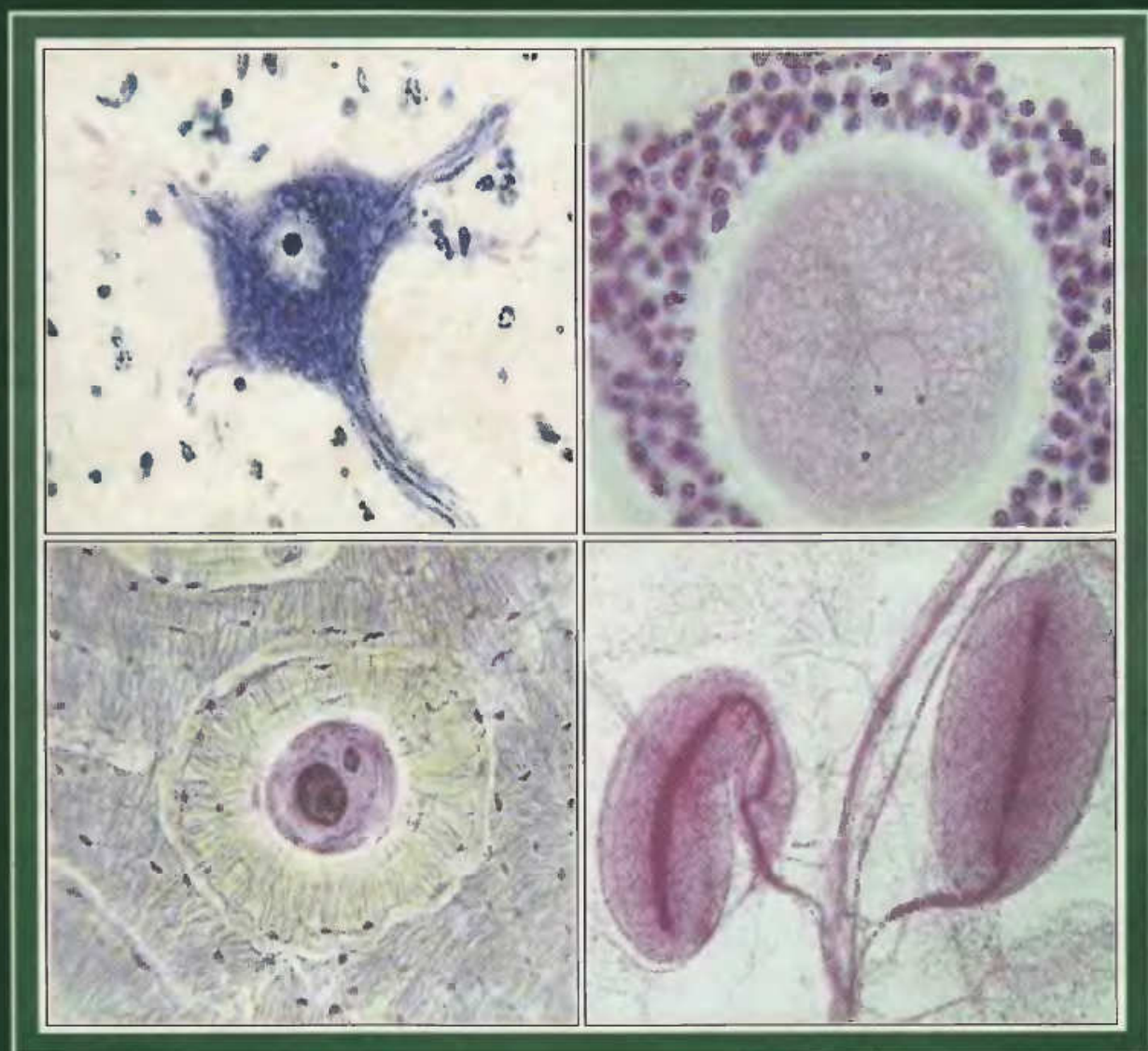


О. Луцик, А. Іванова, К. Кабак, Ю. Чайковський

ГІСТОЛОГІЯ ЛЮДИНИ



**О.Д. Луцик, А.Й. Іванова,
К.С. Кабак, Ю.Б. Чайковський**

Гістологія людини

Допущено Міністерством охорони здоров`я України
як підручник для студентів вищих медичних навчальних закладів
III–IV рівнів акредитації

Київ
Книга плюс
2003

Передмова до першого видання

У підручнику викладено основи гістології, цитології та ембріології для студентів медичних спеціальностей. Він є систематизованим курсом лекцій з ілюстраціями, що може стати фундаментом для засвоєння студентами найважливіших гістологічних фактів і положень. Підручник написано з урахуванням чинної навчальної програми з гістології. Для зручного користування автори домагалися якнайстислішого викладу, не втрачаючи вузлових моментів і цілісності предмету. З метою полегшення засвоєння навчального матеріалу і можливості самоконтролю у кінці кожного розділу перераховані терміни, які студент повинен запам'ятати і надалі вміти їх використовувати.

Для ілюстрації книги використані малюнки з оригінальних препаратів професора В. Шимоновича, який понад 40 років очолював кафедру гістології та ембріології медичного факультету Львівського університету. Значна частина використаних електронних мікрофотографій люб'язно надана науковими працівниками Центральної науково-дослідницької лабораторії Львівського медичного інституту – кандидатами наук В.І. Ковалишином, П.Д. Гордієм та інженером Є.Ф. Чаговцем, за що автори висловлюють їм щиро подяку.

Автори щиро вдячні професорам І.Р. Баріляку, Е.Ф. Барінову та колективу кафедри гістології Донецького медичного інституту за цінні зауваження, висловлені у процесі рецензування рукопису. Автори вдячні професорові Є.С. Детюк, усім викладачам кафедри гістології та ембріології Львівського медичного інституту за пораду щодо змісту книги й постійну допомогу, яку вони надавали у процесі підготовки рукопису до друку. Висловлюємо подяку професорові Т.Г. Каленюку та доктору біологічних наук М.Д. Луцику за зауваження і побажання щодо оформлення та змісту книги. Автори вдячні студентам за співпрацю у процесі творення українських аналогів окремих гістологічних термінів. Це видання здійснене за редакційної допомоги видавництва "Світ" при Львівському університеті, фінансової підтримки Львівського медичного інституту та НВК "Лектинотест".

Автори сподіваються, що перша спроба видання оригінального підручника з гістології українською мовою викличе певну дискусію у середовищі морфологів України, стосовно окремих гістологічних термінів. Думаємо, що українська гістологічна номенклатура, вперше прийнята на I Республіканському з'їзді анатомів, гістологів та ембріологів (Вінниця, 1980 р.) на основі Токійського списку латинських термінів, буде вдосконалюватися у процесі подальшої співпраці українських гістологів. Автори будуть щиро вдячні за всі зауваження та побажання, висловлені щодо змісту й оформлення цієї книги, і врахують їх у подальшій роботі.

Передмова до третього видання

Третє видання підручника доопрацьоване та виправлене з урахуванням сучасних досягнень гістології і досвіду викладання предмету у вищих медичних навчальних закладах України. У ньому враховано побажання та критичні зауваження, висловлені в рецензіях і під час обговорення підручника на нарадах-семінарах завідувачів кафедр гістології, а також у бесідах з колегами.

Практично до кожного розділу внесено уточнення, оновлено ілюстративний матеріал, додано велику кількість рисунків і схем мікроскопічної та субмікроскопічної будови клітин, тканин, органів. У цьому виданні відбулися певні зміни авторського колективу. У зв'язку зі смертю професора К.С. Кабака допрацювання розділів 3.2, 3.3, 3.4, 3.7, 4.1, 4.2, 4.5, 4.9, 4.10, 4.11 здійснив професор Ю.Б. Чайковський. Ним також вивірено остаточну редакцію рукопису, а також з метою наближення до міжнародних стандартів здійснено реструктуризацію послідовності викладу матеріалу.

Автори висловлюють щире подяку професору С.Ю. Масловському та професору Е.Ф. Барінову за цінні зауваження, висловлені під час рецензування підручника. Авторі також щиро вдячні колективам кафедр гістології та ембріології Національного медичного університету ім. О.О. Богомольця та Львівського державного медичного університету ім. Данила Галицького за постійну допомогу під час підготовки рукопису до друку.

Висловлюємо вдячність адміністраціям Львівського державного медичного університету імені Данила Галицького та Вінницького національного медичного університету імені М. Пирогова за фінансову допомогу надану у процесі підготовки рукопису до друку.

Висловлюємо подяку колективам усіх кафедр гістології медичних вищих навчальних закладів України за багаторічну апробацію та використання у педагогічному процесі попередніх видань підручника. Сподіваємося, що пропоноване читачу третє видання, також виявиться корисним для навчання студентів-медиків.

ВСТУП

Термін “**гістологія**” (від грецького “гістос” – тканина та “логос” – слово, наука) запропонував німецький вчений Р. Майєр у 1819 р., назвавши так науку про тканини багатоклітинних тварин та людини. Однак обсяг і значення предмету гістології зараз вийшли за межі дослівного перекладу його назви. Гістологія вивчає не тільки тканини, але й клітини, з яких вони складаються, будову органів і систем організму. Згідно з цим існують такі розділи предмету: **цитологія** (наука про клітину); **загальна гістологія**, або власне гістологія (вивчає тканини); **спеціальна гістологія** (вивчає будову органів і їх систем). Тісно пов’язана з гістологією також наука про розвиток зародка – **ембріологія**, оскільки структури організму вивчаються у процесі їхнього виникнення і розвитку. Ембріологія, як і цитологія, нині відокремилася від гістології і є самостійною наукою, але в навчальному курсі медичного вищого навчального закладу вони об’єднані в один предмет разом з гістологією. Таким чином, повна назва курсу – гістологія з цитологією та ембріологією.

Предмет гістології людини охоплює вивчення тонкої (мікроскопічної) та ультратонкої (субмікроскопічної) будови структур людського організму, їх розвитку і змін у різноманітних умовах життєдіяльності. Використання світлового чи електронного мікроскопа, розширення можливостей людського ока – ось що відрізняє гістологію від анатомії. На відміну від біохімії, яка вивчає хімічні сполуки та їх перетворення, гістологія характеризує структурну організацію макромолекул у ті чи інші мікроскопічні об’єкти. Фізіологія інтегрує усі вищеозначені рівні пізнання, досліджуючи механізми, які є підґрунтям функціонування органів та їх систем. Отже, анатомія, гістологія, біохімія та фізіологія, вивчаючи послідовно усе менші й менші об’єкти і їхні функціональні взаємозв’язки, дозволяють у своїй сукупності отримати цілісний образ людського організму, складаючи теоретичні підвалини медицини. Слід пам’ятати, що використання методів гістологічних досліджень, дозволило виявити у складі усіх органів людського тіла мікроскопічні структурні і функціональні елементи, клітини та їх конгломерати, котрі, багаторазово повторюючись, забезпечують виконання органами тієї або іншої спеціалізованої функції.

Короткий нарис історії гістології. Гістологічна наука багата фактами. Перші уявлення про тонку будову та розвиток тваринних організмів сягають сивої давнини. З текстів Бхагават-Гіти та Аюр-Веди дізнаємося, що ста-

родавні індуси знали, що таке амніон, вважали, що харчування зародка відбувається за допомогою судин, по яких кров передається йому від матері. Стародавнім єгиптянам ми зобов'язані відкриттям інкубації пташиних яєць. Цей метод згодом відіграв важливу роль у розвитку ембріології.

Гіппократ звернув увагу на те, що коли зародок росте, відсоток вмісту води у ньому зменшується. Еллінський учений зазначав, що пуповина слугує диханню плода, виявив подібність між розвитком курчати і зародка людини, тобто започаткував порівняльну ембріологію.

Арістотель вивчав розвиток курячих зародків, дослідив зародження у них серця та інших органів. Він дійшов висновку, що в ембріоні органи виникають не одразу, а поступово, один за одним, з неструктурованої маси. Пізніше цю теорію назвали теорією епігенезу. Правильно визначив Арістотель і функції плаценти та пуповини, встановив різницю між первинними і вторинними статевими ознаками.

Клавдій Гален описав судини пуповини, алантоїс, амніон. Йому було відомо про наявність у серці зародка і плода овального отвору, який з'єднує передсердя між собою, а також сполучення легеневого стовбура з аортою.

Гіппократ, Арістотель, Гален, Авіценна у своїх працях намагалися виділити в організмі однорідні частини (тканини). Але знання стародавніх учених про тканини ґрунтувалися на вивченні фізичних характеристик і макроскопічної будови органів. Тому до однієї групи відносили різні, з огляду сучасної гістології, тканини, які були подібними лише за зовнішніми ознаками.

Гістологія як окрема наука, підґрунтям якої є мікроскопічна техніка, починається з винайдення та застосування світлового мікроскопа. Перші мікроскопи були сконструйовані на початку XVII ст. майже одночасно Галілео Галілеєм (Італія), Корнеліусом Дреббелем (Англія), Гансом і Захаріасом Янсенами (Голландія). Термін "мікроскоп" запропонував 1625 р. Іоганн Фабер. Мікроскопічні дослідження, виконані в середині XVII ст. Франческо Стеллуті, Федеріко Чезі, Робертом Гуком, Неємією Грю, Іоганом Свамердамом, Антоні ван Левенгуком, одразу спричинили певні зміни в уявленнях про будову живої матерії. Зокрема, 1665 р. видатний англійський учений Роберт Гук, удосконаливши конструкцію мікроскопа, вперше описав у складі рослин комірочки, які назвав клітинами (лат. — *cellulae*, англ. — *cells*).

Голландський учений Антоні ван Левенгук як мікроскопіст зажив чи не найбільшої слави. Його однолінзові мікроскопи (фактично — лупи) збільшували зображення об'єктів більше ніж у 200 разів. Винахідник користувався тільки йому відомим секретом виготовлення лінз. Свої наукові дослідження Антоні ван Левенгук розпочав, коли йому було близько сорока років. Від 1673 р. Лондонське королівське товариство регулярно отримувало від нього листи з описами мікроскопічної будови рослин та деяких тварин. Йому ж належить слава першовідкривача сперматозоїдів (разом із студентом Гаммом), інфузорій, джгутикових і навіть бактерій: паличок, коків, спірохет.

Наукові авторитети довго не хотіли визнавати його як ученого, але 1680 р. все ж обрали членом Лондонського королівського товариства.

Вільям Гарвей у праці "Дослідження про народження тварин" (1651) підбив підсумки своїх ембріологічних досліджень. Учений довів, що власне зародком у курячому яйці є лише його невелика частина, так званий зародковий диск. Продовжуючи вчення Арістотеля, він виступив прихильником теорії епігенезу, продемонструвавши поступову появу та розвиток закладок органів у ембріона. Вільям Гарвей зробив важливе узагальнення, показавши, що під час ембріонального розвитку кожна тварина проходить через різні ступені організації, "стаючи по чергово то яйцем, то черв'яком, то зародком, у кожній своїй фазі наближаючись до досконалості".

У XVIII ст. серед імен видатних гістологів з'являються українські. Полтавчанин і випускник Києво-Могилянської академії Олександр Шумлянський у дисертації "Про структуру нирок" (1783) раніше за англійського анатома Вільяма Боумена, описав "мембрану", яка згодом отримала назву "капсули Боумена". Він першим вжив термін "судинний клубочок нирки", раніше, ніж німецький анатом Якоб Генле, описав петлю нефрона. Олександр Шумлянський першим довів наявність прямого зв'язку між артеріальними та венозними судинами в нирках, показавши, що кровоносна система нирок замкнена.

Слід зазначити, що спостереження мікроскопічної будови організму протягом більше ніж 100 років не могли суттєво похитнути натурфілософські погляди, які панували у тогочасній науці. Адже вони ґрунтувалися на випадкових спостереженнях, зроблених за допомогою недосконалих мікроскопів. У кінці XVIII – на початку XIX ст. були розроблені ахроматичні мікроскопи, які дозволили позбутися сферичної та хроматичної аберацій і значно підвищили якість мікроскопічних спостережень, зробивши їх набагато достовірнішими. Це призвело до систематизації даних про мікроскопічну організацію та розвиток клітин, тканин, органів.

Каспар Фрідріх Вольф (1733–1794) у дисертації "Теорія зародження" (1759) одним із перших сміливо виступив проти натурфілософських уявлень про ембріональний розвиток. Дисертація та подальші праці цього вченого знаменують собою проникнення у біологію ідеї розвитку організму від простого до складного. Йому вдалося знайти докази хибності панівної на той час теорії преформації, що тлумачила розвиток як просте збільшення у розмірах уже наявних (преформованих) у зародка органів. Учений обґрунтував теорію епігенезу, що стала підґрунтям сучасної ембріології. Власне кажучи, Каспар Фрідріх Вольф – засновник сучасної ембріології; його праці стали підґрунтям усього вчення про розвиток у біології.

Вивчаючи розвиток рослин і тварин, Каспар Фрідріх Вольф зробив спробу виявити спільність у їхній будові. Він першим почав говорити про вирішальне значення клітин для процесу розвитку організму. Погляди на те, що в основі будови тваринного й рослинного світу має бути якийсь

спільний структурний елемент, висловлювали Лоренц Окен, Олександр Монро, Феліче Фонтана, Павло Горянінов, Ян Пуркінє, Матіас Шлейден. Грунтуючись на працях попередників і власних дослідженнях, видатний німецький учений Теодор Шванн (1839) сформулював основні положення *клітинної теорії*.

В останній чверті XIX ст. Едвард Страсбургер, Петро Перемежко, Вальтер Флемінг відкрили процес непрямого поділу клітин – *мітоз* і детально описали його фази.

Успіхи в галузі вивчення мікроскопічної будови клітин призвели до виділення *цитології* в окремий розділ гістології. Цьому сприяло вдосконалення мікроскопічної техніки: застосування імерсійних об'єктивів, мікроскопів, нових фіксаторів, методів культивування клітин і тканин, мікроскопії у темному полі. Надзвичайно плідним виявився метод імпрегнації гістологічних об'єктів солями срібла, розроблений Камілло Гольджі та Сантьяго Рамон-і-Кахалом. Це дозволило здійснити фундаментальне дослідження мікроскопічної будови нервової системи, закласти підвалини *нейрогістології* та створити *нейронну теорію*. Визнанням заслуг італійського та іспанського вчених стало присудження їм у 1906 р. Нобелівської премії.

Наприкінці XIX ст. Генріх Христіан Пандер і Карл Бер, продовживши дослідження Каспара Вольфа, досягли значних успіхів у розумінні ембріонального розвитку тварин: Пандер описав утворення зародкових листків, а Бер простежив їх подальший розвиток та утворення з них окремих органів. Карл Бер довів, що у процесі розвитку зародка в нього найпершими з'являються загальні ознаки типу, потім – класу, виду і лише наприкінці – індивідуальні ознаки особини. Беру також належить відкриття яйцеклітини ссавців і людини.

З 50-х рр. XX ст. гістологічна наука перейшла на методично новий, вищий рівень досліджень і збагатилася новими даними про будову організму. Насамперед це було пов'язано із застосуванням у біології та медицині електронного мікроскопа. Останній дозволив протягом відносно короткого часу нагромадити значну інформацію щодо ультратонкої будови клітин і їх структурних компонентів. Застосування гістохімічних методів, морфометрії, цитохімії, цитоспектрофотометрії сприяло і продовжує сприяти глибшому розумінню фізіології клітин, їхнього макромолекулярного рівня організації, уточнює уявлення про процеси диференціювання, регенерації, ембріонального та постнатального розвитку.

Розвиток систематичних гістологічних досліджень в Україні почався у XIX ст., що було пов'язано зі створенням окремих кафедр гістології на медичних факультетах Харківського, Київського, Львівського університетів. Керівниками цих кафедр і корифеями української гістології стали видатні вчені – Никанор Хржонщевський, Володимир Бец, Владислав Шимонович та інші. Подальший розвиток гістологічної науки в Україні у XX ст. був пов'язаний з перетворенням медичних факультетів університетів на са-

мостійні вищі навчальні заклади та відкриттям нових медичних інститутів, де створювалися кафедри гістології. Зараз кафедри гістології та ембріології функціонують у 17 вищих медичних навчальних закладах України: у Вінниці, Дніпропетровську, Донецьку, Запоріжжі, Івано-Франківську, Києві (дві кафедри), Луганську, Львові, Одесі, Полтаві, Симферополі, Сумах, Тернополі, Ужгороді, Харкові та Чернівцях.

Никанор Хржонцевський 1867 р. організував та очолив першу в Україні кафедру гістології на медичному факультеті Харківського університету. Він збагатив світову науку класичними роботами про будову надниркових залоз, легень, печінки, кровопостачання нирки. Запропонував оригінальний метод прижиттєвої ін'єкції барвників у клітини та тканини.

Учень професора Хржонцевського Микола Кульчицький завідував кафедрою гістології та ембріології медичного факультету Харківського університету з 1891 по 1911 р. Великою популярністю серед морфологів користувався написаний ним посібник з мікроскопічної техніки (1885). Крім того, перу професора Кульчицького належить фундаментальний підручник "Основи гістології тварин і людини" (Харків, 1900), який перевидавався п'ять разів. Наукова діяльність ученого пов'язана з вивченням тонкої будови центральної нервової системи, нервових волокон і закінчень. Широко відома запропонована ним модифікація фарбування мієлінових нервових волокон. Під час вивчення слизової оболонки травної трубки вчений відкрив ентерохромафінні клітини, які у світовій літературі отримали назву клітин Кульчицького. Це започаткувало вивчення ендокриноцитів, дисоційованих у внутрішніх органах тварин і людини.

Володимир Рубашкін завідував кафедрою гістології Харківського медичного інституту з 1923 по 1932 р. Його перу належить підручник, який вийшов у 1933 р. українською ("Елементи гістології", ч. I і II) та російською ("Основы гистологии и гистогенеза человека", ч. I и II) мовами. Професор Рубашкін виконав піонерські дослідження морфології мітохондрій у клітинах різних органів, вивчав тонку будову нейроглії, провів детальний аналіз секреторного процесу в екзокриноцитах підшлункової залози.

Борис Альошин завідував кафедрою гістології Харківського медичного інституту з 1937 по 1974 р. Він став широко відомим після серії наукових досліджень, присвячених з'ясуванню морфологічних основ нейрогуморальної регуляції функцій організму, гістофізіології гіпоталамо-гіпофізарної системи. Учений вивчав взаємодію нервових та ендокринних чинників інтеграції організму. Завдяки роботам Альошина та його учнів були розширені уявлення про регуляторні впливи гіпоталамуса на ендокринні залози, з'ясовано значення аферентних впливів периферійних ендокринних залоз на діяльність гіпоталамуса, а також симпатичних імпульсів у регуляції гормонопоезу в гіпофізі та гіпоталамусі.

З 1974 по 1995 р. кафедрою гістології Харківського медичного інституту керував професор Євген Панков, наукові інтереси якого були зосеред-

жені на вивченні морфогенезу кісткової тканини та розробці проблеми структурно-функціональних одиниць органів.

Створення кафедри гістології та ембріології Київського університету святого Володимира тісно пов'язане з діяльністю завідувача кафедри анатомії Володимира Беца – визначного вченого світової слави, першовідкривача гігантських пірамідних нейронів кори великого мозку, які відомі у світовій літературі як клітини Беца. Вивчаючи будову надниркових залоз, розвиток кісток, цитоархітектоніку головного мозку, він користувався мікроскопічними методами дослідження і, як ніхто інший, розумів значення гістологічних знань для майбутніх лікарів. Професор Бец блискуче читав курс лекцій і вів практичні заняття з гістології. Він справедливо вважав, що гістологія об'єднує анатомію з фізіологією і називав гістологію вищою анатомією. Бец був одним із ініціаторів створення на медичному факультеті кафедри гістології і по праву вважається її “хрещеним батьком”. Видатний анатом передав новоствореній кафедрі гістології значну частину мікроскопів, які були у його розпорядженні. Викладання гістології та ембріології як самостійного предмету на окремій кафедрі Університету святого Володимира у Києві почалося у 1868 р. Першим завідувачем кафедри став Петро Перемежко.

Петро Перемежко був випускником медичного факультету Київського університету. З перших років наукової діяльності зарекомендував себе талановитим і яскравим ученим. У докторській дисертації описав “м'язові ядра” і з'ясував їхнє значення у процесах розвитку та відновлення посмугованих м'язових волокон. Фактично він відкрив клітини-міосателітоцити, і лише недостатня роздільна здатність світлового мікроскопа не дозволила вченому зробити правильний висновок. Міосателітоцити ж були повторно “відкриті” за допомогою електронного мікроскопа аж у 1961 р. Перу професора Перемежка належать класичні роботи про мікроскопічну будову та ембріогенез селезінки, щитоподібної залози, гіпофіза. Як уже зазначалося вище, Петро Перемежко був одним із перших учених, які описали мітоз. Він спостерігав мітотичний поділ клітин епідермісу, сполучної тканини, ендотелію, лейкоцитів. Описав послідовність, тривалість та особливості перебігу окремих фаз мітозу.

Учень Перемежка Федір Ломінський завідував кафедрою гістології на медичному факультеті Київського університету з 1906 по 1924 р. Він є одним із засновників гістофізіологічного напрямку в морфології; уперше описав мітотичний поділ нейробластів, зазначивши, що це явище спостерігається лише під час ембріонального періоду розвитку. Дотепер не втратили значення його роботи, присвячені морфологічній перебудові нейронів під впливом хімічних речовин та механічної травми, вивченню морфологічних ознак диференціювання нервових клітин вищих і нижчих хребетних. Професором Ломінським проведені оригінальні дослідження мікроструктури кришталика, фізіологічної дегенерації посмугованих м'язових волокон, зв'язку м'язів із сухожилками, реактивних змін екзо- та ендокриноцитів підшлункової залози. Цікаві його описання цитоплазма-

тичних каналців, які пізніше стали відомі під назвою каналців Гольм-грена і являють собою розширені ділянки ендоплазматичної сітки.

Олександр Черняхівський завідував кафедрою гістології Київського медичного інституту з 1924 р. до 1929 р. Його перу належить низка фундаментальних досліджень мікроскопічної будови, реактивних змін та ембріогенезу автономної нервової системи, нейроглії. Він співпрацював з нейрогістологами Італії, Німеччини, Іспанії, в тому числі з Нобелівським лауреатом Рамон-і-Кахалом, який високо цінував наукові роботи українського вченого. Професор Черняхівський переклав на українську мову найвідоміші європейські підручники з гістології та ембріології, почав розробляти українську гістологічну та ембріологічну номенклатуру, брав активну участь у роботі медичної секції Всеукраїнської академії наук.

Естафету вивчення нервової системи у Київському медичному інституті продовжив Микола Зазибін, який завідував кафедрою гістології з 1954 р. по 1975 р. Разом із численними учнями (К.Кабак, А.Коломійцев, Г.Константиновський, В.Карупу, В.Яценко та ін.) професор Зазибін вивчав вікові та реактивні зміни периферійної нервової системи. Йому належить фундаментальна монографія "Ембріогенез периферійної нервової системи", у якій він на противагу багатьом науковим авторитетам переконливо довів, що розвиток периферійної нервової системи відбувається не у вигляді ускладнення вихідного матеріалу, а внаслідок росту, дегенерації та перебудови різних частин нервової системи.

Костянтин Кабак завідував кафедрою гістології та ембріології з 1976 р. по 1992 р. Під його керівництвом колектив кафедри продовжив вивчення нервової системи. Ця робота триває і нині. Досліджено особливості нейротканинної взаємодії у плодів, новонароджених, дорослих та осіб похилого віку, продемонстровано своєрідність нейротрофічного забезпечення тканин в означені вікові періоди. Суттєве місце у наукових пошуках кафедри посідають питання морфометрії та прикладні дослідження. У 1982 р. за вивчення й експериментально-морфологічну апробацію полімерів медичного призначення Андрію Коломійцеву і Валентину Яценку, а в 1996 р. – за участь у розробці та впровадженні нових методів діагностики і лікування травм периферійної нервової системи – Юрію Чайковському та Валентину Яценку присуджено державні премії України.

Учні Миколи Зазибіна з успіхом продовжували дослідження нервової системи в різних медичних вузах України. Професор М. Зайцев, очолюючи з 1950 р. по 1957 р. кафедру гістології Івано-Франківського медичного інституту, а з 1958 р. по 1976 р. – кафедру гістології Одеського медичного інституту, розробляв питання реактивності периферійної нервової системи. Професор О. Кімбаровська, очолюючи з 1967 р. по 1990 р. кафедру гістології Донецького медичного інституту, вивчала центральну та периферійну нервову систему в умовах норми і патології. Професор І. Жутаєв, очолюючи з 1975 р. по 1986 р. кафедру гістології Полтавського медичного

інституту, дослідив регенераторні властивості периферійних нервів, шкіри і деяких внутрішніх органів за умови експериментального синдрому пероксидації та його фармакологічної корекції.

Львівська гістологічна школа бере свій початок від лютого 1896 р., коли на кафедрі анатомії Львівського університету зусиллями її завідувача професора Генріха Кадия була створена гістологічна лабораторія. У лютому 1897 р. професором гістології та ембріології у Львові було обрано випускника Краківського Ягеллонського університету, вихідця з Тернопільщини Владислава Шимоновича, який упродовж наступних 40 років очолював кафедру гістології та ембріології. Професор Шимонович досконало володів гістологічною технікою, на основі власного ілюстративного матеріалу підготував підручник гістології людини, який витримав 11 перевидань п'ятьма мовами (німецькою, англійською, польською, італійською, іспанською), зажив великої популярності серед студентів і справедливо вважався одним із кращих у Європі. Наукові праці В. Шимоновича були присвячені виявленню гістофізіології надниркових залоз, а також тонкої структури нервових закінчень. Отримані результати були узагальнені у монографії з порівняльної гістології нервових закінчень кількох десятків видів ссавців.

З 1947 р. по 1963 р. кафедру гістології та ембріології у Львові очолював випускник Київського медичного інституту Андрій Дибан. Напрямок наукової діяльності цього періоду – вивчення нормального та патологічного ембріогенезу, гістофізіологія ендокринної системи. Професор Дибан розробив методику диференційного виявлення базофілоцитів гіпофіза, у 1951 р. ним була опублікована книга "Некоторые вопросы патологии ранних стадий эмбриогенеза человека", а в 1959 р. – монографія "Очерки патологической эмбриологии человека". З 1964 р. до 1988 р. кафедру гістології і ембріології у Львові очолювала професор Євдокія Детюк. Науковий напрям кафедри у цей період – експериментальне вивчення впливу тироїдної патології материнського організму на репродуктивну функцію, ембріональний і постнатальний розвиток потомства. Під керівництвом професора Є. Детюк виконано і захищено 6 докторських і 25 кандидатських дисертацій.

У 1988 р. кафедру гістології та ембріології у Львові очолювала Антоніна Іванова-Согомонян. Вона була автором першого списку українських гістологічних термінів у книзі "Международная гистологическая номенклатура" (Київ, 1980 р.), який після доопрацювання та доповнення українською ембріологічною термінологією був перевиданий у 1993 р. і після доповнення українськими термінами з цитофізіології перевиданий у 2001 р. Антоніна Іванова-Согомонян спільно з професорами Кабаком та Луциком опублікувала перший у незалежній Україні підручник гістології людини, який у 1994 р. був відзначений Державною премією.

Володимир Карпов був засновником кафедри гістології та ембріології Катеринославської (нині Дніпропетровської) державної медичної академії

і всесвітньо визнаним фахівцем у галузі прижиттєвого вивчення клітин. Перу професора Карпова належить підручник "Початковий курс гістології", який витримав кілька перевидань. Працюючи у Відні в лабораторії видатного німецького фізика-оптика Ернста Аббе, професор Карпов написав книгу "Нарис загальної теорії мікроскопа в її історичному розвитку".

З 1962 р. по 1989 р. кафедру гістології у Дніпропетровському медичному інституті очолював учень професора Альошина – Володимир Архипенко. Основні праці цього вченого були присвячені вивченню механізму дії гормонів.

Вагомий внесок у розвиток Одеської гістологічної школи зробили видатні вчені: Ілля Мечников, Володимир Підвисоцький, Олександр Богомолець. Ілля Мечников у 1870–1882 рр. працював професором кафедри зоології та порівняльної анатомії Новоросійського (нині Одеського) університету. Він прославився роботами з порівняльної ембріології. Вивчаючи процеси внутрішньоклітинного травлення у нижчих тварин, відкрив явище фагоцитозу, яке інтерпретував як захисну реакцію організму. Визнанням заслуг Мечникова стало присудження йому спільно з Паулем Ерліхом у 1908 р. Нобелівської премії за розробку вчення про імунітет.

Володимир Підвисоцький ще у студентські роки під керівництвом професора Перемежка виконав блискуче дослідження тонкої будови підшлункової залози. Його докторська дисертація, присвячена проблемі регенерації паренхіми печінки, була високо оцінена Хржонщевським і Бецом. У 1900–1905 рр. професор Підвисоцький працював в Одесі, де, очолюючи кафедру загальної патології, читав також курс гістології. Під керівництвом професора Підвисоцького в Одесі Олександр Богомолець виконав свої перші наукові праці, які були присвячені дослідженню тонкої будови залоз дванадцятипалої кишки та надниркових залоз. У подальшому професор Богомолець вивчав питання норми і патології сполучної тканини, ендокринної та вегетативної нервової систем. Він створив учення про фізіологічну систему сполучної тканини.

Українська наука дала світу визначних ембріологів. Микола Кащенко, вивчаючи будову людських атрофічних зародків, започаткував патологічну ембріологію. У дисертації, присвяченій будові людського хоріону, він першим описав у сполучнотканинній основі ворсинок цього органа великі округлі клітини, які пізніше отримали назву клітин Гофбауера. Учений також установив, що клітини мезенхіми виникають не лише з мезодерми, але і з інших зародкових листків.

Олександр Ковалевський з 1869 р. по 1873 р. працював у Київському, а з 1873 р. по 1890 р. – у Новоросійському (пізніше Одеському) університеті. Своїми працями цей учений започаткував експериментальну та еволюційну ембріологію.

Учень професора Рубашкіна Семен Шахов з 1930 р. по 1953 р. завідував кафедрою гістології Київського, а з 1954 р. по 1958 р. – Одеського

медичного інституту. Його основні наукові роботи присвячені вивченню ембріогенезу людини в нормі та патології. Професор Шахов описав асиметрію низки ембріональних закладок органів людини, уточнив питання розвитку щитоподібної залози та тимуса, описав аномалії розвитку зародка людини. Результати цих досліджень були систематизовані у фундаментальній монографії "Аномалії розвитку зародків людини".

Значний внесок у розвиток ембріології зробили вчені Кримського медичного інституту. Колектив кафедри гістології, очолюваний Борисом Хватовим, Юрієм Шаповаловим, Аркадієм Брусилівським, Борисом Троценком, вивчав закономірності ембріонального гісто- й органогенезу у людини і тварин, функціональну морфологію плаценти, гістофізіологію системи мати-плід. На кафедрі зібрано унікальну колекцію ранніх зародків, плодів і плацент людини.

У короткому нарисі не можливо охарактеризувати діяльність усіх видатних учених-гістологів, їхні наукові досягнення та відкриття. Детальніше це питання розгляньте у книгах О. Дельцової, Ю. Чайковського, С. Геращенко і співавторів "Видатні гістологи. Біографічний довідник" (2001); Ю. Чайковського, М. Акімченкова, О. Дельцової, С. Геращенко "Ембріологічний словник" (2001); Р.П. Самусева, Н.І. Гончарова "Эпонимы в морфологии" (1989), в інших розділах цієї книги, а також більш спеціалізованих виданнях.

Методи гістологічного дослідження. Сучасна гістологія має широкий арсенал різноманітних методів дослідження. Усі ці методи поєднує вимога застосування спеціального приладу – мікроскопа, і тому всі вони є **мікроскопічними методами**. Залежно від стану досліджуваного об'єкта ці методи поділяють на **вітальні** (або **суправітальні**), коли вивчаються живі клітини, тканини, органи і навіть цілі організми, та **поствітальні**, коли досліджують мертві фіксовані об'єкти.

Становлення поствітального методу, або методу виготовлення **постійного гістологічного препарату**, відбувалося паралельно із становленням самої науки гістології у другій половині XIX ст. Його називають ще методом класичної гістології. Цей метод, що має назву гістологічної або мікроскопічної техніки, вимагає досить складної підготовки об'єкта дослідження. Остання є предметом для написання спеціальних, досить великих за обсягом посібників. Студентові, який починає вивчати гістологію, необхідно ознайомитися з основами техніки виготовлення гістологічних препаратів, для того щоб краще зрозуміти ці препарати і навчитися їх аналізувати, "читати"; бо саме постійні гістологічні препарати широко використовуються як у навчальному процесі, так і в наукових дослідженнях.

Перший етап під час виготовлення препарату – **одержання матеріалу**. Вже на цьому етапі, як і на всіх наступних, слід уникати зайвого травмування об'єкта. Тому, вирізаючи шматочок органа чи тканини, треба брати гострі ножиці або лезо, не стискати тканину пінцетом. Шматочки беруться не-

ликих розмірів – близько 1 см³ (краще 7x7x3 мм). Матеріал повинен бути свіжим, брати його треба якомога швидше після забивання експериментальної тварини або смерті людини.

Наступний етап – **фіксація матеріалу**, яка здійснюється шляхом занурення взятого шматочка у фіксувальну рідину. Метою цього етапу є закріплення гістологічних структур і макромолекул у тому місці і стані, у якому вони були в живому об'єкті. Звичайно фіксатори зумовлюють певні зміни прижиттєвого стану структур, але можна добром спеціальних фіксувальних агентів звести ці зміни до мінімуму. Фіксаторами служать спирти (етиловий, метиловий), розчини формаліну, солі важких металів, кислоти (оцтова, пікринова, осмієва). Частіше застосовуються різні складні фіксувальні суміші, які включають названі компоненти у різних співвідношеннях.

Третій етап – **зневоднення** фіксованого матеріалу. Для цього використовують спирти різних концентрацій, що поступово зростають від 50–70 до 100 градусів. Зневоднення необхідне для наступного етапу – **ущільнення** об'єкта, яке здійснюється у парафіні, целоїдині, синтетичних смолах. Переважна більшість цих речовин з водою не змішується, і тому для просочення ними матеріалу необхідно ретельно видалити воду з тканини, а потім просочити її ксилолом (толуолом, бензолом), тобто речовиною, яка добре розчиняє парафін, а також змішується зі 100-градусним етиловим спиртом. Після просочення об'єкта рідким парафіном за температури 55–56°C йому дають затверднути за кімнатної температури разом з парафіном у спеціальних формочках. Так отримують парафіновий блок. Ця процедура називається **залівкою**. Прискорене ущільнення досягається шляхом заморожування шматочків тканини сухим льодом (двоокисом вуглецю) або рідким азотом, однак структура досліджуваних гістологічних об'єктів зберігається у такому разі гірше.

Ущільнення матеріалу дає змогу виготовити з нього тонкі (завтовшки 5–7 мкм), півтонкі (0,5–1 мкм) зрізи, які використовують для світлової мікроскопії; для електронної мікроскопії використовують ультратонкі зрізи (0,05–0,2 мкм). Виготовлення зрізів проводять на спеціальних приладах – **мікротомах** (для світлової мікроскопії) і **ультрамикротомах** (для електронної мікроскопії). Тонкий, півтонкий або ультратонкий зрізи є прозорими для світлових променів або пучка електронів об'єктами і дають можливість вивчення їх під відповідними мікроскопами. Для того, щоб розрізняти структурні деталі об'єкта, більшість яких не мають природного контрасту, отриманий зріз треба фарбувати (для вивчення під світловим мікроскопом) або контрастувати (для електронної мікроскопії).

У гістології існує багато методів **фарбування** препаратів і застосовується багато різних барвників залежно від мети дослідження. **Гістологічні барвники** за походженням поділяють на рослинні, тваринні та синтетичні (анілінові). Прикладом рослинних барвників є **гематоксилін**, який одержують з кори кампешевого дерева, що росте у Центральній Америці, а тваринних –

кармін, який отримують з комах — кошенілі. Абсолютна більшість барвників є синтетичними — **еозин, фуксин, азур** тощо.

Найважливішою є класифікація гістологічних барвників за хімічними властивостями, оскільки на ній ґрунтується низка понять і термінів, які будуть зустрічатися протягом усього курсу. Отже, за хімічними властивостями гістологічні барвники поділяють на *кислі, основні та нейтральні*. Властивості кислих барвників обумовлюються групами $-\text{COOH}$, $-\text{HSO}_3$, $-\text{H}_2\text{PO}_3$, це так звані аніонні барвники. Кислі барвники фарбують цитоплазму клітини, їх називають цитоплазматичними. Прикладом таких барвників можуть бути еозин (дає яскраво-рожевий колір), світлий зелений (дає зелений колір). Гістологічні структури, що здатні зафарбовуватися кислими барвниками, називають **оксифільними (ацидофільними, еозинофільними)**. Це, наприклад, цитоплазматичні гранули еозинофільних лейкоцитів, колагенові волокна тощо.

Основні барвники є катіонними, переважна більшість їх у складі молекули має позитивно заряджені атоми азоту. Названі барвники вибірково фарбують ядра клітин і тому їх називають ядерними. Прикладом можуть бути гематоксилін (фарбує у синьо-фіолетовий колір), кармін (в світло-червоний), сафранін (темно-червоний), азур II (у синій). Гістологічні структури, що здатні зафарбовуватися основними барвниками, називають **базофільними**. Це гранули у цитоплазмі базофільних лейкоцитів, ядра клітин тощо.

Нейтральні барвники утворюються у разі сполучення водних розчинів кислого та основного барвників, наприклад, еозиново-кислий метиленовий синій. Крім того, слід розрізняти нейтральні барвникові суміші, коли у розчині одночасно наявні основний та кислий барвники. Структури, які одночасно сприймають і основні і кислі барвники, називають **нейтро-фільними**, або **поліхроматофільними**. Прикладом можуть бути гранули нейтрофільних лейкоцитів, цитоплазма поліхроматофільних еритро-бластів тощо. Здатність гістологічних структур змінювати колір основного барвника позначається терміном **метахромазія**. Метахроматично фарбується зернистість базофільних лейкоцитів, міжклітинна речовина хрящової тканини тощо. Препарати звичайно фарбують, поєднуючи один кислий та один основний барвник, що дає змогу виявити ядро, цитоплазму та всі базофільні й оксифільні структури. Одними із найчастіше поєднуваних барвників є гематоксилін та еозин.

Крім кислих, основних і нейтральних барвників існують спеціальні, які використовують для виявлення певних речовин або структур. Наприклад, судан III фарбує жирові речовини в оранжевий колір, а орсеїн — еластичні волокна в бурий.

Фарбовані препарати звичайно обезводнюють у спиртах, просвітлюють у ксилолі і, заливаючи тонким шаром канадського бальзаму, накривають покривним склом. Після висихання бальзаму отримують постійний препарат, яким можна користуватися протягом тривалого часу.

Для електронної мікроскопії зрізи, отримані на ультрамікротомах, розміщують на спеціальних сіточках, контрастують солями урану або свинцю, переглядають через мікроскоп і фотографують. Одержані мікрофотографії є об'єктом вивчення водночас із гістологічними препаратами.

Крім описаних тонких зрізів є ще інші види гістологічних препаратів, які використовують значно рідше, лише в окремих випадках. До них належать мазки (крові, кісткового мозку, слини тощо), відбитки (печінки, тимусу, слизової оболонки сечового міхура), плівки (сполучної тканини, плеври, очеревини, м'якої мозкової оболонки), тотальні препарати (зародки ранніх стадій розвитку, статеві клітини).

Вітальні (прижиттєві) методи дослідження клітин або тканин дають можливість отримати інформацію про те, як у них відбуваються процеси життєдіяльності, простежити рух, поділ, ріст, взаємодію клітин, їхню реакцію на дію різних чинників. Прижиттєві методи дослідження – необхідне доповнення до тих даних, які одержані методом класичної гістології про будову клітин, тканин. Прижиттєві дослідження проводять у живому організмі, тобто *in vivo*. Для дослідження живих клітин використовують методи вітального та суправітального фарбування. Для цього застосовують спеціальні, не токсичні для живих тканин, барвники. У разі **вітального фарбування** барвник уводять в організм живої тварини і він вибірково фарбує певні клітини. Так досліджують клітини макрофагічної системи за умови введення трипанового синього або літієвого карміну. Суправітальне фарбування – це фарбування живих клітин, які ізольовані з організму. Так виявляють лізосоми (барвник нейтральний червоний), мітохондрії (янус зелений), ретикулоцити крові (діамант-крезиловий синій).

Для вітального або суправітального, а також поствітального досліджень незафарбованих гістологічних об'єктів використовують низку спеціальних методів світлової мікроскопії – фазоконтрастну, темнопольову, флюоресцентну.

Метод **фазового контрасту** забезпечує необхідну контрастність досліджуваних незафарбованих структур за рахунок спеціальної кільцевої діафрагми, що вміщується у конденсор, і так званої фазової пластинки, що міститься в об'єктиві. Така конструкція оптики світлового мікроскопа дає змогу перетворювати фазові зміни світла, що проходить через об'єкт, в амплітудні, які помічає око як зміни яскравості. У результаті можна розрізнити структури, що мають різні показники заломлення.

Метод **темнопольової мікроскопії** дає змогу бачити незафарбовані структури за рахунок використання спеціального темнопольового конденсора. У результаті на темному тлі видно сріблясті контури об'єктів.

Люмінесцентна (або флюоресцентна) мікроскопія ґрунтується на явищі люмінесценції, тобто властивості живих структур світитися за умови поглинання променів короткохвильової (ультрафіолетової, фіолетової або синьої) частини спектра. У такому разі довжина хвилі флюоресценції завжди

більша від довжини хвилі збуджувального світла. Усім живим клітинам властива флюоресценція, яка має назву власної, або первинної. Вона є слабкою, і тому частіше використовують, так звану, вторинну флюоресценцію, коли об'єкти попередньо обробляють спеціальними барвниками – **флюорохромами**. З останніх найчастіше вживають акридин оранжевий. У разі його використання ядра клітин, що містять ДНК, дають яскраво-зелене світіння, а цитоплазма внаслідок наявності РНК – яскраво-червоне.

За останні десятиліття значного поширення набули методи гістохімії, авторадіографії, імуноморфології, цитоспектрофотометрії. **Гістохімічний метод** дає можливість визначити локалізацію тих чи інших хімічних речовин у різних структурних компонентах клітин і тканин. Під час гістохімічних досліджень речовини, що входять до складу клітин, реагують з хімічними реактивами й утворюють зафарбовані продукти реакції, за якими можна визначити як локалізацію, так і (до деякої міри) кількісний вміст речовин у тих чи інших структурах.

Підґрунтям **авторадіографічного методу** є використання радіоактивних ізотопів і мічених ними сполук. Такі сполуки вводять в організм піддослідної тварини, а потім радіоактивні речовини виявляють у гістологічних зрізах за допомогою фотоемульсії, якою покривають препарат і проявляють. У тих місцях, де фотоемульсія контактує з радіоактивною речовиною, лишаються засвічені ділянки – треки. Цим методом можна досліджувати обмін йоду в щитоподібній залозі, утворення нуклеїнових кислот, білків тощо.

Імуногістохімічні методи ґрунтуються на реакціях антиген–антитіло. Кожна клітина організму має специфічний антигенний склад, який визначається здебільшого білками. Шляхом імунізації можна отримати, відповідні антигенам, специфічні антитіла. Антитіла зв'язують з флюорохромами або ферментами. Після обробки досліджуваних гістологічних препаратів у місцях локалізації відповідних антигенів концентруються молекули мічених антитіл, які виявляють або завдяки світінню (люмінесцентна мікроскопія), або на основі відкладання фарбованих продуктів гістохімічної реакції (світлова мікроскопія). Цим методом теоретично можна ідентифікувати будь-які клітини або речовини, продуковані тими чи іншими клітинами, наприклад, гормони, на які здійснюється вироблення антитіл.

Цитоспектрофотометрія – метод кількісного вимірювання вмісту різних речовин у клітині на основі вивчення спектрів поглинання ними світлових променів. **Метод проточної цитометрії** дає змогу аналізувати характеристики клітин у суспензії, які перетинають сфокусований лазерний промінь. Відповідний прилад має назву цитофлюорографа. За допомогою цього методу можна визначати розміри і форму клітин, їх життєздатність, розділяти клітини вихідної суспензії на субпопуляції.

Великим кроком уперед у розвитку техніки мікроскопічних досліджень було створення і застосування електронного мікроскопа. В **електронному мікроскопі** для "освітлення" об'єкта використовується потік електронів, який

має набагато коротшу довжину хвилі порівняно з видимим світлом, що використовується у **світловому мікроскопі**. Завдяки цьому роздільна відстань, яка становить $1/3$ довжини хвилі, за якої проводять мікроскопію, для світлового мікроскопа дорівнює $0,2$ мкм (теоретично), тоді як для електронного мікроскопа теоретично розрахована роздільна відстань — $0,002$ нм. Практично у кращих електронних мікроскопах роздільна відстань становить $0,1$ – $0,7$ нм.

Новітнім досягненням клітинної біології є розроблена Йоахімом Френком техніка криоелектронної мікроскопії, яка дозволяє досягнути роздільної здатності $0,1$ – $0,3$ нм. При цьому на сіточку електронного мікроскопа наносять тонку плівку, що містить в очищеному вигляді ті або інші функціональні макромолекулярні комплекси—комплексомікси, або, оперуючи морфологічними термінами, ті або інші клітинні органели.

Плівку швидко заморожують за температури рідкого азоту. Тривале проходження електронного пучка руйнує структуру комплексоміксів, але навіть однократне проходження променя у поєднанні з комп'ютерним аналізом (50 – 100 тисяч зображень того чи іншого комплексомікса) та комп'ютерною графікою виявляється достатнім для побудови тривимірного зображення досліджуваної органели. Таким чином, у найближчому майбутньому кількість субмікроскопічних клітинних органел (комплексоміксів) може зрости до кількох десятків і навіть сотень.

Роздільна відстань або **роздільна здатність** мікроскопа — це мінімальна відстань між двома точками на гістологічному препараті, які за допомогою мікроскопа можна розрізнити як дві окремі точки, що не зливаються. Роздільна відстань свідчить про найменші розміри структур, які можна розглянути за допомогою даного мікроскопа. На основі роздільної відстані світлового мікроскопа роблять умовний поділ структур на мікроскопічні, тобто більші ніж $0,2$ мкм, і субмікроскопічні — менші ніж $0,2$ мкм. Останні можна побачити лише під електронним мікроскопом. Зараз у дослідницькій роботі все ширше використовуються сканувальні (або растрові) електронні мікроскопи, які дають тривимірні (об'ємні) зображення об'єкта. Важливими позитивними якостями цього виду мікроскопії є велика глибина різкості (у 100 – 1000 разів більша, ніж у світлового мікроскопа), широкий діапазон зміни збільшення (від 10 до десятків тисяч разів) і висока роздільна здатність.

Поняття про артефакт. У процесі підготовки об'єкта для дослідження під мікроскопом, не зважаючи на намагання не змінювати прижиттєвого вигляду досліджуваного матеріалу, зміни у ньому, хоча й мінімальні, можуть виникати. Штучний утвір, що з'являється в об'єкті під час підготовки його для дослідження і може бути причиною отримання хибних результатів, одержав назву **артефакту** (від латинського "*artefactum*" — штучно зроблене). Під час гістологічного дослідження артефакти можуть бути грубими і досить простими, які легко розпізнаються, однак можуть бути і такими, розпізнати які може лише досвідчений гістолог. Прикладом простих

артефактів є пухирці повітря, що потрапляють у препарат у разі накривання його покривним скельцем, або волокна тканини, якою протирають це скельце перед накриванням. Це може бути також осад барвника у препараті, який хтось помилково вважатиме ядром, слід від зазубрини мікротомного ножа тощо. Складнішими артефактами є зміна форми клітин, а також виникнення порожнин, щілин між певними шарами органів унаслідок стискання тканини під час фіксації, обезводнення тощо.

Терміни для запам'ятовування

1. Гістологія. 2. Цитологія. 3. Загальна гістологія. 4. Спеціальна гістологія. 5. Ембріологія. 6. Тонкі (мікроскопічні) структури. 7. Ультратонкі (субмікроскопічні) структури. 8. Мікроскопічний метод. 9. Гістологічна (мікроскопічна) техніка. 10. Вітальні (суправітальні) методи. 11. Поствітальні методи. 12. Постійний гістологічний препарат. 13. Взяття матеріалу. 14. Фіксація. 15. Зневоднення. 16. Ущільнення. 17. Заливка. 18. Мікротом. 19. Ультрамикротом. 20. Гістологічний зріз. 21. Фарбування зрізу. 22. Контрастування зрізу. 23. Гістологічні барвники. 24. Гематоксилін. 25. Еозин. 26. Оксифілія (еозинофілія, ацидофілія). 27. Базофілія. 28. Нейтрофілія. 29. Поліхроматофілія. 30. Метахромазія. 31. Вітальне (суправітальне) фарбування. 32. Трипановий синій. 33. Фазоконтрастна мікроскопія. 34. Темнопольова мікроскопія. 35. Люмінесцентна мікроскопія. 36. Гістохімія. 37. Авторадіографія. 38. Імуноморфологія. 39. Цитоспектрофотометрія. 40. Проточна цитометрія. 41. Світлова мікроскопія. 42. Електронна мікроскопія. 43. Роздільна відстань (здатність) мікроскопа. 44. Сканувальна (растрова) електронна мікроскопія. 45. Артефакт.

1.1. ВЧЕННЯ ПРО КЛІТИНУ

Цитологія — наука про клітину. Назва походить від грецьких слів “цитос” — комірка та “логос” — слово, наука. Цитологія вивчає будову та функції клітин і їх похідних, досліджує участь структурних компонентів клітин у загальноклітинних фізіологічних процесах, пристосування клітин до умов середовища, реакції на дію різних чинників, патологічні зміни клітин.

Клітини, що мають ядро, називаються **еукаріотичними** (ту ж назву мають організми, які побудовані з таких клітин), а клітини, що не мають морфологічно відокремленого ядра, називаються **прокаріотичними** (як і організми, що з них побудовані). Більшість рослинних і тваринних організмів є еукаріотами; до прокаріотів належать лише бактерії та синьо-зелені водорості.

Сучасне визначення поняття “клітина” таке: **клітина (*cellula*)** — це елементарна жива система, яка складається з плазмолемми, цитоплазми та ядра і є основою будови, розвитку, функціонування, пристосування, відтворення та відновлення цілого організму.

Таким чином, еукаріотична клітина складається із трьох основних частин: ядра, цитоплазми та оболонки (рис. 1.1, 1.2). **Цитоплазма** відмежована від зовнішнього середовища або від сусідніх клітин **клітинною оболонкою (плазмолемою)**. Цитоплазма, в свою чергу, складається з **гіало-плазми** та організованих структур, до яких належать **органели і включення**. **Ядро** має **оболонку, каріоплазму, хроматин** (хромосоми), **ядерце**. Усі названі компоненти клітини, взаємодіючи між собою, виконують функції, необхідні для існування клітини як цілого.

Клітина є елементарною живою системою багатоклітинних організмів, на рівні якої зберігається сукупність усіх проявів життєдіяльності. До останніх належать: структурна упорядкованість, компактність будови, енергетична економічність, обмін речовин, ріст, розвиток, рух, адаптація, функціонування та самовідтворення.

Виникнення багатоклітинних організмів було важливим етапом у процесі еволюційного розвитку живого. Багатоклітинність дала таким організмам цілу низку переваг над одноклітинними. По-перше, значно збільшилася площа поверхні клітинних мембран, на якій відбуваються обмінні процеси. По-друге, виникла можливість спеціалізації клітин і розподілу функцій між ними, а також заміни клітин, що фізіологічно відмирають або патологіч-

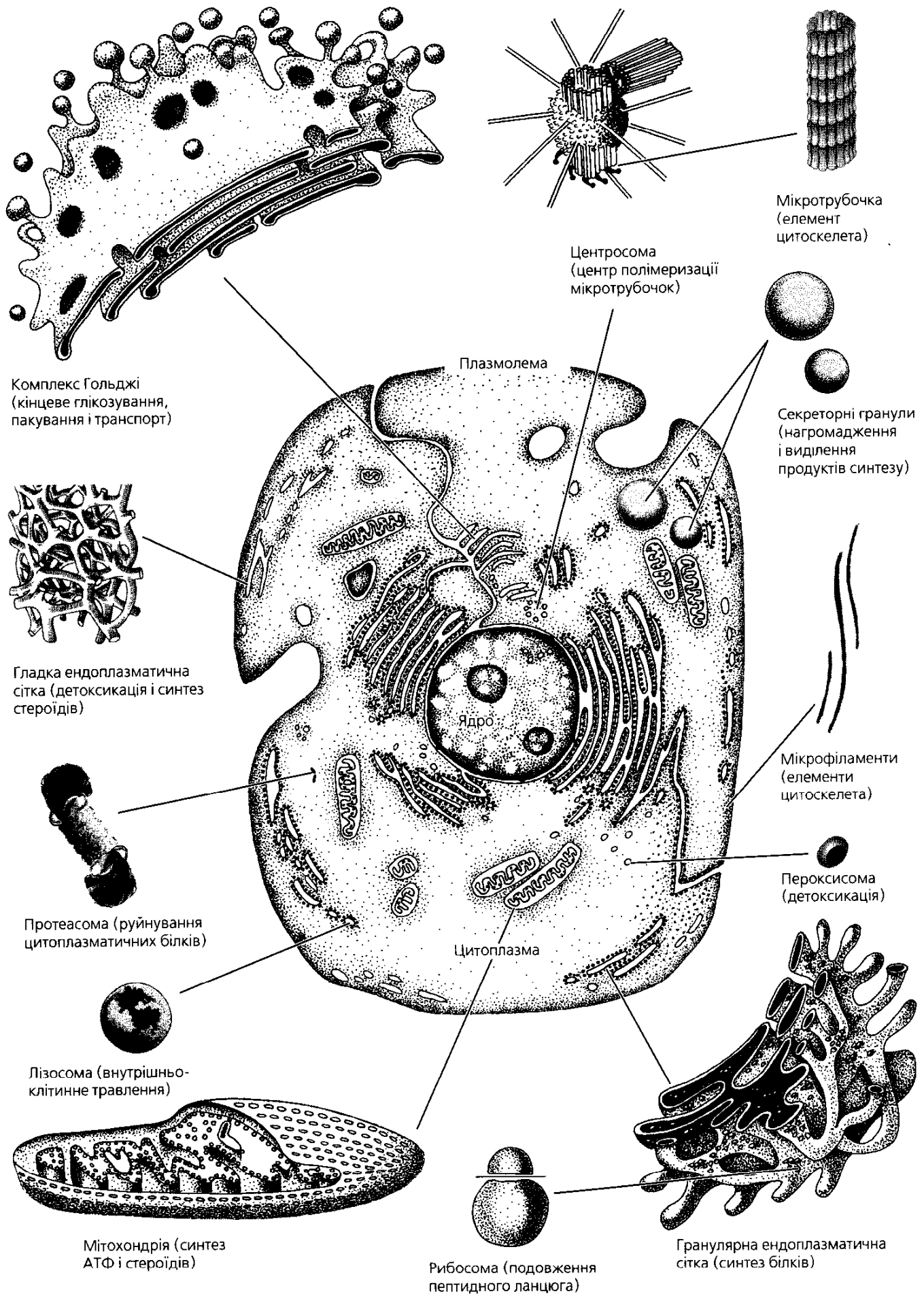


Рис.1.1. Загальний план будови еукаріотичної клітини та ультраструктура її органел (масштаб не дотримано)

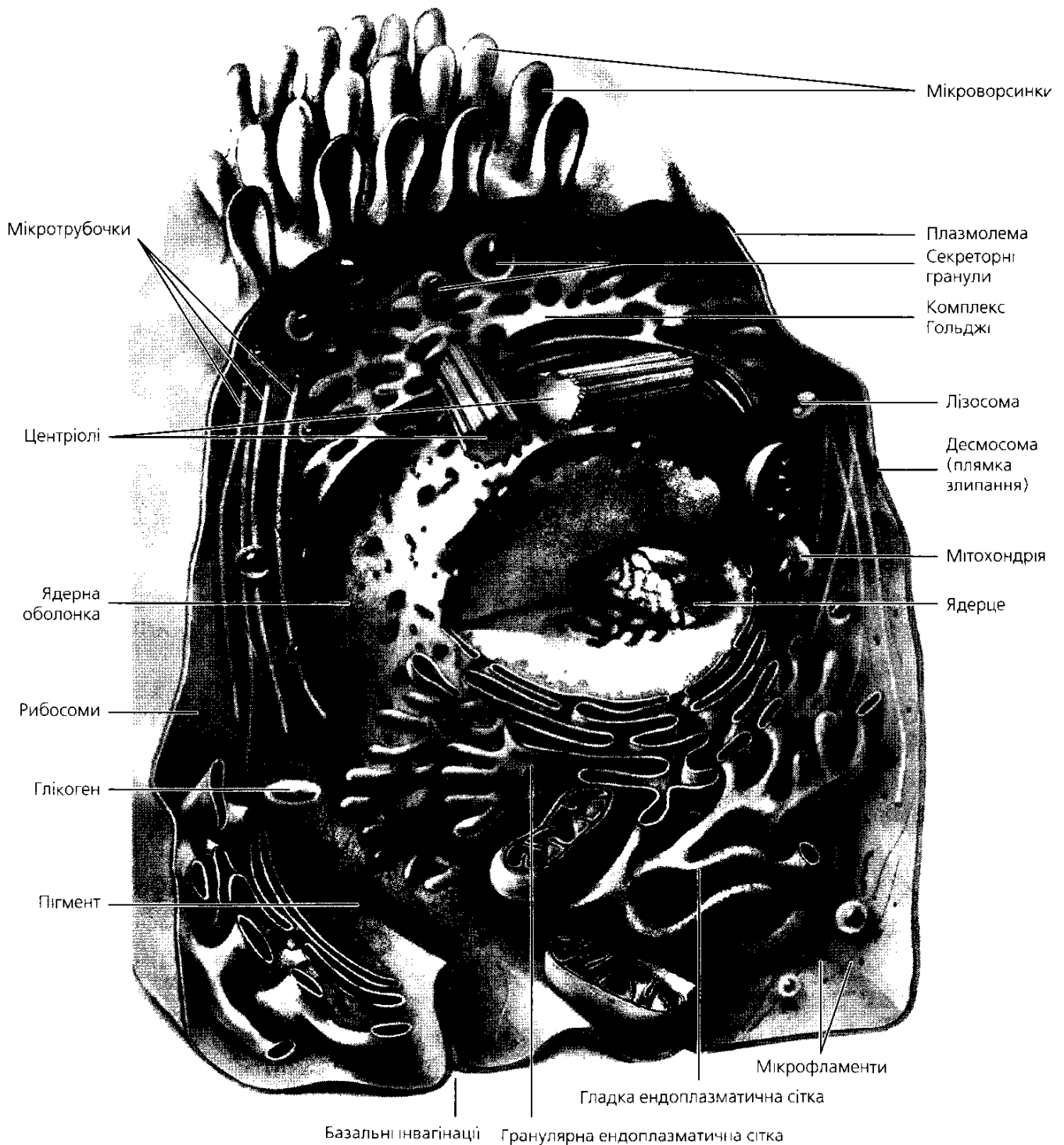


Рис. 1.2. Схематичне тривимірне відтворення клітини з урахуванням даних електронної мікроскопії

но змінених, функціонально повноцінними. Тому багатоклітинні організми закріпилися у процесі еволюції як основна лінія розвитку рослинного і тваринного світу.

Форма клітин тварин і людини дуже різноманітна. Вона може бути кубічною, циліндричною, полідральною, плоскою, кулястою, веретеноподібною, призматичною, пірамідною, зірчастою, з відростками тощо. В організмі є клітини нерухомі, що мають постійну типову форму. Це клітини, які, контактуючи між собою, утворюють пласти. Прикладом можуть бути клітини печінки та різних видів покривного епітелію. Існують також клітини, здатні до

Таблиця 1. Функції деяких спеціалізованих клітин

Спеціалізовані клітини	Функція
М'язові клітини та їхні похідні	Рух
Нервові клітини	Провідність
Клітини ацинусів підшлункової залози	Синтез і секреція ферментів
Келихоподібні клітини	Синтез і секреція слизу
Клітини кіркової речовини надниркових залоз	Синтез і секреція стероїдів
Клітини нирки та слинних залоз	Транспорт іонів
Макрофаги та деякі лейкоцити	Внутрішньоклітинне травлення
Чутливі нейрони	Трансформація фізичних і хімічних стимулів у нервові імпульси
Клітини тонкої кишки та нирки	Абсорбція метаболітів

активних рухів. Вони змінюють свою форму, наприклад, нейтрофільні лейкоцити, фібробласти.

Форма клітин залежить від кількох чинників. Насамперед форма клітини зумовлена її функціональною адаптацією (табл. 1). Наприклад, нервові клітини мають відростки для передачі нервового імпульсу. Видовжена форма м'язових клітин пов'язана з функцією скорочення. Форма клітин також залежить від впливу сусідніх клітин або навколишнього середовища. Прикладом цієї залежності може бути поліедральна (шестигранна) форма клітин печінки, які тиснуть одна на одну. Форма клітин, окрім того, зумовлена поверхневим натягом та в'язкістю цитоплазми, розташуванням у клітині її цитоскелетних структур.

Розміри клітин в організмі ссавців та людини коливаються у широких межах – від 4–5 до 130–150 мкм. Прикладом найменших клітин є малі лімфоцити (клітини крові) та клітини-зерна мозочка. Найбільшими за розмірами клітинного тіла є жіночі статеві клітини та гігантські пірамідні клітини кори великого мозку. В організмі людини є близько 200 різних типів клітин, загальна кількість яких досягає 10^{14} – 10^{15} .

Неклітинні структури. Окрім клітин багатоклітинний організм побудований з так званих неклітинних структур, які завжди є вторинними щодо клітин, тобто їх похідними. Серед неклітинних структур розрізняють ядерні, які містять ядра і виникають шляхом злиття клітин або внаслідок незавершеного поділу їх, та без'ядерні – продукт діяльності певних видів клітин. До **ядерних неклітинних структур** належать симпласти та синцитії.

Симпласт – неклітинна структура, яка є масою нерозчленованої на клітини цитоплазми з великою кількістю ядер. Симпластичну будову мають скелетні м'язові волокна, а також зовнішній шар зародкової частини плаценти.

Синцитій, або сукліття (клітинна сітка, сітчастий симпласт) — це група клітин, що поєднані в єдине ціле цитоплазматичними містками. Така тимчасова структура виникає під час розвитку чоловічих і жіночих статевих клітин, коли поділ клітинного тіла не завершується.

До **без'ядерних неклітинних структур** належать **волокна** та **основна (аморфна) речовина** сполучної тканини, які продукуються одним із типів клітин — фібробластами. Аналогами основної речовини є такі рідкі середовища, як плазма крові та рідка частина лімфи.

Про значення неклітинних структур свідчить те, що вони складають велику частину маси організму. Наприклад, близько 40 % маси тіла дорослої людини становлять скелетні м'язи, які мають будову симпласта. Кістяк в основному побудований з таких неклітинних утворів, як колагенові волокна, що є найміцнішими структурами організму.

Клітинна теорія — фундаментальне узагальнення біології, яка визначає взаємозв'язок усіх проявів життя на Землі з клітиною, характеризує клітину одночасно як цілісну самостійну одиницю біологічної активності та як складову частину багатоклітинних організмів рослин і тварин. Клітинна теорія сформульована німецьким вченим Теодором Шванном у 1839 р. у книзі "Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі й рості тварин і рослин". Цій видатній події у біології передував довгий період нагромадження знань про будову різних організмів, тваринних та рослинних. Цей період був пов'язаний із виникненням і вдосконаленням нового інструменту дослідження — мікроскопа.

Заслугою Т. Шванна було не відкриття клітин, а те, що він зрозумів їхнє значення як структурних компонентів організму. Подальший розвиток та узагальнення положень клітинної теорії містять роботи Рудольфа Вірхова (1858 р.), відома формула якого "Omnis cellula e cellula" ("Кожна клітина походить від клітини") справедлива і дотепер.

Створення клітинної теорії стало важливою подією у біології, одним із головних і вирішальних доказів єдності усієї живої природи. Клітинна теорія мала значний вплив на розвиток біології та медицини. Вона стала підґрунтям для розвитку ембріології, гістології, фізіології.

Основні положення клітинної теорії зберегли своє значення і донині, хоча за більш ніж 150 років після її створення отримано масу нових даних про будову, функцію і розвиток клітин. Нині основними положеннями клітинної теорії є такі:

1. Клітина — елементарна жива система. Саме клітина є тим елементом, якому притаманні усі разом узяті властивості, що відповідають визначенню поняття "живого". Усі неклітинні структури, з яких, крім клітин, побудований організм, є вторинними утворами, похідними клітин.

2. Клітини різних організмів подібні за своєю будовою. Незважаючи на різноманітний вигляд клітин різних типів навіть в одному організмі, усі клітини рослин і тварин мають однаковий загальний план будови, зумовлений подібністю

загальноклітинних функцій, спрямованих на підтримання життя самих клітин та їх розмноження. Ця подібність дає підстави вважати спільним походження усіх еукаріотичних організмів. Різноманітність будови клітин є результатом їхньої функціональної спеціалізації.

3. Розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини. Ще Т. Шванн у своїй праці підкреслив, що як тваринні, так і рослинні клітини розвиваються однаково. Але цей принцип у Т. Шванна ґрунтувався на помилковій тезі про розвиток клітин із неклітинної "бластемі". Нині добре відомо, що нові клітини утворюються лише шляхом поділу вихідної клітини з попереднім відтворенням її генетичного матеріалу. Для еукаріотичних клітин єдиним повноцінним шляхом поділу є мітоз або мейоз (у разі утворення статевих клітин).

4. Клітини є частинами цілісного організму. У багатоклітинному організмі клітини є елементами його будови, але вони не однакові, як цеглини, а різні, спеціалізовані у певних напрямках, унаслідок чого виконують різні функції (чутливість, рух, захисні реакції тощо). Діяльність окремих клітин у багатоклітинному організмі підпорядкована цілому. Спеціалізовані клітини утворюють складні ансамблі, об'єднані у тканини, органи, системи органів, пов'язані міжклітинними гуморальними та нервовими формами регуляції.

Терміни для запам'ятовування

1. Цитологія. 2. Еукаріотичні клітини. 3. Прокаріотичні клітини. 4. Ядро. 5. Цитоплазма. 6. Оболонка клітини. 7. Гіалоплазма. 8. Організовані структури. 9. Органели та включення. 10. Оболонка ядра. 11. Каріоплазма. 12. Хроматин. 13. Хромосоми. 14. Ядерце. 15. Неклітинні структури. 16. Симпласт. 17. Синцитій. 18. Волокнисті структури. 19. Основна (аморфна) речовина. 20. Клітинна теорія.

1.2. КЛІТИННА ОБОЛОНКА. ЦИТОПЛАЗМА

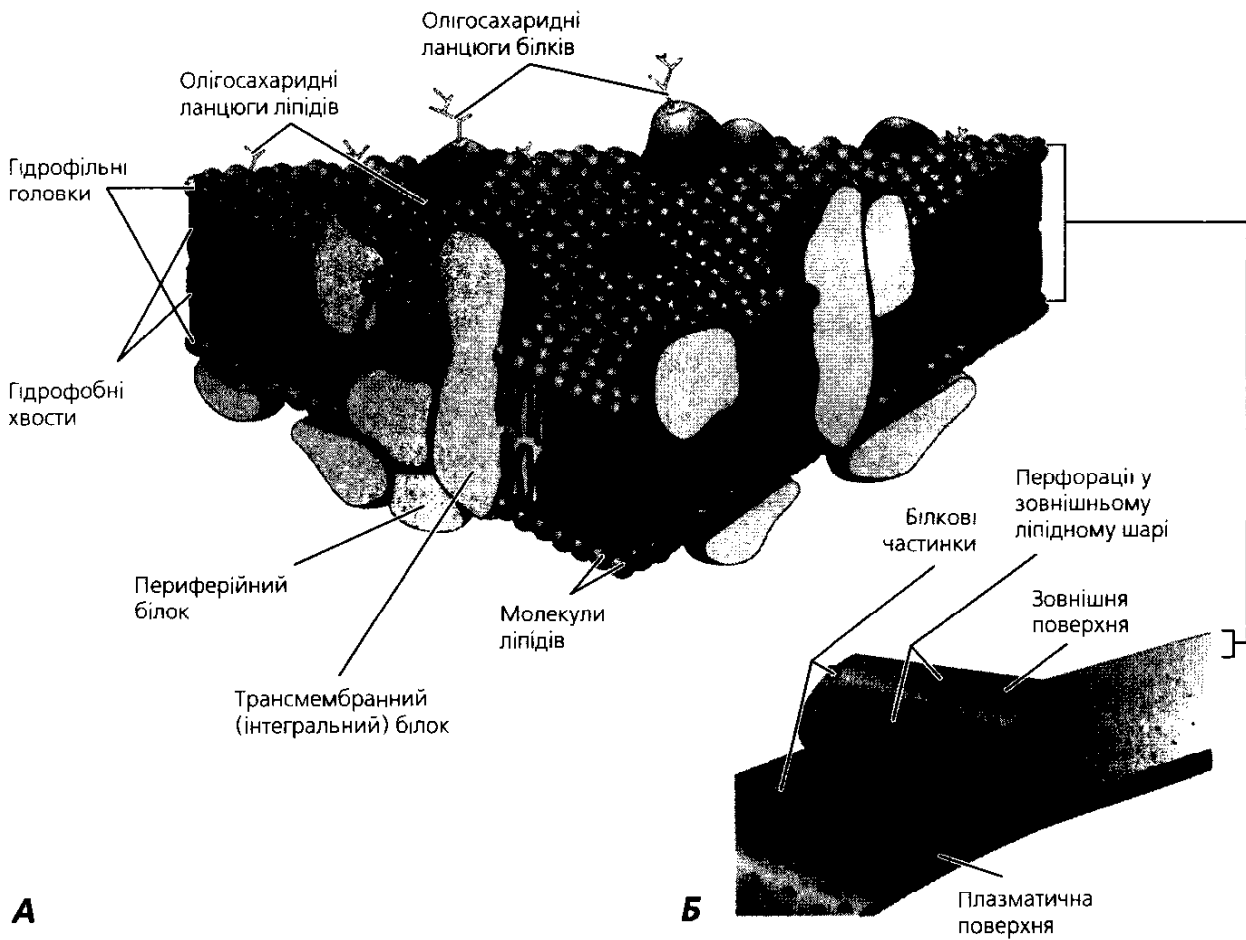
Клітинна оболонка (плазмолема, *plasmolemma*). В основі будови плазмолеми знаходиться елементарна біологічна мембрана. Структуру останньої описує рідинно-мозаїчна модель Сінгер-Нікольсона. Суть її така: молекули фосфоліпідів, контактуючи своїми гідрофобними кінцями і відштовхуючись гідрофільними, утворюють суцільний подвійний ліпідний шар, у який частково або повністю втоплені молекули білків (переважно глікопротеїнів). Молекули білків, які пронизують усю товщу біліпідного шару або значною мірою втоплені в нього, – це так звані інтегральні білки; ті ж білки, які розміщені лише на поверхні ліпідів, називаються периферійними або адсорбованими (рис.1.3). Положення білкових молекул не є жорстко лімітованим – залежно від функціонального стану клітини може відбуватися їхнє взаємне переміщення у площині біліпідного шару. Ця мінливість і подібна до мозаїки топографія макромолекулярних комплексів поверхні клітини дала назву рідинно-мозаїчній моделі біологічної мембрани. Лабільність (плинність) структур плазмолеми залежить від вмісту у її складі молекул холестерину: чим вищий вміст холестерину, тим легше переміщуються макромолекулярні білкові комплекси у біліпідному шарі. Серед білків плазмолеми існує певна спеціалізація: є структурні, ферментні, транспортні, рецепторні молекули. Однією з важливих умов нормального функціонування біологічної мембрани є збереження принципу замкнутості (відсутності розривів) біліпідного шару.

Вуглеводні компоненти молекул глікопротеїнів та гліколіпідів плазмолеми, випинаючись над зовнішньою поверхнею клітинної мембрани, формують, так звану, надмембранну зону, або глікокалікс. Олігосахаридні ланцюги глікокаліксу є своєрідною “візитною картою” клітини. За їхньою участю здійснюється взаєморозпізнавання клітин та взаємодія з мікрооточенням. Кожному різновиду клітин притаманна особлива послідовність моносахаридних залишків у складі поверхневих олігосахаридних ланцюгів глікополімерів, свій унікальний набір і цитотопографія вуглеводних детермінант.

З боку внутрішнього вмісту клітини з мембраною контактує, так звана, внутрішня (підмембранна) пластинка, або кортикальний шар цитоплазми. Це найбільш в'язка частина цитоплазми, багата на мікрофіламенти і мікротрубочки, що утворюють високоорганізовану сітку і за участю яких здійснюються, зокрема, переміщення інтегральних білків плазмолеми, забезпечуються цитоскелетні та локомоторні функції клітини, реалізуються процеси екзоцитозу. Товщина плазмолеми становить близько 10 нм ($1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$).

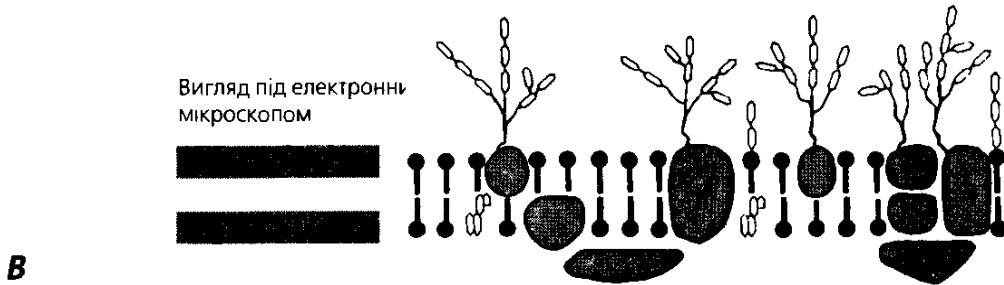
Отже, елементами клітинної оболонки є: глікокалікс, внутрішня пластинка – підмембранний або кортикальний шар цитоплазми і власне біологічна мембрана, для описання властивостей якої служить рідинно-мозаїчна модель.

Функції клітинної оболонки. До основних функцій плазмолеми слід віднести розмежування внутрішнього вмісту клітини від її мікрооточення; транспорт метаболітів, у тому числі, забезпечення асиметрії концентрації іонів

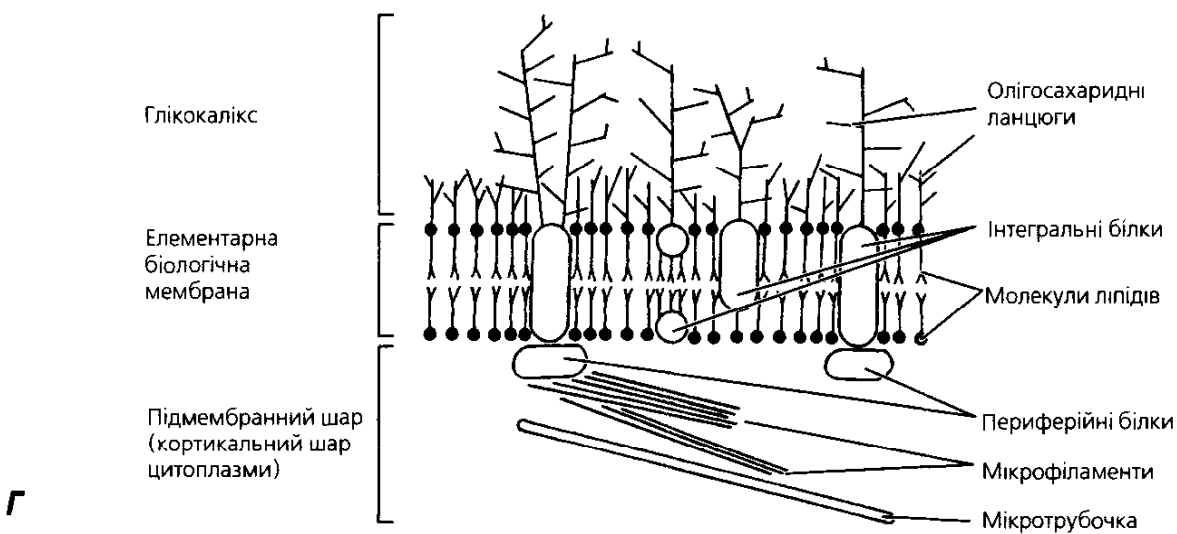


A

Б



B



Г

Рис.1.3. Клітинна оболонка (плазмолема): **A** – рідинно-мозаїчна модель Сінгер–Нікольсона; **Б** – розшарування плазмолеми за умови заморожування–сколювання; **В** – молекулярна організація плазмолеми; **Г** – взаємодія компонентів плазмолеми і підмембранного кортикального шару цитоплазми

натрію і калію у клітині та за її межами; примембранний метаболізм; рецепцію сигналів з боку зовнішнього середовища; забезпечення взаєморозпізнавання і взаємодії клітин з утворенням міжклітинних контактів різного ступеня складності, а також формування характерної структури клітинної поверхні.

Розмежування і транспорт — дві взаємопротилежні і взаємодоповнювальні функції плазмолем. Завдяки розмежуванню із зовнішнім середовищем клітина зберігає свою індивідуальність, завдяки транспорту речовин може жити й функціонувати. Обидва ці процеси спрямовані на підтримання постійних характеристик внутрішнього середовища (гомеостазу) клітини. Транспорт зі зовнішнього середовища всередину клітини (поглинання речовин) називається **ендоцитозом**, транспорт у протилежному напрямку (виведення речовин) — **екзоцитозом**. Невеликі молекули можуть потрапляти зі зовнішнього середовища всередину клітини або шляхом дифузії (пасивний транспорт), або за участю особливих ферментів — **пермеаз плазмолем** (активний транспорт).

Великі молекули та скупчення молекул поглинаються клітиною шляхом обволікання їх певною ділянкою плазмолем з наступним утягуванням (інтерналізацією) утвореного мішечка всередину цитоплазми. Процес поглинання таким способом твердих частинок називають **фагоцитозом**, поглинання частинок рідини — **піноцитозом**. Поглинуті частинки звичайно розщеплюються і їхні хімічні складники засвоюються клітиною. Однак можливий і такий варіант, коли частинка поглинається однією поверхнею клітини, в оточенні біомембрани проходить через цитоплазму і виводиться без змін на протилежній поверхні клітини. Таке явище має назву **транскитозу**.

Виведення клітиною продуктів життєдіяльності за межі цитоплазми (екзоцитоз) поділяється на низку різновидів: секрецію, екскрецію, рекрецію, клазматоз. **Секреція** — це виділення клітиною продуктів її синтетичної діяльності, які необхідні для нормального функціонування органів та систем організму. **Екскреція** — виділення токсичних або шкідливих продуктів метаболізму, які підлягають виведенню за межі організму. **Рекреція** — це видалення з клітин речовин, які не змінюють своєї хімічної структури у процесі внутрішньоклітинного метаболізму (вода, мінеральні солі). **Клазматоз** — видалення за межі клітини окремих її структурних компонентів.

Механізми екзоцитозу переважно мають характер прямо протилежний фаго- і піноцитозу. Наприклад, продукти синтетичної діяльності клітини нагромаджуються у вигляді оточених біомембраною скупчень (у складі мішечків і пухирців комплексу Гольджі, або пластинчастого комплексу), поступово зміщуються від центральних ділянок цитоплазми до периферії, після чого біомембрана мішечка включається у плазмолему, а вміст мішечка переходить у міжклітинний простір або зовнішнє середовище. Можливий також шлях виведення речовин у складі пухирців (без порушення цілості їх біомембрани), що має назву секреції за **мерокриновим** типом. Коли ж багато секреторних пухирців нагромаджуються у ділянці апікального полюса клітини і вони виділяються з відривом його, то такий спосіб секреторної діяльності має назву

апокринового. У разі **голокринового** способу секреції цитоплазма поступово заповнюється продуктами синтетичної діяльності й клітина перероджується в оточену плазмолемою крапельку секрету.

Примембранний метаболізм пов'язаний з наявністю на поверхні плазмолеми деяких видів клітин особливих ферментних систем, здатних розщеплювати біополімери, що контактують з ними. Такі процеси характерні, зокрема, для клітин внутрішнього вистелення тонкої кишки, на поверхні яких здійснюється так зване мембранне травлення.

Роль плазмолеми в механізмах клітинної рецепції. Сприйняття клітиною хімічних сигналів від її мікрооточення здійснюється переважно за участю спеціальних рецепторних білків плазмолеми. Для реалізації своєї дії на клітину біологічно активна речовина (наприклад гормон) повинна зв'язатися з відповідним білком плазмолеми, причому визначальна роль у забезпеченні вибірковості (специфічності) цієї взаємодії належить структурі вуглеводного компонента (олігосахаридних ланцюгів) рецепторного білка. Один із можливих шляхів подальшої передачі інформації всередину клітини пролягає через аденілатциклазну систему. Наприклад, зв'язування рецептора з відповідною хімічною речовиною зумовлює активацію розміщеного на внутрішній поверхні плазмолеми ферменту аденілатциклази, який, у свою чергу, стимулює утворення циклічного аденозинмонофосфату (цАМФ). Останній є універсальним активатором низки цитоплазматичних ферментних систем, за участю яких клітина реагує на подразнення. Слід зазначити, що складні процеси рецепції – основа взаєморозпізнавання клітин, і тому є кардинально необхідною умовою існування багатоклітинних організмів, оскільки служать командою для гальмування розмноження і руху клітин. Зауважимо, що саме втрата самоконтролю клітин за ходом росту і розмноження (відсутність контактного гальмування розмноження) – один з основних проявів злякисного переродження.

Міжклітинні контакти. Клітинній оболонці, зокрема вуглеводним детермінантам її глікокаліксу, належить визначальна роль і в утворенні стійких контактів між клітинами (рис. 1.4). Найпростіша форма міжклітинного зв'язку має назву **адгезії** (прилипання, злипання). Останнім часом виявлена вирішальна роль специфічних білкових молекул – лектинів, кадгеринів і молекул клітинної адгезії, так званих САМ (від англ. Cell Adhesion Molecules) – в утворенні багатоклітинних конгломератів. Молекули лектинів, зокрема, здатні вибірково "впізнавати" вуглеводні детермінанти на поверхні сусідніх клітин і забезпечувати утворення стійких міжклітинних містків. Відстань між плазмолемами суміжних клітин у зоні простого контакту становить близько 10–20 нм.

У процесі еволюційного розвитку багатоклітинних систем значно ускладнилися форми та види міжклітинних контактів, що зумовило як зростання їхньої міцності, так і забезпечило виконання низки специфічних функцій. Один із можливих шляхів зміцнення міжклітинних контактів – збільшення площі контактних ділянок двох сусідніх клітин. У такому разі пальцеподібні вирости плазм-

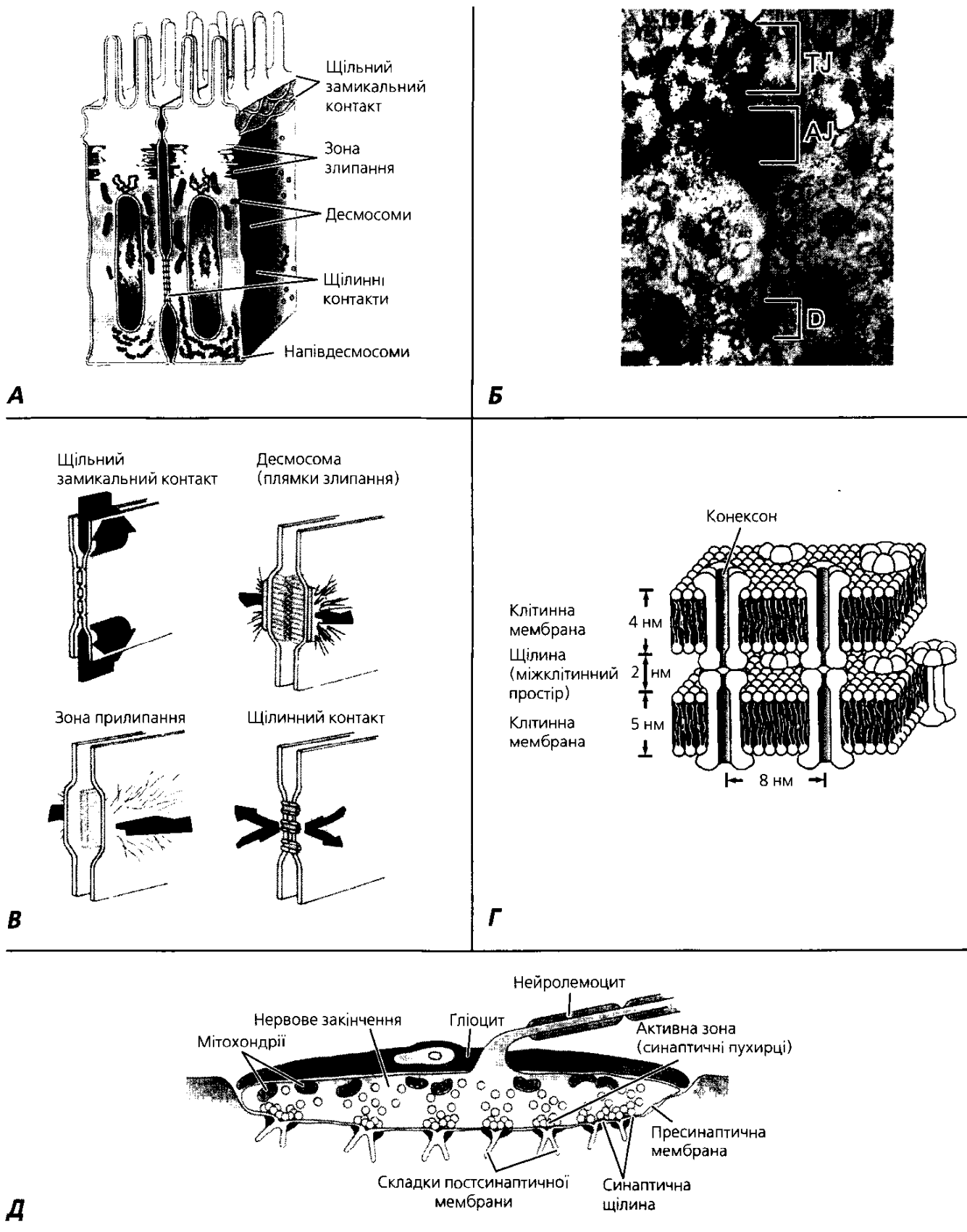


Рис. 1.4. Міжклітинні контакти: **А** – схема взаємодії плазмолем двох суміжних епітеліоцитів тонкої кишки; **Б** – електронна мікрофотографія фрагмента апікальної частини клітин, показаних на рис. 1.4,А: TJ, щільний замикальний контакт; AJ, зона прилипання; D, десмосома. $\times 59400$; **В** – графічне відтворення ультраструктури та функціональних особливостей контактів різного типу; **Г** – молекулярна організація ділянки щілинного контакту; **Д** – ультраструктура синаптичного (нейром'язового) контакту, що забезпечує однобічну передачу сигналів

молеми і цитоплазми однієї клітини занурюються у відповідні заглибини плазмолем сусідньої клітини. Такий тип контакту називається пальцеподібним, зубчастим, або контактом за типом замка. Відстань між плазмолемами клітин, що контактують, така ж, як і в зоні простого контакту – 10–20 нм.

Подальше зміцнення зв'язку між клітинами досягається шляхом іммобілізації (знерухомлення) поверхні сусідніх ділянок плазмолем клітин, що контактують (утворення так званих пластинок прикріплення, основу яких складає білок десмоплакін), за допомогою проміжних філаментів і кортикального шару цитоплазми. Такий тип зв'язку між клітинами має назву **десмосоми** і зустрічається там, де необхідно досягти максимальної міцності міжклітинних зв'язків, наприклад, у складі епітеліальної тканини поверхні тіла. Міжклітинна щілина в ділянці десмосоми заповнена електронно-щільною речовиною, у якій розрізняють особливі трансмембранні фібрилярні структури, що складаються з білка десмоглеїну. Кінці молекул останнього приєднуються до пластинок прикріплення, за рахунок чого досягається стабілізація контакту цього типу. У ділянці десмосомних контактів ширина міжклітинної щілини становить близько 25–30 нм, діаметр десмосоми – 0,5 мкм. У місцях контакту епітеліальних клітин з базальною мембраною утворюються структури, які мають назву **напівдесмосом**. Якщо десмосома складається з двох, то напівдесмосома – лише з однієї пластинки прикріплення. Щілина між епітеліоцитом і базальною мембраною заповнена білками-інтегринами.

Наступна форма контакту – з утворенням щільних замикальних пластин, або **щільний замикальний контакт**. У ділянці такого контакту відбувається максимальне зближення плазматичних мембран сусідніх клітин. Кінці інтегральних білків плазмолем сусідніх клітин стикуються між собою, а наявний проміжок ущільнюється за рахунок іонів кальцію та фібрил, які анастомозують. Зовнішні гідрофільні шари і глікокалікс суміжних плазмолем ніби зливаються за такої умови в один суцільний шар завтовшки 2–3 нм. Щільний замикальний контакт характерний для апікальної поверхні клітин, що вистеляють травний канал. Унаслідок утворення замикальних пластин досягається повне відмежування міжклітинного простору від зовнішнього середовища. Щільні замикальні контакти спостерігаються у всіх видів епітелію (ендотелій, мезотелій, епендима, кишковий епітелій). Контакти цього типу знайдені між фібробластами, ембріональними клітинами ектодерми і мезенхіми тощо.

Базально від замикального контакту між епітеліоцитами дуже часто утворюються зони адгезії, у яких міжклітинна щілина заповнена трансмембранними білками E-кадгеринами. Останні з'єднуються з пучками актинових філаментів, які прилягають до внутрішньоклітинної поверхні мембрани в ділянці такого контакту.

Щілинний контакт або **нексус**, забезпечує безпосередній обмін молекулами між сусідніми клітинами. У зонах цих контактів, які мають розміри від 0,5 до 5 мкм, гексагонально розміщені частинки – конексони з діаметром 7–8 нм і каналом шириною близько 1,5 нм у центрі. Кожний конексон

складається з шести субодиниць білка конектину. Конексони вмонтовані у мембрану так, що пронизують її наскрізь. Канали двох конексонів замикаються "кінець в кінець", унаслідок чого встановлюється безпосередній хімічний зв'язок між цитоплазмами сусідніх клітин: зв'язані щілинними контактами клітини можуть вільно обмінюватися малими молекулами (неорганічними іонами, цукрами, амінокислотами, нуклеотидами, вітамінами), маса яких не перевищує 1000–1500 дальтон. У такому разі досягається своєрідна метаболічна кооперація клітин. У ділянках утворення щілинних контактів плазмолемі суміжних клітин зближені на відстань до 2–4 нм. Щілинними контактами зв'язані, зокрема, м'язові клітини міокарда, гладкі міоцити м'язової оболонки матки, овоцити і фолікулярні клітини яєчника тощо.

Синапс – спеціалізований контакт між нервовими клітинами або між нервовою клітиною і м'язом, у зоні якого відбувається передача нервового імпульсу. Основні структурні компоненти синапса: пресинаптична мембрана (ділянка плазмолемі відростка нервової клітини, з якої надходить сигнал), постсинаптична мембрана (ділянка плазмолемі клітини, яка сприймає сигнал), синаптична щілина шириною 20–30 нм (розмежовує пре- і постсинаптичну мембрану), заповнені нейромедіатором синаптичні пухирці. Функціонування синапсів забезпечує односторонню передачу інформації від клітини до клітини за допомогою медіатора (хімічного посередника).

Грунтуючись на характеристиках міжклітинних контактів, останні можна умовно поділити на три групи: адгезивні (зв'язувальні), ізолювальні та комунікаційні. До першої групи належать: простий адгезивний контакт, контакт типу замка та десмосомний контакт. Другу групу складають щільні замикальні контакти, третю – щілинний та синаптичний контакти.

Цитоплазма (cytoplasm). Структурними компонентами цитоплазми є гіалоплазма, органели і включення.

Гіалоплазма – найрідша частина цитоплазми, в якій містяться органели і включення. У загальному об'ємі цитоплазми гіалоплазма становить близько 50%. Вона включає цитозоль (воду з розчиненими у ній неорганічними та органічними речовинами) і цитоматрикс (трабекулярну сітку волокон білкової природи товщиною 2–3 нм).

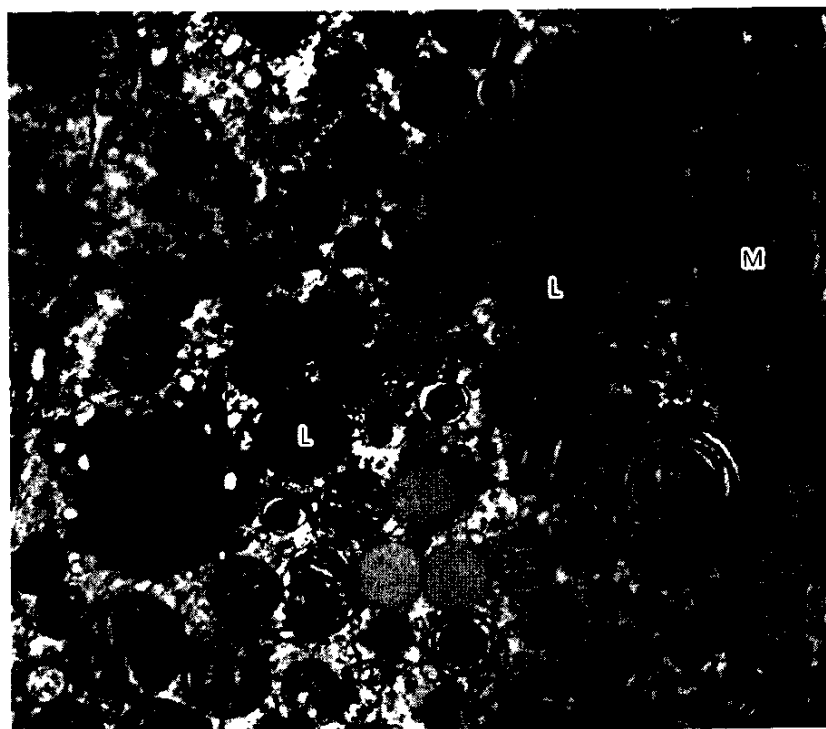
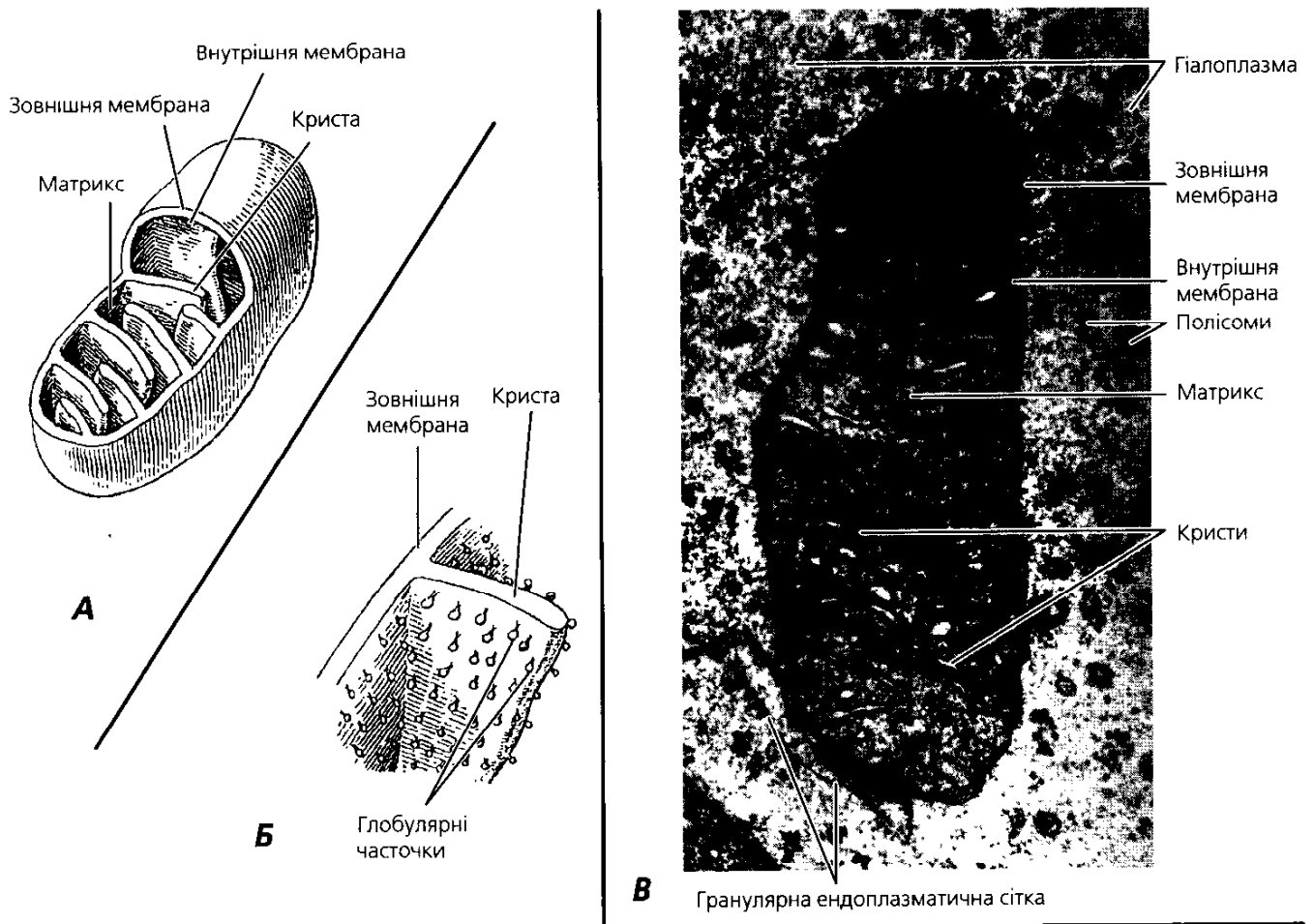
Органели – постійні структури цитоплазми, які мають певну будову і виконують спеціалізовану функцію. Органели поділяються на мікроскопічні, видимі під світловим мікроскопом, і субмікроскопічні, які можна побачити лише за допомогою електронного мікроскопа. За наявністю у складі органел біологічної мембрани їх поділяють на мембранні та немембранні. До мембранних органел належать: мітохондрії, лізосоми, пероксисоми, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі. Немембранними органелами є протеасоми, рибосоми, мікрофіламенти, мікротрубочки, центросома (клітинний центр). Ці десять органел називають органелами загального призначення, оскільки вони є в усіх видах клітин. Органели загального призначення можуть утворювати характерні конгломерати у цитоплазмі клітин. Такі конгломерати з переважним розвитком і особли-

вою організацією органел того чи іншого виду називають спеціальними органами (тонофібрили клітин епітелію, міофібрили м'язових клітин і волокон, нейрофібрили нервових клітин та деякі інші).

Дослідженнями останніх років встановлено, що в клітині молекули білків формують мультимолекулярні комплекси характерної морфології та специфічної функції – **комплексомікси** – з числом індивідуальних молекул від 5 до 40 і більше. Прикладом комплексоміксів є рибосоми, апоптосоми, протеосоми тощо. Поступово вимальовується концепція, згідно з якою одні і ті ж білкові «цеглини» для виконання певної функції можуть утворювати певні комплексомікси, які після реалізації своєї активності розпадаються, а окремі білкові молекули використовуються повторно для утворення інших органел. Таким чином, внутрішньоклітинна організація усе більше нагадує мозаїку у стані постійної динамічної перебудови, в якій для складання подібних фігур у різних видах клітин використовуються різні білкові елементи. При цьому, незважаючи на індивідуальне та видове різноманіття комплексувальних білків, окремі комплексомікси і, особливо, їхні функціонально активні зони за своєю структурною організацією надзвичайно подібні навіть в еволюційно віддалених представників живого світу.

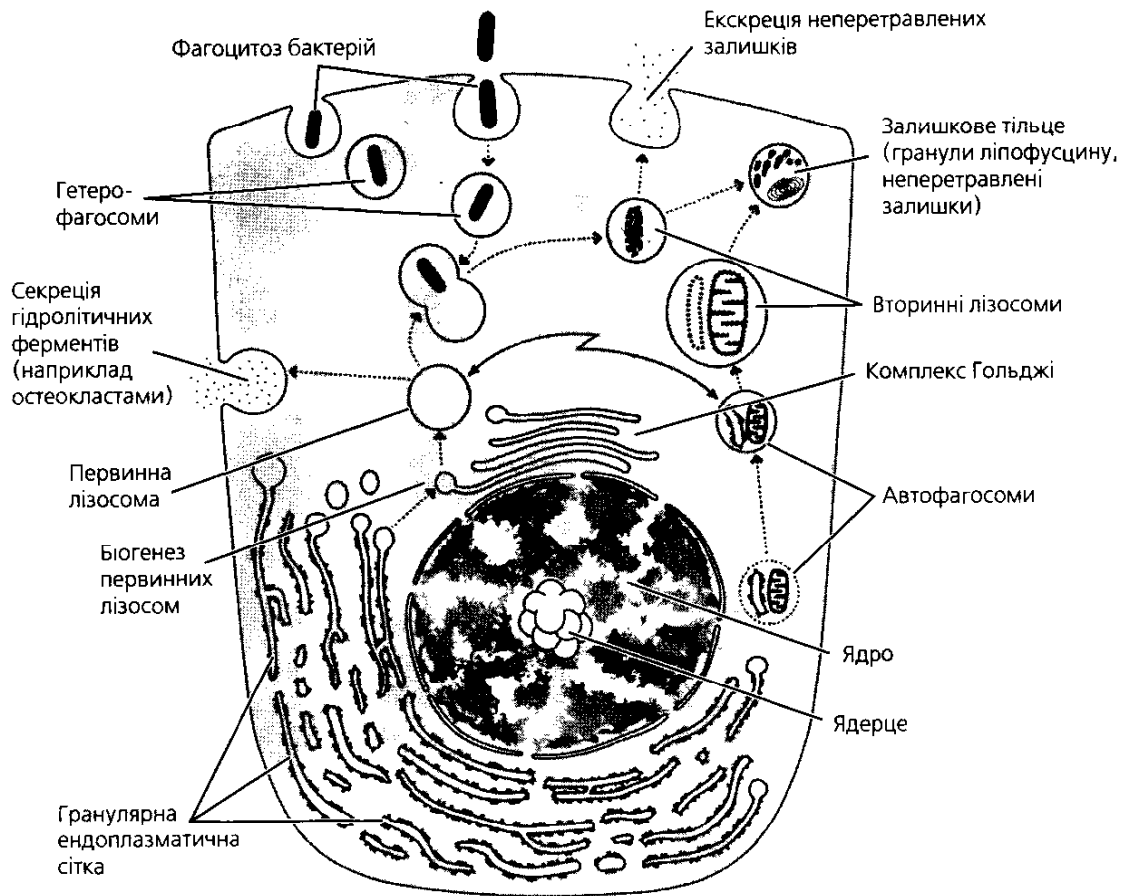
Мітохондрії – мікроскопічні мембранні органели загального призначення (рис. 1.5), основна функція яких – утворення необхідної для життєдіяльності клітини енергії та нагромадження її у складі молекул аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ). Крім того, мітохондрії беруть участь у регуляції обміну води, депонуванні іонів кальцію, продукції попередників стероїдних гормонів. Мітохондрії відкриті німецьким дослідником Ф. Альтманом у кінці XIX ст. Під світловим мікроскопом мітохондрії мають вигляд дрібних крапочок і ниточок товщиною близько 0,5 мкм і довжиною 1–10 мкм. За допомогою електронного мікроскопа у складі кожної мітохондрії, яка має неправильну овальну або витягнуту форму, можна розрізнити дві мембрани: зовнішню гладку і внутрішню складчасту, що утворює вирости (кристи) всередину мітохондрії. Внутрішнім вмістом мітохондрії є електронно-щільна речовина, яка називається матриксом. У матриксі, а також на внутрішній мембрані мітохондрій містяться білки-ферменти, які забезпечують синтез АТФ шляхом окисного фосфорилування аденозиндифосфату (АДФ). Мітохондрії – єдині органели клітини, в яких знайдені молекули власної дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК); до їх матриксу входять також різні види РНК та рибосоми.

Лізосоми – субмікроскопічні мембранні органели загального призначення (рис. 1.6), відкриті у 1955 р. Христіаном де Дювом. Основна функція лізосом – розщеплення біополімерів різного хімічного складу (так зване клітинне травлення). Для цього у лізосомах міститься набір гідролітичних ферментів (зараз їх відомо понад 60). Маркерним (визначальним) ферментом лізосом є кисла фосфатаза. Ферментні комплекси матриксу лізосоми знаходяться у замкненому мембранному мішечку діаметром близько 0,2–0,4 мкм, який перешкоджає попаданню лізосомних ферментів у гіалоплазму і запобігає само-



Г

Рис. 1.5. Мітохондрії: **А** – об’ємна реконструкція ультраструктури; **Б** – деталь рис. 1.5,А: схема розміщення глобулярних часточок, які забезпечують перетворення та накопичення енергії; **В** – електронна мікрофотографія мітохондрії епітеліоцита, $\times 75\ 000$; **Г** – крапельки ліпідів (L) та мітохондрії (M), які забезпечують їх синтез, у клітині надниркової залози, $\times 19\ 000$



А



Б

Рис. 1.6. Лізосоми: **А** – схема біогенезу первинних лізосом з гранулярної ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі, їх перетворення на вторинні лізосоми і залишкові тільця, участь у процесах секреції та екскреції; **Б** – електронна мікрофотографія вторинних лізосом (L) у цитоплазмі перитонеального макрофага. Стрілками показані численні вирости цитоплазми: С – центріоль; G – комплекс Гольджі, $\times 15\ 000$

Таблиця 2. Приклади хвороб накопичення, пов'язаних із дефектами лізосомальних ферментів

Хвороба	Відсутній фермент лізосом	Тип клітин, які ушкоджуються	Основні органи, які ушкоджуються
Гюрлера	α -L-ідуронідаза	Фібробласти та остеокласти накопичують дерматан-сульфати	Кістки та органи нервової системи
Синдром Сан-Філіппо А	Гепаран-сульфат сульфамідаза	Фібробласти накопичують гепаран-сульфати	Кістки та органи нервової системи
Тай-Сакса	Гексозамінідаза А	Нейрони накопичують гліколіпіди	Органи нервової системи
Гоше	α -D-глікозидаза	Макрофаги накопичують гліколіпіди	Печінка та селезінка
Хвороба І-клітин	Фосфотрансфераза	Фібробласти та остеокласти накопичують дерматан-сульфати	Кістки та органи нервової системи

перетравленню клітини. Залежно від ультраструктурних і функціональних особливостей лізосом їх поділяють на первинні (ферменти яких знаходяться у неактивному стані), вторинні, або фагосоми (активовані ферменти в них безпосередньо контактують з розщеплюваними біополімерами), а також залишкові тільця (оточені біомембраною нерозщеплені залишки). Слід зауважити, що лізосоми можуть брати участь як у розщепленні власних макромолекулярних комплексів клітини (таке явище має назву **аутофагоцитозу**), так і в перетравлюванні поглинутих клітиною частинок (**гетерофагоцитоз**). Недостатність того чи іншого лізосомного ферменту призводить до нагромадження у клітині аномальних біополімерів, що зумовлює розвиток, так званих, лізосомних хвороб накопичення (тезаурисмозів). До цього часу описано понад 30 різних лізосомних хвороб накопичення (табл. 2).

Протеасоми. У 70-ті роки ХХ ст. з'явилися докази того, що руйнування білків відбувається не тільки в лізосомах. Наприкінці 80-х років двома групами дослідників було показано, що білки руйнуються великими поліпротеазними комплексами, які було названо протеасомами. Зараз відомо, що кожна клітина людського тіла містить близько 30 тис. протеасом. Молекулярна маса органели – близько двох мільйонів дальтон. Кожна протеасома складається з трубкаподібної та однієї або двох регуляторних частин; останні розташовані

на одному або обох кінцях органели (рис. 1.1). Трубкаподібна частина містить чотири послідовно розміщених кільця, кожне з яких складається із семи суб-одиниць, які оточують центральний канал протеасоми. Регуляторні частини впізнають і приєднують білки, призначені для руйнування. Вони забезпечують розкручування молекул білка та заштовхування їх у центральний канал трубкаподібної частини, де протеази розрізають їх на фрагменти різної довжини. Ці фрагменти згодом розщеплюються іншими ензимами до амінокислот, які використовуються для синтезу нових білків.

У механізмі розпізнавання білків, які повинні бути знищені у протеасомі, головну роль відіграє процес, який отримав назву убіквітинації, тобто приєднання до білкових молекул білка убіквітину. Убіквітинація складається із трьох етапів і включає три ензими: E1, E2 та E3. На першому етапі E1 активує убіквітин. На другому – за допомогою E1 активований убіквітин приєднується до E2. Третій етап полягає у перенесенні активованого убіквітину з E2 на білок за допомогою E3. Існують сотні різних ензимів E3, кожний з яких має спорідненість з певною послідовністю амінокислотних залишків білка та робить його мішенню убіквітинації.

Численними дослідженнями показано, що убіквітинація білків та подальше їхнє руйнування у протеасомах забезпечує нормальний перебіг багатьох процесів: регуляцію внутрішньоклітинного метаболізму, імунний нагляд, звільнення від аномальних білкових молекул, поділ клітин і міжклітинну комунікацію, розвиток і ріст організму, циркадні ритми. Порушення ж механізмів убіквітинації (наприклад, унаслідок мутації білка E3) та сповільнення або блокування руйнування білків у протеасомах є підґрунтям деяких спадкових аномалій (зокрема муковісцидозу), нейродегенеративних розладів (хвороба Паркінсона, хвороба Альцгеймера), багатьох вірусних захворювань, канцерогенезу.

Пероксисоми – субмікро-скопичні мембранні органели загального призначення (рис. 1.7), відкриті на початку 60-х років ХХ ст. спільними зусиллями біохіміків і морфологів. Пероксисомам належить вирішальна роль у процесах детоксикації клітини (позбавленні її від дії токсичних продуктів обміну речовин). Утворений біомембраною мішечок округлої форми діаметром близько 0,2–0,5 мкм заповнений ферментами (матриksom), серед яких маркерним є каталаза. У центрі матриксу пероксисом за допомогою електронного мікроскопа знайдена щільна серцевина (кристалоїд), яка містить волокнисті та трубкачасті макромолекулярні утвори.

Ферментні системи пероксисом спрямовані на утилізацію хімічно активного атомарного кисню (насамперед шляхом регуляції обміну і розщеплення перекису водню), а також забезпечують розщеплення етилового спирту, сечової кислоти, регуляцію обміну ліпідів.

Ендоплазматична сітка – субмікроскопічна мембранна органела загального призначення, яка утворює єдину внутрішньоцитоплазматичну циркуляційну систему, вперше описана К. Портером у 1945 р. Вона є замкненою сукупністю ка-

нальців, мішечків та цистерн, утворених суцільною (неперервною) біомембраною (рис. 1.1 і 1.8). Мембрана ендоплазматичної сітки безпосередньо контактує з плазмолемою клітини і з мембранами ядра. Розрізняють агранулярну (гладку) і гранулярну (шорстку) ендоплазматичні сітки. Агранулярна ендоплазматична сітка, діаметр каналців якої 50–100 нм, утворена лише мембраною. Гранулярна ендоплазматична сітка утворена біомембраною, до якої з боку гіалоплазми прикріплені рибосоми (рис. 1.8). Діаметр каналців гранулярної сітки від 20 до 1000 нм. Функція агранулярної ендоплазматичної сітки пов'язана з метаболізмом ліпідів і вуглеводів, детоксикацією шкідливих для клітини хімічних сполук, а також депонуванням іонів кальцію. Функція гранулярної ендоплазматичної сітки зумовлена наявністю рибосом і полягає у біосинтезі білків як для потреб самої клітини, так і для виведення за її межі. Крім виконання метаболічної та циркуляторної функції ендоплазматична сітка – єдина органела, в якій відбувається новотворення мембранних структур клітини. Синтезовані гранулярною ендоплазматичною сіткою компоненти біомембрани можуть включатися до складу мішечків лізосом, пероксисом, елементів комплексу Гольджі, плазмолеми, оболонки ядра, а також використовуватися для самовідтворення елементів ендоплазматичної сітки.

Комплекс Гольджі або пластинчастий комплекс – мікроскопічна мембранна органела загального призначення (рис. 1.9), в якій завершується процес формування продуктів синтетичної діяльності клітини, зокрема, здійсню-

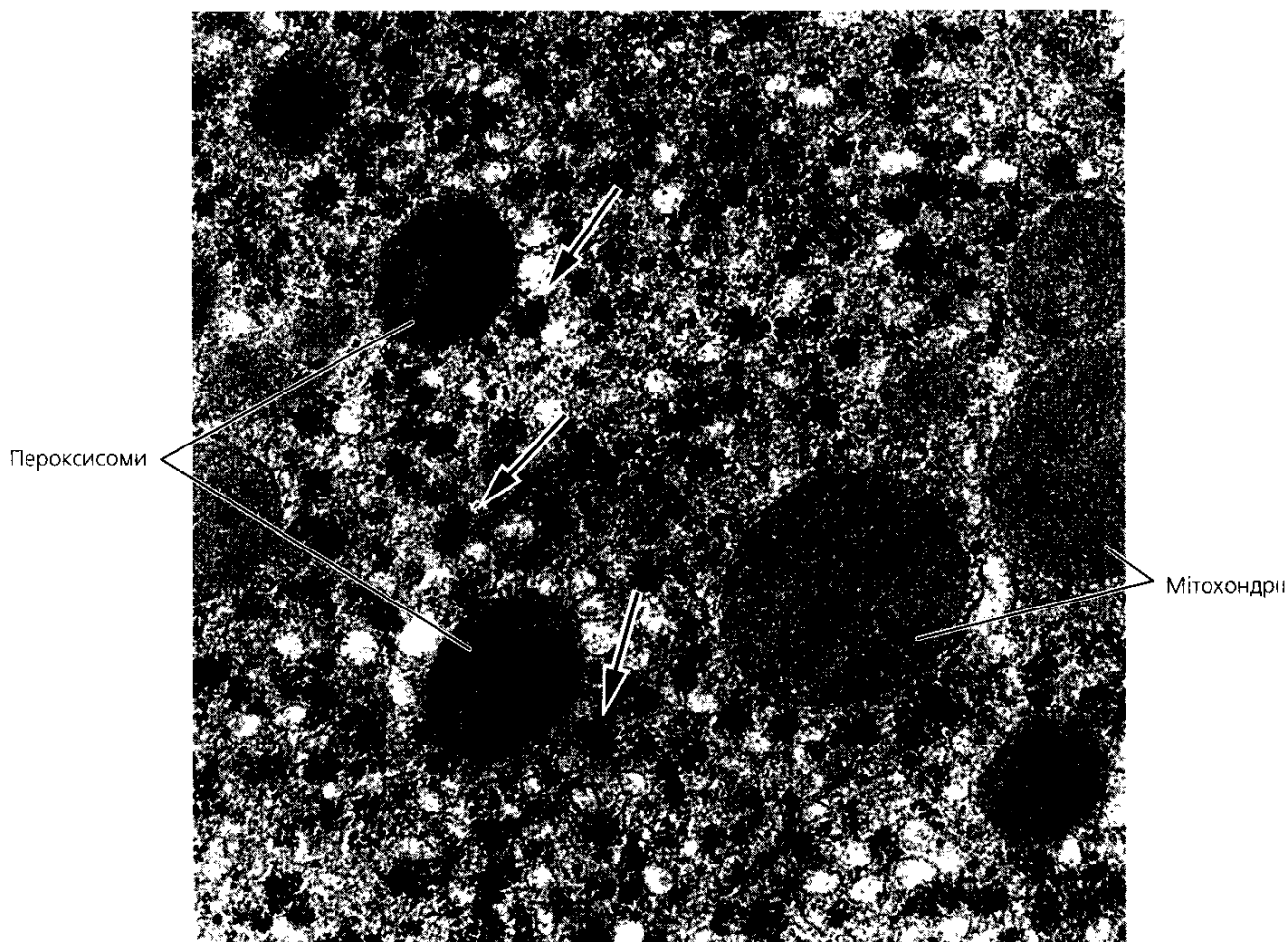


Рис. 1.7. Пероксисоми. Електронна мікрофото-графія пероксисом та мітохондрій у цитоплазмі гепатоцита. Стрілками показано включення глікогену, $\times 30\ 000$.

ється їх кінцеве глікозування. Комплекс Гольджі нагромаджує секреторні речовини і забезпечує їх виведення за межі клітини. Органела була названа іменем італійського гістолога Камілло Гольджі, який у 1898 р. описав цей комплекс у складі нервових клітин. Морфологічно пластинчастий комплекс — це сукупність пов'язаних між собою цистерн товщиною близько 25 нм, сплюснених у центральній частині й розширених на периферії. Проміжки між окремими цистернами становлять 20–25 нм. Від розширених країв цистерн відокремлюються дрібні пухирці (рис. 1.6). Окрема сукупність таких цистерн і пухирців має назву диктіосоми. Образно диктіосому порівнюють зі стосом тарілок, повернених опуклим боком до ядра. В одній клітині може бути кілька диктіосом, відокремлених одна від одної прошарками гіалоплазми. Завер-

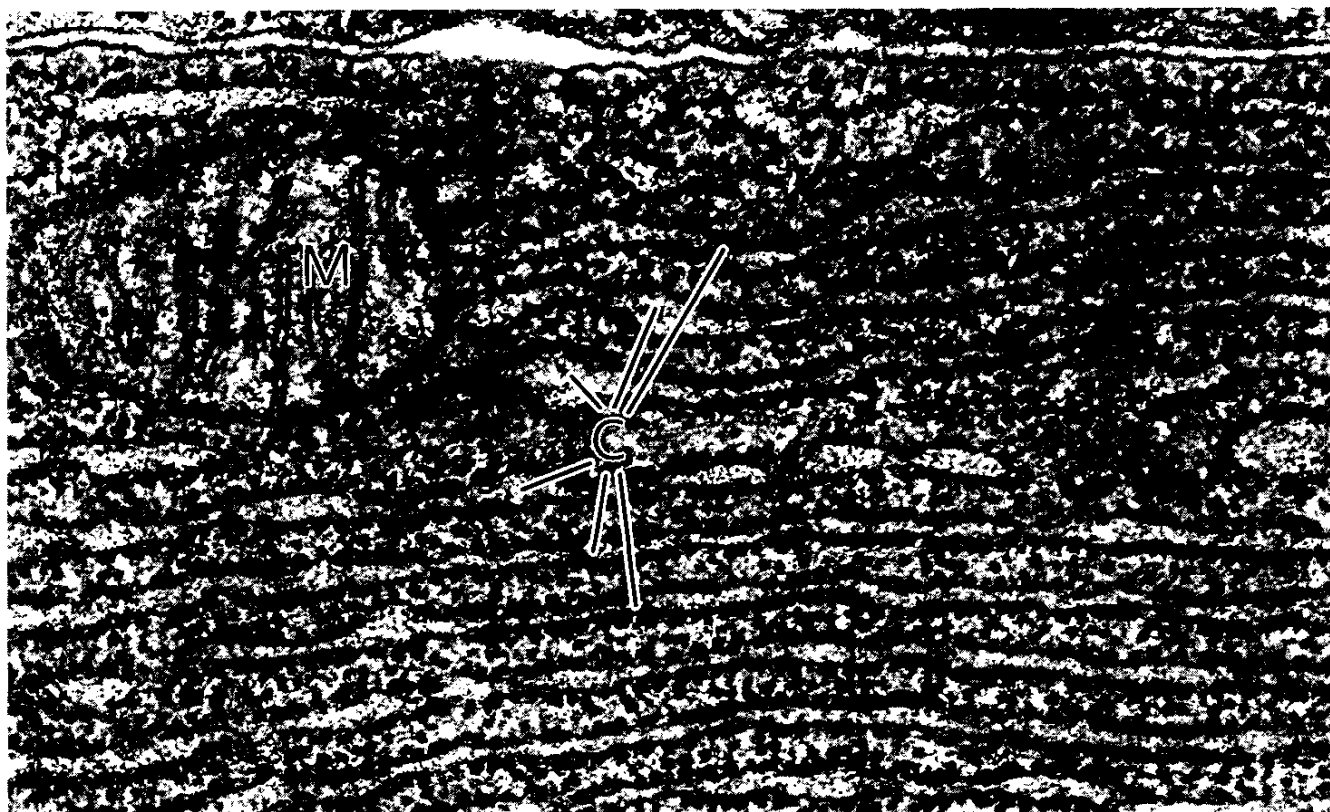
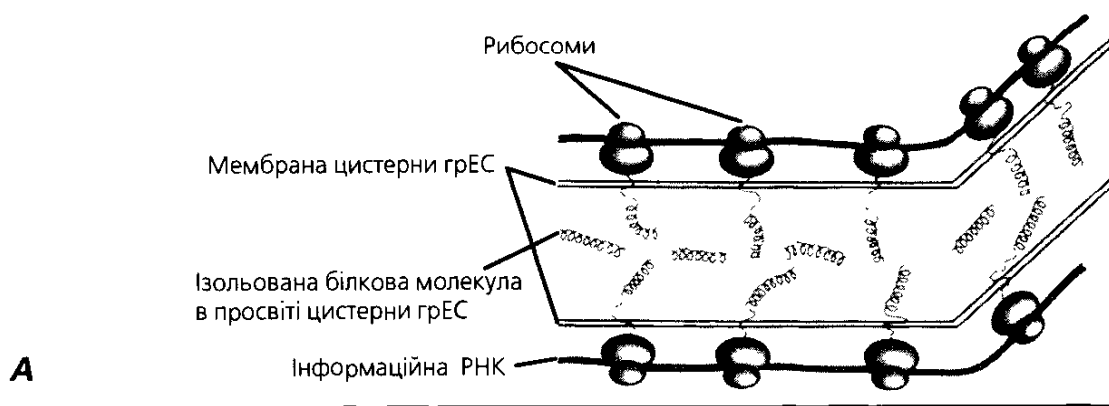


Рис. 1.8. Гранулярна ендоплазматична сітка (грЕС): **А** — схема біосинтезу і накопичення білків у цистерні грЕС; **Б** — електронна мікрофотографія грЕС у головній клітині залози шлунка: С — цистерни грЕС; М — мітохондрія

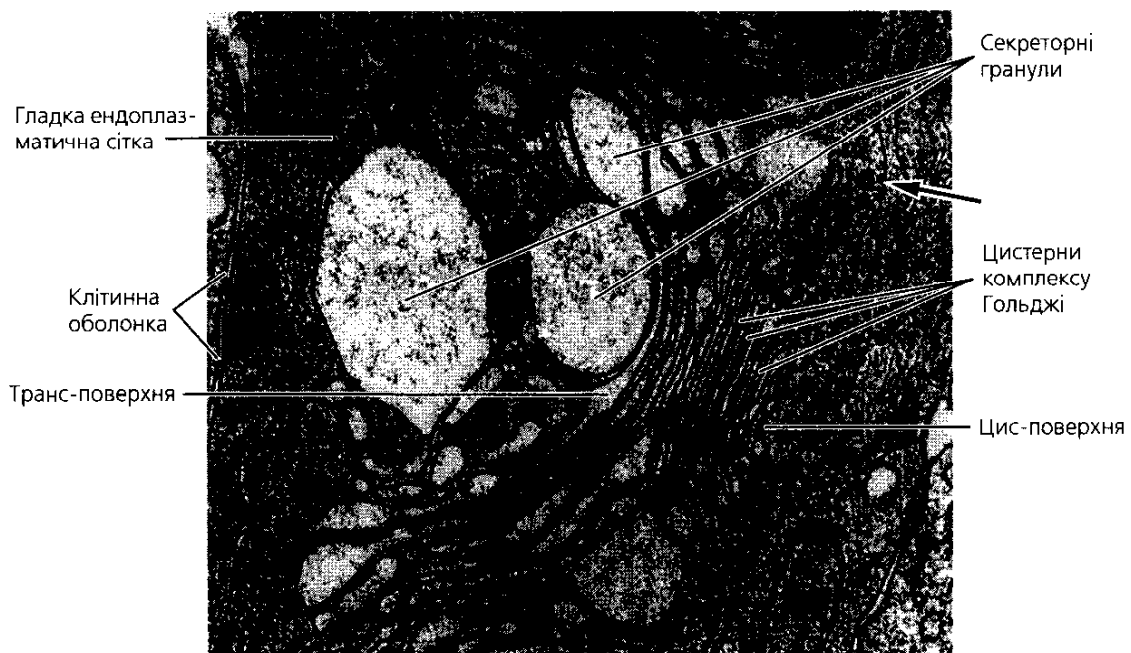
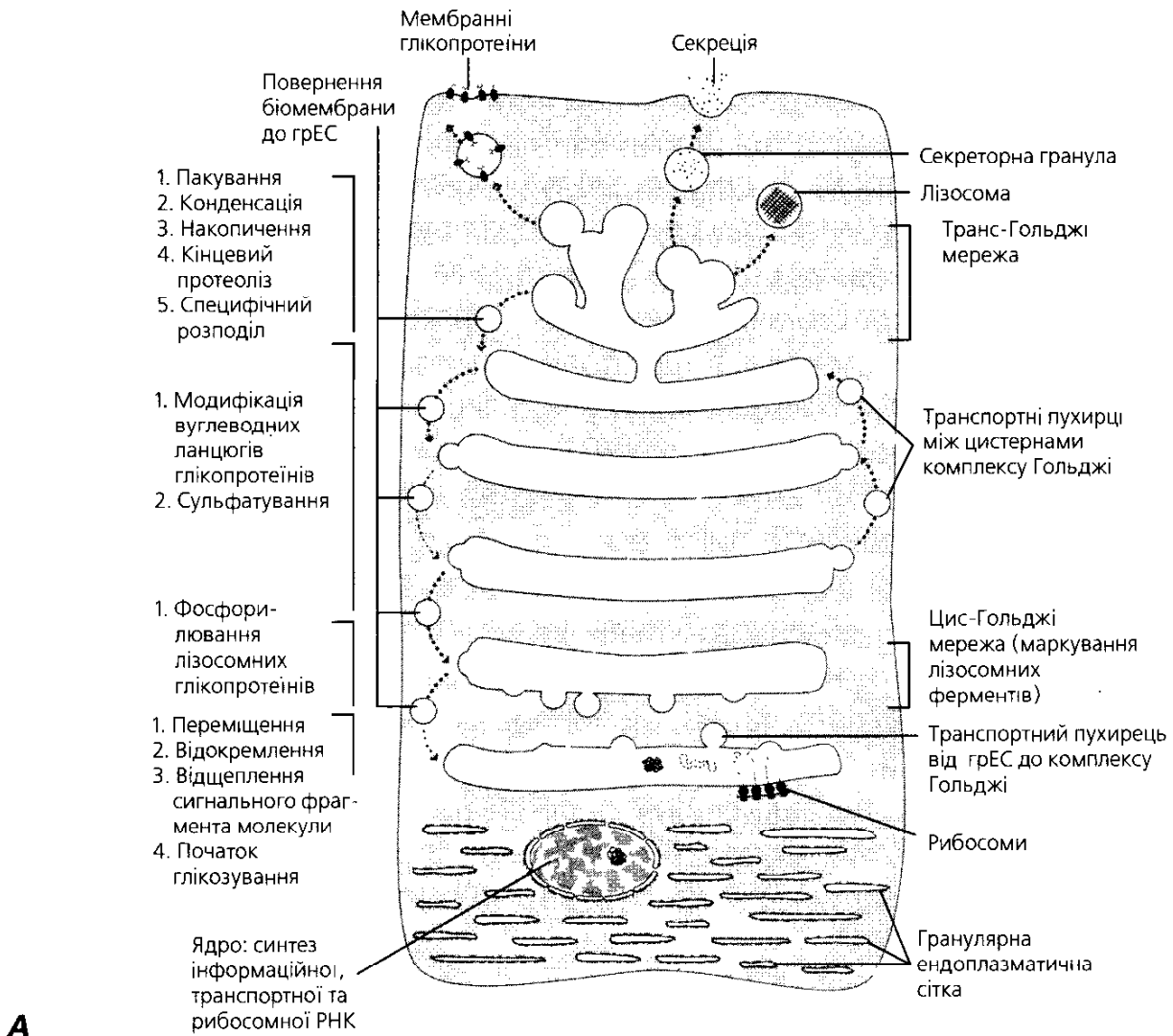


Рис. 1.9. Комплекс Гольджі: **A** – схема взаємозв'язку елементів комплексу Гольджі з гранулярною ендоплазматичною сіткою, лізосомами, секреторними гранулами та пухирцями; **B** – електронна мікрофотографія пластинчастого комплексу слизопродукувальної клітини. Стрілкою показана цистерна гранулярної ендоплазматичної сітки, $\times 30\ 000$.

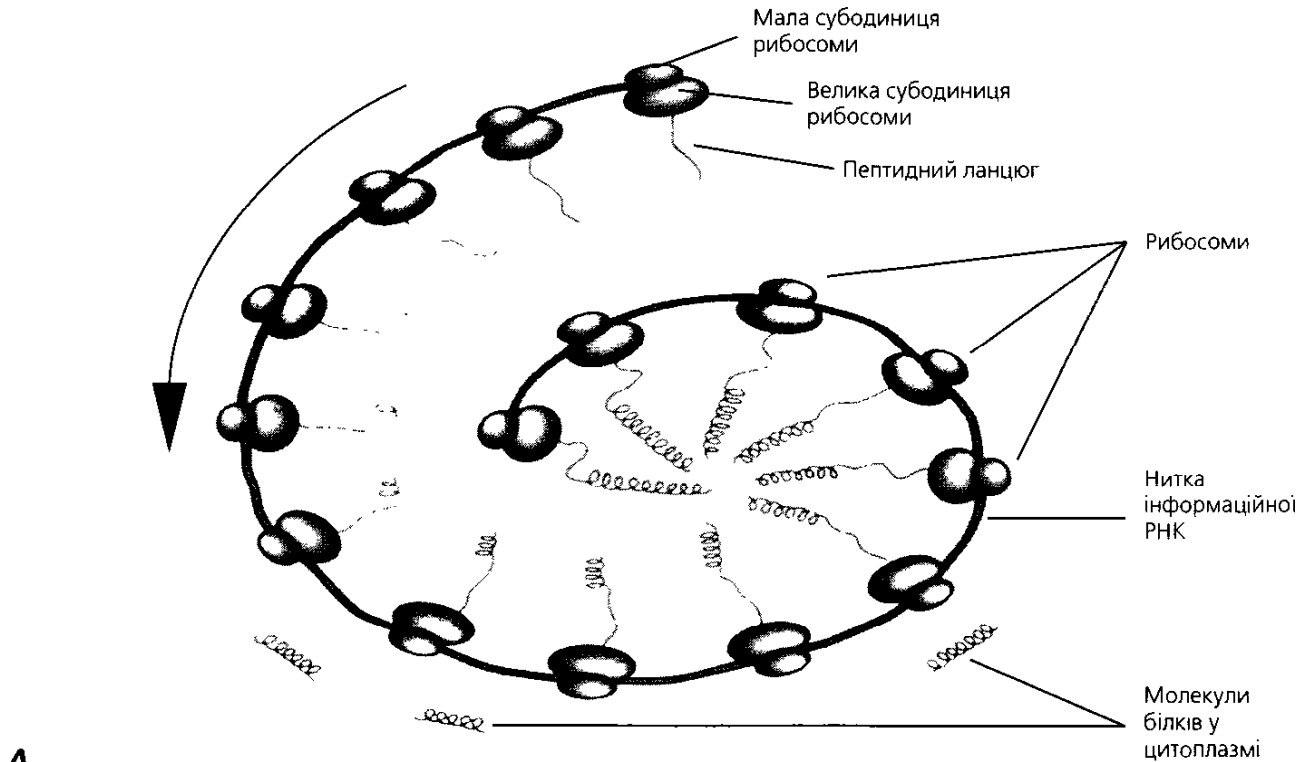
шується синтез (дозрівання) секреторних продуктів під час переміщення їх із цистерн, розташованих поблизу ядра (так звана цис-локалізація цистерн), у напрямку плазмолемі (транс-локалізація цистерн). Пухирці, які відокремлюються від країв цистерн, містять сформовані, готові до виведення із клітини секреторні продукти. Нагромаджені у складі пухирців макромолекулярні комплекси виводяться шляхом умонтовування мембран пухирців у плазмолему або виштовхуванням сформованих (зрілих) пухирців за межі клітини.

Рибосоми – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення (рис. 1.10), у яких амінокислоти сполучаються, утворюючи пептидний ланцюг, тобто синтезуються білкові молекули. Уперше рибосоми у складі гранулярної ендоплазматичної сітки описав Дж. Паладе. Морфологічно у рибосомах налічуються дві субодиниці. Їх сполучення утворює структуру, яка за формою нагадує гриб. Діаметр рибосом – близько 20 нм. З хімічної точки зору рибосома – це рибонуклеопротеїновий комплекс рибосомної РНК і білка у співвідношенні 1:1. У разі дії ушкоджувальних чинників або порушення електrolітного гомеостазу клітини (брак іонів магнію) спостерігається розпад рибосоми на субодиниці (дезагрегація), біологічна активність її при цьому втрачається. Кілька рибосом, “нанизаних” на спільну нитку інформаційної РНК, називають полісомами. На завислих у гіалоплазмі полісомах здійснюється синтез білків переважно для внутрішніх потреб клітини. Полісоми, пов’язані з мембранами ендоплазматичної сітки, переважно синтезують білки для виведення за межі клітини.

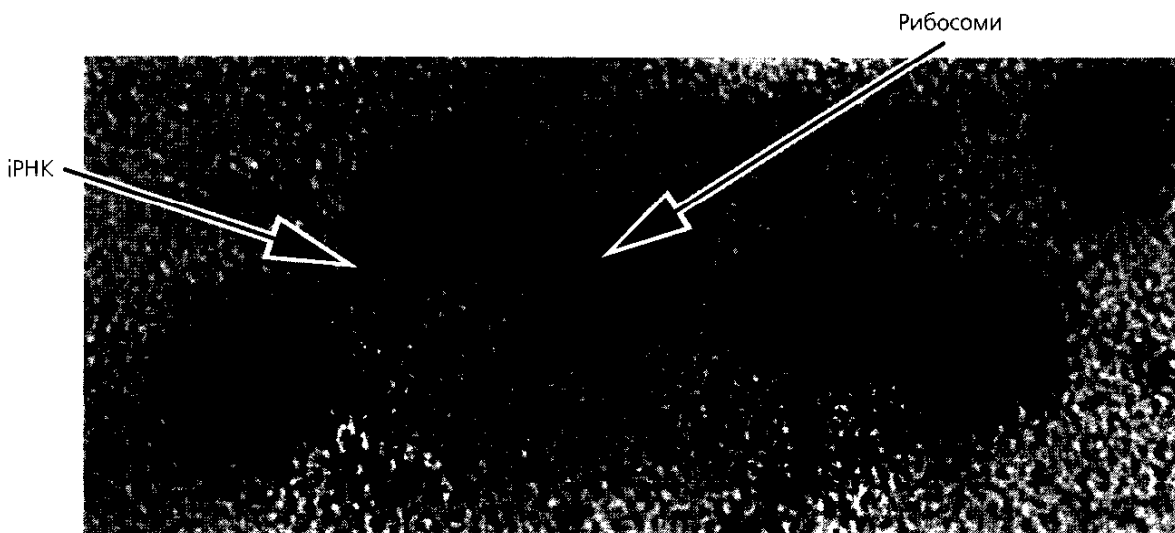
Мікрофіламенти – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення (рис. 1.11), які виконують роль цитоскелета, а також скоротливого апарату клітини. Мікрофіламенти – це тонкі волоконця, побудовані з білків актину (тонкі філаменти, діаметр близько 5 нм), міозину (товсті філаменти, діаметр близько 25 нм), тропоміозину або альфа-актиніну. Вони розміщені переважно в кортикальній (підмембранній) зоні клітини та у складі її цитоплазматичних виростів. Їхня функція – скоротливо-рухова. Так звані проміжні мікрофіламенти мають діаметр 10–15 нм. Білок, з якого побудовані проміжні філаменти, є суто специфічною ознакою клітин того чи іншого типу. Наприклад, кератин служить гістохімічним маркером клітин епітелію, віментин – сполучної тканини, десмін – м’язів, білок нейрофіламентів і гліальний фібрилярний білок – нервової тканини. Проміжні мікрофіламенти в основному відповідають за збереження клітиною своєї форми. В останні роки підтверджений їх зв’язок з регуляцією активності геному і процесами клітинної диференціації (табл. 3). У складі спеціалізованих клітин мікрофіламенти можуть утворювати своєрідні пучки складнішої будови (тонофібрили епітеліальних клітин, міофібрили м’язів, нейрофібрили нервових клітин). Унаслідок особливої організації тонофібрили, міофібрили та нейрофібрили належать до спеціальних органел відповідних видів клітин.

Мікротрубочки – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення (рис. 1.12), основна функція яких полягає у забезпеченні рухомості

клітинних органел, а також в утворенні цитоскелета (рис. 1.1). Мікротрубочки побудовані з глобулярних білків тубулінів, молекули яких здатні до полімеризації. Особливим способом "нанизуючись" одна на одну, окремі молекули утворюють своєрідні "намистинки". 13 ниток "намистинок", які розміщені паралельно, формують порожнистий циліндр діаметром близько 25 нм з внутрішнім просвітом 15 нм. Товщина стінки циліндра відповідає діаметру однієї молекули тубуліну і становить 5 нм. Полімеризація молекул тубулінів є динамічним про-



А



Б

Рис. 1.10. Рибосоми: **А** – схематичне відтворення організації вільних рибосом (полісоми), які забезпечують біосинтез цитоплазматичних білків; **Б** – електронна мікрофотографія полісоми, яка включає п'ять рибосом, приєднаних до нитки інформаційної РНК, що синтезує глобіновий ланцюг гемоглобіну, $\times 400\ 000$

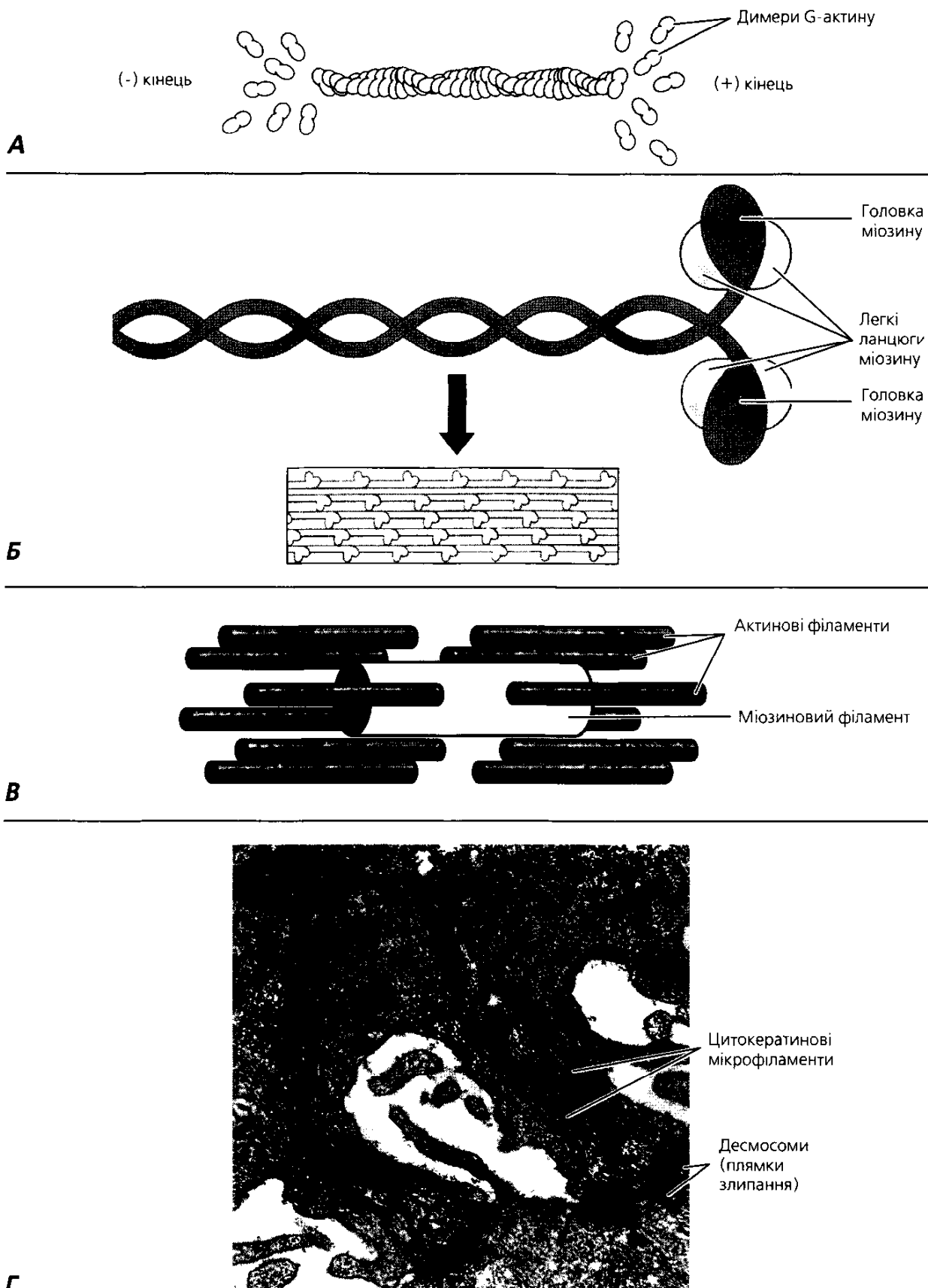


Рис. 1.11. Мікрофіламенти: **A** – актиновий (тонкий) філамент: приєднання димерів G-актину на (+) кінці і дисоціація на (-) кінці забезпечує зміну довжини філамента у залежності від потреб клітини; **Б** – самозбирання міозинового (товстого) філамента з молекул міозину; **В** – співвідношення актинових і міозинового філаментів у скороченому м'язовому волокні; **Г** – електронна мікрофотографія цитокератинових (проміжних) філаментів ділянки десмосомних контактів між клітинами

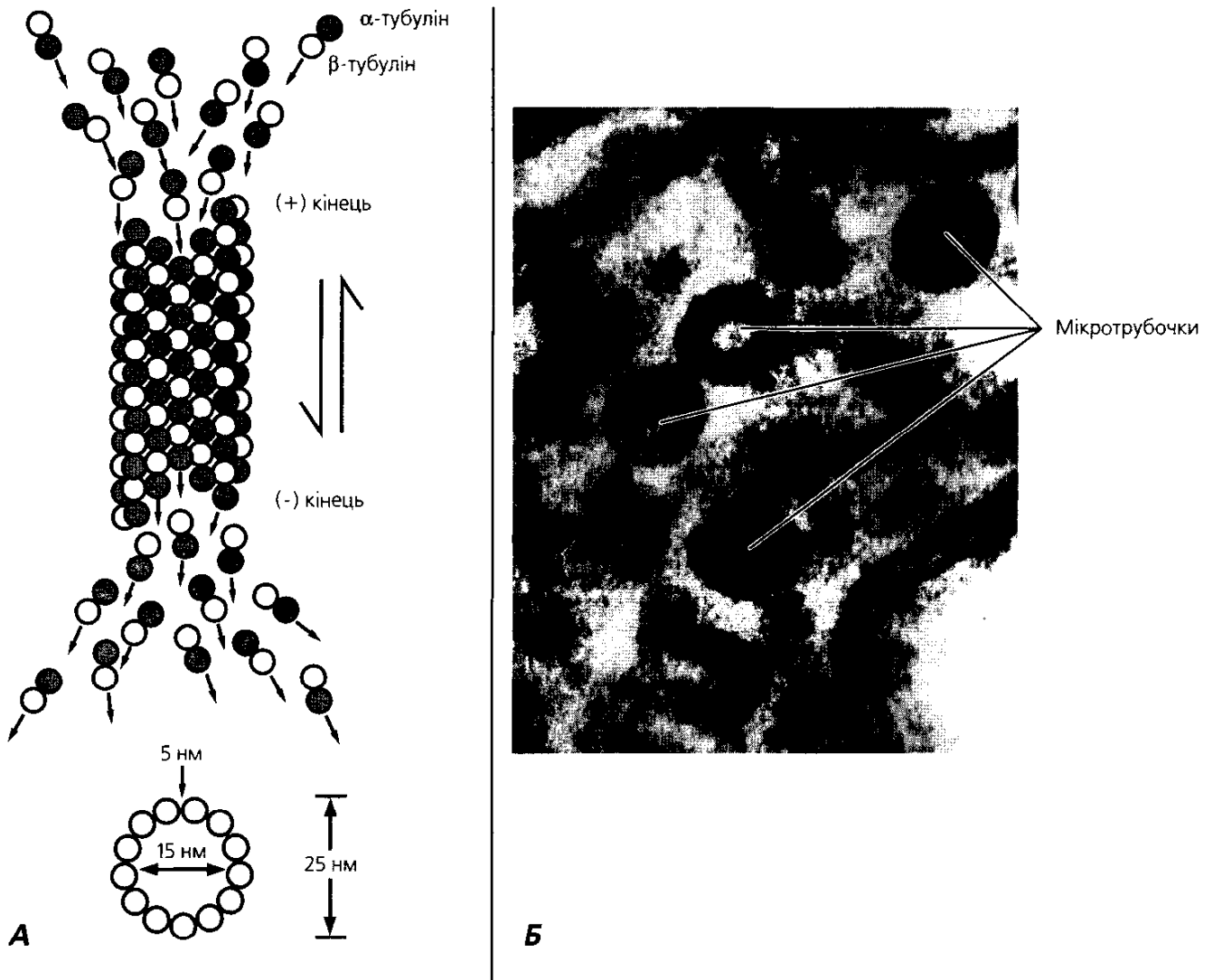


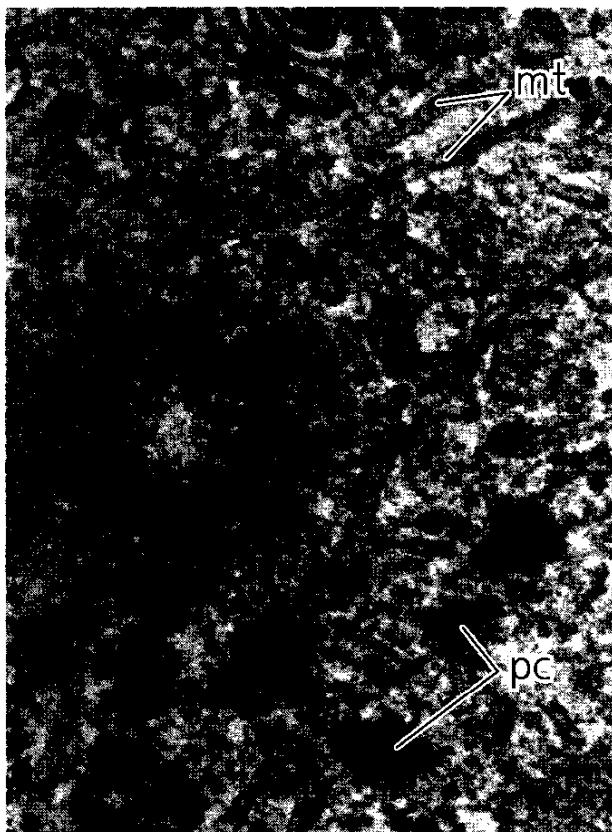
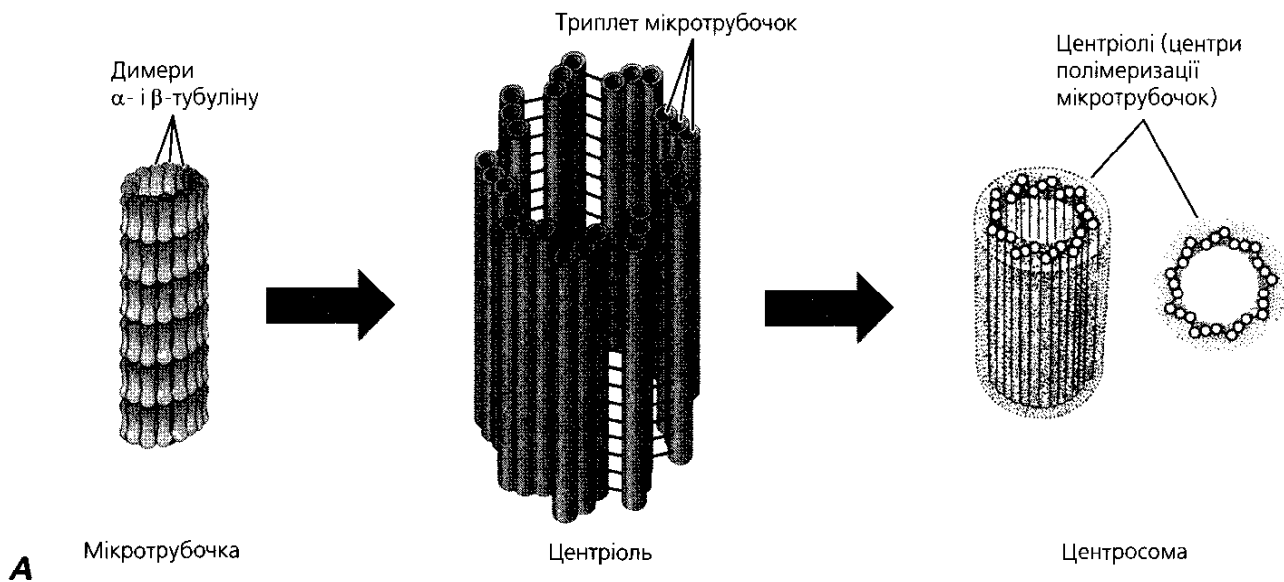
Рис. 1.12. Мікротрубочки: **А** – схема самозбирання на (+) кінці та дисоціації на (-) кінці мікротрубочки внаслідок приєднання або відщеплення димерів α - і β -тубуліну, що забезпечує видовження, вкорочення або саморозпад мікротрубочки залежно від потреб клітини; **Б** – електронна мікрофотографія поперечно зрізаних мікротрубочок: 13 тубулінових димерів укладені по спіралі; **В** – електронна мікрофотографія поздовжньо орієнтованих мікрофіламентів (MF) та мікротрубочок (MT) у цитоплазмі фібробласта, $\times 60\ 000$

Таблиця 3. Перелік найпоширеніших антигенів, що використовуються для імуноцитохімічної діагностики та подальшого лікування

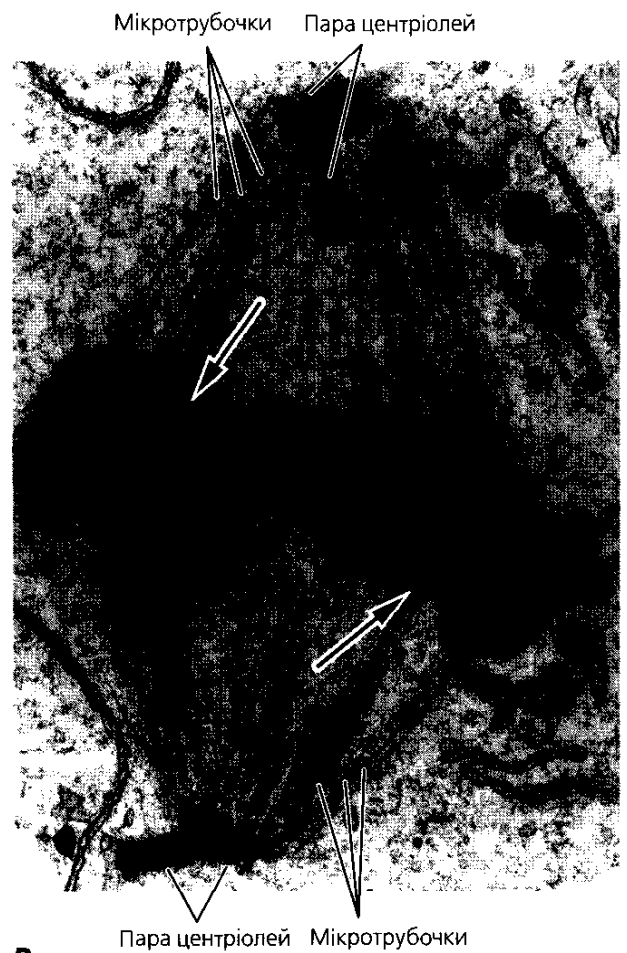
Антигени	Вид патології
Цитокератини	Недиференційовані пухлини епітеліального походження, карциноми, аденокарциноми
Гліальні фібрилярні кислі білки	Гліальні пухлини
Віментин	Пухлини сполучної тканини
Десмін	Пухлини м'язової тканини
Пептидні гормони	Пухлини, що продукують білкові або пептидні гормони
Карциноембріональний антиген	Залозисті пухлини, переважно травного каналу та повітроносних шляхів
Простато-специфічний антиген	Пухлини передміхурової залози
Рецептори до стероїдних гормонів	Пухлини повітроносних шляхів
Антигени вірусів	Вірусні інфекції

цесом, який припиняється під дією несприятливих чинників зовнішнього середовища (зниження температури, обробка колхіцином). Часткова деполімеризація мікротрубочок призводить до їх вкорочення, повна – до розпаду (дисоціації) на окремі молекули тубулінів. Мікротрубочки є основою будови центросоми, а також таких спеціалізованих структур, як війки та джгутики.

Центросома (клітинний центр) – мікроскопічна немембранна органела загального призначення (рис. 1.13), описана В. Флемінгом у 1875 р., яка забезпечує розходження хромосом під час поділу клітини. У клітині, що не готується до поділу, центросома розміщена поблизу ядра і складається із двох повністю сформованих центріолей, оточених центросферою. Дві розташовані поряд центріолі називають диплосомою. Кожна центріоль у своїй основі містить дев'ять триплетів паралельно орієнтованих мікротрубочок, які у просторовому зображенні формують циліндр діаметром 200 нм і довжиною близько 500 нм (рис. 1.1). Крім мікротрубочок до складу центріолі входять специфічні макромолекулярні утвори, так звані ручки, за допомогою яких триплети пов'язані між собою. У складі "ручок" міститься білок динеїн, який має АТФ-азну активність і якому належить вирішальна роль у механізмах реалізації рухових функцій центріолей. Довгі осі обох центріолей розташовані у взаємно перпендикулярних площинах. Центросфера являє собою позбавлену органелу гіалоплазму навколо центріолей, яку в радіальному напрямку пронизують мікрофіламенти і мікротрубочки. Під час підготовки клітини до поділу відбувається подвоєння (дуплікація) центріолей з наступним розходженням кожної новоутвореної пари до полюсів клітини. Основою функціональної активності центросоми є механізм стимулювання полімеризації тубулінів, що зумовлює ріст наявних та утворення нових мікротрубочок.



