

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Київський національний університет імені Тараса Шевченка

М. Е. Держинський
Г. В. Островська
Н. В. Скрипник
С. М. Гарматіна

ГІСТОЛОГІЯ

ПРАКТИКУМ

Навчальний посібник

Рекомендовано Міністерством освіти і науки, молоді та спорту України
як навчальний посібник для студентів
біологічних, медичних та сільськогосподарських спеціальностей
вищих навчальних закладів

УДК
ББК

Г

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. Т. Ю. Квітницька-Рижова,
д-р біол. наук, проф. Н. В. Родіонова,
д-р мед. наук, проф. О. М. Грабовий

*Рекомендовано до друку вченою радою
Навчально-наукового центру "Інститут біології"
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
(протокол № 3 від 18 жовтня 2011 року)*

*Ухвалено науково-методичною радою
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
29 листопада 2012 року*

Г

"Гістологія. Практикум" : навчальний посібник / М. Е. Держинський, Г. В. Островська, Н. В. Скрипник, С. М. Гарматіна ; упорядкування Н. В. Скрипник – К. : Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 2014. – 207 [20 окр.] с. іл.

ISBN 978-966-439-631-5

Уміщено основні теоретичні відомості щодо гістологічної структури та функції різних груп тканин, наведено детальний опис оригінальних мікрофотографій гістологічних препаратів, електроннограм і питання для самостійного опрацювання та підсумкового контролю. При складанні посібника використано описи препаратів, запропоновані в ряді видань, а також розроблені колективом кафедри цитології, гістології та біології розвитку з урахуванням спеціальності.

Для студентів біологічних факультетів вищих навчальних закладів.

УДК
ББК

Гриф надано Міністерством освіти і науки, Молоді та спорту України
(лист № 1/11-4489 від 04.04.12)

ISBN 978-966-439-631-5

© Держинський М. Е.,
Островська Г. В., Скрипник Н. В., Гарматіна С. М., 2014
© Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
ВПЦ "Київський університет", 2014

ВСТУП

Навчальний посібник "Гістологія. Практикум" призначено для самостійної роботи студентів з ідентифікації певних гістологічних об'єктів та їхніх структурних компонентів на мікроскопічному й субмікроскопічному рівнях.

Ефективна робота з ідентифікації та аналізу гістологічного матеріалу вимагає наявності знань загальних структурно-функціональних основ об'єкта, що досліджується на всіх рівнях його організації, – клітинному, тканинному тощо, а також закономірності його розвитку й віковій зміні. Так, при аналізі будови тканини необхідно чітко уявляти, які спеціалізовані структурні компоненти клітин та їхніх похідних забезпечують функціональні й біологічні властивості кожної групи тканин та їхніх конкретних різновидів, завдяки якій особливості структурної організації кожний із тканинних елементів виконує певну функцію, сукупність яких забезпечує властивості тканини як цілісної системи.

Саме з цією метою в навчальному посібнику систематизоване викладення й розташування ілюстративного матеріалу тісно пов'язане з теоретичним матеріалом. Викладення кожної теми розділу відповідає основному завданню – не підміняючи базовий підручник з курсу "Гістологія", активізувати самостійну пізнавальну діяльність студентів.

На початку розділу подається коротке теоретичне введення, далі – опис об'єктів, дослідження та аналіз яких дозволяє виконати певні науково-пізнавальні завдання, поставлені відповідно до теми певного розділу.

Опис гістологічних препаратів поданий за єдиним планом і розрахований на активну і максимально самостійну роботу студентів. У теоретичних підрозділах навчального

посібника подано пояснення гістофізіологічних особливостей і закономірностей, якими слід керуватися при вивченні кожного гістологічного об'єкта.

Крім ілюстрацій, котрі відбивають світлооптичну мікроскопічну характеристику об'єктів, що вивчаються, у виданні наведено фотографії, отримані шляхом електронної мікроскопії структур, гістохімії тощо, а також численні схеми будови тканин, що, на думку авторів, має сприяти не лише полегшенню візуального зіставлення реального препарату та його опису і зображення, але й може слугувати підґрунтям формування у студентів комплексного підходу до виконання конкретної науково-пізнавальної задачі.

Практикум дозволить студентам ефективніше організувати самостійну роботу при вивченні курсу "Гістологія".

Розділ 1

МЕТОДИ ГІСТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

ГІСТОЛОГІЧНА ТЕХНІКА

Ураховуючи чітко визначене призначення даного навчального посібника, його автори вирішили за доцільне обмежитися лише загальним оглядом сучасних методів гістологічного аналізу. Для більш детального ознайомлення з ними слід звернутися або до спеціальної літератури, або до наших попередніх видань, де ці питання висвітлені суттєво ширше (М. Е. Держинський та ін., 2006, 2010, 2011).

Гістологічні об'єкти (препарати) можуть бути представлені фіксованими або живими клітинами й тканинами, для виготовлення яких застосовують різні методи.

Виготовлення препаратів фіксованих клітин і тканин

Процес виготовлення гістологічних зрізів для світлової та електронної мікроскопії включає такі основні етапи, як:

- узяття матеріалу та його фіксація;
- ущільнення матеріалу;
- виготовлення зрізів;
- забарвлення або контрастування зрізів;
- заключення зрізів (тільки для світлової мікроскопії).

Фіксація є впливом на тканину хімічними (формальдегід, спирт тощо) або фізичними (заморожування тощо) агентами, які зупиняють процеси клітинної життєдіяльності, викликаючи в

більшості випадків процес необоротної коагуляції білків. Вибір способу та тривалості фіксації залежить від особливостей об'єктів і завдань дослідження (проникність тканин для різних фіксаторів є неоднаковою, певні типи забарвлення вимагають застосування спеціальних фіксаторів тощо). Після застосування деяких фіксаторів, наприклад формаліну, гістологічний матеріал слід промивати у воді, після чого видаляти воду за допомогою спиртів зростаючої концентрації (від 60° до 100°).

Ущільнення матеріалу проводять або шляхом заморожування, або імпрегнацією спеціальними ущільнювальними середовищами (парафіном, целоїдином (для світлової мікроскопії), синтетичними смолами (для електронної мікроскопії)). Для кращого проникнення цих речовин у клітини та тканини застосовують розчинники (ксилол, хлороформ та ін.).

Виготовлення зрізів (парафінових і целоїдинових) здійснюють за допомогою спеціальних приладів – мікротомів, із замороженої тканини – за допомогою кріотомів. Сьогодні набула поширення практика отримання зрізів фіксованої (а в деяких випадках і нефіксованої) тканини без її попереднього ущільнення із застосуванням вібротомів. Товщина отриманих гістологічних зрізів суттєво коливається (її вибір залежить від мети дослідження, вибраного методу гістологічного аналізу та пристрою для виготовлення зрізів): від 4–20 мкм, які виготовляють на санних або роторних мікротомах (для світлової мікроскопії) до 400–800 нм (ультратонкі зрізи для електронної мікроскопії, їх виготовляють на ультрамікротомах).

Забарвлення зрізів дозволяє виявити різноманітні мікроструктури клітин і тканин. Такі мікроструктури, відрізняючись за своїми фізико-хімічними властивостями, будуть по-різному сприймати різні барвники – *основні, кислі та нейтральні*. Так, основні барвники – забарвлювальні солі основ (наприклад, гематоксилін, метиловий синій, толуїдиновий синій тощо), зв'язуючись з кислотними сполуками гістологічних структур (*базофільними*) і формуючи нерозчинний кольоровий осад, контрастують їх забарвленням у кольори синього.

Кислі барвники (еозин, оранж тощо), зв'язуючись з основними сполуками гістологічних структур, викликають їхнє контрастування забарвленням у кольори відповідного барвника (наприклад, рожевого й помаранчевого). Структури, що сприймають кислі барвники, називають *оксифільними*. Інтенсивність забарвлення суттєво залежить від умов фіксації та кількості речовини, що прореагувала з барвником.

Нейтральні барвники містять як основні, так і кислі забарвлювальні компоненти. Структури ж, котрі сприймають такі барвники, називаються *нейтрофільними*.

Імпрегнація є методом виявлення клітин і тканин, що ґрунтується на їхній різній здатності утримувати або відновлювати солі важких металів, а саме срібла, свинцю, осмію, золота.

Заключення зрізів дозволяє тривалий час зберігати препарат (його забарвлення, прозорість, структуру). Зазвичай, зрізи заключають у канадський бальзам, попередньо зневоднивши їх у спиртах зростаючої концентрації. У деяких випадках замість бальзаму використовують водорозчинні середовища (гліцерин, желатину тощо).

Виготовлення препаратів для цито- й гістохімічних досліджень

Від хімічної природи використаного барвника залежить селективність виявлення тих чи інших хімічних структур на гістологічних препаратах. Так, гематоксилін дозволяє візуалізувати на препараті всі кислоти (такі методи забарвлення, при яких визначається структурно-морфологічна особливість об'єкта, але відсутня можливість виявлення окремих хімічних речовин у межах їхнього класу, прийнято називати *оглядовими*). Однак його застосування є не ефективним, якщо треба виявити лише певну кислоту, наприклад ДНК. У цьому випадку слід застосовувати *спеціальне* забарвлення. Цито- та гістохімічні методи є саме такими спеціальними методами дослідження, які дозволяють виявити в мікроструктурах різні речовини – білки, жири, вугле-

води, ферменти, нуклеїнові кислоти, вітаміни, мінеральні речовини. Фіксатори й барвники при таких методах забарвлення вибираються згідно тому, які хімічні компоненти треба виявити.

Одними з найпоширеніших є методи виявлення ДНК і РНК (методи Фьольгена та Ейнарсона), глікогену (ШИК-реакція), окисних ферментів (із застосуванням нітросинього тетразолію) тощо.

Виготовлення препаратів для прижиттєвого вивчення клітин і тканин

Для прижиттєвого (*суправітального*) вивчення об'єктами можуть слугувати тонкі тканинні плівки, клітини крові, клітини у культурі тканин та ін. При таких дослідженнях найчастіше клітини переносять на предметне скло у краплину фізіологічного розчину або спеціального поживного середовища, накривають покривним скельцем і досліджують під мікроскопом.

Прижиттєве дослідження вимагає застосування спеціальних вітальних барвників або таких методів мікроскопії, які не потребують попереднього забарвлення препаратів (фазово-контрастної, темнопольної, поляризаційної мікроскопії тощо (М. Е. Дзержинський та ін., 2006, 2010, 2011). Прикладом суправітального забарвлення може слугувати забарвлення діамантовим крезоловим синім ретикулоцитів крові, яке широко використовується в клініці як діагностичний тест для оцінки інтенсивності кровотворення.

Виготовлення препаратів для електронно-мікроскопічного дослідження

Матеріал для електронної мікроскопії фіксують у спеціально підібраних фіксаторах (скажімо, глютаральдегіді та чотириоксиді осмію), зневоднюють і заливають у спеціальні синтетичні смоли (наприклад, епоксидні). Ультратонкі зрізи отримують на

ультрамікротомах із використанням скляних або алмазних ножів і переносять на металеві сіточки.

Контрастування зрізів здійснюють солями важких металів – свинцю, вольфраму, ураніл ацетату. Солі цих металів осаджуються на структурах клітин і впливають на проходження електронів через об'єкт в електронному мікроскопі, що й забезпечує появу контрастності в зображенні.

МЕТОДИ ГІСТОЛОГІЧНОГО АНАЛІЗУ

Основними методами дослідження гістологічних об'єктів і дотепер залишаються світлова й електронна мікроскопія, які широко застосовуються у клінічній та експериментальній практиці. Їхній детальний опис ви можете знайти в багатьох класичних і сучасних посібниках та підручниках (наприклад, Волкової О. В. та ін., 1982, Афанасьєва Ю. І. та ін., 1990, Дзержинського М. Е. та ін., 2006, 2010, 2011).

Головними методами гістологічного аналізу є методи гістохімічного дослідження, які фактично є методами аналітичної хімії, адаптованими до умов гістологічної практики. За наслідками проведеної на препараті хімічної реакції можна зробити висновок щодо наявності або відсутності певної речовини у складі клітини. Більш того, селективність візуалізації такої речовини дозволяє зробити й певний кількісний аналіз.

Кількісна оцінка мікроструктур є необхідною умовою отримання об'єктивних даних про їхній стан у нормі, при експериментальних впливах та патології. Головними кількісними показниками мікроструктур є *морфометричні* (число структур та їхні геометричні параметри) і *денситометричні*, які відбивають концентрацію (оптичну щільність) хімічних речовин у мікроструктурах. Для визначення цих параметрів застосовують морфометричні та спектрофотометричні методи.

Морфометрія включає сукупність прийомів і методів визначення геометричних характеристик дослідних об'єктів – гістологічних препаратів (зрізів, мазків, відбитків тощо) і мікрофотографій. Вимірювання числа структур, їхніх площин, діаметрів, периметрів та інших показників здійснюють, наприклад, за

допомогою спеціальних морфометричних сіток або окуляр-мікрометра, які вставляють в окуляр світлового мікроскопа.

За допомогою методу *мікроспектрофотометрії* можна визначити хімічний склад, концентрацію і кількість різних речовин, які містяться в певних структурах клітин і тканин. При мікроспектрофотометрії вимірюються зміни інтенсивності світла певної довжини хвилі, що відбуваються при її проходженні через об'єкт з різною оптичною щільністю.

В останні десятиріччя в гістологічній практиці набув поширення метод *імуногістохімії*. Усі речовини, до яких можливо отримати антитіла, можна виявити безпосередньо на препараті шляхом проведення на ньому реакції антитіло – речовина, до якої дане антитіло отримане (антиген): синтезоване антитіло зв'язується на препараті зі "своїм" антигеном. Візуалізують зв'язане антитіло за допомогою різних міток (флуорохромів, з наступною люмінесцентною мікроскопією; ферментів, з подальшим гістохімічним виявленням останнього; електроннощільних речовин, які застосовуються при роботі з електронним мікроскопом тощо). Враховуючи високий рівень чутливості та специфічності даної реакції, її можна застосовувати як для якісного, так і для кількісного аналізу на світловому й електронно-мікроскопічному рівнях.

Навіть стислий огляд методів гістологічного аналізу, дозволяє зробити висновок, що на сьогоднішній день гістологія має на озброєнні широкий спектр сучасних методів, які дозволяють виконувати найрізноманітніші клінічні та експериментальні завдання.

Запитання для самоперевірки

1. Основні етапи виготовлення препаратів фіксованих клітин і тканин.
2. Що таке фіксація. Які методи фіксації ви знаєте?
3. Які методи ущільнення гістологічного матеріалу вам відомі?
4. Як виготовляють гістологічні зрізи?
5. Що таке гістологічне забарвлення? Які типи гістологічного забарвлення ви знаєте?
6. Що слід враховувати при виборі гістологічного барвника?

7. Що таке імпрегнація?
8. Заключення зрізів.
9. Виготовлення препаратів для цито- й гістохімічних досліджень.
10. Виготовлення препаратів для прижиттєвого вивчення клітин і тканин.
11. Виготовлення препаратів для електронно-мікроскопічного дослідження.
12. Методи гістологічного аналізу.
13. Мікроскопія як головний метод гістологічного аналізу.
14. Які типи мікроскопії вам відомі? Особливості їхнього застосування та переваги.
15. Методи гістохімічного дослідження.
16. Кількісні методи гістологічного аналізу.
17. Імуногістохімічні методи дослідження. Особливості їхнього застосування та переваги.

Розділ 2

ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ

Епітеліальні тканини – різноманітні за походженням і за функціональним значенням група тканин багатоклітинних організмів. Епітелій вкриває поверхню тіла або вистеляє порожнини і протоки внутрішніх органів, розмежовуючи різні біологічні компартменти. При цьому епітеліальні тканини виконують *функції*:

- **бар'єрна (захисна)** – розмежування середовищ шляхом утворення надійних бар'єрів з епітеліальних клітин, які з'єднані щільними контактами, захищає організм і окремі органи від пошкоджувальної дії фізичних і хімічних факторів зовнішнього середовища, втрати води;

- **секреторна** – клітини спеціалізованого залозистого епітелію секретують (синтезують і виділяють) специфічні продукти – ферменти, гормони, слиз;

- **абсорбція** – епітеліальні клітини тонкого кишечника поглинають поживні речовини з перетравленої їжі;

- **екскреція (виділення)** – епітеліальні клітини потових залоз виводять з організму піт, епітеліальні тканини ниркових каналців екскретують непотрібні речовини з крові й реабсорбують необхідні сполуки з первинної сечі;

- **дифузія** – одношаровий епітелій забезпечує дифузне проникнення газів (O_2 і CO_2), рідини і поживних речовин, наприклад, у капілярах, епітелії легневих альвеол;

• **відчуття** – спеціалізовані епітеліальні клітини, що містять нервові закінчення, містяться у шкірі та органах чуття і здатні сприймати й розпізнавати подразнення.

За переважанням тих чи інших функцій виділяють два основні функціональні типи епітеліальної тканини: покривний (вистильний) і залозистий епітелій.

Покривні епітелії знаходяться на поверхні тіла (епідерміс), слизових оболонках внутрішніх органів (кишковий, нирковий епітелій), вистеляють вторинні порожнини тіла (черевну та плевральну серозні оболонки, серцеву сумку). Покривні епітелії зазвичай утворені пластами клітин.

Залозистий епітелій, формуючи залози, здійснює секреторну функцію – його клітини синтезують і виділяють специфічні речовини, які беруть участь у різноманітних процесах в організмі. Цей тип епітелію міститься у внутрішньому середовищі організму й утворюється острівцями, тяжами або окремими клітинами.

Однак, незважаючи на суттєві відмінності в будові та функціях, для всіх епітеліальних тканин характерний ряд загальних ознак системної організації.

Структурно-функціональні ознаки епітеліальних тканин:

1. Клітини (епітеліоцити) *розташовуються пластами*, рідше *тяжами*, утворюючи безперервний шар;

2. У більшості випадків епітеліоцити містяться на **базальній мембрані**, яка відділяє їх від сполучних тканин, що лежать нижче;

3. Майже *відсутня міжклітинна речовина*;

4. Клітини тісно пов'язані одна з одною за допомогою різних **контактів** – адгезійні (проміжні, десмосоми й напівдесмосоми), замикальні (щільні) і комунікаційні (щілинні) контакти;

5. Клітини мають структурно-функціональну **полярність**. Апікальний (верхівковий) і базальний (в основі) полюси клітин різняться як структурно, так і функціонально. Так, на апікальному боці епітеліоцитів утворюються мікрворсинки, стереоци-

лії, війки. Тут розташовуються молекулярні системи транспорту іонів і амінокислот, міститься секреторний матеріал. Апікальна частина епітеліоцита бере участь в утворенні щільних і проміжних контактів.

Базальна частина містить органели. Так, переважна локалізація мітохондрій у базальній частині пов'язана з потребою вбудованих у плазмолему цієї частини клітини іонних насосів у АТФ.

Полярна диференціація проявляється і в характері розподілу білків, зв'язаних із цитоскелетом.

Ліпідний склад плазмолемі апікальної та базальної частини епітеліальних клітин суттєво відрізняється. В апікальній частині міститься переважно фосфатидилетаноламін і фосфатидилсерин, у базальній – фосфатидилхолін, сфінгомієлін і фосфатидилінозитол;

6. Епітелії не мають кровоносних і лімфатичних судин (винятком є кортєв орган), їхнє живлення здійснюється шляхом дифузії речовин через базальну мембрану, від кровоносних судин, що проходять у сполучній тканині під нею.

7. Висока здатність до регенерації.

Базальна мембрана є пластинчастою структурою, вона відмежовує епітелій від сполучної тканини та забезпечує його структурну підтримку і зв'язок з тканинами, що лежать нижче. Вона залучена до процесів контролю росту і диференціації епітелію, формує непроникний бар'єр, що унеможливує проростання епітелію в інші тканини. Порушення такого бар'єра відбувається тільки при злоякісних трансформаціях. Через базальну мембрану здійснюється дифузне живлення епітелію і відведення продуктів метаболізму.

Епітеліальні клітини прикріплюються до базальної мембрани за допомогою *напівдесмосом*.

Основними компонентами базальної мембрани є *глікозаміноглікан гепарансульфат*, фібрилярний білок *колаген IV типу*, структурні глікопротеїни *фібронектин*, *ламінін*, *ентактин* і *протеоглікани*. Зазначимо, що в епітеліальній тканині печінки базальна мембрана відсутня.

Класифікація епітелію

Епітеліальні тканини традиційно класифікують (рис. 2.1) за трьома морфологічними характеристиками:

- **Кількість клітинних шарів.** За цією ознакою розрізняють *одношаровий* епітелій (один шар клітин, кожна з яких контактує з базальною мембраною) і *багатошаровий* (декілька шарів клітин, з базальною мембраною пов'язаний лише один із них, найнижчий). Одношаровий епітелій може бути *однорядним* (усі клітини мають однакову форму, а їхні ядра лежать на одному рівні, тобто в один ряд) і *багаторядним*, або *псевдобагатошаровим* (клітини різної форми і висоти, тому їхні ядра лежать на різних рівнях, тобто в декілька рядів, проте всі клітини контактують з базальною мембраною);

- **Форма клітин епітелію.** Враховуються форма клітини при зрізі під прямим кутом до апікальної поверхні епітеліоцита. У багатошарових епітеліях визначається форма клітин зовнішнього шару. За формою клітин розрізняють *плоский*, *кубічний* і *призматичний* епітелії.

Проте визначити обриси клітини, а отже, і її форму, часто буває досить складно. Тому форма клітини зазвичай відображається у вигляді ядра (сплюснені ядра виявляються у пласких клітинах, округлі – у кубічних, витягнуті – у призматичних тощо);

- **Наявність спеціалізованих поверхневих утворень** – *мікроворсинок* (облямований епітелій), *війок* (війчастий епітелій), *кератину* (зроговілий епітелій).

Епітеліальні тканини можуть походити з ектодерми, мезодерми або ентодерми, хоча раніше вважалось, що справжні епітелії мають тільки ектодермальне або ентодермальне походження. Два типи епітелію, що походять з мезодерми і вистеляють кровоносні й лімфатичні судини або серозні оболонки внутрішніх органів, з того часу мають окремі назви – ендотелій і мезотелій відповідно, хоча як за морфологічними, так і за функціональними ознаками такий розподіл не має практичного значення.

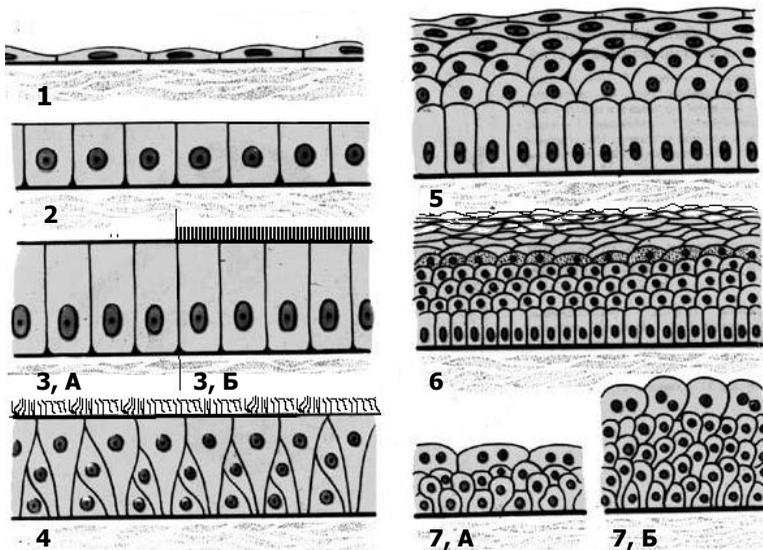


Рис. 2.1. Морфологічна класифікація епітелію.

Схема: 1 – одношаровий плоский; 2 – одношаровий кубічний;

3, А – одношаровий призматичний необлямований;

3, Б – одношаровий призматичний облямований;

4 – одношаровий багаторядний війчастий;

5 – багатошаровий плоский незроговілий;

6 – багатошаровий плоский зроговілий;

7 – багатошаровий перехідний епітелій

у розтягнутому (А) і скороченому (Б) станах

(за Гіляров С. та ін., 1986)

При вивченні епітеліальної тканини слід звернути увагу на високу регенеративну здатність покривного епітелію. Регенерація відбувається за рахунок *стовбурових* клітин (епідерміс, епітелій слизової оболонки порожнинних і трубчатих органів, мезотелій), можливості реплікації ДНК з наступним цитокінезом (наприклад, гепатоцити). На препаратах таких епітеліальних тканин іноді можна спостерігати клітини на різних стадіях мітозу.

ОДНОШАРОВИЙ ЕПІТЕЛІЙ

Препарат 1. Мезотелій сальника кроля (імпрегнація азотнокислим сріблом з дозабарвленням гематоксилином; рис. 1, кольор. вст.; рис. 2.2, схема).

Сальник складається з трьох шарів: внутрішній і зовнішній представлені одношаровим плоским епітелієм (*мезотелієм*), а середній утворений сполучною тканиною.

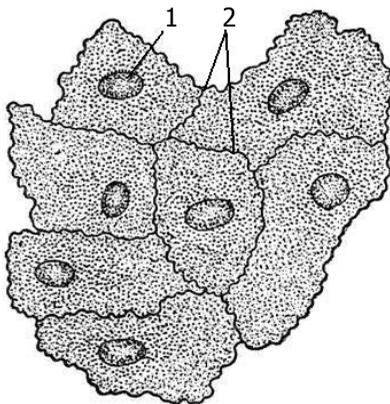


Рис. 2.2. Схема мікроскопічної будови мезотелію сальника кроля:
1 – ядро епітеліоцита; 2 – звивисті межі клітин
(за Кирпичниковою Е. С., та ін., 1962)

Мезотелій вистилає всі серозні оболонки, розвивається з мезодерми (звідки й походить його назва). Складається з плоских клітин полігональної форми, поєднаних між собою нерівними краями. Клітини мають одне, рідше два сплюснені ядра (рис. 2.2). На апікальній поверхні є короткі мікрворсинки, які забезпечують всмоктувальну, видільну та розмежувальну функції. Мезотелій, виділяючи на свою поверхню слизовий секрет, забезпечує вільне ковзання внутрішніх органів один відносно одного, а також запобігає утворенню сполучнотканинних спайок. Клітини мезотелію досить добре регенерують за рахунок мітозу.

За малого збільшення мікроскопа слід обрати найтонше місце препарату, що буде забарвлене в жовтий колір, на фоні якого будуть добре виступати звивисті чорні лінії – межі клітин.

За великого збільшення добре видно клітини зі звивистими краями, які щільно прилягають одна до одної, утворюючи суцільний пласт. На препараті чітко розрізняються округлої або овальної форми ядра (одне, зрідка два) фіолетового кольору, а також світла цитоплазма.

Препарат 2. Одношаровий кубічний і циліндричний епітелій збиральних трубок нирки (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 2, кольор. вст.; рис. 2.3, схема).

На розрізі верхівкової частини піраміди мозкової речовини нирки за малого збільшення видно численні округлі поперечні розрізи збиральних трубок із просвітом різного діаметра (рис. 2.3). Це вивідні шляхи сечових каналців. Висота епітеліальних клітин, що утворюють стінки протоків, зростає зі збільшенням розміру (калібру) самого каналця.

За великого збільшення мікроскопа помітно, що стінки збиральних трубок утворені правильними високими призматичними епітеліальними клітинами, розташованими в один шар з утворенням суцільного пласту, що є характерним для епітелію. Межі клітин зазвичай видно чітко – вони мають вигляд тонких ліній. Ядра епітеліоцитів, розташовуючись ближче до основи клітин (це базальна частина клітин), також утворюють достатньо правильний ряд.

Верхня (апикальна) частина клітин звернена до просвіту каналця, у ній за участю плазматичної мембрани здійснюються процеси транспорту й обміну речовин. Епітелій і розташовану нижче сполучну тканину розділяє базальна мембрана.

У збиральних трубках меншого діаметра (з меншими просвітами) стінки утворені кубічним епітелієм. Ядра кубічних епітеліоцитів мають округлу форму і лежать приблизно посередині клітин.

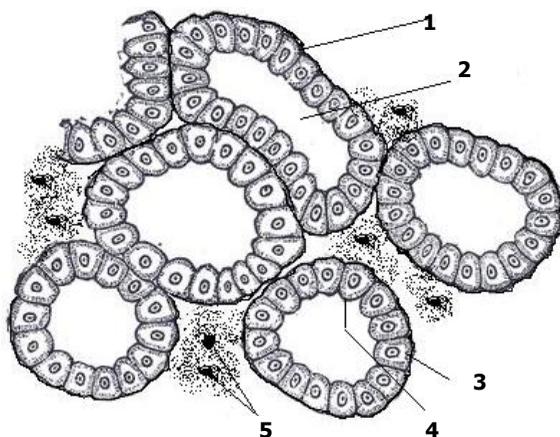


Рис. 2.3. Схема поперечного перерізу збиральних трубок нирки (Об. $\times 40$, Ок. $\times 10$):
 1 – базальна мембрана; 2 – просвіт збиральної трубки;
 3 – базальний полюс клітини кубічного епітелію;
 4 – апікальний полюс клітини кубічного епітелію;
 5 – ядра клітин сполучної тканини

Між збиральними каналцями міститься сполучна тканина, у ній добре помітні численні розрізи найтонших кровоносних судин, усередині яких іноді можна побачити клітини крові.

Препарат 3. Миготливий епітелій мантиї беззубки (забарвлення залізним гематоксиліном; рис. 3, кольор. вст.; рис. 2,4, схема).

Основу мантиї беззубки становить сполучна тканина, що містить велику кількість волокнистої проміжної речовини з розкиданими в ній окремими сполучнотканинними клітинами (десмобластами). Вона забарвлена у блідо-фіолетовий колір.

Сполучна тканина мантиї вкрита *одношаровим багаторядним війчастим (миготливим) епітелієм*, який за малого збільшення мікроскопа має вигляд сірої смужки.

На межі між епітелієм і сполучною тканиною розташована *базальна мембрана*, яка є продуктом сумісної діяльності обох цих тканин (тому вона завжди знаходиться на межі їхнього розподілу). На препараті базальна мембрана має вигляд вузької темної смужки. Але за великого збільшення помітна її волокниста структура.

Одношаровий епітелій мантиї складається з високих циліндричних клітин. Усі клітини одношарового багаторядного епітелію контактують з базальною мембраною, проте не всі досягають його поверхні (рис. 2.4). Овальні ядра цих клітин опиняються на різній висоті, що надає епітелію вигляду багаторядності, такий епітелій часто називають також псевдобагатошаровим. У миготливому епітелії беззубки зазвичай можна помітити три ряди ядер. У самих ядрах дуже часто видно глибки хроматину і ядерця.

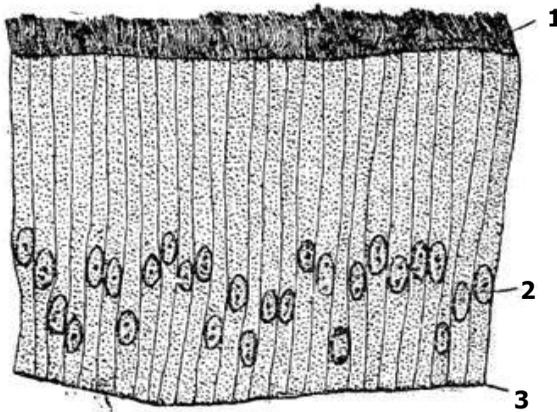


Рис. 2.4. Схема будови миготливого епітелію мантиї беззубки:
1 – війки; 2 – ядра; 3 – базальна мембрана
(за Кирпичниковою Е. С., та ін., 1962)

На вільній поверхні епітелію, оберненій у мантийну порожнину, чітко видно *облямівку*, утворену безперервним рядом тісно розташованих миготливих війок. Скоординоване биття війок у певному напрямку забезпечує рух води з поживними речовинами в мантийній порожнині беззубки. Біля основи кожної війки на поверхні клітини міститься базальне тільце, яке служить для закріплення війки в цитоплазмі. Базальні тільця лежать близько одне біля одного і за великого збільшення здаються однією суцільною лінією на поверхні клітин. Клітинні межі виявляються як ледь помітні тонкі світлі лінії.

Препарат 4. Одношаровий багаторядний миготливий епітелій трахеї (забарвлення гематоксилином і еозином; рис. 4, кольор. вст.; рис. 2.5, схема).

Багаторядний миготливий епітелій, що вистеляє зсередини слизову оболонку трахеї, є різновидом одношарового епітелію – всі його клітини контактують з базальною мембраною. Проте висота і форма клітин різна, оскільки тканина містить декілька типів клітин (рис. 2.5), що різняться як за морфологічними, так і за функціональними ознаками. Як наслідок, ядра епітеліоцитів лежать на 3–4-х рівнях, через що епітелій і називають багаторядним.

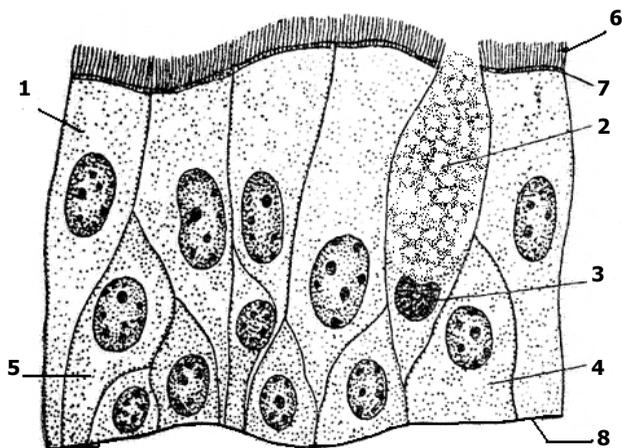


Рис. 2.5. Схема будови багаторядного миготливого епітелію трахеї:

- 1 – миготлива (війчаста) клітина;
- 2 – келихоподібна клітина зі слизовим секретом;
- 3 – ядро келихоподібної клітини; 4 – базальна вставна клітина;
- 5 – висока вставна клітина; 6 – війки;
- 7 – базальні тільця, що утворюють суцільну лінію,
- 8 – базальна мембрана

(за Кирпичниковою Є. С., та ін., 1962)

- *Війчасті клітини* є одним з основних функціональних типів цього епітелію. Їхні ядра утворюють верхній ряд ядер, а на апікальній поверхні клітин наявні війки, завдяки яким і весь епітелій має назву війчастого, або миготливого.

- *Келихоподібні клітини* мають грушоподібну форму (розширені зверху, сильно звужені донизу) і світлу цитоплазму; їхні ядра лежать у верхньому або середньому ряду. Верхня розширена частина цих клітин зазвичай заповнена дрібнокрапельним слизовим секретом, що виділяється на поверхню миготливого епітелію. Накопичуючись у клітині, секрет поступово витісняє ядро в її нижню частину і стискає його, через що ядра часто мають півмісяцеву форму. Слизіві клітини позбавлені війок.

- *Базальні, або короткі вставні, клітини* камбіальні, утворюють нижній ряд ядер. Клітини мають пірамідальну форму, своєю розширеною основою обернені до базальної мембрани, а звуженими верхівками занурюються між більш високими вставними клітинами.

- *Довгі вставні клітини* мають веретеноподібну форму (утворюють середній ряд ядер, їхні апікальні частини (як і в базальних клітин) не досягають поверхні епітелію. Вони є перехідними формами диференціювання до війчастих або келихоподібних клітин.

Крім цих основних типів клітин, в епітелії трахеї в невеликій кількості зустрічаються інші клітини: *ендокриноцити* (секретують у кров норадреналін, серотонін та інші речовини), *клітини Лангерганса* (похідні макрофагів, "переробляють" чужорідні речовини). Проте на препараті при світловій мікроскопії розрізнити їх практично неможливо.

Таким війчастим епітелієм вистелена порожнина не лише однієї трахеї, але й інших повітроносних шляхів. Завдяки злагоженому функціонуванню клітин війчастого епітелію поверхня війок завжди вкрита шаром густого слизу, до якого прилипають часточки і мікроорганізми з повітря, що вдихається, а постійний скоординований рух війок спрямовує цей шар у напрямку до носової порожнини. Таким чином повітря в повітроносних шляхах очищується і одночасно зволожується.

БАГАТОШАРОВИЙ ЕПІТЕЛІЙ

Багатошарові епітелії варіюють за товщиною – залежно від кількості клітинних шарів у них. Клітини найглибшого шару, який контактує з базальною мембраною, мають кубічну або циліндричну форму. Цей шар називається шаром базальних клітин, або базальним. Базальні клітини мітотично активні й слугують для заміщення "зношених" клітин. Вище цього шару розташовуються шари полігональних клітин, а на поверхні – більш плоских.

Препарат 5. Багатошаровий плоский епітелій рогівки ока щура (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 5, кольор. вст.; рис. 2.6, *схема*).

На препараті представлений вертикальний розріз рогівки ока корови. За малого збільшення мікроскопа видно багатошарову структуру рогівки. На її поверхні міститься *багатошаровий плоский незроговілий епітелій* – це передній епітелій рогівки. За малого збільшення він має вигляд смужки фіолетового кольору. Під епітелієм розташована товста сполучнотканинна пластинка, представлена волокнами сполучної тканини і фібробластами, під нею – шар власної речовини рогівки. Внутрішню поверхню рогівки, обернену до передньої камери ока, вистеляє одношаровий плоский епітелій.

За великого збільшення розглядають і вивчають лише багатошаровий пласт зовнішньої поверхні рогівки. При цьому зазвичай добре видно базальну мембрану епітелію (у даному епітелії вона досить товста).

У самому епітеліальному пласті розрізняють три шари епітеліальних клітин (рис. 2.6).

- Нижній шар – *базальний*. Його (і тільки його) клітини зв'язані з базальною мембраною. Серед них – стовбурові клітини та клітини, які почали диференціювання. Ядра клітин мають овальну форму і розташовані перпендикулярно до базальної мембрани.

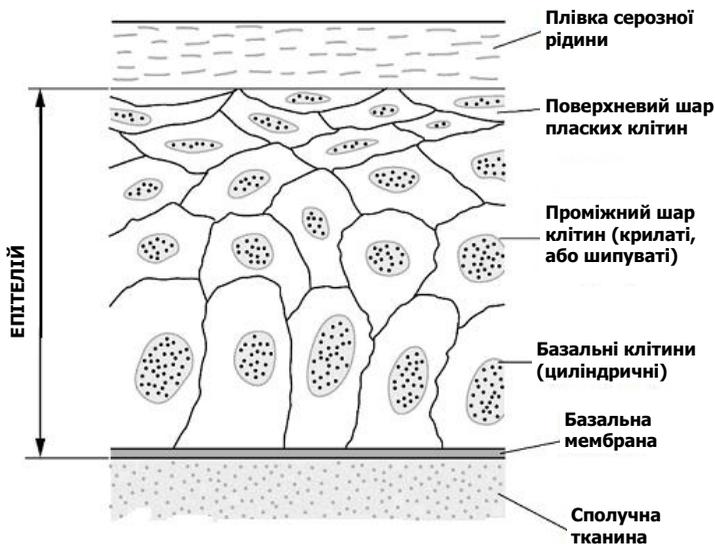


Рис. 2.6. Схема будови багат шарового плоского епітелію рогівки ока

- *Шипуватий шар* включає клітини неправильної полігональної форми з округлими ядрами. Верхні кінці цих клітин закруглені, а нижні можуть мати загострені кінці, якими вони вклинюються поміж клітинами нижнього ряду. Їх називають *крилаті*, або *шипуваті*, клітини. Серед міжклітинних контактів цих клітин переважають десмосоми, які під світловим мікроскопом схожі на численні шипики (містки), що з'єднують клітини між собою. У цьому шарі, як і в наступному, клітини лежать у декілька рядів.

- *Шар плоских клітин* – самий верхній. Ядра цих клітин мають паличкоподібну форму й розташовані паралельно до поверхні пласта. Ці клітини з часом злущуються.

Препарат 6. Багат шаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 6, кольор. вст.; рис. 2.7, схема).

Шкіра складається з трьох відділів – епідермісу, дерми (власне шкіри) і підшкірно-жирової клітковини.

Найглибшим шаром є *підшкірна жирова клітковина*. При мікроскопіюванні в ній чітко виявляються скупчення жирових клітин, які не забарвлюються водними барвниками і залишаються білими, з дрібними, периферично розташованими забарвленими ядрами. Групи жирових клітин розділені прошарками сполучної тканини, забарвленими в рожевий колір.

