевого м'яза. В області вставних дисків у численних складках мембран знайдені контакти по типу десмосом. Тонкі філаменти (не контактуючі з товстими) включаються в мережу десмосомоподібних контактів. Також є щілинні контакти – нексуси. Вони дозволяють імпульсам, що викликають скорочення, швидко переходити з однієї клітини на іншу, через прямий обмін іонами.

3.4. Регенерація м'язової тканини

Регенерація скелетної м'язової тканини. При перерізанні м'язового волокна на деякій відстані від місця травми виникає повне руйнування сарколеми і саркоплазми, але за межами цієї зони волокно зберігає життєздатність. Макрофаги фагоцитують некротизовані фрагменти.

Відновлення структури м'язових волокон здійснюється за допомогою двох механізмів: реактивних змін у збереженій частині міосимпласта і розмноження міосателітоцитів – камбіальних елементів скелетної м'язової тканини. Кожен міосателітоцит – одноядерна клітинна з дрібним округлим ядром. Мітохондрії і ендоплазматична мережа розподілені в цитоплазмі рівномірно. Комплекс Гольджі й клітинний центр розташовані поряд з ядром. Спеціальних органел немає.

У міосимпласті завдяки активізації комплексів Гольджі посилюється збірка мембранних структур і на пошкоджених кінцях відновлюється цілісність плазмолем, активізується в ендоплазматичній мережі синтез речовин, необхідних для побудови саркоплазми. Кінці міосимпластів товщають і ростуть на зустріч один одному, утворюючи так звані «м'язові бруньки».

Міосателітоцити, що збереглися поряд з місцем ушкодження, діляться. Один з них мігрує до кінців пошкоджених волокон і включається в м'язові бруньки. Інші зливаються і утворюють м'язові трубочки, які потім диференціюються в міосимпласти. При регенерації відновлюється не тільки цілість пошкоджених м'язових волокон, але і виникають нові.

Регенерація тим інтенсивніше, чим більше звільняється з-під базальної мембрани міосателітоцитів.

Регенерація гладкої м'язової тканини звичайно виявляється в умовах підвищеного функціонального навантаження переважно у формі компенсаторної гіпертрофії. Наприклад, у м'язовій оболонці матки під час вагітності.

РОЗДІЛ 4

НЕРВОВА ТКАНИНА

Нервова тканина – основний компонент у структурі органів нервової системи і нервових провідників.

Основними функціями нервової системи є отримання, зберігання і переробка інформації із зовнішнього і внутрішнього середовища, регуляція і координація діяльності різних систем організму.

Нервова тканина, як і всі інші тканини складається з клітин і міжклітинної речовини. Клітини діляться на два різновиди, що вельми розрізняються один від одного: нейрони (невроцити) і клітини глії (гліоцити). Перший тип клітин здійснює іннервацію і розподіл нервових імпульсів, а другий – виконує допоміжні функції.

Міжклітинна речовина нервової тканини утворена гліальними клітинами (волоконками) і основною (аморфною) речовиною. Міжклітинної речовини в нервовій тканині дуже мало.

Нейрони вельми різноманітні за розмірами і формою. Вони мають низку відмінних особливостей: нейрони завжди мають тіло, тобто ядерну частину (перикаріон) і відростки. У функціональному відношенні відростки нейронів вищих тварин різні. У цитоплазмі нейронів є численні мітохондрії і сильно розвинений сітчастий апарат. При спеціальній обробці препаратів для світлової мікроскопії у перикаріоні знаходять два види структур, що вважаються в класичній гістології специфічними органоїдами нервової клітини – "тигроїдна речовина" або "тигроїд" і нейрофібрили.

Тигроїд – це комплекс глибоких або зернистих структур, що заповнюють перикаріон і не заходять у відростки-дендрити. Ці утворення відзначаються високою базофілією, тому що мають у своєму складі РНК. У тигроїді знаходять глікоген і білки. Залежно від функціонального стану нейрона розподіл і величина глибок тигроїду може значно змінюватися. Тривале подразнення, перерізання нерва руйнують тигроїд (тигроліз).

Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що тигроїд – це скупчення сплюснутих мішечків гранулярного ендоплазматичного ретикулуму. У просторах між паралельними мембранами і нейроплазмою розташовані рибосоми, зібрані в полісоми у вигляді розеток.