Б



В

Рис. 1.13. Центросома: **А** – схема самоорганізації мікротрубочок (9x3) у центріоль та клітинний центр – центросому (масштаб не збережено); **Б** – електронна мікрофотографія поперечно зрізаної центріолі фібробласта: mt, мікротрубочки; pc, парацентріолярний матеріал; **В** – електронна мікрофотографія сперматоцита в метафазі мітозу: від пари центріолей на кожному з полюсів клітини до екваторіальної пластинки хромосом тягнуться мікротрубочки. Стрілками показано ділянки приєднання мікротрубочок до центромерних ділянок хромосом, $\times 19\ 000$

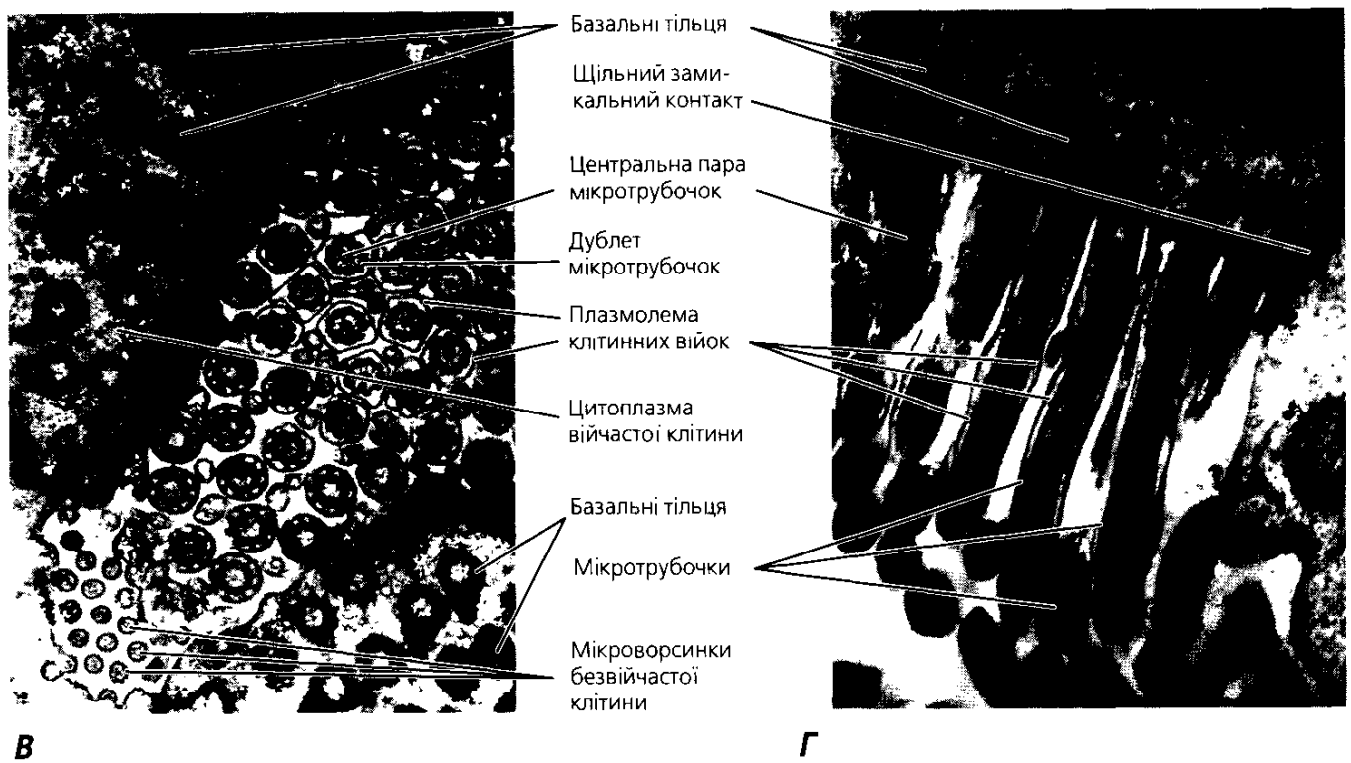
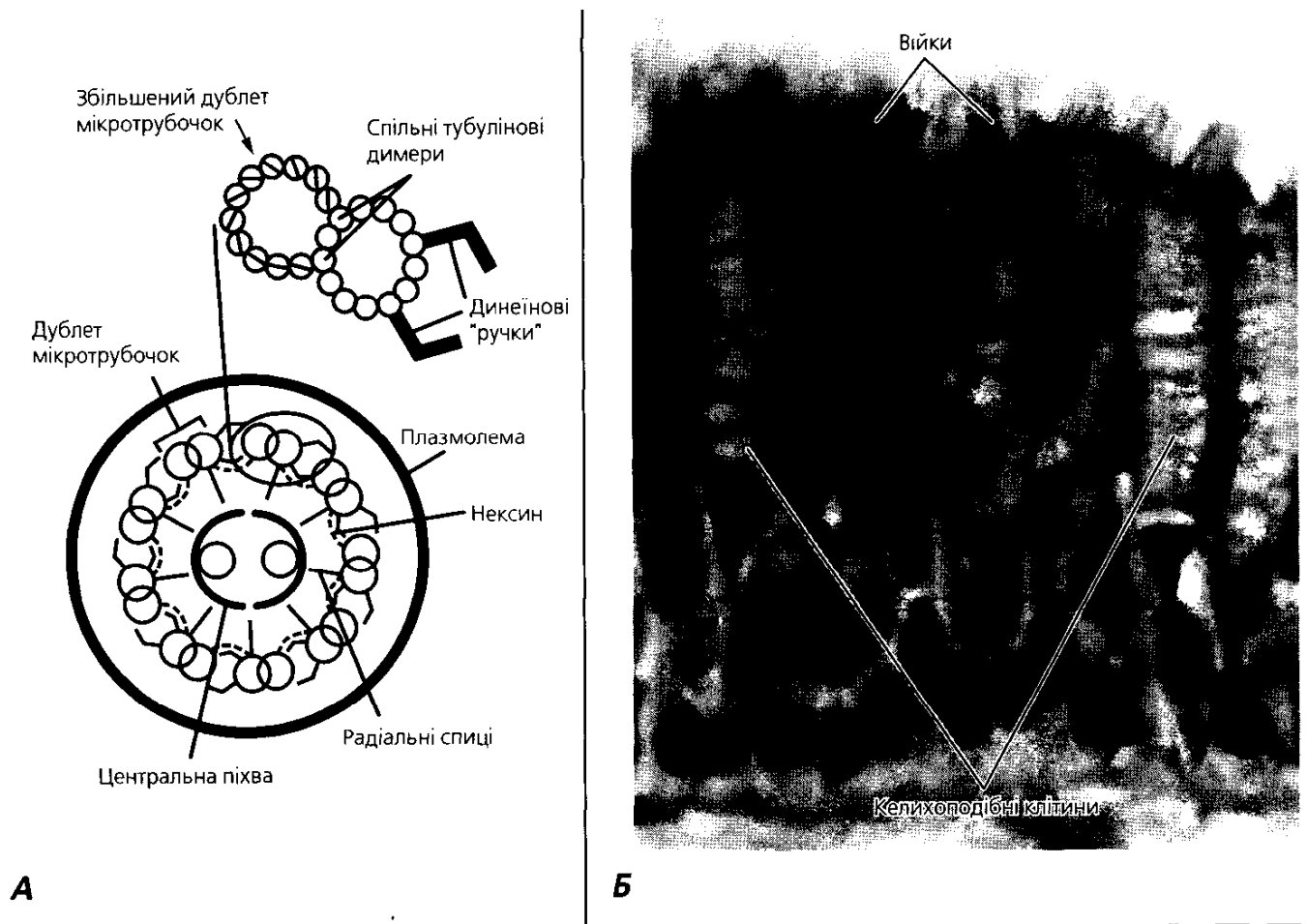


Рис. 1.14. Війки: **А** – схема організації мікротрубочок аксонемі (9x2+2) клітинної війки; **Б** – світлова мікроскопія респіраторного війчастого епітелію трахеї, ×1 200. Електронні мікрофотографії поперечно (**В**) та поздовжньо (**Г**) зрізаних війок епітеліоцитів маткової труби самки, ×25 000

Війки (рис. 1.14) і **джгутики** – це тонкі вирости цитоплазми, основою яких є високоорганізована система мікротрубочок. Довжина війок становить 5–10 мкм, джгутиків – досягає 150 мкм. Діаметр обох цих структур приблизно однаковий і становить близько 200 нм. Ззовні війку покриває плазмолема, всередині її проходить осьова нитка – аксонема. Аксонема містить дев'ять пар (дублетів) мікротрубочок, які формують порожнистий циліндр діаметром близько 150 нм. У центрі цього циліндра локалізується центральна пара мікротрубочок. Систему мікротрубочок аксонемі описують формулою $(9 \times 2) + 2$. Біля основи війки в ділянці її переходу в цитоплазму розташоване, так зване, базальне тільце, яке за будовою нагадує центріоль і складається з дев'яти триплетів мікротрубочок. Формула системи мікротрубочок базального тільця має

Таблиця 4. Деякі хвороби людини і тварин, спричинені ушкодженням цитоплазматичних компонентів

Ушкоджений клітинний компонент	Хвороба	Молекулярний дефект	Морфологічні зміни	Характерні симптоми
Мітохондрії	Мітохондріальна цитопатія	Ушкодження окисного фосфорилування	Збільшення розмірів і кількості мітохондрій у клітинах м'язової тканини та їх похідних	Високий рівень основного обміну без гіпертироїдизму
Мікротрубочки	Синдром Картагенера	Відсутність динеїну в джгутиках і війках	Відсутність ручок у дублетах мікротрубочок	Нерухомість джгутиків і війок, що призводить до чоловічої стерильності та хронічних респіраторних інфекцій
	Мишиний діабет	Зменшення кількості тубуліну у β -клітинах острівців підшлункової залози	Зменшення мікротрубочок у β -клітинах острівців підшлункової залози	Діабет
Лізосоми	Метахроматична лейкодистрофія	Відсутність лізосомної фосфатази	Накопичення ліпідів (цереброзидів) у тканинах	Зниження рухової активності та інтелекту
	Хвороба Гюрлера	Відсутність лізосомальної α -L-ідуронідази	Накопичення дерматан-сульфатів у фібробластах та остеобластах	Затримка росту та розумового розвитку
Комплекс Гольджі	Хвороба І-клітин	Недостатність фосфотрансферази	Накопичення дерматан-сульфатів у фібробластах та остеобластах	Дефекти кісток, затримка психомоторного розвитку
Секреторні гранули	Проінсуліновий діабет	Дефект ферменту, що розщеплює проінсулін	Немає	Діабет

вигляд $(9 \times 3) + 0$, тобто така сама, як у центріолі. Часто біля основи війки знаходяться два базальні тільця, довгі осі яких розміщені під прямим кутом одна до одної. Базальне тільце й аксонема пов'язані між собою: дві мікротрубочки з кожного триплету базального тільця продовжуються у дублет мікротрубочок аксонемами. Незначні зміщення дублетів мікротрубочок можуть зумовити вигинання усієї війки або джгутика. У різних клітинах рух війок і джгутиків може нагадувати рух маятника, бути ліycopодібним, хвилеподібним тощо. Вільні клітини, що мають війки і джгутики, можуть переміщатися у просторі (наприклад сперматозоїди). Фіксовані клітини з війками на апікальній поверхні рухом своїх війок можуть транспортувати рідину, слиз або завислі у них частинки чи клітини (наприклад, війчасті клітини дихальних шляхів, маткових труб тощо).

Ушкодження тих або інших органел клітин призводить до різних захворювань (табл. 4).

Включення, на відміну від органел, не є постійними структурними компонентами цитоплазми і не мають чітко визначеної будови. Включення бувають екзо- та ендogenous. Останні залежно від їхнього функціонального призначення поділяють на екскреторні, трофічні, пігментні тощо. Власне кажучи, включення можна розглядати як макромолекулярні конгломерати, які клітина у тих чи інших умовах свого функціонування нагромаджує у цитоплазмі.

Терміни для запам'ятовування

1. Плазмолема. 2. Глікокалікс. 3. Кортикальний (підмембранний) шар. 4. Ендоцитоз. 5. Фагоцитоз. 6. Піноцитоз. 7. Трансцитоз. 8. Секреція. 9. Мерокриновий тип секреції. 10. Апокриновий тип секреції. 11. Голокриновий тип секреції. 12. Екскреція. 13. Рекреція. 14. Клазматоз. 15. Лектин. 16. Кадгерин. 17. Адгезія. 18. Десмосома. 19. Нексус. 20. Конексон. 21. Конектин. 22. Синапс. 23. Гіалоплазма. 24. Цитозоль. 25. Цитоматрикс. 26. Органела. 27. Мітохондрія. 28. Лізосома. 29. Фагосома. 30. Залишкове тільце. 31. Аутофагоцитоз. 32. Гетерофагоцитоз. 33. Протеасома. 34. Пероксисома. 35. Ендоплазматична сітка. 36. Пластинчастий комплекс. 37. Диктіосома. 38. Рибосома. 39. Полісома. 40. Мікрофіламент. 41. Тонofilбрила. 42. Міофібрила. 43. Нейрофібрила. 44. Кератин. 45. Віментин. 46. Десмін. 47. Мікротрубочка. 48. Тубулін. 49. Центросома (клітинний центр). 50. Центріоль. 51. Диплосома. 52. Центросфера. 53. Війка. 54. Аксонема. 55. Базальне тільце. 56. Джгутик. 57. Включення.

1.3. ЯДРО. РЕПРОДУКЦІЯ КЛІТИН

Ядро (*nucleus*) – важлива складова частина клітини. Разом із цитоплазмою ядро утворює єдину інтегровану систему, яка знаходиться у стані динамічної рівноваги. Клітина не може довго існувати без ядра (швидко гине у разі його видалення – енуклеації), але і ядро без цитоплазми не здатне до самостійного життя. Термін “ядро” належить Р. Броуну, який уперше застосував його у 1833 р., описуючи рослинні клітини.

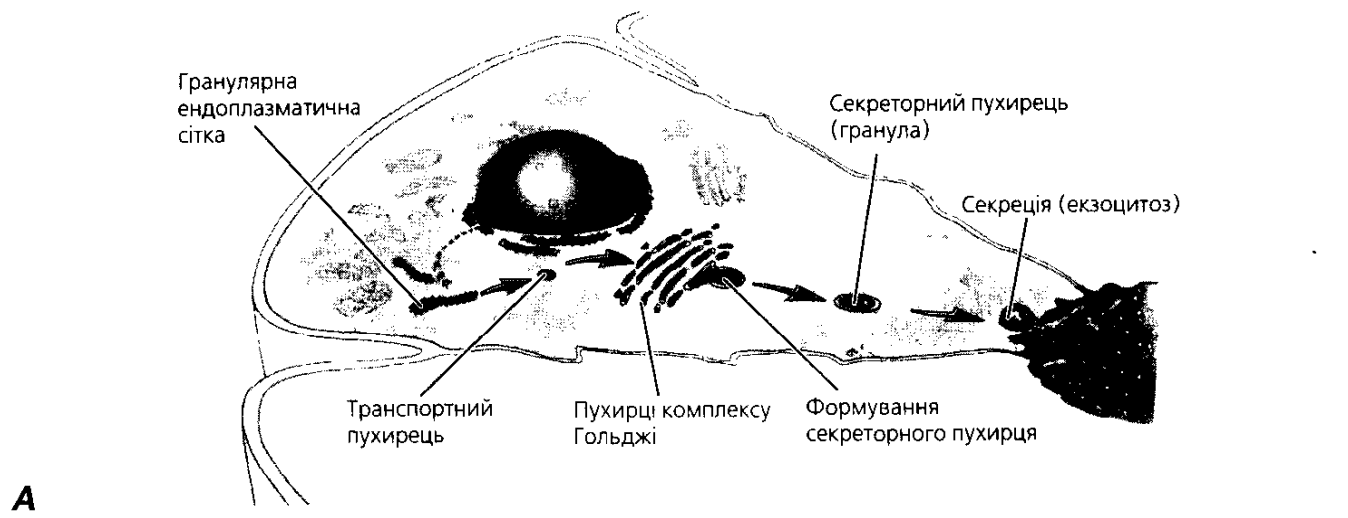
Ядро виконує дві групи загальних функцій. Перша пов’язана зі збереженням генетичної (спадкової) інформації серед клітинних поколінь. Це такі функції: підтримання постійної структури ДНК за допомогою так званих репараційних ферментів, які можуть відновити молекулу ДНК після її ушкоджень (у тому числі радіаційних); редуплікація молекул ДНК (тобто якісне і кількісне подвоєння генетичного матеріалу); розподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами під час мітозу; рекомбінація генетичного матеріалу в процесі мейозу. Друга група ядерних функцій стосується реалізації генетичної інформації (рис. 1.15), тобто полягає у створенні апарату білкового синтезу. До цих функцій належать синтез усіх видів РНК (інформаційної, транспортної, рибосомної), а також побудова рибосом.

Усі клітини людського організму містять ядро, за винятком високоспеціалізованих клітин крові – еритроцитів, що втрачають ядро у процесі свого розвитку і є без’ядерними. Переважна більшість клітин містить одне ядро, але бувають двоядерні клітини (20 % клітин печінки є двоядерними), а також багатоядерні (наприклад, остеокласти – клітини кісткової тканини).

За формою ядра найчастіше бувають сферичні, але можуть мати й іншу форму – паличкоподібну, бобоподібну, кільцеву, сегментовану. Форма ядра залежить від форми клітини (видовжені клітини гладких м’язів мають видовжене паличкоподібне ядро); від кількості включень (ядро жирової клітини набуває сплющеної форми під впливом великої жирової краплі, що займає майже всю клітину); розташування органел (форма ядра моноцита бобоподібна завдяки розташуванню у місці його заглибини центросоми).

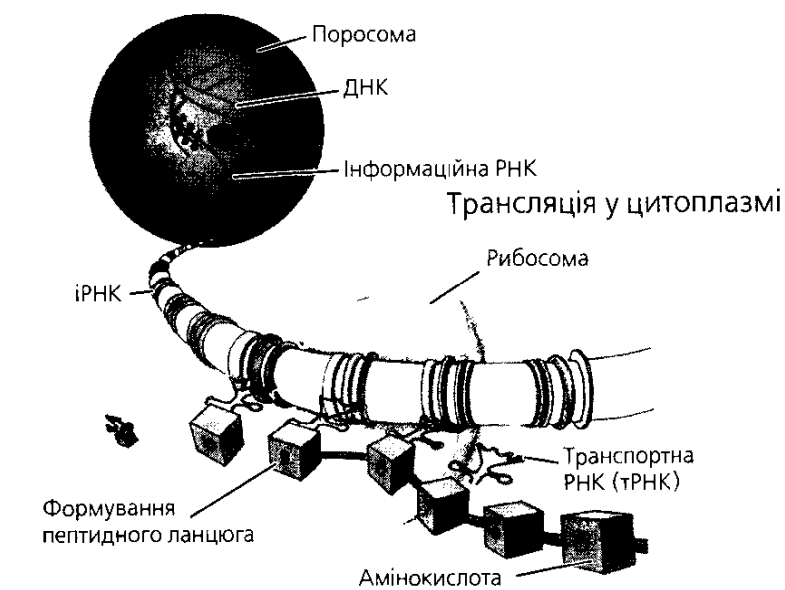
Ядро локалізується завжди у певному місці клітини. Наприклад, у циліндричних клітинах шлунка, кишки воно займає базальне положення. Розміри ядер від 3–4 до 40 мкм. Кожний тип клітини має своє постійне співвідношення між об’ємом ядра і цитоплазми. Ця константа носить назву індексу Гертвіга. Згідно зі значеннями цього індексу клітини поділяють на ядерні (з великим індексом Гертвіга) та цитоплазматичні (з малим індексом Гертвіга).

Ядро може бути в двох станах – мітотичному (під час поділу) та інтерфазному (між поділами). Інтерфазне ядро називають також метаболічним, що підкреслює його функціональний стан. У живій клітині інтерфазне ядро виглядає оптично порожнім, видно лише ядерце. Структури ядра у вигляді ниточок, зерняток у живій клітині можна спостерігати лише під час дії на неї ушкоджувальних агентів, коли клітина переходить у стан так званого паранек-

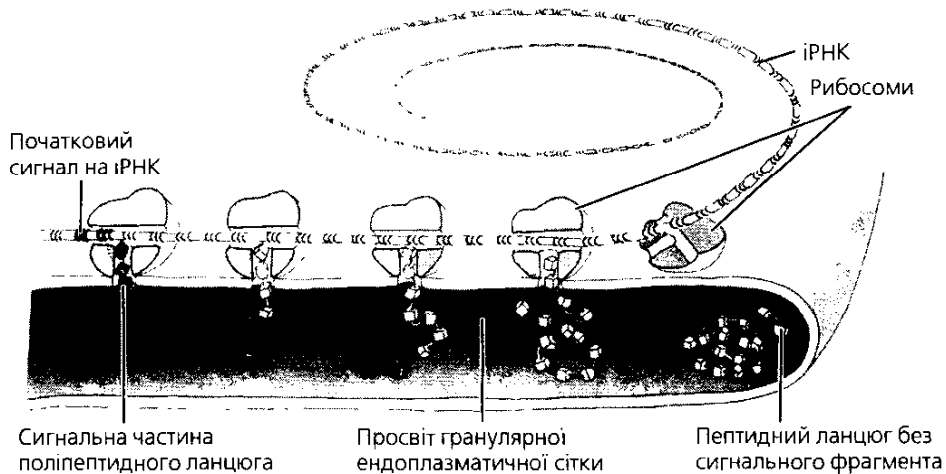


A

Транскрипція у ядрі



B



B

Рис. 1.15. Реалізація генетичної інформації у клітині: **A** – схема синтезу та секреції білків ацинарною клітиною підшлункової залози; **Б, В** – транскрипція генетичної інформації у ядрі та трансляція генетичного коду у послідовність амінокислот пептидного ланцюга у цитоплазмі клітини

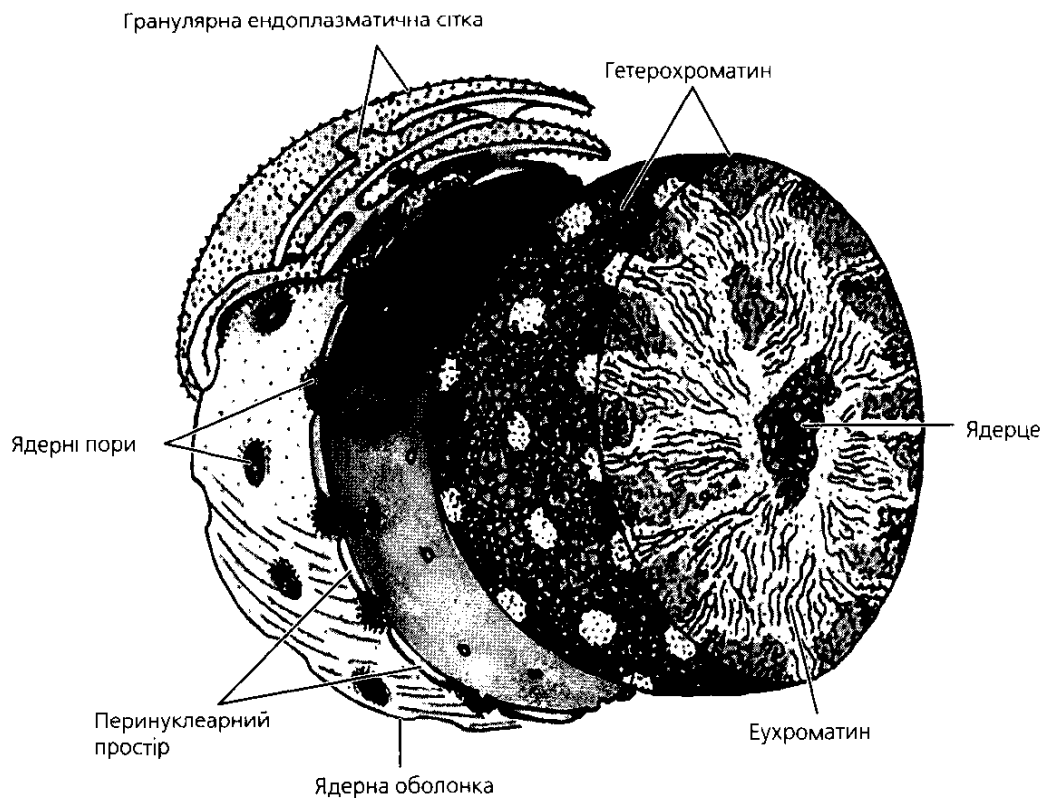
розу (стан на межі життя і смерті). З цього стану клітина може або повернутися до нормальної життєдіяльності, або загинути. Морфологічно розрізняють такі зміни ядра у разі загибелі клітини: каріопікноз (ущільнення), каріорексис (розпад), каріолізис (розчинення).

На фіксованому і зафарбованому препараті у складі інтерфазного ядра розрізняють ядерну оболонку, хроматин, ядерце та каріоплазму (рис. 1.16).

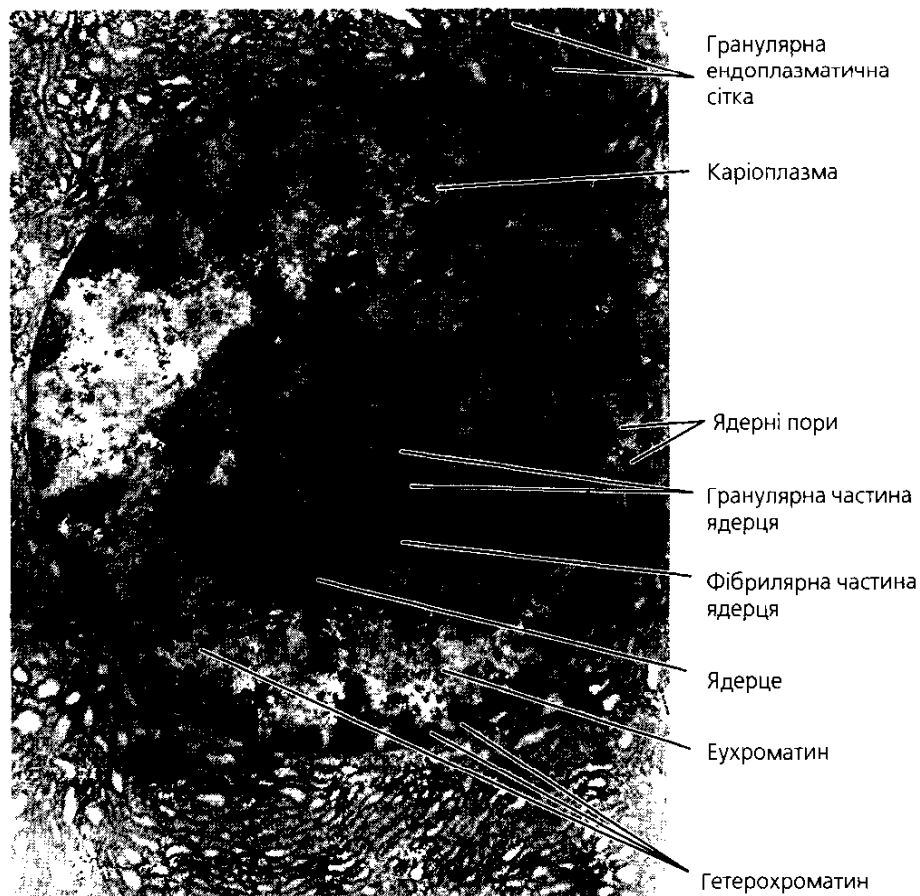
Ядерна оболонка. Ядра всіх еукаріотичних клітин оточені оболонкою — нуклеолемою. Ядерна оболонка складається з двох біологічних мембран — зовнішньої і внутрішньої, відокремлених перинуклеарним простором шириною 20–60 нм. Кожна з мембран має товщину 7–8 нм і морфологічно подібна до інших клітинних мембран. Таким чином, ядерна оболонка нагадує порожнистий двошаровий мішок, що відокремлює вміст ядра від цитоплазми. Зовнішня мембрана ядерної оболонки має низку структурних особливостей, що дає змогу віднести її до мембранної системи ендоплазматичної сітки. Наприклад, на зовнішній ядерній мембрані здебільшого розташовується невелика кількість рибосом. Існує багато даних про безпосередній перехід зовнішньої ядерної мембрани у систему каналців гранулярної ендоплазматичної сітки. Зовнішня ядерна мембрана більшості тваринних і рослинних клітин не є рівною і може утворювати різного розміру вирости у вигляді пухирців або довгих трубчастих утворів у бік цитоплазми. З боку каріоплазми до внутрішньої ядерної мембрани прилягає фібрилярний шар, так звана ядерна ламіна, побудована з проміжних філаментів. Ядерна ламіна пов'язана з хромосомним матеріалом ядра.

Ядерна оболонка не є суцільною. Її характерними структурами є специфічні отвори, що мають назву ядерних пор. Пори утворюються за рахунок злиття двох ядерних мембран і є округлими наскрізними перфораціями діаметром 80–90 нм (рис. 1.17). Їх заповнюють складноорганізовані глобулярні та фібрилярні структури, які разом з мембранною перфорацією утворюють так звану поросому. Остання побудована із трьох рядів гранул, по вісім у кожному ряді; діаметр гранули 25 нм. Гранули розташовані на межі отвору в ядерній оболонці: один ряд лежить з боку ядра, другий — з боку цитоплазми, третій — у центральній частині пори. У центрі пори розташована центральна гранула. Від гранул відходять фібрилярні білкові структури, які сходяться у центрі, утворюючи так звану діафрагму пори. Розмір ядерних пор для кожного виду клітин є величиною сталою. Число ж пор на одиницю поверхні ядра може змінюватися залежно від функціонального стану клітини, її метаболічної активності: чим вона вища, тим більша густина пор на поверхні нуклеолеми.

Ядерна оболонка виконує низку важливих функцій. Перша з них — бар'єрна: ядерна оболонка відокремлює вміст ядра, його генетичний матеріал від цитоплазми, обмежує вільний доступ у ядро та вихід із нього різних речовин. Друга функція — регуляція транспорту макромолекул між ядром і цитоплазмою. Наприклад, відомо, що гістони та інші негістонові білки після синтезу в цитоплазмі мігрують у ядро. Відомий також і зворотний процес транспорту речовин з ядра в цитоплазму. Це насамперед стосується транс-



А



Б

Рис. 1.16. Ядро клітини: **А** – об’ємна реконструкція ультраструктурної організації ядра; **Б** – електронна мікрофотографія ядра секреторної клітини підшлункової залози, $\times 12\ 000$

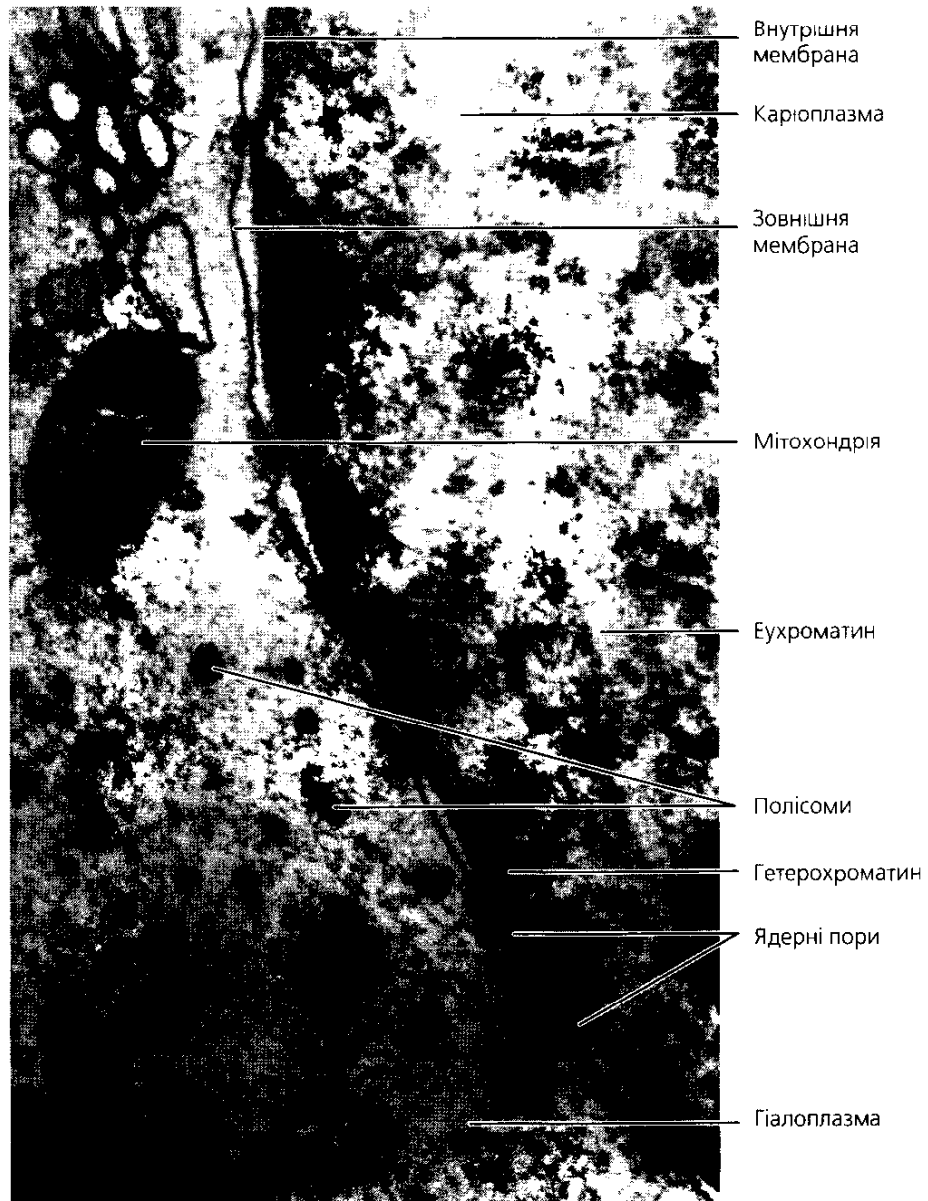
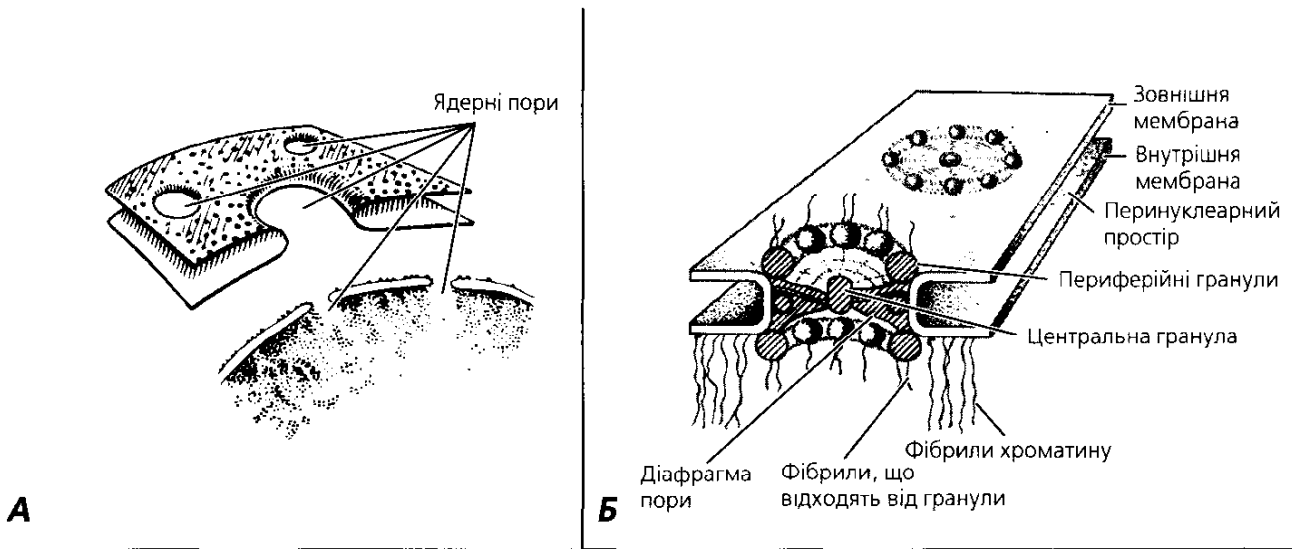


Рис. 1.17. Ультраструктура ядерної оболонки: **А** – об’ємна реконструкція фрагмента ядерної оболонки з поросомами; **Б** – схема молекулярної організації поросоми; **В** – електронна мікрофотографія фрагмента ядерної оболонки з прилеглими ділянками цитоплазми та каріоплазми, $\times 45\ 000$

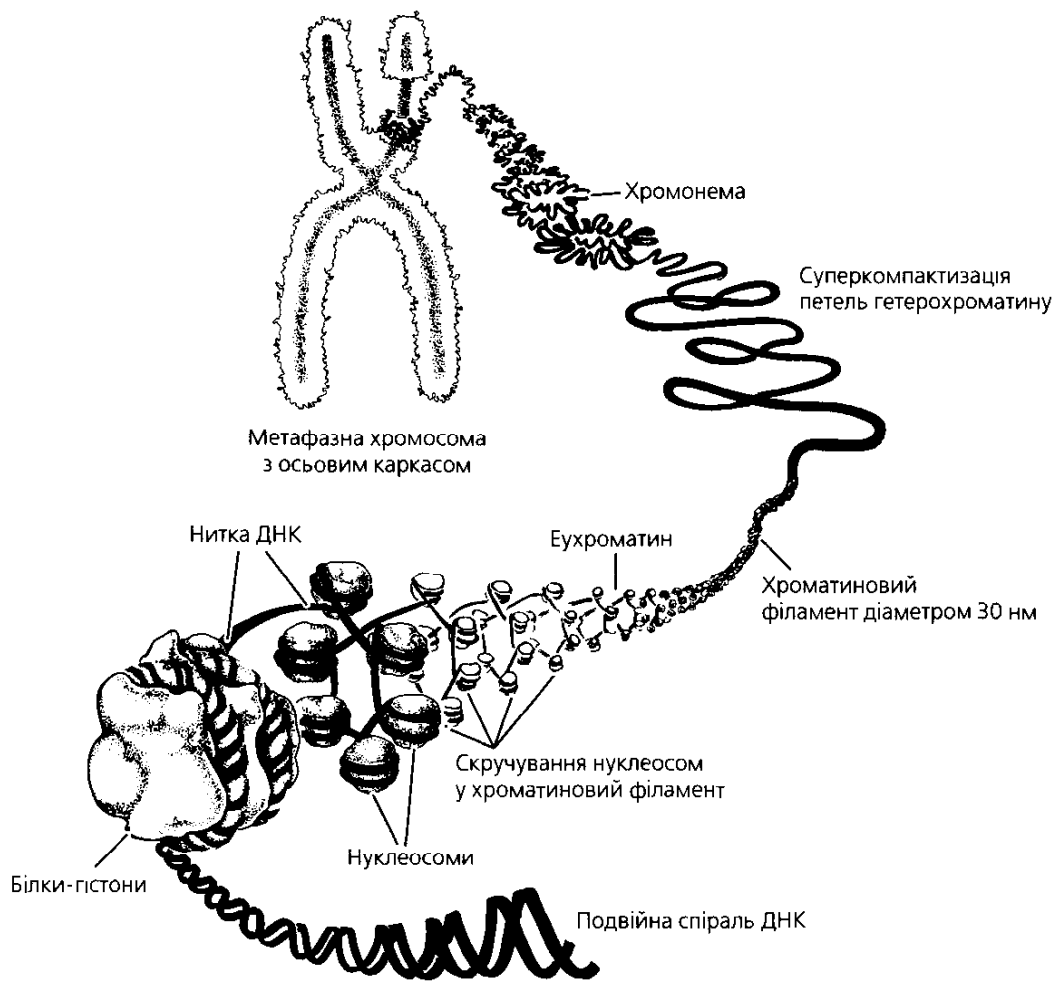
порту РНК і рибонуклеопроїнів, що утворюються виключно в ядрі. Транспорт високомолекулярних сполук, а також рибосом через ядерну оболонку здійснюється через пори.

Одна із суттєвих функцій ядерної оболонки – участь у підтриманні внутрішньої структури ядра в інтерфазі шляхом фіксації хромосомного матеріалу до внутрішньої ядерної мембрани. Існують дані про переважний зв'язок із ядерною оболонкою гетерохроматинових ділянок інтерфазних хромосом. Ще з класичних цитологічних описів відомо про те, що частина хроматину локалізується на периферії ядра. Цей, так званий, периферійний хроматин структурно пов'язаний із внутрішньою ядерною мембраною. Крім периферійного хроматину з ядерною оболонкою контактують прицентромерні, теломерні та ядерцеві ділянки гетерохроматину, статеві хромосоми тощо. Отже, можна вважати, що кожна деконденсована в інтерфазі хромосома "заякорена" на ядерній оболонці за допомогою гетерохроматинових ділянок і таким чином її положення стає фіксованим у просторі ядра.

Хроматин. На фіксованому і фарбованому препараті в інтерфазному ядрі видно зерна, грудочки, що добре фарбуються основними барвниками. Цей компонент ядра вперше описав Вальтер Флемінг у 1881 р. і назвав хроматином (від грецького "хрома" – колір, барва). Хроматин (рис. 1.18) – це основна структура інтерфазного ядра, яка зумовлює специфічний для кожного типу клітин хроматиновий малюнок ядра. Цей малюнок є ніби власною печаткою клітини, яка дає змогу розпізнавати різні види клітин. Хроматин є структурним аналогом хромосом, які можна бачити лише під час мітозу. Хімічний склад хроматину такий, як і хромосом: основою є молекула ДНК, що оточує білкі-гістони. Крім того, у хроматині виявлено невелику кількість РНК – продуктів процесу транскрипції. Співвідношення названих хімічних компонентів у хроматині (ДНК: білок:РНК) як 1:1,3:0,2.

Розрізняють два різновиди хроматину: гетерохроматин та еухроматин. Перший відповідає конденсованим під час інтерфазі ділянкам хромосом; він є функціонально неактивним. Цей хроматин добре фарбується, саме його можна бачити на гістологічному препараті. Гетерохроматин поділяється на структурний (це ділянки хромосом, що постійно конденсовані) та факультативний (може деконденсуватись і переходити в еухроматин). Еухроматин відповідає деконденсованим в інтерфазі ділянкам хромосом. Це робочий, функціонально активний хроматин. Він не фарбується, його не видно на гістологічному препараті. Під час мітозу весь еухроматин конденсується і включається до складу хромосом.

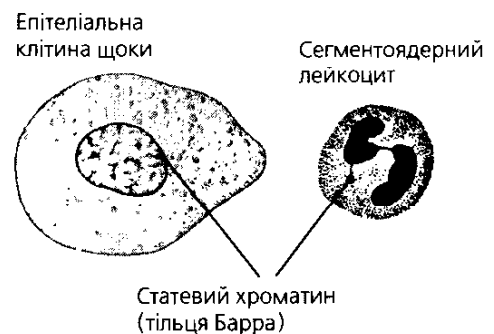
В окремих випадках ціла хромосома у період інтерфазі може залишатись у конденсованому (тобто гетерохроматинізованому) стані, мати вигляд грудочки гетерохроматину. Наприклад, одна з X-хромосом у соматичних клітинах жіночого організму підлягає гетерохроматинізації на початкових стадіях ембріогенезу (під час дроблення) і не функціонує. Уперше цей хроматин був описаний М. Барром і Л. Бертрамом у 1949 р. й отримав назву



А



Б



В

Рис. 1.18. Хроматин та хромосоми: **А** – взаємозв'язок між структурою хроматину та організацією хромосом; **Б** – електронна мікрофотографія 12-ї хромосоми людини у метафазі, $\times 60\ 500$; **В** – локалізація статевих хроматинів у ядрі епітеліоцита слизової оболонки щоки та сегментоядерного лейкоцита жінки

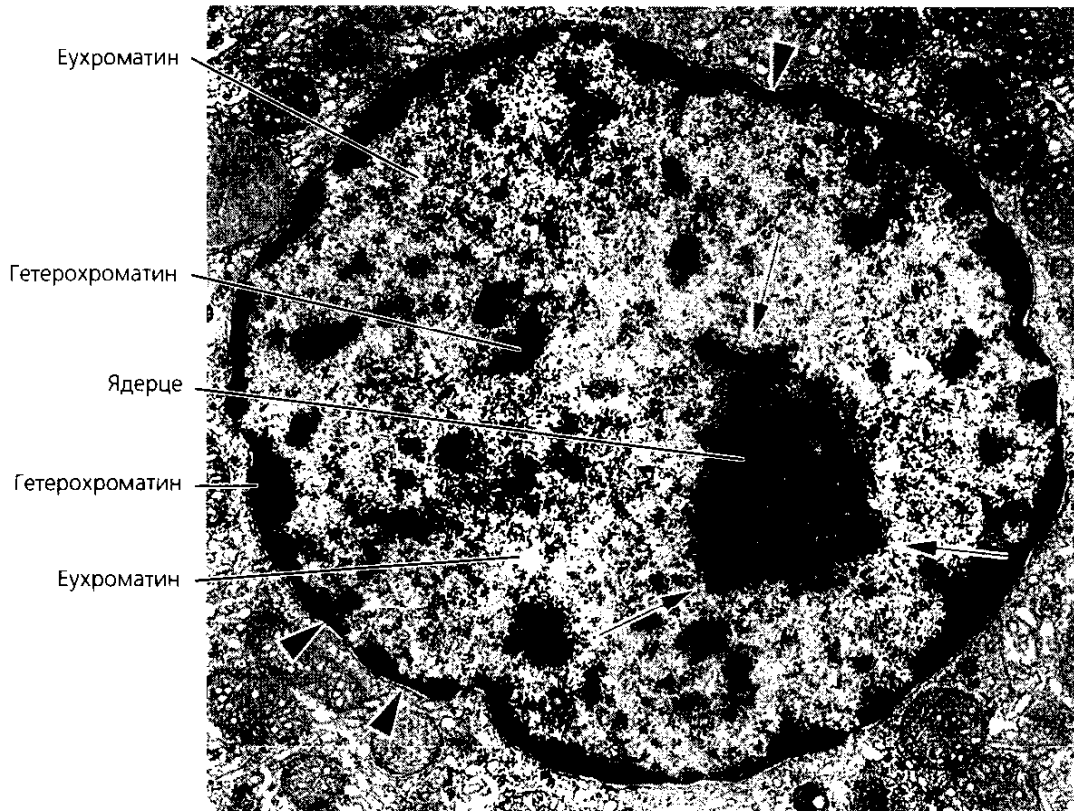
статевого хроматину, або тілець Барра. У різних клітинах статевий хроматин має різний вигляд. Наприклад, у нейтрофільних лейкоцитах він виглядає як барабанна паличка, що випинається від поверхні одного із сегментів ядра. В епітеліальних клітинах слизової оболонки ротової порожнини статевий хроматин виглядає як добре помітна напівсферична грудочка гетерохроматину, прикріплена до внутрішньої ядерної мембрани. Той факт, що статевий хроматин є не що інше як гетерохроматинізована одна з X-хромосом, установила вперше англійська дослідниця Мері Лайон, на честь якої процес переходу X-хромосоми у стан гетерохроматину було названо лайонізацією. Визначення статевого хроматину використовується для установлення генетичної статі організму (в судовій медицині, акушерстві), а також для визначення кількості X-хромосом у каріотипі індивіда (вона дорівнює кількості тілець статевого хроматину +1).

На ультраструктурному рівні у складі інтерфазного гетерохроматину виявляються філаменти завтовшки близько 30 нм, які побудовані з ниток товщиною 10 нм. Основу останніх становить молекула ДНК у комплексі з гістонами, що має вигляд намиста. Кожна намистина, що має назву нуклеосоми, складається із фрагмента подвійної спіралі ДНК, у якій міститься 146 пар основ, закрученого навколо білкової серцевини (кору), побудованої з восьми молекул гістонів. Нуклеосоми зумовлюють суперкомпактизацію молекул ДНК у цих ділянках. Крім того, електронна мікроскопія виявляє в ядрі структури, які вважають продуктами транскрипційної активності хроматину. До них належать перихроматинові фібрили товщиною 3–5 нм, перихроматинові гранули діаметром 45 нм та інтерхроматинові гранули діаметром 20–25 нм.

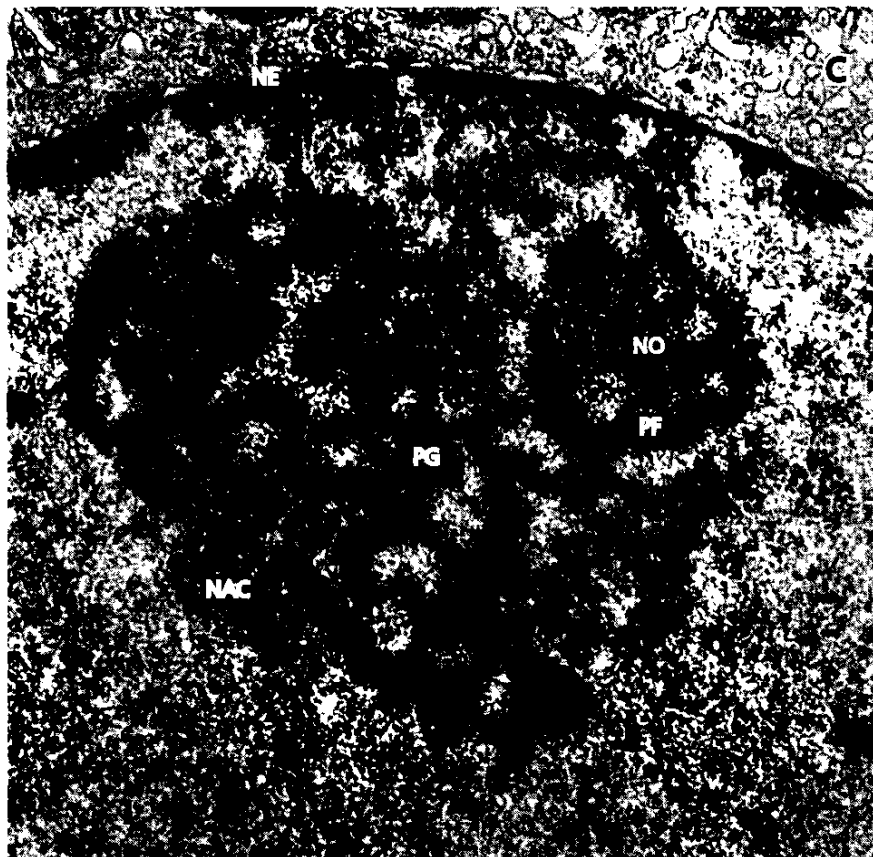
Ядерце (рис. 1.19) — це найщільніша структура ядра (щільність ядерця у 1,5 разу перевищує щільність ядра), яка добре помітна у живій нефарбованій клітині. Форма ядерця сферична, розмір 1–5 мкм. Ядерце добре фарбується, особливо основними барвниками. Це пов'язано з наявністю у ньому великої кількості РНК, концентрація якої тут у два–вісім разів вища, ніж у ядрі, і в два–три рази перевищує концентрацію у цитоплазмі. Кількість ядерця звичайно відповідає кількості хромосомних наборів. Тому в диплоїдних клітинах їх буває два на ядро.

Ядерце — це не самостійна структура, а похідне хромосом, що містять так звані ядерцеві організатори, розташовані у зонах вторинних перетяжок. Останні являють собою локуси хромосом з найвищою концентрацією та активністю синтезу РНК в інтерфазі. Ядерце — це місце утворення рибосомних РНК і субодиниць рибосом. ДНК ядерцевого організатора складається із множинних копій генів рРНК: на кожному з них синтезується попередник рРНК, який у зоні ядерця зв'язується з білком; так утворюються субодиниці рибосом.

Субмікроскопічна будова ядерця характеризується наявністю двох основних структур: гранул діаметром 15–20 нм і фібрил товщиною 6–8 нм. Гранулярний компонент часто розташовується у вигляді нитки (нуклеолонеми) товщиною 0,2 мкм. Фібрілярний компонент ядерця — це рибонуклеопротейінові тяжі,



А



Б

Рис. 1.19. Ядерце: **А** – електронна мікрофотографія ядра клітини з ядерцем. Стрілками показано приядерцевий хроматин, головками стрілок – перинуклеарний простір, х 26 000; **Б** – ультраструктура ядерця клітини кори надниркової залози людини: NO, ядерцевий організатор; PF, фіброзна частина; PG, зерниста частина; NAC, приядерцевий хроматин; NE, ядерна оболонка; C – цитоплазма

попередники рибосом, а гранули – субодиниці рибосом, що дозрівають. Навколо ядерця знаходиться компактна зона приядерцевого гетерохроматину. Конденсований хроматин також розміщений між петлями нуклеолонеми.

Каріоплазма – це рідка частина ядра, в якій містяться ядерні структури, аналог гіалоплазми у цитоплазматичній частині клітини. Після видалення з ядер ДНК, РНК, гістонових та мембранних білків ядра не втрачають своєї цілісності, незважаючи на майже повну втрату хроматину і мембран. Під електронним мікроскопом у таких ядрах виявлено поросоми разом з фібрилярним периферійним шаром, ядерцеві фібрили та численні фібрили, що лежать у міжхроматинових ділянках. Весь комплекс цих структур, побудований з негістонових білків, отримав назву білкового ядерного матриксу, який можна вважати аналогом цитоматриксу цитоплазми. До білкового ядерного матриксу належать ядерна ламіна, компоненти ядерної оболонки, ядерця, каріоплазми. Матрикс ядра відіграє важливу роль як у підтриманні загальної структури інтерфазного ядра, так і у процесах його метаболізму.

Репродукція клітин. Розмноження клітин – одне з найважливіших біологічних явищ і є проявом загальної закономірності, яка полягає у тому, що неодмінною умовою існування біологічних систем протягом досить довгих проміжків часу є їхня репродукція. Розмноження клітин здійснюється шляхом поділу вихідної клітини. Це положення є одним з основних у клітинній теорії.

Клітинний цикл. Весь період існування клітини від поділу до поділу або від поділу до смерті називають клітинним циклом (рис. 1.20). У дорослому організмі вищих хребетних тварин і людини клітини різних органів і тканин мають різну здатність до поділу і, таким чином, різний клітинний цикл. Поділові клітини передують подвоєнню її хромосомного набору, а отже, і кількості ДНК. Це подвоєння відбувається у певному періоді інтерфази і лише після цього процесу починається поділ клітини. Нещодавно відкрито білок циклін, який регулює вступ клітини у мітоз. Зменшення швидкості синтезу цикліну збільшує тривалість інтерфази.

Весь клітинний цикл поділяють на чотири періоди: власне мітоз (M), пре-синтетичний (G_1), синтетичний (S) та постсинтетичний (G_2) періоди інтерфази. Літера G походить від англійського слова "gap" – проміжок, інтервал. У періоді G_1 починається підготовка клітини до синтезу ДНК, який відбувається у наступному S-періоді. Якщо в експерименті зумовити пригнічення синтезу білка або РНК у G_1 -періоді, то перехід клітини в S-період блокується. У періоді G_1 синтезуються ферменти, необхідні для утворення попередників ДНК, метаболізму РНК і білка.

У синтетичному S-періоді (аббревіатура S походить від англійського слова "synthesis" – синтез) подвоюється кількість ДНК і, відповідно, число хромосом. S-період є вузловим у клітинному циклі. Тільки та клітина, яка пройшла цей період, може вступати у мітоз. Рівень синтезу РНК у G_2 -періоді зростає відповідно зі збільшенням кількості ДНК і досягає свого максимуму в S-періоді. У S-періоді також відбувається подвоєння центріолей клітинного центру.

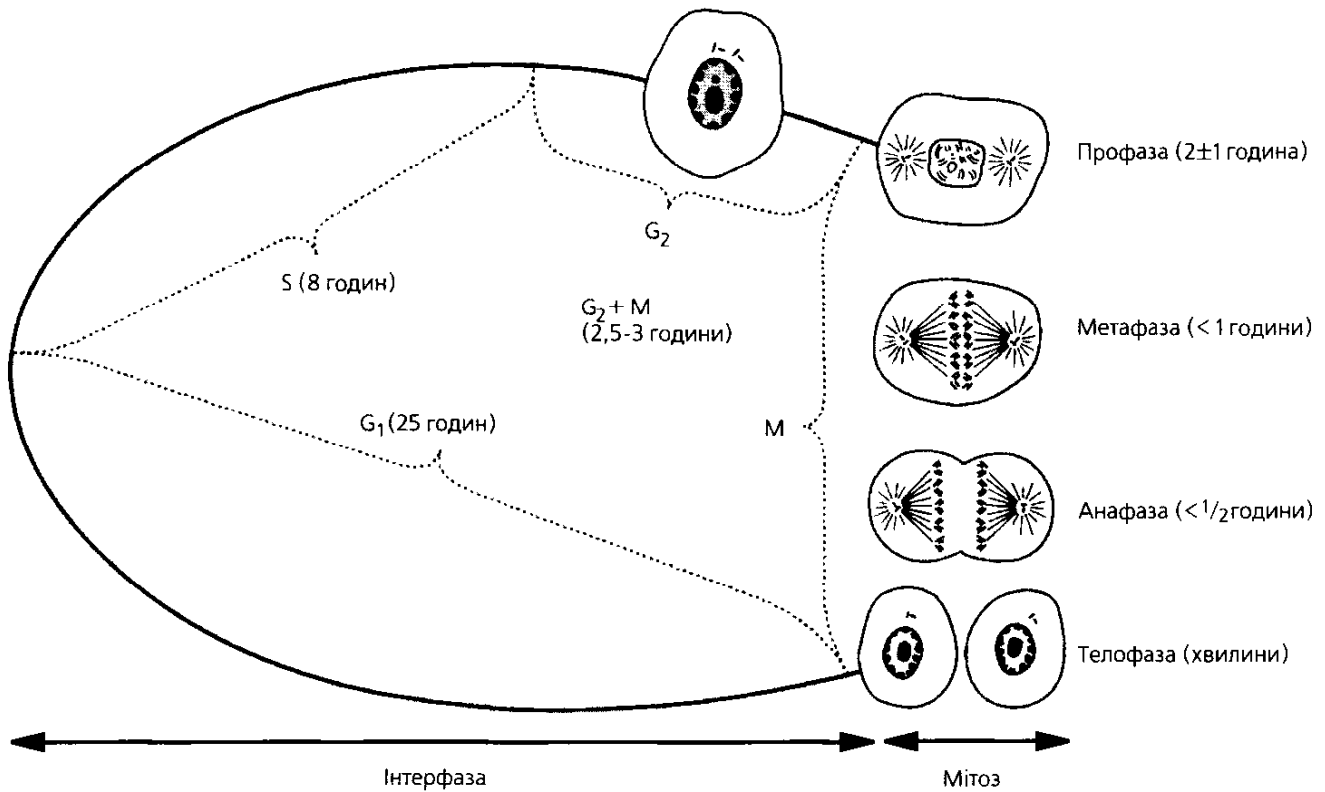


Рис. 1.20. Мітотичний цикл клітини кісткової тканини: G_1 – пресинтетичний період; S – синтетичний період; G_2 – постсинтетичний період; G_0 – вихід з циклу, смерть клітини; M – мітоз

Постсинтетичний період G_2 циклу ще називають премітотичним, оскільки він має велике значення для наступного поділу. У цьому періоді відбувається синтез іРНК, необхідної для проходження мітозу. Крім того, синтезується РНК рибосом, що визначають поділ клітини. У цей же час синтезуються білки мітотичного веретена – тубуліни. У кінці G_2 -періоду, або з початком мітозу, синтез РНК різко знижується і повністю припиняється під час мітозу. Синтез білка під час мітозу також знижується, а потім досягає максимуму в G_2 -періоді, повторюючи загалом характер синтезу РНК.

Описаний клітинний цикл притаманний клітинам, що зберігають здатність до поділу. Але водночас в організмі є клітини, які ніби виходять із циклу. Це так звані клітини G_0 -періоду. Вони не проходять S -періоду і не поділяються, перебуваючи у стані спокою. Це клітини, що тимчасово або остаточно перестали поділятися. Існує кілька типів клітин G_0 -періоду. До першого типу належать стовбурові клітини різних тканин (наприклад кровотворні). Це малодиференційовані клітини, які, зберігаючи здатність до поділу, на довгий час виходять з циклу, вступаючи в G_0 -період. До другого типу належать клітини, які, втрачаючи здатність до поділу, спеціалізуються, проходять диференціацію. Серед клітин цього типу можна розрізнити два підтипи. Одні клітини, ставши на шлях диференціації, назавжди втрачають здатність до поділу, деякий час функціонують і потім гинуть. Прикладом таких клітин можуть бути зрілі клітини крові, клітини епідермісу тощо. Клітини другого підтипу після диференціації не втрачають здатності до поділу і, коли потрібно, можуть повертатися у цикл. Наприклад, клітини печінки за умови видалення частини органа почи-

нають синтезувати ДНК і вступають у мітоз. Третій тип клітин G_0 -періоду – це високодиференційовані клітини, які у дорослому організмі незворотно втрачають здатність до поділу і можуть мати термін існування, який дорівнює термінові життя цілого організму. Це, наприклад, нервові клітини.

Мітоз (*mitosis*), каріокінез, або непрямий поділ, є універсальним способом розмноження клітин. Сама назва “мітоз” походить від грецького слова “мітос” – нитка, під яким розуміють нитки хромосом. Під час мітозу внаслідок конденсації еухроматину в ядрі стають видимими вже редуplikовані хромосоми, які за допомогою мітотичного апарату розходяться до полюсів клітини, після чого поділяється клітинне тіло. Для зручності вивчення мітотичного поділу у ньому розрізняють чотири фази: профазу, метафазу, анафазу, телофазу (рис. 1.21, 1.22, 1.23).

Профаза характерна тим, що хроматиновий малюнок інтерфазного ядра зникає, а натомість з'являються ниткоподібні щільні тільця, які добре фарбуються і мають назву хромосом. Спочатку вони відокремлені одна від одної не дуже чітко (рання профазу, або стадія щільного клубка), а в кінці профазу окремі хромосоми вже добре видно (пізня профазу, або стадія пухкого клубка). Оскільки редупликація ДНК відбулася в S-періоді інтерфазу, то кожна хромосома вже є подвійною структурою – так званою Д-хромосомою. Але у профазі ця подвійність ще не проявляється через щільне прилягання сестринських хромосом (або хроматид) одна до одної. У кінці профазу або на початку наступної стадії – метафазу – зникає ядереце внаслідок інактивації рибосомних генів у зоні ядерецевих організаторів. Одночасно руйнується ядерна оболонка, яка розпадається на фрагменти, а потім на дрібні мембранні пухирці. Крім того, зменшується кількість елементів гранулярної ендоплазматичної сітки (як цистерн, так і рибосом), що відповідає значній редукції рівня синтезу білка.

Під час профазу відбувається ще один дуже важливий для поділу клітини процес – формування веретена поділу внаслідок розходження центріолей до полюсів клітини. До кожного полюсу відходить подвійна центріоль – диплосом. З розходженням диплосом починають формуватися мікротрубочки, які відходять від периферійних ділянок материнської центріолі кожної диплосоми. Сформований апарат поділу в тваринних клітинах має веретеноподібну форму і складається з двох центросфер з центріолями всередині них і волокон веретена, яке лежить між ними. Усі ці три структури побудовані з мікротрубочок, які утворюються внаслідок полімеризації тубулінів у зоні центріолей. Крім того, центрами організації мікротрубочок веретена є спеціальні структури хромосом – кінетохори, розташовані в зонах первинних перетяжок. Внаслідок цього у веретені поділу утворюється два типи волокон: центральні, що йдуть від полюсів до центру веретена, і кінетохорні, або хромосомні, які сполучають хромосоми з одним із полюсів клітини і виникають пізніше.

Метафаза починається від того моменту, коли хромосоми, вільно розташовані в цитоплазмі після розчинення ядерної оболонки, починають рухатися до екватора клітини. Цей процес має назву метакінезу. У середині мета-

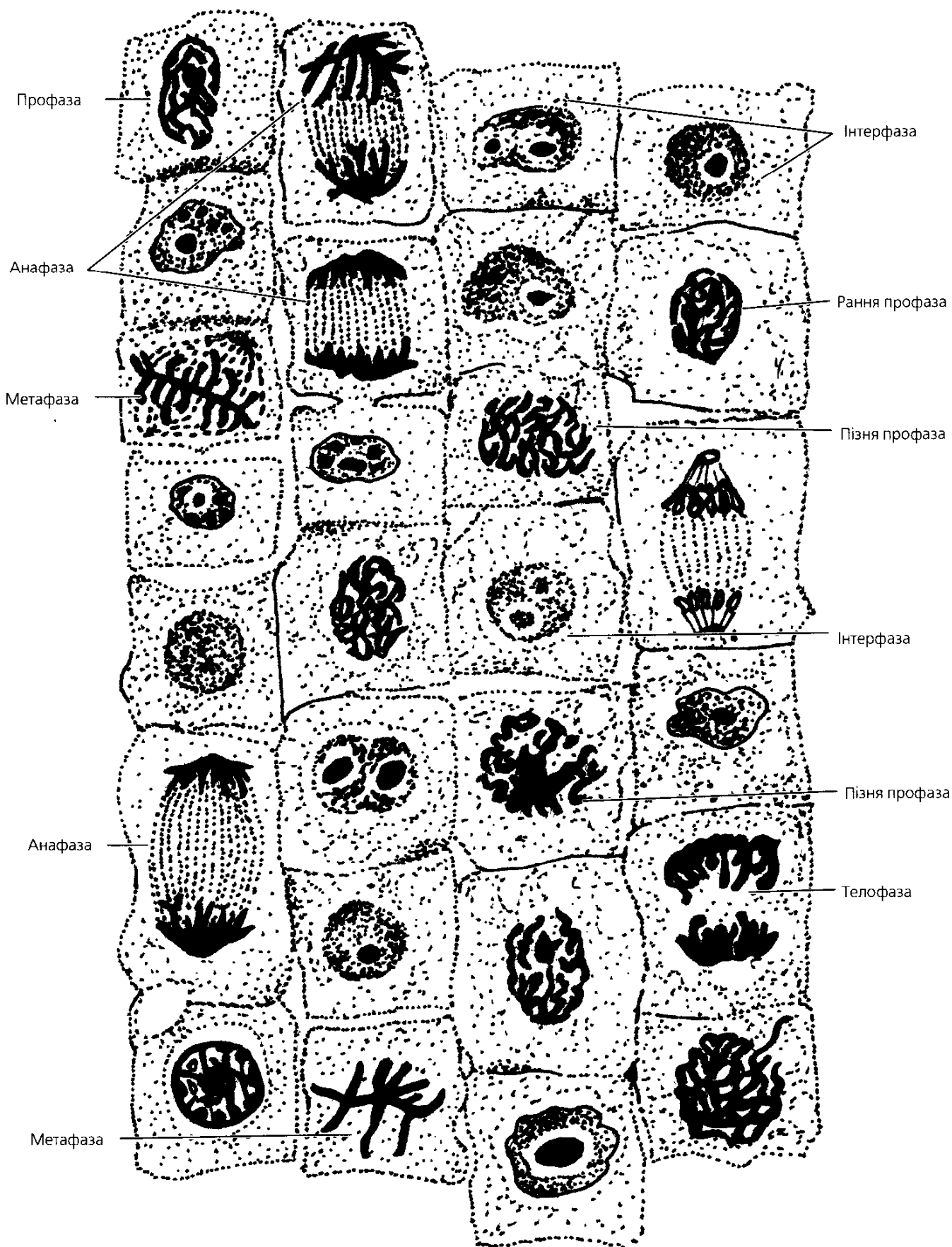
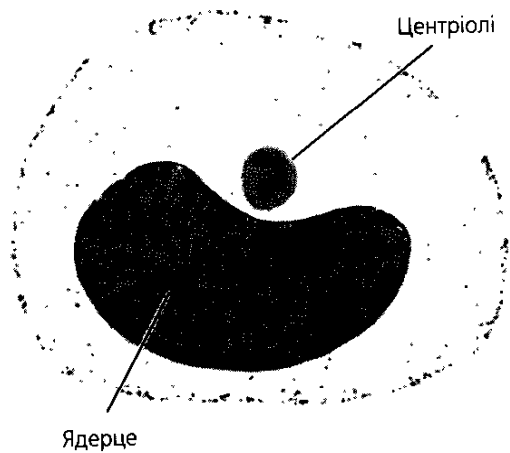


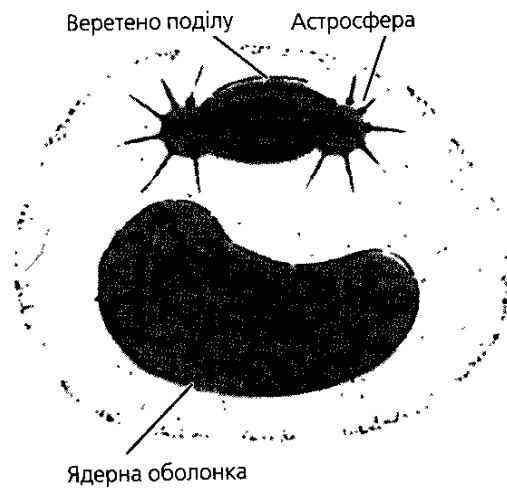
Рис. 1.21. Схематичне відтворення морфології фігур мітозу рослинних клітин (корінець цибулі), $\times 500$



Ядерце

Центріолі

Інтерфаза (G_2 -період)

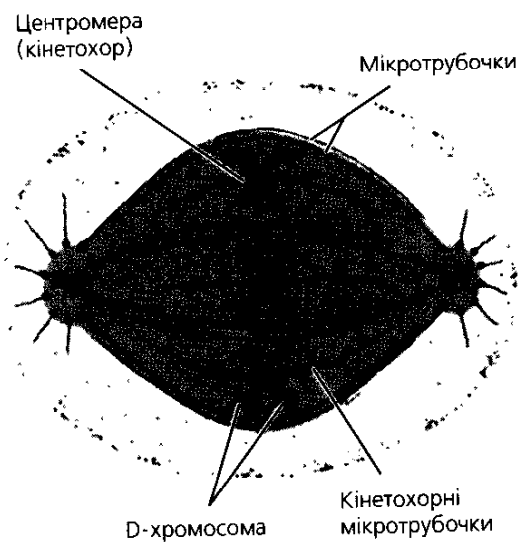


Веретено поділу

Астрисфера

Ядерна оболонка

Профаза



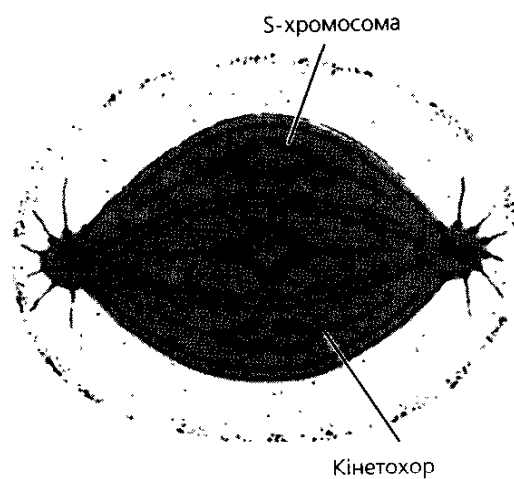
Центромера (кінетохор)

Мікротрубочки

D-хромосома

Кінетохорні мікротрубочки

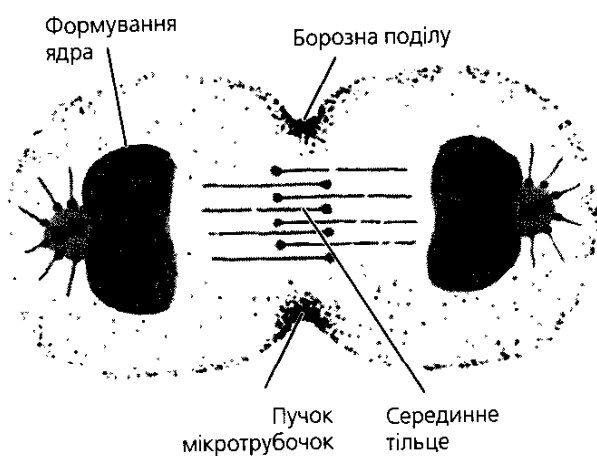
Метафаза



S-хромосома

Кінетохор

Анафаза



Формування ядра

Борозна поділу

Пучок мікротрубочок

Серединні тільця

Телофаза



Інтерфаза (G_1 -період)

Рис. 1.22. Схематичне відтворення морфології послідовних фаз мітозу тваринних клітин

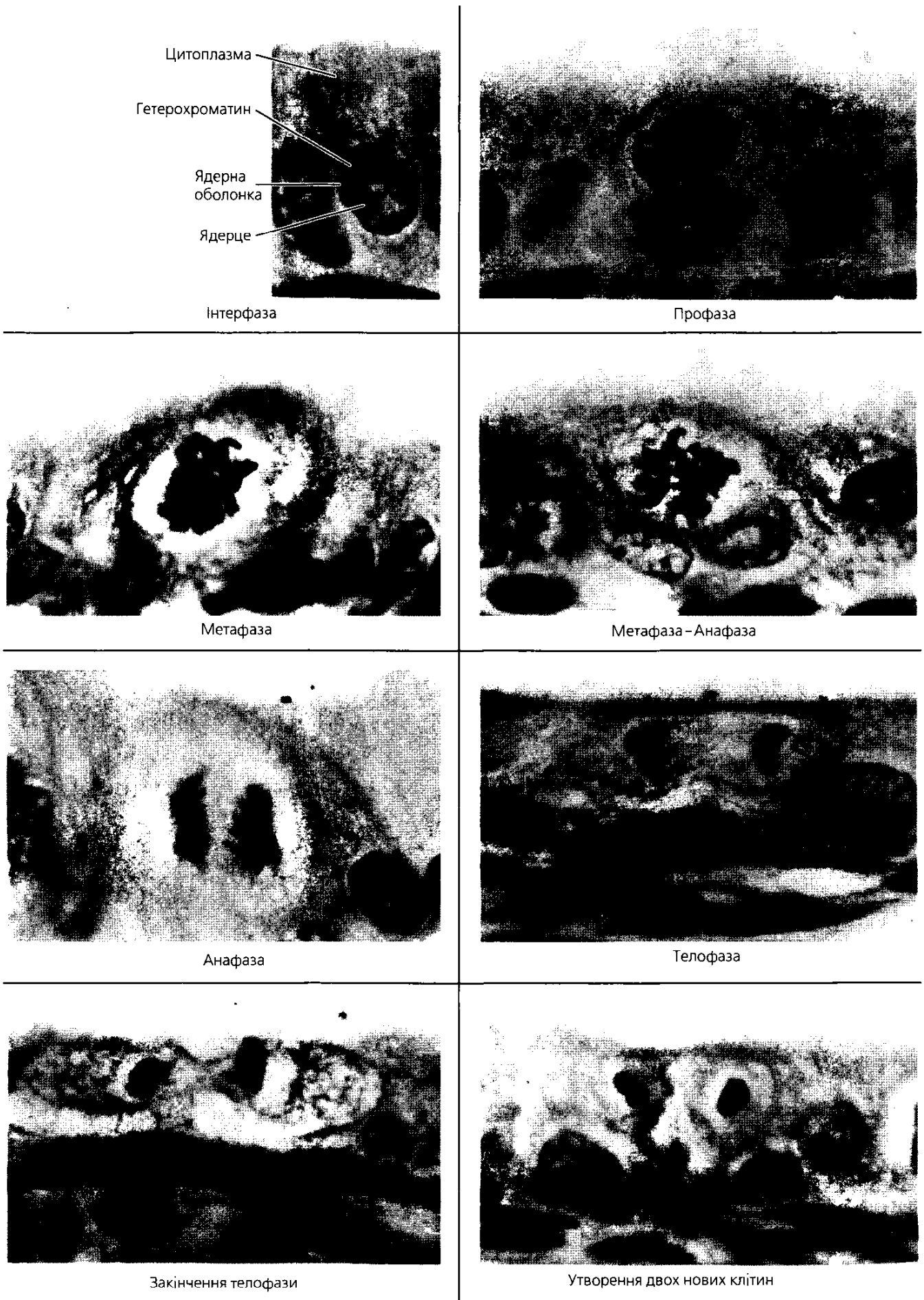


Рис. 1.23. Морфологія послідовних фаз мітозу клітин слизової оболонки матки за даними світлової мікроскопії, $\times 1200$

фази хромосоми, вишикувавшись в екваторіальній площині веретена, утворюють так звану метафазну пластинку, або материнську зірку, в якій центромірні ділянки хромосом обернені до центру, а їхні плечі – до периферії. У кінці метафази можна побачити, що кожна хромосома складається із двох сестринських хроматид, плечі яких розташовані паралельно. Їх розділяє щільна, і вони лишаються з'єднаними лише у ділянці центромери. Метафаза займає третину часу всього мітозу.

Анафаза. Усі сестринські хроматиди одночасно в усіх хромосомах втрачають зв'язок між собою у ділянці центромери і синхронно починають рухатися до протилежних полюсів клітини зі швидкістю 0,2–0,5 мкм/хв. Вони орієнтовані центромерами до полюсів, а плечима – до екватора. Це найкоротша стадія мітозу, яка займає лише кілька відсотків від усього часу. Анафаза – дуже важлива стадія мітозу, саме на цій стадії відбувається відокремлення двох ідентичних наборів хромосом та їхнє переміщення до протилежних полюсів клітини. Крім руху самих хромосом до полюсів додатково розходяться ще й самі полюси. Механізм руху хромосом точно не відомий. Більшість дослідників дотримується гіпотези “ковзних ниток”, згідно з якою сусідні мікротрубочки веретена, взаємодіючи між собою та скоротливими білками, тягнуть хромосоми до полюсів.

Телофаза починається із зупинки двох диплоїдних наборів хромосом. Орієнтація хромосом лишається такою ж, як і в анафазі, тобто центромерами до полюса. Вони деконденсуються, збільшуються в об'ємі. У місцях їх контактів з мембранними пухирцями цитоплазми відновлюється ядерна оболонка. Здійснюється формування нових ядерець. У телофазі також відбувається поділ клітинного тіла, що має назву цитотомії, або цитокінезу. У тваринних клітин він проходить шляхом утворення перетяжки у ділянці колишнього екватора: плазмолема вгинається всередину клітини. При цьому в кортикальному шарі цитоплазми в зоні екватора циркулярно розташовуються актинові фібрили. Скорочення такого кільця завершується поділом клітинного тіла. В утворених клітинах починається новий G_1 -період.

Хромосоми – це щільні паличко- або ниткоподібні тільця, які добре фарбуються основними барвниками, стають помітними в ядрі клітини під час мітотичного поділу. У людини мають діаметр 0,2–2 мкм та довжину 1,5–10 мкм. Термін “хромосома” запропонував В. Вальдеєр. Поява хромосом – найхарактерніша ознака поділу клітини. Відомо, що хромосоми не зникають із закінченням мітозу, а існують у ядрі і під час інтерфази, але завдяки деконденсації набувають іншого вигляду і не помітні як окремі тільця. В основі як інтерфазних, так і мітотичних хромосом лежать молекули дезоксирибонуклеопротеїнів – ДНП. Останнім часом отримані докази того, що кожна хромосома побудована з однієї гігантської молекули ДНП, запакованої у відносно коротке тільце – власне мітотичну хромосому. Підраховано, що довжина індивідуальних лінійних молекул ДНК може досягати сотень мікрометрів і навіть кількох сантиметрів. Серед хромосом людини найбільшою є перша хромосо-

ма. Вона містить ДНК загальною довжиною молекули близько 7 см. Сумарна довжина молекул ДНК у всіх хромосомах однієї клітини людини становить близько 170 см, що відповідає масі 6×10^{-12} г. Виявлено, що у мітотичній хромосомі гігантська молекула дезоксирибонуклеопротеїну утворює бічні петлі. Типова хромосома людини може містити 2600 петель, кожна з яких утворена ділянкою хроматинової фібрили із середньою довжиною близько 400 нм (0,4 мкм). Компактизація петель призводить до утворення таких структур, як хромонемні фібрили (хромонеми) (рис. 1.18). Шляхом взаємодії усіх компонентів хромосоми відбувається кінцева компактизація хроматину у вигляді мітотичної хромосоми.

Морфологію мітотичних хромосом (рис. 1.24) найкраще вивчати у метафазі та на початку анафази, коли вони є найбільш конденсованими. Кожна мітотична хромосома складається з двох хроматид (d-хромосома). У кожній хромосомі можна помітити звужене місце – первинну перетяжку (центромеру) (рис. 1.18), яка поділяє хромосому на два плеча. Хромосоми, що мають плечі рівної довжини, називають метацентричними. Якщо одне плече коротше, хромосома має назву субметацентричної. Третій різновид хромосом має центромеру, розташовану майже на кінці. Вона відокремлює коротеньке, часто малопомітне плече – це так звані акроцентричні хромосоми. У ділянці первинної перетяжки розташований кінетохор, який є центром організації мікротрубочок, що утворюють хромосомні нитки веретена поділу. Деякі хромосоми мають також вторинні перетяжки, які локалізовані поблизу одного з кінців хромосоми і відокремлюють так званий супутник хромосоми. Вторинні перетяжки ще називають ядерцевими організаторами, оскільки саме у цих ділянках на початку інтерфази утворюється ядро. Ділянки хромосом, розташовані поблизу первинної перетяжки, мають назву прицентромерних. Вони є зонами активної рекомбінації генів. Кінцеві ділянки хромосом називають теломерами. Вони містять послідовності нуклеотидів, що повторюються. Теломери запобігають розпаду хромосом або їх злиттю з іншими хромосомами. Після кожного поділу клітини довжина теломерних ділянок зменшується. Тому теломери є важливими регуляторами тривалості життя клітини й організму в цілому, являючи собою своєрідну «шагреневу шкіру», якої з віком стає все менше. У малодиференційованих клітинах зародка виявлено ензим теломеразу, який відбудовує теломери. Теломеразу виділено також із пухлин, що пояснює здатність їх клітин до необмеженої кількості поділів.

Кожний вид рослинних і тваринних організмів має специфіку числа, розмірів та будови хромосом. Сукупність цих ознак хромосомного набору називається каріотипом. Каріотип людини характеризує наявність 23 пар хромосом, серед яких є 22 пари аутосом і одна пара статевих хромосом. Серед останніх, що мають назву гоносом, розрізняють X- та Y-хромосоми. Хромосоми людини поділяють за розмірами на сім груп – А, В, С, D, E, F, G. Кількість хромосомних наборів у клітині позначають терміном «плоїдність» і літерою «n». Сомат-

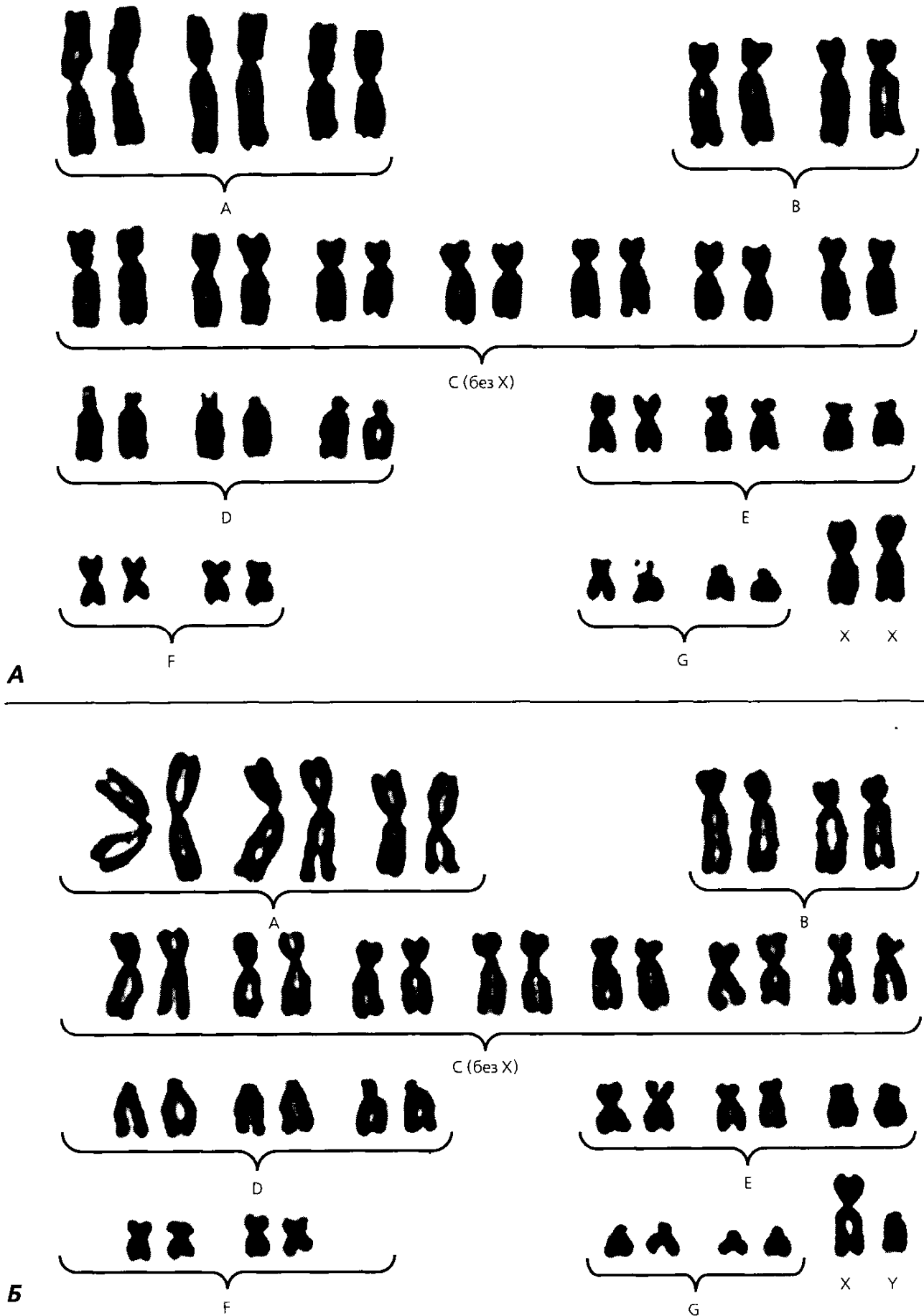


Рис. 1.24. Хромосомний набір (каріотип) жінки (**А**) та чоловіка (**Б**). Відмінність лише у статевих хромосомах: XX – у жінки та XY – у чоловіка. Хромосоми групуються у 7 груп (А, В, С, D, E, F, G) за характерною морфологією та специфічним розміщенням смуг фарбування (на цьому рисунку вони не помітні)

тичні клітини мають подвійний (диплоїдний) набір хромосом ($2n$), статеві клітини — одинарний (гаплоїдний, n) набір. Якщо клітина має $3n$ набір хромосом, то вона триплоїдна, якщо $4n$ — тетраплоїдна тощо. Велика кількість хромосомних наборів позначається терміном “поліплоїдія”.

Значні успіхи на шляху вивчення морфології хромосом були досягнуті внаслідок застосування спеціальних методів їхнього фарбування — так званого диференційованого фарбування, уперше запропонованого Т. Касперсоном. Виявилось, що хромосоми фарбуються неоднорідно. Важливим є те, що кожна хромосома під час такого диференційованого забарвлення має свій неповторний малюнок. Останній дає змогу чіткої ідентифікації кожної хромосоми в наборі, а також складання так званих хромосомних карт з визначенням локалізації у них певних генів. У 2001 р. було завершено проект “Геном людини” — розшифровано послідовність нуклеотидів та встановлено хромосомну локалізацію усіх генів людини.

Ендомітоз. На основі мітотичного циклу виникла низка механізмів, за допомогою яких кількість спадкового матеріалу може бути збільшена при збереженні сталості числа клітин. Ендомітоз, або ендорепродукція, — це утворення клітин зі збільшеним вмістом ДНК, що відбувається унаслідок блокування мітозу на певних етапах. Зупинка мітозу можлива після G_2 -періоду, тоді клітина може пройти наступний цикл реплікації ДНК. Це зумовить зростання кількості хромосомних наборів у чотири—вісім і більше разів. Морфологічно такі ядра нічим не відрізняються від ядер з диплоїдним набором, лише збільшеним об'ємом. Зупинка мітозу можлива також у профазі або метафазі, коли порушується функція веретена поділу. Нарешті, можливе проходження клітиною усіх фаз мітозу, включаючи телофазу, без поділу клітинного тіла. Так виникають двоядерні клітини (наприклад, клітини печінки у людини). У результаті серії ендомітозів виникають гігантські поліплоїдні клітини червоного кісткового мозку — мегакаріоцити, які можуть мати число хромосомних наборів до $64n$. Необхідно зазначити, що поліплоїдія спостерігається лише у спеціалізованих диференційованих клітинах.

Мейоз (рис. 1.25) — своєрідна форма клітинної репродукції, яка характерна для процесу утворення статевих клітин. Мейоз включає два послідовних мітотичних поділи, між якими відсутня інтерфаза. У результаті мейозу утворюються клітини з гаплоїдним набором хромосом. Характерною особливістю профазі мейозу є кросинговер — обмін гомологічними ділянками хромосом, який є одним із суттєвих чинників мінливості організмів. Детальніше процес мейозу розглянуто у розділах “Чоловіча статевая система” та “Жіноча статевая система”.

Серія клітинних циклів завершується загибеллю клітини. Розрізняють дві основних форми загибелі клітин — некроз і апоптоз.

Некроз виникає унаслідок дії на клітину різних ушкоджувальних фізичних, хімічних або біогенних чинників, які змінюють проникність мембран і процеси клітинного метаболізму. Морфологічними проявами ранніх етапів ушкодження

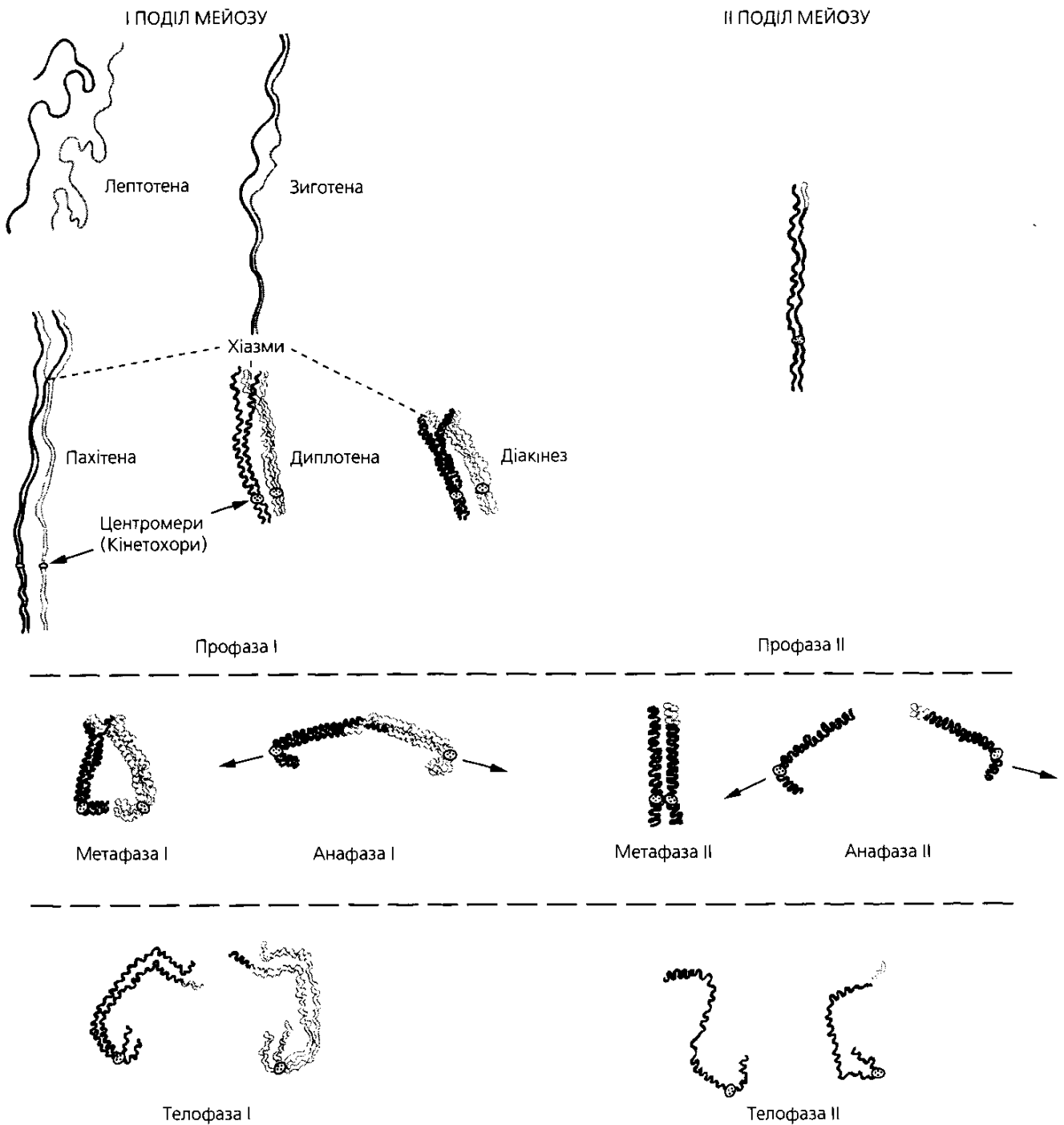


Рис. 1.25. Перетворення хромосомного матеріалу на послідовних стадіях мейозу

ня клітин є їхнє округлення із втратою відростків і мікрворсинок. Потім спостерігається набрякання мітохондрій, вакуолізація цистерн ендоплазматичної сітки, збільшення числа лізосом і автофагосом, що свідчить про активацію автолітичних процесів. Зміни в цитоплазмі супроводжуються змінами ядра. Спочатку виникає пікноз — зморщування ядерного матеріалу з утворенням однорідної щільної гіперхромної маси, пізніше — каріорексис — розпад ядра на окремі фрагменти і, нарешті, каріолізис — розчинення ядра. На заключному етапі відбувається лізис усієї клітини.

Апоптоз — запрограмована смерть клітини, яка виникає без первинного ушкодження клітинного метаболізму. Це активний генетично контрольований процес, який індукується особливими кілерними генами. Останні забезпечу-

ють синтез речовин, що спричиняє ушкодження клітини. В останні роки виявлені також гени-рятівники, експресія яких інгібує розгортання процесів апоптозу. Апоптоз є поширеним фізіологічним явищем упродовж ембріогенезу. Клітини ембріональних закладок, які представлені у надмірних кількостях, гинуть саме шляхом апоптозу. Спостерігається запрограмована смерть клітин і в дорослому організмі. Так, шляхом апоптозу гинуть клітини жовтого тіла яєчника. Морфологічними проявами апоптозу є ущільнення ядра, конденсація хроматину у вигляді півмісяця. У такому разі інтерфазні хромосоми розщеплюються ендонуклеазами в міжнуклеосомних ділянках. Ядро розпадається на "мікроядра", оточені ядерною оболонкою. Відбувається конденсація цитоплазми та її фрагментація. Від клітини відокремлюються так звані апоптозні тільця – великі фрагменти, що містять "мікроядра". Апоптозні тільця фагоцитуються макрофагами або некротизуються та лізуються.

Терміни для запам'ятовування

1. Ядро. 2. Індекс Гертвіга. 3. Клітина ядерного типу. 4. Клітина цитоплазматичного типу. 5. Інтерфазне (метаболічне) ядро. 6. Паранекроз. 7. Каріопікноз. 8. Каріорексис. 9. Каріолізис. 10. Ядерна оболонка (нуклеолема). 11. Ядерна ламіна. 12. Перинуклеарний простір. 13. Ядерна пора. 14. Комплекс пори. 15. Хроматин. 16. Гетерохроматин. 17. Структурний гетерохроматин. 18. Факультативний гетерохроматин. 19. Статевий хроматин (тільце Барра). 20. Еухроматин. 21. Нуклеосома. 22. Ядерце. 23. Зона ядерцевого організатора. 24. Нуклеолонема. 25. Каріоплазма. 26. Ядерний матрикс. 27. Клітинний цикл. 28. Інтерфаза. 29. Пресинтетичний період. 30. Синтетичний період. 31. Постсинтетичний період. 32. Мітоз. 33. Профаза. 34. Метафаза. 35. Анафаза. 36. Телофаза. 37. Веретено поділу. 38. Хромосома. 39. Центромера (первинна перетяжка). 40. Кінетохор. 41. Плече хромосоми. 42. Метацентрична хромосома. 43. Субметацентрична хромосома. 44. Акроцентрична хромосома. 45. Вторинна перетяжка хромосоми. 46. Супутник хромосоми. 47. Теломери. 48. Теломераза. 49. Диплоїдний набір хромосом. 50. Гаплоїдний набір хромосом. 51. Поліплоїдія. 52. Ендомітоз. 53. Мейоз. 54. Некроз. 55. Апоптоз. 56. Апоптозні тільця.

2

ЕМБРІОЛОГІЯ

2.1. СТАТЕВІ КЛІТИНИ. ЗАПЛІДНЕННЯ. ДРОБЛЕННЯ. ІМПЛАНТАЦІЯ

Ембріологія – загальнобіологічна наука, що вивчає закони утворення зародка і процес його розвитку. У сучасних умовах це наука, що бурхливо розвивається. Знання законів ембріології дає змогу успішно боротися з такими недугами, як чоловіча або жіноча неплідність, що стають дедалі поширенішими у розвинутих країнах світу, вибирати стать майбутньої дитини, створює можливість для раннього (задовго до народження дитини) прогнозування можливих вад розвитку тощо. Ембріологія надзвичайно тісно пов'язана з практичною медициною, зокрема з акушерством та гінекологією, медичною генетикою, ендокринологією, а також молекулярною біологією і біохімією.

У процесі індивідуального розвитку організму – **онтогенезі** – розрізняють два основних етапи: пренатальний та постнатальний онтогенез. Онтогенезові передують **прогенез** – процес утворення чоловічих та жіночих статевих клітин – **гамет**, які необхідні для виникнення нового організму. Тому прогенез називають ще **гаметогенезом**. У разі злиття чоловічої та жіночої статевих клітин утворюється одноклітинний зародок – **зигота**. З цього моменту розпочинається так званий **пренатальний онтогенез**, або розвиток організму до народження. Пренатальний онтогенез у людини в нормі продовжується близько 280 діб (40 тижнів). У пренатальному онтогенезі розрізняють **початковий період**, який охоплює 1–7 добу розвитку. У цей період у результаті послідовних мітотичних поділів із зиготи утворюється багатоклітинний організм – **бластоциста**, яка в кінці початкового періоду врістає у стінку матки (здійснюється процес **імплантації**).

З другого до восьмого тижня продовжується **зародковий період** розвитку, під час якого у складі зародка з'являються зачатки тканин, органів і систем. **Плодовий період** пренатального онтогенезу продовжується з третього до дев'ятого місяця і завершується народженням дитини. У цей період здійснюються процеси подальшого структурного і функціонального становлення тканин та органів плода, а також диференціації клітин, що їх утворюють. Прогенез, початковий і зародковий (ембріональний) періоди онтогенезу складають предмет вивчення власне ембріології. У ширшому розумінні ембріологія охоплює також плодовий і **ранній постнатальний (перинатальний) періоди** розвитку організму.

Постнатальний онтогенез розпочинається з моменту народження дитини і закінчується зі смертю організму. Завершуючи загальну характеристику онтогенезу, необхідно зазначити, що в кінці XIX ст. був сформульований основний біогенетичний закон (закон Геккеля—Мюллера), згідно з яким пренатальний онтогенез є коротким повторенням філогенезу, тобто індивідуальний розвиток зародка у скороченому вигляді повторює історичний розвиток свого виду.

Сперматозоїди (рис. 2.1). Процес утворення чоловічих статевих клітин має назву **сперматогенезу**. Здійснюється він у чоловічій статевій залозі — яєчку, в складі його звивистих сім'яних каналців. Детально процес сперматогенезу розглянуто в розділі "Чоловіча статева система".

Зрілий сперматозоїд людини має довжину близько 60 мкм. Передня овальна його частина називається головкою (її розміри: довжина — 4,5 мкм, ширина — 3 мкм, товщина — 1 мкм), задня — витягнутої ниткоподібної форми — хвостом. Між ними розташована зв'язувальна частина (шийка). Хвіст включає проміжну, основну та кінцеву (термінальну) частини. У головці сперматозоїда розміщене ядро з гаплоїдним набором хромосом. У хромосомному наборі сперматозоїда людини налічується двадцять дві **аутосоми** і одна **гоносома** (статеві хромосома). Вона буває X або Y. Відповідно до наявності X- або Y-хромосом сперматозоїди поділяють на два різновиди: ті, що несуть Y-хромосому (андроспермії), дають початок організмові чоловічої статі; сперматозоїди — носії X-хромосоми (гінекоспермії) у разі злиття з яйцеклітиною започатковують жіночий організм.

У передній частині головки ядро сперматозоїда у вигляді чохлика вкривають елементи видозміненого комплексу Гольджі, які мають назву **акросоми**. Це пухирці, заповнені гідролітичними ферментами — трипсином, гіалуронідазою, необхідними для розчинення оболонок яйцеклітини та успішної реалізації процесу запліднення. Зв'язувальна частина (шийка) сперматозоїда — вузька ділянка цитоплазми позаду ядра містить проксимальну центріоль (у ямці, утвореній ядром) і дистальну центріоль, від якої починається аксонемний комплекс хвоста. Останній побудований із 9 пар мікротрубочок на периферії і однієї пари у центрі. Окрім цього у шийці і хвості розташовані особливі елементи цитоскелету. Навколо центріолей у шийці містяться 9 **сегментованих колон**, які дистально пов'язані з 9-ма **щільними волокнами**, розташованими навколо мікротрубочок аксонемми у проміжному відділі хвоста. Щільні волокна у цьому відділі оточені локалізованими по спіралі мітохондріями, які формують так звану мітохондріальну піхву. Довжина проміжного відділу — 7 мкм. Мітохондрії забезпечують енергією рухову активність сперматозоїда.

У головному відділі хвоста (довжина його — приблизно 40 мкм) аксонема оточена **волокнистою піхвою**, утвореною **поздовжніми стовпами**, сполученими **ребрами**. Кінцева частина хвоста сперматозоїда довжиною приблизно 5 мкм, містить лише аксонемний комплекс.

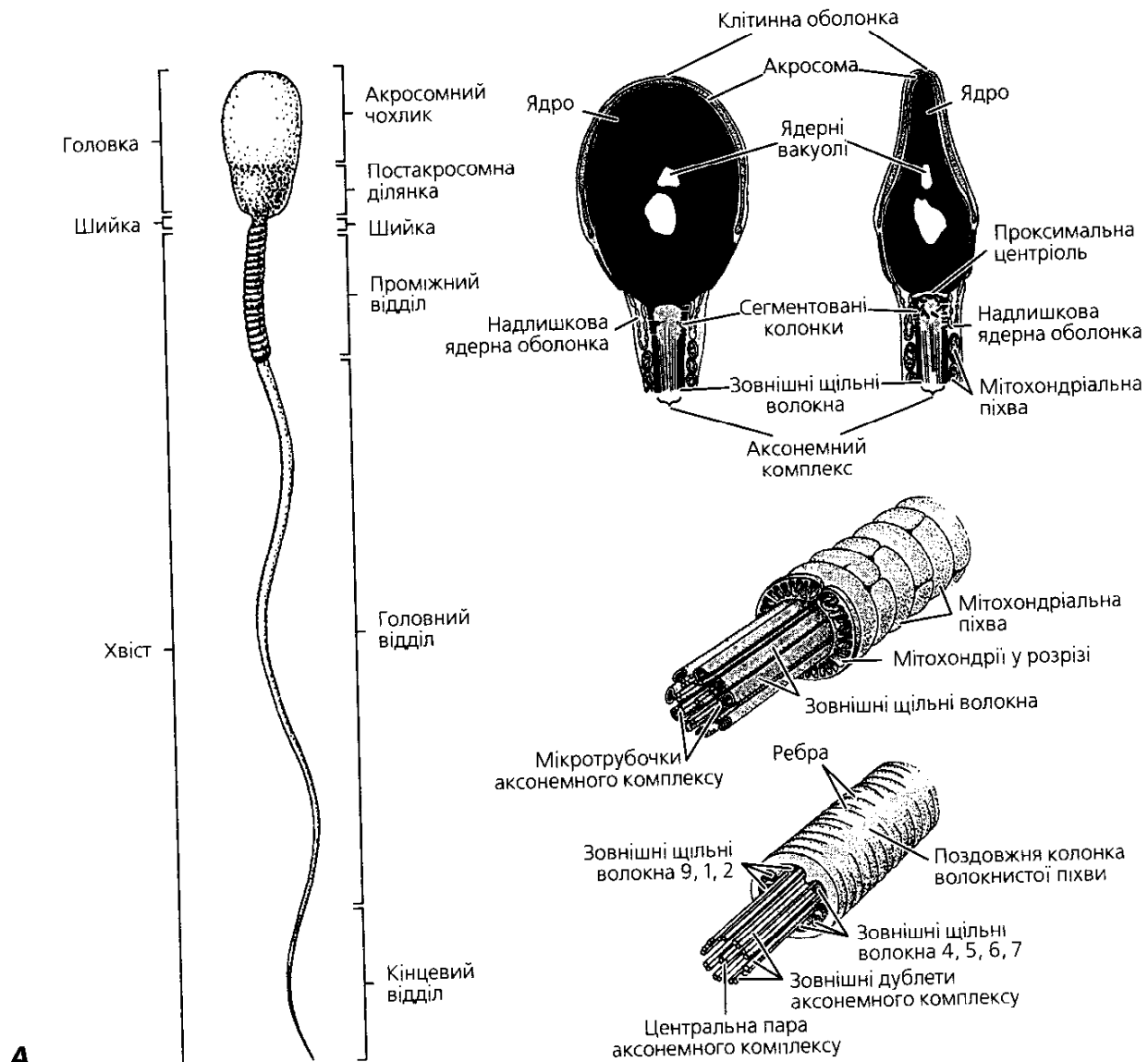


Рис. 2.1. Сперматозоїд: **A** – морфологія зрілого сперматозоїда людини; **B** – сканована електронна мікрофотографія сперматозоїда у порожнині матки, × 2000

Сперматозоїди мають низку функціональних особливостей, завдяки яким вони здатні запліднювати яйцеклітину. Так, завдяки наявності рухомого хвоста чоловічі статеві клітини здатні переміщатися у певному напрямку зі швидкістю до 50 мкм/с. Напрямок переміщення визначається властивістю сперматозоїдів рухатися до яйцеклітини, яка виділяє специфічні атрактанти сперматозоїдів – гіногамони (ці речовини поширені у тваринному світі, у людини поки що не знайдені). Здатність сперматозоїдів реагувати на хімічні сигнали-подразники має назву **хемотаксису**. Сперматозоїди можуть рухатися проти потоку рідини – продуктів секреції епітеліоцитів маткових труб і маткових залоз. Ця властивість називається **реотаксисом**. Оптимальним для життєдіяльності сперматозоїдів є слабколужне середовище, тоді як за умови кислого значення рН чоловічі статеві клітини втрачають рухомість, склеюються і швидко гинуть.

У людини в нормі під час **еякуляції (сім'явиверження)** виділяється 3–5 мл сперми, що містить близько 350 мільйонів сперматозоїдів. Для реалізації процесу запліднення загальна кількість сперматозоїдів у еякуляті повинна бути не меншою ніж 150 мільйонів, а їх концентрація в 1 мл сперми – не меншою ніж 60 мільйонів. За оптимальних умов (температури, рН середовища) сперматозоїди через 0,5–1 год після статевого акту можуть досягати порожнини матки, а через 1,5–2 год – ампулярної частини маткової труби, де відбувається їх контакт з яйцеклітиною. Здатність до запліднення яйцеклітини сперматозоїди зберігають 36–88 год після еякуляції.

Яйцеклітина (рис. 2.2). Жіночі статеві клітини утворюються у жіночій статевій залозі – яєчнику, а процес їх утворення має назву **овогенезу**. Овогенез включає три періоди – розмноження, росту та дозрівання, останній з названих періодів завершується після **овуляції** (вивільнення овоцита з яєчника) у матковій трубці. Детально характеристика процесу овогенезу наведена в розділі "Жіноча статева система".

Постовуляторна яйцеклітина людини має круглу форму, діаметр близько 130 мкм, вона оточена прозорою зоною, а також клітинами фолікулярного епітелію (зернистою зоною). Після взаємодії зі сперматозоїдами яйцеклітина завершує другий поділ мейозу, перетворюючись з овоцита II у зрілу яйцеклітину.

У ядрі яйцеклітини міститься гаплоїдний набір хромосом, що включає 22 аутосоми і одну статеву X-хромосому. Цитоплазма яйцеклітини багата на включення поживного матеріалу – **жовтка**. Останній являє собою ліпофосфопротеїнові комплекси високої енергетичної цінності, нагромаджені в мішечках комплексу Гольджі. Відповідно до кількості жовтка яйцеклітину людини відносять до **вторинно оліголецитальних** (маложовткових), ураховуючи цитопографію жовтка – до **ізолецитальних** (з рівномірним розподілом жовтка в цитоплазмі). Вторинна поява у процесі еволюції оліголецитальних яйцеклітин (людини і плацентарних ссавців) зумовлена тим, що у зв'язку з переходом зародка на живлення за рахунок організму матері відпадає необхідність у нагромадженні значних запасів жовтка. У цитоплазмі яйцеклітини міститься

добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, значна кількість рибосом, різних видів РНК, тубулінів. У периферійних зонах цитоплазми (під плазмолемою) овоцита зосереджена значна кількість так званих **кортикальних гранул**. Останні являють собою комплекси протеогліканів і глікопротеїнів, нагромаджені в складі мішечків комплексу Гольджі. Кортикальні гранули

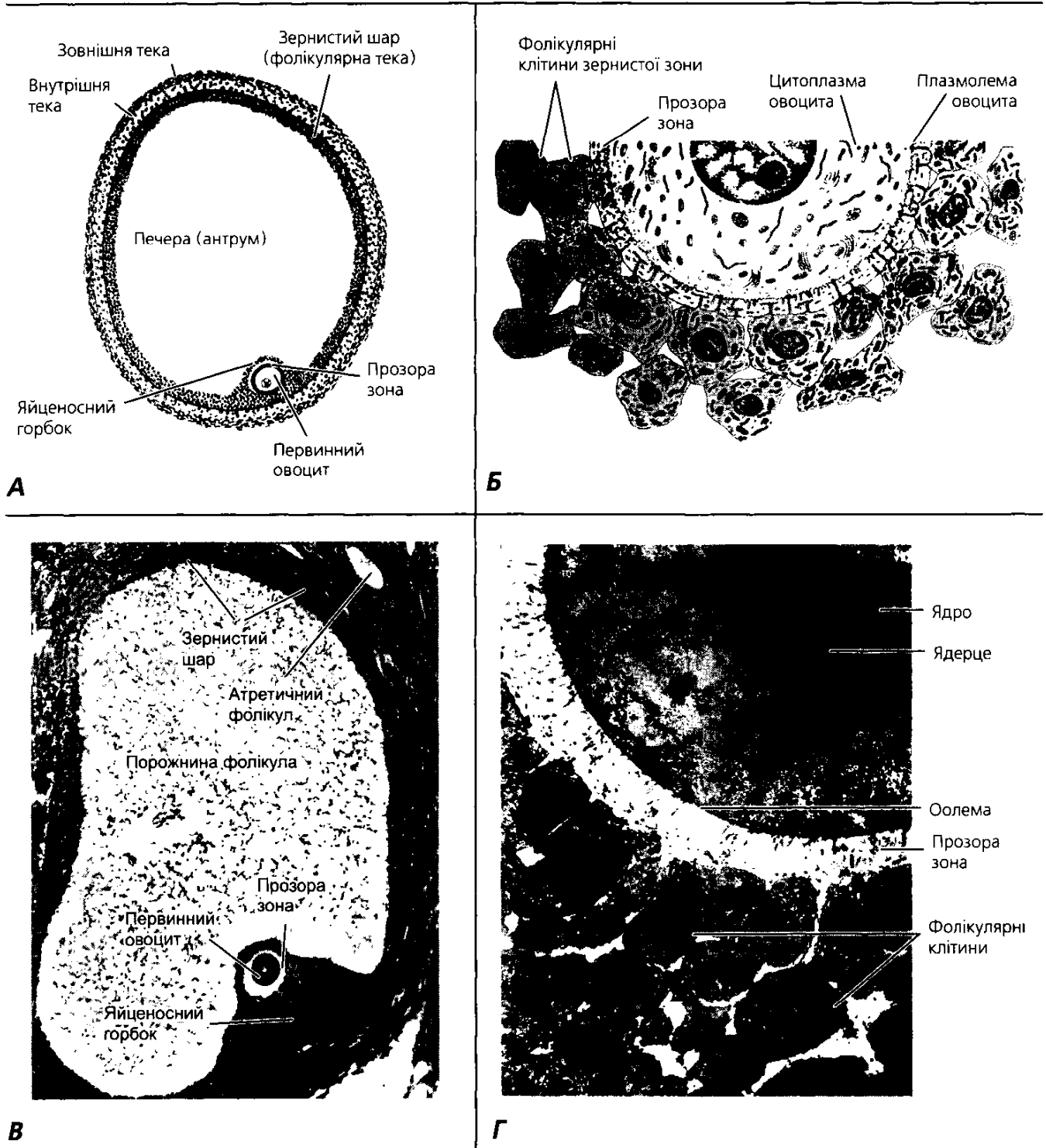


Рис. 2.2. Преовуляторний овоцит у складі третинного (зрілого) фолікула яєчника. Схематизовані рисунки за даними світлової (**А**) та електронної (**Б**) мікроскопії; **В** – мікрофотографія з гістологічного препарату преовулярного фолікула діаметром 10 мм, $\times 60$; **Г** – електронна мікрофотографія фрагмента первинного овоцита з прилеглими фолікулярними клітинами, $\times 1800$

забезпечують утворення непроникної для сперматозоїдів оболонки запліднення, яка забезпечує овоцит від поліспермії (проникнення у цитоплазму більше ніж одного сперматозоїда).

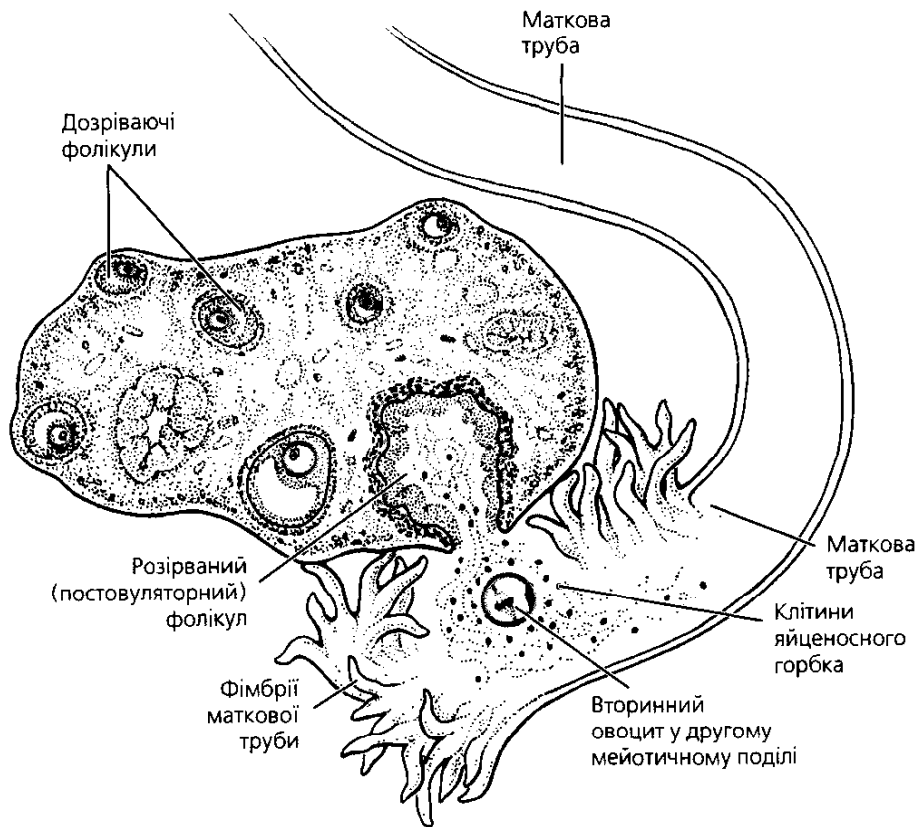
Протягом усього репродуктивного періоду життя жінки (приблизно з 15 до 50 років) дозріває і може бути запліднено близько 400–500 яйцеклітин, реальне ж число запліднених яйцеклітин звичайно значно менше. Резерв поживних речовин яйцеклітина використовує протягом 12–24 год з моменту овуляції, після чого незапліднена яйцеклітина гине.

Запліднення (рис. 2.3) – процес злиття чоловічої та жіночої статевих клітин, у результаті якого виникає одноклітинний зародок – **зигота**. У людини запліднення здійснюється в ампульній частині маткової труби. Яйцеклітина потрапляє туди пасивно – завдяки скороченням виростів труби (фімбрій), коливанням війок епітеліоцитів, а також у результаті перистальтичних скорочень м'язової оболонки маткової труби.

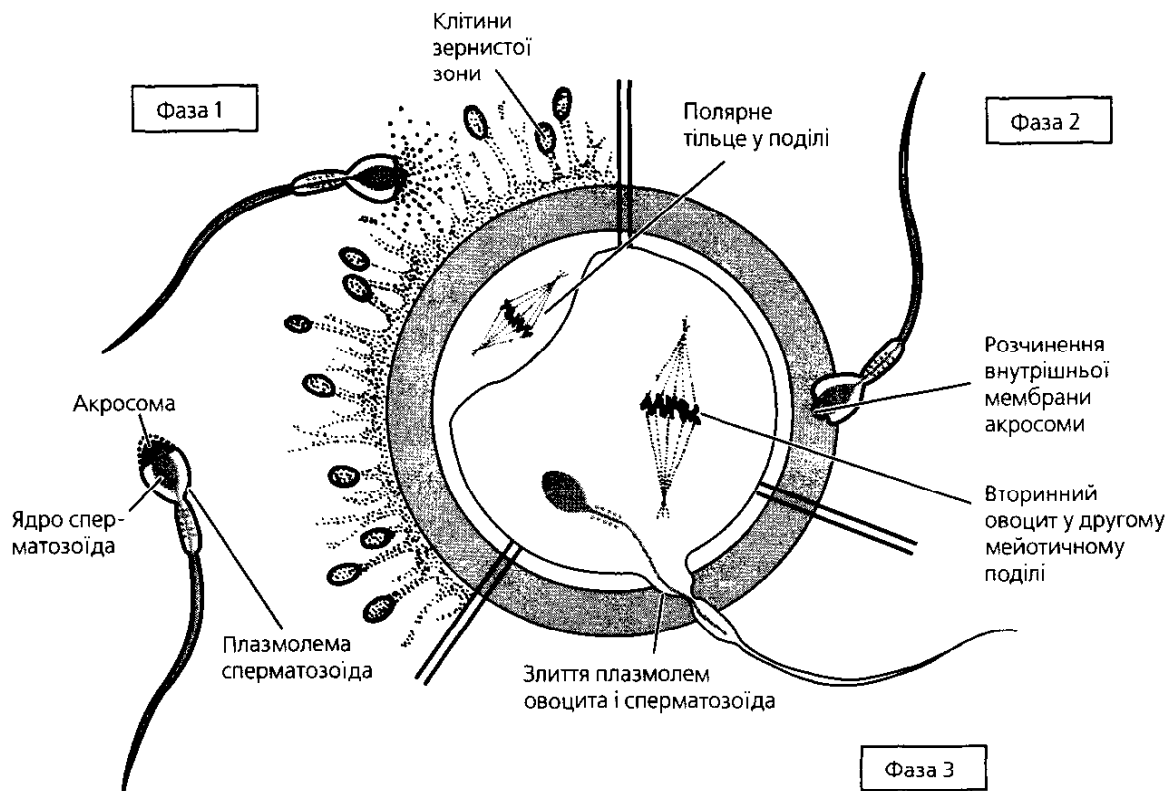
Сперматозоїди досягають ампульної частини маткових труб завдяки своїм фізіологічним особливостям – рухомості, хемотаксису та реотаксису. Слід пам'ятати, що підготовка сперматозоїдів до запліднення яйцеклітини починається ще під час проходження сім'яносних шляхів. Тоді відбувається модифікація поверхневих глікополімерів плазмолем (глікокаліксу) сперматозоїдів, що оберігає чоловічі статеві клітини від руйнування у статевих шляхах жінки. Після еякуляції сперматозоїди можуть протягом кількох діб зберігатись у неактивному стані в дистальній частині перешийку маткової труби. Після овуляції такі "депоновані" сперматозоїди активуються і починають переміщатися назустріч яйцеклітині, до ампули яйцевода.

Сперматозоїди, які щойно потрапили у жіночі статеві шляхи, не здатні до запліднення. Для набуття цієї здатності вони повинні пройти **капацитацію** та **акросомну реакцію**. Основна суть капацитації, яка відбувається у матковій трубці і триває в людини приблизно 7 годин, полягає у взаємодії між сперматозоїдом і поверхнею слизової оболонки маткової труби. При цьому глікопротеїнове покриття і білки сім'яної рідини видаляються з плазматичної мембрани акросомної ділянки сперматозоїда. Тільки капацитовані сперматозоїди можуть здійснити акросомну реакцію і проникнути крізь променистий вінець яйцеклітини.

Акросомна реакція відбувається після зв'язування сперматозоїда з прозорою зоною і викликається білками останньої. Суть реакції полягає у звільненні ензимів, необхідних для penetрації прозорої зони, – акрозину та трипсиноподібних речовин. З близько 350 мільйонів сперматозоїдів, що потрапляють у жіночі статеві шляхи під час еякуляції, лише 300–500 досягають місця запліднення і тільки один з них запліднює яйцеклітину, а інші лише допомагають йому долати бар'єри, які оточують овоцит. У процесі запліднення сперматозоїд повинен послідовно подолати три бар'єри: зернисту зону, прозору зону і плазмолему яйцеклітини. Капацитовані сперматозоїди легко проникають крізь клітини зернистої зони.



A



B

Рис. 2.3. Запліднення: **A** – первинний овоцит викидається під час овуляції зі зрілого фолікула яєчника і внаслідок скорочення фімбрій і руху війок маткової труби потрапляє у її ампульну частину; **B** – послідовні фази penetрації сперматозоїда через оболонки яйцеклітини: фаза 1 – адгезія; фаза 2 – проникнення через прозору зону; фаза 3 – проникнення ядра і проксимальної центріолі сперматозоїда через плазмолему овоцита

Прозора зона – важливий бар'єр на шляху сперматозоїда. Вона побудована головним чином з глікопротеїнів – ZP1, ZP2, ZP3. Прозора зона забезпечує зв'язування сперматозоїда, а також індукує акросомну реакцію. Зв'язування забезпечується білком ZP3, до якого сперматозоїд має рецептори. Водночас цей процес запускає акросомну реакцію, яку можна розглядати як різновид екзоцитозу. При цьому зовнішня мембрана акросоми і клітинна мембрана сперматозоїда зливаються, а ферменти акросоми, що вивільняються, розщеплюють молекули прозорої зони і в останній формується вузький канал, крізь який проникає сперматозоїд. Первинна адгезія сперматозоїда з овоцитом частково опосередковується взаємодією інтегринів поверхні овоцита та їхніх лігандів на поверхні сперматозоїда. Після адгезії плазматичні мембрани сперматозоїда і яйцеклітини зливаються і в цитоплазму овоцита входять головка і хвіст сперматозоїда, тоді як його плазмалема залишається фіксованою до поверхні овоцита.

Після penetрації сперматозоїда в цитоплазму овоцита розпочинається **кортикальна реакція**. Остання полягає у викиданні матеріалу кортикальних гранул за межі овоцита. Високомолекулярні біополімери кортикальних гранул під час взаємодії з глікокаліксом плазмалеми овоцита утворюють непроникну для сперматозоїдів **оболонку запліднення**. Прозора зона міняє свою структуру і склад, щоб запобігти зв'язуванню і penetрації інших сперматозоїдів. Цим забезпечується моноспермність запліднення.

У цитоплазмі заплідненого овоцита здійснюється низка послідовних змін. Зокрема, завершується другий поділ дозрівання, в результаті якого з овоцита II утворюється зріла яйцеклітина і одне полярне тільце. Ядро сперматозоїда після проникнення в овоцит рухається вперед і перетворюється у **чоловічий пронуклеус**. З ядра яйцеклітини формується **жіночий пронуклеус**. Кожний з пронуклеусів реплікує свою ДНК, після чого вони втрачають ядерні оболонки й утворюють загальну метафазну пластинку зиготи з веретенем поділу. Таким чином забезпечується диплоїдність клітин майбутнього зародка. Взаємодією пронуклеусів завершується власне запліднення. У складі шийки сперматозоїда в яйцеклітину потрапляє центріоль, необхідна для поділу зиготи. Окрім батьківських хромосом сперматозоїд вносить в новий організм свій мітохондріальний генетом разом з мітохондріями, а також сигнальний білок дроблення.

У зиготі відбувається активний перерозподіл цитоплазматичного матеріалу, який має назву **ооплазматичної сегрегації**. При цьому формуються так звані **презумптивні зони** – ділянки цитоплазми зиготи, з яких ймовірно розвиватимуться ті або інші частини організму зародка.

Дроблення (рис. 2.4) – наступний після запліднення період життя зародка, котрий включає низку послідовних мітотичних поділів, у результаті яких зигота перетворюється у багатоклітинний організм. Дроблення охоплює проміжок з першої до кінця шостої доби. Характерною його особливістю є дуже короткий період інтерфази між двома послідовними мітозами, внаслідок чого розміри новоутворених клітин зародка прогресивно зменшуються. Клітини, з

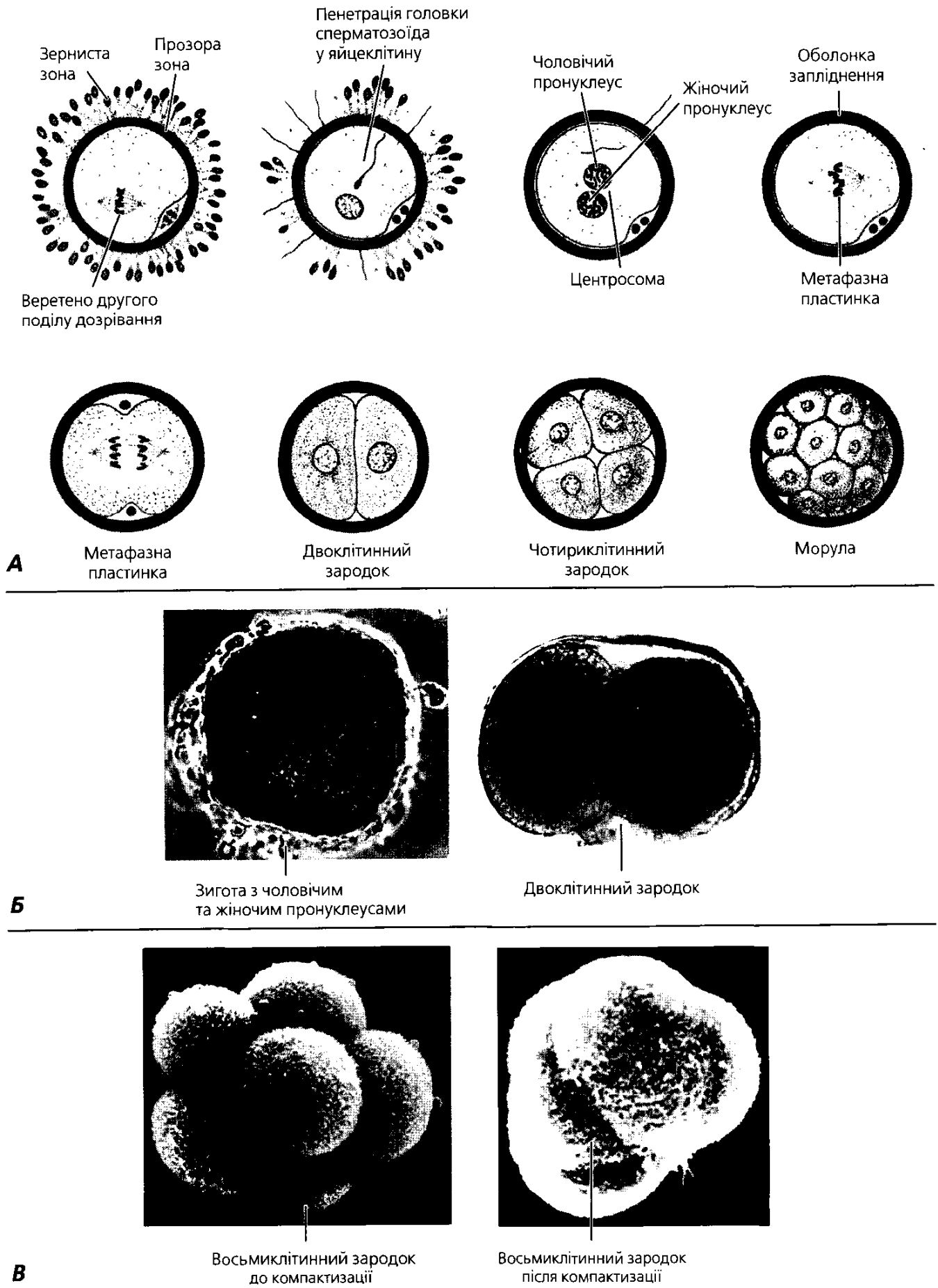


Рис. 2.4. Дроблення: **A** – схема послідовних етапів запліднення і дроблення; **B** – фазово-контрастне зображення зиготи та двоклітинного зародка людини; **B** – сканована електронна мікрофотографія восьмиклітинного зародка

яких побудований зародок у період дроблення, мають назву **бластомерів**. Унаслідок послідовного зменшення величини бластомерів розміри зародка шостої доби розвитку не перевищують розмірів зиготи, так що бластоцита вміщається у просторі, обмеженому оболонкою запліднення. Дроблення завершується, коли розмір бластомерів наближається до розміру соматичних клітин організму.

Для зиготи людини характерне повне, субеквальне, асинхронне дроблення. Ці терміни означають, що борозна дроблення проходить через усю зиготу або зародок; утворювані бластомери майже однакові за розмірами (субеквальні); різні бластомери вступають у мітотичний поділ неодноразово (асинхронно).

На восьмиклітинній стадії бластомери формують нещільний конгломерат клітин. Однак уже після третього поділу дроблення, приблизно через 3 доби після запліднення, вони максимально збільшують площу міжклітинних контактів, утворюючи компакту клітинну масу, яка утримується разом завдяки щільним контактам. Цей процес, що має назву **компактизації**, призводить до відокремлення зовнішніх клітин від внутрішніх, які сполучаються між собою щільними контактами (нексусами). На цій стадії зародок має назву **морули** (тутової ягоди). Центральні клітини морули зв'язані нексусами, через які здійснюється інформаційна міжклітинна взаємодія, вони формують внутрішню клітинну масу. Периферійні клітини, пов'язані щільними контактами, утворюють бар'єр, який обмежує внутрішнє середовище морули. Вони формують зовнішню клітинну масу (трофобласт).

На 4-ту добу після запліднення зародок потрапляє у матку. У цей час в ньому виникає порожнина – **бластоцель**, заповнена рідиною, яка транспортується всередину зародка з його мікрооточення клітинами трофобласта. Ембріон тепер має назву **бластоцисти**. Він має вигляд пухирця, стінку якого утворюють видовжені клітини **трофобласта**. Всередині міститься бластоцель, на одному з полюсів на внутрішній поверхні трофобласта локалізована **внутрішня клітинна маса**, або **ембріобласт**. З ембріобласта розвивається власне зародок і деякі позазародкові органи (часткове або повне розділення внутрішньої клітинної маси призводить до утворення близнюків). З трофобласта утворюється хоріон – зародкова частина плаценти. До кінця 4-ї доби розвитку продуковані клітинами трофобласта ензими розчиняють оболонку запліднення (видозмінену прозору зону), створюючи цим передумови для наступної імплантації.

Імплантація (рис. 2.5) – процес вростання зародка у слизову оболонку матки, який здійснюється на 7–8-му добу розвитку. До цього часу зародок під впливом перистальтичних скорочень, руху війок і переміщення секрету епітеліоцитів маткової труби проходить від ампульної частини останньої до порожнини матки. Це, так званий, трубний період життя зародка (перша–четверта доба). З п'ятої до сьомої доби у порожнині матки знаходиться зародок у вигляді вільної бластоцисти (не зв'язаної з певною ділянкою ендометрію).

Живлення зародка у названі періоди здійснюється частково за рахунок поживних речовин овоцита, частково – за рахунок секрету маткових труб і залоз ендометрію. Сьому–восьму добу, коли бластоциста вступає у контакт зі слизовою оболонкою матки, вважають критичним періодом розвитку, оскільки існує загроза, що внаслідок тих чи інших причин вростання в ендометрій не здійсниться і зародок загине. Розрізняють дві фази імплантації – адгезію та інвазію.

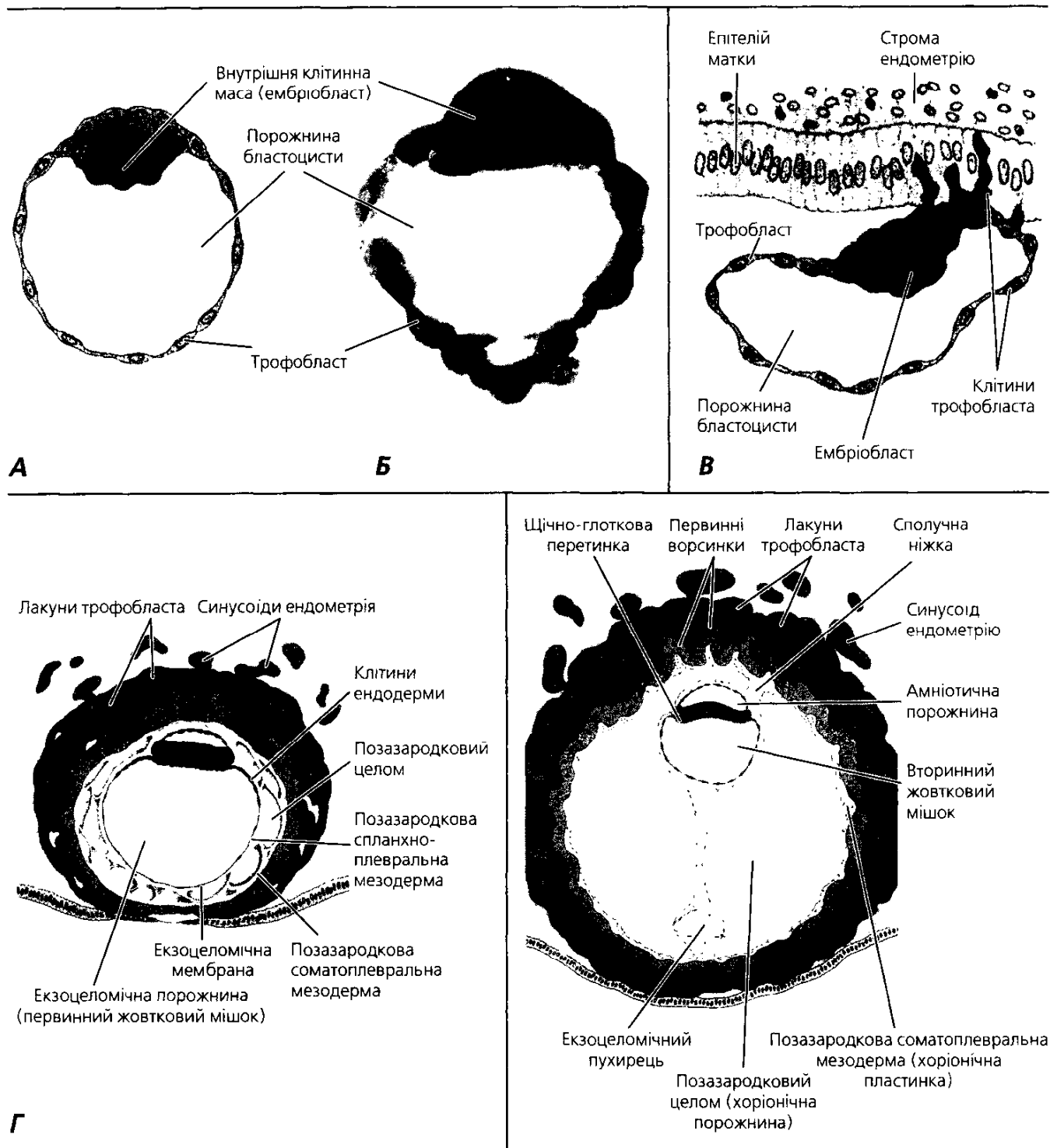


Рис. 2.5. Імплантація: **А** – схема будови зародка (бластоцисти) людини на 4–5-ту добу розвитку; **Б** – мікрофото препарату 107-клітинного зародка людини; **В** – вростання трофобласта ембріонального полюса бластоцисти у слизову оболонку матки на 5–6-ту добу після запліднення; **Г** – схема будови зародка людини на момент завершення імплантації (12-та доба розвитку)

Адгезія (прилипання) полягає у прикріпленні бластоцисти до поверхні ендометрію. Звичайно бластоциста прикріплюється між вивідними протоками двох сусідніх маткових залоз, що свідчить про важливу роль їх секреторних продуктів у реалізації адгезії. У свою чергу, секреція маткових залоз залежить від продукції прогестерону жовтим тілом яєчника. Без створення в організмі певного гормонального фону, без відповідної гормонозалежної перебудови слизової оболонки матки імплантація не може бути успішною. Існують докази того, що в основі першої фази імплантації лежить механізм взаємодії високомолекулярних глікополімерів секрету маткових залоз і глікокалікса клітин ендометрію зі специфічними білками–лектинами поверхні бластоцисти.

Інвазія (вростання) бластоцисти у слизову оболонку матки здійснюється за участю ферментних систем трофобласта. Під їх впливом спершу руйнуються епітеліоцити, потім сполучна тканина і, нарешті, стінка судин ендометрію. При цьому бластоциста втоплюється в імплантаційну ямку, обростає сполучною тканиною. Дефект епітелію заростає у результаті проліферації епітеліоцитів ендометрію. До того часу, поки трофобласт не розчинив стінку судин ендометрію і не вступив у контакт з материнською кров'ю, триває **гістіотрофний період** ембріогенезу. Він охоплює перші чотири тижні розвитку. Живлення зародка у цей період здійснюється за рахунок засвоєння поживних речовин із секрету маткових залоз і продуктів руйнування трофобластом тканин ендометрію. З моменту контакту зародка з материнською кров'ю і до народження дитини (з другого по дев'ятий місяць) триває **гематотрофний (гемотрофний) період**. У цей період постачання зародка і плода поживними речовинами, газообмін здійснюються за рахунок крові материнського організму.

У ряді випадків (звуження маткової труби, неправильний напрям переміщення бластоцисти) ембріон може не досягти порожнини матки. Найчастіше результатом цього є так звана трубна вагітність, за якої трофобласт зародка вростає у слизову оболонку маткових труб. Така аномалія імплантації може бути причиною розриву маткової труби внаслідок збільшення розмірів зародка, спричинитися до кровотечі і смерті жінки. Описані також випадки вростання зародка в тканини яєчника, очеревину і навіть паренхіму печінки.

Необхідно зазначити, що в медичній практиці багатьох розвинених країн світу лікування чоловічої та жіночої неплідності зараз широко застосовують промідуру так званого штучного екстракорпорального запліднення. Перша штучна запліднена організмом матері -- Лора Браун народилася у 1978 р. у Великій Британії. Її "хрещеними батьками" були англійські ембріологи Едвардс і Стейнгоу. Починаючи з 1986 р. у світі щоденно народжується 2–4 дитини зачатих поза організмом матері. На кінець 2000 р. в світі нараховувалося уже понад 70 тисяч таких дітей. Для здійснення екстракорпорального запліднення зібрані і відповідним чином підготовані яйцеклітини та сперматозоїди інкубують у спеціальних живильних середовищах, де відбувається їх життєв. утворення зиготи і реалізуються початкові етапи ембріогенезу. Після цього зародок підсаджують у матку, де здійснюється його подальший розвиток. У переважній більшості центрів екстракорпорального запліднення приблизно 20–40% отриманих емб-

ріонів вдається успішно імплантувати в матку, частота нормальних пологів становить 10–15%. У зв'язку з розвитком хімічної індустрії і хімізацією сільськогосподарського виробництва, нагромадженням в організмі важких металів, зловживанням лікарськими препаратами, курінням, алкоголем зараз кожна десята сім'я має проблеми із зачаттям, так що у перспективі цей метод буде поширюватися.

У зв'язку з розробкою сучасних репродуктивних технологій з'явилося нове медичне і юридичне поняття — так зване сурогатне материнство: від жінки з видаленою маткою, або протипоказання щодо виношування плода оперативним шляхом отримують овоцити: використовуючи сперму чоловіка або донора, проводять екстракорпоральне запліднення; зародок на стадії 18–32 бластомерів підсаджують у матку іншої жінки, яка виношуватиме плід до моменту пологів. Під час проведення екстракорпорального запліднення можливим є вибір статі майбутньої дитини: із отриманих кількох бластоцист беруть по одному бластомеру; аналізуючи хромосомні набори цих клітин, визначають наявність у них X- або Y-статевої хромосоми; бластоцисту з бажаним хромосомним набором підсаджують у матку. Успішно апробована підсадка в матку ембріонів, що були на деякий час заморожені за температури рідкого азоту. Доведена також можливість кріоконсервації овоцитів і сперми.

Протягом останніх років поширення набула пересадка гамет у маткову трубу. Для цього яйцеклітини, отримані з яєчників жінки, разом із сперматозоїдами батька помішають у маткову трубу, де відбувається запліднення. Розроблені методи так званого збагачення сперми, коли із сім'яної рідини видаляють дефектні або неповноцінні сперматозоїди. Практикується відмивання сперматозоїдів від антитіл, наявних у спермі, що можуть бути причиною неплідності. Розроблена методика вибору статі майбутньої дитини: за допомогою диференційного центрифугування або електрофорезу отримують фракції сперматозоїдів — носіїв X- або Y-хромосоми (андросперміїв або гінекосперміїв); у разі внесення у статеві шляхи жінки таких очищених фракцій сперматозоїдів стать майбутньої дитини може бути визначена ще до початку розвитку ембріона. Розроблено мікрохірургічні операції на яйцеклітині, які полегшують її запліднення. Зокрема, використовується метод інтрацитоплазматичної ін'єкції сперми: з метою штучного запліднення сперматозоїд у лабораторних умовах вводиться безпосередньо у яйцеклітину. Зародок на ранніх етапах розвитку підсаджують у матку, де він розвивається. Наведені окремі приклади показують, що вже нині медична ембріологія дає змогу усувати багато форм патології репродуктивної функції, які ще донедавна вважалися невиліковними.

Розвиток медичної ембріології дає змогу розробляти нові методи лікування різноманітних захворювань. Так, протягом останніх років розроблено клонування ембріонів з метою так званої клітинної терапії. З яйцеклітини видаляється ядро, а замість нього вглиб овоплазми вводиться ядро клітини яйценосного горбка, фібробласта або іншої соматичної клітини. Ін'єкована диплоїдним набором хромосом яйцеклітина інкубується у розчині біоактивних речовин, які забезпечують початок дроблення. На 4–5-й день клонування утворюється бластоциста, що складається приблизно зі 100 бластомерів. Із бластоцисти видаляють внутрішню клітинну масу, яку продовжують інкубувати з

метою отримання популяції стовбурових клітин. Останні диференціюються у різноманітні зрілі форми стовбурових клітин, що можуть вводитися пацієнту, від якого був отриманий ін`скований в овоплазму генетичний матеріал. Наприклад, вирощені подібним чином інсулоцити підшлункової залози можуть використовуватися для лікування діабету, нервові клітини — для відновлення ушкодженого спинного мозку або лікування паркінсонізму.

Терміни для запам`ятовування

1. Ембріологія. 2. Онтогенез. 3. Прогенез. 4. Біогенетичний закон. 5. Сперматозоїд. 6. Головка сперматозоїда. 7. Хвіст сперматозоїда. 8. Акросома. 9. Хемотаксис. 10. Реотаксис. 11. Еякуляція. 12. Яйцеклітина. 13. Жовток. 14. Вторинно оліголецитальна яйцеклітина. 15. Кортикальні гранули. 16. Запліднення. 17. Зигота. 18. Капацитація. 19. Пенетрація сперматозоїда в яйцеклітину. 20. Кортикальна реакція. 21. Оболонка запліднення. 22. Моноспермність запліднення. 23. Пронуклеуси. 24. Ооплазматична сегрегація. 25. Презумптивні зони зиготи. 26. Дроблення. 27. Морула. 28. Бластомери. 29. Бластоцель. 30. Повне субеквальне асинхронне дроблення. 31. Компактизація. 32. Ембріобласт. 33. Трофобласт. 34. Бластоциста. 35. Імплантація. 36. Фаза адгезії. 37. Фаза інвазії. 38. Гістіотрофний період живлення. 39. Гематотрофний період живлення. 40. Екстракорпоральне запліднення.

2.2. ГАСТРУЛЯЦІЯ. ГІСТО- І ОРГАНОГЕНЕЗ. ПОЗАЗАРОДКОВІ ОРГАНИ

Гастрюляція – період ембріогенезу, коли виникають зародкові листки – ектодерма, ендодерма, мезодерма – і зародок набуває тришарової будови. Одночасно зі змінами в організмі зародка здійснюється розвиток позазародкових органів, призначення яких полягає у створенні необхідних умов для життєдіяльності зародка (забезпеченні трофіки, газообміну тощо). Гастрюляція у людини охоплює період з 14-ї по 17-ту добу пренатального онтогенезу.

Їй передують процеси, що відбуваються протягом другого тижня розвитку. У цей період ембріобласт розділяється на два шари – **епібласт** та **гіпобласт**, тобто здійснюється процес так званої делямінації. **Гіпобласт** – це шар маленьких кубічних клітин, обернений у бластоцель. Клітини гіпобласта виокремлюються із внутрішньої клітинної маси внаслідок слабкої адгезійної взаємодії між ними; з гіпобласта утворюється позазародкова ендодерма. Проліферуючі клітини гіпобласта мігрують по внутрішній поверхні трофобласта і формують щільно прилеглу до нього стінку первинного жовткового мішка, або екзоцеломічну мембрану (Гейзера); первинний жовтковий мішок має іншу назву «екзоцеломічна порожнина».

Серед клітин ембріобласта, що лишилися після виселення гіпобласта, виникає маленька порожнина. Вона розширюється і перетворюється на амніотичну порожнину. Шар високих циліндричних клітин, який утворює дно амніотичної порожнини і прилягає до гіпобласта, має назву **епібласта**. Решта стінки амніотичної порожнини, що прилягає до трофобласта, утворена клітинами **амніобластами**.

Епібласт і гіпобласт разом утворюють двошаровий зародковий диск (рис. 2.5, Г; 2.6). З часом між трофобластом (останній тепер є диференційованим на внутрішній, клітинний, шар – **цитотрофобласт** і зовнішній, симпластичний, шар – **синцитіотрофобласт**) і екзоцеломічною мембраною з'являється нова популяція клітин, які формують ніжну пухку сполучну тканину – **позазародкову мезодерму** (походження її нині дискутується). Вона заповнює усі простори між трофобластом ззовні та амніоном і екзоцеломічною мембраною – зсередини. Пізніше у позазародковій мезодермі виникають порожнини, які зливаються і формують **позазародковий целом** або **порожнину хоріона**.

До 13–14-ї доби з гіпобласта виселяються клітини, які проліферують і поступово формують нову порожнину, відому під назвою вторинного або **дефінітивного жовткового мішка**. Останній є значно меншим, ніж первинна екзоцеломічна порожнина або первинний жовтковий мішок. Під час формування дефінітивного жовткового мішка великі частини екзоцеломічної порожнини стискаються і з них утворюються екзоцеломічні міхурці, які часто можна спостерігати у хоріонічній порожнині, що значно розширюється. Ту частину позазародкової мезодерми, що вистеляє трофобласт та амніон, називають **позазародковою соматоплеврою**, а ту, що оточує жовтковий мішок, – **поза-**

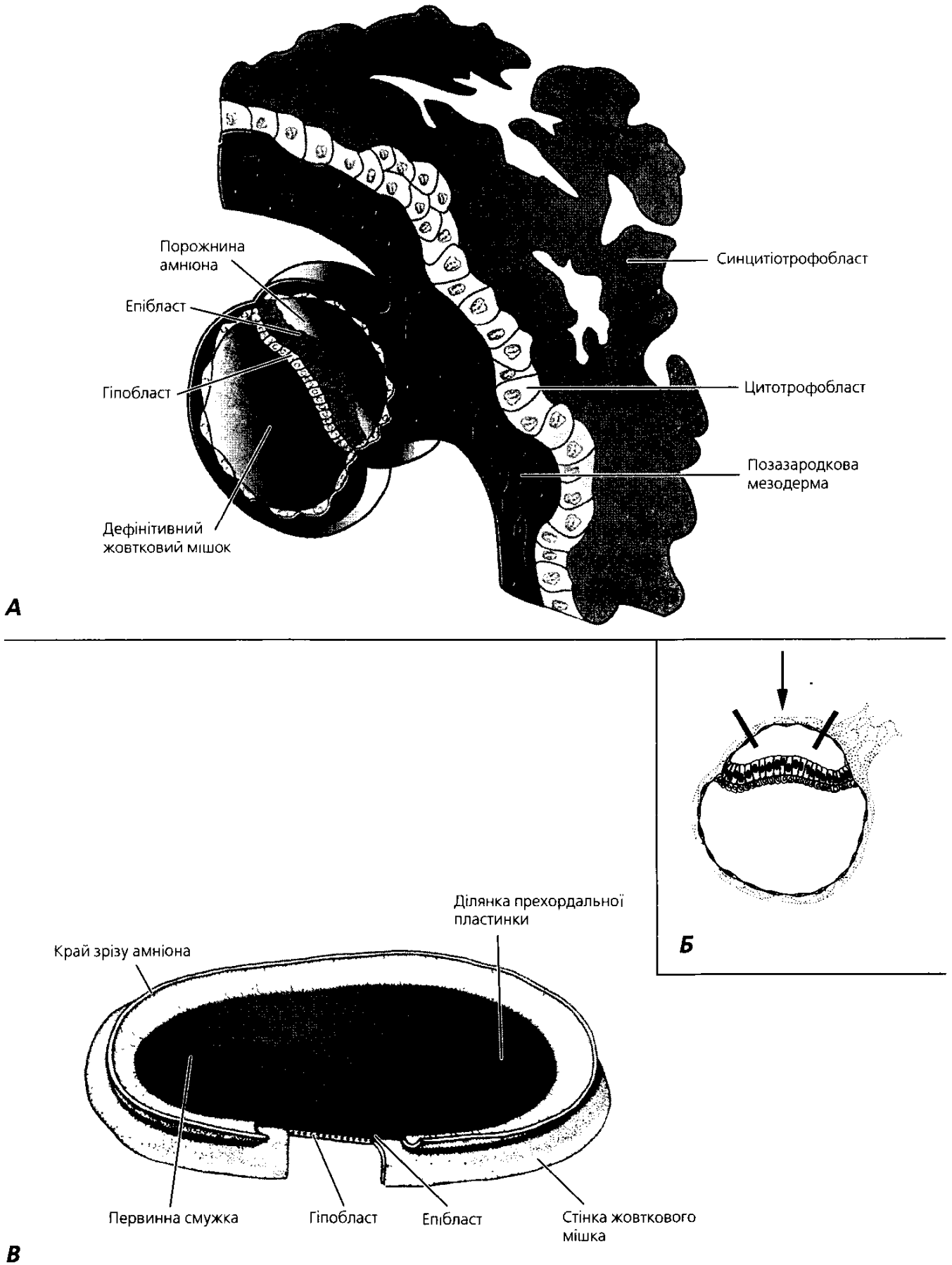


Рис. 2.6. Двошаровий зародковий диск на 14 добу розвитку. **А** – загальний вигляд зародка; **Б** – схема доступу до поверхні зародкового диска показано на фрагменті В; **В** – вигляд зародка з боку амніотичної порожнини, первинна смужка формує неглибоку борозну в каудальному відділі епібласта

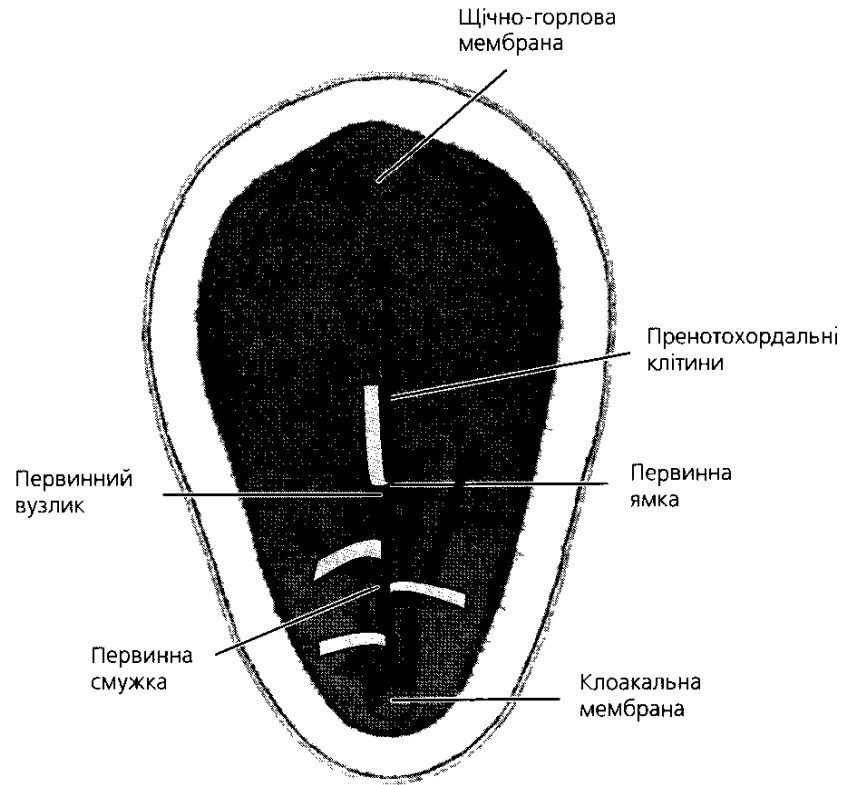
зародковою спланхноплеврою. Тяж позазародкової мезодерми, на якому ніби підвішений зародок у хоріонічній порожнині, сполучає його з хоріоном і має назву **амніотичної, або сполучної, ніжки.** У подальшому з неї утворюється пупковий канатик (рис. 2.13).

Гастроляція починається від 14-ї доби розвитку з формування первинної смужки на поверхні епібласта. Спочатку вона виражена слабо, але на 15–16-ту добу її добре видно у вигляді потовщення із вузькою борозною посередині (рис. 2.7). Вона локалізується у каудальній частині посередині зародкового диска, тягнеться у краніокаудальному напрямку. Краніально смужка закінчується круглим потовщенням – **первинним вузликом** (вузлик Гензена), посередині якого є заглибина – **первинна ямка.** Клітини епібласта мігрують у напрямку первинної смужки, тут вони набувають пляшкоподібної форми, відокремлюються від епібласта й зіслизають під нього. Перші клітини мігрують через первинну смужку досередини, зміщують гіпобласт і формують **зародкову ендодерму.** Пізніше мігрують клітини, які займають позицію між епібластом і новоутвореною ендодермою, формуючи **мезодерму.** Клітини, що залишаються у складі епібласта, утворюють **ектодерму.** Таким чином, у процесі гастроляції епібласт дає початок усім трьом зародковим листкам ембріона. У подальшому мезодерма розростається латерально і краніально у вигляді мезодермальних крил.

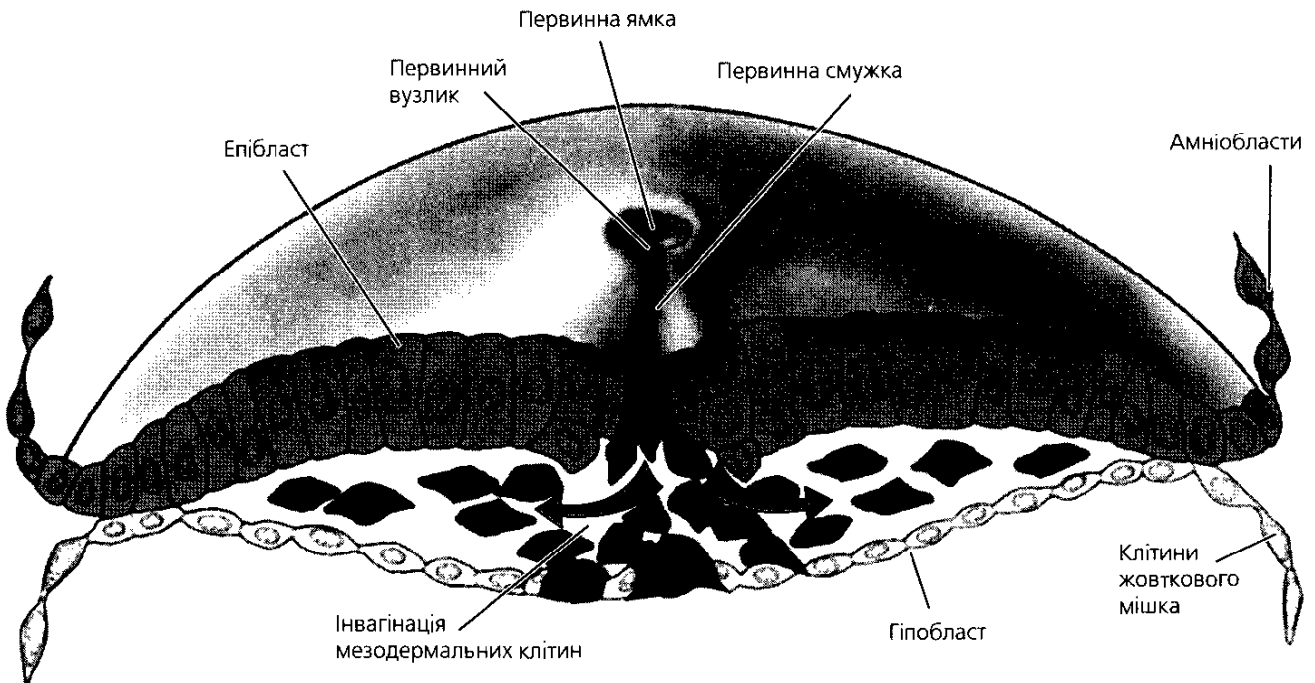
Клітини, які інвагінують у первинну ямку, рухаються у краніальному напрямку, формуючи **нотохорду** – зачаток осьового скелета зародка. Простір між зародковими листками заповнює ембріональна сполучна тканина – **мезенхіма.** За будовою вона нагадує сіточку, утворену клітинами зірчастої форми, що контактують своїми відростками; міжклітинні проміжки заповнені основною міжклітинною речовиною напіврідкої консистенції і тонкими фібрилами. Джерелом утворення мезенхіми є мезодерма, меншою мірою – екто- і ендодерма. Відповідно до цього розрізняють так звану ентомезенхіму, яка розвивається з енто- і мезодерми, і ектомезенхіму, що має ектодермальне походження. Морфологічно між цими різновидами мезенхіми немає різниці, однак вони дають початок різним структурам зародка: ентомезенхіма – тканинам внутрішнього середовища, ектомезенхіма – слуховим кісточкам, сполучній тканині голови тощо.