Середній відділ – *власне шкіра, або дерма* – займає більшу частину поперечника шкіри. Власне шкіра складається з двох шарів. Основний (розташований над жировим) – *сітчастий* – утворений щільною сполучною тканиною. Він містить пучки колагенових волокон, які переплітаються дуже щільно і в певному порядку, еластичних волокон і гладеньких міоцитів, що й надає цьому шарові міцності та пружності. Крім того, у дермі є кровonosні й лімфатичні судини, нервові закінчення, волосяні фолікули та залози.

Угорі сітчастий шар переходить у *сосочковий* шар, котрий складається з пухкої сполучної тканини, яка містить тонкі волокна й численні клітини. Сосочки цього шару заходять у *ростковий* шар третього відділу шкіри – епідермісу у вигляді виступів. На межі жирової клітковини та власне шкіри на препараті добре помітні розрізи численних залоз у вигляді фіолетових дрібних кілець і смуг.

Зовнішній верхній відділ шкіри – *епідерміс* – утворений багат шаровим плоским епітелієм. У ньому постійно відбуваються взаємоперехідні процеси: поділ клітин у глибокому шарі, їхня диференціація, виштовхування клітин у напрямку до поверхні, поступове перетворення клітин у рогову речовину і злущування рогової речовини з поверхні. Відповідно, в епідермісі виділяють п'ять шарів, клітини яких розрізняються за ступенем розвитку та зроговіння (рис. 2.7).

Базальну мембрану побачити на препараті достатньо важко, однак місце її локалізації чітко визначається характером розмежування тканин – сполучна тканина дерми у вигляді численних сосочків вдається в епідерміс.

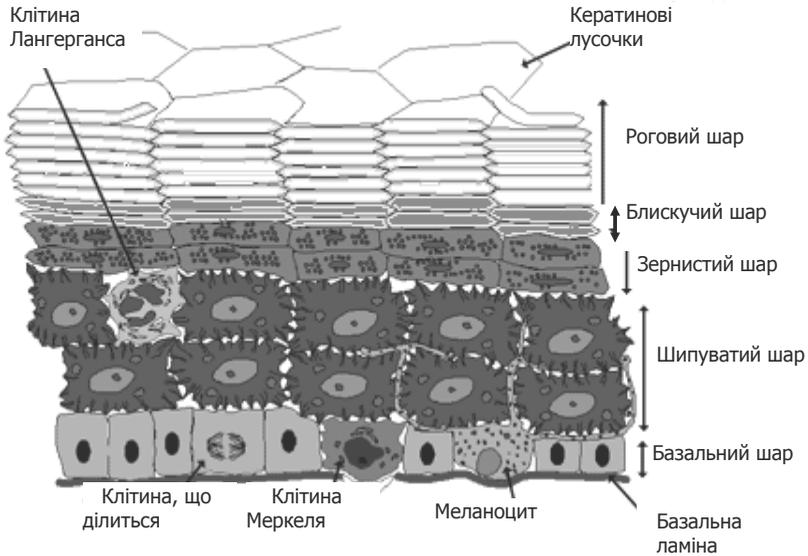


Рис. 2.7. Схема будови багат шарового зроговілого епідермісу шкіри (за *Histology guide, електронний ресурс*)

• **Базальний шар** епідермісу є найглибшим, усі його клітини в один ряд лежать на базальній мембрані. Він має найбільш різноманітний клітинний склад, однак близько 70–90 % його становлять базальні *кератиноцити* (стовбурові клітини і перехідні клітини, що вступили в диференціювання). Клітини (як і їхні ядра) мають округлу форму.

Активно проліферуючи, клітини базального шару слугують основним джерелом поповнення клітин епідермісу. Тому в цій зоні не складно знайти фігури мітотичного поділу. Іноді такі фігури зустрічаються і серед клітин, що лежать над базальним шаром. У перехідних клітинах базального шару починається синтез кератину, з якого формуються проміжні філаменти кератиноцитів.

У базальному шарі можна зустріти також *сенсорні клітини Меркеля*, до яких підходять нервові закінчення, *клітини Лангерганса* (вони зустрічаються і в інших шарах епідермісу, викону-

ють функції макрофагів і беруть участь в імунних реакціях), *меланоцити* (відросчасті клітини неврального походження, містять у цитозолі мембранні структури з гранулами меланіну – *меланосоми*).

Кератиноцити з'єднуються з базальною мембраною напівдесмосомами, а між собою і з клітинами Меркеля – за допомогою десмосом.

- **Шипуватий шар** представлений декількома рядами (10 і більше) практично лише кератиноцитів, частково сюди можуть заходити клітини Лангерганса. Кератиноцити цієї зони мають полігональну шипувату форму та ядра округлої форми. Межі між клітинами видно найчастіше не чітко. Клітини з'єднуються між собою і з базальними кератиноцитами за допомогою численних десмосом, котрі мають вигляд шипів на поверхні клітин. У цитоплазмі клітин посилений синтез кератину приводить до формування кератинових тонофібрил, що розташовуються концентрично навколо ядра; у цитоплазмі з'являються також мембранні гранули – *кератиносоми*.

- **Зернистий шар**, розташований над шаром шипуватих клітин, на препараті забарвлений найінтенсивніше. Він складається з 2–4 рядів кератиноцитів, які розміщуються паралельно до поверхні шкіри, щільно прилягають один до одного й мають сплющену овальну або ромбоподібну форму. Цитоплазма клітин цього шару містить гранули *кератогіаліну* (результат агрегації кератинових тонофібрил на білку філагрині), які інтенсивно забарвлюються гематоксиліном. Клітини зернистого шару продовжують синтезувати специфічні ліпіди, які разом з десмосомами беруть участь у зв'язуванні сусідніх клітин, а також продукують білок *кератолінін*, який накопичується під плазмолемою. Непрозорість і матовий відтінок шкіри зумовлені саме клітинами зернистого шару.

- **Блискучий шар** містить 3–4 ряди сильно сплюснених кератиноцитів, що вже не мають ядер і практично всіх органел. Вони оточені товстою оболонкою з білка *кератолініну*, завдяки чому сильно заломлюють світло і зливаються в суцільну оксифільну смугу. Кератиноцити блискучого шару містять кератинові то-

нофібрили вже не в складі гранул, а у вигляді щільних поздовжніх пучків, під оболонкою. Між собою ці клітини зв'язані тільки ліпідами (*церамідами* та ін.).

• **Роговий шар** є верхнім і найтовщим шаром у шкірі пальця. Він складається з 15–20 шарів зроговілих без'ядерних клітин – рогових лусочок, які мають форму світлих призматичних пластинок з товстою (роговою) оболонкою з кератолініну, заповнених роговою речовиною, так званим *м'яким кератином* (кератиновими тонофібрилами). У поверхневих ділянках рогового шару мембраноподібні структури, які зв'язували рогові пластинки між собою, руйнуються під дією ферменту клітин Лангерганса, що веде до злущування рогових лусочок.

На препараті шкіри пальця часто можна побачити також зигзагоподібну звивисту протоку потової залози, яка проходить крізь епідерміс.

Препарат 7. Багат шаровий перехідний епітелій сечового міхура (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 7, кольор. вст.).

Назва епітелію – перехідний – пов'язана з тим, що його вигляд суттєво змінюється при розтягненні стінки органа (він вистеляє порожнини органів видільної системи, у тому числі й сечового міхура, стінки яких піддаються значному розтягненню при заповненні сечею).

Стінка сечового міхура має чотири оболонки: слизову, підслизову основу, м'язову й зовнішню. Слизова оболонка порожнього міхура утворює багато складок, які формуються завдяки підслизовій основі.

За малого збільшення мікроскопа на поперечному зрізі сечового міхура видно, що слизова оболонка, яка вкриває міхур зсередини, має складчастий рельєф. Вона включає два компоненти: перехідний епітелій (забарвлений у світло-синій колір) і власну пластинку з пухкої сполучної тканини (яка забарвлюється в рожевий колір).

На верхівці складок епітелій слизової фіксований у більш розтягнутому стані, а в глибині складок він знаходиться в скороченому стані. Потрібно вивчити обидва стани епітелію.

Спочатку в центр поля зору мікроскопа слід поставити ділянку епітеліального шару у відносно скороченому стані й перевести об'єктив на велике збільшення.

Перехідний епітелій є різновидом багатошарового епітелію. У ньому розрізняють три шари клітин:

- *Базальний шар* представлений невеликими, розташованими на тонкій базальній мембрані в один-два ряди, клітинами з овальними ядрами. Вони неоднакові за формою та розміром, серед них зустрічаються невеликі, сплюснені, відокремлені одна від одної, і більш світлі, багатокутні клітини, ядра яких містять велику кількість хроматину.

- *Проміжний шар* складається з більших за розміром клітин полігональної форми (найчастіше зустрічаються грушоподібні). Ядра клітин кулястої форми. Клітини розташовуються в один-два ряди. Межі між клітинами помітні досить чітко.

- *Поверхневий (покривний) шар* утворений великими клітинами куполоподібної форми; причому деякі з них двоядерні. Самі ядра мають кулясту форму з неконденсованим розпилим хроматином, забарвленим у світло-синій колір.

У розтягнутому стані (верхівка складки) епітеліальний шар значно потоншується, а клітини всіх трьох шарів стають плоскими. Клітини базального шару характеризуються більш темним забарвленням. Їхні ядра розташовані або трохи навкіс, або паралельно до поверхні епітелію. Межі клітин цього шару в розтягнутому перехідному епітелії майже не помітні. Над базальним шаром у декілька рядів розміщуються клітини проміжного шару. Вони мають полігональну форму. Межі між ними чітко розрізняються. Закріпленими апікальними кінцями ці клітини черепицеподібно лежать на базальному боці клітин, розташованих вище. Ядра клітин цього шару кулястої або овальної форми. Вони розміщені або перпендикулярно, або паралельно до клітин покривного шару. Покривний шар утворений великими, плоскими клітинами зі сплюсненими ядрами, розташованими паралельно до поверхні епітелію.

При вивченні цього різновиду епітелію треба звернути увагу на лабільність форми клітин всіх трьох шарів епітеліального шару залежно від ступеня скорочення органа, а також на відсутність ознак зроговіння у клітинах покривного шару.

ЗАЛОЗИСТИЙ ЕПІТЕЛІЙ

Для залозистого епітелію є характерною виражена секреторна функція. Клітини залозистого епітелію – *гландулоцити* – здійснюють синтез і виділення специфічних продуктів, секретів або на поверхню шкіри, слизових оболонок і в порожнини деяких внутрішніх органів (*зовнішня, екзокринна* секреція), або в кров і лімфу (*внутрішня, ендокринна* секреція).

Залозиста епітеліальна тканина формує залози, які можуть бути або самостійними анатомічними органами (наприклад, щитоподібна та підшлункова залози, слинні залози), або тільки частиною певних органів (наприклад, залози шлунка).

Залежно від типу секреції (зовнішня чи внутрішня) залози поділяються на екзокринні та ендокринні (рис. 2.8).

Екзокринні залози можуть бути оточені сполучнотканиною капсулою або містити сполучнотканинні перегородки – *септи*, які розділяють залозу на частки або часточки. Екзокринні залози складаються із секреторних клітин, що утворюють *секреторний відділ*, і *вивідної протоки*. До складу секреторного відділу, крім залозистих клітин, можуть входити *міоепітеліальні* клітини. Міоепітеліоцити, утворюючи довгі цитоплазматичні відростки, охоплюють секреторні відділи і, скорочуючись, полегшують переміщення секрету у вивідну протоку. Отже, секреторні клітини синтезують, накопичують, зберігають і виділяють секрет. Вивідна ж протока слугує для відтоку секрету із залози.

Екзокринні залози класифікують за їхньою будовою (морфологічна класифікація) і типом секрету, який вони виділяють. **Морфологічна класифікація** (рис. 2.9) враховує форму і галузження секреторного відділу, а також галузження вивідної протоки. За формою секреторного відділу залози поділяють на *альвеолярні (ацинарні)*, *трубчасті* та *змішані*, а за галузженням – на *розгалужені й нерозгалужені*. За галузженням вивідної протоки розрізняють *прості* (протока не галузиться, іноді може бути звивистою) і *складні* (протока галузиться) залози.

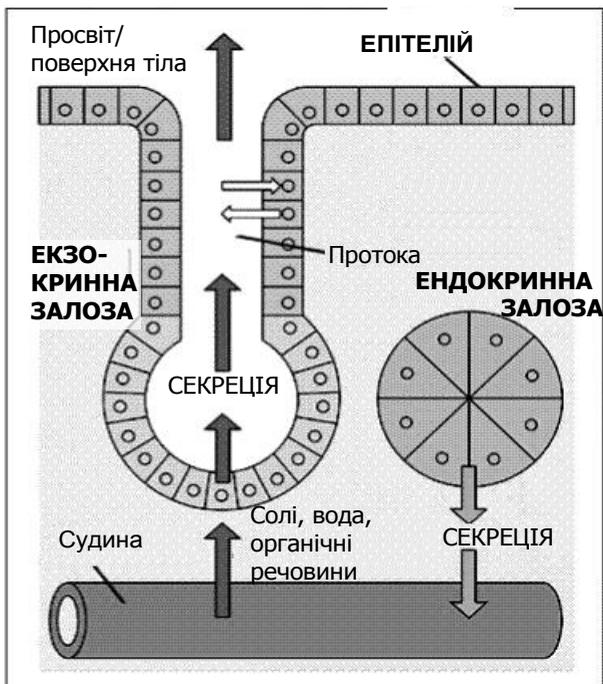


Рис. 2.8. Схема структурно-функціональної організації екзокринних та ендокринних залоз
(за Вандер А. та ін., 1998)

За типом секрету екзокринні залози поділяють на білкові (серозні), слизові і білково-слизові.

Розрізняють декілька **способів виділення секрету** (рис. 2.10):

мерокриногий – виведення іде шляхом *екзоцитозу*, залозисті клітини повністю зберігають свою структуру (наприклад, слинні залози);

апокриногий – виведення відбувається разом із фрагментами апікальної частини секреторної клітини або її мікроросинок (наприклад, молочна залоза, зелена залоза рака);

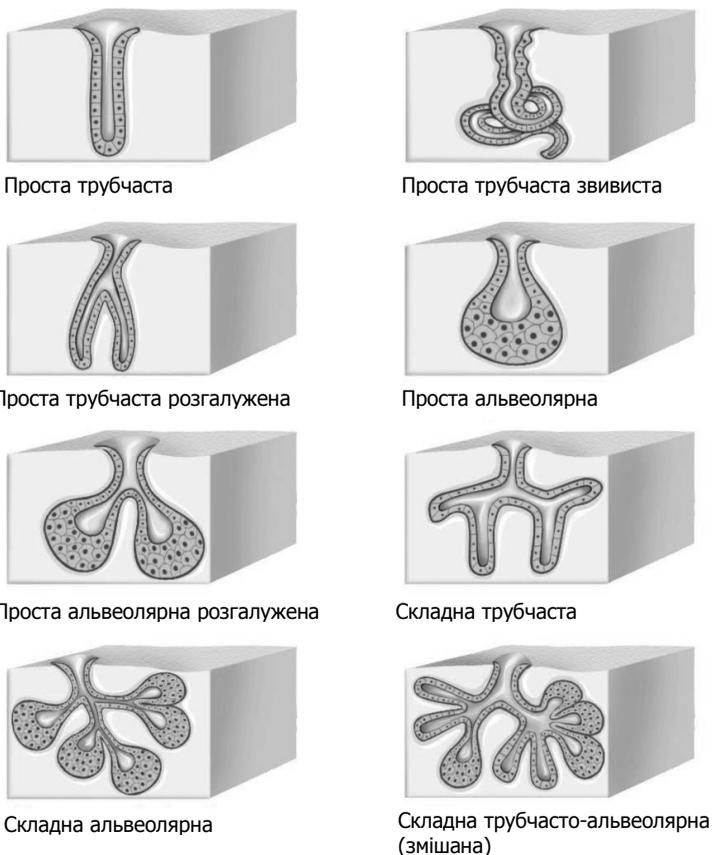


Рис. 2.9. Морфологічна класифікація екзокринних залоз. *Схема*

голокрино́вий – секрет накопичується в цитоплазмі, а його виділення супроводжується повним руйнуванням секреторної клітини (наприклад, сальна залоза).

Відновлення структури гландулоцитів іде або шляхом внутрішньоклітинної регенерації (при меро- та апокринівій секреції), або за допомогою клітинної регенерації, тобто шляхом поділу і диференціювання камбіальних клітин (при голокринівій секреції).

Ендокринні залози не мають вивідних проток. Вони синтезують гормони, які потрапляють у внутрішнє середовище організму, дифундують до найближчих капілярів і переносяться в усі частини тіла, досягаючи органів-мішеней, де і справляють свій специфічний ефект.

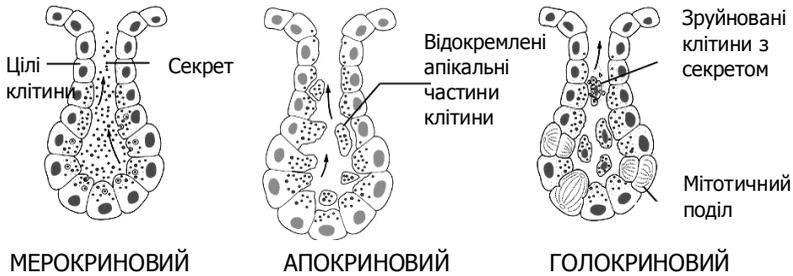


Рис. 2.10. Способи виділення секрету секреторними клітинами, їхні морфологічні особливості. *Схема*

Зауважимо, що ендокринні та екзокринні залози можуть бути представлені на лише великим комплексом клітин (**багатоклітинні залози**), але й однією клітинною (**одноклітинні залози**, наприклад, келихоподібні залози кишечника).

Препарат 8. Епітелій ворсинки тонкої кишки (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 8–9, кольор. вст.; рис. 2.11–2.12, *схема*).

На препараті представлена поверхня слизової оболонки тонкого кишечника. За малого збільшення на вільній поверхні зрізу видно численні виступи слизової оболонки кишечника – *ворсинки* (рис. 8, кольор. вст.). Вони мають висоту близько 1 мм і являють собою випинання всіх шарів слизової оболонки. Наявність таких ворсинок значно збільшує всмоктувальну поверхню кишечника. На препараті деякі з ворсинок розрізані по всій довжині, а деякі – навскіс, так що навіть їхні кінці відокремлені (тому вони здаються цілком ізольованими острівцями). Аналіз препарату слід починати за малого збільшення і тих ворсинок, що розрізані по всій довжині.

Ворсинка вкрита одношаровим циліндричним облямованим епітелієм. Строму (основу ворсинки) утворює пухка сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки (рис. 8, Б, кольор. вст.). У стромі проходять кровоносні капіляри і лімфатичний капіляр, можуть зустрічатися окремі гладенькі міоцити – "представники" м'язової пластинки (видовжені веретеноподібні клітини рожевого кольору).

Для полегшення гістологічного аналізу ворсинки та її епітеліального шару наводимо схему їхньої будови (рис. 2.11).

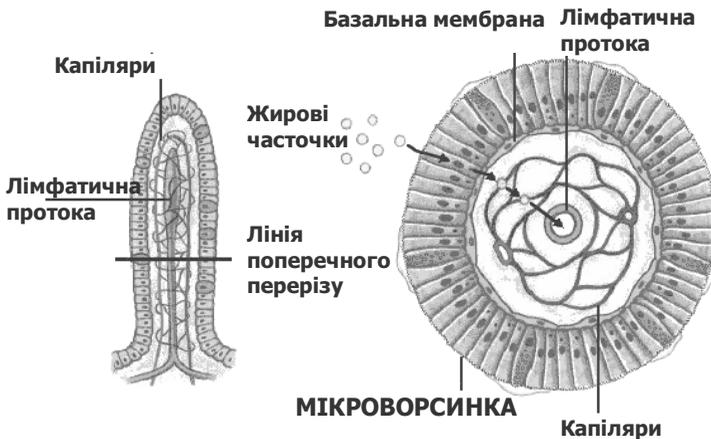


Рис. 2.11. Схема гістологічної будови ворсинки тонкого кишечника

Епітеліальні клітини ворсинки лежать на базальній мембрані, яку на самому препараті не скрізь чітко видно. Основним типом клітин епітелію ворсинки є *стовбчасті призматичні* клітини з видовженими ядрами фіолетового кольору (*ентероцити*). Вони здійснюють всмоктування продуктів перетравлення, що робить зрозумілим наявність на їхній апікальній поверхні численних *мікророслин*, які різко збільшують абсорбуючу поверхню самих ентероцитів (на препараті вони зливаються в суцільну оксифільну облямівку рожевого кольору).

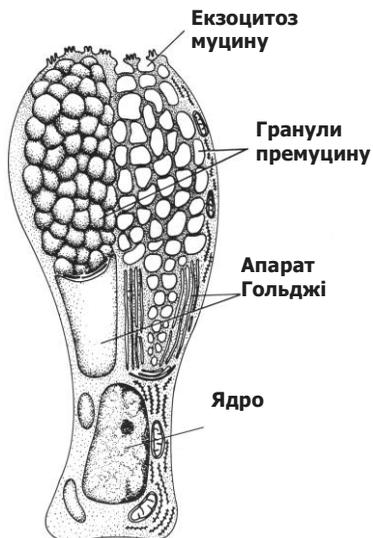


Рис. 2.12. Схема будови і функціонування келихоподібної клітини ворсинки тонкого кишечника, заповненої гранулами муциногену

Між епітеліальними клітинами місцями видно *келихоподібні* клітини (рис. 9, кольор. вст.). Вони мають вигляд світлого пухирця, ніжка якого йде вглиб епітелію, вклинюючись між сусідніми клітинами (така форма й обумовила назву клітини). Ядро келихоподібної клітини сплюснуте і лежить біля самої основи клітини. Ці клітини є одноклітинними екзокринними залозами, що продукують слиз у просвіт кишечника (аналогічні клітини наявні в епітелії дихальних шляхів).

Келихоподібні клітини накопичують гранули *муциногену* (рис. 2.12), які при абсорбції води перетворюються на *муцин* (основний компонент слизу). Секреція в цих клітинах відбувається переважно за апокринним типом (може бути й мерокринова) – переповнена секретом апікальна частина клітини руйнується, слиз надходить у просвіт кишечника, зволожуючи поверхню його слизової оболонки. Клітина набуває призматичної форми і переходить до стадії відновлення, синтезуючи нові порції муциногену.

Ядра всіх епітеліальних клітин ворсинки розташовуються достатньо близько одне від одного. Вони досить великі за розміром і разом (в епітеліальному пласті) нагадують частокіл, що безперервно проходить нижче середини клітин по всій довжині ворсинки. Нижній край клітин переходить у базальну мембрану, яка на препараті навіть за великого збільшення виявляється не досить чітко.

Препарат 9. Прості альвеолярні залози шкіри аксолотля (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 10, кольор. вст.; рис 2.13, схема).

Епідерміс шкіри амфібій є багатошаровим. Нижній шар представлений циліндричними клітинами. У верхніх шарах клітини поступово сплющуються. Під епідермісом лежить сполучнотканинна частина шкіри – дерма, у ній знаходяться залози двох типів: ближче до поверхні лежать дрібніші *слизові* залози рожево-фіолетового відтінку, глибше розташовані *білкові* залози, які є більшими за розміром.

Білкові залози мають вигляд великих округлих рожевих пухирів із крупними фіолетовими ядрами на периферії (рис. 10, кольор. вст.). Усередині цих залоз видно густу зернистість інтенсивно рожевого кольору в її нижній частині й великі блідо-рожеві "кульки" у верхній половині пухиря. Білкові залози виділяють секрет з біологічно активними білковими речовинами (у деяких амфібій ці залози отруйні).

Між білковими залозами містяться дрібніші, світло-фіолетового відтінку, *слизові залози*, заповнені світлим вмістом і призначені для змащення шкіри та підтримання її вологості. Це *альвеолярні* (пухирчасті) багатоклітинні залози з нерозгалуженою протокою, яка має форму тонкої щілини або каналу, що пронизує товщу епідермісу і відкривається на поверхні шкіри. Найчастіше самої протоки не видно, оскільки вона часто не потрапляє в площину розрізу, і залоза має вигляд ізольованого пухирця або мішечка, зануреного в товщу шкіри. Уся нижня поверхня епідермісу вкрита майже безперервним рядом дуже розгалужених *пігментних* клітин (*хроматофорів*), які заходять між залозами, а іноді їх оточують. Для полегшення гістологічного аналізу нижче наведено схему гістологічної структури шкіри амфібій (рис. 2.13).

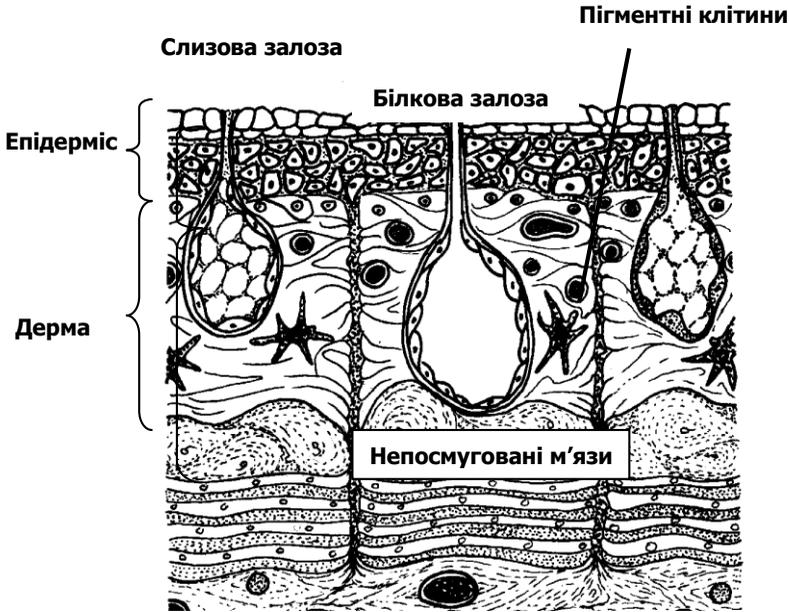


Рис. 2.13. Схема гістологічної будови шкіри амфібії з білковими і слизовими залозами (за BIODIDAC, електронний ресурс)

Стінка слизової залози складається з епітелію, над яким розташований шар непосмугованих м'язів, а зовні – волокниста оболонка зі сполучної тканини. Залозистий епітелій стінки залози складається з одного шару клітин. Ці клітини є найвищими біля дна залози, у напрямку ж до вивідної протоки вони поступово стають нижчими (набувають кубічної або низькоциліндричної форми, ядра округлої форми, великі за розміром).

Біля дна залози клітини видовжені, заходять далеко у просвіт залози, їхні ядра немов відтісняються в базальну частину клітини. У цитоплазмі з'являються блідо-рожеві краплі секрету й вона набуває вигляду сітки, заповненої світлими пухирцями (вакуолями). Накопичуючись, секрет розтягує клітину, а потім, розри-

ваючи апікальний кінець клітини, виливається з неї. Клітинне тіло при цьому не руйнується (як у келихоподібних клітинах). Отже, секреція відбувається за мерокриновим способом.

Препарат 10. Трубочасті залози дна шлунка (забарвлення конго червоним; рис. 11, кольор. вст.; рис. 2.14, схема).

Препарат є поперечним зрізом через стінку шлунка ссавця в ділянці дна. Слід детально вивчити внутрішню поверхню стінки шлунку, вкриту слизовою оболонкою.

За малого збільшення мікроскопа на поверхні слизової оболонки видно численні заглибини – це розрізи численних шлункових ямок, розташованих на поверхні слизової. Шлункові ямки, а також виступи між ними, вкриті одношаровим циліндричним епітелієм. Під епітелієм лежить власна оболонка слизової. Вона складається із широкого шару сполучної тканини, що містить численні залози. Залоз так багато, що власна оболонка по суті складається лише з вузьких прошарків сполучної тканини між ними. При розгляді всієї товщі слизової оболонки за малого збільшення здається, що вона складається із численних трубочок (рис. 11, А, кольор. вст.). Це і є трубочасті залози. Якщо розріз пройшов уздовж, то трубочки видно по всій довжині, однак часто залози розрізані не по всій довжині, а навскіс, що значно ускладнює їхнє вивчення.

За великого збільшення (рис. 11, Б, кольор. вст.) видно, що просвіт залози є незначним. Стінка залози складається із клітин декількох типів (рис. 2.14). Найкраще можна розпізнати два їхні типи, з яких утворене тіло залози та її дно.

Один із них – *головні клітини*, вони невеликі, кутастої форми, базифільно забарвлені в синюватий або фіолетовий колір (рис. 11, Б, кольор. вст.). Головні клітини мають темне ядро, розташоване базально, і зернисту цитоплазму. Їхня апікальна частина заповнена ендоплазматичним ретикулумом і рибосомами. Вони становлять основну масу клітин стінки залози. Ці клітини виробляють *пепсиноген*, який у кислому середовищі шлунка перетворюється на активний фермент пепсин.

До іншого типу належать *обкладові (парістальні)* клітини – великі за розміром, округлі, мають виражену ацидофільність, забарвлюються в яскраво-рожевий або червоний колір (рис. 11, Б, кольор. вст.). У них велике округле світле ядро з добре помітним ядерцем і дрібнозерниста цитоплазма. Вони виробляють соляну кислоту і *внутрішній фактор Касла* – комплексну сполуку, необхідну для засвоєння вітаміну В₁₂. Обкладових клітин менше, ніж головних.

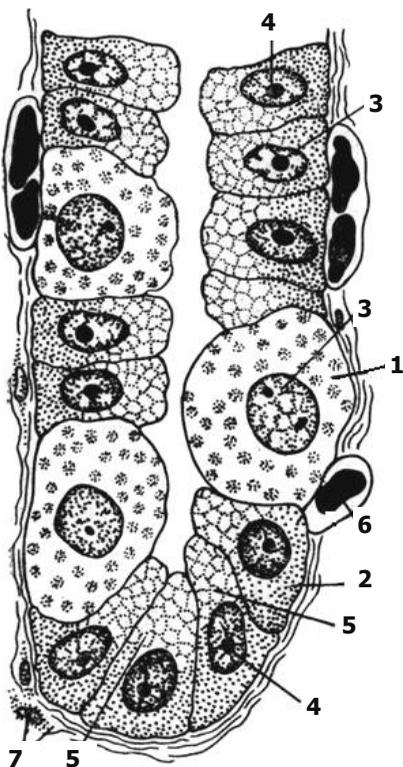


Рис. 2.14. Клітини фундальних залоз дна шлунка щура. *Схема:*
 1 – обкладові клітини; 2 – головні клітини;
 3 – ядро; 4 – ядерце; 5 – гранули секрету;
 6 – кровоносний капіляр з еритроцитом;
 8 – сполучна тканина
 (за Головановою Т. І. та ін., 2009)

Крім цих двох переважаючих типів клітин у шлункових залозах також локалізуються *келихоподібні слизові* клітини (переважно у верхній частині залоз, їхній секрет захищає інші клітини залози від дії протеолітичних ферментів і HCl), *ентероендокринні* клітини декількох типів (виробляють пептидні гормони *гастрин, глюкагон, соматостатин, серотонін* тощо), *стовбурові* клітини (локалізуються переважно в ділянці шийки залози, поділяються мітотично, даючи початок новим клітинам, здатним диференціюватися в інші типи клітин залози). Останні два типи клітин (ентероендокринні та стовбурові) важко ідентифікувати звичайними методами світлової мікроскопії.

Препарат 11. Зелена залоза рака (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 12, кольор. вст.; рис. 2.15, схема).

Зелені (*антенальні*) залози є парними видільними залозами у ракоподібних. Вони лежать в основі другої пари антен. На препараті спочатку за малого, а потім за великого збільшення слід розглянути залозисті епітеліальні клітини. За малого збільшення мікроскопа в секреторній частині залози помітні численні камери, вистелені одношаровим залозистим епітелієм. Зелена залоза рака є апокриновою, має альвеолярні кінцеві відділи.

За великого збільшення видно, що залозисті клітини епітелію (*аденоцити*) розташовані на тонкій базальній мембрані в один шар. Вони мають переважно кубічну форму, але можуть, залежно від функціонального стану, змінювати її від сплющеної до призматичної. Аденоцити містять великі кулясті ядра з одним або декількома ядерцями.

Секрет в аденоцитах накопичується в апікальній частині клітини, цитоплазма при цьому розріджується і частково йде на утворення секрету. Нагадаємо, що такий тип секреції, за якого у процесі утворення секрету використовується цитоплазма клітини й відбувається часткове руйнування клітини, називають *апокриновим*. На препараті у верхній частині клітини добре помітні неоднакові за формою та розміром блідо забарвлені виступи та здуття, які саме і є секретом та розрідженою цитоплазмою. У деяких випадках ці здуття відриваються від клітини й зали-

шаються лежати біля неї у вигляді краплин або пухирців, у яких секрет повністю "достигає". Після його виділення клітина стає набагато нижчою, на її вільній поверхні з'являється виїмка. З часом клітина знову виростає до свого нормального розміру і в ній знову відбувається секреторний цикл. Цей цикл може повторюватися неодноразово. Детально розглядаючи препарат, можна знайти клітини, які перебувають на різних стадіях секреторної діяльності.

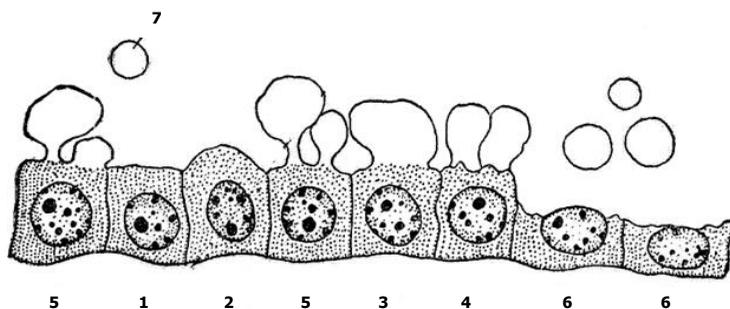


Рис. 2.15. Секреторні клітини епітелію зеленої залози річкового рака на різних стадіях (1–7) секреції. *Схема*

Для полегшення ідентифікації на препараті різних стадій секреції наводимо схему секреторного циклу клітин епітелію зеленої залози річкового рака (рис. 2.15). Слід порівняти мікроскопічний препарат з наведеною схемою та спробувати ідентифікувати різні стадії секреції. Треба звернути увагу на добре помітні клітини з гладенькою поверхнею, клітини з випинаннями різного розміру та на краплини секрету, які відокремились.

Препарат 12. Сальна залоза шкіри людини (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 13, кольор. вст.; рис. 2.16, схема).

Препарат є зрізом шкіри волосистої частини голови людини, так званої "тонкої шкіри".

Розглядаючи весь препарат за малого збільшення слід звернути увагу на те, що в епідермісі тонкої шкіри слабо розвинені роговий і зернистий шари й відсутній блискучий шар, унаслідок чого епідерміс є суттєво тоншим, ніж у товстій шкірі пальця. Сосочковий шар дерми також виражений слабо, тоді як сітчастий шар є добре розвинутим, саме в ньому містяться корені волосся, сальні і потові залози.

На препараті коріння волосся найчастіше представлені у вигляді численних косих зрізів. Стрижні волосся, як правило, у зріз не потрапляють. Серед косо зрізаних коренів потрібно знайти корінь волоса, представлений подовжнім зрізом. Слід звернути увагу на те, що корінь волоса вглибині дерми закінчується розширенням – *волосяною цибулиною*, у яку вдається сполучнотканинний сосочок, а у верхній третині волоса біля поверхні шкіри утворюється розширення волосяного фолікула – *волосяна лійка*, у яку відкривається вивідна протока сальної залози.

Кінцеві відділи сальних залоз залягають у сітчастому шарі шкіри у вигляді великих світлих овальних утворень, пов'язаних з волоссям вивідною протокою. У кожний волоссяний мішечок відкривається від двох до п'яти сальних залоз (їх достатньо легко знайти на препараті).

У сполучній тканині навкруги волосяного фолікула, зазвичай під сальними залозами, під кутом до коренів волосся розташовані інтенсивно оксифільні пучки гладеньком'язових клітин, які утворюють м'язи, що піднімають волосся.

Уже за малого збільшення мікроскопа добре видно, що сальна залоза є багатоклітинною, її кінцеві відділи мають форму видовжених пухирців – альвеол, що галузяться (рис. 2.16). Вивідна протока сальних залоз не галузиться, тому вони належать до *багатоклітинних простих розгалужених альвеолярних залоз*.

На препараті залоза може бути розрізана по-різному. Вивідна протока частіше не потрапляє до розрізу, і в таких випадках секреторні відділи виглядають як ізольовані острівці. Кінцеві відділи залози мають характерну гроноподібну форму і складаються з великих залозистих клітин (*себоцитів*), що відрізняються за формою, розміром та будовою залежно від їхньої локалізації в залозі.

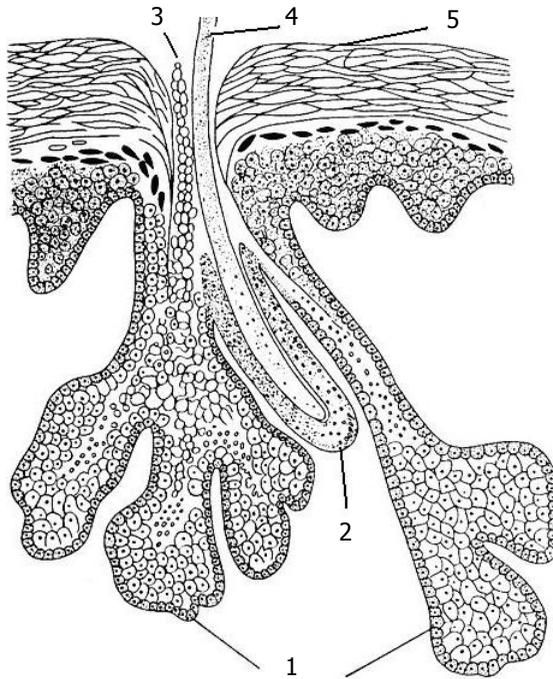


Рис. 2.16. Схема будови сальної залози шкіри:
 1 – сальна залоза; 2 – волосяний фолікул;
 3 – виділення секрету сальної залози,
 4 – стрижень волоса; 5 – поверхня епідермісу

Периферичний шар, розташований ближче до основи залози на межі зі сполучною тканиною, складається з одного ряду дуже дрібних камбіальних клітин з невеликими овальними ядрами. Наступний шар містить великі за розміром клітини кулястої або багатокутної форми. Їхні ядра також мають кулясту форму. Клітини розташованих вище шарів ще відчутніше збільшуються за розміром. У цитоплазмі клітин, у міру наближення до протоки, виникає все більше жирових крапель, які не забарвлюються звичайними водними гістологічними барвниками, тому цитоплазма здається світлою, наче заповненою прозорими пухирцями (таку

цитоплазму називають "пінистою"). Ближче до протоки жирові краплі зливаються, і в найглибших шарах уся цитоплазма клітини повністю заповнена жиром.

Разом із накопиченням жиру відбувається процес дегенерації цитоплазми та ядра. На препараті помітно, що цитоплазма наприкінці цього процесу залишається у вигляді тонких прошарків між краплинами жиру, а ядра зменшуються, ущільнюються і зморщуються (підноз ядра). Зрештою клітина остаточно руйнується, а її вміст, що складається із жиру, залишків цитоплазми та ядра, у вигляді секрету надходить у протоку сальної залози і виводиться на поверхню, утворюючи сальну плівку волосся й епідермісу. Нагадаємо, що тип секреції, при якому утворення секрету пов'язане з розпадом та загибеллю клітин, називається *голокриноним*.

Відновлення клітин залози здійснюється за рахунок мітотичних поділів дрібних клітин базального шару.

Препарат 13. Щитоподібна залоза собаки (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 14, кольор. вст.; рис. 2.17, *схема*).

Щитоподібна залоза є ендокринною залозою, яка зберігає гормон у сферичних порожнинах – *фолікулах*, сформованих секреторними клітинами (рис. 2.17). При секреції гормону відбувається його реабсорбція з просвіту фолікула, вивільнення в інтерстиціальний (міжклітинний) простір та дифузія в розвинену капілярну сітку, що оточує кожний фолікул.