Нейрофібрили (неврофібрили) – це нитчасті структури, які виявляються в перикаріоні й відростках нервової клітини. Нейрогістологи класифікують нейрони за ступенем розвитку нейрофібрил. Електронна мікроскопія показала, що нейрофібрили, як вони предстають на препараті, у живому нейроні не існують. У цитоплазмі й відростках нервових клітин є фібрилярні структури з поперечником 60–100 Å, які називаються нейропротофібрилами або нейрофіламентами. Ймовірно, при імпрегнації сріблом (методиці, що застосовується для виявлення нейрофібрил) метал осідає на пучках нейрофіламентів і створює видимість товстих нейрофібрил 0,3–0,5 мкм. Крім того, знайдені мікротрубочки, здатні до полімеризації та реполімеризації.

У нейронах є численні мітохондрії, сильно розвинений сітчастий апарат і агранулярний ретикулум.

Відростки нейрона представлені дендритами й аксонами. В основу класифікації відростків покладені їх функціональні й структурні особливості. Відростки, в кінцевих розгалудженнях яких генерується нервовий імпульс і, по яких цей імпульс приноситься у тіло нейрона (перикаріон), називають дендритами. Відросток, по якому імпульс розповсюджується на периферію від тіла нейрона, називається аксоном або нейритом.

Дендрити – доцентрові, аксони – відцентрові відростки. Дендрити нейронів вищих тварин – розгалуджені відростки, що мають по всій довжині нерівномірну товщину, забезпечені численними виступами, званими "шипиками". У цитоплазмі дендритів є мікротрубочки, небагато нейрофіламентів, мітохондрії, елементи гранулярного і агранулярногоендоплазматичного ретикулуму, вільні рибосоми. У багатьох шипиках при електронно-мікроскопічному дослідженні знаходять "шипиковий" апарат, що складається зі скупчень паралельно орієнтованих цитомембран, що чергуються з пластинками. Ці утворення звичайно розташовуються перпендикулярно поверхні "шипика". Мікротрубочки і нейрофіламенти в "шипиках" не заходять, але в них є своєрідні нитки, що згинаються. Функціональне призначення "шипикового апарату" і зігнутих ниток не ясне, але, поза сумнівом, за рахунок "шипиків" поверхня дендритів сильно збільшується і вони займають більше 40% загальної поверхні перикаріону і дендритів нейрона. На "шипиках" утворюються синапси.

Число дендритів у нейроні може бути різне. По дендритах нейрон одержує інформацію з різних ділянок мозку і з периферії.

Аксони не гілкуються, не мають "шипиків". У хребетних звичайно нейрон має один аксон. Конічне розширення на нейроні, яким починається аксон, називається "аксонним горбиком". Поступово звужуючись, аксонний горбик набуває діаметру аксона і переходить у нього. Аксон надалі покривається спеціальними гліальними оболонками, перетворюючись на нервові волокно.

Аксонний горбик не містить глибок тигроїда і за цією ознакою проксимальної ділянки аксон можна легко відрізнити від дендриту.

На електронограмах в аксонному горбику видно численні мікротрубочки. Поступово зближуючись, вони зв'язуються тонкими перемичками, утворюючи пучки. У самому аксоні мікротрубочки теж численні. Між ними розташовуються нейрофіламенти, кількість яких в аксоні буває більше, ніж у дендритах. У цитоплазмі аксона можуть бути канали гранулярного ретикулуму, що мають по всій довжині різний діаметр, і подовжені мітохондрії, які можуть мати подовжньо орієнтовані крісти.

Аксонний горбик і частина аксона, не покрита гліальною оболонкою, називається "ініціальним сегментом". Вважають, що в цій області генерується потенціал дії.

Нейрони розрізняються не тільки за числом відростків, але і за місцем в рефлекторній дузі. Одні з них перетворюють зовнішній стимул з периферії в

активний фізіологічний процес – нервове збудження. Такі клітини називають аферентними, рецепторними, сенсорними або чутливими нейронами (наприклад, нейрони сиінального ганглія). Інші нервові клітини приносять імпульс з центральної або вегетативної нервової системи на працюючу тканину не нервової природи – їх називають еферентними, іноді руховими нейронами, наприклад, нейрони передніх рогів спинного мозку.

Окрім рецепторних та еферентних нейронів у нервовій системі є асоціативні нервові клітини, що лежать, наприклад, у задніх рогах спинного мозку. Не зважаючи на різні функції нейронів, їх загальна організація схожа.