У стінці жовткового мішка в кінці другого тижня розвитку починають утворюватися кров'яні острівці та зачатки первинних кровоносних судин. В амніотичну ніжку із задньої частини кишкової ендодерми востає пальцеподібний відросток – **алантоїс.** Судини жовткового мішка проростають у стінку алантоїса і ворсинки хоріона. Останні омиває материнська кров. Сформований у результаті описаних процесів **алантохоріон** забезпечує живлення і дихання плода на ранньому етапі його розвитку.

Гісто- та органогенез зародка здійснюються у результаті розмноження, міграції, диференціації клітин, що його складають, установлення міжклітинних контактів і загибелі частини клітин. З 17-ї по 20-у добу триває пресомітний пе-



A



B

Рис. 2.7. Гаструлляція: формування ембріональної ендодерми та мезодерми на 16-ту добу розвитку. **A** – напрямок переміщення поверхневих клітин епібласта через первинну смужку та первинний вузлик (суцільні лінії) з наступною міграцією між епібластом та гіпобластом (пунктирні лінії); **B** – інвагінація клітин епібласта з утворенням зародкової ендодерми та мезодерми

ріод, з 20-ї доби починається сомітний період розвитку (рис. 2.8). На 20-ту добу ембріогенезу шляхом утворення тулубових складок (цефалокаудальних та бічних) здійснюється відокремлення власне зародка від позазародкових органів, а також зміна його плоскої форми на циліндричну (рис. 2.12). Одночасно дорсальні ділянки мезодерми зародка діляться на окремі сегменти, розташовані з обох боків хорди, – **соміти**. На 21-шу добу в організмі зародка є 2–3 пари сомітів. Соміти починають утворюватися з III пари, I і II пари з'являються дещо пізніше. Кількість сомітів поступово наростає: на 23-тю добу розвитку налічується 10 пар сомітів (рис. 2.9), на 25-ту – 14 пар, на 27-му – 25 пар, у кінці п'ятого тижня кількість сомітів в ембріоні досягає 43–44 пар. На основі підрахунку числа сомітів можна приблизно визначити термін розвитку (сомітний вік) ембріона.

Із зовнішньої частини кожного соміта виникає **дерматом**, із внутрішньої – **склеротом**, із середньої – **міотом** (рис. 2.10). Дерматом стає джерелом розвитку дерми шкіри, склеротом – хрящової та кісткової тканин, міотом – скелетних м'язів спинної частини зародка. Вентральні ділянки мезодерми – **спланхнотом** – не сегментуються, а поділяються на вісцеральний та парієтальний листки, з яких розвиваються серозні оболонки внутрішніх органів, м'язова тканина серця та кора надниркових залоз. З мезенхіми спланхнотом утворюються кровоносні судини, клітини крові, сполучна та гладка м'язова тканини зародка. Ділянка мезодерми, що зв'язує соміти із спланхнотомом, поділяється на сегментні ніжки – **нефрогонотом**, які служать джерелом розвитку нирок і статевих залоз, а також парамезонефральних проток. З останніх утворюється епітелій матки і яйцеводів.

У процесі диференціації зародкової ектодерми утворюється нервова трубка, нервові гребені, плакоти, шкірна ектодерма та прехордальна пластинка. Процес формування **нервової трубки** має назву нейруляції. Він полягає в утворенні щілоноподібної заглибини на поверхні ектодерми; потовщені краї цієї заглибини (нервові валики) зростаються з утворенням нервової трубки. З краніальної частини нервової трубки формуються мозкові пухирі, які є зачатком головного мозку. З обох боків від нервової трубки (між останньою та шкірною ектодермою) відокремлюються групи клітин, з яких формуються **нервові гребені**. Клітини нервових гребенів здатні до міграції. Клітини, що мігрують у напрямку дерматома, дають початок пігментним клітинам – меланоцитам; клітини нервових гребенів, що мігрують у напрямку черевної порожнини, дають початок симпатичним та парасимпатичним нервовим вузлам, мозковій речовині надниркових залоз. З клітин нервових гребенів, що не мігрували, утворюються гангліозні пластинки, з яких розвиваються спинномозкові та периферійні вегетативні нервові ганглії. З **плакод** формуються ганглії голови та нервові клітини органа слуху і рівноваги.

Прехордальна пластинка є джерелом розвитку епітелію трахеї, бронхів, легень, а також ротової порожнини і стравоходу.

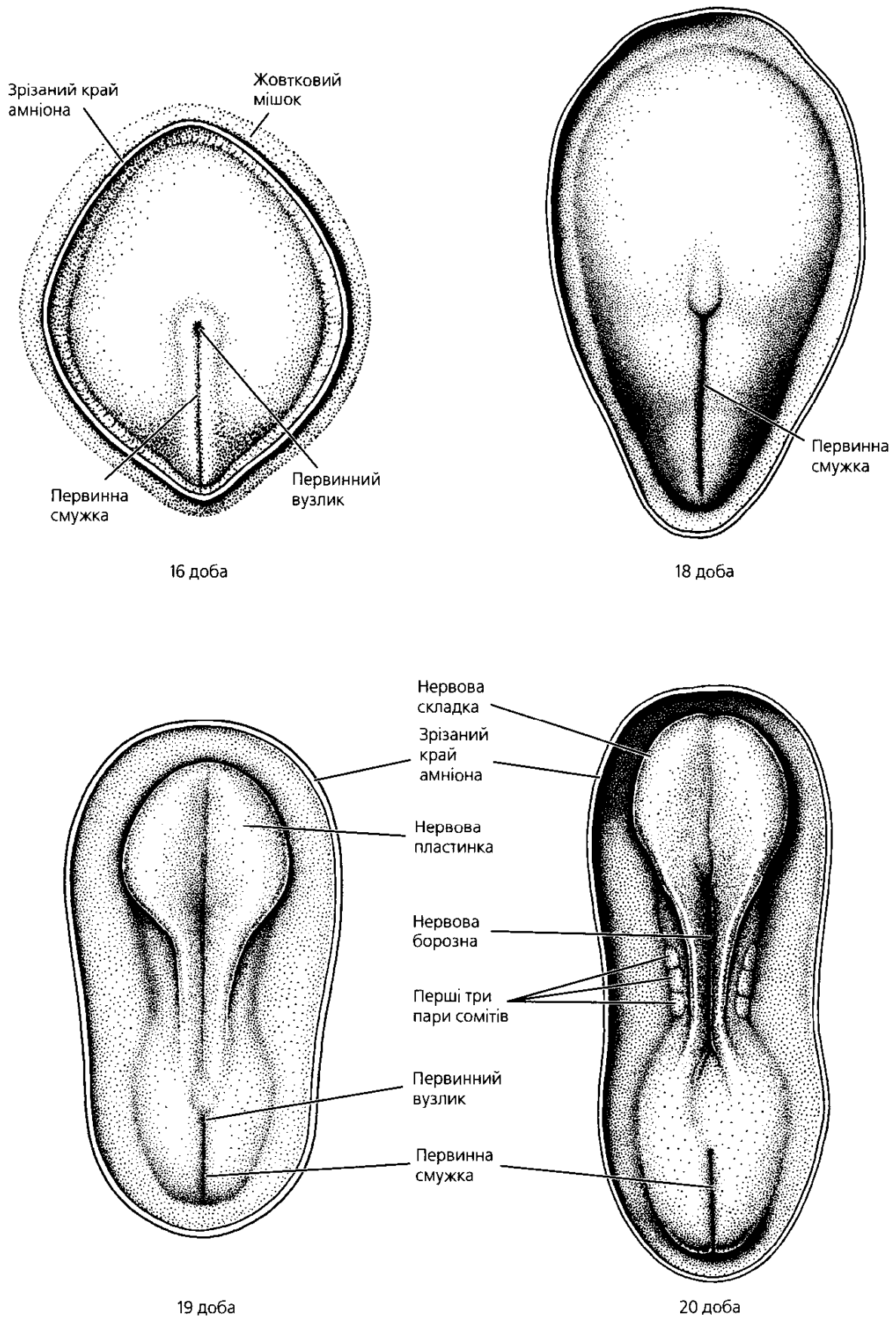


Рис. 2.8. Утворення нервової пластинки та сомітів. Дорсальна поверхня зародків людини на 16–20-ту добу розвитку, вигляд з боку амніотичної порожнини (масштаб не дотримано)

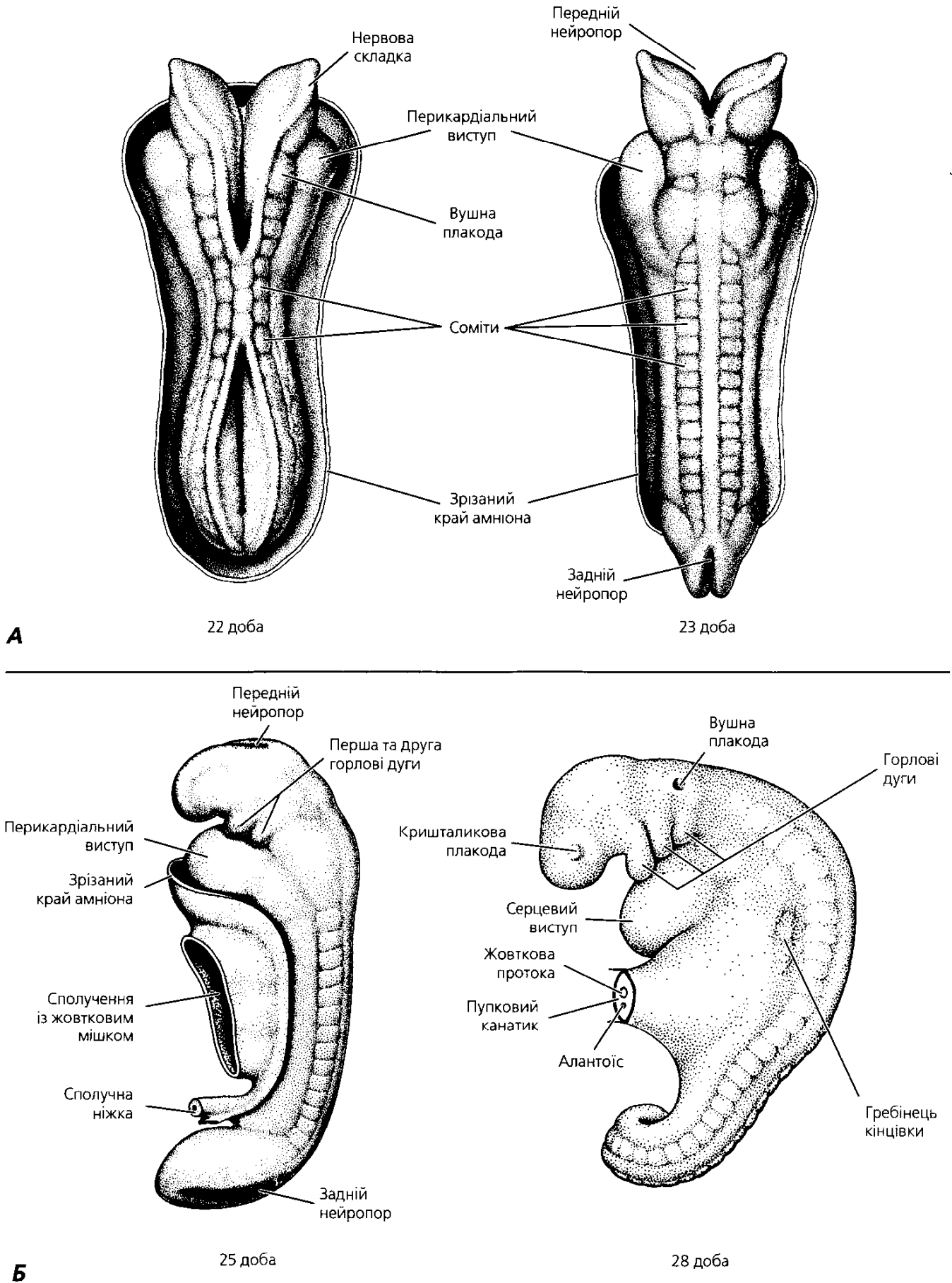


Рис. 2.9. Утворення нервової трубки і продовження сомітогенезу: **А** – дорсальна поверхня зародків людини на 22–23 добу розвитку, вигляд з боку амніотичної порожнини. **Б** – вигляд з боку 14-сомітного (25 діб розвитку) та 25-сомітного (28 діб розвитку) зародків людини

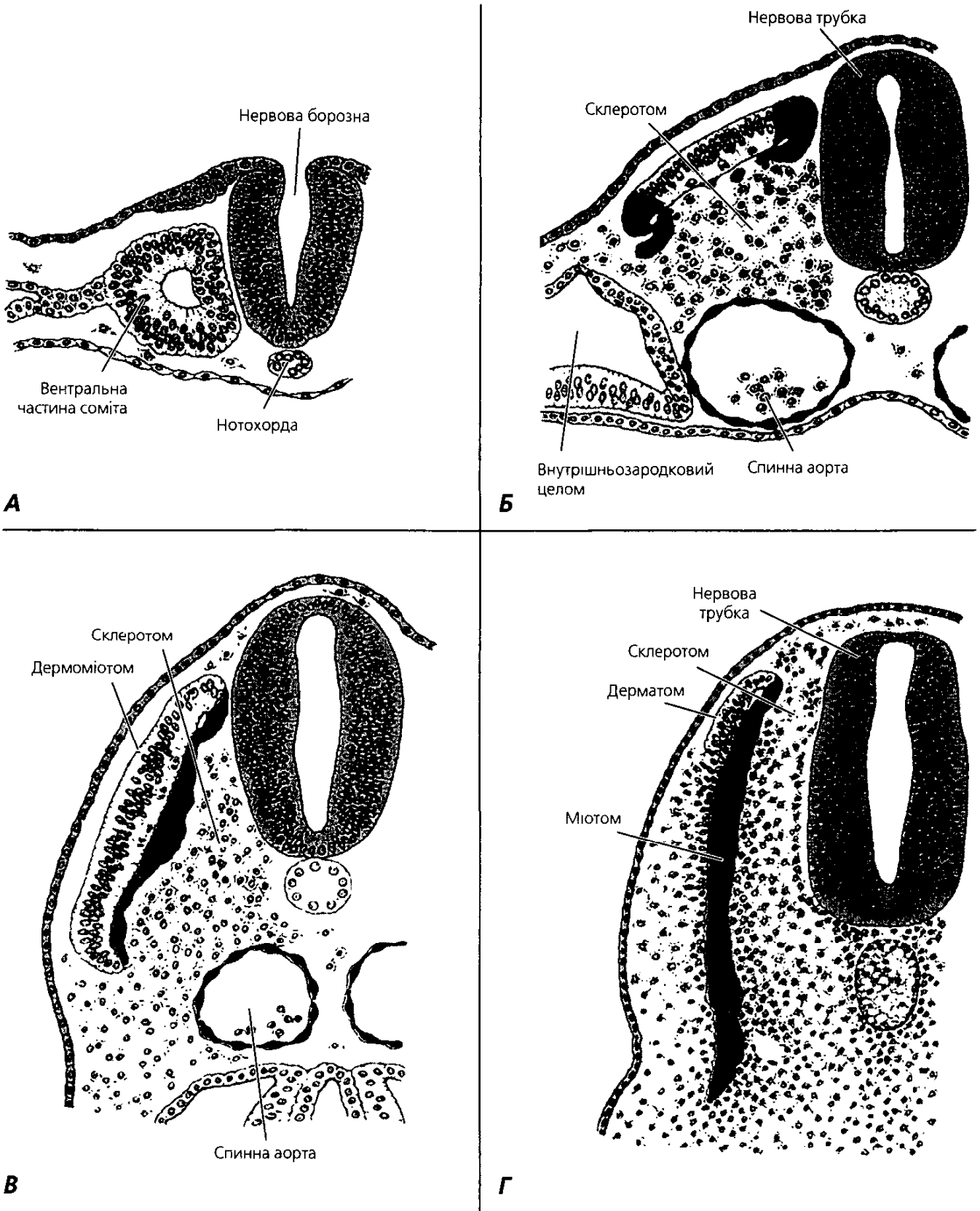


Рис. 2.10. Схематичне відтворення стадій сомітогенезу (поперечний зріз спинної частини зародка): **А** – клітини мезодерми скупчуються навколо невеликої порожнини; **Б** – клітини вентральної і медіальної частин соміта мігрують у напрямку нотохорди, формуючи склеротом. Клітини дорсолатеральної частини соміта, мігруючи, утворюють клітини-попередники м'язів кінцівок та стінок тулуба. Дорсомедіальні клітини, мігруючи під залишками дорсальної частини соміта, формують міотом; **В** – клітини міотома продовжують поширюватися під дорсальною частиною соміта; **Г** – після поширення міотома у вентральному напрямку клітини дерматома розпластуються під ектодермою, утворюючи дерму шкіри

Із шкірної ектодерми формуються епідерміс і його похідні, емаль і кутикула зубів, епітелій присінка ротової порожнини, анального відділу прямої кишки та піхви. Ендодерма зародка є джерелом утворення епітелію середньої частини кишкової трубки, печінки та підшлункової залози (рис. 2.11).

У результаті описаних процесів довжина зародка наростає у такій послідовності: кінець третього тижня розвитку – близько 1,5 мм, кінець четвертого тижня – 3,5 мм, кінець п'ятого тижня – 6,5 мм, шостий тиждень – 10 мм, сьомий тиждень – 17 мм, кінець восьмого тижня – 30 мм. Маса зародка до кінця восьмого тижня досягає 5 г, до цього часу в ембріона вже сформовані зачатки всіх органів.

З початком третього місяця розвитку завершується зародковий і розпочинається третій, **плодовий**, період пренатального онтогенезу. Тримісячний плід має довжину тіла (виміряну вздовж лінії тім'я–п'ята, або так звану довжину в "стоячому положенні") приблизно 9 см, чотиримісячний плід – 16 см, п'ятимісячний плід – 25 см. Починаючи з шостого місяця довжина плода враховується шляхом множення числа місяців розвитку на п'ять: на шостому місяці вона становить приблизно 30 см, у сім місяців – 35 см, у вісім місяців – 40 см, у дев'ять місяців – 45 см і на момент народження досягає 50 см. Таку довжину повинна мати нормальна доношена новонароджена дитина. Маса зародка від зиготи до новонародженої дитини збільшується у мільярд разів – з 3×10^{-6} г до 3200 г. Становлення окремих органів і систем плода розглянуто нижче, у відповідних розділах цієї книги.

Багатоплідна вагітність. У матці жінки звичайно розвивається один плід, однак приблизно в 1% вагітностей розвиваються і народжуються одночасно



Рис. 2.11. Гістогенез: перетворення трьох зародкових листків на тканини організму

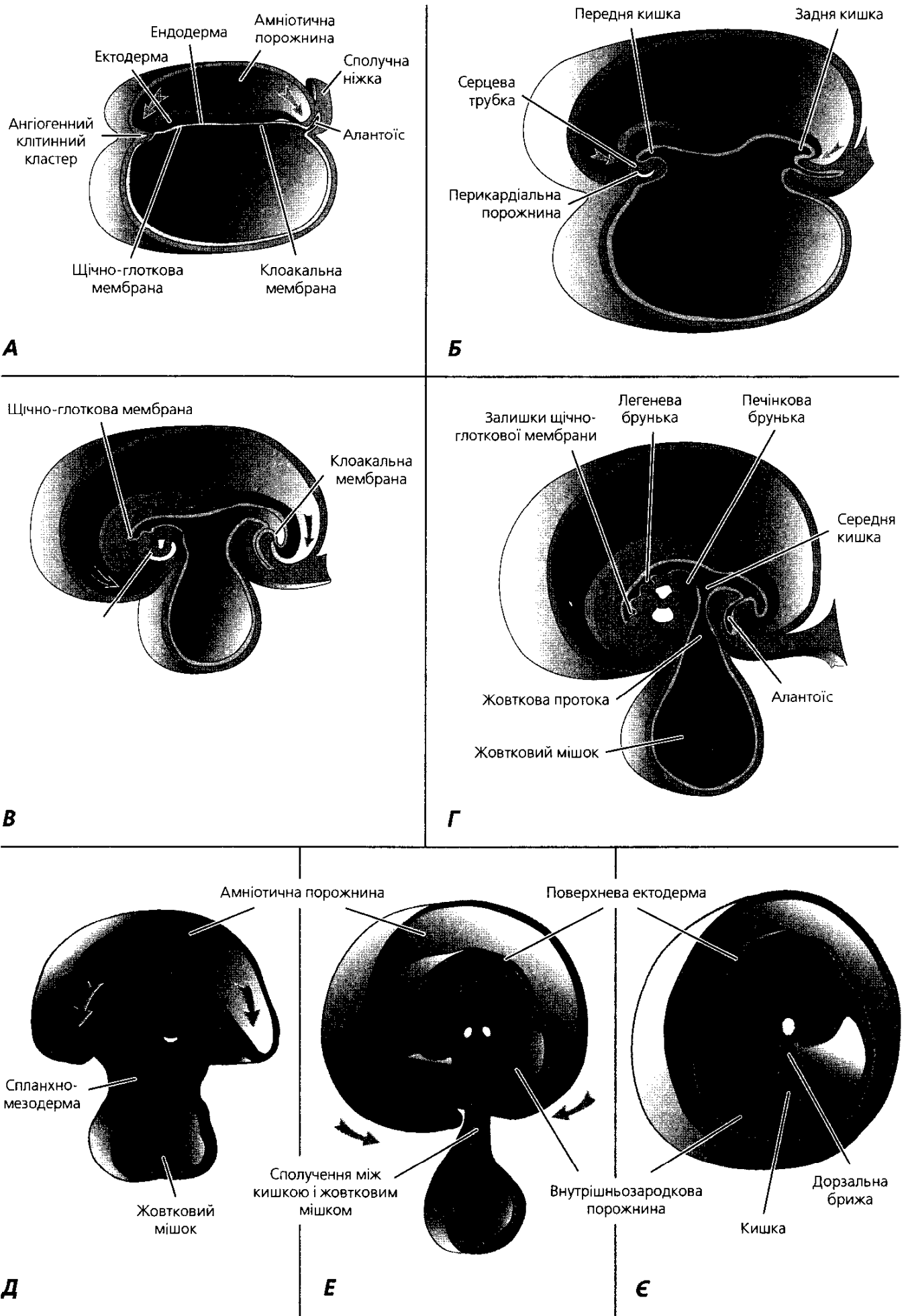


Рис. 2.12. Утворення латеральних складок та порожнин тіла

кілька плодів-близнюків. У людини описано одночасний розвиток максималь-но шести плодів, однак багатоплідні вагітності з трьома і більше плодами є надзвичайно рідкісним явищем. Розрізняють два основних різновиди багатоплідної вагітності: однояйцеву та дво- (або багато-) яйцеву.

Однояйцеві близнюки розвиваються з однієї заплідненої яйцеклітини. У людини однояйцева двійня виникає, найімовірніше, на стадії бластоцисти у результаті поділу ембріобласта на дві симетричні частини. Деякі ембріологи вважають можливим симетричний поділ зародка під час гастрюляції – на етапі розвитку первинної смужки. З кожної новоутвореної половини розвивається самостійний організм. Однояйцеві двійні складають близько 15% від загальної кількості багатоплідних вагітностей. Однояйцеві близнюки мають спільну плаценту, спільні або окремі амніотичні оболонки, вони надзвичайно близькі за своїми фізичними та психічними ознаками, завжди однієї статі.

Бувають випадки, коли в результаті однояйцевої багатоплідної вагітності народжуються плоди, зрощені окремими ділянками тіла. Такі близнюки називаються зрощеними і, звичайно, життєздатні лише у разі незначних розмірів зрощень. Зрощені близнюки виникають на стадії гастрюляції, найімовірніше, під впливом ушкоджувальної дії чинників зовнішнього середовища. Найбільш потенційно небезпечним щодо можливості виникнення вад розвитку є період між 7-м і 12-м тижнями пренатального онтогенезу, причому ознаки вродженої патології можуть проявитися навіть через багато років після народження дитини. Причини, механізм виникнення та можливості профілактики вроджених вад розвитку є предметом вивчення спеціальної науки тератології.

Двояйцеві (або багатояйцеві) близнюки виникають у разі одночасного запліднення двох або більше яйцеклітин. Зародки імплантуються в окремі ділянки ендометрію, мають власну плаценту, амніон і розвиваються самостійно. Двояйцеві близнюки подібні між собою так само, як брати і сестри (тобто можуть бути зовсім різними), і вони можуть мати одну або різні статі.

Позазародкові органи (рис. 2.13) – плацента, амніон, пуповина, жовтковий мішок та алантоїс – створюють умови для життя, росту і розвитку зародка та плода. Вони формують транспортну систему, яка забезпечує постачання плода поживними речовинами і киснем, видалення продуктів обміну речовин, продукують гормони, виконують функцію імунного захисту. Джерелом утворення позазародкових органів є позазародкові мезодерма, ектодерма та ендодерма. Із позазародкової мезодерми утворюється сполучна тканина плодової частини плаценти (хоріона), амніона, жовткового мішка. Позазародкова ектодерма перетворюється в епітелій амніотичного мішка та пуповини. Із позазародкової ендодерми формується епітелій жовткового мішка.

Плацента (*placenta*) – орган, що забезпечує постійний зв'язок між організмом матері і плодом (рис. 2.14). Включає дві складові частини – материнську і плодову. **Материнська частина плаценти** утворена слизовою оболонкою матки у ділянці вростання у неї ворсинок хоріона плода. Це так звана **основна**

відпадна (децидуальна) оболонка. Крім неї у складі ендометрію матки вагітної жінки розрізняють вільну від вростань хоріальних ворсин **пристінкову відпадну оболонку**, а також **сумкову відпадну оболонку**, що відмежовує зародок від порожнини матки. Характерною ознакою сполучнотканинної основи ендометрію є наявність значної кількості **децидуальних клітин**. Це великі клітини полігональної форми з оксифільною цитоплазмою, що утворюють скупчення у базальному шарі ендометрію між верхівками хоріальних ворсин.

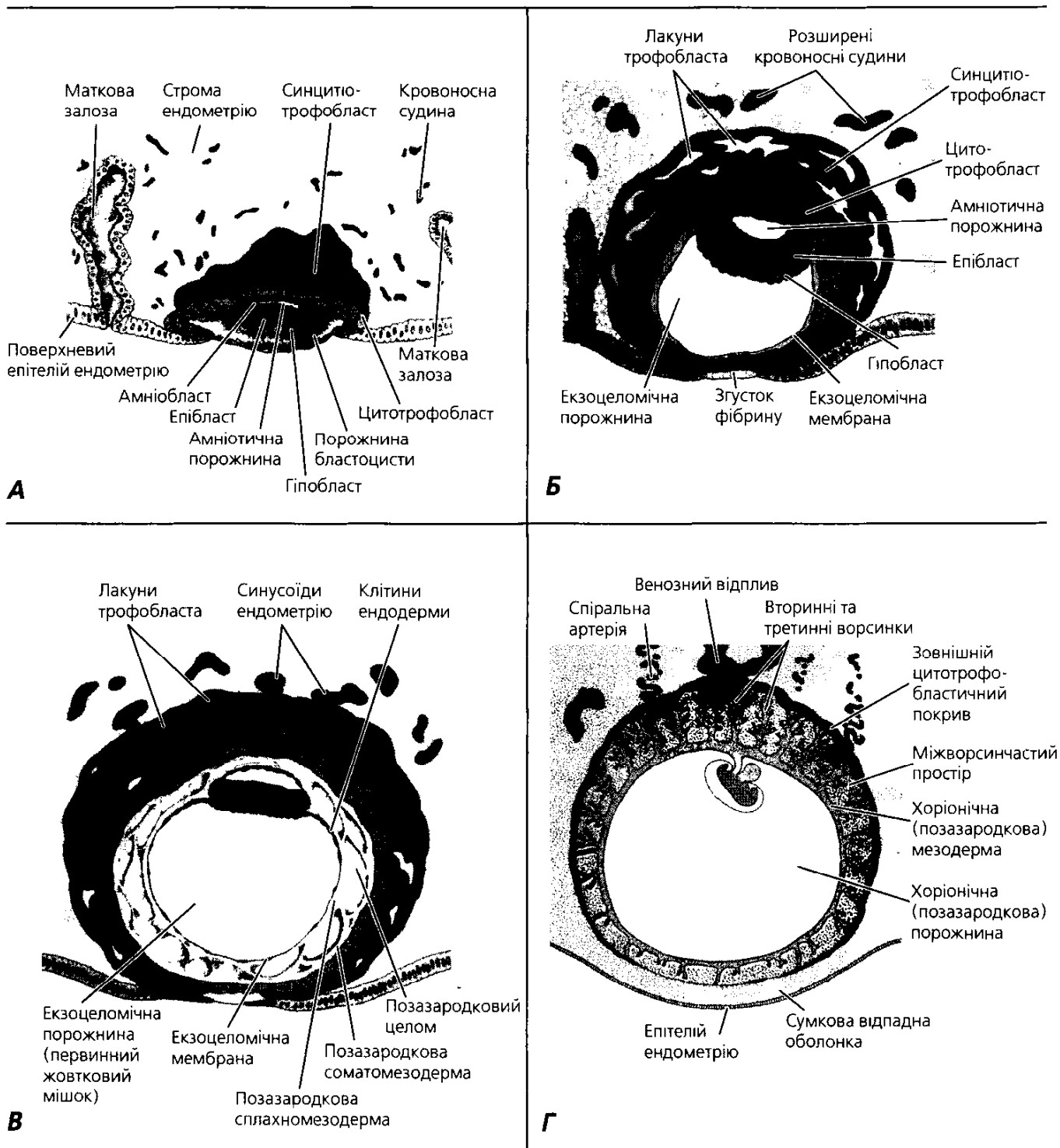


Рис. 2.14. Послідовні етапи розвитку плаценти. **А** – бластоциста людини на 7,5 добу розвитку. **Б** – бластоциста людини на 9 добу розвитку. **В** – бластоциста людини близько 12 доби розвитку. **Г** – людський зародок на початку другого місяця розвитку. На ембріональному полюсі ворсинки хоріона численні і добре розвинені, на протиембріональному – їх мало і вони розвинені слабо

Плодова частина плаценти утворена ворсинчастим **хоріоном** — похідним трофобласта. Розрізняють так званий розгалужений хоріон, ворсинки якого врастають в ендометрій у ділянці основної відпадної оболонки, і гладкий хоріон, що є місцем контакту трофобласта з сумковою відпадною оболонкою. Ворсинки хоріона — деревоподібні розгалужені вирости трофобласта в ділянці його контакту зі слизовою оболонкою матки (рис. 2.14, Г).

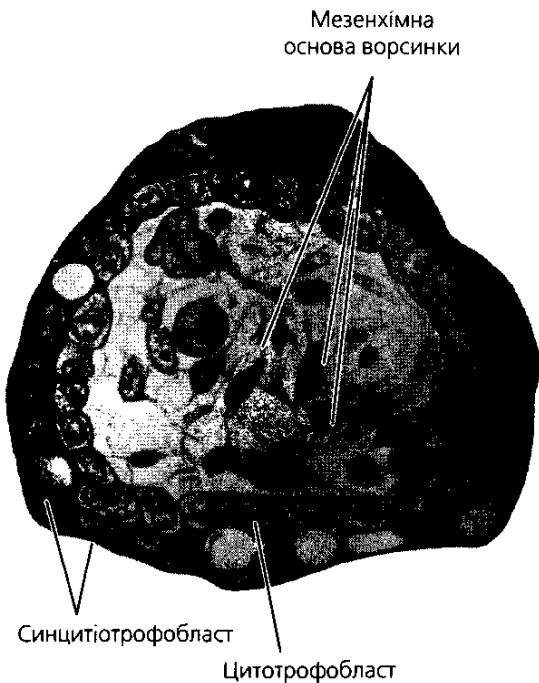
Спочатку трофобласт формує первинні ворсинки, що побудовані лише з елементів трофобласта. На 2–3-му тижні ембріогенезу, з початком вrostання у трофобласт позазародкової мезодерми, формуються вторинні епітеліомезенхімні ворсинки. Нарешті, з вrostанням у мезенхіму вторинних хоріальних ворсин судин мікроциркуляторного русла утворюються третинні ворсинки. Отже, в основі кожної третинної ворсинки хоріона є пронизана кровоносними судинами зародкова сполучна тканина, до складу якої входить значна кількість колагенових та еластичних волокон. З клітинних елементів слід сказати про **клітини Кащенко-Гофбауера**, що виконують функцію макрофагів, а також фібробласти — продуценти колагенових та еластичних волокон. Мезенхіма третинних ворсин відмежована від поверхневого епітелію базальною мембраною. Епітелій ворсин — одношаровий кубічний — має назву **цитотрофобласта**. Поверхня цитотрофобласта вкрита **синцитіотрофобластом**, що являє собою продукт злиття епітеліоцитів поверхні ворсин та утворений нерозділеною на клітини масою цитоплазми зі значною кількістю ядер (симпласт) (рис. 2.15, В; 2.16, Б).

Процес формування плаценти людини найбільш інтенсивно відбувається з третього по шостий тиждень ембріогенезу. Цей період має назву **плацентазії** і є **критичним періодом** у житті зародка. Формування плаценти завершується на третьому місяці пренатального онтогенезу. Зауважимо, що впродовж вагітності ворсинки хоріона підлягають постійній перебудові. Так, спочатку первинні ворсинки заміщуються на вторинні, а вторинні, у свою чергу, на третинні. Починаючи з 2-го місяця вагітності **цитотрофобласт** поступово стоншується і заміщається синцитіотрофобластом. На поверхні останнього з'являються мікрворсинки. У другій половині вагітності трофобласт частини ворсинок редукується, і їхню поверхню вкриває фібриноподібна оксифільна маса, фібриноїд Лангганса.

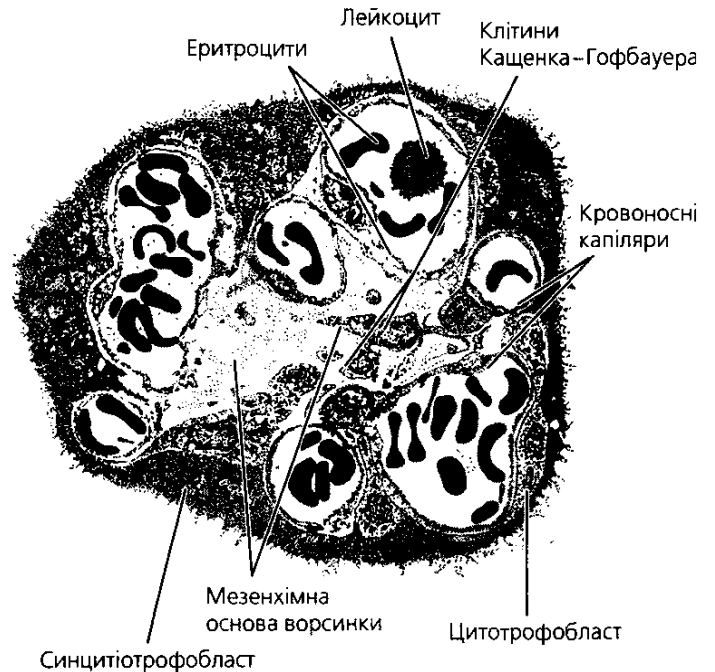
Плацента людини (рис.2.15) за морфологічними ознаками належить до дископодібних гемохоріальних ворсинчастих плацент. Це означає, що плацента має форму диска і ворсинки хоріона занурені в лакуни з материнською кров'ю (рис. 2.16, 2.17). У процесі плацентоутворення у міру заглиблення зародка у слизову оболонку матки трофобластичний епітелій спершу вступає у контакт з епітелієм ендометрію і маткових залоз. Під дією протеолітичних ферментів, що їх виділяє трофобласт, відбувається розчинення епітелію і занурення ворсин хоріона у сполучнотканинну основу слизової оболонки матки. Подальший ріст хоріона спричиняється до контакту хоріальних ворсин з ендотелієм і наступного руйнування стінки судин мікроциркуляторного русла. Кров, яка витікає з ушкоджених судин, заповнює міжворсинчасті простори,



A



Б



В

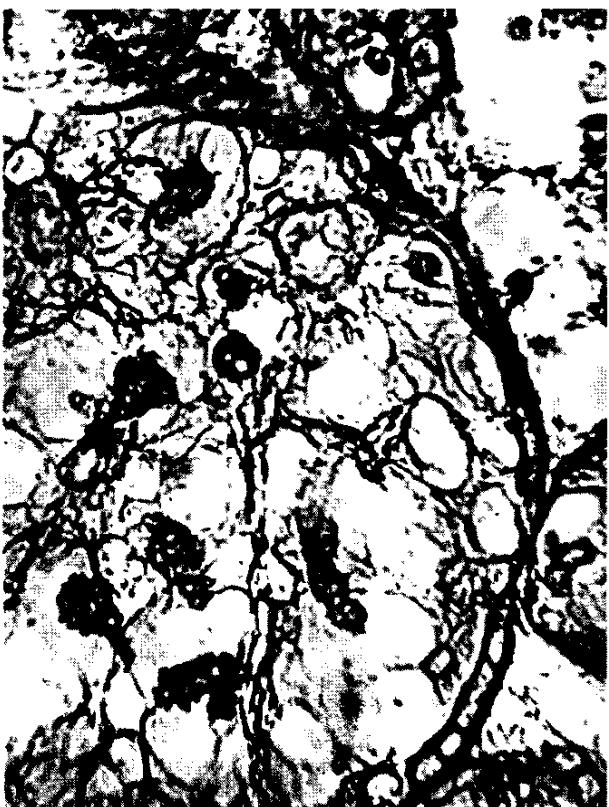
Рис. 2.16. Плацента. **A** – тривимірна реконструкція. Стрілками показано напрямок кровоплину із судин ендометрію до міжворсинчастого простору та у зворотному напрямку, що зумовлено різницями тиску між артеріальною і венозною системами; **Б** – напівсхематичне відтворення структури ворсинки хоріона молодій жінці, $\times 550$; **В** – напівсхематичне відтворення ультраструктури ворсинки хоріона другої половини вагітності



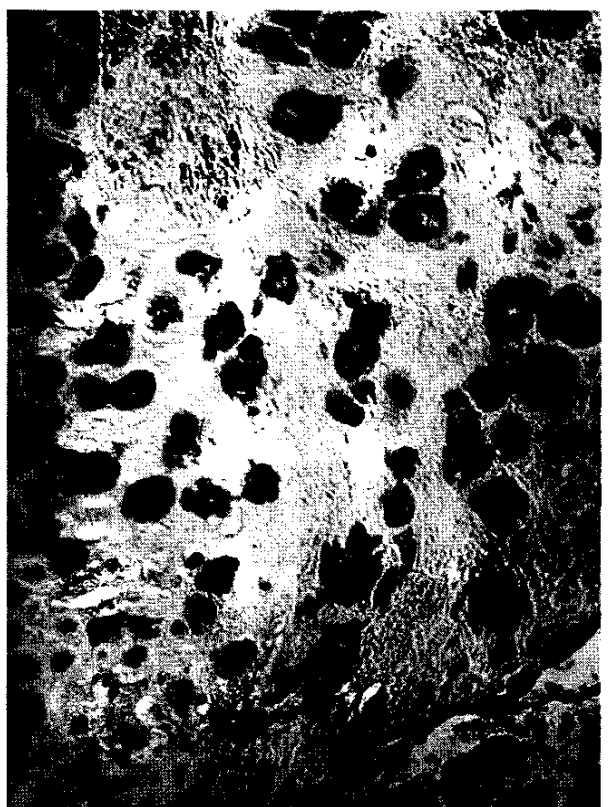
A



Б



B



Г

Рис. 2.17. Деталі мікроструктури плаценти на час народження: **A** – світлова мікроскопія поперечно зрізаних ворсинок хоріона, $\times 100$; **Б** – сполучнотканинна строма ворсинок хоріона, гістохімічна реакція з лектином сої, $\times 100$; **B** – клітини Кащенко–Гофбауера у стромі ворсинки хоріона; вибіркове виявлення лектином арахісу; $\times 300$; **Г** – децидуальні клітини материнської частини плаценти; вибіркове виявлення лектином сої; $\times 100$

формує **лакуни** — заповнені кров'ю порожнини у складі ендометрію. При цьому з материнської крові хоріоном засвоюються переважно амінокислоти, з яких у плаценті синтезуються ембріоспецифічні білки.

Структурною і функціональною одиницею плаценти є **котиледон**. Останній відповідає території розгалуження однієї стовбурової ворсини, що її омиває материнська кров. Стовбурова, або якірна, ворсина являє собою великий виріст хоріальної пластинки, щільно зрощений з основною відпадною оболонкою, від бічної поверхні якого відходять численні розгалужені гілочки дрібніших хоріальних ворсин. У плаценті людини налічується близько 200 котиледонів. Сусідні котиледони розмежовані сполучнотканинними перегородками — септами, по яких проходять артеріальні судини, що несуть збагачену киснем і поживними речовинами кров до лакун плаценти. У лакуни широкими отворами відкриваються лакунарні вени, по яких материнська кров відтікає з плаценти. Стінка лакун утворена сполучною тканиною ендометрію, яка вкрита нашаруваннями аморфної субстанції, так званим **фібриноїдом Ра**. Частина основної відпадної оболонки, розміщена між розгалуженим і гладким хоріоном по краю плацентарного диска, щільно зростається з хоріоном і формує так звану замикальну пластинку, що перешкоджає витіканню крові у порожнину матки.

У плаценті існує **гемохоріальний (плацентарний) бар'єр**, що відмежує кров матері від крові плода. Гемохоріальний бар'єр включає ендотеліоцити і базальну мембрану гемокapілярів хоріальних ворсин, збагачену макрофагами і фібробластами сполучну тканину, що оточує мікроциркуляторне русло, базальну мембрану хоріальних ворсин, шар синцитіотрофобласта, а також розміщений на поверхні останнього фібриноїд Лангганса.

Плацента забезпечує виконання численних життєво важливих функцій. Так, за рахунок циркуляції у системі плацентарного кровообігу кров плода збагачується низкою речовин — амінокислотами, глюкозою, ліпідами, електролітами, вітамінами, гормонами, антитілами і киснем, звільняється від вуглекислого газу та інших шкідливих продуктів метаболізму. Продукуючи прогестерон, естрогени, плацентарний лактоген, хоріонічний гонадотропін та інші біологічно активні речовини, необхідні для нормального перебігу вагітності, плацента відіграє роль тимчасової ендокринної залози. З означених гормонів хоріонічний гонадотропін виділяється у досить значній кількості і може бути визначений у крові жінки вже на третю—четверту добу після початку імплантації, що використовується у медичній практиці для раннього діагностування вагітності. Гемоплацентарний бар'єр забезпечує захист організму зародка від багатьох шкідливих чинників зовнішнього середовища, що можуть потрапити з крові матері до плода. Слід пам'ятати, що гемоплацентарний бар'єр проникний для алкоголю, нікотину, наркотичних, багатьох лікарських засобів, тому вживання названих речовин вагітною жінкою слід максимально обмежити, а краще — виключити цілком.

Пуповина (umbilicus) — утворений сполучною тканиною канатик, у якому проходять магістральні судини (дві артерії і одна вена), що забезпечують кро-

вообіг між організмом плода і плацентою (рис. 2.18). Крім кровоносних судин на гістологічних препаратах пуповини можна побачити залишки жовткового стебельця, що зв'язує жовтковий мішок із тілом зародка, а також алантоїса. В основі пуповини є слизова сполучна тканина – **Вартонові драгли**, що містять значну кількість гіалуронової кислоти. Остання забезпечує тургор (пружність) пупкового канатика і неспадання пуповинних судин, унаслідок чого існує неперервний зв'язок між організмом матері й плодом. З клітинних елементів у складі пупкового канатика виявлені тканинні базофіли, які беруть участь у регуляції кровообігу в судинах пуповини, а також клітини Кащенко–Гофбауера. Останні забезпечують захист плода від внутрішньоматкової інфекції.

Пуповинна вена несе від плаценти до плода кров, збагачену киснем і поживними речовинами. Пуповинними артеріями венозна кров доноситься від плода до плаценти. Поверхня пупкового канатика вкрита одношаровим кубічним (амніотичним) епітелієм, який з одного боку переходить в епітелій амніона, а з другого – зливається з ектодермальним покривом шкіри ембріона в ділянці пупкового кільця.

Амніон (*amnion*) – розташована навколо плода суцільна оболонка, яка, починаючи з сьомого тижня ембріогенезу, бере участь у виробленні навколоплодових вод (рис. 2.19). Амніотична оболонка складається із двох частин – внутрішньої епітеліальної та зовнішньої сполучнотканинної. На ранніх етапах ембріогенезу епітелій амніона одношаровий плоский. Починаючи з третього місяця пренатального онтогенезу епітелій у ділянці прилягання амніона до плаценти стає призматичним, в інших ділянках набуває кубічної форми. Призматичний епітелій ділянки плацентарного диска бере участь у виробленні навколоплодових вод, кубічний позаплацентарний епітелій – у їх резорбції. Епітелій відмежований від прилеглої сполучнотканинної основи амніона базальною мембраною.

У складі сполучної тканини стінки амніона розрізняють два шари – глибокий компактний та поверхневий губчастий. Шар компактної сполучної тканини включає розміщену ближче до базальної мембрани безклітинну частину і більш поверхневу клітинну частину. Остання багата на клітини фібробластичного ряду, пучки колагенових та ретикулярних волокон. Губчастий поверхневий шар стінки амніона утворений слизовою сполучною тканиною, яку у різних напрямках пронизують пучки колагенових волокон. Губчастий шар амніона має високий вміст гідратованих протеогліканових комплексів.

Наявність амніотичної оболонки забезпечує розвиток плода в оптимальному за складом електролітів, білків та вуглеводів водному середовищі. Навколоплодові води містять антитіла, що має суттєве значення для захисту зародка від дії хвороботворних чинників. Значна роль водного середовища також в амортизації різноманітних струсів та ударів, профілактиці механічних ушкоджень плода.

Жовтковий мішок (*saccus vitellinus*) – зв'язаний з кишковою трубкою пухирець, стінка якого зсередини вистелена епітелієм, а ззовні утворена спо-

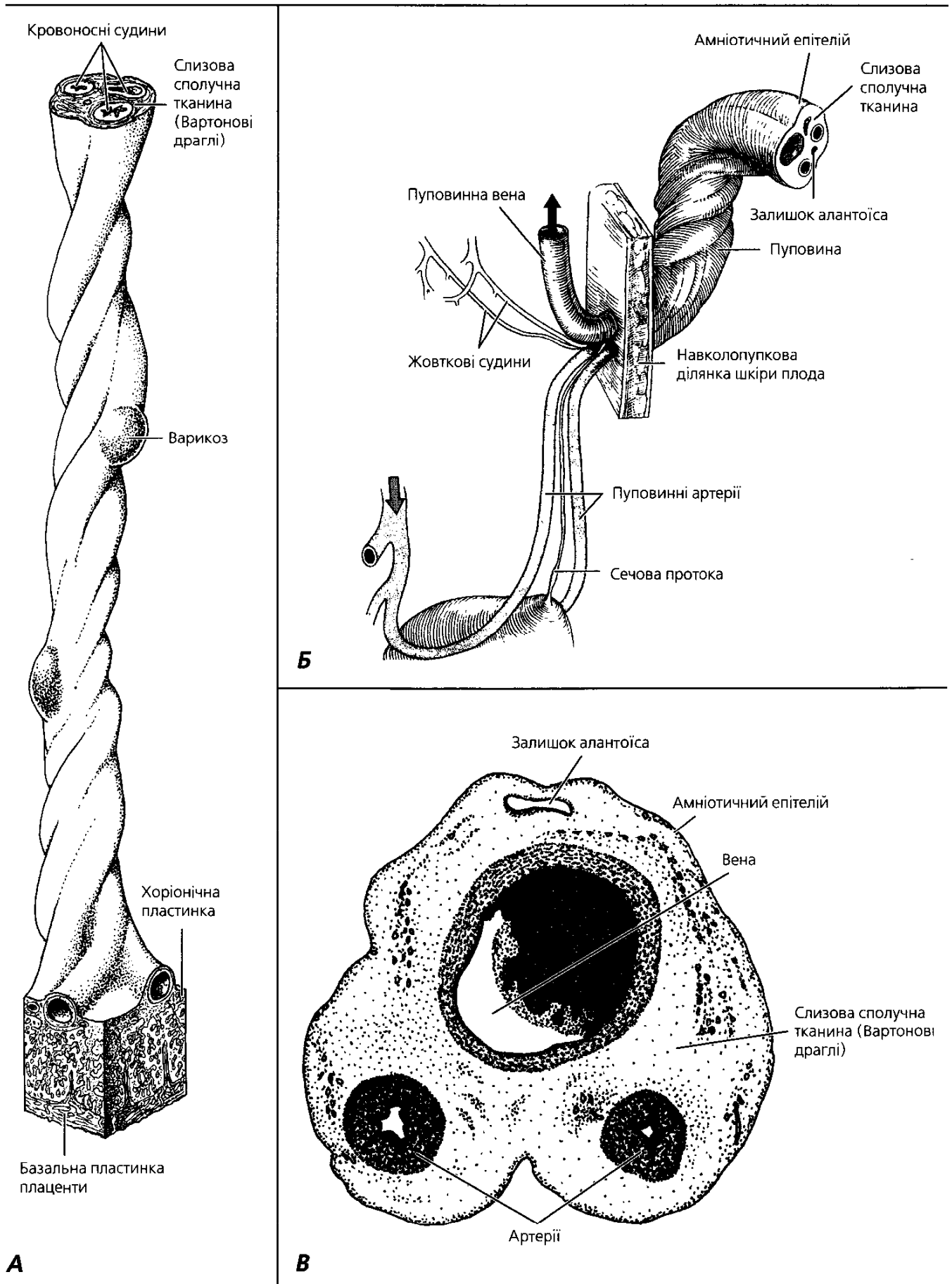


Рис. 2.18. Схематичне відтворення пуповини доношеного плода людини: **A** — ділянка переходу пуповини у плаценту; **Б** — ділянка пуповинно-плодового з'єднання та взаємозв'язок пуповини з прилеглими структурами плода; стрілками показано напрямок циркуляції крові плода; **В** — напівсхематичне відтворення поперечного зрізу пуповини, $\times 6$

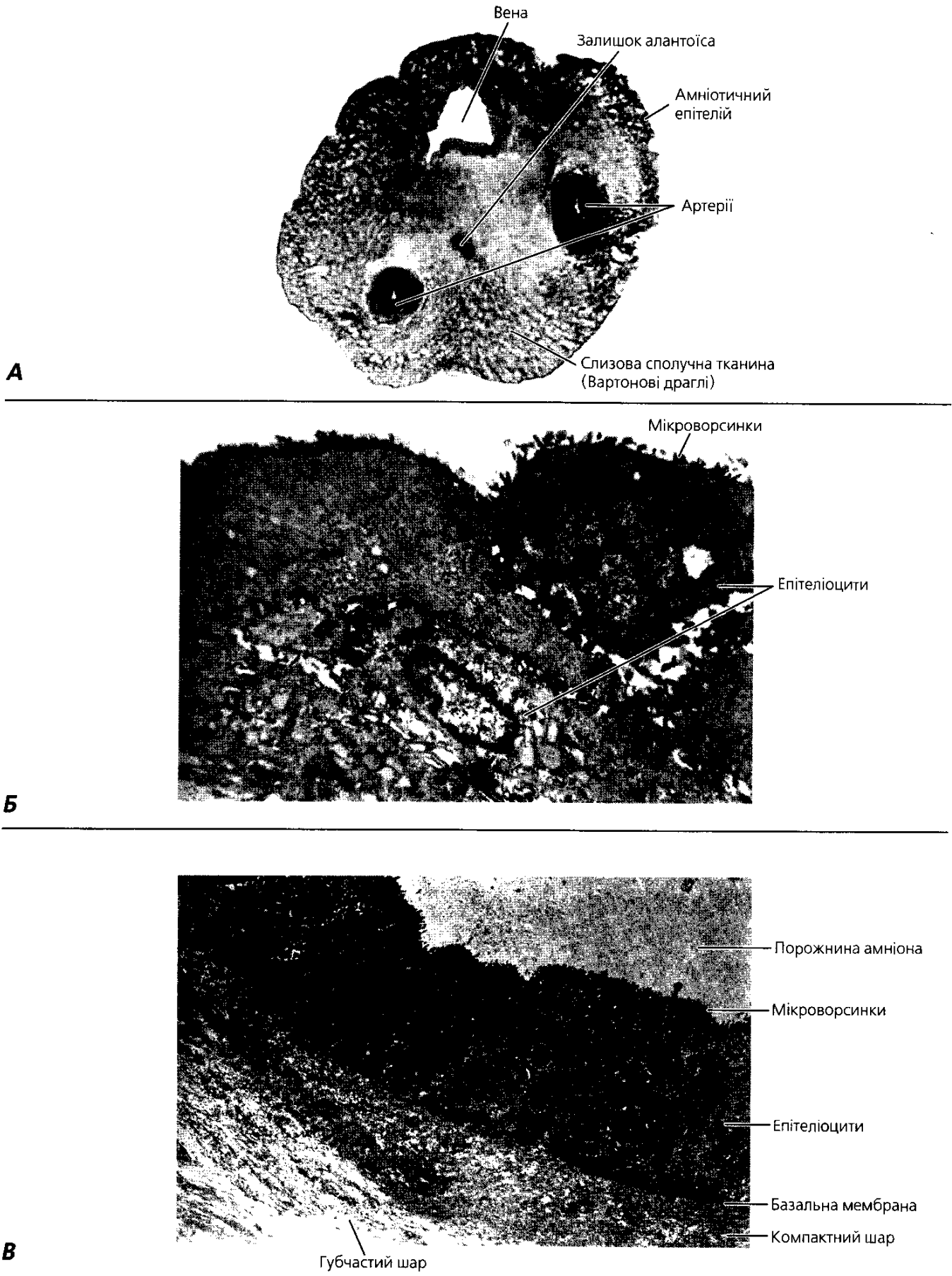


Рис. 2.19. Деталі будови пуповини та амніотичної оболонки доношеного плода людини: **А** – мікрофотографія поперечного зрізу пуповини, $\times 6$; **Б** – електронна мікрофотографія амніотичного епітелію зовнішнього покриву пуповини, $\times 3000$; **В** – електронна мікрофотографія стінки амніона, $\times 4000$

лучною тканиною. Після формування тулубової складки жовтковий мішок залишається зв'язаним з кишковою трубкою за допомогою жовткового стебельця. На ранніх етапах ембріогенезу жовтковий мішок виконує функцію кровотворного органа. Зі стінки жовткового мішка у зачатки статевих залоз мігрують первинні статеві клітини – гоноцитобласти. Починаючи із 7–8-го тижня ембріогенезу відбувається зворотний розвиток жовткового мішка. Залишки останнього можна спостерігати у складі пупкового канатика у вигляді вузької епітеліальної трубки.

Алантаїс (allantois) – пальцеподібний виріст вентральної стінки каудальної частини первинної кишки, що виростає в амніотичну ніжку. На ранніх етапах ембріогенезу алантаїс виконує функцію живлення, газообміну і виділення. Через алантаїс від зародка до хоріона проростають судини, кінцеві розгалуження яких залягають у стромі хоріальних ворсин. В останні роки отримані дані про те, що на ранніх етапах онтогенезу людини алантаїс виконує функції аналога фабрицієвої сумки птахів, тобто є центральним органом В-лімфоцитопоезу. Починаючи з другого місяця ембріогенезу алантаїс підлягає редукції.

Критичні періоди розвитку. У процесі онтогенезу існують періоди підвищеної чутливості організму до ушкоджувальної дії чинників зовнішнього середовища. Ці періоди отримали назву критичних періодів розвитку. Уперше поняття критичних періодів розвитку було сформульоване австралійським лікарем Норманом Грегом у 1944 р. Значний внесок у розробку положень теорії критичних періодів зробив російський ембріолог П. Г. Светлов.

Підґрунтям для виникнення критичних періодів є перехід організму зародка від одного морфофункціонального етапу до наступного, якісно відмінного від попереднього. Якісна перебудова організму при цьому супроводжується проліферацією, детермінацією та диференціацією клітин, що є його складниками. Такими періодами підвищеної чутливості у прогенезі є мейоз (стадія дозрівання статевих клітин), а також процес запліднення. У пренатальному онтогенезі до критичних періодів відносять імплантацію (6–8 доба), плацентацію і розвиток осьових зачатків органів (3–8-й тиждень), період посиленого розвитку головного мозку (15–20-й тиждень), період формування основних функціональних систем організму (20–24-й тиждень), а також процес пологів. У постнатальному онтогенезі до критичних періодів розвитку належить період новонародженості (перший рік життя дитини), період статевого дозрівання (11–16 років).

Ушкоджувальну дію на організм, особливо в критичні періоди його розвитку, можуть здійснювати хімічні речовини (у тому числі лікарські засоби), іонізуюче випромінювання (у тому числі рентгенівське з діагностичною метою), гіпоксія, голодування, наркотичні засоби (в тому числі нікотин та алкоголь), віруси, бактерії. Хімічні речовини, які можуть проходити через гемоплацентарний бар'єр, особливо небезпечні у перші місяці вагітності, оскільки вони мають здатність нагромаджуватися у тканинах та органах зародка. У такому разі значно зростає ймовірність їх ушкоджувальної дії.

Схематично ранній ембріогенез людини відтворено на рисунку 2.20.

ЕМБРІОНАЛЬНИЙ ПЕРІОД РОЗВИТКУ

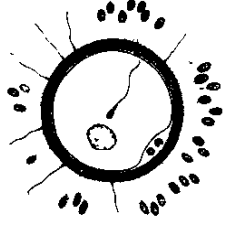
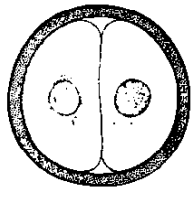
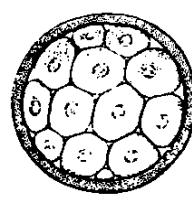
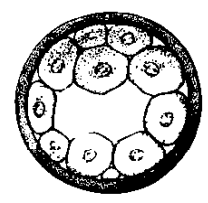


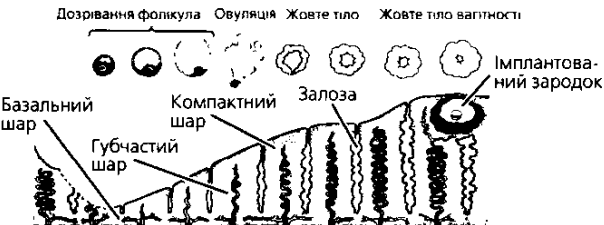
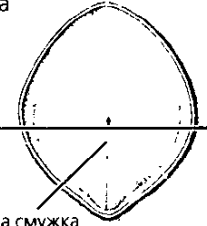
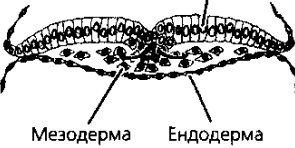
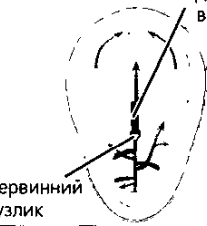
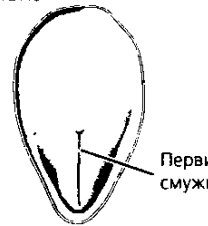
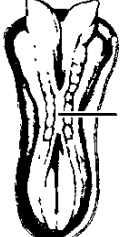



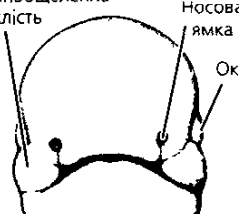

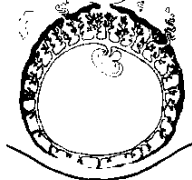
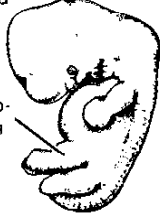

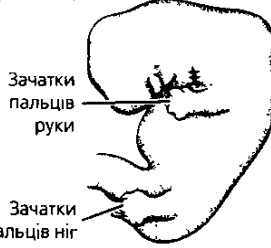





<p>День 1. Запліднення</p> 	<p>День 2. Двоклітинна стадія</p> 	<p>День 3. Морула</p> 	<p>День 3. Рання бластоциста</p> 
<p>День 8.</p>  <p>Двошаровий зародковий диск</p>	<p>День 9. Трофобласт з лакунами</p>  <p>Екзоцеломічна порожнина Лакуни</p>	<p>День 10. Зародок у матці на 10-11-й день після запліднення</p>  <p>Дозрівання фоллула Овуляція Жовте тіло Жовте тіло вагітності Імплантований зародок Базальний шар Компактний шар Залога Губчастий шар</p>	
<p>День 15. Спина поверхня зародка</p>  <p>Первинна смужка</p>	<p>День 16. Тришаровий зародковий диск</p>  <p>Ектодерма Мезодерма Ендодерма</p>	<p>День 17. Міграція мезодерми</p>  <p>Нотохордальний відросток Первинний вузлик</p>	<p>День 18. Зрізаний край амніона</p>  <p>Первинна смужка</p>
<p>День 22.</p>  <p>Закриття нервового жолобка</p>	<p>День 23.</p>  <p>Краніальний нейропор Каудальний нейропор</p>	<p>День 24-25. Формування ворсин хоріона</p>  <p>Синцитій Цитотрофобласт Мезенхіма Первинна ворсинка Вторинна ворсинка Остаточна ворсинка</p>	
<p>День 29. Бруньки рук і ніг</p>  <p>Пуповина</p>	<p>День 30. Розвиток лиця</p>  <p>Верхньощелепна опуклість Носова ямка Око</p>	<p>День 31.</p>  <p>Хвостова брунька</p>	<p>День 32. Зародок у порожнині хоріона</p> 
<p>День 36. Фізіологічна пуповинна грижа</p>  <p>Початок грижотворення</p>	<p>День 37. Розвиток лиця</p>  <p>Серединна носова опуклість Латеральна носова опуклість Носова ямка</p>	<p>День 38.</p>  <p>Зачатки пальців руки Зачатки пальців ніг</p>	<p>День 39.</p>  <p>Горлові кишені Передня кишка Печінка Сечовий міхур Підшлункова залоза Середня кишка Задня кишка</p>
<p>День 43.</p>  <p>Пальці рук Зачатки пальців ніг</p>	<p>День 44. Розвиток лиця</p>  <p>Серединна носова опуклість Верхньощелепна опуклість Нососльозовий жолобок</p>	<p>День 45.</p>  <p>Пуповинна грижа</p>	<p>День 46.</p>  <p>Плацинта Сумочна відпадна оболонка Жовтковий мішок Порожнина матки</p>

Рис. 2.20. Схематичне відтворення основних подій ембріогенезу і вигляду зародка людини по тижнях і днях від 1 до 49 тижня


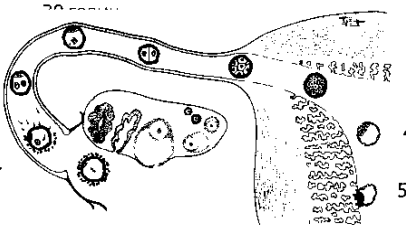



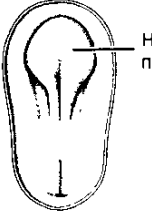




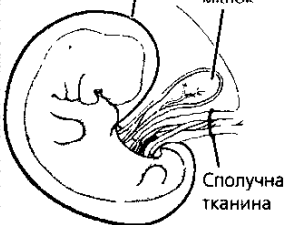
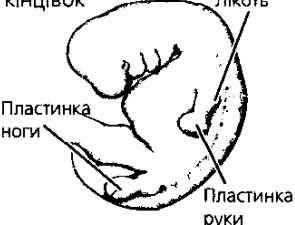

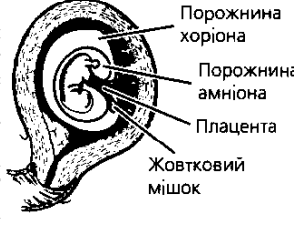





<p>День 5. Пізня бластоциста</p>  <p>Трофобласт Внутрішня клітинна маса</p>	<p>День 6-7. Події першого тижня</p>  <p>12-24 години 4-5 днів 5-6 днів</p>		<p>Тиждень розвитку 1</p>																						
<p>День 12. Судини ендометрію і трофобласта</p> 	<p>День 13. Початок матково-плацентарного кровообігу</p>  <p>Амніон Жовтковий мішок Порожнина хоріона</p>	<p>День 14. Спинна поверхня зародкового диска</p>  <p>Прехордальна пластинка Первинна смужка</p>	<p>Тиждень розвитку 2</p>																						
<p>День 19. Формування ЦНС</p>  <p>Нервова пластинка</p>	<p>День 20. Поява сомітів</p>  <p>Соміт Нервова борозна</p>	<p>День 21. Поперечний зріз сомітної ділянки</p>  <p>Проміжна мезодерма Соміт Внутрішньозародкова порожнина</p>	<p>Тиждень розвитку 3</p>																						
<p>День 26. Горлові дуги</p>  <p>Серцева опуклість</p>	<p>День 27.</p> <table border="1" data-bbox="446 996 742 1198"> <thead> <tr> <th>приблизний вік</th> <th>число сомітів</th> </tr> </thead> <tbody> <tr><td>20</td><td>1-4</td></tr> <tr><td>21</td><td>4-7</td></tr> <tr><td>22</td><td>7-10</td></tr> <tr><td>23</td><td>10-13</td></tr> <tr><td>24</td><td>13-17</td></tr> <tr><td>25</td><td>17-20</td></tr> <tr><td>26</td><td>20-23</td></tr> <tr><td>27</td><td>23-26</td></tr> <tr><td>28</td><td>26-29</td></tr> <tr><td>30</td><td>34-35</td></tr> </tbody> </table>	приблизний вік	число сомітів	20	1-4	21	4-7	22	7-10	23	10-13	24	13-17	25	17-20	26	20-23	27	23-26	28	26-29	30	34-35	<p>День 28.</p>  <p>Вушна плакода Очний зачаток Брунька руки</p>	<p>Тиждень розвитку 4</p>
приблизний вік	число сомітів																								
20	1-4																								
21	4-7																								
22	7-10																								
23	10-13																								
24	13-17																								
25	17-20																								
26	20-23																								
27	23-26																								
28	26-29																								
30	34-35																								
<p>День 33. Амніон Жовтковий мішок</p>  <p>Сполучна тканина</p>	<p>День 34. Розвиток бруньок кінцівок</p>  <p>Лікоть Пластинка ноги Пластинка руки</p>	<p>День 35. Горлові дуги і щілини</p>  <p>Верхньощелепна опуклість Нижньощелепна дуга Під'язикова дуга</p>	<p>Тиждень розвитку 5</p>																						
<p>День 40. Зародок у матці</p>  <p>Порожнина хоріона Порожнина амніона Плацента Жовтковий мішок</p>	<p>День 41. Зародок у матці</p>  <p>Ворсинки хоріона Жовтковий мішок Амніон</p>	<p>День 42.</p> 	<p>Тиждень розвитку 6</p>																						
<p>День 47.</p>  <p>Пальці рук</p>	<p>День 48.</p>  <p>Пальці ніг</p>	<p>День 49.</p>  <p>Плацента Порожнина амніона</p>	<p>Тиждень розвитку 7</p>																						

Рис. 2.20. (продовження)

Терміни для запам'ятовування

1. Гастрюляція. 2. Ектодерма. 3. Ендодерма. 4. Мезодерма. 5. Мезенхіма. 6. Зародковий диск. 7. Амніотична порожнина. 8. Епібласт. 9. Первинний і вторинний жовтковий мішок. 10. Гіпобласт. 11. Хоріон. 12. Амніотична ніжка. 13. Первинна смужка. 14. Первинний вузлик. 15. Алантоїс. 16. Хорда. 17. Тулубові складки. 18. Соміти. 19. Дерматом. 20. Міотом. 21. Склеротом. 22. Спланхнотом. 23. Сегментні ніжки (нефрогонотом). 24. Нервова трубка. 25. Нейруляція. 26. Мозкові пухирі. 27. Гангліозна пластинка. 28. Нервовий гребінь. 29. Плакоди. 30. Прехордальна пластинка. 31. Шкірна ектодерма. 32. Позазародкові органи. 33. Плацента. 34. Материнська частина плаценти. 35. Основна відпадна (децидуальна) оболонка. 36. Плодова частина плаценти. 37. Ворсинка хоріона. 38. Синцитіотрофобласт. 39. Цитотрофобласт. 40. Клітини Кашценка–Гофбауера. 41. Фібриноїд Лангганса. 42. Плацентація. 43. Гемохоріальна дископодібна ворсинчаста плацента. 44. Котиледон. 45. Фібриноїд Рора. 46. Гемохоріальний бар'єр. 47. Пуповина. 48. Амніон. 49. Жовтковий мішок. 50. Алантоїс. 51. Критичні періоди розвитку.

3.1. ВЧЕННЯ ПРО ТКАНИНИ. ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ. ЗАЛОЗИСТИЙ ЕПІТЕЛІЙ

Тканина — це система організму, яка складається із клітин та їх похідних, сформувалася у процесі філогенезу і виконує специфічні функції. Елементами тканини як складної гетерогенної системи є клітини та їхні похідні. У свою чергу, тканини є основою для побудови органів. Клітини обумовлюють основні властивості тканини, а їх руйнування призводить до деструкції системи, робить тканину нежиттєздатною. Крім клітин у тканинах розрізняють неклітинні структури. До них належать симпласти (м'язові волокна, зовнішня частина трофобласта), синцитії (окремі стадії розвитку чоловічих статевих клітин), постклітинні структури (еритроцити, тромбоцити, рогові лусочки епідермісу), міжклітинна речовина (основна речовина та волокна — колагенові, еластичні, ретикулярні). Усі неклітинні структури є похідними клітин. Клітини у тканинній системі взаємодіють між собою і з міжклітинною речовиною. Міжклітинні взаємодії як безпосередньо, так і через міжклітинну речовину забезпечують функціонування тканини як єдиної системи.

Термін "тканина" уперше застосував англійський вчений Неємія Грю у 1671 р. Він використовував його у буквальному значенні, описуючи структури рослин, де переплетення волокон нагадувало тканину текстилю. Завдяки працям французького анатома К.-М. Біша (1801) поняття про тканини міцно увійшло в анатомію тварин і людини, хоча запропонована ним класифікація тканин була неправильною, оскільки не базувалася на мікроскопічних даних (Біша розрізняв 21 тканину). Лише у другій половині XIX ст. (1857–1859 рр.) німецькі мікроскопісти Ф. Лейдиг та Г. Келікер запропонували ту класифікацію тканин, якою практично ми користуємося і нині. Вони поділили всі тканини на чотири групи: **епітеліальну, сполучну, м'язову та нервову**.

Великий внесок у розвиток вчення про тканини, зокрема в теорію еволюції тканин, зробили своїми працями гістологи О.О. Заварзін та М.Г. Хлопін. О.О. Заварзін у 1934 р. запропонував поділити всі тканини за їхніми функціями на дві групи: загальну та спеціальну. До загальних тканин О.О. Заварзін відніс епітелій і тканини внутрішнього середовища (останні включають сполучні тканини, кров і лімфу), а до спеціальних — м'язові та нервову тканини. У сучасній практиці гістологи користуються поділом тканин на названі вище чотири морфофункціональні типи (епітелії, тканини внутрішнього середовища, м'язові та нервова) (табл. 5).

Таблиця. 5. Головні характеристики чотирьох основних типів тканин

Тканини	Клітини	Міжклітинна речовина	Основні функції
Епітеліальні	Пласти поліед- ральних клітин	Практично відсутня	Вистелення поверхонь або порожнин тіла, залозиста секреція
Внутрішнього середовища	Різноманітні фіксовані та блукаючі клітини	Велика кількість	Опорно-механічна, захисна, трофічна
М'язові	Видовжені ско- ротливі клітини або симпласти	Помірна кількість	Скоротлива (рухова)
Нервова	Клітини з довгими відростками	Практично відсутня	Сприйняття подразнень, генерування та передача нервових імпульсів

Розвиток тканин — гістогенез — відбувається в ембріональному періоді онтогенезу після утворення зародкових листків (ектодерми, ендодерми та мезодерми). З клітинного матеріалу зародкових листків у процесі **диференціації** виникають тканини. В основі диференціації, тобто виникнення будь-яких відмінностей клітин (біохімічних, морфологічних), є процес **детермінації** — визначення подальшого шляху розвитку клітин на генетичному підґрунті внаслідок блокування окремих компонентів геному. Обмеження можливостей шляхів розвитку внаслідок детермінації визначається терміном **"комітування"**. Воно здійснюється поступово. Наприклад, сукупність клітин, що належать до одного ембріонального зачатка, може бути джерелом розвитку кількох тканин; подальша їх детермінація здійснюється у ході гістогенезу. Вона охоплює менші частини геному, ніж це було під час утворення зачатків, тому відмінності між тканинами, що належать до одного типу, не такі значні, як між тканинами, що належать до різних типів.

Кожна тканина має або мала в ембріогенезі так звані **стовбурові клітини**. Це найменш диференційовані і найменш комітовані клітини, які, можливо, детермінуються у зародкових листках перед кінцем гастрюляції. Стівбурові клітини утворюють популяцію, якій притаманні самопідтримання, диференціація у кількох можливих напрямках та утворення через клітини-попередники функціональних зрілих клітин цієї тканини. Якщо одна із стівбурових клітин стає на шлях диференціації, то в результаті послідовного ряду комітувальних мітозів виникають спочатку напівстовбурові, а потім і диференційовані клітини із специфічною функцією. Вихід стівбурової клітини з популяції є сигналом до поділу іншої стівбурової клітини за типом некомітувального мітозу. В результаті загальне число стівбурових клітин відновлюється. У нормальних умовах воно залишається у певних межах сталим.

Сукупність клітин, які послідовно розвиваються від одного типу стівбурових клітин до зрілої спеціалізованої клітини, має назву **диферону**, або **гісто-**

генетичного ряду. Тканини здебільшого мають кілька диферонів. Спеціалізовані клітини водночас із виконанням специфічних функцій здатні до синтезу особливих речовин – **кейлонів**, які гальмують розмноження клітин-попередників та стовбурових. Коли з будь-якої причини кількість зрілих клітин зменшується (наприклад, після травми) гальмівна дія кейлонів послаблюється; посилюється мітотична активність клітин-попередників і число спеціалізованих клітин відновлюється.

Процес поновлення структури біологічного об'єкта після його руйнування має назву **регенерації**. Відповідно до рівня організації живого визначають субклітинну, клітинну, тканинну, органну регенерації. Загальна гістологія вивчає регенерацію на тканинному рівні. Існують регенерація фізіологічна, яка здійснюється постійно у здоровому організмі, а також репаративна, що відбувається унаслідок ушкодження. У різних тканинах можливості регенерації різні і пов'язані вони з наявністю стовбурових клітин і клітин-попередників. У дорослої людини є тканини з обмеженими регенеративними можливостями, однак дослідженнями останніх років встановлено, що навіть нейрони, які ще донедавна вважали нездатними до регенерації в дорослому організмі, у певних ділянках нервової системи зберігають регенераторні можливості.

Епітеліальна тканина (*textus epithelialis*). Епітелій філогенетично є однією з найстаріших тканин, які першими виникли на початку еволюції багатоклітинних організмів. Термін "епітелій" був запропонований Ф. Рюйшем і походить від грецьких слів *epi* – над і *telos* – сосок. Це пов'язано з тим, що учений вивчав епідерміс – епітелій, який розташований над сосочковим шаром дерми. Епітелій входить до складу майже всіх органів, зумовлюючи значною мірою специфіку їхньої будови та функції. Із цієї тканини побудована також більшість залоз.

Епітеліальна тканина виконує низку важливих функцій в організмі людини і тварин. Наприклад, епітелій захищає тканини, що розташовані під ним, від механічних, хімічних, інфекційних, світлових ушкоджень. Ця функція переважає в епітелію шкіри, слизової оболонки ротової порожнини та деяких інших. Інша функція епітелію – обмін речовин, яка полягає у тому, що через цю тканину здійснюється усмоктування речовин, а також їх виділення назовні. Ця функція властива епітелію кишок, шлунка, шкіри, легень, нирок. Крім того, епітелій виконує секреторну функцію, яка притаманна так званому залозистому епітелію, з якого побудовані залози.

Морфофункціональні особливості епітелію. Для морфології епітеліальної тканини характерним є насамперед те, що ця тканина побудована лише з клітин-епітеліоцитів і практично не містить міжклітинної речовини (рис. 3.1). Клітини, поєднані між собою різними типами контактів, утворюють суцільний пласт. Здатність формувати клітинні пласти епітелій зберігає як у тканинній культурі, так і в умовах патології, наприклад, у разі росту пухлин.

Пласт епітеліальних клітин завжди лежить на **базальній мембрані** (рис. 3.2). Остання на світлооптичному рівні є гомогенною пластинкою тов-

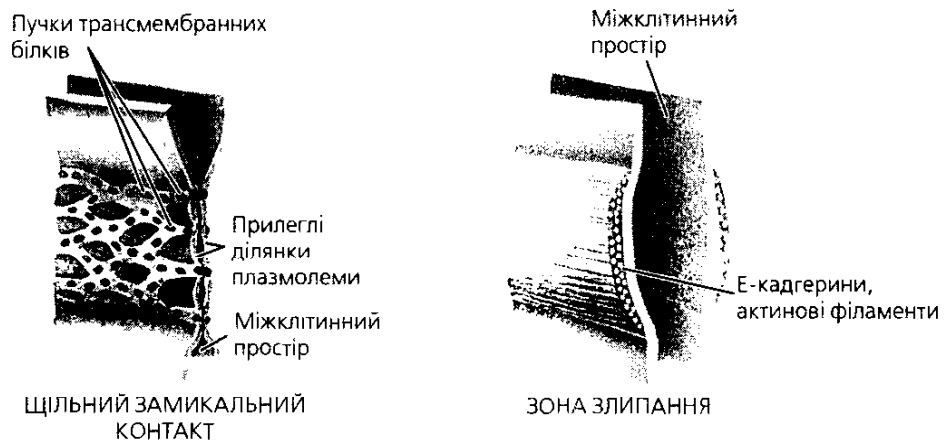
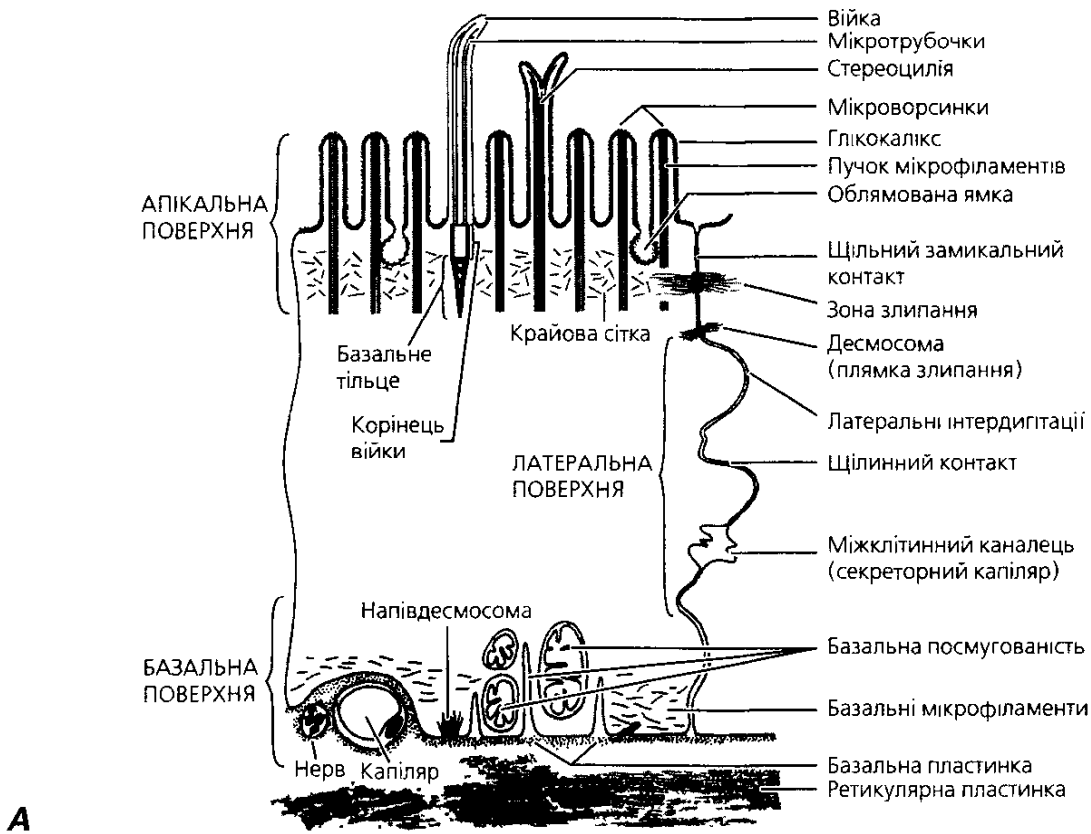
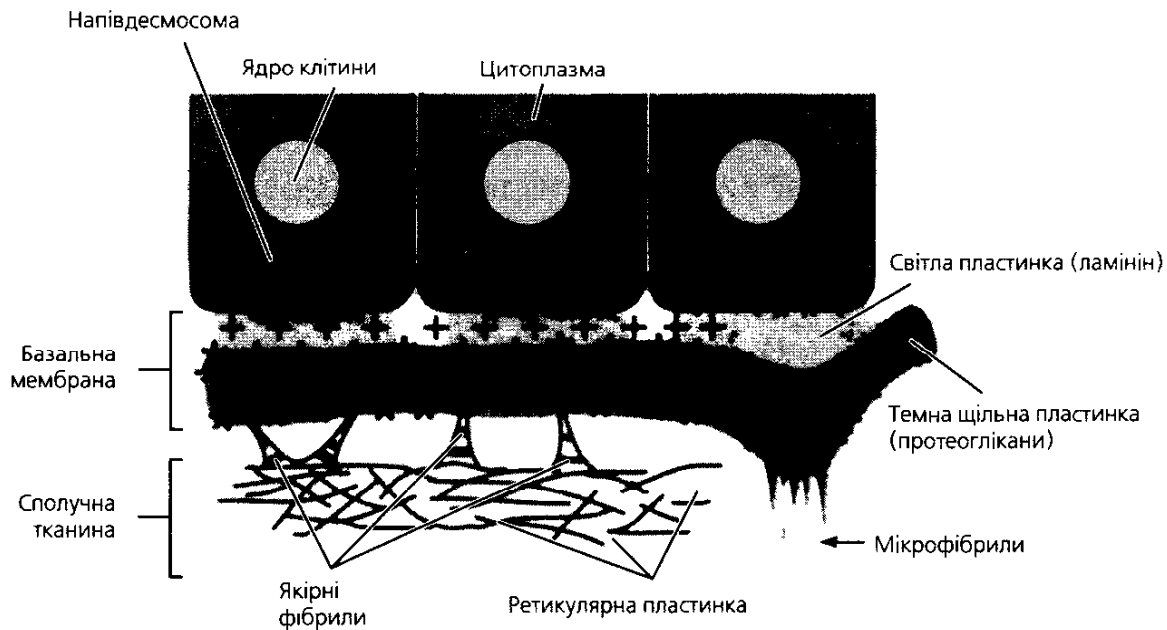
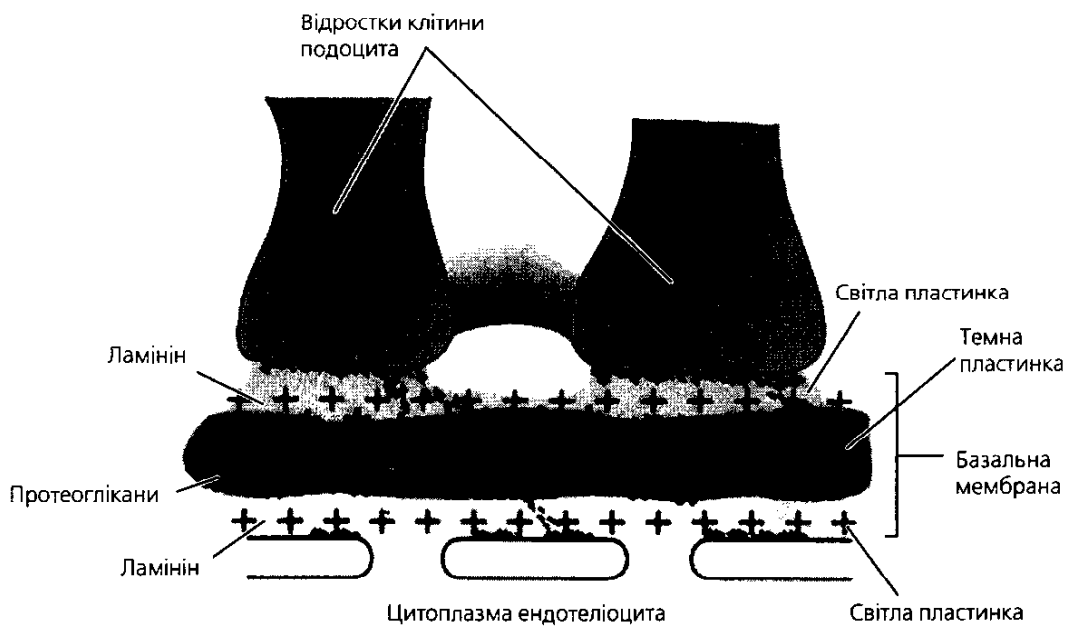


Рис. 3.1. Будова епітеліальної клітини: **А** – схематичне відтворення узагальненого епітеліоцита з демонстрацією спеціалізованих структур його базальної, латеральної та апікальної поверхні; **Б** – деталі ультраструктури міжклітинних контактів епітеліоцитів

щиною до 1 мкм. Під електронним мікроскопом у ній виявлена тривимірна сітка тяжів діаметром 3–4 нм, які складаються з п'яти компонентів: колагену IV типу, гепарансульфат-протеоглікану, ентактину, ламініну, фібронектину. Базальна мембрана відмежовує епітелій від пухкої сполучної тканини, яка завжди розташована під ним, не дає епітелію вростати у сполучну тканину і таким чином виконує бар'єрну функцію. Вона також забезпечує адгезивні властивості обох тканин, крім того, має значення для живлення епітелію, який не



A



B

Рис. 3.2. Два типи базальних мембран: **A** – двошарова базальна мембрана, що відмежовує епітелій від сполучної тканини, забезпечуючи водночас їх міцне з'єднання; **B** – тришарова базальна мембрана, що відмежовує ендотелій від епітелію у складі ниркових клубочків та легневих альвеол, утворюється у результаті злиття двох мембран, компоненти яких продикуються як ендотеліоцитами, так і епітеліоцитами

містить судин, і саме через базальну мембрану здійснюється його трофіка за рахунок судин пухкої сполучної тканини.

Завдяки своєму положенню на межі між тканинами тіла і зовнішнім середовищем епітеліальні клітини або пласт у цілому мають таку характерну ознаку будови, як полярна диференціація. Це означає наявність у клітині двох полюсів – апікального, оберненого до зовнішнього середовища, та базального, що розташований на базальній мембрані. **Апікальний та базальний полюси** мають різні морфологічні ознаки (рис. 3.1). Базальна частина клітини містить ядро, тут можуть бути локалізовані мітохондрії, утворюючи так звану базальну посмугованість. Базальна частина плазмолемми може утворювати глибокі інвагінації. Апікальному полюсу епітеліоцита властива наявність таких структур, як мікроворсинки, щіточкова облямівка, війки тощо.

Епітеліальна тканина має високу здатність до регенерації – як фізіологічної, так і репаративної. Це зумовлено її пограничним положенням, безпосереднім контактом із зовнішнім середовищем: саме епітелій є першим бар'єром організму для шкідливих чинників. Регенерація епітелію здійснюється за наявності стовбурових клітин, різних для кожного виду епітелію.

Класифікація епітеліальних тканин. Існує дві класифікації епітеліїв: філогенетична (або просто генетична) і морфофункціональна. **Філогенетична класифікація**, запропонована М.Г. Хлопіним, ґрунтується на походженні різних видів епітелію з різних зародкових листків. Згідно з цією класифікацією розрізняють епітелії таких типів:

1) шкірний – походить з ектодерми; за будовою – багат шаровий або псевдобагат шаровий; функція його захисна; локалізація – шкіра, ротова порожнина, стравохід, рогівка ока, піхва, відхідник тощо;

2) кишковий – походить з ендодерми; за будовою – одно шаровий призматичний; функція – усмоктування; локалізація – шлунок, тонка і товста кишка;

3) нирковий – походить з проміжної мезодерми; за будовою – одно шаровий; функція – реабсорбція речовин з первинної сечі у кров; локалізація – ниркові каналці;

4) целомічний – походить з вентральної мезодерми; за будовою – одно шаровий плоский; функція – розмежувальна; локалізація – серозні оболонки;

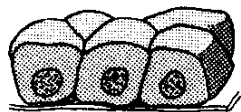
5) епендимо-гліальний – походить з нервової трубки; за будовою – одно шаровий; локалізація – вистелення порожнин мозку;

6) ангіодермальний – походить з мезенхіми; за будовою – одно шаровий плоский; утворює вистелення кровоносних та лімфатичних судин і серця, має назву «ендотелій».

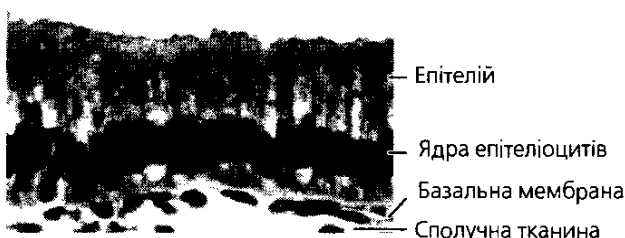
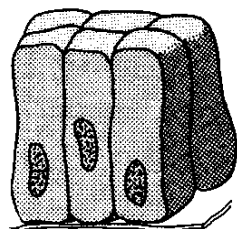
Більш уживаною класифікацією епітеліальних тканин, якою широко користуються також і патологоанатоми, є друга, **морфофункціональна класифікація**. У її основі – особливості будови і функції різних видів епітелію. Згідно з цією класифікацією епітеліальні тканини поділяють на залозисті та покривні, а останні – на одно шарові і багат шарові за ознакою відношення до базальної мембрани (рис. 3.3). В одно шаровому епітелію усі клітини лежать на ба-



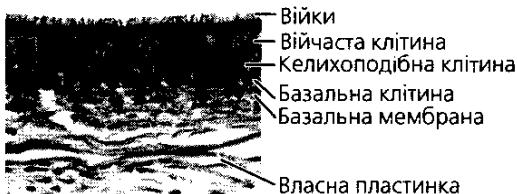
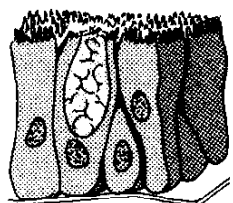
I. ОДНОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ ЕПІТЕЛІЙ (ЗАДНЯ ПОВЕРХНЯ РОГІВКИ ОКА)



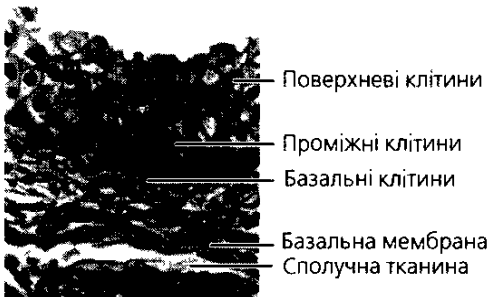
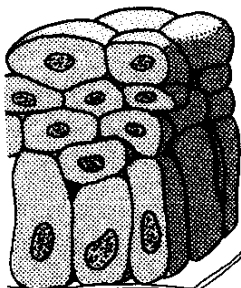
II. ОДНОШАРОВИЙ КУБІЧНИЙ ЕПІТЕЛІЙ (НИРКОВИЙ КАНАЛЕЦЬ)



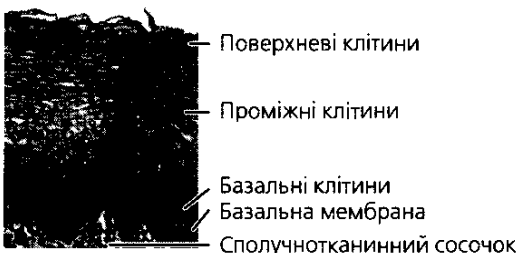
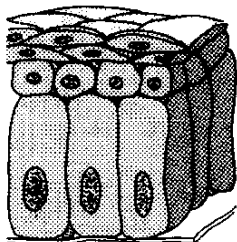
III. ОДНОШАРОВИЙ ЦИЛІНДРИЧНИЙ (СТОВПЧАСТИЙ) ЕПІТЕЛІЙ (СТІНКА ЖОВЧНОГО МІХУРА)



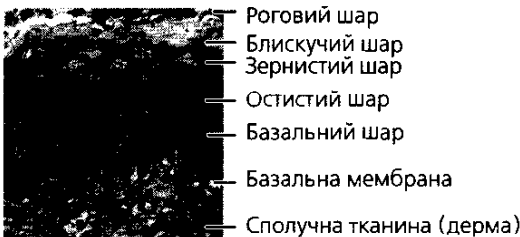
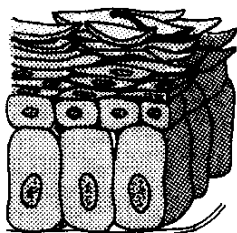
IV. ПСЕВДОБАГАТОШАРОВИЙ (ОДНОШАРОВИЙ БАГАТОРЯДНИЙ ВІЙЧАСТИЙ) ЕПІТЕЛІЙ (СТІНКА ТРАХЕЇ)



V. БАГАТОШАРОВИЙ ПЕРЕХІДНИЙ ЕПІТЕЛІЙ (СТІНКА СЕЧОВОГО МІХУРА)



VI. БАГАТОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ НЕЗРОГОВІЛИЙ ЕПІТЕЛІЙ (СТРАВОХІД)



VII. БАГАТОШАРОВИЙ ПЛОСКИЙ ЗРОГОВІЛИЙ ЕПІТЕЛІЙ (ЕПІДЕРМІС)

Рис. 3.3. Сім основних типів покривного епітелію: зліва – схематичне відтворення, справа – вигляд під світловим мікроскопом, × 300

зальній мембрані, а в багатошаровому з нею мають безпосередній зв'язок лише клітини нижнього базального шару, а всі інші утворюють шари над ним і з базальною мембраною не зв'язані.

Одношаровий епітелій поділяють на однорядний та багаторядний. Однорядним називають епітелій, усі клітини якого мають однакову форму (його називають також ізоморфним), а ядра всіх клітин розташовані на одному рівні, утворюючи один ряд. За формою клітин такий епітелій поділяють на циліндричний (стовпчастий), кубічний, плоский. Багаторядний епітелій містить клітини різної форми (друга його назва у зв'язку з цим – анізоморфний), їх ядра розташовані на різних рівнях та утворюють кілька рядів. Цей епітелій ще має назву псевдобагатошарового, тому що нагадує своїм виглядом багатошаровий, але насправді всі його клітини мають зв'язок із базальною мембраною, тобто утворюють один шар. Багатошаровий плоский епітелій поділяється на багатошаровий плоский зроговілий і багатошаровий плоский незроговілий. У деяких органах зустрічається багатошаровий кубічний, багатошаровий циліндричний та перехідний епітелій (табл. 6).

Будова різних видів епітелію. Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) утворює вистелення очеревини, плеври та навколосерцевої сумки (перикарда). Це тонкий пласт клітин полігональної форми з нерівними, хвилястими краями (межі клітин добре окреслені після імпрегнації солями срібла). Частина

Таблиця 6. Основні типи покривних епітеліїв у людини

За кількістю шарів	За формою клітин	Приклади локалізації	Основні функції
Одношаровий	Плоский	Кровоносні судини (ендотелій); серозні оболонки (мезотелій)	Вистелення, піноцитоз, секреція біологічно активних речовин, полегшення руху внутрішніх органів
Одношаровий	Кубічний	Канальці нирки, бронхіоли легень	Вистелення, секреція та транспорт речовин
Одношаровий	Циліндричний	Шлунок, кишка	Вистелення, захист, абсорбція та секреція речовин
Одношаровий багаторядний (псевдобагатошаровий)	Різні за формою та висотою	Трахея, бронхи	Вистелення, захист, секреція
Багатошаровий	Плоский зроговілий	Шкіра	Вистелення, захист
Багатошаровий	Плоский незроговілий	Стравохід, піхва	Вистелення, захист
Багатошаровий	Кубічний	Потові залози	Вистелення вивідних проток
Багатошаровий	Циліндричний	Кон'юнктива	Вистелення, захист
Багатошаровий	Перехідний	Сечовід, сечовий міхур, сечівник	Вистелення, захист

клітин має 2–3 ядра, на їх поверхні видно мікрворсинки. Через мезотелій здійснюється обмін між рідиною, що заповнює вторинну порожнину тіла, і кров'ю (лімфою), у зв'язку з чим клітини його мають здатність до піноцитозу.

Одношаровий кубічний епітелій міститься у каналцях нирки, вивідних протоках багатьох залоз, бронхіолах легень. Клітини цього епітелію мають однакові розміри за висотою та шириною. У різних органах особливості їх різні.

Одношаровий циліндричний епітелій утворює внутрішнє вистелення шлунка, тонкої і товстої кишок, жовчного міхура, вивідних проток печінки та підшлункової залози, деяких каналців нирки, порожнини матки та яйцеводів. Розрізняють такі види цього епітелію:

1) облямований – у кишці, жовчному міхурі; його клітини містять усмоктувальну облямівку;

2) миготливий – у матці та яйцеводах; клітини мають миготливі війки (рис. 3.4), які сприяють просуванню яйцеклітини;

3) залозистий – у шлунку; ці клітини здатні продукувати слизоподібний секрет і мають назву гландулоцитів.

Одношаровий багаторядний (псевдобагатошаровий) епітелій вистеляє повітроносні шляхи та деякі відділи статевої системи. Його називають багаторядним війчастим. У ньому розрізняють такі основні види клітин: миготливі (війчасті), вставні (короткі та довгі), слизові (келихоподібні), а також ендокринні. Війчасті клітини мають форму клину, оберненого широкою частиною до поверхні епітелію, на цій поверхні клітини містять війки; вузька частина клітини прикріплюється до базальної мембрани. Вставні клітини також мають форму клину, але розташовані так, що широкою частиною лежать на базальній мембрані, а вузькою уклинюються поміж війчастими клітинами, не досягаючи поверхні епітелію, яка, таким чином, уся вкрита війками. Серед вставних клітин є стовбурові, з яких шляхом диференціації утворюються війчасті та слизові клітини. Рухи війок і слиз, який продукують слизові клітини, сприяють видаленню частинок пилу з повітроносних шляхів. Ендокринні клітини продукують біологічно активні речовини – гормони, за допомогою яких здійснюється місцева регуляція функцій дихальної системи.

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій локалізований у рогівці ока, ротовій порожнині, стравоході, піхві, анальній частині прямої кишки. У ньому визначають три види клітинних шарів:

1) базальний – клітини циліндричної форми, лежать одним шаром на базальній мембрані, поділяються мітозом, серед них є стовбурові, тому цей шар є камбіальним;

2) остистий – клітини полігональної форми з відростками, які вклинюються між апікальними кінцями клітин базального шару, розташовуються кількома шарами, мають цитоплазматичні відростки у вигляді шипів (остисті відростки);

3) шар плоских клітин – поверхневі шари клітин, що відмирають і злущуються.

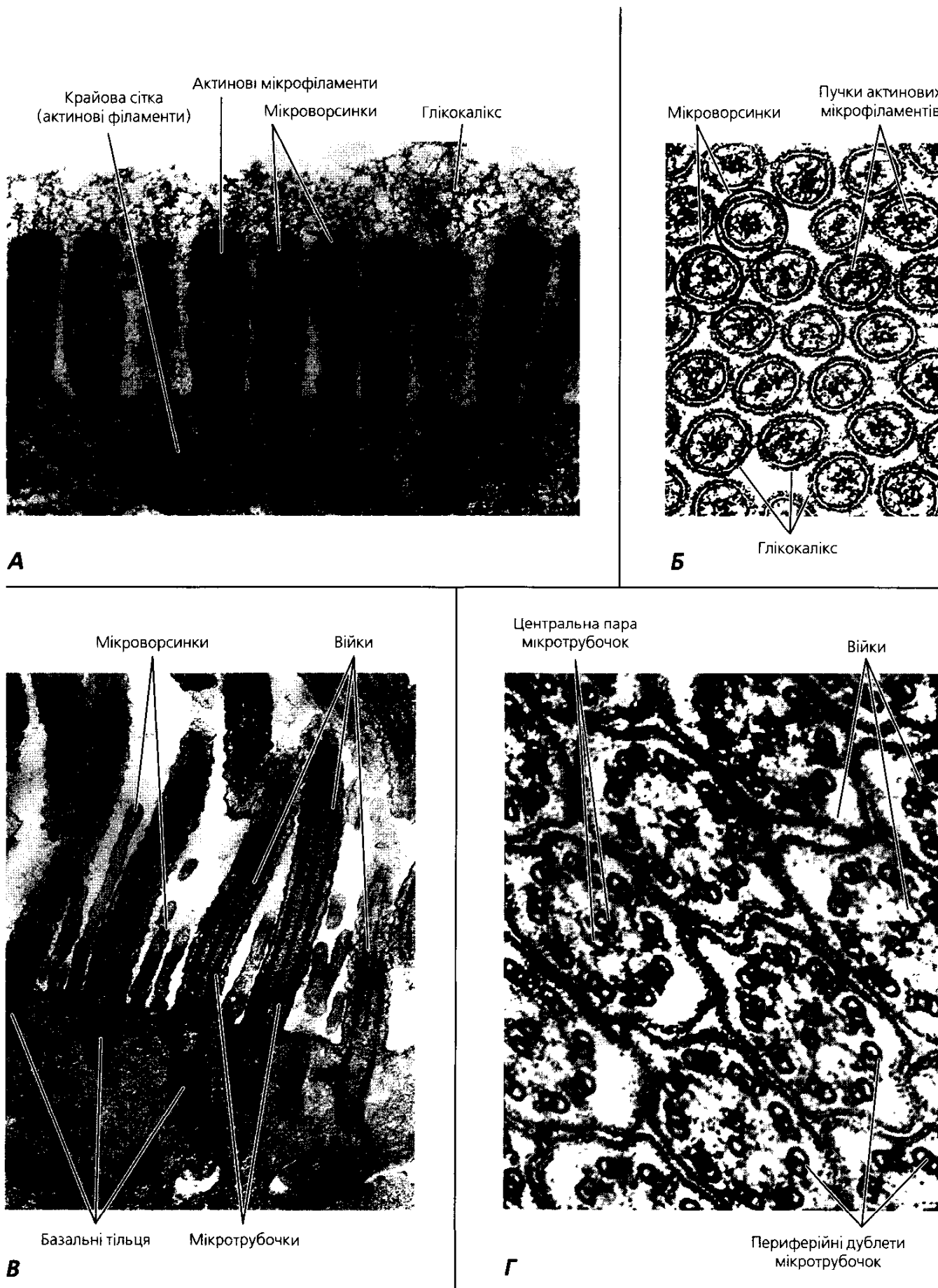


Рис. 3.4. Ультраструктура мікрворсинок та війок: **А** – поздовжній зріз мікрворсинок тонкої кишки, $\times 40\ 000$; **Б** – поперечний зріз мікрворсинок, $\times 50\ 000$; **В** – поздовжній зріз війок та мікрворсинок епітелію маткової труби, $\times 36\ 000$; **Г** – поперечний зріз війок: виразно видно систему мікротрубочок, яка описується формулою $9 \times 2 + 2$, $\times 90\ 000$

Багатошаровий плоский зроговілий епітелій укриває поверхню шкіри і має назву епідермісу. Складається з багатьох шарів клітин, серед яких можна виділити кілька різновидів. Епідерміс долонь та підшов має п'ять шарів:

1) базальний, у складі якого крім малодиференційованих стовбурових епітеліоцитів містяться клітини з відростками — пігментні клітини меланоцити, клітини Лангерганса (дендритні макрофаги), а також клітини Меркеля (механорецептори);

2) остистий, будова якого подібна до описаного вище незроговілого епітелію; базальний і остистий шари разом формують росткову зону епідермісу (зону Мальпігі);

3) зернистий — складається зі сплосчених клітин, які містять зерна фібрилярного білка кератогіаліну;

4) блискучий — на гістологічних препаратах має вигляд гомогенної блискучої смужки завдяки наявності у його плоских клітинах елеїдину, який є комплексом кератогіаліну з тонофібрилами і являє собою наступну стадію на шляху утворення рогового білка — кератину;

5) роговий — складається з рогових лусочок, заповнених кератином та пухирцями повітря; зовнішні лусочки під впливом лізосомальних ферментів втрачають зв'язок між собою і постійно злущуються з поверхні епітелію.

Перехідний епітелій вистеляє сечовивідні шляхи — ниркові миски, чашечки, сечоводи, сечовий міхур. Має три шари:

1) базальний — складається із дрібних інтенсивно забарвлених клітин;

2) проміжний — містить клітини різноманітної форми, здебільшого полігональні;

3) покривний — складається з великих світлих клітин, які часто мають 2–3 ядра.

Форма цих клітин, залежно від стану стінки органа, може бути сплюснена або грушоподібна. Апікальна частина цих клітин містить специфічні структури — інвагінації плазмолемми і веретеноподібні пухирці, які є депо плазмолемми і вбудовуються у неї під час розтягання органа. Під час скорочення стінки товщина епітеліального пласта зростає за рахунок того, що деякі клітини проміжного шару "вистискаються" нагору, а поверхневі клітини набувають грушоподібної форми.

Залози (*glandulae*). Переважна більшість залоз є похідними залозистого епітелію (рис. 3.5). Залозисті клітини називають **гландулоцитами**. Залози поділяють на дві великі групи: **екзокринні (залози зовнішньої секреції)** та **ендокринні (залози внутрішньої секреції)**. Відповідно, гландулоцити поділяють на екзокриноцити та ендокриноцити. Екзокринні залози мають завжди два відділи — кінцевий (секреторний) та вивідну протоку. Вони продукують секрети, які виділяються на поверхню епітеліального пласта. Ендокринні залози не мають вивідних проток, їхні продукти — **гормони** — виділяються безпосередньо у кров і лімфу. Залози класифікують за будовою, типом секреції, а також за характером секрету.

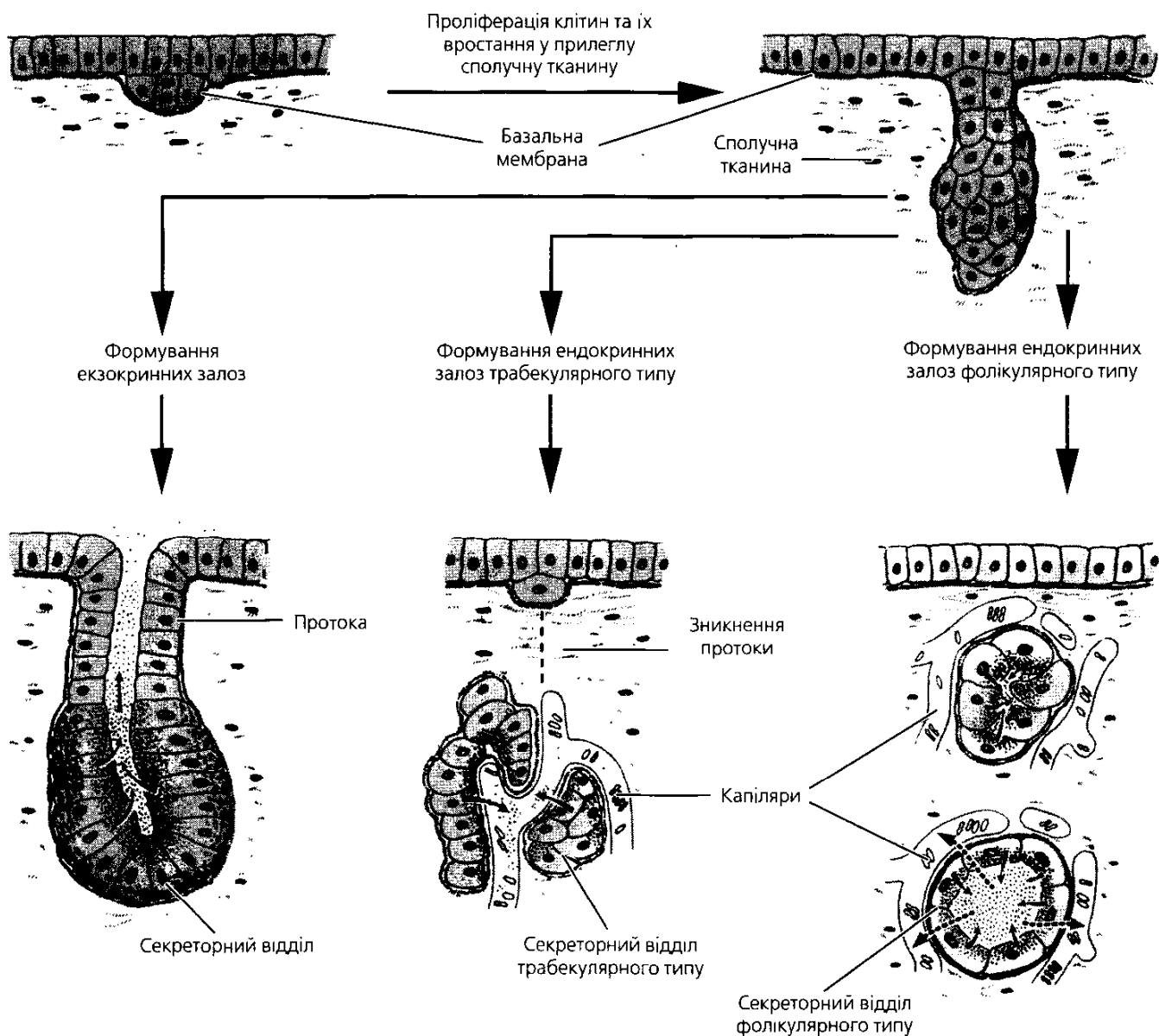
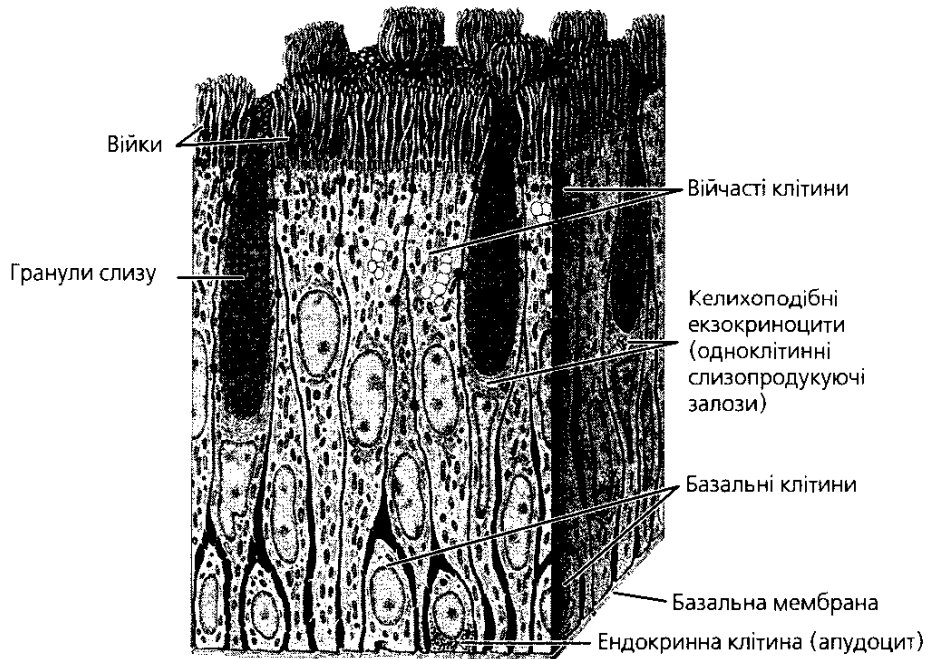


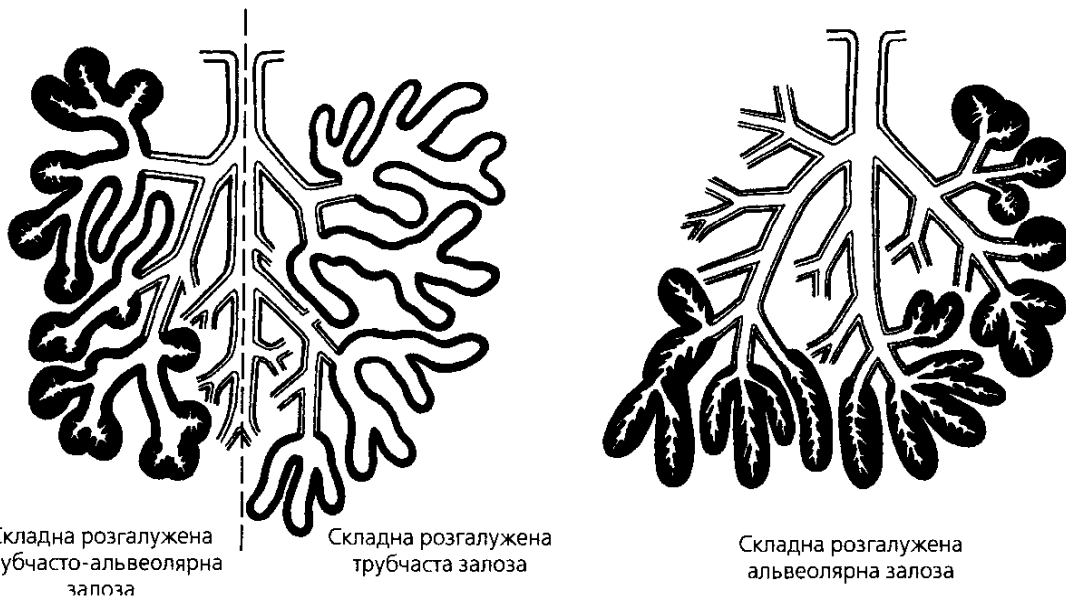
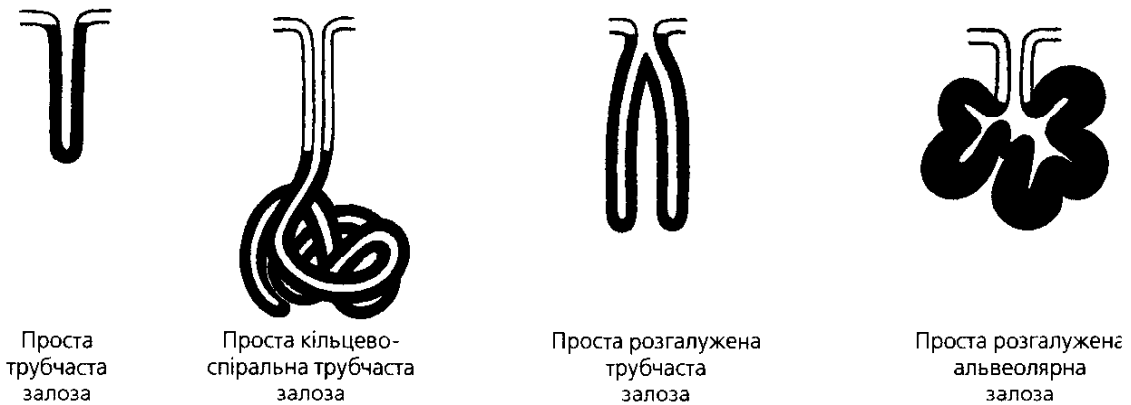
Рис. 3.5. Формування залоз різного типу з покривного епітелію: за умови збереження контакту з епітеліальним пластом залози виводять свій секрет на його поверхню (екзокринні залози); у разі втрати контакту з епітеліальним пластом секрет виводиться у кров або міжклітинну рідину (ендокринні залози)

За локалізацією стосовно епітеліального пласта залози поділяють на ендоепітеліальні та екзоепітеліальні. Перші розташовані цілком у епітеліальному пласті, не виходять за його межі. У людини ендоепітеліальні залози одноклітинні. Це слизові келихоподібні клітини (екзокриноцити) у складі багаторядного війчастого епітелію повітроносних шляхів і одношарового призматичного епітелію кишки. Екзоепітеліальні залози в організмі людини багатоклітинні. Вони розташовані за межами епітеліального пласта у сполучній тканині й зв'язані з епітелієм вивідною протокою.

Екзоепітеліальні екзокринні залози (рис. 3.6) за кількістю вивідних проток поділяють на прості, що мають одну вивідну протоку, і складні, у яких вивідна протока розгалужується. Прості залози залежно від кількості кінцевих секреторних відділів бувають розгалужені та нерозгалужені. Перші мають кілька кінцевих відділів, другі – лише один кінцевий секреторний відділ.



A



B

Рис. 3.6. Залози різних типів: **A** – одноклітинні залози: дисоційовані екзокриноцити (келихоподібні клітини) та ендокриноцити (апудоцити) у складі епітеліального вистелення трахеї; **B** – принципи класифікації багатоклітинних екзокринних залоз: секреторні клітини чорного кольору, протокові клітини – світлі; складні залози мають розгалужені протоки

Складні залози завжди розгалужені, тому що їхні численні вивідні протоки закінчуються багатьма секреторними відділами. За формою секреторних відділів залози поділяють на трубчасті (кінцевий відділ має форму трубочки), альвеолярні (кінцевий відділ має форму мішечка) та трубчасто-альвеолярні (у залозі є обидва типи кінцевих відділів).

За типом секреції (способом виділення секрету) залози поділяють на такі різновиди:

1) **мерокринові** – секрет виділяється із клітини без порушення її цілості; більшість залоз в організмі людини секретує за мерокриновим типом; назва походить від грецьких слів “мерос” – частина та “крино” – виділяю;

2) **апокринові** – апікальна частина клітини відторгається разом із секретом; у людини за апокриновим типом виділяють секрет молочні та специфічні потові залози; назва походить від слів “апекс” – верхівка та “крино” – виділяю; описаний тип апокринової секреції нині називають макроапокриновим, на відміну від мікроапокринового, коли від клітини відриваються лише верхівки мікрворсинок;

3) **голокринові** – після накопичення секрету клітина повністю руйнується і її залишки включаються до складу секрету; у людини за голокриновим типом виділяють секрет сальні залози шкіри; назва походить від грецького слова “голос” – цілий та “крино” – виділяю.

За хімічним складом секрету (рис. 3.7) залози поділяють на білкові, слизові, мішані (білково-слизові), сальні та потові.

Будова секреторних клітин. Поняття про секреторний цикл. Переважна більшість секреторних залозистих клітин (гландулоцитів) вирізняється наявністю секреторних включень у цитоплазмі. Форма клітин різноманітна і змінюється залежно від фази секреції. Ядра здебільшого великі, поверхня їх нерівна, покращена. У цитоплазмі гландулоцитів, які продукують білковий секрет, добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка. У клітинах, що синтезують небілковий секрет (ліпіди, стероїди), краще розвинена гладка ендоплазматична сітка. Мітохондрій багато. Для гландулоцита характерна наявність добре розвиненого комплексу Гольджі, де здійснюється формування секреторних гранул. У залозистих клітинах помітна полярність, яка зумовлена певною спрямованістю секреторних процесів, наприклад, у разі зовнішньої секреції – від базальної до апікальної частини секреторної клітини.

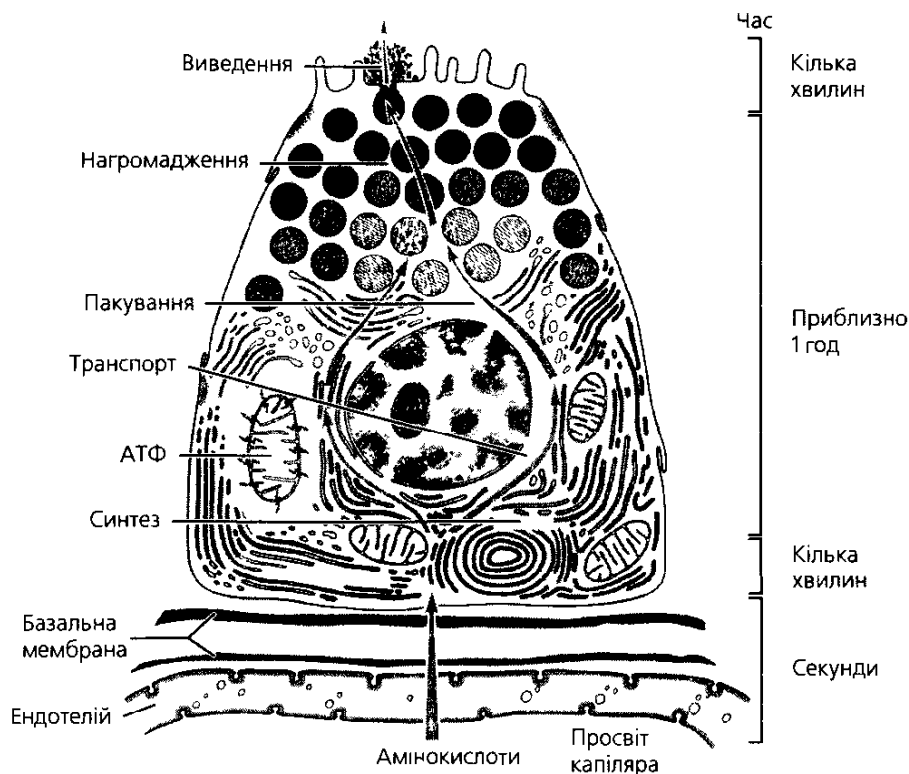
Секреція – це складний процес, який має чотири фази:

1. Поглинання вихідних продуктів гландулоцитами із крові та лімфи з боку базальної поверхні.

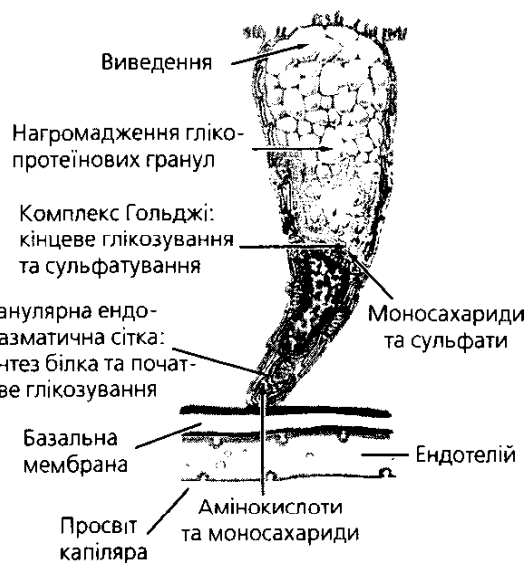
2. Синтез і нагромадження секрету, що здійснюється у гранулярній або гладкій ендоплазматичній сітці; оформляються секреторні продукти у складі комплексу Гольджі.

3. Виділення секрету з гландулоцитів – екструзія, що здійснюється різними шляхами залежно від типу секреції – мерокринової, апокринової, голокринової.

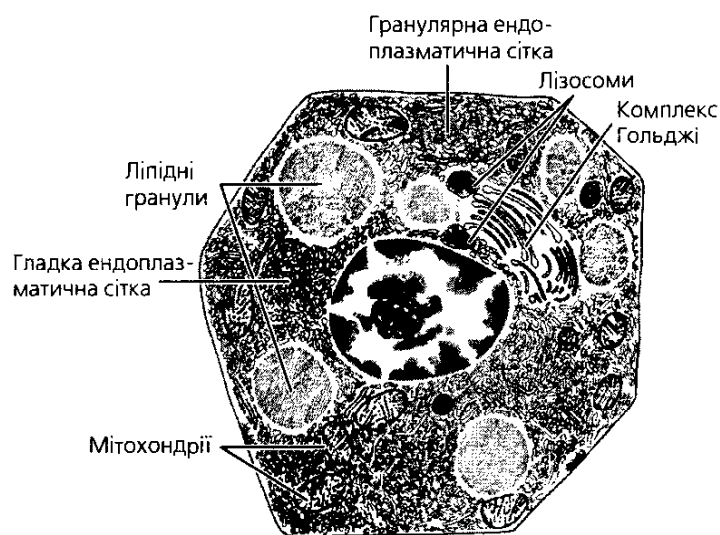
4. Відновлення вихідного стану залозистої клітини. Названі фази можуть відбуватися в гландулоцитах одна за одною циклічно, утворюючи так званий секреторний цикл. В інших випадках вони здійснюються одночасно, що характерно для дифузної або спонтанної секреції.



A



Б



B

Рис. 3.7. Схематичне відтворення трьох типів залозистих клітин: **A** – білковопродукуюча ацинозна клітина підшлункової залози; **Б** – слизопродукуюча келихоподібна клітина епітеліального вистелення тонкої кишки; **B** – клітина зі стероїдним типом секрету (гландулоцит яечка)

Терміни для запам'ятовування

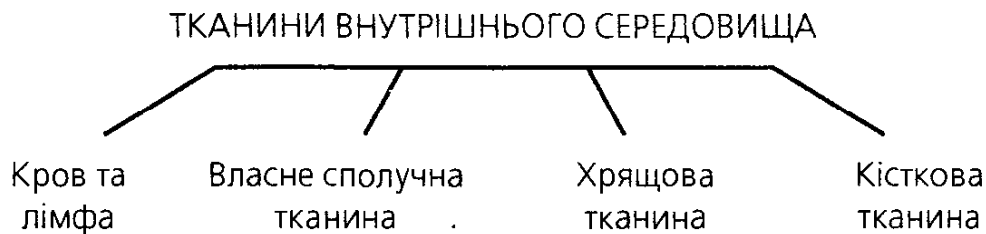
1. Тканина. 2. Загальні тканини. 3. Спеціальні тканини. 4. Епітеліальні тканини. 5. Сполучні тканини. 6. М'язові тканини. 7. Нервова тканина. 8. Диференціація. 9. Детермінація. 10. Комітування. 11. Стовбурова клітина. 12. Напівстовбурова клітина. 13. Диференційована клітина. 14. Диферон. 15. Кейлон. 16. Регенерація. 17. Фізіологічна регенерація. 18. Репаративна регенерація. 19. Клітинний пласт. 20. Базальна мембрана. 21. Полярна диференціація епітеліоцитів. 22. Філогенетична класифікація епітелію. 23. Епітелій шкірного типу. 24. Епітелій кишкового типу. 25. Епітелій ниркового типу. 26. Епітелій целомічного типу. 27. Епітелій епендимо-гліального типу. 28. Епітелій ангіодермального типу. 29. Морфофункціональна класифікація епітелію. 30. Одношаровий епітелій. 31. Однорядний епітелій (плоский, кубічний, циліндричний). 32. Багаторядний епітелій. 33. Багатошаровий епітелій. 34. Багатошаровий плоский незроговілий епітелій. 35. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій. 36. Перехідний епітелій. 37. Залози. 38. Гландулоцити. 39. Екзокриноцити. 40. Ендокриноцити. 41. Екзокринні залози. 42. Ендокринні залози. 43. Ендоепітеліальні залози. 44. Екзоепітеліальні залози. 45. Прості залози. 46. Складні залози. 47. Розгалужені залози. 48. Нерозгалужені залози. 49. Альвеолярні залози. 50. Трубочасті залози. 51. Трубочасто-альвеолярні залози. 52. Мерокринові залози. 53. Апокринові залози. 54. Голокринові залози. 55. Слизові залози. 56. Білкові залози. 57. Білково-слизові залози. 58. Сальні залози. 59. Потові залози. 60. Секреторний цикл.

3.2. ТКАНИНИ ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА. МОРФОЛОГІЯ ТА ФУНКЦІЇ КРОВІ

Тканини внутрішнього середовища – це велика група тканин, які разом з епітелієм належать до так званих загальних тканин. Тканинами внутрішнього середовища є **кров**, **лімфа** і **сполучна тканина** з усіма її різновидами. Незважаючи на те, що окремі різновиди тканин внутрішнього середовища за зовнішніми ознаками значно відрізняються між собою (наприклад, кров і кісткова тканина), є всі підстави для поєднання їх у єдиний тканинний тип, а саме: спільність походження, будови і функції.

Спільність походження цих тканин є найвагомішою ознакою і полягає у тому, що всі вони розвиваються з мезенхіми (рис. 3.8). Мезенхіма – найпримітивніша сполучна тканина, яка існує лише на ранніх стадіях ембріонального розвитку. За будовою мезенхіма нагадує сітку, тому що клітини її мають зірчасту або веретеноподібну форму і контактують одна з одною своїми відростками. У петлях сітчастого остова міститься драглиста маса – міжклітинна речовина, щільність якої коливається зі змінами обміну речовин. Із мезенхіми шляхом диференціації розвиваються кров, лімфа і всі види сполучної тканини.

Спільність будови цих тканин полягає у наявності міжклітинної речовини, яка у кількісному відношенні переважає над клітинами. На основі будови міжклітинної речовини можна виділити основні типи тканин внутрішнього середовища:



Міжклітинна речовина крові та лімфи є рідкою (плазма), а волокнисті структури в ній відсутні, тому ці види тканин внутрішнього середовища мають рідку консистенцію, хоча кров може втрачати плинність за умови перетворення фібриногену на фібрин і згортання.

У власне сполучній тканині кількість волокон може бути помірною (пухка волокниста тканина) або ж більш значною (щільна волокниста тканина). Консистенція залежить від співвідношення основної міжклітинної речовини та волокон (переважно колагенових).

Хрящова тканина містить добре розвинену основну міжклітинну речовину та волокна, в результаті чого цей вид тканин внутрішнього середовища характеризується великою міцністю й пружністю і належить до так званих скелетних тканин.

Кісткова тканина містить добре розвинену основну міжклітинну речовину. Високий ступінь мінералізації (біля 70% кісткової тканини складають фосфорнокислі солі кальцію у формі кристалів гідроксиапатиту) та товсті пара-

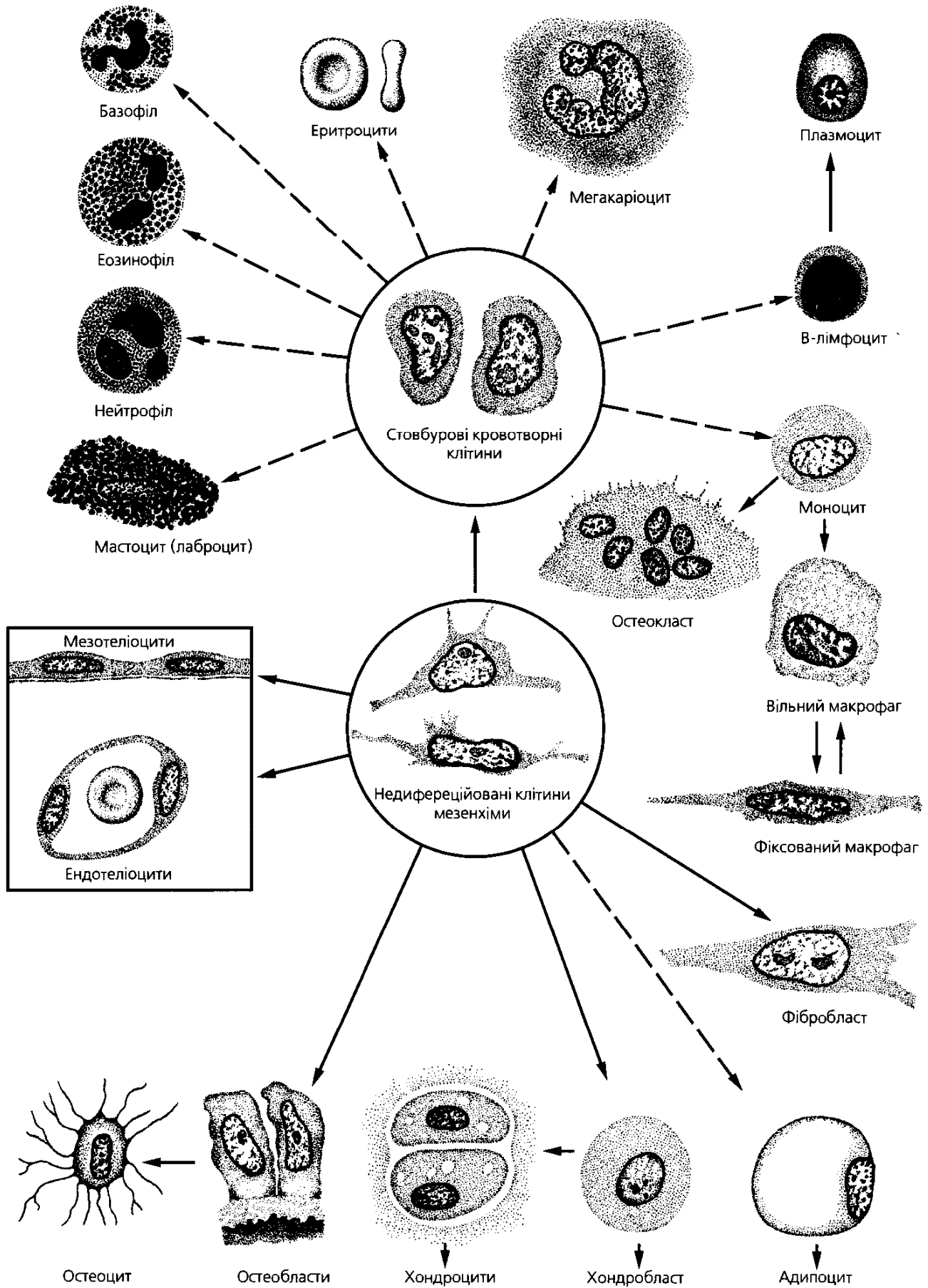


Рис. 3.8. Схематичне відтворення взаємозв'язку між похідними мезенхіми – клітинними елементами крові, сполучної, хрящової та кісткової тканин, ендотелієм і мезотелієм. Пунктирними лініями показано існування проміжних клітинних форм. Масштаб не збережений, оскільки розмір адиipoцитів, мегакаріоцитів та остеокластів значно перевищує розмір усіх інших видів клітин

лельні пучки колагенових волокон (так звані кісткові пластинки) забезпечують міцність кістки.

Функції тканин внутрішнього середовища різноманітні, але їх звичайно поєднують під загальною назвою "опорно-трофічні тканини". Вони виконують такі функції: трофічну, захисну, опорну (механічну). Функціональні особливості різних видів тканин внутрішнього середовища значною мірою залежать від фізико-хімічних властивостей міжклітинної речовини.

Морфологія та функції крові

Кров (*sanguis*) – це рідка тканина організму, що циркулює у системі замкнених трубок–судин. Кров становить 1/13, або 5–9 %, маси тіла, що у дорослої людини дорівнює приблизно 5,0–5,5 л. Кров складається із рідкої частини – плазми, яка займає 55–60 % об'єму, і формених елементів, об'єм яких 40–45% (рис. 3.9). Плазма – це міжклітинна речовина крові. До формених елементів крові належать еритроцити, лейкоцити та тромбоцити (кров'яні пластинки).

Кров виконує низку життєво важливих функцій. Захисна функція крові полягає у забезпеченні гуморального і клітинного імунітету. Дихальна функція забезпечується шляхом переносу кисню та вуглекислоти. Суть трофічної функції – перенесення поживних речовин. Екскреторна функція полягає у виведенні шлаків. Гуморальна функція забезпечується шляхом транспорту гормонів та інших біоло-гічно активних речовин. Гомеостатична функція полягає у підтриманні сталості внутрішнього середовища організму, в тому числі імунного гомеостазу.

Плазма крові – це колоїдний розчин, в'язкість якого у 5 разів вища, ніж в'язкість води. Плазма містить у собі 90–93% води та 7–10% сухого залишку. В останньому близько 7% складають білки і 3% – інші органічні та мінеральні речовини. Загальна концентрація мінеральних речовин у плазмі крові становить 0,9%; рН плазми 7,36.

До білків плазми належать:

1) альбуміни, які становлять близько 4%; вони зв'язують та переносять з кров'ю цілу низку речовин;

2) глобуліни становлять 1,1–3,1%, поділяються на альфа-, бета- і гамма-глобуліни (імуноглобуліни); в останній фракції містяться антитіла;

3) фібриноген, кількість якого 0,2–0,4 %, важливий тим, що завдяки його здатності переходити у нерозчинну форму – фібрин – здійснюється процес згортання крові.

Плазма, з якої видалений фібрин, називається сироваткою крові. Це жовтувата, прозора рідина, яка використовується для виготовлення багатьох лікарських препаратів.

Формені елементи крові

Еритроцити (рис. 3.10.), або червонокривці, у ссавців і людини є нерухомими, високодиференційованими клітинами, які у процесі розвитку втратили

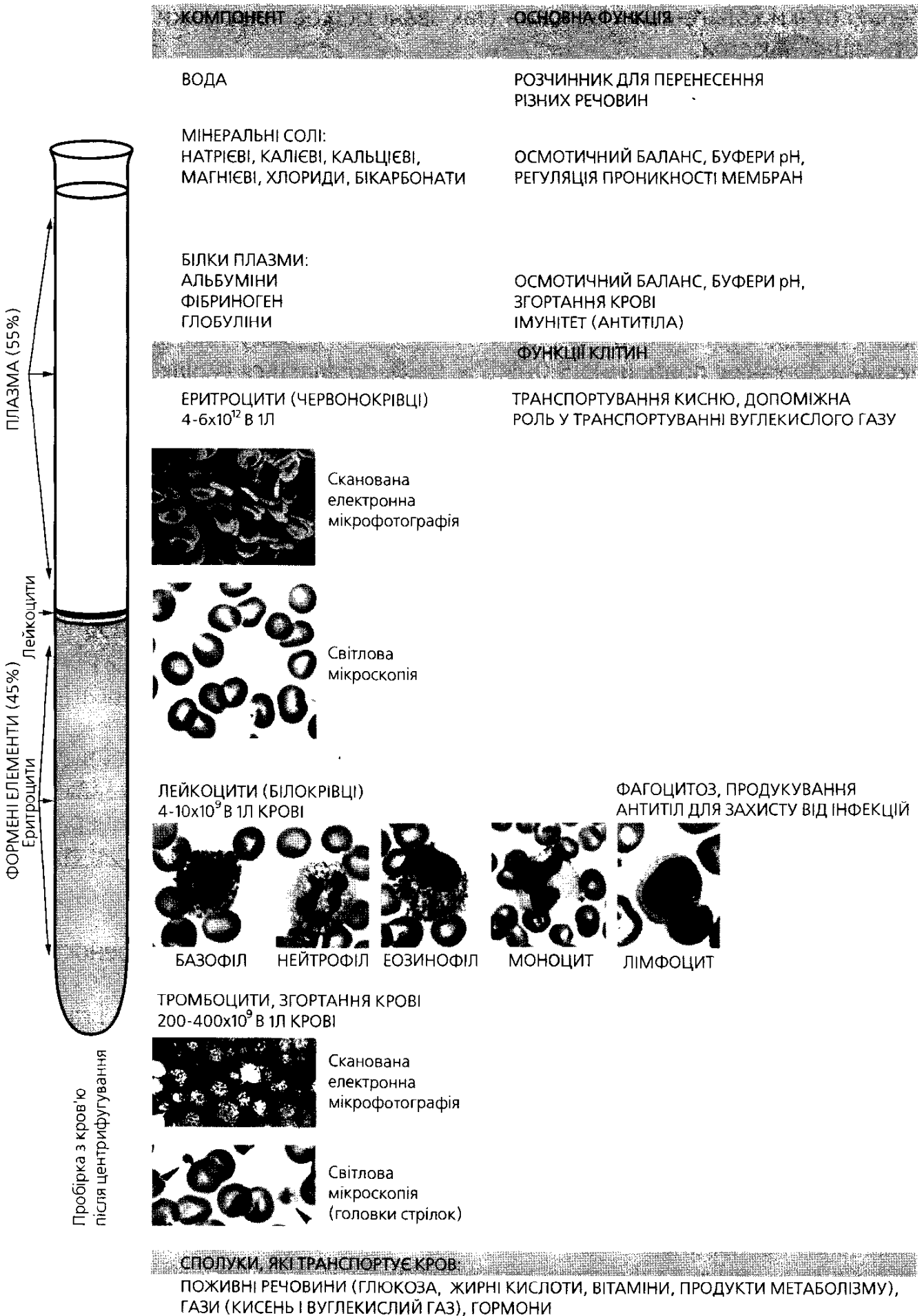


Рис. 3.9. Загальний план складу та функції крові

ядро та всі цитоплазматичні органели і пристосовані до виконання практично єдиної функції – дихальної, що здійснюється завдяки наявності в них дихального пігменту – **гемоглобіну**.

Загальна кількість еритроцитів у крові однієї людини становить близько 25×10^{12} . Загальний об'єм еритроцитів у людини – 2 л. Під час аналізів крові вміст усіх формених елементів подається на одиницю об'єму – 1 л. Отже, кількість еритроцитів дорівнює у чоловіків від $3,9 \times 10^{12}$ до $6,0 \times 10^{12}$ в 1 л, у жінок – від $3,7 \times 10^{12}$ до $5,5 \times 10^{12}$ в 1 л (табл. 7). Більша концентрація еритроцитів спостерігається у крові новонароджених дітей – від $6,0 \times 10^{12}$ до $9,0 \times 10^{12}$ в 1 л, а також старих людей – до $6,0 \times 10^{12}$ в 1 л. Число еритроцитів у здорових людей може коливатися залежно від фізичного навантаження, перебування в умовах розрідженої атмосфери, дії гормонів тощо. Зокрема, жіночі статеві гор-

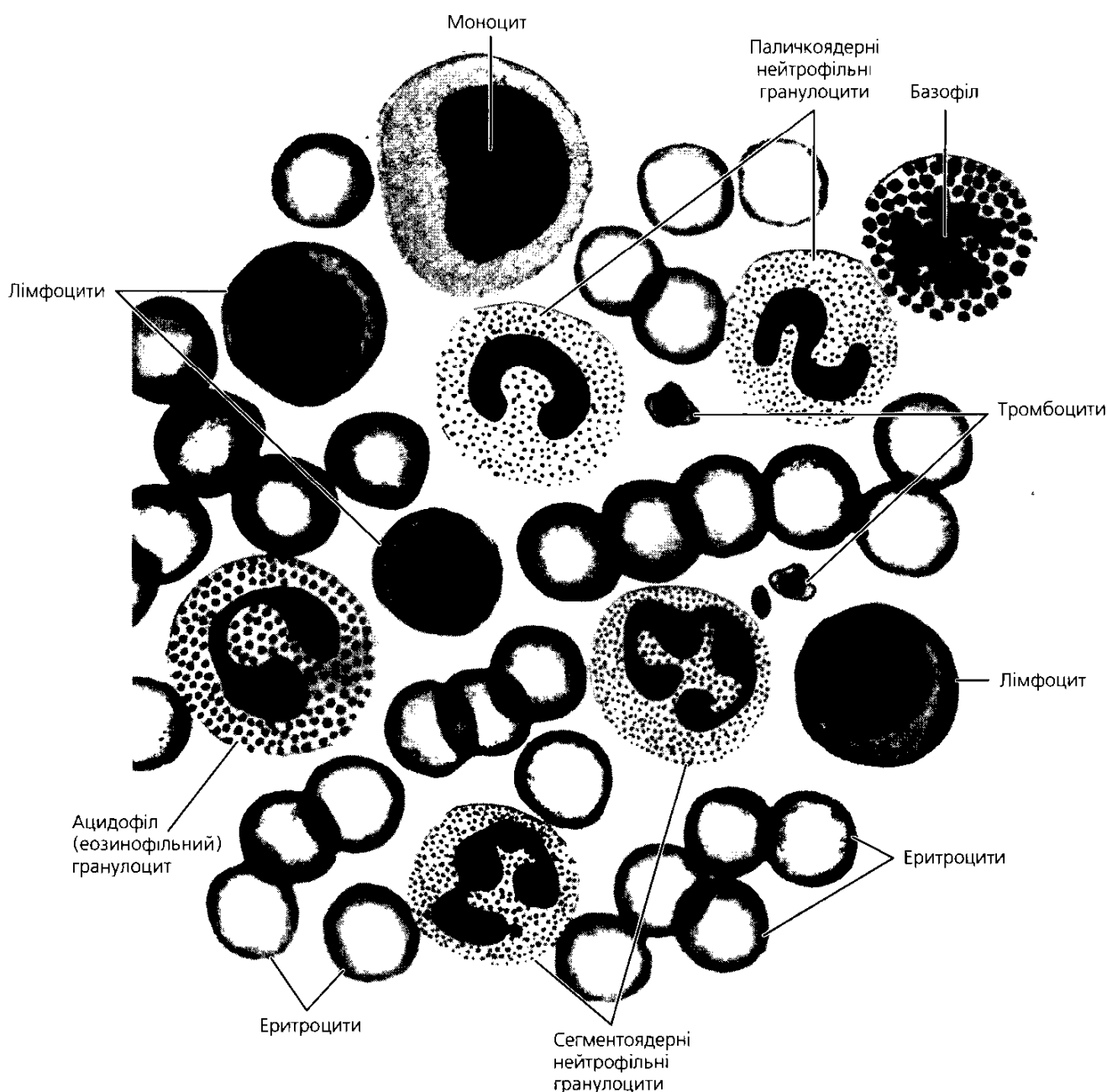


Рис. 3.10. Напівсхематичне відтворення мазка крові людини, зафарбованого за Романовським, з демонстрацією усіх основних морфологічно розпізнаваних різновидів формених елементів, які зазвичай можна побачити лише дослідивши кілька полів зору, $\times 900$

Таблиця 7. Розміри та кількість формених елементів крові людини

Тип формених елементів	Розміри в мазку крові	Кількість в 1 л крові
Еритроцит	7,1–7,9 мкм (у середньому 7,5 мкм)	У чоловіків: $3,9–6 \times 10^{12}$ У жінок: $3,7–5,5 \times 10^{12}$
Лейкоцит		$4–10 \times 10^9$
Нейтрофіл	10–12 мкм	57–72 %
Еозинофіл	12–14 мкм	0,5–5 %
Базофіл	11–12 мкм	0–1 %
Лімфоцит	4,5–18 мкм	19–38 %
Моноцит	18–20 мкм	3–11 %
Тромбоцит	2–3 мкм	$200–400 \times 10^9$

мони гальмують розвиток еритроцитів, унаслідок чого вміст червонокривців у крові жінок менший, ніж у чоловіків. Підвищення кількості еритроцитів в одиниці об'єму крові позначається терміном **еритроцитоз** або **поліцитемія**, а зниження – терміном **еритроцитопенія**.

Еритроцити у людини і ссавців здебільшого мають форму двоввігнутих дисків, їх називають **дискоцитами**. У нормі дискоцити становлять 80 % від загальної кількості еритроцитів. Трапляються й інші форми еритроцитів – планоцити (мають плоску поверхню), сфероцити (кулясті), ехіноцити (мають шипи) тощо. Така різноманітність форм у нормі позначається терміном **фізіологічний поїкілоцитоз** (від грецького "пойкілос" – різноманітний, "цитос" – клітина). Коли ж кількість змінених форм еритроцитів перевищує 20%, те ж явище має назву патологічного поїкілоцитозу. Форму еритроцитів підтримують бета-сіалоглікопротеїн в еритроцитарній мембрані та спеціальний каркас, побудований з білка спектрину, який зсередини прилягає до плазмолемі і пов'язаний з нею іншим білком – анкерином.

Діаметр еритроцита у людини 7,1–7,9 мкм, товщина клітини на краях 2–2,5 мкм, у центрі – до 1 мкм. Заглибина еритроцита у тонкій центральній частині має назву фізіологічної екскавації. Така форма клітини забезпечує збільшення її поверхні і прискорює насичення гемоглобіну киснем. В умовах норми 75% усіх еритроцитів мають вищеназвані розміри. Це так звані **нормоцити**. Частина клітин має діаметр понад 8 мкм. Це макроцити, їх кількість – 12,5%. Решта еритроцитів може мати діаметр 6 мкм і менший. Це мікроцити. Якщо кількість макро- і мікроцитів перевищує 25%, це явище має назву **анізоцитозу**.

Під світловим мікроскопом у мазках крові еритроцити мають вигляд безструктурних округлих дисків, фарбуються оксифільно. Оксифілія зумовлена наявністю гемоглобіну. Центральна (тонка) частина еритроцита фарбується

менш інтенсивно. Електронна мікроскопія свідчить, що еритроцит покритий плазмолемою товщиною близько 20 нм. На її зовнішній поверхні розташовані антигенні олігосахариди, які зумовлюють групову належність еритроцитів, фосфоліпіди, сіалова кислота. Усередині еритроцита розташований електронно-щільний вміст — численні гранули гемоглобіну розмірами 4–5 нм.

За хімічним складом еритроцити мають 60% води і 40% сухого залишку. 95% сухого залишку складає гемоглобін і лише 5% — інші речовини. Таким чином, гемоглобін становить одну третину загальної маси еритроцита. У крові дорослої людини міститься близько 600 г гемоглобіну, тобто в 100 г крові 15 г гемоглобіну. Гемоглобін — це складний білок, побудований з білкової частини — глобіну та небілкової групи — гему, що містить залізо. Гемоглобін є пігментом, який надає крові червоного кольору. Він здатний легко приєднувати кисень, утворюючи в легенях нестійку сполуку — оксигемоглобін, який легко розпадається і віддає кисень тканинам. Частково гемоглобін зв'язується з вуглекислою, утворюючи карбгемоглобін, але більша частина вуглекислоти переноситься плазмою крові. Гемоглобін також легко утворює сполуку з чадним газом (CO), яка має назву карбоксигемоглобіну. Спорідненість гемоглобіну із чадним газом в 300 разів вища, ніж із киснем, тому в атмосфері зі значним вмістом чадного газу гемоглобін стає заблокованим, недоступним для кисню, і організм у таких випадках гине від задухи (нестачі кисню).

У людини є два типи гемоглобіну — HbA, характерний для дорослих, і HbF, характерний для плода. У дорослого HbA становить 98% і лише 2% становить HbF. У крові новонародженої дитини міститься 80% HbF і лише 20% HbA. Ряд захворювань крові (так звані гемоглобінози, або гемоглобінопатії) супроводжуються появою у крові інших типів гемоглобінів. Еритроцитам властива висока еластичність і пружність, завдяки чому вони здатні проходити судинами меншого діаметра, ніж вони самі. При цьому еритроцити можуть витягуватися у довжину до 20 разів і вигинатися.

Середній термін життя еритроцитів людини — 120 діб. Беручи до уваги загальне число еритроцитів у організмі та середню тривалість їхнього життя, можна підрахувати, що протягом доби руйнується 200 мільйонів еритроцитів і стільки ж утворюється їм на зміну. У крові, таким чином, можна знайти різні за віком еритроцити: молоді, функціонально зрілі і такі, що старіють. Молоді форми еритроцитів мають назву **ретикулоцитів**. Вони не повністю насичені гемоглобіном, їм властива поліхроматофілія. У своїй цитоплазмі ретикулоцити містять сітчасту структуру (звідси походить назва цих клітин), яку можна виявити прижиттєвим фарбуванням мазка крові діамант-крезиловим синім. Електронно-мікроскопічно доведено, що сітчаста структура в цитоплазмі ретикулоцита — це залишки гранулярної ендоплазматичної сітки та вільних рибосом, на яких продовжується синтез гемоглобіну, а також мітохондрій. У нормі кількість ретикулоцитів становить 1–5 % від загального числа еритроцитів. Збільшення їх кількості є діагностичною ознакою посиленого кровотворення.

Лейкоцити, або білокрівці, — це клітини крові, які на відміну від еритроцитів мають ядро і всі цитоплазматичні органели, не мають пігменту, здатні до

виходу із судин та активного пересування шляхом утворення псевдоподій; виконують захисну функцію; основний термін життя проводять поза судинами. У дорослої людини в 1 л крові міститься від $4,0 \times 10^9$ до $10,0 \times 10^9$ лейкоцитів. Збільшення кількості лейкоцитів позначають терміном **лейкоцитоз**, а зменшення – терміном **лейкопенія**.

Усі лейкоцити залежно від наявності чи відсутності у їхній цитоплазмі специфічної зернистості поділяють на **гранулоцити**, які містять зернистість, та **агранулоцити**, які її не містять. Залежно від фарбування зернистості гістологічними барвниками гранулоцити поділяють на три групи: **нейтрофільні**, **ацидофільні** та **базофільні**. Серед нейтрофільних гранулоцитів (залежно від форми ядра) визначають юні, паличкоядерні та сегментоядерні. Агранулоцити поділяють на **лімфоцити** і **моноцити**.

Нейтрофільні гранулоцити (рис. 3.10, 3.11) становлять 65–70% від загальної кількості лейкоцитів. Діаметр клітини у свіжій краплі крові становить 7–9 мкм, у мазку – 10–12 мкм. Цитоплазма фарбується слабо оксифільно. Зернистість дрібна, її погано видно як на свіжих, так і на фіксованих фарбованих препаратах. У разі фарбування за методом Романовського–Гімзи зернистість набуває рожево-фіолетового кольору. Розміри гранул 0,2–0,5 мкм. Гранули нейтрофілів поділяються на первинні (азурофільні) і вторинні (нейтрофільні, специфічні). Первинні гранули – це лізосоми. Вони містять різноманітні гідролази, мієлопероксидазу, а також білки з бактерицидними властивостями, зокрема лізоцим (табл. 8).

Вторинні гранули – це так звана специфічна зернистість, її вміст 80–90% від усієї зернистості у зрілих нейтрофілах. Для хімічного складу вторинних гранул нейтрофілів характерна наявність лужної фосфатази, основних катіонних білків, фагоцитинів, лізоциму; тут відсутні лізосомальні ферменти і пероксидаза.

У цитоплазмі нейтрофілів слабо розвинені органели: є небагато мітохондрій, невеликий комплекс Гольджі, іноді зустрічаються елементи ендоплазматичної сітки. Характерна наявність включень – глікогену, ліпідів. Таким чином, нейтрофіли містять повний набір речовин, за допомогою яких вони руйнують фагоцитовані мікроорганізми. Нейтрофільні гранулоцити мають здатність активно рухатися, пересуватися у тканинах до вогнища запалення і фагоцитувати мікроорганізми та інші дрібні частинки. І.І. Мечников назвав їх мікрофагами.

Як уже згадувалося вище, за формою ядра (відповідно до віку клітини) визначають три види нейтрофілів. **Юні нейтрофіли** є наймолодшими формами, ядро в них має форму боба. Їх кількість невелика і становить 0–1%. **Паличкоядерні нейтрофіли** мають ядро, яке нагадує літеру S або C. Їх вміст – 1–6%. **Сегментоядерні нейтрофіли** є зрілими формами. Їхнє ядро складається із кількох сегментів, з'єднаних тонкими перетяжками. Кількість сегментів від 2 до 5, частіше 3–4, ядерний хроматин фарбується за методом Романовського у темно-фіолетовий колір. У нейтрофілах жінок є приядерні

сателіти – невеликі скупчення статевого хроматину; здебільшого вони мають форму барабанних паличок.

Співвідношення трьох видів нейтрофілів має певне діагностичне значення і використовується у клініці. Наприклад, зростання кількості юних і паличкоядерних форм у поєднанні з лейкоцитозом свідчить про наявність в організмі вогнища запалення.

Еозинофільні гранулоцити (рис. 3.10, 3.11) становлять 0,5–5% від загальної кількості лейкоцитів. Діаметр клітини у свіжій краплі крові 9–10 мкм, у мазку – 12–14 мкм, тобто вони за розмірами більші, ніж нейтрофіли. Цитоплазма фарбується слабо базофільно. Специфічна зернистість великих розмірів (0,7–1,5 мкм), її добре видно. На свіжих препаратах вона блискуча, тому що добре заломлює світло. На препаратах, фарбованих за методом Романовського, специфічна зернистість ацидофілів яскраво-рожевого кольору.

Таблиця 8. Склад цитоплазматичних гранул лейкоцитів людини

Тип клітин	Склад вторинних специфічних гранул	Склад первинних азурофільних гранул
Нейтрофіл	Лужна фосфатаза Колагеназа Лактоферин Лізоцим Фагоцитини	Кисла фосфатаза α -маннозидаза Арилсульфатаза β -галактозидаза β -глюкуронідаза Катепсин 5-нуклеотидаза Еластаза Колагеназа Мієлопероксидаза Лізоцим Кислі мукосубстанції Катіонні антибактеріальні білки
Еозинофіл	Кисла фосфатаза Арилсульфатаза β -глюкуронідаза Катепсин Фосфоліпаза Гістаміназа РНК-аза Пероксидаза Основний білок	
Базофіл	Гепарин Гістамін Серотонін Пероксидаза Гістидиндекарбоксилаза Хемотаксичний фактор еозинофілів	

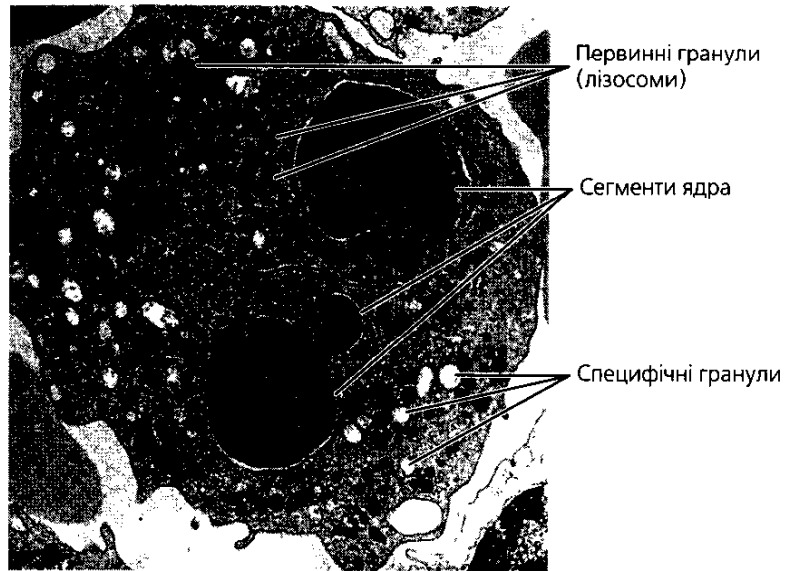
Оксифілія гранул зумовлена наявністю основного білка, багатого на аргінін. Електронна мікроскопія виявляє у специфічних гранулах еозинофілів характерні кристалоїдні структури пластинчастої будови, які занурені у дрібнозернистий аморфний матрикс. Серед складників специфічних гранул ацидофілів переважають гідролази та пероксидази, тому ці гранули вважають різновидом лізосом або пероксисом. Крім того, гранули еозинофілів містять фермент гістаміназу, а лізоцим і фагоцитин у них відсутні. Органели цитоплазми розвинені слабо.