За малого збільшення мікроскопа на препараті видно, що залоза утворена численними фолікулами різного діаметра, стінка яких сформована секреторними епітеліальними клітинами – *тироцитами*. За великого збільшення помітно, що стінка фолікула щитоподібної залози складається з одношарового кубічного, а в деяких випадках – циліндричного епітелію, який розташовується на базальній мембрані.

Цитоплазма тироцитів забарвлена в рожевий колір, а ядра (кулястої форми, з великою кількістю хроматину), розташовані поблизу базальної мембрани, – у темно-синій.

Фолікули щитоподібної залози розміщуються компактно і розділені тонкими прошарками сполучної тканини зі щільною сіткою кровоносних капілярів. Порожнина фолікулів заповнена

колоїдом, забарвленим у рожевий колір. За хімічною природою колоїд є комплексом тиреоїдних гормонів з глікопротеїном, який має виражену еозинофільність.

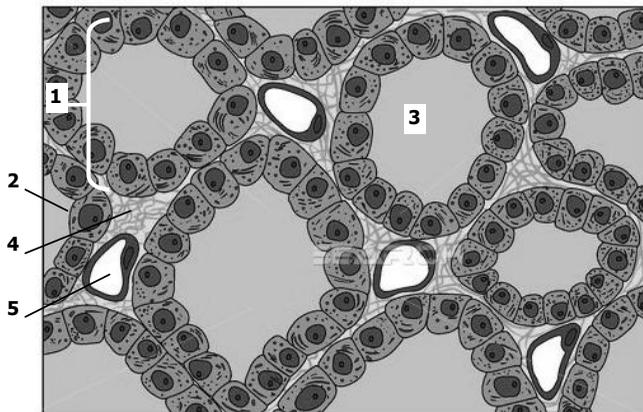


Рис. 2.17. Схема будови щитоподібної залози:
1 – фолікул; 2 – тироцити;
3 – просвіт фолікула, заповнений колоїдом;
4 – сполучна тканина; 5 – капіляр

Запитання для самоперевірки

1. Характерні ознаки епітеліальної тканини.
2. Джерела розвитку епітеліальних тканин.
3. Морфофункціональні особливості епітелію.
4. Класифікація епітеліальних тканин – філогенетична та морфофункціональна.
5. Будова різних видів епітелію. Приклади їхньої локалізації в організмі.
6. Базальна мембрана. Будова, функції.
7. Функціональні типи епітелію, їхні особливості.
8. Регенераційна здатність та проліферація епітелію.
9. Види епітеліальних тканин.
10. Функції одношарового епітелію.
11. Наведіть приклади локалізації різних видів епітелію в організмі.
12. Іннервація одношарового епітелію.
13. Яким чином клітини епітеліальних пластів утримуються разом?
14. Як відбувається живлення епітеліальних тканин?

15. Загальні риси епітелію шкіри, рогівки ока й ротової порожнини.
 16. Механізм утворення рогового шару епітелію шкіри.
 17. У яких випадках можуть мати місце явища гіперкератозу?
 18. Залозистий епітелій. Характеристика, функції.
 19. Живлення залозистого епітелію.
 20. Особливості іннервації залозистого епітелію.
 21. Різновиди залоз за типом секреції.
 22. Будова секреторних клітин.
 23. Принципи класифікації екзокринних залоз. Морфологічна класифікація екзокринних залоз.
 24. Порівняння будови і функцій ендокринних та екзокринних залоз.
- Приклади.
25. Типи секреції гландулоцитів, їхні особливості.
 26. Поняття про секреторний цикл.
 27. Особливості регенерації залозистого епітелію.

Розділ 3

ТКАНИН ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТКАНИН ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Система тканин внутрішнього середовища включає кров і сполучні тканини, які, у свою чергу, поділяють на дві групи: власне сполучні тканини та скелетні. Незважаючи на велику кількість різновидів тканин і клітинних типів, що входять до їхнього складу, тканини внутрішнього середовища мають спільні риси структурно-функціональної організації:

- у нормі відсутній контакт із зовнішнім середовищем;
- клітини є неполярними;
- наявна розвинута міжклітинна речовина;
- наявні рухомі клітини;
- тканини мають загальне джерело розвитку в онтогенезі (мезенхіма).

Функції тканин внутрішнього середовища надзвичайно різноманітні, але загалом – це забезпечення гомеостазу. До загальних функцій тканин внутрішнього середовища належать:

- **трофічна** – пов'язана з регуляцією живлення різних тканинних структур, участю в обміні речовин і підтриманням гомеостазу внутрішнього середовища організму;
- **захисна** – захист організму від механічних впливів, знешкодження чужорідних речовин;
- **морфогенетична** (структуроутворювальна);

• **опорна** – формування волокнистих основ усіх органів, формування тканинних комплексів і забезпечення загальної структурної організації органів (утворення капсул, внутрішньоорганних перетинок), мінералізація міжклітинної речовини скелетних тканин;

• **пластична** – адаптація до змін умов існування, регенерація, участь у заміщенні дефектів органів при їхньому ушкодженні (наприклад, формування рубцевої тканини при загоєнні ран);

• **транспортна** – яскраво виражена для крові та лімфи, полягає в перенесенні поживних речовин, газів, продуктів метаболізму, біорегуляторів. Тісно пов'язана з дихальною, регуляторною, екскреторною функціями.

Усі тканини внутрішнього середовища мають два основні компоненти – *клітини* і *позаклітинний матрикс*. Позаклітинний матрикс є домінуючим компонентом, саме він визначає фізико-хімічні властивості тканини кожного типу. Складається з *основної речовини* (до її складу входять *глікозаміноглікани*, *протеоглікани* і *глікопротеїни* в різних співвідношеннях, що, певною мірою, визначає гістологічний тип тканини) і *волокнистого елемента*, представленого різними за хімічним складом, кількістю та розташуванням волокнами (наприклад, *колагеновими* та *еластичними*).

Клітини тканин внутрішнього середовища представлені великою кількістю клітинних типів, серед яких, за їхніми основними функціями, можна виділити декілька базових:

• клітини, що відповідають за синтез і підтримання позаклітинного матриксу – *фібробласти* та кінцеві форми їхнього розвитку – *фіброцити*. У деяких тканинах наявні фібробласти з додатковими скоротливими властивостями – *міофібробласти*;

• клітини, що відповідають за зберігання та метаболізм жиру – *адипоцити*;

• клітини із *захисними та імунними функціями*. До цієї групи входять *тучні клітини*, *тканинні макрофаги*, усі типи клітин білої крові.

Клітинні популяції тканин внутрішнього середовища здатні до поновлення і регенерації.

Отже, тканини внутрішнього середовища відрізняються за складом, кількістю, співвідношенням і особливостями розташування волокнистих структур, фізико-хімічними властивостями основної речовини матриксу, клітинним складом. Ембріональною сполучною тканиною, яка дає початок усім видам зрілої сполучної тканини, є *мезенхіма*. Класифікація зрілих сполучних тканин на основі вказаних особливостей, а також з урахуванням їхніх функцій, представлена в табл. 3.1.

Таблиця 3.1. Класифікація тканин внутрішнього середовища

Система крові	Мієлоїдна (кров)			
	Лімфоїдна (лімфа)			
Сполучна тканина	Власне сполучна тканина	Сполучна тканина зі спеціальними властивостями (ретикулярна, жирова, слизова)		
		Волокниста	Пухка (міжтканинні прошарки в органах, навкруги судин та нервів)	
			Щільна	Оформлена (сухожилки, зв'язки, апоневрози)
				Неоформлена (сітчастий шар дерми тощо)
	Скелетні тканини	Хрящові тканини	Гіалінова	
			Еластична	
			Волокниста	
		Кісткові тканини	Пластинчаста	
Ретикулофіброзна				
Цемент і дентин зуба				

Особливою тканиною є система крові, яка належить до тканин внутрішнього середовища, оскільки походить із того ж ембріонального джерела, що й усі сполучні тканини – із мезенхіми. Але кров, на відміну від інших різновидів сполучної тканини, не виконує опорної та підтримуючої функції, а її міжклітинна речовина рідка і зовсім не містить волокнистих структур. Тому іноді кров розглядають як окремий тип тканин.

Сполучну тканину поділяють на дві групи: *скелетні тканини* та *власне сполучні*. Вони, у свою чергу, підрозділяються на *сполучні тканини зі спеціальними властивостями* (ретиккулярна тканина, жирова, слизова) і *волокнисту власне сполучну тканину*.

Остання представлена різними тканинними типами з різними фізичними властивостями, що залежать від вмісту і характеру розташування волокон. За цими ознаками її поділяють на *пухку* та *щільну*. Пухка містить дещо більше клітин і аморфної речовини, а щільна – волокнистих структур. Щільну сполучну тканину, залежно від розташування волокнистих структур, поділяють на *оформлену* (упорядковане розташування волокон) і *неоформлену* (розташування волокон невпорядковане).

Хрящові та *кісткові* тканини є високоспеціалізованими формами сполучної тканини. За структурно-функціональними особливостями вони об'єднані в одну окрему групу скелетних сполучних тканин.

МЕЗЕНХІМА ЯК ДЖЕРЕЛО ПОХОДЖЕННЯ ТАКАНИН ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Мезенхіма є одним із різновидів недиференційованої пухкої сполучної тканини (зародкова сполучна тканина), яка походить переважно з мезодерми, хоча деякі компоненти мезенхіми надходять з інших зародкових листків, *наприклад*, від клітин нервового гребня, який є похідним ектодерми. Мезенхімні клітини є джерелом утворення всіх тканин внутрішнього середовища (кровотворної тканини і самої крові, лімфатичної системи, усіх видів сполучної тканини), а також мікроглії (гліальні макрофаги), гладенької м'язової тканини, судин.

Морфологічно мезенхіма характеризується значною кількістю основної міжклітинної речовини і наявністю пухких агрегатів ретикулярних волокон і неспеціалізованих клітин. Мезенхімні клітини мають виражені відростки, якими вони з'єднуються між собою, утворюючи пухку сітку (рис. 3.1; рис. 15, кольор. вст.). Клітини можуть легко мігрувати (для них характерний амебоїдний рух) і фагоцитувати чужорідні часточки. Разом із клітинною рідиною клітини мезенхіми становлять внутрішнє середовище зародка. З розвитком зародка в мезенхіму мігрують клітини іншого походження, і з певної стадії розвитку мезенхіма є мозаїкою клітин з різних зародкових листків і ембріональних зачатків. Проте морфологічно всі клітини мезенхіми мало чим відрізняються одна від одної й можуть бути диференційовані тільки дуже чутливими методами дослідження (*наприклад*, імуноцитохімічними або електронно-мікроскопічними).

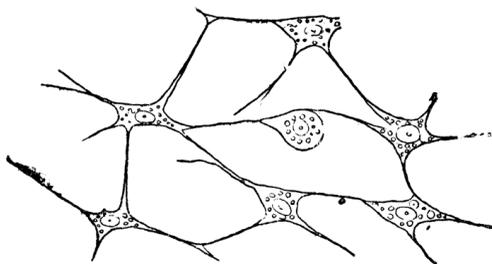


Рис. 3.1. Схема організації клітин у мезенхімі

КРОВ

Кров традиційно класифікується як спеціалізована форма сполучної тканини. До сполучної тканини вона належить за комплексом ознак:

- мезенхімальне походження її клітин (всі типи клітин крові формуються у сполучній тканині кісткового мозку);

- низьке співвідношення клітин до рідкої міжклітинної речовини, плазми крові;
- хімічний склад плазми значною мірою подібний до тканинної рідини інших сполучних тканин;
- деякі клітини крові, особливо лімфоцити і моноцити, вільно переміщуються між кров'ю та іншими сполучними тканинами.

Кров виконує життєво важливі **функції**:

- **захисну** – забезпечення гуморального і клітинного імунітету;
- **дихальну** – перенесення кисню та вуглекислоти;
- **трофічну** – перенесення поживних речовин;
- **екскреторну** – виведення продуктів обміну;
- **гуморальну** – забезпечення транспорту гормонів та інших біологічно активних речовин до тканин-мішеней;
- **гомеостатичну** – підтримання сталості внутрішнього середовища організму.

У дорослої людини об'єм крові досягає приблизно 5,0–5,5 л (7–8 % від ваги тіла). Кров складається із плазми і формених елементів. На плазму припадає близько 55 % об'єму крові. До формених елементів крові відносять еритроцити, лейкоцити та тромбоцити.

Плазма крові

Плазма крові є колоїдним розчином, що містить у собі 90 % води і 10 % сухого залишку. В останньому близько 7 % становлять білки і 3 % – інші органічні та мінеральні речовини. рН плазми дорівнює 7,36. Між плазмою і позаклітинною рідиною тканин організму відбувається постійний обмін.

Серед білків плазми виділяють:

- *Альбуміни* – забезпечують і підтримують осмотичний тиск та транспортують у системі крові цілий ряд речовин (жирні кислоти, білки тощо);

- *Глобуліни* – неоднорідна група білків, їх поділяють на альфа-, бета- і гаммаглобуліни (у цій фракції містяться антитіла); до глобулінів належать деякі білки, що відповідають за транспорт ліпідів та іонів деяких важких металів;
- *Фібриноген* – розчинний білок, здатний полімеризуватися до нерозчинної форми – *фібрину* – у процесі зсідання крові;
- Білки з різноманітними важливими функціями – *ліпопротеїни, трансферин, протромбін* (фактор коагуляції II) тощо.

Формені елементи крові

Клітини крові поділяють на три функціональні класи – червоні клітини крові (*еритроцити*), білі клітини крові (*лейкоцити*) і *тромбоцити*. Усі вони утворюються в червоному кістковому мозку в процесі *гемопоезу*.

Еритроцити переважно залучені до транспорту кисню і двоокису вуглецю і функціонують виключно в судинній системі. Усі еритроцити крові та їхні попередники в кістковому мозку складають *еритрон*.

Лейкоцити є важливою частиною захисної та імунної систем організму і діють переважно за межами судин – у тканинах.

Тромбоцити здійснюють контроль процесів кровотечі (підтримують гемостаз), закриваючи дефекти в судинній стінці й беручи участь у каскаді тромбоутворення.

Еритроцити. Високодиференційовані, нездатні до активного руху клітини пристосовані до виконання їхньої основної функції – транспорту кисню та діоксиду вуглецю, що здійснюється завдяки наявності в них залізовмісного дихального пігменту *гемоглобіну*, який у великій кількості синтезується в еритроцитах ще під час їхньої диференціації в кістковому мозку. Перед виходом у кровеносне русло клітини втрачають ядро, а через деякий час (24–48 годин) дегенерують і всі органели. Отже, вміст повністю диференційованого еритроцита – це оточені плазмолемою розчин гемоглобіну і невелика кількість ферментів, необхідних для підтримання цілісності мембрани та здійснення транспортної функції. Кількість еритроцитів дорівнює в чолові-

ків від $3,9 \times 10^{12}$ до $5,5 \times 10^{12}$ в 1 л, у жінок – від $3,7 \times 10^{12}$ до $4,9 \times 10^{12}$ в 1 л. Зазвичай еритроцити у людини і ссавців мають форму двовгнутих дисків (їх називають *дискоцитами*). Це дозволяє їм при тому самому об'ємі збільшувати площу поверхні на 20–30 %. Крім того, така форма, разом із високою плинністю плазмолемі, дозволяє дискоцитам (їхній середній діаметр становить 7,2 мкм) легко деформуватись і проходити через найменші капіляри (діаметр 3–4 мкм). У нормі дискоцити становлять 80 % від загальної кількості еритроцитів. Інші 20 % можуть бути молоді (*ретикулоцити*) і старіючі форми еритроцитів. Форму еритроцитів підтримують *бетасіалоглікопротеїн* у мембрані еритроцита і каркас із фібрилярного білка *спектрину*, який зсередини прилягає до плазмолемі і пов'язаний з нею іншим білком – *анкерином*. На зовнішній поверхні плазмолемі розташовані олігосахариди гліколіпідів та глікопротеїнів, які утворюють глікокалікс та визначають антигенний склад еритроцитів (наявність в них аглютиногенів, які визначають групу крові).

Гемоглобін становить одну третину загальної маси еритроцита. Гемоглобін є складним білком, побудованим з білкової частини – *глобіну* та небілкової групи – *гему*, що містить залізо. Гемоглобін легко 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 – *карбоксихемоглобін*.

Процеси зв'язування, транспорту і вивільнення кисню гемоглобіном не залежать від метаболізму еритроцита, проте еритроцити використовують енергію для збереження нормального електролітного балансу, підтримання атомів заліза і клітинних ферментів у відновленій (активній) формі. Оскільки еритроцити не мають мітохондрій, необхідна для цього енергія надходить виключно за рахунок анаеробного розщеплення глюкози.

Термін життя еритроцитів людини – 120 діб. Цей період визначається їхньою здатністю підтримувати форму двовгнутих дисків. За відсутності відповідних органел еритроцити не в

зможі відновлювати відпрацьовані ферменти і мембранні білки (зокрема, мембранні іонні насоси), що веде до зниження здатності підтримувати іонний вміст еритроцитів, надходження води і набуття клітинами сферичної форми. Такі клітини видаляються з кровообігу селезінкою та печінкою.

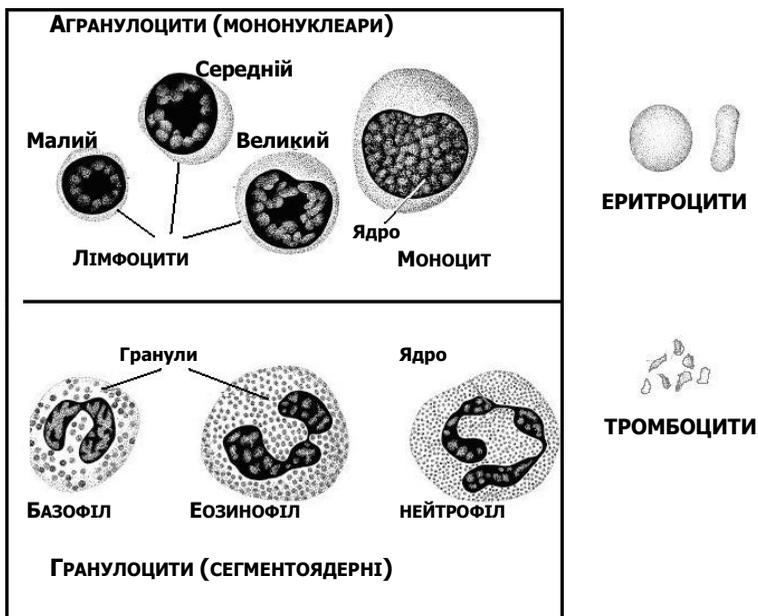
Ретикулоцити – незрілі форми еритроцитів, що вивільнюються в кровеносне русло з кісткового мозку. Вони вже не мають ядра, але містять ще достатню кількість мітохондрій, рибосом та елементів апарату Гольджі, щоб завершити формування цитоскелету і синтез гемоглобіну. Повне перетворення їх на зрілі еритроцити відбувається протягом 24–48 годин. Ретикулоцити становлять не більше 1 % від усіх циркулюючих еритроцитів. При зменшенні рівня еритроцитів (при кровотечах або гемолізі) у кістковому мозку зростає продукція еритроцитів, а отже, збільшується і вихід ретикулоцитів у циркуляторне русло.

Лейкоцити – клітини з вираженими захисними функціями, беруть участь у захисті організму від інфекцій і чужорідних речовин. Вони мають ядро і всі цитоплазматичні органели, не містять пігментів, здатні до виходу із судин у навколишні тканини (*diapedезу*) та активного пересування шляхом утворення псевдоподій. Виконують захисну функцію. У дорослої людини в 1 л крові міститься від $4,0 \times 10^9$ до $1,1 \times 10^{10}$ лейкоцитів. Ті чи інші відхилення від цієї кількості зазвичай є показником певної патології в організмі.

Усі лейкоцити, залежно від наявності чи відсутності специфічної зернистості в їхній цитоплазмі, поділяють на *гранулоцити* (мають специфічні гранули) та *агранулоцити* (не містять специфічної зернистості) (рис. 3.2; рис. 16, кольор. вст.). Залежно від забарвлення зернистості гістологічними барвниками гранулоцити підрозділяють на три групи: *нейтрофільні*, *еозинофільні* (*ацидофільні*) і *базофільні*, а агранулоцити – на *лімфоцити* й *моноцити*. Розрізняють лейкоцити і за морфологією їхніх ядер: *сегментоядерні*, ядро яких представлене декількома частками (нейтрофіли, базофіли, еозинофіли) і *мононуклеари*, велике ядро яких є несегментованим (табл. 3.2).

Гранулоцити. *Нейтрофільні гранулоцити* становлять 48–78 % від загальної кількості лейкоцитів. Розміри гранул

0,2–0,5 мкм. Є два типи гранул нейтрофілів: *специфічні* та *азурофільні*.



ЛЕЙКОЦИТИ

Рис. 3.2. Загальна морфологія клітин крові. *Схема*

Специфічні гранули, більш дрібні й численні, містять бактериостатичні та бактерицидні речовини – *лізоцим* (руйнує бактеріальну стінку), *лужну фосфатазу*, білок *лактоферин* (зв'язує іони заліза, сприяючи злипанню бактеріальних клітин, гальмує продукцію нейтрофілів у кістковому мозку). Азурофільні гранули більші, забарвлюються у фіолетово-червоний колір. Вони є первинними лізосомами, містять лізосомальні ферменти, а також *міслопероксидазу*, яка продукує молекулярний кисень з пероксиду водню, виявляючи таким чином бактерицидну дію. Азурофільні гранули у процесі диференціювання нейтрофілів виникають раніше, тому їх називають первинними, на відміну від вторинних – специфічних.

У цитоплазмі нейтрофілів органели розвинені слабо. Характерна наявність включень глікогену, ліпідів. Нейтрофіли мають здатність активно рухатися у тканинах до вогнищ запалення й фагоцитувати мікроорганізми та інші дрібні частинки. І. І. Мечников назвав їх мікрофагами.

Таблиця 3.2. Класифікація лейкоцитів за морфологією їхніх ядер

Сегментоядерні	
	Сегментоядерні нейтрофіли. Висока варіабельність ядер з більш ніж двома окремими частками, з'єднаними вузькими ядерними нитками. Ядра, як правило, забарвлюються в темно-синій, іноді майже чорний колір.
	Базофіли і еозинофіли. Мають ядра з двох часток, з'єднаних вузькою смужкою ядерного матеріалу. Ці дволопатеві ядра, як правило, "сховані" за цитоплазматичними гранулами, щільні, забарвлені у більш світлий синій колір, ніж у нейтрофілів.
	Моноцити. Містять ядра зі світлішими округлими або неправильними везикулами. Форма підковоподібна, але може не виявлятися, що залежить від кута зору. Це найменш щільно забарвлені ядра лейкоцитів, "пінистого" синього кольору.
Мононуклеари	
	Лімфоцити і плазматичні клітини. Мають округлі ядра, що можуть займати більшу частину об'єму клітини. Це щільні, інтенсивно забарвлені ядра.

За формою ядер нейтрофільні гранулоцити поділяють на три групи (які є різними стадіями зрілості клітин): *юні*, *паличкоядерні* та *сегментоядерні*. Юні нейтрофіли мають ядро бобоподібної форми. Від загальної кількості вони становлять 0,5 %. Паличкоядерні нейтрофіли мають ядро у вигляді зігнутої палички, яка нагадує літеру S. Їхній вміст – 1–6 %. Сегментоядерні нейтрофі-

ли є зрілими клітинами, ядро яких складається з кількох сегментів, з'єднаних тонкими нитками хроматину (кількість сегментів від двох до п'яти). У нейтрофілах жінок в одному із сегментів ядра часто виявляється виріст у формі барабанної палички (*тільце Барра*) – невеликі скупчення статевого хроматину.

Еозинофільні (ацидофільні) гранулоцити становлять 0,5–5 % від загальної кількості лейкоцитів. Вони мають добре виражену специфічну зернистість. Ацидофільність їхніх гранул зумовлена наявністю аргінінзбагаченого основного білка (за його участю клітини здійснюють свою антипаразитарну функцію). Еозинофіли також містять лізосомні гідролітичні ферменти, *пероксидазу*, *еозинофільний катіонний білок*, а також *гістаміназу* (фермент, що руйнує гістамін – один з основних медіаторів запалення).

Органели в цитоплазмі еозинофілів розвинені слабо. Ядро найчастіше складається з двох сегментів, рідше – із трьох. Клітини рухомі, здатні до фагоцитозу, однак їхня фагоцитарна активність нижча за нейтрофільну.

Базофільні гранулоцити становлять 0,3–1 % від загальної кількості лейкоцитів, знаходяться в периферичній крові близько 1–2 діб. Специфічна зернистість забарвлюється за Романовським інтенсивно базофільно, метахроматично в пурпурно-фіолетовий колір. Метахромазія гранул зумовлена наявністю в них кислого *глікозаміноглікану гепарину*. Крім того, у гранулах містяться *гістамін*, *серотонін*, *пероксидаза*, *кисла фосфатаза*, а також фермент синтезу гістаміну – *гістидиндекарбоксілаза*. Крім специфічних гранул, у базофілах наявні також азурофільні гранули (лізосоми).

Ядра базофілів сегментовані, можуть мати 2–3 часточки. Базофіли є малорухомими клітинами, майже не здатними до фагоцитозу. Їхня функція полягає в метаболізмі гістаміну й гепарину, вони беруть участь у регуляції процесів зсідання крові та проникності судин, в імунологічних реакціях, зокрема в реакціях алергічного характеру.

Агранулоцити. Агранулоцити поділяють на лімфоцити і моноцити. *Лімфоцити* в крові дорослих становлять 19–38 % від загальної кількості лейкоцитів. Залежно від розмірів на рівні світлової мікроскопії розрізняють малі, середні й великі лімфо-

цити. Великі зустрічаються у новонароджених та дітей, у крові дорослих вони не виявляються. Для всіх видів лімфоцитів характерна наявність інтенсивно забарвленого ядра округлої або бобоподібної форми. У цитоплазмі міститься невелика кількість азурофільних гранул (лізосом).

За походженням та імунними функціями лімфоцити поділяють на два основні різновиди – Т- і В-лімфоцити. *Т-лімфоцити*, або тимусозалежні лімфоцити, набувають остаточної спеціалізації в тимусі, забезпечують реакції клітинного імунітету й регуляцію гуморального імунітету. Вони є довгожителами, оскільки можуть жити від кількох до десятків років. Серед популяції Т-лімфоцитів розрізняють кілька субпопуляцій: *Т-кілери*, або клітини-вбивці, специфічний цитотоксичний ефект яких забезпечує протипухлинний і трансплантаційний імунітет; *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 довго зберігають інформацію про антиген.

В-лімфоцити (бурсозалежні) утворюються у птахів у фабрицієвій сумці (бурсі, *bursa Fabricius*), а в людини – у червоному кістковому мозку, а також у лімфатичних фолікулах шлунково-кишкового тракту. Вони забезпечують гуморальний імунітет, здатні перетворюватись у *плазмоцити*, котрі продукують захисні білки-імуноглобуліни (антитіла).

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

Моноцити становлять 3–11 % від загальної кількості лейкоцитів. За діаметром вони є найбільшими клітинами серед лейкоцитів. Ядро найчастіше підково- або бобоподібне. Цитоплазма забарвлюється у блідо-блакитний колір, у ній містяться всі органели, різна кількість дрібних азурофільних лізосом (найчастіше біля ядра). Моноцити рухомі, здатні до фаго- та піноцитозу – для них характерна наявність пальцеподібних виростів цитоплазми, утворення фагоцитарних вакуоль, у цитоплазмі міститься велика кількість піноцитозних везикул.

Моноцити перебувають у крові недовго – 1,5–4 доби, після чого вони виходять із судин і в тканинах перетворюються на тканинні макрофаги, які є кінцевою стадією диференціювання цих клітин крові. Отже, моноцити належать до макрофагічної системи організму.

Тромбоцити, або кров'яні пластинки, – без'ядерні фрагменти (округлої або веретеноподібної форми) гігантських клітин кісткового мозку – *мегакаріоцитів*. Кількість їх становить $200\text{--}300 \times 10^9$ на 1 л крові. Функцією тромбоцитів є участь у процесах зсідання крові. Вони здатні утворювати конгломерати, навколо яких виникають нитки фібрину, що сприяє утворенню тромбу, який закриває пошкоджену судину. Тромбоцити також виділяють речовини, що викликають звуження судини при її пошкодженні та зменшення проникності судинної стінки.

Формені елементи крові, які є високодиференційованими клітинами, мають обмежений термін життя. Сталість якісного та кількісного складу формених елементів крові досягається їхнім постійним утворенням, розвитком, що позначається терміном *гемопоез*, або *кровотворення* (рис. 17, кольор. вст.). Ембріональний гемопоез починається в жовтковому мішку, продовжуючись у печінці, селезінці, а також тимусі й лімфатичних вузлах (формування лімфоцитів). Після народження кровотворення відбувається в кровотворних органах – червоному кістковому мозку плоских і довгих трубчастих кісток, селезінці, лімфатичних вузлах, тимусі. Процес утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів називається *мієлопоез*, а процес утворення лімфоцитів і плазмоцитів – *лімфопоез*.

Сьогодні загальноновизнаною є *унітарна теорія кровотворення*, згідно з якою всі зрілі формені елементи крові походять з однієї загальної родоначальної клітини, її називають *стовбуровою кровотворною клітиною* (СКК).

Характерні ознаки СКК:

- поліпотентність, тобто здатність диференціюватись у напрямках усіх видів формених елементів крові;
- здатність до самопідтримання протягом часу, близького до терміну існування самого організму людини;

- незважаючи на високу здатність до проліферації, стовбура клітина в нормі поділяється дуже рідко, перебуваючи в G₀-фазі клітинного циклу;

- СКК знаходяться у стані постійної та інтенсивної міграції з одних кровотворних органів у інші через кров.

У дорослих ссавців СКК скупчені в основному в червоному кістковому мозку (на 10¹⁰ ядерних клітин кісткового мозку припадає 50 СКК). Виникають стовбурові клітини крові в ембріональному періоді в жовтковому мішку й потім розселяються по всій кровотворній системі. СКК дорослих тварин є їхніми нащадками.

Препарат 1. Мезенхіма зародка курчати (забарвлення гемато-ксиліном та еозином; рис. 15, кольор. вст.).

Препарат є поперечним зрізом зародка курчати на четверту добу інкубації. Ембріональна мезенхіма є джерелом утворення всіх типів тканин внутрішнього середовища. Мезенхімні клітини відносно неспеціалізовані й здатні диференціюватися в усі типи клітин зрілих сполучних тканин. Певна кількість їх при цьому зберігається в повністю сформованих, зрілих тканинах ("збережені" мезенхімні клітини слугують плюрипотентним джерелом клітин, необхідним для заміщення або репарації).

За малого збільшення мікроскопа помітно, що простір між внутрішніми органами зародка заповнений мезенхімою, яка має вигляд сіточки. За великого збільшення видно, що мезенхімні клітини мають веретеноподібну або зіркоподібну форму. Вони з'єднуються між собою своїми довгими тонкими відростками, утворюючи сітчастий остов, у петлях якого розміщується міжклітинна речовина – рідка чи напіврідка драглиста маса, яка не забарвлюється гістологічними барвниками. Кількість відростків цитоплазми мезенхімних клітин коливається від двох до чотирьох. Кожна клітина мезенхіми містить велике округле ядро з одним або декількома ядерцями, забарвленими в темно-синій колір.

Препарат 2. Мазок крові людини (забарвлення за Романовським – Гімзою; рис. 18, кольор. вст.).

У ході роботи на препараті необхідно ідентифікувати різні клітини крові. Для полегшення визначення та ідентифікації клітин на реальному препараті спочатку слід ознайомитися зі схемами мазків крові й морфологічними особливостями окремих клітин, представлених на них.

Мікроскопіювання препарату мазка крові слід проводити за допомогою імерсійної системи. На препарат наносять краплю імерсійної олії (конденсор при цьому має бути піднятим до кінця, а діафрагма відкрита). Об'єктив $\times 90$ занурюють в олію до контакту з препаратом. Потім мікрогвинтом піднімають тубус до отримання зображення.

На препараті еритроцитів більше, ніж інших клітин. Вони є без'ядерними клітинами правильної округлої форми. Їхня цитоплазма еозинофільна, забарвлена у світло-рожевий колір (її центральна ділянка тонша, ніж крайова, і забарвлена світліше).

За розміром нейтрофіли в 1,5–2,0 рази більші, ніж еритроцит. В їхній цитоплазмі добре помітна дрібна фіолетова зернистість. Ядра забарвлені в темно-фіолетовий колір, мають різну форму (залежно від зрілості клітини). Юні нейтрофіли мають ядро бобоподібної форми; паличкоядерні – суцільне, зігнуте у вигляді петлі, підкови або літери S; у зрілих сегментоядерних ядро розділене на сегменти, з'єднані перетинками.

Еозинофіли на мазку крові людини зустрічаються значно рідше. За розміром вони дещо більші за нейтрофіли, містять у цитоплазмі великі зерна, забарвлені в червоно-рожевий колір. Забарвлені у фіолетовий колір ядра клітин є зазвичай підково-подібними або розділеними на два сегменти.

Базофіли за розмірами такі самі, як і нейтрофіли. На мазку крові людини вони зустрічаються найрідше. Ядро цих клітин невизначеної форми. Темно-фіолетова зернистість скупчена переважно навкруги ядра.

У суттєво меншій кількості на мазку крові людини можна побачити незернисті лейкоцити. Серед них – лімфоцити і моноцити. Лімфоцити за розміром відповідають 1,0–1,5 еритроциту. Їхнє кругле темно-фіолетове ядро займає більшу частину клітини. Цитоплазма оточує ядро вузьким обідком. Лімфоцити можуть бути великими й малими. Частіше зустрічаються малі,

або Т-лімфоцити, які забезпечують клітинний імунітет. Цитоплазма Т-лімфоцитів або зовсім непомітна, або утворює тоненьку блідо-рожеву облямівку, що оточує ядро. У великих лімфоцитах, попередниках Т-лімфоцитів, ядро має овальну форму, а цитоплазма забарвлена в блідо-рожевий колір. Дуже рідко зустрічаються В-лімфоцити, або плазмочити, які забезпечують гуморальний імунітет.

Моноцити – найбільші за розміром клітини крові, вони в 4 рази більші за еритроцит. Ядро моноцитів велике, бобоподібне, темно-синього кольору. Їхня цитоплазма не містить зернистості, забарвлена у блакитно-сірий колір.

Тромбоцити (кров'яні пластинки) мають вигляд маленьких базофільних тілець невизначеної форми, забарвлених у світло-синій колір і найчастіше скупчених. Вони не містять ядер і є фактично частиною цитоплазми мегакаріоцитів.

Формені елементи крові містяться в міжклітинній речовині або плазмі крові, яка не забарвлюється гістологічними барвниками.

Після вивчення формених елементів крові слід вивести лейкоцитарну формулу, тобто відсоткове співвідношення різних форм лейкоцитів. Для їхнього підрахунку креслять у зошиті сітку зі 100 квадратів (10×10). П'ять верхніх рядів призначають для сегментоядерних нейтрофілів, шостий – для паличкоядерних. У наступних трьох рядах – лімфоцити. В останньому ряду – еозинофіли і моноцити. Форми лейкоцитів, що зустрілись при аналізі препарату, вносять у сітку, позначаючи їх початковими літерами. Рівномірність підрахунку досягається пересуванням препарату по зигзагоподібній лінії, причому в кожному зигзагу підраховують кількість клітин у 2–3 полях зору. Отримані результати заносять у таблицю (приклад якої наведено в табл. 3.3) і порівнюють з нормальною формулою крові.

При різних захворюваннях може змінюватися кількість різних видів лейкоцитів. Наприклад, при запаленні збільшується кількість нейтрофілів, при інвазії гельмінтами, бронхіальній астмі, різних алергічних станах – еозинофілів, при туберкульозі – лімфоцитів тощо. Ці зміни є найважливішими діагностичними ознаками.

Таблиця 3.3. Лейкоцитарна формула крові людини

Лейкограма		
	Норма, %	Результати підрахунку, %
Лейкоцити	100	
Базофіли	0–1	
Еозинофіли	2–4	
Нейтрофіли:		
паличкоядерні	2–4	
сегментоядерні	55–65	
Лімфоцити	25–35	
Моноцити	6–8	

Препарат 3. Мазок крові жаби (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 19, кольор. вст.).

У мазку крові амфібій, як і в мазку крові людини, еритроцити є переважаючою формою (великі овальні клітини). Але на відміну від людини, еритроцити жаби мають ядро. Ядерні еритроцити зустрічаються і в інших амфібій, рептилій, риб і птахів і вони також більші за розміром, ніж людські. Інший тип клітин, котрі на мазку виглядають як темнозабарвлені вільні ядра еритроцитів – тромбоцити. Це ціла клітина з дуже невеликою кількістю цитоплазми. Уважно придивляючись, можна побачити вузький обідок слабо забарвленої цитоплазми. Тромбоцити амфібій значно більші за розміром, ніж тромбоцити ссавців, але виконують ту саму функцію згортання крові.

Серед білих клітин крові в мазку амфібій найбільше виявляються лімфоцити. При забарвленні за Романовським – Гімзою вони зазвичай виглядають як невеликі, сині, округлі клітини, іноді з цитоплазматичними виступами. Більшу частину клітини

займає кругле, синє ядро, цитоплазма ж має вигляд тоненького світло-блакитного кільця навколо нього. Є великі, середні та малі лімфоцити. Великі легко сплутати з моноцитами. Зверніть увагу, що моноцити, як правило, мають менші за розміром ядра і більшу кількість сіруватого кольору цитоплазми.

Нейтрофіли – друга за поширеністю група лейкоцитів у мазку амфібій. Вони, як правило, округлі й мають слабко-рожеве забарвлення. Ядра лопатеві (зверніть увагу на звужену частину, яка розділяє дві лопаті ядра). Лопаті можуть вказувати на вік клітини – у молодих нейтрофілів тільки одна лопать, у більш зрілих клітин їх дві або три.

Еозинофіли можуть бути легко виявлені серед лейкоцитів через червоне забарвлення гранул в їхній цитоплазмі. Як і в нейтрофілів, ядра еозинофілів лопатеві, хоча часто їх може бути не видно за гранулами. На еозинофіли у більшості амфібій припадає 1–15 % серед усіх лейкоцитів. Зауважимо, що в ході метаморфозу кількість еозинофілів збільшується, а після його завершення повертається до низьких рівнів.

Базофіли при забарвленні за Романовським – Гімзою майже завжди забарвлені у фіолетовий колір, що полегшує їхнє виявлення. Таке забарвлення забезпечується вмістом гранул, яких у цитоплазмі дуже багато, ці гранули, як правило, маскують ядра клітин. Базофіли здебільшого невеликі за розміром і не завжди круглої форми. У більшості амфібій базофільні лейкоцити становлять менш ніж 10 %.

Моноцити на препараті досить складно ідентифікувати через їхню схожість з великими лімфоцитами. Крім того, їх зазвичай мало в мазках крові – менше 5 %. Це клітини світло-синього кольору, у більшості випадків великі за розміром і різноманітні за формою (не завжди круглі). Їхні ядра також світло-блакитні, не лопатеві. Найкращий спосіб виявлення моноцитів – визначити ядерно-цитоплазматичне співвідношення. У моноцитах ядро займає лише половину або дві третини клітини. У лімфоцитів на ядро припадає понад 90 %. Крім того, у моноцитів у цитоплазмі, як правило, наявна певна кількість вакуоль, від чого цитоплазма здається пінистою.

ВЛАСНЕ СПОЛУЧНА ТКАНИНА

Для власне сполучної тканини характерний значний розвиток міжклітинної речовини як її *аморфного* компоненту, так і *волокнистого*, що суттєво збільшує її здатність протистояти механічним впливам. Кількість клітин у тканині при цьому зменшена, вони не утворюють пластів, як в епітеліальній тканині, а значні проміжки між ними заповнені гелеподібною *аморфною* (основною) речовиною.