Класифікація нейронів. Морфологічна класифікація базується на кількості відростків.

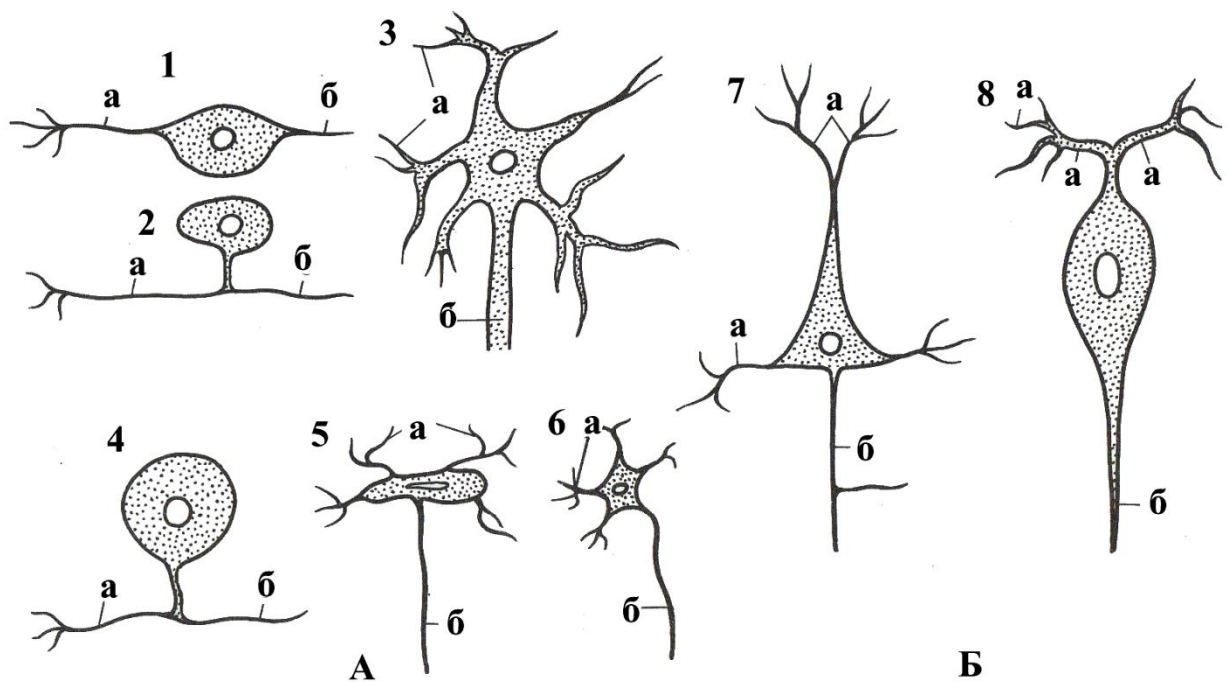


Рис. 4.1. Морфологічна класифікація нейронів по кількості відростків (А) та по формі клітинних тіл (Б).

1 – біполярний; 2 – псевдоуніполярний; 3 – мультиполярний; 4 – округлий; 5 – веретеноподібний; 6 – зірчастий; 7 – пірамідний; 8 – грушеподібний; а – дендрит, б – аксон.

За цією ознакою нервові клітини поділяють на:

Уніполярні – мають єдиний відросток – аксон;

Біполярні – два відростки – аксон і дендрит;

Псевдоуніполярні – мають один відросток, який на певній відстані від тіла клітини розгалуджується на аксон і дендрит;

Мультиполярні – багато відростків. Один із них аксон, а всі інші – дендрити. Функціональна класифікація нейронів базується на положенні

нервової клітини у складі рефлекторної дуги. Розрізняють такі види нейронів:

Аферентні – рецепторні, чутливі – сприймають подразнення і трансформують його у нервовий імпульс;

Асоціативні – уставні – передають нервовий імпульс між нейронами;

Еферентні – моторні, рухові – забезпечують передачу нервового імпульсу на робочу структуру.

Нервові волокна. Відростки нервових клітин, утворюючи у білій речовині мозку провідні шляхи або виходячи із ЦНС у складі периферичних нервів, покриваються оболонками, побудованими з клітин, що належать до нейроглії. Відросток нервової клітини, оточений гліальною оболонкою, називається нервовим волокном. Розрізняють два типи нервових волокон: м'якітні (мієлінові) і безм'якітні (безмієлінові).