Еозинофіли у червоному кістковому мозку проходять ті ж стадії розвитку, що й нейтрофіли, тобто існують юні, паличкоядерні та сегментоядерні еозинофіли. Але оскільки вміст цих клітин у крові невеликий, юні і паличкоядерні форми еозинофілів трапляються дуже рідко і під час підрахунків не враховуються. Ядро в сегментоядерних ацидофілах найчастіше складається з двох, рідше – з трьох сегментів. Сегменти більші, ніж у нейтрофілів. Структура ядра ніжніша, сегменти більш правильної форми. Еозинофільні лейкоцити рухомі, здатні до фагоцитозу, однак їхня фагоцитарна активність нижча, ніж у нейтрофілів. Вони беруть участь у захисних реакціях організму на сторонній білок, в алергійних та анафілактичних реакціях. Завдяки наявності ферменту гістамінази еозинофіли здатні до інактивації гістаміну. Крім того, вони можуть накопичувати цю речовину, фагоцитуючи гранули, що містять гістамін, а також адсорбувати його на цитолемі, що містить рецептори до гістаміну.

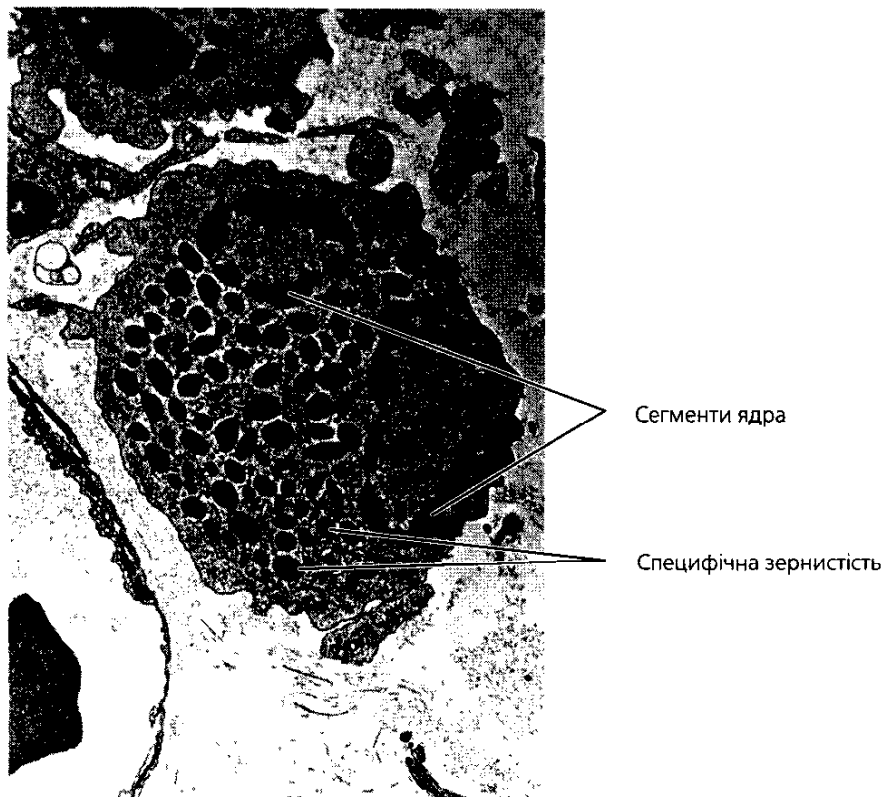
Кількість еозинофілів зростає за наявності алергійних захворювань, деяких інфекцій, гельмінтозів. Еозинофіли перебувають у крові 3–8 год, після чого мігрують у сполучну тканину органів, де реалізують свою фізіологічну активність.

Базофільні гранулоцити або базофіли (рис. 3.10, 3.11), становлять 0–1 % від загальної кількості лейкоцитів. Діаметр їх у краплі крові 9 мкм, на мазках – 11–12 мкм. Цитоплазма фарбується слабо оксифільно. Специфічна зернистість фарбується за Романовським інтенсивно базофільно, метакроматично (в пурпурово-фіолетовий колір), добре розчиняється у воді. Розміри гранул 0,5–1,2 мкм. Метахромазія гранул зумовлена наявністю у них кислого глікозаміноглікану гепарину. Крім того, в гранулах містяться гістамін, серотонін, пероксидаза, кисла фосфатаза, а також фермент синтезу гістаміну – гістидиндекарбоксилаза. Ядро базофілів не має певної форми (сегментоване, бобоподібне, рідше – сферичне тощо), розташоване в центрі клітини, порівняно бідне на гетерохроматин. Ядро фарбується менш інтенсивно, ніж зернистість, унаслідок чого остання прикриває ядро, маскує його.

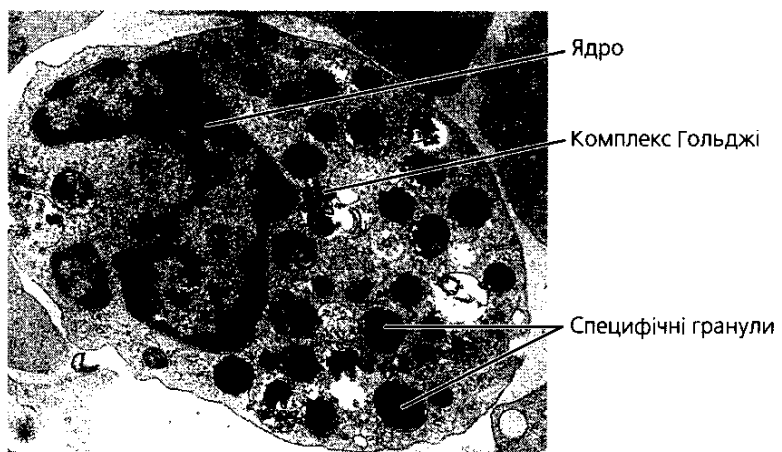
Базофіли – малорухомі клітини, майже не здатні до фагоцитозу. Їхня функція полягає у метаболізмі гістаміну та гепарину. Гепарин є нативним антикоагулянтом, тому базофіли беруть участь у регуляції процесу згортання крові. Гістамін зумовлює різке розширення судин, появу набряків тощо. Такі явища виникають у разі дегрануляції базофілів, які, таким чином, беруть участь в алергійних реакціях.



НЕЙТРОФІЛЬНИЙ СЕГМЕНТОЯДЕРНИЙ ГРАНУЛОЦИТ, x 5200



ЕОЗИНОФІЛЬНИЙ ГРАНУЛОЦИТ, x 5100



БАЗОФІЛЬНИЙ ГРАНУЛОЦИТ, x 5800

Рис. 3.11. Деталі ультраструктури формених елементів крові



ЛІМФОЦИТ. × 5100



МОНОЦИТ. × 5800



ЕРИТРОЦИТ ТА ТРОМБОЦИТ. × 9000

Рис. 3.11 (продовження). Деталі ультраструктури формених елементів крові

Лімфоцити (рис. 3.10, 3.11) у крові дорослих становлять 19–38 % від загальної кількості лейкоцитів. Залежно від розмірів на рівні світлової мікроскопії розрізняють три види лімфоцитів: малі мають діаметр 4,5–7 мкм і становлять за кількістю 2/3 від усіх лімфоцитів крові; середні мають діаметр 7–10 мкм і становлять 1/3 усіх лімфоцитів; великі, діаметром понад 10 мкм, у крові дорослих не спостерігаються, їх можна знайти лише в лімфі грудної протоки. Малі лімфоцити мають велике кулясте ядро, яке займає майже всю клітину, розташоване у центрі або ексцентрично. У ядрі багато гетерохроматину, великі грудочки його розташовані компактно. Цитоплазма фарбується базофільно (за Романовським у блакитний колір) й оточує ядро у вигляді вузької облямівки або півмісяця. У цитоплазмі є світла перинуклеарна зона. Середні й великі лімфоцити мають більшу кількість цитоплазми, їхні ядра містять ніжнішу хроматинову структуру.

За даними електронної мікроскопії серед лімфоцитів розрізняють чотири типи клітин:

1. Малі світлі лімфоцити. Їх найбільше – 70–75%. Вони мають світлу цитоплазму з невеликою кількістю вільних рибосом, містять також усі інші органели.

2. Малі темні лімфоцити. Їх 12–13%. Вони мають темну електронно-щільну цитоплазму, багато вільних рибосом, незначну кількість мітохондрій і дуже рідко містять інші органели.

3. Середні лімфоцити. Їх 10–12%. Хроматин пухкий, добре видно ядерець. У цитоплазмі містяться практично всі органели.

4. **Плазмоцити** або **лімфоплазмоцити**. Вони становлять 1–2%. Характерна їхня ознака – концентрично розташовані навколо ядра канальці ендоплазматичної сітки.

За походженням та імунними функціями лімфоцити поділяють на два основних різновиди – Т- і В-лімфоцити (табл. 9). **Т-лімфоцити**, або тимусзалежні лімфоцити, утворюються у тимусі, забезпечують реакції клітинного імунітету і регуляцію гуморального імунітету. Це лімфоцити-довгожителі, які можуть жити кілька (навіть кілька десятків) років. Вони становлять 80% усіх лімфоцитів периферійної крові. Серед Т-лімфоцитів розрізняють кілька субпопуляцій: Т-кілери, або клітини-вбивці, специфічний цитотоксичний ефект яких забезпечує протипухлинний і трансплантаційний імунітет; Т-гелпери (помічники) мають здатність специфічно розпізнавати антиген і посилювати утворення антитіл В-лімфоцитами; Т-супресори пригнічують здатність В-лімфоцитів до продукції антитіл; Т-клітини пам'яті – лімфоцити, що довгий час зберігають інформацію про антиген. Дія Т-лімфоцитів на В-лімфоцити реалізується за допомогою спеціальних розчинних речовин – **лімфокінів**, які продукуються ними у відповідь на дію антигенів.

В- (або бурсазалежні) лімфоцити утворюються у птахів у фабрицієвій сумці, а в людини – в червоному кістковому мозку, а також, можливо, у лімфатичних вузликах травного каналу. В-лімфоцити забезпечують гуморальний імунітет. Вони живуть недовго (тижні, місяці) і становлять близько 20 % усіх

лімфоцитів крові. В-лімфоцити здатні перетворюватися в ефекторні клітини — плазмоцити, які продукують захисні білки-імуноглобуліни (антитіла).

Чітких морфологічних відмінностей між Т- і В-лімфоцитами не знайдено. Електронно-мікроскопічні дані свідчать, що у В-лімфоцитах краще розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, а у Т-лімфоцитах міститься багато лізосом. Т-лімфоцити та їхні ядра менші за розмірами і в ядрах більше гетерохроматину. Т-лімфоцити містять кислу фосфатазу, а В-лімфоцити — лужну.

Ідентифікують Т- і В-лімфоцити та їхні субпопуляції імунологічними методами. Більшість яких ґрунтується на специфічності будови мембран цих клітин. В-лімфоцити на своїй мембрані містять поверхневі імуноглобуліни, які виконують роль рецепторів для антигенів, Fc-рецептор і низку інших специфічних рецепторів та антигенів. Специфіка мембрани Т-лімфоцита зумовлена наявністю так званого тета-антигену, рецепторів для деяких клітин (наприклад, E-рецептор для еритроцитів барана, що забезпечує реакцію розеткоутворення), Fc-рецептора для зв'язування імуних комплексів тощо.

Моноцити (рис. 3.10, 3.11) становлять 3–11% від загальної кількості лейкоцитів. За діаметром ці клітини найбільші серед білокрівців, особливо на мазках, унаслідок сильного розпластування їх на склі (18–20 мкм). У краплі свіжої крові їхні розміри значно менші (10–12 мкм). Цитоплазма фарбується базофільно, але не так яскраво, як у лімфоцита, а має димчасто-сірий відтінок. У цитоплазмі

Таблиця 9. Типи лімфоцитів і їхні головні функції

Тип лімфоцитів	Головні функції
В-лімфоцит	Має мембранні рецептори (IgM); під впливом специфічних антигенів активується, розмножується мітозом, диференціюється у плазматичні клітини, що виробляють антитіла (імуноглобуліни)
В-лімфоцит пам'яті	Активований В-лімфоцит, який дає швидшу та інтенсивнішу відповідь на повторну дію того ж антигена
Т-лімфоцит цитотоксичний (Т-кілер)	Має рецептори Т-клітин (TCR+), що не є імуноглобулінами; розпізнає антигени, асоційовані з головним комплексом гістосумісності (MHC-1); виробляє перфорин та інші білки, що руйнують чужі клітини, інфіковані вірусами, деякі пухлинні клітини
Т-гелпер	Має рецептори Т-клітин (TCR+); підвищує активність інших Т- і В-лімфоцитів
Т-супресор	Має рецептори Т-клітин (TCR+); знижує активність інших Т- і В-лімфоцитів
Т-лімфоцит пам'яті	Має рецептори Т-клітин (TCR+); забезпечує швидшу та інтенсивнішу відповідь на повторну дію того ж антигена
Природна клітина-вбивця (NK-клітина)	Не має рецепторів Т-клітин (TCR-); атакує інфіковані вірусами клітини та клітини пухлин без попередньої активації

знаходяться усі органели, численні лізосоми. Ядро найчастіше бобоподібне, але може бути й іншої форми (у вигляді вісімки тощо). Дрібні зерна гетерохроматину розсіяні по всьому ядрі. Моноцити рухомі, здатні до фагоцитозу і піноцитозу. Їхня здатність до адгезії зумовлена фагоцитарною активністю.

Моноцити перебувають у кров'яному руслі недовго — від 36 до 104 год, після чого виходять із судин і в тканинах перетворюються на макрофаги-гістіоцити, які є кінцевою стадією диференціації цих клітин крові. Моноцити, таким чином, належать до макрофагічної системи організму.

Тромбоцити (рис. 3.10, 3.11), або кров'яні пластинки, — це фрагменти цитоплазми гігантських клітин кісткового мозку — **мегакаріоцитів**. Мегакаріоцити мають розміри до кількох десятків мікрометрів, а розміри тромбоцитів — 2–3 мкм, тому кажуть, що гіганти кісткового мозку народжують карликів крові. Кількість тромбоцитів $200\text{--}400 \times 10^9$ в 1 л крові. Підрахувати ці формені елементи важко через здатність їх склеюватися у конгломерати. Підвищення вмісту тромбоцитів у периферійній крові позначається терміном **тромбоцитоз** і спостерігається у разі великих травм, лейкозів. Зниження кількості тромбоцитів — **тромбоцитопенія** — може супроводжувати різні форми патології.

Кожна кров'яна пластинка складається з **гіаломера**, що є її основою і фарбується слабо оксифільно, та **грануломера** (або хромомера), який має вигляд базофільних (азурофільних) зерняток у центрі пластинки. Грануломер не містить у собі ДНК. Ззовні кров'яні пластинки оточені плазмолемою. У гіаломері міститься крайовий пучок мікротрубочок, який допомагає тромбоциту підтримувати форму. Тут також містяться актинові та міозинові мікрофіламенти.

У складі грануломера електронна мікроскопія виявила два типи гранул: щільні, темні альфа-гранули, хімічний склад яких недостатньо вивчений, і серотонінові гранули. У грануломері є також зерна глікогену і мітохондрії. Кров'яні пластинки мають відростки різних розмірів і товщини (так звані вусики). Цими відростками пластинки зчеплюються одна з одною під час згортання крові. Відсутність вусиків у тромбоцитах супроводжується порушеннями процесів згортання крові.

Функція тромбоцитів — участь у процесах згортання крові. Тромбоцити містять фермент тромбопластин, який бере участь у перетворенні фібриногену на фібрин. Крім того, кров'яні пластинки швидко розпадаються, склеюються у конгломерати, навколо яких виникають нитки фібрину. Це сприяє утворенню тромба, що закриває ушкоджену судину. Фактор ретракції згустка у гіаломері сприяє його ущільненню. Тромбоцити також виділяють речовини, що спричиняють звуження судини у разі її ушкодження та зменшення проникності судинної стінки.

Основні функції формених елементів крові підсумовано у табл. 10.

Гемограма. Лейкоцитарна формула. У крові здорової людини формені елементи знаходяться у певних кількісних співвідношеннях, що називають гемограмою. Відсоткові співвідношення різних видів лейкоцитів у мазку периферійної крові складають лейкоцитарну формулу (табл. 11).

Таблиця 10. Характеристика формених елементів крові за їх основними функціями та продуктами синтетичної діяльності

Формені елементи крові	Основні функції	Продукти синтезу
Еритроцити	Транспорт кисню	Гемоглобін
Нейтрофіли	Фагоцитоз бактерій	Специфічні гранули та лізосоми (азурофільні гранули)
Еозинофіли	Захист від гельмінтів; модуляція запальних та алергійних процесів	Специфічні гранули, біологічно активні речовини
Базофіли	Вивільнення гістаміну та інших медіаторів запалення	Специфічні гранули, що містять гістамін та гепарин
Моноцити	Перетворення на клітини макрофагічної системи у тканинах; фагоцитоз найпростіших, вірусів, клітин організму, що старіють	Гранули, що містять лізосомні ферменти
В-лімфоцити	Перетворення на антитілопродукуючі клітини (плазмоцити)	Імуноглобуліни
Т-лімфоцити	Забезпечення реакцій клітинного імунітету; участь у реакціях гуморального імунітету	Речовини, що контролюють активність інших лейкоцитів (інтерлейкіни)
Цитотоксичні Т-лімфоцити (кілери)	Руйнування клітин пухлин або клітин, інфікованих вірусами	Речовини, що руйнують клітини (перфорини)
Тромбоцити	Згортання крові	Фактори згортання крові

Гемограма та лейкоцитарна формула можуть змінюватися у разі різних захворювань. Ці зміни використовуються у медицині для діагностики відповідних хвороб.

Вікові зміни крові. Кількість еритроцитів у новонароджених дітей більша, ніж у дорослих, і дорівнює від $6,0 \times 10^{12}$ до $9,0 \times 10^{12}$ в 1 л. Кількість лейкоцитів під час народження дитини також більша і сягає $10\text{--}30 \times 10^9$ в 1 л. Відрізняється від дорослих і дитяча лейкоцитарна формула, яка змінюється протягом перших 14–15 років життя. Ці зміни стосуються співвідношення нейтрофілів і лімфоцитів. Під час народження дитини відсотковий вміст згаданих лейкоцитів такий самий, як і в дорослої людини, тобто біла кров має нейтрофільний профіль (нейтрофілів більше, ніж лімфоцитів). Далі кількість нейтрофілів починає знижуватися, а лімфоцитів – рости і на 4–5-ту добу постнатального періоду відсоток нейтрофілів і лімфоцитів стає однаковим (приблизно по 45%). Процес зниження кількості нейтрофілів і росту числа лімфоцитів триває протягом 1–2 років, коли стабілізується так звана дитяча лейкоцитарна формула, яка має лімфоцитарний профіль (65% лімфоцитів і 25% нейтрофілів). У наступний період кількість

Таблиця 11. Зразки гемограми та лейкоцитарної формули здорової людини

ГЕМОГРАМА

Показник	Значення
Гематокрит (співвідношення формені елементи:плазма)	45%:55%
Кількість еритроцитів	$4-5 \times 10^{12}$ в 1 л
Кількість ретикулоцитів	2–10 на 1 тис. еритроцитів
Кількість лейкоцитів	$4-9 \times 10^9$ в 1 л
Кількість тромбоцитів	$180-320 \times 10^9$ в 1 л
Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ)	6–12 мм/год
Гемоглобін	130–160 г/л

ЛЕЙКОЦИТАРНА ФОРМУЛА

Гранулоцити					Агранулоцити, %	
базофільні	ацидофільні	нейтрофільні			лімфоцити	моноцити
		юні	паличко- ядерні	сегменто- ядерні		
0–1 %	0,5–5 %	0,5–1 %	1–6 %	47–72 %	20–40 %	3–11 %

Таблиця 12. Особливості лейкоцитарної формули у дітей різного віку

Вид лейкоцитів (вміст у %)	Вік				
	1 день	5 днів	1 рік	5 років	14 років
Нейтрофільні гранулоцити	64	45	25	45	60
Лімфоцити	24	45	65	45	28

лімфоцитів починає знижуватися, а нейтрофілів – зростати, що знову призводить до зрівнювання їхнього відсоткового співвідношення на 4–5-му році життя дитини. Процес зниження числа лімфоцитів і зростання нейтрофілів продовжується до 14–15 років, коли лейкоцитарна формула стає такою, як і в дорослого.

Якщо описані зміни формули зобразити графічно, то дві криві, якими позначено відсотковий вміст нейтрофілів і лімфоцитів, перетнуться двічі – на 4–5-ту добу та на 4–5-му році життя. Тому означені періоди отримали назву першого і другого фізіологічних перехресть (табл. 12).

Лімфа (*lympha*) являє собою жовтувату рідину, яка циркулює по лімфатичних судинах. Вона складається із лімфоплазми та формених елементів. Хімічний склад лімфоплазми близький до плазми крові, але вона містить менше білка. Серед білків у лімфоплазмі переважають альбуміни; вона містить також нейтральні жири, цукри, мінеральні речовини. Формені елементи лімфи представлені переважно лімфоцитами (95–98%), незначною кількістю інших видів лейкоцитів, іноді трапляються еритроцити. Склад лімфи у різних частинах тіла неоднаковий. Наприклад, лімфа, що відтікає від кишки, має багато жирів; лімфа, що пройшла через лімфатичні вузли, збагачена лімфоци-

тами. Розрізняють периферійну лімфу (перед впаданням до лімфатичних вузлів), проміжну (після проходження через лімфатичні вузли) і центральну (лімфу грудної і правої лімфатичної проток).

Лімфа утворюється шляхом фільтрації тканинної рідини у лімфатичні капіляри. Тканинна рідина, у свою чергу, утворюється за рахунок надходження води, білків та інших речовин з кровоносних капілярів у міжклітинний простір. З лімфатичних капілярів лімфа надходить у периферійні лімфатичні судини, по них – у лімфатичні вузли, і по системі грудної та правої лімфатичної проток вливається до лівої і правої підключичних вен у ділянці злиття з внутрішніми яремними венами.

Терміни для запам'ятовування

1. Тканини внутрішнього середовища. 2. Мезенхіма. 3. Плазма крові. 4. Альбуміни. 5. Глобуліни. 6. Фібриноген. 7. Сироватка крові. 8. Еритроцити. 9. Дискоцити. 10. Пойкілоцитоз. 11. Нормоцити. 12. Анізоцитоз. 13. Гемоглобін. 14. Оксигемоглобін. 15. Карбгемоглобін. 16. Карбоксигемоглобін. 17. Ретикулоцити. 18. Лейкоцити. 19. Лейкоцитоз. 20. Лейкопенія. 21. Гранулоцити. 22. Нейтрофільні юні гранулоцити. 23. Нейтрофільні паличкоядерні гранулоцити. 24. Сегментоядерні нейтрофільні гранулоцити. 25. Еозинофільні гранулоцити. 26. Базофільні гранулоцити. 27. Лімфоцити. 28. Т-лімфоцити. 29. Лімфокіни. 30. В-лімфоцити. 31. Плазмоцити. 32. Моноцити. 33. Макрофаги. 34. Тромбоцити. 35. Мегакаріоцити. 36. Гіаломер. 37. Грануломер. 38. Гемограма. 39. Лейкоцитарна формула. 40. Лімфа. 41. Лімфоплазма. 42. Формені елементи.

3.3. КРОВОТВОРЕННЯ (ГЕМОПОЕЗ)

Формені елементи крові, які здебільшого є високоспеціалізованими клітинами, мають обмежений термін життя. Наприклад, еритроцити живуть близько 120 діб, гранулоцити перебувають у крові 10–20 год, а в тканинах 24–48 год, моноцити циркулюють у крові 30–60 год, тромбоцити живуть 2–3 доби. Сталість якісного та кількісного складу формених елементів крові досягається їх постійним утворенням, розвитком, що й позначають терміном **гемоцитопоез** (від грецького "гайма" – кров, "цитос" – клітина, "поезіс" – творення), або **кровотворення (гемопоез)**. У процесі кровотворення компенсується природна втрата віджилих формених елементів, тому гемопоез можна розглядати як процес фізіологічної регенерації крові.

Після народження кровотворення відбувається в органах, які мають назву кровотворних. До них належать червоний кістковий мозок плоских та епіфізів довгих трубчастих кісток – тут утворюються еритроцити, гранулоцити, моноцити, тромбоцити і попередники лімфоцитів; селезінка, лімфатичні вузли, тимус – у цих органах здійснюється диференціація і розмноження Т- і В-лімфоцитів та плазмоцитів. Гемопоетичну тканину червоного кісткового мозку називають мієлоїдною, а процес утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів позначають терміном **мієлопоез**. Кровотворну тканину, яка розташована в селезінці, лімфатичних вузлах і тимусі (а також системі цих органів), називають лімфоїдною, а процес утворення у них лімфоцитів і плазмоцитів – **лімфопоезом**.

Різні теорії кровотворення, які існували до недавніх часів, ґрунтувалися на виділенні однієї або кількох родоначальних клітин, з яких утворюються усі види зрілих формених елементів. Поліфілетичні теорії, згідно з якими існують дві, три і більше вихідних клітинних форм (вони мали назви дуалістична, тріалістична тощо), нині мають лише історичний інтерес. Тепер загальноновизнаною є унітарна теорія кровотворення, згідно з якою усі зрілі формені елементи крові походять з однієї загальної родоначальної клітини. Уперше основи цієї теорії сформулював ще на початку ХХ ст. російський гістолог О.О. Максимов, який вважав, що така клітина існує і має морфологію малого лімфоцита. Нині ці уявлення підтверджені численними експериментами, які ґрунтуються на нових методах досліджень і дають змогу отримувати клітинні клони (група клітин, що утворюються з однієї клітини), або кровотворні колонії, у селезінці смертельно опромінених мишей (метод колонієутворення; Тіл–Мак Кулох, 1961). Дані, отримані в цих дослідах, стали підґрунтям сучасної унітарної теорії кровотворення, згідно з якою усі зрілі формені елементи крові походять з єдиної вихідної клітини (рис. 3.12), яку називають стовбуровою кровотворною клітиною (СКК).

Популяція СКК має такі ознаки:

1) поліпотентність, тобто здатність диференціюватися у напрямках усіх видів формених елементів крові;

2) здатність до самопідтримання протягом часу, близького до терміну існування організму людини: число мітозів, яке здійснює одна клітина, може перевищувати 100;

3) незважаючи на високу здатність до проліферації, стовбурава клітина у нормі поділяється дуже рідко, перебуваючи у G_0 -фазі клітинного циклу, однак під дією, наприклад, радіації вона може дуже скоро почати проліферацію;

4) СКК знаходяться у стані постійної та інтенсивної репопуляції, тобто мігрують з одних кровотворних органів до інших через кров; доказом цього є факт, що СКК завжди можна знайти у крові у вигляді клітин, здатних відновити гемопоез опромінених тварин.

У дорослих ссавців СКК скупчені переважно у червоному кістковому мозку (на 10^5 ядерних клітин кісткового мозку припадає 50 СКК). Загальна кількість стовбурових кровотворних клітин у людини становить приблизно 5×10^{10} (третина з них знаходиться у мітотичному циклі). Виникають стовбурові клітини

Фаза	Частково детерміновані клітини-попередники	Уніпотентні клітини-попередники	Морфологічно розпізнавані проліферуючі клітини-попередники (бласти)	Зрілі клітини
Ознаки				
Морфологічні ознаки	Морфологічно нерозпізнавані, мають вигляд лімоцитів		Початок морфологічної диференціації	Виражена морфологічна диференціація
Мітотична активність	Низька мітотична активність; здатні до самовідновлення; низький вміст у кістковому мозку	Висока мітотична активність; здатні до самовідновлення; звичайні клітини кісткового мозку або лімфоїдних органів; уніпотентні або біпотентні	Висока мітотична активність; не здатні до самовідновлення; звичайні клітини кісткового мозку та лімфоїдних органів, уніпотентні	Мітотична активність відсутня; поширені клітини крові та кровотворних органів
<p>Клітина – попередниця лімфопоезу (мігрує до лімфоїдних органів)</p> <p>Плюрипотентна стовбурава кровотворна клітина (СКК)</p> <p>Клітина – попередниця мієлопоезу (залишається у складі червоного кісткового мозку)</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця лімфопоезу</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця еритропоезу</p> <p>Клітина – попередниця мегакаріоцитів</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця моноцитів</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця гранулоцитів</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця еозинофілів</p> <p>Колонієтворна клітина – попередниця базофілів</p> <p>Лімфобласт</p> <p>Еритробласт</p> <p>Мегакаріобласт</p> <p>Промоноцит</p> <p>Нейтрофільний мієлоцит</p> <p>Еозинофільний мієлоцит</p> <p>Базофільний мієлоцит</p> <p>В- та Т-лімфоцити</p> <p>Еритроцит</p> <p>Мегакаріоцит</p> <p>Моноцит</p> <p>Нейтрофільний гранулоцит</p> <p>Еозинофільний гранулоцит</p> <p>Базофільний гранулоцит</p>				

Рис. 3.12. Схема послідовних фаз гемопоезу (фізіологічної регенерації крові) дорослої людини (з метою спрощення ілюстрації клас дозріваючих клітин не показано)

крові в ембріональний період у жовтковому мішку і потім розселяються по всій кровотворній системі: СКК дорослих є їхніми нащадками.

Морфологічно СКК не ідентифіковані, що пов'язано з їх малою концентрацією у кістковому мозку (10^{-3} – 10^{-4}). Описано морфологію так званого кандидата у стовбурову клітину крові, отриманого спеціальними методами. Ця клітина подібна до лімфоцитів кісткового мозку. Форма її кругла або овальна, діаметр 8 мкм, ядерно-цитоплазматичне відношення більше трьох (тобто клітина ядерного типу). Діаметр ядра 5 мкм, воно овальне або кругле з хвилястими краями, із щільними скупченнями хроматину біля ядерної мембрани. Обідок цитоплазми тонкий, багато поодиноких рибосом, невелика кількість мітохондрій та каналців гранулярної ендоплазматичної сітки; комплекс Гольджі спостерігається дуже рідко.

Згідно із сучасною схемою кровотворення у всіх гістогенетичних рядах, що завершуються утворенням зрілих формених елементів крові, виділяють такі класи клітин:

I клас — плюрипотентні клітини-попередники (СКК);

II клас — частково детерміновані клітини-попередники (потенції цих клітин частково обмежені щодо подальшої диференціації, тобто з них можуть утворюватися уже не всі види формених елементів);

III клас — уніпотентні клітини-попередники (ці клітини здатні розвиватися лише в одному напрямку під впливом гормоноподібних речовин, які мають назву гемопоетинів; у різних гістогенетичних рядах існують різні гемопоетини);

IV клас — морфологічно розпізнавані проліферативні клітини-попередники (на відміну від клітин перших трьох класів, які морфологічно не ідентифіковані й існування яких доведено лише експериментальним шляхом, клітини IV класу можна розпізнати на мазках кісткового мозку, вони здатні до мітотичного поділу);

V клас — клітини, що дозрівають (втрачають здатність до мітотичного поділу і зазнають змін, пов'язаних із їх перетворенням у зрілі формени елементи);

VI клас — зрілі клітини, здатні до виходу в кров.

Зміни властивостей кровотворних клітин у процесі диференціювання підсумовані у табл. 13.

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

Еритропоез (розвиток еритроцитів) відбувається у постнатальному періоді в складі червоного кісткового мозку (рис. 3.13, 3.15). Джерелом розвитку еритроцитів є стовбурова кровотворна клітина (I клас). Під впливом специфічного мікрооточення стромы кісткового мозку ця клітина, поділяючись, диференціюється у клітину-попередника мієлопоезу (II клас, частково детермінована; з неї можуть утворитися тільки мієлоїдні елементи). Цю клітину ще позначають як колонієтвірну одиницю гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів, мегакаріоцитів (КТО–ГЕММ), або напівстовбурову клітину (НСК). З цієї клітини утворюються більш детерміновані попередники двох видів: КТО–ГНЕ (колонієтвірна одиниця гранулоцитів та еритроцитів) і КТО–МГЦЕ

Таблиця 13. Зміни властивостей кровотворних клітин у процесі диференціювання

Стовбурові клітини	Напівстовбурові та уніпотентні клітини	Бласти	Клітини, які дозрівають
Поліпотентність		Мітотична активність	
Здатність до самовідновлення	Чутливість до факторів росту	Типові морфологічні характеристики	Визначена функціональна активність

(колонієтвірна одиниця мегакаріоцитів та еритроцитів). Таким чином, наступна стадія розвитку еритроцитів – їх уніпотентний попередник КТО–Е (клітини III класу, розвиваються тільки в напрямку еритроцитів) може утворитися двома шляхами – з КТО–ГНЕ або КТО–МГЦЕ. Уніпотентну клітину еритропоезу називають ще еритропоетинчутливою (ЕЧК), тому що її подальша диференціація індукується гормоном еритропоетином (табл. 14). Останній виробляється у нирках і посилює проліферацію ЕЧК та їх перетворення у проеритробласти. Цей гормон також стимулює розвиток і розмноження еритроїдних клітин подальших стадій.

Проеритробласти (IV клас) – перші морфологічно розпізнавані клітини еритроїдного ряду. Мають круглу форму, великі за розміром (діаметр клітин 15–25 мкм). Ядро велике, кругле, розташоване центрально, має дрібносітчасто-зернисту структуру, містить 1–3 ядерця; цитоплазма фарбується базофільно, навколо ядра знаходиться світла перинуклеарна зона, є багато рибосом, невелика центросома з двома центріолями, характерною є наявність зерен феритину (комплекс білка із залізом). Проеритробласти поділяються і перетворюються у базофільні еритробласти.

Базофільні еритробласти мають трохи менші розміри порівняно з проеритробластами (10–18 мкм). Хроматин у ядрі починає розташовуватися грудочками променеподібно, як спиці в колесі. Цитоплазма інтенсивно базофільна внаслідок великої кількості РНК. У цих клітинах розпочинається синтез гемоглобіну. Вони поділяються мітозом і, нагромадивши певну кількість гемоглобіну, перетворюються у поліхроматофільні еритробласти.

Поліхроматофільні еритробласти менші за розмірами (10–14 мкм), ядро менше, щільніше, з чіткою колесоподібною структурою хроматину. Ядерця не визначаються. Цитоплазма фарбується поліхромно, тобто і кислими, і основними барвниками. Оксифілія зумовлена наявністю гемоглобіну, а базофілія – наявністю РНК. Гемоглобін у цих клітинах може розташовуватися ди-

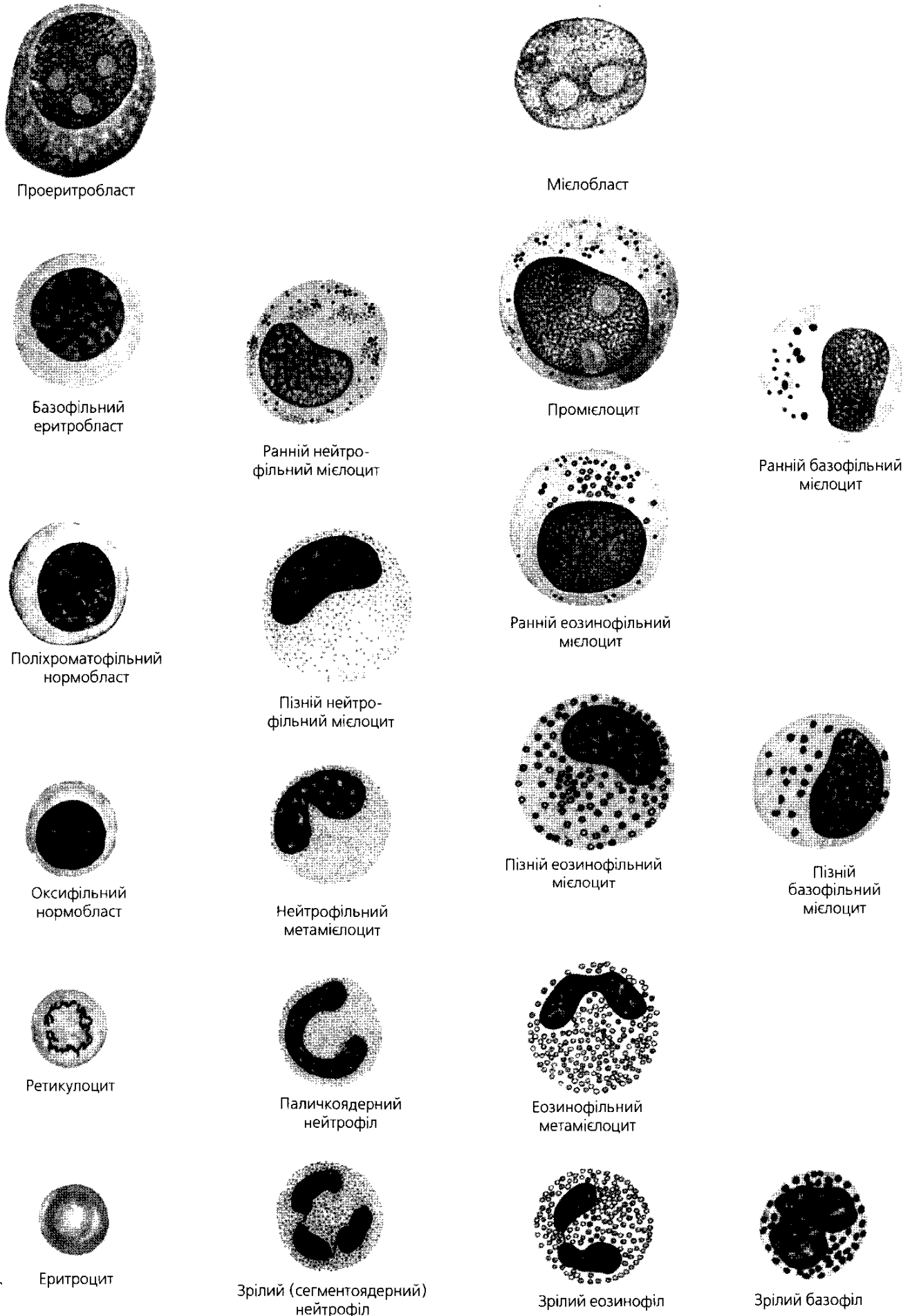


Рис. 3.13. Морфологічно розпізнавані клітинні форми на шляху перетворення бластів на еритроцити та гранулоцити

Таблиця 14. Основні характеристики найбільш вивчених колонієтвірних чинників

Назва чинника та скорочення, прийняте в англomовній літературі	Локалізація гена у людини та клітини-продуценти	Головна функція
Еритропоетин (ЕРО)	7-ма хромосома Клітини юктагломерулярного апарату нирки	Стимулює утворення еритроцитів
Колонієтвірний фактор гранулоцитів (G-CSF)	17-та хромосома Макрофаги, ендотеліоцити, фібробласти	Стимулює утворення гранулоцитів, підвищує рівень метаболізму в гранулоцитах, стимулює злаякісні (лейкемічні) клітини
Колонієтвірний фактор гранулоцитів і макрофагів (GM-CSF)	5-та хромосома Т-лімфоцити, ендотеліоцити, фібробласти	Стимулює утворення гранулоцитів і макрофагів
Колонієтвірний фактор макрофагів (M-CSF)	5-та хромосома Макрофаги, ендотеліоцити, фібробласти	Стимулює утворення макрофагів, підвищує їхню протипухлинну активність
Інтерлейкін 3 (IL-3)	5-та хромосома Т-лімфоцити	Стимулює процеси мієлопоезу

фузно, тоді вся цитоплазма фарбується у сіруватий колір або плямами, які сприймають кислі барвники, або у вигляді обідка навколо ядра. Число рибосом у цих клітинах зменшується, феритин розміщується агрегатами. Поліхроматофільні еритробласти поділяються мітозом. Їх пізні генерації називаються поліхроматофільними нормобластами.

Поліхроматофільні нормобласти мають розміри до 10 мкм, тобто менші, ніж попередники, ядро втрачає колесоподібне розташування хроматину та ущільнюється. Воно стає пікнотичним, майже безструктурним. Клітини втрачають здатність до поділу (V клас). 80% клітин на цій стадії втрачають ядро і перетворюються на кістковомозкові ретикулоцити. Останні продовжують накопичувати гемоглобін. Їхнє дозрівання у кістковому мозку продовжується протягом 36–44 год, потім вони надходять у кров у вигляді зрілих еритроцитів (VI клас). Частина кістковомозкових ретикулоцитів залишає кістковий мозок не повністю насиченими гемоглобіном – вони мають назву **ретикулоцитів** крові. 20% поліхроматофільних нормобластів, не втрачаючи ядра, продовжують накопичувати гемоглобін і перетворюються в **оксифільні нормобласти**. Їхня цитоплазма оксифільна. Вони втрачають ядро шляхом виштовхування його з клітини або відриву від клітини ядерного фрагмента (таким же шляхом втрачають ядро поліхроматофільні нормобласти) і перетворюються в еритроцити.

Увесь процес утворення еритроцитів дорослих людей від проеритробласта до еритроцита продовжується 6–8 днів (рис. 3.14). Диференціація ядерних елементів еритропоезу триває 100–140 год. Морфологічно розпізнавані клітини еритроїдного ряду здійснюють 5–6 мітозів, а в попередніх класах – 10–15 мітозів. З кожного проеритробласта утворюється 30–60 еритроцитів. Загальне число еритроїдних клітин у кістковому мозку людини дорівнює 3×10^{11} .

Таким чином, у процесі розвитку еритроцитів від проеритробласта до зрілої клітини проходять такі основні зміни:

1) базофілія цитоплазми, зумовлена наявністю значної кількості РНК у рибосомах, змінюється поліхроматофілією, а потім оксифілією унаслідок збільшення кількості гемоглобіну і зменшення кількості РНК; втрачаються усі органели;

2) ядро ущільнюється, пікнотизується і виштовхується з клітини;

3) розміри клітини у процесі диференціації зменшуються від 15–25 до 7–8 мкм.

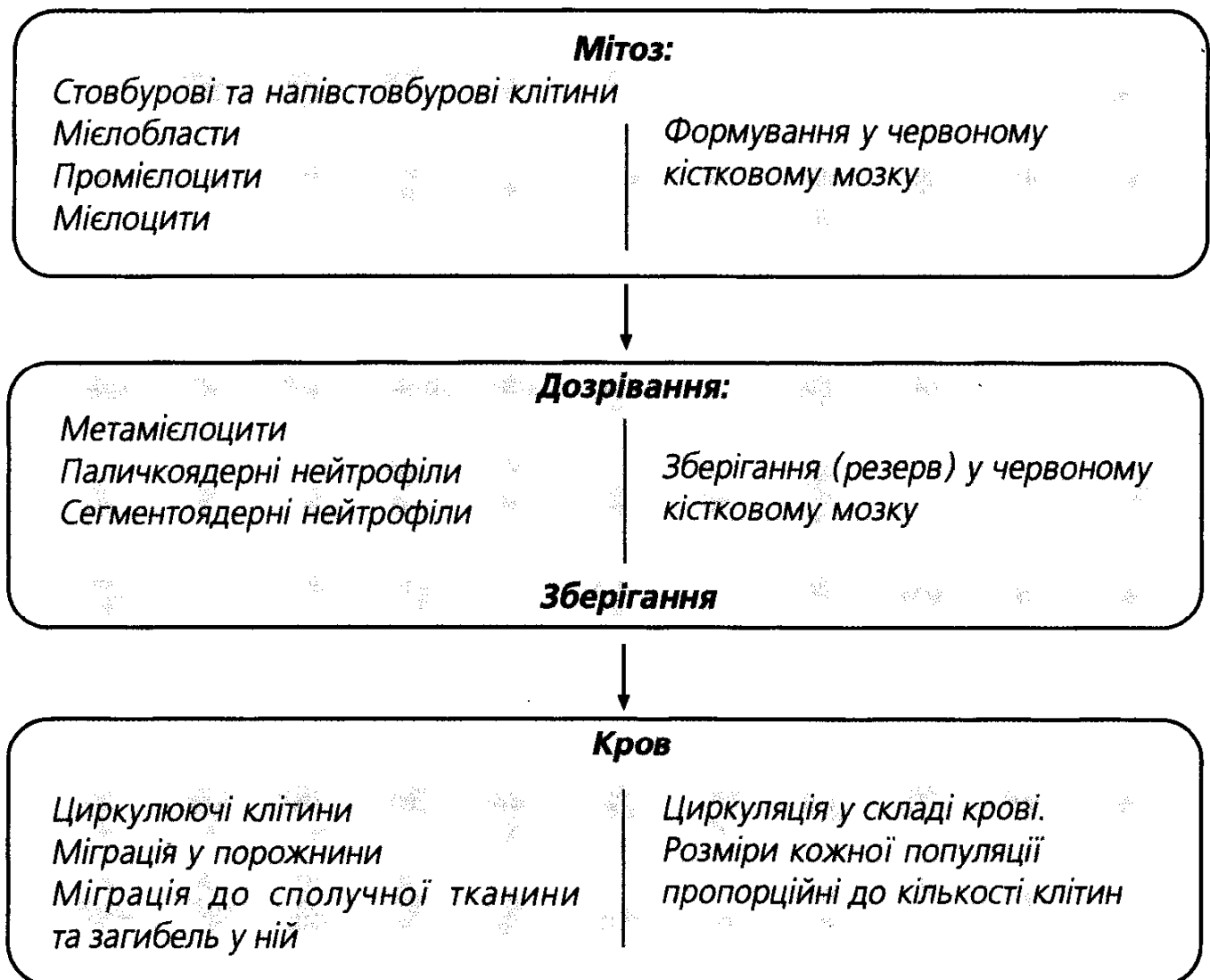
У нормі потреба в еритроцитах забезпечується за рахунок посиленого розмноження поліхроматофільних еритробластів. Якщо потреба організму в еритроцитах зростає (наприклад, у разі крововтрат), еритробласти починають розвиватися із попередників, а останні – зі стовбурових клітин.

Гранулоцитопоез (розвиток гранулоцитів). Першою клітиною гранулоцитопоезу є стовбура кровотворна клітина (табл. 15) червоного кісткового мозку і клітина–попередник мієлопоезу, які аналогічні вищеописаним для розвитку еритроцитів (I і II класи). Наступним етапом є утворення більш детермінованої клітини–попередника гранулоцитів і моноцитів–макрофагів, або КТО–ГМ. З неї у разі розвитку гранулоцитів утворюються уніпотентні попередники (III клас): базофілів (КТО–Б), еозинофілів (КТО–Ео) та нейтрофілів (КТО–Гн). Крім того, уніпотентний попередник нейтрофілів може утворюватися також із КТО–ГнЕ (колонієтвірна одиниця нейтрофілів та еритроцитів). Гормон, який стимулює диференціацію та проліферацію клітин цього ряду, має назву гранулопоетину (колонієтвірний фактор гранулоцитів).

Першою морфологічно розпізнаваною клітиною цього ряду (рис. 3.13) є **мієлобласт** (IV клас). Вона велика (до 20 мкм), кругле ядро розташоване у центрі, займає більшу частину клітини, цитоплазма її базофільна. Ядро ніжної-сітчастої структури (на відміну від еритробласта не містить зерен хроматину), має від двох до п'яти ядерець синього кольору. У цитоплазмі багато рибосом, мітохондрій, можна виявити неспецифічну азурофільну зернистість. Експериментально доведено, що мієлобласти комітовані тільки до одного шляху диференціації і серед них є базофільні, еозинофільні та нейтрофільні. Вони поділяються мітозом один раз і перетворюються у промієлоцити.

Промієлоцити мають розміри 12–20 мкм, на відміну від мієлобластів, мають згрубілу структуру ядра, меншу кількість неспецифічної зернистості. Утворення промієлоцитів супроводжується появою специфічної зернистості; залежно від її характеру розрізняють 3 типи цих клітин – базофільні, еозинофільні та нейтрофільні. Промієлоцити здійснюють один мітоз і перетворюються у мієлоцити.

Таблиця 15. Функціональні популяції нейтрофілів



Мієлоцити мають розміри 8–12 мкм. Ядро містить щільні хроматинові тяжі, які чергуються зі світлими ділянками, ядерця відсутні. Цитоплазма слабо базofilьна або слабо оксифильна (тобто базofilія цитоплазми зменшується), зростає число специфічних зерен. Серед мієлоцитів чітко визначаються три різновиди: базofilьні, еозинofilьні та нейтрофильні. Ці клітини поділяються мітозом двічі, співвідношення ранніх і пізніх мієлоцитів становить 1:2. Перетворюються у метамієлоцити.

Метамієлоцити – круглі клітини діаметром близько 8 мкм, об'єм цитоплазми переважає над об'ємом ядра. Ядро бобоподібної або підковоподібної форми. Ці клітини вже не поділяються і тому належать до класу клітин, що дозрівають (V клас). Існує три види цих клітин – базofilьні, еозинofilьні та нейтрофильні. Метамієлоцити можуть потрапляти у периферійну кров і тоді називаються **юними гранулоцитами**.

Із метамієлоцитів утворюються **паличкоядерні гранулоцити** шляхом зміни форми ядра (воно видовжується і вигинається). У зрілих **сегментоядерних гранулоцитів** ядро поділяється на сегменти (VI клас). Найбільше сегментується ядро у нейтрофильних гранулоцитів і найменше – у базofilів.

Таким чином, під час утворення гранулоцитів у клітинах відбуваються на-

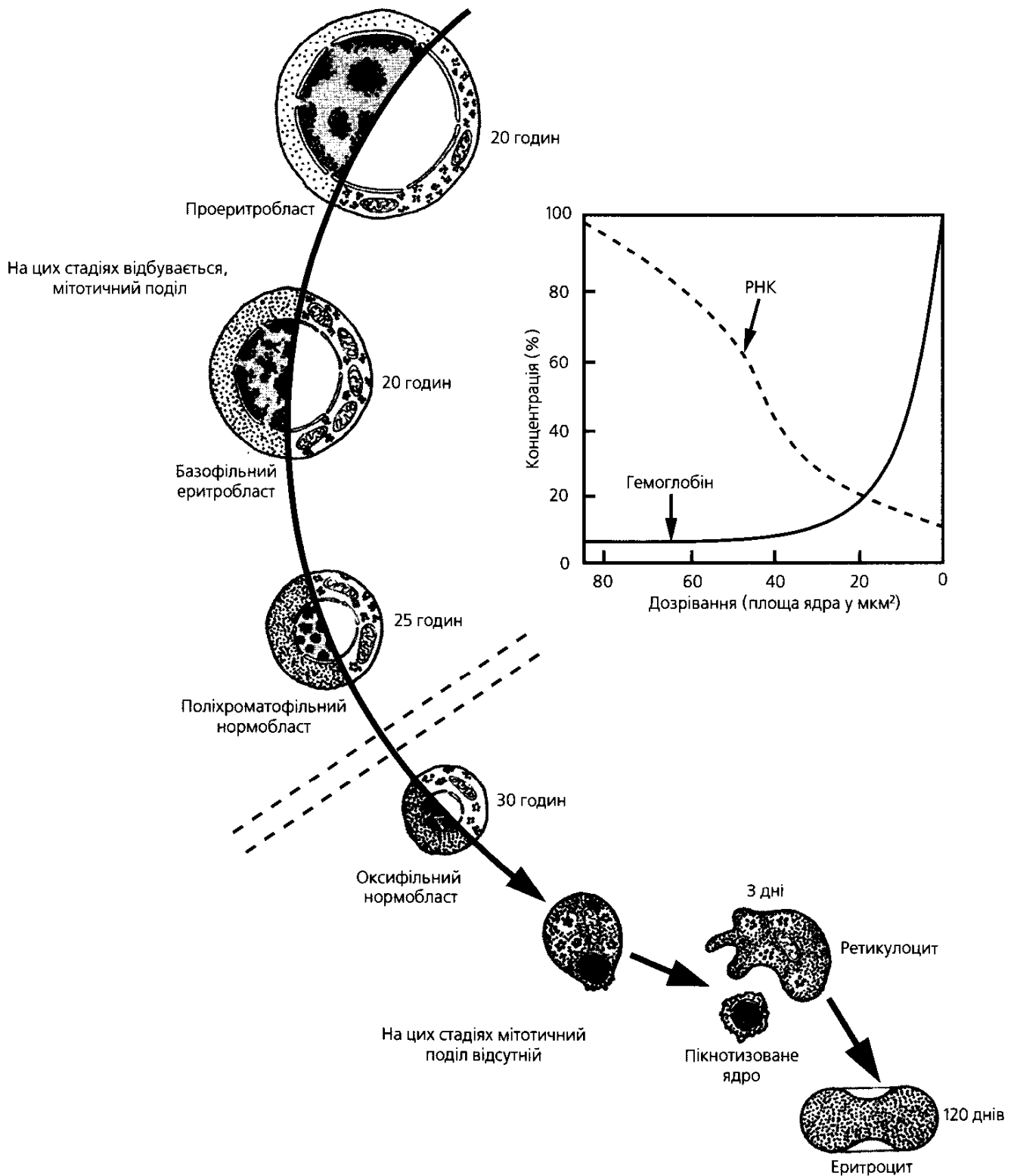


Рис. 3.14. Підсумок послідовних стадій дозрівання еритроцитів: трансформація проеритробласта в еритроцит супроводжується нагромадженням гемоглобіну (наростання оксифілії цитоплазми) у поєднанні зі зменшенням об'єму ядра, конденсацією хроматину з наступним викиданням пікнотизованого ядра. Години справа від клітин відповідають середньому терміну їхнього життя

Таким чином, під час утворення гранулоцитів у клітинах відбуваються наступні морфологічні зміни: зменшуються розміри клітини; зменшується базофілія цитоплазми; порушується ядерно-цитоплазматичне співвідношення у бік зростання кількості цитоплазми; ущільнюється ядро і змінюється його форма; накопичується специфічна зернистість.

Моноцитопоез (розвиток моноцитів). Клітини-попередники моноцитів перших двох класів були описані вище. З клітини-попередника гранулоцитів і моноцитів-макрофагів утворюється уніпотентний попередник моноцитів, або КТО-М (III клас). Перша морфологічно розпізнавана клітина – **МОНОЦИТО-**

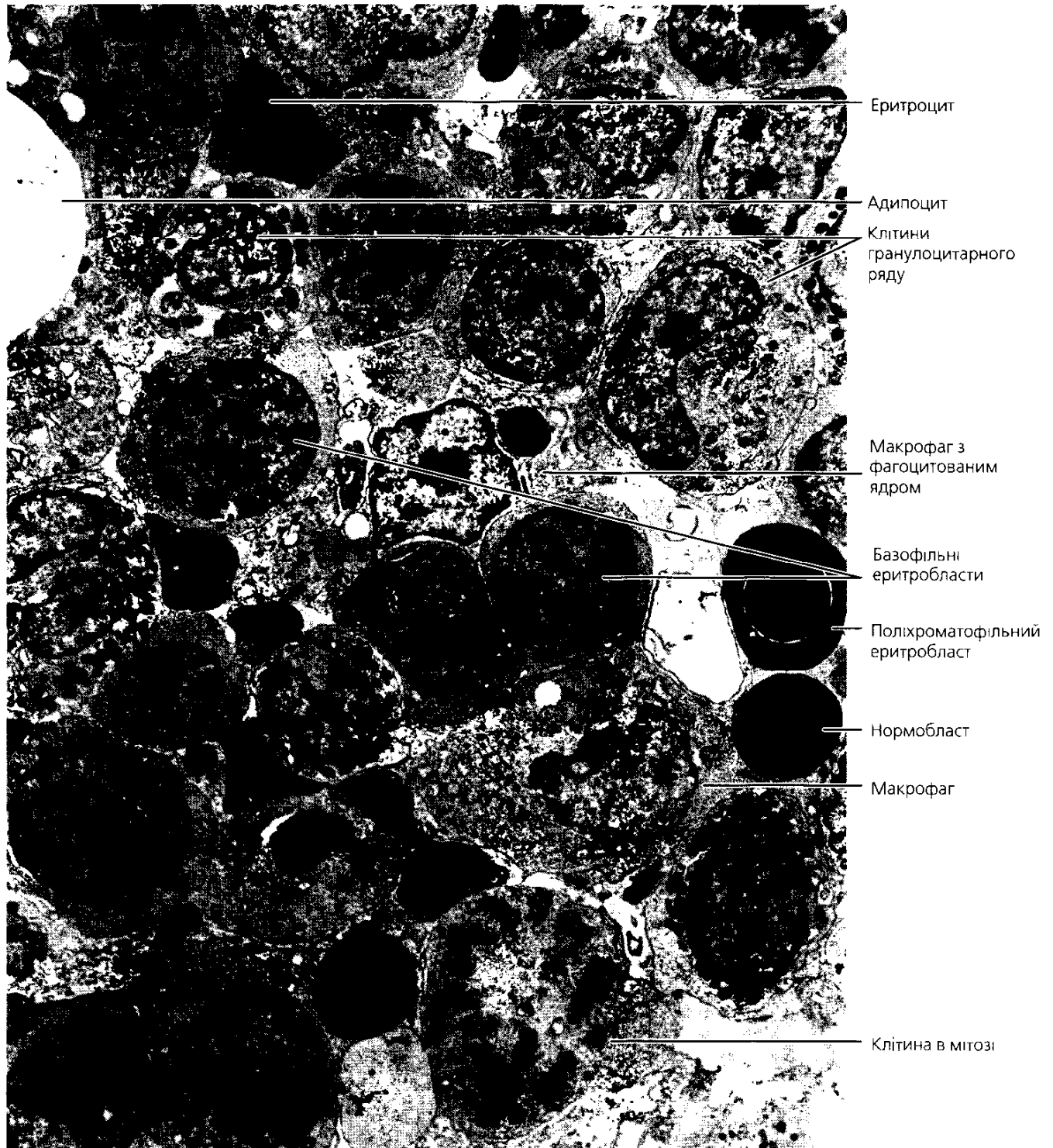


Рис. 3.15. Електронна мікрофотографія острівців еритропоезу в складі червоного кісткового мозку

бласт (IV клас). Це велика клітина (до 22 мкм) з круглим ядром і вузькою облямівкою базофільної цитоплазми. Поділяючись, вона диференціюється у **промоноцит**, а останній перетворюється у **моноцит**. При цьому з клітиною відбуваються наступні зміни: збільшується кількість цитоплазми, її базофілія дещо зменшується, а ядро набуває бобоподібної форми. Ядерно-цитоплазматичне співвідношення у моноцита дорівнює 1:1. Моноцити, однак, не є кінцевою стадією диференціації цього ряду і перетворюються далі у макрофаги (**гістіоцити-макрофаги**) сполучної тканини. На шляху від моноцитобласта до макрофага відбувається 7–8 мітозів.

Тромбоцитопоез (розвиток кров'яних пластинок, рис. 3.16, 3.17). Перші два класи клітин – попередників тромбоцитопоезу описані вище у викладі еритропоезу (СКК→КТО-ГЕММ→КТО-МГЦЕ). Уніпотентний попередник – це колонієтвірна одиниця мегакаріоцитів (КТО–МГЦ), або тромбоцитопоетинчутлива клітина під назвою фактора гормонального типу, який діє у цьому гістогенетичному ряді.

Мегакаріобласт – наймолодша морфологічно розпізнавана клітина тромбоцитопоезу. Вона кругла, розміри її 25–40 мкм. Ядро з рівномірним розподілом хроматину, насиченого фіолетового кольору, містить 1–3 ядерця. Цитоплазма базофільна, темно-синього кольору, має дві зони: перинуклеарну, яка містить органели, і периферійну, пронизану вгинаннями плазмолемми, що утворюють складні демаркаційні трубочки. З мегакаріобласта виникає **промегакаріоцит**. Розміри його 40–80 мкм. Ядро цієї клітини часто бухтоподібне, починається його сегментація й огрубіння структури. Цитоплазма стає менш базофільною, з'являється азурофільна зернистість, трубочки демаркаційної системи виникають не лише на периферії, а й у середній зоні цитоплазми. Промегакаріоцит диференціюється далі у мегакаріоцит.

Мегакаріоцит – найбільша клітина червоного кісткового мозку, її розміри від 50–70 до 100 мкм. Ядро поліморфне, фрагментоване, із заглибленнями і вирізами, дуже химерної (примхливої) форми, структура його грубосітчаста, ядерцець немає. Цитоплазма базофільна, фарбується у фіолетовий або рожево-фіолетовий колір, містить азурофільну зернистість. Клітина нечітко відмежована від навколишнього середовища. За ходом демаркаційних трубочок цитоплазма сегментується на невеличкі фрагменти, які відокремлюються від клітини, перетворюючись на кров'яні пластинки. З одного мегакаріоцита утворюється 3–4 тисячі **тромбоцитів**. Особливість мегакаріоцитів полягає також у тому, що ці клітини є поліплоїдними, число хромосомних наборів у них може досягати 32–64. Поліплоїдизація цих клітин зумовлена тим, що на шляху їхнього утворення з мегакаріобластів поділи не відбуваються, а здійснюються 4–5 ендомітозів, у результаті чого збільшується об'єм і ядра, і цитоплазми.

Мегакаріоцити локалізуються екстравакулярно (рис. 3.16), прилягаючи до ендотеліальних клітин, а їхні цитоплазматичні відростки проникають у просвіт судини. Відростки бувають двох типів. Одні не містять органел і фіксу-

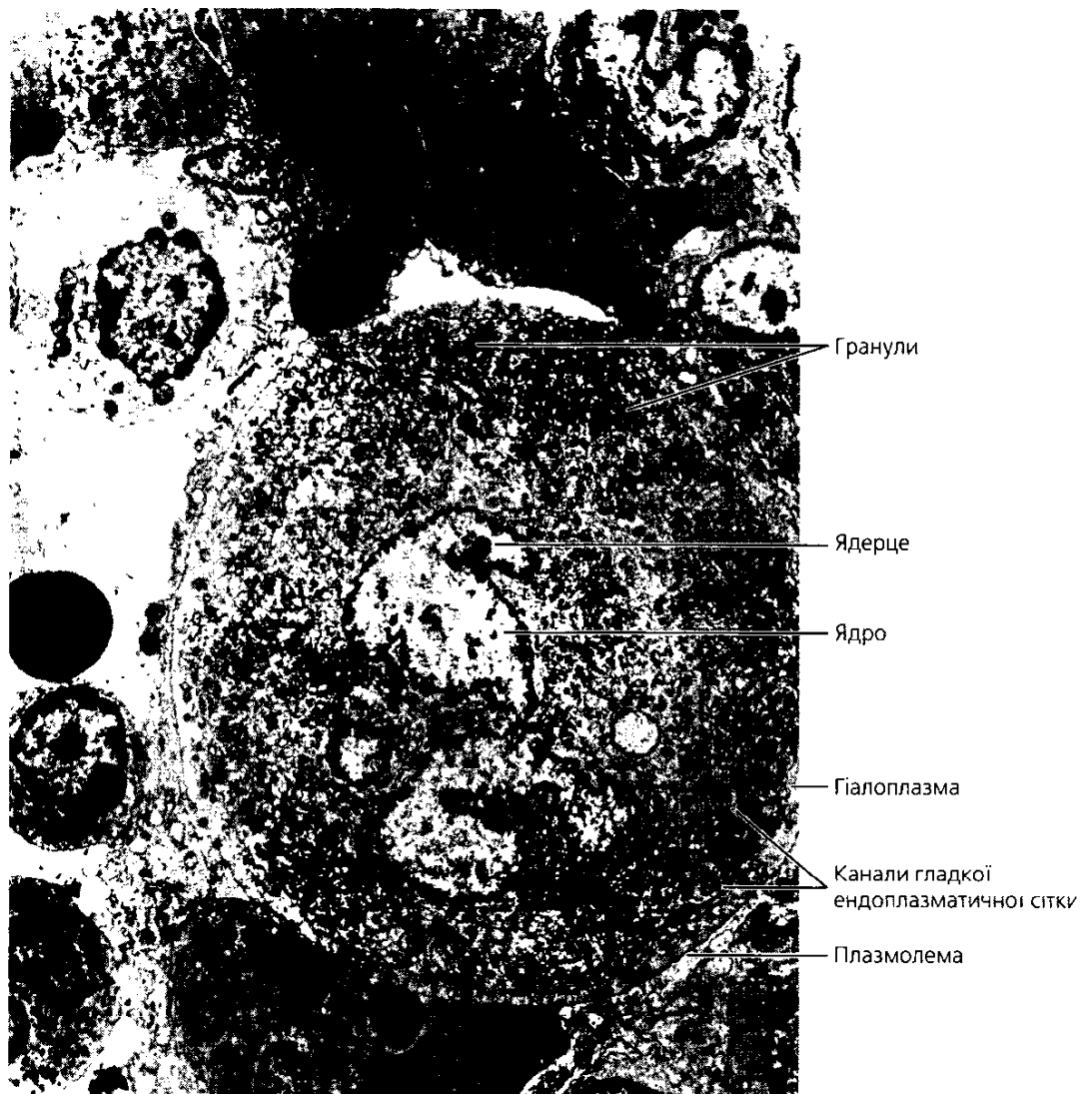
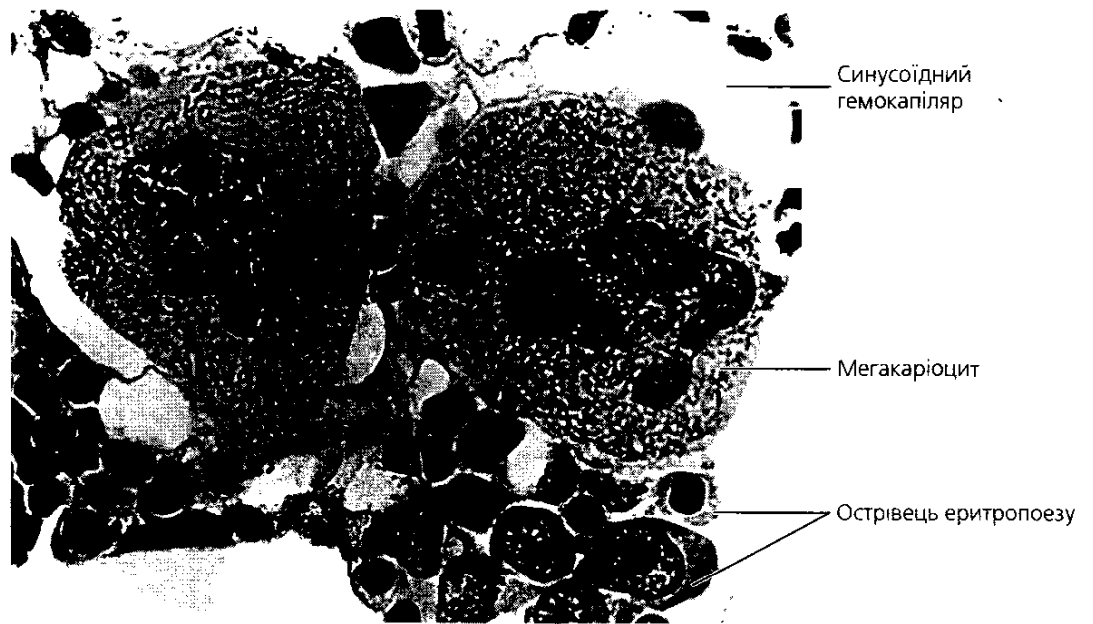


Рис. 3.16. Мегакаріоцити: **A** – світлова мікроскопія двох мегакаріоцитів біля синусоїдних гемокapілярів, $\times 800$; **Б** – електронна мікрофотографія мегакаріоцита з прилеглими острівцями еритропоезу, $\times 2500$

ють мегакаріоцит до ендотелію. Інші мають розміри $2,5 \times 120$ мкм і, проникаючи у просвіт синусоїдів, дають початок приблизно одній тисячі тромбоцитів кожний. Можливо також, що мегакаріоцити регулюють міграцію інших кровотворних клітин через стінку судин (рис. 3.17, 3.18).

Лімфопоез (розвиток лімфоцитів). Згідно з унітарною теорією кровотворення джерелом розвитку лімфоцитів є стовбурава кровотворна клітина (I клас), з якої утворюється клітина–попередник лімфопоезу (II клас). Далі розвиток цієї клітини йде у двох напрямках відповідно до двох різновидів лімфоцитів – Т і В. В обох рядах виникають уніпотентні попередники, які через лімфобласти (Т і В) перетворюються у лімфоцити (Т і В) (рис. 3.12, табл. 16). Розвиток Т-лімфоцитів проходить у тимусі під впливом специфічного мікросередовища його стромы і гормону цього органа. Розвиток В-лімфоцитів у людини здійснюється у червоному кістковому мозку і, можливо, у лімфатичних вузлах травної трубки. Попередники Т- і В-лімфоцитів утворюються також у червоному кістковому мозку.

Особливістю цих рядів є те, що зрілі клітини не є кінцевими елементами і їхній подальший гістогенез залежить від наявності антигенів. Тоді вони пере-

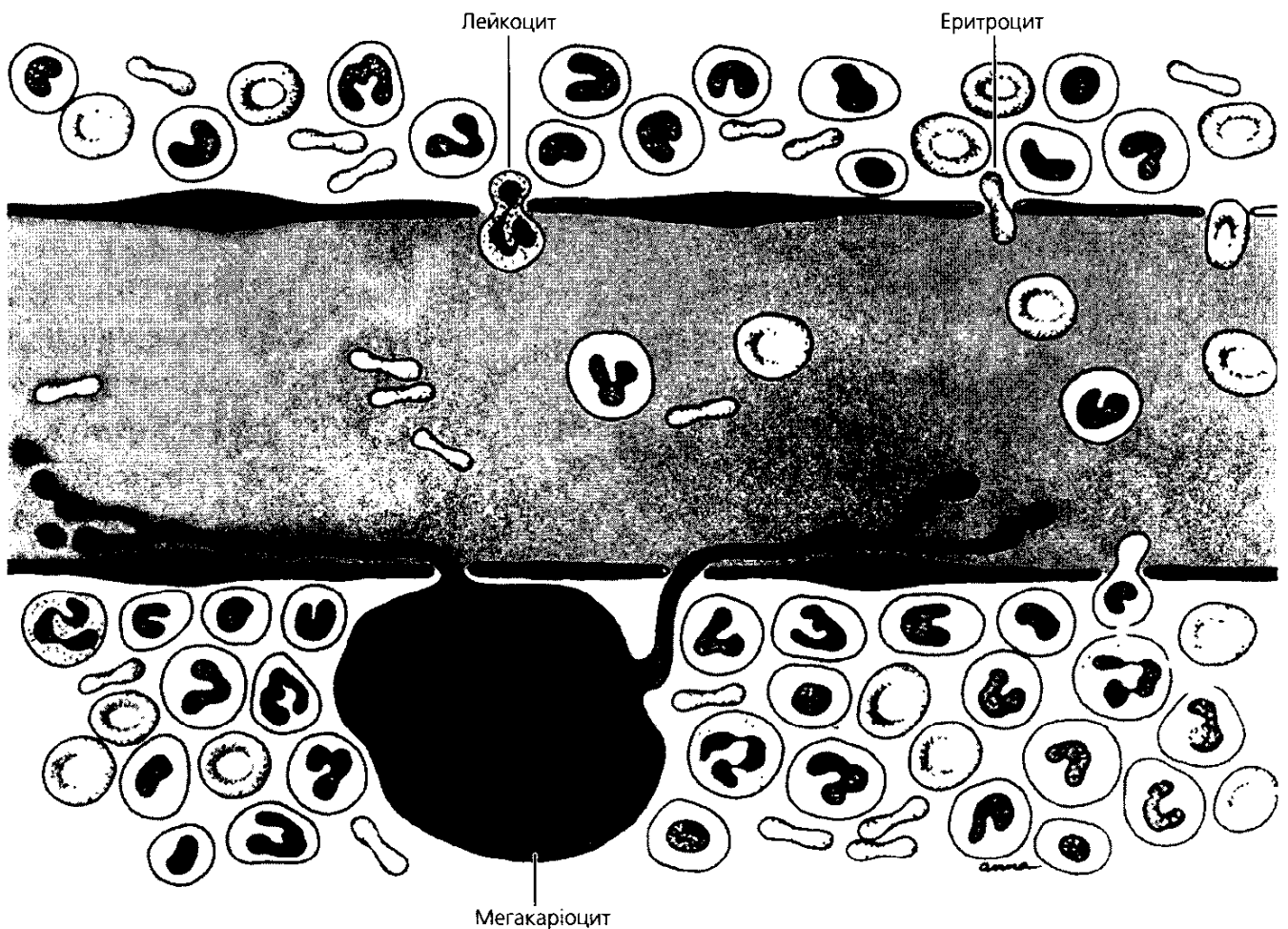


Рис. 3.17. Схема виходу формених елементів крові із червоного кісткового мозку у кровоплин. Перехід еритроцитів здійснюється за градієнтом тиску з обох боків стінки синусоїдного капіляра; лейкоцити виходять у просвіт капіляра завдяки своїй активній рухомості та під дією специфічних факторів проникності; тромбоцити відщеплюються від відростків мегакаріоцитів, що розташовані у просвіті капіляра

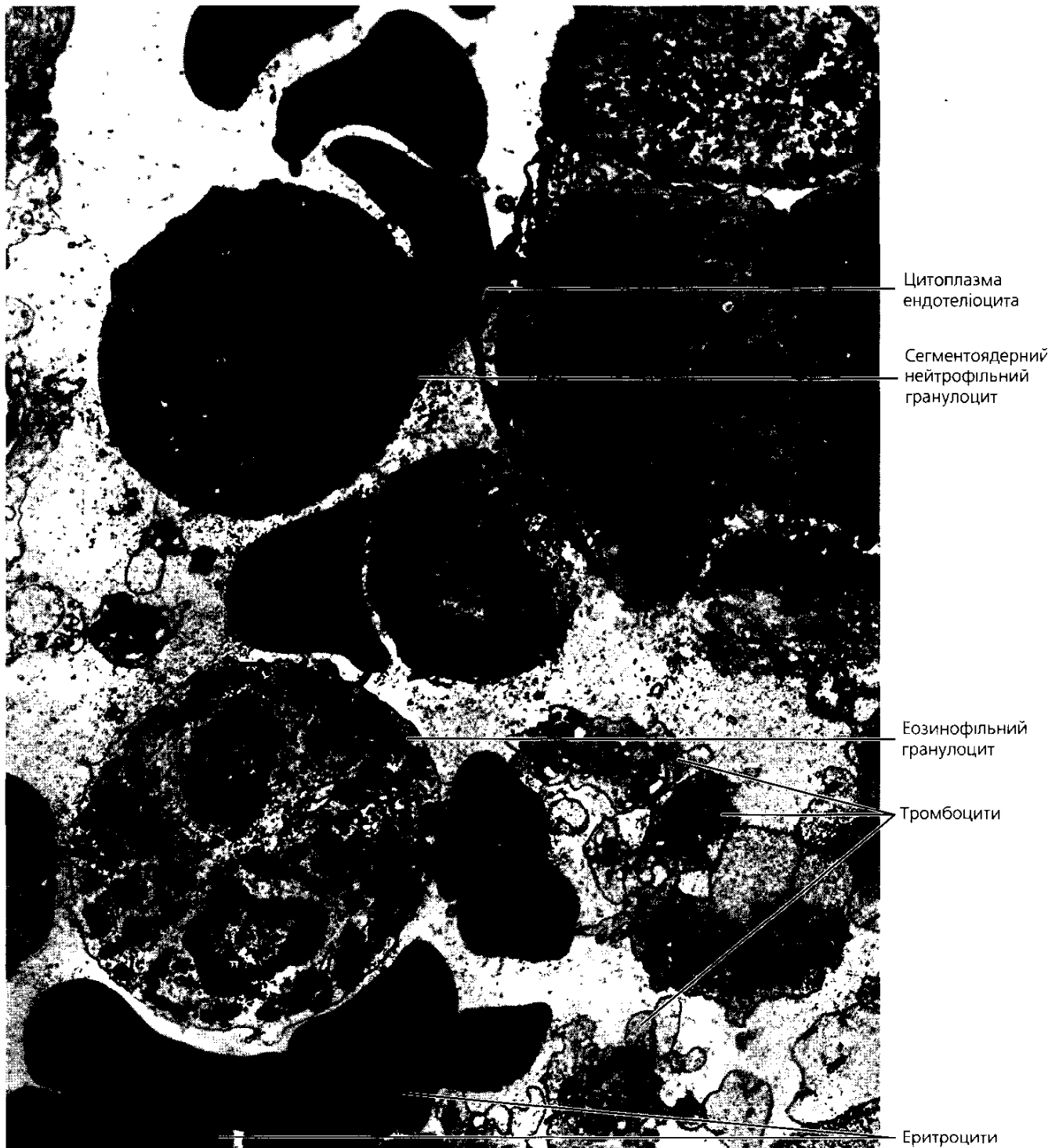


Рис. 3.18. Вихід формених елементів у кровоплин. Електронна мікрофотографія синусоїдного капіляра кісткового мозку, $\times 4000$

Таблиця 16. Приблизний вміст лімфоцитів у кровотворних органах

Кровотвірний орган	Т-лімфоцити, %	В-лімфоцити, %
Тимус	100	0
Червоний кістковий мозок	10	90
Селезінка	45	55
Лімфатичні вузли	60	40
Кров	80	20

ходять у бластні форми і починають поділ. За повторної антигенної стимуляції В-лімфоцити, наприклад, можуть давати клони з астрономічним числом клітин, здійснюючи до 90 мітозів. Цей, так званий, антигензалежний процес диференціації лімфоцитів відбувається у периферійних кровотворних органах — селезінці та лімфатичних вузлах. Тут із стимульованих антигеном Т-лімфоцитів через Т-лімфобласти, великі та середні лімфоцити утворюються Т-кілери, Т-супресори, Т-клітини пам'яті. Стимульовані В-лімфоцити через плазмобласти і проплазмоцити трансформуються у плазмоцити і В-клітини пам'яті.

Ембріональний гемопоез. У процесі ембріонального гемопоезу відбувається розвиток крові як тканини. У людини осередки кровотворення уперше спостерігаються на другому—третьому тижні ембріонального розвитку в стінці жовткового мішка. Спочатку тут виникають ущільнені ділянки мезенхіми — кров'яні острівці. Клітини на периферії острівця стають плоскими, сполучаються між собою та утворюють судинну стінку. Центральні клітини втрачають відростки, заокруглюються і перетворюються у СКК. Частина СКК диференціюється у первинні клітини крові (бласти) — великі клітини з базофільною цитоплазмою і великими, добре помітними ядерцями в ядрі. Ці клітини мітотично поділяються і перетворюються у первинні еритробласти (**мегалобласти**) — великі ядерні клітини з базофільною цитоплазмою. Вони швидко накопичують гемоглобін, перетворюючись на оксифільні еритробласти, а останні втрачають ядро і стають первинними еритроцитами — **мегалоцитами**. Але втрата ядра відбувається не у всіх клітин: частина первинних еритроцитів функціонує у вигляді ядерних клітин.

Таким чином, еритроцити на цьому етапі ембріогенезу утворюються скороченим шляхом, мають великі розміри, виникають всередині судин (інтраваскулярно). Такий тип кровотворення має назву **мегалобластичного** і є нормою для ембріогенезу. Поява такого кровотворення у постнатальний період свідчить про патологію (злаякісна анемія). Водночас із мегалобластичним у стінці жовткового мішка починається процес нормобластичного кровотворення, який призводить до появи еритроцитів-нормоцитів. Крім того, тут екстраваскулярно з частини первинних клітин-бластів утворюється невелика кількість гранулоцитів — нейтрофілів та еозинофілів. Описаний тип ембріонального кровотворення отримав назву **мезобластичного** (позазародкового).

Частина СКК лишається у недиференційованому стані, розноситься з кров'ю до різних органів зародка, в яких починається процес кровотворення. Наприклад, на п'ятому тижні ембріогенезу кровотворення починається у печінці. Тут утворюються еритроцити і гранулоцити, переважно нейтрофільні та еозинофільні. Розвиток іде екстраваскулярно. Крім гранулоцитів у печінці формуються гігантські клітини — мегакаріоцити. Процес кровотворення у печінці припиняється до кінця внутрішньоутробного періоду.

На початку 2-го місяця ембріогенезу виникає тимус, а на 7–8-му тижні він заселяється стовбуровими клітинами, з яких утворюються перші лімфоцити. На 3-му місяці кровотворення починається у селезінці. Тут із стовбурових клітин

утворюються усі формені елементи крові. Таким чином, селезінка в ембріогенезі являє собою універсальний кровотворний орган. Після 5-го місяця у ній починає переважати лімфопоез. Цей період ембріонального гемопоезу отримав назву **гепато-тимо-лієнального**.

З 4-го місяця ембріогенезу починає функціонувати кістковий мозок, а з 6-го місяця він стає основним універсальним органом кровотворення. У цей період гемопоез відбувається також у тимусі, лімфатичних вузлах і селезінці, внаслідок чого його називають **медулло-тимо-лімфоїдним**.

Терміни для запам'ятовування

1. Гемоцитопоез. 2. Мієлоїдна тканина. 3. Мієлопоез. 4. Лімфоїдна тканина. 5. Лімфопоез. 6. Унітарна теорія кровотворення. 7. Стовбурова кровотворна клітина. 8. Гемопоетини. 9. Еритропоез. 10. Напівстовбурова клітина (клітина-попередник мієлопоезу). 11. Еритропоетинчутлива клітина. 12. Проеритробласт. 13. Базофільний еритробласт. 14. Поліхроматофільний еритробласт. 15. Поліхроматофільний нормобласт. 16. Ретикулоцит. 17. Оксифільний нормобласт. 18. Еритроцит. 19. Гранулоцитопоез. 20. Мієлобласт. 21. Промієлоцит. 22. Мієлоцит. 23. Метамієлоцит. 24. Моноцитопоез. 25. Моноцитобласт. 26. Промоноцит. 27. Моноцит. 28. Гістіоцит-макрофаг. 29. Тромбоцитопоез. 30. Тромбоцитопоетинчутлива клітина. 31. Мегакаріобласт. 32. Промегакаріоцит. 33. Мегакаріоцит. 34. Лімфопоез. 35. Лімфобласт. 36. Лімфоцит. 37. Первинний еритробласт (мегалобласт). 38. Мегалоцит. 39. Мегалобластичне кровотворення. 40. Нормобластичне кровотворення. 41. Мезобластичне кровотворення.

3.4. СПОЛУЧНІ ТКАНИНИ. ВЛАСНЕ СПОЛУЧНІ ТКАНИНИ. СПОЛУЧНІ ТКАНИНИ ЗІ СПЕЦІАЛЬНИМИ ВЛАСТИВОСТЯМИ

Сполучна тканина (*textus connectivus*) дуже поширена в організмі: загалом вона становить близько 50% маси тіла. Зі сполучної тканини побудовані скелет, шкіра, хрящі, сухожилля та зв'язки, строма органів. Сполучну тканину поділяють на власне сполучну, хрящову та кісткову. Власне сполучна тканина, у свою чергу, поділяється на волокнисту та сполучні тканини зі спеціальними властивостями. До останніх належить ретикулярна, жирова, пігментна та слизова тканини. Волокниста сполучна тканина залежно від вмісту волокнистих структур є пухкою і щільною. Пухка містить порівняно більше клітин і аморфної речовини, а щільна багатша на волокнисті структури. Щільну сполучну тканину залежно від розташування волокнистих структур поділяють на оформлену та неформлену: в оформленій волокна розташовані паралельно, а в неформленій ідуть у різних напрямках, утворюючи сітку.

Серед усіх згаданих у класифікації різновидів сполучної тканини найпоширенішою і такою, що містить усі види елементів, є пухка волокниста сполучна тканина. Вона присутня майже в усіх внутрішніх органах, утворює їхні оболонки, заповнює проміжки між органами, підстилає епітелій, супроводжує судини та нерви. Вона виконує усі функції, властиві тканинам внутрішнього середовища, а саме: трофічну, захисну, опорно-механічну. Крім того, пухка сполучна тканина виконує також замісну функцію (у разі ушкодження заміщає, заповнює собою дефекти в органах).

Пухка волокниста сполучна тканина (*textus connectivus fibrosus laxus*) побудована з клітин і міжклітинної речовини (рис. 3.19). Остання, у свою чергу, включає волокнисті структури (колагенові, еластичні і ретикулярні волокна) та основну речовину. Подібний план будови характерний і для усіх інших різновидів сполучної тканини. До клітинних елементів пухкої сполучної тканини належать: фібробласти, макрофаги, плазмоцити, тканинні базофіли, адипоцити, пігментоцити, адвентиційні клітини, а також лейкоцити, які мігрують з крові (рис. 3.8, табл. 17).

Таблиця 17. Функції клітин сполучної тканини

Тип клітин	Головна речовина, що продукується, або вид активності	Головна функція
Фібробласт, хондробласт, остеобласт, дентинобласт	Утворення волокон та основної речовини	Структурна
Плазматична клітина	Утворення антитіл	Імунна
Лімфоцит	Перетворення на імунокомпетентні клітини	Імунна
Еозинофіл	Фагоцитоз комплексів антиген – антитіло	Імунна
Макрофаг, нейтрофіл	Фагоцитоз сторонніх речовин і бактерій	Захисна
Тканинний базофіл, базофіл крові	Виділення фармакологічно активних речовин (гістамін тощо.)	Захисна
Адипоцит (ліпоцит)	Накопичення нейтральних жирів, теплопродукція	Енергетична, теплотвірна

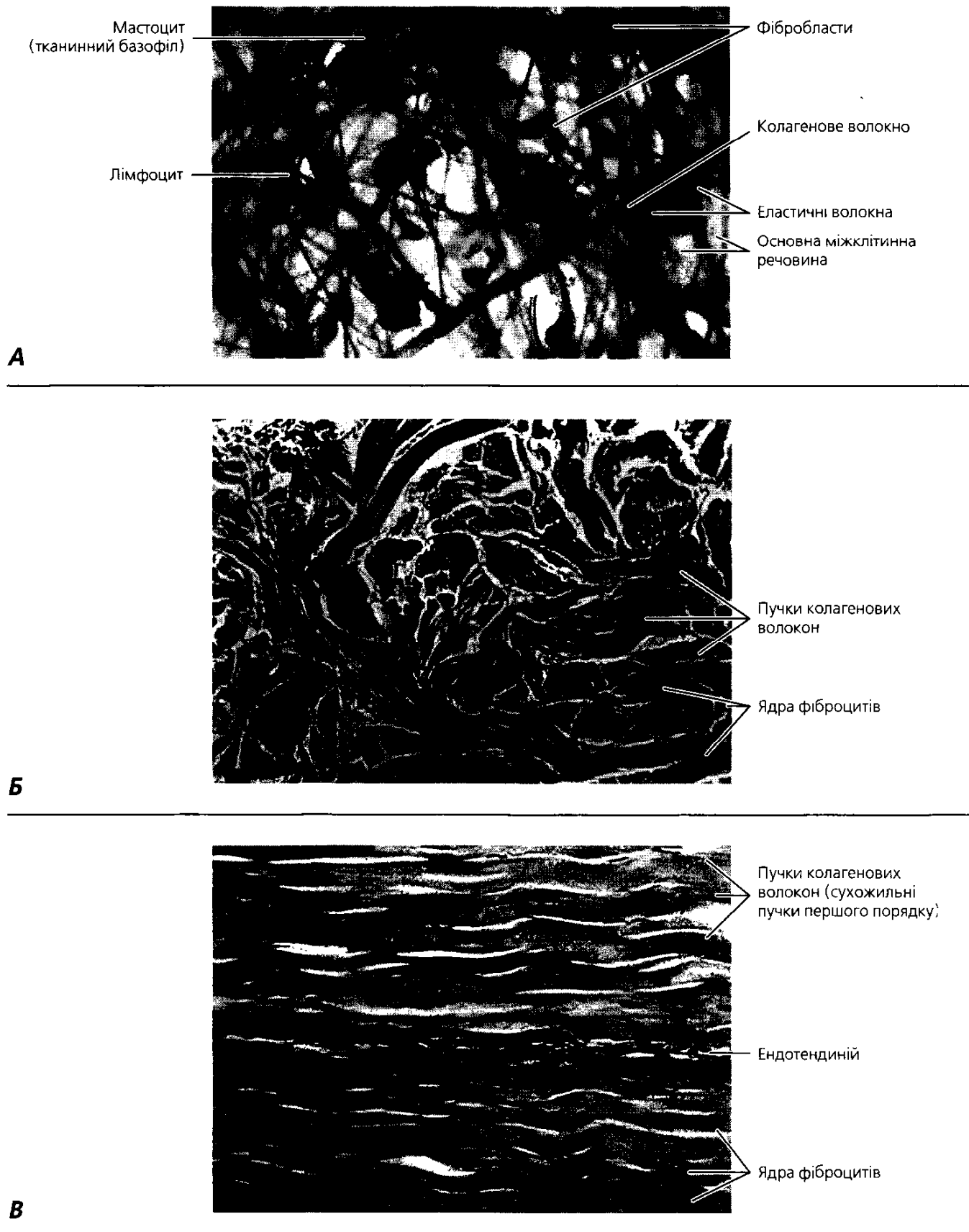


Рис. 3.19. Світлова мікроскопія різновидів сполучної тканини: **А** – пухка сполучна тканина (підшкірна): значний вміст основної міжклітинної речовини, різноманітні клітинні елементи, колагенові та еластичні волокна, $\times 400$; **Б** – щільна неоформлена сполучна тканина (сітчастий шар дерми): товсті різнонаправлені пучки колагенових волокон розмежовані тонкими прошарками основної речовини і тілами фіброцитів, $\times 200$; **В** – щільна оформлена сполучна тканина (поздовжній зріз сухожилля): товсті пучки колагенових волокон мають паралельну орієнтацію, розмежовані фіброцитами, $\times 200$

Клітинні елементи сполучної тканини

Фібробласти (рис. 3.20) — це клітини–продуценти міжклітинної речовини. Саме вони синтезують як волокнисті структури, так і основні компоненти аморфної речовини. У певному розумінні фібробласти будують сполучну тканину. За їхньою властивістю утворювати основні опорні структури організму фібробласти часто називають механоцитами. Про здатність створювати волокна свідчить їхня назва (“фібра” — волокно та “бластос” — зачаток). Діяльністю цих клітин зумовлене загоювання ран, розвиток рубця, утворення капсули навколо стороннього тіла тощо. До фібробластів належить численна група клітин, різних за ступенем диференціації, які утворюють так званий фібробластичний ряд (або диферон): стовбурові клітини — напівстовбурові клітини-попередники — малоспеціалізовані фібробласти — зрілі фібробласти — фіброцити. Крім того, до цього ж ряду належать міофібробласти.

Малоспеціалізовані, або юні, фібробласти округлої або веретеноподібної форми з базофільною цитоплазмою містять велику кількість вільних рибосом. Інші органели (ендоплазматична сітка, мітохондрії, комплекс Гольджі) розвинені слабо. Ці клітини здатні до мітотичного поділу. Мають низький рівень синтезу і секреції білка. Розміри їх не перевищують 20–25 мкм.

Зрілі фібробласти — великі клітини з відростками. На препараті-плівці у розпластаному вигляді вони можуть досягати 40–50 мкм і більше, товщина їх незначна. Ядро цих клітин велике, овальне, світле, містить дрібнорозпилений рівномірно розподілений хроматин, на тлі якого добре видно 1–2 великих ядерця. Цитоплазма фарбується базофільно. На плівковому препараті можна бачити розподіл клітинного тіла фібробласта на дві зони — центральну ендоплазму, яка фарбується інтенсивніше, і периферійну ектоплазму, фарбування якої значно слабше; вона не має чітких меж і зливається з прилеглою міжклітинною речовиною.

Цитоплазма фібробласта містить усі загальні органели. Особливо добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, яка займає до 35 % об'єму клітини; тут відбувається синтез проколагену, еластину. Добре розвинений також і комплекс Гольджі, який займає близько 10 % об'єму клітини, має вигляд цистерн і пухирців, розкиданих по всій клітині; тут синтезуються глікозаміноглікани. Останні, як і фібрилярні білки, виводяться у міжклітинний простір і включаються до складу волокон та аморфної речовини. Фібробласти також синтезують фібрилярний глікопротеїн позаклітинного матриксу — **фібронектин**, який забезпечує зв'язування клітин із їхнім мікрооточенням і регулює пересування. Мітохондрії великі, кількість їх помірна, як і лізосом.

У периферійному шарі цитоплазми розташовані мікрофіламенти товщиною 5–6 нм, які містять скоротливі білки типу актину і міозину та зумовлюють здатність цих клітин до руху. Вважають, що серед фібробластів існують дві популяції: з коротким життєвим циклом (кілька тижнів) і з довгим життєвим циклом (кілька місяців).

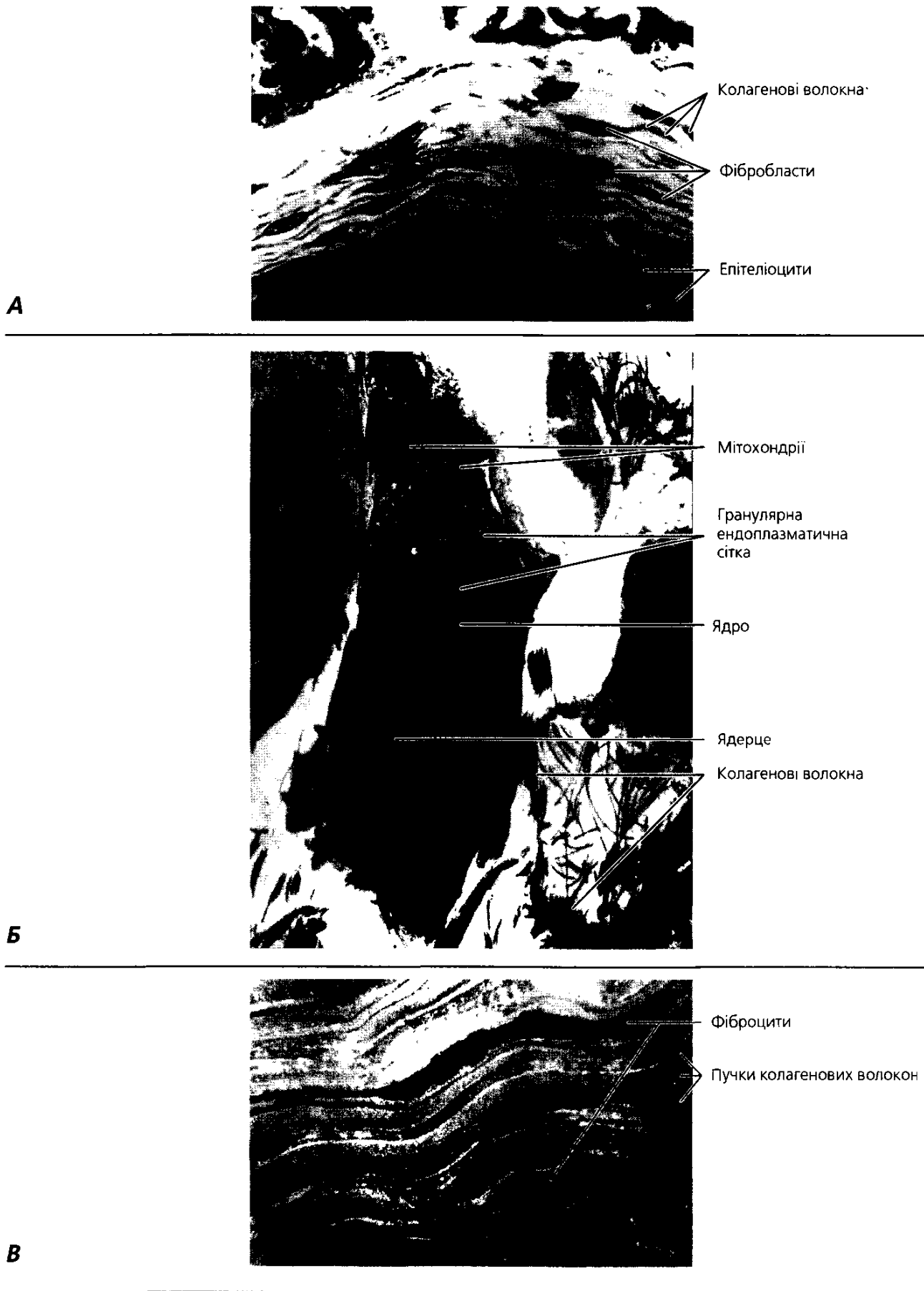


Рис. 3.20. Фібробласти: **A** – світлова мікроскопія фібробластів власної пластинки слизової оболонки тонкої кишки, $\times 400$; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія зрілого фібробласта підшкірної сполучної тканини, $\times 3000$; **В** – трансмісійна електронна мікроскопія фіброцитів рогівки, $\times 2000$

Фіброцити – це дефінітивні (кінцеві) форми розвитку фібробластів. Форма їх веретеноподібна, вони можуть мати крилоподібні відростки. Містять невелику кількість органел. Синтетичні процеси в них різко знижені.

Міофібробласти – це вид клітин, у які можуть перетворюватися фібробласти. Вони функціонально подібні до гладких м'язових клітин, але, на відміну від останніх, мають добре розвинену ендоплазматичну сітку. Такі клітини можна спостерігати у матці під час вагітності, а також у грануляційній тканині (під час загоювання ран).

Макрофаги (макрофагоцити). Ці клітини (рис. 3.21) також називають макрофагами-гістіоцитами. За кількісним вмістом у пухкій сполучній тканині макрофаги посідають друге місце після фібробластів. Порівняно з останніми вони мають менші розміри клітинного тіла (10–15 мкм), яке добре відмежоване від основної речовини. Форма різна: округла, витягнута або неправильна. Ядро теж має менші розміри, не таку правильну форму, як у фібробласта, містить більше гетерохроматину, виглядає щільним, фарбується досить інтенсивно. Цитоплазма макрофагів базофільна, неоднорідна, плямиста, містить багато лізосом, фагосом, піноцитозних пухирців. Інші органели (мітохондрії, гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі) розвинені помірно.

Плазмолема макрофагів утворює глибокі складки і довгі мікроворсинки, за допомогою яких ці клітини захоплюють сторонні частинки. На поверхні плазмолеми макрофага містяться рецептори для пухлинних клітин, еритроцитів, Т- і В-лімфоцитів, антигенів, імуноглобулінів. Наявність рецепторів до імуноглобулінів забезпечує їхню участь в імунних реакціях.

Макрофаги відіграють важливу роль як у природному, так і в набутому імунітеті організму. Участь макрофагів у природному імунітеті виявляється у їхній здатності до фагоцитозу і в синтезі низки активних речовин – фагоцитину, лізоциму, інтерферону, пірогену, компонентів системи комплементу тощо, які є основними чинниками природного імунітету; їхня роль у набутому імунітеті полягає у передачі антигену імунокомпетентним клітинам (лімфоцитам) після його перетворення з корпускулярної форми в молекулярну (участь у кооперативній триклітинній системі імунної відповіді разом з Т- і В-лімфоцитами). Крім того, макрофаги продукують медіатори-монокіни, які сприяють специфічній реакції на антигени, і цитолітичні фактори, що вибірково руйнують пухлинні клітини. Походять макрофаги з промоноцитів червоного кісткового мозку, тобто зі стовбурової гемопоетичної клітини, і завершують собою моноцитарний гістогенетичний ряд. Разом з іншими клітинами цього ж походження вони утворюють так звану макрофагічну систему організму (табл. 18).

До макрофагічної системи належить сукупність усіх клітин, які здатні захоплювати з тканинної рідини організму сторонні частинки, загиблі клітини та неклітинні структури, бактерії тощо. Фагоцитований матеріал всередині клітини піддається ферментативному розщепленню у лізосомному апараті. Таким чином ліквідується шкідливі для організму агенти, які виникають місцево чи потрапляють іззовні. Ці клітини можна ідентифікувати за допомогою методу

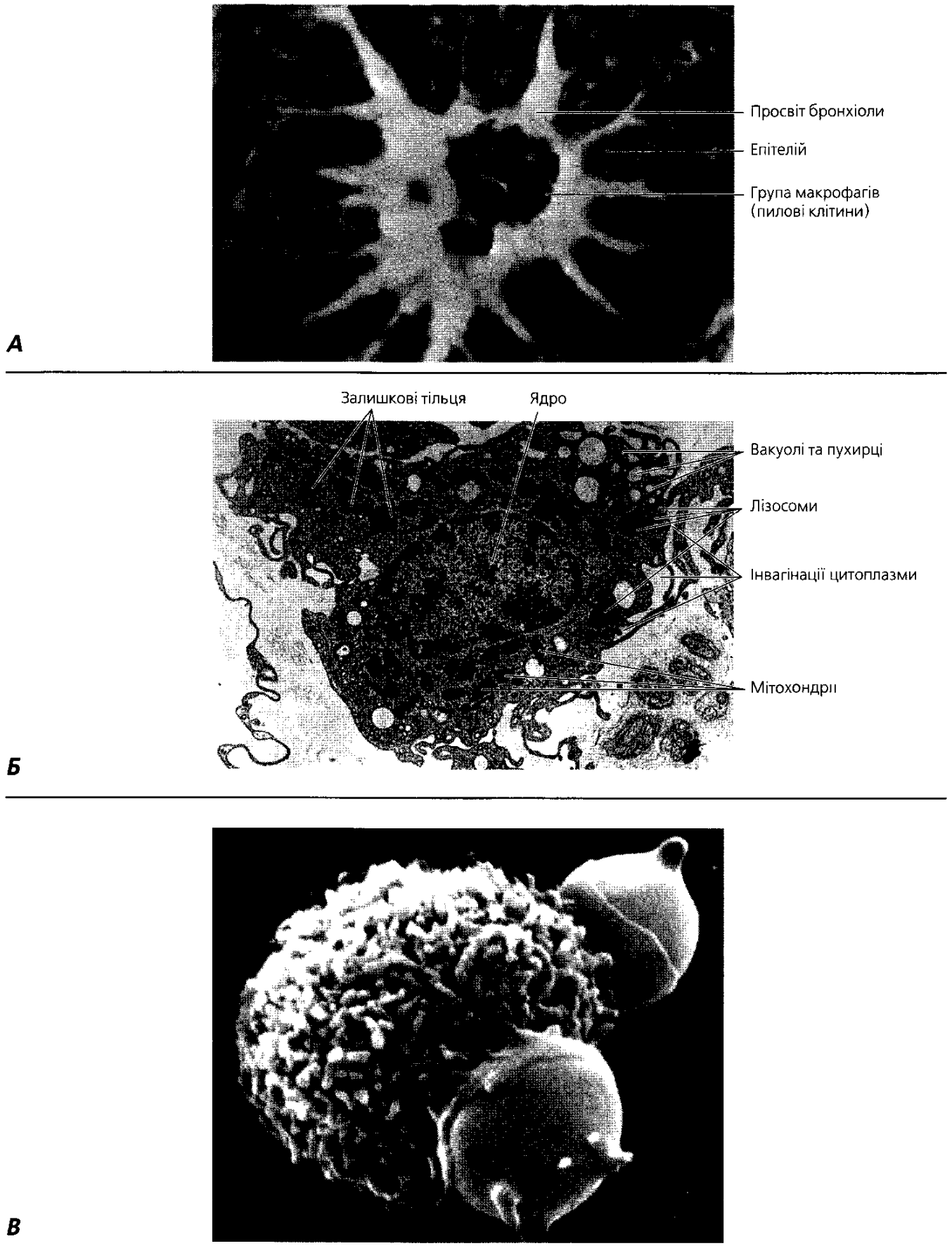


Рис. 3.21. Макрофаги: **А** – світлова мікроскопія групи вільних макрофагів (пилкових клітин) у просвіті термінальної бронхіоли легень, $\times 100$; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія вільного макрофага, $\times 5\ 000$; **В** – сканована електронна мікроскопія мишачого макрофага, що фагоцитує опсонізовані еритроцити, $\times 4000$

Таблиця 18. Розподіл і головні функції клітин макрофагічної системи

Тип клітин	Локалізація	Головні функції
Моноцит	Кров	Перетворюється на макрофагоцит, фагоцитоз
Макрофаг	Сполучна тканина, лімфоїдні органи, легені, серозні оболонки	Утворення цитокінів, факторів хемотаксису та деяких інших молекул, що беруть участь у запаленні; презентація антигенів лімфоцитам
Клітина Купфера	Печінка	Фагоцитоз
Мікроглія	Нервова тканина центральної нервової системи	Фагоцитоз
Епідермальна дендритна клітина (клітина Лангерганса)	Шкіра	Підготовка антигенів до реалізації імунної відповіді
Остеокласт	Кісткова тканина	Руйнування кістки та хряща
Гігантська клітина стороннього тіла	Сполучна тканина	Перетравлювання сторонніх частинок

вітального фарбування, використовуючи прижиттєве введення в організм розчину трипанового синього, колоїдного срібла або китайської туші. Усі названі колоїдні речовини фагоцитується макрофагами завдяки тому, що утворюють макромолекулярні агрегати, а клітини стають добре помітними на гістологічному препараті.

До клітин макрофагічної системи належать гістіоцити–макрофаги пухкої сполучної тканини, вільні та фіксовані макрофаги кровотворних органів (так звані дендритні клітини), зірчасті клітини синусоїдних капілярів печінки (клітини Купфера), альвеолярні макрофаги легень (так звані пилові клітини), перитонеальні макрофаги, гліальні макрофаги нервової тканини (мікроглія), остеокласти кісткової тканини, гігантські клітини сторонніх тіл. Усі вони здатні до активного фагоцитозу, мають на поверхні рецептори до імуноглобулінів (завдяки чому здатні до імунного фагоцитозу), походять із промоноцитів червоного кісткового мозку і моноцитів крові. На відміну від макрофагів, які І.І. Мечніков назвав "професійними фагоцитами", здатність до факультативного фагоцитозу мають інші види клітин – фібробласти, ретикулярні клітини, ендотеліоцити, нейтрофільні лейкоцити. Але ці клітини не належать до макрофагічної системи, оскільки вони не можуть здійснювати специфічного імунного фагоцитозу, а також відрізняються своїм походженням.

Концепція фагоцитозу була уперше висунута І.І. Мечниковим. Він дійшов висновку, що фагоцитоз, який виник в еволюції як внутрішньоклітинне травлення і закріпився за багатьма клітинами, є важливим захисним механізмом. Він обґрунтував доцільність об'єднання таких клітин в одну систему і запропонував назвати її макрофагічною.

У 30-50-х рр. XX ст. цю захисну систему називали ретикулоендотеліальною (РЕС), помилково зараховуючи до неї деякі види факультативних фагоцитів. Останнім часом її називають системою мононуклеарних фагоцитів, що, однак, не зовсім точно, оскільки серед клітин цієї системи є і багатоядерні (остеокласти і гігантські клітини сторонніх тіл).

Макрофагічна система – потужний захисний апарат, який бере участь як у загальних, так і місцевих захисних реакціях організму. У цілісному організмі макрофагічна система регулюється місцевими механізмами, а також нервовою та ендокринною системами.

Плазматичні клітини (плазмоцити) (рис. 3.22) мають розміри 7–10 мкм, хоча можуть бути дещо більшими. Форма їх округла або багатокутна, якщо вони прилягають одна до одної. Ядро невелике, кругле, розташоване ексцентрично, містить переважно конденсований хроматин, грудочки якого утворюють характерний для плазмоцита малюнок – колеса зі спицями або цифри на циферблаті годинника. Цитоплазма інтенсивно базофільна, на тлі якої біля ядра добре видно “світле подвір’я”, або перинуклеарну зону зі слабшим фарбуванням. Ультраструктура цих клітин характеризується наявністю у цитоплазмі добре розвиненої гранулярної ендоплазматичної сітки, що розташована концентрично і займає більшу частину клітини. Велика кількість рибосом (РНК) зумовлює базофілію цитоплазми. У ділянці “світлого подвір’я” локалізовані центріолі, оточені цистернами комплексу Гольджі. У цистернах гранулярної ендоплазматичної сітки плазмоцитів відбувається синтез імуноглобулінів (антитіл). Частина вуглеводного компонента імуноглобулінів синтезується у комплексі Гольджі. Ця органела, яка досить добре розвинена у плазмоцитах, відповідає також за секрецію синтезованих імуноглобулінів за межі клітини; далі вони потрапляють через лімфу в кров.

Таким чином, плазмоцити забезпечують гуморальний імунітет, тобто вироблення специфічних білків–імуноглобулінів (антитіл), реагуючи на проникнення в організм антигену, який буде знешкоджуватися антитілами. Походять плазматичні клітини зі стовбурової кровотворної клітини (через стадію В-лімфоцитів). Плазматичні клітини здебільшого зустрічаються у пухкій сполучній тканині власної пластинки слизової оболонки кишки та дихальних шляхів, у лімфатичних вузлах, селезінці, в інтерстиційній сполучній тканині різних залоз.

Тканинні базофіли (рис. 3.23) мають багато назв, які доцільно навести, щоб допомогти орієнтуватися у літературі: **мастоцити, лаброцити, тучні клітини**. Останню назву дав цим клітинам П. Ерліх, який у 1877 р. вперше описав клітини, що були переповнені гранулами, ніби “об’їлися” ними. Ця назва дуже поширена у літературі. Назва “тканинні базофіли” свідчить про те, що клітини мають зернистість, подібну до гранул базофільних лейкоцитів крові. Тканинні базофіли часто локалізуються уздовж кровоносних судин мікроциркуляторного русла, утворюючи периваскулярні піхви. Велика кількість цих клітин зустрічається у стінці органів травного каналу, в матці, молочній залозі, тимусі, мигдаликах.

Форма тканинних базофілів різноманітна, так само як і розміри. Вони бувають круглі, овальні, з широкими відростками. Розміри коливаються від 10–20 до 35 і навіть до 100 мкм. Ядра порівняно невеликі, круглі, звичайної будови. У цитоплазмі міститься велика кількість мітохондрій, небагато елементів гранулярної, а також агранулярної ендоплазматичної сітки; комплекс Гольджі розвинений добре. Головна особливість цих клітин – наявність великої кількості характерних гранул розмірами 0,2–0,8 мкм, кожна з яких оточена мембраною. За електронномікроскопічною будовою гранули тканинних базофілів людини кристалоїдні або пластинчасті (спостерігаються видові відмінності структури гранул). Фарбується зернистість базофільно, метахроматично. Гранули містять кілька речовин, що мають велике фізіологічне значення. Першою з таких речовин є гепарин, який становить 30% вмісту гранул і, головним чином, зумовлює їх базофілію і метахромазію. Друга речовина – гістамін, який становить 10% їх вмісту. Матрикс гранули складається з білка (хімаза тканинних базофілів) та гепарину, які формують стабільну сітку; до неї іонними зв'язками приєднаний

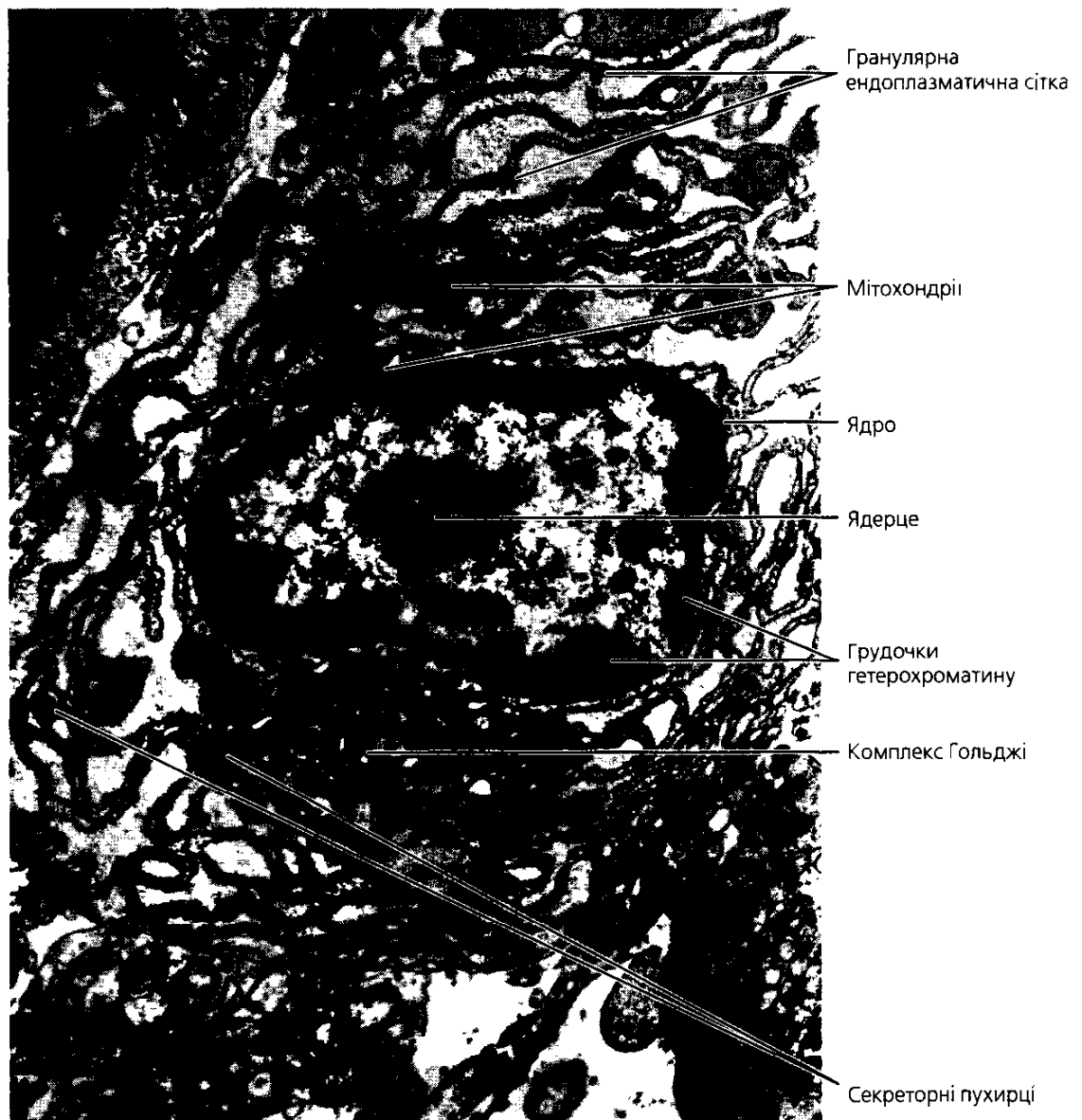


Рис. 3.22. Електронна мікрофотографія плазмоцита кісткового мозку, $\times 6000$

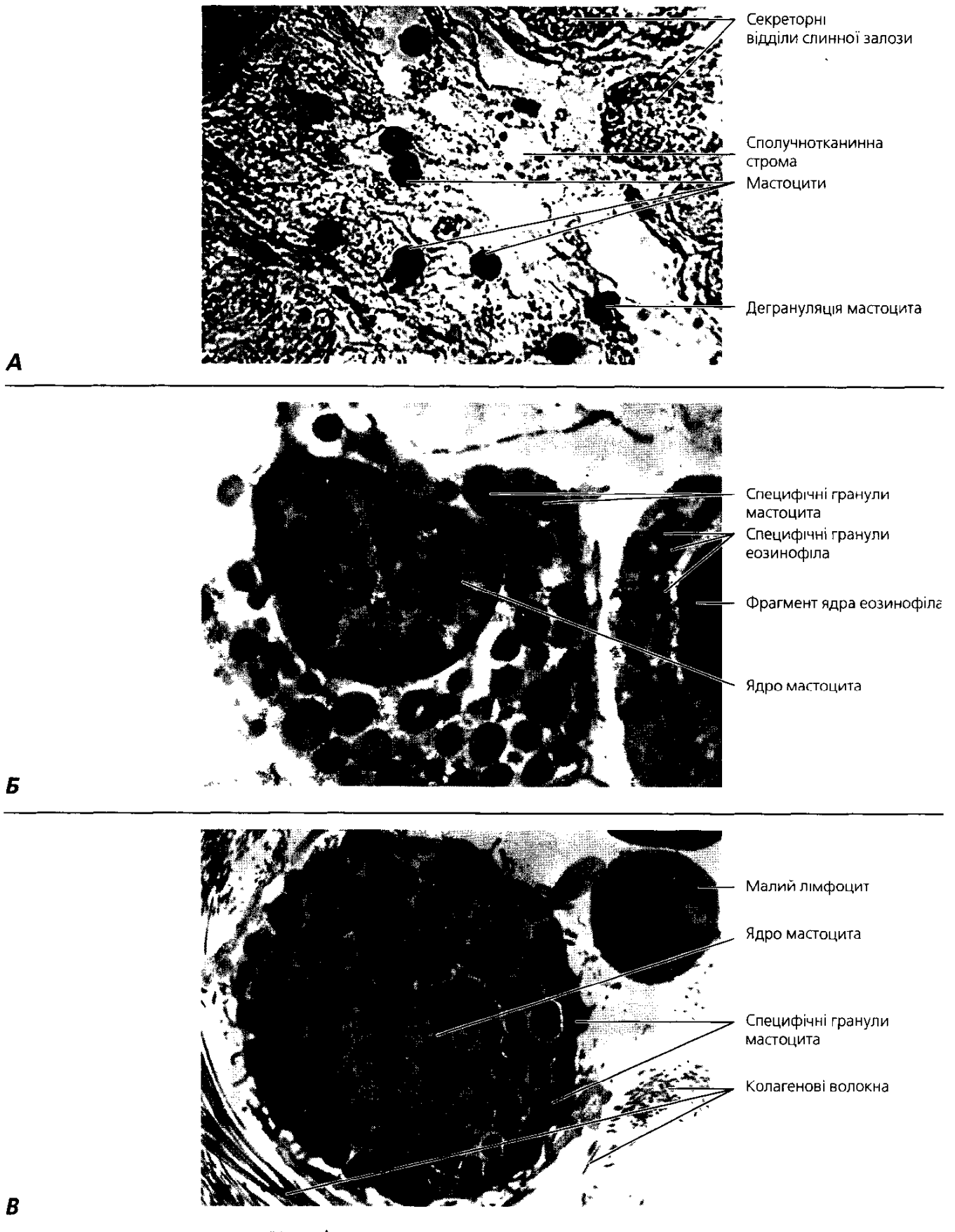


Рис. 3.23. Тканинні базофіли: **А** – світлова мікроскопія тканинних базофілів сполучнотканинної строми привушної слинної залози. Гістохімічна реакція з лектином арахісу, $\times 280$; **Б** – електронна мікроскопія взаємодії тканинного базофіла з еозинофілом, $\times 5000$; **В** – електронна мікроскопія взаємодії тканинного базофіла і малого лімфоцита, $\times 5000$

гістамін. Гранули також містять хондроїтинсульфат, гіалуронову кислоту, у деяких тварин (але не у людини) знайдено і серотонін.

Гепарин – це сульфатований глікозаміноглікан, який уперше було виділено з печінки (цим зумовлена його назва) і який запобігає згортанню крові. Виявлено, що тканинні базофіли синтезують гепарин у комплексі Гольджі. Вони можуть втрачати свої гранули (процес дегрануляції), і тоді гепарин виділяється у міжклітинну речовину. Гепарин знижує її проникність, має протизапальну дію, є антикоагулянтом. Крім того, гепарин стимулює активність фермента ліпопротеїнази і таким чином сприяє розпаду хіломікронів плазми.

Гістамін синтезується у тканинних базофілах за участю гістидиндекарбоксілази (маркерний фермент цих клітин), яка здійснює перетворення гістидину в гістамін, що діє на гладкі м'язи, спричиняючи їхнє скорочення, а також сприяє виходу плазми з венул і капілярів за рахунок розширення і підвищення проникності їх стінки. Унаслідок виходу плазми у пухкій сполучній тканині під епідермісом утворюються пухирі. Цей симптом отримав назву кропивниці. Описану дію гістаміну можна спостерігати під час анафілактичного шоку або алергії. Розвиток цих процесів та участь у них тканинних базофілів пояснюється так. У відповідь на проникнення в організм деяких антигенів, що зветься алергенами, утворюються специфічні антитіла, які належать до класу імуно-глобулінів Е (IgE). Тканинні базофіли, як і базофільні лейкоцити, мають рецептори для антитіл цього типу і зв'язують їх так, що варіабельні ділянки молекул імуноглобулінів залишаються вільними. У разі повторного введення антигена останній з'єднується з антитілами на поверхні тканинних базофілів. Після утворення комплексу антиген-антитіло гістамін вивільняється з гранул цих клітин. Симптоми алергії або анафілаксії можна усунути введенням антигістамінних препаратів. У нормальних умовах такі реакції гіперчутливості, які відбуваються за участю тканинних базофілів, мають тенденцію до самообмеження унаслідок виділення цими клітинами хемотаксичного фактора залучення еозинофілів. Ферменти еозинофілів гістаміназа, арилсульфатаза руйнують речовини, які вивільняють тканинні базофіли під час імунних реакцій.

Відомо, що тканинні базофіли походять від стовбурової кровотворної клітини. Недиференційовані попередники тканинних базофілів мігрують через кров у сполучну тканину, де проліферують і диференціюються у зрілі клітини. У цих процесах беруть участь Т-лімфоцити. Деякі автори вважають, що тканинні базофіли утворюються з базофілів крові у разі їх переходу в сполучну тканину. Мітотичний поділ тканинних базофілів спостерігається досить рідко. Оскільки є дані про здатність тканинних базофілів до синтезу ДНК, то, можливо, мітози трапляються у них частіше, але їх важко побачити через велику кількість гранул, які містяться у цитоплазмі цих клітин.

Адипоцити (жирові клітини, рис. 3.24). Раніше ці клітини називали **ліпоцитами**. Адипоцити здатні накопичувати у своїй цитоплазмі резервний жир, який має значення у трофіці, енергетворенні та метаболізмі води. У пухкій спо-

лучній тканині вони розміщуються групами, рідше — поодиноці і здебільшого, біля кровоносних судин. Коли їх накопичується велика кількість, вони утворюють жирову тканину.

Форма поодинокого адипоцита куляста, а коли їх багато, вони тиснуть один на одного і набувають багатокутної форми. Зріла жирова клітина містить одну велику краплю жиру, яка розтягує усю клітину так, що цитоплазма лише тонким шаром оточує жир. Ядро змінює свою форму, стає сплющеним. Діаметр жирової клітини може досягати 120 мкм. Така клітина на поперечному зрізі нагадує перстень з печаткою: ядро — це печатка, а перстень — тонкий шар цитоплазми, що оточує жир. Ліпіди добре фарбуються суданом в оранжевий колір або осмієвою кислотою — в чорний колір. Органели розташовані переважно навколо ядра. У жировій клітині є вільні рибосоми, обидва типи ендоплазматичної сітки, комплекс Гольджі та мітохондрії. Скупчення таких жирових клітин, які називаються однопухирчастими, утворює білу жирову тканину.

Жирові крапельки, що потрапляють у лімфу, а потім у кров з епітеліоцитів тонкої кишки, розмірами близько 1 мкм, мають назву хіломікронів (від грецького "хілос" — сік, "мікрон" — малий). У цих частинках містяться тригліцериди, а також фосфоліпіди, ефір холестерину і деяка кількість білків, які утворюють з ліпідами ліпопротеїни. Під дією ферментів ліпопротеїніпаз, що виробляє ендотелій судин, тригліцериди хіломікронів розщеплюються на жирні кислоти і гліцерин, які можуть поглинатися жировою клітиною. Під дією гліцерокінази адипоцитів з жирних кислот і гліцерину ресинтезуються тригліцериди. Депонований в адипоцитах жир метаболізується під дією ліполітичних гормонів (адреналін, інсулін) і тканинного фермента ліпази, який розщеплює тригліцериди до гліцерину і жирних кислот. Останні зв'язуються з альбуміном крові і транспортуються до інших тканин, яким потрібні поживні речовини.

Крім розглянутих однопухирчастих адипоцитів розрізняють ще багатопухирчасті адипоцити, які детальніше охарактеризовані нижче, у розділі "Жирова тканина". За походженням жирові клітини, очевидно, є окремою клітинною лінією. Жирові клітини живуть довго. Мітози у клітинах-попередниках адипоцитів закінчуються через 2–3 тижні після народження. У дорослих жирові клітини не діляться, але є дані про те, що нові адипоцити у них можуть утворитися з адвентиційних клітин шляхом накопичення в них жиру.

Пігментоцити (пігментні клітини, меланоцити) містять у своїй цитоплазмі пігмент меланін. Спостерігаються не лише у сполучній тканині, але й у складі епітелію, зокрема, базальному шарі епідермісу. Меланоцити сполучної тканини звичайно не продукують меланін (про що свідчить негативна ДОФА-реакція), а лише фагоцитують меланін, продукований меланоцитами епітелію. Єдиний виняток — люди монголоїдного типу, в них у дермі куприкової ділянки трапляються меланінсинтезуючі пігментні клітини, які формують тут так звану монгольську пляму. Меланоцити, на відміну від інших клітинних популяцій сполучної тканини, походять із клітин нервового гребеня, а не з мезенхіми.

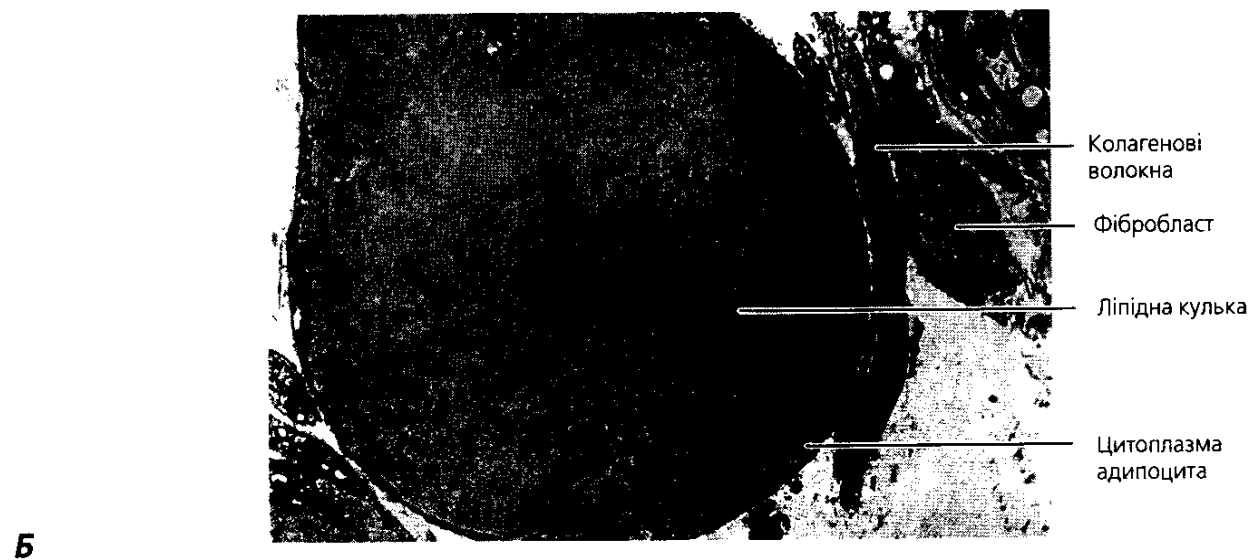
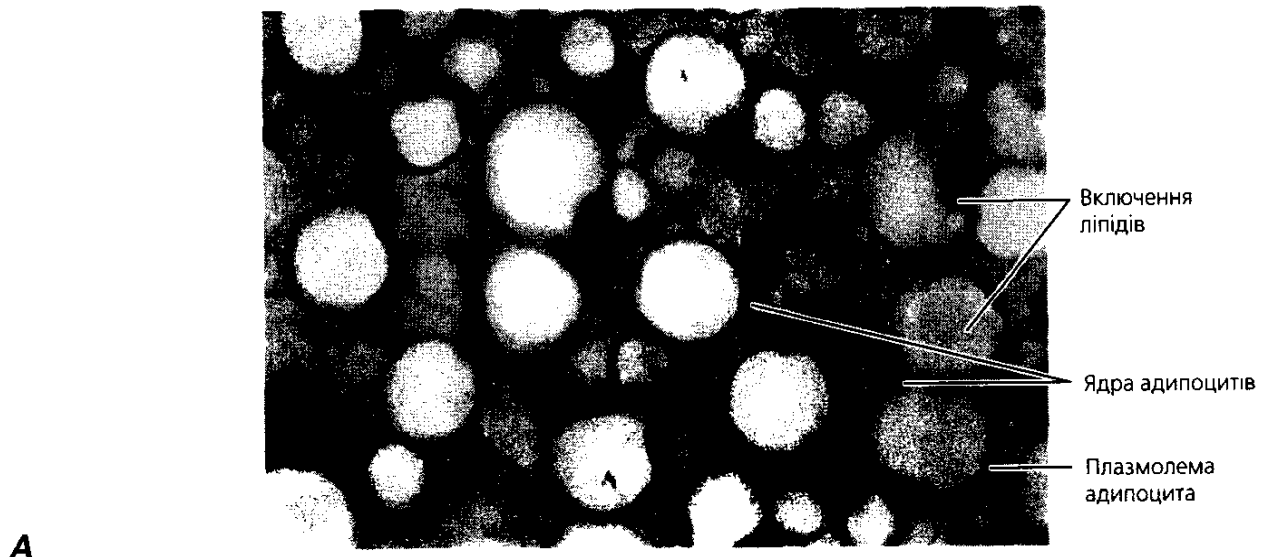


Рис. 3.24. Адипоцити: **А** – світлова мікроскопія однопухирчастих адипоцитів підшкірної жирової клітковини, $\times 300$; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія однопухирчастого адипоцита підшкірної клітковини плода людини, $\times 1600$; **В** – сканована електронна мікрофотографія скупчення адипоцитів, $\times 400$

Адвентиційні клітини – це популяція малоспеціалізованих клітин, що локалізуються уздовж кровоносних судин. Вони мають плоску або веретеноподібну форму, слабо базофільну цитоплазму, овальне ядро і невелику кількість органел. У процесі диференціації ці клітини можуть перетворюватися у фібробласти й адипоцити. Деякі автори вважають, що адвентиційні клітини і періцити кровоносних капілярів – це одна і та ж популяція малодиференційованих клітин мезенхімного генезу.

Волокнисті структури

Колагенові волокна (рис. 3.25). У пухкій сполучній тканині колагенові волокна розташовані у різних напрямках і мають вигляд хвилястих, спірально покручених, круглих або плоских тяжів товщиною 1–10 мкм. Вони здатні утворювати пучки, товщина яких може досягати 150 мкм. У нативному вигляді колагенові волокна безбарвні, на гістологічному препараті фарбуються оксифільно, у разі імпрегнації сріблом набирають буро-жовтого кольору. Ці волокна не розгалужуються і не анастомозують між собою.

Колагенове волокно побудоване із пучків фібрил, зцементованих глікозаміногліканами та глікопротеїнами. Товщина фібрил становить 50–100 нм. Фібрили складаються з мікрофібрил товщиною близько 10 нм, які можна побачити в електронному мікроскопі у вигляді ледь хвилястих ниток. Мікрофібрили побудовані із ще тонших елементів – протофібрил, а останні – з молекул тропоколагену (рис. 3.27). Молекули тропоколагену мають довжину близько 280 нм і товщину 1,4 нм. Вони побудовані із трьох поліпептидних ланцюжків попередника колагену – проколагену. Синтез колагену, а також глікозаміно-гліканів та глікопротеїнів відбувається у клітинах пухкої сполучної тканини – фібробластах (рис. 3.26), які виділяють ці речовини у міжклітинне середовище. Поза клітиною з молекул колагену утворюються фібрили (рис. 3.27), які мають характерну поперечну посмугованість у вигляді темних і світлих смужок, що чергуються між собою з періодом повторюваності 64 нм. Маркерними амінокислотами зрілого колагену є гідрокси-пролін та гідроксилізін.

Відповідно до молекулярної організації, органної локалізації та тканинної належності розрізняють 12 типів колагену (табл. 19). Колаген I типу присутній у сполучній тканині шкіри, кістках, у рогівці ока, склері, стінці артерій тощо; II типу – у гіаліновому і волокнистому хрящах, у склистому тілі; III типу – у дермі шкіри плода, в стінці великих кровоносних судин, у складі ретикулярних волокон; IV типу – у базальних мембранах, капсулі кришталика; V типу – навколо клітин, що його синтезують, у вигляді екзоцитоскелета. Колагени VI, VII типів називають мікрофібрилярними; колагени VIII, IX, X, XI типів – так звані мінорні різновиди, знайдені у невеликих кількостях в ендотелії, хрящах, склистому тілі. Колагенові волокна містять близько 65 % води. Вони здатні притягати воду і набрякати як у складі організму, так і поза ним. У проточній воді їхня товщина збільшується на 50 % унаслідок набряку, а в підкисленому

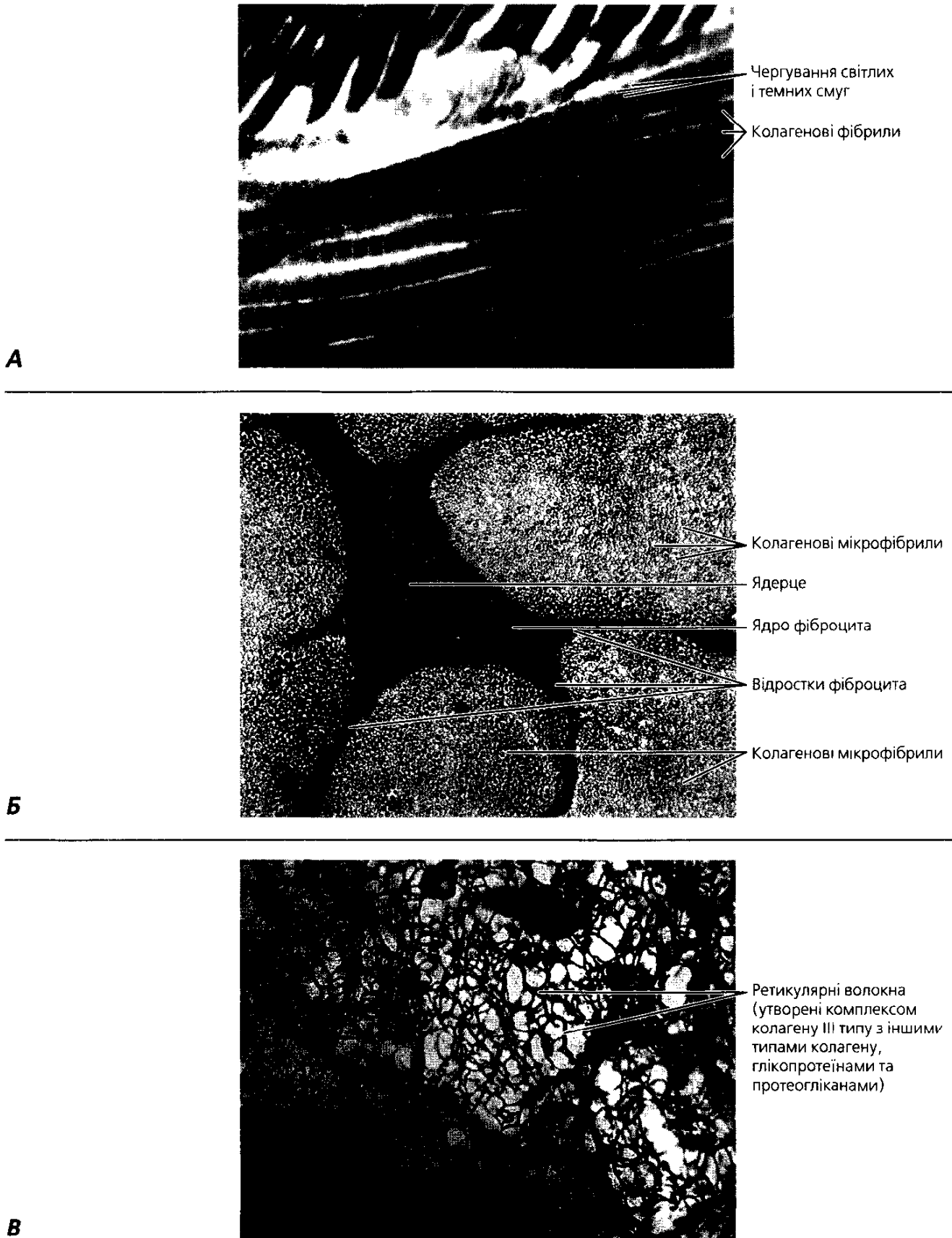


Рис. 3.25. Волокнисті структури сполучної тканини: **А** – електронна мікрофотографія поздовжньо зрізаного пучка колагенових фібрил, $\times 75\ 000$; **Б** – електронна мікрофотографія поперечно зрізаних колагенових фібрил сухожилля, які розмежовані відростками фіброцита, $\times 20\ 000$; **В** – сітка ретикулярних волокон лімфатичного вузла. Імпрегнація сріблом, $\times 200$

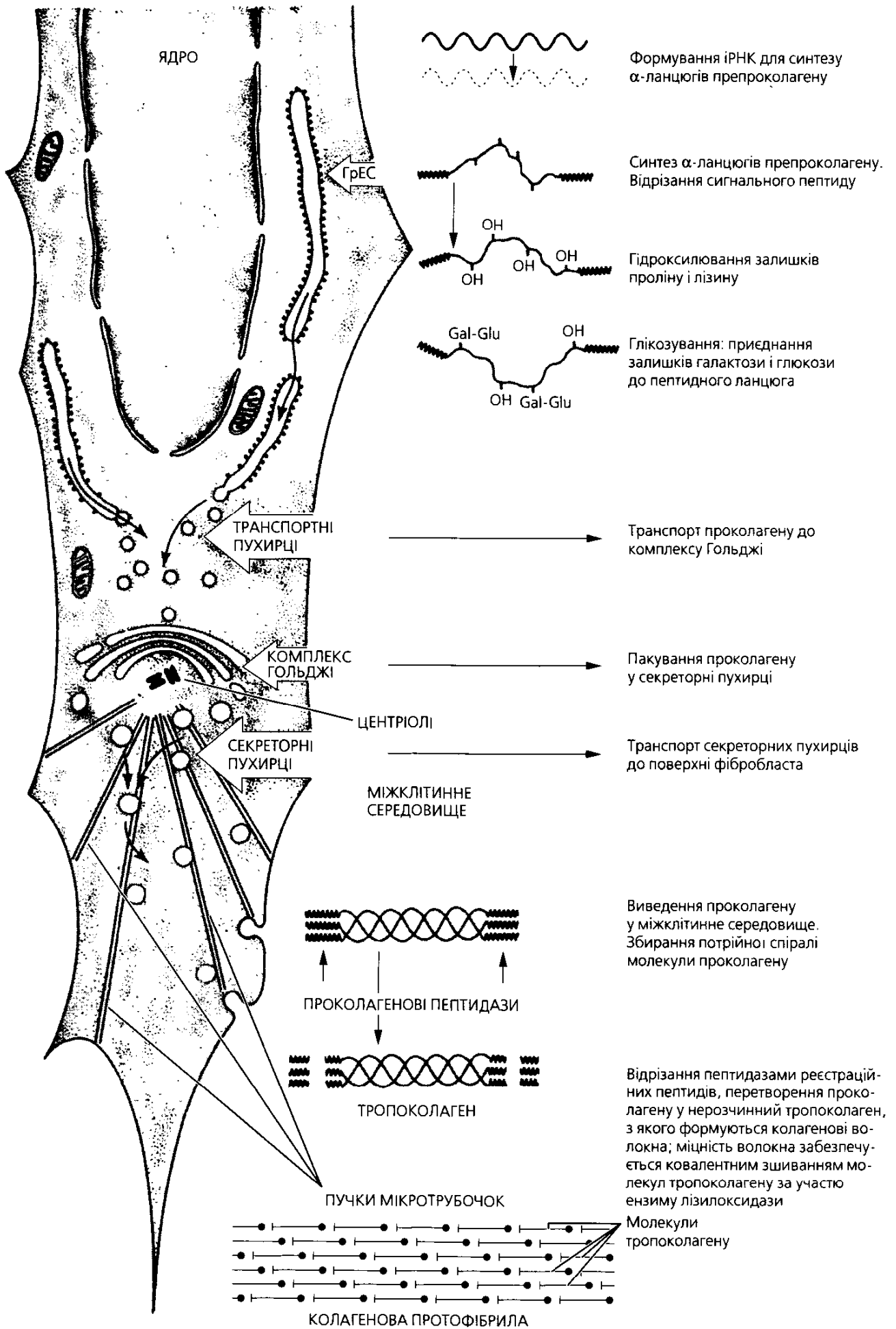


Рис. 3.26. Схема біосинтезу фібробластом колагену I типу

Таблиця 19. Основні характеристики різних типів колагену

Тип колагену	Локалізація	Світлова мікроскопія	Електронна мікроскопія	Клітини, що його синтезують	Взаємодія з глікозаміногліканами	Основна функція	Молекулярна організація
I	Дерма, сухожилля, кістки, волокнистий хрящ, рогівка, склера, артерії	Товсті, посмуговані, не аргірофільні	Щільно упаковані товсті мікрофібрили, варіабельні за діаметром	Фібробласти, одонтобласти, остеобласти, хондробласти	Слабка; переважно з дерматансульфатом	Протидія розтягненню	Утворює фібрили
II	Гіаліновий і волокнистий хрящ, міжхребцеві диски, склисте тіло	Пухкі пучки фібрил, видимі у поляризованому світлі	Тонкі мікрофібрили, занурені в основну речовину	Хондробласти	Інтенсивна взаємодія з хондротинсульфатами	Протидія тиску	Утворює фібрили
III	Гладкі м'язи, ретикулярна сполучна тканина, кровеносні судини, дерма плода	Тонкі, поперечно посмуговані, аргірофільні	Пухко упаковані тонкі мікрофібрили одного діаметра	Гладкі міоцити, ретикулярні клітини, нейроролемоцити	Помірна з гепарансульфатом	Підтримання структури органів, що розтягуються	Утворює фібрили
IV	Базальні мембрани, капсула кришталика	Тонкі, PAS-позитивні, аргірофільні	Мікрофібрили відсутні	Ендотеліоцити, епітеліоцити, міоцити, нейроролемоцити	Помірна з гепарансульфатом	Підтримання структури, фільтрація	Утворює сітку
V	Дерма, сухожилля, кістки, волокнистий хрящ	Подібні до типу I	Товсті мікрофібрили	Фібробласти		Подібна до типу I	Утворює фібрили
VII	Дерма	Невидимі	Видимі мікрофібрили			Зв'язок клітин із підлеглою сполучною тканиною	Якірний колаген
IX	Гіаліновий хрящ			Хондробласти		Бічне зв'язування фібрил	Асоційований із фібрилами
XI	Гіаліновий хрящ, міжхребцеві диски	Подібні до типу II	Тонкі мікрофібрили	Хондробласти		Подібна до типу II	Утворює фібрили
XII	Сухожилля, зв'язки			Фібробласти		Бічне зв'язування фібрил	Асоційований із фібрилами

середовищі – у 500 разів; довжина волокон при цьому не зростає. Такі властивості колагенових волокон зумовлюють їхню функцію в організмі – бути депо води. Цією властивістю колагенових волокон зумовлена поява набряків за умови патології. У разі втрати крові вони віддають воду, відновлюючи об'єм крові. Під час виварювання колагенові волокна утворюють клей (звідси походить їхня назва “кола” – клей, “гено” – народжую, продукую). Вони мають незначну резистентність до дії кислот, лугів та протеолітичних ферментів. Колагенові волокна дуже міцні, але мають низьку еластичність, їхній модуль пружності 60–70 кг/мм. Це найміцніші структури в організмі, основна їхня функція – опорно-механічна. У разі порушення синтезу колагену виникають різні види патології (табл. 20).

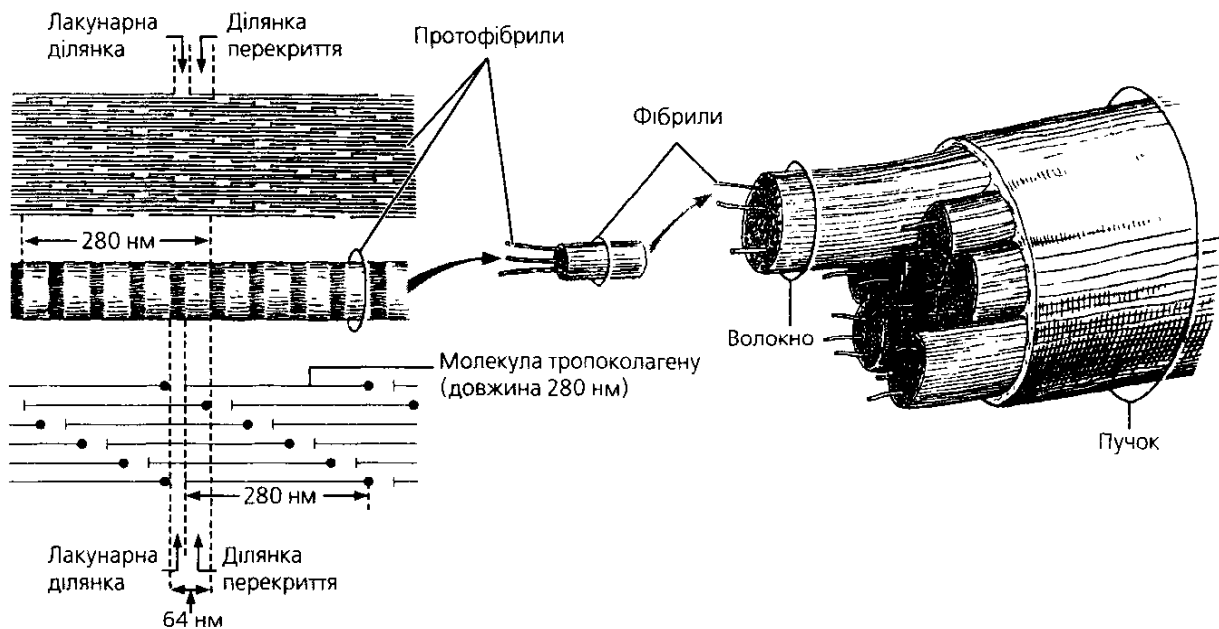


Рис. 3.27. Схема самозбирання молекул тропоколагену у колагенові філаменти, мікрофібрили, волокна та їх пучки з ілюстрацією механізму виникнення поперечної посмугованості (64 нм періодичності)

Таблиця 20. Приклади клінічних порушень, спричинених дефектами синтезу колагену

Порушення	Дефект	Симптоми
Синдром Елера–Данлоса IV типу	Дефект транскрипції або трансляції колагену III типу	Ушкодження аорти та/або кишок
Синдром Елера–Данлоса VI типу	Дефект гідроксилування лізину	Зміна еластичності шкіри, ушкодження очного яблука
Синдром Елера–Данлоса VII типу	Зниження активності проколагенпептидази	Зниження рухомості суглобів, часті вивихи
Цинга (скорбут)	Дефіцит вітаміну С (кофактор гідроксилування проліну)	Виразки ясен, кровотечі
Незавершений остеогенез	Дефект одного нуклеотиду в генах для колагену I типу	Спонтанні переломи кісток, серцева недостатність

Еластичні волокна (рис. 3.28) на відміну від колагенових мають у нативному вигляді жовтуватий колір, розгалужуються і анастомозують між собою, завжди розташовані поодиноці, не утворюють пучків. Товщина їх від 0,3 до 10–18 мкм.

Основним хімічним складником еластичних волокон є глобулярний білок еластин, який синтезують фібробласти. В еластині міститься велика кількість амінокислот проліну та гліцину, відсутній цистин. Крім того, характерна наявність двох похідних амінокислот – десмозину та ізодесмозину, що зумовлюють його еластичність. Молекули еластину мають форму глобул діаметром 2,8 нм. Поза клітиною вони з'єднуються у ланцюжки товщиною 3–3,5 нм, які називаються еластиновими протофібрилами, що в комплексі з глікопротеїнами утворюють мікрофібрили товщиною 8–10 нм. Еластичне волокно за даними електронної

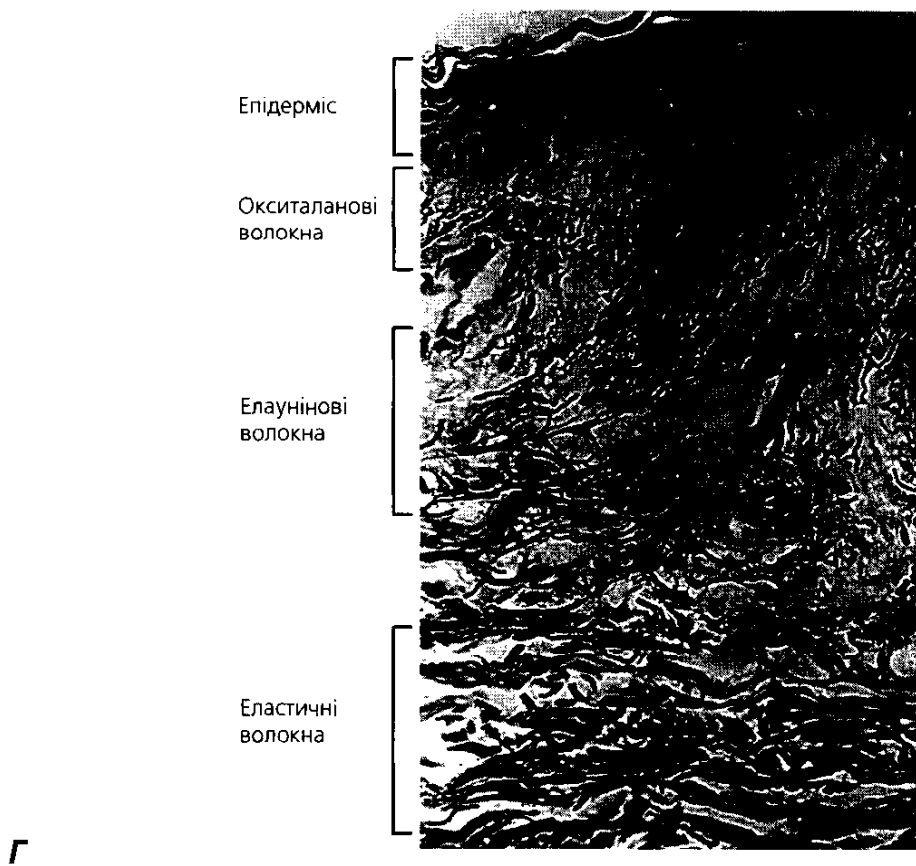
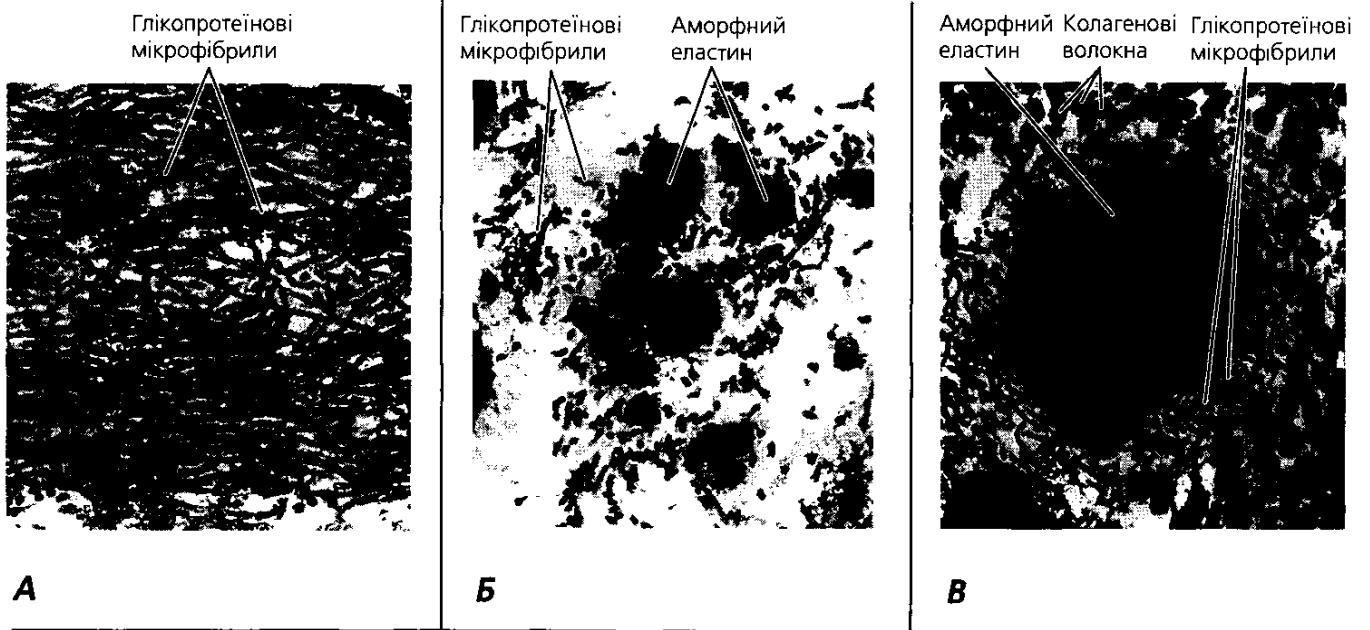


Рис. 3.28. Електронна мікроскопія послідовних етапів формування еластичних волокон (**A, Б, В**): **A** – окситаланові волокна, утворені тонкофібрилярними глікопротеїновими конгломератами; **Б** – елаунінові волокна: нагромадження аморфного еластину між глікопротеїновими фібрилами; **В** – еластичні волокна: еластинова серцевина оточена периферійними глікопротеїновими фібрилами; **Г** – світлова мікроскопія шкіри з фарбуванням на еластин: специфіка топографії і поступове збільшення товщини окситаланових, елаунінових та еластичних волокон

мікроскопії побудоване з двох компонентів – у центрі міститься аморфний компонент, а на периферії – мікрофібрилярний. У різних типах еластичних волокон співвідношення цих двох компонентів різне. Найбільш зрілі еластичні волокна містять близько 90 % еластину у вигляді аморфного компонента. Мікрофібрилярний компонент сильніше розвинений там, де вимоги до механічної міцності більші, ніж до еластичності.

Крім зрілих еластичних волокон у процесі еластогенезу розрізняють менш зрілі так звані окситаланові та елаунінові волокна. В елаунінових волокнах співвідношення мікрофібрил і аморфного компонента приблизно рівне, а окситаланові складаються лише з мікрофібрил (рис. 3.28).

Еластичні волокна бідніші на воду порівняно з колагеновими (містять 47% води). Вони стійкі до кип'ятіння, дії кислот, лугів, мацерації, гниття, довше зберігаються у трупному матеріалі. Їхня міцність набагато менша, ніж у колагенових волокон, але їм властива висока еластичність. Це прекрасні амортизатори, які забезпечують повернення структур до вихідного положення (рис. 3.29). З віком еластичність цих волокон знижується, вони розпадаються на фрагменти. Еластичні волокна погано сприймають гістологічні барвники загального характеру, їх можна виявити елективно за допомогою орсеїну або резорцин-фуксину.

Ретикулярні волокна можна спостерігати у препаратах, імпрегнованих солями срібла, тому їх називають ще аргірофільними. Серед останніх розрізняють 2 типи волокон: власне ретикулярні – це дефінітивні утвори, які побудовані з колагену III типу; преколагенові – початкова стадія під час утворення колагенових волокон у період ембріогенезу, а також регенерації. Ретикулярні волокна дуже близькі до колагенових за своїм складом, але відрізняються від них меншою товщиною, розгалуженістю та наявністю анастомозів. Ретикулярні волокна разом з ретикулярними клітинами, що їх продукують, утворюють ретикулярну тканину.

Електронномікроскопічно у ретикулярних волокнах спостерігаються протофібрили товщиною 40 нм, склеєні аморфною речовиною. Протофібрили мають не завжди чітку посмугованість з періодом 64–67 нм (тобто ідентичну колагеновим волокнам). На відміну від колагенових волокон, ретикулярні мають високу концентрацію ліпідів, вуглеводів та сірки. Вони стійкі до дії слабких кислот і лугів, трипсину. За здатністю до розтягування вони посідають проміжне положення між колагеновими та еластичними.

Основна речовина. Клітини та волокна сполучної тканини занурені в основну (міжклітинну) речовину. Основна речовина в організмі становить близько 20 % маси тіла. У дитячому віці її більше, ніж у дорослої людини або у людей похилого віку.