До складу основної речовини у різних співвідношеннях (що певною мірою визначає гістологічний тип сполучної тканини) входять *глікозаміноглікани*, *протеоглікани* й *глікопротеїни*. Волокнистий елемент представлений *колагеновими*, *еластичними* та *ретиккулярними* (різновид колагенових) волокнами, кількість, щільність і характер розташування яких робить свій внесок у визначення гістологічного типу сполучної тканини.

Отже, співвідношення клітинних і волокнистих елементів та основної речовини визначає основні гістологічні типи власне сполучної тканини. Так, *пухка волокниста сполучна тканина* містить відносно більшу кількість клітин (різних клітинних типів) та волокон і меншу основної речовини. При переважанні волокнистого елемента міжклітинної речовини тканина є *щільною сполучною*.

Розташування волокон у щільній волокнистій власне сполучній тканині може бути різним. Якщо воно невпорядковане, то тканину називають *неоформленою*, а якщо упорядковане (взаємопаралельне розташування волокон) – *оформленою*.

Пухка волокниста власне сполучна тканина

Серед усіх різновидів сполучної тканини пухка волокниста є найпоширенішою. Вона міститься майже в усіх внутрішніх органах, утворює їхні оболонки, заповнює проміжки між органами, підстилає епітелій, супроводжує судини й нерви та виконує трофічну, захисну, опорно-захисну та обмінну функції.

Крім того, пухка сполучна тканина має і найбільш різноманітний клітинний склад. До її клітинних елементів належать:

- осілі клітини мезенхімного походження – *фібробласти, міофібробласти, фіброцити, фіброкласти, адвентиційні клітини, адипоцити*;

- рухомі (блукаючі) клітини, джерелом походження яких є стовбурові клітини крові (вони, у свою чергу, також походять із зародкової мезенхіми) – *макрофаги, плазмоцити, тучні клітини, лейкоцити*;

- *пігментоцити* – єдиний вид клітин у сполучній тканині, який походить не з мезенхіми, а з нервового зачатка.

В основній речовині пухкої волокнистої сполучної тканини неупорядковано розташовуються колагенові, еластичні та ретикулярні (різновид колагенових) волокна (рис. 20, 21 кольор. вст.).

Основні клітинні форми

Фібробласти (фібробластоцити) – найпоширеніші клітини волокнистої власне сполучної і, зокрема, пухкої сполучної тканини, відповідають за продукцію і підтримання компонентів позаклітинного матриксу (як аморфного, так і волокнистого), беруть участь у загоєнні ран. Вони здатні до проліферації та міграції. У пухкій сполучній тканині фібробласти розташовуються довільно, утворюють відростки, їхній розмір при цьому може змінюватись. Форма фібробластів може бути різноманітною.

Ядро фібробластів містить декілька ядерець: клітина інтенсивно синтезує білок, що відображається на її будові. Цитоплазма містить у великій кількості цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, добре виражений апарат Гольджі, багато мітохондрій. Наявні лізосоми й секреторні гранули, численні актинові мікрофіламенти й мікротрубочки.

Міофібробласти – це клітини, на які перетворюються фібробласти під дією певних чинників, наприклад механічного стресу. Вони поєднують у собі здатність до синтезу білків позаклітинного матриксу і скоротливі властивості (містять велику кількість актину і міозину), завдяки чому є функціонально поді-

бними до гладеньком'язових клітин (але на відміну від останніх мають добре розвинуту ендоплазматичну сітку). Міофібробласти виявляються в сполучних тканинах у місцях загоєння ран (сприяють змиканню їхніх країв).

Фіброцити – найбільш поширений тип клітин волокнистої власне сполучної тканини, є дефінітивними (кінцевими) формами розвитку фібробластів. Вони мають веретеноподібну форму і часто крилоподібні відростки. Містять невелику кількість органел, вакуоль, ліпідів і глікогену. Під світловим мікроскопом, як правило, помітні лише їхні овальні, іноді сплюснені, ядра. Синтетичні процеси (у тому числі синтез колагену) у фіброцитах різко знижені.

Адипоцити (жирові клітини) – нерухомі клітини, основна функція яких – зберігання резервного жиру, який бере участь у трофіці, енергоутворенні та метаболізмі води. Адипоцити розташовуються групами, рідше поодинокі, і, як правило, навколо кровоносних судин. Накопичуючись у великих кількостях, вони утворюють жирову тканину (власне сполучну тканину зі спеціальними властивостями).

У заповнених жиром адипоцитах велика центральна крапля нейтрального жиру (тригліцеридів) оточена тоненьким обідком цитоплазми, в якій міститься невелике сплюснене ядро. Кількість жирових включень в адипоцитах (як і кількість самих клітин) коливається. Так, "голодуючі" адипоцити містять лише декілька дрібних ліпідних крапель і схожі на фіброцити.

Адипоцити виконують також ендокринну функцію – вони секретують білок лептин, який бере участь у регуляції апетиту. Ці клітини живуть довго, а їхня кількість визначається числом преадипоцитів (ембріональних жирових клітин), закладених під час ембріонального та раннього постнатального розвитку.

Адвентиційні клітини (періцити, клітини Руже) – популяція малоспеціалізованих клітин, які розташовуються вздовж кровоносних судин і беруть участь у підтриманні їхнього тону, оскільки містять скоротливі елементи. Вони мають сплюснену або веретеноподібну форму, слабкобазофі-

льну цитоплазму, овальне ядро і невелику кількість органел. Вважається, що вони можуть диференціюватися у фібробласти, міофібробласти та адипоцити.

Макрофаги (макрофагоцити) – гетерогенна спеціалізована клітинна популяція захисної системи організму. Розрізняють дві групи макрофагів – *вільні* та *фіксовані*. До вільних відносять макрофаги саме пухкої сполучної тканини, або *гістіоцити*; серозних порожнин; запальних ексудатів; альвеолярні макрофаги легенів. Ці клітини здатні переміщуватися в організмі. Група фіксованих (резидентних) макрофагів складається з макрофагів кісткового мозку, кісткової тканини (остеобласти), селезінки, лімфатичних вузлів (дендритні макрофаги) внутрішньоепідермальних макрофагів (клітини Лангерганса), макрофагів ворсин плаценти (клітини Хофбауера), ЦНС (мікроглія).

Макрофаги мають гематогенне походження – утворюються зі стовбурової клітини крові, а також із промоноцита й моноцита крові. Разом з іншими фагоцитами вони утворюють так звану *макрофагічну систему організму*.

Для макрофагів пухкої волокнистої сполучної тканини характерне швидке повне оновлення – приблизно в 10 разів швидше, ніж для фібробластів. Вони беруть активну участь у запальних та імунних реакціях, є джерелом цілого ряду факторів – регуляторів клітинної проліферації й диференціювання.

Розмір і форма (округла, витягнута або неправильна) макрофагів варіює залежно від їхнього функціонального стану. Проте в цілому вони мають менші розміри, ніж фіброцити. "Неправильність" їхньої форми може спричинюватися їхньою фагоцитарною активністю, яка супроводжується формуванням цитоплазматичних виростів – *псевдоподій*.

Ядра макрофагів невеликого розміру, округлі, бобоподібні або неправильної форми, містять багато гетерохроматину. Цитоплазма базофільна, багата лізосомами, фагосомами та піноцитозними пухирцями. Інші органели розвинені помірно.

На поверхні плазмолемі макрофага містяться рецептори для пухлинних клітин, еритроцитів, лімфоцитів, антигенів, імуноглобулінів. Наявність рецепторів до імуноглобулінів забезпечує їхню участь в імунних реакціях.

Макрофаги синтезують ферменти для внутрішньоклітинного й позаклітинного розщеплення чужорідного матеріалу, антибактеріальні та інші біологічно активні речовини (протеази, кислі гідролази, піроген, інтерферон, лізоцим тощо). Вони виробляють фактори, які активують продукцію імуноглобулінів В-лімфоцитами, диференціювання Т- і В-лімфоцитів, цитологічні протипухлинні фактори, фактори росту тощо.

Плазматичні клітини (плазмоцити). Утворюються в лімфоїдних органах з В-лімфоцитів. Форма клітин округла або овальна. Ядро невелике, округлої або овальної форми, розташоване ексцентрично, містить в основному конденсований хроматин, розташування якого часто утворює характерний для плазмоцита малюнок – колеса зі спицями або годинникового циферблата (рис. 3.3, рис. 22, кольор. вст.).

Велика кількість гранулярної ендоплазматичної сітки з численними рибосомами (що зумовлює різку базофілію цитоплазми) забезпечує активний синтез імуноглобулінів. Добре розвинутий секреторний апарат дозволяє синтезувати і секретувати декілька тисяч молекул імуноглобулінів за секунду. Кількість плазмоцитів зростає при різних інфекційно-алергічних і запальних захворюваннях.

Тучні клітини (тканинні базофіли, лаброцити) є клітинами гематогенного походження. У людини вони виявляються в пухкій волокнистій сполучній тканині. Особливо багато тканинних базофілів у стінці органів шлунково-кишкового тракту, матці, молочній залозі, тимусі, мигдалинах. Вони часто розміщуються групами по ходу кровоносних судин мікроциркуляторного руслу.

Форма тканинних базофілів різноманітна: округла, овальна або неправильна (інколи клітини формують широкі відростки, що зумовлено їхньою здатністю до амебоїдного руху). Ядра клітин відносно невеликого розміру, зазвичай округлої або овальної форми, зі щільно розташованим хроматином. Органели розвинуті слабо.

Головною особливістю тучних клітин є наявність в їхній цитоплазмі численних гранул (розмір, склад і кількість яких варіює), що нагадують гранули базофільних лейкоцитів (рис. 23, кольор. вст.).

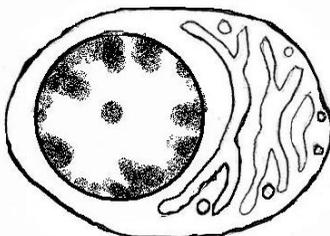


Рис. 3.3. Схема будови плазматичної клітини з характерним розташуванням хроматину в ядрі та з великою кількістю гранулярної ендоплазматичної сітки

Вміст гранул гетерогенний та, на додаток, і водорозчинний, що вимагає застосування спеціальних гістологічних методів для їхнього виявлення та ідентифікації самих тучних клітин. Менша частина гранул є азурофільними лізосомами, що забарвлюються ортохроматично. Але для більшості характерне явище *метахромазії* (при забарвленні барвниками тіазинового ряду, наприклад толуїдиновим синім, гранули, зв'язуючи такі барвники, змінюють їхній колір із синього на червоний (рис. 24, кольор. вст.)).

Тучні клітини беруть участь у зниженні згортання крові, підвищенні проникності гематотканинного бар'єра, у процесах запалення, імуногенезу тощо. Вміст їхніх гранул вивільнюється за будь-якої зміни фізіологічних умов та дії патогенів, що й пояснює гетерогенність його складу.

Гранули тучних клітин містять цілий ряд речовин, котрі мають велике фізіологічне значення. *Гепарин* (наявність якого зумовлює базофілію й метахромазію гранул) запобігає зсіданню крові, має протизапальну дію, стимулює активність ферменту ліпопротеїнліпази, сприяючи розпаду хіломікронів плазми (транспортних форм жирів). *Гістамін* (він становить 10 % вмісту гранул) викликає скорочення непосмугованих м'язів, розширення кровоносних капілярів і підвищення їхньої проникності (що

призводить до утворення локальних набряків – симптом кропивниці), є важливим медіатором запалення. Крім гепарину та гістаміну, гранули тучних клітин містять хондроїтинсульфат, гіалуронову кислоту, а в деяких тварин серотонін.

Тканинні базофіли походять від стовбурової кровотворної клітини, є довгоіснуючими клітинами, здатними проліферувати в тканинах.

Пігментоцити (пігментні клітини, меланоцити) містять у своїй цитоплазмі пігмент *меланін*. Ці клітини мають короткі, непостійної форми відростки, велику кількість меланосом (гранул меланіну) і рибосом. Частина меланосом з меланоцитів мігрує в кератиноцити базального та шипуватого шарів епідермісу. У цитоплазмі меланоцитів містяться біологічно активні аміни, які можуть брати участь (разом з тучними клітинами) у регуляції тону судин.

Меланоцити лише формально, за локалізацією, належать до сполучної тканини. Вони походять із клітин нервового гребеня, а не з мезенхіми.

Перехідні (мігруючі клітини). До цієї групи належать усі лейкоцити, що надійшли з крові, звідки вони потрапляють до сполучної тканини, "протискуючись" між ендотеліальними клітинами капілярів і венул (цей процес має назву *dianapedez*). Деякі з них здатні повертатися в кров, інші, перетворюючись на інакші тканинні форми, залишаються у сполучній тканині. Так, лімфоцити диференціюються в тканинні плазмодцити, моноцити – у тканинні макрофаги, а еозинофіли зберігають свій характерний зовнішній вигляд.

Міжклітинна речовина

Міжклітинна речовина пухкої волокнистої сполучної тканини складається з основної (аморфної) речовини й волокнистого компонента, представленого колагеновими, еластичними та ретикуліновими (різновид колагенових) волокнами. Міжклітинна речовина є структурно й хімічно гетерогенною системою, яка утворюється шляхом секреції сполучнотканинних клітин і надходження певних речовин із плазми крові, постійно резорбується та відновлюється.

Волокнистий компонент

Волокнистий компонент пухкої волокнистої сполучної тканини представлений колагеновими, ретикулярними (різновид колагенових) та еластичними волокнами (рис. 25, кольор. вст.).

Колагенові волокна – основний тип волокон у більшості різновидів сполучної тканини. Колаген – один з найпоширеніших білків в організмі тварин. На сьогодні відомо понад 20 форм колагену, які розрізняються за морфологією, амінокислотним складом, фізичними властивостями та поширенням. У переважній більшості тканинних структур зустрічаються колаген п'яти основних типів, зокрема ретикулін – колаген типу III, інші типи є достатньо специфічними.

Молекули колагену, довжина яких становить близько 280 нм, ширина 1,4 нм, побудовані із триплетів – трьох поліпептидних α -ланцюгів *проколагену* (попередника колагену), які ще у клітині (синтез проколагену відбувається у фібробластах) скручуються в єдину спіраль (молекулярний рівень організації). Проколаген секретується в міжклітинну речовину, де відбувається його подальша агрегація: відщеплюються кінцеві пептиди проколагену з утворенням *тропоколагену*, зв'язування молекул якого за допомогою водневих зв'язків призводить до утворення *протофібрил*, 5–6 протофібрил, поперечно зшиваються та утворюють *мікрофібрили* товщиною близько 5 нм (надмолекулярний рівень організації). За участю глікозаміногліканів та глікопротеїнів, які також секретуються фібробластами, утворюються колагенові фібрили товщиною 20–100 нм (фібрилярний рівень організації). Фібрили мають характерну поперечну посмугованість у вигляді світлих і темних смуг з періодом повторюваності 64 нм (рис. 25, А; 26, кольор. вст.). Колагенові волокна утворюються шляхом агрегації фібрил (від однієї до декількох десятків), мають товщину 1–10 мкм (волоконний рівень організації) і можуть складатися в пучки товщиною до 150 мкм.

Колагенові волокна містять 65 % води, здатні притягати воду й набрякати як у складі організму, так і поза ним. Такі властивості зумовлюють одну з функцій цих волокон в організмі – депонування води. При втраті крові вони віддають воду, сприяючи відновленню об'єму крові.

Колагенові волокна не здатні активно розтягуватися, але міцні на розрив, що й зумовило їхню головну функцію – опорно-механічну.

Ретикулярні (ретикулінові) **волокна** хімічно близькі до колагенових, оскільки складаються з колагену типу III, але відрізняються від них меншою товщиною, розгалуженістю та наявністю анастомозів. Ці волокна є *аргірофільними*, оскільки мають спорідненість до солей срібла. Вони формують тонку розгалужену підтримуючу сітку (ретикулум, що й зумовило їхню назву) у тканинах кровотворних органів – кістковому мозку, печінці, лімфоїдних органах, входять до складу базальних мембран, розташовуються навкруги судин, нервових волокон, входять до складу оболонки м'язових волокон. За здатністю до розтягнення ретикулярні волокна займають проміжне положення між колагеновими та еластичними.

Еластичні волокна зумовлюють еластичність сполучної тканини та її здатність до розтягнення. За міцністю та за вмістом води вони поступаються колагеновим.

Еластичні волокна тонші, ніж колагенові (0,2–1 мкм, але можуть досягати декількох мікрометрів, наприклад у вийній зв'язці), не утворюють пучків і широко анастомозують між собою (рис. 25,Б; кольор. вст.).

Основою еластичних волокон є глобулярний глікопротеїн – *еластин*, який синтезується фібробластами та гладенькими міоцитами у вигляді попередника – *тропоеластину* (молекулярний рівень організації, діаметр глобули становить 2,8 нм). Для еластину характерний високий вміст *проліну* й *гліцину*, а також двох похідних амінокислот – *десмозину* й *ізодесмозину*, які беруть участь у стабілізації молекулярної структури еластину й надають йому здатності до розтягнення (еластичності).

Молекули тропоеластину поза клітиною об'єднуються в ланцюжки – *еластинові протофібрили* товщиною 3–5 нм (надмолекулярний рівень організації), які за участю глікопротеїну *фібриліну* утворюють *мікрофібрили* товщиною 8–19 нм (фібрилярний рівень організації). Останній рівень організації – волоконний. Зрілі еластичні волокна містять близько 90 % аморфного компоненту еластичних білків (еластину) у центрі, а по периферії – мікрофібрили.

Основна речовина

Клітини й волокна сполучної тканини містяться в аморфному компоненті міжклітинної речовини або основній речовині, в утворенні якої беруть участь насамперед фібробласти. За фізико-хімічними властивостями – це напіврідкий гель непостійної в'язкості та хімічного складу (вміст основної речовини у різних видів сполучної тканини неоднаковий).

До складу основної речовини входять вода, білки плазми крові, неорганічні іони, продукти метаболізму паренхіматозних клітин, розчинні попередники колагену й еластину, глікопротеїни й утворені ними комплекси. Усі ці речовини перебувають у постійному русі й оновленні.

Глікозаміноглікани (ГАГ) (стара назва – мукополісахариди) є найпоширенішим органічним компонентом основної речовини. Виявлено сім різних типів ГАГ, кожний із яких складається з тих чи інших повторюваних дисахаридних одиниць. Молекули ГАГ містять багато гідроксильних, карбоксильних, сульфатних груп, що мають негативний заряд, легко приєднують молекули води та іони, зокрема Na^+ , і тому визначають гідрофільні властивості тканини. ГАГ беруть участь у формуванні волокнистих структур сполучної тканини, певною мірою визнають їхні механічні властивості, залучені до репаративних процесів сполучної тканини, регуляції росту та диференціюванні клітин. Переважаючим ГАГ у пухкій волокнистій сполучній тканині є *гіалуронова кислота*. ГАГ можуть утворювати ковалентні зв'язки з білками, формуючи *протеоглікани*.

Основна речовина підтримує тургор сполучних тканин, створює передумови для пересування здатних до руху клітин, робить можливим транспорт поживних речовин і продуктів метаболізму.

Щільна волокниста сполучна тканина

Щільні волокнисті сполучні тканини характеризуються відносно великою кількістю щільно розташованих волокон і незначною кількістю клітинних елементів й основної речовини між

ними. Залежно від характеру розташування волокнистих структур розрізняють оформлену і неоформлену щільну волокнисту сполучну тканину (рис. 3.4).

Оформлена щільна волокниста сполучна тканина

У тканині цього типу волокна розташовуються строго упорядковано і відповідно до умов, у яких функціонує орган, до складу якого входить сама тканина.

Оформлена щільна волокниста сполучна тканина входить до складу фіброзних мембран, зв'язок, сухожилків. Останні, з'єднуючи м'язи з кістками, зазнають дії вектора сили переважно в одному напрямку. Даний фактор є причиною строго паралельної орієнтації пучків волокон (у сухожилках це колагенові волокна).

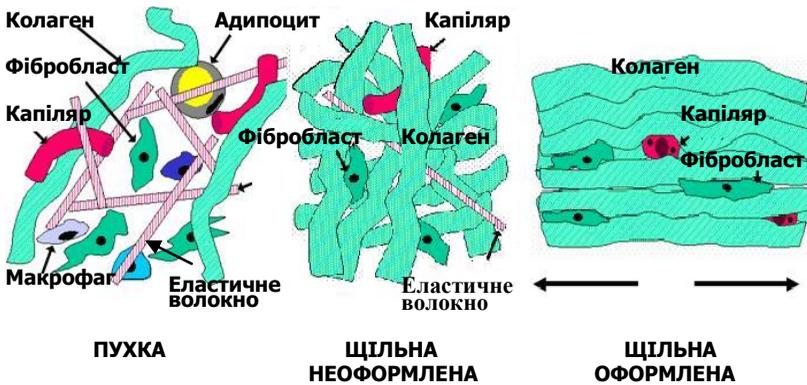


Рис. 3.4. Порівняльна схема будови волокнистих сполучних тканин

Між окремими пучками волокон розташовуються фіброцити, невелика кількість фіброblastів і основної речовини. Для тканини є характерним чергування пучків колагенових волокон і рядів фіброцитів. Кожний пучок колагенових волокон, відокремлений від сусіднього шаром фіброцитів, називається *пучком першого порядку*. Декілька пучків першого порядку, оточених тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини

(ендотенонієм), утворюють пучки другого порядку. А з них складаються пучки третього порядку, розділені перитенонієм (більш товстим прошарком пухкої волокнистої сполучної тканини). У крупних сухожилках можуть утворюватися пучки й четвертого порядку.

В ендотенонії та перитенонії проходять кровonosні судини, нерви і пропріоцептивні нервові закінчення, що надсилають у ЦНС сигнали про стан натягнення тканини сухожилків.

Неоформлена щільна волокниста сполучна тканина

Прикладом неоформленої щільної волокнистої сполучної тканини є сітчастий шар дерми шкіри. У його складі товсті пучки колагенових волокон ідуть у різних напрямках, що забезпечує шкірі здатність протистояти механічному впливові різного напрямку. Між пучками колагенових волокон містяться фібробласти й макрофаги, судинно-нервові пучки та основна міжклітинна речовина.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

Для сполучних тканин цієї групи характерний переважний розвиток того чи іншого різновиду клітинних елементів, а також ряд особливостей міжклітинної речовини.

Ретикулярна тканина

Ретикулярна тканина утворює сполучнотканинну строму кровотворних органів, формуючи мікрооточення для клітин крові, що дозрівають.

Тканина має сіткоподібну будову, складається з відросчастих ретикулярних клітин і ретикулярних (аргірофільних, тобто таких, що виявляються імпрегнацією сріблом) волокон.

Більшість ретикулярних клітин зв'язані з ретикулярними волокнами та між собою відростками, що приводить до формування тривимірної мережі.

Жирова тканина

Жирова тканина є скупченнями жирових клітин, адипоцитів, які зустрічаються у багатьох органах. Розрізняють два різновиди жирової тканини – *білу й буру*.

Біла жирова тканина широко розповсюджена в організмі людини (під шкірою, особливо в нижній частині черевної стінки, на сідницях і стегнах, де вони утворюють підшкірний жировий шар, у сальнику та брижі тощо). Тканина (утворена з адипоцитів, які містять одну велику краплю жиру) поділяється на частки різних розмірів і форми прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини, у яких присутні фібробласти, тканинні базофіли, лімфоцити, тонкі колагенові волокна, кровоносні та лімфатичні капіляри.

Біла жирова тканина відіграє роль депо високоенергетичного поживного матеріалу, яким для організму є нейтральні жири. Вона бере участь в обміні води, виконує амортизаційні функції.

Бура жирова тканина складається з адипоцитів, які містять у цитоплазмі велику кількість дрібних жирових включень. Ядро займає центральне положення. У клітині є значна кількість мітохондрій, їхні залізовмісні дихальні пігменти – цитохроми – зумовлюють бурий колір тканини. Адипоцити мають високу окисну здатність, а їхній обмін забезпечує вивільнення тепла, яке зігріває кров у численних капілярах між клітинами.

Отже, основна функція цієї тканини – терморегуляторна. Тканина зустрічається у глибоких шарах шкіри новонароджених ссавців і тварин, що впадають у сплячку. У дорослих міститься в невеликій кількості.

Пігментна тканина

Пігментна тканина збагачена пігментними клітинами – *меланоцитами*. Її багато в райдужній оболонці ока, у шкірі сосків молочних залоз тощо. Пігментні клітини відіграють захисну роль щодо пошкоджувальної дії сонячної радіації.

Слизова тканина

Слизова тканина в нормі зустрічається лише в зародків, складається переважно з гелеподібної основної речовини, з розвинутою сіткою макромолекул, що надає їй пружності,

невеликої кількості клітин (фібробластів, міофібробластів, гладеньком'язових клітин), колагену IV типу, який не формує волокнистих структур.

Слизова тканина входить до складу пупкового канатика у плоду (*Вартонові драгли*) і скловидного тіла ока.

Препарат 4. Пухка сполучна тканина (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 21, кольор. вст.; рис. 3.5, схема).

Препарат є фрагментом фіксованої підшкірної клітковини ссавця, яка у вигляді тонкої плівки розтягнута на склі. За малого збільшення мікроскопа видно, що основу пухкої сполучної тканини утворює міжклітинна речовина, яка містить велику кількість неупорядковано і нещільно розташованих волокон. У тканині є порівняно багато аморфної речовини, в яку занурені, крім волокон, клітини з чіткими ядрами.

Препарат слід вивчати за великого збільшення, у найсвітлішій (тонкій) ділянці, де компоненти тканини не перебиваються.

До складу міжклітинної речовини входять колагенові й еластичні волокна та основна (аморфна) речовина.

Товсті колагенові волокна йдуть в усіх напрямках у вигляді прямих чи хвилястих тяжів. Кожне колагенове волокно є пучком тонких колагенових фібрил, склеєних аморфною речовиною. Різні волокна містять неоднакову кількість фібрил, тому мають і різну товщину. Зазвичай окремі колагенові фібрили важко розрізнити під мікроскопом, проте в деяких пучках можна побачити поздовжню посмугованість. Крім того, окремі фібрили місцями переходять з одного пучка в інший, завдяки чому формується загальна сітка з колагенових волокон.

Тонкі еластичні волокна розміщені в пухкій сполучній тканині в різних напрямках і утворюють більш розріджену сітку з характерними трикутними структурами. Самі волокна мають вигляд тонких, прямих, блискучих ниток (завдяки вираженому світлозаломленню).

Найчисленнішими клітинами пухкої сполучної тканини є фібробласти та тканинні макрофаги (гістіоцити) (рис. 3.5).

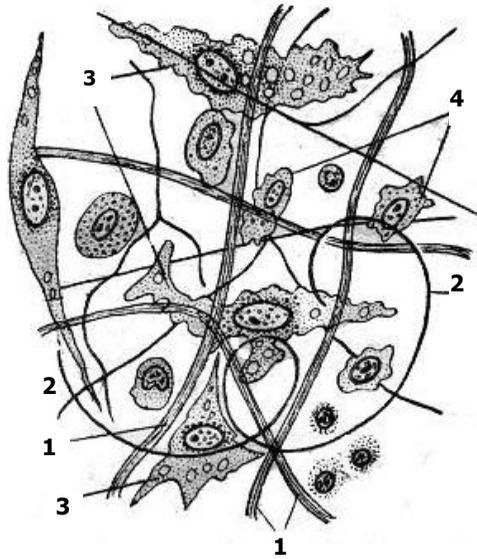


Рис. 3.5. Схема будови пухкої волокнистої сполучної тканини:
(її переважачі компоненти):
1 – колагенові волокна; 2 – еластичні волокна;
3 – фібробласти; 4 – гістіоцити

Фібробласти – великі клітини неправильної витягнуто-трикутної або полігональної форми з широкими відростками. Їхня діяльність пов'язана з утворенням основної речовини і волокон, вони беруть участь у загоюванні ран, розвитку рубцевої тканини, утворенні сполучнотканинної капсули навкруги чужорідного тіла. Краї відростків фібробластів важко розрізнити на препараті, іноді навіть цитоплазма фібробластів може не розрізнятися. Проте завжди добре видно характерні великі овальні ядра фібробластів (за якими їх, власне, ідентифікують) з дрібнозернистим хроматином, забарвленим у світло-синій колір, та декількома ядерцями.

У цитоплазмі фібробластів морфологічно виділяється дві зони. Зовнішня слабко забарвлена, гомогенна, нечітко відокремлена від міжклітинної речовини – *ектоплазма*. Ядро оточує зер-

ниста (з численними гранулами), темнозабарвлена *ендоплазма*, в якій розташовуються майже всі органели і включення. Відносна кількість екто- і ендоплазми у різних клітин може бути неоднаковою, вона залежить від віку тварини, стадії розвитку і функціонального стану самих клітин. Усі зрілі фібробласти (фіброцити), і зокрема фібробласти старих тварин, містять переважно ектоплазму, активно-функціонуючі клітини мають виражену зону ендоплазми.

Другий за поширеністю тип клітин пухкої волокнистої сполучної тканини – тканинні (осілі) макрофаги (*гістіоцити*). Вони виконують трофічну й захисну функції. Розташовуються поодинокі або групами, мають округлу, витягнуту або неправильну форму, можуть утворювати короткі псевдоподії. Їхні ядра багаті на хроматин, що забарвлюється в темно-синій колір. В інтенсивно забарвленій цитоплазмі зустрічаються вакуолі та включення, що пов'язано з їхньою здатністю до фагоцитозу.

Крім описаних типів клітин, у пухкій волокнистій сполучній тканині досить часто трапляються *тучні клітини* (тканинні базофіли), клітини округлої або овальної форми, з витягнутими широкими відростками та чітко окресленими контурами цитоплазми. У тучних клітин цитоплазма має виражену зернистість, у ній наявні гранули, в яких клітини накопичують і за певних умов секретують біологічно активні речовини, наприклад, *гепарин* (він перешкоджає згортанню крові), *гістамін* (розширює кровоносні капіляри й підвищує їхню проникність), *серотонін*. Тучні клітини також беруть участь в утворенні міжклітинної речовини.

Інші типи клітин пухкої волокнистої сполучної тканини представлені у значно меншій кількості. Навкруги кровоносних судин, особливо капілярів, можна побачити видовжені веретеноподібні клітини з невеликим темним ядром і однорідною темнозабарвленою цитоплазмою, іноді з тонкими відростками. Це малодиференційовані клітини, здатні до подальшої диференціації – *перицити*.

Жирові клітини (*адипоцити*) також розташовуються поблизу кровоносних судин.

Іноді зустрічаються *плазматичні клітини*, невеликі, круглі або овальні, з ексцентрично розташованим круглим ядром, хроматин у ньому локалізований у вигляді великих гранул по колу ядра, біля якого помітна світла ділянка – "дворик", котрий різко виділяється на фоні темнозабарвленої цитоплазми.

Зрідка на препараті видно *малі й середні лімфоцити*, а також *нейтрофільні та еозинофільні зернисті лейкоцити*.

Препарат 5. Щільна неоформлена сполучна тканина шкіри пальця людини (забарвлення за Ван-Гізоном; рис. 27, кольор. вст.).

Препарат є зрізом шкіри людини. За малого збільшення мікроскопа слід розглянути будову власне шкіри або дерми, яка розміщується між епідермісом і підшкірною жировою клітковиною.

У шкірі наявні два види волокнистої сполучної тканини: 1) пухка волокниста сполучна тканина, яка знаходиться в так званому *сосочковому (папілярному) шарі* дерми, який лежить безпосередньо під епітелієм, (заходячи в нього глибокими сосочками); 2) щільна неоформлена волокниста сполучна тканина, яка міститься в більш глибокому *сітчастому (ретиккулярному) шарі* дерми.

Сосочковий шар має незначну товщину. Ядра клітин пухкої волокнистої сполучної тканини забарвлені в темно-синій, колагенові волокна – у жовто-рожевий а еластичні – у брунатний колір. У цьому шарі обидва типи волокон є тонкими і розташовуються розріджено. Між ними видно ядра типових для пухкої волокнистої сполучної тканини клітин. У сосочковому шарі дерми є багато дрібних кровоносних судин і нервові закінчення.

Більшу частину сполучнотканинної основи шкіри становить її глибокий, сітчастий шар, утворений щільною неоформленою волокнистою сполучною тканиною. У ній мало аморфної речовини, колагенові волокна об'єднані в товсті пучки, які щільно прилягають один до одного (що й забезпечує щільність тканини), проте пучки волокон орієнтовані в різних напрямках (через що тканина є неоформленою).

При забарвленні за Ван-Гізоном пучки колагенових волокон набувають жовто-рожевого кольору, тонкі еластичні волокна слабо забарвлені у брунатний колір, ядра клітин сполучної тканини – у темно-синій. У цьому шарі можна виявити великі

кровоносні судини, коріння волосся і кінцеві відділи шкірних залоз. У зв'язку з цим на препараті видно поздовжні, поперечні й косі розрізи пучків волокон, які мають круглясті або полігональні окреслення.

Серед клітинних елементів у сітчастому шарі дерми зустрічаються переважно фібробласти, що відповідають за продукцію колагену та еластину, та їхні кінцеві форми диференціації – фіброцити, проте присутні також лімфоцити, тучні клітини та тканинні макрофаги, залучені до процесів неспецифічної імунної відповіді.

Препарат 6. Еластична зв'язка бика в поздовжньому розрізі (забарвлення гематоксиліном і пікрофуксином; рис. 28, кольор. вст.).

Препарат є поздовжнім розрізом вийної (каркової) зв'язки бика, що утримує голову і добре розвинута в жуйних тварин. За великого збільшення можна побачити, що вийна зв'язка бика складається з паралельно розміщених прямих або хвилястих пучків (різної товщини) еластичних волокон, досить щільно прилягаючих одні до одних. Вони забарвлені пікриновою кислотою в жовтий колір. Між ними лежать ядра фіброцитів (забарвлені гематоксиліном у синій колір).

Між еластичними волокнами можна також виявити червоного кольору тонкі прошарки колагенових волокон. У більш товстих прошарках сполучної тканини можна побачити кровоносні судини.

Препарат 7. Сухожилля теляти в поздовжньому розрізі (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 29, кольор. вст.).

На препараті представлений один із видів щільної оформленої сполучної тканини – сухожилля.

Сухожилля є жорсткими нерозтяжними, але гнучкими тяжами, що з'єднують м'язи з кістками. Це найщільніша форма власне сполучної тканини. Сухожилля складається в основному з щільної оформленої сполучної тканини, але містить також і пухку волокнисту сполучну тканину, яка утворює прошарки.

За малого збільшення мікроскопа видно, що основою сухожилля є орієнтовані в одному напрямку товсті, щільно розташовані паралельні пучки колагенових волокон.

За великого збільшення видно, що колагенові волокна поздовжньо-посмуговані. Це пояснюється тим, що колагенове волокно є пучком фібрил, в яких розрізняють пучки I, II і III порядків (з організацією колагенових волокон у пучки краще ознайомитися на препаратах поперечного зрізу сухожилля).

Препарат 8. Сухожилля теляти в поперечному розрізі (забарвлення гематоксиліном і еозином; рис. 30, кольор. вст.).

На препараті представлено сухожилля теляти в поперечному розрізі. Така орієнтація зрізу наочно візуалізує систему організації колагенових волокон, дозволяє розрізнити пучки I, II і III порядків.

Пучки I порядку – найтонші, відокремлені один від одного фіброцитами. Пучки II порядку складаються з декількох пучків I порядку, оточених по периферії прошарком пухкої сполучної тканини – *едотенонієм*. Пучки III порядку складаються з пучків II порядку й оточені більш вираженими прошарками пухкої тканини – *перитенонієм*. Усе сухожилля по периферії оточене *епітенонієм*.

У прошарках пухкої волокнистої сполучної тканини проходять судини і нерви, які забезпечують трофіку та іннервацію сухожилля.

Препарат 9. Ультраструктура колагенової фібрили сухожилля щура (електронограма; рис. 25, А; 26; 31, кольор. вст.; рис. 3.6, схема).

Колагенові фібрили складаються з тонких нитчастих структур, які називаються *волоконцями* або *первинними фібрилами*, діаметр яких досягає в середньому 750 нм. Первинні фібрили, у свою чергу, є скупченням колагенових *протофібрил* поперечником 14 нм. На верхній частині рис. 26 (кольор. вст.) показано колагенові фібрили різного розміру в скануючому мікроскопі. Агрегати молекул колагену типу I формують добре виражені стрічки й тяжі. На нижній частині рис. 26 (кольор. вст.) за допомогою трансмісійного мікроскопа високої роздільної здатності показано характерну поперечну смугастість колагенових фібрил – світлі й темні смуги, що чергуються, із середнім періодом 640 нм.

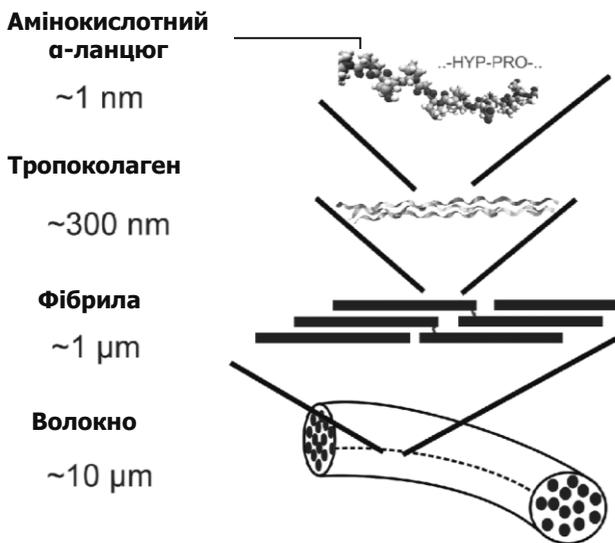


Рис. 3.6. Схема етапів формування колагенового волокна

Така смугастість обумовлена особливим характером розташування молекул *тропоколагену* (300 нм довжиною) у фібрилі. Вони розташовуються таким чином, що кожна молекула перекривається наступною приблизно на чверть довжини (рис. 3.6).

СКЕЛЕТНІ ТКАНИНИ

Хрящова тканина

Хрящові тканини входять до складу суглобів, міжхребцевих дисків, вушної раковини, органів дихальної системи тощо, складаються з клітин – *хондроцитів* і *хондробластів* та великої кількості гідрофільної міжклітинної речовини, що відрізняється міцністю, гнучкістю та пружністю. Власне хрящова тканина не містить нервів і кровоносних судин, поживні речовини надходять шляхом дифузії з *охрястя* (*перихондрію*) – особливої сполучнотканинної оболонки, яка вкриває хрящ ззовні.

Основна речовина хряща збагачена *протеогліканами*, що складаються з основного білка з приєднаними до нього численними (близько 100) молекулами глікозаміногліканів (*сульфатованих хондроїтинсульфатів і кератансульфатів*) (рис. 3.7). Глікозаміноглікани побудовані з повторюваних ланок дисахаридів, у складі яких завжди є один амінований моносахарид – *глікозамін* (звідси й назва – глікозаміноглікани).

Протеоглікани приєднуються спеціальними *лінкерними* (зв'язувальними) білками до довгих, жорстких молекул *гіалуронової кислоти*, яка сама також є глікозаміногліканом, (але, на відміну від інших, складається не з декількох сотень, а з декількох тисяч дисахаридних одиниць). До однієї молекули гіалуронової кислоти прикріплені близько 80 протеогліканів.

Крім гігантських макромолекулярних комплексів протеогліканів з гіалуроновою кислотою, у складі хрящового матриксу є інші протеоглікани, а також глікопротеїни.

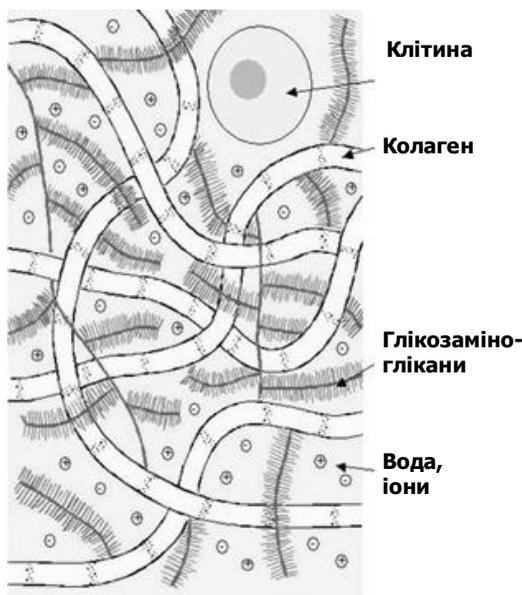


Рис. 3.7. Схема організації основної речовини хряща

Волокнистий компонент хрящової тканини представлений численними колагеновими волокнами, більш тонкими (колаген типу II), ніж колагенові волокна в більшості інших сполучних тканинах (колаген типу I), а також еластичними. Волокна утворюють мережу, щільність якої зростає навколо клітин.