Відросток нервової клітини у складі будь-якого нервового волокна носить назву осьовий циліндр, а гліальні клітини, що формують оболонку волокна, називаються нейролемоцитами або "*шваннівськими клітинами*", товщина соматичних нервових волокон складає 12–14 мкм, а вегетативних – 5–7 мкм.

Безм'якітні нервові волокна переважно утворюють нервові провідники, що йдуть до внутрішніх органів, але багато сенсорних волокон також безм'якітні. Кожне таке волокно складається з 3–5, іноді 12 осьових циліндрів, оточених ланцюжком із лемоцитів (гліальних клітин). На поперечних зрізах безм'якітного нервного волокна на електронних мікрофотографіях можна бачити, що кожен осьовий циліндр виявляється зануреним у лемоцит таким чином, що поверхнева мембрана цієї клітини утворює навколо циліндра чохол. При цьому осьовий циліндр виявляється зануреним в тіло гліальної клітини і охопленим складкою з двох ділянок, дотичних або зближених плазматичних мембран лемоцита – цю складку називають мезаксоном. Залежно від того, яке число осьових циліндрів занурене в лемоцит, може бути і різна кількість мезаксонів у нервовому волокні. На подовжньому зрізі безм'якітного волокна видно лемоцити по всій довжині, окрім області нервових закінчень; вони розташовуються на зразок тяжа або колонки. У світловому мікроскопі безм'якітне волокно здається пучком осьових циліндрів, покритих суцільною оболонкою, що складається з цитоплазми лемоцитів і містить численні ядра цих клітин. Мезаксони, а також плазмолема цих клітин, як і плазмолема, що покриває осьові циліндри (аксолема), видні тільки в електронний мікроскоп.

По безм'якітних волокнах імпульс проходить зі швидкістю 1 м/с.

М'якітні нервові волокна можуть знаходитися як у складі ЦНС (у білій речовині мозку), так і в периферичній нервовій системі. Кожне м'якітне нервове волокно має тільки один осьовий циліндр, що є аксоном, зануреним в тяж послідовно розташованих шваннівських клітин. При обробці м'якітного волокна осмієвою кислотою навколо його осьового циліндра виявляється інтенсивно забарвлена, добре видима у світловий мікроскоп оболонка, що одержала назву мієлінової (мієлін – ліпід).

Впродовж нервового волокна зустрічаються ділянки, в яких мієлін не виявляється. Такі зони у м'якітному волокні одержали назву "вузлових", або "кільцевих" перехоплень (перехоплення Ранв'є). У деяких місцях м'якітне волокно виявляється ніби надрізаним, перетнутим похилими лініями, які були названі "насичками мієліну" або "насичками невролеми". При електронній мікроскопії мієлінових волокон з'ясовано, що кільцеві перехоплення є місцями контакту сусідніх лемоцитів, які забезпечені в цій області численними мітохондріями і мікроворсинками.