Вміст основної речовини неоднаковий у різних видів сполучної тканини. За фізико-хімічним станом це гель непостійної в'язкості та хімічного складу. В утворенні основної речовини беруть участь клітини сполучної тканини, насамперед фібробласти. Хімічний склад основної речовини характе-

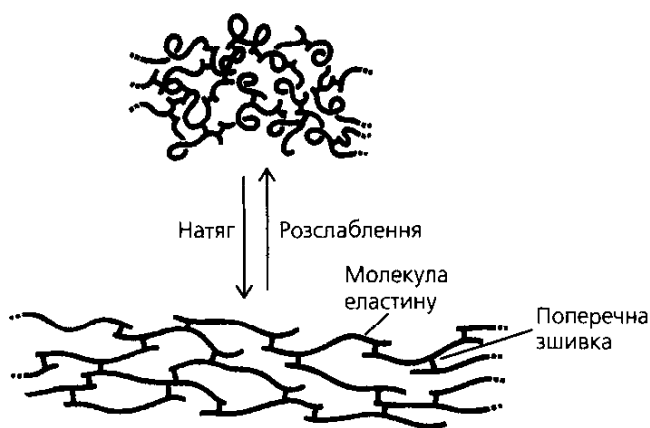
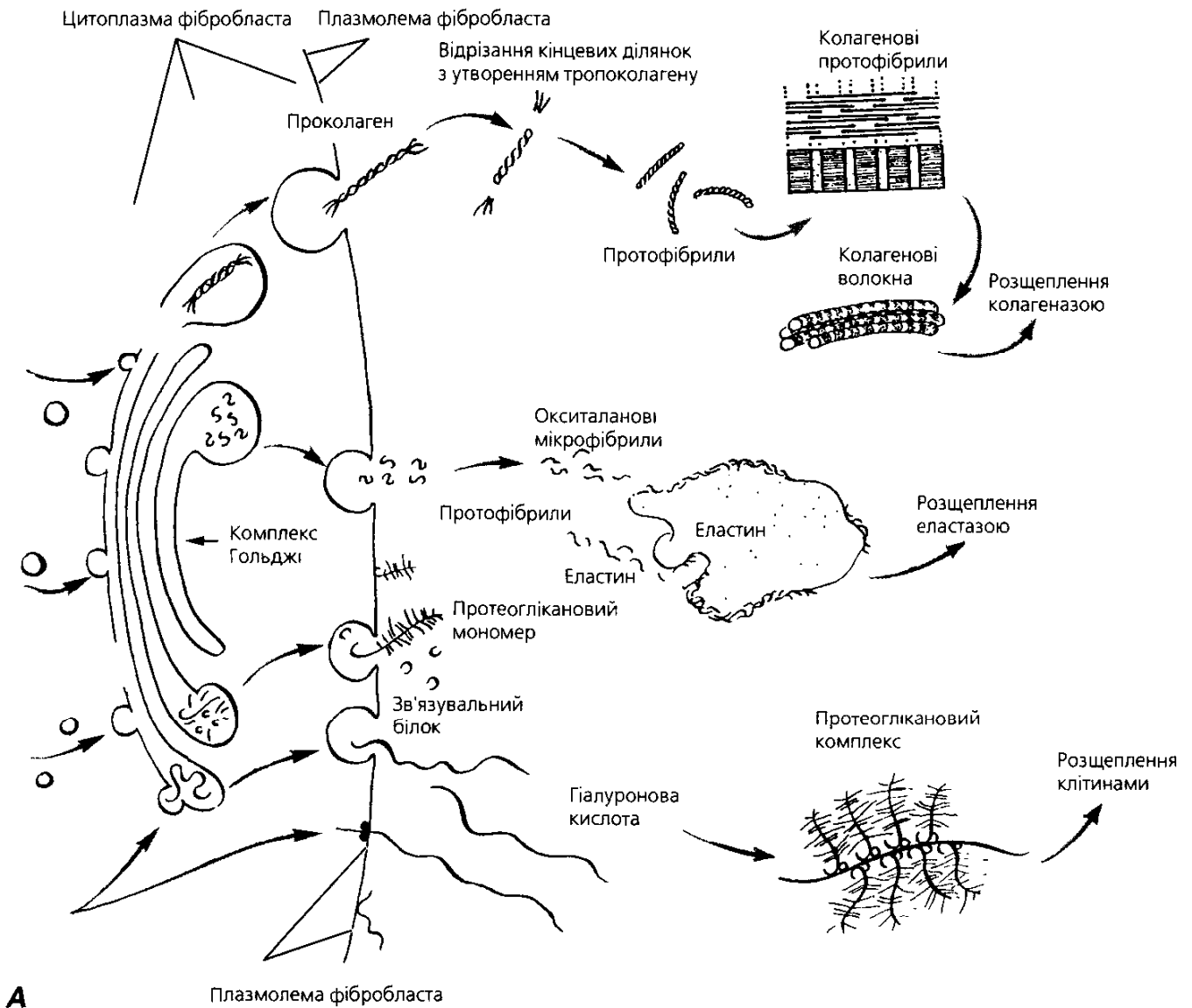


Рис. 3.29. А – схема формування колагенових та еластичних волокон, протеогліканових комплексів у складі міжклітинного матриксу сполучної тканини. Під дією екзопептидаз синтезовані фібробластами проколаген та проеластин перетворюються на нерозчинні форми, а під дією лізил-оксидази відбувається поперечне зшивання молекул з утворенням протофібрил; **Б** – дві форми існування еластичних волокон: у стані розслаблення та натягу

ризується наявністю води, білків, ліпідів, полісахаридів, мінеральних речовин. Вміст полісахаридів 0,5–5 %. До них належать глікозаміноглікани (ГАГ): сульфатовані – гепаран-сульфат, хондроїтин-4-сульфат, хондроїтин-6-сульфат, дерматан-сульфат, а також нессульфатовані, представником яких є гіалуронова кислота (табл. 21). Сульфатовані ГАГ утворюють з білками протеогліканові комплекси (рис. 3.30). Глікозаміноглікани визначають консистенцію та функціональні властивості основної речовини, що, у свою чергу, впливає на функціональні риси сполучної тканини загалом. Чим щільніша основна речовина, тим більше виражена механічна, опорна функція сполучної тканини. Рідша за консистенцією основна речовина краще забезпечує трофічну функцію. Гістамін і гіалуронідаза збільшують проникність аморфного компонента (багато мікроорганізмів містять гіалуронідазу, яка допомагає їм прокладати шлях у сполучній тканині). Підвищення концентрації ГАГ (зокрема гіалуронової кислоти), навпаки, знижує проникність основної речовини.

Основна речовина є шляхом для пересування клітин, що володіють активною рухомістю, служить для транспорту поживних речовин і продуктів метаболізму.

Таблиця 21. Склад і розподіл глікозаміногліканів у сполучній тканині та їх взаємодія з колагеновими волокнами

Глікозаміноглікан	Дисахариди, що повторюються		Розподіл	Електростатична взаємодія з колагеном
	Гексууронова кислота	Гексозамін		
Гіалуронова кислота	D-глюкуронова кислота	D-глюкозамін	Пупковий канатик, синовіальна рідина, склисте тіло, хрящ	—
Хондроїтин-4-сульфат	D-глюкуронова кислота	D-галактозамін	Хрящ, кістка, рогівка, шкіра, нотохорда, аорта	Сильний ступінь взаємодії, переважно з колагеном II типу
Хондроїтин-6-сульфат	D-глюкуронова кислота	D-галактозамін	Хрящ, пупковий канатик, аорта (середня оболонка)	Сильний ступінь взаємодії, переважно з колагеном II типу
Дерматан-сульфат	D-глюкуронова або L-ідууронова кислота	D-галактозамін	Шкіра, сухожилок, аорта (зовнішня оболонка)	Слабкий ступінь взаємодії, переважно з колагеном I типу
Гепаран-сульфат	D-глюкуронова або L-ідууронова кислота	D-галактозамін	Аорта, легеня, печінка, базальні мембрани	Середній ступінь взаємодії, переважно з колагеном III та IV типів
Кератан-сульфат рогівки	D-галактоза	D-галактозамін	Рогівка	Не взаємодіє
Кератан-сульфат скелета	D-галактоза	D-глюкозамін	Хрящ, драглисте ядро, волокнисте кільце міжхребцевих дисків	Не взаємодіє

Щільна волокниста сполучна тканина (*textus connectivus fibrosus compactus*). Для цього виду сполучної тканини характерним є переважання волокнистих структур і насамперед колагенових волокон. Ця особливість забезпечує високі амортизаційно-механічні властивості. Залежно від способу орієнтації колагенових волокон у просторі розрізняють оформлену і неформлену щільну волокнисту сполучну тканину.

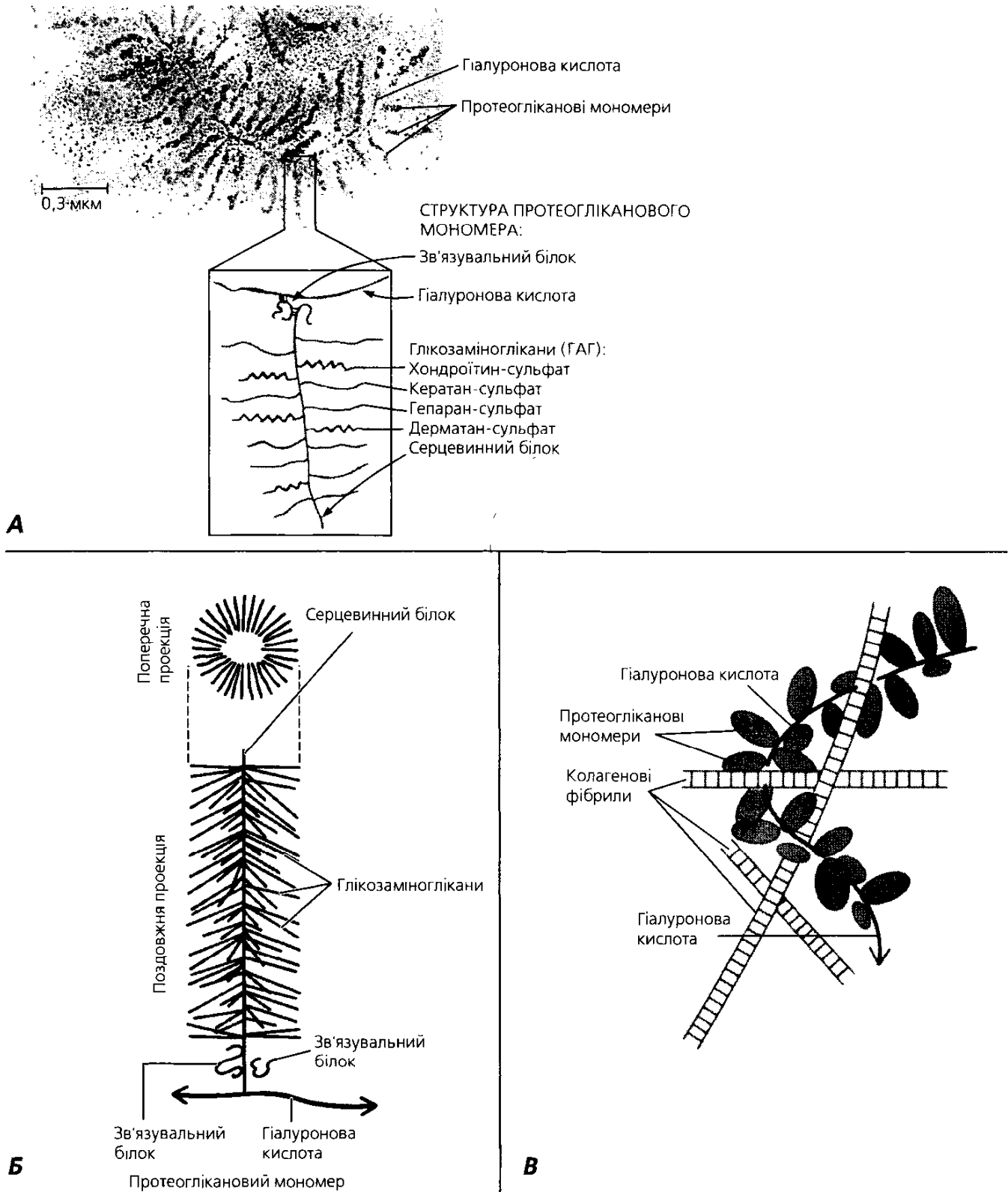


Рис. 3.30. Протеоглікани: **А** – напівсхематичне відтворення протеогліканового комплексу; **Б** – структура протеогліканового мономера; **В** – схема взаємодії протеогліканового комплексу з колагеновими волокнами міжклітинного матриксу сполучної тканини

Оформлена щільна волокниста сполучна тканина локалізується у складі фіброзних мембран, зв'язок, сухожиль. Останні, з'єднуючи м'язи з кістками, зазнають дії вектора сили переважно в одному напрямку. Означений чинник зумовлює паралельну орієнтацію пучків колагенових волокон у просторі. Між окремими пучками волокон розміщені високодиференційовані клітини фібробластичного ряду (фіброцити), які своєю синтетичною активністю забезпечують фізіологічну регенерацію сухожильних пучків. Пучок колагенових волокон, оточений шаром фіброцитів, називається сухожильним пучком першого порядку. Фіброцити розмежовують сусідні сухожильні пучки першого порядку і на поздовжньому розрізі сухожилля мають вигляд рисочок. Характерним є чергування пучків колагенових волокон і рядів фіброцитів.

На поперечному розрізі сухожилля можна побачити характерні пластинчасті відростки фіброцитів, які виникають унаслідок стискання клітинного тіла прилеглими колагеновими волокнами. Кілька сухожильних пучків першого порядку утворюють сухожильні пучки другого порядку, останні розмежовані прошарками пухкої сполучної тканини, що мають назву ендотендинію. У складі великих сухожиль пучки другого порядку, об'єднуючись, утворюють сухожильні пучки третього і навіть четвертого порядків. Ззовні сухожилля оточене перитендинієм, утвореним пухкою сполучною тканиною.

Прикладом неоформленої щільної волокнистої сполучної тканини може служити сітчастий шар дерми. У його складі товсті пучки колагенових волокон орієнтовані у різних напрямках, що забезпечує міцність шкіри за умови найрізноманітніших напрямків дії механічних чинників. Між пучками колагенових волокон лежать фібробласти і 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 певні особливості міжклітинної речовини.

Жирова тканина (*textus adiposus*). Характерною особливістю жирової тканини є переважання жирових клітин – адипоцитів. Розрізняють два види жирової тканини – білу і буру. **Біла жирова тканина** побудована з описаних на початку цього розділу однопухирчастих адипоцитів, які у цитоплазмі містять одну велику краплю жиру. Жирові клітини утворюють часточки різних розмірів і форми. Між ними розміщені вузькі прошарки пухкої сполучної тканини, у якій виявляються фібробласти, тканинні базофіли, лімфоцити, тонкі колагенові волокна. Тут також локалізовані кровоносні та лімфатичні капіляри, які охоплюють своїми петлями жирові часточки. Біла жирова тканина відіграє роль депо високоенергетичного поживного матеріалу, яким для організму є нейтральні жири. Вона також бере участь в обміні води, виконує амортизаційні функції, захищаючи життєво важливі органи від механічних ушкоджень. Білий жир у людини розміщений переважно у ділянці передньої черевної стінки, на стегнах, у ділянках сідниць, в очеревині, підшкірній жировій клітковині. Під час голодування підшкірна, припиркова жирова тканина, а також сальник

швидко втрачають запаси жиру. На відміну від цього, жирова тканина долонь і підшов, очної ямки навіть за умови тривалого голодування майже не втрачає ліпідів, оскільки у таких ділянках її основною функцією є механічна, а не метаболічна.

Бура жирова тканина складається з адипоцитів, які містять у цитоплазмі велику кількість дрібних жирових включень у формі пухирців. Ядро у цих клітинах займає центральне положення, у цитоплазмі міститься значна кількість мітохондрій, цитохроми яких зумовлюють бурий колір тканини. Багатопухирчасті адипоцити мають високу окисну здатність, у результаті їхнього метаболізму вивільняється тепло, яке зігріває кров у численних капілярах між клітинами. Таким чином, основна функція цієї тканини терморегуляторна. Вважають, що бурий жир у людини є лише у дитячому віці; найчастіше він локалізований у міжлопатковій ділянці, на шиї, під пахвами, у припирковій клітковині. Запаси його у немовлят становлять біля 30 г. Однак існують дані, що у паранефральних жирових депо, які є основним місцем локалізації цієї тканини у людини, знайдено бурий жир в осіб віком до 50 років.

Ретикулярна тканина (*textus reticularis*) утворює сполучнотканинну строму кровотворних органів, формуючи мікрооточення для клітин крові, що дозрівають. Основу ретикулярної тканини складають ретикулярні клітини і ретикулярні волокна. Ретикулярні клітини мають відростки, якими вони контактують одна з одною, утворюючи сітку. Сітка доповнюється ретикулярними волокнами, які тісно пов'язані з клітинами. Серед ретикулярних клітин розрізняють фібробластоподібні клітини, фагоцити моноцитарного генезу та малодиференційовані клітини.

Пігментна тканина (*textus pigmentosus*) порівняно з іншими видами сполучної тканини збагачена пігментними клітинами – меланоцитами, а точніше, меланофороцитами. Пігментної тканини багато у райдужній оболонці ока, у шкірі сосків молочних залоз, навколо відхідникового отвору. Пігментні клітини у зв'язку з високим вмістом меланіну, який може поглинати ультрафіолетові промені, відіграють захисну роль стосовно ушкоджувальної дії сонячної радіації.

Слизова тканина (*textus mucosus*), або **Вартонові драгли**, розміщена у складі пупкового канатика зародка. Її особливість – відсутність волокнистих структур і значний вміст в основній міжклітинній речовині високомолекулярних біополімерів, які забезпечують тургор (пружність) тканин пупкового канатика і запобігають можливості перетискання кровоносних судин, що живлять зародок.

Терміни для запам'ятовування

1. Сполучна тканина. 2. Пухка сполучна тканина. 3. Колагенові волокна. 4. Колаген. 5. Еластичні волокна. 6. Еластин. 7. Елаунінові волокна. 8. Окситаланові волокна. 9. Ретикулярні волокна. 10. Основна речовина. 11. Глікозаміноглікани. 12. Гіалуронова кислота. 13. Хондроїтин-сульфат. 14. Гепаран-сульфат. 15. Дерматан-сульфат. 16. Фібробластичний ряд клітин. 17. Малоспеціалізовані фібробласти. 18. Зрілі фібробласти. 19. Фіброцити. 20. Міофібробласти. 21. Макрофаги. 22. Макрофагічна система організму. 23. Плазмоцити. 24. Гуморальний імунітет. 25. Тканинні базофіли. 26. Гепарин. 27. Гістамін. 28. Адипоцити (ліпоцити). 29. Меланоцити. 30. Меланін. 31. Адвентиційні клітини. 32. Оформлена щільна волокниста сполучна тканина. 33. Сухожильні пучки. 34. Ендотендиній. 35. Перитендиній. 36. Неоформлена щільна волокниста сполучна тканина. 37. Жирова тканина. 38. Біла жирова тканина. 39. Бура жирова тканина. 40. Ретикулярна тканина. 41. Пігмент-на тканина. 42. Слизова тканина.

3.5. СКЕЛЕТНІ ТКАНИНИ: ХРЯЦЦОВА ТА КІСТКОВА

Хрящова тканина (*textus cartilagineus*). Характерна особливість хрящової тканини – високий (до 75%) вміст води, яка, зв'язуючись із гігантськими молекулами протеогліканів, забезпечує пружно-еластичні властивості хряща. Близько 15% хрящової тканини складають органічні речовини, 8% – неорганічні солі. Це єдиний різновид сполучної тканини, у якому відсутні судини (рис. 3.31). Поживні речовини всередину хряща потрапляють шляхом дифузії з перихондрію – охрястя. Клітинними елементами є хондробласти та хондроцити. У міжклітинній речовині розміщені хондринові волокна, побудовані з колагену II типу або еластину. Залежно від будови міжклітинної речовини розрізняють 3 види хрящової тканини – гіалінову, еластичну та волокнисту (рис. 3.32). Основні функції усіх видів хряща – опорна, формотвірна.

Хондробласти (рис. 3.31, 3.32) – малодиференційовані клітини неправильної витягнутої форми, здатні до проліферації та синтезу міжклітинної

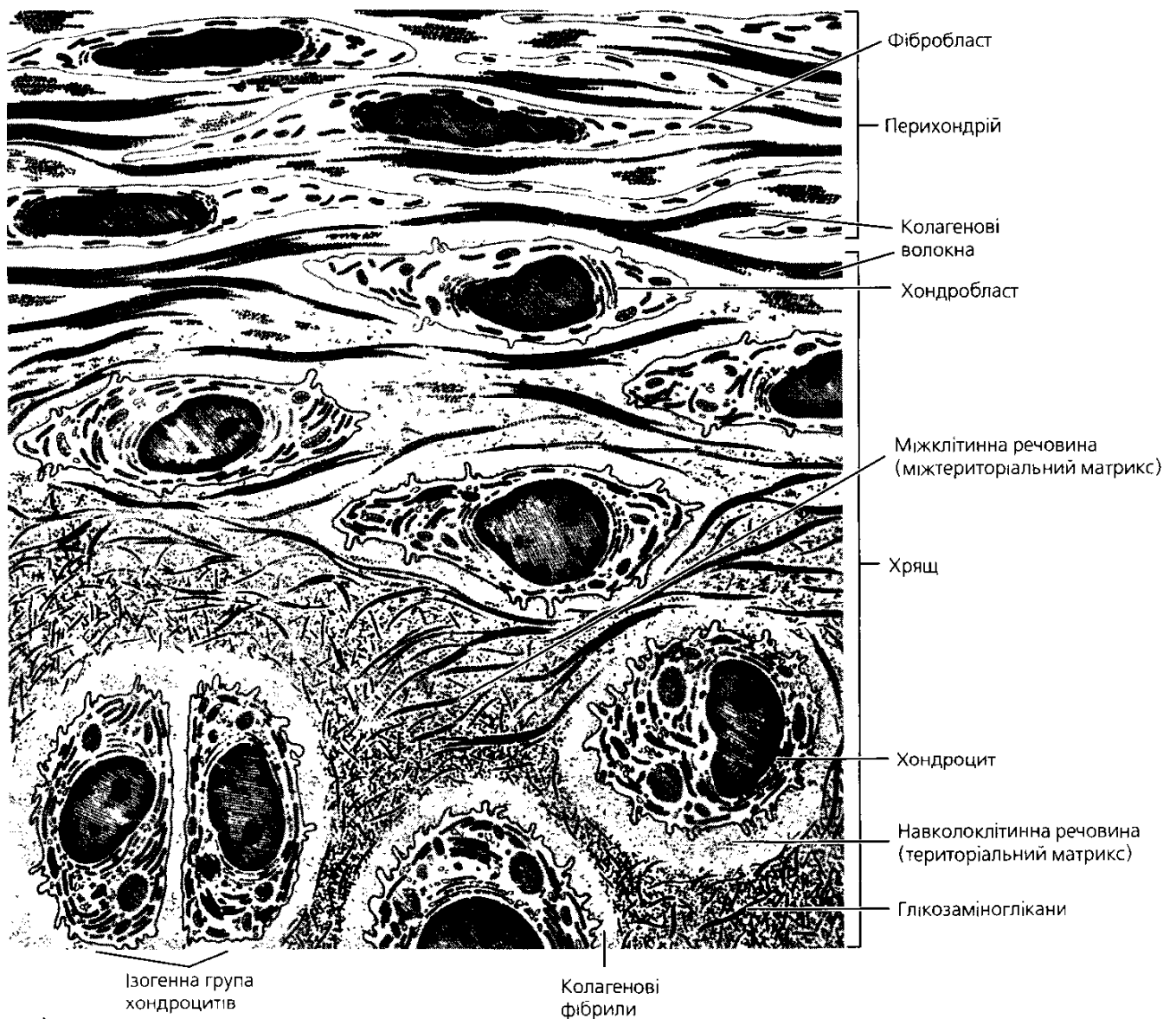


Рис. 3.31. Схематичне відтворення організації хрящової тканини. Ділянка переходу перихондрію у гіаліновий хрящ. У навколоклітинному матриксі переважають глікозаміноглікани, тоді як міжтериторіальний матрикс збагачений тонкими колагеновими фібрилами

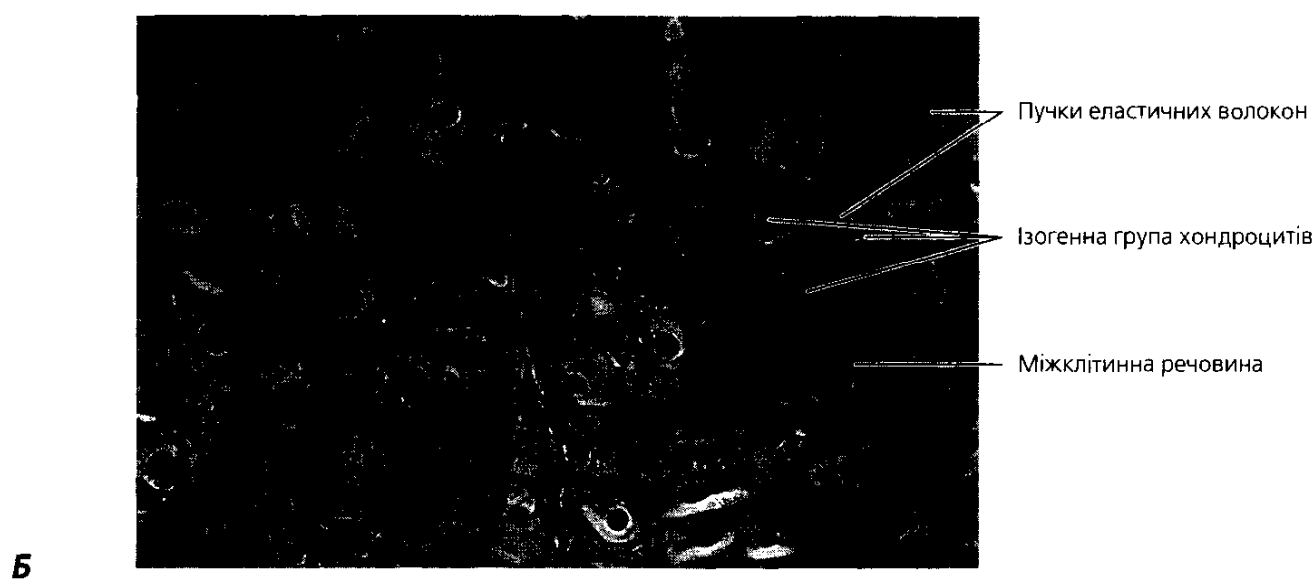
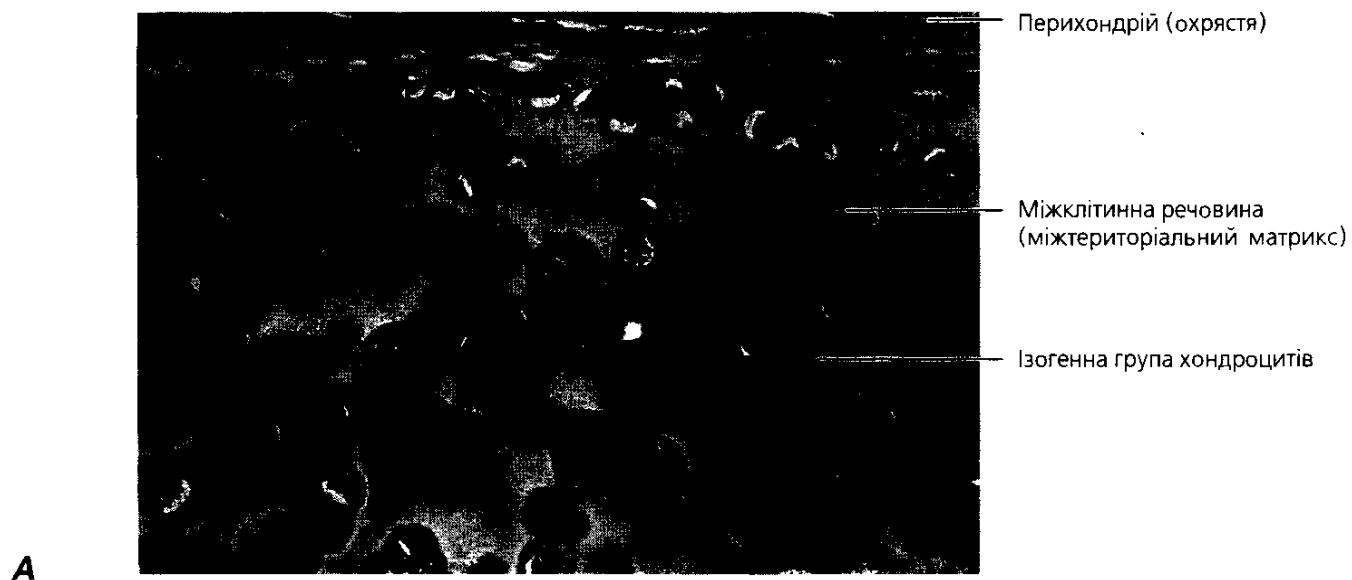


Рис. 3.32. Світлова мікроскопія різних видів хрящової тканини: **A** – гіаліновий хрящ, $\times 200$; **Б** – еластичний хрящ, фарбування на еластин, $\times 300$; **B** – волокнистий хрящ, $\times 500$

речовини хряща. Розвиваються з напівстовбурових клітин (прехондробластів), які походять від стовбурових клітин мезенхіми. Стівбурові, напівстовбурові клітини, хондробласти та хондроцити у своїй сукупності утворюють диферон (гістогенетичний ряд) клітин хрящової тканини. Цитоплазма хондробластів містить добре розвинуті гранулярну ендоплазматичну сітку та елементи комплексу Гольджі, багато РНК, що свідчить про інтенсивний перебіг синтетичних процесів і зумовлює базofilію цитоплазми.

Хондроцити (рис. 3.31, 3.32, 3.33) – клітини неправильної округлої або полігональної форми, розміщені у порожнинах – **лакунах** – міжклітинної речовини ізольовано або групами з 2–4 клітин. Останні мають назву **ізогенних груп** клітин, оскільки утворюються шляхом розмноження однієї материнської клітини. Розрізняють три типи хондроцитів. Перший тип відносно мало диференційованих клітин спостерігається переважно у складі молоді, так званої первинної хрящової тканини. Цим клітинам притаманне високе ядерно-цитоплазматичне співвідношення, у цитоплазмі добре виражені елементи комплексу Гольджі, багато мітохондрій і вільних рибосом. У хондроцитах другого типу ядерно-цитоплазматичне співвідношення нижче, у цитоплазмі підвищений вміст РНК, елементів гранулярної ендоплазматичної сітки та елементів комплексу Гольджі, які забезпечують утворення і виділення у міжклітинний простір протеогліканів та глікозаміногліканів. Для хондроцитів третього типу характерний найнижчий показник ядерно-цитоплазматичного співвідношення, значний розвиток гранулярної ендоплазматичної сітки. Інтенсивність синтезу протеогліканів та глікозаміногліканів знижена порівняно з хондроцитами другого типу, однак вищим є синтез глікопротеїнів і білків колагену й еластину.

Органічні компоненти основної міжклітинної речовини хрящової тканини – **хондромукоїд** – представлені білками, ліпідами, глікозаміногліканами та протеогліканами. Останні є найхарактернішою ознакою хрящової тканини. У складі протеогліканів хряща знайдені гігантські макромолекулярні комплекси з молекулярною масою порядку десятків і сотень мільйонів дальтон і довжиною молекули, що становить кілька мікрометрів (рис. 3.30). Вони побудовані з довгої нитки гіалуронової кислоти, до якої нековалентними зв'язками приєднано близько сотні поліпептидних ланцюгів; з серединними амінокислотними залишками останніх зв'язана велика кількість полісахаридних ланцюгів сульфатованих глікозаміногліканів (хондроїтин-сульфату, кератансульфату, дерматан-сульфату), а також молекул олігосахаридів. Загалом молекула протеоглікана нагадує гілочку ялини, причому від ступеня її гідратації залежить пружність (тургор) хряща.

Хондринові волокна побудовані з колагену II типу (гіаліновий та волокнистий хрящі) або еластину (еластичний хрящ). Орієнтація волокон визначається впливом силових ліній, які виникають у процесі функціонування органа. Особливо багато хондринових волокон концентрується навколо лакун, утворюючи так звану капсулу хрящової клітини (або клітин).

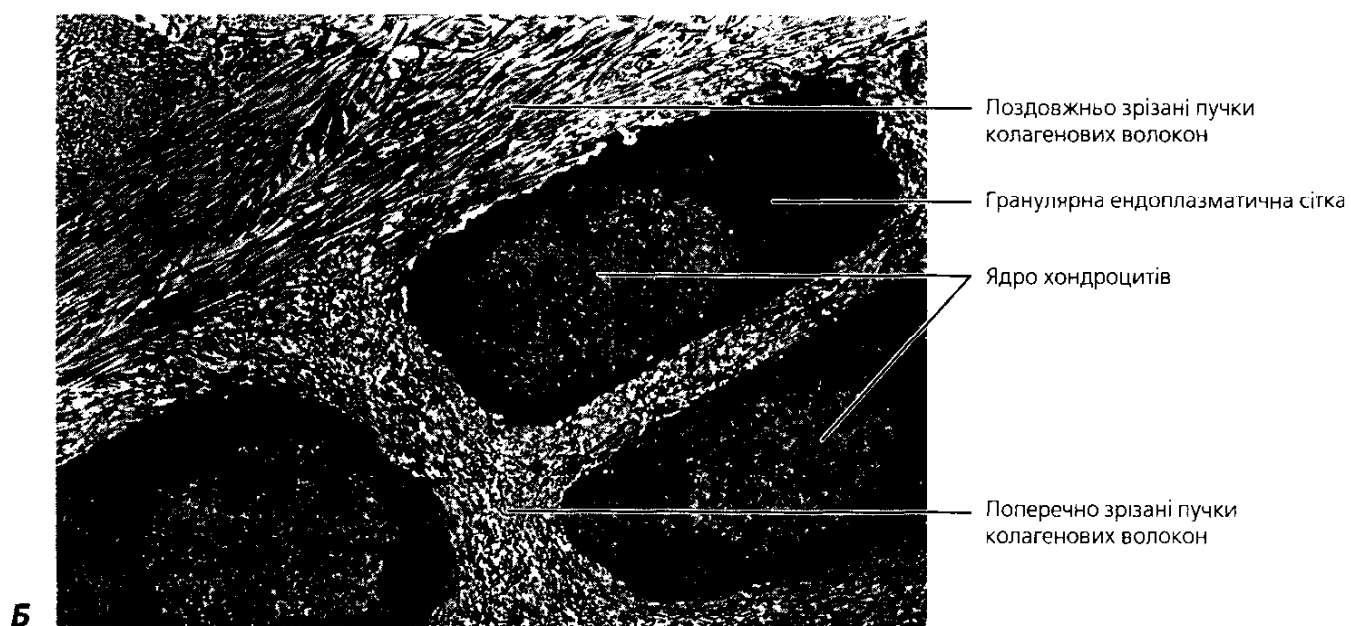
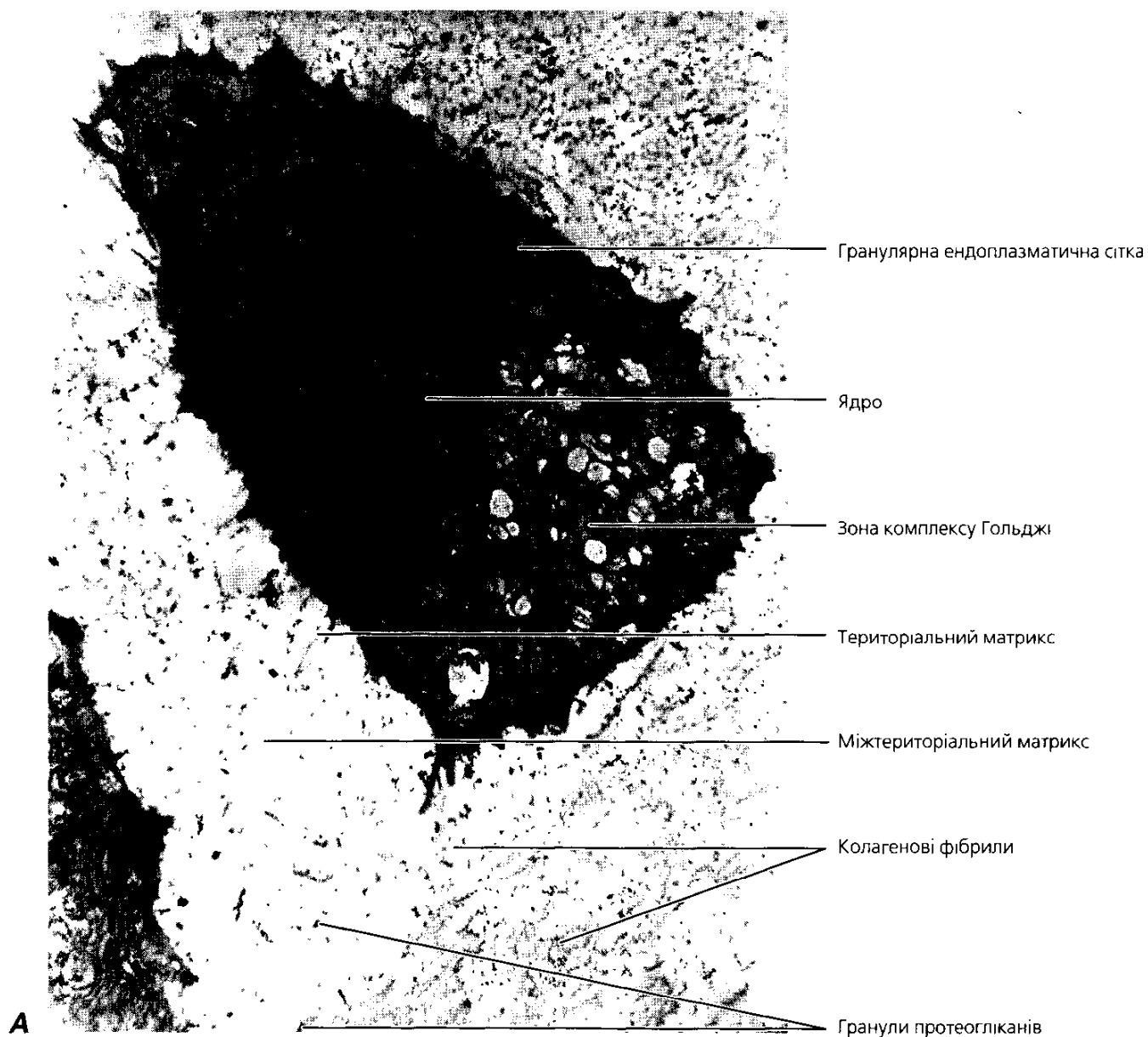


Рис. 3.33. Електронна мікроскопія хондроцитів: **A** – хондроцит гіалінового хряща, $\times 2500$; **Б** – група хондроцитів волокнистого хряща, $\times 3000$

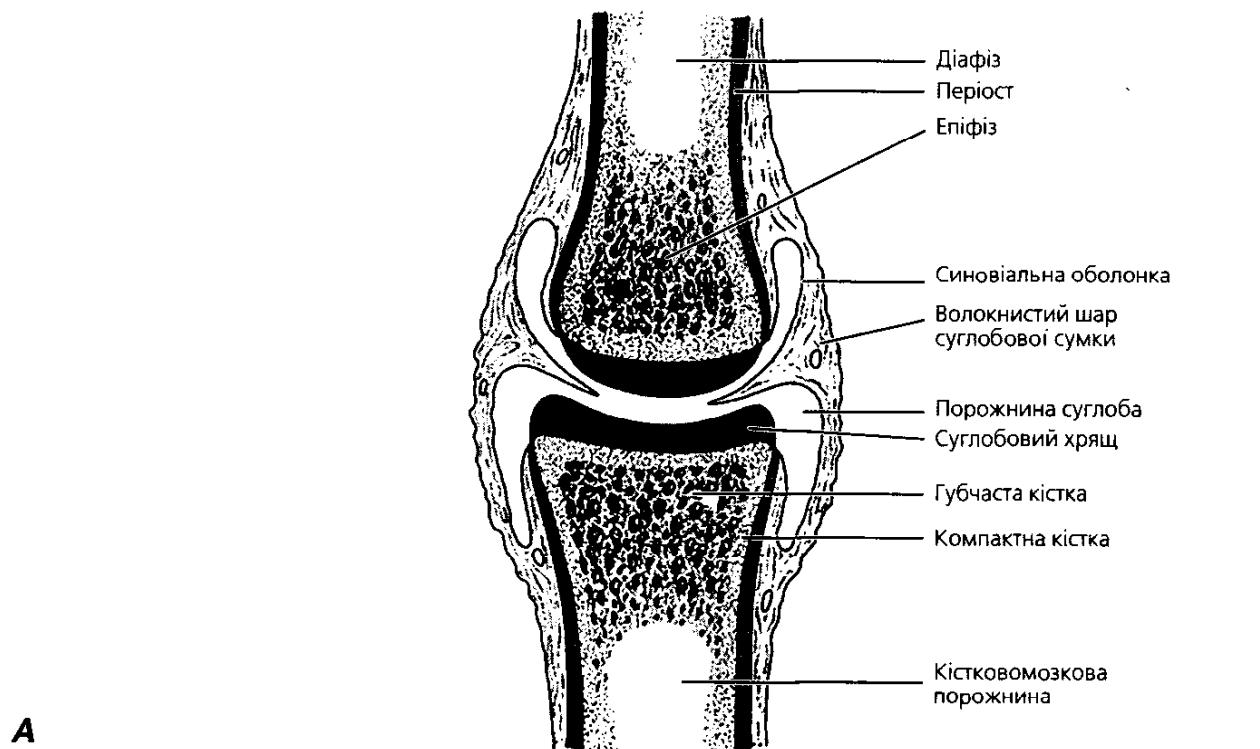
Гіаліновий хрящ (*textus cartilagineus hyalinus*) локалізований у стінках трахеї, бронхів, у місцях з'єднання ребер з грудниною, на суглобових поверхнях і в метаепіфізарних пластинках росту кісток. В ембріональний період гіаліновий хрящ зачатків складає основу переважної більшості кісток скелета. З віком відбувається його заміна кістковою тканиною.

У нативному стані гіаліновий хрящ світло-блакитного кольору, напівпрозорий. Гістологічно у його складі розрізняють перихондрій (охрястя) та власне хрящ. Перихондрій складається з поверхневого волокнистого шару (переважають колагенові волокна) та глибокого клітинного шару (в ньому містяться хондробласти та прехондробласти). Поверхневий шар перихондрію має багато судин, що забезпечують трофіку хряща. За рахунок глибокого клітинного шару охрястя відбувається фізіологічна регенерація та апозиційний (периферійний) ріст хряща. Власне хрящ складається з ізогенних груп хондроцитів, а також молодих поодиноких хондроцитів, оточених хондромукоїдом і хондриновими волокнами. Хондромукоїд, розміщений навколо молодих хондроцитів, фарбується оксифільно; той, що оточує більш диференційовані ізогенні групи клітин, набуває властивостей базофілії. Хондринові волокна гіалінового хряща побудовані з колагену II типу.

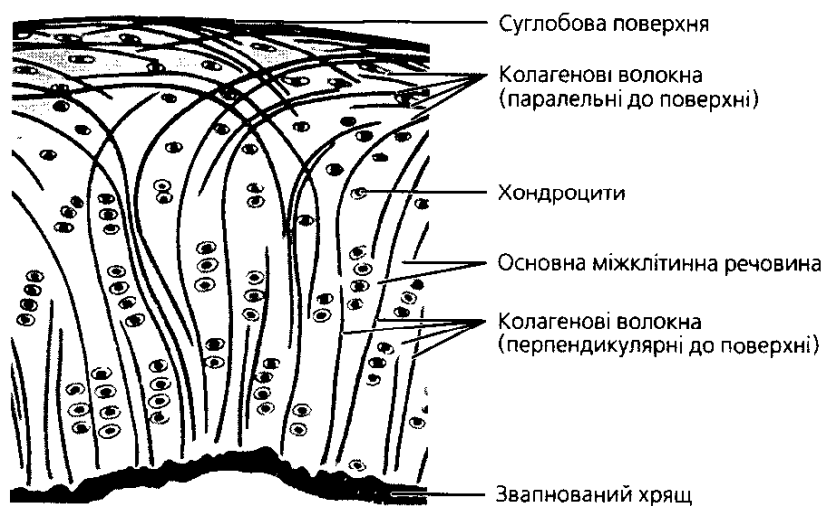
Морфологічною особливістю гіалінового хряща суглобів (рис. 3.34) є відсутність охрястя на суглобовій поверхні. Хондроцити в глибині суглобового хряща мають округлу форму і розташовані рядами, що орієнтовані перпендикулярно до суглобової поверхні. Поверхневі хондроцити сплюснені та не утворюють ізогенних груп. Колагенові волокна в глибині хряща орієнтовані перпендикулярно до суглобової поверхні, ближче до поверхні вони набувають паралельного до неї напрямку. Між суглобовими поверхнями знаходиться синовіальна рідина, що виділяється у суглобову порожнину клітинами сино-віального шару суглобової капсули (детальніша інформація про будову суглобів наводиться у підручниках з анатомії). Синовіальний шар є особливим різновидом сполучної тканини, яка пристосована до постійного розтягування, зміщення й тиску під час рухів у суглобах. Він складається з глибокого та поверхневого колагеново-еластичних і покривного шарів (рис. 3.34, В).

Еластичний хрящ (*textus cartilagineus elasticus*) міститься у вушній раковині, слуховій трубці, зовнішньому слуховому ході, ріжкоподібних і клиноподібних хрящах гортані. Його характерною особливістю є жовтий колір, здатність розтягуватися. Еластичний хрящ не підлягає звапнуванню. На відміну від гіалінового хряща хондринові волокна в еластичному хрящі побудовані не з колагену, а з еластину. Еластичні волокна формують капсули навколо хондроцитів, а також уплітаються у перихондрій.

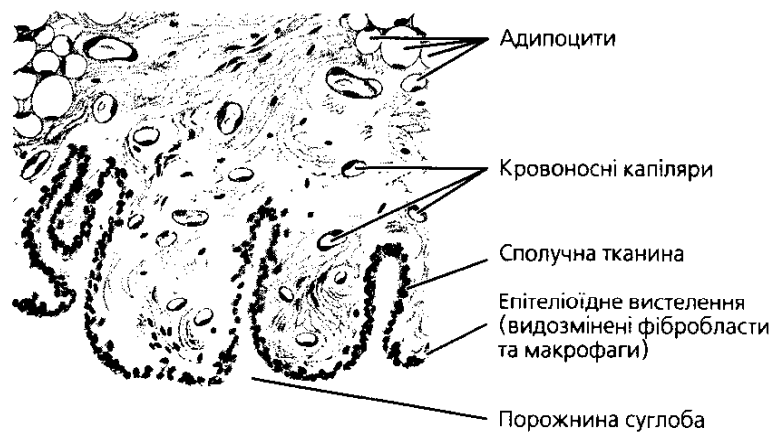
Волокнистий хрящ (*textus cartilagineus collagenofibrosus*) формує міжхребцеві диски, симфіз лобкових кісток, локалізується у місцях переходу сухожилля у гіалінову хрящову тканину. Хондроцити у волокнистому хрящі розміщені у вигляді своєрідних рядів — клітинних стовпчиків, а колагенові во-



A



B



B

Рис. 3.34. Схема тканинної взаємодії під час утворення суглоба: **A** – загальний план будови суглоба; **B** – будова суглобового хряща; **B** – мікроструктура синовіальної оболонки

локна формують товсті паралельні пучки. За будовою волокнистий хрящ нагадує сухожилля, але його клітини типово хрящові.

Гістогенез, регенерація та вікові зміни хрящової тканини. Джерелом утворення хрящової тканини в онтогенезі є мезенхіма — зародкова сполучна тканина. У процесі хондрогістогенезу частина клітин мезенхіми губить свої відростки, округлюється та утворює хрящовий зачаток — **хондрогенний острівець**. Мезенхімні клітини у його складі диференціюються у хондробласти (рис. 3.38). На наступній стадії утворення первинної хрящової тканини, з перетворенням хондробластів у хондроцити першого типу, посилюється синтез колагену, виникають колагенові волокна, внаслідок чого міжклітинна речовина набуває ознак оксифілії. Дозрівання хондроцитів, їхнє перетворення із клітин першого типу в клітини другого типу призводить до посилення синтезу протеогліканів і, відповідно, до зростання базофілії міжклітинної речовини.

Існує два способи росту хряща — внутрішній (**інтерстиційний**) та шляхом накладання (**апозиційний**). Внутрішній ріст хряща здійснюється в результаті розмноження молодих хондроцитів і новоутворення ізогенних груп клітин. Апозиційний ріст відбувається за рахунок перихондрію — проліферації хондробластів глибокого шару, перетворення хондробластів у хондроцити і продукції ними міжклітинної речовини.

Фізіологічна регенерація хрящової тканини відбувається завдяки діяльності хондроцитів та хондробластів — виробленню ними хондромукоїду, колагену та еластину, що сприяють новоутворенню хондринових волокон. З віком у хрящовій тканині зменшується вміст клітинних елементів і зростає кількість міжклітинного матриксу. При цьому у міру перетворення хондроцитів першого і другого типів на хондроцити третього типу в міжклітинній речовині хряща знижується кількість протеогліканів, хондромукоїд заміщується альбумоїдом, збільшується вміст колагенових волокон. Останні мають здатність нагромаджувати солі кальцію і звапновуватися. Усі ці зміни призводять до зменшення ступеня гідратації, втрати пружності і збільшення ламкості хрящової тканини. Спостерігаються також вrostання у звапнований хрящ кровоносних судин і заміна хрящової тканини кістковою.

Кісткова тканина (*textus osseus*) разом з хрящовою належить до скелетних тканин організму. Основна роль кісткової тканини — опорно-механічна: завдяки значній міцності кістки забезпечують захист життєво важливих органів від механічних ушкоджень, опору, а також переміщення тіла у просторі. Елементи кісткової тканини утворюють каркас і мікрооточення для клітин крові у складі червоного кісткового мозку. Кісткова тканина є депо кальцію і фосфору в організмі.

У кістковій тканині розрізняють клітинні елементи (**остеобласти, остеоцити і остеокласти**) та міжклітинну речовину (**осеїнові волокна й осеомукоїд**). Осеомукоїд містить глікопротеїни (серед яких специфічний білок кісткової тканини **остеонектин**) та протеоглікани. Незвапнований міжклітинний матрикс кісткової тканини має назву **остеоїду** (передкістки). Характерною особливістю кісткової тканини є виключно високий (до 70%) вміст у її складі

міжклітинної речовини неорганічних сполук, серед яких найбільше солей кальцію — **гідроксиапатитів** ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) та фосфатів ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$). Міцність кісток залежить від високого вмісту побудованих з колагену I типу осеїнових волокон, що утворюють пучки.

Остеобласти — клітини неправильної кубічної або полігональної форми (рис. 3.35, 3.36) розміром близько 15–20 мкм. Цитоплазма їх базофільна внаслідок високого вмісту РНК, має добре розвинуті елементи гранулярної ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі. Це відносно мало диференційовані одноподібні клітини, в яких здійснюється синтез глікопротеїнів і протеогліканів осеомукоїду. Остеобласти трапляються переважно в місцях утворення кісткової тканини; у дорослому організмі це глибокі шари окістя, а також ділянки регенерації кісткової тканини.

Остеоцити розвиваються з остеобластів. Це високодиференційовані одноподібні клітини витягнутої форми розміром близько 15x45 мкм. Остеоцити розміщені в кісткових лакунах (порожнинах) у складі звапнованого міжклітинного матриксу кісткової тканини. Від тіл остеоцитів відходять розгалужені відростки, які пронизують міжклітинну речовину й контактують з відростками сусідніх клітин. Цитоплазма остеоцитів слабо базофільна, що свідчить про зниження рівня синтетичних процесів порівняно з остеобластами. Стовбурові остеогенні клітини, напівстовбурові клітини, остеобласти й остеоцити утворюють диферон (гістогенетичний ряд клітин) кісткової тканини.

Остеокласти — великі багатоядерні клітини неправильної округлої форми (рис. 3.35, 3.36), попередниками яких можуть бути малодиференційовані клітини кісткового мозку, а також моноцити крові. Основна функція остеокластів — резорбція (розсмоктування) кісткової тканини. Діаметр цих клітин 90 мкм і більше, у цитоплазмі налічується від трьох до кількох десятків ядер. Цитоплазма остеокластів оксифільна або слабо базофільна, містить значну кількість лізосом і мітохондрій. Остеокласти лежать у заглибинах на поверхні кісткового матриксу, що мають назву лакун Гаушипа. На поверхні клітини, що прилягає до місця руйнування кістки, розрізняють дві зони: покриту складками плазмолемі зону адсорбції і секреції ферментів (так звану **гофровану облямівку**) і замикальну зону, яка ізолює ділянку контакту від прилеглої тканини. Механізм руйнівної дії остеокластів на кісткову тканину пов'язують з виділенням цими клітинами вуглекислого газу, з якого під впливом ферменту карбоангідрози утворюється вугільна кислота, здатна розчиняти солі кальцію. Остеоїд перешкоджає взаємодії остеокластів з неорганічними компонентами кістки. Для успішної резорбції необхідна секреція остеобластами колагенази — ферменту, який руйнує шар осеїду і забезпечує доступ остеокластів до мінерального матриксу кістки.

Залежно від способу організації колагенових волокон у кістковій тканині розрізняють два її види — пластинчасту та грубоволокнисту. Для **пластинчастої кісткової тканини** характерним є паралельне розташування пучків колагенових волокон з формуванням, так званих, **кісткових пластинок**. За-

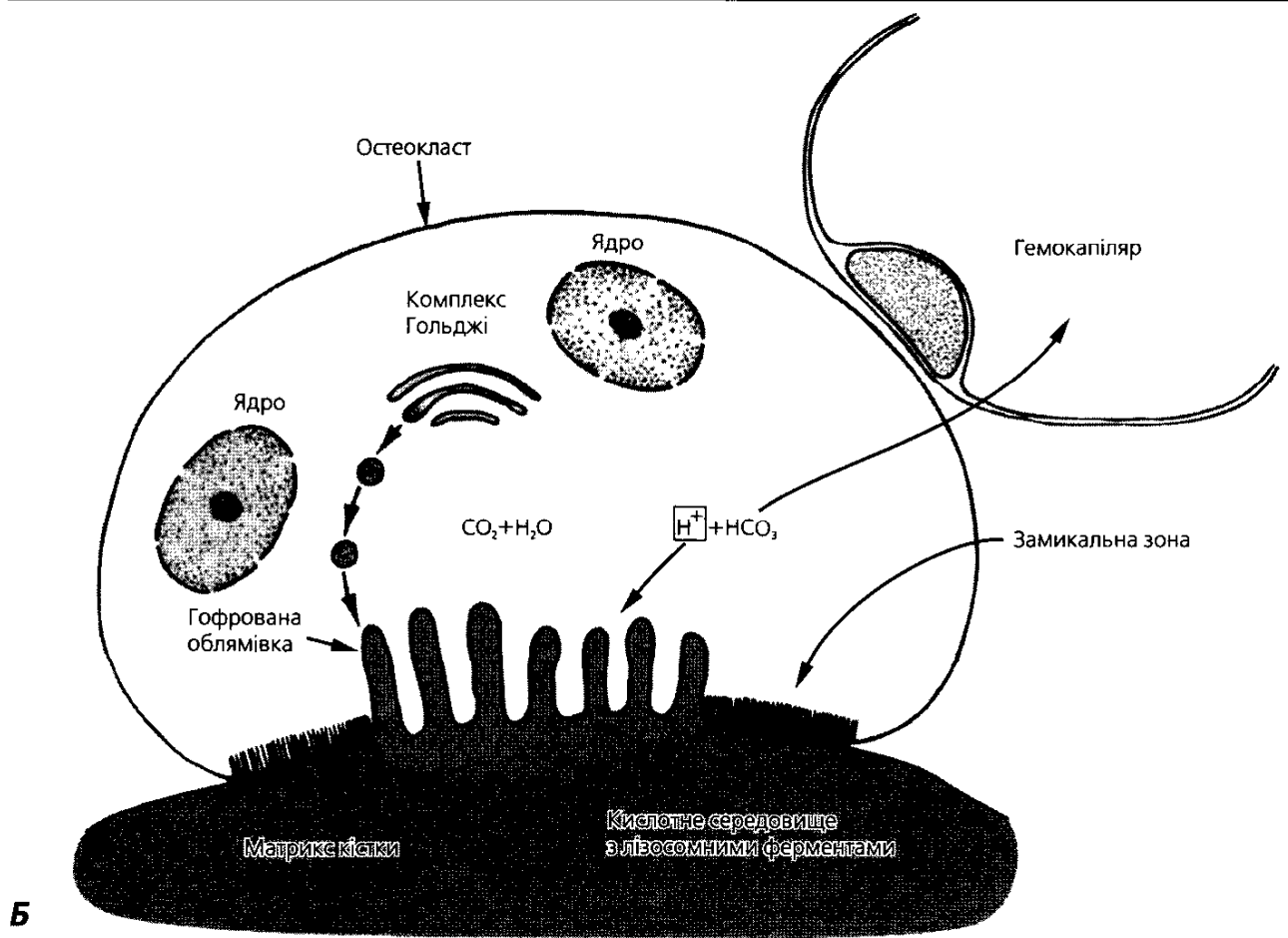
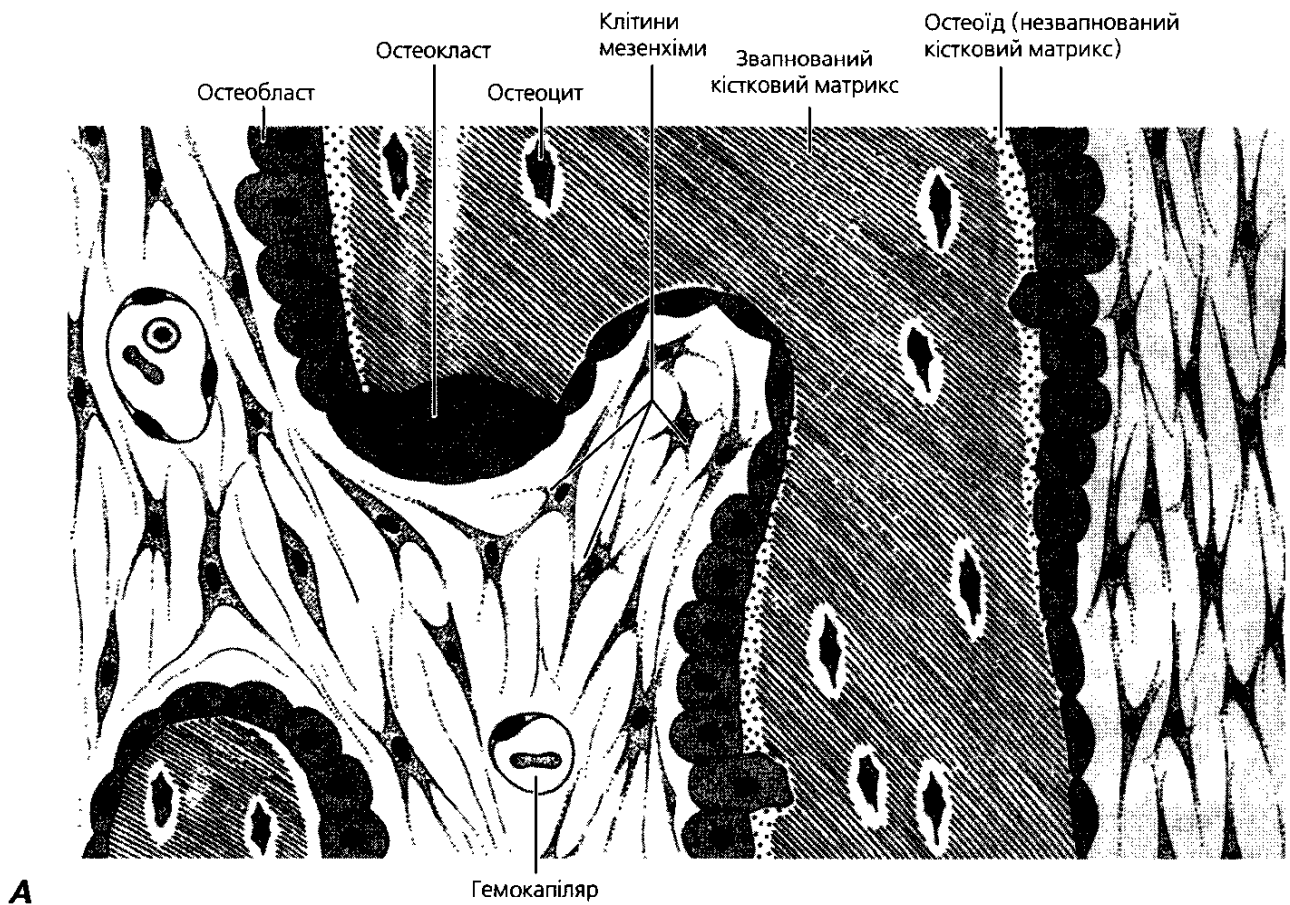
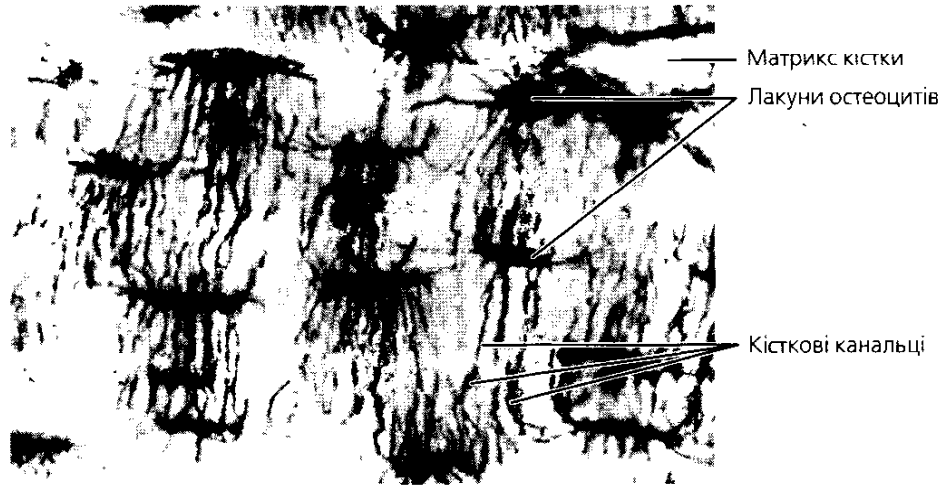
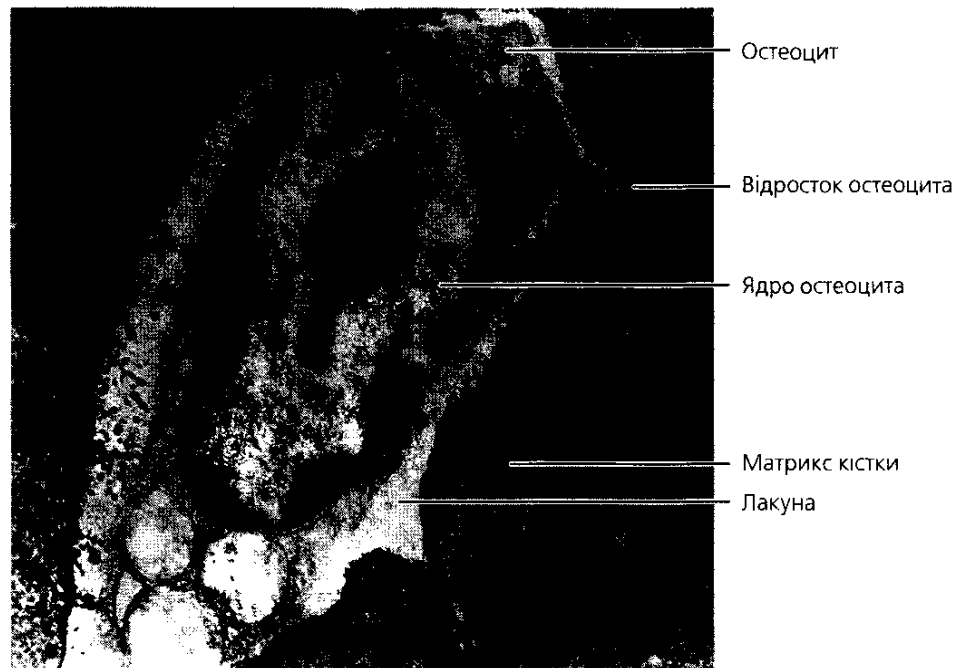


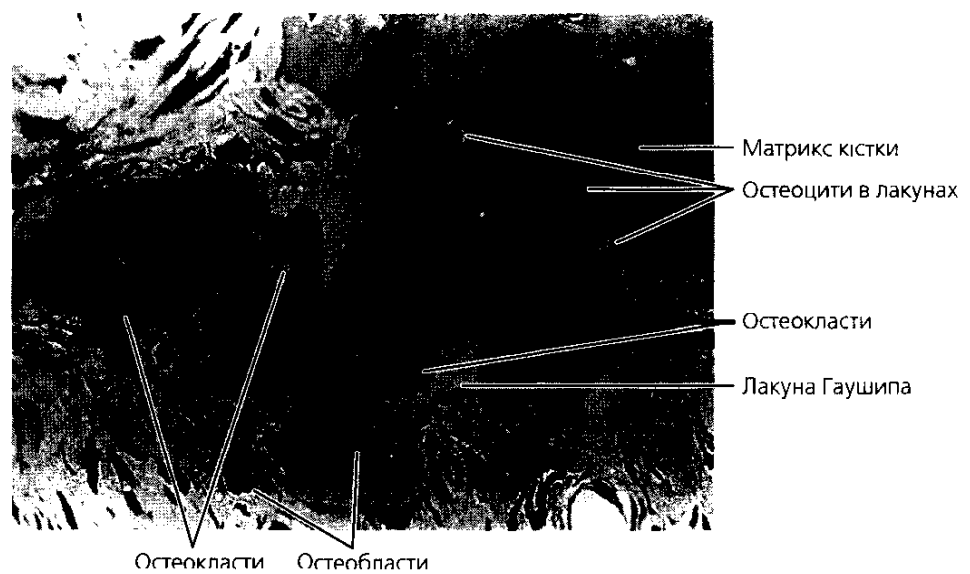
Рис. 3.35. А – порівняльна мікроморфологія основних формотвірних клітинних елементів кісткової тканини; Б – ультраструктурна організація та принцип функціонування остеокласта



A



Б



В

Рис. 3.36. Мікроморфологія кісткової тканини: **A** – світлова мікроскопія зрізу кістки з системою лакун остеоцитів та міжклітинних каналців, $\times 600$; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія остеоцита у лакуні, $\times 6\ 000$; **В** – мікрофотографія ділянки резорбції кістки з чотирма остеокластами, $\times 600$

лежно від орієнтації останніх у просторі пластинчасту кісткову тканину поділяють на компакту (у ній відсутні порожнини) та губчасту (кісткові пластинки утворюють розміщені під кутом одна до одної трабекули з формуванням характерної губчастої структури). З **компактної кісткової тканини** побудовані діафізи трубчастих кісток, з **губчастої** – плоскі кістки, епіфізи трубчастих кісток. Пластинчаста кісткова тканина складає переважну більшість кісток організму.

Для **грубоволокнистої кісткової тканини** характерне невпорядковане (різнонаправлене) розміщення пучків осеїнових волокон, оточених звалпованим осеомукоїдом. Між пучками осеїнових волокон у лакунах осеомукоїду залягають остеоцити. Грубоволокниста кісткова тканина локалізується переважно у скелеті зародка, а в дорослому організмі – лише в ділянці швів черепа та у місцях прикріплення сухожилів до кісток.

Будова трубчастих кісток. Діафіз (рис. 3.37) – це центральна частина, епіфіз – периферійне закінчення трубчастих кісток. У ділянці діафіза кістки існує три шари: **окістя** (періост), **власне кістка** та **ендост** (внутрішній шар). Окістя складається з поверхневого волокнистого шару, утвореного пучками колагенових волокон, та глибокого остеогенного шару (в ньому розміщені остеобласти та остеокласти). За рахунок окістя, яке пронизане судинами, здійснюється живлення кісткової тканини; кісткові елементи глибокого остеогенного шару забезпечують ріст кістки у товщину, її фізіологічну та репаративну регенерацію.

Власне кістка діафізу побудована з компактної кісткової речовини, у якій кісткові пластинки (від 4 до 15 мкм завтовшки) утворюють три шари: зовнішніх генеральних пластинок, остеонний та внутрішніх генеральних пластинок.

Під окістям розміщений шар зовнішніх генеральних пластинок. Ці пластинки розташовані навколо діафізу, але повних кілець не утворюють, перекриваючись іншими шарами. Основна товща стінки кістки – це остеонний шар. Кожний **остеон** являє собою кісткову трубку діаметром від 20 до 300 мкм, у центральному каналі (каналі Гаверса) якої лежить так звана живильна судина і локалізовані остеобласти й остеокласти. Навколо центрального каналу концентрично розміщено 5–20 кісткових пластинок. Колагенові волокна у кісткових пластинках кожного шару мають паралельну орієнтацію. Пучки колагенових волокон у сусідніх пластинках розміщені під кутом один до одного, що сприяє зміцненню остеона як структурного елемента кістки.

Між кістковими пластинками у лакунах знаходяться тіла остеоцитів, які анастомозують своїми відростками, розміщеними у кісткових канальцях. Остеонний шар можна уявити собі як систему паралельних циліндрів – **остеонів**, проміжки між якими заповнені вставними кістковими пластинками. Через окістя до остеонного шару проходять так звані проривні судини, а також пучки колагенових волокон. Від ендосту остеонний шар відокремлений шаром внутрішніх генеральних пластинок. Останній є аналогом зовнішніх генеральних пластинок, але він менш розвинений. Ендост – тонковолокниста сполучна тканина, збагачена остеобlastами й остеокlastами, яка обмежує кістко-

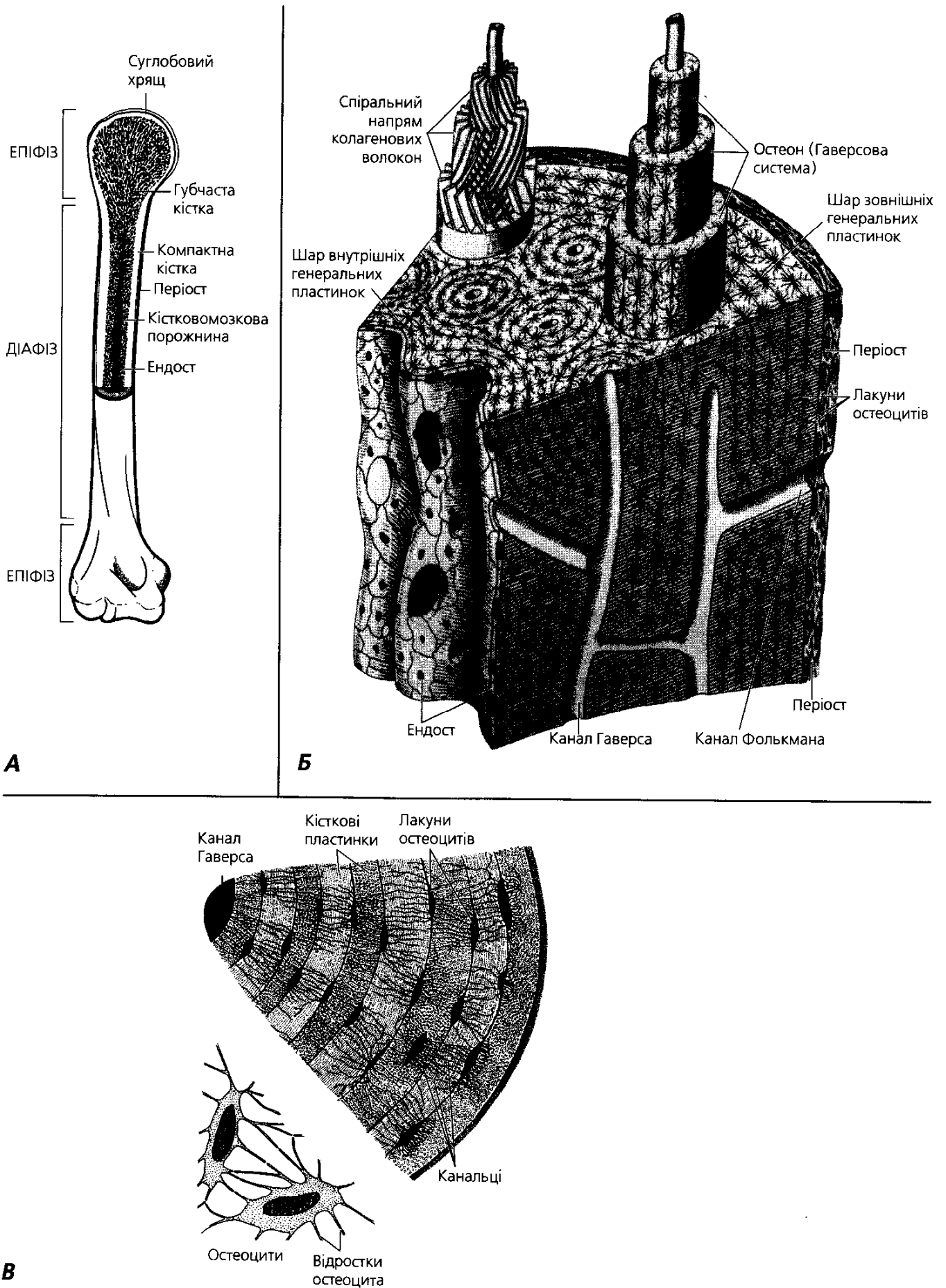


Рис. 3.37. Схема структурної організації кісткової тканини: **А** – загальний план будови трубчастої кістки; **Б** – тривимірна реконструкція сегмента діафіза трубчастої кістки; **В** – частина поперечно зрізаного остеона з відтворенням морфології остеоцитів

вомозкову порожнину. Гаверсові канали діафіза сполучаються між собою, а також з кістковомозковою порожниною і поверхнею кістки системою поперечних каналів (канали Фолькмана, рис. 3.37, Б).

Епіфіз кістки утворений губчастою кістковою тканиною. Поверхнево вкритий окістям, під яким розміщений шар генеральних пластинок. Кісткові пластинки у товщі епіфіза формують систему розміщених під кутом одна до одної трабекул, порожнини між якими заповнені ретикулярною тканиною і гемопетичними клітинами. Подібну до епіфіза будову мають і плоскі кістки скелета.

Гістогенез кісткової тканини. Розрізняють два способи розвитку кісткової тканини – безпосередньо з мезенхіми (перетинчастий остеогенез) та на місці хрящового зачатка (хрящовий остеогенез). Перетинчастий остеогенез (рис. 3.38) характерний для перших тижнів ембріонального розвитку, хрящовий остеогенез – для пізніших етапів ембріонального розвитку та постнатального онтогенезу. Характеризуючи процеси розвитку кісткової тканини безпосередньо з мезенхіми, виділяють такі етапи. Перший етап – формування у складі мезенхіми так званого **остеогенного острівця**, або **кісткової бласти**. У цей час відбувається локальне розмноження мезенхімних клітин із вrostанням у скелетогенний острівець кровоносних судин. Другий остеодний етап характеризується виділенням остеогенними клітинами у міжклітинний простір колагену (формуванням осеїнових волокон) і високомолекулярних біополімерів (глікопротеїнів, протеогліканів, ліпідів) осеомукоїду. Третій етап – утворення грубоволокнистої кістки – полягає у запнуванні міжклітинної речовини (відкладанні солей кальцію). Для реалізації цього процесу необхідна наявність у міжклітинній речовині продукованої остеобластами лужної фосфатази та білка остеонектину. Останній, зв'язуючи колаген з гідроксиапатитом, визначає місце росту кристалів фосфату кальцію та їхнє прикріплення до органічного матриксу кістки. Четвертий етап пов'язаний з резорбтивною діяльністю остеокластів і заміщенням грубих різнонаправлених пучків осеїнових волокон на кісткові пластинки (заміна грубоволокнистої кісткової тканини пластинчастою).

Хрящовому остеогенезу (рис. 3.39, 3.40) притаманна дещо інша послідовність морфофункціональних змін. Перша стадія полягає у формуванні хрящової моделі майбутньої кістки. Вона побудована з гіалінового хряща, вкритого охрястям. Наступний етап – перихондральне окостеніння. Унаслідок виходу клітин остеогенного ряду із судин охрястя на поверхні хрящової моделі відбувається інтенсивна продукція осеїнових волокон та осеомукоїду з подальшим запнуванням. При цьому навколо хряща виникає так звана кісткова манжетка. Третій етап – енхондральне окостеніння – проходить з утворенням діафізарного центру окостеніння. Цей процес починається із проростання судин кісткової манжетки всередину діафіза хрящової моделі і виходу за їх межі остеогенних клітин. За рахунок діяльності остеокластів у хрящі виникають порожнини резорбції, які, зливаючись, утворюють кістковомозкову порожнину. Навколо судин формуються кісткові пластинки, відбувається закладка остеонів. Останній, четвертий етап хрящового остеогенезу, – вrostання в епіфізарну частину хря-

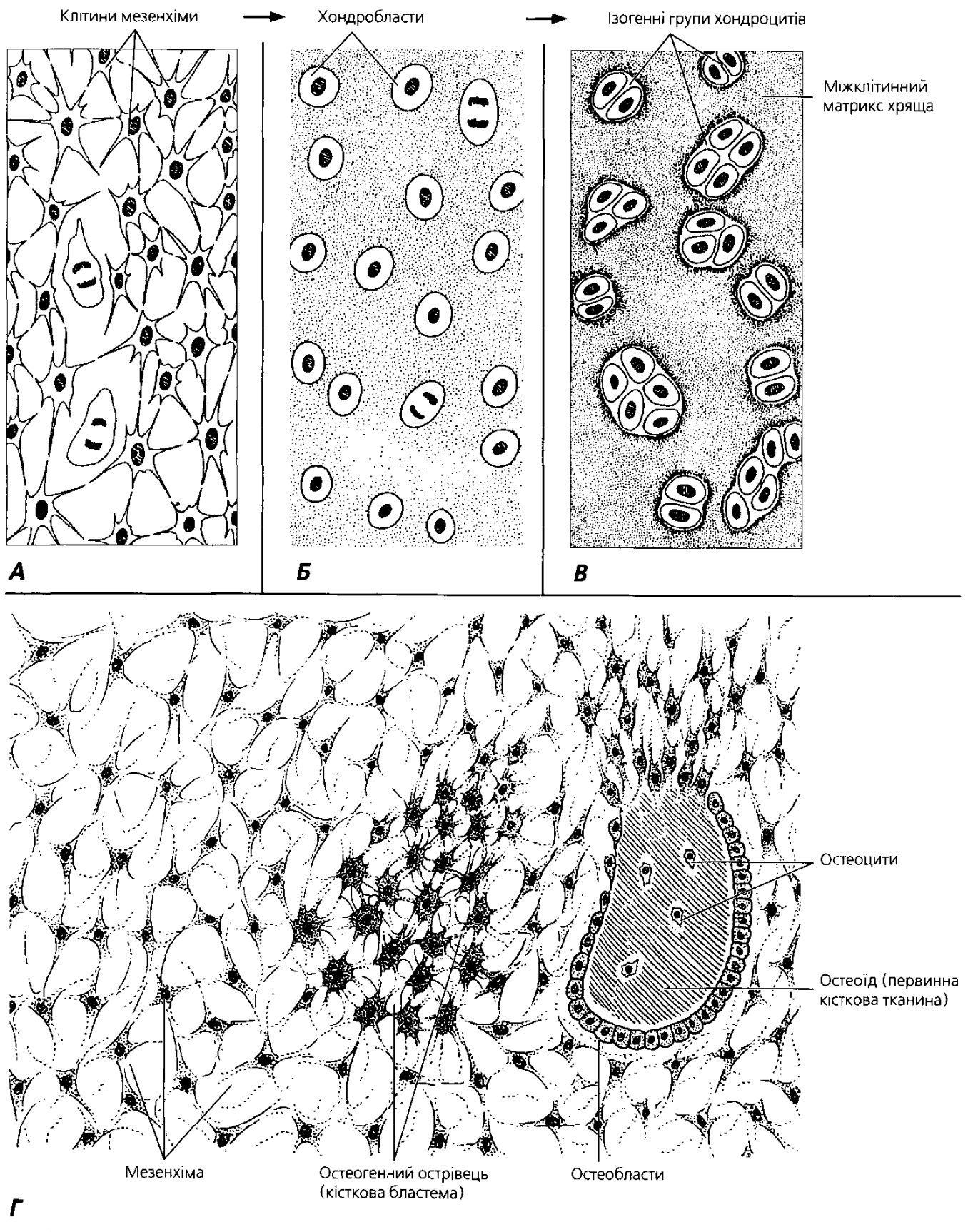


Рис. 3.38. Схема перетворення мезенхіми на хрящову (А, Б, В) та кісткову (А, Г) тканини

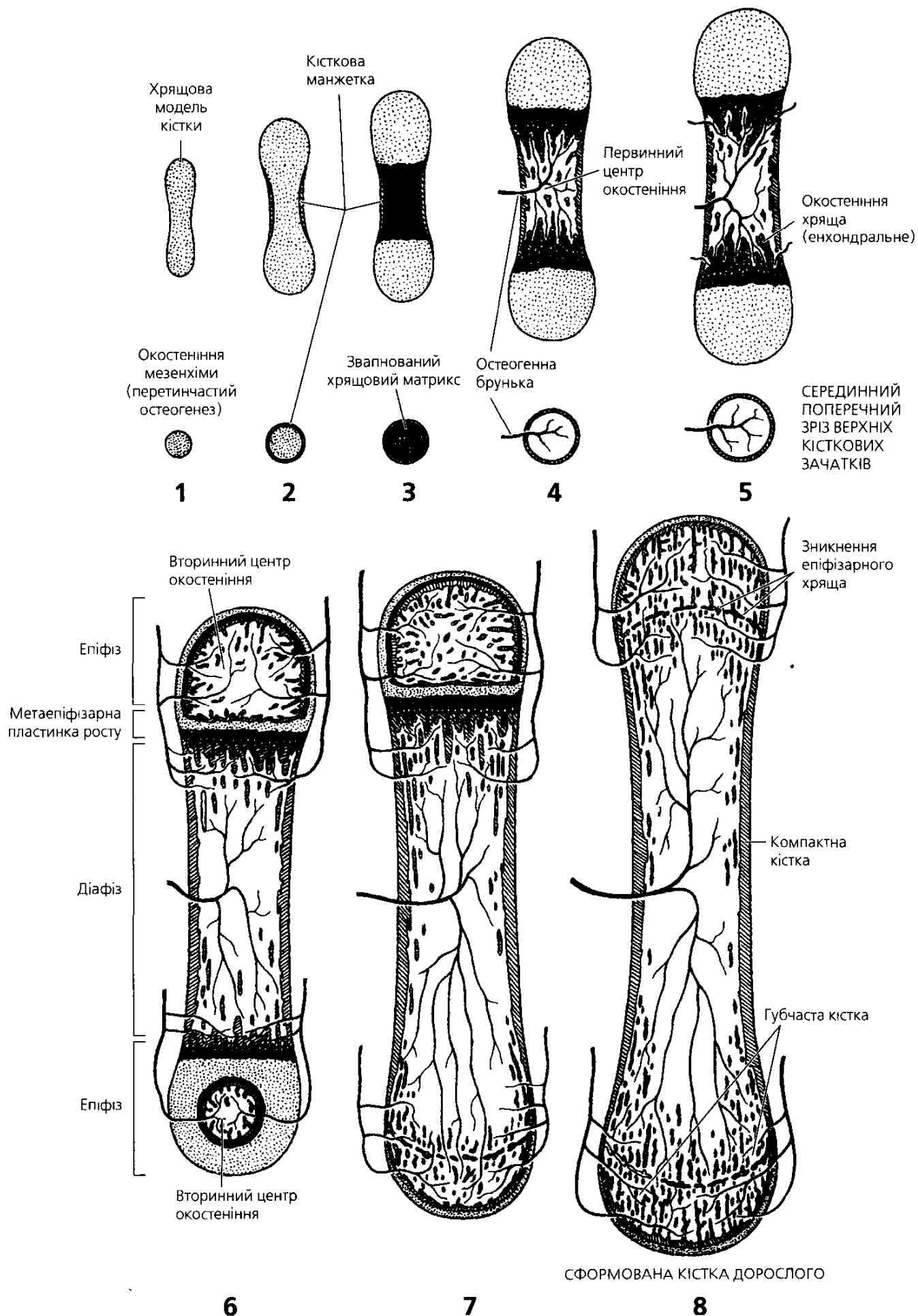


Рис. 3.39. Схема послідовних етапів хрящового остеогенезу (утворення кістки на місці хряща, 1–8)

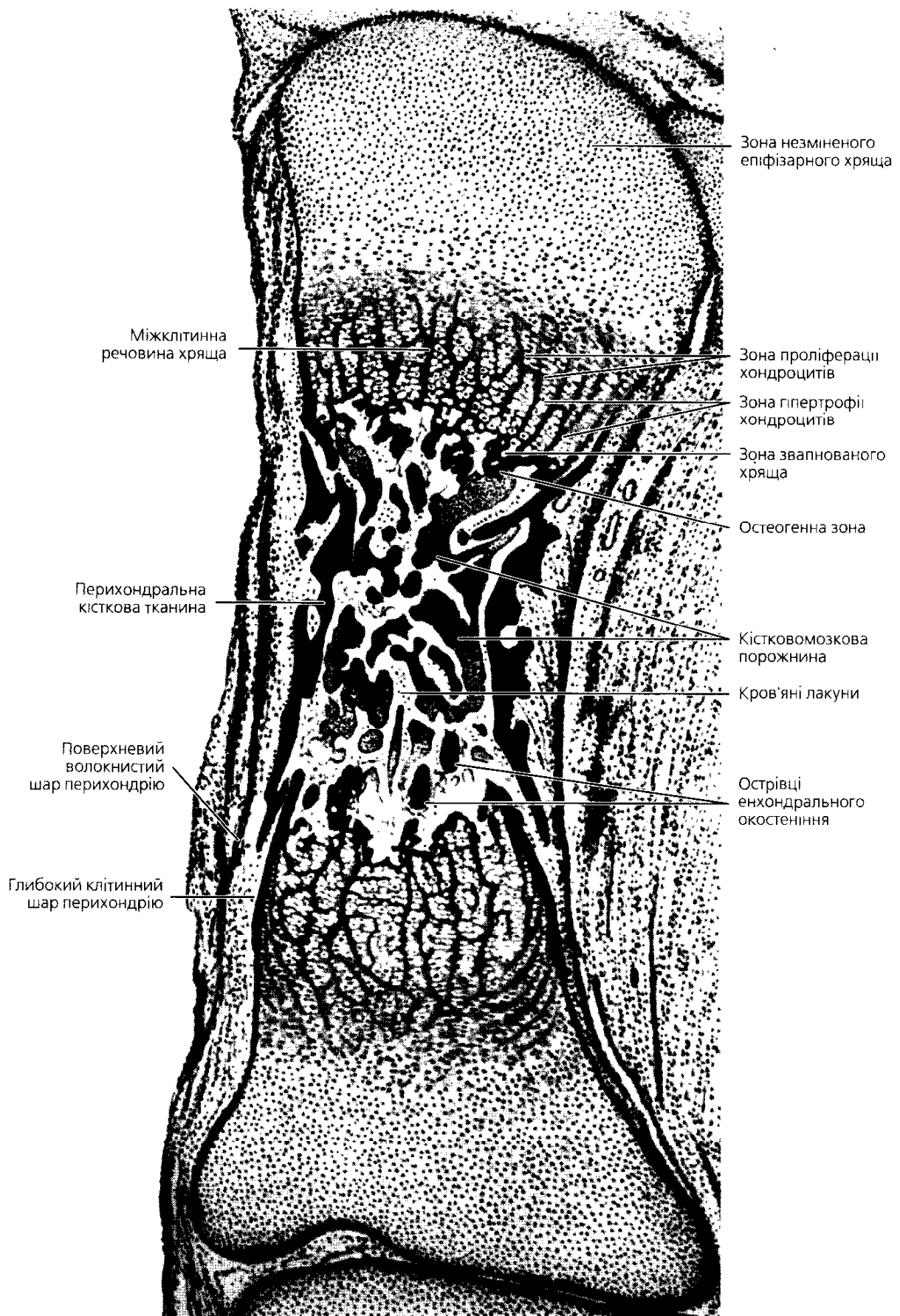


Рис. 3.40. Напівсхематичне відтворення розвитку кістки на місці хряща. Серединний зріз фаланги пальця 3,5-місячного плода людини, $\times 35$

щової моделі кровоносних судин та утворення епіфізарного центру окостеніння. У такому разі між епіфізарним і діафізарним центрами окостеніння формується так звана метаепіфізарна пластинка росту. У ній розрізняють три основні зони з різними морфофункціональними характеристиками.

Перша зона, найвіддаленіша від діафізарного центру окостеніння, є зоною незміненого хряща. Ближче до діафіза розміщена зона стовпчастого хряща, за рахунок розмноження клітин якого здійснюється ріст кістки у довжину. Хондроцити в її складі розташовані паралельними рядами, так званими клітинними стовпчиками або колонками. Ще ближче до діафізарного центру окостеніння розміщена зона пухирчастих клітин. Для неї характерні процеси дистрофії хондроцитів і розсмоктування хрящової тканини. Із зоною пухирчастого хряща безпосередньо межує зона резорбції хряща та незрілої кісткової тканини, в якій інтенсивно відбуваються процеси утворення та звапнування міжклітинної речовини кістки. У разі злиття епіфізарних та діафізарних центрів окостеніння (зі зникненням зони проліферації хрящових клітин) ріст кістки у довжину припиняється. У людини це звичайно спостерігається у віці 18–20 років.

Ріст, регенерація та вікові зміни кісткової тканини. На відміну від хряща ріст кісткової тканини здійснюється лише шляхом апозиції – накладанням новоутвореної кісткової тканини на вже наявну. Ріст кістки у товщину здійснюється за рахунок окістя у результаті проліферації і синтетичної активності остеобластів його глибокого остеогенного шару. Ріст у довжину забезпечується розмноженням клітин стовпчастої зони метаепіфізарної пластинки. Слід зазначити, що високий рівень оксигенації (насичення киснем) є важливим чинником утворення кісткової тканини, оскільки процеси васкуляризації (проростання судин) завжди передують початкові остеогенезу в хрящовій тканині.

Фізіологічна регенерація кісткової тканини полягає у безперервній (протягом усього життя індивіда) заміні старих кісткових пластинок новоутвореними, формуванні нових остеонів на місці резорбованих. Взаємопротилежні процеси забезпечуються діяльністю остеокластів і остеобластів. В основі механізмів перебудови кісткової тканини є постійна зміна напрямку дії вектора сили на кістку, внаслідок чого виникає так званий п'єзоелектричний ефект (виникає різниця потенціалів на увігнутій та опуклій поверхнях кісткових пластинок). Концентрація остеобластів і процеси апозиційного новоутворення кістки пов'язані з від'ємними зарядами, а концентрація остеокластів і процеси резорбції – з позитивними зарядами на поверхні кісткової тканини.

Вікові зміни кісткової тканини полягають у поступовій втраті неорганічного матриксу кістки після досягнення двадцятирічного віку. Характерно, що у чоловіків втрата мінеральних компонентів кістки є сталим процесом протягом усього життя: щорічна втрата ними неорганічного матриксу складає близько 0,4 % маси кісткової тканини. У жінок з настанням менопаузи, очевидно, в результаті дефіциту в організмі естрогенів процеси демінералізації наростають, досягаючи рівня 1–1,5% щорічно.

Терміни для запам'ятовування

1. Хрящова тканина. 2. Гіаліновий хрящ. 3. Еластичний хрящ. 4. Волокнистий хрящ. 5. Охрястя. 6. Хондробласт. 7. Хондроцит. 8. Ізогенна група хондроцитів. 9. Хондромукоїд. 10. Протеоглікани. 11. Глікозаміноглікани. 12. Хондринові волокна. 13. Хондрогенний острівець. 14. Первинна хрящова тканина. 15. Інтерстиційний ріст хряща. 16. Апозиційний ріст хряща. 17. Альбумоїд. 18. Кісткова тканина. 19. Остеобласт. 20. Остеоцит. 21. Остеокласт. 22. Осейнове волокно. 23. Осеомукоїд. 24. Гідроксиапатит кальцію. 25. Кісткова лакуна. 26. Кісткова пластинка. 27. Пластинчаста кісткова тканина. 28. Компактна кісткова тканина. 29. Губчаста пластинчаста кісткова тканина. 30. Грубоволокниста кісткова тканина. 31. Діафіз. 32. Епіфіз. 33. Окістя. 34. Шар зовнішніх генеральних пластинок. 35. Остеон, остеонний шар. 36. Шар внутрішніх генеральних пластинок. 37. Ендост. 38. Канал Гаверса. 39. Канал Фолькмана. 40. Кістково-мозкова порожнина. 41. Перетинчастий остеогенез. 42. Хрящовий остеогенез. 43. Остеогенний зачаток. 44. Остеоїдний етап. 45. Остеонектин. 46. Перихондральне окостеніння. 47. Хрящова модель кістки. 48. Кісткова манжетка хряща. 49. Енхондральне окостеніння. 50. Діафізарний центр окостеніння. 51. Епіфізарний центр окостеніння. 52. Метаепіфізарна пластинка росту. 53. Зона стовпчастого хряща. 54. Зона пухирчастих клітин. 55. Зона резорбції хряща.

3.6. М'ЯЗОВА ТКАНИНА

М'язова тканина (*textus muscularis*) побудована з елементів, здатних до скорочення, завдяки чому вони виконують усю сукупність рухових процесів всередині організму (крово- і лімфообіг, пересування їжі в травному каналі, повітря у дихальних шляхах, робота серця тощо), а також переміщення організму або його частин у просторі. Елементи м'язової тканини містять спеціальні органели – **міофібрили**. Їх основу складають **актинові та міозинові міофіламенти**, які своєю взаємодією забезпечують процес скорочення м'язів.

Існують дві класифікації м'язової тканини – морфофункціональна та генетична. Згідно з морфофункціональною класифікацією м'язову тканину за особливостями будови, функції та локалізації поділяють на дві групи: гладку та пошмуговану; останню, у свою чергу, поділяють на скелетну і серцеву (рис. 3.41).

Згідно з генетичною класифікацією, запропонованою М.Г. Хлопіним, м'язова тканина за її походженням поділяється на п'ять гістогенетичних типів:

- 1) соматичний тип (походить із міотомів мезодерми, це скелетна м'язова тканина);
- 2) целомічний тип (походить із вентральної мезодерми, це серцева м'язова тканина);

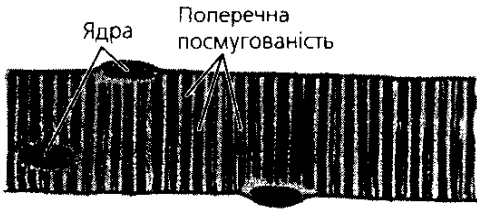
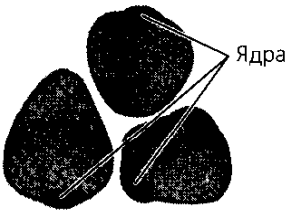

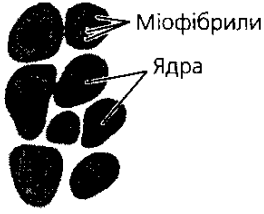


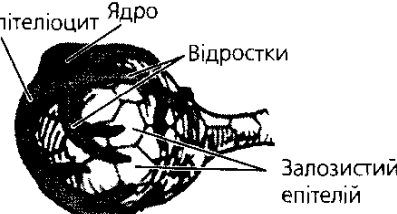

	ПОЗДОВЖНИЙ ЗРІЗ	ПОПЕРЕЧНИЙ ЗРІЗ	МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ
СКЕЛЕТНИЙ М'ЯЗ: м'язове волокно	 <p>Ядра Поперечна пошмугованість</p>	 <p>Ядра</p>	Довжина 1 – 40 мм, діаметр 10 – 150 мкм Скорочення сильні, швидкі, усвідомлені
СЕРЦЕВИЙ М'ЯЗ: кардіоміоцити	 <p>Вставні диски Поперечна пошмугованість</p>	 <p>Міофібрили Ядра</p>	Довжина 50 – 120 мкм, діаметр 15 – 20 мкм. Скорочення сильні, швидкі, постійні, неусвідомлені
ГЛАДКИЙ М'ЯЗ: гладкі міоцити	 <p>Ядра</p>	 <p>Ядро Гладкі міоцити</p>	Довжина 15 – 200 мкм, діаметр 3 – 8 мкм Скорочення слабкі, повільні, неусвідомлені
МИОЕПИТЕЛІОЦИТИ:	 <p>Міоепітеліоцит Ядро Відростки Залозистий епітелій</p>	 <p>Ядро міоепітеліоцита Залозистий епітелій</p>	Охоплюють ацинуси і вивідні протоки залоз. Скорочення слабкі, повільні, періодичні, неусвідомлені

Рис. 3.41. Схематичне відтворення основних типів м'язової тканини

3) вісцеральний тип (походить із мезенхіми, це гладка м'язова тканина внутрішніх органів);

4) невральний тип (походить із нервової трубки, до цього типу належать гладкі міоцити м'язів райдужної оболонки ока);

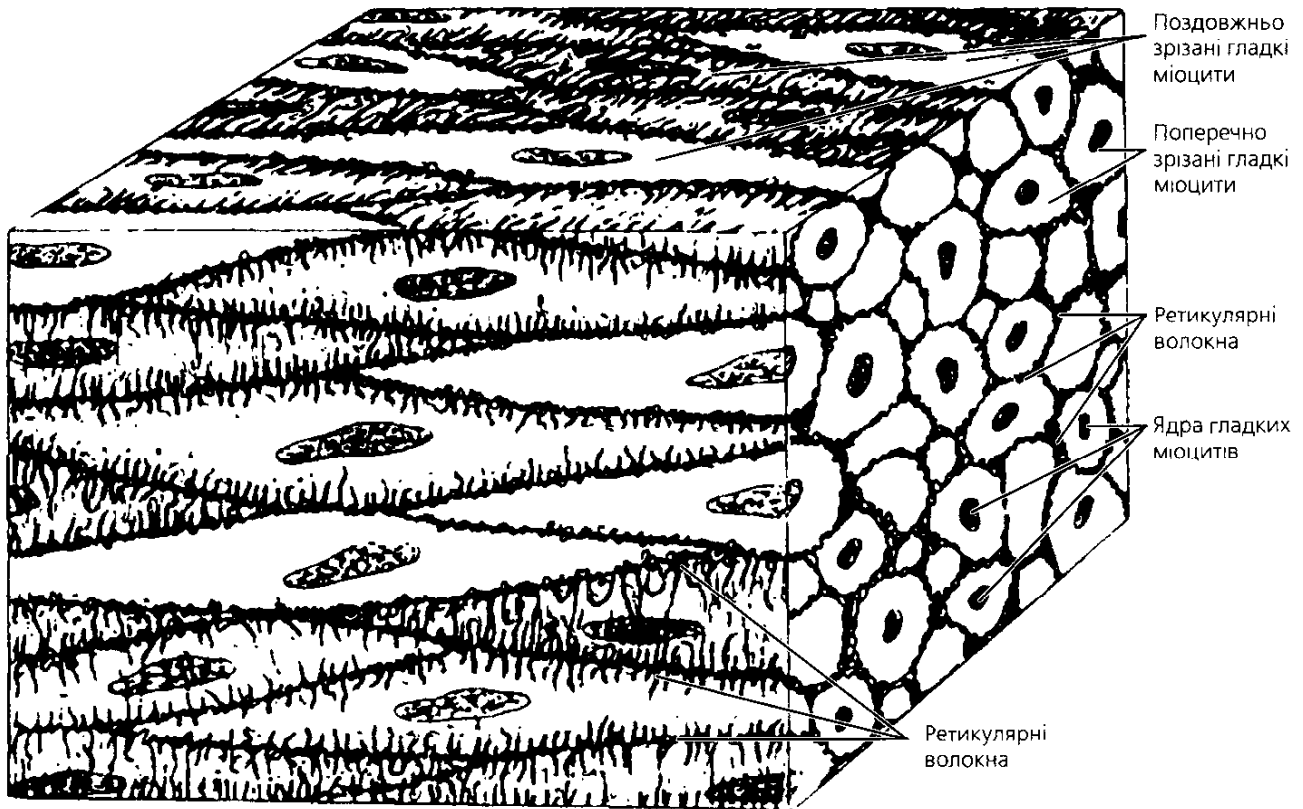
5) епідермальний тип (походить із шкірної ектодерми, включає міоепітеліальні кошикоподібні клітини потових, молочних, слинних та слезових залоз).

Гладка м'язова тканина (*textus muscularis glaber*) входить до складу стінок порожнистих внутрішніх органів (травний канал, повітроносні, сечовивідні, статеві шляхи, судини), а також міститься у капсулах селезінки й лімфатичних вузлів, у шкірі. Походить гладка м'язова тканина з мезенхіми, тобто має спільне походження з тканинами внутрішнього середовища.

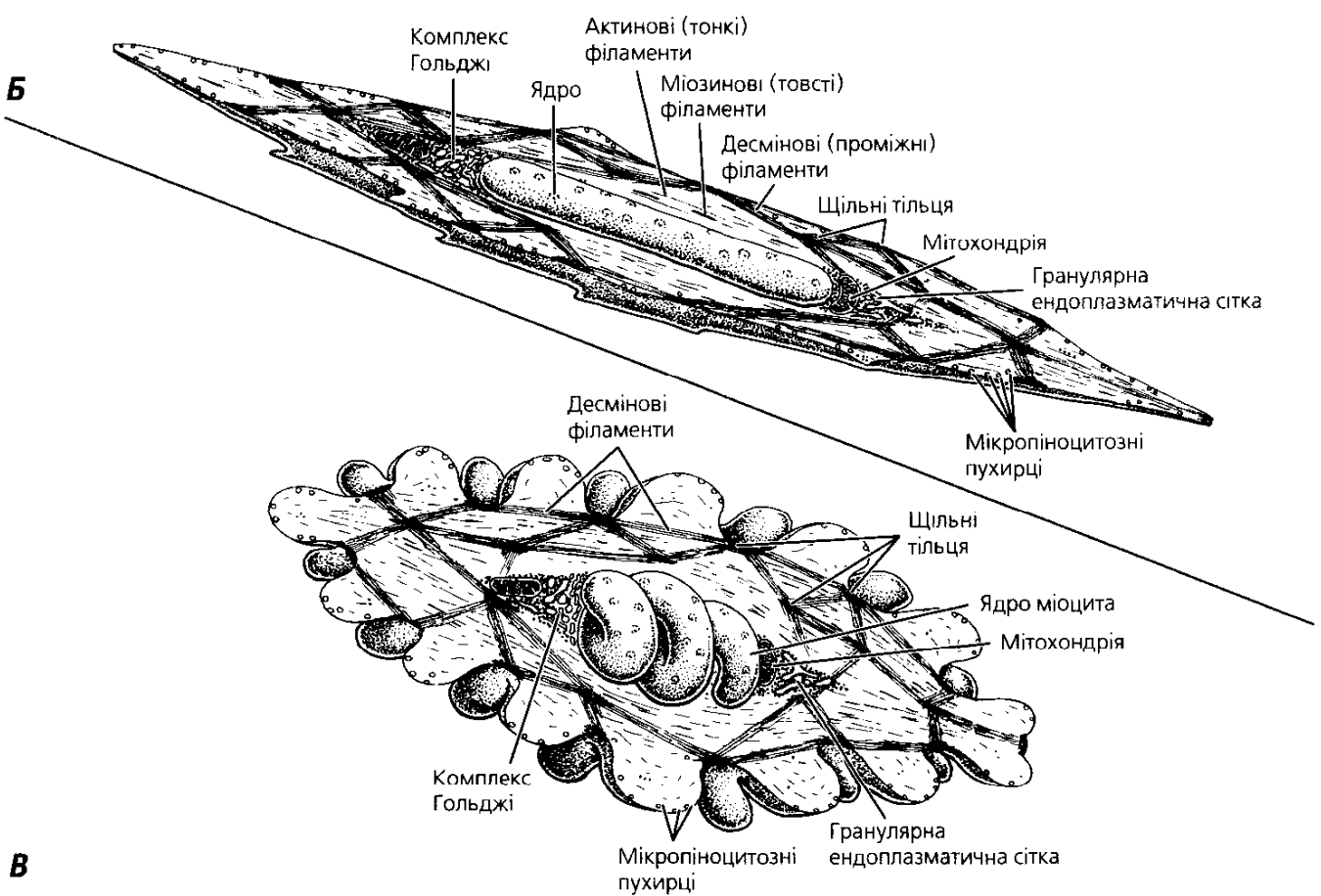
Будова гладкої м'язової тканини клітинна: її і структурною, і функціональною одиницею є **гладкий міоцит** (рис. 3.41, 3.42, 3.43). Це веретеноподібна клітина довжиною від 15 до 200 мкм (у матці під час вагітності вона може досягати 500 мкм), діаметром від 3 до 8 мкм. У матці, ендокарді, аорті, сечовому міхурі спостерігаються міоцити з відростками. Ядра міоцитів паличкоподібної форми, вони розташовані у центральній розширеній частині клітин, містять невелику кількість гетерохроматину, добре помітні ядерця. Коли міоцит скорочується, ядро вигинається і навіть закручується (рис. 3.42, Б, В). Цитоплазма фарбується оксифільно. Органели загального значення, серед яких багато мітохондрій, містяться біля полюсів ядра. Комплекс Гольджі та ендоплазматична сітка (особливо гранулярна) розвинені слабо, є вільні рибосоми. Цитоплазма міоцита містить також включення — жирові, вуглеводні та пігментні. Цитоплазма утворює численні вгинання — піноцитозні пухирці і кавеоли. З їх допомогою у цитоплазму надходять, зокрема, іони кальцію.

Гладком'язові клітини не мають поперечної посмугованості. Під електронним мікроскопом у їхній цитоплазмі виявляються тонкі актинові та товсті міозинові міофіламенти. Міофіламенти орієнтовані переважно вздовж довгої осі клітини, але не так упорядковано, як у посмугованих м'язах, і не утворюють міофібрил. Актинових філаментів міститься більше. До їх складу крім актину входять білки — тропоміозин, кальдесмон та кальпонін. Крім поздовжнього напрямку актинові філаменти розташовуються під кутом до довгої осі клітини, утворюючи тривимірну сітку. Фіксуються актинові філаменти до цитолемі або одна до одної за допомогою електронно-щільних тілець, побудованих з білка α -актиніну. Завдяки міжмолекулярним взаємодіям з міозином актинові філаменти рухаються назустріч один одному, цей потяг передається на цитолему і клітина скорочується.

У механізмі скорочення гладких міоцитів велику роль відіграє процес фосфорилування міозину, який залежить від концентрації іонів кальцію. У свою чергу, регуляція концентрації цих іонів відбувається за допомогою спеціального білка, що зв'язує кальцій, — кальмодулін. Кальмодулін у комплексі з кальцієм активує фермент, що фосфорилує міозин. У фосфорильованому стані міозин здатний до взаємодії з актином.

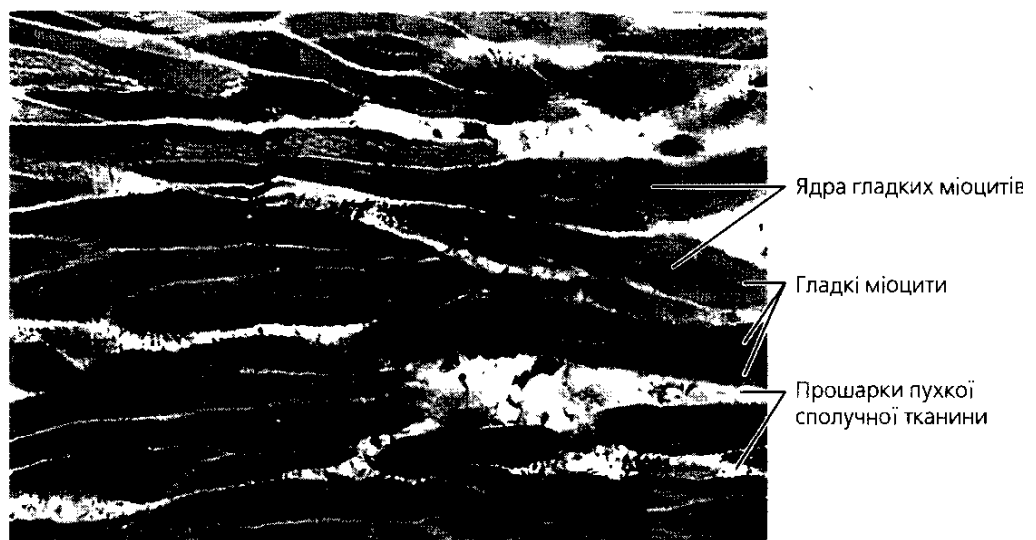


A

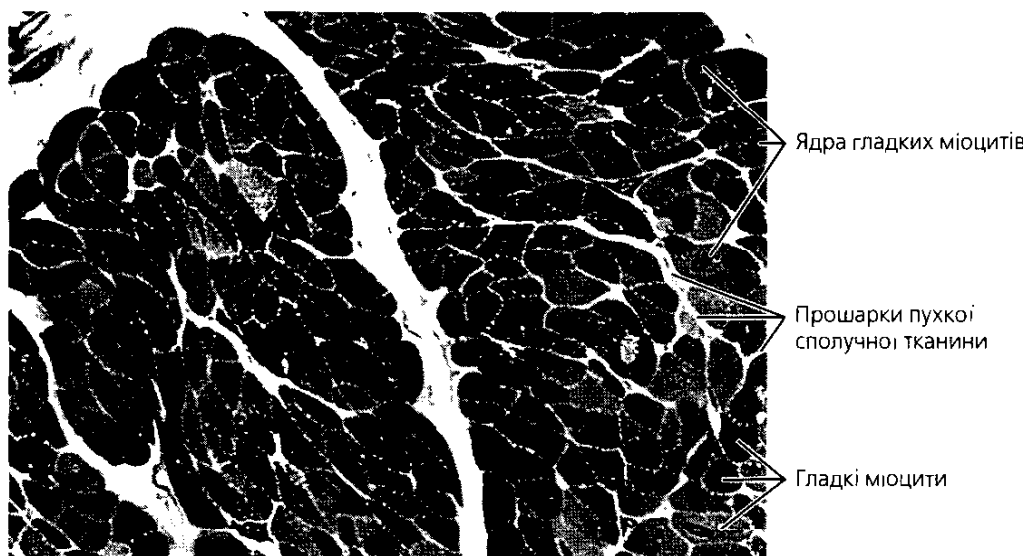


B

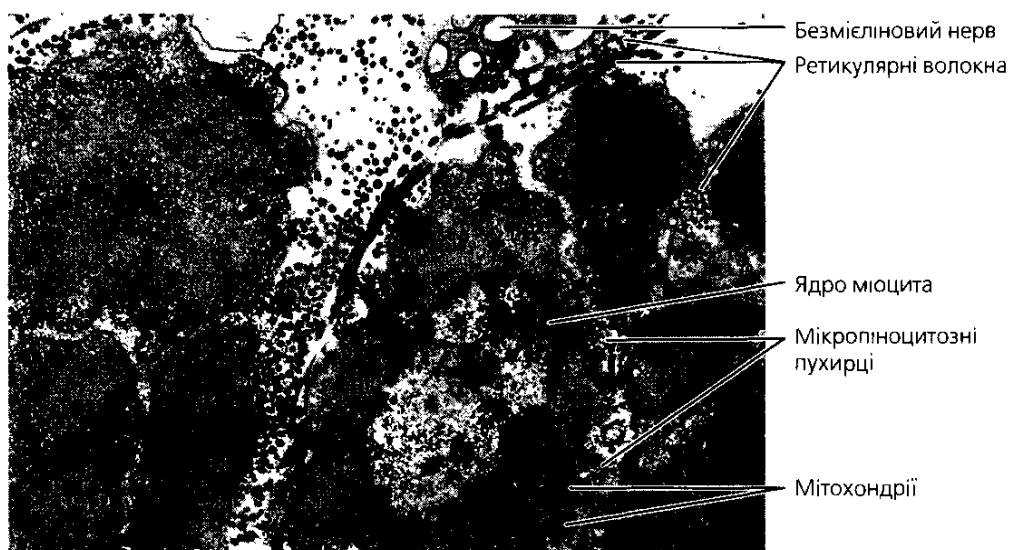
Рис. 3.42. Гладка м'язова тканина: **A** – схема тривимірної реконструкції сегмента гладкої м'язової тканини; **Б** – об'ємне відтворення ізольованого гладкого міоцита в розслабленому стані; **В** – гладкий міоцит у стані скорочення



A



Б



B

Рис. 3.43. Гладка м'язова тканина: **A** – світлова мікроскопія гладких міоцитів стінки сечового міхура, поздовжній зріз, $\times 600$; **Б** – поперечний зріз гладких міоцитів, $\times 600$; **B** – трансмісійна електронна мікроскопія гладких міоцитів, поперечний зріз, $\times 4500$

Оболонка кожного міоцита огорнута тонкою базальною мембраною, до якої прикріплюються колагенові фібрили. У базальній мембрані є отвори, в ділянці яких м'язові клітини контактують одна з одною за допомогою щільних контактів (нексусів). Навколо м'язових клітин ретикулярні, еластичні та тонкі колагенові волокна утворюють сітку – ендомізій, який поєднує сусідні міоцити. М'язові групи з 10–12 м'язових клітин, у свою чергу, об'єднуються у м'язові пласти, між якими розташована пухка сполучна тканина з кровоносними судинами та нервами.

Скорочується гладка м'язова тканина ритмічно, повільно, але здатна довго знаходитись у стані скорочення не стомлюючись. Повільне скорочення її зумовлено повільним циклом взаємодії міозину з актином. Гладкі м'язи здатні до великої сили скорочень (наприклад, м'язова оболонка вагітної матки під час пологів). Тип скорочення, властивий гладким м'язам, має назву тонічного. Скорочення гладких м'язів внутрішніх органів є мимовільним, тобто не піддається контролю свідомості.

Поперечнопосмугована м'язова тканина (*textus muscularis transverso striatus*). Скелетна м'язова тканина (*textus muscularis skeletate*) становить близько 40% маси тіла дорослої людини. Джерелом розвитку скелетних м'язів є міобласти міотомів дорсальної мезодерми. Ці клітини диференціюються у двох напрямках. Одні здатні зливатися і будувати симпластичні структури – м'язові трубки, які далі формують дефінітивні утвори – міосимпласти. Друга лінія диференціації дає клітинні структури – міосателітоцити.

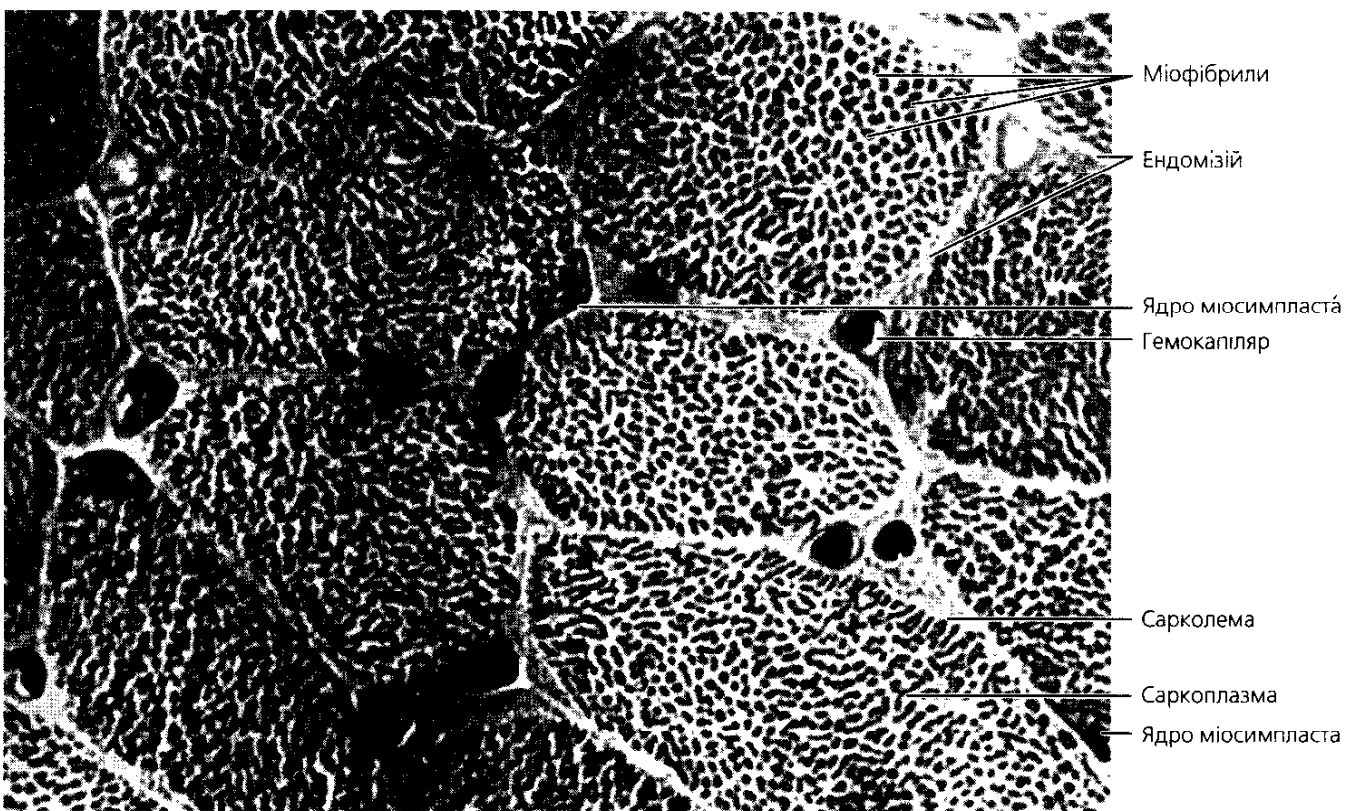
Одиницею будови скелетної м'язової тканини є м'язове волокно – **міосимпласт** з прилеглими до нього клітинами **міосателітоцитами** (рис. 3.44). М'язове волокно має форму циліндра, кінці якого можуть бути заокруглені, скошені або зазубрені. Діаметр волокна 10–150 мкм (10 мкм у новонародженої дитини, 40–80 мкм у дорослих, 150 мкм у тренованої людини, спортсмена). Довжина м'язового волокна часто збігається з довжиною м'яза і може бути різною залежно від розмірів останнього. Наприклад, у кравецькому м'язі людини вона може досягати 12–13 см. Волокно оточене сарколемою (від грецького "саркос" – м'ясо). Сарколема складається із зовнішньої базальної мембрани, яка пов'язана з ретикулярними та тонкими колагеновими волокнами прилеглої сполучної тканини. Внутрішнім шаром сарколеми є плазмолема міосимпласта. Вона бере участь у проведенні імпульсів, які викликають скорочення м'яза.

Між базальною мембраною і плазмолемою міосимпласта розташовані міосателітоцити. Це однадерні клітини, ядра яких подібні до ядер симпласта, але дрібніші, кругліші та світліші. Клітини мають загальні органели, спеціальні органели відсутні. Міосателітоцити – це камбіальні елементи м'язового волокна, за рахунок яких відбувається процес його росту і регенерації.

Цитоплазма міосимпласта має спеціальну назву – саркоплазма. Ядра, чисельність яких може досягати кількох десятків тисяч, розташовані безпосередньо під плазмолемою, мають видовжено-овальну форму, невелику



А



Б

Рис. 3.44. Світлова мікроскопія скелетних м'язових волокон: **А** – поздовжній зріз, $\times 700$; **Б** – поперечний зріз, $\times 1000$

кількість гетерохроматину, в них добре помітні ядерця. У саркоплазмі містяться три групи організованих структур: загальні органели, включення (жирові, вуглеводні та пігментні) і спеціальні органели – міофібрили. Загальні органели розташовуються переважно біля полюсів ядер. Мітохондрії великі, численні, розташовані між міофібрилами. Гранулярна ендоплазматична сітка розвинена слабо. Гладка ендоплазматична сітка досягає значного розвитку, має специфічні будову і функцію й отримала назву «саркоплазматичний ретикулум» (сітка).

Будова міофібрил. Міофібрили (рис. 3.44–3.48) розташовані вздовж м'язового волокна. Довжина їх збігається з довжиною м'язового волокна, товщина становить 1–2 мкм. Міофібрили мають характерну посмугованість (чергування світлих і темних смуг), що зумовлена особливістю їхньої структури та оптичними властивостями. Унаслідок того, що світлі й темні смуги всіх міофібрил окремого м'язового волокна розташовані на одному рівні, все волокно виглядає посмугованим.

У міофібрилі послідовно розташовані темні **анізотропні смуги** (або **диски А**) і **світлі ізотропні** (або **диски І**). Анізотропні диски фарбуються інтенсивніше, ніж ізотропні. У поляризованому світлі темні смуги мають подвійне променезаломлювання – анізотропію, у той час як світлі смуги є однопроменезаломлювальними (ізотропними). У середині кожної І-смуги є тонка темна лінія, яка має назву **телофрагми**, або **лінії Z**. У центрі темної А-смуги можна спостерігати світлішу ділянку – Н-зону, або смужку Гензена, на середині якої розташована тонка темна **лінія М**, або **мезофрагма**. Структурною одиницею міофібрили є **саркомер**, який являє собою ділянку між двома телофрагмами. Телофрагми багаті на глікозаміноглікани, внаслідок чого міофібрили під час мацерації мають здатність розпадатися на окремі саркомери (від грецького “саркос” – м'ясо та “мерос” – частина). Довжина саркомера становить 2–3 мкм. Саркомери – це елементарні скоротливі одиниці міофібрил посмугованих м'язів, які скорочуються завдяки тому, що можуть зменшувати свою довжину в 2 рази. Механізм цього процесу можна уявити собі, якщо розглянути ультраструктуру міофібрил.

Під електронним мікроскопом у ділянці саркомера (рис. 1.11, 3.45) були ідентифіковані поздовжні нитки, або мікрофіламенти, двох типів – тонкі і товсті. Товсті мікрофіламенти локалізуються у середній частині саркомера (в його А-смугі), побудовані вони з білка міозину. Тонкі мікрофіламенти розташовані в І-смугі і частково заходять між товстими мікрофіламентами в А-смугу до зони Н. Одним кінцем вони прикріплюються до телофрагми, а другий кінець у них вільний, у той час як у товстих філаментів обидва кінці вільні. Тонкі мікрофіламенти побудовані з білка актину, а також з тропоміозину і тропоніну. Діаметр тонких мікрофіламентів 5 нм, довжина – 1 мкм. Товсті міозинові мікрофіламенти мають діаметр 10–15 нм і довжину 1,5 мкм. Кількісне відношення міозинових ниток до актинових 1:2 (тобто на один міозиновий мікрофіламент припадає два актинових), а взаємне просторове розміщення гексагональне: на поперечному розрізі тонкі філаменти утворюють шестикут-

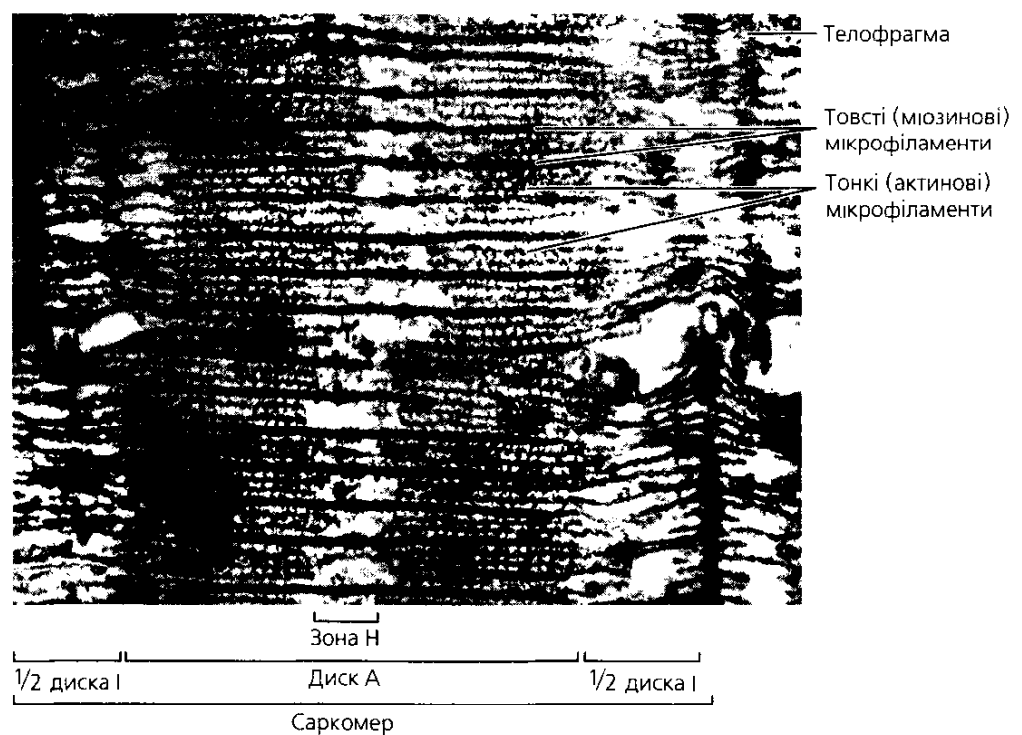
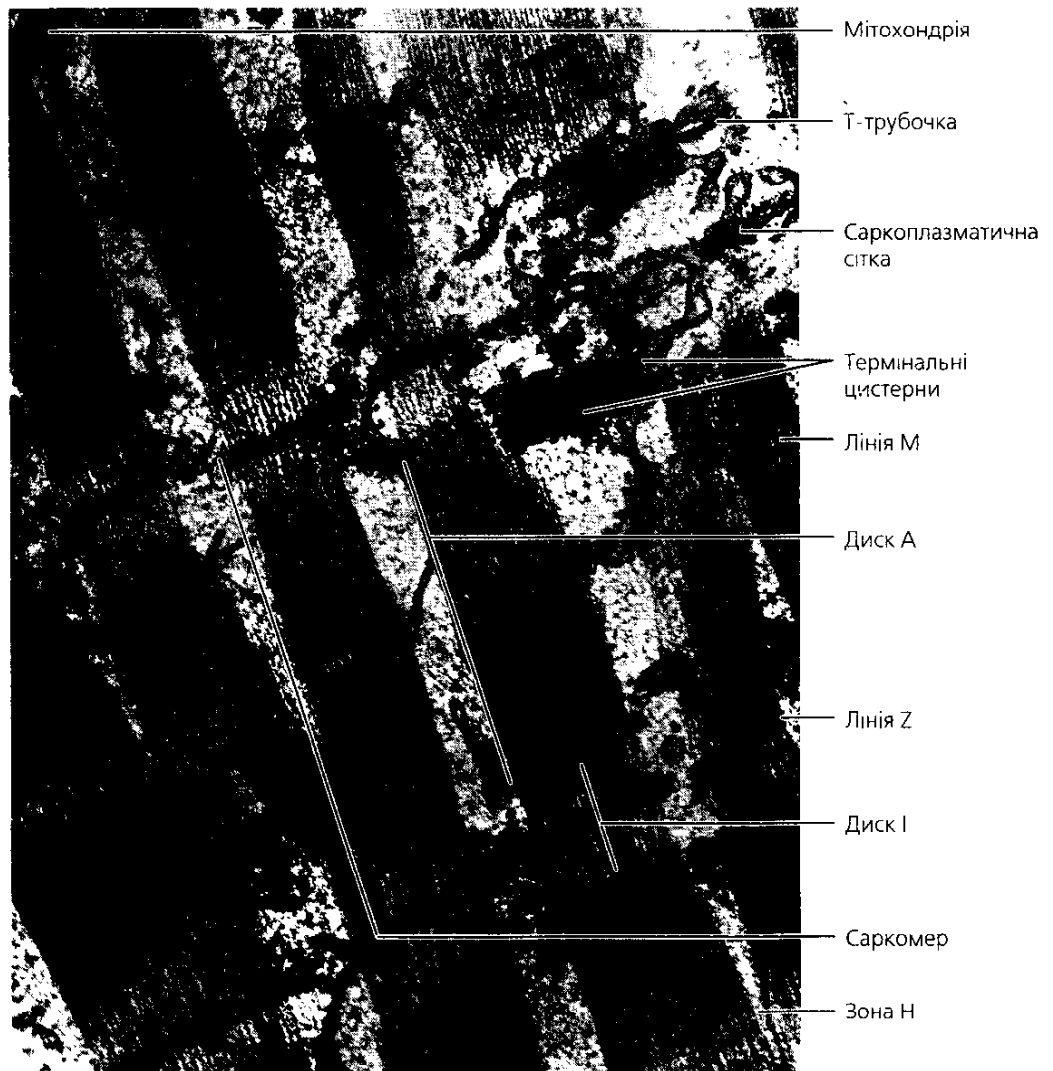


Рис. 3.45. Трансмійсна електронна мікроскопія скелетної м'язової тканини: **A** – поздовжній зріз міофібрил, $\times 25\ 000$; **Б** – фрагмент саркомера, поздовжній зріз, $\times 125\ 000$

ник, у центрі якого розташований товстий філамент (рис. 1.11, З.47). Якщо саркомер перебуває у розслабленому стані, найтемнішими його частинами є так звані зони перекриття, тобто ті частини диска А, в яких містяться товсті й тонкі мікрофіламенти. Зона Н виглядає на цьому фоні світлою, оскільки вона складається лише з товстих міозинових мікрофіламентів. Під час скорочення саркомера актинові мікрофіламенти втягуються у проміжки між міозиновими, а за умови повного скорочення їхні вільні кінці майже досягають середини саркомера. Оскільки довжина тонких мікрофіламентів лишається незмінною, вони, втягуючись між товстими філаментами, тягнуть за собою телофрагми (Z-пластинки), до яких прикріплені, тим самим зближуючи кінці всіх саркомерів. У повністю скороченому саркомері Н-зона, а також І-диски майже зникають, і весь саркомер перетворюється на зону перекриття.

Електронна мікроскопія дозволила встановити, що темна М-лінія в середині Н-зони зумовлена тонкими філаментами, які сполучають серединні ділянки сусідніх товстих філаментів. Електронномікроскопічні дослідження також показали, що Z-лінія зигзагоподібна, а точки прикріплення тонких філаментів на одному боці Z-пластинки розташовані проти проміжків між точками прикріплення актинових мікрофіламентів з другого її боку (тобто сусіднього саркомера). Z-пластинка побудована з так званих Z-філаментів, які сполучаються з утворенням решітки. Z-лінії містять білок альфа-актинін. Окрім того, на електронних мікрофотографіях у зоні перекриття спостерігаються так звані поперечні містки, які сполучають між собою актинові та міозинові філаменти. Положення їх змінюється під час скорочення м'язового волокна.

Саркоплазматична сітка і Т-система (рис. 3.46). Саркоплазматичний ретикулум (сітка) являє собою систему компонентів різної форми – від трубочок до сплющених цистерн, які оточують міофібрили. Комплекс цих компонентів утворює навколо саркомера ніби манжету. Порожнина цієї манжети сполучається з порожнинами манжет того ж рівня навколо сусідніх міофібрил. Таким чином, на будь-якому рівні м'язового волокна усі саркомери, що належать різним міофібрилам, оточені єдиною системою манжетів саркоплазматичної сітки. Кожна манжета складається із трьох компонентів:

- 1) термінальних цистерн (це плоскі резервуари з країв манжети);
- 2) саркотубул (трубочок, що відходять від термінальних цистерн і йдуть назустріч одні одним);
- 3) центральної частини, де саркотубули утворюють численні анастомози, що нагадують мереживо.

У цілому описаний елемент саркоплазматичної сітки має вигляд мереживної манжети або подертого рукава. У ссавців термінальні цистерни проходять на межі А- та І-дисків саркомерів і тому в одному саркомері розташований один цілий елемент (манжета) на рівні диска А і половини двох сусідніх. Інакше кажучи, елементи саркоплазматичної сітки, що оточують А-диски, чергуються з елементами, що оточують І-диски. Елементи навколо І-диска охоплюють кінцеві ділянки суміжних саркомерів.

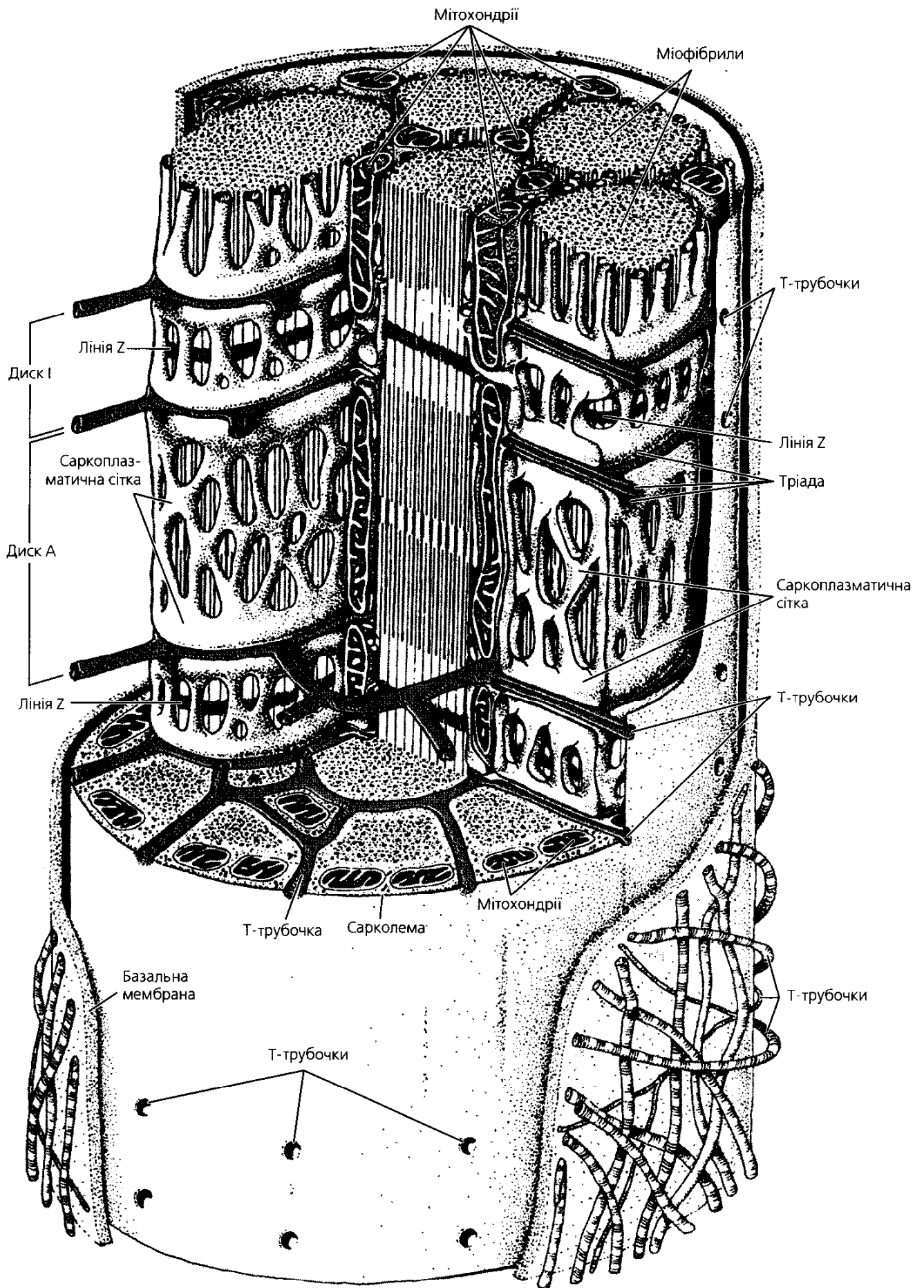


Рис. 3.46. Тривимірне відтворення ультраструктурної організації скелетного м'язового волокна

Між двома сусідніми термінальними цистернами ретикулума розташована поперечна трубочка (Т-трубочка, *tubulus transversalis*). Т-трубочки — це система вузьких каналців, які йдуть від плазмолемі м'язового волокна (як її вгинання) у поперечному напрямку на приблизно рівних відстанях. Всередині волокна Т-трубочки розгалужуються. У м'язах ссавців гілки двох Т-трубочок оточують кожний саркомер на межі між А- та І-дисками і контактують, як уже було згадано, з двома термінальними цистернами саркоплазматичної сітки, утворюючи так звану тріаду. Остання включає одну трубочку і дві цистерни. Значення Т-системи полягає у тому, що по ній нервовий імпульс плазмолемі проникає у глибину м'язового волокна, охоплюючи усі міофібрили. Нервовий імпульс (у вигляді хвилі деполяризації мембрани) спричиняє зміну проникності мембран саркоплазматичної сітки і вихід унаслідок цього іонів кальцію у саркоплазму, де вони необхідні для ініціації скорочення міофібрил. Під час розслаблення м'яза саркоплазматична сітка забезпечує зворотний транспорт іонів кальцію від міофібрил до своїх цистерн, використовуючи для цього фермент АТФ-азу.

Молекулярні механізми скорочення м'язового волокна. Сучасні знання про механізм скорочення м'язового волокна ґрунтуються на уявленні про філаменти двох типів, що зміщуються одні відносно інших. Ці уявлення є основою моделі ковзних ниток, запропонованої Г. Гакслі зі співпрацівниками, на базі електронномікроскопічних досліджень та рентгеноструктурного аналізу. Щоб з'ясувати механізм взаємодії актинових і міозинових філаментів, слід розглянути їхню молекулярну будову (рис. 3.47).

Тонкий філамент являє собою подвійну спіраль, побудовану з двох ланцюжків глобулярних молекул актину (остов філамента). У поздовжніх спіральних жолобках з обох боків від актинових ланцюжків розташовані молекули тропоміозину. До молекул тропоміозину на певних відстанях одна від одної приєднані молекули тропоніну. Тропоміозин разом з тропоніном відіграє основну роль у регуляції взаємодії актину з міозином.

Товсті філаменти складаються з молекул міозину. Кожна молекула має подвійну головку і довгий хвіст і може згинатися у двох місцях так, що головка й проксимальна частина хвоста здатні повертатись, як на шарнірі. У товстому філаменті молекули міозину розташовані паралельно, утворюючи пучок. Половина їх звернена головками до одного кінця філамента, а друга — до іншого. Молекули міозину дещо зсунуті одна відносно іншої і їхні головки розташовуються уздовж товстого філамента, виключаючи його середину (у ділянці М-ліній), де головок немає зовсім. Середня частина товстого філамента побудована лише з хвостів міозинових молекул. На електронних мікрофотографіях головкам молекул міозину відповідають вищезгадані поперечні містки, які під час скорочення м'язового волокна утворюють численні сполучення між товстими і тонкими філаментами. Головки міозину розташовані по спіралі, утворюючи шість поздовжніх рядів. Кожний ряд головок знаходиться навпроти одного з шести тонких філаментів, які оточують один товстий філамент. Під

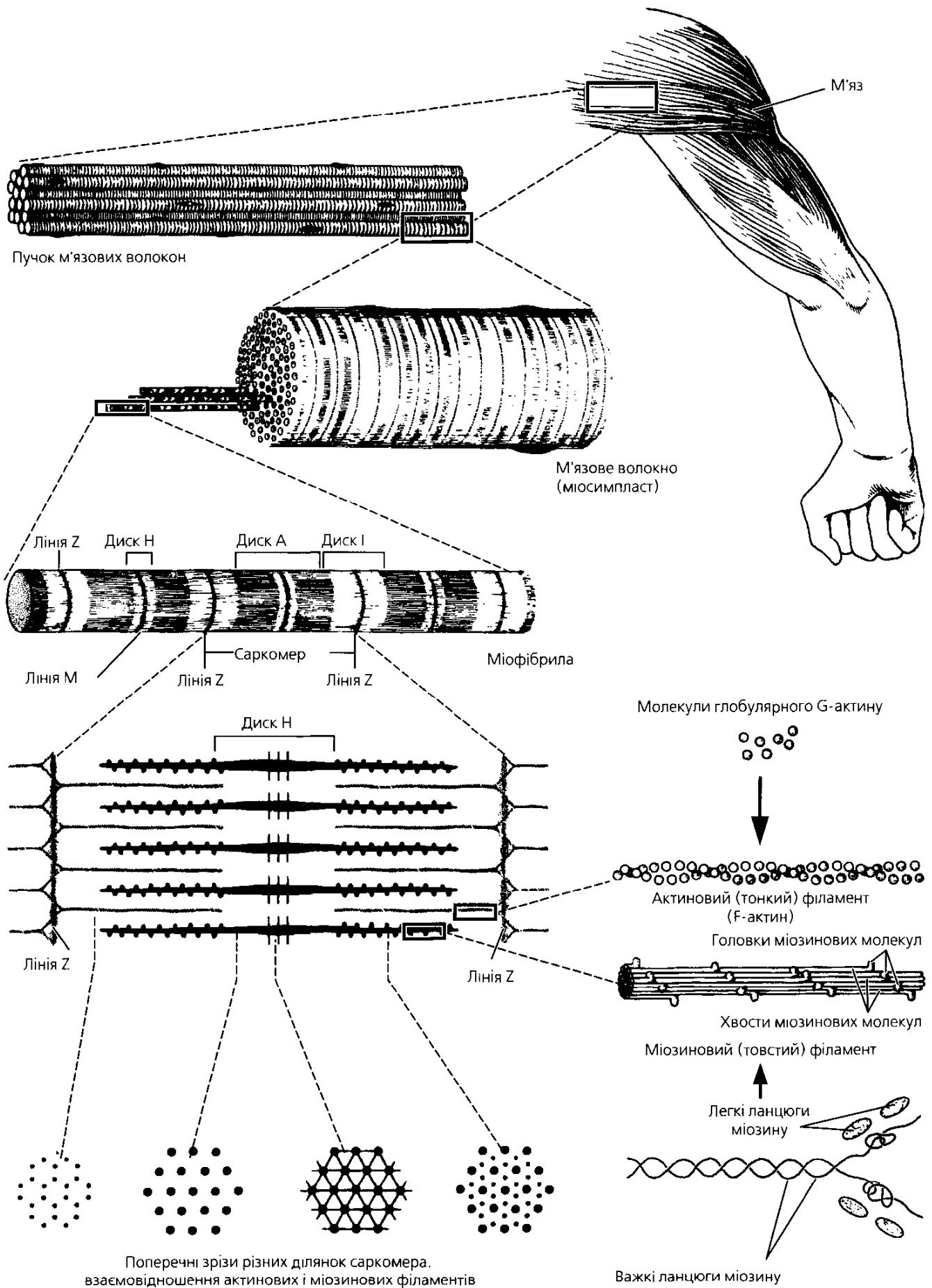


Рис. 3.47. Схема молекулярно-структурної організації скелетного м'яза

час скорочення головки міозину приєднуються до молекул актину в сусідньому тонкому філаменті.

Комплекси тропоніну і тропоміозину діють як своєрідний молекулярний "замикальний пристрій", який під час розслаблення м'язового волокна не дає молекулам актину взаємодіяти з міозиновими головками товстих філаментів. "Відмикають" актин іони кальцію, які звільняються з порожнин саркоплазматичної сітки під час поширення імпульсу по Т-трубочках. Після завершення скорочення іони кальцію швидко транспортуються від міофібрил до саркоплазматичної сітки, де утримуються білком кальсеквестрином. Тоді актин знову замикається і скорочення припиняється. Механізм, за допомогою якого іони кальцію "відмикають" актин, пов'язаний з їхнім приєднанням до тропоніну: молекули тропоміозину у такому разі зсуваються і відкривають ділянки актину, здатні взаємодіяти з головками міозину.

Енергію, необхідну для скорочення м'язів, забезпечує АТФ. Головки міозину здатні зв'язувати молекули АТФ і мають АТФ-азну активність (здатні розщеплювати АТФ). Енергія, що вивільняється, використовується на згинання молекул міозину в "шарнірних" ділянках, їхнє приєднання до актинових філаментів і просування останніх уздовж міозинових мікрофіламентів. Комплекс актину з міозином і АТФ нестабільний і швидко розпадається на актин і міозин-АТФ. Очевидно, поперечні містки відокремлюються у той момент, коли головки міозину зв'язують молекули АТФ. Згідно з розрахунками цей цикл повторюється з величезною швидкістю – 50–100 разів за 1 секунду. Після смерті внаслідок припинення синтезу АТФ у м'язах не лишається молекул, які б зумовлювали відокремлення міозину від актину, і актоміозиновий комплекс стабілізується на кілька годин. Філаменти фіксуються у стані скорочення. Це явище має назву трупного одубіння і зберігається до появи аутолітичних змін, після чого м'язи стають здатними до пасивного розслаблення.

Червоні й білі м'язові волокна. У саркоплазмі міститься розчинний пігментний білок – **міоглобін**. За своєю будовою цей білок дуже близький до гемоглобіну крові і теж здатний зв'язувати кисень і за необхідності віддавати його. Міоглобін зумовлює червоний колір м'язових волокон. Залежно від вмісту саркоплазми (а отже, і міоглобіну), товщини і ферментного складу м'язові волокна поділяють на червоні, білі та проміжні. М'язи людини здебільшого містять усі три типи волокон, але їхнє співвідношення залежить від функції того чи іншого м'яза. Червоні волокна мають незначну товщину, велику кількість міоглобіну в саркоплазмі, численні мітохондрії, багаті на цитохроми. Білі волокна товстіші, вони містять менше міоглобіну та мітохондрій. Волокна третього типу посідають проміжне положення за цими показниками. М'язи, у яких переважають червоні волокна, здатні до тривалішої безперервної активності, ніж м'язи, що складаються переважно з білих волокон, оскільки їхня саркоплазма добре пристосована до забезпечення своїх енергетичних потреб. Білі волокна здатні скорочуватися швидше, ніж

Останні пронизують базальну мембрану та утворюють петлю, яка фіксується до плазмолемі саме у тому місці, де з нею контактують актинові нитки саркомерів. Після виходу за межі базальної мембрани ретикулярні волокна переплітаються з колагеновими волокнами, а останні переходять у сухожилля. Кожне м'язове волокно має самостійну іннервацію й оточене сіткою гемокапілярів. Комплекс волокна з прилеглими елементами пухкої сполучної тканини є структурною і функціональною одиницею скелетного м'яза і має назву **міона**. М'язові волокна об'єднуються у пучки, між якими розташовуються товстіші прошарки пухкої сполучної тканини — **перимізій**. У ньому містяться також і еластичні волокна. Сполучна тканина, що оточує м'яз у цілому, має назву **епімізію**.

Серцева м'язова тканина (*textus muscularis cardiacus*) розглядається у розділі "Серцево-судинна система".

Терміни для запам'ятовування

1. Гладка м'язова тканина.
2. Посмугована м'язова тканина.
3. Скелетна м'язова тканина.
4. Серцева м'язова тканина.
5. М'язова тканина соматичного типу.
6. М'язова тканина ціломічного типу.
7. М'язова тканина вісцерального типу.
8. М'язова тканина неврального типу.
9. М'язова тканина епідермального типу.
10. Гладкий міоцит.
11. Тонкі (актинові) міофіламенти.
12. Товсті (міозинові) мікрофіламенти.
13. Кальмодулін.
14. М'язове волокно.
15. Міосимпласт.
16. Міосателітоцит.
17. Сарколема.
18. Саркоплазма.
19. Саркоплазматична сітка (ретикулум).
20. Міофібрила.
21. Анізотропний диск (А-диск).
22. Ізотропний диск (І-диск).
23. Телофрагма (Z-лінія).
24. Н-зона.
25. Мезофрагма.
26. Саркомер.
27. Актин.
28. Тропоміозин.
29. Тропонін.
30. Міозин.
31. Зона перекриття.
32. Т-трубочка (Т-система).
33. Тріада.
34. Кальсеквестрин.
35. Міоглобін.
36. Червоні м'язові волокна.
37. Білі м'язові волокна.
38. Проміжні м'язові волокна.
39. Тонічний тип скорочення.
40. Тетанічний тип скорочення.
41. Міон.
42. Ендомізій.
43. Перимізій.
44. Епімізій.

червоні, але вони порівняно швидко втомлюються, тому що не можуть довго отримувати достатню кількість енергії.

Функціональні особливості поперечнопосмугованої м'язової тканини. З поперечно-посмугованої м'язової тканини побудовані довільні м'язи кістяка (скелета) людини, скорочення яких залежить від свідомості, на відміну від мимовільного скорочення гладких м'язів. Посмугованим м'язам властивий так званий тетанічний тип скорочення, для якого характерні такі ознаки: скорочення сильні, швидкі (скелетні у 10–25 разів швидші, ніж гладких м'язів), нетривалі. Скелетні м'язи швидше втомлюються і не можуть перебувати у стані скорочення так довго, як гладкі.

Будова м'яза як органа. Окремі посмуговані м'язові волокна об'єднуються сполучною тканиною в орган, який має назву м'яза (рис. 3.47, 3.48). Тонкі прошарки пухкої сполучної тканини між м'язовими волокнами називають ендомізієм. Ретикулярні та колагенові волокна **ендомізію** переплітаються з волокнами сарколеми. На кінці кожного м'язового волокна плазмолема утворює вузькі глибокі вгинання, у які проникають колагенові та ретикулярні волокна.

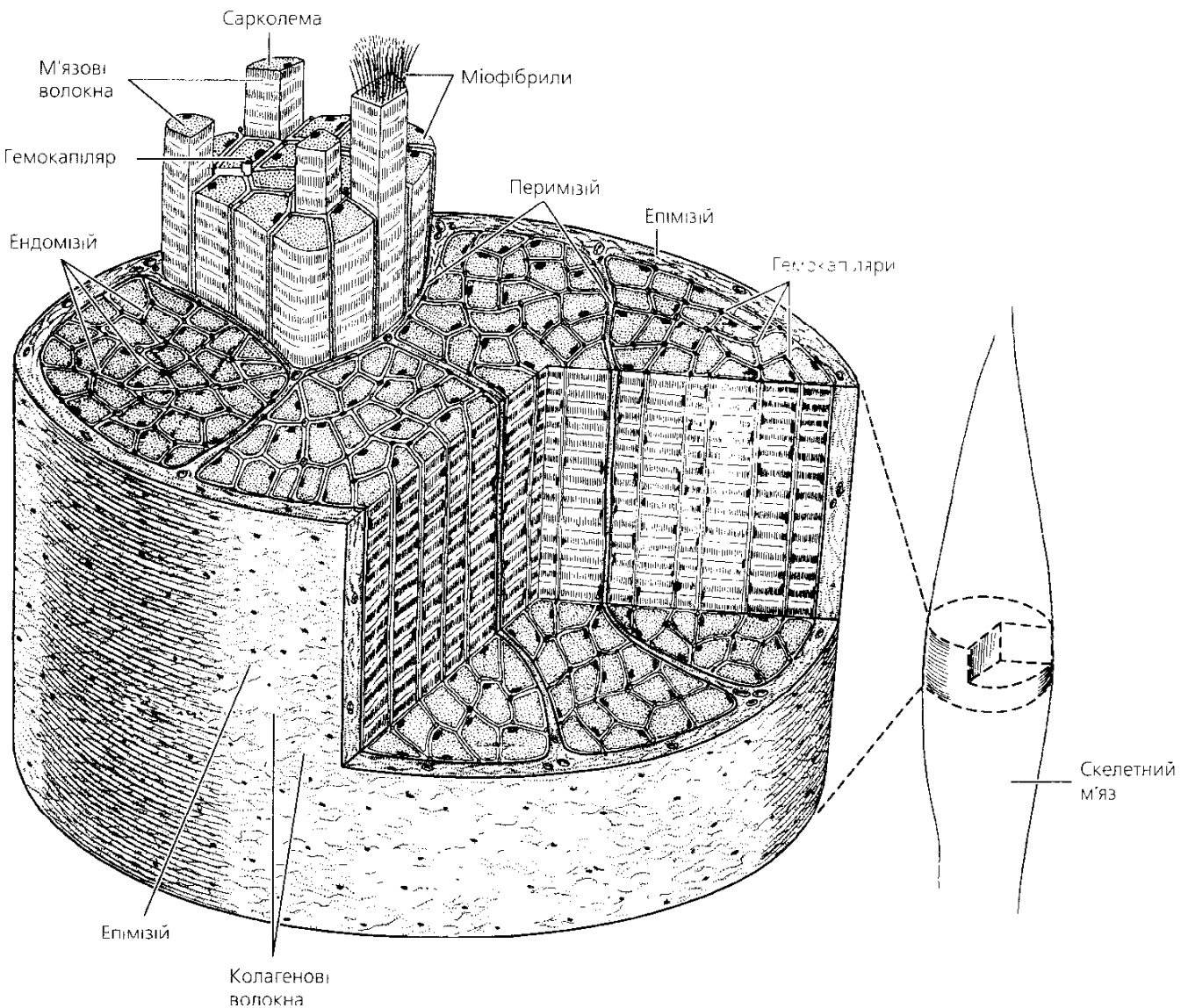


Рис. 3.48. Тривимірна реконструкція м'яза як органа

3.7. НЕРВОВА ТКАНИНА

Нервова тканина (*textus nervosus*) належить до спеціальних тканин, її елементи здатні сприймати подразнення, трансформувати це подразнення у нервовий імпульс, швидко його передавати, зберігати інформацію, продукувати біологічно активні речовини, завдяки чому нервова тканина забезпечує узгоджену діяльність органів і систем організму та його адаптацію до умов зовнішнього середовища. Нервова тканина побудована з нервових клітин (нейронів, нейроцитів) та допоміжних елементів, які об'єднуються під назвою нейроглії (рис. 3.49).

Нейрони (рис. 3.49, 3.50, 3.51) є морфологічними і функціональними одиницями нервової тканини. Складаються з тіла (перикаріону) і відростків. Наявність останніх є найхарактернішою ознакою нервових клітин. Саме відростки забезпечують проведення нервового імпульсу часто на досить значну відстань, тому довжина їх коливається від кількох мікрометрів до 1–1,5 м. Нейрони звичайно не здатні до мітотичного поділу, мають довгий життєвий цикл. Термін їхнього життя збігається із терміном життя індивіду. Але це стосується не всіх клітин. Нещодавно стало відомо, що в дорослих ссавців, із людиною включно, утворюються нові нервові клітини. Але нейрогенез (утворення нейронів зі стовбурових клітин) відбувається лише в двох ділянках: субвентрикулярній зоні мозку та субгранулярній зоні **гіпокампа**. На певних етапах онтогенезу (під час становлення органів центральної нервової системи) відбувається також масова запрограмована (фізіологічна) загибель нейронів. Після народження у людини в середньому за рік гине близько 10 млн клітин, а протягом життя мозок втрачає приблизно 0,1% усіх нейронів (загальна кількість нейронів у людини не менше ніж 10^{12} (трильйон)). Розміри перикаріона нейронів дуже різноманітні – від 5–8 (клітини-зерна мозочка) до 120 мкм (гігантські пірамідні нейрони кори великого мозку). Серед відростків нервових клітин розрізняють аксони і дендрити.

Аксон (нейрит, неврит) – це довгий відросток, довжина якого може сягати 1,5 м. Назва його походить від грецького “аксіс” – вісь. Він завжди у клітині лише один. Діаметр аксона на всій довжині є незмінним, він не розгалужується, але може давати колатералі, що мають інший напрямок. Починається аксон від перикаріона так званим аксонним горбиком – конічною ділянкою цитоплазми, яка не містить хроматофільної субстанції (див. нижче). Закінчується аксон термінальним розгалуженням, що містить синаптичні пухирці. Аксон проводить нервовий імпульс у напрямку від тіла клітини. Експресія нейромодуліну (GAP-43) – специфічного для аксона фосфобілка – є ознакою початку диференціації нейронів. Спочатку утворюються короткі відростки, які потенційно можуть стати або аксоном, або дендритами. Відросток, що нагромаджує білок GAP-43, у подальшому стає аксоном. Об'єм аксона може сягати 99% усього об'єма нейрона.