Від 60 до 80 % ваги хряща припадає на воду (це надає йому пружності). Вода взаємодіє з численними негативно зарядженими сульфатними й карбоксильними групами на глікозаміногліканах. Висока гідратація сприяє дифузії водорозчинних молекул в основній речовині. Однак рух великих молекул і бактерій практично неможливий. Оскільки хрящова тканина не васкуляризована (не має судин), вона отримує більшу частину своїх поживних речовин шляхом дифузії. У дорослих організмів хрящова тканина погано регенерує.

Сульфатні групи глікозаміногліканів окрім води здатні зв'язувати також і молекули основних барвників. Різниця в інтенсивності забарвлення в різних ділянках матриксу відображають відмінності в поширенні протеогліканів: найбільша інтенсивність виявляється поблизу хрящових клітин. Колагенові волокна при застосуванні загальних (стандартних) гістологічних методів не виявляються, оскільки їхній показник заломлення помітно не відрізняється від такої основної речовини.

Деякі основні барвники, які використовуються для забарвлення хрящової тканини, можуть змінювати свій колір (явище *метахромазії*). За наявності негативно заряджених груп у глікозаміногліканах, молекули барвника утворюють агрегати димерів або полімерів, що змінює їхні поглинальні властивості. Унаслідок цього, замість звичайного для таких барвників темно-синього кольору, тканина забарвлюється у фіолетовий або червонуватий (це явище вже згадувалась при розгляді особливостей забарвлення тучних клітин у складі пухкої волокнистої сполучної тканини).

Клітинний компонент хрящової тканини представлений хондробластами та хондроцитами.

Хондробласти – малодиференційовані молоді клітини сплющеної форми, які локалізуються переважно у внутрішньому шарі охрястя, а також у прилеглий до нього зоні хрящової тканини.

Хондробласти розвиваються з мезенхіми. Їхня цитоплазма містить добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, елементи комплексу Гольджі, багато РНК. Вони здатні до мітотичного поділу, активного синтезу міжклітинної речовини хряща та продукції ферментів, які цю речовину руйнують. Отже, хондробласти виконують у хрящі функцію формоутворення. У процесі диференціювання вони перетворюються на хондроцити.

Хондроцити – клітини неправильної округлої форми. Синтезуючи компоненти міжклітинної речовини, вони поступово "замуровують" себе у специфічних порожнинах – *лакунах*, оточених матриксом. Така діяльність хондроцитів збільшує масу хряща зсередини (*інтерстиціальний ріст*) і (разом із хондробластами) дозволяє регенерувати ушкоджений хрящ.

Клітини в лакунах у міжклітинній речовині можуть розташовуватися ізольовано або (унаслідок продовження поділів) групами з 2–4–8 клітин. Такі групи клітин називають *ізогенними*, оскільки вони утворюються шляхом поділу однієї родоначальної клітини.

Залежно від особливостей структурної організації міжклітинної речовини (тип, кількість і розташування волокон) розрізняють три види хрящової тканини – гіалінову, еластичну та волокнисту (рис. 3.8). Основна функція всіх видів хряща – опорна та формотворча.

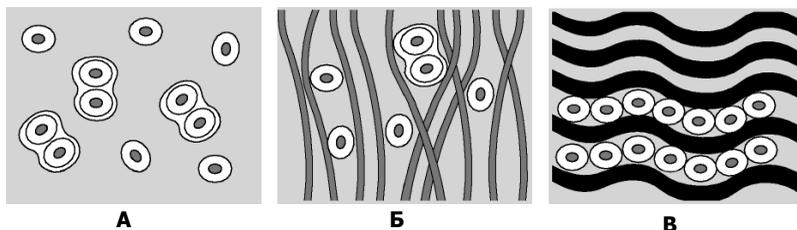


Рис. 3.8. Схема розташування клітин і волокон у гіаліновому (А), еластичному (Б) і волокнистому (В) хрящі

Гіаліновий хрящ

Гіаліновий хрящ відіграє важливу роль у процесах формування й росту довгих кісток, у дорослому організмі він здебільшого зустрічається як основа зовнішньої стінки органів дихальної системи (трахеї, бронхів) і на поверхнях кісток у суглобах, де його називають *суглобовий* хрящ, а також – у місцях з'єднання ребер із грудиною.

Зовні гіаліновий хрящ вкритий охрястям, утвореним *щільною оформленою сполучною тканиною*. У ньому виділяють два шари: *зовнішній волокнистий і внутрішній клітинний*, у якому розташовуються хондробласти. Охрястя забезпечує трофіку хряща, його фізіологічну регенерацію та *апозиційний (периферичний) ріст* (див. "Гістогенез хряща").

Серед компонентів позаклітинного матриксу гіалінового хряща переважає *колаген*. В організмі цей різновид хряща напівпрозорий і має блакитно-білий колір. Піддається кальцифікації при формуванні кісток, а також у процесі старіння.

Власне хрящ складається з ізогенних груп хондроцитів (рис. 3.8, А), а також поодиноких молодих хондроцитів, оточених значною кількістю міжклітинного матриксу – глікозаміногліканами та волокнами.

Еластичний хрящ

Еластичний хрящ в основному схожий на гіаліновий, його клітини оточені капсулами й утворюють ізогенні групи. Але на відміну від гіалінового, його матрикс крім колагенових волокон має густу мережу розгалужених жовтих *еластичних* волокон (рис. 3.8, Б) (тому його характерною особливістю є жовтий колір і здатність розтягуватися).

Волокна проходять у матриксі в усіх напрямках і забезпечують виконання таких функцій, як підтримання форми органа і, водночас, надання йому значної гнучкості. Еластичний хрящ міститься у вушній раковині, деяких частинах гортані, наприклад у надгортаннику. Цей тип хряща ніколи не кальцифікується.

Волокнистий хрящ

Волокнистий хрящ міститься переважно в тих частинах скелету, які піддаються значному фізичному навантаженню й тиску. Він формує міжхребцеві диски, розташовані в ділянках переходу сухожилка в гіалінову хрящову тканину, у зоні лобкового симфізу, суглобових менісків.

Структурно волокнистий хрящ є перехідною формою між гіаліновим хрящем і щільною сполучною тканиною. Волокнистий хрящ відрізняється від гіалінового тим, що він має яскраво виражену волокнисту будову – колагенові волокна (тип I) у його матриці зібрані у щільні впорядковані пучки (рис. 3.8, В), напрямок яких збігається з напрямком навантаження на тканину. Хондроцити розміщені між волокнами у вигляді своєрідних паралельних рядів – клітинних стовпчиків. Волокнистий хрящ не має охрястя.

Гістогенез хряща

Джерелом утворення хрящової тканини є мезенхіма. Її клітини втрачають свої відростки, округлюються й утворюють хрящовий зачаток із щільно прилягаючих клітин. Мезенхімні клітини у його складі диференціюються у хондробласти. На наступній стадії посилюється синтез колагену, утворюються колагенові волокна, унаслідок чого міжклітинна речовина набуває оксифільності. На стадії диференціювання хондроцитів посилюється синтез протеогліканів і, відповідно, зростає базофілія міжклітинної речовини.

По периферії хрящового зачатка на межі з мезенхімою формується охрястя. У його внутрішній зоні клітини активно діляться і диференціюються в хондробласти. У міру утворення і нашаровування матриксу клітини замуруються у продуктах власної життєдіяльності. Такий ріст хряща – шляхом нашаровування – називають *апозиційним* (периферичним).

Клітини всередині молодого хряща певний час здатні до мітотичного поділу, при цьому дочірні клітини залишаються в одній лакуні, утворюючи *ізогенні групи* (продукують колаген II типу). Це веде до збільшення маси хряща зсередини (*інтерстиційний ріст*), що спостерігається в ембріогенезі та при регенерації хрящової тканини.

При подальшому розвитку центральні ділянки хряща все більше віддаляються від оточуючих судин, отримуючи поживні речовини лише внаслідок дифузії з охрястя. Через це хондроцити втрачають здатність до поділу, деякі з них руйнуються. Протеоглікани основної речовини також руйнуються до більш простих молекул, унаслідок чого поступово втрачається базофілія матриксу.

Препарат 10. Гіаліновий хрящ ребра кроля (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 32, кольор. вст.; рис. 3.9–3.10, *схеми*).

Препарат є поперечним зрізом реберного хряща молодого кроля. За малого збільшення мікроскопа видно, що зріз має округлу форму, його центральна частина забарвлена в яскраво-синій або фіолетовий колір. Уже за такого збільшення видно, що гіаліновий хрящ складається з великої кількості основної міжклітинної речовини і клітин, що в ній містяться.

Основна речовина на препараті виглядає гомогенною (у живому організмі – скловидною), хоча насправді в ній присутні у великій кількості колагенові волокна (вони не забарвлюються гематоксиліном та еозином і мають однаковий показник заломлення з матриксом основної речовини, тому є непомітними). Ця особливість будови хряща й зумовлює його назву – гіаліновий, або скловидний.

На периферії зрізу видно рожеву смугу – *охрястя (перихондрій)*. Під охрястям розташована зона *молодого малодиференційованого хряща*, забарвлена у світло-рожевий або рожево-фіолетовий колір. Глибше міститься зона *зрілого диференційованого хряща*, забарвлена у фіолетовий колір.

За великого збільшення мікроскопа видно, що охрястя, яке вкриває зовнішню поверхню хряща, складається із щільної неоформленої сполучної тканини. У ньому виділяють два шари: *зовнішній і внутрішній*.

Зовнішній шар охрястя складається зі щільної неоформленої сполучної тканини, у ньому чітко видно колагенові волокна, забарвлені в рожевий колір, і клітини фіброцити (помітні лише їхні ядра, забарвлені в темно-синій або фіолетовий колір). У цьому шарі проходять капіляри, розрізи яких можна побачити під мікроскопом.

Внутрішній шар переважно клітинний, він містить фібро- та хондробласти. Пучки колагенових волокон стають тонкими і забарвлюються слабо. Вони просочені аморфною міжклітинною речовиною і перестають бути видимі у світловому мікроскопі. Відбувається поступовий перехід у зону молодого малодиференційованого хряща (рис. 3.9).

У ході розвитку організму хрящ росте переважно з боку охрястя (*апозиційний ріст*). Тому його периферичні ділянки утворені більш молодією тканиною, тоді як усередині розташовується зріла, сформована тканина.

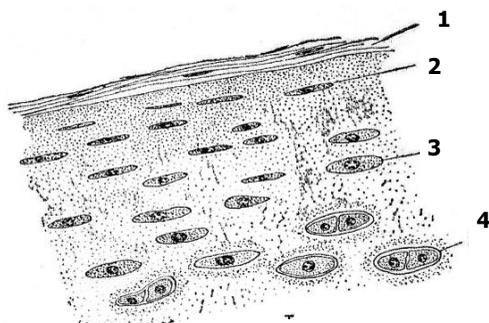


Рис. 3.9. Схема гістологічної будови зони охрястя і молодого гіалінового хряща: 1 – охрястя; 2 – хондробласти; 3 – хондроцити; 4 – ізогенна група хрящових клітин

Колагенові волокна охрястя безпосередньо продовжуються в колагенові волокна хряща, тому охрястя міцно з'єднане з хрящем.

Молоді хрящові клітини охрястя і зони молодого хряща (*хондробласти*) дрібні, мають видовжену веретеноподібну форму, їхня вісь розташовується паралельно до поверхні охрястя. Поступово вони оточуються основною речовиною (яку вони і секретують) і перетворюються на зрілі клітини – *хондроцити*.

У більш молодій тканині на периферії хряща хондробласти ще зберігають таку видовжену форму. Вони лежать поодиноці в оточенні гомогенної основної речовини. Глибше, у зоні більш диференційованого хряща, хондроцити збільшуються в розмірах і набувають округлої форми, що, можливо, пов'язано з їхнім

збагаченням водою. Навколо клітин формуються невеликі хрящові порожнини (*лакуни*), які оточуються капсулами зі щільної міжклітинної речовини. Глибше на препараті можна спостерігати мітотичний поділ клітин (цей поділ забезпечує так званий *інтерстиціальний ріст* хряща). Через зростаючу щільність міжклітинної речовини хондроцити не мають можливості відійти один від одного, залишаються в тій самій лакуні, відмежовуючись лише тоненькими прошарками міжклітинної речовини. У результаті утворюються *ізогенні групи*, які містять по дві, рідше по три клітини (рис. 3.10).

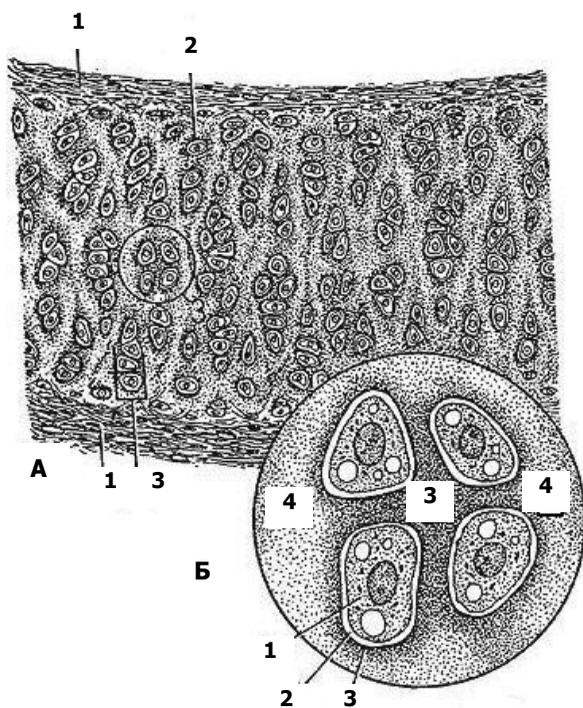


Рис. 3.10. Схема гістологічної будови гіалінового хряща.
 А – зрілий хрящ: 1 – охрястя; 2 – одиничні хрящові клітини.
 Б – ізогенна група із чотирьох хрящових клітин: 1 – хондроцит;
 2 – лакуна з капсулою; 3 – територіальний матрикс;
 4 – інтертериторіальний матрикс

У найглибших шарах хряща можна побачити вже зрілу, повністю диференційовану хрящову тканину. Ізогенні групи складаються вже з 5–8 клітин (у таких групах клітини стискаються і мають різноманітну форму).

Клітини виділяють глікозаміноглікани, які мають кислу реакцію і надають міжклітинній речовині, а особливо ділянкам, що оточують ізогенні групи, значної базofilії. Ці базofilьні ділянки називаються *територіальним матриксом* клітин. Ділянки, віддалені від ізогенних груп, відрізняються слабкою базofilією або навіть можуть бути злегка оксифильними. Ці ділянки називаються *інтертериторіальним матриксом*.

Препарат 11. Еластичний хрящ вушної раковини свині (забарвлення пікро-орсеїном; рис. 33, кольор. вст.; рис. 3.11, схема).

За малого збільшення мікроскопа видно, що при забарвленні орсеїном центральна частина зрізу вушної раковини свині має темно-брунатний колір – його надає препарату велика кількість темнозабарвлених еластичних волокон на світло-коричневому фоні основної речовини. Їхня наявність є основною відмінністю еластичного хряща від гіалінового (тому еластична хрящова тканина гнучкіша, ніж гіалінова). Колагенові волокна в основній речовині присутні, але практично невидимі.

Із двох боків від центральної зони видно менш інтенсивно забарвлені ділянки хряща (рис. 3.11), які є зонами молодого хряща, вкритого зовні охрястям. У зоні охрястя колагенові волокна щільної неоформленої сполучної тканини тонкі й практично невидимі. У зоні молодого хряща паралельно до охрястя розміщуються хондробласти, які мають овальну форму.

Еластичні волокна пронизують хрящ у всіх напрямках, формуючи розгалужену сітку, особливо густу навколо лакун. У центральній частині хряща еластичних волокон багато, вони досить товсті. Це зона високодиференційованого хряща. Ближче до периферії кількість волокон зменшується, вони стають тоншими і переходять в еластичні волокна охрястя.

Як і в гіаліновому хрящі, клітини веретеноподібні під охрястям, а в центральних ділянках оточуються капсулою, сформованою із хрящового матриксу, і стають округлими або стис-

куються. Ізогенні групи містять меншу кількість клітин, зазвичай не більше 2–3. Вони оточені виразно помітними хрящовими капсулами.

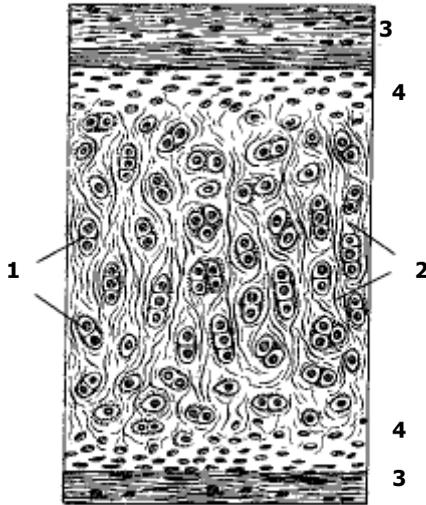


Рис. 3.11. Схема будови еластичного хряща:
 1 — ізогенні групи хондроцитів в капсулах;
 2 — основна речовина хряща з еластичними волокнами,
 3 — охрястя; 4 — зона молодого хряща, хондробласти

Препарат 12. Волокнистий хрящ. Міжхребцевий диск теляти (зabarвлення гематоксиліном та еозином; рис. 34–35, кольор. вст.; рис. 3.12, схема).

Волокнистий хрящ є різновидом хрящової тканини, яка, за деякими особливостями, подібна до щільної оформленої сполучної тканини.

Препарат є вертикальним зрізом міжхребцевого диска хребта новонародженого теляти з фрагментами тіл двох сусідніх з ним хребців (рис. 34, кольор. вст.). За малого збільшення мікроскопа видно, що вони забарвлені в синій колір. Тіла хребців складаються з гіалінового хряща (вони перебувають у процесі скостеніння). Між хребцями в центрі лежить драглиста маса – залишок

хорди. По краях хребці з'єднуються між собою за допомогою зв'язки. Її зовнішня частина є сухожиллям, а внутрішня складається з волокнистого хряща, який і слід розглянути застосовуючи велике збільшення.

Волокнистий хрящ складається з пучків колагенових волокон, які щільно прилягають один до одного і мають в основному паралельну лінійну орієнтацію (рис. 3.12). За цією ознакою волокнистий хрящ подібний до щільної сполучної тканини, яка утворює основну масу сухожилків і зв'язок.

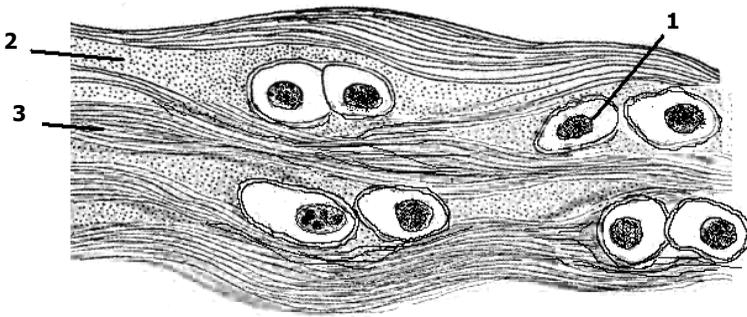


Рис. 3.12. Схема будови волокнистого хряща міжхребцевого диска новонародженого теляти:
1 – хрящові клітини; 2 – основна речовина хряща,
3 – колагенові волокна

Між пучками колагенових волокон волокнистого хряща розміщуються хрящові клітини – хондроцити, які утворюють ізогенні групи. У волокнистому хрящі міжхребцевого диска до складу таких груп входять найчастіше дві, рідше три клітини, оточені виразно помітною капсулою. У волокнистому хрящі суглобового диска (меніск) ізогенні групи хондроцитів можуть включати до десятка клітин (рис. 35, кольор. вст.). Наявність хондроцитів між колагеновими волокнами відрізняє волокнистий хрящ від щільної оформленої сполучної тканини.

Препарат 13. Гістогенез гіалінового хряща у хребцях ембріона кішки (забарвлення гематоксиліном та еозинум; рис. 3.13, схема).

Хрящові тканини розвиваються з мезенхіми. Гістогенез гіалінового хряща вивчають на зрізах ембріонів ссавців (на рівні ділянки розташування серця і легенів), зокрема на тілах хребців. За малого збільшення мікроскопа потрібно знайти на спинному боці зародка закладки хребців, які забарвлені у фіолетовий колір.

За великого збільшення видно скупчення мезенхімних клітин – закладки гіалінового хряща (стрілки), які помітні на декількох ділянках зрізу (закладки хребців, кінцівок). Мезенхіма утворює щільні агрегати клітин (рис. 3.13, 1), які називаються *зародкова хрящова кістка*, або *протохондральна тканина*, у якій часто відбуваються мітози (рис. 3.13, 2). До початку морфологічної диференціації ці зародкові клітини бластами піддаються функціональній диференціації: вони синтезують міжклітинну речовину (хрящовий матрикс), що складається з колагенових мікрофібрил і такої кількості основної речовини, що фібрилярні структури стають непомітними при дослідженні у світловому мікроскопі. У результаті збільшення кількості хрящового матриксу клітини припиняють розвиток і сплющуються. На цьому етапі їх називають хондробластами (рис. 3.13, 3). У центрі таких передхрящових ділянок клітини продовжують рости і поступово диференціюватися в зрілі клітини хряща – хондроцити (рис. 3.13, 4), які лежать у невеликих порожнинах (лакунах) у міжклітинній речовині.

Ріст хряща є результатом двох паралельних процесів:

1. Обсяг закладок збільшується за рахунок приєднання нових мезенхімних клітин на периферії хрящових ділянок (апозиційний ріст, шляхом накладання нових шарів).

2. Мітотичні поділи (рис. 3.13, 5) хрящових клітин у міжклітинній речовині (інтерстиціальний ріст, внутрішній) також приводить до збільшення первинного хряща, оскільки секреція міжклітинної речовини зумовлює розсування дочірніх клітин одна від одної.

На більш пізній стадії хондрогенезу мезенхіма, що лежить на поверхні скелетних ділянок, ущільнюється й формує охрястя (рис. 3.13, 6), хондробласти якого продовжують формування хряща.

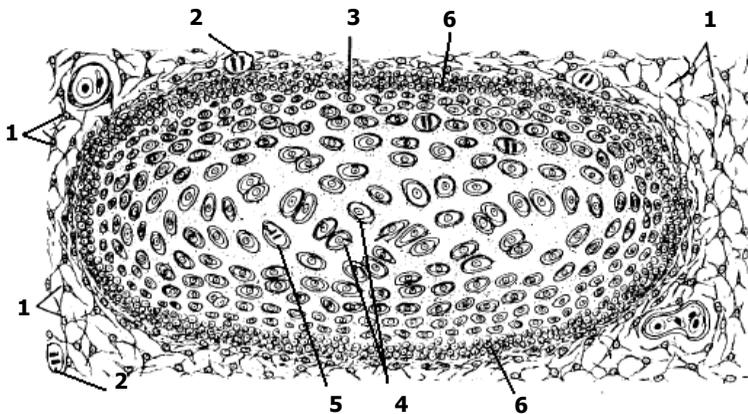


Рис. 3.13. Схема гістогенезу гіалінового хряща у зародку ссавця:

- 1 – клітини мезенхіми; 2 – мітоз у клітинах мезенхіми;
- 3 – хондробласти; 4 – хондроцити;
- 5 – мітотичний поділ хондроцитів;
- 6 – формування охрястя

Розвиток і ріст еластичного і волокнистого хрящів відбувається в основному за тим самим механізмом.

Кісткова тканина

Кісткова тканина є особливим типом сполучної тканини, що відрізняється високою мінералізацією міжклітинної речовини. Серед компонентів міжклітинного матриксу на неорганічні речовини припадає близько 60–70 %, переважно це фосфати кальцію (80 % від усіх неорганічних компонентів). Органічний (білковий) компонент кісткового матриксу – *осейн* (від лат. *os* – кістка).

У матриксі кісткової тканини розташовані невеликі пучки колагенових волокон (синонім – *осейнові волокна*), які містять в основному колаген I і V типів. Волокна можуть розташовуватися неупорядковано (у *грубоволокнистій кістковій тканині*) або чітко орієнтовано (у *пластинчастій кістковій тканині*).

Клітинні елементи кісткової тканини – *остеобласти*, *остеоцити*, *остеокласти* (рис. 3.14). Гістологічні особливості кісткової тканини забезпечують їй виконання основної функції – опорно-механічної.



Рис. 3.14. Клітини кісткової тканини. *Схема*

Остеоцити – основні клітини сформованої кісткової тканини. Це клітини відросчатої форми з великим ядром і слабо вираженою цитоплазмою. Тіла остеоцитів розташовуються в кісткових порожнинах – *лакунах*, а відростки – у численних кісткових *каналцях*. Канальці пронизують всю кісткову тканину і, з'єднуючись між собою і з навколосудинним простором, забезпечують обмін речовин між клітинами і міжклітинною речовиною.

Цитоплазма остеоцитів є слабо базофільною, що свідчить про зниження активності синтетичних процесів. У ній наявна слабо виражена гранулярна ендоплазматична сітка, невелика кількість мітохондрій і лізосом, центріолі відсутні. У ядрі переважає гетерохроматин. Усе це свідчить про незначну функціональну активність остеоцитів, яка фактично зводиться до підтримання обміну речовин між клітинами і матриксом. Остеоцити розвиваються з остеобластів, вони є дефінітивною формою клітин і не діляться.

Остеобласти містяться лише в кістковій тканині, яка розвивається. У сформованій тканині вони відсутні, але містяться в окісті й зазвичай у неактивній формі.

Форма активно функціонуючих остеобластів може бути різною: кубічною, призматичною та полігональною. У цитоплазмі клітин є добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, багато мітохондрій. Така ультраструктурна організація клітин свідчить про їхню синтетичну і секреторну активність. Остеобласти синтезують колаген і глікозаміноглікани й секретують їх у міжклітинний простір. За рахунок цього формується органічний матрикс кісткової тканини. Остеобласти також забезпечують мінералізацію міжклітинної речовини, виділяючи солі кальцію.

Неактивні остеобласти, що містяться в окісті зрілої кісткової тканини, активуються при ушкодженні кістки, швидко "розвивають" синтетичні та транспортні органели й формують органічний матрикс (кісткову мозоль), сприяючи регенерації кістки.

Остеокласти – це великі багатоядерні клітини неправильної округлої форми, які належать до клітин *макрофагальної системи*. Основна функція остеокластів – *резорбція* (руйнування) кісткової тканини. Вони містяться в окісті та в ділянках руйнування і перебудови кісткової тканини.

Остеокласти мають характерну морфологію. У клітині може бути від трьох до кількох десятків ядер. Цитоплазма містить значну кількість лізосом і мітохондрій. Форма клітини овальна, але поверхня, яка прилягає до кісткової тканини, пласка і в центрі має зону з численними складками і виступами – *гофровану облямівку*, де виділяються *вугільна кислота* (викликає демінералізацію кісткової тканини) і *протеолітичні ферменти* (руйнують органічний матрикс міжклітинної речовини). Утворені в результаті такої "хімічної атаки" фрагменти колагенових волокон фагоцитуються остеокластами і руйнуються внутрішньоклітинно. Після руйнування кісткової тканини відбувається формування нової тканини за рахунок діяльності остеобластів.

Залежно від способу організації колагенових волокон у кістковій тканині розрізняють два її види – *грубоволокнисту* та *пластинчасту*.

Грубоволокниста кісткова тканина

Грубоволокниста кісткова тканина зустрічається здебільшого у скелеті зародка, а в дорослому організмі – лише в ділянці швів черепа та в місцях прикріплення сухожилків до кісток. Для цього типу кісткової тканини характерне неупорядковане розміщення пучків колагенових волокон, оточених завапнованим матриксом.

У матриксі грубоволокнистої кістки є видовжено-овальні кісткові лакуни з довгими канальцями, у яких лежать відросчасті остеоцити.

Пластинчаста кісткова тканина

Пластинчаста кісткова тканина утворює переважну більшість кісток організму. Для неї є характерним впорядковане розташування паралельних пучків колагенових волокон з формуванням кісткових пластинок. Співвідношення пучків волокон, орієнтованих у певних напрямках, визначають значну міцність пластинчастої кісткової тканини, яка входить до складу компактної та губчастої речовини більшості кісток скелету. *Компактна кісткова речовина* – це щільний зовнішній шар кісток, *губчаста кісткова речовина* – внутрішній шар, пориста структура, з тонкими виростами-перетинками – *трабекулами* (рис. 3.15).

Будова трубчастих кісток

Трубчасті кістки мають стрижньову частину – діяфіз і дві розширені кінцеві ділянки – епіфізи.

Діяфіз складається з товстого шару компактної кістки, що оточує центральну кістково-мозкову порожнину (рис. 3.15), яка у дорослих містить *жовтий кістковий мозок*.

Зовнішня поверхня діяфіза вкрита щільною сполучнотканинною структурою – *окістям (периостом)*. Окістя є аналогічним охрястю, щільно прилягає до поверхні кістки. У ньому

багато колагенових волокон, а деякі з його клітин мають остеогенний потенціал і походять з тієї самої стовбурової лінії, що й фібробласти. За рахунок окістя здійснюється живлення кісткової тканини, ріст кістки в товщину, фізіологічна та репаративна регенерація.

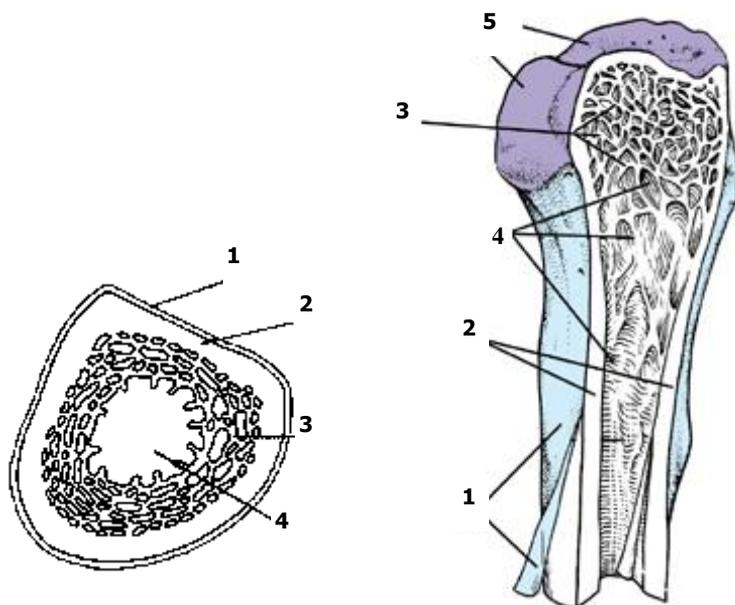


Рис. 3.15. Поперечний переріз трубчастої кістки:
 1 – окістя; 2 – компактна кістка;
 3 – губчаста речовина кістки;
 4 – кістково-мозкові порожнини;
 5 – суглобова поверхня епіфіза,
 вкрита гіаліновим хрящем

Внутрішня поверхня кістки вистелена *ендостом* – тонким сполучнотканинним шаром, морфологічно подібним до окістя, але має меншу товщину (1–2 мкм). Ендост і periost пов'язані між собою лакунарно-каналцевою системою кісткової тканини (див. нижче).

Епіфізи – це розширені кінці трубчастої кістки. У зоні епіфізів тонкий шар компактної кістки вкриває внутрішню губчасту кісткову речовину, між трабекулами якої розміщується орган кровотворення – *червоний кістковий мозок*.

Епіфізи трубчастих кісток беруть участь у формуванні суглобів. Суглобові поверхні епіфізів укриті гіаліновим хрящем (суглобовий хрящ), який амортизує кінці кістки під час рухів, знижує тертя.

Пласкі кістки мають внутрішню структуру, подібну до структури епіфіза і містять червоний кістковий мозок.

Остеон, або система Гаверса, є основною структурною одиницею компактної кістки. Він має вигляд циліндра, що складається з 4–20 концентричних *лаemel* (пластинок), розташованих навколо центрального каналу остеона – *гаверсового каналу* (рис. 3.16).

У поперечному перерізі кожен остеон виглядає як сукупність концентричних кілець, зовні подібних до річних кілець дерева. Колагенові волокна у кісткових пластинках кожного окремого шару (кільця) розташовані строго паралельно. Проте в сусідніх пластинках вони розміщені під кутом (одна пластинка відносно іншої). Це надає остеону значної міцності та здатності витримувати великі фізичні навантаження.

Між мінералізованими ламелами в лакунах лежать кісткові клітини – *остеоцити* (рис. 3.17). Від кожної лакуни відходять численні тонкі каналці – *каналікули*, які пронизують твердий кістковий матрикс і забезпечують зв'язок між клітинами. У каналікулах тягнуться довгі відростки остеоцитів.

Кістки мають дуже розгалужену систему кровопостачання. Центральні канали остеонів є основними каналами, через які проходять кровеносні судини, лімфатичні судини і нервові волокна. Сусідні остеони пов'язані один з одним бічними каналами (*латеральні, фолькманові канали*). Таким чином центральні (гаверсові) і бічні (фолькманові) канали у щільному матеріалі кістки утворюють складну й розгалужену сітку, по якій кровеносні судини можуть проходити від поверхні кістки до кістково-мозкової порожнини.

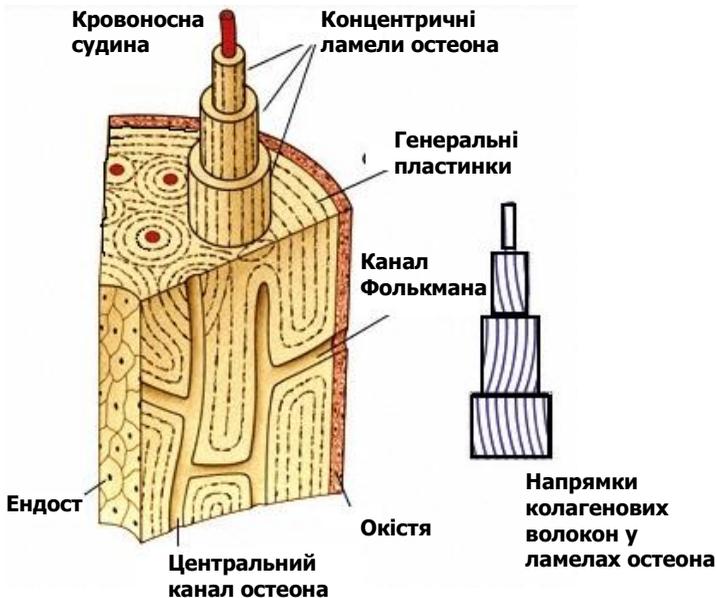


Рис. 3.16. Схема організації пластинчастої кісткової тканини (компактна кісткова речовина)

Тонкі каналікули, що тягнуться від ламел, також є частиною цієї системи і є важливими для розподілу поживних речовин і видалення відходів, оскільки продукти не можуть дифундувати через мінералізований матрикс кісткових пластинок і не всі остецити знаходяться в безпосередній близькості від кровоносних судин. Каналікули формують систему шляхів (*лакунарно-каналъцеву систему*), по яких усі остецити потенційно можуть спілкуватися один з одним – вони передають інформацію, поживні речовини та/або відходи від остецитів, що містяться поблизу кровоносних судин, до віддалених клітин.

Між окістям і власне остеоним шаром розміщений шар *зовнішніх генеральних пластинок*, які оточують одночасно всю сукупність остеонів.

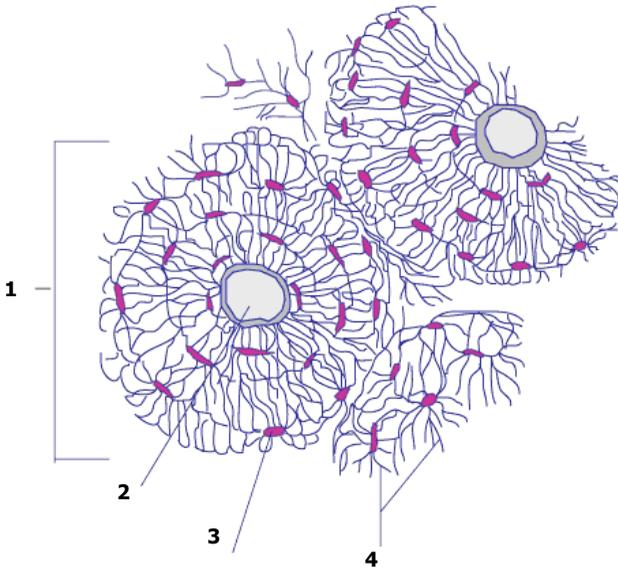


Рис. 3.17. Схема розташування остеоцитів в остеонах пластинчастої кістки: 1 – остеон; 2 – центральний (*гаверсів*) канал; 3 – остеоцити; 4 – каналікули з відростками остеоцитів

Між остеонами розміщені *вставні кісткові пластинки*. Від ендоста остеогенний шар відокремлений шаром *внутрішніх генеральних пластинок*.

Ендост – це тонковолокниста сполучна тканина, збагачена остеобластами й остеокластами, яка обмежує кістковомозкову порожнину.

Гістогенез кісткової тканини

Існує два типи розвитку кісткової тканини – *прямий*, безпосередньо з мезенхіми (внутрішньо-мембранний остеогенез) і *непрямий* (на місці хрящового зачатка).

Прямий остеогенез кісткової тканини

Прямий остеогенез властивий для процесу формування грубоволокнистої кісткової тканини. У ньому виділяють наступні стадії (рис. 3.18):

1. **Формування остеогенного острівця.** Відбувається внаслідок активної проліферації клітин мезенхіми. При цьому спостерігається проростання кровеносних судин в остеогенний острівець.

2. **Остеїдна стадія.** Остеогенні клітини набувають функціональної диференціації, формують органічний матрикс кісткової тканини – остеїд, виділяючи в міжклітинний простір колаген та компоненти основної речовини (глікопротеїни, протеоглікани, ліпіди). Частина клітин, які включаються в товщу волокнистого матриксу, далі диференціюється в остецити, а ті, що залишились на поверхні – в остеобласти. Нові генерації остеобластів, що формуються з мезенхіми, нарощують кісткову тканину зовні, нашаровуючи новий матеріал по периферії, тим самим забезпечуючи *апозиційний ріст* кісткової тканини.

3. **Звапнювання,** або мінералізація міжклітинної речовини (відкладання солей кальцію). Відбувається за участю ферменту *лужної фосфатази*, що продукується остеобластами, і білка *остеонектину*. На цій стадії частина волокнистої тканини, що прилягає до периферії кісткового зачатка, перетворюється на *окістя*, яке забезпечує живлення і регенерацію кістки. Таким чином завершується формування ембріональної грубоволокнистої кісткової тканини (*первинна губчаста кістка*).

4. **Перебудова і ріст кістки.** Грубоволокниста кісткова тканина заміщується на пластинчасту, формується *вторинна губчаста кістка*. Ця стадія пов'язана з діяльністю остеокластів і заміщенням грубих різноспрямованих пучків осейнових волокон на кісткові пластинки з формуванням остеонів і їхніх систем.

Непрямий остеогенез кісткової тканини

Непрямий остеогенез (рис. 36, кольор. вст.) відбувається при формуванні трубчастих кісток на місці гіаліново-хрящової моделі. Розвиток починається внутрішньоутробно і здійснюється в декілька стадій:

1. **Формування хрящової моделі.** У мезенхімі на місці закладки трубчастої кістки утворюються скелетогенні острівці, із них спочатку розвивається хрящова тканина, яка набуває форми майбутньої трубчастої кістки. Навколо хрящової моделі утворюється охрястя.