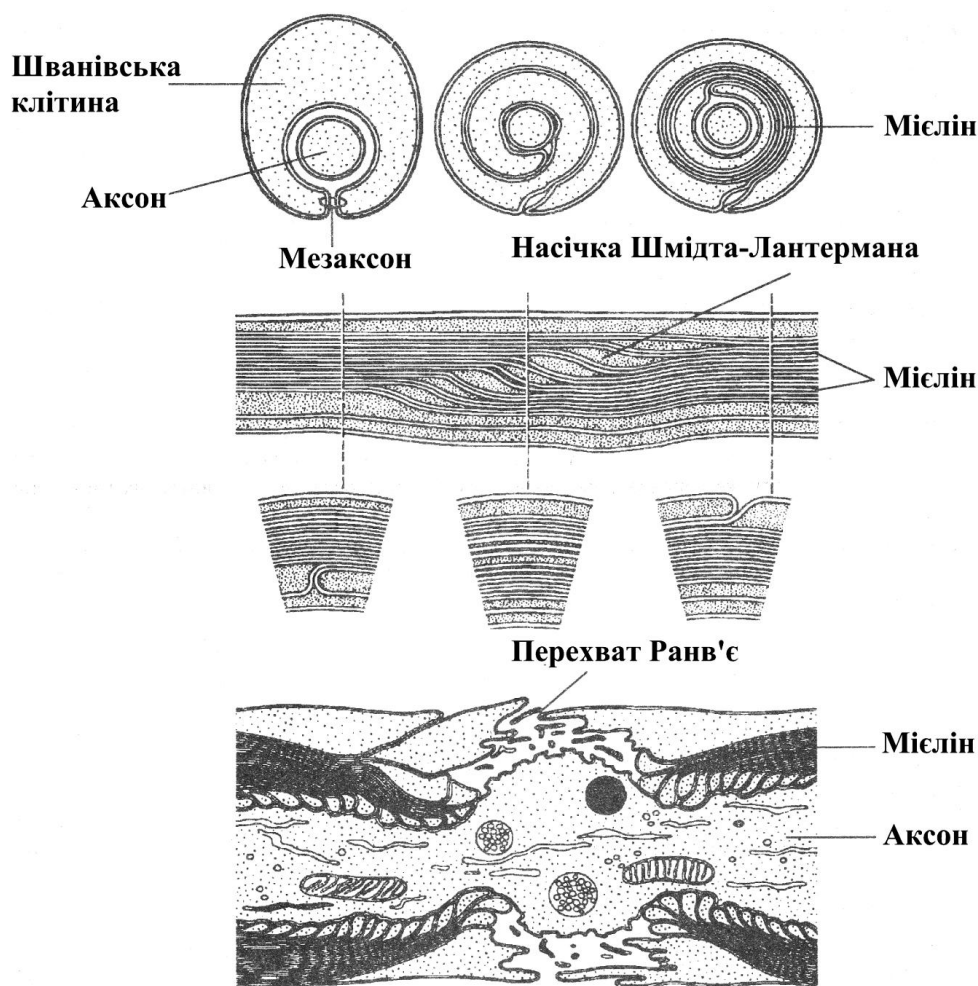


Рис. 4.2. Схема утворення мієлінової оболонки у м'якітних нервових волокнах.

Розвиток мієлінових волокон відбувається таким чином.

Тільки один відросток нервової клітини занурюється в цитоплазму лемоцита, тобто шваннівської клітини, утворюючи при цьому мезаксон.

При подальшому розвитку мезаксон подовжується і концентрично нашаровується на осьовий циліндр. Вважають, що це відбувається в результаті обертальних рухів лемоциту.

Численні шари мезаксону, що оточують осьовий циліндр, утворюють мієлін. У хімічному відношенні мієлін – це комплекс ліпідів (холестерину, фосфоліпідів, гліколіпідів) і білків з переважанням вмісту ліпідів.

У процесі утворення мієліну цитоплазма і ядро лемоциту відтісняються на периферію волокна, утворюючи невролему. Зовні шванівські клітини у складі волокна супроводжуються базальною пластинкою і сполучнотканинною оболонкою – *ендоневр'єм*.

Швидкість проведення збудження по м'якітних волокнах у багато разів перевищує швидкість проведення по безм'якітних і складає 70–100 м/с.

Синапси, нервові закінчення. Відростки нервових клітин закінчуються або на інших нейронах (їх тілах або відростках), або на різних клітинах не нервової природи. Іноді нервові термінали розташовуються вільно у міжклітинній речовині. Структурно і функціонально спеціалізований контакт між двома нейронами, або між нейроном і ефектором, або рецептором, називається *синапс*.

Міжнейрональні синапси. Між двома нейронами розрізняють декілька видів синапсів: аксо-соматичні (між аксоном однієї клітини і тілом іншої); аксо-дендритні (між аксоном однієї клітини і дендритом іншої); аксо-аксональні (між двома аксонами). Можливі синапси між двома тілами нейронів, довколишніми дендритами, дендритом і перикаріоном.

Не зважаючи на відмінності в деталях, синапс організований за однією загальною схемою. Аксон в області нервового закінчення дещо розширюється і всередині цього розширення нагромаджується велика кількість дрібних міхурців, званих синаптичними. Крім того, в області розширення, що приносить імпульс відростка, часто виявляється велика кількість дрібних мітохондрій. У районі контактуючої поверхні плазматична мембрана аксона може бути потовщена. Між кінцевою ділянкою аксона і тілом сприймаючого нейрона (дендритом або іншим аксоном) є "синаптична щілина" шириною 200 Å. Мембрани, що обмежують цю щілину, називаються пре- і постсинаптичними.

У синаптичних міхурцях містяться так звані "медіатори" (посередники), необхідні для здійснення імпульсації нейрона.