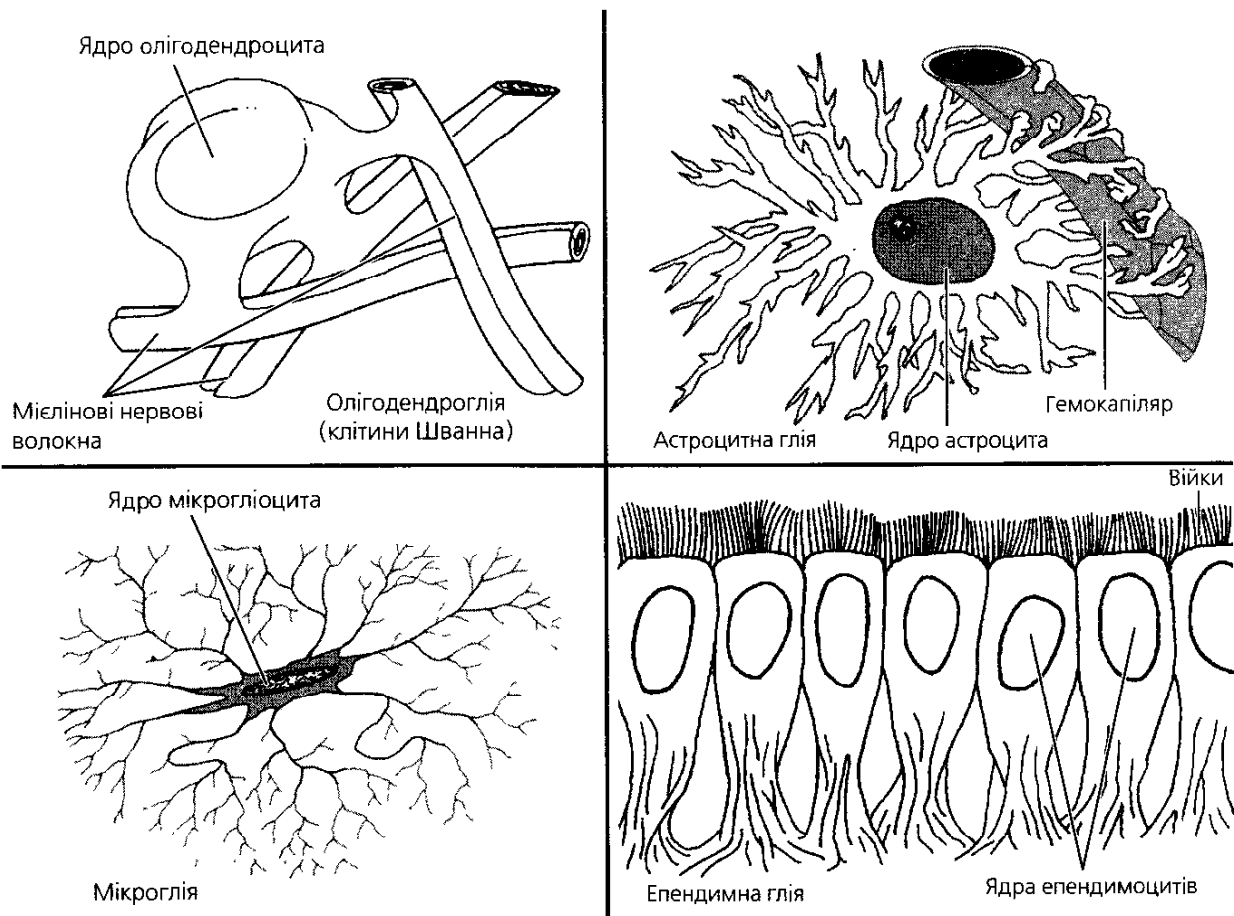
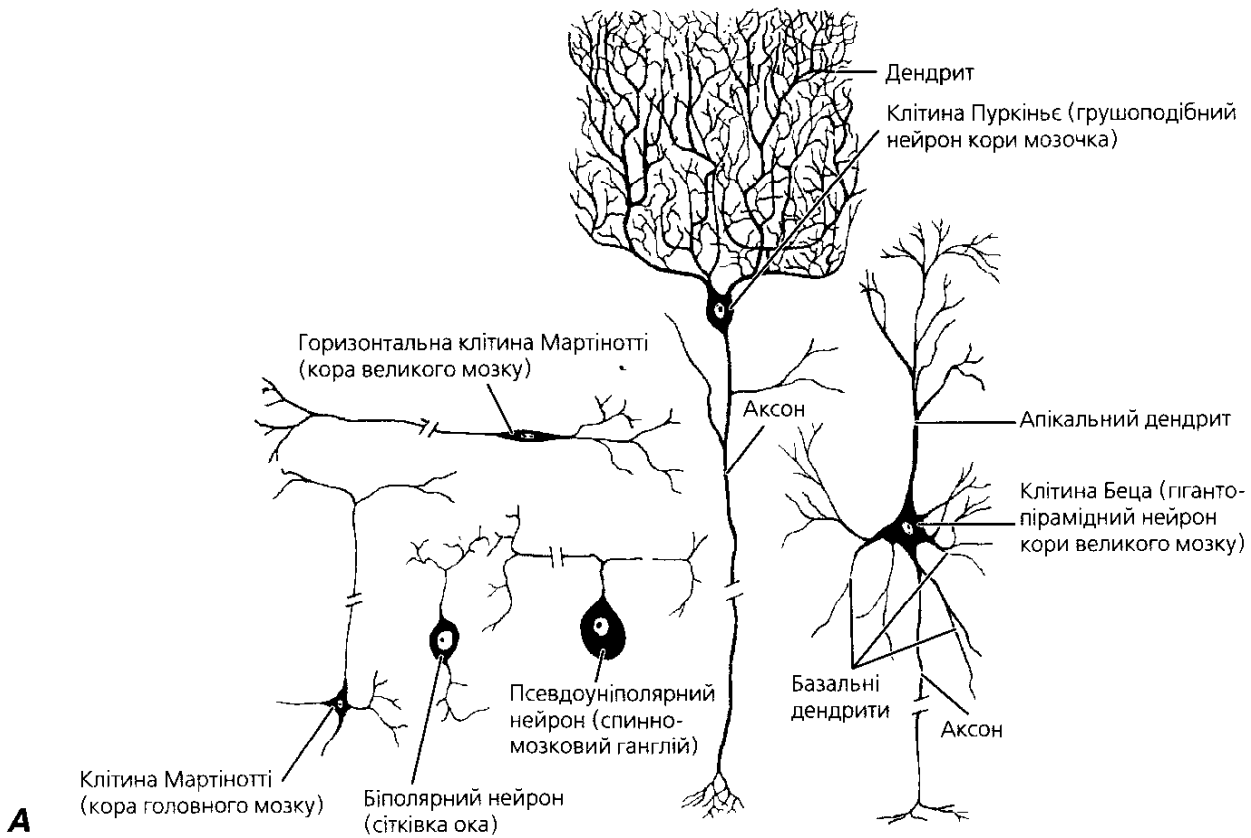
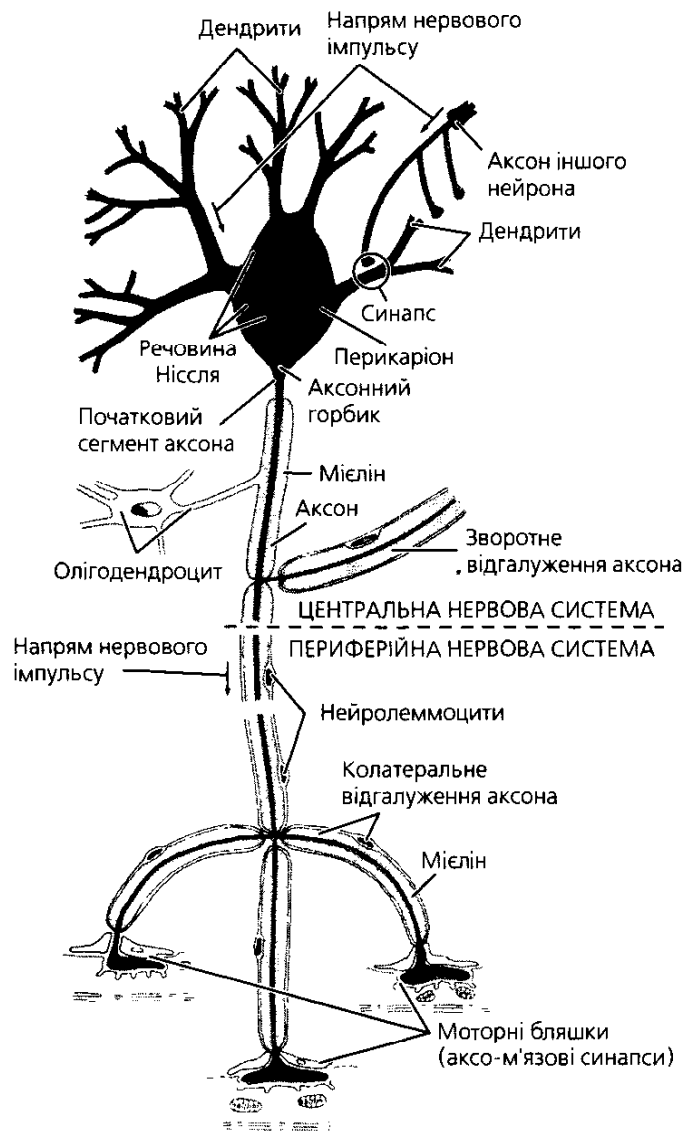
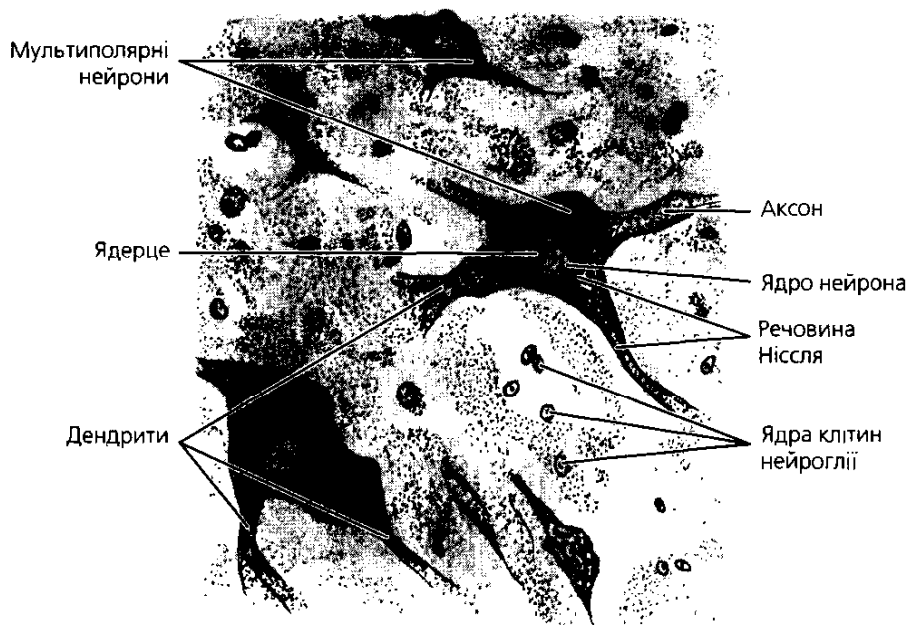


Рис. 3.49. Клітинні елементи нервової тканини: **A** – нейрони (нейроцити); **B** – клітини нейроглії. Співвідношення розмірів клітин не дотримано



А



Б

Рис. 3.50. А – схема структурної організації мультиполярного мотонейрона; **Б** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату нервової тканини: мультиполярні мотонейрони переднього рогу спинного мозку, × 400

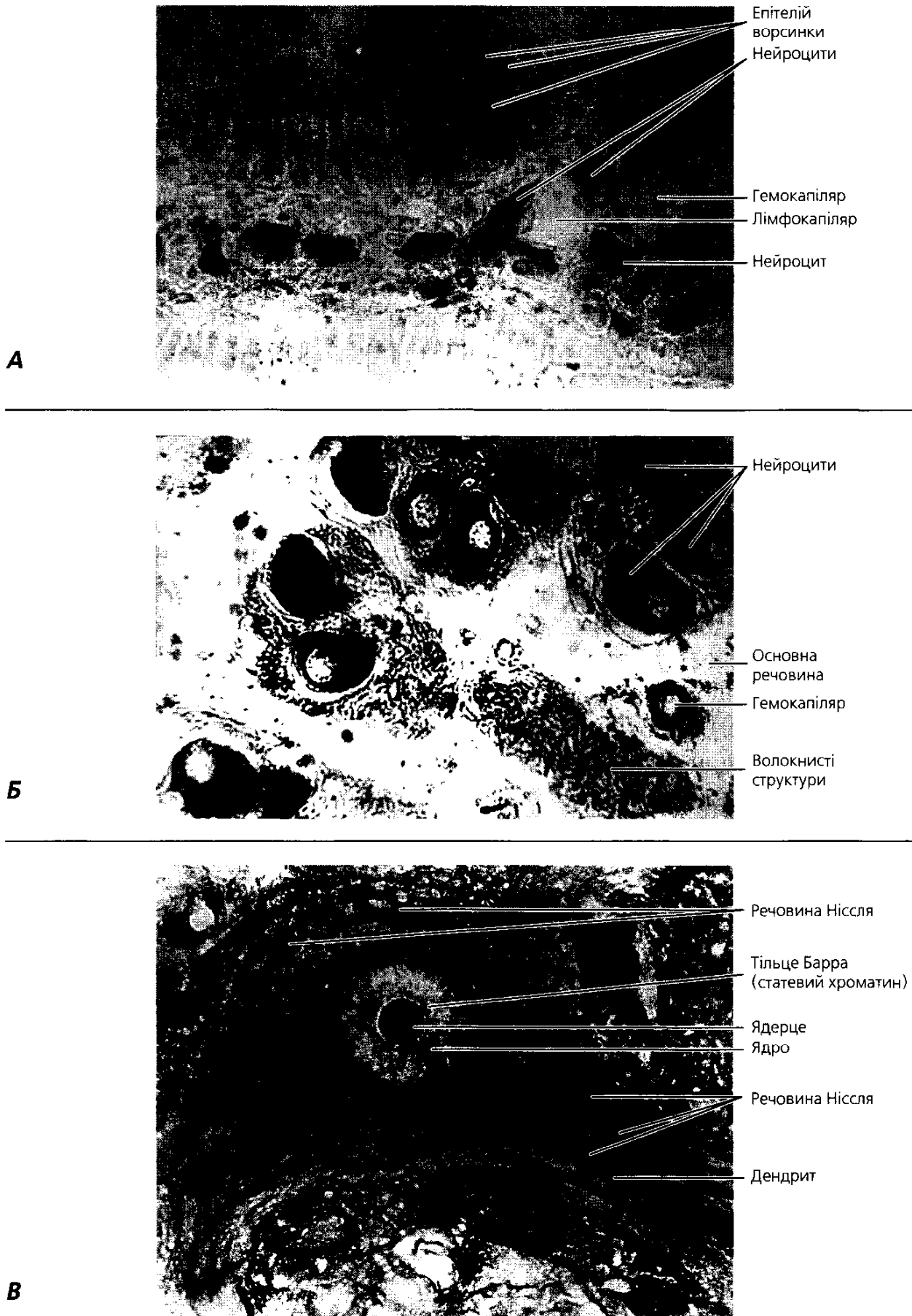


Рис. 3.51. Світлова мікроскопія нейроцитів: **А** – ланцюг нейронів сполучнотканинної стромі ворсинки тонкої кишки, імпрегнація сріблом, $\times 100$; **Б** – нейрони парасимпатичного ганглію підщелепної слинної залози, гістохімічна реакція з конканаваліном **А**, $\times 400$; **В** – мотонейрон переднього рогу спинного мозку, $\times 1200$

Дендрити — це здебільшого короткі відростки (хоча зустрічаються і довгі дендрити), які деревоподібно розгалужуються. Назва їх походить від грецького слова "дендрон" — дерево. Основи дендритів мають конічне розширення. Ці відростки передають нервовий імпульс у напрямку до тіла клітини.

Нервові клітини містять у центрі перикаріона одне велике округле світле ядро з малою кількістю гетерохроматину, одним або кількома ядерецями. Разом з тим у нейронах деяких гангліїв вегетативної нервової системи налічується до 15 ядер. Цитоплазма нервової клітини (нейроплазма) містить три типи організованих структур: загальні органели, включення та спеціальні органели. Включеннями нейроплазми можуть бути вуглеводи (глікоген), пігментні речовини (ліпофусцин, меланін) та різноманітні секреторні продукти (у нейросекреторних клітинах). Спеціальними органелами нейронів є хроматофільна субстанція і нейрофібрили.

Хроматофільна субстанція під світловим мікроскопом має вигляд різних за розмірами і формою грудочок та зерен, які фарбуються базофільно, локалізовані у перикаріоні та дендритах нейронів і ніколи не виявляються в аксонах та їхніх початкових сегментах. Хроматофільну субстанцію уперше описав Ф. Нісслє 1889 р., у зв'язку з чим вона була названа його іменем (речовина Нісслє). Й. Леношек (1895) дав їй назву «тигроїд». Хроматофільну субстанцію також називають базофільною речовиною. Під електронним мікроскопом ця структура виявляється гранулярною ендоплазматичною сіткою з паралельним розташуванням її сплюснених цистерн (так звана ергастоплазма), де інтенсивно синтезується білок, необхідний для функціонування нервової клітини. Хроматофільна субстанція є показником функціонального стану нейрона. Вона може зникати у разі виснаження нервової клітини (так званий хроматоліз, або тигроліз), а потім відновлюватися.

В аксонах, що не містять органел білкового синтезу, цитоплазма постійно переміщується від перикаріона до терміналей із швидкістю 1–3 мм на добу. Це так званий повільний аксонний транспорт, за рахунок якого відбувається транспортування білків, наприклад ферментів, необхідних для синтезу медіаторів у синаптичних закінченнях. Крім того, існує швидкий аксонний транспорт (5–10 мм/год), що переносить переважно речовини, необхідні для реалізації синаптичної функції, дендритний транспорт (швидкість 3 мм/год) і ретроградний потік, за допомогою якого низка компонентів цитоплазми повертається із закінчень у тіло клітини. Транспорт речовин по відростках нейронів забезпечують головним чином мікротрубочки.

У перикаріоні і дендритах мікротрубочки не мають спрямованої орієнтації, в той час як в аксоні вони (+)-кінцем обернені до терміналей, а (–)-кінцем — до перикаріона. Характер орієнтації мікротрубочок має важливе значення для розподілу різних органел у відростках нейрона. До (+)-кінця рухаються мітохондрії і секреторні пухирці, а до (–)-кінця — рибосоми, мультівезикулярні тільця, елементи комплексу Гольджі. Стабілізацію і паралельне розташування мікротрубочок забезпечує білок Тау. Його надмірне фосфорилування призводить до дезорієнтації нейротрубочок і є однією з причин розвитку хвороби Альцгаймера.

Нейрофібрили можна виявити у цитоплазмі у випадку імпрегнації солями срібла. Вони мають вигляд тонких ниток діаметром 0,3–0,5 мкм, утворюють щільну сітку в перикаріоні і мають паралельну орієнтацію у складі дендритів та нейритів, включаючи їх найтонші кінцеві розгалуження. Методом електронної мікроскопії виявлено, що нейрофібрилам відповідають пучки нейрофіламентів (проміжних мікрофіламентів) діаметром 6–10 нм і нейротубули (мікротрубочки) діаметром 24 нм. Мікрофіламенти і мікротрубочки належать до системи цитоскелета нейронів. У складі останнього міститься також білок спектрин, який є аналогом спектрину еритроцитів.

Морфологічна класифікація нейронів ґрунтується на кількості відростків. За цією ознакою нервові клітини поділяють на такі різновиди:

- 1) уніполярні (мають єдиний відросток, який є аксоном);
- 2) біполярні (мають два відростки – аксон і дендрит);
- 3) псевдоуніполярні (мають один відросток, який на певній відстані від тіла клітини поділяється на аксон і дендрит, так що фактично клітина має два відростки, як і біполярна);
- 4) мультиполярні (мають багато відростків, один з яких є аксоном, а всі інші дендритами).

В організмі людини переважна більшість нейронів є мультиполярними; біполярні клітини є лише у сітківці ока і в гангліях присінково-завиткового нерва, а псевдоуніполярні – у спинномозкових вузлах. Уніполярні клітини в тілі людини не виявлені. Один відросток мають лише нейробласти – малодиференційовані нервові клітини.

Функціональна класифікація нейронів ґрунтується на функції нервової клітини у складі рефлекторної дуги. Згідно з цією класифікацією розрізняють такі види нейронів:

- 1) аферентні (рецепторні, чутливі) сприймають подразнення і трансформують його у нервовий імпульс;
- 2) асоціативні (вставні) передають нервовий імпульс між нейронами;
- 3) еферентні (моторні, рухові, секреторні) забезпечують передачу нервового імпульсу на робочу структуру.

Рефлекторна дуга – це ланцюжок нервових клітин, який передає нервовий імпульс від чутливого нервового закінчення (рецептора) до рухового нервового закінчення (ефектора), що розташоване у робочому органі. Найпростіша рефлекторна дуга складається із двох нейронів: аферентного, дендрит якого закінчується рецептором, а аксон передає імпульс на дендрит еферентного нейрона; еферентного, який своїм аксоном передає імпульс до ефектора у робочому органі. Складні рефлекторні дуги мають між аферентним і еферентним нейронами одну або кілька асоціативних нервових клітин. Нервове збудження по рефлекторній дузі передається лише в одному напрямку, що має назву фізіологічної (або динамічної) поляризації нейронів. Ізольований нейрон, як показав О.І. Бабухін, здатний проводити імпульс у будь-якому напрямку. Однонаправленість передачі імпульсу в

межах рефлекторної дуги зумовлена структурою міжнейронного контакту, що має назву синапса.

Синапси. У складі синапса (рис. 3.52, 3.53) є дві частини – пресинаптична та постсинаптична, між якими розташована синаптична щілина. Пресинаптична частина (або полюс) утворена термінальною гілочкою аксона тієї нервової клітини, яка передає імпульс. Вона здебільшого розширена у вигляді гудзика або бутона квітки, вкрита пресинаптичною мембраною. У цьому полюсі розташовані мітохондрії та синаптичні пухирці, які містять так звані медіатори (нейротрансмітери). Останні сприяють передачі нервового імпульсу на постсинаптичну частину. Синаптичні пухирці різняться розмірами, ультраструктурою і хімічним складом: маленькі прозорі (30–60 нм), великі електронно-щільні (80–150 нм), прозорі пухирці з щільною гранулою (50–90 нм). Найпоширеніші нейромедіатори перераховані у табл. 22. Дофамін, гліцин та гамааміномасляна кислота є гальмівними медіаторами. Дослідженнями останніх років показано, що недостатня секреція дофаміну призводить до розвитку паркінсонізму. Пресинаптична мембрана містить електронно-щільні частинки діаметром 60 нм, які пов'язані між собою мікрофіламентами та утворюють пресинаптичну решітку для пухирців. Очевидно, остання визначає місця контакту синаптичних пухирців з пресинаптичною мембраною. Цитоплазматичний бік пресинаптичної мембрани містить також невеликі скупчення матеріалу середньої електронної щільності.

Постсинаптична частина синапса може містити значні скупчення електронно-щільного матеріалу. У такому разі вона відрізняється за зовнішнім виглядом від пресинаптичної частини (так звані асиметричні синапси). Електронно-щільний матеріал у постсинаптичній частині може також розміщатися окремими плямами, які нагадують топографію плям у пресинаптичній частині (симетричні синапси). Постсинаптична мембрана містить у своєму складі специфічний білок – рецептор медіатора, за участю якого реалізується вплив нейротрансмітера на постсинаптичну частину.

Синаптична щілина має розміри 20–30 нм, заповнена тканинною рідиною. Вона може містити електронно-щільні частинки або ниткоподібні структури, що розташовані на поверхні обох синаптичних мембран на зразок

Таблиця 22. Найпоширеніші нейротрансмітери

Малі молекули	Катехоламіни	Нейроактивні пептиди
Глютамат	Дофамін	Субстанція Р
ГАМК (γ-аміномасляна кислота)	Норадреналін	Енкефалін
Гліцин	Серотонін	Ендорфін
Ацетилхолін	Гістамін	Вазопресин
		Вазоактивний інтестинальний пептид

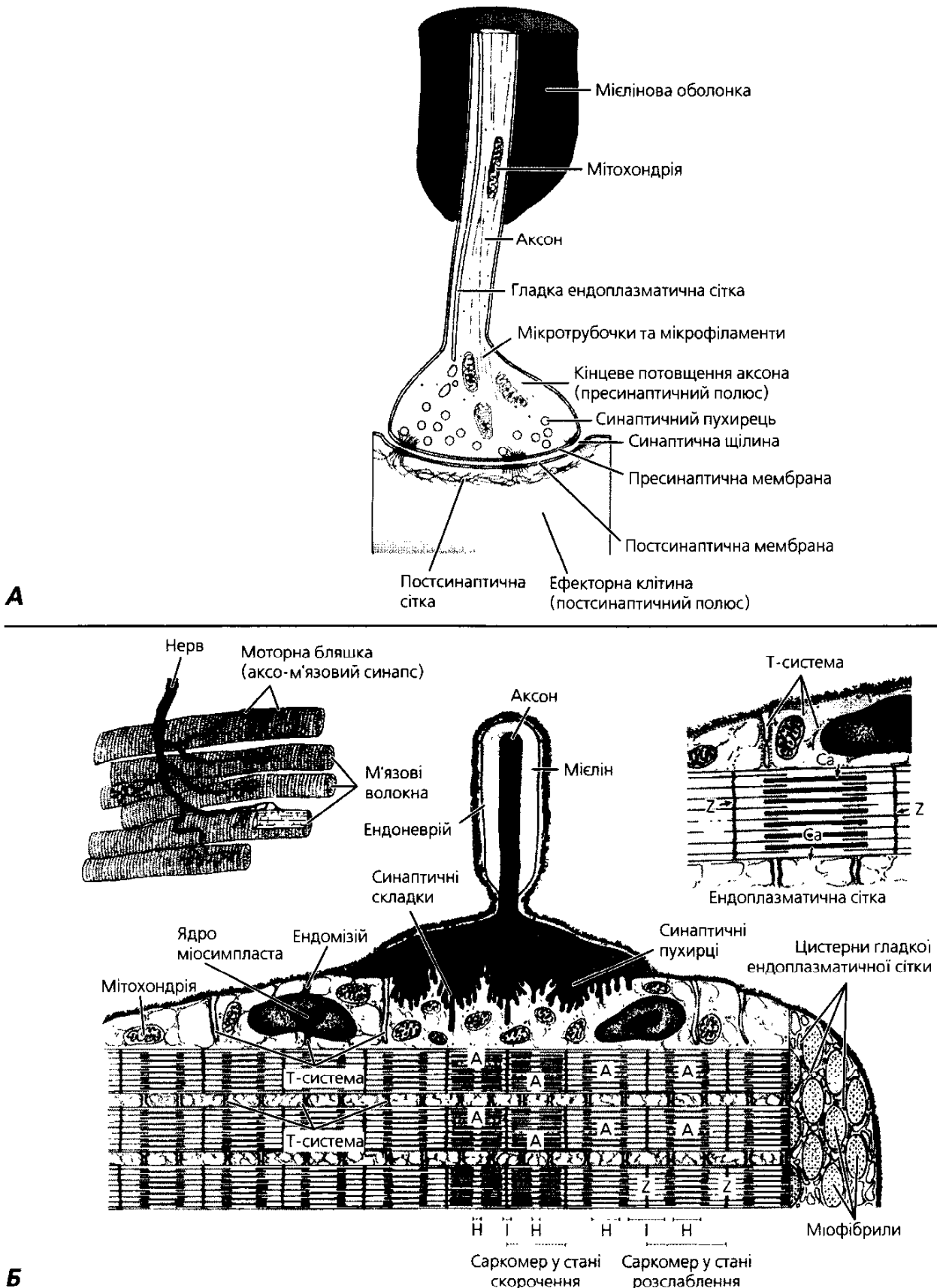
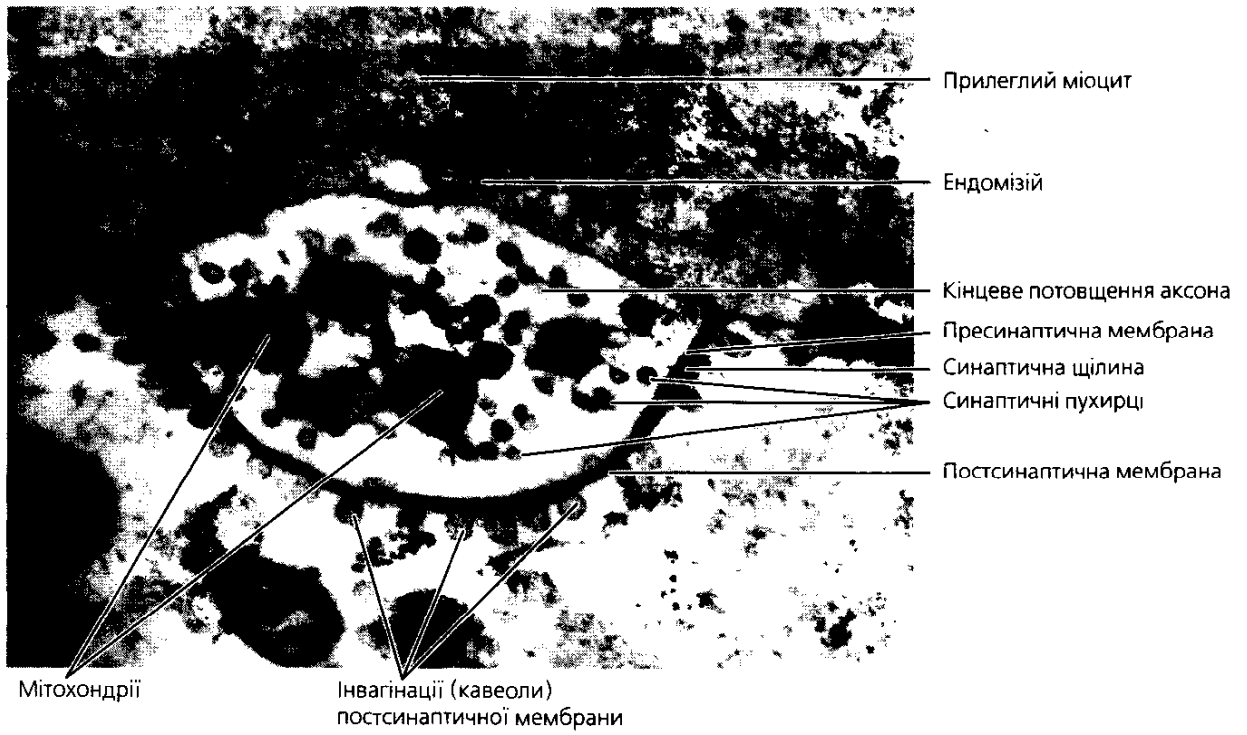
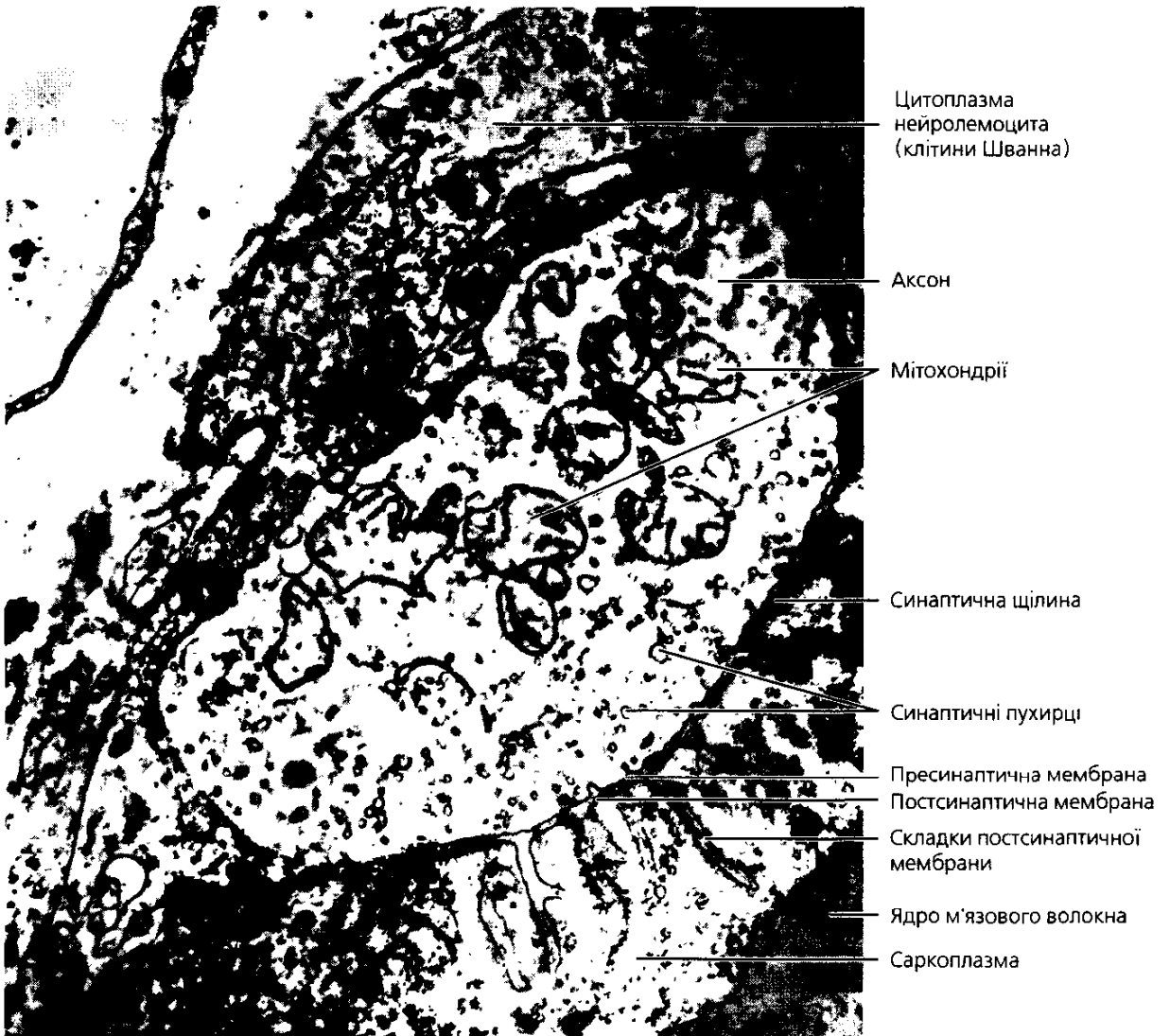


Рис. 3.52. Синаптичні контакти: **А** – загальний принцип структурної організації синапса; **Б** – схема нейром'язового синапса з ілюстрацією механізму м'язового скорочення: нервовий імпульс зумовлює викидання ацетилхоліну з синаптичних пухирців у синаптичну щілину, що призводить до підвищення проникності мембран Т-системи для іонів Ca^{2+} , які, у свою чергу, запускають механізм взаємного ковзання актинових та міозинових філаментів і скорочення саркомерів



A



B

Рис. 3.53. Трансмисійна електронна мікроскопія ділянки синаптичних контактів: **A** – синапс між симпатичним нервовим волокном та гладким міоцитом, $\times 45\ 000$; **B** – моторна бляшка (аксо-м'язовий синапс) у скелетному м'язі, $\times 33\ 000$

щетини у щітці. Можливо, така будова забезпечує утримання пре- і постсинаптичних мембран разом.

Під час надходження нервового імпульсу до закінчення пресинаптичного нейрона синаптичні пухирці зливаються з пресинаптичною мембраною, їхній вміст виливається у синаптичну щілину і медіатор діє на постсинаптичну мембрану. Мембрана самих пухирців використовується повторно.

Функціонально розрізняють 2 види синапсів – збудливі та гальмівні. Морфологічні типи синапсів розрізняють залежно від того, які частини нейронів контактують між собою: аксодендритні (аксон першого нейрона передає імпульс на дендрит другого); аксосоматичні (аксон першого нейрона передає імпульс на тіло другого); аксо-аксонні (терміналі аксона першого нейрона закінчуються на аксоні другого). Вважають, що аксо-аксонні синапси виконують гальмівну функцію. Крім того, між деякими нейронами знайдені дендро-дендритні, а також дендросоматичні синапси. Таким чином, будь-яка частина нейрона може утворювати синапс з будь-якою частиною іншого нейрона.

Крім описаних хімічних, або відкритих, синапсів існують так звані електричні, або закриті, безпухирцеві синапси. Останні не мають синаптичної щілини, в них відсутні також синаптичні пухирці. У людини вони виявлені між нейронами мозочка.

Нейроглія. Нейрони існують у тісному генетичному, структурному та функціональному зв'язку з нейроглією. Цей термін, який був запропонований Р. Вірховим у 1846 р., означає у буквальному перекладі “нервовий клей”, а насправді це середовище, що оточує нейрони. Побудована нейроглія з клітин. Її функції: опорна, розмежувальна, трофічна, секреторна, захисна.

Усі різновиди клітин нейроглії поділяють на дві групи: макроглію та мікроглію. У свою чергу, серед макрогліоцитів розрізняють епендимоцити, астроцити та олігодендроцити і, як різновид останніх у складі периферійної нервової системи, нейролемоцити (клітини Шванна) (рис. 3.49). Макроглія походить, як і нейрони, з нервової трубки, а мікроглія – із моноцитів і належить до макрофагічної системи (табл. 23).

Епендимоцити утворюють щільний, епітеліоподібний пласт клітин, які вистеляють спинномозковий канал і всі шлуночки мозку. Епендимоцити виникають першими у процесі гістогенезу нервової тканини з гліобластів нервової трубки. На цій стадії розвитку вони виконують розмежувальну й опорну функції. На поверхні клітин, звернених у порожнину каналу нервової трубки, містяться війки, яких може бути до 40 на одну клітину. Вважають, що війки сприяють рухові рідини у порожнинах мозку. Від базального кінця епендимоцита відходять довгі відростки, які розгалужуються і перетинають усю нервову трубку, утворюючи її опорний апарат. На зовнішній поверхні трубки ці відростки утворюють поверхневу гліальну пограничну мембрану, яка відмежовує нервову трубку від інших тканин.

Після народження епендимоцити виконують лише функцію вистилання порожнин мозку. Війки в епендимоцитах поступово втрачаються і зберігаються

Таблиця 23. Походження та головні функції клітин нейроглії

Типи гліоцитів	Походження	Локалізація	Головні функції
Олігодендроцит	Нервова трубка	Центральна нервова система	Утворення мієліну, електрична ізоляція
Нейролемоцит (клітина Шванна)	Нервова трубка	Периферійна нервова система	Утворення мієліну, електрична ізоляція
Астроцит	Нервова трубка	Центральна нервова система	Опорна, метаболічна, гематоенцефальний бар'єр, участь у відновних процесах
Епендимоцит	Нервова трубка	Центральна нервова система	Вистелення порожнин центральної нервової системи
Мікроглія	Стовбурові кровотворні клітини червоного кісткового мозку	Центральна нервова система	Макрофагічна активність

лише у деяких ділянках, наприклад, у водопроводі мозку. Деякі епендимоцити виконують секреторну функцію. Наприклад, епендимоцити субкомісурального органа продукують секрет, який, можливо, бере участь у регуляції водного обміну. Особливу будову мають епендимоцити, що вкривають судинні сплетення шлуночків мозку. Цитоплазма базального полюса цих клітин утворює численні глибокі складки, містить великі мітохондрії і різні включення. Епендимоцити судинних сплеть мозку беруть активну участь в утворенні спинномозкової рідини та регуляції її складу.

Астроцити утворюють опорний апарат центральної нервової системи. Це невеликі клітини зірчастої форми з численними відростками, які розходяться у різні боки. Розрізняють протоплазматичні та волокнисті (фібрилярні) астроцити; існують також і перехідні форми астроцитів (волокнисто-протоплазматичні). Протоплазматичні астроцити локалізуються переважно у сірій речовині мозку. Розміри їх 15–25 мкм. Відростки короткі і товсті, розгалужені. На імпрегнованих солями металів препаратах ці клітини нагадують зарості чагарника. Волокнисті астроцити переважно розташовані у білій речовині мозку. Відростки їх довгі, прямі, слабо або зовсім нерозгалужені, на поперечному розрізі круглої або овальної форми.

Відростки астроцитів закінчуються на судинах, нейронах, базальній мембрані, яка відокремлює мозкову тканину від м'якої мозкової оболонки. У всіх випадках відростки розширюються на кінці і розплющуються на поверхні капіляра або нейрона, вкриваючи значну її частину й утворюючи так звану астроцитарну ніжку. Ніжки астроцитів контактують між собою і формують майже суцільну обгортку навколо капіляра або нейрона (лишаються вільними лише синаптичні контакти), входячи до складу гематоенцефального бар'єру.

Дослідженнями останніх років встановлено, що клітини астроцитної глії гіпокампа та навколошлуночкової ділянки мозку стимулюють у дорослих ссавців утворення нейронів зі стовбурових нейральних клітин усіх мозкових ділянок.

У цитоплазмі астроцитів містяться фібрили, які складаються з мікрофіламентів. Кожний пучок мікрофіламентів починається у ніжці, йде через відросток до навколоядерного простору, а потім у другий відросток, доходячи до його кінця. Таким чином, цитоплазма астроцитів заповнена прямими або трохи звивистими пучками проміжних мікрофіламентів діаметром 8–9 нм. Очевидно, ці структури забезпечують міцність відростків астроцита. Ядро астроцита велике, світле. Цитоплазма також досить світла, тому що містить мало рибосом та елементів гранулярної ендоплазматичної сітки. У нервовій тканині трапляються астроцити, що дегенерують. Ймовірно, що процес загибелі і новоутворення астроцитів збалансований і популяція цих клітин може повільно відновлюватися.

Олігодендроцити – найчисленніша група гліоцитів. Вони відрізняються невеликими розмірами, наявністю коротких, дуже тонких відростків. Тіла їх мають багатокутну або овальну форму. Олігодендроцити оточують тіла нейронів та їхні відростки на всій довжині, локалізуються як у центральній, так і периферійній нервовій системі. Щільність цитоплазми клітин олігодендроцитів наближається до цього показника нервових клітин. Цитоплазма олігодендроцитів не містить нейрофіламентів. Функції цих клітин дуже різноманітні: трофічна, ізолювальна, участь у водно-сольовому обміні, процесах дегенерації і регенерації нервових волокон. Олігодендроцити, які утворюють оболонки навколо відростків нервових клітин, мають назву нейролемоцитів (клітин Шванна).

Мікроглія – сукупність маленьких клітин з двома-трьома відростками, які мають на своїй поверхні короткі вторинні і третинні розгалуження. Ядра клітин мікроглії витягнутої або трикутної форми, багаті на гетерохроматин. У разі подразнення нервової тканини (запалення, рана) клітини мікроглії змінюються – збільшується об'єм ядра і цитоплазми, клітини стають круглими, рухомими, втягують свої відростки. Подібно до інших макрофагів мікроглію наповнюють фагоцитованим матеріалом. У такому вигляді їх називають зернистими кулями. Останнім часом показана здатність мікроглії брати участь у синтезі білків-імуноглобулінів (антитіл).

Нервові волокна – це відростки нервових клітин, укриті оболонками. Залежно від будови оболонки вони поділяються на дві основні групи – мієлінові та безмієлінові (рис. 3.54, 3.55, 3.56, 3.57). І ті, й інші побудовані з осьового циліндра, який є відростком нервової клітини та оболонки, утвореної клітинами олігодендроцитів (нейролемоцитами).

Мієлінові нервові волокна мають досить складну будову. Вони є як у центральній, так і в периферійній нервовій системі, тобто у складі головного і спинного мозку, а також у складі периферійних нервів. Це товсті волокна, діаметр їхнього поперечного перерізу коливається від 1 до 20 мкм. Вони побудовані з осьового циліндра, мієлінової оболонки, нейролеми та базальної мем-

брани. Осьовий циліндр – це відросток нервової клітини, яким частіше буває аксон, але може бути і дендрит. Він складається з нейроплазми, яка містить поздовжньо орієнтовані нейрофіламенти і нейротубули, а також мітохондрії. Осьовий циліндр укритий аксолемою (продовженням клітинної мембрани), яка забезпечує проведення нервового імпульсу.

Мієлінова оболонка – це муфта товщиною від 0,3 до 15–20 мкм, яка покриває осьовий циліндр уздовж. Вона відсутня у місці відходження відростка від перикаріона, в ділянці термінальних розгалужень аксона і в ділянках, які мають назву вузлів (перетяжок) Ранв'є (рис. 3.54). Ділянка волокна між двома сусідніми вузлами називається міжвузловим сегментом. Довжина останнього – від кількох мікрометрів до кількох міліметрів. Вузлова перетяжка має розміри 0,25–1 мкм.

Мієлінова оболонка містить ліпіди і тому фарбується у чорний колір у разі обробки осмієвою кислотою. На певній відстані одна від одної у темній мієліновій оболонці розташовуються вузькі світлі лінії, що йдуть у косому напрямку. Це так звані насічки мієліну Шмідта–Лантермана. За допомогою електрон-

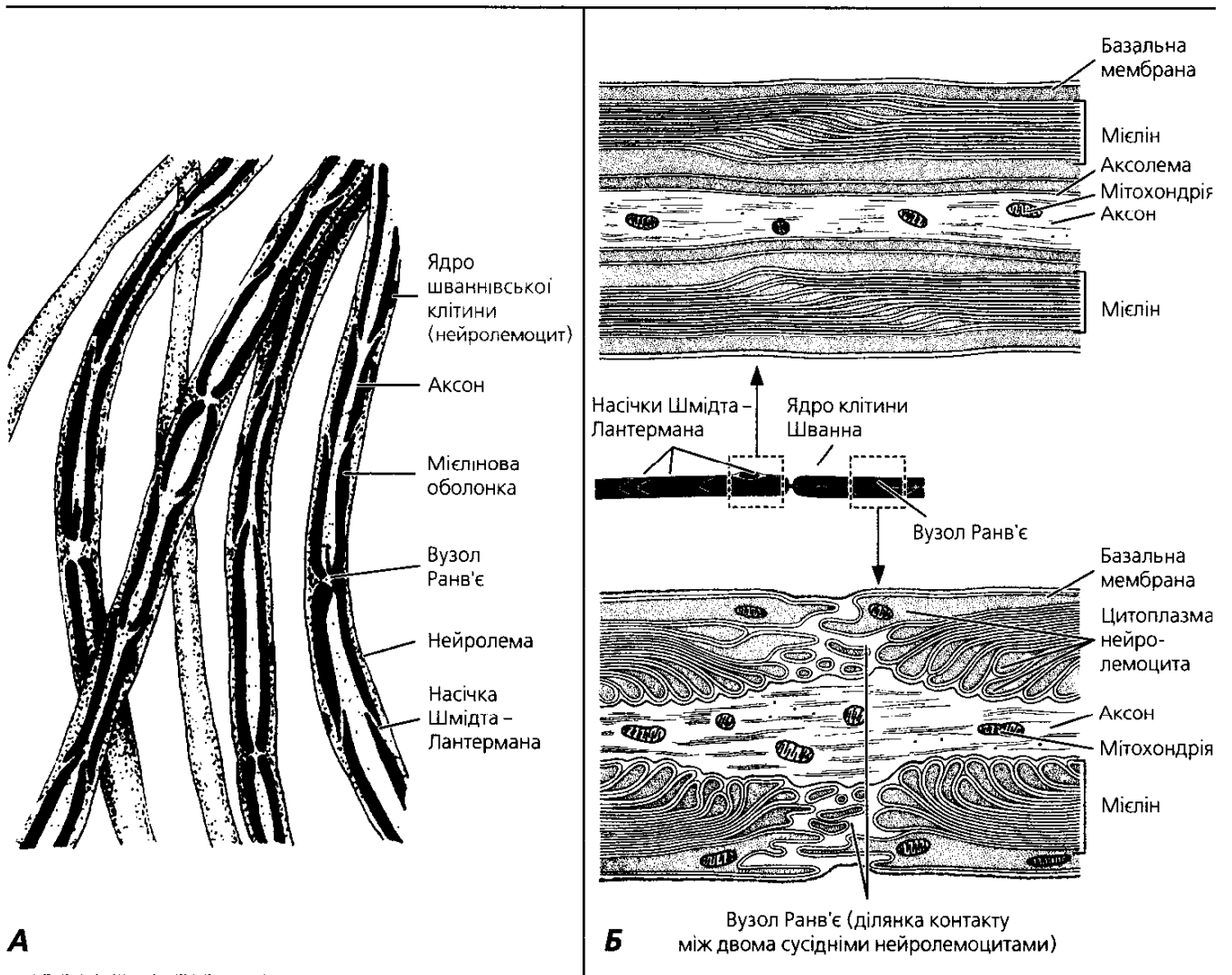


Рис. 3.54. Мієлінові нервові волокна: **А** – напівсхематичне відтворення розщипаного гістологічного препарату, імпрегнація осмієм, $\times 600$; **Б** – схема, що ілюструє будову вузлів Ранв'є та насічок Шмідта–Лантермана

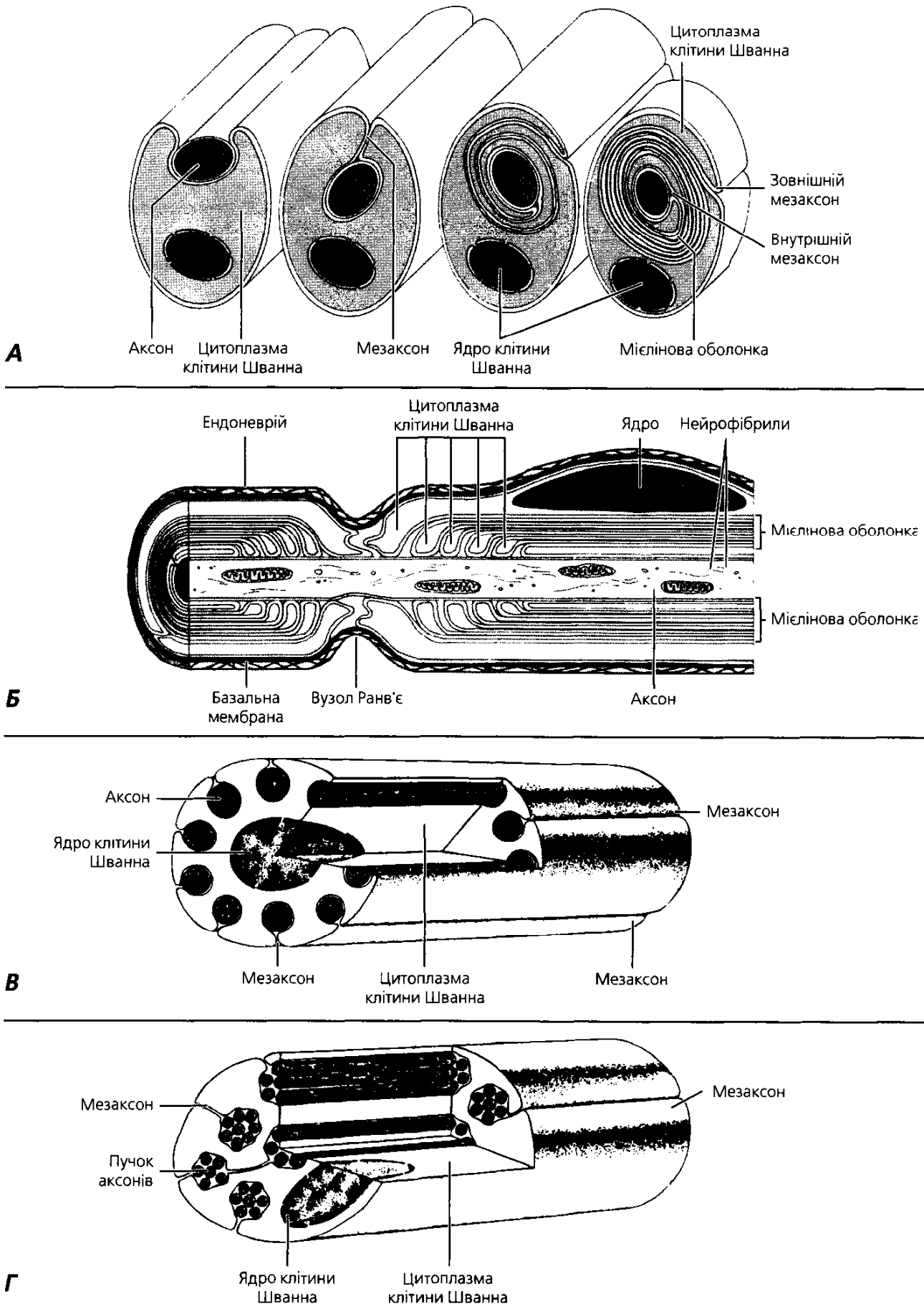


Рис. 3.55. Тривимірна реконструкція нервових волокон: **А** – послідовні фази формування мієлінової оболонки; **Б** – ділянка вузла Ранв'є мієлінового нервового волокна; **В** – безмієлінове нервове волокно з ізольованими аксонами; **Г** – безмієлінове волокно кабельного типу

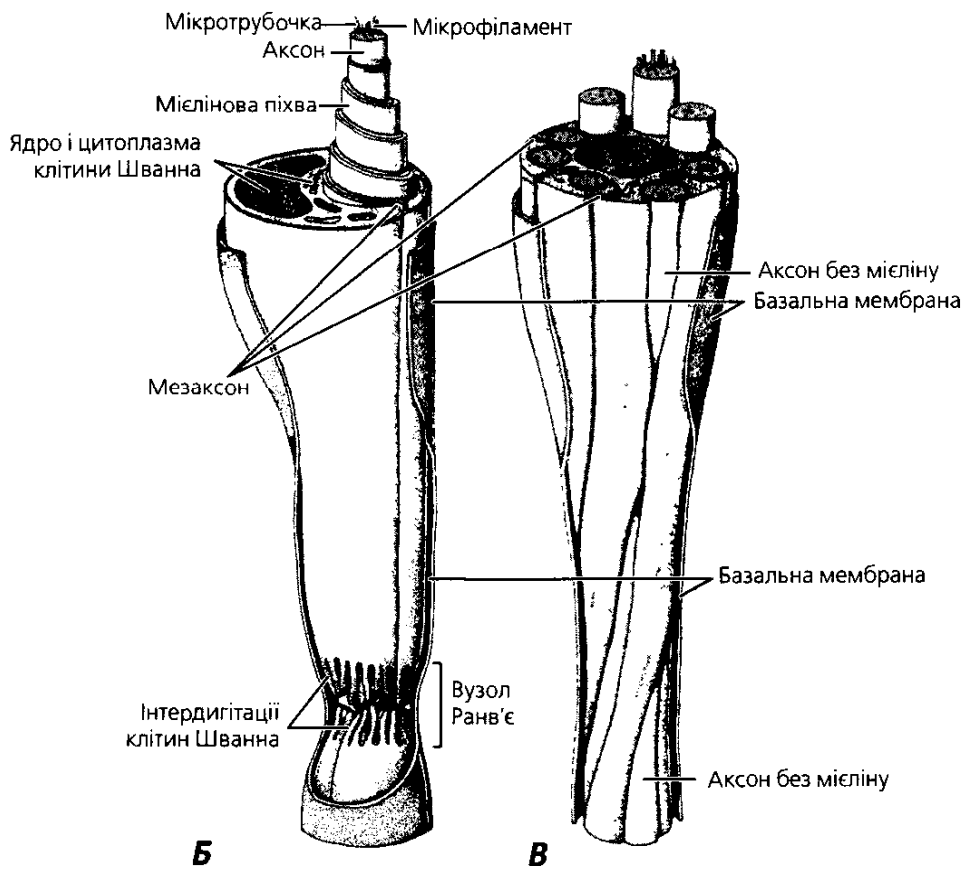
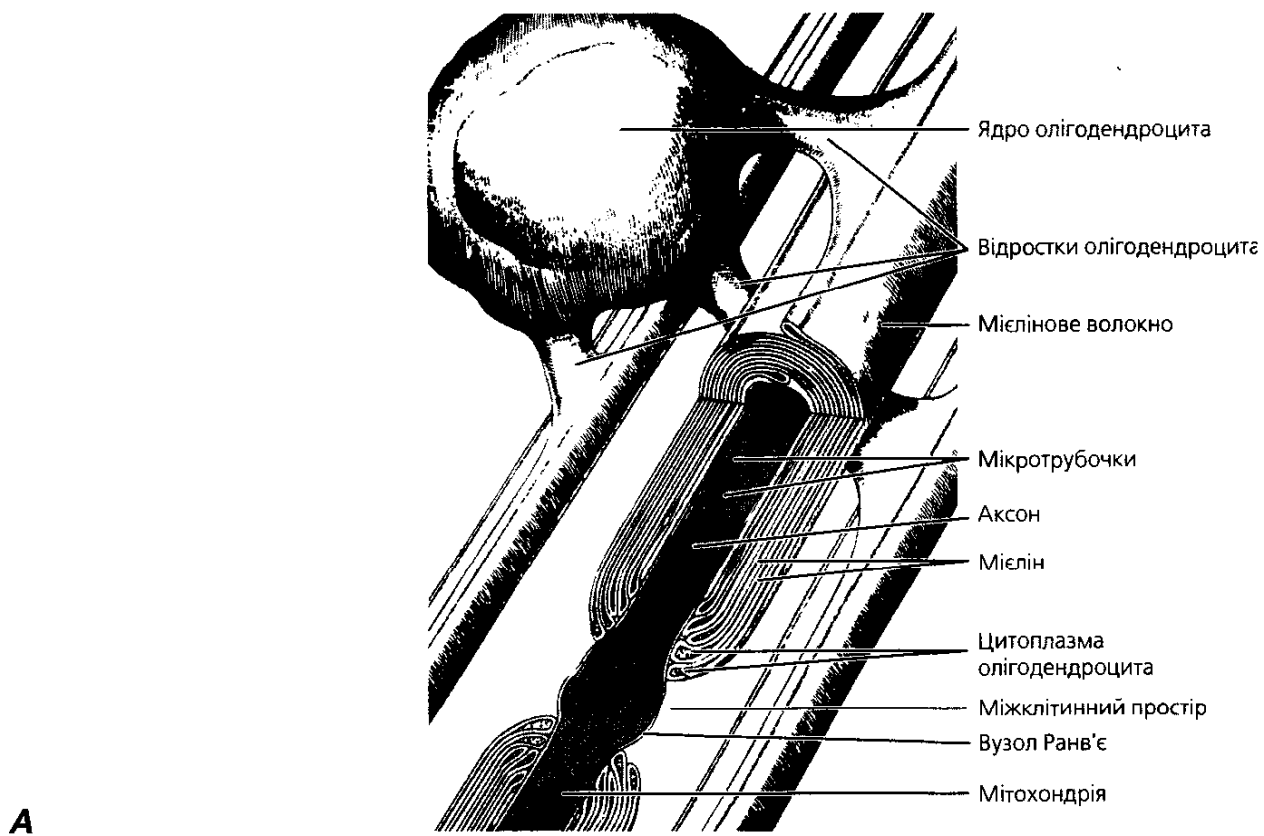
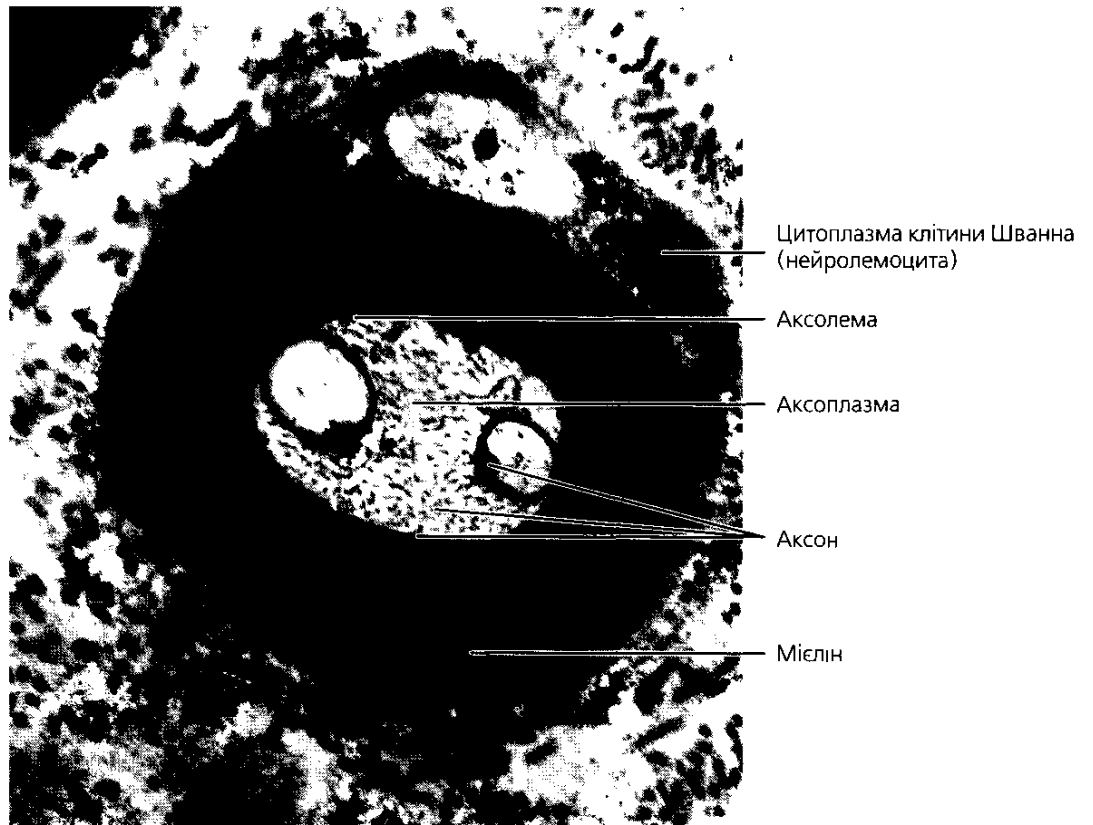
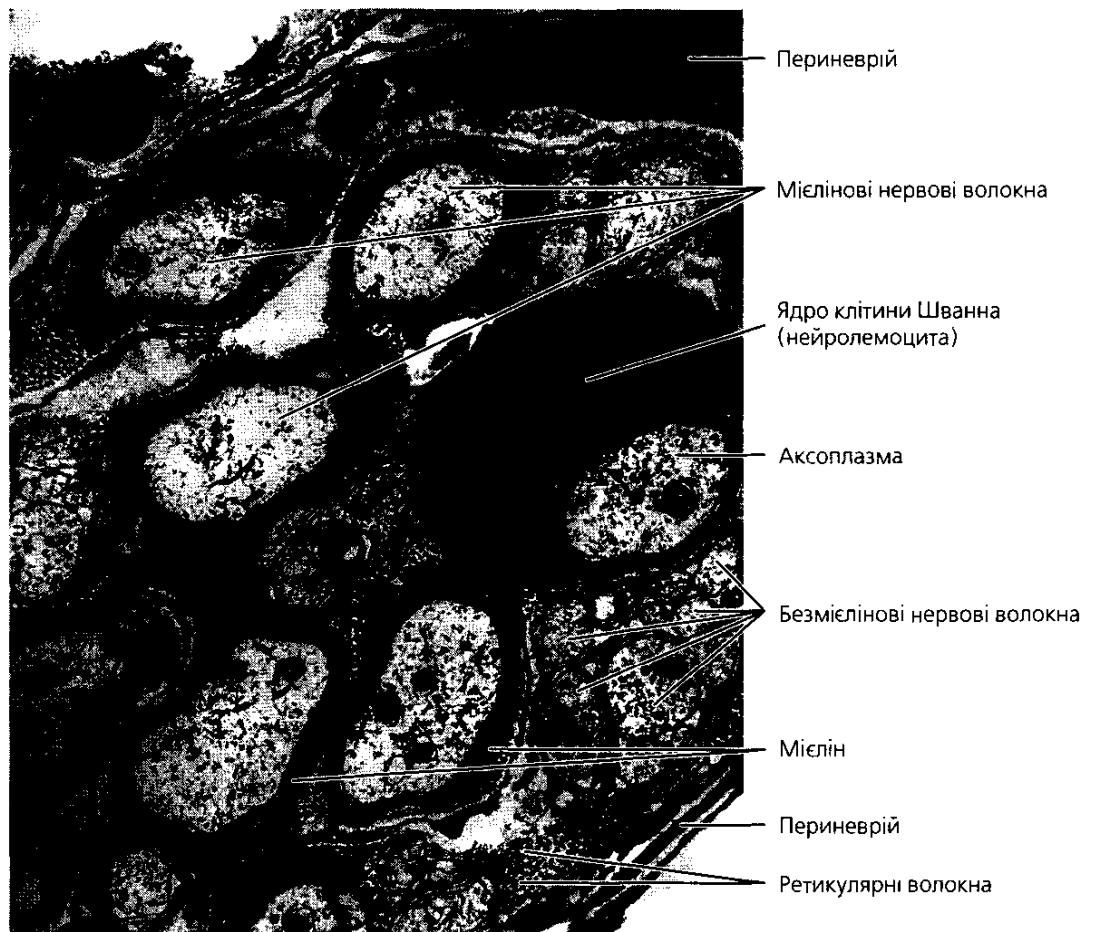


Рис. 3.56. Схеми ультраструктурної організації різних типів нервових волокон: **A** – мієлінові волокна центральної нервової системи: один олігодендроцит формує мієлінові оболонки навколо 3–50 нервових волокон. Мієлінове (**Б**) та безмієлінове (**В**) волокна периферійної нервової системи: оболонку навколо аксонів формують нейролемоцити (клітини Шванна)



A



B

Рис. 3.57. Електронна мікроскопія нервових волокон: **A** – мієлінове нервове волокно, поперечний зріз, $\times 35\,000$; **B** – мієлінові та безмієлінові нервові волокна у складі фрагмента периферійного нерва, $\times 20\,000$

ного мікроскопа було виявлено, що мієлінова оболонка має пластинчасту будову. Остаточно зрозуміти будову мієлінової оболонки допомогли дослідження процесу розвитку мієлінових нервових волокон.

У процесі розвитку мієлінового волокна осьовий циліндр занурюється у нейролемоцит, угинаючи його оболонку та утворюючи глибоку складку (рис. 3.55, А). Ця подвійна складка (дуплікатура) плазмолемі нейролемоцита отримала назву **мезаксона**. У процесі подальшого розвитку нейролемоцит повільно обертається навколо осьового циліндра, внаслідок чого мезаксон багато разів огортає його. Цитоплазма нейролемоцита і його ядро лишаються на периферії, утворюючи нейролему. Таким чином, мієлінова оболонка утворюється із щільно концентрично нашарованих навколо осьового циліндра завитків мезаксона, які і є пластинками мієлінового шару.

Кожний завиток мезаксона має ширину близько 8–12 нм і відповідає ліпідним шарам двох листків плазмолемі нейролемоцита. На його середині та на поверхні під електронним мікроскопом можна спостерігати тонкі темні лінії, утворені білковими молекулами. Насічки мієліну відповідають тим місцям, де завитки мезаксона розсунуті цитоплазмою нейролемоцита. Оболонку одного нервового волокна утворюють багато нейролемоцитів. Вони контактують між собою у ділянках вузлових перетяжок. Міжвузловий сегмент відповідає території, укрійтій одним нейролемоцитом.

На поздовжньому розрізі мієлінового нервового волокна поблизу вузла Ранв'є є ділянка, в якій завитки мезаксона послідовно контактують з осьовим циліндром. Місця прикріплення найглибших завитків найбільш віддалені від вузла, а всі наступні – поступово наближуються до нього. Це пояснюється тим, що мезаксон нашаровується у процесі росту і осьового циліндра, і нейролемоцитів. Таким чином, перші шари мезаксона коротші, ніж останні. Краї двох суміжних нейролемоцитів, контактуючи у ділянці перетяжки, утворюють пальцеподібні вирости діаметром біля 50 нм. Довжина виростів різна. Разом вони мають характерний вигляд "пишного комірця".

Нейролема – тонка, світла у разі обробки осмієвою кислотою оболонка нервового волокна, розташована ззовні від шару мієліну. Нейролема утворена цитоплазматичними частинами нейролемоцитів і їхніми ядрами. Базальна мембрана, вкриваючи ззовні нервове волокно, сполучається з колагеновими волокнами ендоневрію (сполучною тканиною, що оточує нервові волокна).

Вищеописану будову мають мієлінові нервові волокна периферійної нервової системи. Мієлінові волокна центральної нервової системи мають низку особливостей: їхню оболонку замість нейролемоцитів утворюють типові олігодендроцити (в останніх менше цитоплазми, вони дрібніші); відсутні насічки мієліну і базальна мембрана; вузлові перетяжки мають більші розміри, а міжвузлові сегменти коротші, окрім того, один олігодендроцит може одночасно формувати оболонку навколо кількох нервових відростків (рис. 3.56, А).

Безмієлінові нервові волокна є типовими для автономного відділу нервової системи. Діаметр волокон 1–4 мкм, тобто вони тонші, ніж мієлінові во-

локна. Складаються безмієлінові волокна з осьового циліндра, нейролеми і базальної мембрани. Нейролема утворена тяжем нейролемоцитів, які щільно прилягають один до одного. Прогинаючи оболонку нейролемоцитів, осьовий циліндр глибоко занурюється у цей тяж, а гліальна клітина як муфта огортає відросток. Оболонка нейролемоцита утворює глибоку складку, мезаксон, на зразок того, що вже описаний вище для мієлінового волокна. Якщо тяж лемоцитів охоплює не один осьовий циліндр, а кілька (10–20), то такі безмієлінові волокна називають поліаксонними, або волокнами кабельного типу. Ззовні безмієлінове нервове волокно, як і мієлінове, вкрите базальною мембраною (рис. 3.55, 3.56, 3.57).

Швидкість передачі нервового імпульсу мієліновими нервовими волокнами значно вища (5–120 м/с), ніж безмієліновими (1–2 м/с). Це пояснюється тим, що у безмієліновому волокні хвиля деполяризації рухається по всій плазмолемі не перериваючись, а у мієліновому вона йде сальтаторно, тобто стрибками, виникаючи лише у ділянках вузлів Ранв'є.

Нервова тканина розвивається з нервової пластинки, яка є потовщенням ектодерми на спинному боці зародка. Нервова пластинка послідовно перетворюється у нервовий жолобок і нервову трубку, яка, замикаючись, відокремлюється від шкірної ектодерми (див. розділ 2). Частина клітин нервової пластинки лишається між нервовою трубкою і шкірною ектодермою у вигляді пухкого скупчення клітин, так званого нервового гребеня, або гангліозної пластинки. Клітини гребеня мігрують у латеральному і вентральному напрямках і дають такі похідні: ядра черепних нервів, нейрони спинномозкових і автономних вузлів, нейролемоцити (нейроглію), пігментні клітини шкіри.

Клітини нервової трубки, яка побудована з багаторядного нейроепітелію, мають назву вентрикулярних, або нейроепітеліальних, клітин. Вони циліндричної форми. Їхні апікальні частини межують з порожниною нервової трубки і сполучені щілинними контактами, а базальні – контактують з субпіальною пограничною мембраною, їм властивий процес циклічного переміщення ядер. Здатність цих клітин до розмноження зменшується у процесі ембріонального розвитку і після народження. Морфологічно подібні вентрикулярні клітини шляхом диференціації перетворюються у різні типи клітин нервової тканини. Частина з них дає початок нейронам, інша – гліальним клітинам (ependимоклітинам, астроцитам, олігодендроцитам). У деяких ділянках мозку з вентрикулярних клітин утворюються так звані субвентрикулярні й екстравентрикулярні нейрогермінативні клітини, які довше зберігають проліферативну активність й існують ще деякий час після народження. З них утворюються деякі типи нейронів і нейроглії.

Терміни для запам'ятовування

1. Нервова тканина. 2. Нейрон (нейроцит). 3. Перикаріон. 4. Аксон. 5. Дендрит. 6. Хроматофільна субстанція (речовина Ніссля, тигроїд). 7. Нейрофібрила. 8. Аксонний транспорт. 9. Дендритний транспорт. 10. Уніполярний нейрон. 11. Біполярний нейрон. 12. Псевдоуніполярний нейрон. 13. Мультиполярний нейрон. 14. Аферентний (рецепторний) нейрон. 15. Асоціативний (вставний) нейрон. 16. Еферентний (моторний) нейрон. 17. Рефлекторна дуга. 18. Синапс. 19. Пресинаптична частина. 20. Постсинаптична частина. 21. Синаптична щілина. 22. Аксосоматичний синапс. 23. Аксодендритний синапс. 24. Аксо-аксонний синапс. 25. Дендро-дендритний синапс. 26. Дендросоматичний синапс. 27. Нейроглія. 28. Макроглія. 29. Епендимоцит. 30. Астроцит. 31. Протоплазматичний астроцит. 32. Волокнистий астроцит. 33. Олігодендроцит. 34. Нейролемоцит (клітина Шванна). 35. Мікроглія. 36. Нервове волокно. 37. Мієлінове нервове волокно. 38. Мієлінова оболонка. 39. Вузол (перетяжка) Ранв'є. 40. Міжвузловий сегмент. 41. Насічка мієліну. 42. Мезаксон. 43. Нейролема. 44. Безмієлінове нервове волокно. 45. Нервова пластинка. 46. Нервовий жолобок. 47. Нервова трубка. 48. Нервовий гребінь (гангліозна пластинка). 49. Вентрикулярна (нейроепітеліальна) клітина. 50. Екстравентрикулярна (нейрогермінативна) клітина.

4

СПЕЦІАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ

Спеціальна гістологія вивчає мікроскопічну та ультрамікроскопічну будову, а також зв'язок структури і функції органів. **Орган** — це відокремлена частина організму, яка складається з різних тканин і виконує специфічні функції. Тонка і найтонша структура органів, включаючи особливості васкуляризації та іннервації, забезпечує виконання їх відповідних функцій. Органи, що входять до складу тіла людини, з огляду на загальні принципи їхньої організації поділяють на трубчасто-порожністі та паренхіматозні.

До трубчасто-порожністих належать органи серцево-судинної системи, травного каналу, повітроносних і сечовивідних шляхів, більша частина органів чоловічого і жіночого статевих апаратів. До паренхіматозних — кровотворні органи, залози внутрішньої і зовнішньої секреції, легені, нирки, органи нервової системи.

Стінка **трубчасто-порожністих органів** має звичайно три оболонки, серед яких головною (з огляду на функції) є внутрішня. Якщо ці органи сполучаються із зовнішнім середовищем (органи травного каналу, повітроносні шляхи, сечостатеві органи), їхня внутрішня оболонка називається **слизовою**. Якщо ж порожністі органи безпосередньо не зв'язані із зовнішнім середовищем (органи серцево-судинної системи), їхня внутрішня оболонка називається **інтимою** (в артеріях, венах, лімфатичних судинах) або **ендокардом** (у серці). Середня оболонка трубчасто-порожністих органів у більшості випадків є м'язовою, а зовнішня — сполучнотканинною (**адвентиційною**) або **серозною**.

Паренхіматозні органи складаються із двох основних структурних компонентів — тканини (або тканин), яка виконує специфічну функцію і має назву **паренхіми**, та опорно-трофічного компоненту, що називається **стромою**. У переважній більшості паренхіматозних органів строма утворена сполучною тканиною.

Органи об'єднують у **системи організму**, до яких входять органи, що мають спільність походження та функції. Наприклад, до травної системи належать трубчасто-порожністі органи травного каналу (стравохід, шлунок, тонка і товста кишки), а також паренхіматозні органи (великі слинні залози, печінка, підшлункова залоза).

Деякі автори (П.К. Анохін) розрізняють також **функціональні системи** організму, що включають комплекс нервових структур і відповідні робочі органи, які забезпечують виконання конкретної функції, корисної для даної си-

стеми або цілого організму. В утворенні функціональних систем можуть брати участь органи, що належать до різних анатомічних систем. Наприклад, до функціональної дихальної системи крім органів, які виконують повітроносну і власне дихальну функції (забезпечують газообмін), належать нервові закінчення, аферентні й еферентні нервові волокна, дихальний центр, а також дихальні м'язи, ребра і відповідні частини серцево-судинної системи.

Групи органів, які мають різне походження, але виконують спільну функцію, називають **апаратами**. Наприклад, до опорно-рухового апарату відносять кісткову систему, сполучення кісток і скелетну м'язову систему.

4.1. СЕРЦЕВО-СУДИННА СИСТЕМА

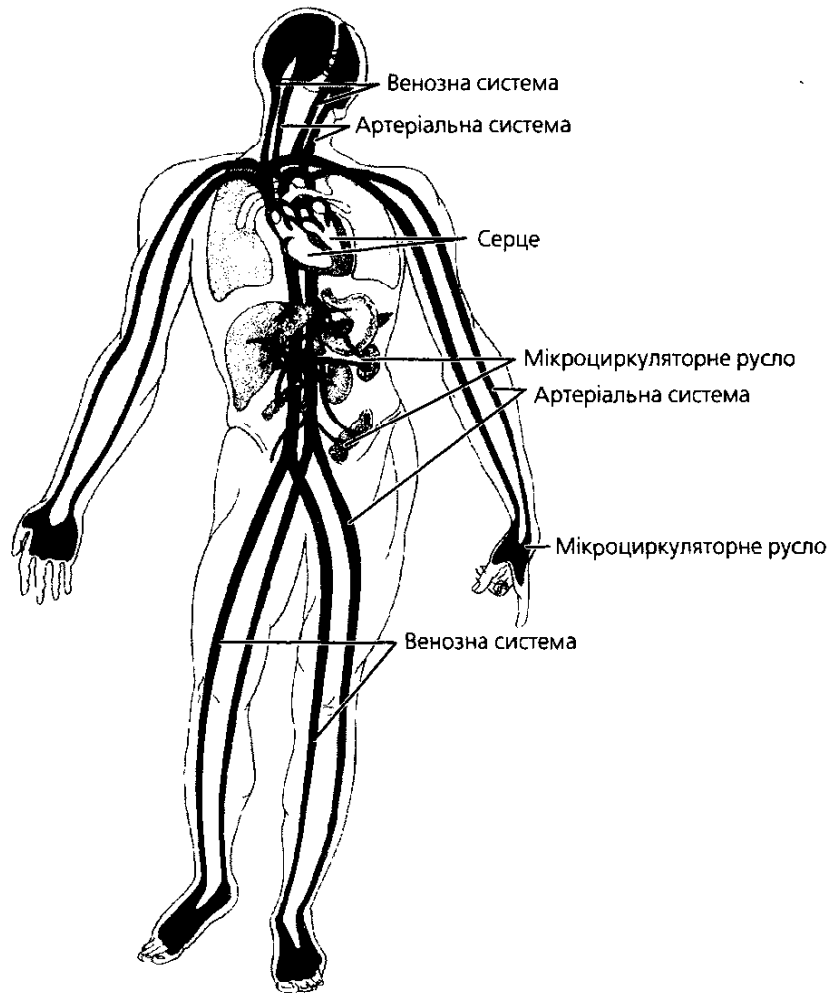
Судинна система — це комплекс розгалужених трубок різного діаметру, які забезпечують транспорт крові до всіх органів, регуляцію кровопостачання органів, обмін речовин між кров'ю та прилеглими тканинами, а також проведення лімфи від тканин у венозне русло. У судинах людини циркулює близько 20% усього рідкого середовища організму. Тісно пов'язане із судинною системою серце, яке є насосом, що призводить кров у рух. Таким чином, до складу серцево-судинної системи входять серце, кровonosні та лімфатичні судини (рис. 4.1).

Кровonosні судини поділяються на артерії, артеріоли, гемокапіляри, венули, вени, а також артеріоло-венулярні анастомози. По артеріях кров тече від серця, вона насичена киснем (за винятком легеневої артерії). По венах кров тече до серця, вона містить мало кисню (за винятком легених вен). Капіляри розташовані між артеріями і венами. Крім того, існують так звані чудесні капілярні сітки: у нирці — артеріальна чудесна сітка, де капіляри розміщені між двома артеріями, а у печінці та гіпофізі — венозна чудесна сітка, у якій капіляри розташовані між двома венами. Артеріоло-венулярні анастомози забезпечують скидання крові з артеріальної системи у венозну без переходу її через капілярне русло.

Гемомікроциркуляторне русло (ГМЦР) — система дрібних судин, до яких належать артеріоли, гемокапіляри, венули, а також артеріоло-венулярні анастомози (рис. 4.2). Цей функціональний комплекс кровonosних судин, оточений лімфатичними капілярами та судинами, разом із прилеглою сполучною тканиною виконує такі важливі функції, як регуляція кровопостачання органів, транскапілярний обмін, дренаж, депонування крові. У кожному органі відповідно до його функції існують специфічні особливості будови й розташування судин мікроциркуляторного русла. Судини мікроциркуляторного русла дуже пластичні і реагують на зміни кровоплину. Вони можуть депонувати форми елементи крові або бути спазмованими і пропускати лише плазму, змінювати проникність для тканинної рідини тощо.

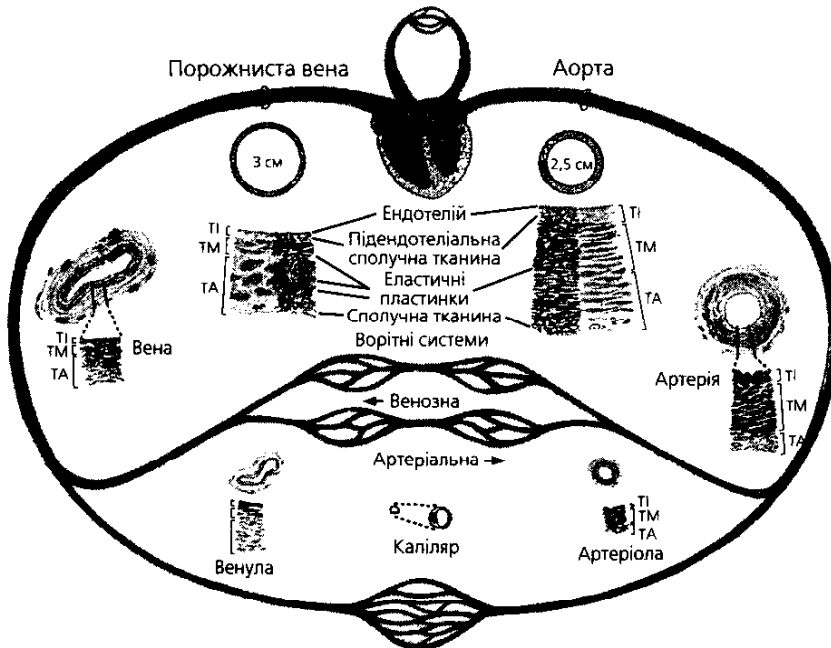
Гемокапіляри (*vasa haemocapillaria*) (рис. 4.3) виконують основну функцію кровonosної системи щодо обміну речовин між кров'ю та тканинами, відіграють роль гістогематичного бар'єра, а також забезпечують мікроциркуляцію. Гемодинамічні умови в капілярах характеризуються низьким тиском (25–30 мм рт. ст. на артеріальному кінці та 8–12 — на венозному) і малою швидкістю кровоплину (0,5 мм/с). Це найтонші судини. Латинське слово "*capillaris*" означає "волосяний", хоча переважна більшість капілярів тонші за людську волосину. Просвіт капілярів іноді менший, ніж діаметр еритроцитів (3–5 мкм), однак є і великі капіляри діаметром понад 20–30 мкм, так звані синусоїдні капіляри і лакуни. Середня довжина капіляра 0,7–0,8 мм, площа поперечного розрізу 30 мкм². Капіляри — найчисленніші судини організму.

Здебільшого капіляри утворюють сітку, але можуть формувати і петлі (наприклад, у сосочках шкіри і синовіальних ворсинках суглобів), а також



А

ЛЕГЕНЕВА ЦИРКУЛЯЦІЯ



Б

СИСТЕМНА ЦИРКУЛЯЦІЯ

Рис. 4.1. **А** – загальний принцип організації серцево-судинної системи; **Б** – схема, що ілюструє різні ланки системи гемоциркуляції: ТІ (*Tunica intima*), внутрішня оболонка, інтима; ТМ (*Tunica media*), середня оболонка, медія; ТА (*Tunica adventitia*), зовнішня оболонка, адвентиція

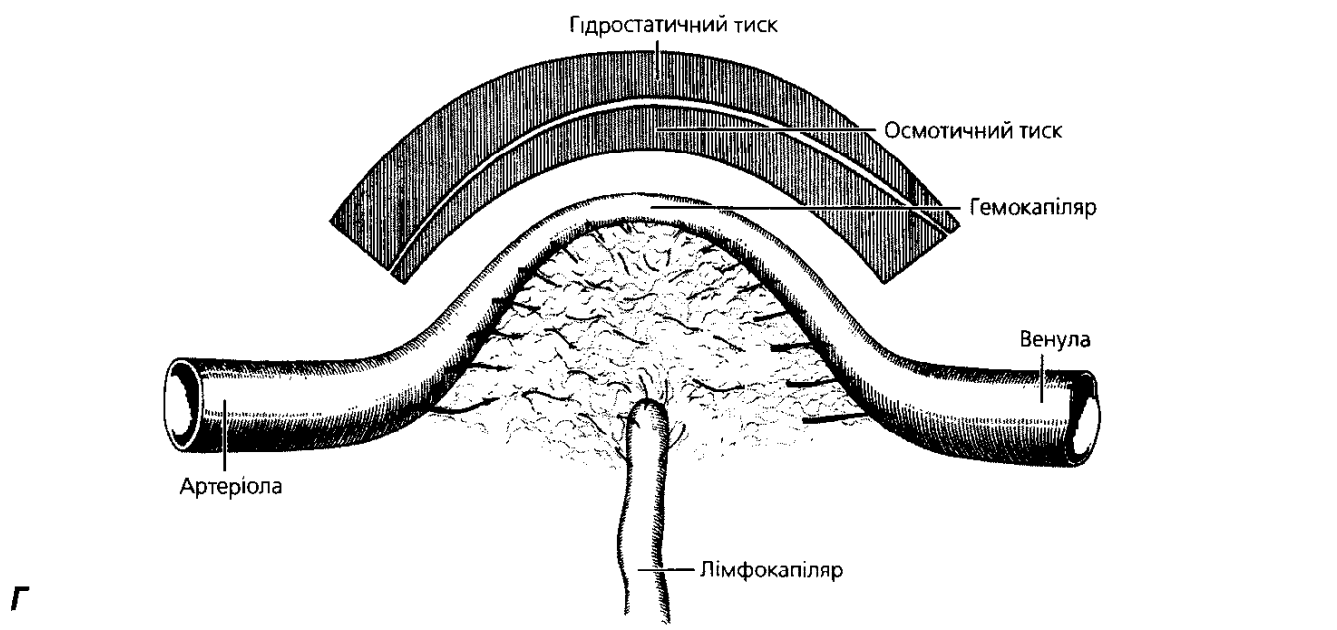
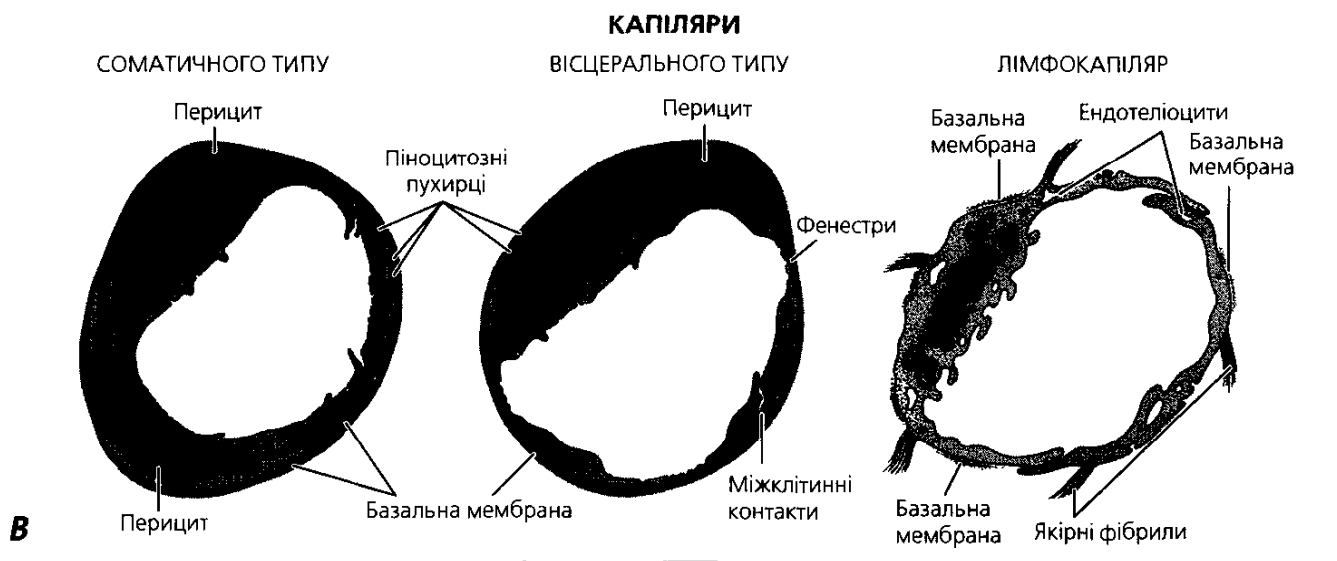
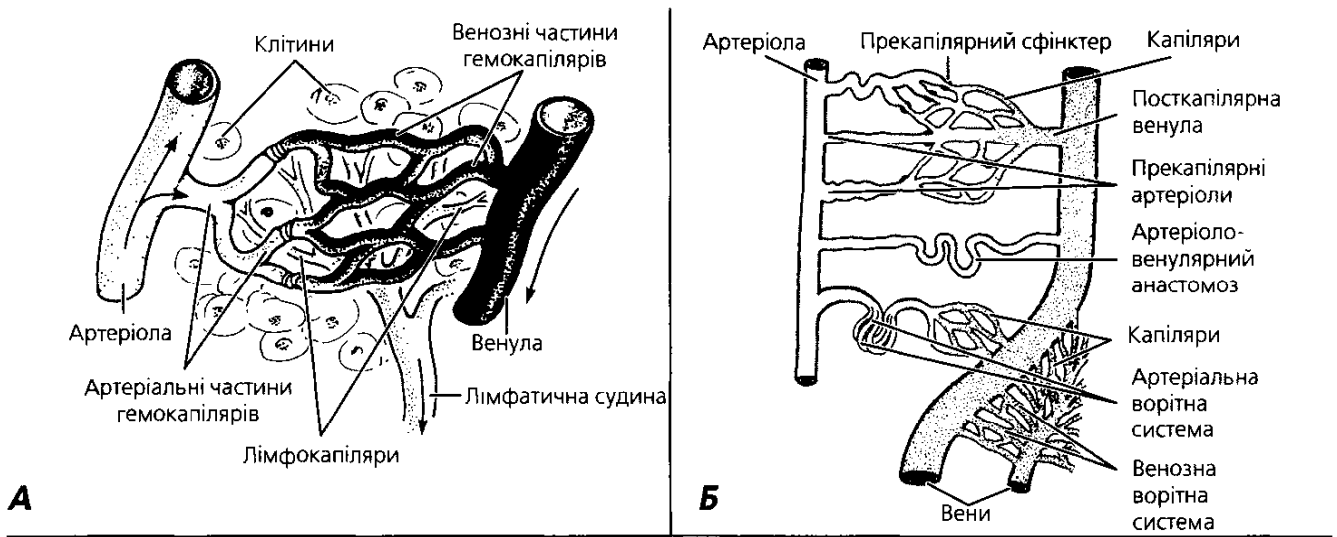
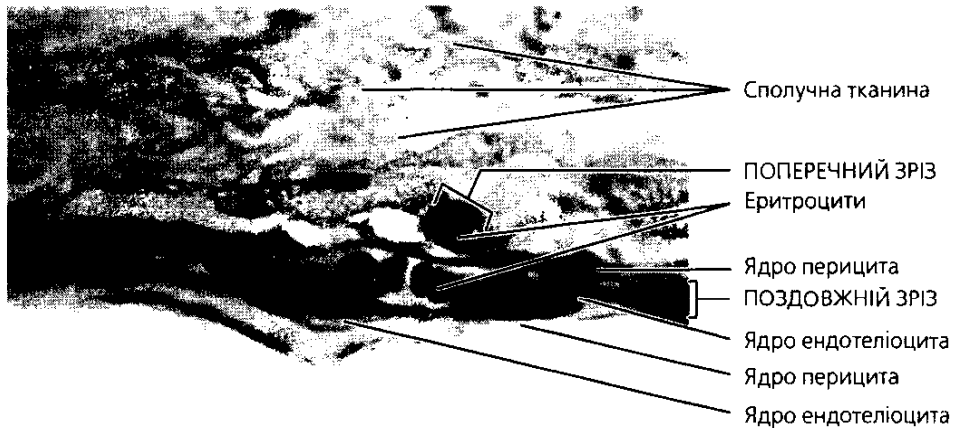
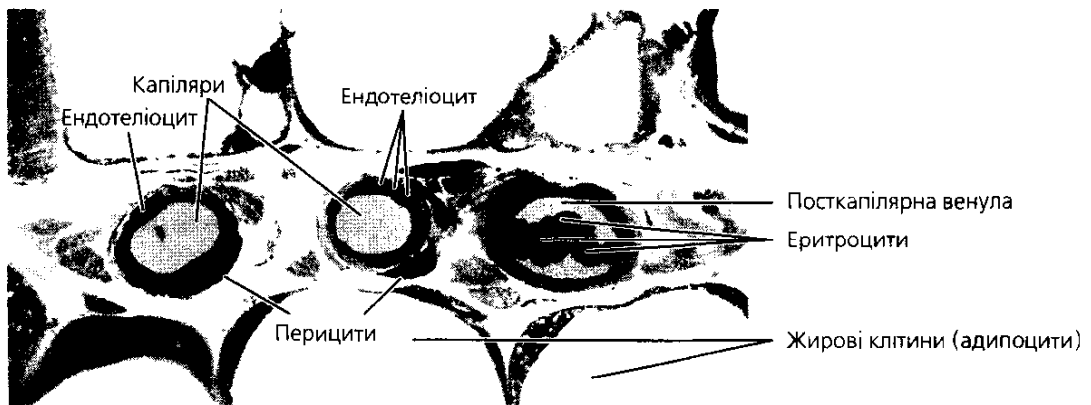


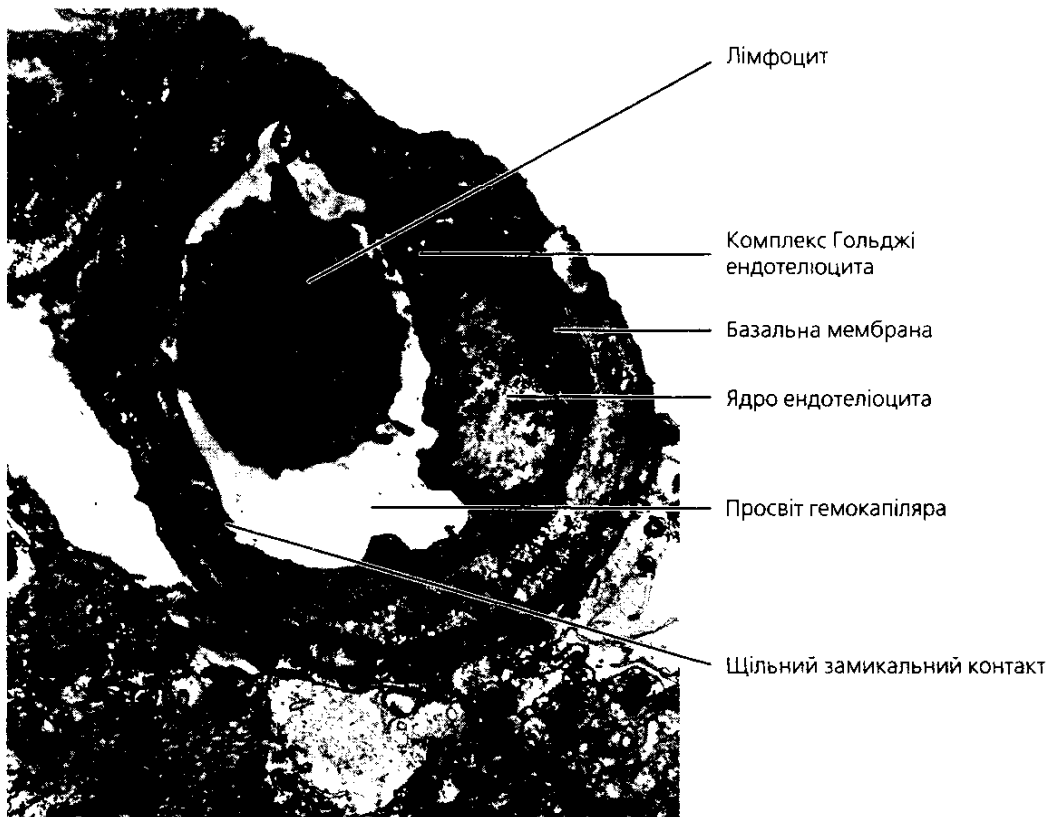
Рис. 4.2. Мікроциркуляторне русло: **А** – загальний принцип організації: стрілками показано напрям руху крові та лімфи; **Б** – різні типи артеріоло-венулярних сполучень: 1 – звичайне капілярне русло; 2 – артеріоло-венулярний анастомоз; 3 – чудесна артеріальна сітка (нирковий клубочок); 4 – чудесна венозна сітка (печінка, гілофіз); **В** – схема будови капілярів різного типу; **Г** – рух води через прилеглу до мікроциркуляторного русла сполучну тканину



A



Б



В

Рис. 4.3. Гемокапіляри: **A** – світлова мікроскопія капілярів сполучної тканини, $\times 800$; **Б** – поперечний зріз сальника: просвіт гемокапілярів співрозмірний з величиною еритроцитів і значно менший від розміру адипоцитів, $\times 1000$; **В** – трансмісійна електронна мікроскопія гемокапіляра мозочка, поперечний зріз, $\times 4000$

клубочки (в нирці). Різні органи мають різний рівень розвитку капілярної сітки. Наприклад, у шкірі на 1 мм² є 40 капілярів, а в м'язах — близько 1000. Значний розвиток капілярної сітки має сіра речовина органів центральної нервової системи, ендокринні залози, скелетні м'язи, серце, жирова тканина.

Стінка капілярів дуже тонка: вона утворена ендотелієм, базальною мембраною та перицитами. **Ендотелій** — це внутрішній шар клітин, яким вистелені капіляри, а також усі інші судини і серце. Це пласт плоских полігональної форми, витягнутих у довжину клітин з нерівними хвилястими краями, які добре видно у разі імпрегнації сріблом. Ширина клітин 8–19 мкм, довжина від 10–22 до 75–175 мкм і більше (в аорті — до 500 мкм). Товщина клітини неоднакова в різних її ділянках, у зв'язку з чим в ендотеліальних клітинах розрізняють такі зони:

1) ядерну зону товщиною 4–8 мкм; ядро ендотеліоцита видовжено-овальної форми, у клітині може бути 2–3 або більше ядер;

2) зону органел товщиною 2–3 мкм, яка містить органели і включення; зона органел разом з ядерною зоною є трофічним центром клітини;

3) периферійну зону — найтоншу (до 200 нм) частину ендотеліальної клітини, дуже важливу для обміну речовин між кров'ю і тканинами; периферійна зона може містити отвори — фенестри розміром 50–60 нм, у деяких випадках перекриті діафрагмою.

Люменальна (обернена до току крові) поверхня ендотеліоцитів укрита шаром глікопротеїнів. Уздовж внутрішньої і зовнішньої поверхні клітин розташовані піноцитозні пухирці та кавеоли, що свідчить про активний трансендотеліальний транспорт різних речовин. Ендотеліоцити можуть мати окремі мікроросинки, а також утворювати клапаноподібні структури, які збільшують поверхню ендотелію і змінюють свої розміри залежно від активності трансендотеліального транспорту. Ендотеліальні клітини зв'язані між собою щільними замикальними та щілинними контактами (нексусами).

Ендотеліоцити продукують низку фізіологічно активних речовин. Серед них оксид азоту, що викликає розслаблення гладких м'язів, зумовлюючи цим розширення судин, та ендотеліні, що володіють протилежною, судинозвужувальною дією. Простацикліни та тромбомодуліни, що виділяються судинним ендотелієм у фізіологічних умовах, протидіють агрегації тромбоцитів. У разі ушкодження судинної стінки продукція простациклінів та тромбомодулінів пригнічується, зате активується виділення тромбoplastину, фактора активації тромбоцитів та фактора фон Віллебранда, які сприяють агрегації тромбоцитів і зсіданню крові. За участю інших фізіологічно-активних речовин — селектинів — ендотеліоцити сприяють адгезії до своєї поверхні і подальшому проникненню до місця запалення нейтрофілів та ацидофілів крові. Селектини нагромаджуються в цитоплазмі ендотеліоцитів у формі специфічних електронно-щільних паличкоподібних включень — так званих тілець Вайбеля—Паладе. У нормі судинний ендотелій непроникний для компонентів крові. Однак під впливом низки чинників, зокрема гістаміну, ендотеліоцити втрачають контакти між собою і скорочуються. Це призводить до виходу водної частини і білків плазми крові у міжклітинне середовище і виникнення набряків.

Базальна мембрана гемокапілярів завтовшки 35–50 нм має тонкофібрилярну будову, містить колаген, глікозаміноглікани, ліпіди. Відіграє важливу роль у транспорті речовин через капілярну стінку. Її стан зумовлює проникність капілярів. Базальна мембрана забезпечує фіксацію ендотеліальних клітин і створює зовнішню опору для їхнього цитоскелета. Базальна мембрана може бути суцільною або містити отвори – пори.

Перицити – це сполучнотканинні клітини з відростками, якими вони охоплюють капіляри іззовні. Перицити можуть розташовуватися у розщепленнях базальної мембрани. У ділянках, де базальна мембрана містить пори, перицити утворюють з ендотелієм щільні контакти і таким чином формують цілісну систему. Інша назва перицитів – адвентиційні клітини, або клітини Маршана. Їх вважають малодиференційованими клітинними елементами, що забезпечують фізіологічну регенерацію та утворення нових капілярів.

Залежно від будови ендотелію, базальної мембрани, а також від діаметру просвіту капіляри класифікують на:

1) соматичного типу діаметром до 10 мкм, які мають нефенестрований ендотелій і суцільну базальну мембрану; вони локалізуються у шкірі, м'язовій тканині, серці, головному мозку;

2) капіляри вісцерального типу, які містять відкриті фенестрований ендотелій і суцільну базальну мембрану; локалізуються у ниркових клубочках, ворсинках тонкої кишки, залозах внутрішньої секреції;

3) капіляри синусоїдного типу, які містять фенестри в ендотелії і пори у базальній мембрані; розташовані у кровотворних органах, печінці.

Артеріоло-венулярні анастомози (АВА). Ця частина мікроциркулярного русла забезпечує прямий перехід артеріальної крові у вени, оминаючи капіляри. АВА існують майже в усіх органах. Їх діаметр коливається у межах від 30 до 500 мкм, а довжина сягає 4 мм. Розрізняють 2 групи анастомозів:

1) справжні АВА, або шунти, через які у венозне русло скидається чиста артеріальна кров; виділяють справжні прості анастомози і справжні анастомози, забезпечені скоротливими структурами;

2) атипові АВА, або півшунти, де тече мішана кров.

Справжні прості анастомози містять межу переходу артеріоли у венулу, яка відповідає ділянці, де закінчується середня оболонка артеріоли (рис. 4.5, В). Регуляція кровоплину здійснюється м'язовими клітинами середньої оболонки самої артеріоли без спеціальних скоротливих апаратів. Справжні анастомози другої підгрупи у підендотеліальному шарі мають спеціальні скоротливі пристрої у вигляді валків або подушок, що утворені поздовжньо розташованими м'язовими клітинами. Скороченням м'язових подушок, що випинаються у просвіт анастомоза, припиняється кровоток.

До цієї ж підгрупи належать АВА епітеліоїдного типу, які бувають прості та складні. Прості мають у середній оболонці внутрішній поздовжній та зовнішній циркулярний шари гладком'язових клітин, які при наближенні до венозного кінця змінюють короткі, овальні, світлі клітини, подібні до епітеліаль-

них. У венозному сегменті стінка такого артеріоло-венулярного анастомоза різко витончена і містить у середній оболонці невелику кількість м'язових клітин, розташованих циркулярно. Зовнішня оболонка побудована з пухкої сполучної тканини. У складних, або клубочкових, анастомозах епітеліоїдного типу, на відміну від простих, принося артеріола поділяється на 2–4 гілочки, які переходять у венозний сегмент. Ці гілочки оточені однією спільною сполучнотканинною оболонкою.

Атипові, артеріоло-венулярні анастомози, або півшунти, — це сполучення артеріол і венул через коротку судину капілярного типу, тому кров, що переходить до венозного русла, не є цілковито артеріальною.

Сполучення артеріальної та венозної систем безпосередньо, минаючи капіляри, має велике значення для регуляції кров'яного тиску, кровопостачання органів, артеріалізації венозної крові, мобілізації депонованої крові, регуляції проходження тканинної рідини у венозне русло.

Артерії (*arteriae*) (рис. 4.4, 4.5) виконують функції транспорту крові до органів та регуляції їхнього кровопостачання. Гемодинамічні умови в артеріях характеризуються великою швидкістю кровотоку і високим кров'яним тиском (в аорті, відповідно, 0,5–1 м/с і 120 мм рт. ст.). За діаметром і особливостями будови артерії поділяють на три типи: 1) м'язового типу (середнього та малого калібру); 2) мішаного, м'язово-еластичного типу (середнього калібру); 3) еластичного типу (великого калібру).

Артерії мішаного типу. На прикладі будови артерії мішаного типу можна розглянути загальний план будови судинної стінки взагалі. Стінка артерії мішаного типу, як і інших артерій і вен, побудована з трьох оболонок: внутрішньої інтими (*tunica interna, intima*), середньої медії (*tunica media*) та зовнішньої адвентиції (*tunica externa, adventitia*).

Внутрішня оболонка утворена з ендотелію, підендотеліального шару та внутрішньої еластичної мембрани. Ендотелій розглянуто вище під час характеристики капілярів. Підендотеліальний шар — шар пухкої неоформленої сполучної тканини, в якому містяться тонкі еластичні та колагенові волокна, що мають переважно поздовжній напрямок, а також малодиференційовані сполучнотканинні клітини неправильної зірчастої форми. Основна речовина багата на сульфатовані глікозаміноглікани. Внутрішня еластична мембрана розташована між підендотеліальним шаром і середньою оболонкою. Ця вікончаста еластична пластинка на гістологічних препаратах має вигляд хвилястої блискучої стрічки: посмертне скорочення м'язової оболонки надає їй хвилястого вигляду.

Середня оболонка складається із двох основних елементів: гладком'язових клітин, розташованих у вигляді похилої спіралі, та еластичних волокон, також розташованих в основному спіралью, а також радіально та дугоподібно. Співвідношення гладких міоцитів і еластичних волокон у середній оболонці артерії мішаного типу становить приблизно 1:1. У тій же оболонці міститься також невелика кількість ретикулярних волокон, фібробластів і багата на кислі

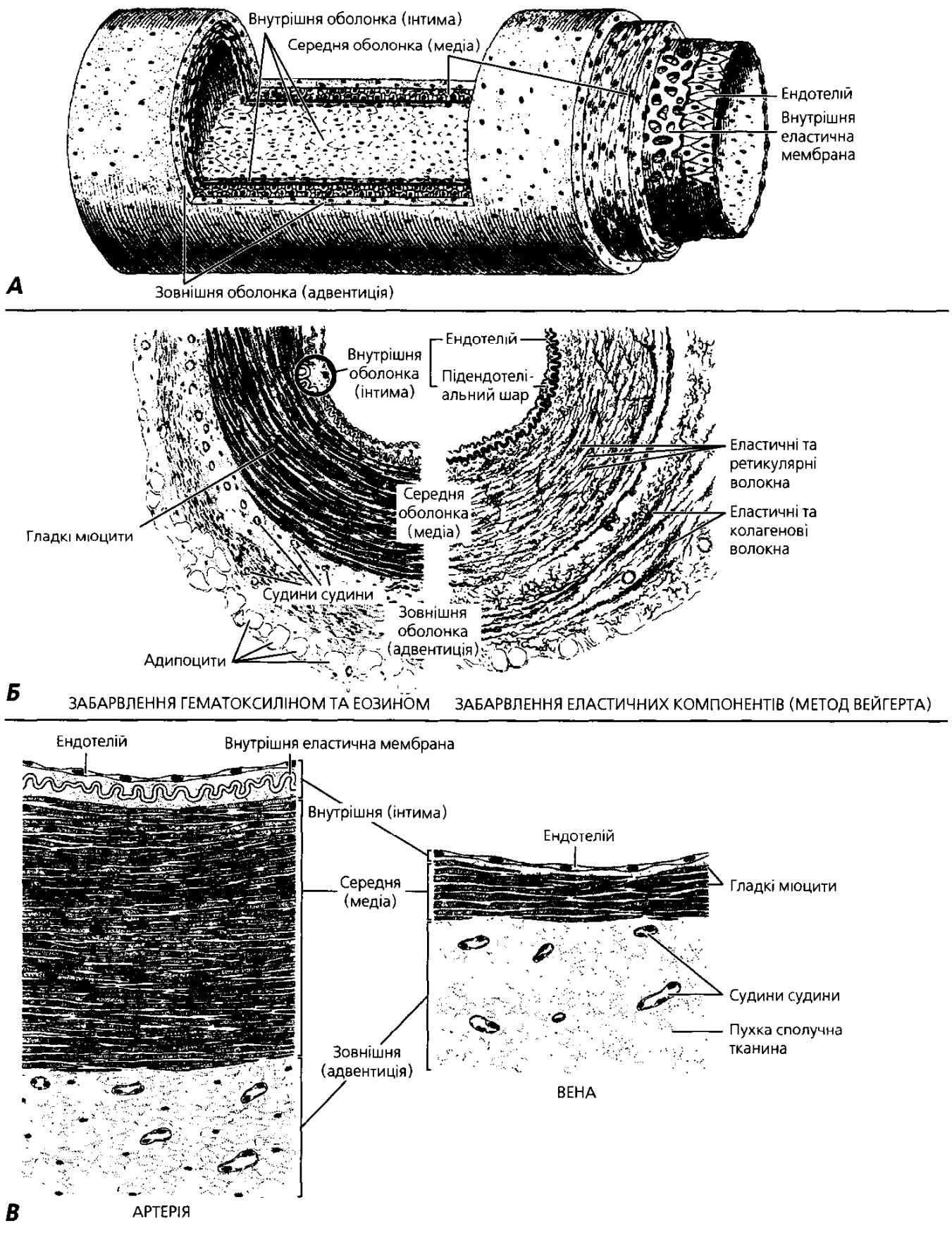
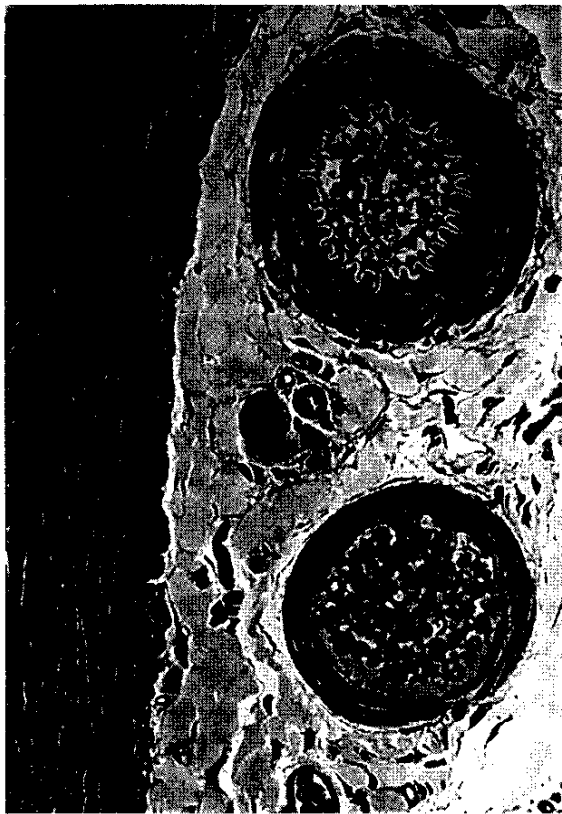
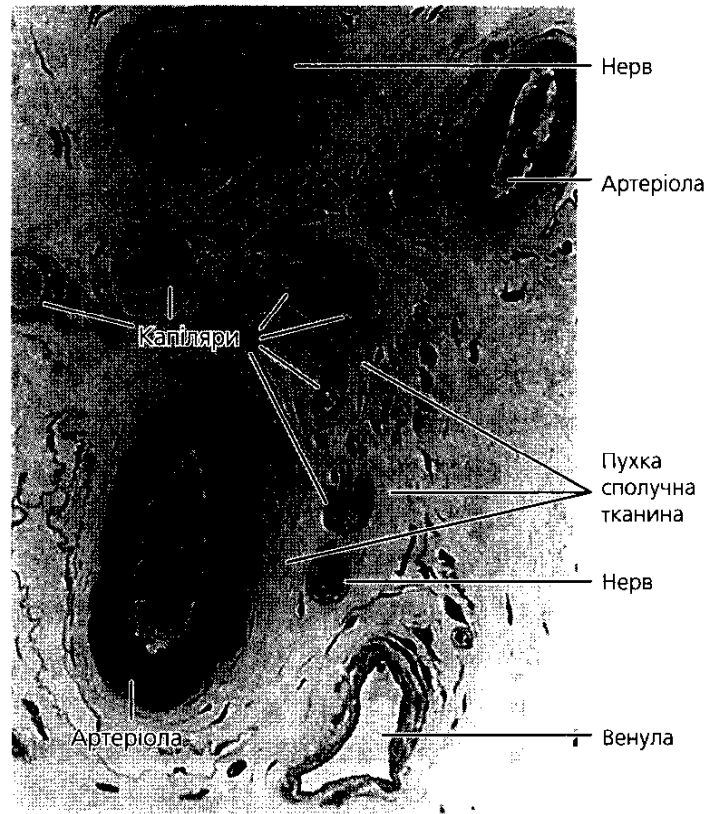


Рис. 4.4. Схеми будови артерій і вен: **A** – об’ємна реконструкція стінки артерії середнього калібру у прижиттєвому стані. **Б** – поперечний зріз артерії середнього калібру у фіксованому гістологічному матеріалі: зліва – фарбування гематоксиліном і еозином, справа – виявлення еластину за Вейгертом. Посмертне скорочення гладких міоцитів призводить до потовщення стінки і виникнення складчості внутрішньої оболонки, що добре видно у разі порівняння з фрагментом **A**; **B** – порівняльна морфологія стінки артерії (зліва) та вени (справа)



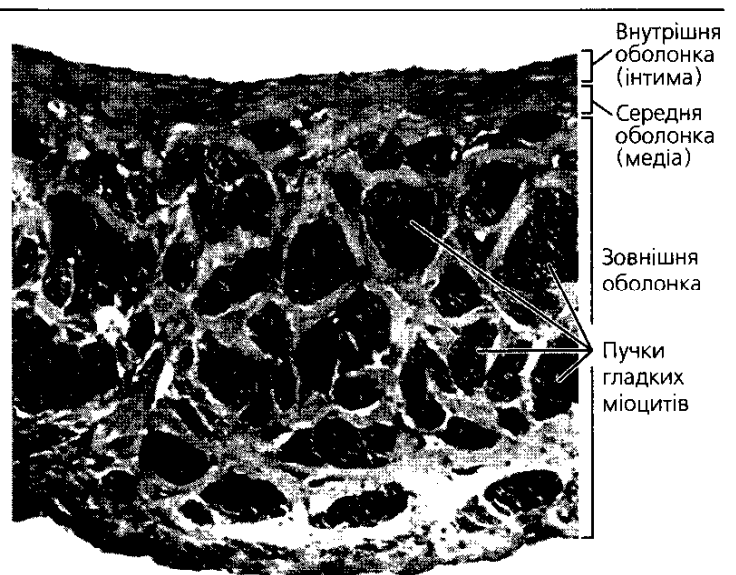
A



Б



B



Г

Рис. 4.5. Світлова мікроскопія артерій і вен: **A** – порівняльна морфологія дрібної артерії (угорі) та вени (знизу), $\times 300$; **Б** – судинно-нервовий пучок з демонстрацією судин і нервів різного калібру, $\times 400$; **В** – артеріоло-венулярний анастомоз: стрілкою показано напрям кровоплину, $\times 250$; **Г** – сегмент стінки вени великого калібру з характерними поздовжніми пучками гладких міоцитів у складі її зовнішньої оболонки, $\times 100$

глікозаміноглікани основна речовина. На межі середньої і зовнішньої оболонки розташована зовнішня еластична мембрана, аналогічна за будовою, але дещо тонша від внутрішньої еластичної мембрани. Усі еластичні елементи пов'язані між собою й утворюють єдиний еластичний каркас артерії, що надає судині еластичності під час розтягування і пружності під час стискання, перешкоджає спаданню і, таким чином, зумовлює безперервність кровоплину.

У гладких міоцитах стінки кровоносних судин міститься специфічна система білків-каналів для іонів K^+ і Ca^{2+} – так званий **кальцієвий пускач**, який забезпечує розслаблення гладких міоцитів та зниження тиску крові.

Зовнішня оболонка складається з пухкої волокнистої неоформленої сполучної тканини, волокна якої орієнтовані здебільшого поздовжньо. У внутрішньому шарі цієї оболонки є також гладкі міоцити. У зовнішній оболонці містяться судини та нерви судин.

Артерії м'язового типу. Зі зменшенням калібру артерій змінюється будова їхньої стінки. Основні зміни стосуються середньої оболонки – зменшується відносний вміст еластичних волокон і відповідно збільшується вміст гладких міоцитів. Це зумовлено змінами гемодинамічних умов: артерії м'язового типу розміщені далеко від серця, тиск крові тут зменшується, і потрібна додаткова робота, щоб його підтримати, що й досягається за рахунок скорочення м'язових елементів судин цього типу. Крім названих змін у середній оболонці у разі зменшення калібру артерій зменшується товщина усіх оболонки, тоншими стають підендотеліальний шар і внутрішня еластична мембрана, зникає зовнішня еластична мембрана.

Найдрібніші артеріальні судини м'язового типу (артеріоли) належать до мікроциркуляторного русла і переходять у капіляри, їхній діаметр не перевищує 50–100 мкм. У цих судинах зберігаються усі три оболонки, але розвинені вони слабо. Середня оболонка утворена одним-двома шарами гладком'язових клітин. У прекапілярних артеріолах м'язові клітини розташовані по одинці, відстань між ними збільшується у дистальних відділах, але вони обов'язково тут присутні, на відміну від капілярів. Завдяки скороченням гладких міоцитів стінки, а також прекапілярних сфінктерів, артеріоли регулюють приплив крові до органів.

Артерії еластичного типу. До артерій еластичного типу належить аорта. У її середній оболонці переважають еластичні елементи, які формують 40–50 еластичних вікончастих мембран, пов'язаних між собою еластичними волокнами. М'язових клітин тут відносно мало, вони орієнтовані косо стосовно еластичних волокон. Названа специфіка будови зумовлена високим тиском і великою швидкістю крові в артеріях еластичного типу, що забезпечує високу еластичність останніх для пом'якшення поштовхів крові.

Інші особливості будови стінки аорти наступні: великі ендотеліальні клітини (500x150 мкм); наявність у підендотеліальному шарі великої кількості малодиференційованих зірчастих клітин; наявність у внутрішній оболонці поздовжньо орієнтованих гладких міоцитів; відсутність внутрішньої еластичної

мембрани, на місці якої розташоване густе сплетення еластичних волокон, у складі якого можна розрізнити внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній шари.

Вени (venae) (рис. 4.4, 4.5) забезпечують повернення крові до серця, депонування крові та дренаж. Загальний план будови стінки вен такий, як і в артеріях. Але будова їх має і значні відмінності внаслідок інших умов гемодинаміки, якими є низький кров'яний тиск та незначна швидкість кровоплину.

Названі чинники зумовлюють наступні відмінності будови вен порівняно з артеріями:

- 1) стінка вени тонша, ніж у відповідної артерії;
- 2) серед структурних елементів вени переважають колагенові волокна, а еластичні розвинені слабо;
- 3) відсутність зовнішньої еластичної мембрани і слабкий розвиток (або повна відсутність) внутрішньої еластичної мембрани;
- 4) просвіт вени на препараті має частіше неправильну форму, тоді як в артерії він округлий;
- 5) найбільшу відносну товщину у венах має адвентиція, а в артеріях найрозвиненішою є медія;
- 6) наявність клапанів у деяких венах.

Класифікація вен ураховує наявність м'язових елементів у стінці та ступінь їх розвитку. Згідно з цією класифікацією вени бувають безм'язового (волокнистого) та м'язового типу.

Вени безм'язового типу побудовані з ендотелію з хвилястішими, ніж в інших кровоносних судинах, межами клітин та базальної мембрани, на якій розташований ендотелій. Середньої оболонки тут немає. Зовнішня оболонка цих вен зрощена зі сполучнотканинними прошарками органів, у яких вони знаходяться. До таких вен належать вени твердої та м'якої мозкових оболонок, сітківки ока, кісток, селезінки, плаценти.

Вени м'язового типу поділяють на вени зі слабким розвитком м'язових елементів та вени з сильним розвитком м'язових елементів. Перші розташовані у верхній частині тулуба та у верхніх кінцівках, другі – у нижній частині тулуба і в нижніх кінцівках. Відмінності будови цих вен пояснюються різними гемодинамічними умовами: у перших кров рухається під дією сили земного тяжіння, у других – у протилежному напрямку. Цим пояснюється різний вміст м'язових елементів у їх стінці. Для вен із сильним розвитком м'язових елементів характерна наявність гладком'язових клітин у всіх трьох оболонках; у внутрішній і зовнішній оболонках міоцити розташовуються поздовжньо, в середній – циркулярно. Характерною особливістю цих вен є також наявність клапанів.

Клапани – кишенеподібні складки інтими вен, відкриті у бік серця. Вони перешкоджають зворотному току крові та забезпечують нормальну діяльність серця, зменшуючи коливальні рухи крові. Основою клапана є волокниста сполучна тканина, еластична на люменальному боці і колагенова з

боку стінки. Ендотеліальні клітини, що вкривають клапани з боку кровоплину, витягнуті поздовжньо, а на протилежному боці розташовані упоперек довжини клапана.

За калібром вени поділяють на великі, середні та малі. У різних органах вени можуть мати особливості будови, характерні лише для певного органа.

Розвиток кровоносних судин. Перші кровоносні судини розвиваються з мезенхіми стінки жовткового мішка у кінці другого – на початку третього тижня ембріогенезу. Цей процес відбувається шляхом утворення так званих **кров'яних острівців**. Мезенхімні клітини на периферії острівця втрачають зв'язок із центральними клітинами і перетворюються на ендотеліальні клітини первинної кровоносної судини, а центральні клітини округляються і перетворюються на клітини крові. Наприкінці третього тижня ембріогенезу судини зародка з'єднуються із судинами позазародкових органів.

Лімфатичні судини (*vasae lymphaticae*) – це частина лімфатичної системи, до якої належать також лімфатичні вузли. Лімфатичні судини тісно пов'язані з кровоносними, особливо у ділянці розташування судин мікроциркуляторного русла (рис. 4.2, А, Г). Саме тут утворюється тканинна рідина і звідси вона надходить у лімфатичне русло. Лімфатичні судини поділяють на лімфатичні капіляри, інтра- та екстраорганні лімфатичні судини, які відводять лімфу від органів, а також головні лімфатичні стовбури тіла, до яких належать грудна протока та права лімфатична протока. Останні впадають у глибокі яремні вени.

Лімфатичні капіляри – це початковий відділ лімфатичної системи. До них із тканин надходить тканинна рідина разом із продуктами обміну речовин, а в патологічних випадках – сторонні частинки, мікроорганізми, клітини злоякісних пухлин. Лімфатичні капіляри утворюють систему сліпо викінчених сплющених ендотеліальних трубок, які анастомозують між собою і пронизують органи чи супроводжують гемокапіляри.

Будова стінки лімфокапілярів порівняно з гемокапілярами має такі особливості (рис. 4.2, В): великі ендотеліальні клітини (у три-чотири рази більші, ніж у гемокапілярах); базальна мембрана несущільна, перицити відсутні; наявність якірних фібрил, які фіксують ендотеліоцити лімфокапіляра до колагенових волокон сполучної тканини, що оточує ці судини; діаметр лімфатичних капілярів у кілька разів більший, ніж відповідних кровоносних.

Відвідні лімфатичні судини своєю будовою подібні до вен, що пояснюється низьким тиском і малою швидкістю току рідини, а також напрямком її руху – від органів до серця – в обох типах судин. Особливостями будови лімфатичних судин є наявність клапанів та добре розвиненої зовнішньої оболонки. Лімфатичні судини залежно від діаметру поділяють на дрібні, середні та великі, а залежно від будови стінки – на м'язові та безм'язові. До останніх належать дрібні лімфатичні судини діаметром 30–40 мкм, стінка яких не містить м'язових клітин і побудована лише з ендотелію та сполучнотканинної оболонки. Середні та великі лімфатичні судини мають три добре розвинені оболонки: внутрішню, середню і зовнішню.

Особливості будови головних лімфатичних стовбурів можна розглянути на прикладі грудної лімфатичної протоки. Її стінка на різних рівнях має неоднакову будову. Найбільш розвинена вона на рівні діафрагми, де має чітко відокремлені три оболонки і нагадує нижню порожнисту вену. Зовнішня оболонка грудної лімфатичної протоки у 3–4 рази товща, ніж внутрішня та середня. Товщина м'язових шарів грудної лімфатичної протоки зменшується у напрямку руху лімфи, і стінка її у місці впадання у яремну вену в 2–3 рази тонша, ніж на рівні діафрагми. Уздовж грудної протоки спостерігається до дев'яти півмісяцевих клапанів, побудованих із інтими, в стулках яких локалізуються поодинокі поперечно орієнтовані гладком'язові клітини.

Серце (cor) – це частина судинної трубки, що перетворилася на порожнистий м'язовий орган, розділений на чотири камери з клапанами. Функція його – забезпечення руху крові. Маса серця людини становить 200–350 г, форма конічна, з заокругленими верхівками та основою. Розміри серця складають приблизно 13x10x7 см, розміщене воно над діафрагмою, у середньому середостінні. Стінка серця утворена трьома оболонками: внутрішньою – ендокардом, середньою – міокардом, зовнішньою – епікардом. Серце лежить всередині фіброзної сумки – перикарда. Між перикардом і епікардом є невелика кількість рідини, яка відіграє роль мастила, що полегшує рухи серця.

Ендокард вистеляє зсередини камери серця, укриває папілярні м'язи, сухожильні нитки, а також утворює клапани серця. Товщина ендокарда більша у лівих камерах серця, особливо на міжшлуночковій перегородці, а також біля місця виходу аорти та легеневої артерії. Складається ендокард з чотирьох шарів. Шар ендотелію розташований на товстій базальній мембрані, сполучнотканинний підендотеліальний шар багатий на малодиференційовані клітини. Третій, м'язово-еластичний, шар утворений гладкими міоцитами, які переплітаються з еластичними волокнами. Зовнішній, сполучнотканинний, шар розташований на межі з міокардом. Він складається із сполучної тканини, яка містить товсті еластичні, колагенові та ретикулярні волокна. У ньому є судини. Живлення ендокарда здійснюється переважно за рахунок крові з камер серця. Клапани серця побудовані як тонкі пластинки волокнистої сполучної тканини з невеликою кількістю клітин, укриті ендотелієм.

Міокард, або серцевий м'яз, складається із серцевої м'язової тканини і прошарків пухкої сполучної тканини з судинами та нервами. Серцева м'язова тканина за будовою є посмугованою (рис. 4.6, 4.7). Посмугованість має ту ж природу, що і в скелетних м'язах, тобто зумовлена оптичною неоднорідністю міофібрил, які складаються з двох типів міофіламентів. Серцевий м'яз побудований з волокон, які анастомозують між собою, утворюючи сітку. М'язові волокна серцевого м'яза утворені окремими одно- або двоядерними м'язовими клітинами, які розташовані ланцюжком і мають у розрізі прямокутну форму. Ці клітини називають типовими, або скоротливими, кардіоміоцитами.

Скоротливі кардіоміоцити (рис. 4.6, Б) мають довжину від 50 до 120 мкм, ширину 15–20 мкм. Ядро локалізується у центрі клітини, на відміну

від локалізації ядер у скелетних м'язових волокнах. У серцевих міоцитах порівняно зі скелетними м'язовими волокнами багато саркоплазми і відносно мало міофібрил. У саркоплазмі кардіоміоцитів є значна кількість мітохондрій. Саркоплазматична сітка не так сильно розвинена, як у скелетних м'язах, і не утворює великих термінальних цистерн. У клітинах серцевого м'яза Т-трубочки заходять всередину на рівні Z-пластинок, тому кількість їх відповідає числу саркомерів. Т-трубочки у два рази ширші, ніж у скелетних м'язах, і, крім того, відрізняються тим, що вистелені базальною мембраною, яка лежить назовні від сарколеми. Тут також відсутня типова картина тріад, тому що цистерни саркоплазматичної сітки, які контактують з Т-трубочками, малі і не утворюють повних кілець навколо міофібрил. Функція Т-трубочок серцевого м'яза така ж, як і в скелетних м'язах, тобто проведення рухових імпульсів у клітину і забезпечення одночасного скорочення усіх міофібрил.

Скоротливі кардіоміоцити сполучаються між собою з утворенням так званих **вставних дисків** (рис. 4.6, 4.7). На гістологічних препаратах мають вигляд темних смужок, що йдуть упоперек волокна. Під електронним мікроскопом вставний диск має східчастий профіль з неоднаковою будовою. У поперечних ділянках вставного диска є міжклітинні сполучення трьох типів. Перший – це десмосомоподібні контакти, які забезпечують міцне з'єднання клітин; у цих ділянках також прикріплюються тонкі міофіламенти. Другий – розкидані у поперечних ділянках невеликі щілинні контакти (нексуси), які забезпечують метаболічний зв'язок сусідніх клітин. У поздовжніх ділянках вставного диска є багато щілинних контактів великих розмірів, яким належить головна роль у проведенні імпульсів на типові серцеві міоцити. Третій – зони злипання.

Другий різновид клітин міокарда – провідні кардіоміоцити – утворюють провідну систему серця (рис. 4.8). Остання складається із синусно-передсердного вузла, передсердно-шлуночкового вузла та передсердно-шлуночкового пучка Гіса з його розгалуженнями (волокна Пуркіньє), які передають імпульси до скоротливих м'язових клітин. Серед провідних серцевих міоцитів за морфологічними та функціональними особливостями можна визначити три типи клітин.

Клітини першого типу мають назву пейсмейкерних клітин (Р-клітин), або водіїв ритму. Вони мають нестабільний потенціал спокою і здатні деполяризуватися з частотою 70 разів за 1 хв, тобто ці клітини генерують імпульси до скорочення. Джерелом цих імпульсів є так званий кальцієвий осцилятор. Принцип його дії полягає у періодичних змінах концентрації іонів Ca^{2+} у системі цитозоль – цистерни гладкої саркоплазматичної сітки, завдяки наявності білка – каналу Ca^{2+} -АТФ-ази. Пейсмейкерні клітини локалізуються у центральній частині синусно-передсердного вузла. Морфологічно вони характеризуються невеликими розмірами, багатокутною формою з найбільшим діаметром 8–10 мкм, невеликою кількістю міофібрил, які не мають упорядкованої орієнтації. Саркоплазматична сітка розвинена слабо, Т-система відсутня, є багато піноцитозних пухирців та кавеол.

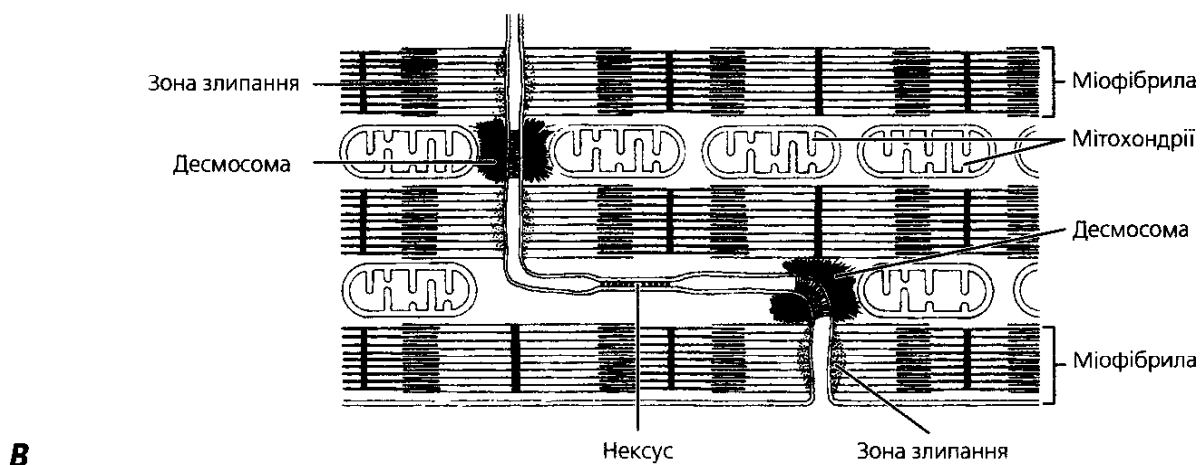
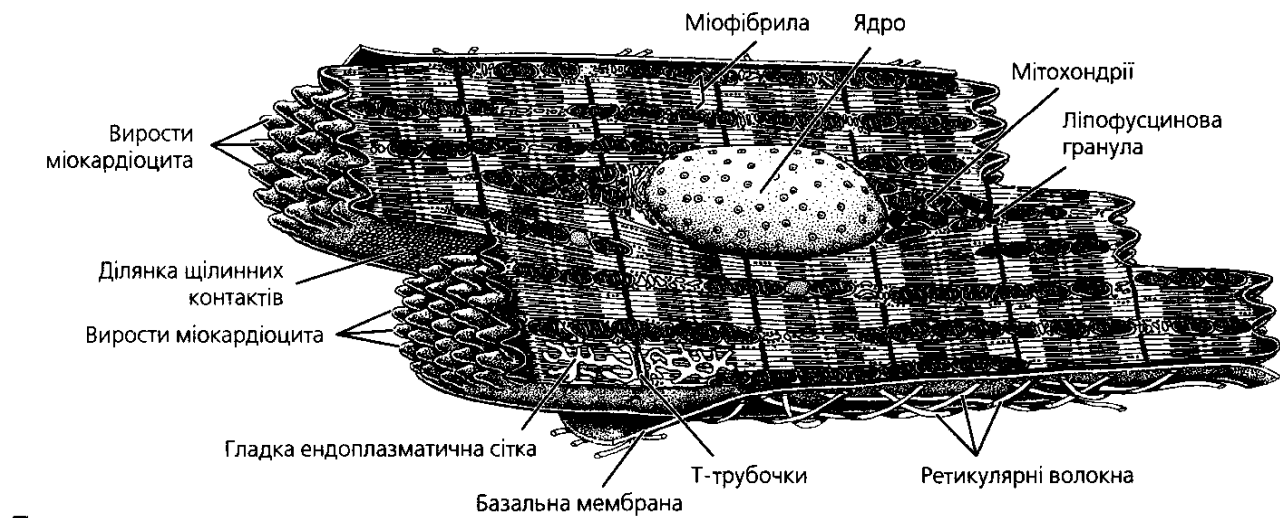
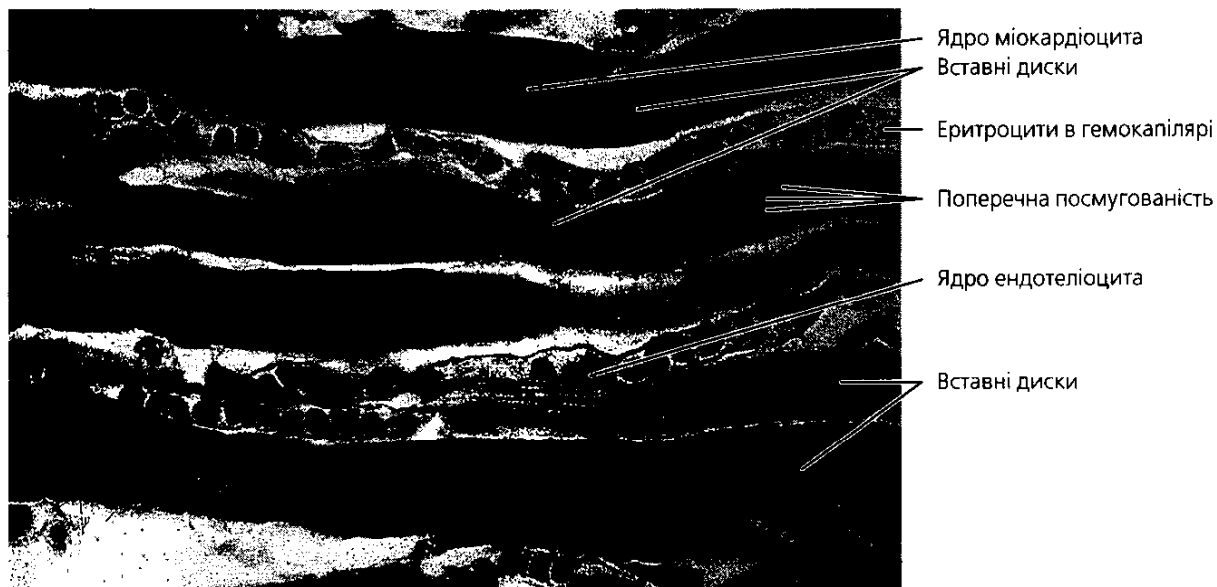
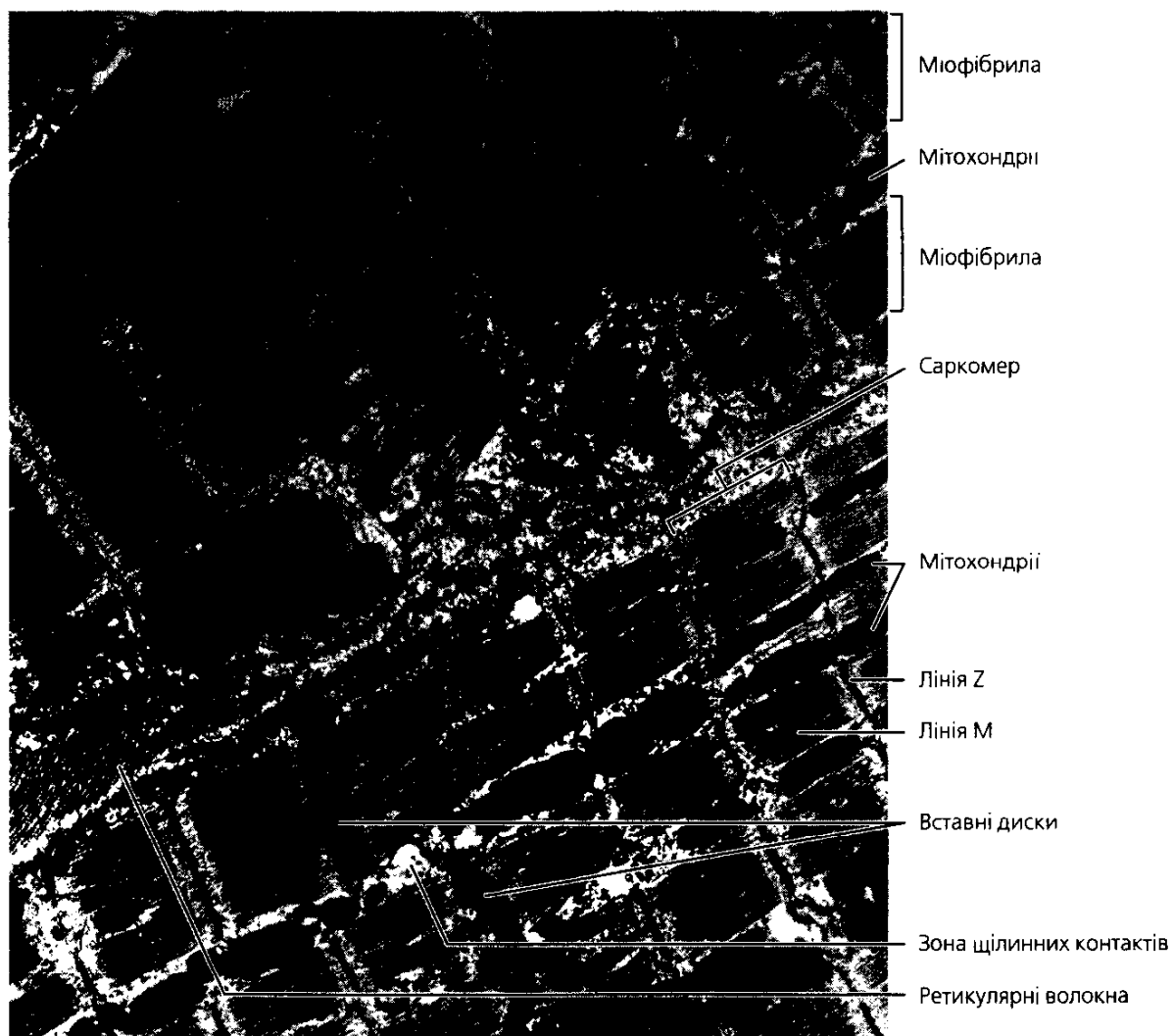


Рис. 4.6. Структурна організація серцевого м'язу: **A** – поздовжній зріз міокарда людини, напівсхематично, $\times 500$; **Б** – тривимірна реконструкція ізольованого скоротливого кардіоміюцита; **В** – схема ділянки вставного диска двох суміжних кардіоміюцитів



А



Б

Рис. 4.7. Серцевий м'яз: **А** – світлова мікроскопія, поздовжній зріз волокон, $\times 700$; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія двох суміжних кардіоміоцитів, поздовжній зріз, $\times 15\,000$

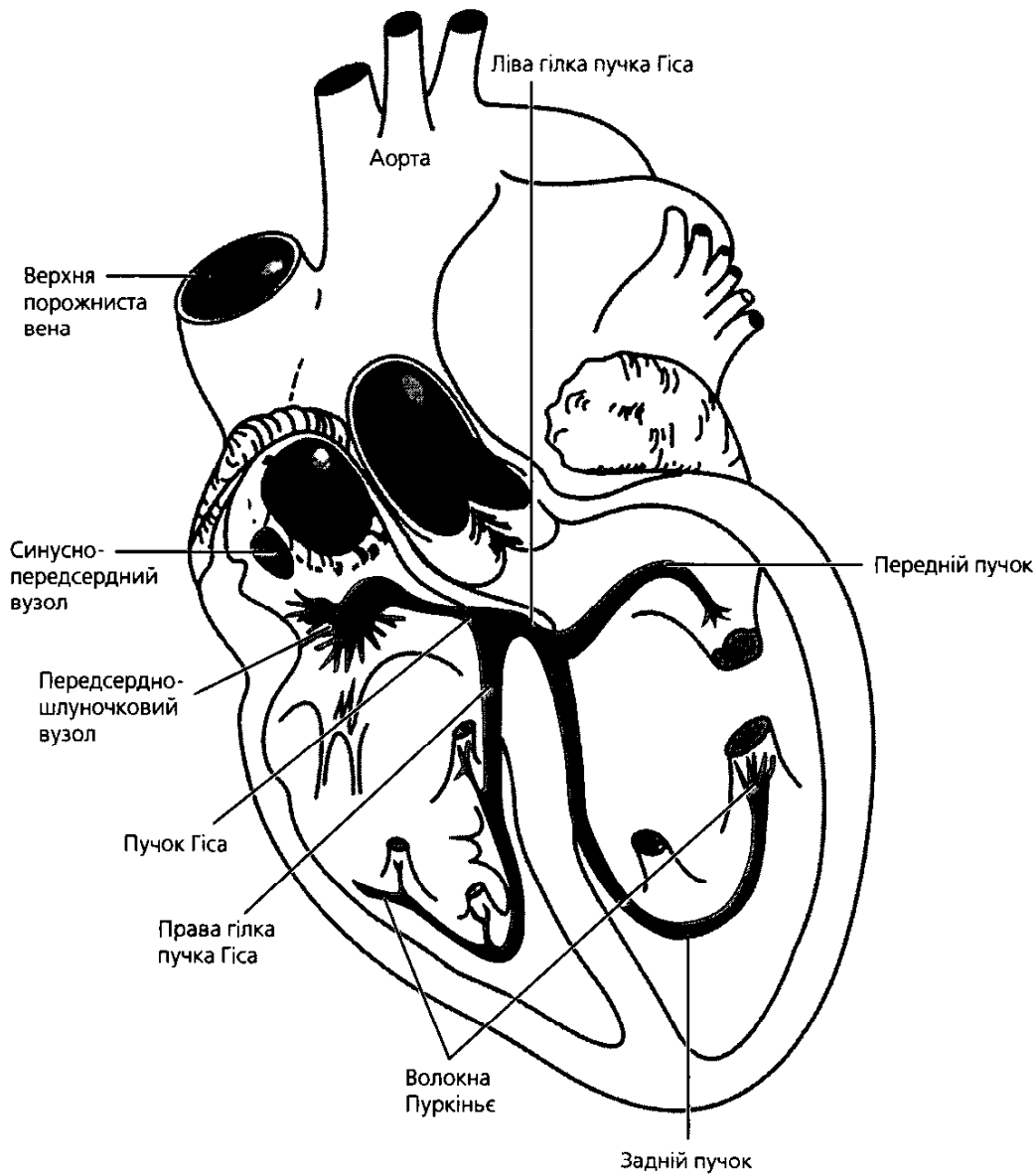


Рис. 4.8. Схема будови провідної системи серця

Клітини другого типу – перехідні клітини, функціональне значення яких полягає у передачі збудження від Р-клітин до клітин пучка і скоротливих елементів міокарда. Локалізуються ці клітини на периферії синусно-передсердного вузла і становлять більшу частину його. Морфологічно це тонкі витягнуті клітини, менші за діаметром, ніж типові серцеві міоцити. Міофібрил у них дещо більше, ніж у Р-клітинах, але менше, ніж у скоротливих кардіоміоцитах, і розташування менш упорядковане.

Клітини третього типу – це клітини пучка провідної системи та його ніжок (так звані волокна Пуркін'є). Вони передають збудження від перехідних клітин до скоротливих кардіоміоцитів шлуночків. За будовою волокна Пуркін'є відрізняються великими розмірами – понад 15 мкм у діаметрі. Міофібрил у них мало, вони розташовуються на периферії волокна, орієнтовані у різних напрямках. Під світловим мікроскопом мають вигляд світлих тяжів на тлі темніших скоротливих м'язів (рис. 4.9, А). Усі клітини провідної системи серця містять велику кількість глікогену. Серед ферментів переважають ензими анаеробного гліколізу.

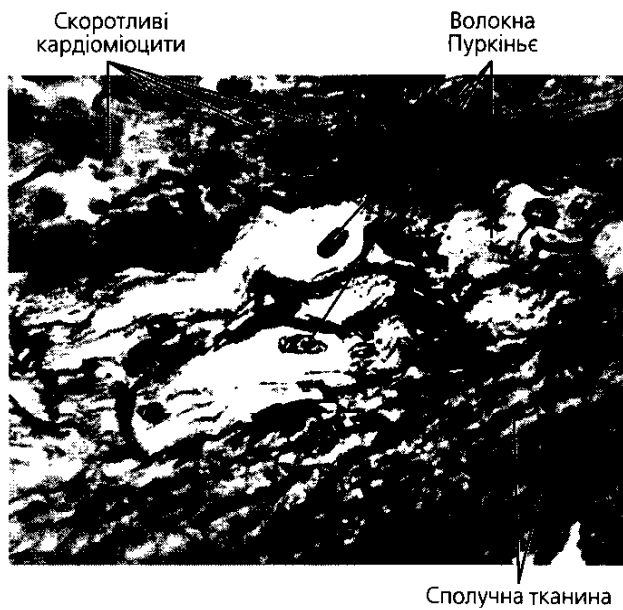


Рис. 4.9. Світлова мікроскопія провідних кардіоміоцитів (волокна Пуркін'є), $\times 400$

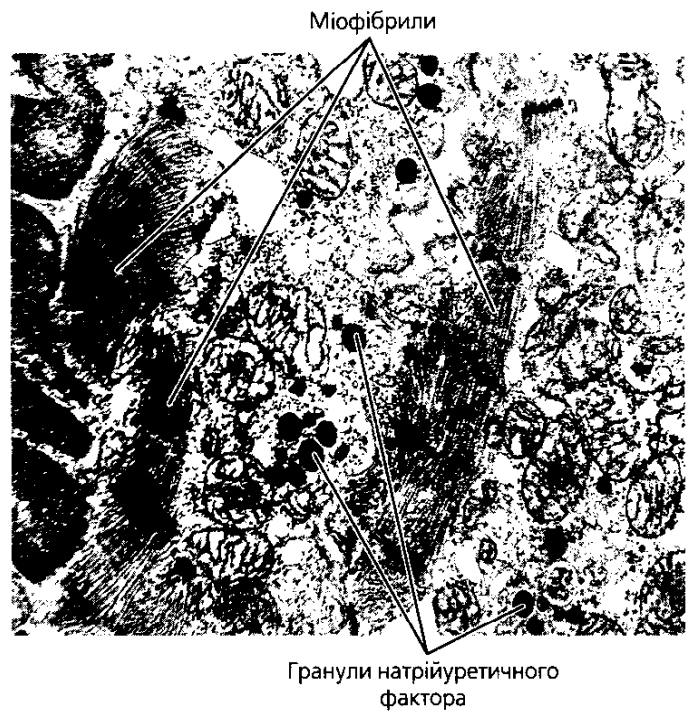


Рис. 4.10. Електронна мікрофотографія міоендокринної клітини серця з гранулами натрійуретичного фактора біля полюса ядра, $\times 7000$

Кардіоміоцити передсердь мають добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку і комплекс Гольджі, які беруть участь у синтезі передсердного натрійуретичного фактору. Останній має діуретичну дію (посилює виведення з організму води і солей), здатний збільшувати показник гематокриту і знижувати артеріальний тиск. Передсердний натрійуретичний фактор нагромаджується у цитоплазмі передсердних кардіоміоцитів у формі специфічних електронно-щільних гранул діаметром 300–400 нм (рис. 4.10).

Епікард і перикард. Зовнішня оболонка серця, або епікард, є вісцеральним листком перикарда. Епікард побудований із тонкої пластинки сполучної тканини, зрощеної з міокардом і вкритої мезотелієм. У сполучнотканинній основі епікарда містяться поверхневий шар колагенових волокон, шар еластичних волокон, глибокий шар колагенових волокон та глибокий колагеново-еластичний шар. У перикарді сполучнотканинна основа розвинена сильніше, ніж в епікарді. Поверхня перикарда, обернена до перикардіальної порожнини, також укрита мезотелієм. За ходом кровоносних судин трапляються скупчення жирових клітин.

Розвиток серця. Серце розвивається з кількох ембріональних зачатків. З мезенхіми розвиваються ендокард і судини. З вісцеральної мезодерми (так званої **міоепікардіальної пластинки**) – міокард та епікард. Нервові вузли і нервові волокна серця мають джерелом розвитку нейроектодерму. Закладка серця відбувається в ембріона довжиною 1,5 мм на початку третього тижня розвитку. Диференціація гістологічних елементів серця, яка починається у зародковому періоді, завершується лише у 16–20 років.

Терміни для запам'ятовування

1. Артерія. 2. Артеріола. 3. Гемокапіляр. 4. Венула. 5. Вена. 6. Артеріоло-венулярний анастомоз. 7. Артеріальна чудесна сітка. 8. Венозна чудесна сітка. 9. Мікроциркуляторне русло. 10. Ендотелій. 11. Фенестрований ендотелій. 12. Перицит. 13. Капіляр соматичного типу. 14. Капіляр вісцерального типу. 15. Капіляр синусоїдного типу. 16. Справжній артеріоло-венулярний анастомоз (шунт). 17. Атиповий артеріоло-венулярний анастомоз (півшунт). 18. Артерія м'язового типу. 19. Артерія мішаного (м'язово-еластичного) типу. 20. Артерія еластичного типу. 21. Підендотеліальний шар. 22. Внутрішня еластична мембрана. 23. Зовнішня еластична мембрана. 24. Клапан вени. 25. Вена безм'язового типу. 26. Вена м'язового типу. 27. Вена м'язового типу зі значним розвитком м'язових елементів. 28. Вена м'язового типу зі слабким розвитком м'язових елементів. 29. Лімфатична судина. 30. Лімфокапіляр. 31. Інтра- та екстраорганні лімфатичні судини. 32. Грудна лімфатична протока. 33. Права лімфатична протока. 34. Якірні фібрили. 35. Відвідна лімфатична судина. 36. Головні лімфатичні стовбури. 37. Серце. 38. Ендокард. 39. Міокард. 40. Епікард. 41. Перикард. 42. М'язово-еластичний шар ендокарда. 43. Зовнішній сполучнотканинний шар ендокарда. 44. Клапан серця. 45. Серцевий м'яз. 46. Кардіоміоцит. 47. Типовий (скоротливий) кардіоміоцит. 48. Атиповий (провідний) кардіоміоцит. 49. Передсердні міоендокринні клітини. 50. Провідна система серця. 51. Синусно-передсердний вузол. 52. Передсердно-шлуночковий вузол. 53. Передсердно-шлуночковий пучок. 54. пейсмейкерна клітина (Р-клітина, водій ритму). 55. Перехідний провідний кардіоміоцит. 56. Волокна Пуркінє.

4.2. ОРГАНИ КРОВОТВОРЕННЯ ТА ІМУННОГО ЗАХИСТУ

До системи кровотворення та імунного захисту (рис. 4.11) належать червоний кістковий мозок, тимус, скупчення лімфоїдних елементів у стінці травного каналу і дихальних шляхів, лімфатичні вузли, гемолімфатичні вузли, селезінка. З них перші два вважають центральними, всі інші – периферійними органами кровотворення. До периферійної частини системи кровотворення та імунного захисту належать також лімфоїдна тканина слизових оболонок (в англійській літературі MALT – Mucosa-Associated Lymphoid Tissue) і лімфоїдна тканина шкіри (SALT – Skin-Associated Lymphoid Tissue). Перша включає скупчення лімфоцитів та інших імуноцитів (плазмоцитів, макрофагів) у слизових оболонках травної трубки (GALT – Gut-Associated Lymphoid Tissue), бронхів (BALT – Bronchus-Associated Lymphoid Tissue), сечостатевої системи, вивідних проток слинних і молочних залоз. Лімфоцити розташовуються дифузно у пухкій

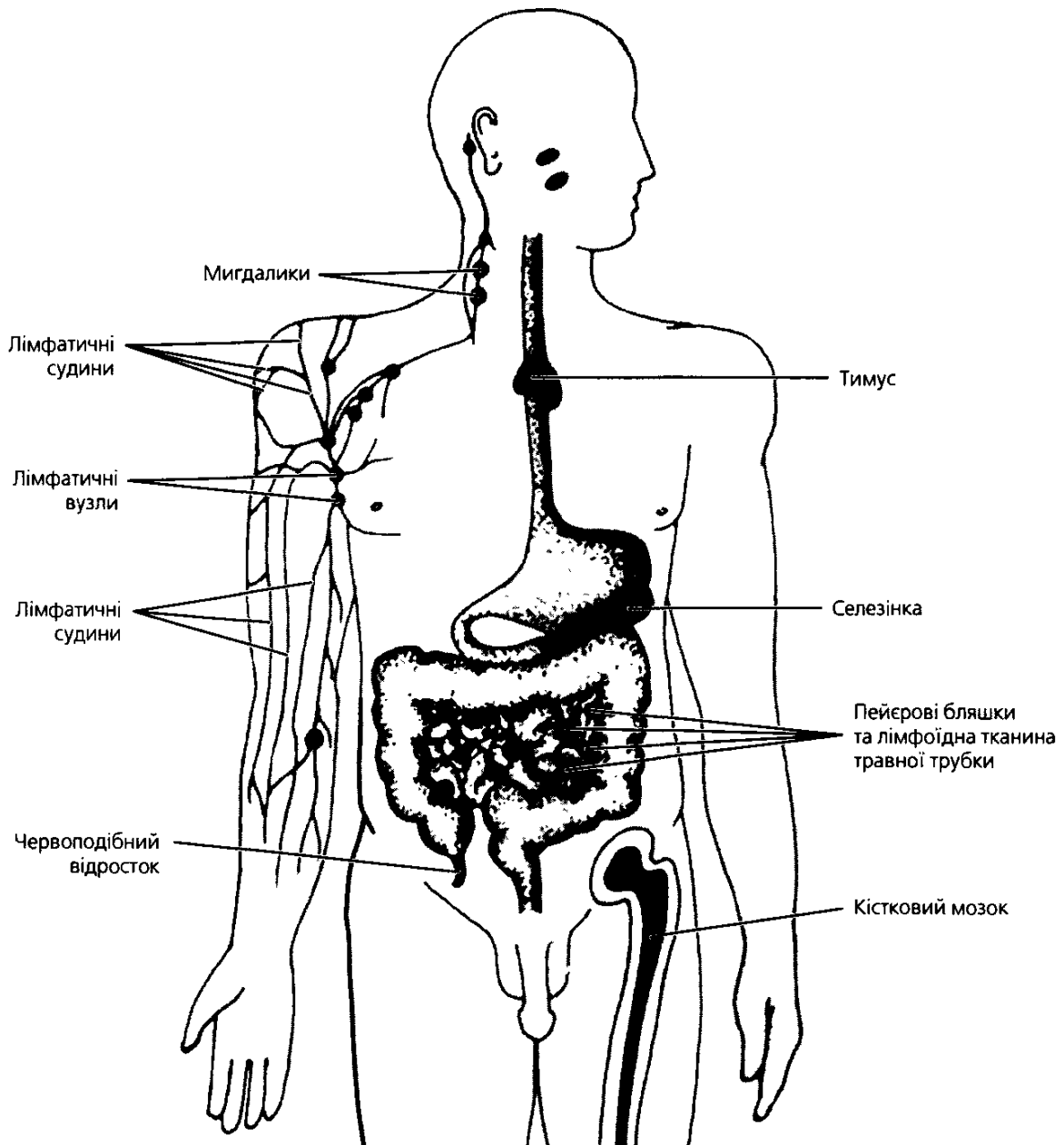


Рис. 4.11. Загальний план будови системи кровотворення та імунного захисту

волокнистій сполучній тканині або формують лімфатичні вузлики (поодинокі чи скупчені). У травній системі найбільша кількість вузликів спостерігається у мигдаликах, клубовій кишці, червоподібному відростку. До лімфоїдної тканини шкіри належать внутрішньоепідермальні лімфоцити та дендритні клітини, що формують імунний захисний бар'єр.

Функція центральних органів системи імунного захисту пов'язана з утворенням усіх видів формених елементів крові, забезпеченням умов для антигенезу незалежного розмноження лімфоцитів. У периферійних органах імуногенезу здійснюється елімінація (знищення) клітин крові, що завершили свій життєвий цикл, а також спеціалізація під впливом антигенів ефektorних клітин (Т- і В-лімфоцитів), які забезпечують імунітет – захист організму від генетично чужого матеріалу.

Усі органи кровотворення в основі своєї будови мають ретикулярну тканину, яка утворює каркас та мікрооточення для визріваючих формених елементів крові. Крім розмноження клітин крові в органах кровотворення депонуються кров та лімфа, здійснюється їхнє очищення від сторонніх частинок. Про виключну важливість нормального функціонування цієї системи для організму свідчить той факт, що два найнебезпечніші і практично невиліковні патологічні стани – синдром набутого імунного дефіциту (СНІД) та злоякісні новоутворення – безпосередньо пов'язані з ураженням органів імунної системи. Відсутність ефективних методів лікування цих захворювань свідчить про складність процесів імунного захисту і тісний взаємозв'язок усіх органів кровотворення.

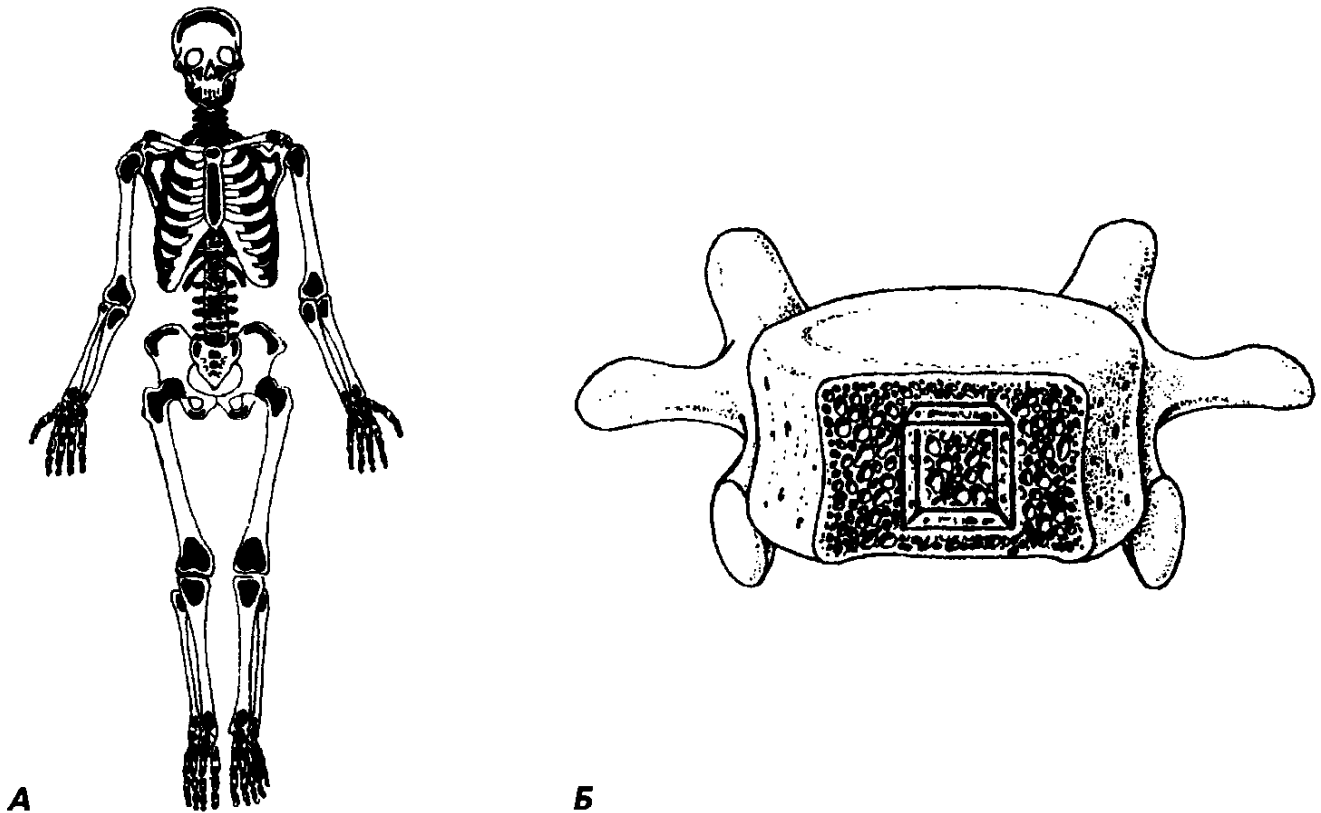


Рис. 4.12. Червоний кістковий мозок: **А** – зони локалізації червоного кісткового мозку дорослого; **Б** – структура губчастої кісткової тканини хребця, що утворює грубу строму червоного кісткового мозку

Червоний кістковий мозок (*medulla ossium rubra*) – центральний орган кровотворення (рис. 4.12), у якому містяться стовбурові кровотворні клітини і відбувається розмноження та диференціація клітин мієлоїдного і лімфоїдного рядів: утворюються еритроцити, тромбоцити, гранулоцити, моноцити, В-лімфоцити і попередники Т-лімфоцитів. У дорослому організмі червоний кістковий мозок розміщений в епіфізах трубчастих кісток і в губчастій речовині плоских кісток. Загальна маса червоного кісткового мозку складає 4–5% маси організму, що за наявності маси тіла 70 кг становить 3–3,5 кг. Кістковий мозок має напіврідку консистенцію, на вигляд він темно-червоного кольору.