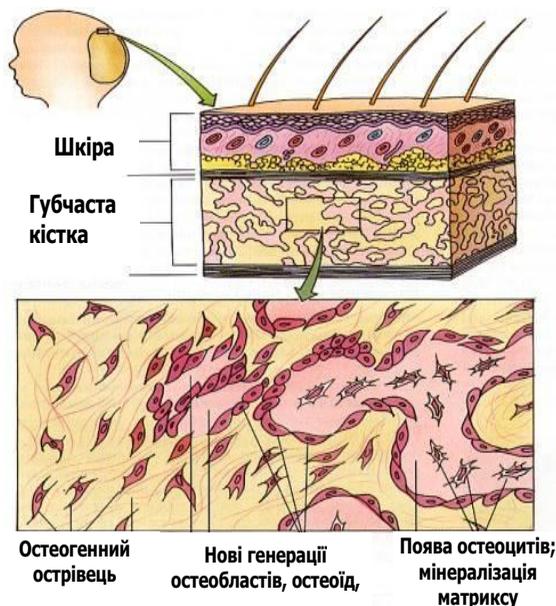


Рис. 3.18. Схема етапів внутрішньо-мембранного остеогенезу плоскої кістки

2. Перихондральне скостеніння. Кровоносні судини проростають в охрястя. Хондрогенні клітини на поверхні діафіза перетворюються в остеогенні, які диференціюються в остеобласти. Останні починають формувати кісткову тканину. Саме так на поверхні діафіза формується *перихондрально-кісткова манжетка*. Охрястя стає окістям.

3. Ендохондральне скостеніння в діафізі. Кісткова манжетка утруднює живлення хряща, хрящові клітини гинуть. З боку окістя до загиблих клітин мігрують остеокласти, які прокладають канали в матриксі (50 мкм на добу). По них усередину діафіза проникають мезенхіма, судини і остеобласти. За участю остеокластів усередині діафіза починає формуватися кістково-мозкова порожнина. Остеобласти запускають внутрішнє (ендохондральне) скостеніння. Таким чином у діафізі формується *первинний центр скостеніння*.

4. **Ріст кістки в довжину.** Процес скостеніння поступово охоплює весь діафіз і наближається до епіфізів. Між фронтом скостеніння діафіза та епіфіза зберігається прошарок хрящової тканини, за її допомогою і відбувається ріст кістки в довжину. Цей прошарок хрящової тканини називають *метаепіфізарною пластинкою росту*. У людини вона зберігається до 20–25 років. У ній виділяють 4 зони: 1) зона хряща у стані спокою, на межі з епіфізом; 2) зона стовбчастого хряща (у ній відбувається активна проліферація хрящових клітин, хондроцити сплющуються і складаються у стовпчики); 3) пухирчаста зона (містить великі гіпертрофовані хондроцити); 4) зона звапніння – на межі з діафізом (вона містить пухирчасті хондроцити, остеокласти і врастаючі кровоносні судини).

5. **Ендохондральне скостеніння в епіфізі.** Капіляри й остеобласти проникають в епіфізи, формуючи в них *вторинні центри скостеніння*. Процес скостеніння тут відбувається в тій самій послідовності, що й у діафізі. Епіфізи заповнюються губчастою кістковою речовиною. На суглобовій поверхні епіфізів зберігається гіалінова хрящова тканина, з якої формується суглобовий хрящ.

Препарат 14. Кісткові клітини зябрової кришки оселедця (незабарвлений препарат; рис. 37, кольор. вст.; рис. 3.19, схема).

Препарат є незабарвленим фрагментом зябрової кришки оселедця. За малого збільшення мікроскопа видно, що її кісткова тканина складається з гомогенної безбарвної міжклітинної речовини й розміщених у ній видовжених клітинних "тілець" із відростками.

Міжклітинна речовина містить велику кількість колагенових волокон, щільно об'єднаних між собою основною (аморфною) речовиною, тому волокниста структура цієї речовини не розрізняється навіть за великого збільшення мікроскопа. У кістковій тканині зябрової кришки риб колагенові волокна, переплітаючись, ідуть у різних напрямках. Кісткові порожнини (лакуни) із замкнутими в них кістковими клітинами також розташовані неупорядковано (грубоволокниста кісткова тканина).

Витягнуті овальні кісткові порожнини, від яких відходять у різні боки численні кісткові каналці, утворюють анастомози як із каналцями сусідніх порожнин, так і між собою. Отже, кісткові каналці практично об'єднують усі порожнини в єдину систему.

У живій кістковій тканині в порожнинах розміщені кісткові клітини (остеоцити), а в кісткових каналцях – їхні відростки. При виготовленні препарату остеоцити руйнуються, а в порожнинах залишаються видимими тільки їхні відростки у вигляді зернистих грудочок.

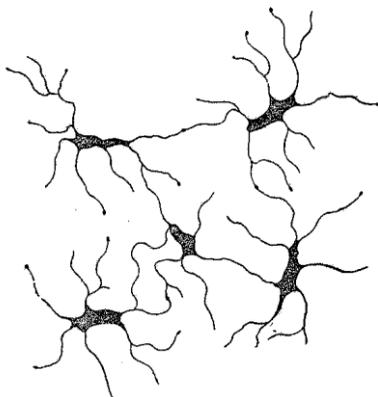


Рис. 3.19. Розташування кісткових клітин у зябровій кришці оселедця

Препарат 15. Гомілкова кістка в поперечному розрізі (забарвлення тіоніном і пікриновою кислотою; рис. 38, кольор. вст.; рис. 3.16, *схема*).

Препарат є кістковою тканиною трубчастої кістки – діафіза декальцинованої гомілкової кістки. При даному способі забарвлення тканина може мати колір від зеленкувато-жовтого до зеленого.

На поперечному зрізі діафіза трубчастої кістки розрізняють такі шари :

- окістя (периост);

- компактна кісткова речовина, у якій можна розрізнити пластинки трьох типів: зовнішній шар загальних (генеральних) пластин; шар остеонів; внутрішній шар загальних (генеральних) пластинок;
- внутрішня фіброзна пластинка (ендост).

На навчальному препараті периферія і центральний (кістково-мозковий) канал трубчастої кістки, як правило, відсутні, а представлена лише компактна кісткова речовина (остеогенний шар).

Зовнішні загальні пластинки розташовуються під окістям у декілька шарів. Між пластинками в лакунах розташовуються остеоцити. Через зовнішні пластинки проходять наскрізні канали, крізь які з окістя в кісткову тканину проникають волокна й судини. У кістковій тканині ці судини забезпечують трофіку, а волокна зв'язують окістя з кістковою тканиною.

Шар остеонів складається з двох компонентів: остеонів і вставних пластин між ними. Остеон є структурною одиницею компактної речовини трубчастої кістки. У кожному остеоні легко знайти:

- 5–20 концентрично нашарованих пластин;
- канал остеона, у якому проходять судини (артеріоли, капіляри, венули).

Кісткові пластинки остеонів включають: клітини (остеоцити), колагенові волокна й основну речовину, збагачену мінеральними сполуками. При цьому волокна в міжклітинній речовині не розрізняються, а сама міжклітинна речовина має тверду консистенцію.

Остеоцити – видовжені клітини з довгими тонкими відростками. Причому тіла остеоцитів лежать у кісткових лакунах, а численні відростки – у кісткових каналцях (рис. 3.17).

Стінки кісткових лакун і каналців вистелені густою сіткою колагенових волокон, забарвлених на препараті в коричневий колір. Завдяки цим волокнам і стають видимими кісткові каналці.

У центрі кожного остеона добре видно його центральний канал (гаверсів канал), у якому проходить кровоносна судина. У цих каналах зазвичай містяться також стовбурові остеогенні клітини, остеобласти і остеокласти (рис. 3.16). Між каналами сусідніх остеонів є анастомози – поперечні (фолькманові) канали, які об'єднують усі канали і судини в єдину систему.

Остеони є основною масою кісткової тканини діяфіза трубчатої кістки. Вони розташовуються вздовж кістки відповідно до ліній силового і гравітаційного навантаження і забезпечують виконання опорної функції. При зміні напрямку силових ліній у результаті певних патологій (переломів чи викривлення кісток тощо) остеони, що не несуть навантаження, руйнуються остеокластами. Проте руйнуються вони не повністю, частина їхніх кісткових пластин залишається – такі залишки і є вставними пластинками. Протягом постнатального онтогенезу постійно відбувається перебудова кісткової тканини: одні остеони руйнуються (резорбуються), інші утворюються, і тому між ними завжди знаходяться вставні пластинки як залишки генерацій попередніх остеонів.

Якщо на препараті наявна центральна частина кістки з кістково-мозковим каналом, можна побачити, що внутрішній шар загальних пластинок має будову, аналогічну зовнішньому шару, однак він менше виражений. У ділянці переходу діяфіза в епіфізи внутрішні загальні пластинки продовжуються в трабекули.

Ендост – тонка сполучно-тканинна пластинка, що вистеляє порожнину каналу діяфіза (рис. 3.16). Волокнисті шари в ендості чітко не виражені, але серед клітинних елементів наявні остеобласти і остеокласти.

Препарат 16. Розвиток кістки зі сполучної тканини. Нижня щелепа зародка свині (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 39, 40, кольор. вст.).

Щелепа є плоскою кісткою, вона формується шляхом прямого остеогенезу, тобто безпосередньо з мезенхіми. Відповідно, за малого збільшення мікроскопа на препараті щелепи зародка можна виявити мезенхіму (численні клітини) і трабекули (балки, перетинки) молодій кістки, розташовані неупорядковано і забарвлені в яскраво-рожевий колір.

У прямому остеогенезі задіяні чотири типи клітин: мезенхімні, остеобласти, остецити й остеокласти.

Мезенхімні клітини – невеликі, мають витягнуту форму і слабкобазофільну цитоплазму. На першій стадії прямого остеогенезу ці клітини, інтенсивно розмножуючись у певних, генетично визначених ділянках, формують остеогенний острівцевий, у який

поступово проростають судини (процес васкуляризації). Мезенхімні клітини диференціюються в остеобласти, які продукують протеогліканвмісний матеріал – остеоїд, у якому з тропоколагену полімеризуються мікрофібрили колагену.

На препараті видно, що на даній стадії розвитку на місці острівця вже сформувалися кісткові перетинки (балки), котрі кровоносних судин ще не містять, однак судини наявні поблизу них, як результат васкуляризації скелетогенного острівця.

Остеобласти, які утворюються з остеогенних клітин мезенхіми, розташовані на поверхні кісткових балок, мають полігональну форму і різко базофільну цитоплазму. Остеобласти синтезують компоненти міжклітинної речовини кістки (колагенові волокна, глікопротеїни).

На наступній стадії (стадії мінералізації) остеобласти секретують компоненти, що сприяють накопиченню іонів кальцію і фосфатів. Це веде до кальцифікації остеоїда, який стає кістковим матриксом незрілих кісток. Саме така діяльність остеобластів призводить до утворення тих оксифільних кісткових балок, які ми бачимо на препараті.

Між тим, мезенхімні клітини призводять до все більшого утворення остеобластів, які виділяють остеоїд навкруги себе, а після завершення мінералізації опиняються вбудованими в утворений кістковий матрикс.

Саме так формуються перші трабекули кістки, у яких у кісткових лакунах "замуровані" клітини – уже *остеоцити*, що залишаються в контакті одна з одною. Відростки остеоцитів ще повністю не сформувались і при даному забарвленні не помітні.

Приєднання нових диференційованих остеобластів до вже існуючої групи клітин приводить до утворення з них епітеліоподібного шару на поверхні кісткових трабекул. Ці остеобласти секретують остеоїд уже в напрямку мінералізованого кісткового матриксу, тим самим сприяючи потовщенню трабекул. Навколо центрів скостеніння можна бачити капіляри.

Одночасно з утворенням грубоволокнистої кісткової тканини проходить і її перебудова, що супроводжується руйнуванням тканини в окремих ділянках. У місцях руйнування кістки можна бачити *остеокласти* (рис. 40, кольор. вст.). Вони утворюються

з моноцитів крові й виявляються, як і остеобласти, на периферії трабекули. Це великі багатоядерні клітини з оксифільною цитоплазмою (рожевого чи рожево-блакитного кольору).

Остеокласти продукують ферменти, які розчиняють колагенові волокна й руйнують перетинки кісток у певних ділянках, тим самим сприяючи перебудові окремих кісткових балок і первинної кістки загалом. Завдяки цьому грубоволокниста кісткова тканина (з якої складаються кісткові трабекули) заміщується з часом на пластинчасту.

За великого збільшення на препараті можна побачити, що остеокласти частково занурюються у трабекулу, утворюючи в ній заглибини.

Препарат 17. Розвиток кістки на місці хряща. Трубочаста кістка зародка свині (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 41–43, кольор. вст.).

Для трубочастих кісток властивий непрямий остеогенез, при якому спочатку утворюється модель майбутньої кістки з гіалінового хряща, а потім хрящ заміщується кістковою тканиною – спочатку грубоволокнистою, пізніше пластинчастою.

Спочатку слід розглянути препарат за малого збільшення. Хрящова модель є реальною моделлю майбутньої кістки, вона в цілому повторює її форму, у ній можна розрізнити діяфіз і два епіфізи. Складається хрящова модель з гіалінового хряща, забарвленого у синій колір, а середня частина (діяфіз), де відбувається розвиток кісткової тканини, має в основному рожевий колір. Зовні хрящова модель вкрита охрястям (рис. 41, кольор. вст.).

Формування первинної грубоволокнистої кісткової тканини відбувається одночасно двома шляхами – шляхом перихондрального (навколо хряща) і ендохондрального (усередині хряща) скостеніння.

У центр поля зору мікроскопа зріз необхідно поставити так, щоб було одночасно видно один з епіфізів і весь діяфіз майбутньої трубочастої кістки.

На початку скостеніння в центрі діяфіза починається дегенерація хрящової тканини, яка поступово поширюється в напрямках до епіфізів. Кінці хрящової моделі, котрі відповідають епіфізам майбутньої кістки, ще складаються з типового гіалінового

хряща з базофільною основною речовиною. Досліджуючи препарат за великого збільшення від епіфізів до діафіза, можна простежити всі стадії цього процесу.

Епіфізарні кінці хрящової моделі складаються з типового гіалінового хряща з базофільною основною речовиною, його клітини активно розмножуються й синтезують міжклітинну речовину. Перихондральне скостеніння починається в діафізі з появи в охрясті остеобластів. При цьому охрястя перетворюється на окістя.

Судини поступово розростаються, і по їхньому ходу остеобласти формують грубоволокнисту кісткову тканину у вигляді так званої *кісткової манжетки* навкруги хряща, яка і є результатом перихондрального скостеніння. На препараті кісткова манжетка має вигляд рожевої смужки по периферії всього діафіза (рис. 42, кольор. вст.). Кісткова манжетка росте, подовжуючись у напрямку до епіфізів (у середній своїй частині вона товстіша).

Утворена кісткова манжетка порушує живлення хряща. Це веде до його дистрофічних змін – набухання клітин, мінералізації матриксу (зwapніння), проростання судинами і повного руйнування остеокластами, які проникають разом із проростаючими судинами. На цьому місці формуються кісткові балки. Тому вглибині діафіза можна бачити ділянки мінералізованого хряща, які мають характерний сірувато-фіолетовий колір, а навколо них – оксифільні кісткові балки, що виникли шляхом ендохондрального скостеніння (рис. 41, кольор. вст.). Крім того, на препараті за великого збільшення в цій зоні можна побачити первинні кістково-мозкові порожнини із залишками в них хрящової речовини, а на більш пізніх стадіях розвитку – кровотворними клітинами червоного кісткового мозку.

На межі між діафізом (де формується грубоволокниста кістка) і епіфізами (де зберігається гіалінова хрящова тканина) формується погранична ділянка – *метаепіфіз*, або *метаепіфізарна пластинка* (рис. 43, кольор. вст.), яка забезпечує ріст трубчастої кістки в довжину. У ній можна виділити дві характерні зони. Спочатку незмінений гіаліновий хрящ переходить у *зону стовбчастого хряща*, де продовжується ріст хряща і клітини, які утворюються в результаті поділу, розміщуються характерними

паралельними рядами уздовж довгої осі моделі кістки, утворюючи кісткові колонки, схожі на монетні стовпчики. Ця зона, у свою чергу, переходить у *зону пухирчастого хряща* – на самій межі з ділянкою скостеніння в діафізі. У цій зоні, внаслідок стикування кістковою манжеткою, що росте, порушується живлення хондроцитів, вони втрачають здатність до поділу, різко збільшуються в об'ємі, заокруглюються, стають пухирчастими, їхні ядра втрачають хроматин, а цитоплазма вакуолізується. Між колонками хрящових клітин розміщуються видовжені тяжі старої міжклітинної речовини, забарвленої в темно-синій колір – хрящові балки. Хрящові балки ущільнюються, стають крихкими, у них видно випадіння кристаликів апатиту.

У цій зоні відбувається руйнування хряща і формування кістки. Пухирчасті клітини руйнуються, між ними зникають тонкі перетинки. У зоні діафіза видно численні тонкостінні дрібні кровоносні судини, із яких надходять моноцити. Останні, розмножуючись і проходячи диференціювання, перетворюються в остеокласти, які руйнують старий хрящ і новостворену грубоволокнисту кісткову тканину. За допомогою гідролітичних ферментів вони руйнують перш за все колагенові волокна й аморфну міжклітинну речовину хряща та фагоцитують кристалики апатиту. У результаті вздовж довгої осі хряща утворюються широкі канали неправильної форми, обмежені тяжами звапнованої основної речовини хряща, яка інтенсивно забарвлюється гематоксиліном. На залишки хряща осідають остеобласти й починається формування ендохондральної кістки за описаним вище способом.

Запитання для самоперевірки

1. Основні принципи структурно-функціональної організації тканин внутрішнього середовища.
2. Класифікація тканин внутрішнього середовища, їхні основні функції.
3. Мезенхіма як джерело походження тканин внутрішнього середовища.
4. Загальна характеристика мезенхіми.
5. Розвиток сполучних тканин.
6. Морфологія та функції крові.
7. Основні кількісні характеристики крові.

8. Плазма крові. Білки плазми крові, їхні функції.
9. Формені елементи крові. Морфологія, функції.
10. Будова і форми еритроцитів. Відхилення в морфології й кількості еритроцитів.
11. Мембрана еритроцитів. Основні риси організації. Гемоліз.
12. Гемоглобін, його форми.
13. Класифікація й морфофункціональна характеристика різних видів лейкоцитів.
14. Гемограма. Лейкоцитарна формула.
15. Тромбоцити. Будова, походження, функції.
16. Вікові зміни крові.
17. Лімфа.
18. Кровотворення.
19. Еритропоез.
20. Функції власне сполучних тканин.
21. Класифікація, локалізація та походження власне сполучних тканин.
22. Основні елементи власне сполучних тканин.
23. Основні клітинні форми власне сполучної тканини. Джерело їхнього походження, морфологія та функції.
24. Волокнисті структури власне сполучної тканини. Їхні структурно-функціональні особливості.
25. Основна речовина сполучної тканини. Загальна характеристика та функції.
26. Особливості морфології пухкої сполучної тканини.
27. Класифікація клітин пухкої сполучної тканини, їхнє походження й характеристика.
28. Диферон фібробластів.
29. Поняття про макрофагальну систему. Клітини макрофагальної системи.
30. Щільна волокниста сполучна тканина. Загальна характеристика.
31. Типи щільної волокнистої сполучної тканини – оформлена й не-оформлена. Їхня локалізація, функції, морфологічні особливості.
32. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями – жирова, ретикулярна, пігментна та слизова.
33. Походження, склад, локалізація та функції сполучних тканин зі спеціальними властивостями.
34. Колагенові волокна в сухожилку розташовані в одному напрямку, а в сітчастому шарі шкіри – у різному. Чим це пояснюється? Які фізіологічні наслідки це має?
35. Властивості й функції хрящових тканин.
36. Хрящовий диферон і хондрогістогенез.
37. Особливості міжклітинної речовини хрящової тканини.
38. Клітинний склад хрящової тканини, характеристика клітин.

39. Васкуляризація хряща.
40. Класифікація хрящових тканин.
41. Будова й функції охрястя.
42. Різновиди хрящової тканини. Особливості їхньої структурно-функціональної організації, локалізація.
43. Характеристика ізогенних груп клітин. Чим зумовлене їхнє утворення в хрящі?
44. Морфофункціональні особливості гіалінового хряща.
45. Морфофункціональні особливості волокнистого хряща.
46. Типи росту хряща.
47. Вікові зміни хрящових тканин.
48. Регенерація хрящових тканин.
49. Досліджується два препарати. На одному – еластичний хрящ, на другому – гіаліновий. За якими ознаками їх можна відрізнити?
50. Морфологічні особливості клітин кісткової тканини.
51. Кістковий матрикс, його склад та властивості.
52. Дієта дитини має недостатню кількість солей кальцію. Як це позначиться на розвитку кісткової тканини?
53. Кістковий диферон.
54. Остеопрогеніторні клітини.
55. Остеобласти, остеоїд.
56. Остеоцити, їхня локалізація, морфологія, функції.
57. Будова, властивості та функції остеобластів.
58. Компактна і губчаста кістка.
59. Класифікація кісткової тканини. Порівняльна характеристика грубоволокнистої й пластинчастої кістки.
60. Будова трубчастої кістки як органа.
61. Мікроскопічна структура компактної кістки.
62. Будова остеона.
63. Мікроскопічна структура губчастої кістки.
64. Васкуляризація кісткової тканини.
65. Роль та значення окістя в регенерації кісткової тканини.
66. Остеогістогенез. Прямий і непрямий остеогенез.
67. Розвиток кістки на місці хряща.
68. Вікові зміни кісткової тканини.
69. Регенерація кісткової тканини.

Розділ 4

М'ЯЗОВА ТКАНИНА

Здатність до виражених скорочень є загальною властивістю м'язової тканини, спільною для всіх її типів. Клітини м'язових тканин (*міоцити*) також мають спільні морфологічні ознаки – видовжена форма, наявність спеціальних скоротливих елементів та включень глікогену, ліпідів, міоглобіну.

Класифікація м'язових тканин ґрунтується на двох принципах – *морфофункціональному* і *гістогенетичному*. Згідно з морфофункціональним принципом та залежно від структури скоротливого апарату, м'язові тканини поділяють на дві групи: *посмуговані* та *непосмуговані (гладенькі)* м'язові тканини. Посмугована м'язова тканина, у свою чергу, складається зі *скелетної* та *серцевої* (рис. 4.1).

Посмугована м'язова тканина

Посмугована м'язова тканина функціонує у складі скелетних м'язів, початкового відділу травного тракту, м'язів, що рухають око (*скелетна*) та у складі м'язів серця – міокарда (*серцева*).

Одиницею будови скелетної м'язової тканини є циліндричної форми м'язове волокно – багатоядерний *симпласт*, утворений у результаті злиття великої кількості клітин. На поверхні м'язових волокон зустрічаються окремі одноядерні клітини *міосателітоцити*, за рахунок яких відбуваються процеси росту й регенерації.

М'язове волокно оточене клітинною оболонкою – *сарколемою*. Вона складається з плазматичної мембрани міоцита й шару полісахаридів, у складі якого містяться численні тонкі колагенові волокна.

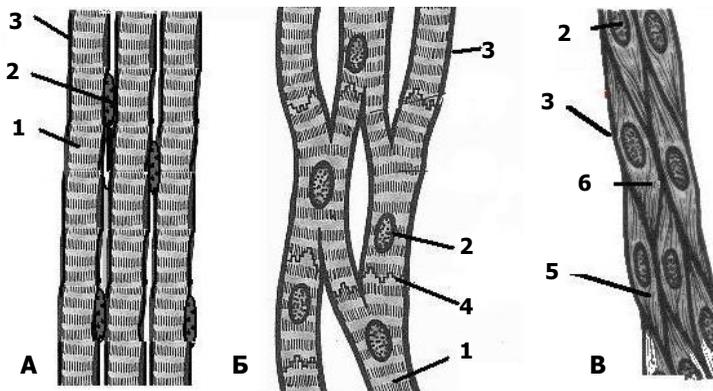


Рис. 4.1. Порівняння будови трьох типів м'язової тканини.

А – посмугована скелетна, Б – посмугована серцева,

В – гладенька: 1 – скоротливі елементи,
що утворюють поперечну смугастість;

2 – ядро; 3 – сарколема;

4 – вставний диск;

5 – гладенький міоцит;

6 – скоротливі елементи гладенького міоцита

У саркоплазмі (цитоплазмі міоцита) численні ядра лежать, як правило, під плазмолемою, присутня велика кількість гранул глікогену, значна кількість міоглобіну. Особливою відмінністю саркоплазми від цитоплазми клітин інших тканин є наявність спеціальних скоротливих структур – *міофібрил*.

Міофібрили розташовані вздовж м'язового волокна. Вони надають м'язовим волокнам характерної поперечної смугастості, що зумовлено особливістю їхньої структури – неоднаковими оптичними властивостями різних ділянок (рис. 44, кольор. вст.).

Міофібрили складаються з довгих білків – *актину* й *міозину* – та інших білків, які утримують їх разом. Актин і міозин організовані відповідно в тонкі й товсті філаменти, котрі впорядковано розташовані по всій довжині міофібрили у структурах, які називають *саркомерами*. Вони є елементарними скоротливими одиницями посмугованих м'язів, які скорочуються завдяки тому,

що можуть зменшувати свою довжину у два рази. М'язове скорочення базується на механізмі ковзання тонких і товстих філаментів одних відносно інших у складі саркомерів.

Саркомери відокремлені один від одного з обох боків двома Z-лініями (рис. 44, кольор. вст.). У міофібрилі послідовно розташовані темні анізотропні смуги А (або диски А) і світлі ізотропні смуги І (або диски І) Усередині кожної І-смуги є щільна темна лінія – Z-лінія. У центрі темної А-смуги наявна більш світла ділянка – Н-зона, по центру якої лежить тонка темна лінія М. Формування зон з різною оптичною щільністю зумовлено характером розташування тонких і товстих філаментів у складі саркомера (див. далі).

Міоцити мають спеціалізований тип гладенької ендоплазматичної сітки – *саркоплазматичний ретикулум*, його головна функція полягає в депонуванні великої кількості іонів Ca^{2+} та вивільнення їх у процесі скорочення. Саркоплазматичний ретикулум є системою компартментів різної форми – від трубочок до сплюснених цистерн, що оточують міофібрили. Комплекс цих компартментів утворює ніби манжету навколо саркомера (рис. 4.2; рис. 45, кольор. вст.). Кожна "манжета" складається з трьох структурних компонентів: 1) термінальних цистерн в кінцевих ділянках кожного саркомера; 2) поздовжніх трубочок, що відходять від термінальних цистерн і йдуть назустріч одна одній; 3) центральної частини, де трубочки утворюють численні анастомози, що нагадують мереживо.

Між двома сусідніми термінальними цистернами ретикулума розташована глибока трубчаста поперечна заглибина плазмолемми м'язового волокна – Т-трубочка. Кожна така трубочка разом із двома сусідніми термінальними цистернами ретикулума утворюють *тріаду*. Функціональне призначення Т-трубочки полягає у тому, що по ній потенціал дії швидко передається з поверхні вглиб м'язового волокна, охоплюючи всі міофібрили, і через прилеглі термінальні цистерни викликає зміну проникності мембран саркоплазматичного ретикулума й вихід унаслідок цього іонів Ca^{2+} у саркоплазму, де вони необхідні для ініціації скорочення міофібрил.

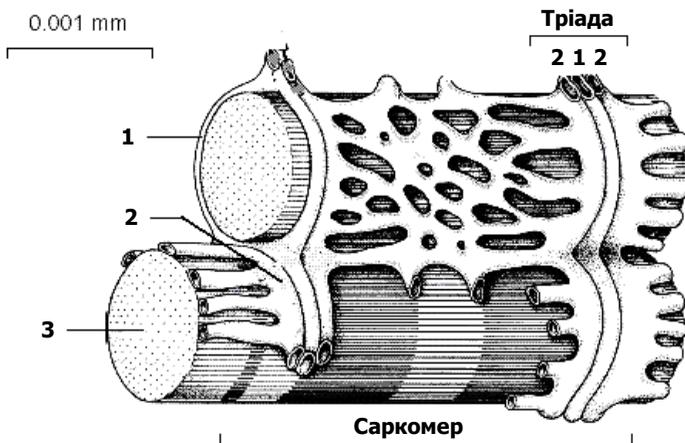


Рис. 4.2. Організація саркоплазматичного ретикулума в посмугованих м'язах: 1 – Т-трубочка; 2 – термінальні цистерни ретикулума; 3 – міофіламенти

Серцева м'язова тканина

Серцева м'язова тканина – тип посмугованої м'язової тканини з мимовільним скороченням. Разом з прошарками пухкої сполучної тканини із судинами та нервами вона формує серцевий м'яз – *міокард*. Усі м'язові волокна серцевого м'яза утворені окремими одно- або двоядерними м'язовими клітинами (*кардіоміоцитами*), які розташовані ланцюжком і розгалужуються, формуючи в тканині єдину функціональну сітку (рис. 4.1, Б).

За структурно-функціональними особливостями кардіоміоцити підрозділяють на три типи:

- *робочі* (типові, скоротливі) – основний тип кардіоміоцитів, забезпечують скорочення міокарда в цілому;
- *атипові* (пейсмейкernі, перехідні та провідні) – підтримують ритм скорочення / розслаблення міокарда, передають керуючі сигнали один одному і робочим кардіоміоцитам;
- *секреторні* – продукують гормон *натрійуретичний фактор передсердя* (ANF), який регулює розширення судин, ниркову гемодинаміку, водно-сольовий обмін.

Скоротливі кардіоміоцити мають довжину від 50 до 120 мкм, ширину 15–20 мкм. Ядро розташовується в центрі клітини. У серцевих міоцитах багато саркоплазми і відносно мало міофібрил, порівняно зі скелетними м'язовими волокнами. У саркоплазмі серцевих міоцитів є значна кількість мітохондрій. Саркоплазматичний ретикулум не так сильно розвинений, як у скелетних м'язах, і не утворює великих термінальних цистерн. Т-трубочки у два рази ширші, ніж у скелетних м'язах. Відсутня типова картина триад: цистерни саркоплазматичного ретикулума, які контактують з Т-трубочками, малі й не утворюють повних кілець навколо міофібрили. Функція Т-трубочок така сама, як і в скелетних м'язах.

Поперечна смугастість серцевої м'язової тканини зумовлена оптичною неоднорідністю міофібрил, скоротливий апарат яких організований так само, як і в міофібрилах скелетних м'язів.

Характерною особливістю серцевої м'язової тканини є наявність *вставних дисків* між сусідніми контактуючими кардіоміоцитами (рис. 4.1, Б). На препаратах вони мають вигляд темних смужок (іноді хвилеподібних або ступінчастих), що йдуть поперек волокна. У поперечних ділянках вставного диска наявні міжклітинні контакти двох типів:

- *десмосомні* контакти – забезпечують міцне з'єднання клітин;
- невеликі *щільні* контакти (*нексуси*) – забезпечують комунікативний зв'язок сусідніх клітин, у тому числі й передачу потенціалу дії.

Гладенька (непосмугована) м'язова тканина

Гладенька (непосмугована) м'язова тканина включає три різні за походженням групи гладеньких м'язових тканин:

- *мезенхімна* – входить до складу стінок порожнистих внутрішніх органів, судин, а також міститься в капсулах селезінки, лімфатичних вузлів, у шкірі;
- *епідермальна* – міоепітеліальні клітини в потових, молочних, слинних, слізних залозах. Вони мають спільних попередників із залозистими секреторними клітинами, розташовані на ба-

зальній мембрані. Скоротливий апарат організований так само, як і в міоцитах мезенхімного походження. Сприяють скороченню потоків залоз;

- *нейральна* – міоцити розвиваються із клітин нейрального зачатка, містяться в епітелії задньої поверхні райдужки, формують м'язи, що звужують і розширюють зіниці.

Структурно-функціональною одиницею всіх гладеньких м'язових тканин є непосмугований міоцит, який у вісцеральній мускулатурі має видовжену веретеноподібну форму.

Ядра міоцитів паличкоподібної форми, лежать у центральній широкій частині клітин, мають добре помітні ядерця. При скороченні міоцита ядро набуває штопороподібної форми. Клітина містить багато мітохондрій. Але через низьку синтетичну активність комплекс Гольджі та ендоплазматична сітка розвинені слабо, є вільні рибосоми. У цитоплазмі наявні жирові, вуглеводні та пігментні включення. Плазмолема утворює на поверхні клітини численні вгинання – *кавеоли* – мультифункціональні структури, пов'язані з процесами ендоцитозу, накопичення іонів Ca^{2+} , зв'язування сигнальних молекул, прикріплення компонентів цитоскелета.

Скоротливі білки представлені актином і міозином. Актин у клітині формує сітчасту структуру, тоді як міозин у неактивній клітині знаходиться в деполімеризованому стані. При виникненні потенціалу дії, який поширюється по плазмолемі міоцита, відбувається зростання рівня внутрішньоклітинного Ca^{2+} , який надходить у цитоплазму з кавеол. Це веде до розвитку каскаду реакцій, у тому числі до фосфорилування міозину, унаслідок чого міозин полімеризується й утворює перехресні зв'язки з актиновими філаментами і, як результат, міоцит скорочується.

Сітка скоротливих філаментів прикріплена до плазмолемі в багатьох місцях за участю білкових структур – *цільних тілець*. У формуванні та підтриманні такої сітки беруть також участь білки *проміжних філаментів*. Скорочення виражається у вкороченні клітини, яка при цьому набуває потовщеної, складчастої форми.

Розслаблення м'яза виникає при відновленні концентрації вихідного рівня Ca^{2+} усередині клітини шляхом його переміщення до саркоплазматичної сітки. При цьому зв'язки між актином й міозином порушуються, актиноміозиновий комплекс розпадається і гладенький міоцит розслаблюється.

Оболонка кожного міоцита обгорнена тонкою базальною мембраною, до якої прикріплені колагенові фібрили. М'язові клітини контактують одна з одною за допомогою щільних контактів (нексусів).

У складі органів міоцита об'єднуються в пучки, між якими розташовані тонкі прошарки сполучної тканини, що місять ретикулярні та еластичні волокна, кровоносні судини й нервові волокна.

Скорочується гладенька м'язова тканина мимовільно, ритмічно, повільно, але здатна довго перебувати у стані скорочення, не втомлюючись при цьому (тонічне скорочення).

Препарат 1. Гладенька (непосмугована) м'язова тканина сечового міхура (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 46–47, кольор. вст.; рис. 4.3).

М'язова оболонка сечового міхура побудована з трьох, не завжди чітко відмежованих шарів, представлених системою спірально орієнтованих пучків гладеньких м'язових клітин, які перехрещуються (рис. 4.3).

За малого збільшення мікроскопа слід знайти групу поздовж зрізаних гладеньких м'язових клітин, після чого перевести мікроскоп на велике збільшення.

Міоцити мають веретеноподібну форму. Їхня довжина коливається від 20 до 500 мкм, діаметр становить близько 10–20 мкм. Поверхня м'язової клітини оточена оболонкою – міолемою і тонкою базальною мембраною з глікопротеїнів.

Цитоплазма гладеньких міоцитів слабо базофільна. У розширеній центральній частині клітини розміщується видовжене ядро із заокругленими кінцями, периферійно розміщеним гетерохроматином та декількома ядерцями. На поперечному розрізі клітин виразно видно, що їхні ядра розміщуються по центру. Оскільки м'язові клітини порівняно довгі, то ядра потрапляють не на всі зрізи і в частині поперечно зрізаних клітин не виявляються (рис. 46, кольор. вст.).

У зв'язку з тим, що система скоротливих елементів гладеньких міоцитів організована у вигляді сітки, яка при скороченні стискає і дещо скручує клітину, для гладеньких міоцитів характерна зміна форми ядра від витягнутого паличкоподібного до штопороподібного (рис. 47, кольор. вст.).

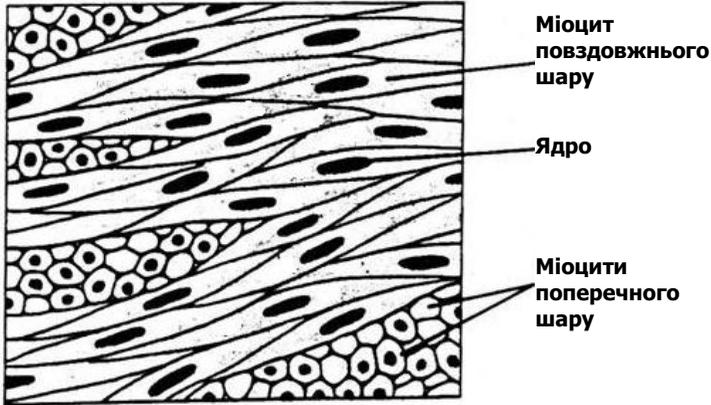


Рис. 4.3. Організації гладенької (непосмугованої) м'язової тканини

Між пучками непосмугованих волокон розташовані прошарки сполучної тканини з кровоносними судинами. Клітини утворюють пучки різної товщини. У пучку клітини розміщуються таким чином, що розширена частина однієї з них прилягає до звужених частин сусідніх. У пучках і між ними проходять тонкі прошарки сполучної тканини з великою кількістю дуже тонких колагенових і еластичних волокон. Останні, завдяки своїм пружним властивостям, сприяють поверненню розтягнутих м'язових пучків у вихідне положення.

Препарат 2. Ультраструктура гладенької (непосмугованої) м'язової клітини (електронограма; рис. 48–49, кольор. вст.; рис. 4.4).

На рис. 48–49 (кольор. вст.) представлені електронограми клітин м'язової тканини, які дозволяють виявити ультраструктурні особливості міоцита, зокрема розглянути мітохондрії, щільні тільця й кавеоли. На рис. 4.4 показано ультраструктуру міоцита у схематичному вигляді.

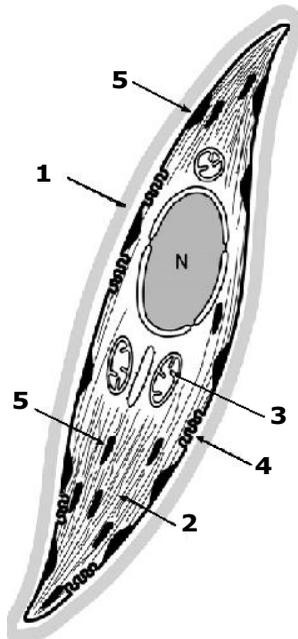


Рис. 4.4. Структурна організація непосмугованого міоцита:
 N – ядро; 1 – саркоплазма;
 2 – міофіламенти; 3 – мітохондрії;
 4 – кавеоли; 5 – щільні тільця

Клітина містить велике ядро, як правило, витягнуте вздовж осі клітини, а на поперечному зрізі – округле. У цитоплазмі наявні зазвичай поздовж орієнтовані субмікроскопічні скоротливі міофібрили, які здебільшого зібрані в пучки. Довжина фібрил не перевищує 1–2 мкм. Скорочені гладенькі міоцити містять як тонкі міофібрили (актинові) з поперечником 5–8 нм, так і товсті (міозинові), діаметром 10–30 нм. У розслаблених непосмугованих м'язових клітинах помітні лише тонкі фібрили.

У цитоплазмі є значна кількість дрібних пухирців, які містять іони Ca^{2+} , мітохондрії, включення глікогену (у вигляді світлих гранул), а також клітинний центр і ендоплазматичний ретикулум, котрі на даних електронограмах не представлені.

Наявні в клітині щільні тільця можуть бути або прикріплені до мембрани, або міститися в цитоплазмі. Вони діють як опорні точки для прикріплення тонких ниток і можуть розглядатися як еквівалент Z-ліній, присутніх у посмугованих м'язових симпластах. Щільні тільця відіграють важливу роль у передачі сили скорочення, яка виникає в гладенькій м'язовій клітині, до її поверхні, що спричинює зміну клітинної форми і веде до скорочення.

Іншою характерною особливістю гладеньких міоцитів є наявність невеликих вгинань міолеми – *кавеол*. Остаточно функція цих структур не з'ясована, проте вважається, що вони, зокрема, можуть відігравати роль у транспорті кальцію, аналогічно до системи T-трубочок посмугованих м'язів.

Препарат 3. Посмугована м'язова тканина, зріз язика (забарвлення залізним гематоксиліном, рис. 50–52, кольор. вст.).