Нейрон, завдяки своїй здатності виробляти і виділяти медіатори, можна розглядати як своєрідну секреторну клітину. Кожен тип нейронів виробляє певний медіатор. У більшості випадків медіатори – це низькомолекулярні речовини, що легко дифундують. Залежно від типу медіатора, що виділяється нейроном, розрізняють: 1) холінергічні нейрони, що виділяють ацетилхолін; 2) адренергічні нейрони, що виділяють адреналін; 3) серотонінергічні нейрони, що виділяють серотонін; 4) пептидергічні нейрони, що виділяють, пептиди і амінокислоти.

Нервовий імпульс, що прийшов у пресинаптичне закінчення, реалізується у вигляді секреції медіатора, вміщеного в синаптичні міхурці, в синаптичну щілину.

Медіатор впливає на постсинаптичну мембрану, викликаючи зміни мембранного потенціалу в плазмолемі сприймаючого нейрона. В результаті виникає локальний постсинаптичний потенціал. Такий тип генерації імпульсів має місце у так званих "хімічних" або "відкритих" синапсах, що мають синаптичну щілину. Але в деяких випадках в синапсах мембрана

аксона і тіла нейрона зливаються – це "закриті" або "електричні" синапси. Передача імпульсу в таких синапсах відбувається не хімічним (за допомогою медіаторів), а електричним шляхом.

Ефекторні синапси. Нервові волокна закінчуються не тільки на нейронах, але і на інших різновидах тканин. Наприклад, на м'язових волокнах, залозах, хроматофорах, електричних і люмінесцентних органах безхребетних.

Регенерація нервових волокон. Відростки нейронів і відповідно периферичні нерви мають здатність до регенерації у разі їх пошкодження. Регенерації нервових волокон передують явища дегенерації. Нейролемоцити периферичного відрізка волокна вже у першу добу різко активізуються. В їх цитоплазмі збільшується кількість вільних рибосом і полісом, ендоплазматичного ретикулуму. Навіть утворюється значна кількість кулястих шаруватих структур різних розмірів і зникає мієліновий шар. У перебігу 3–4-х діб нейролемоцити (лемоцити – шваннівські клітини, олігодендроцити, що беруть участь в утворенні оболонки навколо відростків клітин) значно збільшуються в об'ємі і починають інтенсивно розмножуватися.

Осьові циліндри волокон центрального відрізка утворюють на кінцях булавоподібні розширення – колби росту, занурюються в стрічкоподібно розташовані нейролемоцити периферичного відрізка нерва і ростуть зі швидкістю 1–4 мм за добу.

Нейроглія. На відміну від інших частин організму, де, наприклад, функціонуючі клітини епітелію або м'язів підтримуються міжклітинною речовиною сполучної тканини, у ЦНС функціональні клітини (нейрони та їх відростки) підтримуються клітинами, що походять з тих же клітин-попередниць, з яких утворюються і нейрони. Ці клітини називаються нейроглією (від грецьк. "глія" – клей), оскільки виконуючи свою опорну роль, вони ніби склеюють нейрони один з одним своєю присутністю між тілами нервових клітин та їх відростками, утримуючи їх на місці. У міру спеціалізації нейрона як індивідуальної клітини, в процесі еволюції виникла організація вищого порядку – міжклітинне "співтовариство" нейрона і нейроглії. Гліальні клітини не беруть участі в проведенні імпульсу, але нормальне функціонування нейрона неможливе при відсутності або при пошкодженні глії. Нейрогліальні клітини виконують опорну, трофічну, гомеостатичну і захисну функції. Клітини нейроглії не утворюють синапсів. Існує два різновиди нейроглії: макроглія і мікроглія. Макроглія, в свою чергу, ділиться на астроцитну, епендимну, мультипотенціальну і олігодендроглію.

Астроцитна глія знаходиться в головному і спинному мозку. Її клітини мають зірчасту форму і забезпечені численними відростками однотипної будови, що розгалужуються. Розрізняють два види астроцитів: плазматичні і волокнисті.

Плазматичні астроцити розташовуються в сірій речовині мозку, тобто в області, де знаходяться нейрони. Ядро одне, овальне, крупне. Плазматичні

астроцити характеризуються короткими і товстими відростками, які можуть мати неправильну форму на поперечних зрізах. Ці відростки можуть розпластуватися у вигляді пластинок або утворювати "ніжки", що закінчуються на судинах, нейронах або клітинах олігодендроглії. Гранулярний ретикулум у протоплазматичних астроцитах розвинений слабо, мітохондрії досить численні, є включення глікогену.