Трабекули губчастих кісток утворюють опору (грубу строму) для **ретикулярної тканини**, яка, у свою чергу, є каркасом (ніжною стромою) для гемопоетичних клітин – стовбурових, напівстовбурових, а також наступних класів клітин диферонів еритроцитарного, тромбоцитарного, гранулоцитарного, моноцитарного та лімфоцитарного рядів. Для гемопоетичних клітин характерне формування **острівців гемопоезу** (рис. 4.13), у яких розміщені клітини того чи іншого гістогенетичного ряду. Процеси проліферації та дозрівання клітин найінтенсивніші поблизу ендосту. Червоний кістковий мозок добре васкуляризований, наявність у ньому гемокапілярів пористого типу (синусоїдів) забезпечує можливість виходу зрілих клітин крові у кровообіг. Слід зауважити, що в нормальних умовах **синусоїдні гемокапіляри** кісткового мозку непроникні для незрілих клітин крові. Ця вибіркова проникність, очевидно, пов'язана зі специфікою хімічного складу і цитотопографії вуглеводних детермінант поверхні зрілих та недостатньо диференційованих клітин.

Формування червоного кісткового мозку починається на другому місяці ембріонального розвитку в ключиці ембріона. На 5–7-му місяці ембріогенезу червоний кістковий мозок функціонує як основний кровотворний орган; у цей період у ньому переважають процеси еритропоезу. У дитячому віці червоний кістковий мозок заповнює діафізи та епіфізи трубчастих кісток, плоскі кістки. У 12–18 років червоний кістковий мозок у діафізах трубчастих кісток заміщується на **жовтий кістковий мозок**. До складу останнього включаються численні адипоцити. У нормі жовтий кістковий мозок не виконує функцій гемопоезу, однак за умови значної крововтрати у ньому можуть з'являтися центри мієлоїдного кровотворення. У старечому віці червоний і жовтий кістковий мозок набувають драглистої консистенції і перетворюються на желатинозний кістковий мозок.

Нещодавно у складі червоного кісткового мозку дорослих виявлені плюрипотентні клітини-попередниці – мезенхімні стовбурові клітини, які у разі отримання відповідних стимулів можуть трансформуватися на клітини м'язів, хряща, кістки, жирової тканини. За умови культивування ці клітини здатні також трансформуватися у примордіальні статеві клітини – подібні до тих, з яких розвиваються сперматозоїди і яйцеклітини.

Тимус (*thymus*) – центральний орган імуногенезу, в якому відбувається розмноження та дозрівання (антигеннезалежна диференціація) Т-лімфоцитів.

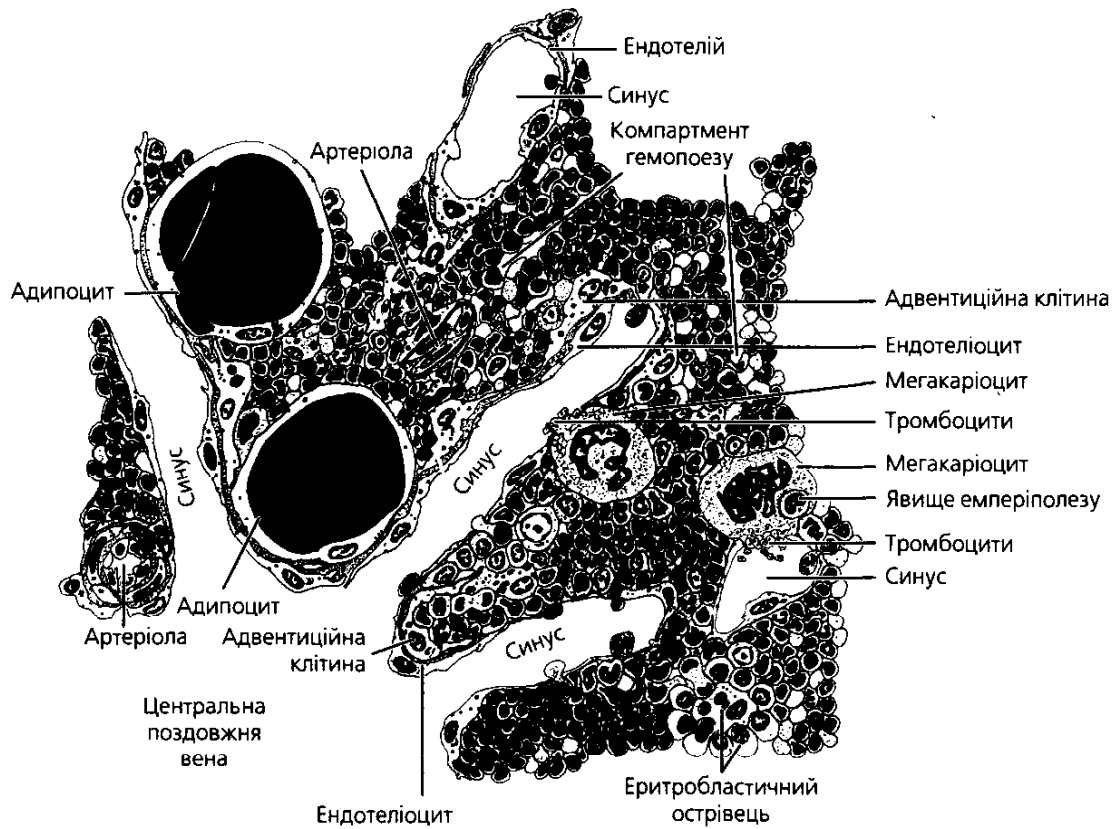
У тимусі виробляються тимозин, тимулін, тимопоетин та інші регуляторні пептиди, які забезпечують проліферацію та дозрівання Т-лімфоцитів у центральних і периферійних органах імуногенезу, а також низку інших біологічно активних речовин: інсуліноподібний фактор (знижує рівень цукру в крові), кальцитоніноподібний фактор (знижує рівень кальцію в крові), фактор росту (забезпечує ріст тіла).

Тимус розміщений за грудниною. Його маса у дорослої людини становить 10–30 г, у новонароджених дітей – близько 12–14 г. Форма тимуса полігональна, для неї характерна значна індивідуальна і вікова мінливість. У 18-річному віці розміри тимуса становлять 19x7x2 см. Зовні тимус укритий сполучно-тканинною капсулою, від якої всередину органа врастають перегородки, що поділяють його на часточки. Сполучна тканина капсули тимуса відмежована від його паренхіми базальною мембраною пористого типу, яка у місцях вросання кровоносних судин формує характерні канали, що йдуть вглиб органа.

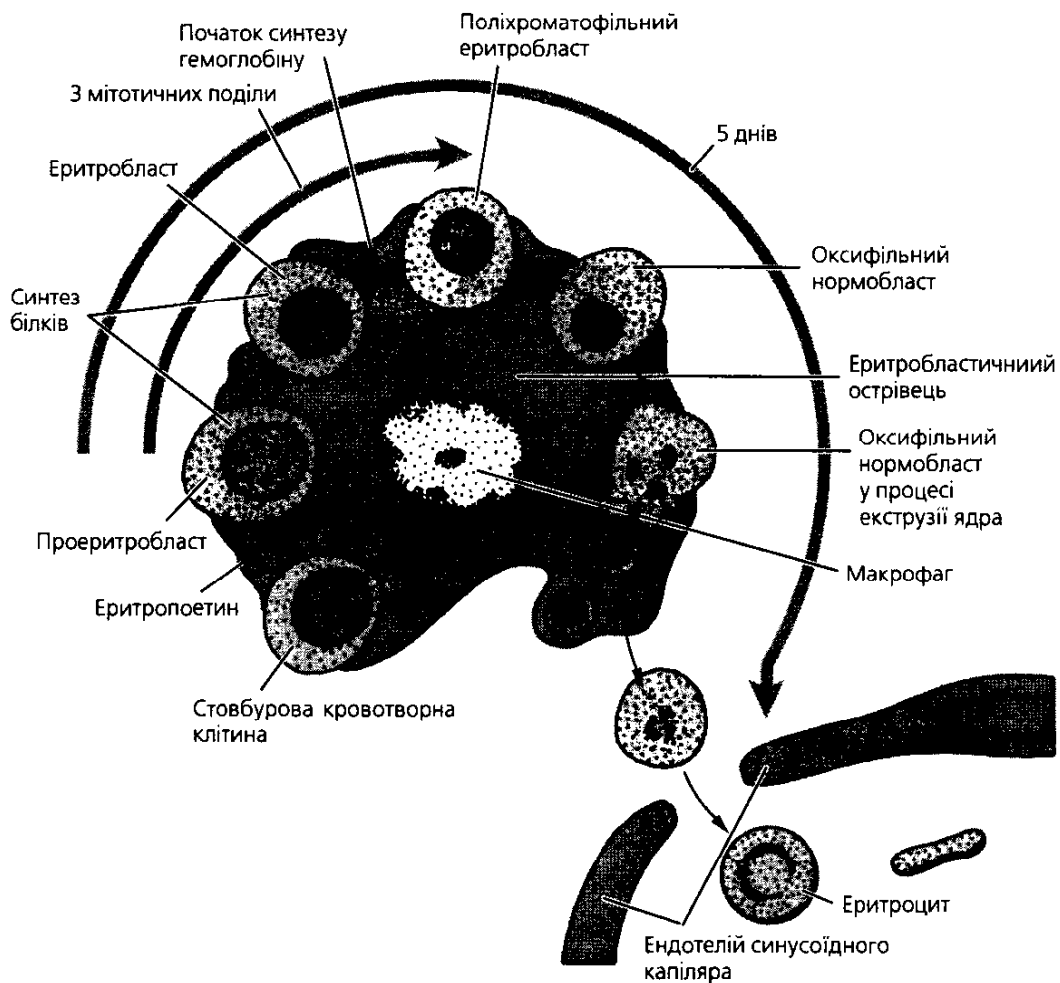
Часточка тимуса (рис. 4.14, 4.15) є структурною і функціональною одиницею органа. Основою часточки є каркас з так званих **епітеліоретикулоцитів** – особливих епітеліальних клітин зірчастої форми, які контактують своїми відростками, утворюючи сітку. Проміжки між епітеліоретикулоцитами заповнені переважно Т-лімфоцитами, у меншій мірі – макрофагами. Незначну частину серед клітинних елементів тимуса становлять фібробласти, міофібробласти, а також тканинні базофіли. Центральна ділянка часточки тимуса, яка на гістологічних препаратах зафарбовується світліше, ніж периферійна, має назву мозкової речовини; темну периферію часточки називають кірковою речовиною.

У кірковій речовині часточки тимуса компактно розміщені малі й середні лімфоцити в оточенні макрофагів і епітеліоретикулоцитів, а також Т-лімфобласти; останні локалізуються переважно у субкапсулярній зоні. Епітеліоретикулоцити, макрофаги та дендритні клітини субкапсулярної зони тимуса часто називають тимусними клітинами-няньками, оскільки вони створюють мікрооточення і необхідні умови для дозрівання Т-лімфоцитів (тимоцитів). У кіркову речовину тимуса з червоного кісткового мозку переносяться попередники Т-лімфоцитів. Тут відбувається їх проліферація, дозрівання під дією тимозину, який продукують епітеліоретикулоцити, і вибіркового фагоцитоз частини новоутворених клітин макрофагами. Тільки 3–5% клітин, що утворюються, виходить з нього. Решта клітин гине шляхом апоптозу. Селекція лімфоцитів відбувається за участю епітеліоретикулоцитів. Виживають клітини, які не реагують на власні білки головного комплексу гістосумісності (МНС), а клітини, що мають рецептори до власних антигенів організму, гинуть. Відібрані (нефагоцитовані) Т-лімфоцити мігрують у мозкову речовину, звідки можуть надходити у периферійний кровоплин.

Мозкова речовина часточки тимуса утворена диференційованими Т-лімфоцитами, які на своїй мембрані експресують рецептори CD4 (гелпери/індуктори) або CD8 (кілери/супресори), а також рецептори Т-клітин (TCR).



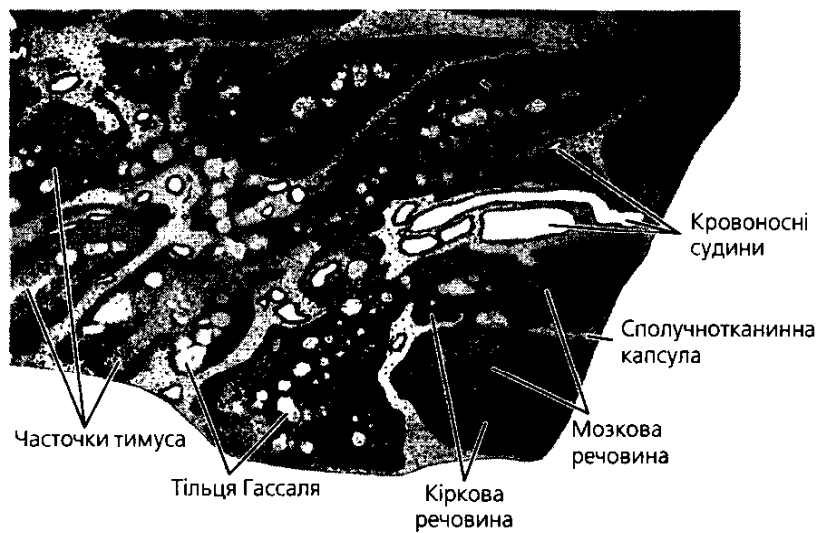
А



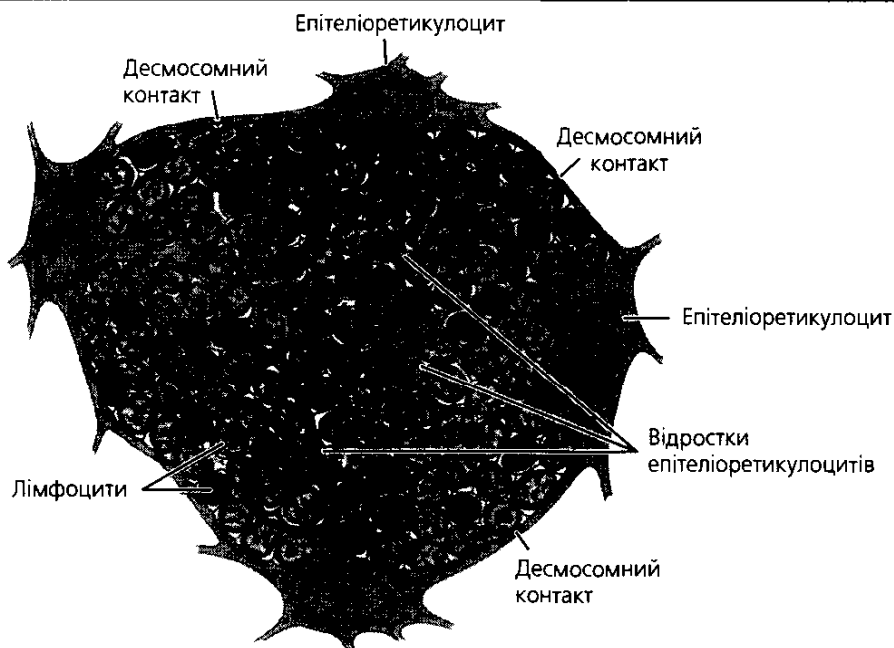
Б

Рис. 4.13. А – напівсхематичне відтворення мікроструктури ділянки червоного мозку, що локалізується біля центральної поздовжньої вени кістки; **Б** – схема еритробластичного острівця червоного кісткового мозку

Лімфоцити мозкової речовини оточені епітеліоретикулоцитами та макрофагами і розміщені менш компактно порівняно з кірковою речовиною (до 90% лімфоцитів тимуса міститься у кірковій речовині і лише 10% – у мозковій). Лімфоцити мозкової речовини потрапляють у кровоплин по венулах і виносних лімфатичних судинах. Характерною морфологічною ознакою тимуса є наявність у мозковій речовині особливих концентричних нашарувань епітеліальних клітин, що мають назву тілець Гассаля. Вони утворюються у разі дегенерації і взаємного нашарування зірчастих епітеліоретикулоцитів мозкової речовини. Тільця Гассаля зафарбовуються оксифільно, у цитоплазмі клітин, що їх утворюють, знаходять гранули кератину, товсті пучки фібрил та великі вакуолі. У центрі тимусних тілець розміщений оксифільний клітинний детрит. Існує певний взаємозв'язок між появою тілець Гассаля і набуттям Т-лімфоцитами імунної компетентності.



А



Б

Рис. 4.14. Тимус: **А** – напівсхематичне відтворення структури тимуса чотиримісячної дитини, $\times 28$; **Б** – взаємовідношення епітеліоретикулоцитів та лімфоцитів у складі часточки тимуса

Кіркова та мозкова речовини часточок тимуса мають особливості будови мікроциркуляторного русла. Зокрема, лімфоцити кіркової речовини відмежовані від просвіту гемокапілярів так званим гематотимусним бар'єром. Він утворений суцільним шаром розміщених на базальній мембрані епітеліоретикулоцитів, що супроводжують усі судини мікроциркуляторного русла й обмежують перикапілярний простір, а також стінкою гемокапілярів. Гематотимусний бар'єр закриває доступ антигенам з судинного русла до лімфоцитів, що дозрівають у кірковій речовині, які мають циторецептори до власних антигенів організму, що запобігає розвитку аутоімунних реакцій (ушкодження власних клітин і тканин організму). У мозковій речовині гематотимусний бар'єр відсутній, що створює передумови для рециркуляції Т-лімфоцитів.

Тимус людини формується на п'ятому тижні ембріогенезу у вигляді потовщення епітелію третьої-четвертої пар горлових кишень. У кінці другого міся-

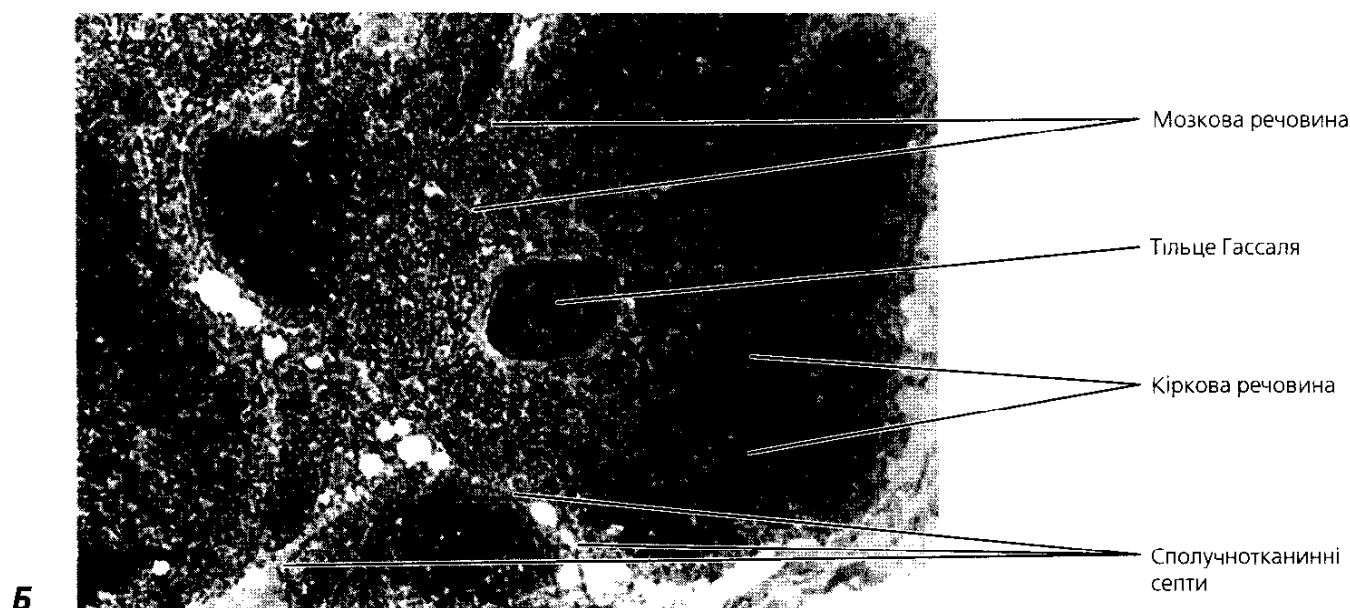
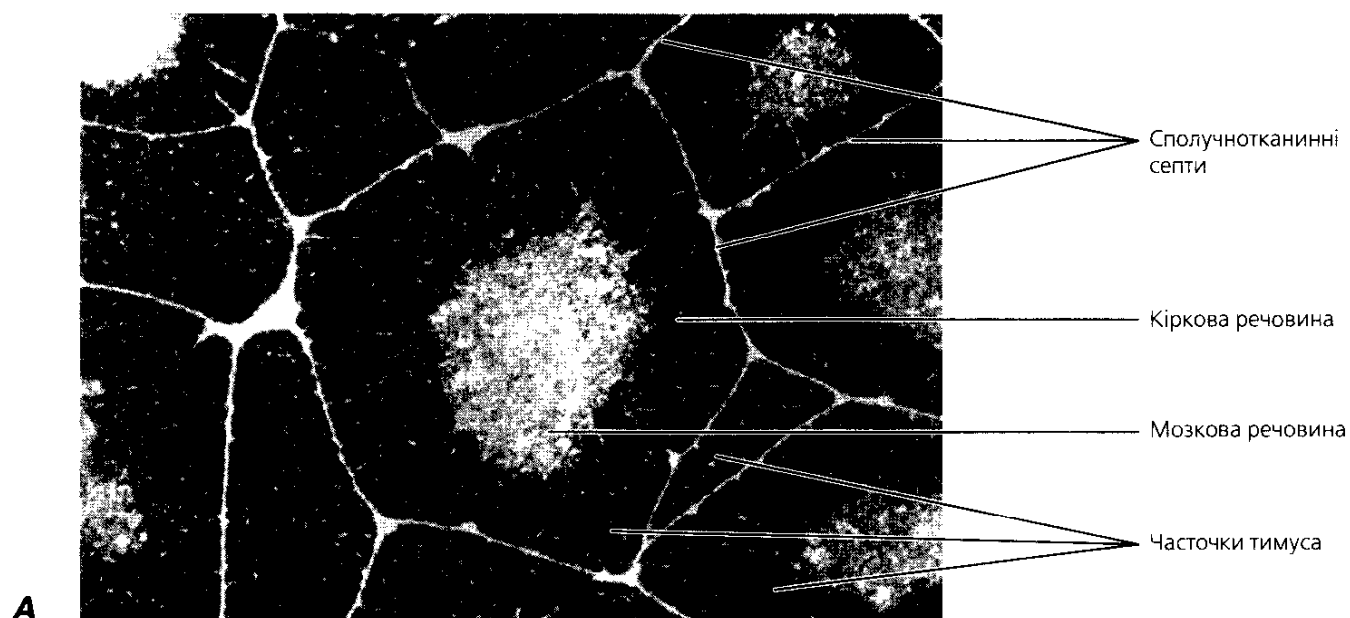


Рис. 4.15. Світлова мікроскопія тимуса: **А** – загальний план будови часточок, $\times 32$; **Б** – фрагмент часточки тимуса дитини, $\times 118$

ця епітеліальну строму тимуса заселяють перші лімфоцити. На третьому місяці з'являються часточки, серед яких можна розрізнити кіркову та мозкову речовини, стають помітними тільця Гассаля. Максимальної маси орган досягає у ранньому дитячому віці. Протягом усього життя людини у тимусі відбуваються зміни, які отримали назву вікової інволюції. Остання полягає у поступовому заміщенні паренхіматозних елементів тимуса жировою та пухкою сполучною тканиною, зменшенні маси органа. Тільця Гассаля зберігаються довше. У віковій інволюції тимуса розрізняють чотири фази: швидку (до 10-річного віку), повільну (з 10 до 25 років), прискорену (від 25 до 40 років) і сповільнену (після 40 років). Швидкість вікової інволюції тимуса значною мірою визначається гормональним статусом організму. У людей старшого віку тимус цілковито заміщується жировою тканиною і перетворюється у жирове тіло.

Відсутність вікової інволюції тимуса – прояв важкої патології, яка має назву тиміко-лімфатичного статусу. Звичайно цей стан супроводжується недостатністю глюкокортикоїдної функції кори наднирникової залози, розростанням лімфоїдної тканини в органах. За наявності тиміко-лімфатичного статусу різко падає опірність організму до інфекцій, інтоксикацій, зростає загроза виникнення злякисних новоутворень.

У разі дії на організм несприятливих чинників (стрес) – травм, голоду, інтоксикацій, інфекцій – спостерігається так звана акцидентальна інволюція тимуса. Вона супроводжується масовою загибеллю лімфоцитів під дією кортикостероїдів, а також збільшенням кількості розмірів тілець Гассаля. Спочатку лімфоцити зникають з кіркової речовини, унаслідок чого на цій стадії інволюції згладжується різниця між кірковою і мозковою речовиною часточок тимуса. Акцидентальна інволюція тимуса є морфологічним проявом захисних реакцій організму.

Лімфоїдні вузлики, або фолікули (*noduli lymphatici*), у стінці травної трубки та дихальних шляхів людини вважають дисоційованим аналогом сумки Фабриціуса птахів, тобто центральним органом В-лімфоцитопоезу. У них набувають імунної компетенції (отримують рецептори для різноманітних антигенів) В-лімфоцити, що надходять сюди з червоного кісткового мозку. Лімфоїдні вузлики (рис. 4.16) являють собою кулястої форми скупчення В- і Т-лімфоцитів у складі пухкої сполучної тканини власної пластинки слизової оболонки та у підслизовій основі відповідних відділів травного і дихального шляхів; Т-лімфоцити у їх складі відіграють допоміжну роль у процесах дозрівання В-лімфоцитів. В-лімфоцити після набуття ними імунної компетенції можуть виходити у периферійне кров'яне русло. Частина цих клітин, повернувшись назад, трансформується у плазмоцити, які у тісній кооперації з клітинами епітеліального вистелення травного і дихальних шляхів продукують імуноглобуліни (антитіла) класу А.

Лімфатичні вузли (*nodi lymphatici*) – бобоподібної форми потовщення за ходом лімфатичних судин, у яких відбувається антигензалежне розмноження В- і Т-лімфоцитів, набуття ними імунної компетенції, а також очищення

лімфи від сторонніх частинок. Загальна маса лімфатичних вузлів становить 1% маси тіла, тобто близько 700 г. Лімфатичні вузли утворюють понад 50 груп. За топографією вони поділяються на вузли тіла (соматичні), нутрощів (вісцеральні) та змішані, що збирають лімфу як від нутрощів, так і від інших органів. Розмір лімфатичних вузлів знаходиться у межах 5–10 мм.

Лімфатичний вузол (рис. 4.17, 4.18) покритий сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять сполучнотканинні перегородки – трабекули. У капсулі деяких лімфатичних вузлів знайдені гладком'язові клітини, які беруть участь у формуванні опорно-скоротливого апарату вузла. Паренхіма вузла утворена В- і Т-лімфоцитами, остов (ніжну строму) для яких формує ретикулярна тканина. Розрізняють кіркову і мозкову речовини лімфовузла.

Кіркова речовина утворена розміщеними під капсулою лімфатичними вузликами (фолікулами) – кулястими скупченнями В-лімфоцитів діаметром 0,5–1 мм. Крім В-лімфоцитів до складу лімфоїдних фолікулів лімфовузла належать як типові макрофаги, так і особливий їх різновид, що має назву **дендритних клітин**. Зовні вузлик укритий **ретикулоендотеліоцитами** – клітинами, які поєднують морфологію ретикулярних клітин з функцією ендотелію, оскільки вони вистеляють синуси лімфатичних вузлів. Серед ретикулоендотеліоцитів є значна кількість фіксованих макрофагів, так званих **берегових клітин**. Кожен вузлик містить **світлий (реактивний, або гермінативний) центр**, де здійснюється розмноження лімфоцитів і локалізовані переважно В-лімфобласти, і темну периферійну зону, в якій компактно розташовані малі та середні лімфоцити. Збільшення кількості і розмірів реактивних центрів вузликів лімфатичних вузлів свідчить про антигенну стимуляцію організму.

Мозкова речовина лімфатичного вузла утворена мозковими тяжами – стрічкоподібної форми скупченнями В-лімфоцитів, плазмоцитів і макрофагів, витягнутих у напрямку від воріт вузла до лімфатичних вузликів. Зовні мозкові тяжі, так само як і вузлики кіркової речовини, вкриті ретикулоендотеліоцитами. Між мозковими тяжами і вузликами, відповідно, між мозковою та кірковою речовинами лімфатичного вузла, розміщене дифузне скупчення Т-лімфоцитів, що має назву **паракортикальної зони**. У цій зоні є посткапілярні венули з кубічними ендотеліальними клітинами, де відбувається гоумінг*. Макрофаги у складі паракортикальної зони представлені різновидом так званих інтердигітатних клітин, які контактують між собою відростками пальцеподібної форми і виробляють речовини, що стимулюють проліферацію Т-лімфоцитів. Таким чином, кіркова і мозкова речовини є бурсазалежними, а паракортикальний шар – тимусзалежною зоною лімфатичного вузла.

Між шарами ретикулоендотеліоцитів, що покривають лімфатичні вузлики і мозкові тяжі з одного боку і сполучнотканинну строму (капсулу і трабеку-

* Лімфатичні вузлики травного каналу та інших трубчастих органів, а також лімфатичні вузли містять вени з високим ендотелієм, що експресує на своїй поверхні так званий судинний адресин, який розпізнається молекулою CD44 циркулюючих у крові лімфоцитів. У результаті лімфоцити фіксуються у цих ділянках. Це позначається словом «гоумінг», яке перекладається як «повернення додому»

ЛІМФОЇДНА ТКАНИНА

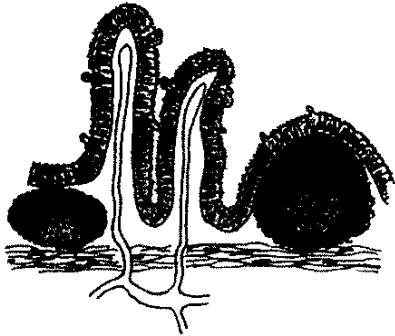


Дифузна лімфоцитарна інфільтрація

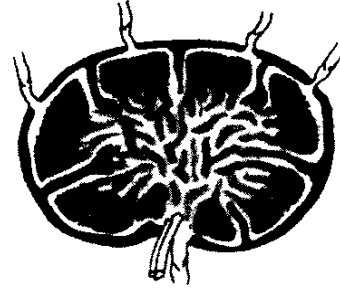
ЛІМФОЇДНІ ОРГАНИ



Тимус



Лімфоїдні вузлики слизових оболонок
(травна трубка, дихальні шляхи)



Лімфатичний вузол



Мигдалик



Селезінка

А



Б

Рис. 4.16. А – схема основних типів структурної організації некапсульованої лімфоїдної тканини та капсульованих лімфоїдних органів; **Б** – напівсхематичне відтворення будови піднебінного мигдалика

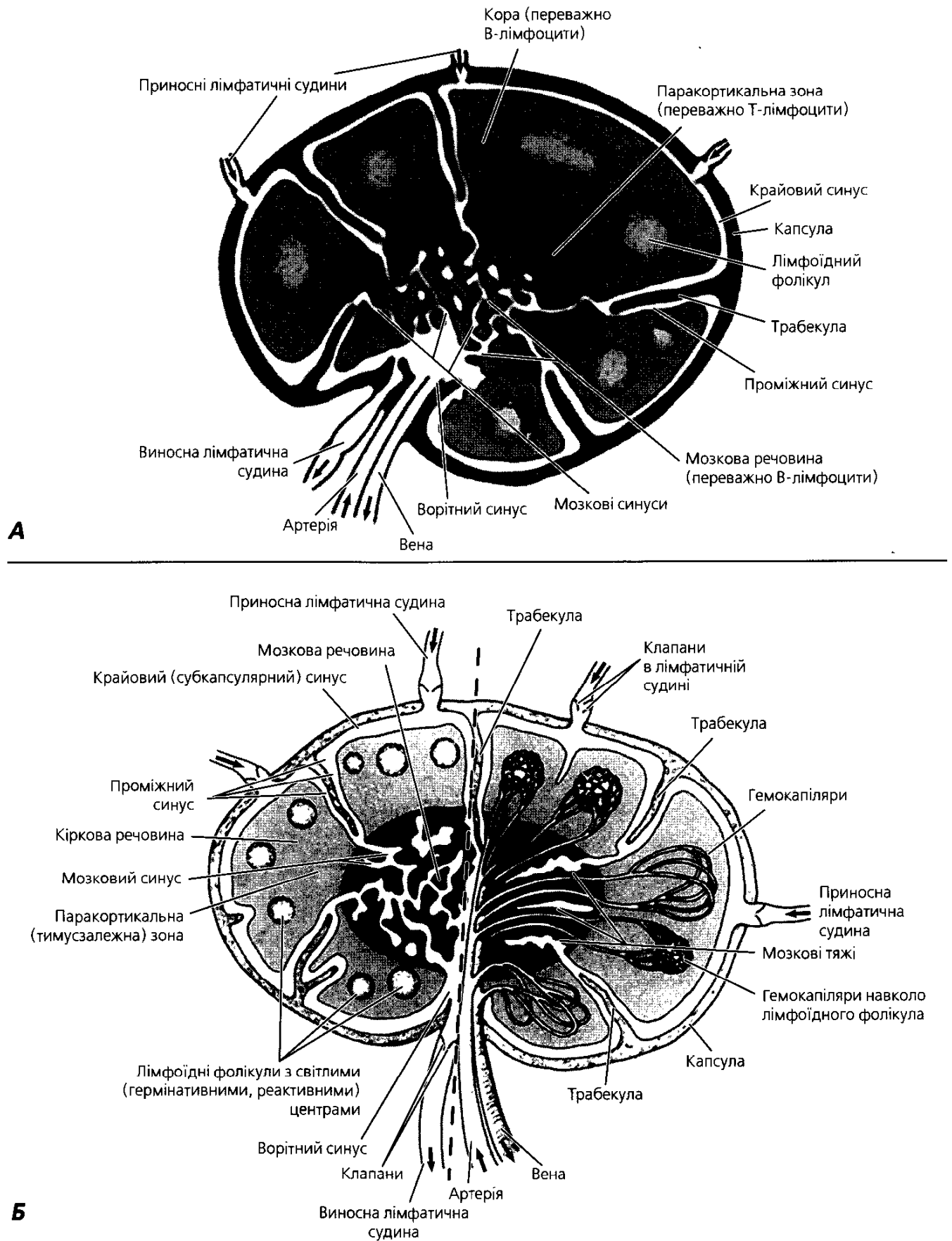


Рис. 4.17. Лімфатичний вузол: **А** – загальний план будови; **Б** – схема циркуляції крові (права частина схеми) та лімфи (ліва частина схеми); кров доноситься і відтікає з лімфатичного вузла через його ворота; лімфа вливається з приносних лімфатичних судин з опуклого боку лімфатичного вузла і відтікає через ворота

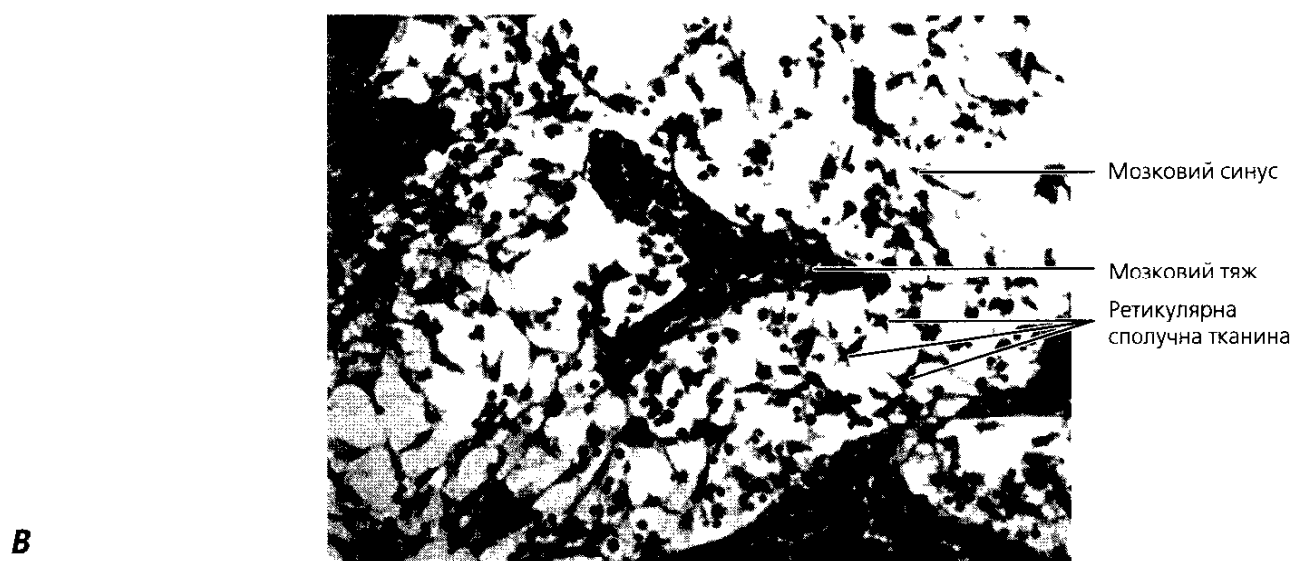
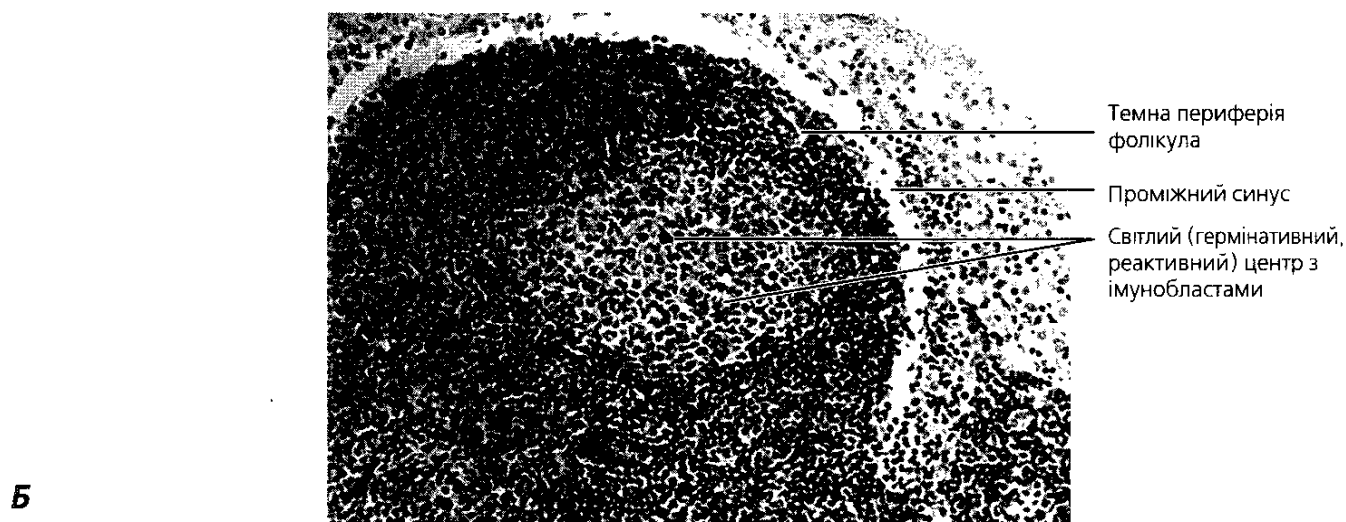


Рис. 4.18. Світлова мікроскопія лімфатичного вузла: **A** – загальний план будови, $\times 30$; **Б** – лімфоїдний фолікул зі світлим реактивним центром, $\times 200$; **B** – мозковий тяж в оточенні ретикулярної строми, $\times 200$

ли) – з другого, є щільні проміжки, які називаються **синусами**. До системи синусів лімфатичного вузла належать крайовий синус (розміщений між капсулою і вузликами), кіркові синуси (між вузликами і трабекулами), мозкові синуси (між мозковими тяжами і трабекулами) і ворітний синус (у ділянці ввігнутої частини – воріт лімфатичного вузла). По системі синусів здійснюється циркуляція лімфи від крайового синуса, куди впадають приносні лімфатичні судини, через проміжні синуси у напрямку до ворітного синуса, звідки лімфа відтікає системою виносних лімфатичних судин. При цьому лімфа очищається завдяки фагоцитозу сторонніх частинок береговими макрофагами; вона збагачується імунокомпетентними Т- і В-лімфоцитами, клітинами пам'яті, а також імуноглобулінами (антитілами).

Механізми функціонування лімфатичного вузла передбачають тісний взаємозв'язок усіх його структурних компонентів. Берегові клітини та типові макрофаги лімфатичних вузликів фагоцитують сторонні частинки, які з лімфою проходять через систему синусів лімфатичного вузла. При цьому за участю лізосомних ферментів макрофагів здійснюється перетворення антигенів фагоцитованих частинок з корпускулярної форми у молекулярну, здатну викликати імунну відповідь: проліферацію лімфоцитів, перетворення В-лімфоцитів у плазмочити (антитілопродуценти), Т-лімфоцитів у ефектори (Т-кілери) та клітини пам'яті. Активовані антигенами В-лімфоцити з лімфатичних вузликів переміщуються у мозкові тяжі, перетворюються там на плазмочити – продуценти антитіл. Клітини пам'яті виходять у судинне русло: з них формуються ефекторні клітини після повторної зустрічі з антигеном. Дендритні клітини вузликів кіркової речовини – це різновид макрофагів, які здатні фіксувати на своїй поверхні комплекси антитіл з антигенами (є так званими антигенпрезентуючими клітинами). Під час контакту з дендритними клітинами В-лімфоцити стимулюються до вироблення антитіл. Інтердигітатні клітини паракортикальної зони виділяють біологічно активні речовини, що стимулюють проліферацію і дозрівання Т-лімфоцитів, перетворення їх в ефекторні клітини (Т-кілери).

Розвиток лімфатичних вузлів. Перші лімфатичні вузли у зародка людини виявляються у кінці другого місяця ембріонального розвитку у вигляді зон локальних скупчень клітин мезенхіми навколо лімфатичних судин. Із зовнішнього шару мезенхіми формуються капсула і трабекули, із внутрішнього – ретикулярна строма вузлів. Вихід лімфобластів і лімфоцитів із кісткового мозку зумовлює формування у кінці четвертого місяця ембріогенезу мозкових тяжів та лімфатичних вузликів. Дещо пізніше заселяється тимусзалежна паракортикальна зона і лімфатичні вузли збагачуються макрофагами. У кінці п'ятого місяця лімфатичні вузли набувають морфологічних ознак, характерних для дорослого організму. Своє формування вони завершують протягом перших трьох років життя дитини. Реактивні центри у лімфатичних вузликах з'являються у разі імунізації організму в процесі життєдіяльності та становлення його захисних функцій. У старечому віці кількість реактивних центрів у вузли-

ках лімфовузлів зменшується, знижується фагоцитарна активність макрофагів, частина вузлів атрофується, відбувається їхнє заміщення жировою тканиною.

Гемолімфатичні вузли (*nodi lymphatici haemales*) – особливий різновид лімфатичних вузлів, у синусах яких циркулює не лімфа, а кров, і які виконують функцію як лімфоїдного, так і міелоїдного кровотворення. У людини гемолімфатичні вузли локалізуються у навколонириковій клітковині, навколо черевної аорти, рідше – у задньому середостінні. За будовою вони нагадують типові лімфатичні вузли, однак мають менші розміри, слабший розвиток мозкових тяжів та вузликів кіркової речовини. З віком спостерігається інволюція гемолімфатичних вузлів: кіркова і мозкова речовини заміщуються жировою клітковиною або пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Селезінка (*splen, lien*) – непарний орган, розміщений у черевній порожнині. Селезінка має довгасту форму, локалізується у лівому підребер'ї. Маса її 100–150 г, розміри 10x7x5 см. У селезінці здійснюються розмноження та антигензалежна диференціація лімфоцитів, а також елімінація еритроцитів і тромбоцитів, що завершили свій життєвий цикл. Селезінка виконує також функцію депо крові та заліза, виробляє біологічно активні речовини (спленін, фактор пригнічення еритропоезу), в ембріональний період є універсальним кровотворним органом. Селезінка вкрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа проростають перегородки – трабекули. Капсула і трабекули крім багатої колагеновими та еластичними волокнами сполучної тканини містять пучки гладком'язових клітин і є опорно-скоротливим апаратом селезінки. У паренхімі селезінки розрізняють червону та білу пульпу (рис. 4.19–4.22).

Біла пульпа становить близько 20% маси органа й утворена лімфоцитами, плазмоцитами, макрофагами, дендритними та інтердигітатними клітинами, строюю для яких служить ретикулярна тканина. Кулясті скупчення названих видів клітин мають назву лімфатичних вузликів (фолікулів) селезінки. Діаметр вузликів 0,3–0,5 мм, вони оточені ретикулоендотеліальними клітинами.

Лімфатичний вузлик (так зване тільце Мальпігі) селезінки має чотири зони: періартеріальну, мантийну, крайову, а також світлий (реактивний, або гермінативний) центр. Реактивні центри лімфатичних вузликів селезінки і лімфатичного вузла – ідентичні за структурою та функцією утвори. У їхньому складі містяться В-лімфобласти, типові макрофаги, дендритні та ретикулярні клітини. Поява реактивних центрів у вузликах є реакцією на антигенну стимуляцію. Періартеріальна зона являє собою скупчення Т-лімфоцитів навколо артерії лімфатичного вузлика, або так званої **центральної артерії** селезінки. Періартеріальна зона збагачена інтердигітатними антигенпрезентуючими клітинами – макрофагами, здатними фіксувати на своїй поверхні комплекси антитіл з антигенами і спричиняти проліферацію та дозрівання Т-лімфоцитів. Періартеріальна зона вузликів селезінки є аналогом тимусзалежної паракортикальної зони лімфатичних вузлів. Темна мантийна зона утворена з компактно розміщених малих В-лімфоцитів і незначної кількості Т-лімфоцитів, плазмоцитів та макрофагів. Крайова зона – місце переходу білої пульпи у черво-

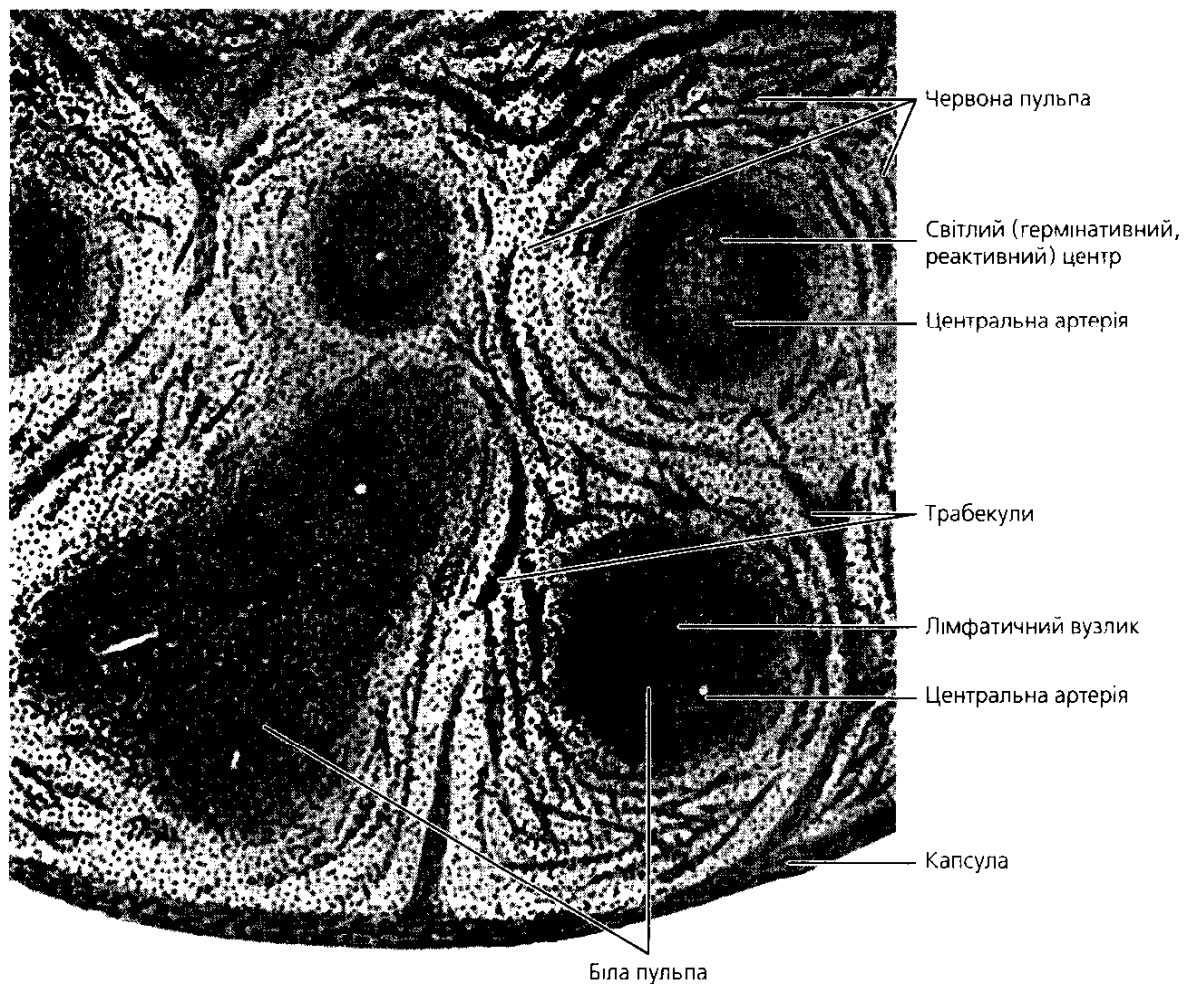
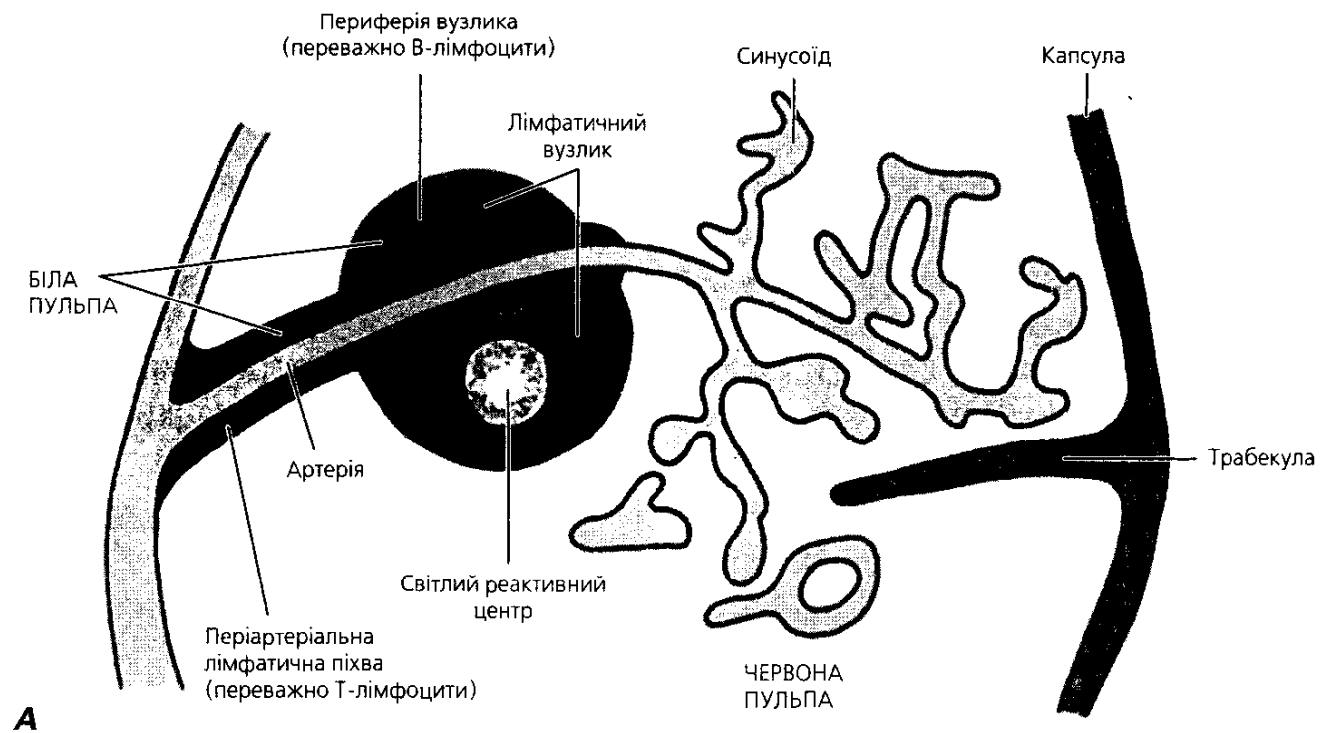


Рис. 4.19. Селезінка: **А** – схема взаємовідношення основних структурних компонентів органа; **Б** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату селезінки, $\times 60$

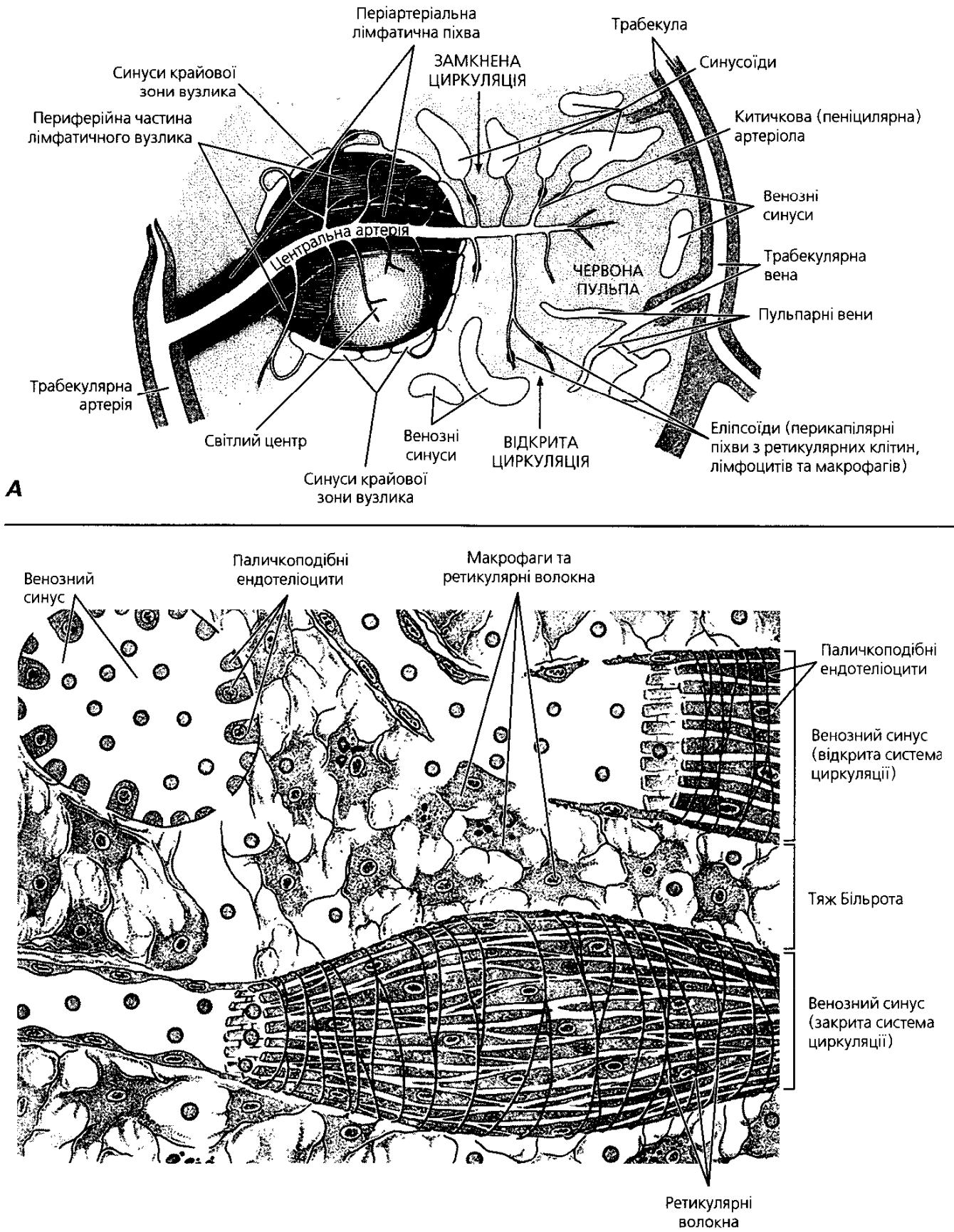


Рис. 4.20. Селезінка: **А** – схема взаємовідношення структурних компонентів органа з циркуляцією крові у ньому; **Б** – ультраструктура червоної пульпи. Проілюстровано обидві теорії – відкритої і закритої циркуляції

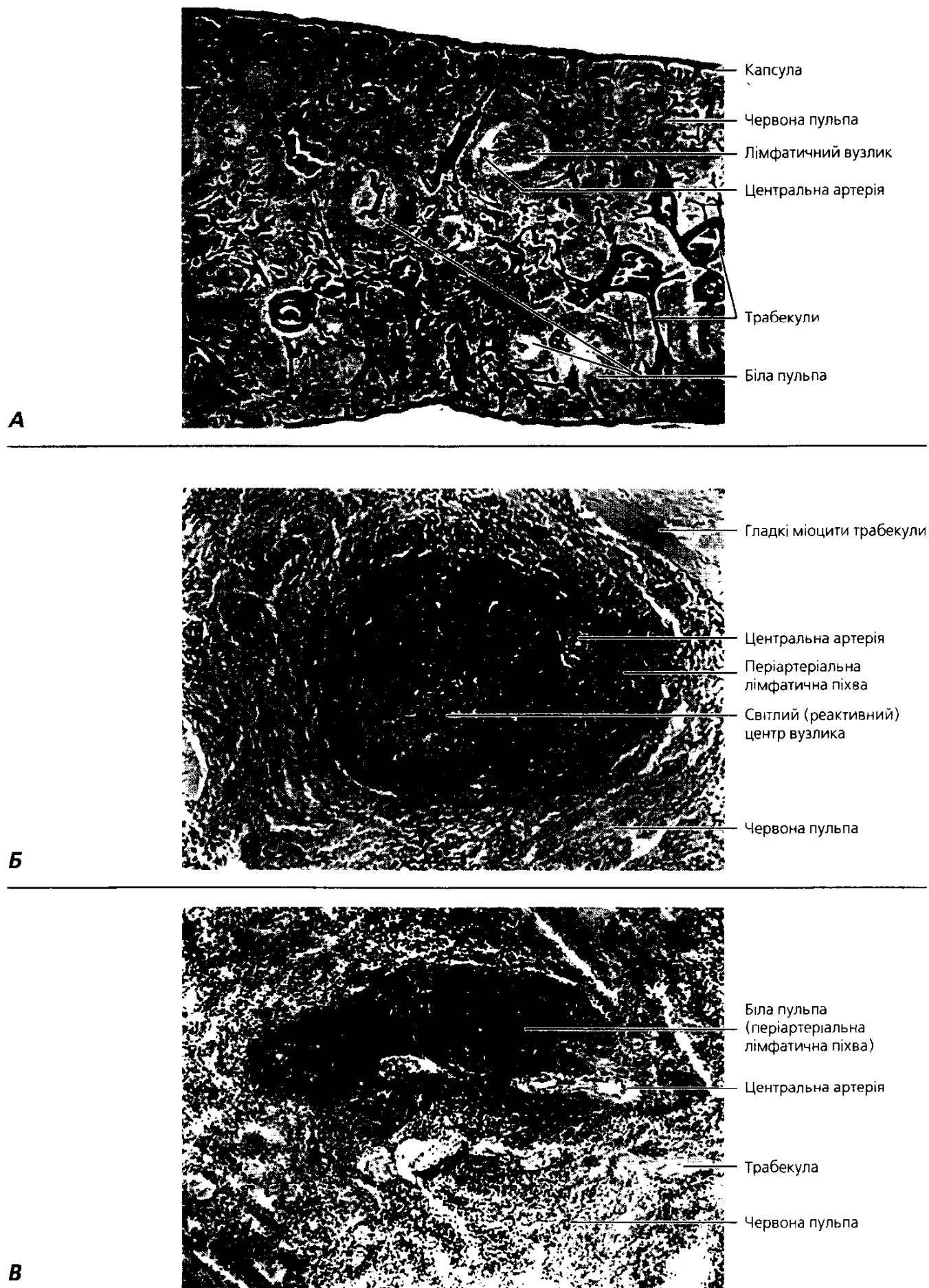


Рис. 4.21. Світлова мікроскопія селезінки: **A** – імпрегнація сріблом для виявлення опорно-скоротливого апарату та гістоархітекtonіки органа, $\times 30$; **Б, В** – біла та червона пульпа, $\times 100$

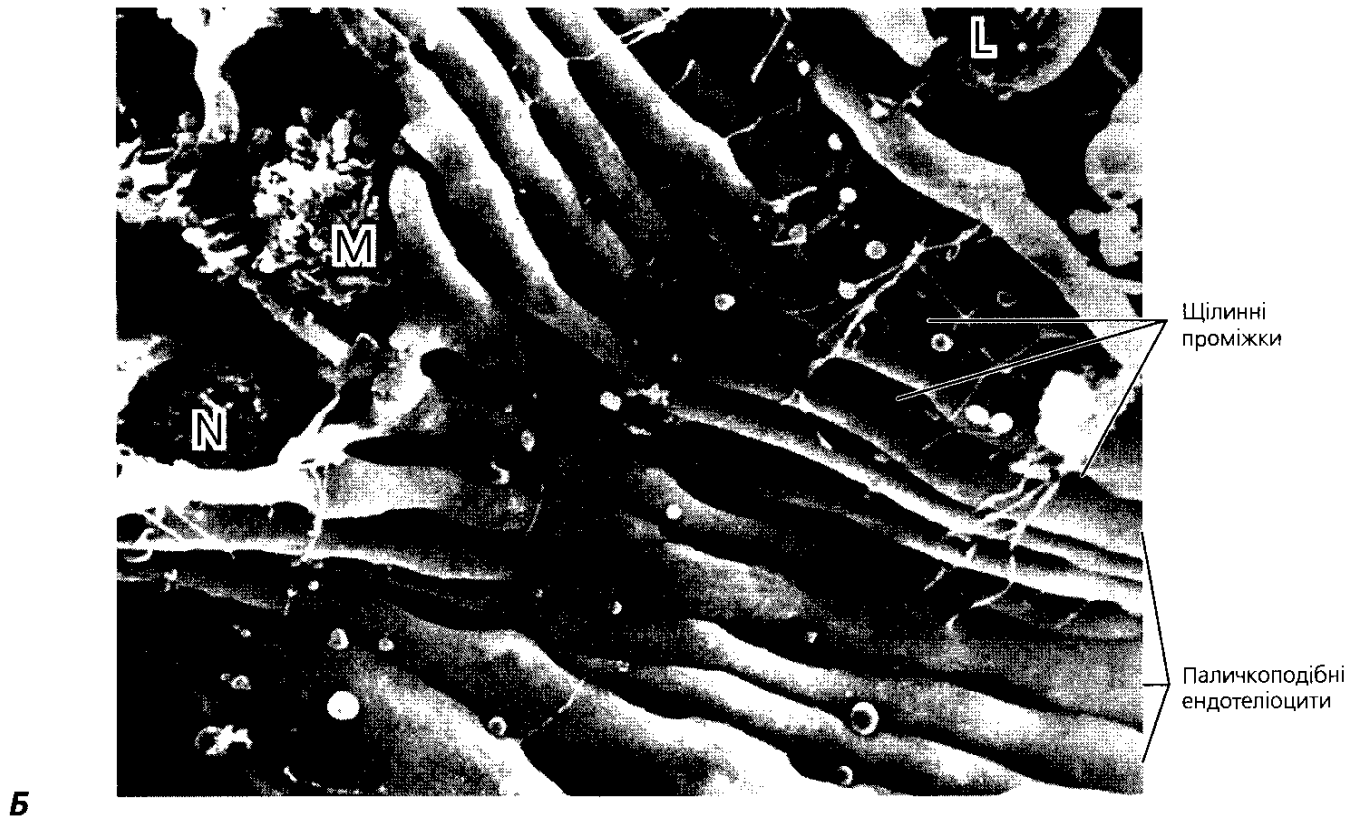
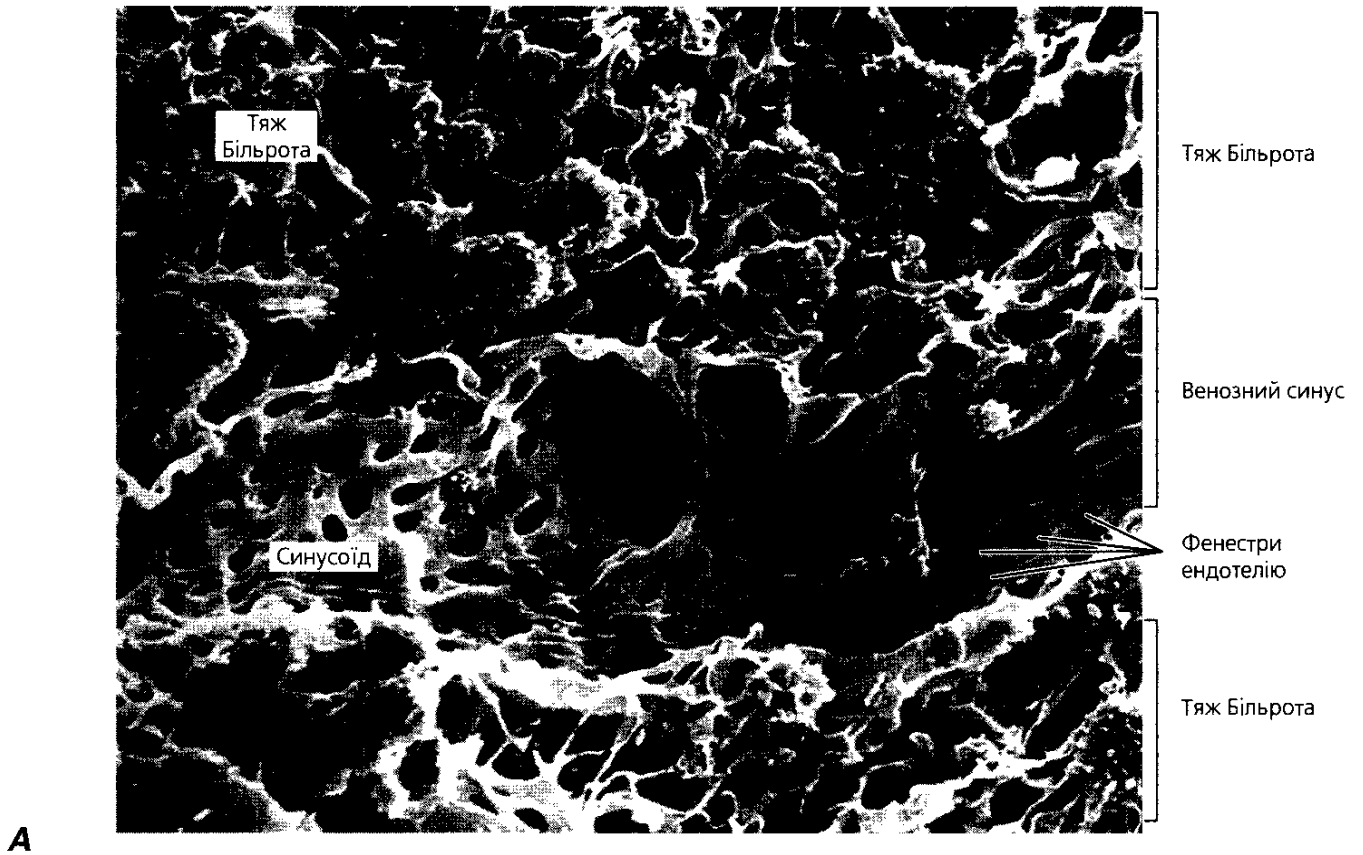


Рис. 4.22. Сканована електронна мікроскопія венозних синусів (синусоїдів) селезінки: **А** – поздовжньо зрізаний синусоїд з прилеглими тяжами Більрота, $\times 1\ 600$; **Б** – фрагмент синусоїда, вид зсередини: щілинні проміжки між паличковими ендотеліоцитами шириною 2–3 мкм є бар’єром, через який з червоної пульпи всередину синусоїда не здатні проходити старі еритроцити з жорсткою структурою плазмолемі, але проникають функціонально повновартісні клітини з гнучкою оболонкою. М – макрофаг; N – нейтрофіл; L – лімфоцит, $\times 5300$

ну — утворена В- і Т-лімфоцитами, макрофагами й оточена синусоїдними гемокapілярами. Після дозрівання лімфоцитів відбувається їхній перехід зі світлого центру і періартеріальної зони в мантийну та крайову зони з наступним виходом у кровоплин.

Лімфатичні періартеріальні піхви — це довгастої форми скупчення лімфоцитів, які у вигляді муфт охоплюють артерії білої пульпи і з одного боку продовжуються у лімфатичні вузлики селезінки (рис. 4.21). У центральній частині піхви, ближче до просвіту судини, концентруються В-лімфоцити і плазмоцити, на периферії — Т-лімфоцити.

Червона пульпа, яка становить близько 80% маси селезінки, — це скупчення формених елементів крові, що містяться або в оточенні ретикулярних клітин, або в системі судинних синусів селезінки. Ділянки червоної пульпи, локалізовані між синусами, називають тяжами Більрота. У них здійснюються процеси перетворення В-лімфоцитів у плазмоцити, а також моноцитів у макрофаги. Макрофаги селезінки здатні впізнавати і руйнувати старі або ушкоджені еритроцити та тромбоцити. При цьому гемоглобін зруйнованих еритроцитів утилізується і стає джерелом заліза для синтезу білірубіну та трансферину. Молекули останнього захоплюються з кровообігу макрофагами червоного кісткового мозку і використовуються у процесі новоутворення еритроцитів.

Судинна система селезінки має низку особливостей, які забезпечують виконання функцій цього органа (рис. 4.20, 4.22). У ворота селезінки входить селезінкова артерія, яка розгалужується на систему розміщених у трабекулах селезінки гілок, що мають назву трабекулярних артерій. Трабекулярні артерії поділяються на артерії білої пульпи селезінки, навколо яких групуються лімфоцити і формуються періартеріальні лімфатичні піхви, та лімфатичні вузлики селезінки. Ті частини артерій білої пульпи, які проходять через лімфатичні вузлики, отримали назву центральних артерій, оскільки вони служать центрами виселення лімфоцитів у процесі утворення лімфатичних вузликів в онтогенезі. Центральні артерії переходять в артерії червоної пульпи, останні розпадаються на китичкові (пеніцилярні) артеріоли, які закінчуються еліпсоїдними капілярами. Еліпсоїдні капіляри оточені своєрідними "піхвами" зі скупчень ретикулярних клітин, макрофагів і лімфоцитів. Еліпсоїдні капіляри сполучаються з венозними синусами селезінки (рис. 4.20). Частина капілярів, однак, може відкриватися безпосередньо у червону пульпу, формуючи систему відкритого кровообігу селезінки. Венозні синуси (синусоїди) можуть служити депо крові. З венозних синусів кров надходить у пульпарні вени, далі — у трабекулярні вени, а з останніх — у селезінкову вену.

Закладка селезінки здійснюється на початку другого місяця ембріогенезу у вигляді пронизаних судинами скупчень клітин мезенхіми у дорсальній брижі. З мезенхіми формується ретикулярна тканина, останню заселяють стовбурові клітини крові. На третьому місяці ембріогенезу у селезінці диференціюється періартеріальна тимусзалежна зона, на п'ятому формуються реактивні центри і крайові зони вузликів, на шостому місяці можна розрізнити червону пуль-

пу. У цей же час (з третього до п'ятого місяця ембріогенезу) у селезінці нарастають явища мієлоїдного гемопоезу, вона виконує функції універсального кровотворного органа. Починаючи з шостого місяця і до народження дитини прояви мієлоїдного кровотворення згасають, їх витісняють процеси лімфоцитопоезу. У зрілому віці селезінка проявляє значні репаративні можливості: експериментально доведена можливість її відновлення у разі втрати 80–90% паренхіми. Маса селезінки дещо зменшується у віці з 20 до 30 років; у проміжку з 30 до 60 років вона стабільна. У старечому віці спостерігається атрофія червоної і білої пульпи, розростання сполучнотканинної строми, зниження вмісту серед паренхіматозних елементів макрофагів і лімфоцитів, підвищення вмісту гранулоцитів та тканинних базофілів, поява мегакаріоцитів. Погіршується утилізація заліза зі зруйнованих у селезінці еритроцитів.

Міжклітинні взаємодії у забезпеченні імунного захисту організму.

Для адекватної реакції на сторонні речовини, що потрапляють в організм (антигенну стимуляцію), необхідна взаємодія і кооперація різних видів клітин імунної системи. Серед них розрізняють клітини макрофагічної природи – моноцити крові, гістіоцити-макрофаги сполучної тканини, кістково-мозкові, перитонеальні, альвеолярні макрофаги, клітини Лангерганса шкіри, клітини Кащенко–Гофбауера плаценти, клітини Купфера печінки, дендритні та інтердигітальні клітини лімфатичних вузлів і селезінки, остеокласти кісткової тканини, мікрогліоцити нервової системи. Є група так званих мікрофагів, до яких належать нейтрофільні гранулоцити крові, а також клітини, які за певних умов можуть проявляти фагоцитарні властивості, зокрема ендотеліоцити. Третя група клітин об'єднує різні популяції Т- і В-лімфоцитів (Т-кілери, Т-гелпери, Т-супресори, плазмоцити, Т- і В-клітини пам'яті). Загальна маса клітин, що безпосередньо забезпечують імунний захист організму, становить близько 1% маси тіла.

На проникнення сторонніх частинок в організм насамперед реагують Т-гелпери: відбувається зв'язування антигенних детермінант зі специфічними рецепторами на їхній поверхні. Утворений антигенрецепторний комплекс відривається від поверхні плазмолемі Т-гелпера і фіксується поверхневими рецепторами макрофага. На наступному етапі модифіковані макрофагами антигени передаються В-лімфоцитам, які під впливом антигенної стимуляції і активуючого впливу Т-гелперів перетворюються на плазмоцити. Останні синтезують білкові молекули імуноглобулінів (антитіл), які вибірково зв'язуються з антигенами і зумовлюють їхню інактивацію. Т-гелпери після контакту з антигеном виробляють особливі хімічні речовини, що стимулюють проліферацію Т-кілерів. Останні мають здатність руйнувати клітинні оболонки бактерій і клітин, що несуть на своїй поверхні антигенні детермінанти.

На кожному з перерахованих етапів може відбуватися часткова інактивація стороннього матеріалу, а також його модифікація і передача іншим популяціям клітин для вироблення імунної відповіді. Можливим є варіант, коли антигенвмісна частинка розпізнається й захоплюється макрофагом без

Таблиця 24. Інтерлейкіни

Скорочення, прийняте в англійській літературі	Клітини-продуценти	Головні функції
IL-1	Макрофаги, кератиноцити	Прозапальний ендogenous піроген; активує фібробласти, гранулоцити, остеокласти; робить Т-лімфоцити чутливими до сигналів
IL-2	Т-лімфоцити	Стимулює розмноження Т-, В-лімфоцитів і НК-клітин
IL-3	Т-лімфоцити	Стимулює розмноження поліпотентних кровотвірних клітин
IL-4	Т-лімфоцити, мастоцити	Регулює ізотип В-лімфоцитів, перемикаючи його до IgG та IgE
IL-5	Т-лімфоцити, мастоцити, можливо, В-лімфоцити	Стимулює розмноження та диференціювання еозинофілів; активує утворення IgA
IL-6	Т-лімфоцити, макрофаги, фібробласти	Прозапальний фактор; стимулює диференціювання В-лімфоцитів і тимоцитів
IL-7	Ретикулярна строма червоного кісткового мозку	Стимулює диференціацію та дозрівання В-лімфоцитів
IL-8	Кератиноцити, фібробласти, моноцити	Стимулює активацію та хемотаксис нейтрофілів
IL-9	Т-лімфоцити	Стимулює розмноження Т-лімфоцитів, тимоцитів і мастоцитів
IL-10	Т-лімфоцити, мастоцити, можливо, В-лімфоцити	Інгібує синтез цитокінів у багатьох клітинах; стимулює розмноження мастоцитів

участі Т-лімфоцита, розщеплюється його лізосомними ферментами, а отримані антигенні детермінанти передаються Т- і В-лімфоцитам та стимулюють їхнє перетворення в ефекторні клітини (Т-кілери і плазмоцити), а також клітини пам'яті. Клітини імунної системи – імуноцити – продукують фізіологічно активні речовини інтерлейкіни, біологічні ефекти яких підсумовано у табл. 24.

Терміни для запам'ятовування

1. Червоний кістковий мозок. 2. Жовтий кістковий мозок. 3. Желатинозний кістковий мозок. 4. Тимус. 5. Тимозин. 6. Епітеліоретикулоцит. 7. Часточка тимуса. 8. Кіркова речовина часточки тимуса. 9. Мозкова речовина часточки тимуса. 10. Епітеліальне тільце тимуса (тільце Гассалія). 11. Гематотимусний бар'єр. 12. Вікова інволюція тимуса. 13. Жирове тіло. 14. Тиміко-лімфатичний статус. 15. Акцидентальна інволюція тимуса. 16. Лімфатичні вузлики травного каналу та дихальних шляхів. 17. Лімфатичний вузол. 18. Кіркова речовина лімфатичного вузла. 19. Лімфатичний вузлик лімфатичного вузла. 20. Світлий (реактивний, гермінативний) центр лімфатичного вузлика. 21. Ретикулоендотеліоцит. 22. Берегова клітина. 23. Дендритна клітина. 24. Паракортикальна (тимусзалежна) зона лімфатичного вузла. 25. Інтердигітатна клітина. 26. Мозкова речовина

лімфатичного вузла. 27. Мозковий тяж. 28. Синус лімфатичного вузла. 29. Гемолімфатичний вузол. 30. Селезінка. 31. Опорно-скоротливий апарат селезінки. 32. Біла пульпа селезінки. 33. Лімфатичний вузлик селезінки (тільки Мальпігі). 34. Центральна артерія селезінки. 35. Періартеріальна зона. 36. Світлий (реактивний, гермінативний) центр. 37. Мантійна зона. 38. Крайова зона. 39. Періартеріальна лімфатична піхва селезінки. 40. Артерія білої пульпи. 41. Червона пульпа селезінки. 42. Пульпарний тяж селезінки (тяж Більрота). 43. Китичкова артеріола селезінки. 44. Еліпсоїдний капіляр. 45. Еліпсоїд (перикапілярна піхва) селезінки. 46. Венозний синус (синусоїд) селезінки. 47. Пульпарна вена. 48. Трабекулярна вена селезінки.

4.3. ЕНДОКРИННА СИСТЕМА

Ендокринна система включає низку залоз та окремих клітин організму (рис. 4.23), спільною і визначальною рисою яких є здатність продукувати біологічно активні речовини – **гормони**. Останні є посередниками у регуляції функцій органів та їх систем. Розрізняють кілька класів гормонів – пептиди (олігопептиди, поліпептиди, глікопептиди), похідні амінокислот (нейроаміни) та стероїди (статеві гормони, кортикостероїди). Усі ці біологічно активні речовини виробляються у надзвичайно малій кількості. Потрапляючи у кров або лімфу, вони вступають у специфічний зв'язок з рецепторами на поверхні клітин у складі органів-мішеней. При цьому реалізується дистантна дія органів ендокринної системи на організм. Окрім власне ендокринної секреції, у разі якої гормони виділяються у кров або лімфу, існує ще паракринна секреція, коли гормон зв'язується

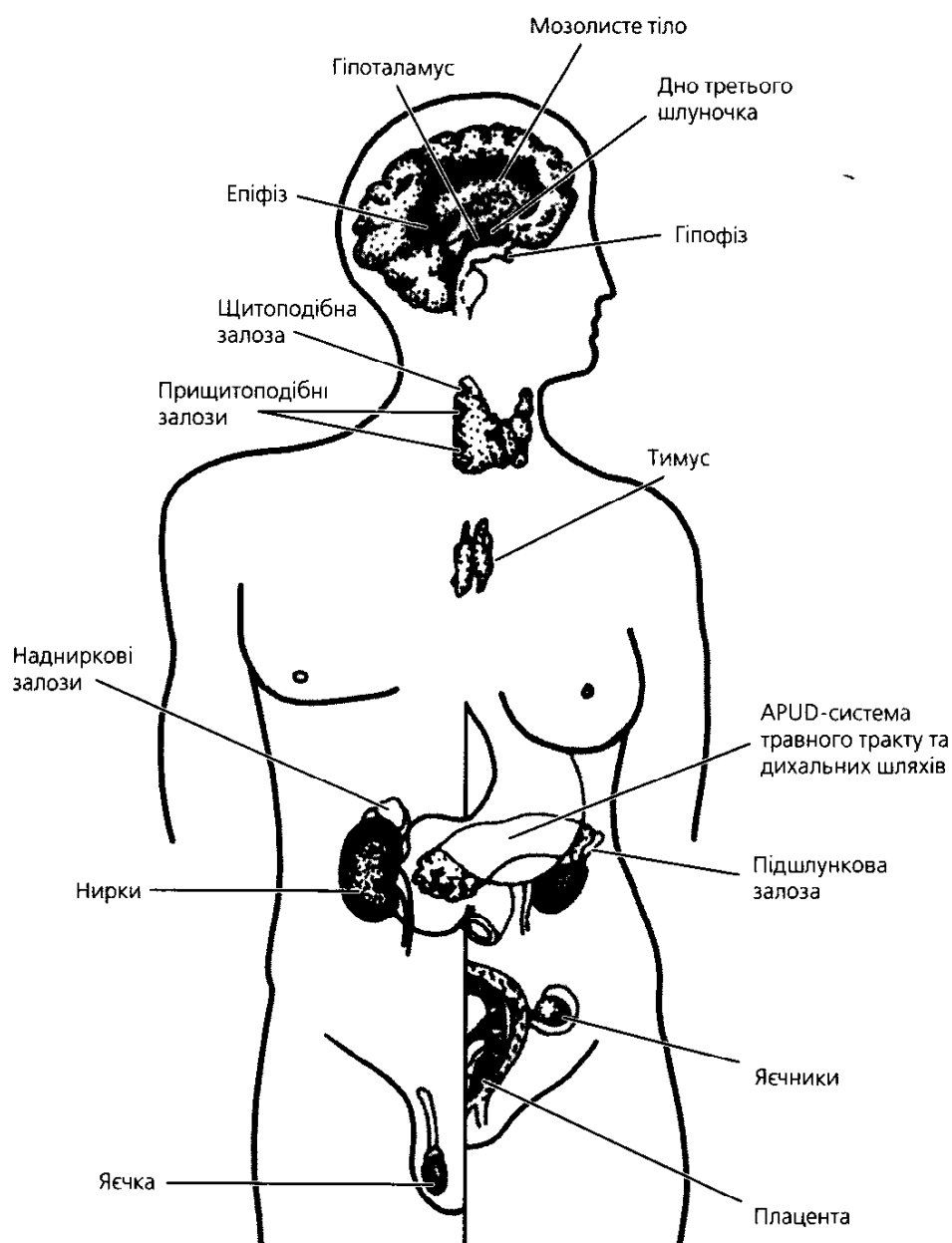


Рис. 4.23. Основні ендокринні органи та клітини-продуценти гормонів організму людини

з клітинами-мішенями, безпосередньо прилеглими до ендокриноцита, а також автокринна секреція, у разі якої гормон, що виділяється в одній ділянці клітини, зв'язується з рецепторами в іншій ділянці.

Механізм дії гормонів можна охарактеризувати так. Молекула гормона, яка циркулює з током крові або лімфи, "знаходить" свій рецептор на поверхні плазмолемми, у цитоплазмі або ядрі тієї чи іншої **клітини-мішені**. Визначальну роль у цьому високоспецифічному впізнаванні має стереохімічна відповідність активного центра молекули гормона і конфігурації його рецептора. Зв'язування гормона з рецептором спричиняє конформаційні (об'ємно-просторові) зміни молекули рецептора, що, у свою чергу, впливає на ферментні системи клітини, зокрема на аденілатциклазну систему. Детальніше механізм дії гормонів розглянутий у підручниках з біохімії та фізіології. Ефект дії гормонів може проявлятися не лише посиленням, але й пригніченням діяльності клітин та їх систем.

Основою взаємодії між окремими ланками ендокринної системи, а також між ендокриноцитами і клітинами-мішенями є принцип зворотного зв'язку (рис. 4.24). Вплив того чи іншого гормона на клітину-мішень призводить до посилення продукування нею певних хімічних речовин. Підвищення концентрації останніх у внутрішньому середовищі організму стає своєрідним сигналом до пригнічення діяльності ендокриноцита. Навпаки, зменшення концентрації гормона в крові або лімфі є стимулом синтетичної діяльності ендокриноцита. Принцип зворотного зв'язку зберігає свою силу і в разі пригнічувального (інгібіторного) впливу гормона на орган-мішень.

Усі ендокринні залози мають низку спільних рис будови. У їх складі відсутні вивідні протоки. Усі вони мають добре розвинену судинну сітку, особливо мікроциркуляторне русло. Клітини ендокринних органів утворюють характерні скупчення у вигляді фолікулів (мішечків) або трабекул (перекладок) (рис. 3.5). В **ендокриноцитах** (клітинах-продуцентах гормонів) звичайно можна виявити специфічні гранули, в яких нагромаджується біологічно активна речовина. На відміну від екзокриноцитів, ендокриноцити нагромаджують секреторні гранули у базальній частині клітини, що прилягає до судин мікроциркуляторного русла, у яке виводяться гормони.

Умовно серед елементів ендокринної системи організму розрізняють чотири групи складників. До першої групи – центральних органів ендокринної системи – належать гіпоталамус, гіпофіз та епіфіз. Ці органи тісно пов'язані з органами центральної нервової системи і координують діяльність усіх інших ланок ендокринної системи. Друга група – периферійні ендокринні органи – включає щитоподібну, прищитоподібні і надниркові залози. Це суто ендокринні залози, які здійснюють багатовекторний вплив на організм, посилюючи або послаблюючи обмінні процеси. Третя група включає органи, які поєднують виконання ендокринної функції з низкою інших. Це підшлункова залоза, статеві залози (яєчко, яєчник), нирки, плацента тощо. В організмі людини є також велика група клітин, так звана дисоційована ендокринна система, які утворюють четверту групу елементів ендокринної системи.

Гіпоталамус (*hypothalamus*) (рис. 4.23, 4.24) – центральний нейроендокринний орган, який поєднує нервову і гуморальну (гормональну) регуляції діяльності основних вісцеральних систем організму. Включає близько 30 пар ядер (скупчень нервових клітин), розміщених біля основи головного мозку – у ділянці дна третього шлуночка. Умовно розрізняють передній, середній (медіобазальний) та задній гіпоталамус. Ендокринна функція гіпоталамуса пов'я-

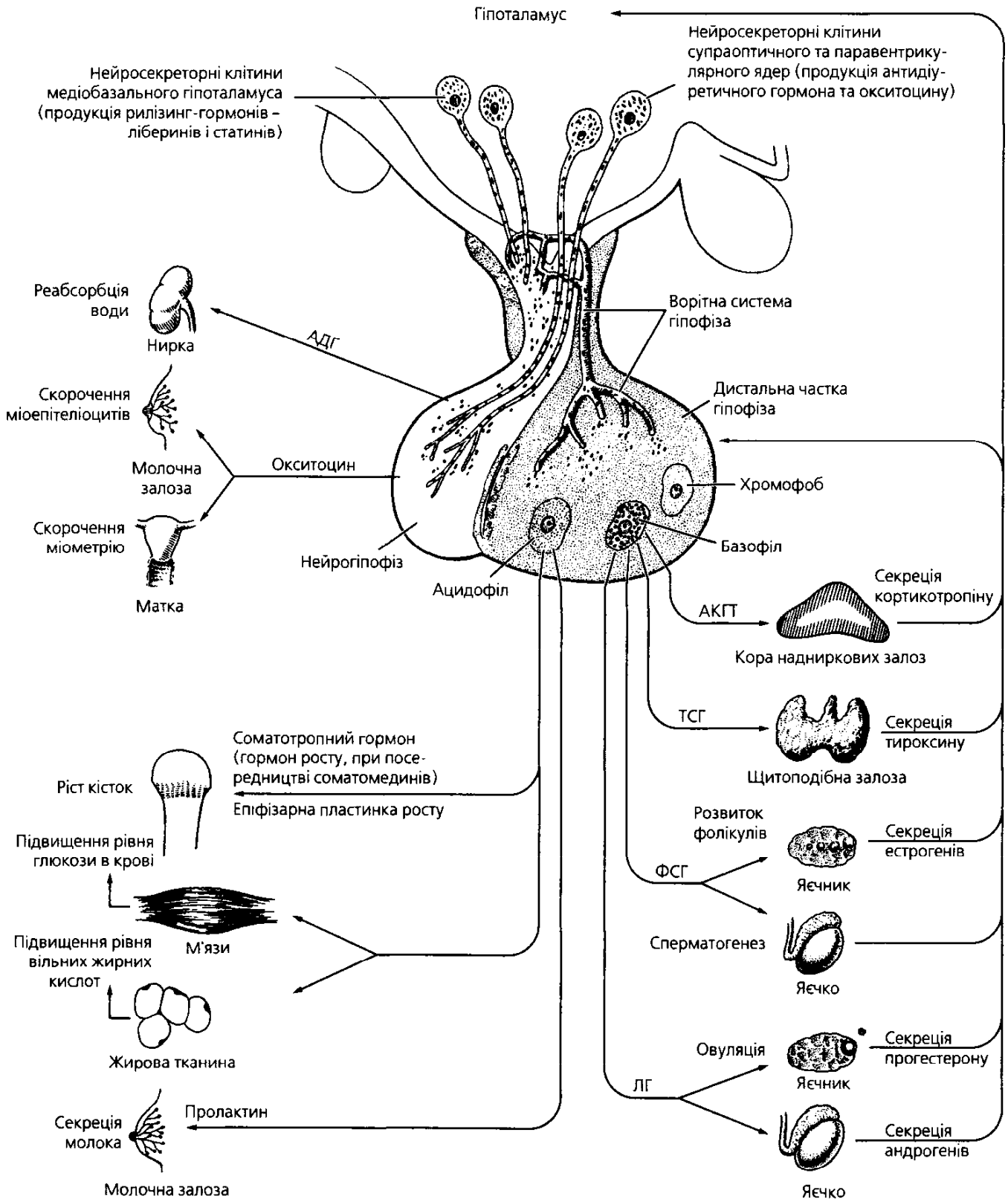


Рис. 4.24. Гіпоталамо-гіпофізарна вісь нейроендокринної регуляції функцій організму та принцип від'ємного зворотного зв'язку між центральними і периферійними ендокринними органами

зана з діяльністю нейросекреторних клітин переднього і середнього гіпоталамуса. Нейроцити заднього, меншою мірою – середнього та переднього гіпоталамуса надсилають свої відростки у складі симпатичних і парасимпатичних нервових стовбурів до відповідних органів, чим забезпечують нервову регуляцію їхньої діяльності.

У **передньому гіпоталамусі** є дві пари ядер, побудованих з великих пептидохолінергічних нейросекреторних клітин: супраоптичні та паравентрикулярні ядра. Клітини **супраоптичних** і, меншою мірою, **паравентрикулярних ядер** виробляють гормон **вазопресин**, який призводить до скорочення гладком'язових клітин судинної стінки, зумовлюючи цим підвищення тиску крові. Другий ефект вазопресину полягає у зменшенні сечовиділення завдяки посиленню реабсорбції води у нирках. З урахуванням цього ефекту вазопресин називають ще **антидіуретичним гормоном**. В останні роки показана також важлива роль вазопресину в регуляції температури тіла, діяльності серцево-судинної системи; цей гормон необхідний також для нормального розвитку головного мозку. Клітини паравентрикулярних ядер синтезують **окситоцин**, який зумовлює скорочення гладких міоцитів матки та міоепітеліоцитів молочної залози. Гормони супраоптичних та паравентрикулярних ядер по аксонах нейросекреторних клітин опускаються у задню частку гіпофіза, де виводяться у кровообіг через аксовазальні синапси.

До **середнього (медіобазального) гіпоталамуса** належать аркуатне, дорсомедіальне, вентромедіальне, супрахіазматичне ядра, а також преоптична зона. Дрібні пептидоадренергічні нейросекреторні клітини ядер середнього гіпоталамуса виробляють дві групи біологічно активних речовин – **ліберини** і **статини**, які впливають на клітини передньої частки гіпофіза.

Статини гіпоталамуса як різновид релізинг-гормонів не слід плутати зі статинами — фармакологічними препаратами, які використовуються для пригнічення синтезу холестеролу в печінці.

Ліберини і статини об'єднують під спільною назвою **релізинг-факторів** (від англ. *to release* — звільняти, випускати). Ліберини і статини — фізіологічні антагоністи: перші стимулюють, а останні пригнічують продукцію і виведення у кров гормонів гіпофіза. Ліберини і статини доносяться до гіпофіза системою його ворітної вени. Відомі такі різновиди ліберинів: фоліберин, люліберин, соматоліберин, пролактоліберин, тироліберин, меланоліберин, кортиколіберин; серед статинів сьогодні відомі соматостатин, пролактостатин і меланостатин. Назви гормонів середньої групи ядер гіпоталамуса утворені з двох частин: перша частина відповідає назві гормона гіпофіза, який продукує клітина-мішень (наприклад, фолітропін, лютропін, соматотропін), друга — слово "ліберин" чи "статин" — залежно від фізіологічної дії гормона. За відкриття у гіпоталамусі релізинг-гормонів американські вчені Р. Тіймен та Е. Шеллі нагороджені у 1977 р. Нобелівською премією.

Ядра гіпоталамуса побудовані з дрібних або великих мультиполярних нейроцитів з розвинутими елементами комплексу Гольджі та гранулярної ендок-

Таблиця 25. Деякі нейропептиди гіпоталамуса

Субстанція Р	Біль
Ангіотензин II	Спрага
Люліберин	Статеве почуття
Холецистокінін-8	Голод
β-ендорфін	Задоволення

плазматичної сітки. Ці органели забезпечують синтез і виділення гормонів, які за своєю хімічною природою є олігопептидами. У цитоплазмі всіх нейросекреторних клітин можна виявити специфічні гранули, що містять підготовані до виведення біологічно активні речовини. Нині для вибіркового виявлення тих чи інших нейросекреторних клітин гіпоталамуса використовують методи імуногістохімії (із застосуванням антитіл проти продукованих ними гормонів), оскільки чітких морфологічних критеріїв для диференціації цих клітин не існує. Деякі клітини гіпоталамуса продукують нейропептиди, які відповідають за виникнення відчуття болю, голоду, спраги тощо (табл. 25).

Розвиток гіпоталамуса. Гіпоталамус починає формуватися на четвертому-п'ятому тижнях ембріогенезу в базальній частині проміжного пухиря головного мозку.

Гіпофіз (*hypophysis, glandula pituitaria*) – центральний ендокринний орган, функція якого полягає у регуляції діяльності периферійних ланок ендокринної системи (так званих гіпофіззалежних органів), а також у здійсненні безпосереднього впливу на низку клітин організму неендокринної природи. Гіпофіззалежними елементами ендокринної системи є щитоподібна залоза, кіркова речовина надниркових залоз, ендокриноцити статевих залоз. З неендокринних клітин гіпофіз здійснює вплив на лактоцити молочної залози, меланоцити, адипоцити, хондроцити, сперматогонії яєчка тощо. У гіпофізі депонуються окситоцин і вазопресин – гормони, що спричиняють скорочення гладких міоцитів матки та судинної стінки.

Гіпофіз розміщений біля основи середнього мозку, в гіпофізарній ямці турецького сидла основи черепа. Це орган кулястої форми, розміром з горошину, масою 500–600 мг. Він складається із чотирьох часток: дистальної (передньої), проміжної (середньої), туберальної та задньої (рис. 4.25, 4.26). Остання формує так звану гіпофізарну ніжку, яка зв'язує гіпофіз із тканинами головного мозку. **Дистальна, проміжна і туберальна** частки разом називаються **аденогіпофізом**, оскільки побудовані з клітин, які забезпечують синтез і виділення у кров біологічно активних речовин. **Задня частка** має назву **нейрогіпофіза** – у ній нагромаджуються та виводяться у кров синтезовані нейросекреторними клітинами переднього гіпоталамуса гормони окситоцин і вазопресин.

В ендокриноцитах дистальної частки гіпофіза розрізняють дві групи клітин – хромофільні та хромофобні. **Хромофільні** клітини містять у цито-

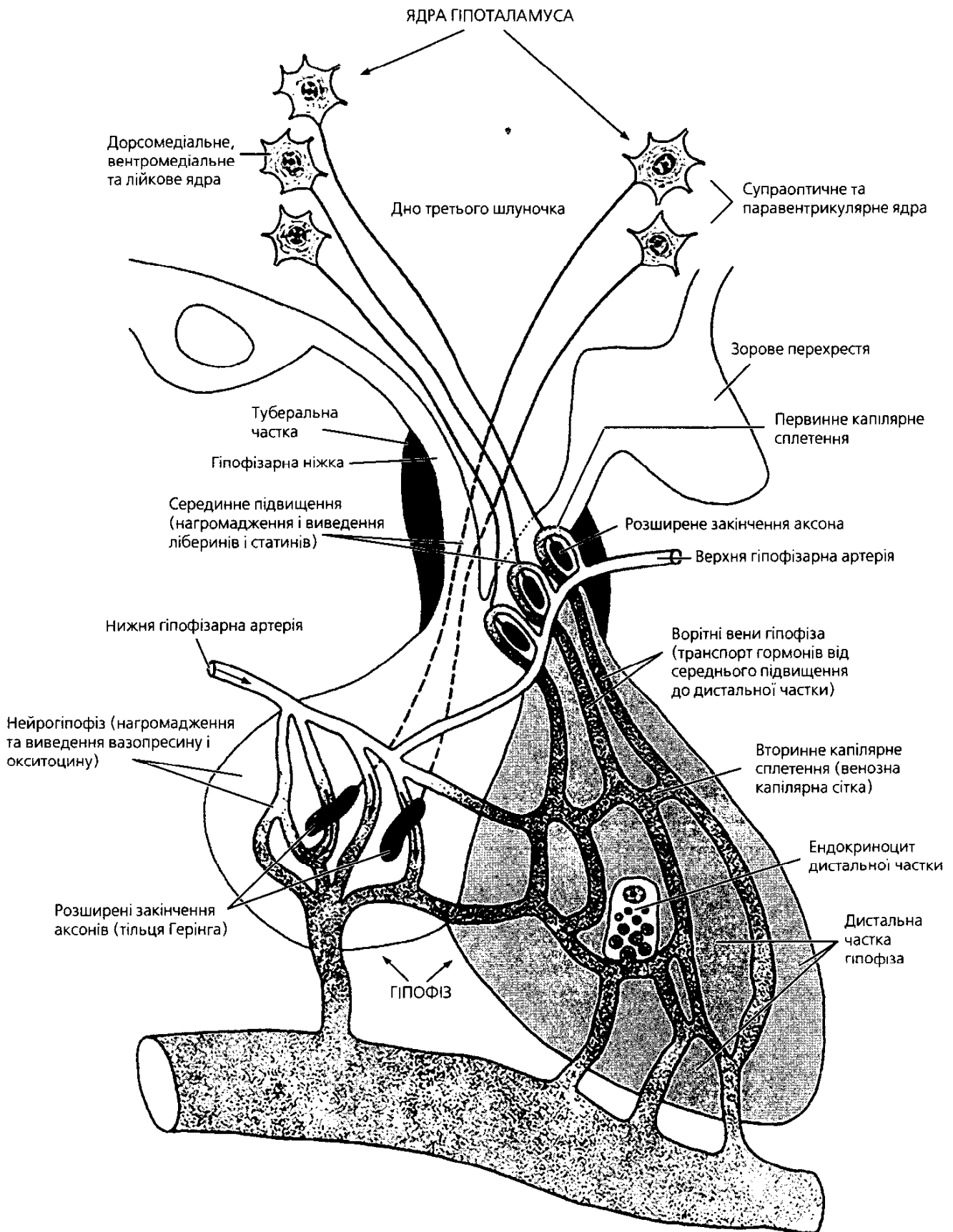


Рис. 4.25. Гіпоталамо-гіпофізарна система з відтворенням особливостей її васкуляризації, продукції та виведення гормонів

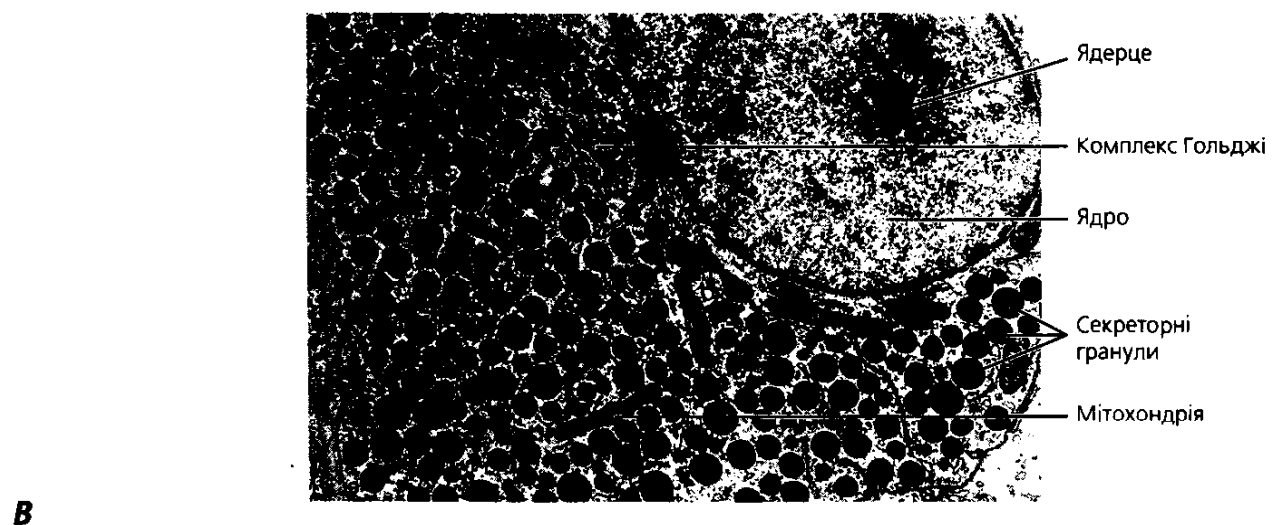
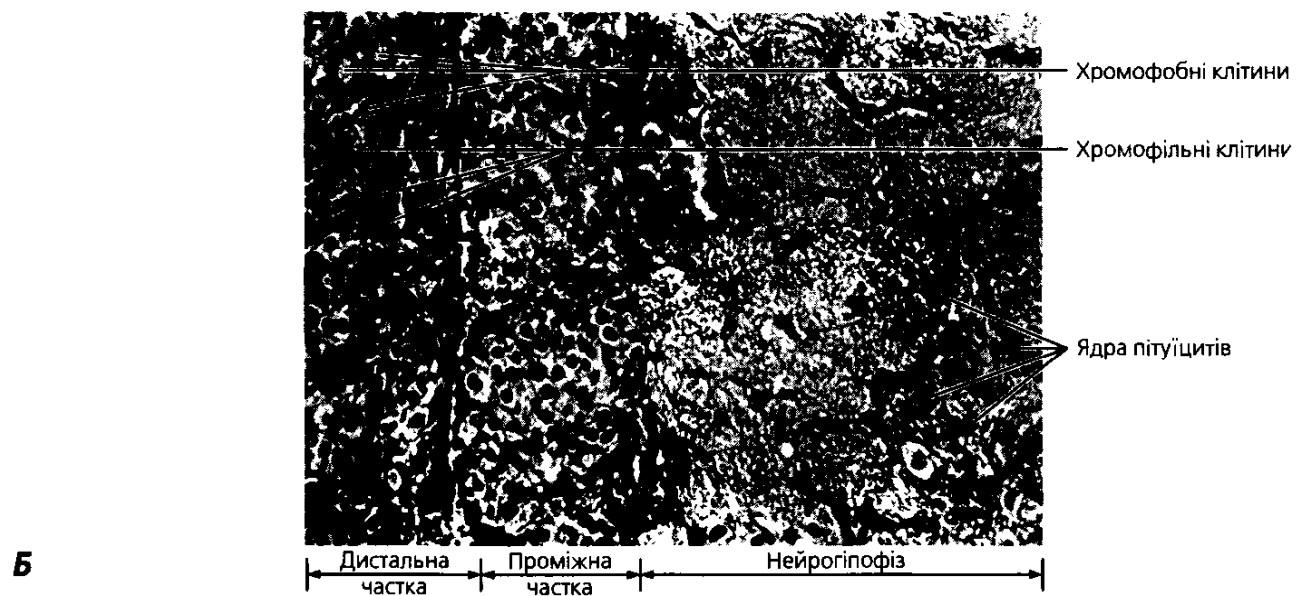
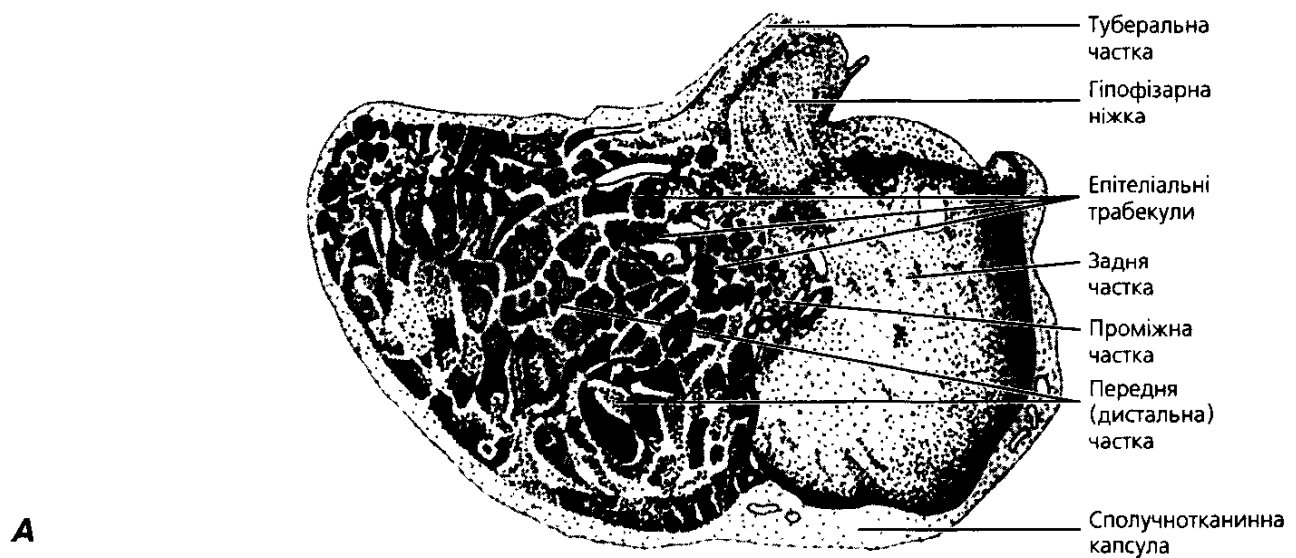


Рис. 4.26. Гіпофіз: **A** – напівсхематичне відтворення сагітального серединного зрізу гіпофіза людини, $\times 15$; **Б** – світлова мікроскопія препарату гіпофіза з демонстрацією трьох його частин, $\times 340$; **В** – трансмісійна електронна мікроскопія соматотрофної клітини гіпофіза, $\times 7500$

плазмі гранули, які інтенсивно зв'язують гістологічні барвники. Вони становлять близько 40% клітинної маси дистальної частки гіпофіза. **Хромофобних** клітин більше – близько 60%. У їхній цитоплазмі відсутні гранули, ці клітини слабо фарбуються на гістологічних препаратах. Хромофобні і хромофільні ендокриноцити утворюють у дистальній частці гіпофіза багатоклітинні скупчення витягнутої форми – трабекули (перекладки). При цьому хромофобні клітини займають центральне положення, а хромофільні – периферію трабекул.

Група хромофільних ендокриноцитів включає два різновиди клітин: базофільні та ацидофільні. **Базофільні** ендокриноцити гіпофіза містять гранули, що фарбуються основними барвниками. Серед них розрізняють гонадотропні, тиротропні та кортикотропні клітини. **Ацидофільні** ендокриноцити гіпофіза містять у цитоплазмі великі щільні гранули, які фарбуються кислими барвниками. Серед ацидофільних аденоцитів розрізняють лактотропні та соматотропні клітини. У табл. 26 подані різновиди хромофільних клітин аденогіпофіза, синтезовані ними гормони та їхня фізіологічна дія, наведена морфологічна характеристика специфічних гранул, показана наявність відповідних регуляторних релізінг-гормонів гіпоталамуса.

Таблиця 26. Секреторні клітини дистальної частки гіпофіза

Тип клітин	Зафарбування	Гормони	Головні функції	Секреторні гранули в людини	Ліберини гіпоталамуса	Статини гіпоталамуса
Соматотроп	Ацидофіл	Соматотропін	Стимулює ріст кісток у довжину	Численні округлі; 300–400 нм	Соматоліберин	Соматостатин
Лактотроп	Ацидофіл	Пролактин	Стимулює секрецію молока	200 нм; за умов вагітності та лактації – до 600 нм	Пролактоліберин	Пролактостатин
Гонадотроп	Базофіл	Фолітропін	Стимулює проліферацію фолікулярних клітин і секрецію естрогенів у жінок Стимулює сперматогенез у чоловіків	250–400 нм	Фоліберин	
		Лютропін	Стимулює секрецію прогестерону в жінок і секрецію тестостерону в чоловіків	250–400 нм	Люліберин	
Тиротроп	Базофіл	Тиротропін	Стимулює синтез і секрецію гормонів щитоподібної залози	120–200 нм	Тироліберин	
Кортикотроп	Базофіл	Адренкортикотропін	Стимулює секрецію гормонів кори надниркових залоз	400–550 нм	Кортиколіберин	

Усі гормони дистальної частки гіпофіза за своєю хімічною природою є білками. Загальноприйнято розрізняти серед гормонів аденогіпофіза глікопротеїнові гормони, які продукуються базофілоцитами, і поліпептидні, що їх продукують ацидофільні ендокриноцити.

Для синтезу і виведення за межі клітин біологічно активних речовин у цитоплазмі ендокриноцитів гіпофіза добре розвинуті гранулярна ендоплазматична сітка та елементи комплексу Гольджі. Хоч існують способи ідентифікації тих чи інших різновидів гормонпродукувальних клітин гіпофіза з урахуванням форми, розміру, тинкторіальних властивостей гранул, особливостей будови і локалізації органел, форми і розміру клітин і ядер, найбільш специфічними для виявлення окремих різновидів клітин аденогіпофіза вважаються методи імуногістохімії (використання специфічних антитіл проти конкретних гормонів).

Хромофобні ендокриноцити дистальної частки гіпофіза являють собою досить гетерогенну популяцію клітин. Це малодиференційовані камбіальні клітини, які є резервом для заміщення ендокриноцитів, що закінчили свій життєвий цикл. Значна частина хромофобних ендокриноцитів утворена клітинами, що вступили у стадію диференціації, однак ще не встигли нагромадити у цитоплазмі спеціальних гормонвмісних гранул. До хромофобних ендокриноцитів можуть належати і клітини, які у момент взяття гіпофіза для гістологічного дослідження викинули свої секреторні гранули за межі цитоплазми. До хромофобів належать також фолікулярно-зірчасті клітини, функція яких до цього часу не з'ясована. Скупчення фолікулярно-зірчастих клітин можуть формувати мікрофолікулярні структури з відкладанням секреторних продуктів у просвіті фолікулів.

Проміжна частка гіпофіза відмежована від дистальної прошарком пухкої сполучної тканини. Вона побудована з двох різновидів клітин: меланотропних та ліпотропних. Меланотропоцити виділяють у кров меланотропний гормон, що впливає на пігментний обмін. Ліпотропні ендокриноцити за посередництва ліпотропіну стимулюють обмін ліпідів в організмі. Меланотропний, ліпотропний, а також адренотропний гормони утворюються шляхом розщеплення великої молекули проопіомеланокортину (ПОМК).

Туберальна частка аденогіпофіза розміщена між гіпофізарною ніжкою та медіальним підвищенням гіпоталамуса. Утворена тяжами епітеліоцитів кубічної форми з помірно базофільною цитоплазмою, окремі клітини туберальних тяжів містять у цитоплазмі базофільні гранули. Функція клітин туберальної частки гіпофіза до цього часу не з'ясована.

Аденогіпофіз зв'язаний з гіпоталамусом **портальною** (ворітною) **судинною системою**. Приносні гіпофізарні артерії розпадаються у медіальному підвищенні гіпоталамуса на первинну капілярну сітку, у яку надходять релізинг-гормони з нейросекреторних клітин середнього гіпоталамуса. Капіляри цього первинного сплетення зливаються у портальні вени, які йдуть уздовж гіпофізарної ніжки до аденогіпофіза, де розпадаються на вторинну

капілярну сітку. В останній кров віддає ендокриноцитам гіпофіза відповідні ліберини або статини і насичується гіпофізарними гормонами. Нещодавно виявлено, що у гіпофізі також виробляються тироліберин, гонадоліберин, нейротензин, ангіотензин, гастрин, секретин. Очевидно, сьогодні ми знаємо ще далеко не всі гормони і, відповідно, функції аденогіпофіза.

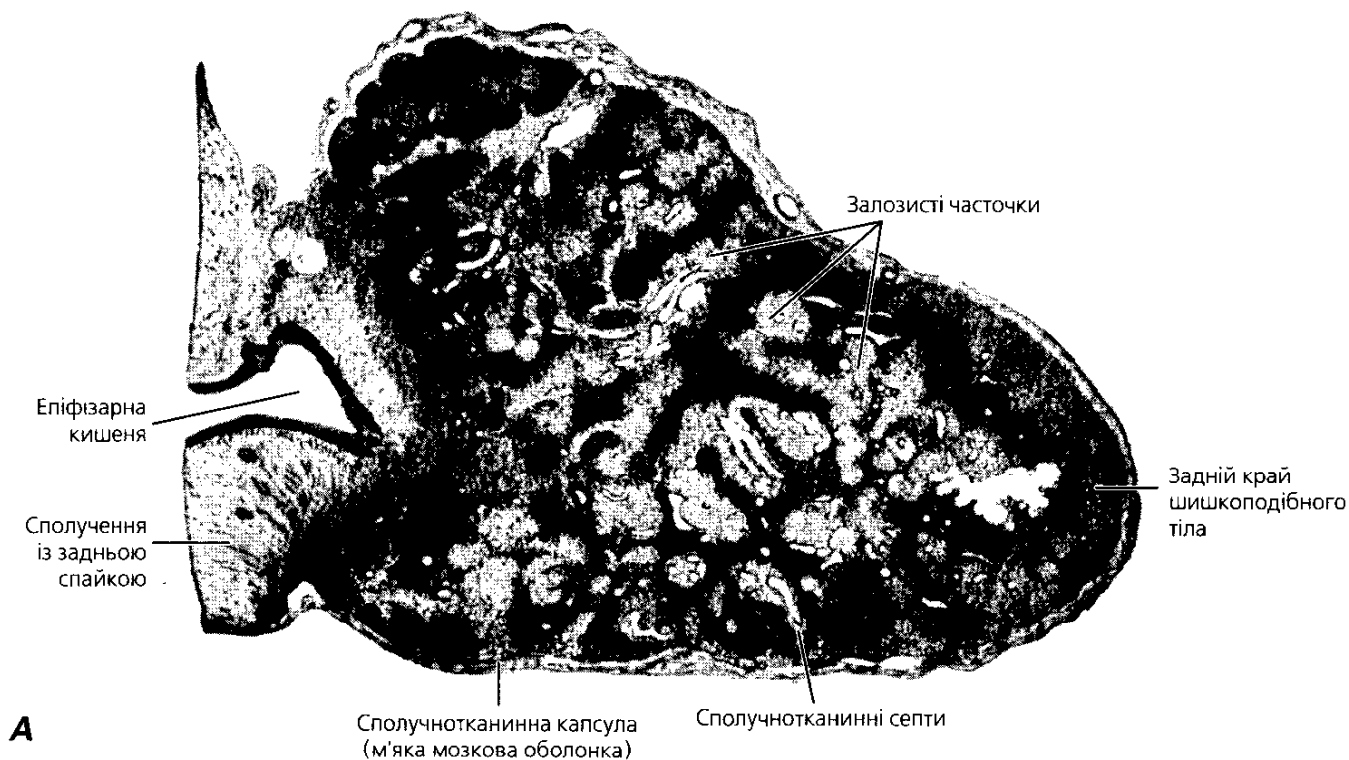
Задня частка гіпофіза (нейрогіпофіз) містить **тільца Герінга** – термінальні розширення аксонів нейросекреторних клітин переднього гіпоталамуса, у яких нагромаджуються секреторні гранули з окситоцином і вазопресином. Опорно-трофічний апарат нейрогіпофіза утворений **пітуїцитами** – клітинами епендимної глії веретеноподібної або неправильної зірчастої форми.

Розвиток. Гіпофіз починає розвиватися на четвертому тижні ембріогенезу з епітеліальних і нейральних зачатків. Епітелій верхньої частини ротової ямки зародка формує **гіпофізарну кишеню**, яка поглиблюється у напрямку закладки головного мозку і дає початок структурам аденогіпофіза. Дистальна частка формується у результаті розростання епітелію передньої стінки гіпофізарної кишені, проміжна частка – з її задньої стінки. Назустріч гіпофізарній кишені з боку проміжного пухиря зачатку головного мозку рухається виріст, який у майбутньому перетворюється у **лійку третього шлуночка** мозку. Нейроглія дистального кінця лійки, розростаючись, формує нейрогіпофіз, проксимальна частина лійки перетворюється у гіпофізарну ніжку. Адренокортикотропоцити в гіпофізі людини виявляються уперше на п'ятому тижні ембріогенезу, клітини-продуценти інших гіпофізарних гормонів – на тринадцятому тижні. До моменту народження дитини диференціація гіпофіза в цілому завершується. У постнатальний період спостерігається фазність активації ендокриноцитів аденогіпофіза: у ранньому постнатальному періоді активуються переважно соматотропні та тиротропні клітини, у пубертатному періоді переважає активація гонадотропних аденоцитів.

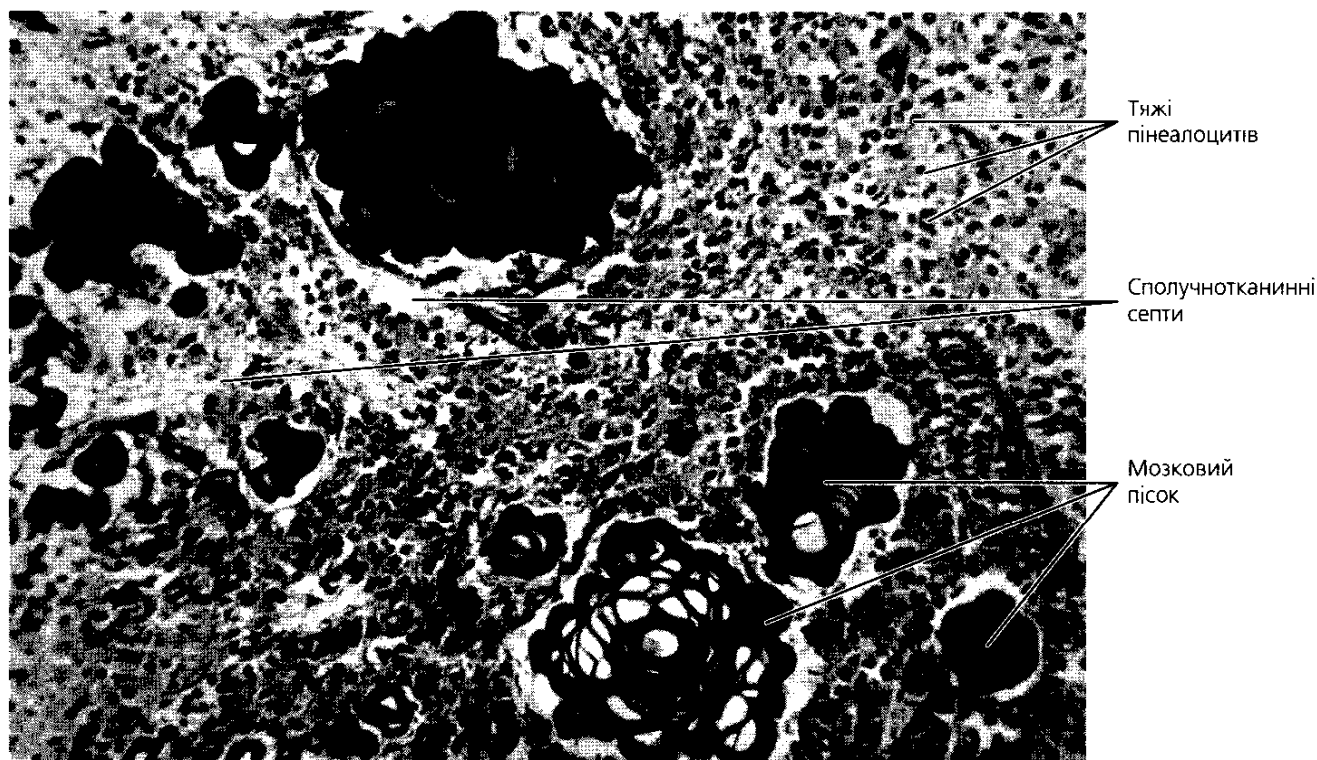
Недостатність функції гіпофіза у ранньому дитячому віці зумовлює карликовість – так званий **гіпофізарний нанізм**. Гіпофізарні карлики не є розумово відсталими, однак у них відстає розвиток статевої системи, вони не здатні до репродукції. Гіперфункція соматотропних клітин гіпофіза у дітей зумовлює розвиток **гігантизму**. У дорослих за наявності гіперпродукції соматотропного гормона розвивається **акромегалія**: непропорційно розростаються кінцівки, язик, надбрівні дуги, нижня щелепа тощо.

Епіфіз (шишкоподібне тіло, *epiphysis cerebri, corpus pineale*) – центральний орган ендокринної системи, який забезпечує регуляцію фотоперіодичності роботи органів і систем організму, насамперед його циркадних ритмів (коливання активності клітин у зв'язку зі зміною дня і ночі), а також регуляцію діяльності статевої системи. Механізм реагування епіфіза на зміни освітленості пов'язаний зі сприйняттям ним подразнень від сітківки ока по симпатичних нервових стовбурах. Епіфіз розміщений біля основи проміжного мозку, в дорсальній частині даху третього шлуночка. Маса його у дорослої людини 120–180 мг, за формою він нагадує шишку ялини довжиною 0,5–1 см. Зовні вкритий сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять пере-

городки, що ділять його на часточки (рис. 4.27). Кожна **часточка епіфіза** складається з двох видів клітин – нейросекреторних пінеалоцитів і гліоцитів (астроцитної глії). Пінеалоцити локалізовані переважно у центральних частинах, астроцити – на периферії часточок. Функція **гліоцитів** епіфіза переважно опорно-механічна: їхні відростки вплітаються у сполучнотканинну строму органа.



A



B

Рис. 4.27. Шишкоподібне тіло: **A** – напівсхематичне відтворення серединного зрізу епіфіза новонародженої дитини, $\times 20$; **B** – мікрофотографія епіфіза 69-річної жінки зі специфічними конкреціями – так званим мозковим піском, $\times 160$

Пінеалоцити являють собою великі клітини полігональної форми з розгалуженими відростками. У їхній цитоплазмі добре розвинуті гладка і гранулярна ендоплазматичні сітки, елементи комплексу Гольджі, мітохондрії та лізосоми. Закінчення відростків утворюють біля гемокапілярів булавоподібні розширення, у складі яких виявляються секреторні гранули та мітохондрії. Залежно від функціонального стану цих клітин розрізняють їх різновид, бідний на секреторні включення (так звані світлі клітини), а також темні пінеалоцити, у цитоплазмі яких нагромаджуються ацидофільні або базофільні гранули. За складом секреторних продуктів пінеалоцити являють собою досить гетерогенну популяцію клітин: ними синтезується близько 40 різновидів регуляторних пептидів, а також біологічно активні аміни – **серотонін** і **мелатонін**. Синтез і виділення останнього залежать від рівня освітленості: посилюється у темноті й гальмується на світлі. Виділення серотоніну, який є метаболічним попередником мелатоніну, навпаки, відбувається інтенсивно у денні години і сповільнюється, коли світла бракує. Мелатонін має здатність пригнічувати секрецію гонадоліберину гіпоталамусом, чим гальмує передчасне статеве дозрівання. У дорослої людини мелатонін контролює пігментний обмін, статеві функції, добові та сезонні ритми, процеси поділу і диференціації клітин, виявляє протипухлинну активність. Брак серотоніну в тканині мозку є патогенетичним підґрунтям виникнення депресії; підвищення концентрації серотоніну, навпаки, зумовлює емоційний підйом. Серед регуляторних пептидів епіфіза розрізняють: люліберин і тироліберин (цими гормонами епіфіз доповнює гіпоталамус); тиротропний гормон (аналогічний гіпофізарному ТТГ); гормони-регулятори мінерального обміну, зокрема обміну калію в організмі.

Розвиток. Епіфіз починає розвиватися на п'ятому тижні ембріогенезу з нейроектодерми у вигляді виросту (кишені) в ділянці майбутнього даху третього шлуночка. Після народження дитини епіфіз втрачає аферентні й еферентні зв'язки з мозком. Максимального розвитку він досягає на сьомому році життя, після чого спостерігається його вікова інволюція. Частина пінеалоцитів атрофується, стромальні компоненти розростаються. В останніх нагромаджуються кулястої форми мікроскопічні нашарування карбонатних і фосфатних солей, які мають назву **мозкового піску**.

Щитоподібна залоза (*glandula thyroidea*) – периферійний орган ендокринної системи, який регулює основний обмін організму, а також забезпечує кальцієвий гомеостаз крові. Розміщена на передній поверхні щитоподібного і перснеподібного хрящів гортані, а також другого і третього кілець трахеї. Маса залози 20–30 г, вона складається з двох часток полігональної форми, з'єднаних перешийком. Розміри кожної частки 7х3х2 см.

Щитоподібна залоза вкрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять перегородки. Структурною і функціональною одиницею щитоподібної залози є **фолікул** – мікроскопічний пухирець, стінка якого утворена одним шаром клітин-тироцитів (рис. 4.28, 4.29, 4.30, А). Всередині фолікула нагромаджується **колоїд** – драглиста речовина, що складається

з білка **тироглобуліну**. У молекулі останнього **тироксин** (гормон щитоподібної залози) зв'язаний з поліпептидним ланцюгом (глобуліном). Зовні кожний фолікул оточений базальною мембраною, яка є основою для тироцитів. Крім фолікулів у гістологічних препаратах щитоподібної залози можна побачити скупчення тироцитів без порожнини всередині, так звані **міжфолікулярні острівці**. Їх наявність зумовлена можливістю брунькування – відщеплення молодиференційованих клітин і новоутворення фолікулів. Виявлення частини міжфолікулярних острівців правдоподібно зумовлене проходженням площини зрізу під час виготовлення гістологічного препарату краєм зрілих фолікулів без захоплення колоїду останніх.

Тироцити фолікулів – основний клітинний компонент щитоподібної залози. Форма цих клітин пов'язана з їхньою функціональною активністю: у нормі в дорослих людей вони кубічні, у разі гіперфункції і в дітей набувають призматичної форми, за умови гіпофункції і в старечому віці стають плоскими. На апікальній (зверненій у просвіт фолікула) поверхні тироцита є мікрроворсинки, які беруть участь у виведенні секреторних продуктів у просвіт фолікула. Бічні поверхні сусідніх клітин формують десмосомні контакти. Плазмолема базальної поверхні тироцита утворює численні інвагінації. Посилення функціональної активності тироцитів супроводжується зростанням кількості і висоти мікрроворсинок, збільшенням чисельності інвагінацій.

У цитоплазмі тироцитів добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка й елементи комплексу Гольджі (рис. 4.28, Б). Тироцити мають здатність поглинати з кровоплину іони йоду та амінокислоту тирозин, що включається у синтезований тироцитом поліпептидний компонент тироглобуліну. З апікальної частини тироцита тироглобулін шляхом екзоцитозу потрапляє всередину фолікула. Тироцити мають здатність перетворювати іони йоду в атомарний йод, який після виведення у простір фолікула зв'язується з тирозином у складі поліпептидного ланцюга тироглобуліну. Йодований тироглобулін нагромаджується у формі колоїда всередині фолікула. Гормональною активністю володіють два різновиди йодованого тирозину: трийодотиронін (Т3) і тетраіодотиронін (Т4), або тироксин. Приблизно 90–95% продуктованих тироцитами гормонів складають Т4 і лише 5–10% – Т3. Однак останній володіє значно вищою фізіологічною активністю порівняно з Т4. За потреби організму в тироксині частинки колоїду фагоцитуються, і процес іде у зворотному напрямку: поліпептидний ланцюг гідролізується лізосомними ферментами тироцита, вивільнений тироксин через базальну поверхню клітини виводиться у капілярну сітку, яка зовні оплітає фолікул. Тироїдні гормони у плазмі крові зв'язуються з тироїдзв'язувальним глобуліном, однак фізіологічною активністю володіють лише молекули Т3 або Т4, що від'єдналися від тироїдзв'язувального глобуліну. Під час циркулювання в організмі у тканинах різних органів Т4 перетворюється на Т3 шляхом вилучення одного атома йоду. Впливаючи на швидкість використання кисню і загальний рівень метаболічних процесів у клітині, тироксин регулює основний обмін організму.

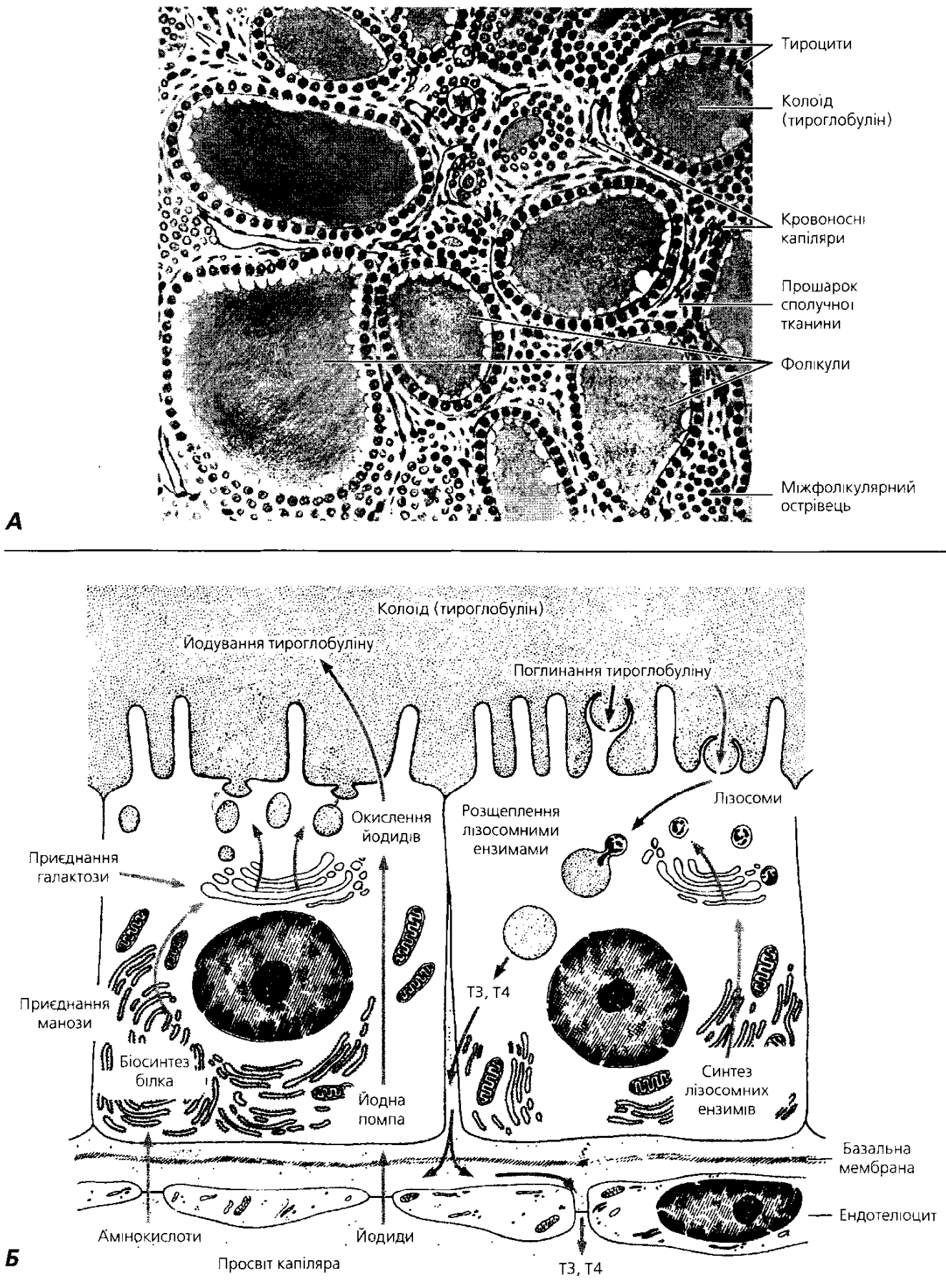


Рис. 4.28. Щитоподібна залоза: **А** – напівсхематичне відтворення мікроструктури, $\times 180$; **Б** – схема синтезу і нагромадження тироглобуліну (зліва), його розщеплення і виведення у кровоплин тироїдних гормонів (Т3, трийодотиронін; Т4, тироксин)

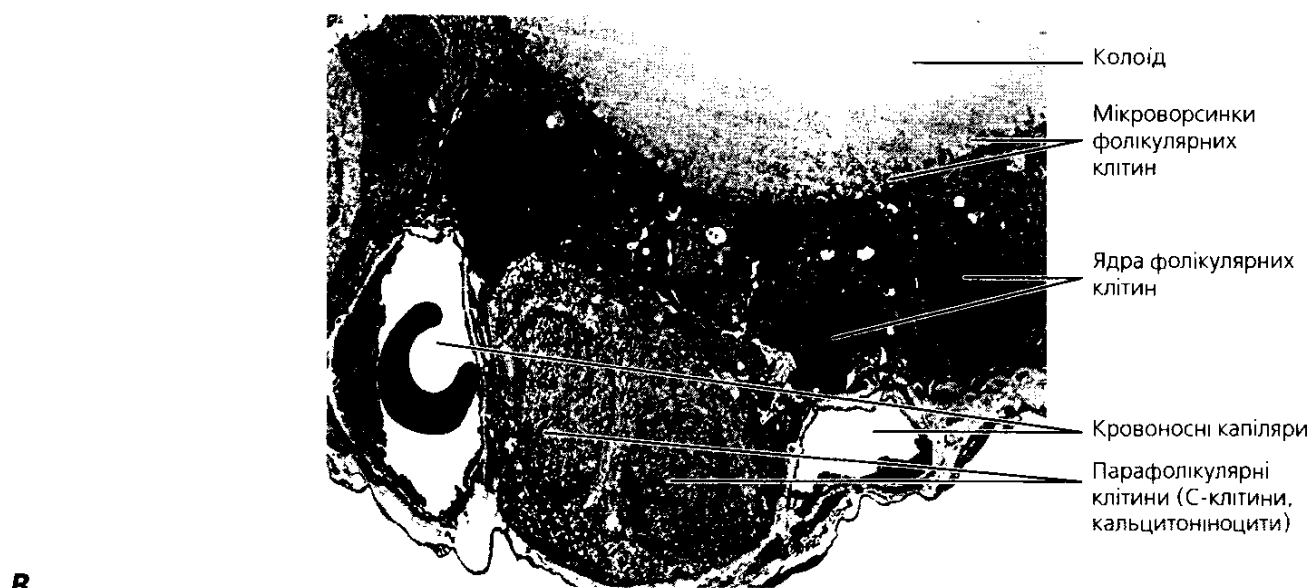
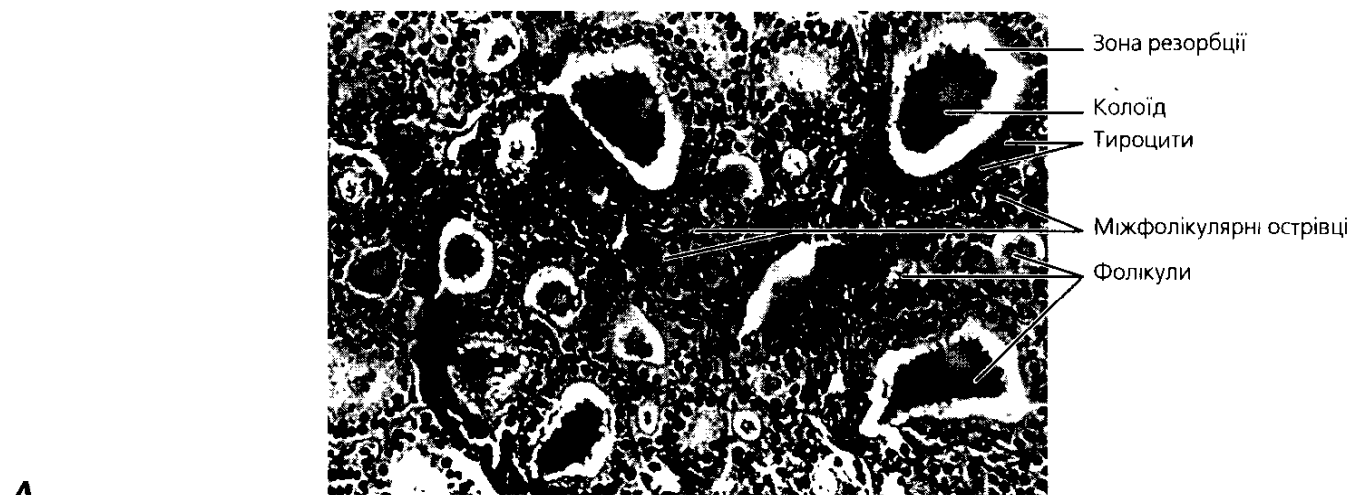
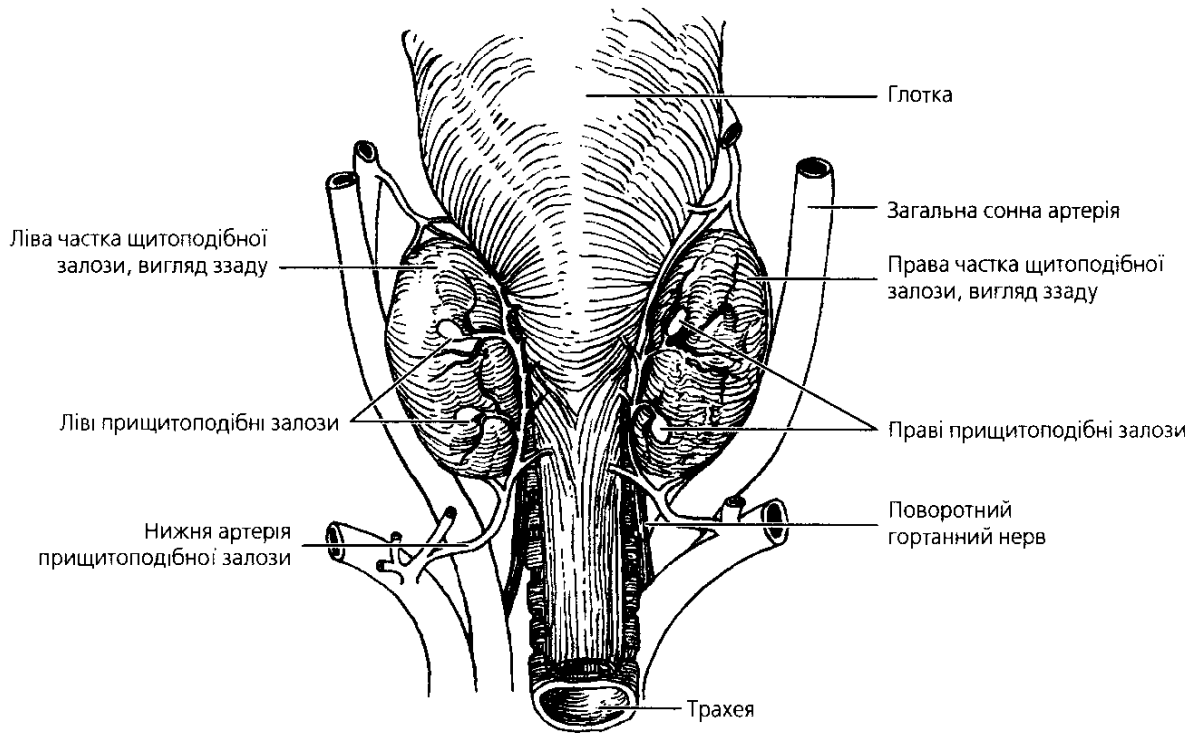
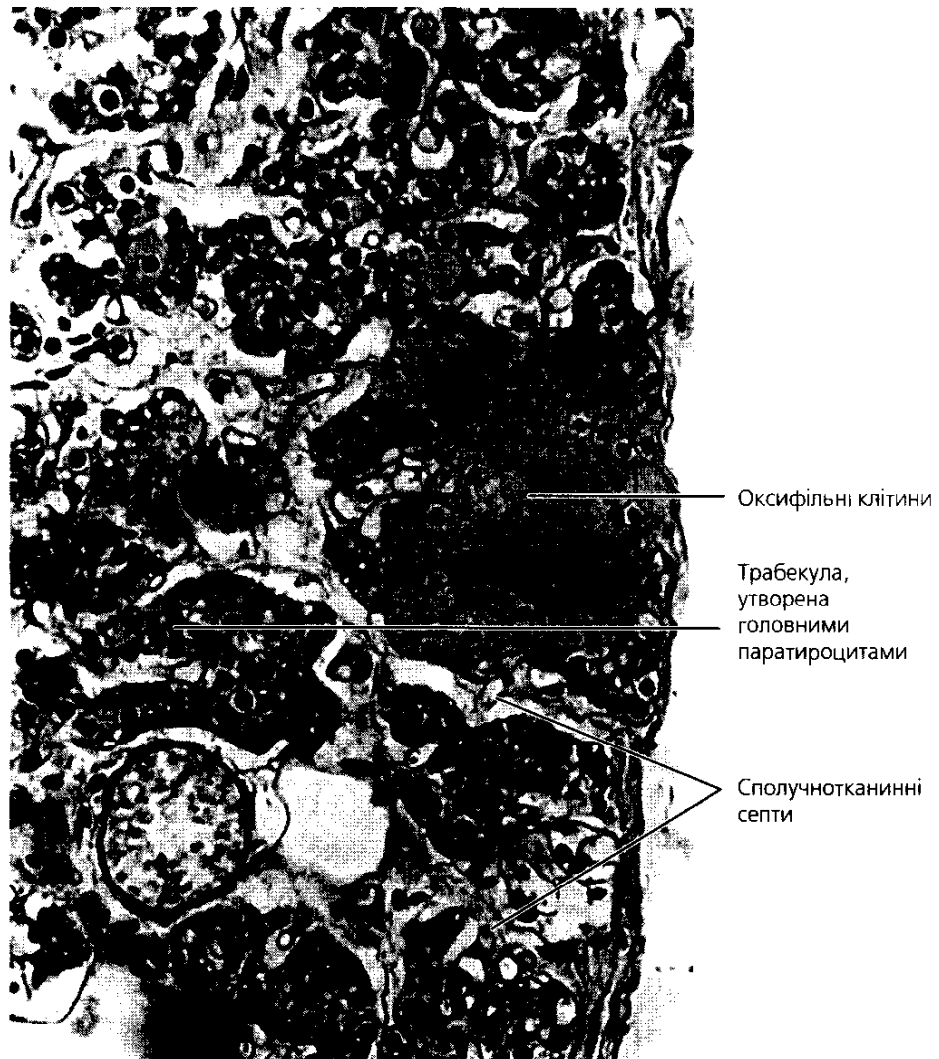


Рис. 4.29. Щитоподібна залоза: **A** – світлова мікроскопія, $\times 300$; **Б** – сканована електронна мікрофотографія мікроциркуляторного русла щитоподібної залози, $\times 400$. **В** – трансмісійна електронна мікроскопія сегменту стінки тироїдного фолікула з двома парафолікулярними клітинами, $\times 3600$



А



Б

Рис. 4.30. Прищитоподібні залози: **А** – топографія та васкуляризація; **Б** – світлова мікроскопія, $\times 220$

Другий тип клітин щитоподібної залози — так звані **парафолікулярні клітини, кальцитоніноцити, або С-клітини**. Вони залягають поодиноці — між основою тироцитів і базальною мембраною фолікулів. Це великі клітини неправильної округлої або полігональної форми, у цитоплазмі яких міститься велика кількість секреторних гранул (рис. 4.29, В). Характерною особливістю парафолікулярних клітин є їхня здатність відновлювати окисли важких металів, що зумовлює так звану аргірофілію, або осміофілію. У цитоплазмі добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, елементи комплексу Гольджі. Парафолікулярні клітини синтезують гормон кальцитонін. Кальцитонін зменшує рівень кальцію у крові шляхом депонування його в кістковій тканині.

Розвиток. Закладка щитоподібної залози здійснюється на четвертому тижні ембріонального розвитку у вигляді виросту епітелію стінки глотки між першою і другою парою глоткових (зябрових) кишень. Ріст епітеліального тяжа супроводжується його роздвоєнням на рівні 3–4-ї пари глоткових (зябрових) кишень, даючи початок часткам щитоподібної залози. На ранніх етапах ембріогенезу щитоподібна залоза має трабекулярну (тяжисту) будову, з нагромадженням колоїду всередині трабекул останні перетворюються у фолікули. Зауважимо, що тироцити та парафолікулярні клітини різні за походженням. Кальцитоніноцити розвивається із п'ятої пари глоткових дуг. У хребетних ссавців вони існують як пара ізольованих залоз — так званих ультимобранхіальних тілець. У ссавців ультимобранхіальна тканина поширюється навколо фолікулів як парафолікулярні клітини.

Гіпофункція щитоподібної залози у ранньому дитячому віці призводить до розвитку кретинизму (фізичної і розумової відсталості). У дорослих за умови недостатньої функції щитоподібної залози виникає мікседема: збільшується маса тіла, знижується температура, випадас волосся, шкіра стає сухою, розвиваються ознаки пригнічення функції центральної нервової системи, апатія, брадикардія. У разі гіперфункції щитоподібної залози розвивається базедова хвороба. Прояви останньої протилежні тим, що виникають у разі мікседеми.

Прищитоподібна залоза (*glandula parathyroidea*). У людини є чотири (рідше — дві) прищитоподібні залози. Вони розміщені на задній поверхні щитоподібної залози, під спільною сполучнотканинною капсулою (рис. 4.30). Це органи овальної форми, розмірами 6х3х2 мм, масою 35–50 мг кожний. Структурною і функціональною одиницею прищитоподібної залози є **трабекула** (перекладка). Трабекули побудовані із скупчень клітин-паратироцитів, які з'єднуються між собою, утворюючи десмосомні контакти.

Паратироцити мають добре розвинуті гранулярну ендоплазматичну сітку, комплекс Гольджі, мітохондрії, у цитоплазмі нагромаджують секреторні гранули. Залежно від функціонального стану паратироцитів цитоплазма їх може фарбуватися базофільно (так звані **головні паратироцити**) або ацидофільно (**ацидофільні паратироцити**). Паратироцити виробляють **паратгормон (паратирин)**, який шляхом демінералізації кісток підвищує рівень кальцію у крові (стимулює діяльність остеокластів). Кальцитонін і паратирин — антаго-

ністи, їх взаємодія забезпечує постійність рівня (гомеостаз) кальцію у крові. Механізм активації паратиреоцитів пов'язаний з наявністю на поверхні їх плазмолемних рецепторів, здатних безпосередньо сприймати вплив іонів кальцію.

Розвиток. Формування прищитоподібних залоз починається на п'ятому тижні ембріогенезу з виростів епітелію 3–4 пар глоткових (зябрових) кишень. Поступово ці вирости відокремлюються і кожен з них перетворюється у самостійну прищитоподібну залозу. У новонароджених і дітей молодшого віку паренхіма залози побудована лише з головних клітин, на п'ятому–сьомому році життя з'являються ацидофільні клітини. Після 20–25 років у прищитоподібних залозах спостерігається нагромадження адипоцитів.

У разі зниження або повного виключення функції прищитоподібних залоз (наприклад, якщо помилково видалити їх під час операції на щитоподібній залозі) розвивається **тетанія**, що характеризується судомними посмугованими м'язів. Коли не вжити невідкладних заходів, цей стан призводить до смерті.

Надниркова залоза (*glandula suprarenalis*) – парний ендокринний орган, розміщений над верхнім полюсом нирки. Маса кожної надниркової залози 6–7 г, форма трикутна або півмісяцева, з увігнутою основою, розміри – 5х3х1 см. Зовні надниркові залози вкриті сполучнотканинною капсулою. Паренхіма її складається із двох відмінних за походженням, будовою та функцією частин – поверхневої кіркової речовини та центральної мозкової (рис. 4.31, 4.32). Кіркові ендокриноцити формують тяжі, орієнтовані перпендикулярно до поверхні надниркової залози. Проміжки між тяжами заповнені прошарками пухкої сполучної тканини.

Кіркова речовина містить три відмінних у морфологічному і функціональному відношеннях зони: поверхневу клубочкову, середню пучкову і глибоку сітчасту. Співвідношення ширини цих зон у товщі кіркової речовини надниркової залози нормального зрілого організму відповідно 1:9:3. Дрібні полігональні клітини клубочкової зони утворюють округлі скупчення – клубочки. Ендокриноцити цієї зони продукують мінералокортикостероїдні гормони, головним чином **альдостерон**, який регулює вміст натрію в організмі (рис. 4.33). Цей гормон також має властивість посилювати перебіг запальних процесів. Великі клітини пучкової зони розміщені паралельними рядами – пучками. Залежно від функціонального стану ці клітини можуть мати світлу або темну цитоплазму, кубічну або призматичну форму. Ендокриноцити пучкової зони синтезують глюкокортикостероїдні гормони (**кортизол, кортикостерон**), які регулюють обмін вуглеводів, білків, ліпідів, стимулюють енергетичний обмін, а також пригнічують запальні процеси в організмі. Меншою мірою клітини пучкової зони продукують андрогени – дегідроепіандростерон та андростендіол. Клітини сітчастої зони полігональної або округлої форми, дещо менші, ніж клітини пучкової зони, формують розгалужені пучки, які під мікроскопом нагадують сітку. Ендокриноцити сітчастої зони синтезують стероїди зі слабкою андрогенною дією (нагадують дію чоловічих статевих гормонів). Меншою мірою клітини сітчастої зони синтезують глюкокортикоїди, чим доповнюють функцію ендокриноцитів пучкової зони.