За малого збільшення мікроскопа видно, що поверхня язика вкрита зроговілим багат шаровим плоским епітелієм, який утворює (разом зі сполучнотканиною основою) сосочки на верхній поверхні язика у вигляді характерних виступів (рис. 50, кольор. вст.). Під епітелієм лежить сполучна тканина, нижче – пучки посмугованих м'язових волокон, які при забарвленні залізним гематоксиліном мають темно-фіолетовий колір. Пучки проходять у трьох взаємно перпендикулярних напрямках, тому на препараті вони розрізані впоперек, уздовж і навскіс. Між пучками й окремими волокнами містяться прошарки пухкої сполучної тканини, в яких зустрічаються кровоносні судини та групи жирових клітин (рис. 51, кольор. вст.). Слід знайти групу розрізаних уздовж м'язових волокон та дослідити їх за великого збільшення.

Посмуговане м'язове волокно має циліндричну форму, зазвичай рівномірну ширину, однак трохи звужується на кінцях. На поверхні волокно вкрите тонкою безструктурною оболонкою – сарколемою. Під нею розміщені овальні ядра з порівняно невеликою кількістю хроматину (тому вони забарвлені слабкіше, ніж ядра клітин сполучної тканини, яка оточує посмуговане м'язове волокно). Ядра розміщені нерівномірно по периферії м'язового

волокна. Центральна частина волокна заповнена пучками міофібрил, які й зумовлюють його поздовжню й поперечну посмугованість (рис. 52, кольор. вст.). Вони утворюють пучок неперервних волоконець, які йдуть від одного кінця м'язового волокна до іншого, паралельно його осі. Поперечна смугастість м'язових волоконець визначена особливим взаєморозташуванням міофібрил (див. вище).

Поперечні зрізи волокон мають вигляд кола, овалів або багатокутників (рис. 51, кольор. вст.). Ядра лежать на периферії волокна, під сарколемою. На поперечному зрізі добре видно пучкову будову м'яза: *перимізій*, сполучнотканинну оболонку навколо групи волокон, і *ендомізій*, який оточує окреме м'язове волокно. Між тісно розташованими м'язовими волокнами одного пучка можна помітити дуже дрібні темні ядра клітин сполучної тканини ендомізю.

Препарат 4. Схема ультрамікроскопічної будови саркомера (рис. 44–45, 53, кольор. вст.).

Поперечна смугастість скелетних м'язових волокон, яка виявляється при світловій мікроскопії, зумовлена чергуванням темних А-дисків (анізотропних, з подвійним променезаломленням у поляризованому світлі) і світлих І-дисків (ізотропних, не здатних до подвійного променезаломлення) (рис. 44–45, кольор. вст.). Кожний І-диск розділений навпіл тонкою темною Z-лінією (*телофрагмою*). Усередині А-диска визначається світла зона – смуга Н, через центр якої проходить М-лінія – *мезофрагма*.

Структурно-функціональною одиницею міофібрили є саркомер. Так називають ділянку міофібрили, обмежену двома Z-дисками, яка складається з половини ізотропного, цілого анізотропного і половини другого ізотропного дисків (рис. 53, кольор. вст.).

Кожна міофібрила складається зі скоротливих філаментів різного хімічного складу й товщини. Поперечник тонких міофіламентів (побудованих з білка актину) становить 5–7 нм, товстих (з білка міозину) – 10–25 нм. На поперечних зрізах м'язового волокна міофіламенти мають вигляд дрібних і ве-

ликих крапок, упакованих гексагонально – їх умовно можна поєднати в шестикутники. Загальне відношення кількості товстих філаментів до тонких дорівнює 1:2. Тонкі актинові філаменти утворюють І-диски. Одним кінцем ці філаменти прикріплюються до Z-дисків (сполучнотканинні пластинки), які перетинають І-диск посередині, а товсті міозинові філаменти є основною частиною А-дисків. У середній частині анізотропного диска наявна світла смужка (Н-зона), у центрі якої розміщена М-лінія (тоненька сіточка з білка міомезину, яка частково сприяє утриманню певної локалізації товстих філаментів). У периферійних ділянках А-дисків присутні й міозинові, і актинові нитки, кінці яких перекриваються в цих ділянках (зона перекривання І-А). У цій ділянці на поперечному зрізі кожний товстий філамент оточений шістьма тонкими нитками (рис. 53, кольор. вст.).

Препарат 5. Серцевий м'яз (зabarвлення залізним гематоксиліном; рис. 54, кольор. вст.).

Серцева м'язова тканина є вузько спеціалізованою, з мимовільним типом скорочення, яке обмежується виключно стінкою серця. Ця стінка складається з трьох шарів: внутрішнього – *ендокарда*, середнього – *міокарда* і зовнішнього – *епікарда*. Із них м'язовий шар, або міокард, є найтовщим. Він складається з м'язових волокон, об'єднаних сполучною тканиною.

На відміну від гладеньких або посмугованих скелетних волокон, серцеві волокна, як правило, утворюють довгі ланцюжки клітин, які галузяться і переплітаються (анастомозують).

За великого збільшення на препараті чітко видно посмуговані серцеві м'язові клітини – *кардіоміоцити* – клітини неправильної циліндричної форми довжиною 100–150 мкм і діаметром 10–20 мкм.

Кожний кардіоміоцит має 1–2 видовжені ядра в центрі клітини, оточені поздовжньо розміщеними міофібрилами. Біля полюсів ядра наявні видовжені ділянки саркоплазми, що не мають міофібрил.

У кожній міофібрилі кардіоміоцитів, як і в симпластах скелетних м'язів, є товсті й тонкі міофіламенти, що забезпечують смугастість клітин. Але в кардіоміоцитів така смугастість виражена дещо менше через меншу кількість фібрил.

Характерною структурною ознакою кардіоміоцитів є особливість їхнього з'єднання між собою в ділянках *вставних дисків* (орієнтованих поперек волокон). На гістологічному препараті ці диски мають вигляд поперечних звивистих темних смужок на межі між клітинами – це контакти двох суміжних міоцитів. За допомогою дисків міоцити з'єднуються у м'язові волокна.

Між сусідніми волокнами формуються *анастомози* (цитоплазматичні містки), за допомогою яких усі волокна зв'язуються в єдину сітку – *м'язовий синцитій*. Завдяки такій будові потенціал дії (імпульси скорочення) поширюється по всій масі м'язового синцитію.

М'язові волокна оточені оболонками з тонковолокнистої сполучної тканини (ендомізієм), у яких міститься велика кількість кровоносних і лімфатичних судин.

Препарат 6. Ультраструктура кардіоміоцита (електронограма; рис. 55, кольор. вст.).

На рис. 55 представлена електронограма серцевої м'язової клітини (кардіоміоцита) у поздовжньому розрізі. Сарколема кардіоміоцитів має товщину приблизно 9 нм, у ній наявні численні мікропіноцитозні пухирці та інвагінації.

Міофібрили, розміщені в цитоплазмі по периферії, мають поперечну смугастість (складаються з актинових і міозинових міофіламентів).

Ядро округле, займає центральну частину клітини, містить чітко виражене ядереце. Біля полюсів ядра видно ділянки саркоплазми, де міофібрили відсутні.

У цитоплазмі наявні у великій кількості мітохондрії, розміщені щільними рядами між міофібрилами. На електронограмі добре видно, що мітохондрії кардіоміоцитів мають інтенсивно розвинуту систему крист.

Препарат 7. Ультраструктура вставних дисків між кардіоміоцитами (електронограма; рис. 56, кольор. вст.).

На електронних мікрофотографіях видно, що між плазмолемами сусідніх кардіоміоцитів зберігається простір шириною 20–30 нм, а вставні диски клітин у поздовжньому розрізі мають вигляд сходинок.

На рис. 55 (кольор. вст.) видно, що вставні диски по своїй довжині мають відмінності за будовою. У поперечних ділянках вставного диска є два типи міжклітинних контактів: десмосоми, що забезпечують міцність зв'язку між клітинами (у цих ділянках до сарколеми прикріплюються тонкі актинові міофіламенти), а також є невеликі щілинні контакти (нексуси) (наявні у великій кількості в поздовжніх ділянках вставного диска, забезпечують передачу потенціалу дії (нервового імпульсу) на типові скоротливі кардіоміоцити).

На наведеній електронограмі три кардіоміоцити пов'язані між собою вставним диском. Міоцити 1 і 3 електрично пов'язані за допомогою щілинних контактів (стрілка, 2). Темні лінії є ділянкою розміщення демосом і прикріплення актинових філаментів до сарколеми. У клітинах видно також багато мітохондрій, розташованих між міофібрилами.

Запитання для самоперевірки

1. Функції м'язової тканини. Основні властивості м'язової тканини.
2. Загальні цито- та гістологічні риси м'язової тканини.
3. Типи м'язової тканини. Гістогенетична класифікація м'язової тканини (за М. Г. Хлопіним).
4. Скелетна м'язової тканини. Гістогенез, клітинні лінії – міосимпласти, міосателіти.
5. Основні компоненти скелетного м'яза.
6. Сполучнотканинні оболонки скелетного м'яза.
7. Організація м'яза. Будова міофібрил. Структура саркомера, його зони, тонкі й товсті філаменти, саркоплазматичний ретикулум, триада та її функції. Теорія ковзання філаментів.
8. Поняття про іннервацію скелетних м'язів.

9. Типи волокон скелетних м'язів – їхня класифікація та властивості.
10. Серцева м'язова тканина. Будова клітин, вставні диски.
11. Порівняльна характеристика серцевої та скелетної посмугованих м'язових тканин.
12. Типи кардіоміоцитів.
13. Фізіологічна регенерація серцевої м'язової тканини.
14. Гладенька м'язова тканина. Локалізація, будова, властивості.
15. Структурно-функціональні особливості міоцитів гладенької м'язової тканини.
16. Ультраструктура гладеньких м'язових клітин.
17. Скорочення гладеньких міоцитів.
18. Фізіологічна регенерація гладенької м'язової тканини.
19. Міоїдні клітини. Міонейральний тип гладенької м'язової тканини.

Розділ 5

НЕРВОВА ТКАНИНА

Структурною основою нервової системи є нервова тканина, яка забезпечує узгоджену діяльність органів і систем організму, їхню регуляцію та адаптацію до умов зовнішнього середовища.

Нервова тканина має ектодермальне походження. Вона складається з клітин двох типів – *нейроцитів* (нейронів, основного функціонального типу клітин) і *гліоцитів* (*нейроглія*, допоміжні клітинні елементи). Основними типами міжклітинних контактів є *синапси*. У нервовій тканині практично відсутня міжклітинна речовина.

Нейрони. Нейрони є морфологічними й функціональними одиницями нервової тканини. Переважна більшість їх формується ще до народження. Збережені (локально і в невеликій кількості) малодиференційовані клітини (нейробласти) приводять до появи дуже невеликої кількості нейронів у постембріогенезі ссавців, включаючи людину. Зрілі нейрони мітотично неактивні (тобто вони не діляться), а отже, їхній життєвий цикл має тривати практично протягом усього життя організму.

Нервові клітини, як правило, мають великі розміри. Нейронна активність та її контроль вимагають експресії багатьох генів, що відбивається в морфології ядер: у більшості нейронів вони великі, світлі (через значну кількість активного еухроматину), з одним або декількома чітко вираженими ядерцями. Крім того, у нейронах добре розвинута білоксинтезуюча гранулярна ендоплазматична сітка.

Функціональні особливості нейронів визначаються за показниками: (1) форма нейрона, і зокрема його відростків, (2) хімічні речовини (нейромедіатори), які нейрон використовує для зв'язку з іншими нейронами і (3) способи, якими нейрон може реагувати на медіатори, вивільнені іншими нейронами.

Відростки нейрона. Частину тіла нейрона, яка оточує ядро, називають *перикаріоном*, або *сомою*. Нейрони мають довгі відростки, що тягнуться від перикаріону. Їх розділяють на дві функціонально і морфологічно різні групи – *дендрити* та *аксони*. Характерні особливості цих двох типів відростків наведено в табл. 5.1.

Таблиця 5.1. Структурно-функціональні особливості відростків нейронів

	Аксон	Дендрити
НАПРЯМОК ІМПУЛЬСУ	Від клітини	До клітини
КІЛЬКІСТЬ	1	Зазвичай багато
ДОВЖИНА	Довгий	Коротші
ТОВЩИНА	Тонкі, мають постійний діаметр	Товсті, мають тенденцію до звуження
ГАЛУЖЕННЯ	Зазвичай не галузяться, окрім закінчення	Мають значне галуження
ПОЧАТОК	Від аксонного горбика	Із будь-якої частини клітини
ОРГАНЕЛИ	Нейрофібрили, мітохондрії немає тілець Нісля	Нейрофібрили, мітохондрії, тілець Нісля
ОТОЧУЮЧІ СТРУКТУРИ	Мієлінова оболонка	Не оточені оболонкою

Дендрити є частиною сприймаючої поверхні нейрона. Як правило, від перикаріону виходять один або декілька первинних дендритів, які далі можуть розділятися на вторинні, третинні й т. д. Поверхня дендритів може бути гладенькою або мати невеликі виступаючі структури різної форми – *дендритні шипики*. Ці структури можуть брати участь у формуванні міжклітинних контактів і виконувати ряд інших функцій, зокрема підтримувати іонний гомеостаз під час функціонування синапсів (вони містять цистерни гладенького ендоплазматичного ретикулума, який є депо Ca^{2+}).

Кожен нейрон має один аксон, який бере початок від перикаріону (деякі аксони формують *колатераль* – аксонне відгалуження, яке може прямувати сумісно з "основним" аксоном або повертатися назад до перикаріону). Місце виходу аксона з пери-

каріону називають *аксонним горбиком* (саме тут виникає потенціал дії, який поширюється далі по аксону). У кінцевих ділянках аксон, як і дендрити, може галузитися, проходячи через нервову тканину до місця призначення. Аксон, як "передавальний" відросток, проводить потенціал дії (нервовий імпульс) від тіла нейрона до інших клітин-мішеней. На кінцях аксони мають цибулиноподібні розширення – *синаптичні закінчення (терміналі)*, які беруть участь у формуванні міжклітинних контактів (*синапсів*), утворюючи їхню *пресинаптичну ділянку*. *Постсинаптичною ділянкою* є певна зона мембрани контактуючої клітини (клітини-мішені, іншого нейрона або м'язової клітини).

Синапси. Отже, синапси є морфологічно спеціалізованими міжклітинними контактами, утвореними пресинаптичною ділянкою одного нейрона (він передає сигнал) і постсинаптичною ділянкою клітини-мішені. У пресинаптичній ділянці аксона накопичуються синаптичні пухирці з нейромедіаторами, екзоцитоз яких потім у *синаптичну щілину* (невелику щілину між пре- та постсинаптичними мембранами розміром близько 30 нм), опосередковує передачу інформації від пре- до постсинаптичних ділянок.

Екзоцитоз синаптичних пухирців є сигналозалежним та Ca^{2+} -залежним процесом. "Сигналом" є потенціал дії, що, поширюючись аксоном, добігає до пресинаптичної ділянки, у якій він ініціює відкриття потенціалозалежних Ca^{2+} -каналів. Зростання ж внутрішньоклітинної концентрації Ca^{2+} і викликає Ca^{2+} -залежний екзоцитоз синаптичних пухирців (що вимагає реорганізації цитоскелета в пресинаптичній ділянці) і вивільнення медіатору в синаптичну щілину.

Постсинаптична ж мембрана містить рецептор до медіатору. Зв'язування медіатору зі своїм рецептором на постсинаптичній мембрані запускає каскад реакцій у клітині-мішені, наприклад, утворення потенціалу дії в міолемі, що закінчується скороченням міоцита.

Вивільнені медіатори (ацетилхолін, норадреналін, адреналін, а також серотонін, речовина P, глютамінова кислота, енкефаліни, гамма-аміномасляна кислота тощо) можуть справляти в клітині мішені збуджувальний або гальмівний ефект, залежно від

своєї хімічної природи та від особливості "сприймаючої" системи клітини-мішені. Тому функціонально розрізняють два види синапсів – *збудливі* та *гальмівні*.

За морфологією розрізняють синапси *аксодендритні*, *аксосоматичні*, *аксо-аксонні*, *дендро-дендритні* й *дендросоматичні*, оскільки будь-який відросток нейрона може утворювати синапс з будь-якою частиною іншого нейрона .

Описаний синапс має назву *хімічного*, оскільки забезпечує передачу потенціалу дії (нервового імпульсу) за участю хімічних речовин – нейромедіаторів. Існує інший тип синапсів – *електричний*, що за будовою нагадує щільний контакт. Цей тип синапсів поширений у нервовій системі безхребетних і нижчих хребетних тварин. Передається через цей контакт безпосередньо потенціал дії, причому передача можлива в обох напрямках.

Нейрони суттєво різняться між собою розмірами перикаріонів. У *нейроплазмі* (цитоплазмі нервових клітин) наявні добре розвинуті гранулярна ендоплазматична сітка (базофільна субстанція, *тільця Нісля*, або *тигроїд*), комплекс Гольджі, мітохондрії (що свідчить про рівень і функціональну орієнтованість метаболічної активності).

Розвинута гранулярна ендоплазматична сітка є специфічною ознакою нейронів – під світловим мікроскопом вона має вигляд інтенсивно забарвлених грудочок і зерен різного розміру й форми в перикаріоні та дендритах (проте ніколи не виявляється в аксонах і аксонних горбиках). Її функціонування забезпечує нейрокомунікацію (гранулярна ендоплазматична сітка залучена до синтезу, сегрегації та модифікації білків – рецепторів, екзоцитозних білків тощо). Базофільна субстанція є показником функціонального стану нейрона.

Нейроплазма містить добре розвинуту систему цитоскелета, представлену переважно нейрофіламентами й мікротрубочками. На препаратах пучки нейрофіламентів добре виявляються при застосуванні методу імпрегнації сріблом (вони мають вигляд ниток, нейрофібрил). У тілі нейрона вони формують сітку, а у відростках розташовані паралельно. Елементи цитоскелета беруть участь у підтриманні форми клітин, рості відростків, аксонному та інших видах транспорту.

Для аксонів, у яких відсутні органели білкового синтезу та процесування, характерний постійний потік цитоплазми від перикаріону до терміналей (*антероградний ток*) і назад, від терміналей до перикаріону (*ретроградний ток*). Переміщення цитоплазми може відбуватися зі швидкістю 1–3 мм на добу (*повільний аксонний транспорт*, за його участі здійснюється, наприклад, доставка білків) і 5–10 мм за годину (*швидкий аксонний транспорт*, переносить речовини, необхідні для "синаптичної діяльності").

Дендритний транспорт здійснюється зі швидкістю 3 мм за годину в обох напрямках (його називають *дендритний ток*).

Класифікація нейронів. Існує декілька підходів до класифікації нейронів. Одна з класифікацій – морфологічна – побудована з урахуванням кількості відростків. 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 розгалужується на аксон і дендрит;
- *Мультиполярні* – багато відростків. Один із них аксон, а всі інші – дендрити.

Інший приклад – функціональна класифікація нейронів. Вона ґрунтується на положенні нервової клітини у складі рефлекторної дуги. Розрізняють такі види нейронів:

- *Аферентні* – рецепторні, чутливі – сприймають подразнення і трансформують його в нервовий імпульс;
- *Асоціативні* – вставні – передають нервовий імпульс між нейронами;
- *Еферентні* – моторні, рухові – забезпечують передачу нервового імпульсу на робочу структуру.

Нейроглія. Нейроглія фактично є своєрідним клітинним середовищем, що оточує нейрони, і певним чином забезпечує їхнє функціонування. До основних функцій мікроглії можна віднести опорну, бар'єрну, трофічну, секреторну та захисну.

Клітини нейроглії (*гліоцити*) за розмірами дрібніші, ніж нейрони, проте кількісно суттєво переважають останніх (їх приблизно в 50 разів більше). Гліоцити здатні до поділу, швидких мітозів, через що можуть формувати в нервовій тканині пухлини (гліоми). Різні типи гліальних клітин виконують різні функції й локалізуються в різних ділянках нервової системи. Виділяють чотири типи гліоцитів у центральній нервовій системі (*астроцити, олігодендроцити, мікроглія, епендимні клітини*) (рис. 5.1) та два в периферичній нервовій системі (*Шваннівські й сателітні клітини*).

На відміну від усіх інших типів гліальних клітин, що походять з нервової трубки і нервового гребеня, клітини мікроглії походять від премоноцитів червоного кісткового мозку і належать до макрофагічної системи організму.

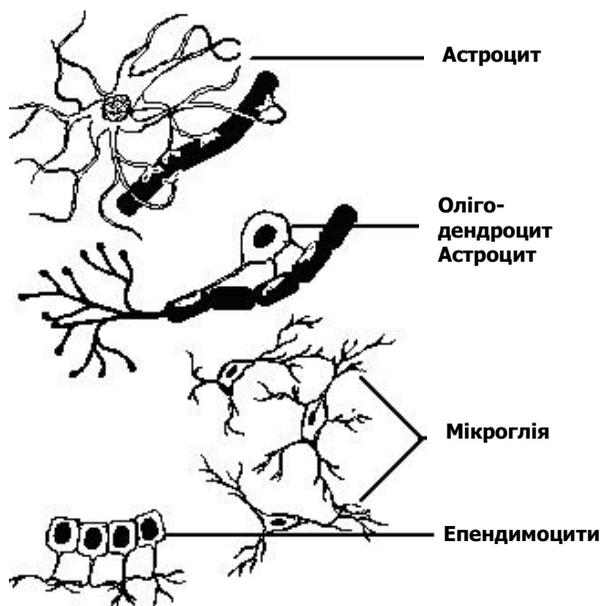


Рис. 5.1. Клітини нейроглії у складі центральної нервової системи. *Схема*

Астроцити – невеликі клітини зіркоподібної форми зі світлим ядром і численними відростками, що закінчуються на судинах, нейронах та базальній мембрані, яка відокремлює мозкову тканину від м'якої мозкової оболонки. Формують гемато-енцефалічний бар'єр, накопичують і передають речовини від капілярів до нейронів, підтримують сталість хімічного складу позаклітинного простору в нервовій тканині й забезпечують її структурну підтримку.

Олігодендроцити – найчисленніша група гліоцитів. Дрібніші ніж астроцити, з більш інтенсивно забарвленими ядрами, невеликою кількістю відростків. Функції цих клітин найрізноманітніші: трофічна, ізолююча, участь у водно-сольовому обміні, процесах дегенерації й регенерації нервових волокон. У білій речовині їхні відростки формують мієліновий шар у мієлінових нервових волокнах (можуть брати участь у мієлінізації одразу декількох аксонів).

Мікроглія – це сукупність дрібних фагоцитуючих клітин з двома-трьома основними відростками, які мають на своїй поверхні численні короткі вторинні й третинні розгалуження. Їхня функція – захист від інфекції та ушкоджень, а також видалення продуктів руйнування нервової тканини. Клітини мікроглії активуються при подразненнях нервової тканини (запалення, поранення): збільшується об'єм їхнього ядра й цитоплазми, самі клітини стають круглими, рухомими, втягують свої відростки. Зустрічаються як у сірій, так і в білій речовині центральної нервової системи.

Епендимоцити утворюють щільний, епітеліоподібний пласт клітин, які вистеляють спинномозковий канал і всі шлуночки мозку. У деяких ділянках епендимоцити виконують секреторну функцію – продукують цереброспінальну рідину (ліквор). Більшість із них мають війки, сприяючи току цереброспінальної рідини.

Сателітні клітини (гліоцити гангліїв) – невеликі плоскі клітини, які оточують тіла нейронів у периферичних гангліях. Вони забезпечують підтримку нейронів (інші функції сателітних клітин не визначені).

Шваннівські клітини (нейролемоцити) – оточують аксо-ни в периферичній нервовій системі (подібно олігодендроцитам центральної нервової системи). Кожна клітина робить свій внесок в утворення мієлінової оболонки аксона.

Нервові волокна. Нервові волокна – це відростки нервових клітин, укриті оболонками. У центральній нервовій системі оболонки відростків нейронів утворюються відростками олігодендрогліоцитів, а в периферичній – нейролемоцитами Шванна.

Залежно від будови оболонки нервові волокна поділяються на дві основні групи – *немієлінові* та *мієлінові* (рис. 5.2).

Немієлінові нервові волокна є типовими для автономного відділу нервової системи. Їхня будова є значно простішою. Немієлінове волокно утворене *неврилемою* (тяжем щільно розташованих нейролемоцитів), у складки якої занурюється аксон (осьовий циліндр). Якщо лемоцит охоплює не один осьовий циліндр, а декілька, то такі немієлінові волокна називають *поліаксонними*, або *волокнами кабельного типу*.

Зовні немієлінове нервово волокно вкрите тонкою базальною мембраною.

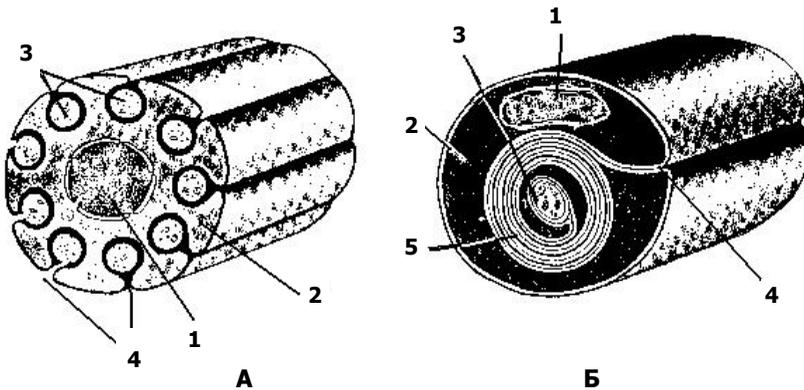


Рис. 5.2. Схема будови немієлінового (А) і мієлінового (Б) нервових волокон:
 1 – ядро шваннівської клітини; 2 – цитоплазма шваннівської клітини;
 3 – аксоны (осьові циліндри); 4 – мезаксоны; 5 – мієлін

Мієлінові нервові волокна зустрічаються як у центральній, так і в периферичній нервовій системі. Це товсті волокна, побудовані з осьового циліндра, мієлінової оболонки, неврилими та базальної мембрани. Осьовий циліндр – це відросток нервової клітини, найчастіше аксон (за винятком чутливих нервів). Мієлінова оболонка вкриває осьовий циліндр по його довжині.

У процесі мієлінізації аксон занурюється в жолобок на поверхні лемоцита, краї жолобка змикаються, утворюючи *мезаксон*, який поступово видовжується і наче накручується навкруги аксона, утворюючи оболонку з багатьох шарів мембрани лемоцита – *мієлін* (ліпідний бішар плазмолемі лемоцита містить великий відсоток сфінгомієліну). Отже формується фактично багат шарова мембранна оболонка. Цитоплазма в цій зоні практично відсутня.

В окремих ділянках волокна (*вузлові перехвати*, або *перехвати Ранв'є*) мієліновий шар переривається – тут закінчується один нейролемоцит і починається інший. Осьовий циліндр у цих ділянках частково прикритий відростками нейролемоцитів.

Швидкість передачі нервового імпульсу мієліновими нервовими волокнами значно вища (5–120 м/с), ніж немієліновими (1–2 м/с).

Препарат 1. Нейрофібрили в нервових клітинах спинного мозку щура (імпрегнація сріблом; рис. 57–58, кольор. вст.; рис. 5.3, схема).

На препараті представлено поперечний зріз спинного мозку щура. За малого збільшення мікроскопа зріз за формою нагадує метелика (рис. 57, кольор. вст.). Ближче до центра знаходиться сіра речовина, на периферії – біла. У середині міститься центральний канал, оточений з усіх боків сірою речовиною. Остання утворює широкі передні, вузькі задні та слабко виражені бокові роги. Тканина сірої речовини складається переважно з тіл нейронів і клітин глії, які оточують нейрони. У свою чергу, сіра речовина оточена білою речовиною спинного мозку, яка складається з відростків нейронів, перерізаних у різних напрямках.

Найбільші нервові клітини розміщені в передніх рогах сірої речовини – це мотонейрони.

За великого збільшення мікроскопа слід розглянути форму мотонейронів. Ці клітини мультиполярні – від тіла нейронів відходять у різні боки декілька відростків. Прослідкувати відростки на великій відстані на зрізі неможливо, видно тільки їхні початкові ділянки, що відходять від тіла клітини (рис. 58, кольор. вст.).

Ядра мотонейронів світлі з незначною кількістю хроматинових гранул, з великими ядерцями, що є показником високої функціональної активності клітини. Цитоплазма зазвичай темна, що зумовлено наявністю у перикаріоні нервової клітини густої темнозбарвленої фібрилярної сітки. У тілі нейрона орієнтація фібрил (нейрофібрил) або нечітко визначена, або радіальна. У відростках (і дендритах, і аксонах) вони розташовуються паралельно одна до одної і йдуть уздовж волокна (рис. 5.3).

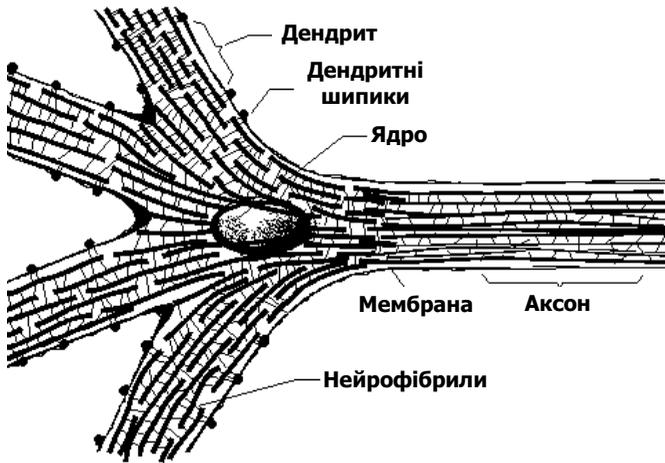


Рис. 5.3. *Схема.* Організація цитоскелета (нейрофібрили) у моторному нейроні

Нейрофібрили є основою цитоскелета нейрона, вони виконують опорну й транспортну функцію. Нейрофібрили представлені переважно пучками мікротрубочок і нейрофіламентів (особливого класу білків проміжних філаментів), на яких осаджується азотнокисле срібло, що й дозволяє їх виявити, застосовуючи даний метод.

Нейрональні мікротрубочки в складі нейрофібрил об'єднуються в пучки за допомогою асоційованих з ними білків, які формують перпендикулярні зшивки (див. рис. 5.3). Руйнування таких білкових зшивок і порушення організації нейрофібрил

веде до порушень процесів аксонного транспорту й функціонування нейрона загалом, що є одним із патогенетичних механізмів розвитку цілої низки нейродегенеративних захворювань.

Нейрофібрили з'являються достатньо рано під час розвитку нейронів, і поява їх є однією з перших специфічних ознак диференціації майбутніх нейронів. Система нейрональних мікротрубочок є структурою досить лабільною й за різних функціональних станів вираженою неоднаково.

Препарат 2. Немієлінові нервові волокна (забарвлення гематоксиліном та еозинном; рис. 59, кольор. вст.; рис. 5.4, схема).

На поздовжньому зрізі немієлінового волокна за великого збільшення мікроскопа видно рожеві тяжі цитоплазми шваннівських клітин, у яких на певній відстані один від одного лежать овальні ядра, забарвлені в синьо-фіолетовий колір. Часто в одному такому тяжі розміщується не один, а декілька (10–20) осьових циліндрів (поліаксонні волокна, або волокна кабельного типу).

Оболонка шваннівських клітин дуже тонка, тому межі цих клітин під світловим мікроскопом роздивитися практично неможливо. Оболонка немієлінового нервового волокна виявляється як однорідний тяж цитоплазми, котрий огортає осьові циліндри.

Препарат 3. Ультраструктура немієлінового нервового волокна (електронограма; рис. 60, кольор. вст.).

На електронній мікрофотографії представлений поперечний зріз немієлінових волокон. У центрі кожного волокна є ядро лемоцита, на периферії волокна – декілька осьових циліндрів, занурених у цитоплазму лемоцита в такий спосіб, що поверхнева мембрана цієї клітини утворює навколо циліндра чохол. Виявляються також короткі мезаксони – змикання складок плазмолемми над осьовими циліндрами. Залежно від того, яка кількість осьових циліндрів занурена у шваннівську клітину, може бути й різна кількість мезаксонів у нервовому волокні.

Поверхня кожного нервового волокна вкрита базальною мембраною. Між нервовими волокнами міститься сполучна тканина (ендонеурій), і в її складі – поперечно-зрізані колагенові волокна.

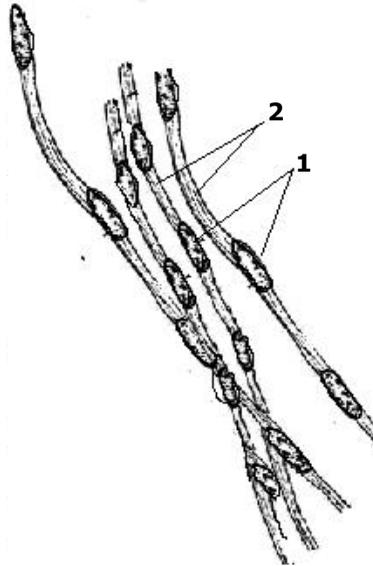


Рис. 5.4. Немієлінові нервові волокна:
 1 – ядра нейролемоцитів Шванна;
 2 – аксони в оболонці. *Схема*

Препарат 4. Мієлінові нервові волокна (обробка осмієвою кислотою; рис. 61–62, кольор. вст.; рис. 5.5).

У мієлінових волокнах осьовим циліндром можуть бути як аксони нейронів (у рухових нервах), так і дендрити (у чутливих нервах).

За малого збільшення мікроскопа на препараті видно групу волокон різної товщини (рис. 61, кольор. вст.). Слід дослідити волокно, яке лежить вільно й дещо ізольовано від інших.

За великого збільшення видно, що нервові волокно має центральну частину – осьовий циліндр, та оболонку, яка називається мієліною. Ця оболонка формується з плоского виросту тіла гліальної клітини, який багаторазово огортає відросток нейрона (рис. 62, кольор. вст.). Цитоплазма в такому вирості практично відсутня, тому мієлінова оболонка є фактично структурою з багатьох шарів плазматичної мембрани.

Уздовж нервового волокна зустрічаються ділянки, у яких мієлін відсутній. Такі зони називають вузловими, або кільцевими, перетяжками Ранв'є. У них осьовий циліндр на певній ділянці стає оголеним, без мієлінової оболонки. Кільцеві перехвати є місцями контактів сусідніх шваннівських клітин.

Ділянку волокна, розташовану між перехватами, називають сегментом, або міжвузлям. Його оболонка представлена однією гліальною клітиною з ядром, що лежить приблизно в центрі такого сегмента. Така структурна організація сприяє швидкій *сальтаторній* провідності, коли потенціал дії "перестрибує" вниз по аксону – від вузла до вузла.

В оболонці мієлінового волокна розрізняють внутрішній товстий шар (власне мієліновий) і зовнішній, тонкий, що складається з цитоплазми, лемоцитів та їхніх ядер (рис. 5.5).

У деяких місцях мієлінове волокно виявляється ніби надрізнаним, пересіченим похилими лініями, які називають насічками мієліну. Це ділянки мієлінового шару, де завитки мезаксона лежать нещільно один відносно одного.

Препарат 5. Ультраструктура мієлінового волокна (електронограма; рис. 63, кольор. вст.).

На мікрофотографії представлено переріз мієлінізованого нерва. Аксон міститься в центрі оболонки. У нього є мікротрубочки, по яких органели й везикули з нейромедіаторами рухаються вздовж аксона. На фотографії вони мають вигляд численних цяточок у цитоплазмі (поперечний переріз). Тут же знаходяться і нейрофіламенти, які забезпечують структурну підтримку аксона.

Шваннівська клітина (нейролемоцит Шванна) огортає аксон, формуючи мієлінову оболонку. Електронна мікрофотографія дозволяє значно детальніше, порівняно зі світловою мікроскопією, роздивитись структуру мієлінових волокон. Зокрема, добре видно, що мієлін має шарувату будову й утворений нашарованими певним чином мембранами. Шаруватість має період 12 нм. Мієліновий шар товстіший, ніж зовнішній шар, утворений цитоплазмою шваннівської клітини.

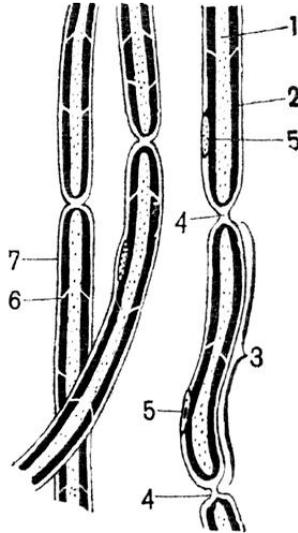


Рис. 5.5. Мієлінові нервові волокна:
 1 – осьовий циліндр;
 2 – мієлінова оболонка; 3 – лейкоцити;
 4 – перехвати Ранв'є; 5 – гліальні клітини з ядрами;
 6 – насічки мієліну нервового волокна;
 7 – зовнішній шар оболонки мієлінового волокна

Препарат 6. Спинномозковий вузол міжхребцевого диска
 (забарвлення гематоксиліном та еозином; рис. 64, кольор. вст.).

За малого збільшення мікроскопа слід ознайомитись із загальною будовою спинномозкового вузла. Він є овальним потовщенням заднього корінця спинного мозку.

Чутливі нейрони, що утворюють вузол, розташовуються групами на його периферії. У центрі вузла (між групами нейронів) проходять нервові волокна, вони містять відростки чутливих нейронів. Зовні спинальний ганглії оточений сполучнотканинною капсулою (оболонкою). Від капсули в паренхіму проникають тонкі прошарки сполучної тканини, які утворюють його струму.

В усіх чутливих вузлах (як спинномозкових, так і по ходу черепномозкових нервів) нейрони є псевдоуніполярними – від тіла клітини відходить тільки один відросток, що майже одразу роз-

діляється на два, один із яких відповідає дендриту, а інший – аксону. На препараті майже не видно відростків, які відходять безпосередньо від нервових клітин, вони проходять пучками між групами нервових клітин.

Псевдоуніполярні нейрони спинального ганглія мають великий круглястий перикаріон, у центрі якого розташоване відносно невелике світле ядро з інтенсивно забарвленим ядерцем. Цитоплазма дрібнозерниста.

Кожна нервова клітина оточена капсулою. Внутрішня частина цієї капсули складається з дрібних сплюснених клітин з круглястими або овальними ядрами з добре помітним ядерцем – це клітини-сателіти (нейрогліальні клітини периферичної нервової системи). А зовнішню частину становлять фібробласти з вузькими ядрами та тонкі прошарки сполучної тканини. Зовні від сателітів можна помітити тонкий прошарок сполучної тканини, яка, разом із клітинами-сателітами, утворює нібито капсулу навколо кожної нервової клітини. На деяких препаратах між нервовими клітинами й капсулою може побачити порожній простір (відокремлення), який утворюється внаслідок стискання клітин під дією фіксатора.

Запитання для самоперевірки

1. Гістогенез нервової тканини.
2. Клітинний склад нервової тканини. Нейрони і нейроглія.
3. Структура нейрона, його цитологічні особливості.
4. Тільця Нісля. Цитоскелет нейрона. Включення.
5. Морфологічно-функціональні особливості відростків нервових клітин.
6. Цитоскелет нейрона. Аксонний транспорт.
7. Функціональна і морфологічна класифікація нейронів.
8. Загальна схема організації синапсів.
9. Потенціал дії. Передача потенціалу дії.
10. Синапси. Класифікація синапсів.
11. Збудливі та гальмівні синапси.
12. Будова хімічного синапсу.

13. Клітини нейроглиї. Загальна характеристика. Астроцити, олігодендроцити, епендимоцити, мікроглія, сателітні клітини, шваннівські клітини – локалізація, будова, функції.
14. Типи нервових волокон.
15. Мієлінова оболонка, будова, формування, функції.
16. Які клітини утворюють мієлін?
17. Характеристика мієлінових волокон.
18. Характеристика немієлінових волокон.
19. Сполучнотканинні оболонки нерва.
20. Пластичність і репарація нервової тканини в периферичній і центральній нервовій системі.
21. Уявлення про нейросекреторні клітини, їхня локалізація в організмі.