Волокнисті астроцити знаходяться в білій речовині. Вони інтенсивно срібляться, забезпечені численними розгалуженими відростками, що мають на зрізах правильну овальну форму. Довгі відростки волоконних астроцитів зв'язуються з кровоносними судинами, утворюючи на них "ніжки". Переплетені відростки плазматичних і волокнистих астроцитів формують суцільний шар між ендотелієм капілярів мозку і нервовими волокнами. Ендоплазматичний ретикулум у таких клітинах практично відсутній, цитоплазма бідна на органоїди, водяниста, мітохондрії часто мають неправильну форму і своєрідну ультраструктуру. Іноді в астроциті спостерігається одинична війка та центріоль.

Обидва види астроцитів виконують, перш за все, опорну і розмежувальну роль. Ці відросткові клітини заповнюють увесь простір між нейронами і утворюють прикордонні мембрани між мозком і м'якою мозковою оболонкою, капілярами або порожнинами мозку. При пошкодженні речовини мозку клітини нейроглії, особливо астроцити, починають ділитися і заміщати загиблі клітини.

Епендимна глія, епендимоцити – це покриті війками кубічні клітини, які утворюють вистилання шлуночків мозку і центрального каналу головного та спинного мозку. Епендимоцити мають базальні відростки, які з'єднуються з відростками інших гліальних клітин і всі разом утворюють суцільну перетинку (зовнішню прикордонну мембрану), яка відділяє нервову трубку від навколишніх тканин.

Війки епендимних клітин спрямовані в порожнини мозку, їх мерехтінням забезпечується рух цереброспинальної рідини. У деяких клітинах епендимної глії виявляються секреторні гранули. Секрет, що виділяється цими клітинами, входить до складу цереброспинальної рідини.

Епендимоцити – полярні клітини, мають апікальний і базальний кінець. Ядро знаходиться в базальній частині, гранулярний ретикулум – в апікальній.

Олігодендроглія – це різновид макроглії, клітини якої олігодендроцити, або олігодендрогліоцити, мають невелике число дуже тонких відростків. Тіла цих клітин мають довільну форму, розмір їх малий. Вони не утворюють "ніжок" на судинах, а просто їх оточують. Клітини олігодендроглії знаходяться в білій і сірій речовині мозку. У білій речовині вони розташовані рядами між нервовими волокнами. Цих клітин багато в корі головного мозку, особливо в зоровому горбі. До олігодендроцитів належать сателітні гліоцити, які оточують нейрони з поверхні, а також лемоцити, що створюють оболонки нервових волокон. Ці клітини здатні до активного синтезу білків та інших речовин. У їх цитоплазмі немає фібрил і включень глікогену, але багато мікротрубочок. Добре розвинений сітчастий апарат і гранулярний ретикулум.

Олігодендроцити здатні набухати, причому відростки набухають так, що здавлюють інші гліальні й нервові клітини.

Олігодендроцити виконують двояку функцію:

1) частина цих клітин бере участь в утворенні оболонки нервового волокна (м'якитного і безм'якитного);

2) інші олігодендроцити беруть участь у живленні нейронів.

У гліальних клітинах, в порівнянні з нейронами, знайдена більш висока активність деяких ферментів. Вважають, що в системі нейрон–нейроглія існує ніби розподіл функцій. Адекватне, невиснажливе збудження нейрона супроводжується накопиченням РНК у його цитоплазмі. Якщо збудження дуже сильне, нейрон виявляється нездатним справитися з підвищеним навантаженням. Можливо, на цьому етапі відбувається перехід частини гліальної РНК у тіло нейрона. Біосинтетичний апарат нейрогліальної клітини в цих умовах більш стійкий в силу як тіснішого контакту гліальних клітин з кровоносними капілярами, так і особливостей їх обміну в порівнянні з нейронами. Якщо все ж таки гліальний біосинтетичний апарат не справляється з новим навантаженням, відбувається виражене зниження вмісту РНК і білка у гліоциті і нейроні, що відповідає стану виснаження системи. Репаративні процеси в метаболізмі РНК швидше відбуваються у гліальних клітинах, ніж у нейроні.

Мультипотенційна глія утворена дрібними клітинами з відростками, що мають потовщення. За своєю мікроморфологією, ультраструктурою і положенням у тканині мозку ці клітини подібні до мікроглії, але за походженням і функціями вони корінним чином відрізняються від мікрогліальних. Клітини мультипотенційної глії утворюються з нейроектодермальних клітин, у той час як клітини мікроглії утворюються з мезенхімних елементів м'якої мозкової оболонки. Клітини мультипотенційної глії мають високий потенціал до розмноження і диференціювання. Ці клітини можуть перетворюватися на інші типи макрогліальних клітин – астроцити й олігодендрогліоцити. При цьому в них утворюються мікротрубочки, характерні для олігодендрогліоцитів, або при перетворенні їх в астроцити в цитоплазмі накопичується глікоген і з'являються нейрофіламенти.

Клітини мультипотенційної глії можуть також перетворюватися на макрофаги. В їх цитоплазмі знайдена велика кількість лізосом; висока активність кислої фосфатази. Існує думка, що клітини мультипотенційної глії у дорослих організмів є залишковими, малодиференційованими клітинами нейроглії з широкими потенціями до диференціювання.

Мікроглія – сукупність розсіяних по нервовій тканині клітин мікрогліоцитів, що особливо часто зустрічаються біля судин. Ці клітини мають тонкі відростки, що розгалужуються. При подразненнях нервової тканини (запалення, рана) клітини мікроглії змінюються – збільшується об'єм ядра й цитоплазми, клітини стають круглими, рухомими, втягують свої відростки. Клітини активно пересуваються по нервовій тканині і проявляють фагоцитарну активність. Поглинають загиблі нейрони, нервові волокна,

гліюцити, бактерії. При русі мікрогліюцити можуть змінювати свою форму. Мікроглію розглядають як захисний елемент нервової тканини.

Список літератури

1. Алмазов И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии [Текст] / И. В. Алмазов, Л. С. Сутулов. – М.: Медицина, 1978. – 544 с.
2. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов [Текст] / В.Г. Елисеев, Ю.И. Афанасьев, Е.Ф. Котовский, А.Н. Яцковский. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2004. – 448 с.
3. Афанасьев Ю. И. Гистология, цитология и эмбриология: Учебник [Текст] / Ю. И. Афанасьев, Н. А. Юрина, Е. Ф. Котовский и др. М.: Медицина, 2002. – 744 с.
4. Афанасьев Ю. И. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст] / Ю. И. Афанасьев, А. Н. Яцковский. – М.: Медицина, 1999. – 328 с.
5. Бойчук Н. В. Гистология: Учебник для вузов [Текст] / Н. В. Бойчук, Р. Р. Исламов, С. Л. Кузнецов, Э. Г. Улумбеков и др. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 672 с.
6. Гистология, цитология и эмбриология: Атлас : учеб. пособие [Текст] / О.В.Волкова [и др.] под ред.О.В.Волковой. – М.: Медицина, 1996. – 544 с.
7. Заварзин А. А. Сравнительная гистология: Учебник [Текст] / А. А. Заварзин, О. Г. Строева. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. – 520 с.
8. Кузнецов С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст] / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров, В. Л. Горячкина. – М.: Медицинское информационное агентство, 2002. – 374 с.
9. Мальцева Н. Г. Теоретические аспекты гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст] / Н. Г. Мальцева. – Гомель: ГомГМУ, 2012. – 48 с.
10. Пішак В. П. Гістологія з основами гістологічної техніки: Підручник [Текст] / В. П. Пішак. – К.: КОНДОР, 2008. – 400 с.
11. Улумбеков Э. Г. Гистология [Текст] / Э.Г. Улумбеков, Ю.А. Чельшев. – М.: ГЭОТАР -МЕД, 2001. – 672 с.
12. Юрина Н. А. Гистология [Текст] / Н. А. Юрина, А.И. Радостина. – М.: Медицина, 1995. – 256 с.
13. Юрина Н. А. Практикум по гистологии, цитологии и эмбриологии: Учебное пособие [Текст] / Н. А. Юрина, А. И. Радостина. – М.: Изд-во УДН, 1989. – 253 с.
14. Юшканцева С. И. Гистология, цитология и эмбриология. Краткий атлас [Текст] / С. И. Юшканцева, В. Л. Быков. – СПб.: Издательство "П-2", 2006. – 96 с.