ПРИКЛАДИ ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ

1. Яка з тканин дорослої людини має найвищу здатність до регенерації?

- а) епітеліальна;
- б) м'язова;
- в) пухка волокниста власне сполучна;
- г) щільна волокниста власне сполучна;
- д) нервова.

2. Для епітеліїв шкіри, рогівки ока й ротової порожнини характерно все, крім:

- а) розвиваються з ектодерми;
- б) належать до багат шарових;
- в) займають межове положення;
- г) зроговілі;
- д) здатні до регенерації.

3. У слизовій оболонці бронха виявлено дефект війок миготливого епітелію. Яка функція епітелію постраждала?

- а) ендокринна;
- б) секреторна;
- в) евакуаторна;
- г) екскреторна;
- д) захисна.

4. Які особливості будови притаманні одношаровому епітелію шлунка за нормальних умов?

- а) не всі клітини зв'язані з базальною мембраною;
- б) усі клітини зв'язані з базальною мембраною;
- в) усі клітини не зв'язані з базальною мембраною;
- г) частково зроговілий;
- д) на апікальній поверхні епітеліоцитів формується облямівка мікроворсинок.

5. Яку функцію виконують келихоподібні клітини слизової оболонки бронхів?

- а) залозисту;
- б) опорну;
- в) скоротливу;
- г) усмоктувальну;
- д) евакуаторну.

6. На гістологічному препараті епітеліальної тканини виявлена наявність шару, який має вигляд гомогенної блискучої смужки. Який вид епітелію представлений на препараті?

- а) мезотелій;
- б) перехідний;
- в) псевдобагатошаровий;
- г) багатошаровий незроговілий;
- д) багатошаровий зроговілий.

7. Який контакт між клітинами епітеліального пласта перешкоджає проникненню молекул із зовнішнього середовища у внутрішнє?

- а) щілинний;
- б) проміжний;
- в) десмосомний;
- г) щільний;
- д) напівдесмосомний.

8. Одношаровий багаторядний війчастий епітелій вистилає:

- а) травний тракт;
- б) трахею;
- в) щитоподібну залозу;
- г) каналці нирок;
- д) стінку сечового міхура.

9. Епітеліальні клітини з мікрворсинками містяться у:

- а) вистилці кровоносних судин;
- б) вистилці легень;
- в) серозних оболонках;

- г) вистилці травного тракту;
- д) шкірі.

10. Які з перерахованих клітин є одноклітинними екзокринними залозами:

- а) клітини з облямівкою;
- б) миготливі (війчасті епітеліоцити);
- в) келихоподібні клітини;
- г) клітини без облямівки;
- д) клітини зі стереоциліями.

11. Які структурно-функціональні ознаки характерні для ендокринних залоз?

- а) наявність вивідної протоки;
- б) секреторні продукти надходять у кров;
- в) секреторні продукти надходять на поверхню епітелію шкіри;
- г) секреторні продукти надходять на поверхню епітелію слизової оболонки;
- д) секреторні відділи мають вигляд трубочок.

12. Проведений аналіз крові чоловіку віком 20 років. Укажіть показники, які відрізняються від норми:

- а) еозинофіли – 9 % ;
- б) моноцити – 7 %;
- в) нейтрофіли – 50 %;
- г) лімфоцити – 15 %.

13. Які форми еритроцитів зустрічаються при їхньому фізіологічному старінні?

- а) дискоцит,
- б) ехіноцит;
- в) еліптоцит,
- г) сфероцит;
- д) серпоподібна;
- є) ретикулоцит.

14. У хворого щорічно навесні й на початку літа в період цвітіння трав і дерев розвивається гостре катаральне запалення кон'юнктиви очей та слизової носової порожнини. Активація яких клітинних елементів лежить в основі цього синдрому?

- а) тромбоцитів;
- б) макрофагів;
- в) нейтрофілів;
- г) ендотеліальних клітин;
- д) тканинних базофілів.

15. Що являє собою структурно тромбоцит у людини?

- а) високо спеціалізовану клітину без ядра;
- б) фрагмент мегакаріоцита;
- в) клітина з овальним ядром і вузьким обідком цитоплазми;
- г) клітина з ядром із двох сегментів і оксифільною зернистістю в цитоплазмі.

16. Перераховані різної ступені зрілості клітини червоного кісткового мозку. Укажіть, яка(і) з них у нормі надходить(ять) у кров:

- а) мегакаріоцит;
- б) оксифільний еритробласт;
- в) ретикулоцит;
- г) базофільний еритробласт;
- д) ретикулярна клітина.

17. Відомо, що свої головні функції еозинофільні гранулоцити виконують у тканинах, виходячи із кровоносного русла. Протягом якого часу еозинофіли знаходяться в загальному системному кровотоці?

- а) 8–12 годин;
- б) 3–5 годин;
- в) 3 доби;
- г) 18–20 годин;

д) 1 добу.

18. Один із компонентів секрету тучних клітин знижує проникність міжклітинної речовини й згортання крові, має протизапальний вплив. Це:

- а) гістамін;
- б) гепарин;
- в) еозинофільні хемотаксичні фактори анафілаксії;
- г) лейкотрієни ;
- д) антитіла.

19. У вогнищі гострого запалення нейтрофіли виконують ряд функцій, зокрема:

- а) секреція гістаміну;
- б) секреція гепарину;
- в) секреція лізоциму;
- г) секреція специфічних антитіл;
- д) секреція фібриногену.

20. До системи мононуклеарних фагоцитів відносять:

- а) макрофаги;
- б) фібробласти;
- в) остеокласти;
- г) мегакаріоцити;
- д) сегментоядерні нейтрофіли.

21. У новонародженого виявлено численні аномалії розвитку сполучної тканини, пов'язані з пошкодженням фібробластів. Яке ембріональне джерело зазнало ушкодження?

- а) ектодерма;
- б) ентодерма;
- в) мезенхіма;
- г) нервова трубка;
- д) проміжна мезодерма;

22. Основним компонентом секретів фібробластів є:

- а) десмін;

- б) еластин;
- в) колаген;
- г) тубулін;
- д) фібриноген.

23. При мікроскопічному дослідженні препарату сполучної тканини видно клітину з добре вираженою базофільною зернистістю. Визначте, як називається ця клітина:

- а) адипоцит;
- б) ліпоцит;
- в) лаброцит;
- г) макрофаг;
- д) пігментоцит;
- е) плазмоцит.

24. Що з наведеного нижче є невірним щодо жирової тканини?

- а) депо енергії;
- б) є одним із типів сполучної тканини;
- в) виконує роль захисного "прошарку";
- г) бура жирова тканина формується протягом життя з білої жирової;
- д) виконує роль теплоізолятора.

25. У пухкій волокнистій сполучній тканині порушено утворення основної речовини. Порушенням функції яких основних клітин може бути викликано це явище?

- а) пігментоцитів;
- б) адипоцитів;
- в) ліпоцитів;
- г) плазмоцитів;
- д) фібробластів;
- е) макрофагів.

26. Джерелом походження меланоцитів є:

- а) плюрипотентна стовбутова клітина крові;
- б) чорна субстанція;
- в) мезенхіма;

- г) нервовий зачаток;
- д) шкірна ектодерма.

27. Капсула селезінки, лімфатичних вузлів, сім'яників, яєчників і нирки сформована з:

- а) одношарового епітелію;
- б) перехідного епітелію;
- в) жирової тканини;
- г) пухкої сполучної тканини;
- д) щільної неоформленої тканини.

28. Велетенські клітини чужорідних тіл утворюються при злитті:

- а) фібробластів;
- б) ліпоцитів;
- в) пігментоцитів;
- г) макрофагів;
- д) тучних клітин.

29. Збільшення кількості еритроцитів змінених розмірів позначається терміном:

- а) анізоцитоз;
- б) гемоліз;
- в) еритропоез;
- г) гіперхроматоз;
- д) пойкилоцитоз.

30. Мегакаріоцит є попередником:

- а) велетенських клітин чужорідних тіл;
- б) тучних клітин;
- в) тромбоцитів;
- г) еритроцитів;
- д) макрофагів.

31. При обстеженні новонародженого виявлені численні аномалії судин з пошкодженням судинного ендотелію. Ушкод-

ження яких за формою клітин виявлено при мікроскопічному дослідженні біоптату?

- а) плоских;
- б) кубічних;
- в) призматичних;
- г) двовгнутих;
- д) остистих.

32. Укажіть клітину, яка диференціюється в макрофаг після виходу з кровотоку в навколишні тканини:

- а) еозинофіл;
- б) базофіл;
- в) Т-лімфоцит;
- г) моноцит;
- д) В-лімфоцит.

33. Яка локалізація властива тучним клітинам?

- а) прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини;
- б) жирова тканина;
- в) кров;
- г) кістковий мозок;
- д) щільна неоформлена сполучна тканина.

34. Назвіть клітини, які найактивніші у фагоцитозі:

- а) нейтрофіли;
- б) лімфоцити;
- в) макрофаги
- г) базофіли;
- д) еозинофіли.

35. У людини під дією іонізуючого випромінювання пошкоджено ретикулярну сполучну тканину. Які структурно-функціональні зміни будуть супроводжувати таке пошкодження:

- а) порушення депонування води;
- б) порушення терморегуляції та термпродукції;

- в) пригнічення енергетичного обміну;
- г) послаблення захисту від дії ультрафіолетового випромінювання
- д) ураження строми кровотворних органів.

36. Після виснажливого захворювання у хворого спостерігається різке зменшення кількості адипоцитів білої жирової тканини. Яка з наведених нижче функцій буде порушена?

- а) утворення антитіл;
- б) продукція міжклітинної речовини;
- в) теплоізоляція;
- г) синтез біогенних амінів;
- д) теплопродукція.

37. У яку з перерахованих структур не входить гіаліновий хрящ?

- а) суглобові та реберні хрящі;
- б) хрящі носа;
- в) хрящі вушної раковини;
- г) хрящі гортані;
- д) хрящі трахеї.

38. Після перенесеної травми у хворого спостерігається порушення пружних властивостей хрящової тканини. Порушенням яких особливостей будови тканини це можливо пояснити?

- а) зменшенням вмісту глікозаміногліканів;
- б) підвищенням вмісту протеогліканів;
- в) підвищенням вмісту глікозаміногліканів;
- г) зменшенням вмісту протеогліканів;
- д) зменшенням вмісту ліпідів.

39. На гістологічному зрізі представлено один із різновидів кісткової тканини. Визначте, які структури розташовані між остеонами в трубчастій кістці?

- а) лакуни;

- б) нервові закінчення;
- в) шар зовнішніх загальних пластинок (ламел);
- г) канали остеонів;
- д) вставні пластинки (ламели).

40. У хворого з хондродисплазією (аномалією розвитку хряща) виявлені зміни в будові волокнистого хряща. Як у здоровій тканині мають бути розміщені хондроцити?

- а) виявляється пошарове розташування клітин;
- б) виявляється неупорядковане розташування клітин;
- в) відбувається скупчення клітин біля охрястя;
- г) відбувається рівномірний розподіл клітин;
- д) клітини утворюють стовпчики.

41. В одній із тканин організму людини практично ніколи не спостерігаються запальні процеси через відсутність кровоносних судин. Визначте, яка це тканина:

- а) нервова;
- б) кісткова;
- в) м'язова;
- г) хрящова;
- д) ретикулярна.

42. Унаслідок хондродисплазії (аномалії розвитку хряща) пошкоджено гіаліновий хрящ. У яких морфологічних структурах при цьому локалізується патологічний процес?

- а) у трахеї;
- б) в ембріональному скелеті;
- в) у міжхребцевих дисках;
- г) у гортані;
- д) у бронхах.

43. У яку з перерахованих структур не входить гіаліновий хрящ?

- а) суглобові та реберні хрящі;
- б) хрящі носа;
- в) хрящі вушної раковини;
- г) хрящі гортані;

д) хрящі трахеї.

44. Ушкодження яких волокон зумовить порушення функції волокнистого хряща міжхребцевих дисків?

- а) еластичних;
- б) ретикулярних;
- в) окситаланових;
- г) елаунінових;
- д) колагенових.

45. На препараті вушної мушлі людини видно клітинні групи з двох-трьох хондроцитів. Чому ці групи клітин називають ізогенними?

- а) виконують одну функцію;
- б) мають однакову форму;
- в) утворюються з однієї родоначальної клітини;
- г) завжди розташовані в певному місці;
- д) містяться тільки в еластичному хрящі.

46. Тонкі вирости-перетинки в складі губчастої кістки – це:

- а) остеїд;
- б) трабекули;
- в) пучки колагенових волокон;
- г) відростки остеоцитів;
- д) інтерстиціальні ламели.

47. У Гаверсових каналах проходять:

- а) відростки остеоцитів;
- б) кровоносні судини;
- в) нерви;
- г) лімфатичні судини;
- д) судини і нерви;
- е) лімфатичні судини і нерви.

48. Остеїд – це:

- а) відросток остеоцита;

- б) некальцифікований матрикс, синтезований остеобластами;
- в) ділянка резорбції кістки;
- г) стадія остеогенезу;
- д) канал остеона.

49. При аналізі рентгенограми грудної клітки 57-річного хворого лікар звернув увагу на локальне розсмоктування твердих тканин окремих кісток. З підвищеною активністю яких клітин можуть бути пов'язані ці зміни?

- а) хондробластів;
- б) хондроцитів;
- в) остеокластів;
- г) остеоцитів;
- д) остеобластів.

50. Трабекули є компонентом:

- а) губчастої кістки;
- б) пластинчастої кістки;
- в) кісткового мозку;
- г) остеона;
- д) окістя.

51. Студенту запропоновано 2 препарати – скелетної та серцевої м'язової тканини. За якими структурними особливостями їх можна відрізнити?

- а) за наявністю L- і T-систем;
- б) за наявністю А-дисків;
- в) за наявністю І-дисків;
- г) за наявністю телофрагм і мезофрагм;
- д) за наявністю вставних дисків

52. Який білок утримує товсті філаменти в певній локалізації в саркомері:

- а) тропоколаген;
- б) актин;
- в) тітин;
- г) нексин;
- д) міозин.

53. Який вид м'язової тканини локалізується в стінці січового міхура?

- а) гладенька м'язова тканина нейрального походження;
- б) гладенька м'язова тканина мезенхімного походження;
- в) гладенька м'язова тканина епідермального походження;
- г) посмугована м'язова тканина;
- д) правильної відповіді немає.

54. На мікропрепараті м'язової тканини можна бачити веретеноподібні клітини з ядрами паличкоподібної форми; деякі з них мають відростки. Які з названих органів мають міоцити з означеною будовою?

- а) аорта, сечовий міхур, матка;
- б) шлунок, стравохід;
- в) міокард;
- г) сигмовидна кишка;
- д) скелетні м'язи.

55. При утворенні м'язової тканини в ембріогенезі блоковано процес злиття міобластів у міосимпласти. Розвиток якої тканини буде порушено?

- а) м'язової тканини нейрального походження;
- б) м'язової тканини епідермального походження;
- в) гладенької м'язової тканини мезенхімного походження;
- г) серцевої м'язової тканини;
- д) скелетної м'язової тканини.

56. При скороченні гладенького міоцита його ядро:

- а) стає пласким;
- б) відтісняється на периферію клітини;
- в) набуває штопороподібної форми;
- г) переходить від витягнутої форми до округлої;
- д) ніколи не змінює локалізації й форми.

57. При мікроскопічному дослідженні нервової тканини в нейроплазмі виявляється велика кількість різних за розмірами і формою базофільно забарвлених грудочок і зерен.

Розташовані вони в перикаріоні та дендритах. Укажіть їхню назву:

- а) нейрофібрили;
- б) тільця Нісля;
- в) глікоген;
- г) ліпофусцин;
- д) мієлін.

58. Формування гематоенцефалічного бар'єра забезпечують:

- а) астроцити;
- б) олігодендроцити;
- в) мікроглія;
- г) епендимні клітини;
- д) шваннівські клітини;
- е) сателітні клітини.

59. При деяких вірусних захворюваннях нервової системи спостерігається пошкодження аксонів нервових клітин. Яка функція нейрона при цьому зазнає порушення?

- а) формування мієлінової оболонки;
- б) проведення потенціалу дії в напрямку від тіла клітини;
- в) проведення потенціалу дії в напрямку до тіла клітини;
- г) синтез нейромедіатора;
- д) живлення клітини.

60. Спинномозкову рідину продукують:

- а) астроцити;
- б) олігодендроцити;
- в) мікроглія;
- г) епендимні клітини;
- д) шваннівські клітини;
- е) сателітні клітини.

61. Аксонний транспорт спрямовується:

- а) нейрофіламенами;
- б) мікротрубочками;

- в) мітохондріями;
- г) актиновим цитоскелетом;
- д) одночасною взаємодією перерахованих компонентів.

62. Накопичують і передають речовини від капілярів до нейронів:

- а) астроцити;
- б) олігодендроцити;
- в) мікроглія;
- г) епендимні клітини;
- д) шваннівські клітини;
- е) сателітні клітини.

63. Мієлінову оболонку аксонів у білій речовині формують:

- а) астроцити;
- б) олігодендроцити;
- в) клітини мікроглії;
- г) епендимні клітини;
- д) шваннівські клітини;
- е) сателітні клітини.

64. На препараті представлені клітинні елементи нейроглії. Клітини мають циліндричну форму, на апікальній поверхні містять війки. Визначте тип описаних гліоцитів:

- а) протоплазматичні астроцити;
- б) волокнисті астроцити;
- в) епендимоцити;
- г) олігодендрогліоцити;
- д) мікроглія.

65. При травмі спинного мозку були пошкодженні клітини епендимної глії. Яка функція цих клітин буде порушена?

- а) трофічна й захисна;
- б) розмежувальна й опорна;
- в) камбіальна;
- г) захисна (фагоцитоз);
- д) передача нервового імпульсу.

66. Сіра речовина містить в основному:

- а) мієлінові волокна;
- б) клітинні тіла нейронів;
- в) шваннівські клітини;
- г) олігодендроцити;
- д) клітини мікроглії.

67. Видалення продуктів руйнування нервової тканини здійснюють:

- а) астроцити;
- б) олігодендроцити;
- в) клітини мікроглії;
- г) епендимні клітини;
- д) шваннівські клітини;
- е) сателітні клітини.

68. На препаратах представлено три нейрони – псевдоуніполярний, біполярний і мультиполярний. Скільки аксонів можна виявити в кожній із перерахованих клітин?

- а) один;
- б) один або два;
- в) два;
- г) один або декілька;
- д) один або жодного.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

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

Албертс, Б. Молекулярная биология клетки / Б. Албертс, А. Джонсон, Дж. Льюис [и др.]. – М. : Регулярная и хаотическая динамика, Институт компьютерных исследований, 2013.

Афанасьев, Ю. И. Гистология, цитология и эмбриология / Ю. И. Афанасьев, Н. А. Юрина, Е. Ф. Котовский [и др.]. – М. : Медицина, 2002.

Афанасьев, Ю. И. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии / Ю. И. Афанасьев, Е. Ф. Котовский, В. И. Ноздин. – М. : Медицина, 1990.

Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. – М.: Сов. энциклопедия, 1986.

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

Гистология / Под ред. Ю. И. Афанасьева. – М. : Медицина, 1999.

Гистология. Введение в патологию / Под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. – М. : ГЭОТАР Медицина, 1998.

Гистология : учебник / Под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. – М. : ГЭОТАР-МЕД, 2001.

Гистология, цитология и эмбриология. Атлас / Под ред. О. В. Волковой и Ю. К. Елецкого. – М. : Медицина, 1996.

Голованова, Т. И. Цитология с основами гистологии : лаб. практикум / Т. И. Голованова, Н. А. Сетков, Г. И. Боровкова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009.

Гунин, А. Г. Атлас микрофотографий. – 2005 // Электронный ресурс // <http://www.histol.chuvashia.com/atlas/content-ru.htm>.

Держинський, М. Е. Загальна цитологія та гістологія. Ч 2: Гістологія : навчальний посібник / М. Е. Держинський, Н. В. Скрипник, С. М. Гарматіна [та ін.]. – К. : ВПЦ "Київський університет", 2011.

Дзержинський, М. Е. Загальна цитологія і гістологія : підручник / М. Е. Дзержинський, Н. В. Скрипник, Г. В. Островська [та ін.]. – К. : ВПЦ "Київський університет", 2010.

Елисеєв, В. Г. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток тканей и органов / В. Г. Елисеєв, Ю. И. Афанасьев, Е. Ф. Котовский. – М. : Медицина, 1970.

Кирпичникова, Е. С. Практикум по общей гистологии / Е. С. Кирпичникова, Л. Б. Левинсон. – М. : Высшая школа, 1962.

Кузнецов, С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкambarов, В. Л. Горячкина. – М. : МИА, 2002.

Кузнецов, С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учебник / С. Л. Кузнецов. – М. : МИА, 2007.

Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии / Под ред. Ю. И. Афанасьева, А. Н. Яцковского. – М. : Медицина, 1999.

Посібник до лабораторних занять із курсу "Загальна цитологія та гістологія" / М. Е. Дзержинський, С. М. Гарматіна, О. В. Данилова [та ін.]. – К. : Фітосоціоцентр, 2006.

Практикум по гистологии, цитологии и эмбриологии / Под ред. Н. А. Юриной, А. И. Радостиной. – М. : Изд-во Ун-та дружбы народов, 1989.

Роскин, Г. И. Микроскопическая техника / Г. И. Роскин, Б. Л. Левинсон. – М. : Сов. наука, 1951.

Фалин, Л. И. Атлас микрофотографий по нормальной гистологии и эмбриологии. – М. : Медицинская литература, 1957.

Хем, А. Гистология / А. Хем, Д. Кормак. – М. : Мир, 1983. – Т. 1–5.

Юшканцева, С. И. Гистология, цитология и эмбриология. Краткий атлас / С. И. Юшканцева, В. Л. Быков. – Спб. : Изд-во "П-2", 2006.

Basic Histology // Site of Indiana University – Purdue University Indianapolis (IUPUI) // Електронний ресурс // <http://www.iupui.edu/~anatl502/Labs.f04/epithelia%20lab/Epithelial%20Lab.html>.

BIODIDAC – A bank of digital resources for teaching biology (University of Ottawa) // Електронний ресурс // <http://biodidac.bio.uottawa.ca/>.

Blue Histology School of Anatomy and Human Biology – The University of Western Australia // Електронний ресурс // <http://www.lab.anhb.uwa.edu.au/mb140/corepages/epithelia/epithel.htm>

Bowen, R. Goblet Cells : Hypertextbooks. 1998, Colorado State University // Электронный ресурс // http://www.vivo.colostate.edu/hbooks/pathphys/misc_topics/goblets.html

Brian Bich Picture Library // Электронный ресурс <http://employee.lsc.edu/faculty/BrianBich/default.aspx>.

Caceci, Th. Veterinary Histology // Electronic resource of The Virginia-Maryland Regional College of Veterinary Medicine / http://www.vetmed.vt.edu/education/curriculum/vm8304/lab_companion/histo-path/vm8054/VM8054HP.htm.

Kadler, K. E. Collagen fibril formation / K. E. Kadler, D. F. Holmes, J. A. Trotter, J. A. Chapman // *Biochemical Journal*. – 1996. – Vol. 316. – P. 1– 11.

Matzuda, M. Study of the parietal coronary sinus valve under scanning electron microscopy / M. Matzuda, N. E. V Barbato de Prates // *Rev. Chil. Anat.* – 1998. – Vol. 16, № 2. – P. 199–203.

Microanatomy / Barts and The London School of Medicine and Dentistry (Queen Mary, University of London) // Электронный ресурс // <https://courses.stu.qmul.ac.uk/SMD/kb/microanatomy/d/alimentary/index.htm>

Prologue Histology Resource // School of medicine/ The University of California, San Francisco (UCSF) // Электронный ресурс // http://missinglink.ucsf.edu/lm/IDS_101_histo_resource/index.htm.

Savalli, U. M. Vertebrate Anatomy. Amphibian Anatomy // 2009. Arizona State University // Электронный ресурс // <http://www.savalli.us/BIO370/Anatomy/4.FrogSkin.html>.

Histology guide / Faculty of biological sciences, University of Leeds // Электронный ресурс // <http://www.histology.leeds.ac.uk/index.php>.

Histology learning system / Electronic resource of Boston University // <http://www.bu.edu/histology/m/index.htm>.

Histology / Yale// Electronic resource of Yale School of Medicine http://medcell.med.yale.edu/yale_medical_cell_biology.php.

Vander, A. Human Physiology, 7th edn. / Vander A., J. Shelman, D. Luchiano. – New York : McGraw-Hill, 1988.

Young, B. Wheater's Functional Histology: A Text and Colour Atlas, 4th Ed. / B. Young, J.W. Heath. – Edinburgh : Churchill Livingstone, 2000.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- А**
Агранулоцити – 55, 58
Аденоцити – 40
Адипоцит – 48, 67, 68, 82
Аксон – 135
Аксонний транспорт – 138
– антероградний - 138
– повільний – 138
– ретроградний - 138
– швидкий - 138
Аксонний горбик – 136
Альбуміни – 52
Астроцити – 139, 140
- Б**
Базальна мембрана – 13, 14
- В**
Вивідний проток – 30
Війки – 15
Власне шкіра (дерма) – 25
Волокна – 48
– колагенові – 48, 66, 73
– еластичні – 48, 66, 74, 90
– ретикулярні – 66, 74, 77
Волосяна лійка – 42
Волосяна цибулина – 42
Вставні диски – 123, 131
- Г**
Гаверсовий канал – 104
Гемоглобін – 53
Гемопоез – 53, 60
Гепарансульфат – 14
Гепарин – 58, 71
Гіалуронова кислота – 75
Гістамін – 58, 71
Гістіоцит – 69
Гландулоцити – 30
Глікозаміноглікани – 48, 66, 75,
86, 94, 101
- Глікопротеїни – 48, 66
Гліоцити (нейроглія) – 134, 139
Глобуліни – 53
Гранулоцити – 55
– базофільні – 55, 58
– еозинофільні
(ацидофільні) – 55, 58
– нейтрофільні – 55
– паличкоядерні – 57
– сегментоядерні – 57
– юні – 57
- Д**
Дендрит – 135
Дендритні шипики – 135
Дискоцит – 54
Діапедез – 55, 72
Діафіз – 102
- Е**
Еластин – 74
Ендокард – 130
Ендокриноцити - 22
Ендомізій – 129
Ендост – 103, 106
Ендотеноній – 77, 84
Ентактин – 14
Епендимоцити – 139, 140
Епідерміс – 25
Епікард – 130
Епітелій – 12, 15, 17
– багаторядний (псевдобагато-
шаровий однорядний) – 15, 21
– багат шаровий – 15, 23
– війчастий
(миготливий) – 15, 19, 21
– залозистий – 13
– зроговілий – 15, 24
– кубічний – 15, 18

- незроговілий – 23
- облямований – 15
- однорядний – 15
- одношаровий – 15, 17, 19
- перехідний – 28
- плоский – 15, 17, 23
- покривний – 13
- призматичний – 15, 18
- Епітеліоцит – 13
- Епіфіз – 104
- Еритроцит – 53

Залози – 31, 32, 33

- альвеолярні (ацинарні) – 30, 36, 42
- антенальні – 40
- білкові (серозні) – 31
- білково-слизові – 31
- екзокринні – 30
- ендокринні – 30
- змішані – 30
- нерозгалужені – 30
- прості – 30, 42
- розгалужені – 30, 42
- складні – 30
- слизові – 31, 36
- трубчасті – 30, 38
- Зона –
- пухирчастого хряща – 116
- стовбчастого хряща – 115

Ізогенні групи – 88, 91

- Кавеоли – 124**
- Каналікули – 104
- Карбгемоглобін – 54
- Карбоксигемоглобін – 54
- Кардіоміоцити – 122, 130
- робочі – 122
- атипові (пейсмейкери) – 122
- секреторні – 123
- Кератин – 15, 27
- Кератиносоми – 27
- Кератиноцити – 26

- Кератогіалін – 27
- Кератолінін – 27
- Кісткова речовина – 102
- губчаста – 102
- компактна – 102
- Кістковий мозок – 102, 104
- жовтий – 102
- червоний – 104
- Кісткові пластинки – 106
- внутрішні – 106
- вставні – 106
- генеральні – 106
- Клітини –
- адвентиційні – 67, 68
- базальні (короткі вставні) – 22
- війчасті – 22
- головні – 38
- довгі вставні – 22
- ентероендокринні – 22, 40
- епендимні – 139
- келихоподібні – 21, 40
- крилаті (шипуваті) – 24
- Лангерганса – 22, 26
- міоепітеліальні – 30
- обкладові (парієтальні) – 39
- пігментні – 36
- сателітні – 139, 140
- сенсорні клітини Меркеля – 26
- стовбурові – 16, 40
- тучні – 48, 67, 70
- шваннівські – 139, 141
- шипуваті – 24
- Колаген – 14, 89
- Кров – 51, 62

- Лакуни – 88, 100**
- Ламели – 104
- Ламінін – 14
- Лейкоцит – 53, 55, 67
- Лімфопоез – 60
- Лімфоцити – 55, 58
- Т-лімфоцити – 59
- Т-кілери – 59
- Т-хелпери – 59
- Т-супресори – 59

– Т-клітини пам'яті – 59
– В-лімфоцити – 59
Ліпопротеїни – 53

Макрофагальна система – 69, 101

Макрофаги тканинні – 48, 67, 69

Матрикс – 94

– інтертериторіальний – 94

– територіальний – 94

Мегакаріоцит – 60

Мезаксон – 142

Мезенхіма – 49, 50, 61, 112

Мезотелій – 17

Меланін – 72

Меланосоми – 27

Меланоцити – 27, 78

Метаепіфізарна пластинка – 109

Метахромазія – 71, 88

Мієлін – 142

Мієлопероксидаза – 56

Мієлопоез – 60

Міжклітинна речовина – 72

Мікрроворсинки – 15

Мікроглія – 139, 140

Міокард – 122, 130

Міосателітоцити – 119

Міоцити – 119

Міофібрили – 120

Міофібробласт – 48, 67

Моноцити – 55, 59

Натрійуретичний фактор перед-серця (ANF) – 123

Нейроцити – 134

Нервові волокна – 141

– мієлінові – 141, 145

– немієлінові – 141, 144

– поліаксонні

(кабельного типу) – 141

Облямівка – 20

Окістя (періост) – 102

Оксигемоглобін – 54

Олігодендроцити – 139, 140

Основна речовина – 48, 75

Остеобласти – 100, 101, 113

Остеогенез – 106

– непрямий – 106, 107

– прямий – 106

Остеокласти – 100, 101

Остеон

(Гаверсова система) – 104

Остеоцити – 100, 104, 113

Охрястя (перихондрій) – 86, 91

Пелсиноген – 38

Перехвати Ранв'є

(вузлові перехвати) – 142

Перимізій – 129

Перитеноній – 77, 84

Пероксидаза – 58

Пігментоцит – 67, 72

Підшкірна жирова клітковина – 25

Плазма крові – 52

Плазмоцити – 59, 67, 70

Позаклітинний матрикс – 48

Проколаген – 73

Протеоглікани – 14, 48, 66, 75, 86

Протромбін – 53

Ретикулоцит – 54, 55

Ріст – 88, 89, 91

– апозіційний – 89, 91

– інтерстиційний – 88, 91

Саркомер – 120

Саркоплазматичний

ретикулум – 121

Себоцити – 42

Секреція – 30

– внутрішня (ендокринна) – 30

– зовнішня (екзокринна) – 30

Серотонін – 22, 40, 58, 72, 81,

136

Синапс – 134, 136

– електричний – 137

– хімічний – 137

Синаптична щілина – 136
Синаптичне закінчення
(терміналь) – 136
Спосіб виділення секрету – 31
– апокриновий – 31, 40
– голокриновий – 31, 32, 44
– мерокриновий – 31
Стовбурова кровотворна
клітина – 60

Т
Тироцити – 44
Тільце Бара – 58
Тільця Нісля (тигроїд) – 137
Тканини –
– біла жирова – 78
– бура жирова – 78
– власне сполучні – 50, 66
– волокниста власне
сполучна – 50
– жирова – 78
– кісткова
грубоволокниста – 99, 101
– кісткова
пластинчаста – 99, 101
– кісткові – 50, 85, 99
– м'язова гладенька
(непосмугована) – 119, 123
– м'язова посмугована – 119
– м'язова серцева – 119, 122
– нервова – 134
– протохондральна
(зародкова хрящова кістка) – 98
– пухка – 50, 66, 79
– ретикулярна – 77
– скелетні – 50, 85
– слизова – 78
– сполучні тканини зі спеціальними
властивостями – 50, 77
– хрящові – 50, 85
– щільна неоформлена – 50, 66,
77, 82
– щільна оформлена – 50, 66, 76
Трансферин – 53
Тромбоцити – 53, 60
Тропоеластин – 74

Тропоколаген – 73

Унітарна

теорія кровотворення – 60
Фактор Касла внутрішній – 39
Фібриноген – 53
Фібробласти – 48, 67, 80
Фіброкласти – 67
Фібронектин – 14
Фіброцити – 48, 67, 68
Фолікул – 44
Фолькманові канали – 104
Фосфатаза кисла – 58
Фосфатаза лужна – 56

Хондробласти – 86, 88

Хондроцити – 86, 88

Хрящ –

– волокнистий – 90, 96

– гіаліновий – 89, 91

– еластичний – 90

Центр окостеніння – 108

– вторинний – 109

– первинний – 108

Цераміди – 28

Шар –

– базальний – 23, 26, 29

– блискучий – 27

– зернистий – 27

– пласких клітин – 24

– поверхневий (покривний) – 29

– проміжний – 29

– роговий – 28

– ростковий – 25

– сітчастий – 25

– сосочковий – 25

– шипуватий – 24, 27

Щільні тільця – 126, 128

ЗМІСТ

ВСТУП	3
-------------	---

Розділ 1

МЕТОДИ ГІСТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	5
---------------------------------------	---

Гістологічна техніка	5
----------------------------	---

Виготовлення препаратів фіксованих клітин і тканин	5
---	---

Виготовлення препаратів для цито- й гістохімічних досліджень	7
---	---

Виготовлення препаратів для прижиттєвого вивчення клітин і тканин	8
--	---

Виготовлення препаратів для електронно-мікроскопічного дослідження	8
---	---

Методи гістологічного аналізу	9
-------------------------------------	---

<i>Запитання для самоперевірки</i>	10
--	----

Розділ 2

ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ	12
----------------------------	----

Загальна характеристика епітеліальної тканини	12
---	----

Класифікація епітелію	15
-----------------------------	----

Одношаровий епітелій	17
----------------------------	----

<i>Препарат 1.</i> Мезотелій сальника кроля	17
---	----

<i>Препарат 2.</i> Одношаровий кубічний і циліндричний епітелій збиральних трубок нирки	18
--	----

<i>Препарат 3.</i> Миготливий епітелій мантії беззубки	19
--	----

<i>Препарат 4.</i> Одношаровий багаторядний миготливий епітелій трахеї	21
---	----

Багатошаровий епітелій	23
<i>Препарат 5.</i> Багатошаровий плоский епітелій рогівки ока шура	23
<i>Препарат 6.</i> Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини	24
<i>Препарат 7.</i> Багатошаровий перехідний епітелій сечового міхура	28
Залозистий епітелій	30
<i>Препарат 8.</i> Епітелій ворсинки тонкої кишки	33
<i>Препарат 9.</i> Прості альвеолярні залози шкіри аксолотля	36
<i>Препарат 10.</i> Трубчасті залози дна шлунка	38
<i>Препарат 11.</i> Зелена залоза рака	40
<i>Препарат 12.</i> Сальна залоза шкіри людини	41
<i>Препарат 13.</i> Щитоподібна залоза собаки	44
Запитання для самоперевірки	45

Розділ 3

ТКАНИНИ ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА	47
Загальна характеристика тканин внутрішнього середовища	47
Мезенхіма як джерело походження тканин внутрішнього середовища	50
Кров	51
Плазма крові	52
Формені елементи крові	53
<i>Препарат 1.</i> Мезенхіма зародка курчати	61
<i>Препарат 2.</i> Мазок крові людини	61
<i>Препарат 3.</i> Мазок крові жаби	64
Власне сполучна тканина	66
Пухка волокниста власне сполучна тканина	66
Щільна волокниста сполучна тканина	75

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями	77
<i>Препарат 4.</i> Пухка сполучна тканина.....	79
<i>Препарат 5.</i> Щільна неоформлена сполучна тканина шкіри пальця людини	82
<i>Препарат 6.</i> Еластична зв'язка бика в поздовжньому розрізі	83
<i>Препарат 7.</i> Сухожилля теляти в поздовжньому розрізі	83
<i>Препарат 8.</i> Сухожилля теляти в поперечному розрізі	84
<i>Препарат 9.</i> Ультраструктура колагенової фібрили сухожилля щура.....	84
Скелетні тканини	85
Хрящова тканина.....	85
<i>Препарат 10.</i> Гіаліновий хрящ ребра кроля.....	91
<i>Препарат 11.</i> Еластичний хрящ вухної раковини свині.....	94
<i>Препарат 12.</i> Волокнистий хрящ. Міжхребцевий диск теляти.....	95
<i>Препарат 13.</i> Гістогенез гіалінового хряща у хребцях ембріона кішки.....	96
Кісткова тканина	98
<i>Препарат 14.</i> Кісткові клітини зябрової кришки оселедця	108
<i>Препарат 15.</i> Гомілкорова кістка в поперечному розрізі	109
<i>Препарат 16.</i> Розвиток кістки зі сполучної тканини. Нижня щелепа зародка свині.....	111
<i>Препарат 17.</i> Розвиток кістки на місці хряща. Трубчаста кістка зародка свині	113
<i>Запитання для самоперевірки</i>	115

Розділ 4

М'ЯЗОВА ТКАНИНА	118
Посмугована м'язова тканина	118

Серцева м'язова тканина.....	121
Гладенька (непосмугована) м'язова тканина.....	122
<i>Препарат 1.</i> Гладенька (непосмугована) м'язова тканина сечового міхура.....	124
<i>Препарат 2.</i> Ультраструктура гладенької (непосмугованої) м'язової клітини	125
<i>Препарат 3.</i> Посмугована м'язова тканина, зріз язика	127
<i>Препарат 4.</i> Схема ультрамікроскопічної будови саркомера	128
<i>Препарат 5.</i> Серцевий м'яз	129
<i>Препарат 6.</i> Ультраструктура кардіоміоцита	130
<i>Препарат 7.</i> Ультраструктура вставних дисків між кардіоміоцитами.....	131
<i>Запитання для самоперевірки</i>	131

Розділ 5

НЕРВОВА ТКАНИНА	133
<i>Препарат 1.</i> Нейрофібрили в нервових клітинах спинного мозку щура	141
<i>Препарат 2.</i> Немієлінові нервові волокна	143
<i>Препарат 3.</i> Ультраструктура немієлінового нервового волокна	143
<i>Препарат 4.</i> Мієлінові нервові волокна.....	144
<i>Препарат 5.</i> Ультраструктура мієлінового волокна	145
<i>Препарат 6.</i> Спинномозковий вузол міжхребцевого диска.....	146
<i>Запитання для самоперевірки</i>	147
ПРИКЛАДИ ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ	149
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	165
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК	168

Навчальне видання

ДЗЕРЖИНСЬКИЙ Микола Едуардович
ОСТРОВСЬКА Галина Віталіївна
СКРИПНИК Наталія В'ячеславівна
ГАРМАТІНА Софія Михайлівна

ГІСТОЛОГІЯ

ПРАКТИКУМ

Навчальний посібник

Редактор *В. Р. Філь*
Технічний редактор *Л. П. Шевченко*

Оригінал–макет виготовлено Видавничо–поліграфічним центром "Київський університет"



Формат 60x84^{1/16}. Ум. друк. арк. 12,09. Наклад 300. Зам. № 214-6593.
Вид. № Б6. Гарнітура Times New Roman. Папір офсетний. Друк офсетний.
Підписано до друку 22.09.14

Видавець і виготовлювач
Видавничо–поліграфічний центр "Київський університет",
6–р Т. Шевченка 14, м. Київ, 01601
☎ (38044) 239 32 22; (38044) 239 31 72; тел./факс (38044) 239 31 28
e–mail: vpc@univ.kiev.ua
http: vpc.univ.kiev.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 1103 від 31.10.02