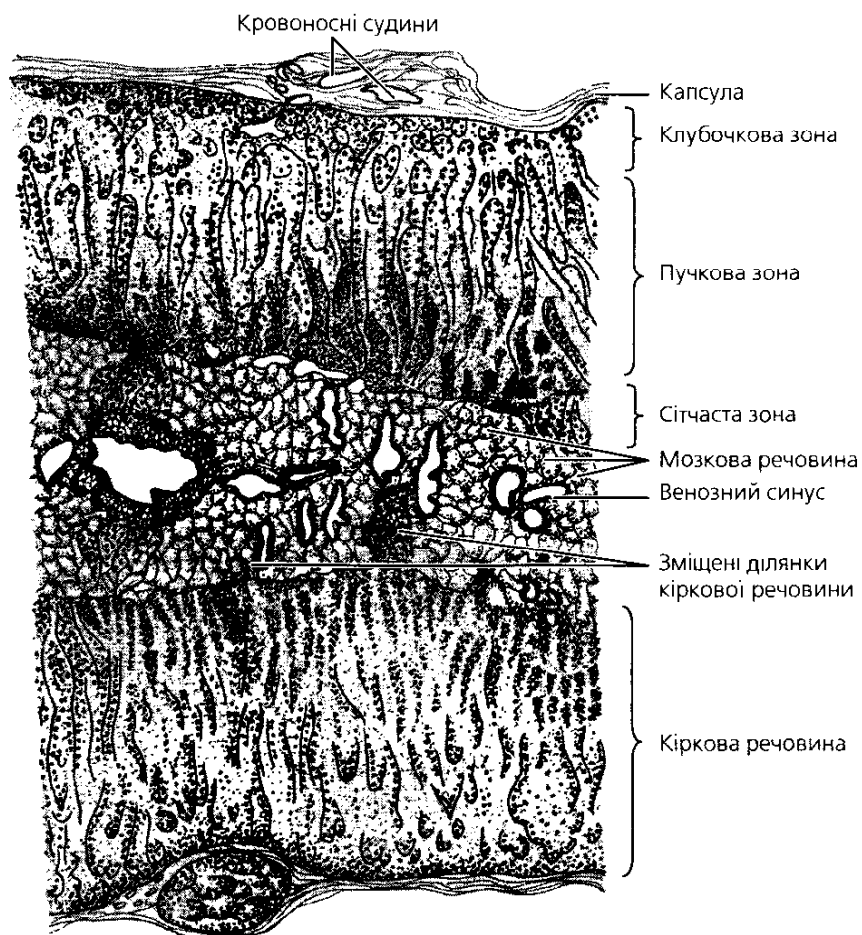
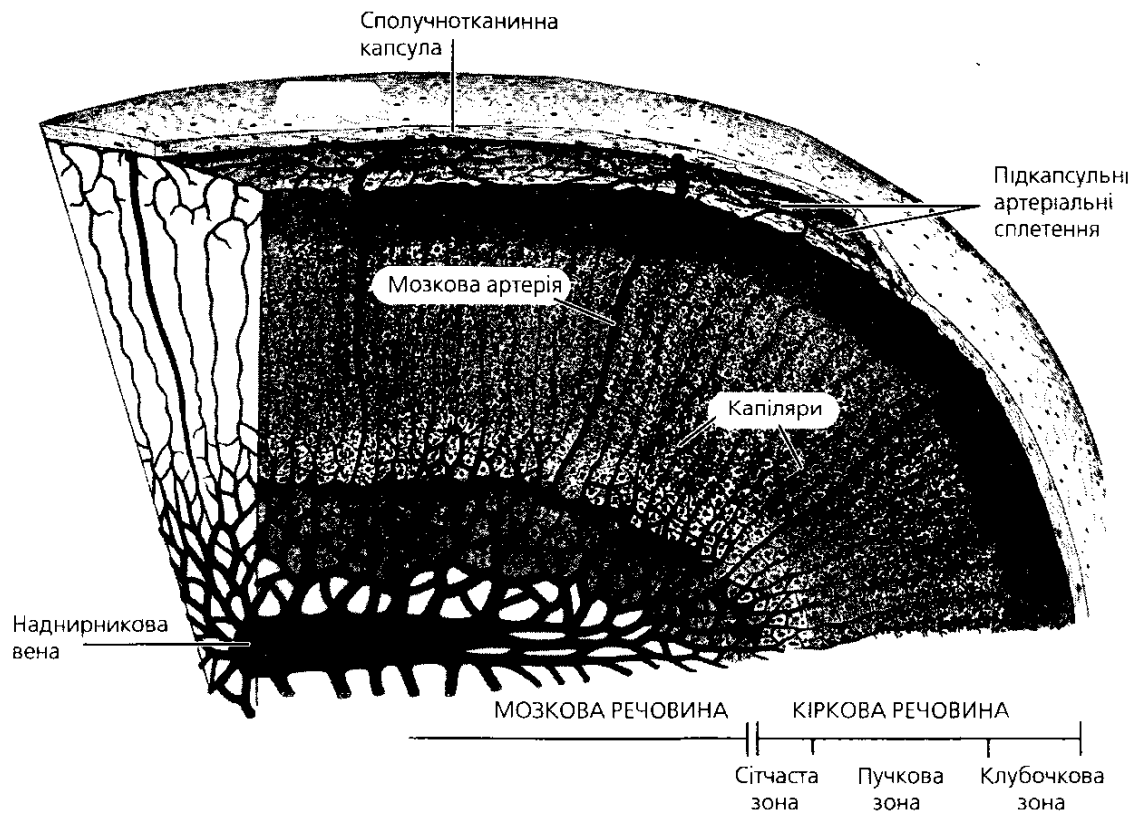


Рис. 4.31. Надпирникова залоза: **А** – схема гістоархітекτονіки та васкуляризації; **Б** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату надпирникової залози, серединний зріз, $\times 30$

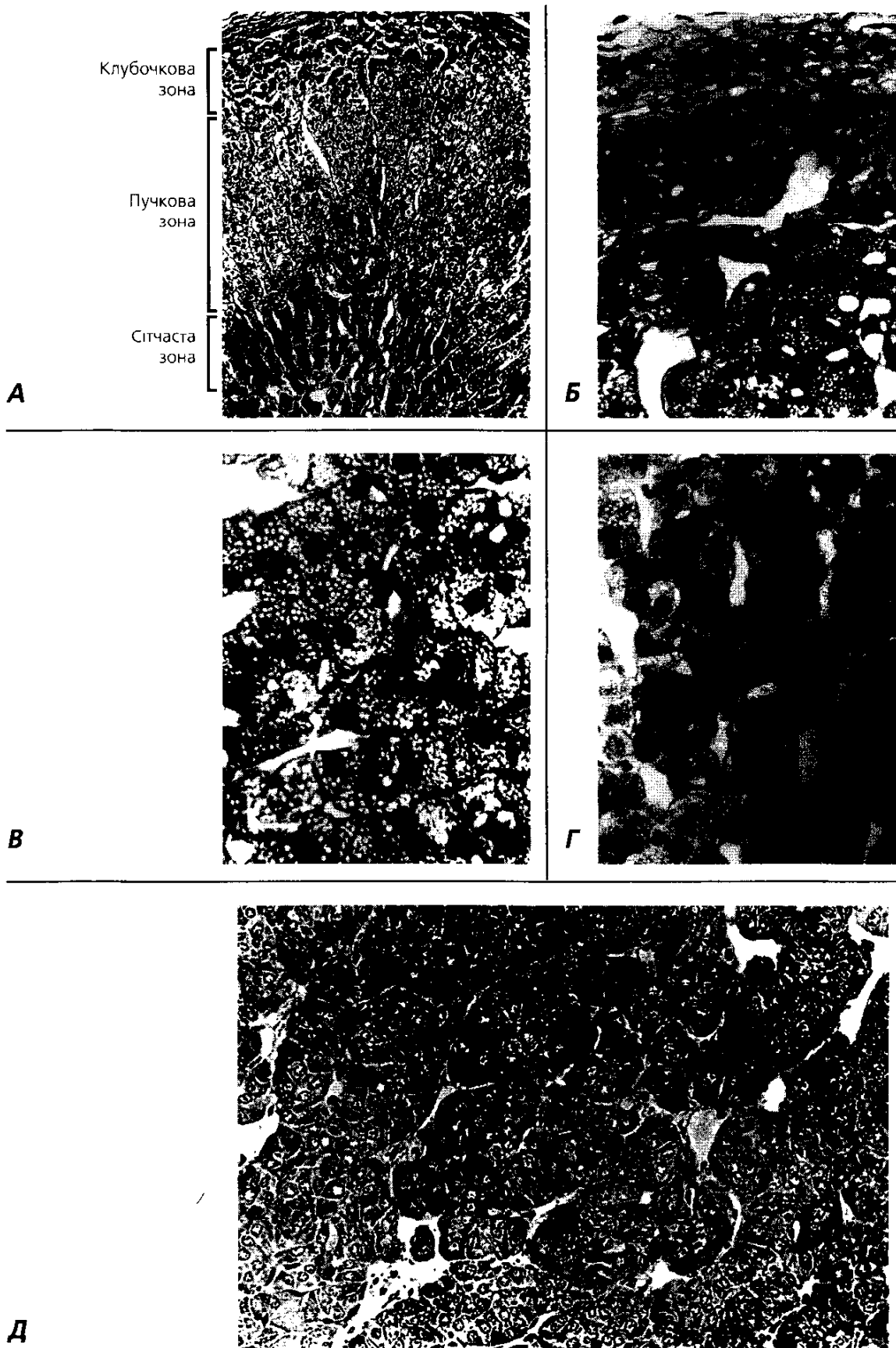


Рис. 4.32. Світлова мікроскопія надниркової залози: **А** – загальний план будови кори, $\times 65$; **Б** – капсула, клубочкова ділянка пучкової зони; **В** – пучкова зона: клітини з численними ліпідними включеннями; **Г** – сітчаста зона; **Д** – мозкова речовина: епінефроцити – клітини зі світлою цитоплазмою; норепінефроцити – клітини з темною цитоплазмою, $\times 270$

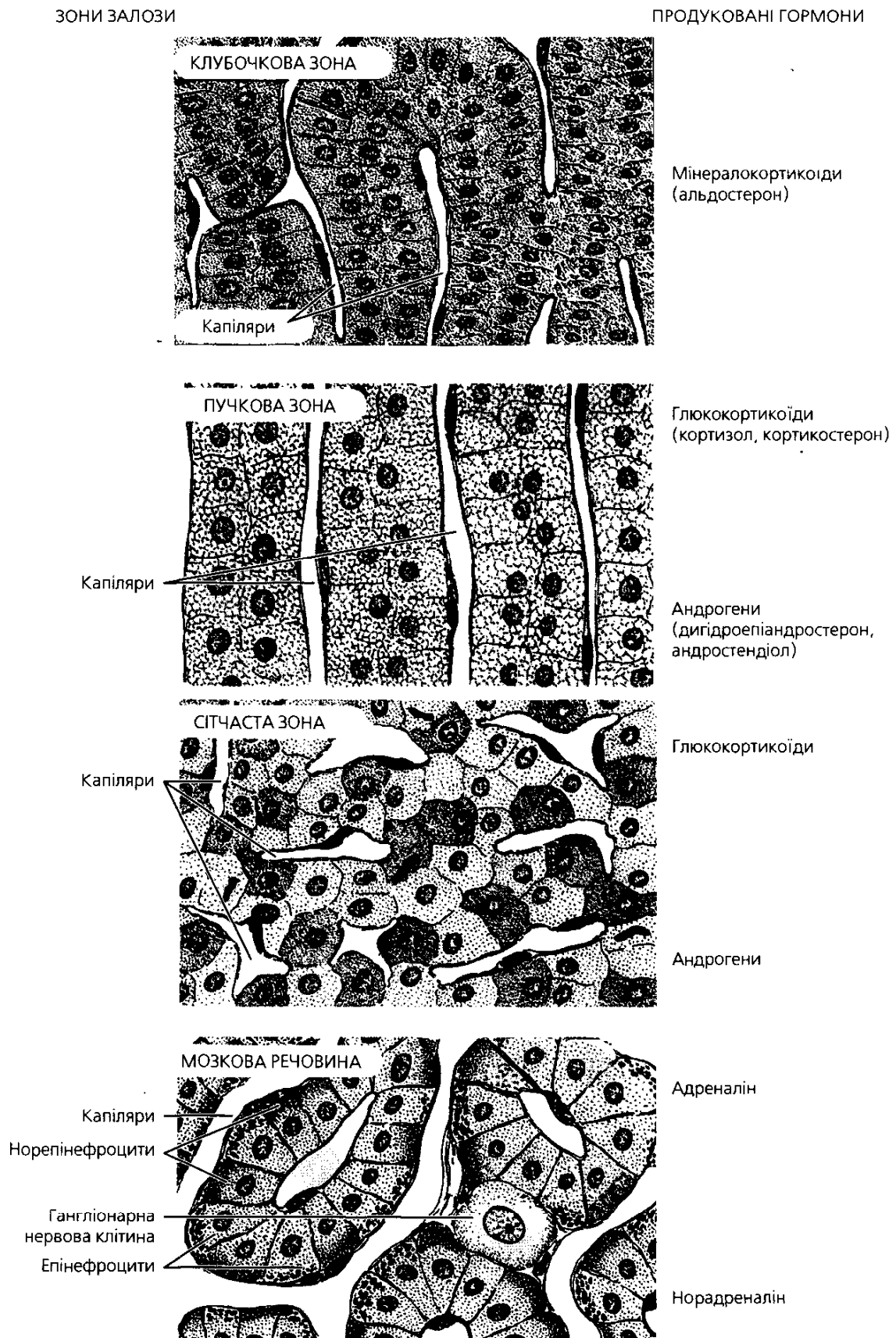


Рис. 4.33. Гістофізіологія надниркової залози: клітини пучкової та сітчастої зон кори стимулюються аденокортикотропним гормоном гіпофіза; продукovanі пучковою та сітчастою зонами глюкокортикоїди за принципом зворотного від'ємного зв'язку пригнічують кортикотропну активність гіпоталамо-гіпофізарної системи; клітини мозкової речовини стимулюються закінченнями прегангліонарних симпатичних нервових волокон

У клітинах кіркової речовини надниркової залози добре розвинута гладка ендоплазматична сітка, елементи комплексу Гольджі. Мітохондрії цих клітин містять характерні тубулярні кристи і забезпечують синтез попередників стероїдних гормонів. Особливістю клітин пучкової і сітчастої зон є наявність у цитоплазмі великої кількості дрібних включень ліпідів. Між трьома основними морфофункціональними зонами кіркової речовини спостерігаються скупчення малодиференційованих клітин, які є джерелом фізіологічної регенерації кори надниркової залози. Перший прошарок таких клітин локалізований між капсулою і клубочковою зоною. Другий гермінативний прошарок, який називають суданофобною зоною, розміщений між клубочковою і пучковою зонами. Між сітчастою зоною і мозковою речовиною спостерігаються клітини з ацидофільною цитоплазмою, які формують так звану Х-зону. Це залишки клітин ембріональної кори надниркових залоз.

Регуляція діяльності клітин пучкової та сітчастої зон забезпечується адренкортикотропіном (АКТГ) гіпофіза, який взаємодіє із специфічним рецептором на їхній плазмолемі. Синтез і секреція мінералокортикоїдів клітинами клубочкової зони не залежать від гіпофіза і регулюються переважно ренін-ангіотензиною системою.

Мозкова речовина надниркової залози відмежована від кіркової несуцільним прошарком сполучної тканини. Побудована з великих клітин округлої або полігональної форми, які за характером синтезованих ними речовин поділяються на епінефроцити та норепінефроцити. **Епінефроцити** мають світлу, заповнену секреторними гранулами цитоплазму, продукують **адреналін**. Цитоплазма **норепінефроцитів** під електронним мікроскопом виглядає темною, містить секреторні гранули **норадреналіну**. Адреналін і норадреналін (спільна назва цих біологічно активних речовин — **катехоламіни**) мобілізують захисні сили організму. Підвищення рівня цих гормонів у крові є ознакою реакції організму на стрес — дію дуже сильних подразників або чинників зовнішнього середовища, які можуть скласти загрозу для життя.

Розвиток. Надниркова залоза розвивається із двох ембріональних зачатків: мозкова речовина — з парааортальних гангліїв, кіркова — з розростань ціломічного епітелію, які формують так зване **інтерреналове тіло**. Закладка кіркової речовини здійснюється на п'ятому тижні ембріогенезу. Великі ацидофільні клітини інтерреналового тіла — джерело утворення первинної (фетальної) кори майбутніх надниркових залоз. На десятому тижні ембріонального розвитку первинна кора обростає дрібними базофільними клітинами, що походять із ціломічного епітелію кореня брижі, з яких утворюється дефінітивна кора. Переміщення нейробластів з парааортальних симпатичних гангліїв у інтерреналове тіло здійснюється на шостому-сьомому тижні ембріогенезу. Спершу хромафінні клітини мозкової речовини продукують лише норадреналін, на пізніших стадіях розвитку починає вироблятися адреналін.

Максимального розвитку надниркова залоза набуває у віці 20–25 років. Починаючи з 50–60 років спостерігається вікова інволюція клубочкової і пучко-

вої зон, заміщення їх ендокринних елементів сполучною тканиною. Характеристики мозкової речовини і сітчастої зони з віком суттєво не змінюються.

Дисоційована ендокринна система складається з ізольованих ендокриноцитів, розсіяних у переважній більшості органів і систем організму. Розрізняють два види клітинних елементів дисоційованої ендокринної системи: клітини нейрального походження, що розвиваються з нейробластів нервового гребеня, і клітини, які не мають нейрального походження. Ендокриноцити першої групи об'єднують в **APUD-систему**. Вони мають властивість накопичувати і декарбоксилувати попередники біологічно активних амінів (серотоніну, норадреналіну, адреналіну) – звідси походить їх назва (анг. *Amine Precursors Uptake and Decarboxylation*). Утворення нейроамінів у цих клітинах суміщається із синтезом біологічно активних регуляторних пептидів. Концепція APUD-системи сформульована у 1968 р. англійським гістохіміком Е. Пірсом. Зараз відомо близько 50 різних **апудоцитів** (клітин APUD-системи) і відповідних їм гормонів; близько 20 гіпотетичних гормонів, продукованих клітинами APUD-серії, ще чекають визначення своєї хімічної природи.

До APUD-системи належать дисоційовані ендокринні клітини травної системи, низка нейросекреторних клітин головного мозку, мелатонінсинтезуючі клітини епіфізу, клітини мозкової речовини надниркової залози. Регуляторні пептиди клітин APUD-системи забезпечують місцеву (паракринну), а також дистантну регуляцію діяльності органів і систем організму. Їхня функція не залежить від гіпофіза, однак тісно пов'язана з дією нервових імпульсів, що надходять по симпатичних і парасимпатичних стовбурах.

Дисоційовані клітини ненеуральної природи не мають здатності накопичувати і декарбоксилувати попередники біологічно активних амінів. До цієї групи клітин належать, зокрема, ендокриноцити яєчка та фолікулярні кліти-

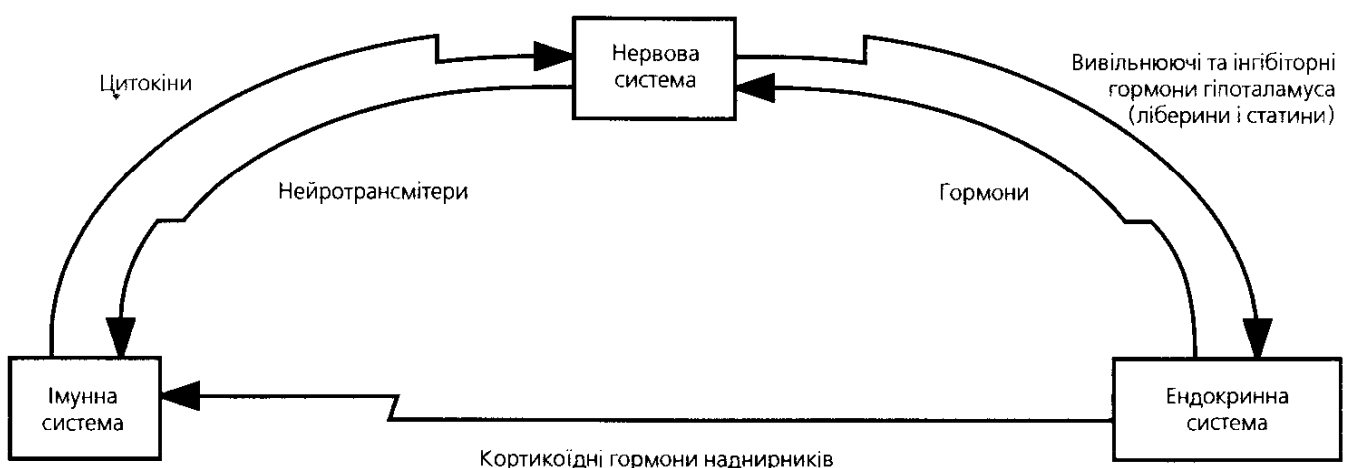


Рис. 4.34. Схема взаємозв'язку між трьома основними регуляторними системами організму: імунна система впливає на нервову за посередництва цитокінів і одночасно знаходиться під впливом нейротрансмітерів; за посередництва гормонів здійснюється зв'язок між нервовою й ендокринною, а також ендокринною та імунною системами. За участю нервової, ендокринної та імунної систем організм забезпечує збалансованість своїх функцій й стабільність внутрішнього середовища (гомеостаз)

ни і лютеоцити яєчників. Ці клітини продукують не білкові, а стероїдні гормони (тестостерон, естрогени, прогестерон), їхня діяльність залежить від впливу відповідних тропних гормонів гіпофіза.

Завершуючи характеристику ендокринної системи, слід зауважити, що деякі регуляторні пептиди (інсулін, гастрин, соматостатин, холецистокінін, субстанція P) виробляються окремими нервовими клітинами, а ряд біологічно активних амінів (адреналін, серотонін) поєднують властивості гормона і нейротрансмітера, передаючи збудження через синаптичну щілину. Ендокринні механізми є підґрунтям багатьох мозкових дисфункцій: дефіцит серотоніну є патогенетичним фактором розвитку депресії; серотоніну і норадреналіну належить важлива роль у механізмах розвитку шизофренії. Наведені факти свідчать про існування тісного філо- і онтогенетичного зв'язку між нервовою і ендокринною системами як найважливішими регуляторними системами організму, причому нервова система, очевидно, є пізнішим надбанням еволюції. Функція цих двох систем тісно пов'язана з діяльністю ще однієї регуляторної системи – імунної (рис. 4.34). Інтегративна, регуляторна та захисна функції усіх трьох названих систем реалізуються за посередництва ще однієї системи, яка об'єднує організм в одне ціле, – серцево-судинної.

Терміни для запам'ятовування

1. Гормон.
2. Ендокриноцит.
3. Гуморальна регуляція.
4. Гіпоталамус.
5. Передній гіпоталамус.
6. Супраоптичне ядро.
7. Вазопресин (антидіуретичний гормон).
8. Паравентрикулярне ядро.
9. Окситоцин.
10. Середній гіпоталамус.
11. Ліберини.
12. Статини.
13. Релізінг-гормони.
13. Гіпофіз.
14. Дистальна (передня) частка гіпофіза.
15. Проміжна (середня) частка гіпофіза.
16. Туберальна частка гіпофіза.
17. Аденогіпофіз.
18. Задня частка гіпофіза.
19. Гіпофізарна ніжка.
20. Нейрогіпофіз.
21. Хромофільний ендокриноцит.
22. Ацидофіл.
23. Лактотроп.
24. Пролактин.
25. Соматотропін.
26. Соматотропний гормон.
27. Базофіл.
28. Гонадотроп.
29. Фолітропін.
30. Лютропін.
31. Тиротроп.
32. Тиротропін.
33. Кортикотроп.
34. Адренкортикотропін.
35. Хромофобний ендокриноцит.
36. Меланотроп.
37. Меланотропін.
38. Ліпотроп.
39. Ліпотропін.
40. Тільце Герінга.
41. Пітуїцит.
42. Епіфіз.
43. Пінеалоцит.
44. Мозковий пісок.
45. Щитоподібна залоза.
46. Фолікул щитоподібної залози.
47. Тироцит.
48. Колоїд.
49. Тироглобулін, трийодотиронін, Т3.
50. Тетрайодотиронін, Т4 (тироксин).
51. Міжфолікулярний острівець.
52. Парафолікулярна клітина.
- Кальцитоніноцит, С-клітина.
53. Кальцитонін.
54. Прищитоподібна залоза.
55. Трабекула прищитоподібної залози.
56. Головний паратироцит.
57. Ацидофільний паратироцит.
58. Паратгормон (ператирин).
59. Надниркова залоза.
60. Кіркова речовина.
61. Мозкова речовина надниркової залози.
62. Клубочкова зона.
63. Альдостерон.
64. Пучкова зона.
65. Глюкокортикостероїди (кортизол, кортикостерон).
66. Сітчаста зона.
67. Статеві стероїди.
70. Епінефроцит.
71. Норепінефроцит.
72. Катехоламіни (адреналін, норадреналін).
73. APUD-система.

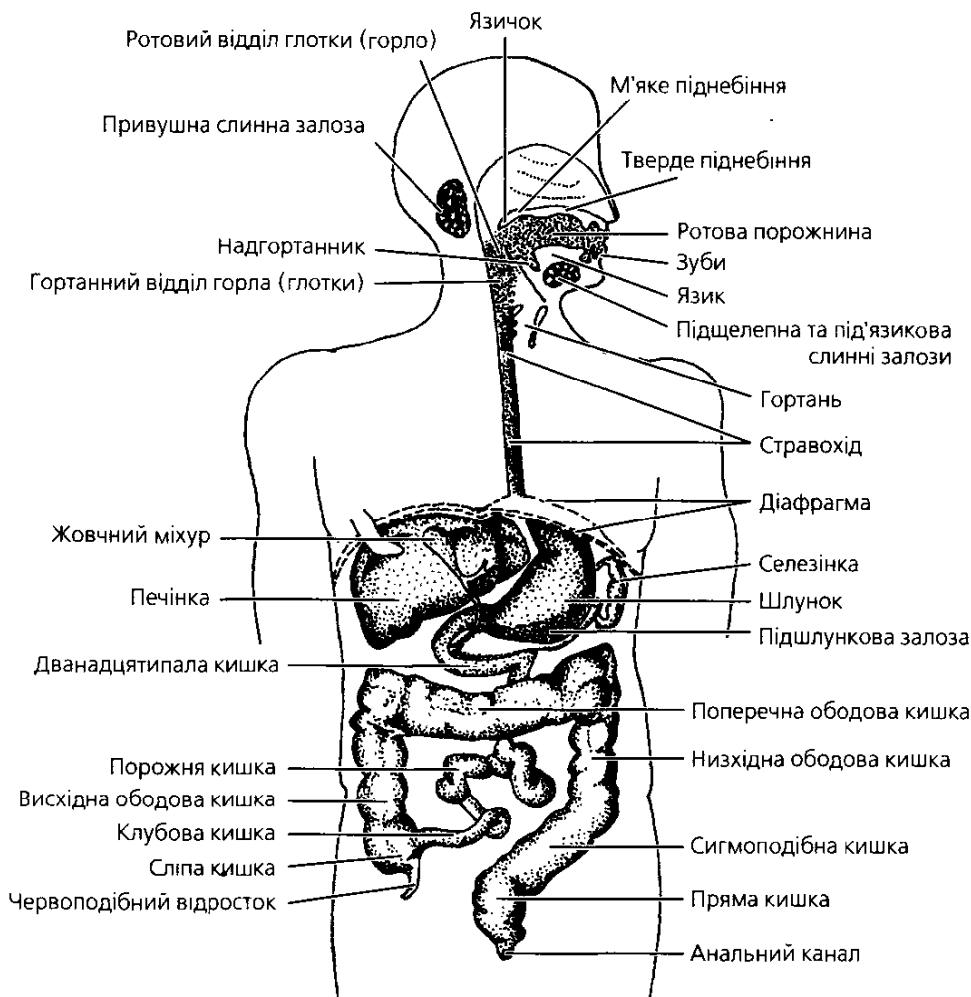
4.4. ТРАВНА СИСТЕМА

Загальна характеристика травної системи. Травна система об'єднує низку органів, які у своїй сукупності забезпечують засвоєння організмом із зовнішнього середовища речовин, необхідних для реалізації його пластичних та енергетичних потреб. Включає травну трубку та розміщені за її межами залози, секрет яких сприяє перетравленню частинок їжі: три пари великих слинних залоз, підшлункову залозу та печінку (рис. 4.35).

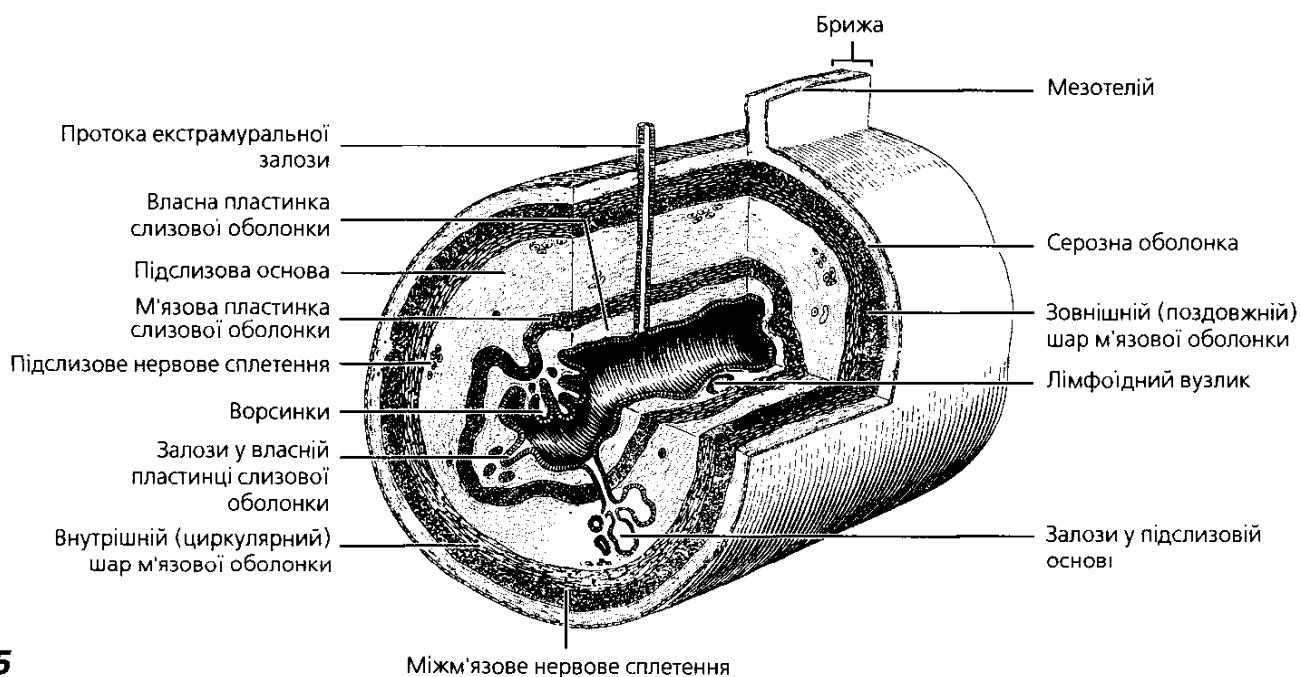
Травна трубка має передній, середній та задній відділи. **Передній відділ** включає ротову порожнину, глотку (горло) і стравохід. У ротову порожнину виводиться секрет великих і малих слинних залоз. Основна функція переднього відділу травної трубки полягає у механічній та початковій хімічній обробці їжі. **Середній відділ** травної трубки включає шлунок, тонку кишку і частину товстої кишки (до її каудальної частини). У тонку кишку (її відділ, що має назву дванадцятипалої кишки) впадають вивідні протоки печінки та підшлункової залози. Основними функціями середнього відділу травної трубки є хімічна обробка (перетравлювання) їжі, всмоктування поживних речовин та формування калових мас з неперетравлених залишків їжі. **Задній відділ** травної трубки – каудальна частина прямої кишки, або відхідник, забезпечує виведення неперетравлених частинок їжі за межі організму.

Стінка травної трубки утворена трьома оболонками: слизовою з підслизовою основою, м'язовою та зовнішньою (серозною або адвентиційною). **Слизова оболонка** включає епітеліальну пластинку; власну пластинку, утворену пухкою сполучною тканиною; м'язову пластинку, побудовану з гладкої м'язової тканини; підслизову основу з пухкої сполучної тканини. Епітеліальна пластинка слизової оболонки має певні особливості у передньому, середньому та задньому відділах травної трубки. Слизова оболонка у ротовій порожнині, глотці та стравоході вкрита багат шаровим плоским незроговілим або частково зроговілим епітелієм. У середньому відділі травної трубки, починаючи зі шлунка, епітелій стає одношаровим циліндричним. У стравоході слизова оболонка утворює глибокі поздовжні складки, які полегшують проходження їжі з ротової порожнини у шлунок. Особливостями рельєфу слизової оболонки шлунка є наявність складок, полів і ямок. У тонкій кишці слизова оболонка крім складок формує специфічні вирости – ворсинки і трубчасті заглибини – крипти. Наявність ворсинок і крипт забезпечує збільшення площі контакту слизової оболонки з частинками їжі, що підлягають хімічній обробці. Цим полегшуються процеси травлення, а також усмоктування хімічних сполук – продуктів ферментативного розщеплення їжі. У товстій кишці ворсинки зникають, крипти та складки полегшують формування і переміщення калових мас. Задній відділ травної трубки подібно до переднього вистелений багат шаровим плоским незроговілим епітелієм.

Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою сполучною тканиною, у якій проходять судинні та нервові сплетення, є значна кількість лімфо-



А



Б

Рис. 4.35. Загальний план будови травної системи: **А** – відділи травної трубки та великі травні залози; **Б** – схематичне відтворення стінки травної трубки (масштаб не збережено)

цитів. У власній пластинці слизової оболонки стравоходу та шлунка залягають кінцеві секреторні відділи залоз, у тонкій та товстій кишці – вростання епітелію у власну пластинку формують крипти. М'язова пластинка слизової оболонки утворена одним–трьома шарами гладком'язових клітин. У деяких відділах травної трубки, зокрема в ротовій порожнині, м'язова пластинка слизової оболонки відсутня.

Підслизова основа травної трубки (деякі автори розглядають її як окрему оболонку) утворена пухкою сполучною тканиною. У стравоході та дванадцятипалій кишці у складі підслизової основи розміщені кінцеві секреторні відділи екзокринних залоз. У підслизовій основі стравоходу, шлунка та кишки розміщені підслизові нервові сплетення – зовнішнє (Шабаша) та внутрішнє (Мейснера), які іннервують слизову оболонку і залози, ізольовані та скупчені лімфатичні вузлики, кровеносні й лімфатичні судини.

М'язова оболонка переднього відділу травної трубки до середньої третини стравоходу утворена посмугованою м'язовою тканиною, яка у нижніх відділах стравоходу поступово заміщується гладкою. М'язова оболонка середнього відділу травної трубки утворена гладкою м'язовою тканиною. У каудальній частині прямої кишки гладка м'язова тканина доповнюється посмугованою, яка набуває максимального розвитку у складі зовнішнього сфінктера відхідника. Між окремими шарами м'язової оболонки стравоходу, шлунка та кишки розміщене міжм'язове нервове сплетення (Ауербаха), яке забезпечує іннервацію м'язової оболонки цих органів.

Зовнішня оболонка травного каналу в його передньому (наддіафрагмою) та задньому відділах представлена пухкою сполучною тканиною, так званою адвентиційною оболонкою. Стравохід піддіафрагмою, а також весь середній відділ травної трубки вкриті серозною оболонкою, яка утворена пухкою сполучною тканиною з одношаровим епітелієм (мезотелієм) на поверхні. Під серозною оболонкою шлунка і кишки розміщене підсерозне вегетативне нервове сплетення, яке іннервує вісцеральний листок очеревини.

Передній, середній та задній відділи травної трубки різняться не лише будовою і функцією, але й походженням. Багат шаровий плоский епітелій ротової порожнини, епітелій слинних залоз та каудальної частини прямої кишки розвиваються з ектодерми відповідно ротової та анальної ямок ембріона. З кишкової ентодерми формується одношаровий епітелій шлунка, тонкої та більшої частини товстої кишки, залозиста паренхіма печінки і підшлункової залози. Джерелом розвитку сполучної тканини власної пластинки слизової оболонки, підслизової основи та зовнішньої оболонки травного каналу є мезенхіма. З вісцерального листка спланхнотома розвивається мезотелій серозної оболонки.

Ротова порожнина

Ротова порожнина (*cavitas oris*) – частина переднього відділу травної трубки, в якій здійснюються механічна обробка, дегустація та первинна хімічна об-

робка їжі. Органам ротової порожнини належить важлива роль в акті артикуляції (звукотворенні). Тут також здійснюється часткове знезараження поживних речовин від хвороботвірних мікроорганізмів. Детальніше функції ротової порожнини стосовно окремих її органів і складників описані нижче.

Присінок ротової порожнини спереду обмежений губами і щоками, ззаду — яснами і зубами. Власне ротова порожнина спереду обмежена яснами і зубами, ззаду вона переходить у глотку. У ротовій порожнині розміщений язик, сюди впадають вивідні протоки великих та малих слинних залоз. На межі ротової порожнини з носовою частиною глотки розміщені скупчення лімфоїдних елементів — мигдалики, які формують лімфоепітеліальне глоткове кільце Пирогова–Вальдейєра.

Присінок рота і ротова порожнина вистелені багат шаровим плоским незроговілим епітелієм, який на спинці язика (у складі його ниткоподібних сосочків), а також на яснах і твердому піднебінні може підлягати зроговінню. Пухка сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки у ротовій порожнині пронизана густою сіткою гемокапілярів, містить багато лімфоцитів, а також утворює так звані **сосочки** (вростання сполучної тканини в епітелій). Останні сприяють зміцненню контакту між епітелієм і сполучною тканиною слизової оболонки. М'язова пластинка слизової оболонки в ротовій порожнині відсутня.

Слизова оболонка на губах, щоках, нижній поверхні язика, у складі м'якого піднебіння та язичка розташована на добре вираженій сполучнотканинній підслизовій основі, яка забезпечує зміщуваність слизової оболонки щодо тканин, розміщених глибше. У яснах, верхній та бічній поверхнях язика, твердому піднебінні немає підслизової основи, слизова оболонка тут зрощена або безпосередньо з окістям (ясна, тверде піднебіння), або з перимізієм посмугованих м'язів (язик). Ця особливість будови зумовлює незміщуваність слизової оболонки названих структурних компонентів ротової порожнини щодо тканин, які лежать глибше. Особливістю рельєфу слизової оболонки ротової порожнини в ділянках локалізації мигдаликів є щілоноподібні складки — крипти.

Губа (*labium*) — утвір, що прикриває вхід у ротову порожнину, в основі якого лежить посмугована м'язова тканина. У складі губи розрізняють три частини: слизову, проміжну та шкірну (рис. 4.36). Зовнішня **шкірна частина** губи вкрита тонкою шкірою: епітелій тут багат шаровий плоский зроговілий, у сполучнотканинній основі розміщені волосяні фолікули, кінцеві секреторні відділи сальних та потових залоз.

На **проміжній частині** губи розрізняють дві зони: зовнішню гладку та внутрішню ворсинчасту. Зроговілий епітелій зовнішньої зони витончений, прозорий; волосся, потові залози тут зникають, зберігаються лише вільні сальні залози, які самостійно відкриваються на поверхні епітелію. Внутрішня зона проміжної поверхні губи новонароджених дітей вкрита епітеліальними виростами, що мають назву ворсинок. З віком ці ворсинки поступово редукуються і стають непомітними. У внутрішній частині перехідної поверхні губи відсутні

сальні залози; в багат шаровий незроговілий епітелій з боку сполучної тканини, що лежить глибше, врастають високі сосочки. Наявність у їхньому складі гемокапілярів, що просвічують через тонкий шар епітелію, зумовлює червоний колір (червону облямівку) губ.

Слизова частина губи вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Власна пластинка слизової оболонки безпосередньо переходить у

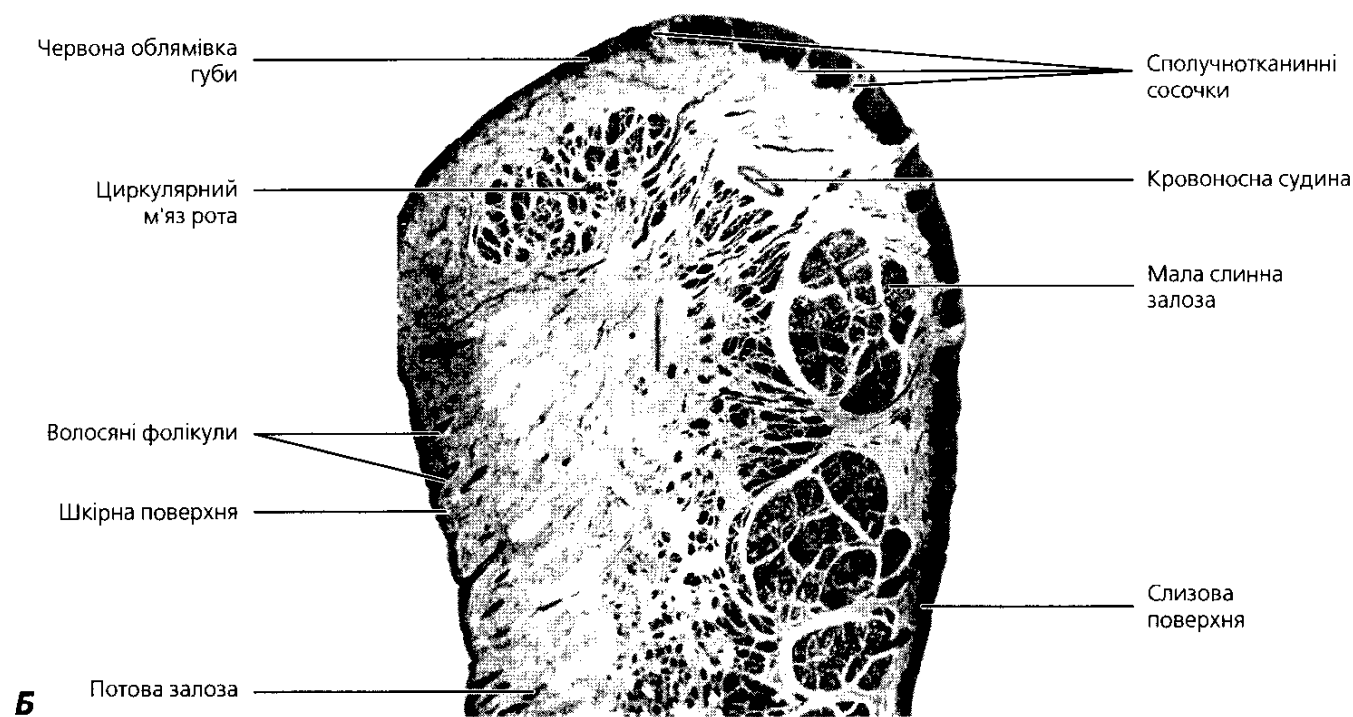
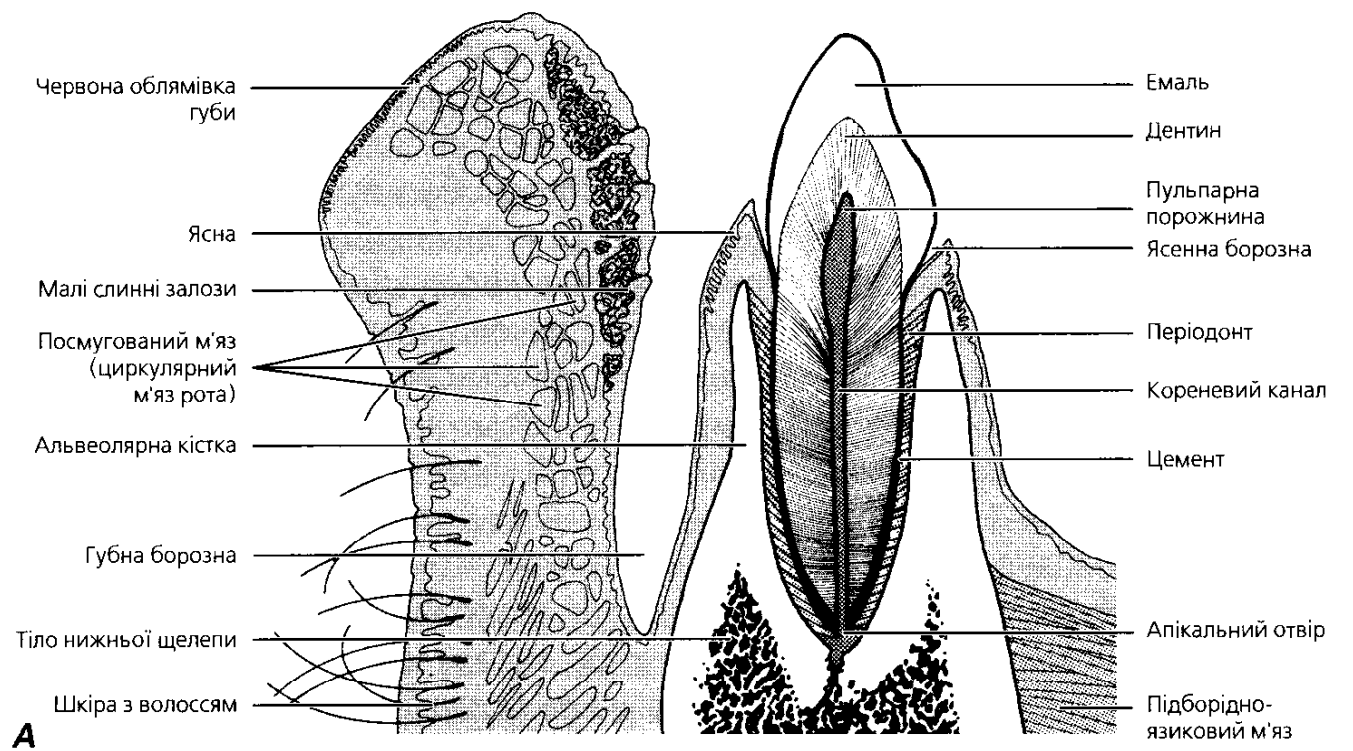


Рис. 4.36. А – схематичне відтворення будови губи, зуба та ділянки губо-ясенного з'єднання. Сагітальний зріз нижньої щелепи біля серединної лінії; **Б** – мікрофотографія препарату нижньої губи шестимісячної дитини, $\times 18$

підслизову основу. У підслизовій основі локалізовані кінцеві секреторні відділи малих губних слинних залоз. За будовою це складні альвеолярно-трубчасті залози, що продукують слизово-білковий секрет. Протоки залоз утворені багат шаровим плоским незроговілим епітелієм, відкриваються вони на слизовій поверхні губи.

Щока (bucca) – шкірно-м'язовий утвір, який обмежує з боків присінок ротової порожнини. **Зовнішня поверхня** щоки вкрита тонкою шкірою, основу щоки, так само як і губи, складає посмугована м'язова тканина. На **слизовій поверхні** щоки розрізняють три зони: максиллярну, мандибулярну та проміжну. Остання являє собою ділянку слизової оболонки шириною близько 10 мм, що тягнеться від кута рота до відростків нижньої щелепи.

Будова слизової оболонки **максиллярної** та **мандибулярної зон** щоки ідентична і нагадує будову слизової частини губи: багат шаровий плоский незроговілий епітелій лежить на сполучній тканині власної пластинки, яка безпосередньо переходить у підслизову основу. В останній, а також між пучками посмугованих м'язів щоки локалізована велика кількість малих слинних залоз із слизово-білковим типом секрету.

У **проміжній зоні** щоки в ембріональному періоді та ранньому дитячому віці слизова оболонка утворює численні ворсинки – такі ж, як і в перехідній частині губи. У проміжній частині щоки відсутні слинні залози, однак є незначна кількість редукованих сальних залоз. Проміжна зона щоки та перехідна частина губи є ділянкою контакту шкіри і слизової оболонки ротової ямки зародка, яка виникає в ембріогенезі у результаті зростання ембріональних закладок під час формування ротового отвору. На поверхні слизової оболонки щоки – на рівні других верхніх великих кутніх зубів – відкриваються вивідні протоки привушних слинних залоз.

Ясна (gingivae) – вкриті слизовою оболонкою кісткові вирости верхньої та нижньої щелеп, які облямовують зубні комірки. Розрізняють вільну та прикріплену частини ясен. **Прикріплена частина** відповідає ділянці ясен, зрощеній з окістям альвеолярних відростків і поверхнею шийки зуба. **Вільна частина** прилягає до поверхні зуба, відмежовуючись від останньої ясенною кишенею. Та частина ясен, яка розміщена у проміжках між сусідніми зубами, має назву **міжзубного ясенного сосочка**.

Підслизова основа в яснах відсутня і тому слизова оболонка тут нерухомо зрощена з окістям альвеолярних відростків. Вона вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм, який частково може підлягати зроговінню. Для епітеліоцитів ясен характерний високий вміст глікогену. Поверхневий шар власної пластинки слизової оболонки утворює високі вузькі сосочки, що вросли в епітелій. Глибокий шар власної пластинки безпосередньо переходить в окістя альвеолярних відростків.

Біля шийки зуба епітелій ясен щільно зрощений з поверхнею зуба, обмежуючи при цьому щілинний простір, що має назву **ясенної борозни**. Глибина ясенної борозни становить 1–1,5 мм. Дном її є місце прикріплення епітелію до

кутикули емалі шийки зуба, а стінками – поверхня шийки зуба і вільний край ясен. У разі відкладання у ясенній борозні солей та дії бактеріальних токсинів може відбуватися відшарування епітелію від поверхні зуба (руйнування епітеліального прикріплення) з утворенням так званої ясенної кишені. При цьому утворюються ворота для проникнення у простір зубної альвеоли мікроорганізмів, що зумовлюють пошкодження навколозубних тканин (парадонтоз).

Язик (*lingua*) – м'язовий орган, який крім участі у механічній обробці їжі та ковтанні забезпечує також артикуляцію (звукотворення) і дегустацію. Розрізняють нижню, бічні та верхню поверхні язика, які мають свої особливості будови.

Нижня поверхня язика вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Має добре розвинену власну пластинку слизової оболонки та підслизову основу, наявність якої зумовлює зміщуваність слизової оболонки щодо м'язової основи язика. На нижній поверхні язика, з обох боків від його вуздечки, в ротову порожнину впадають вивідні протоки під'язикових та підщелепних слинних залоз. У зв'язку з багатою васкуляризацією нижньої поверхні язика та високою проникністю його епітелію для різноманітних хімічних сполук під язик кладуть ліки (валідол, нітрогліцерин), щоб забезпечити їх швидке всмоктування і надходження у кров.

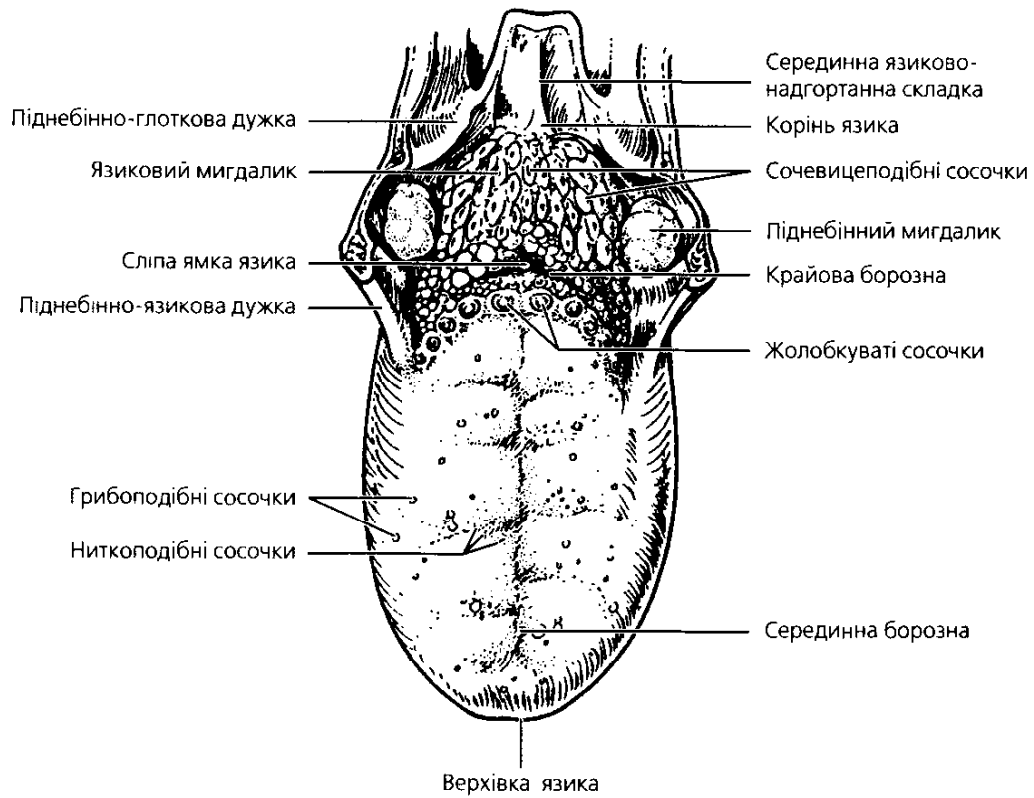
Верхня та бічні поверхні язика вкриті слизовою оболонкою, нерухомо зрощеною з його м'язовою основою. Епітелій і власна пластинка слизової оболонки утворюють тут вирости з характерною будовою, які мають назву сосочків язика (рис. 4.37, 4.38). Розрізняють ниткоподібні, листоподібні, грибоподібні та жолобкуваті (валкуваті) сосочки. Основу сосочків язика складають вирости сполучної тканини – первинні сполучнотканинні сосочки, від поверхні яких в епітелій врастають маленькі вторинні сполучнотканинні сосочки.

Ниткоподібні сосочки найчисленніші. Вони вкривають усю верхню поверхню язика, їхня висота близько 0,3 мм. Епітелій багат шаровий плоский зроговілий. За наявності різних захворювань процеси відшарування зроговілих лусочок з поверхні ниткоподібних сосочків можуть сповільнюватися, язик тоді вкриває білий наліт (так званий обкладений язик). Роль ниткоподібних сосочків полягає у забезпеченні тактильної чутливості, а також полегшенні переміщення харчових речовин у ротовій порожнині.

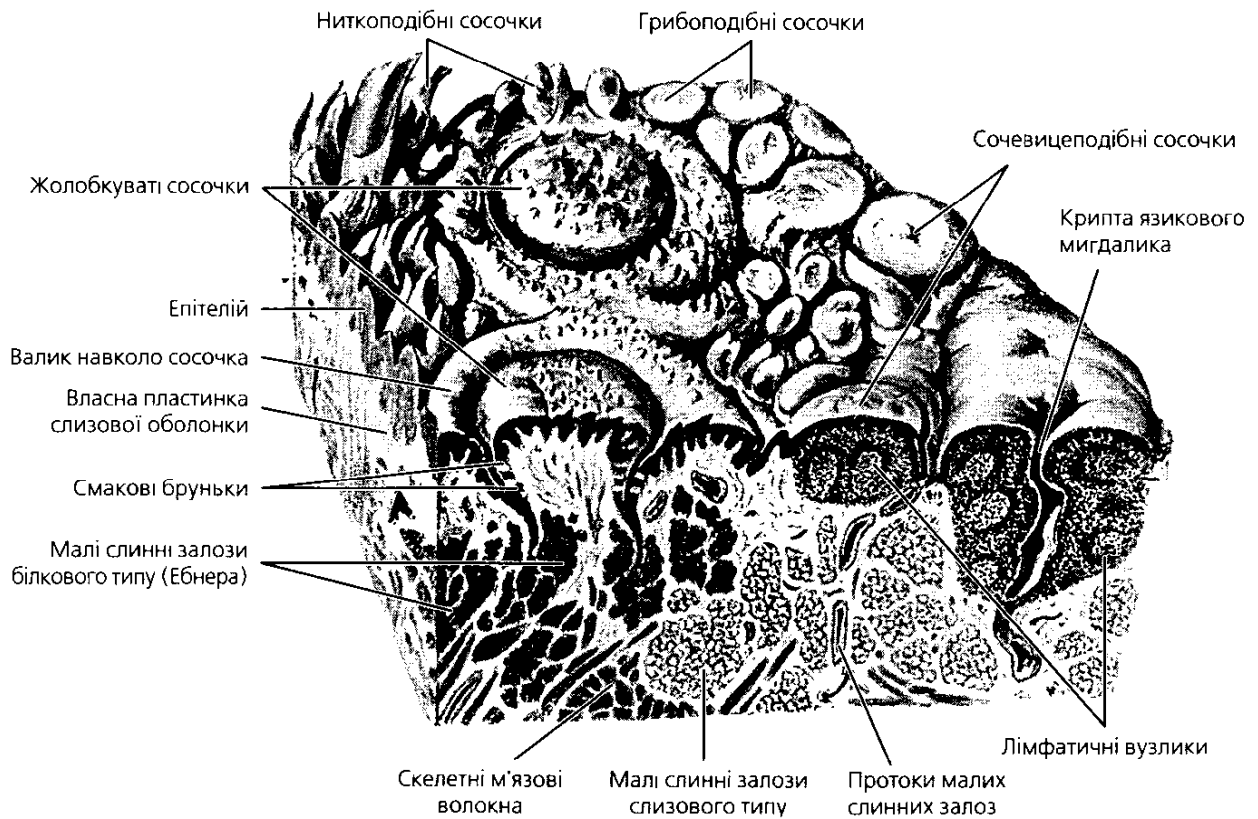
Листоподібні сосочки мають висоту 2–5 мм, плоску форму, вкривають бічні поверхні язика. Добре розвинуті у дітей, з віком підлягають редукції. У проміжки між листоподібними сосочками впадають вивідні протоки малих слинних залоз язика.

Грибоподібні сосочки локалізовані на спинці язика, переважно біля його кінчика та на краях, їх висота 1–2 мм, за формою ці сосочки нагадують грибки з вузькою основою та розширеною верхньою частиною.

Жолобкуваті (валкуваті) сосочки розміщені на спинці язика – між його тілом та коренем у формі дуги (рис. 4.37, А). Висота сосочків 1–3 мм, усього їх налічується близько 6–12. Ці сосочки втоплені у поверхню язика внаслідок вро-



A



B

Рис. 4.37. Язик: **A** – схема топографії та будови сосочків язика дорослої людини; **B** – тривимірна реконструкція ділянки переходу тіла у корінь язика, дорсальна поверхня, $\times 13$

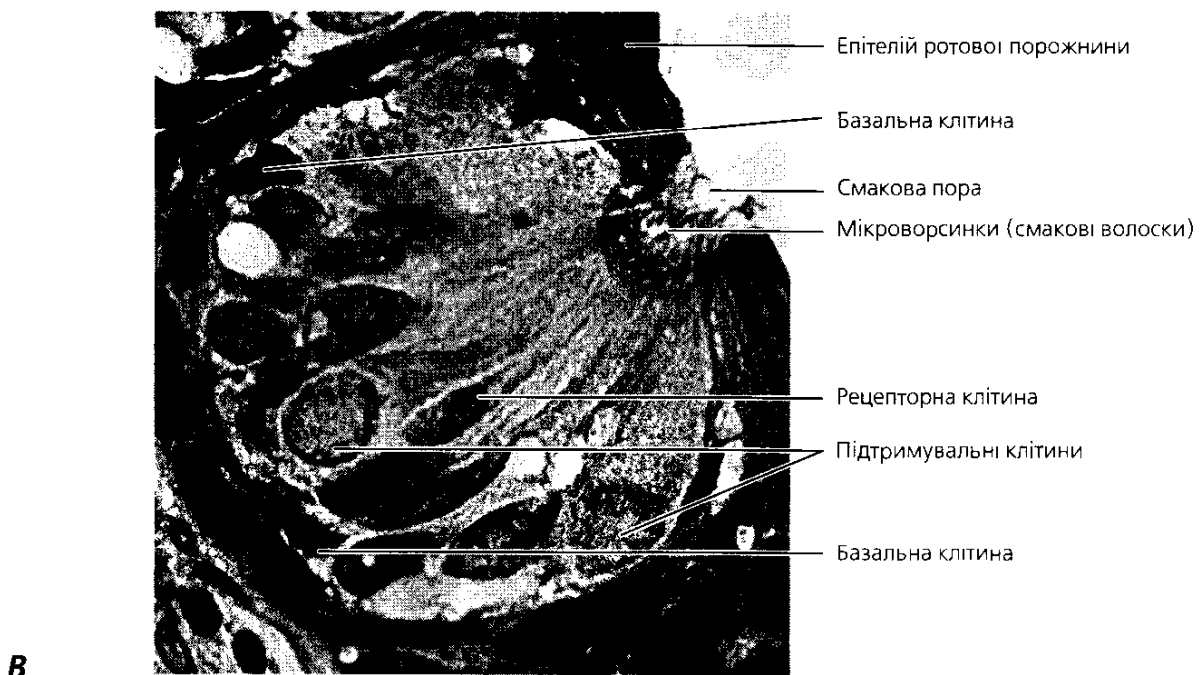
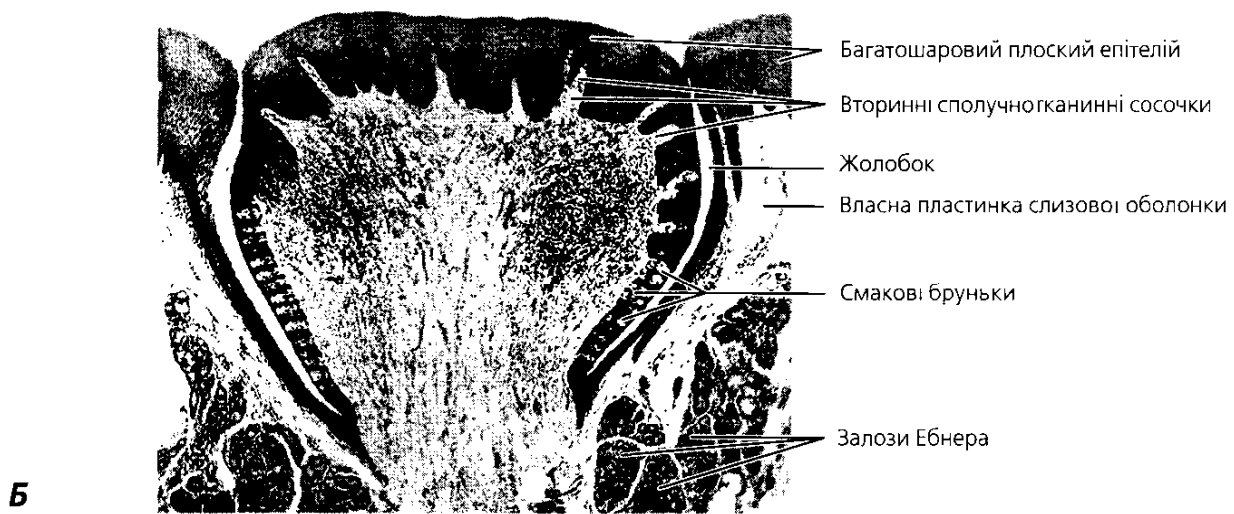


Рис. 4.38. Світлова мікроскопія дорсальної поверхні язика: **А** – ниткоподібні та грибоподібні сосочки, $\times 60$; **Б** – жолобкуватий сосочок, $\times 42$; **В** – смакова брунька: півтонкий пластиковий зріз, $\times 1200$

стання епітелію у власну пластинку слизової оболонки з утворенням рівчачка й валика навколо сосочка. Біля основи жолобкуватих сосочків на поверхню епітелію виходять вивідні протоки малих слинних залоз язика (залози Ебнера). У складі епітелію бічних поверхонь листоподібних, грибоподібних та жолобкуватих сосочків локалізуються смакові рецептори – так звані смакові бруньки, тому роль цих видів сосочків язика пов'язана переважно з дегустацією.

Тіло язика утворене пучками посмугованих м'язових волокон, що розміщені у трьох взаємно перпендикулярних площинах. Щільна сполучнотканинна серединна перегородка ділить язик на праву та ліву половини. Між м'язовою основою язика та власною пластинкою слизової оболонки його спинки густе сплетення колагенових та еластичних волокон формує так званий сітчастий шар, який відіграє роль апоневрозу язика. У сполучній тканині кореня язика є скупчення лімфоцитів, які утворюють **язиковий мигдалик**. Лімфоцити формують скупчення кулястої форми – лімфатичні вузлики, у складі яких переважають В-лімфоцити. Над ділянками локалізації лімфатичних вузликів епітелій слизової оболонки язика формує дископодібні підвищення – сочевицеподібні сосочки. Лімфатичні вузлики язикового мигдалика розміщені навколо щілиноподібних вростань епітелію – **крипт** мигдалика. У крипті язикового мигдалика впадають вивідні протоки малих слинних залоз язика.

Між пучками посмугованих м'язових волокон язика локалізована велика кількість малих слинних залоз, які продукують білковий, слизовий або білково-слизовий секрет. Залози, що виробляють білковий (ферментвмісний) секрет, розміщені переважно біля листоподібних і жолобкуватих сосочків. Це складні альвеолярні розгалужені залози. Залози слизового типу розміщені в ділянці кореня та на бічних поверхнях язика. Це складні альвеолярно-трубчасті розгалужені залози, секрет яких багатий на муцини. Вивідні протоки слизових залоз кореня язика відкриваються у крипті язикового мигдалика. Змішані білково-слизові залози локалізовані переважно у передніх відділах язика, їхні вивідні протоки відкриваються на нижній поверхні язика вздовж складок його слизової оболонки.

Смакові бруньки (*caliculi gustatoriae*) утворюють периферійний відділ смакового аналізатора. Крім сосочків язика смакові бруньки в окремих випадках (зокрема у дітей) можна спостерігати у слизовій оболонці губи, надгортанника, голосових зв'язок. У людини кількість смакових бруньок досягає 2000, з них близько 50% локалізовані у складі жолобкуватих сосочків. Кожна смакова брунька має еліпсоподібну форму і займає усю товщу епітеліального пласта сосочка (рис. 4.38, Б, В). Складається із щільно прилеглих одна до одної 40–60 клітин, серед яких розрізняють рецепторні, підтримувальні та базальні. Клітинні елементи смакової бруньки відмежовані від підлеглої сполучної тканини базальною мембраною. Верхівки рецепторних клітин смакової бруньки і прилеглі до них епітеліоцити слизової оболонки ротової порожнини формують **смакову ямку**. Остання за допомогою **смакової пори** сполучається з порожниною рота. Смакова ямка заповнена комплексом ви-

сокомолекулярних речовин, переважно глікопротеїнів, у складі яких визначається висока активність фосфатаз. Глікопротеїни смакової ямки відіграють роль сорбентів для смакових речовин.

Рецепторні (сенсорно-епітеліальні) клітини смакових бруньок мають витягнуту форму, ядра їх зміщені у базальну частину. На апікальній поверхні рецепторні клітини містять мікрроворсинки, в плазмолему яких вмонтовані специфічні рецепторні білки. Серед рецепторних клітин смакових бруньок передньої частини язика переважають клітини, чутливі до солодких, на задній частині язика – до гірких речовин. Одна і та ж рецепторна клітина може сприймати кілька смакових подразнень. Вважають, що механізм смакової рецепції пов'язаний з конформаційними змінами молекул рецепторних білків під впливом відповідних адсорбованих речовин; конформаційні зміни, у свою чергу, спричиняють зміну проникності плазмолемі сенсорно-епітеліальних клітин і генерацію потенціалу збудження. Кожна смакова брунька містить близько 50 нервових волокон, які утворюють синапси з базолатеральною поверхнею рецепторних клітин і передають генерований цими клітинами імпульс до центральних ланок смакового аналізатора.

Підтримувальні епітеліоцити смакових бруньок оточують сенсорно-епітеліальні клітини, розмежовуючи їх. Підтримувальні клітини мають великі ядра, добре розвинуту ендоплазматичну сітку та елементи комплексу Гольджі, у цитоплазмі містять тонофібрили, секретують глікопротеїни, що заповнюють смакову ямку. **Базальні клітини** розташовані біля основи смакової бруньки. Вони лежать на базальній мембрані і не досягають смакової ямки. Це мало-диференційовані клітинні елементи, які служать джерелом новоутворення рецепторних і підтримувальних клітин. Перебіг процесів новоутворення і заміни клітин смакової бруньки досить інтенсивний, оскільки час життя однієї рецепторної або підтримувальної клітини складає близько 10 діб. З віком число смакових бруньок редукується і підвищується поріг смакового подразнення, особливо для речовин із солодким смаком.

Піднебіння (*palatum*) – це перегородка між носовою і ротовою порожнинами. Розрізняють тверде та м'яке піднебіння, останнє у своїй задній частині переходить у язичок.

Основою **твердого піднебіння** є кісткові пластинки, зрощені на середній лінії з утворенням шва. З боку ротової порожнини тверде піднебіння вкрито слизовою оболонкою, вистеленою багат шаровим плоским незроговілим епітелієм, у який врастають високі сполучнотканинні сосочки власної пластинки. Топографічно у складі твердого піднебіння розрізняють чотири зони: жирову, залозисту, крайову та зону піднебінного шва. **Зона жирової тканини** охоплює передню частину твердого піднебіння. У цій ділянці під слизовою оболонкою розміщена жирова клітковина, яка є аналогом підслизової основи інших ділянок ротової порожнини. **Залозиста зона** займає задню частину твердого піднебіння. У цій ділянці між слизовою оболонкою та окістям кісткових пластинок локалізовані групи малих слинних залоз, що про-

дукують слизовий секрет. **Крайова зона** у вигляді дуги охоплює тверде піднебіння і є місцем переходу його слизової оболонки у ясна верхньої щелепи. У крайовій зоні слизова оболонка твердого піднебіння щільно зрощена з окістям основи альвеолярних відростків. Уздовж серединної лінії твердого піднебіння проходить **зона піднебінного шва**. У цій ділянці, як і в крайовій зоні, слизова оболонка щільно зрощена з окістям кісткових пластинок. Епітелій у ділянці шва твердого піднебіння утворює характерні потовщення, особливо добре розвинуті у дитячому віці: тоді вони мають вигляд концентричних нашарувань епітеліоцитів і називаються **епітеліальними тільцями піднебіння**. Щільне зрощення слизової оболонки з окістям у ділянці шва та крайової зони зумовлює її нерухомість.

М'яке піднебіння (включаючи **язичок**) є продовженням задньої частини твердого піднебіння, однак якщо в основі твердого піднебіння лежать кісткові пластинки, то м'яке піднебіння та язичок мають укриту слизовою оболонкою сухожильно-м'язову основу. У слизовій оболонці м'якого піднебіння та язичка розрізняють дві поверхні — ротову і носову, а також перехідну зону. У плода і новонароджених дітей межа між цими поверхнями розташована на лінії згину слизової оболонки з носової поверхні на ротову. У дорослих ця межа зміщується у бік носової поверхні так, що весь язичок вкривається епітелієм, характерним для ротової порожнини. **Ротова поверхня** слизової оболонки м'якого піднебіння та язичка вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Власна пластинка утворює високі сосочки, м'язова пластинка слизової оболонки відсутня. У м'якому піднебінні та язичку добре розвинута підслизова основа, у якій розміщені слинні залози, що продукують слизовий секрет. **Носова поверхня** слизової оболонки піднебіння вкрита одношаровим багаторядним війчастим епітелієм, який характерний для верхніх дихальних шляхів. На його поверхні відкриваються протоки дрібних залоз, що виробляють слиз. У **перехідній зоні** епітелій з багат шарового плоского перетворюється у багаторядний призматичний, а останній переходить в одношаровий багаторядний війчастий.

Терміни для запам'ятовування

1. Передній відділ травної трубки.
2. Ротова порожнина.
3. Глотка.
4. Стравохід.
5. Середній відділ травної трубки.
6. Шлунок.
7. Тонка кишка.
8. Товста кишка.
9. Задній відділ травної трубки (відхідник).
10. Слизова оболонка.
11. Епітелій.
12. Власна пластинка слизової оболонки.
13. М'язова пластинка.
14. Складка.
15. Поле.
16. Ямка.
17. Ворсинка.
18. Крипта.
19. Підслизова основа.
20. М'язова оболонка.
21. Адвентиційна оболонка.
22. Серозна оболонка.
23. Губа.
24. Шкірна частина губи.
25. Проміжна частина губи.
26. Гладка зона проміжної частини губи.
27. Ворсинчаста зона проміжної частини губи.
28. Слизова частина губи.
29. Щока.
30. Максиллярна зона щоки.
31. Проміжна зона щоки.
32. Мандибулярна зона щоки.
33. Ясна.
34. Ясенний сосочок.
35. Ясенна борозна.
36. Язик.
37. Сосочки язика.
38. Ниткоподібний сосочок.
39. Листоподібний сосочок.
40. Грибоподібний сосочок.
41. Жолобкуватий

(валкуватий) сосочок. 42. Смакові бруньки. 43. Рецепторні клітини. 44. Підтримувальні клітини. 45. Базальні клітини. 46. Смакова ямка. 47. Язиковий мигдалик. 48. Крипта мигдалика. 49. Малі слинні залози язика. 50. Піднебіння. 51. Тверде піднебіння. 52. Жирова зона твердого піднебіння. 53. Залозиста зона твердого піднебіння. 54. Крайова зона твердого піднебіння. 55. Зона шва. 56. М'яке піднебіння. 57. Язичок. 58. Ротова поверхня м'якого піднебіння. 59. Носова поверхня м'якого піднебіння.

Будова та розвиток зубів

Зуби (*dentes*) – тверді утвори ротової порожнини, що знаходяться у альвеолярному відростку верхньої та альвеолярній частині – нижньої щелеп, основна функція яких полягає у механічній обробці їжі. Значна роль зубів в акті артикуляції. Зуби – істотний косметичний чинник. Анатомічно у складі кожного зуба розрізняють **коронку, шийку та корінь**. Коронка виступає над поверхнею ясен, корінь втоплений у зубну альвеолу.

Зуб побудований з твердих та м'яких тканин. До твердих тканин належать емаль, дентин та цемент, до м'яких – пульпа і періодонт (рис. 4.39, 4.40). Дентин утворює тверду основу зуба, він розміщений у ділянці коронки, шийки та кореня. Емаль укриває коронку зуба, лежить на дентині. Цемент укриває дентин кореня зуба. Пульпа розташована всередині зуба – у пульпарній порожнині і каналі кореня зуба, який відкривається на верхівці кореня верхівковим отвором. За допомогою зубної зв'язки – періодонта зуби закріплюються у зубних альвеолах.

Залежно від будови розрізняють чотири основні різновиди зубів: **різці, ікла, малі кутні та великі кутні** зуби. Протягом життя людини змінюються дві генерації зубів. Перша генерація так званих **молочних зубів** налічує 20 зубів: по два медіальних різці, два латеральних різці, двоє ікол та чотири великих кутніх зуби, відповідно зверху і знизу. У дорослої людини є 32 постійних зуби: по два медіальних різці, два латеральних різці, двоє ікол, чотири малих кутніх (**премоляри**) та шість великих кутніх (**моляри**), відповідно зверху і знизу.

Емаль (*enamelum*) (рис. 4.39, 4.40, А, Б) – найтвердіша тканина людського організму, яка покриває коронку зуба. За хімічним складом емаль на 96–97% складається з неорганічних сполук, 3–4% утворюють органічні компоненти. Серед неорганічних сполук основну масу складають фосфорнокислі солі кальцію, які у вигляді **кристалів гідроксиапатиту** формули $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ утворюють тверду основу емалі. Значно менший в емалі вміст карбонату та фториду кальцію. Органічним компонентом емалі є білки глікопротеїни, з яких побудований тонкофібрилярний матрикс емалі. Діаметр глікопротеїнових фібрил становить близько 25 нм. Структурною і функціональною одиницею емалі є **емалева призма**. Вона являє собою пучок фібрил, між якими залягають кристали гідроксиапатиту кальцію. Діаметр емалевої призми 3–5 мкм, ближче до країв вона витоншується. Емалева призма має звивистий (S-подібний) хід та утворюється у результаті діяльності клітини-енамелобласта.

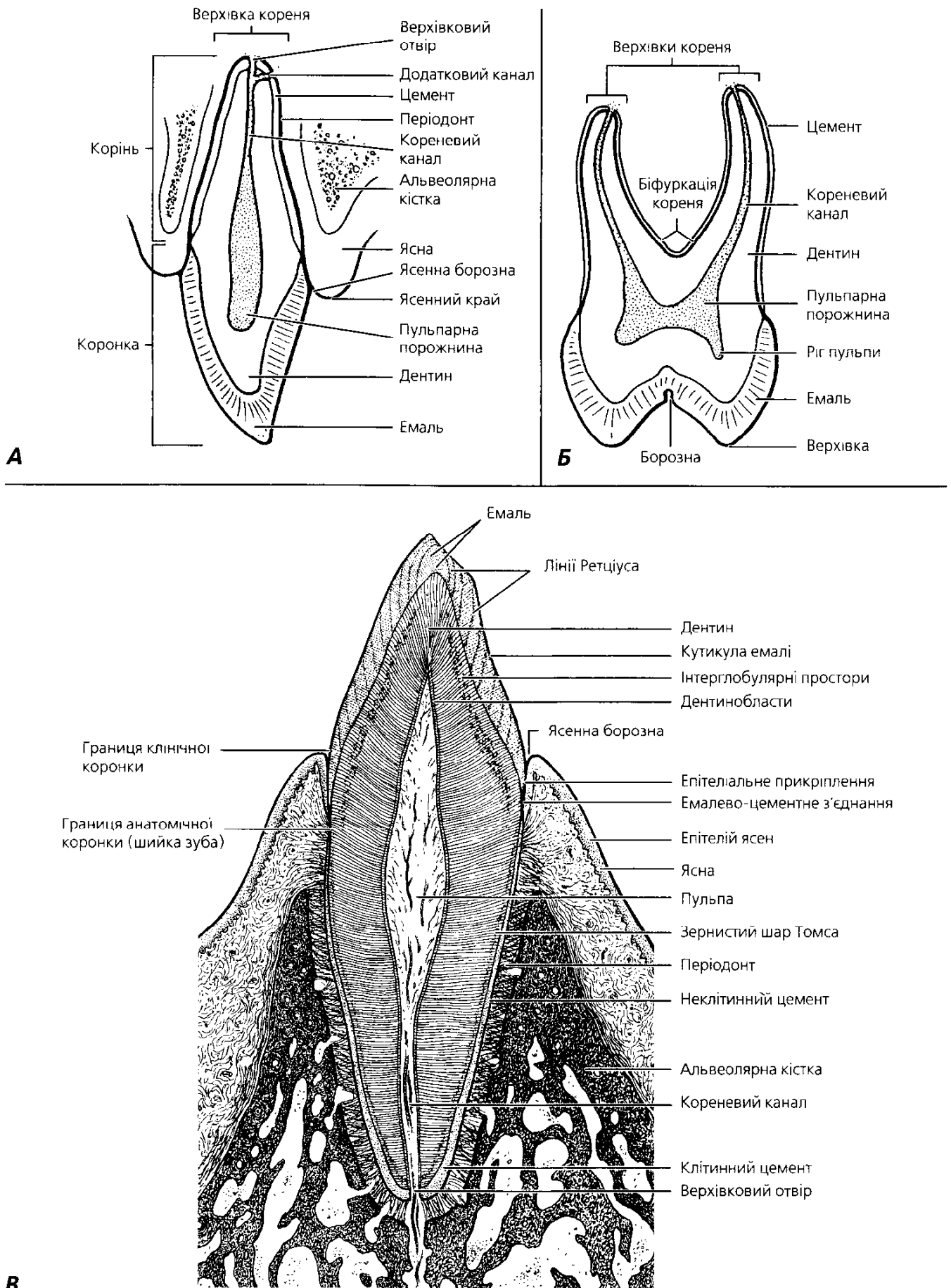


Рис. 4.39. Мікроморфологія зуба та навкол зубних тканин людини: **А** – схема середнього сагітального зрізу верхнього різця; **Б** – схема середнього зрізу верхнього багатокореневого зуба; **В** – напівсхематичне відтворення середнього сагітального зрізу нижнього різця, ясен та періодонта

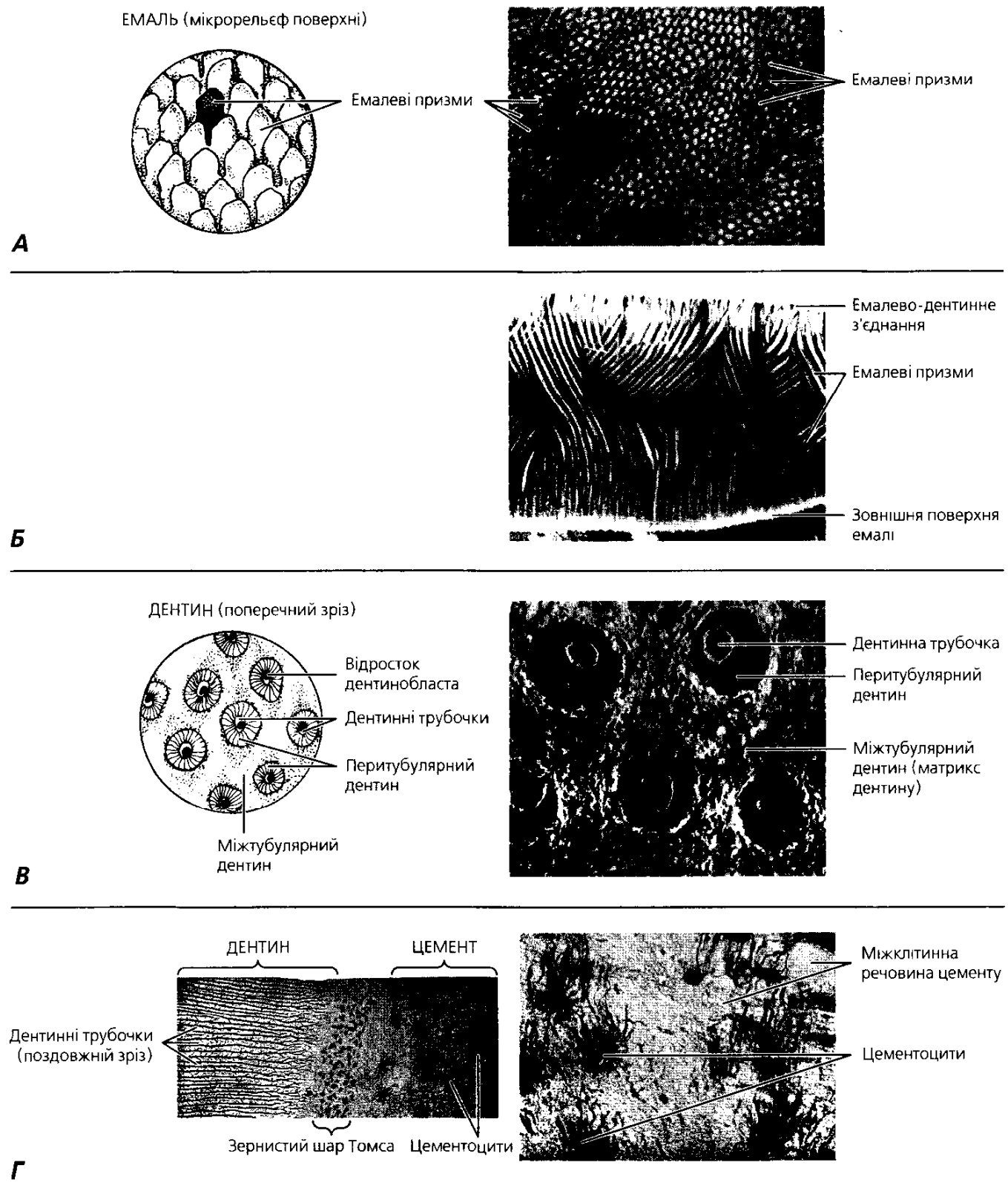


Рис. 4.40. Мікроморфологія твердих тканин зуба: зліва – напівсхематичне відтворення, справа – дані світлової мікроскопії. **А** – рельєф емалевих призм зачатка постійного моляра 3-річної дитини, декальцинація, $\times 200$; **Б** – сканована електронна мікроскопія декальцинованої емалі зуба з демонстрацією характерного взаємного перехрестя суміжних призм, $\times 1000$; **В** – зріз демінералізованого дентину перпендикулярно до напрямку дентинних трубочок, $\times 5000$; **Г** – клітинний цемент на межі з дентином, шліф кореня зуба людини, $\times 400$

Амелобласти (енамелобласти) (рис. 4.43, В) – клітини витягнутої циліндричної форми. Мають виражену полярну диференціацію: мітохондрії локалізуються у базальній частині під ядром, гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі і секреторні гранули – у над'ядерній частині клітини. В апікальній частині розміщені глікопротеїнові мікрофіламенти, з яких формується осьова нитка амелобласта. Виділення продуктів синтетичної діяльності амелобластів здійснюється через спеціальний виріст апікальної частини клітини, що має назву **відростка Томса**. Слід пам'ятати, що описані морфологічні характеристики амелобласти мають лише під час гістогенезу тканин зуба. До моменту повного формування зуба амелобласти редукуються: залишки останніх (відростки Томса) зберігаються лише у складі кутикули емалі.

В емалі сформованого зуба між окремими призмами розміщена менш звапнована клеювальна речовина. Завдяки S-подібній формі емалевих призм на поздовжньому зрізі (шліфі) емалі одні призми виявляються розрізаними поздовжньо, інші – поперечно. Цим створюється чергування світлих і темних ліній (виникають так звані **лінії Шрегера**). Крім цих ліній на поздовжніх шліфах емалі можна розрізнити також тонкі паралельні **лінії Ретціуса** (рис. 4.39, В), виникнення яких пов'язане з періодичністю росту і звапнування призм.

В емалі трапляються ділянки з низьким вмістом неорганічного компонента (незвапновані ділянки), які мають назву емалевих пластин та пучків. **Емалеві пластини** пронизують усю товщу емалі, поділяючи останню на низку сегментів. **Емалеві пучки** бувають лише на межі емалі з дентином. Пластинки і пучки найчастіше стають місцем проникнення у зуб інфекції. Емаль сполучається з дентином за допомогою взаємних пальцеподібних вростань – інтердигітацій. У ділянках проникнення в емаль відростків клітин дентинобластів утворюються колбоподібні потовщення відростків, що мають назву **емалевих веретен**.

Поверхня емалі вкрита **кутикулою**, або **Насмітовою оболонкою**, яка надзвичайно стійка до дії кислот. У сформованому зубі кутикула зберігається лише на бічних поверхнях коронки; на жувальній поверхні зуба кутикула емалі дуже швидко стирається. Над кутикулою розміщений тонкий шар глікопротеїнів – **пелікула емалі**, яка на відміну від кутикули є структурою набутою, а не вродженою.

Дентин (*dentinum*) – тверда тканина, що складає основу кореня, коронки та шийки зуба. За будовою нагадує кісткову тканину, однак, на відміну від останньої, не містить власних клітинних елементів та кровоносних судин. Дентин включає 72% неорганічних сполук і 28% органічних речовин. Серед неорганічних речовин найбільше фосфорнокислих солей кальцію та магнію, незначний вміст фтористого кальцію. Органічним складником дентину є колаген І типу. За будовою дентин являє собою скупчення пучків колагенових волокон, між якими залягає основна речовина. У радіальному напрямку його пронизують **дентинні трубочки (каналці)**. У них розміщені відростки клітин –

одонтобластів (дентинобластів), тіла яких лежать у пульпі зуба. Ближче до пульпи розміщений припульпарний дентин, поверхнево – плащовий. Для **плащового дентину** характерний радіальний напрямок колагенових волокон (**волокна Корфа**), менша насиченість дентинними трубочками. У **припульпарному дентині** колагенові волокна мають тангенціальний напрямок (**волокна Ебнера**), насиченість дентинними канальцями вища. У процесі гістогенезу тканин зуба плащовий дентин формується раніше, ніж припульпарний.

На межі дентину і пульпи зуба локалізований **предентин**, який складається з незвапнованих колагенових волокон та основної речовини, обмежених мікроскопічними кульками звапнованого дентину. Незвапновані ділянки є й у периферійних шарах дентину. Вони мають назву **інтерглобулярних просторів**, або **інтерглобулярного дентину**. Найбільші розміри ділянки інтерглобулярного дентину мають у коронці зуба. У дентині кореня на межі з цементом кульки звапнованого дентину є дрібними, інтерглобулярні простори формують так званий **зернистий шар Томса**.

Гістогенез і функціонування дентину нерозривно пов'язані з діяльністю клітин **одонтобластів (дентинобластів)** (рис. 4.43, Г). Це клітини грушоподібної форми розмірами 6х30 мкм, від звуженої апікальної частини яких відходить довгий розгалужений відросток. Тіла одонтобластів локалізуються у периферійній зоні пульпи зуба, на межі з дентином. Відростки одонтобластів по дентинних трубочках проникають глибоко в дентин. Частина відростків досягає емалі зуба, утворюючи в ній колбоподібні здуття, так звані **емалеві веретена**. Ядра одонтобластів розміщені у базальній частині клітин, цитоплазма базофільна, дрібнозерниста. Одонтобласти мають добре розвинені гранулярну ендоплазматичну сітку, мітохондріальний апарат, елементи комплексу Гольджі. Продуктом синтетичної діяльності одонтобластів є колаген, з якого утворюються колагенові волокна дентину. У сформованому зубі через відростки одонтобластів здійснюється постачання дентину поживними речовинами, глікополімерами, мінеральними солями. З рецепторною функцією одонтобластів пов'язують також чутливість дентину до механічних та термічних подразників. За умови ушкодження дентину сформованого зуба патологічним процесом синтетична діяльність одонтобластів активізується. У результаті цього з боку пульпи зуба в ділянці, протилежній дефекту, нашаровується **вторинний (замісний) дентин**. У складі вторинного дентину виявляються відмінності у кількості, напрямку та галуженні дентинних трубочок, а також процесів мінералізації. Вторинний дентин завжди відмежований від первинного темною лінією. Невеликі скупчення вторинного дентину в пульпі зуба мають назву **дентиклів**, або **каміння пульпи**.

Цемент (cementum) – тверда тканина, що покриває дентин кореня зуба. За будовою нагадує грубоволокнисту кісткову тканину. 70% цементу складають неорганічні компоненти (фосфорнокислі та вуглекислі солі кальцію), 30% – органічні сполуки. З останніх побудовані колагенові волокна цементу. Клітинні елементи цементу – **цементоцити** – за будовою і функцією нагадують остецити кісткової тканини. Цементоцити мають видовжену по-

лігональну форму, розташовані у лакунах основної речовини цементу. Відростки цементоцитів лежать у каналцях, що пронизують тверду речовину цементу та анастомозують з відростками дентинобластів, сусідніх цементоцитів. Цементоцити розвиваються з цементобластів, які у процесі гістогенезу тканин зуба активно синтезують міжклітинну речовину цементу.

Розрізняють два різновиди цементу – первинний (клітинний) та вторинний (безклітинний). **Безклітинний цемент** локалізований у верхній частині кореня, ближче до шийки зуба. У його складі немає клітинних елементів. **Клітинний цемент**, до складу якого крім колагенових волокон та основної склеювальної речовини входять цементоцити, зосереджений переважно на верхівці кореня, а в багатокоренових зубах – у ділянці розгалужень кореня.

Пульпа (pulpa) (рис. 4.39, 4.41) – м'яка тканина зуба, що забезпечує трофіку, іннервацію, захист та регенерацію тканин зуба. Побудована з пухкої сполучної тканини, що заповнює пульпарну камеру коронки і кореневі канали. Розрізняють три відмінних за будовою та функцією зони пульпи: центральну, проміжну і периферійну. **Периферійна (предентинна) зона** пульпи побудована з незрілих колагенових (преколагенових) волокон та розміщених кількома шарами тіл одонтобластів (дентинобластів). Частина розміщених між тілами одонтобластів преколагенових волокон продовжується безпосередньо в колагенові волокна дентину. У **проміжній зоні пульпи** зуба локалізовані незрілі клітини – **преодонтобласти** та преколагенові волокна. **Центральна зона пульпи** містить судинно-нервові пучки, колагенові та ретикулярні волокна, клітинні елементи пухкої сполучної тканини: фібробласти, макрофаги, малодиференційовані адвентиційні клітини тощо.

Періодонт (periodontium) – щільна сполучна тканина, що забезпечує закріплення зуба в зубній альвеолі верхньої або нижньої щелепи. Періодонт називають ще **зубною зв'язкою**. Утворений періодонт товстими пучками колагенових волокон, які, маючи звивистий (S-подібний) напрямок, тримають зуб у підвішеному стані. З одного боку колагенові волокна періодонта вплітаються у цемент кореня зуба, з протилежного – в окістя альвеолярного відростка. У ділянці шийки зуба періодонт утворює **циркулярну зубну зв'язку**. Частина колагенових волокон цементу, що має радіальний напрямок, проходить через періодонт. Вони вплітаються безпосередньо в окістя альвеоли і мають назву **проривних, або Шарпєєвських, волокон**. Періодонтальна зв'язка містить значну кількість нервових закінчень, чутливих до зміни тиску, завдяки чому тверді сторонні частинки легко виявляються у складі м'якої їжі.

Герметизм періодонта забезпечується щільним сполученням багатошарового плоского епітелію ясен (рис. 4.41, Б) з кутикулою емалі шийки зуба. Порушення цілості зубо-ясенного з'єднання може спричинитися до інфікування періодонта і розвитку запального процесу в ньому (періодонтит) або в тканинах, що оточують зуб (пародонтоз).

Морфогенез зуба (рис. 4.42, 4.43). У процесі розвитку тканин і морфогенезу зуба розрізняють три послідовних етапи:

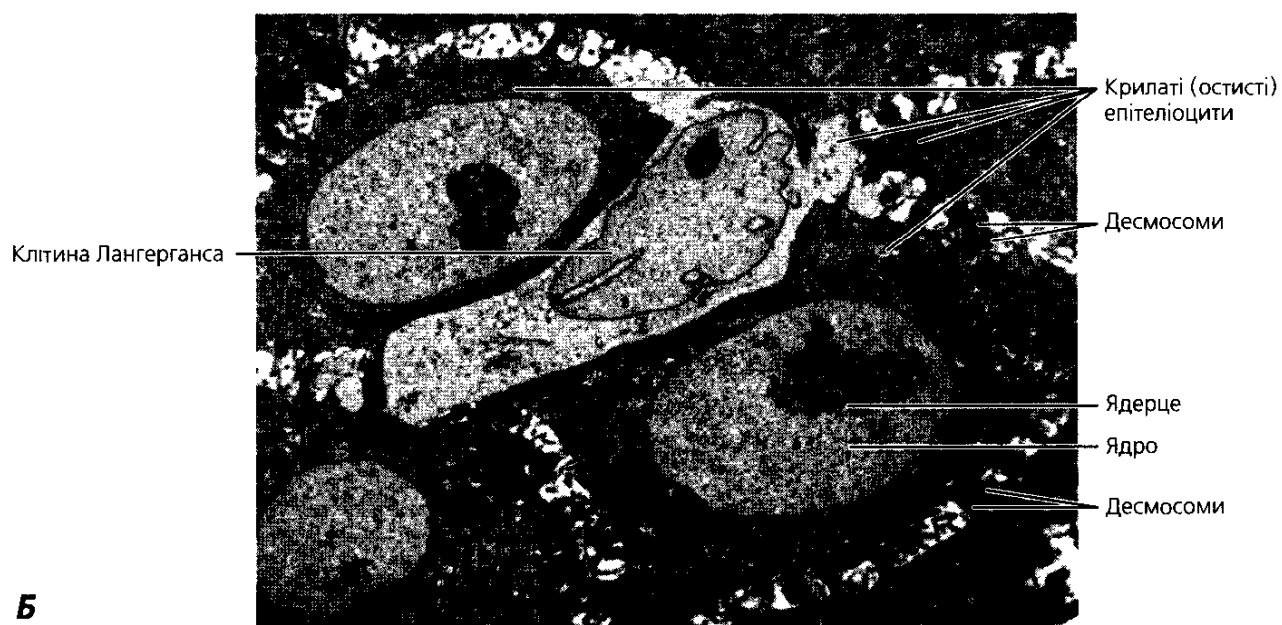
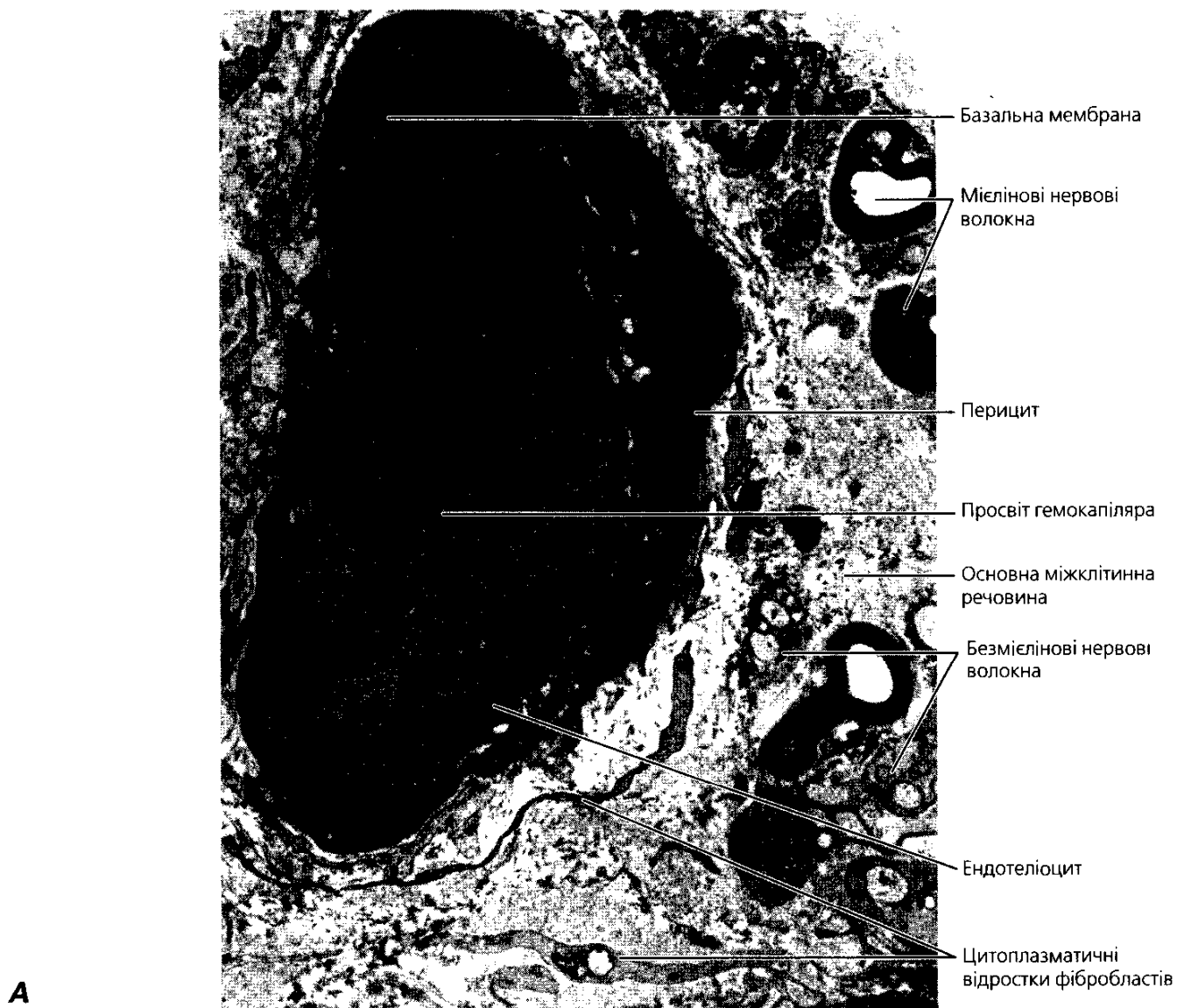


Рис. 4.41. А – трансмісійна електронна мікроскопія центральної зони пульпи зуба, $\times 2500$; **Б** – епітелій остистого шару ясен 8-річної дитини, $\times 4500$

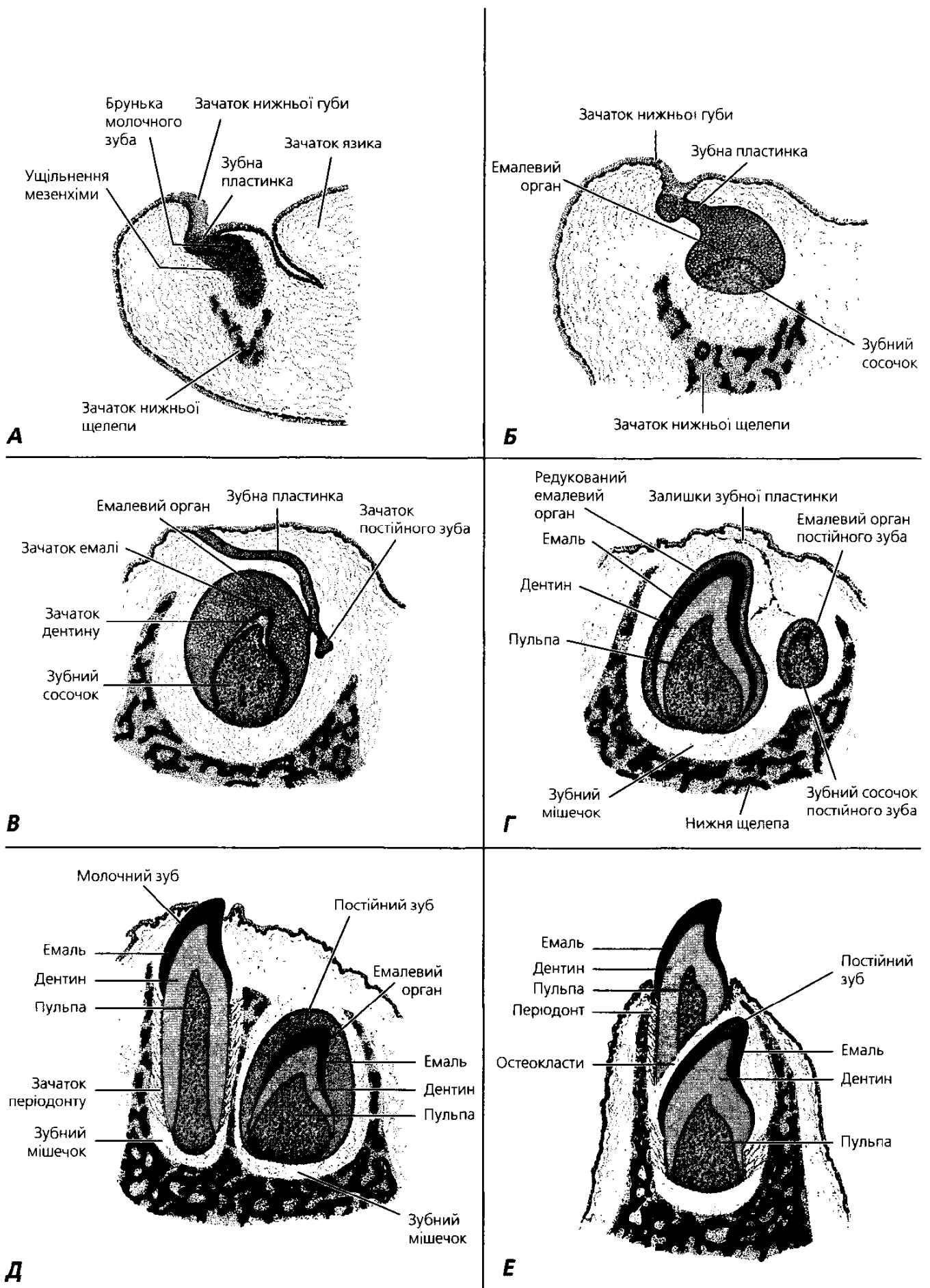


Рис. 4.42. Схема послідовних етапів одонтогенезу: розвиток нижнього молочного різця (А–Д), а також його заміна постійним зубом (Е)

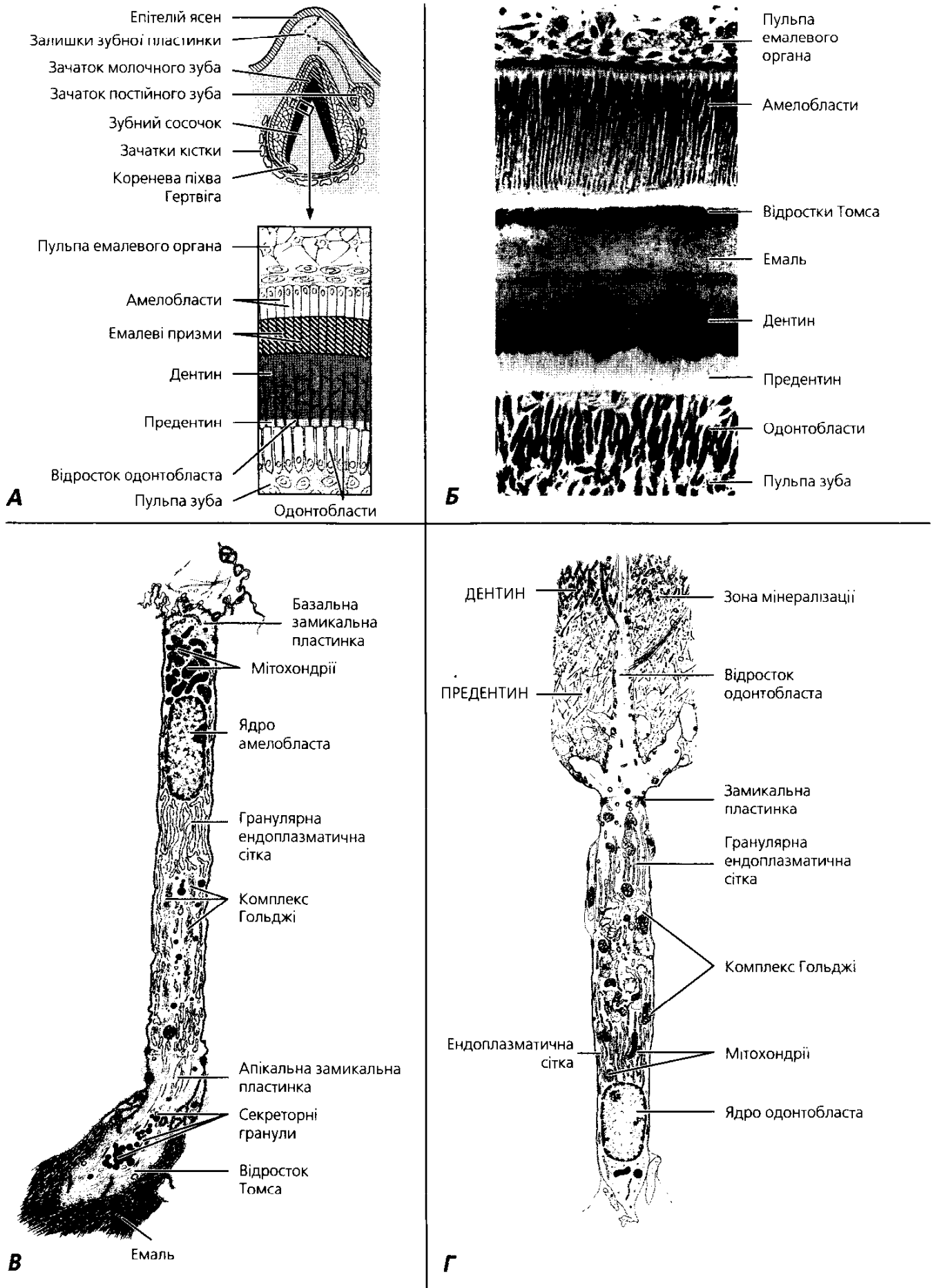


Рис. 4.43. Гістогенез тканин зуба: **А** – схема розвитку дентину та емалі; **Б** – світлова мікроскопія ділянки дентино-емалевого з'єднання, $\times 350$; **В** – ультраструктура амелобласта; **Г** – ультраструктура одонтобласта

- 1) утворення зубної пластинки і зубних бруньок;
- 2) утворення зубних епітеліальних органів;
- 3) гістогенез тканин зуба.

Зубні зачатки з'являються на 6–8-му тижні ембріогенезу у вигляді потовщення багат шарового плоского епітелію ротової ямки зародка. При цьому формується так звана **зубна пластинка**. Епітелій зубної пластинки поступово в ростає в мезенхіму, що розташована глибше, й утворює **зубний валик**. У складі останнього починають виникати окремі кулясті скупчення епітеліальних клітин – так звані **зубні бруньки**. Назустріч епітелію кожної зубної бруньки росте мезенхіма. У результаті на початку третього місяця ембріогенезу зубна брунька починає нагадувати перевернутий двостінний келих, який має назву **зубного епітеліального (емалевого) органа**.

У зубному епітеліальному органі розрізняють внутрішні, зовнішні та проміжні клітини. Останні формують пульпу емалевого органа. Мезенхіма, що в ростає у зубний епітеліальний орган, має назву **зубного сосочка**. Його поверхневі клітини безпосередньо прилягають до внутрішніх клітин емалевого органа. Ущільнена мезенхіма, що оточує емалевий орган, має назву **зубного мішечка**. В останньому розрізняють внутрішні клітини, прилеглі до зубного сосочка, та зовнішні клітини, розташовані ближче до кісткових зачатків альвеолярних відростків. Усі названі структури є джерелом розвитку самостійних клітинних популяцій і, відповідно, різних тканин зуба на наступному, третьому, етапі одонтогенезу.

Третій етап розвитку зуба починається на четвертому місяці ембріогенезу і полягає в утворенні тканин зуба. Першим утворюється дентин: поверхневі клітини мезенхіми зубного сосочка перетворюються в одонтобласти. Останні синтезують колаген та основну речовину, з колагену формуються колагенові волокна, після звапнування яких утворюється дентин. Внутрішні клітини зубного епітеліального органа трансформуються в амелобласти. Останні здійснюють синтез глікопротеїнів, молекули яких після виходу за межі клітин полімеризують з утворенням тонких філаментів. Пучки філаментів у разі звапнування перетворюються на емалеві призми. Новоутворені дентин та емаль поступово відтісняють одонтобласти від амелобластів, унаслідок чого одонтобласти розташовуються ближче до зубного сосочка, а амелобласти – до поверхні коронки майбутнього зуба. Пульпа і зовнішній шар клітин зубного емалевого органа редукуються і після завершення амелогенезу разом з апікальними частинами амелобластів формують кутикулу емалі.

У процесі відкладання емалі і дентину визначається форма коронки зуба. Емаль відкладається до лінії межі коронки і майбутнього кореня зуба. Розміщені на цій межі незрілі амелобласти проліферують і поступово занурюються у мезенхіму, формуючи трубчастий утвір, що має назву **епітеліальної кореневої піхви Гертвіга**. У процесі росту кореневої піхви мезенхімні клітини, що контактують з її внутрішньою поверхнею, трансформуються в одонтобласти і починають продукувати дентин кореня. Дентин поступово охоплює середин-

ну частину зубного сосочка, з якої розвивається пульпа зуба. Внутрішні клітини зубного мішечка дають початок цементові зуба, зовнішні клітини зубного мішечка служать джерелом розвитку періодонта. Слід пам'ятати, що цемент утворюється в постембріональному періоді онтогенезу безпосередньо перед прорізуванням зуба. Отже, емаль — єдина тканина зуба, що має ектодермальне (епітеліальне) походження. Дентин, пульпа, цемент і періодонт розвиваються з мезенхіми зубного сосочка і зубного мішечка. Частина дисоційованих клітинних елементів епітеліальної кореневої піхви можуть залишатися розкиданими у складі періодонта. Це так звані **епітеліальні залишки Маласе**, які можуть бути джерелом розвитку зубних кіст.

Процес прорізування зубів пов'язаний з посиленням синтетичної активності клітинних елементів пульпи зуба, а також проліферації одонтобластів у ділянці кореневої піхви. У результаті нагромадження основної міжклітинної речовини зростає тиск на вже сформовані тверді тканини коронки зуба, що завершується прорізуванням коронки над поверхнею епітеліального пласта альвеолярного відростка. Молочні (тимчасові) зуби прорізуються у проміжку з шостого місяця до шести років життя дитини. Функціонують молочні зуби до 12 років.

Закладка постійних зубів здійснюється у кінці четвертого — на початку п'ятого місяця ембріогенезу з епітелію зубної пластинки позаду від закладки молочних зубів. Зачатки великих кутніх зубів з'являються лише на першому—четвертому році життя. Спочатку молочні та постійні зуби перебувають у спільних альвеолах, з часом між ними формується кісткова перетинка. У 6–7 років, коли настає час заміни молочних зубів на постійні, остеокласти руйнують кісткову перетинку і корінь молочного зуба. Під дією тиску, який виникає у пульпі постійних зубів у результаті активації синтетичної діяльності фібробластів, коронка зуба виштовхується над поверхнею альвеолярного відростка. Заміна молочних зубів на постійні здійснюється у проміжку з шести до дванадцяти років. Першим прорізується великий кутній зуб (перший моляр); на 12-му році життя прорізується другий моляр; третій моляр ("зуб мудрості") прорізується у 20–25 років або може не прорізуватися взагалі.

З віком властивості тканин зуба змінюються. На жувальній поверхні зуба частково стираються емаль і дентин. У складі емалі, дентину та цементу дещо зменшується вміст органічних компонентів і зростає вміст неорганічних. Спостерігається зростання кількості цементу на корені зуба, атрофія пульпи внаслідок погіршення трофіки. Унаслідок пригнічення синтетичної активності одонтобластів процес новоутворення дентину припиняється.

Реакція на ушкодження з боку різних тканин зуба неоднакова. Емаль після ушкодження не відновлюється. Дентин і пульпа на ушкодження або подразнення каріозним процесом реагують шляхом проліферації преодонтобластів і перетворення їх в одонтобласти, посиленням синтетичної діяльності останніх. У результаті описаних процесів з боку пульпи зуба в ділянці ушкодження на шаровується вторинний дентин. Цемент зуба регенерує погано.

Терміни для запам'ятовування

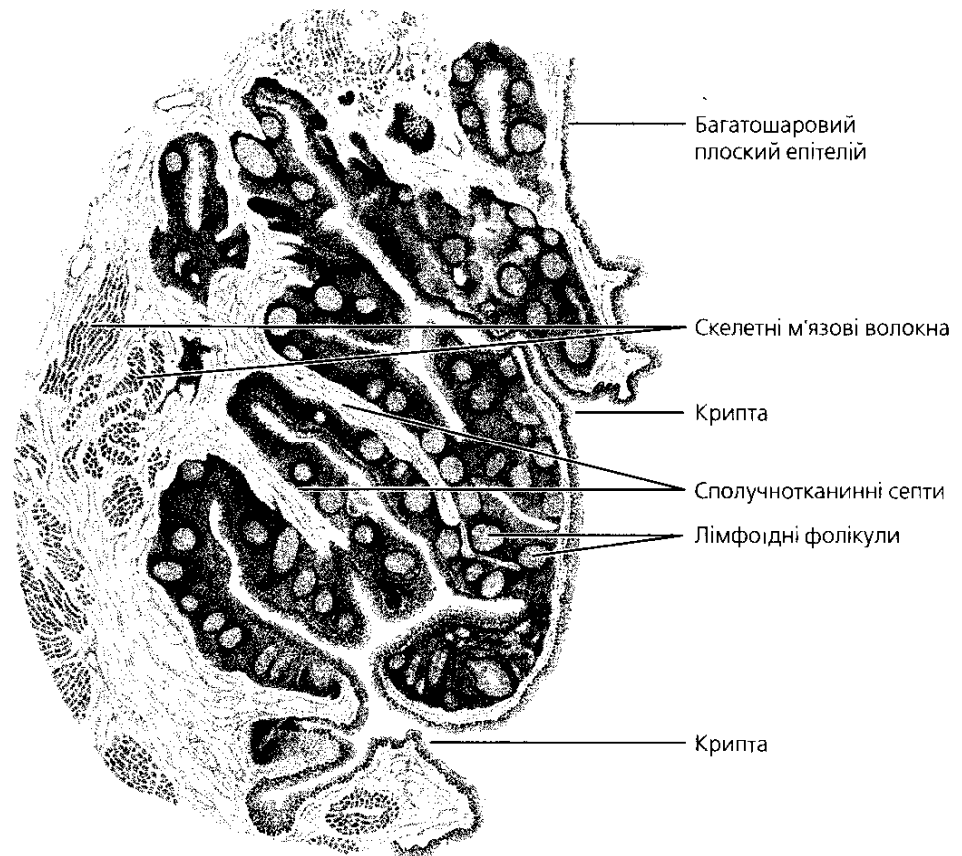
1. Зуб. 2. Молочний зуб. 3. Постійний зуб. 4. Емаль. 5. Емалева призма. 6. Амелобласт. 7. Відросток Томса. 8. Емалева пластина. 9. Емалевий пучок. 10. Емалеве веретено. 11. Кутикула емалі. 12. Пелікула емалі. 13. Дентин. 14. Дентинні трубочки (каналці). 15. Одонтобласт. 16. Плащовий дентин. 17. Припульпарний дентин. 18. Предентин. 19. Дентиклі. 20. Інтерглобулярний простір. 21. Зернистий шар дентину. 22. Цемент. 23. Цементоцит. 24. Первинний (клітинний) цемент. 25. Вторинний (безклітинний) цемент. 26. Пульпа. 27. Центральна зона пульпи. 28. Проміжна зона пульпи. 29. Периферійна зона пульпи. 30. Періодонт. 31. Проривне волокно періодонта (Шарнея). 32. Зубна брунька. 33. Зубний епітеліальний (емалевий) орган. 34. Зубний сосочок. 35. Зубний мішечок. 36. Епітеліальна коренева піхва (Гертвіга).

Глотка. Стравохід. Шлунок

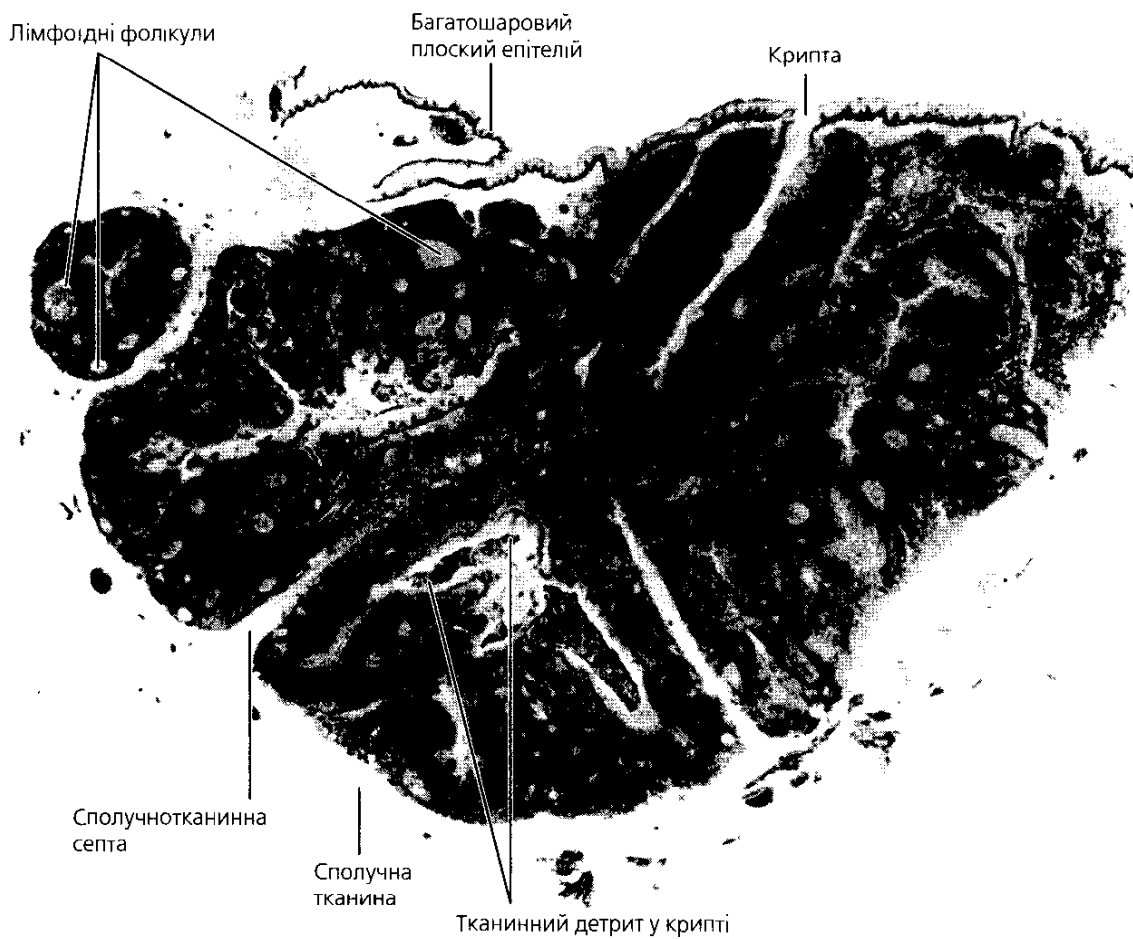
Глотка (горло, *pharynx*) — конусоподібний канал довжиною 12–14 см, що сполучає ротову порожнину зі стравоходом. У глотці перетинаються травний і повітроносний шляхи. Стінка глотки побудована з трьох оболонок — слизової з підслизовою основою, м'язової та адвентиційної. Розрізняють три частини глотки — носову, ротову та гортанну.

Слизова оболонка носової частини глотки вкрита одношаровим багаторядним війчастим епітелієм (респіраторного типу). Слизова оболонка ротової та гортанної частини глотки, подібно до ротової порожнини, вистелена багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Пухка сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки зливається з підслизовою основою, де розміщені кінцеві секреторні відділи слизових залоз глотки. М'язова оболонка утворена посмугованою м'язовою тканиною і формує два шари — зовнішній циркулярний і внутрішній поздовжній. Адвентиційна оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. На межі ротової порожнини і глотки є значні скупчення лімфоїдних елементів, які формують так зване лімфо-епітеліальне глоткове кільце Пирогова–Вальдейєра. Воно включає низку окремих лімфоїдних утворів, що мають назву мигдаликів: двох піднебінних, двох трубних, одного глоткового, одного язикового і одного гортанного (останній не постійний). Поділ мигдаликів обумовлений їхньою локалізацією, однак за розвитком і будовою ці утвори дуже близькі, функціонують вони як одне ціле. Функція лімфо-епітеліального глоткового кільця спрямована на знезараження мікробів та вірусів, інших шкідливих частинок, які можуть потрапляти в організм разом з повітрям та їжею.

Піднебінні мигдалики (рис. 4.44) розміщені між піднебінно-язиковими та піднебінно-глотковими дужками. В основі будови мигдалика лежать складки слизової оболонки. У глибині складок вростання епітелію у власну пластинку слизової оболонки утворюють 10–20 щілин-крипт. У разі розгалуження крипт утворюються вторинні крипти. Навколо крипт розташовані кулясті скуп-



A



Б

Рис. 4.44. Піднебінний мигдалик: **A** – напівсхематичне відтворення; **Б** – світлова мікроскопія, $\times 6$

чення лімфоцитів — лімфатичні вузлики зі світлими (реактивними) центрами. Вузлики утворені переважно В-лімфоцитами та плазмоцитами, Т-лімфоцити локалізовані у міжвузликкових просторах мигдаликів. Багатошаровий плоский незроговілий епітелій крипт мигдаликів густо інфільтрований численними лімфоцитами та нейтрофільними гранулоцитами, внаслідок чого він отримав назву сітчастого епітелію. У просвіті крипт можна побачити злуцнені епітеліоцити, лімфоцити, що мігрували сюди з вузликів, а також сторонні частинки. Запалення піднебінних мигдаликів має назву тонзиліту.

Глотковий мигдалик розташований у ділянці дорсальної стінки глотки, між отворами слухових труб. Патологічне розростання тканин глоткового мигдалика внаслідок запального процесу в ньому має назву аденоїдів. Язиковий мигдалик розташований у слизовій оболонці кореня язика. На дні його крипт відкриваються вивідні протоки слинних залоз язика, секрет яких забезпечує промивання крипт. Трубні мигдалики розміщені навколо отворів слухових труб і забезпечують захист середнього вуха від проникнення хвороботвірних мікроорганізмів. Підслизова основа формує навколо мигдаликів сполучнотканинну капсулу, від якої вглиб паренхіми врастають сполучнотканинні перегородки. Зовні від підслизової основи розташовані посмуговані м'язові волокна.

Розвиток. Піднебінні мигдалики починають формуватися на третьому місяці ембріогенезу з другої пари горлових (зябрових) кишень. Формування глоткового мигдалика здійснюється на четвертому, язикового — на п'ятому місяцях ембріогенезу. Максимального розвитку мигдалики досягають у дитячому віці. У період статевого дозрівання спостерігається процес вікової інволюції (зворотного розвитку) мигдаликів.

Стравохід (*esophagus*) — відділ травної трубки довжиною близько 30 см, який зв'язує глотку з порожниною шлунка. Розміщений стравохід між шостим шийним і одинадцятим грудним хребцями. Стінка стравоходу утворена трьома оболонками: слизовою з підслизовою основою, м'язовою та зовнішньою (адвентиційною або серозною) (рис. 4.45). У слизовій оболонці стравоходу роз-різняють чотири шари (епітелій, власну пластинку, м'язову пластинку, підслизову основу). Епітелій стравоходу багатошаровий плоский незроговілий, у людей старшого віку можливе зроговіння. При переході в шлунок багатошаровий плоский епітелій стравоходу заміщується одношаровим призматичним. Власна пластинка слизової оболонки стравоходу утворена пухкою сполучною тканиною, вростання якої в епітелій формують сосочки. У складі власної пластинки слизової оболонки на рівні перснеподібного хряща гортані й 5 тільця трахеї та в ділянці переходу стравоходу в шлунок залягають кінцеві відділи **кардіальних залоз** стравоходу. Це прості трубчасті або трубчасто-альвеолярні розгалужені залози, які виробляють переважно слизовий секрет. Крім мукоцитів до складу кардіальних залоз входить значна кількість ендокриноцитів, а також поодинокі паріетальні клітини, що продукують H^+ -іони. Протоки кардіальних залоз утворені одношаровим циліндричним епітелієм,

який безпосередньо переходить у багат шаровий епітелій слизової оболонки стравоходу. В ділянці локалізації кардіальних залоз у зв'язку з їх поверхневим розміщенням часто виникають дивертикули, виразки та пухлини стравоходу. М'язова пластинка слизової оболонки утворена одним шаром поздовжньо орієнтованих пучків гладком'язових клітин, між якими залягають сплетення еластичних волокон.

Підслизова основа стравоходу утворена пухкою сполучною тканиною, у якій розміщені кінцеві секреторні відділи **власних залоз** стравоходу. За будовою це складні розгалужені альвеолярно-трубчасті залози зі слизовим типом секрету. Власні залози зосереджені переважно на вентральній поверхні верхньої третини стравоходу. Побудовані власні залози стравоходу з мукоцитів. Слиз, який є продуктом їхньої секреторної діяльності, зволожує внутрішню поверхню стравоходу і сприяє проходженню їжі. Переміщення їжі у стравоході полегшується також завдяки великій кількості глибоких поздовжніх складок, здатних розправлятися під час проходження їжі.

М'язова оболонка верхньої третини стравоходу утворена посмуговою м'язовою тканиною. У середній третині органа до посмугованих м'язових волокон приєднуються гладком'язові клітини. М'язова оболонка нижньої третини стравоходу утворена гладкою м'язовою тканиною. Розрізняють внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній шари м'язової оболонки стравоходу, хоча окремі м'язові пучки можуть мати косо-поздовжній напрямок. Потовщення внутрішнього шару м'язової оболонки стравоходу на рівні перснєподібного хряща гортані утворює **верхній сфінктер** стравоходу, а при переході останнього в шлунок — **нижній сфінктер**.

Зовнішня оболонка стравоходу над діафрагмою утворена пухкою сполучною тканиною (адвентиційна оболонка). Під діафрагмою адвентиційна оболонка переходить у серозну: пухка сполучна тканина тут вкрита одним шаром клітин мезотелію. Іннервацію стравоходу забезпечують підслизове та міжм'язове нервові сплетення.

Розвиток. Епітелій слизової оболонки стравоходу утворюється з прехордальної пластинки, всі інші елементи — з прилеглої мезенхіми. Протягом пренатального онтогенезу епітелій слизової оболонки багаторазово змінюється. На перших тижнях розвитку епітелій стравоходу одношаровий призматичний. На четвертому тижні епітелій стає двошаровим, після чого в результаті інтенсивної проліферації його клітин розвивається фізіологічна атрезія (зарощення) просвіту стравоходу. До кінця другого місяця у результаті загибелі значної частини епітеліоцитів просвіт стравоходу стає прохідним. На третьому місяці ембріогенезу стравохід вистеляє одношаровий багаторядний миготливий епітелій, який на шостому місяці заміщується багат шаровим плоским незроговілим. Разом з тим навіть у новонароджених дітей у складі епітеліальної пластинки стравоходу можуть траплятися острівці миготливих клітин респіраторного епітелію. Причини трансформації одного виду епітелію в інший у пренатальному морфогенезі стравоходу до цього часу остаточно не з'ясовані. На

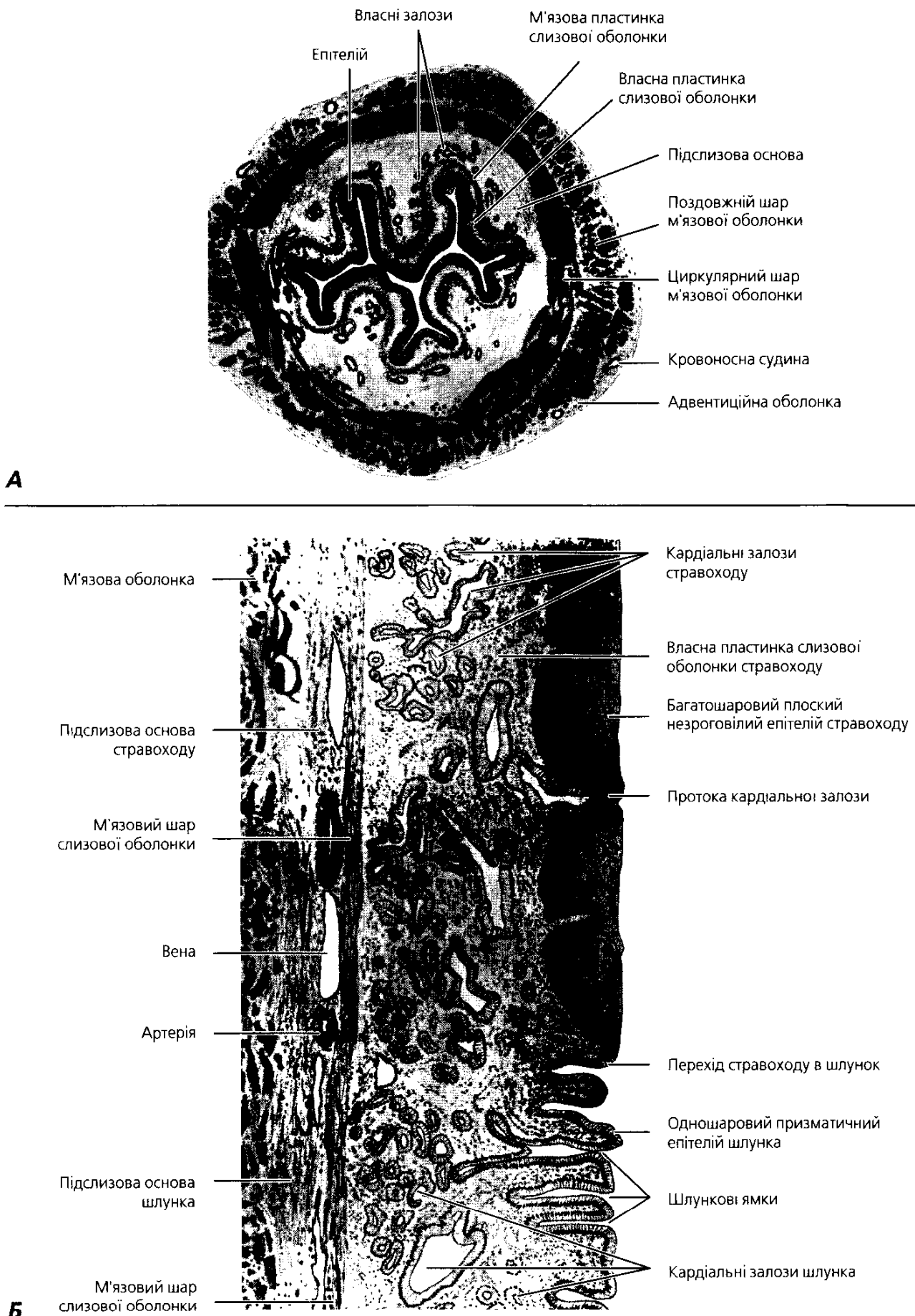


Рис. 4.45. Стравохід, напівсхематичне відтворення: **А** – поперечний зріз середньої третини стравоходу, $\times 6$; **Б** – поздовжній зріз ділянки переходу стравоходу в шлунок, $\times 70$

другому місяці ембріогенезу в стравоході починають формуватися залози й утворюється м'язова оболонка.

Шлунок (*gaster, ventriculus*) – мішкоподібне розширення травної трубки об'ємом 1,7–2,5 л, куди через стравохід потрапляє подрібнена і зволожена у ротовій порожнині їжа. Шлунок розміщений у лівій верхній частині черевної порожнини. Анатомічно у його складі розрізняють 4 частини: кардіальну (прилеглу до стравоходу), дно, тіло та пілоричну (частину, прилеглу до дванадцятипалої кишки, рис. 4.46). З урахуванням мікроскопічної будови стінки розрізняють лише три частини шлунка, оскільки його дно і тіло мають однакову мікроструктуру. Найважливіша функція шлунка полягає у створенні умов для хімічного розщеплення поживних речовин. Ферменти шлункового соку – **пепсин, хімозин, ліпаза** – розщеплюють білки та ліпіди. Вони проявляють свою активність у кислому середовищі, яке саме по собі спричиняє загибель значної частини мікроорганізмів, що можуть потрапити у травний канал з частинками їжі. Через стінку шлунка здійснюється усмоктування низки хімічних речовин – води, солей, моносахаридів, спиртових розчинів. Шлунок виконує видільну (екскреторну) функцію: через його слизову оболонку в просвіт травного каналу виділяється аміак, сечовина, алкоголь тощо. Ендокринна функція шлунка полягає у виробленні біологічно активних речовин – гастрину, гістаміну, серотоніну, мотиліну, ентероглюкагону тощо, які забезпечують регуляцію секреції шлункових залоз, моторики шлунка та кишки. Слизова оболонка шлунка продукує внутрішній антианемічний фактор, необхідний для засвоєння вітаміну B_{12} , що потрапляє у травний канал з поживними речовинами. Механічна функція шлунка полягає у перемішуванні їжі зі шлунковим соком, а також проштовхуванні переробленої їжі у дванадцятипалу кишку.

Стінку шлунка утворюють три оболонки – слизова з підслизовою основою, м'язова та серозна. Особливістю рельєфу слизової оболонки шлунка є наявність складок, полів і ямок. **Складки**, утворені слизовою оболонкою із підслизовою основою, розташовані поздовжньо у кількості 5–6, розправляються за умови наповнення шлунка. **Поля** видно з поверхні, вони мають полігональну форму, відповідають групам залоз, обмежених прошарками сполучної тканини із судинами. **Ямки** – це заглибини, утворені вростанням епітелію у власну пластинку. Глибина ямок у кардіальній частині, дні та тілі дорівнює $1/4$ товщини слизової оболонки, в пілоричній частині вона складає $1/2$ товщини слизової.

Слизова оболонка шлунка побудована з чотирьох шарів – епітелію, власної і м'язової пластинок та підслизової основи. Порожнина шлунка вистелена одношаровим призматичним залозистим епітелієм. Плазмолема апікальної поверхні епітеліоцитів утворює мікрворсинки. В апікальній частині клітини нагромаджують гранули слизового секрету, який після виділення укриває поверхню слизової оболонки і захищає її від перетравлювальної дії шлункового соку. Поверхневі епітеліоцити також продукують бікарбонат (іони HCO_3^-), який має нейтралізуючу дію стосовно соляної кислоти шлункового соку. Таким чином, поверхневий епітелій шлунка виконує захисну функцію шляхом форму-

вання слизово-бікарбонатного бар'єру. Біля дна шлункових ямок, а також у ділянці шийки залоз шлунка розміщені малодиференційовані, активно проліферуючі клітини. У міру диференціації і старіння спостерігається їхнє пересування у напрямку до поверхні слизової оболонки з наступним заміщенням старих відпрацьованих епітеліоцитів, що злущуються у просвіт шлунка.

Власна пластинка слизової оболонки шлунка побудована з пухкої сполучної тканини, у якій залягають залози шлунка. Розрізняють три види залоз: власні, кардіальні та пілоричні. **Власні залози шлунка** (рис. 4.47–4.50) – прості трубчасті нерозгалужені або слабко розгалужені – розміщені у ділянці дна та тіла шлунка. Кінцевий секреторний відділ утворений дном і тілом власної залози, вивідна протока – перешийком і шийкою. У шлункову ямку виводиться секрет кількох власних залоз шлунка. Кожна залоза побудована з п'яти різновидів клітин: головних екзокриноцитів, парієтальних екзокриноцитів, шийкових та додаткових мукоцитів, а також ендокриноцитів.

Головні екзокриноцити розміщені переважно в ділянці дна та тіла залози. В апікальній частині клітин нагромаджуються гранули білкового секрету. Плазмолема апікальної поверхні головних екзокриноцитів формує мікрворсинки. У базальній частині клітини містяться кругле ядро, добре виражені елементи комплексу Гольджі. Базальна частина головних клітин з розвинутою гранулярною ендоплазматичною сіткою характеризується базофілією. Секреторні продукти головних клітин – **пепсиноген** та **хімозин** – локалізуються в апікальній частині клітин у вигляді **зимогенних гранул** (так звані гранули Ленглі). Останні мають властивості оксифілії, добре заломлюють світло. Профермент пепсиноген у порожнині шлунка перетворюється в активну форму ферменту – пепсин, який має здатність розщеплювати білки. Хімозин розщеплює білки молока, він виробляється переважно у дитячому віці.

Парієтальні екзокриноцити шлункових залоз виділяють іони H^+ та Cl^- , з яких у просвіті шлунка утворюється соляна кислота. Парієтальні клітини розміщені поодиноці в ділянці дна та тіла власних залоз, між базолатеральними частинами головних екзокриноцитів. Це великі клітини неправильної округлої форми з одним або двома ядрами й оксифільною цитоплазмою. Остання містить значну кількість мітохондрій і пронизана розгалуженою системою внутрішньоклітинних каналців, по яких секреторні продукти надходять у міжклітинні каналці, а звідти – у просвіт залози. Парієтальні клітини є також продуцентами внутрішнього антианемічного фактора, який сполучається в шлунку з вітаміном B_{12} , після чого останній усмоктується у тонкій кишці.

Шийкові мукоцити формують вивідні протоки власних залоз. Це клітини кубічної або призматичної форми, у базальній частині яких локалізовані ядра, а в апікальній нагромаджуються секреторні гранули слизу. Серед шийкових мукоцитів спостерігаються малодиференційовані клітини, які є джерелом фізіологічної регенерації glanduloцитів шлунка, клітин шлункових ямок та епітеліального вистелення поверхні слизової оболонки шлунка. Додаткові мукоцити, розкидані поодиноці у залозах, за будовою і функцією нагадують шийкові мукоцити.

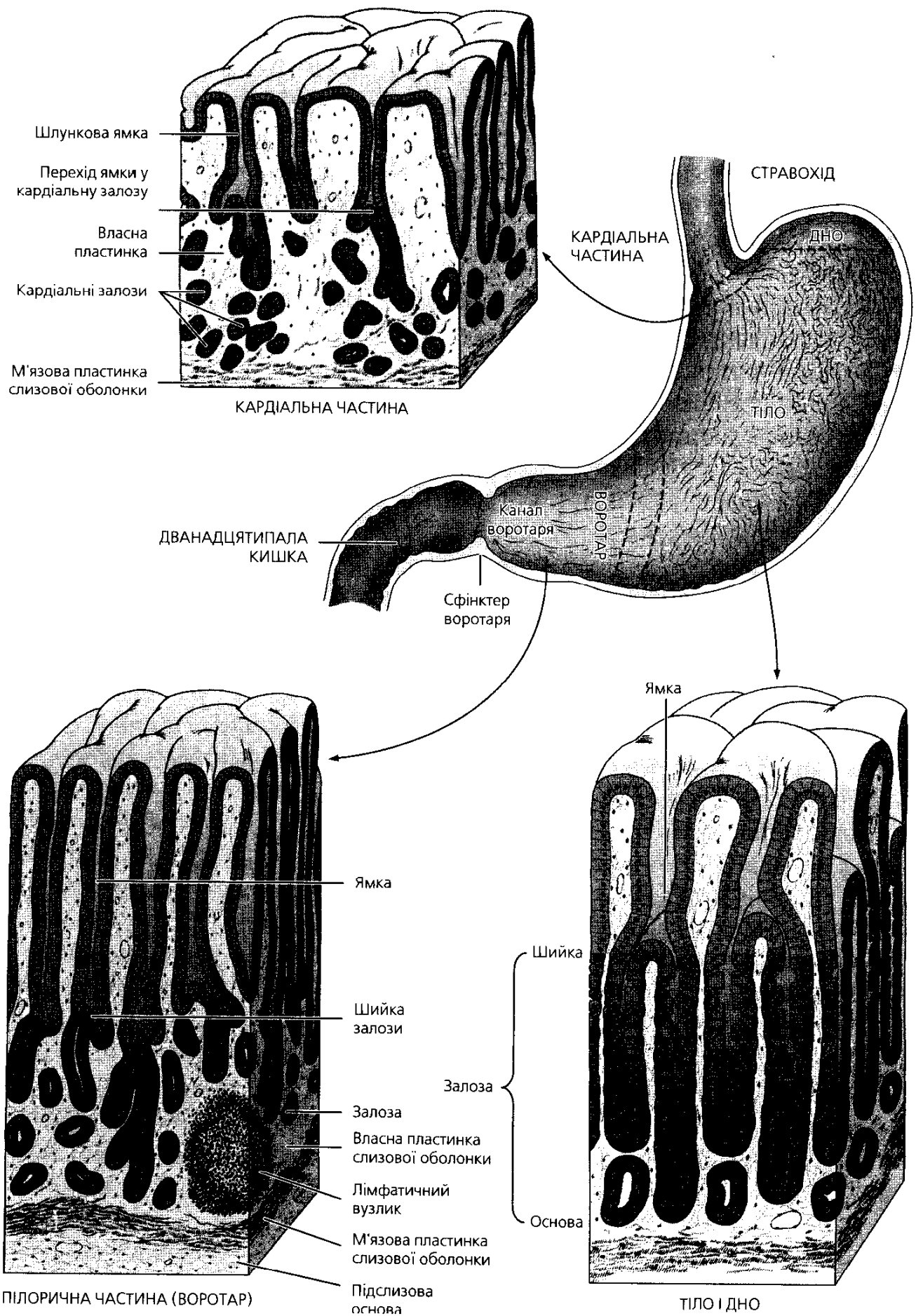


Рис. 4.46. Особливості мікроструктури різних ділянок шлунка

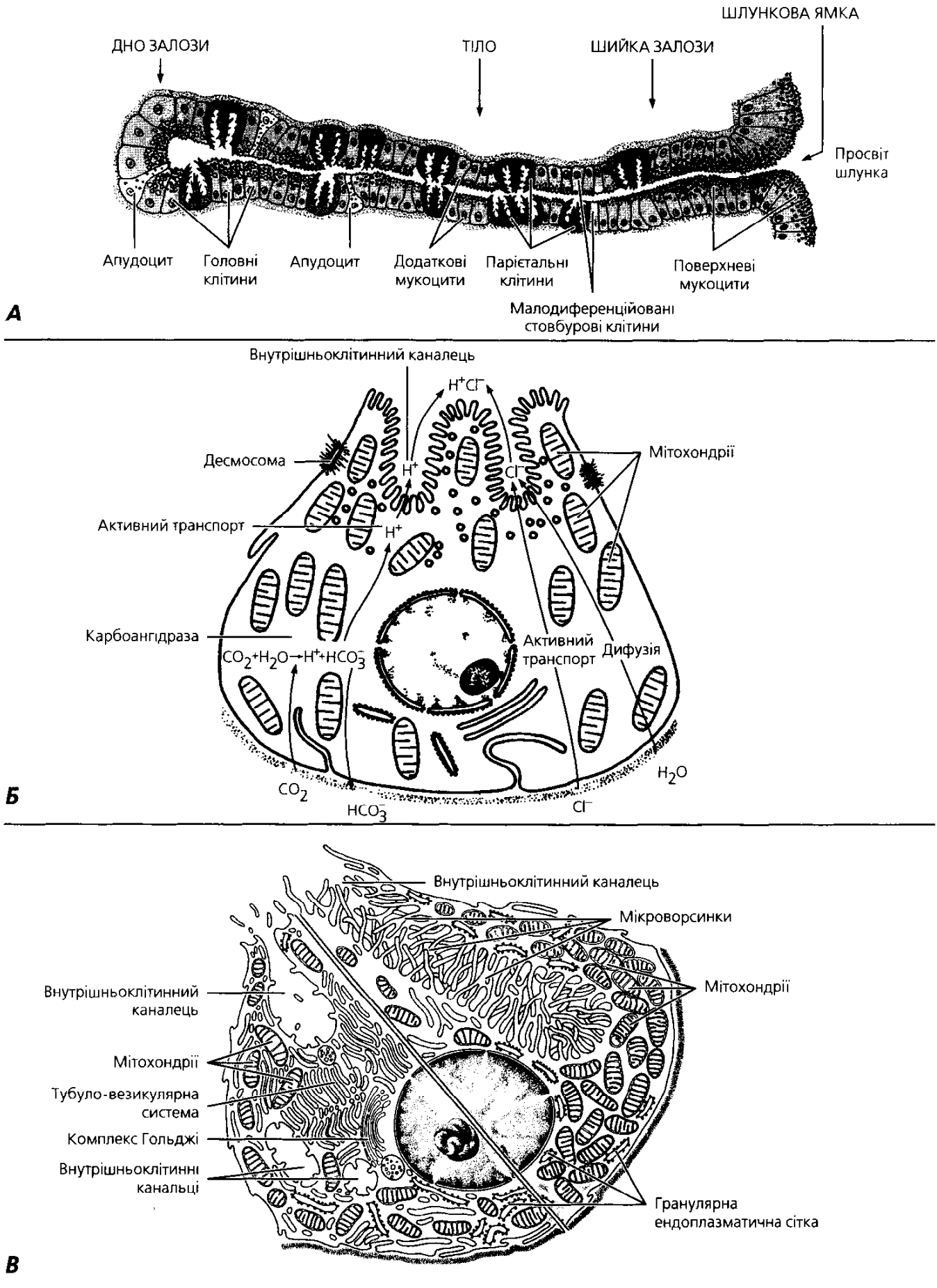
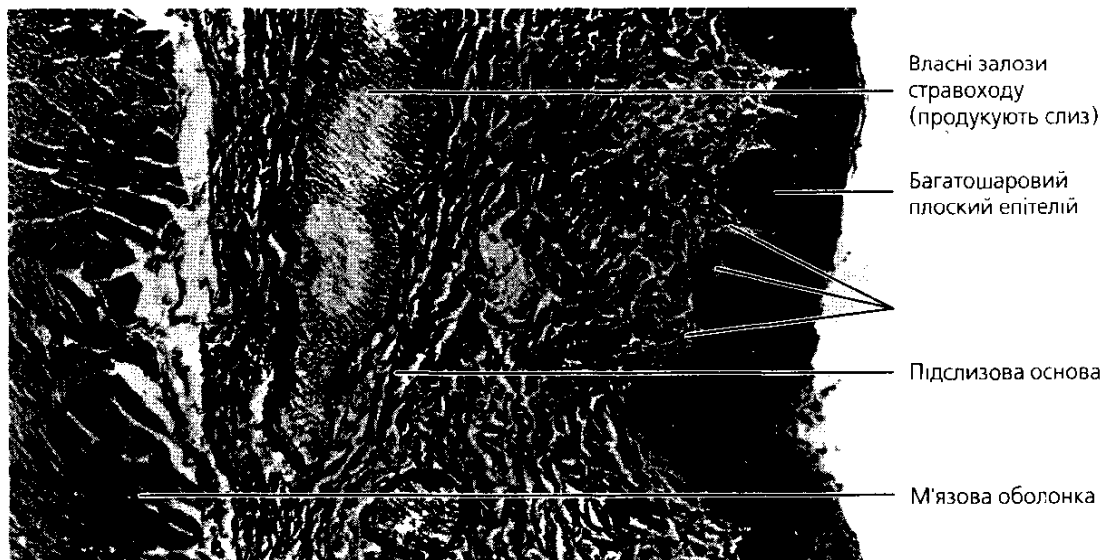
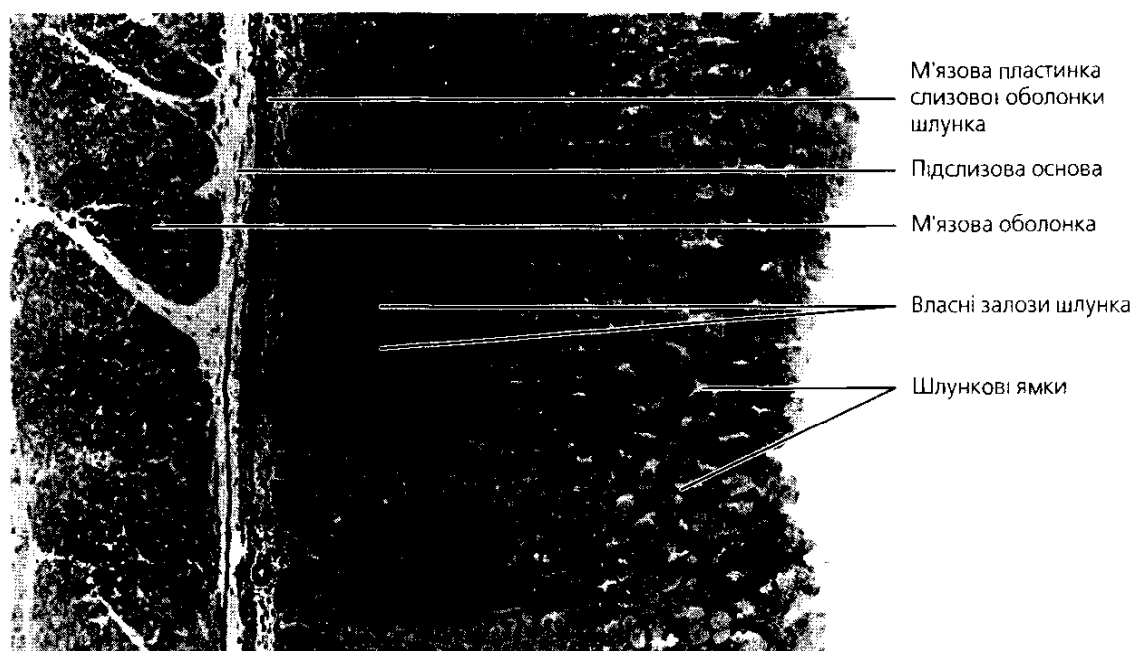


Рис. 4.47. Власна залоза шлунка: **А** – загальний план будови; **Б** – схема біосинтезу соляної кислоти парієтальною клітиною; **В** – ультраструктура парієтальної клітини в стані спокою (зліва) та під час секреції соляної кислоти (справа)



A



Б



В

Рис. 4.48. Світлова мікроскопія слизової оболонки різних ділянок травного каналу, $\times 40$:
A – верхня третина стравоходу; **Б** – дно шлунка; **В** – пілорична частина шлунка

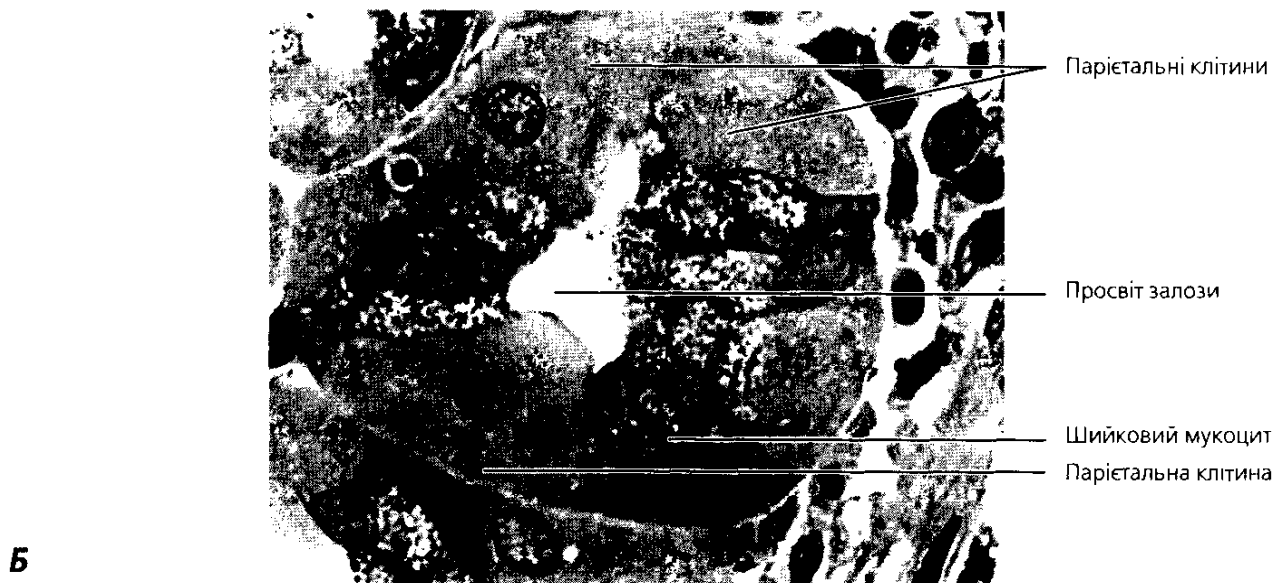
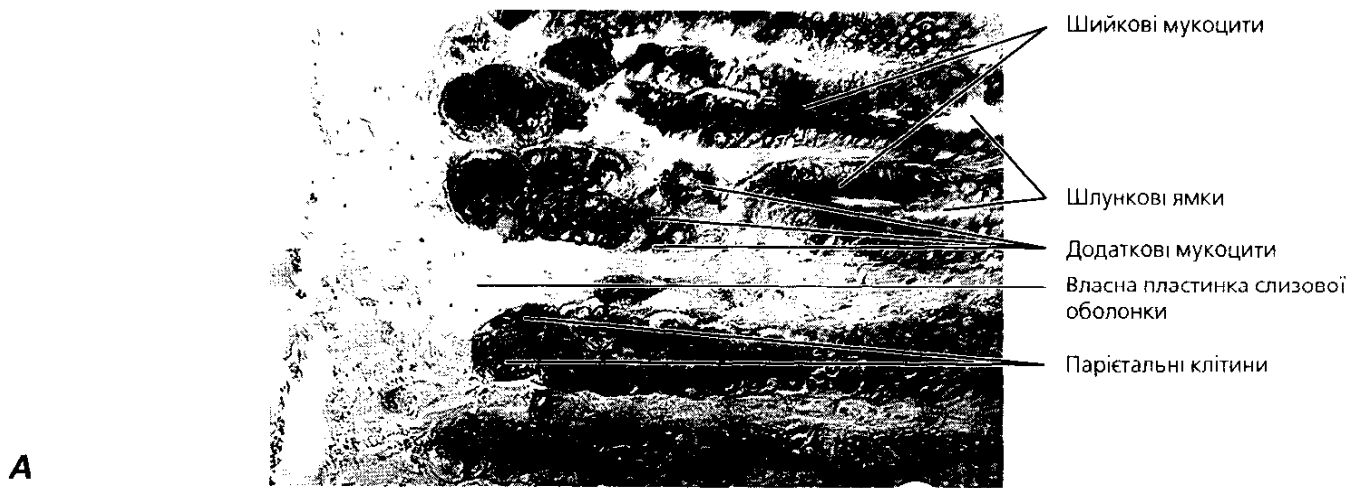
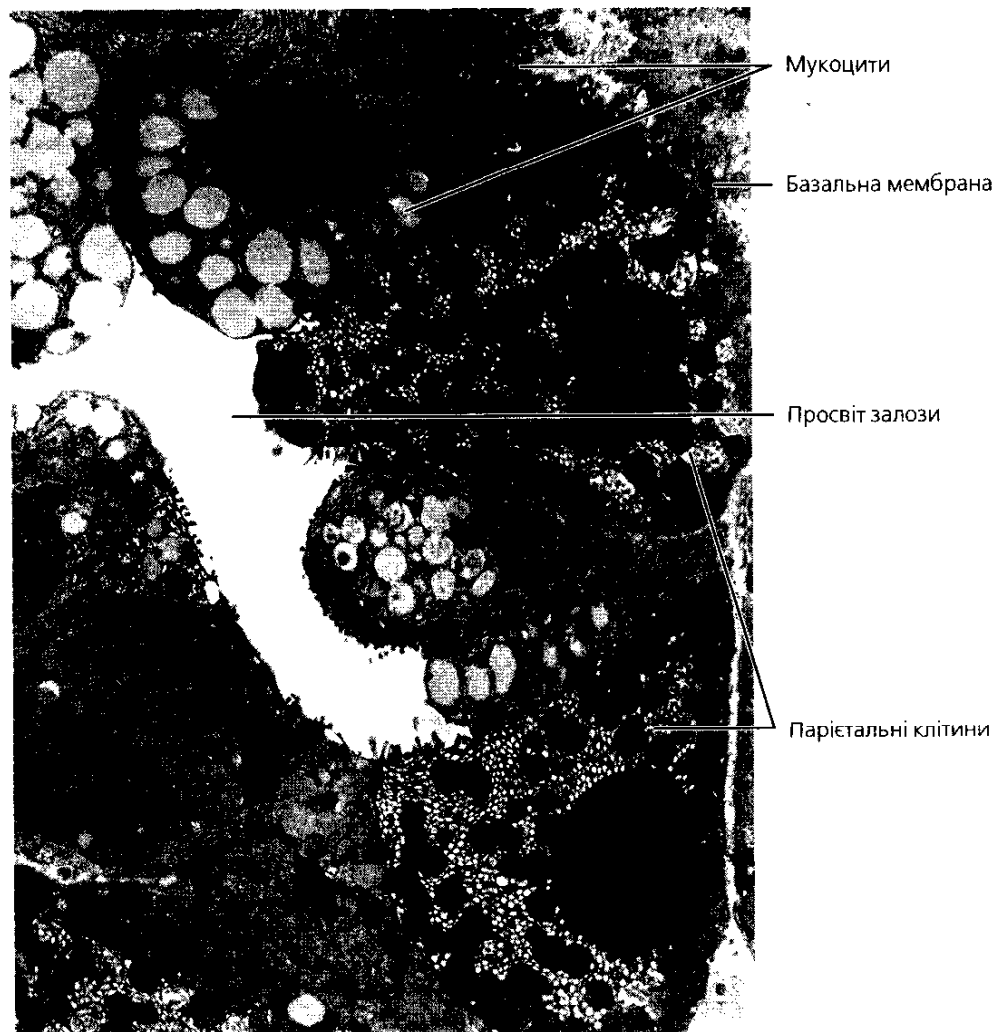
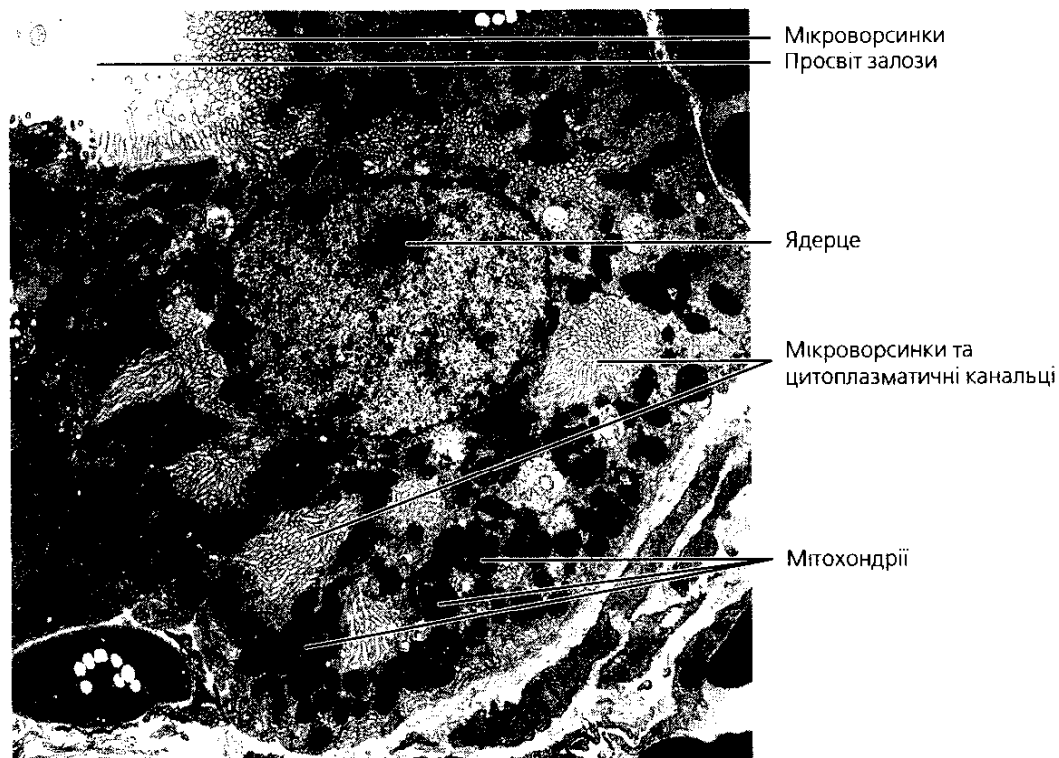


Рис. 4.49. Деталі структури власних залоз шлунка: **A** – поздовжній зріз залоз, гістохімічна реакція з лектином зародків пшениці, $\times 120$; **B** – поперечний зріз шийкової ділянки залози, $\times 900$; **B** – поздовжній зріз дна трьох суміжних залоз, $\times 900$



А



Б

Рис. 4.50. Електронна мікроскопія клітин власних залоз шлунка: **А** – парієтальні та слизові клітини, $\times 3000$; **Б** – парієтальна клітина, $\times 10\ 000$

Ендокриноцити локалізуються поодинці між головними клітинами переважно у ділянці дна і тіла залоз. Вони належать до дисоційованої ендокринної системи, або APUD-системи травного каналу. За типом продукованих біологічно активних речовин розрізняють EC-, ECL-, G-, P-, D, D₁-, A- ендокриноцити шлунка. Характеризуючи групу цих клітин у цілому, слід зазначити, що вони своєю активністю регулюють (посилюють або послаблюють) синтез і секрецію компонентів шлункового соку, моторику та кровопостачання шлунка, а також діяльність прилеглих до шлунка органів травної системи. Детальніше ендокриноцити шлункових залоз розглянуті нижче, під час характеристики всієї дисоційованої ендокринної системи травного каналу.

Кардіальні і пілоричні залози розміщені в одноіменних ділянках шлунка. За будовою це прості трубчасті сильно розгалужені залози. У пілоричних залозах відсутні головні та парієтальні клітини, у кардіальних вони є у незначній кількості. Мукоцити кардіальних та пілоричних залоз нагадують аналогічні клітинні елементи власних залоз з тією особливістю, що крім слизу вони мають здатність продукувати ще ферменти–дипептидази. До складу кардіальних та пілоричних залоз входить також значна кількість ендокринних клітин.

У власній пластинці слизової оболонки між шлунковими залозами локалізуються скупчення лімфоцитів у вигляді дифузних інфільтратів або поодиноких лімфатичних вузликів. Кількість останніх зростає у пілоричній частині шлунка. Власна пластинка слизової оболонки відмежована від підслизової основи шлунка трьома шарами гладких міоцитів, які формують м'язову пластинку слизової оболонки: зовнішнім і внутрішнім циркулярними і середнім поздовжнім.

Підслизова основа шлунка утворена пухкою сполучною тканиною, у якій розміщені підслизові нервові сплетення – зовнішнє (Шабдаша) і внутрішнє (Мейснера). М'язова оболонка шлунка утворена трьома шарами гладком'язових клітин: зовнішнім поздовжнім, середнім циркулярним і внутрішнім косо-поздовжнім. При переході пілоричної частини шлунка у дванадцятипалу кишку середній шар м'язової оболонки утворює пілоричний сфінктер. Між шарами м'язової оболонки залягає міжм'язове нервово сплетення Ауербаха. Зовні шлунок вкритий серозною оболонкою, утвореною шаром сполучної тканини, на якій поверхнево розміщений шар мезотелію.

Терміни для запам'ятовування

1. Глотка.
2. Носовий відділ глотки.
3. Ротовий відділ глотки.
4. Гортанний відділ глотки.
5. Лімфо-епітеліальне глоткове кільце Пирогова–Вальдеєра.
6. Піднебінний мигдалик.
7. Крипта мигдалика.
8. Лімфатичний вузлик мигдалика.
9. Трубний мигдалик.
10. Глотковий мигдалик.
11. Аденоїди.
12. Язиковий мигдалик.
13. Гортанний мигдалик.
14. Стравохід.
15. Кардіальна залоза стравоходу.
16. Власна залоза стравоходу.
17. Шлунок.
18. Дно шлунка.
19. Кардіальна частина шлунка.
20. Пілорична частина шлунка.
21. Власна залоза шлунка.
22. Головний екзокриноцит.
23. Парієтальний екзокриноцит.
24. Шийковий мукоцит.
25. Додатковий мукоцит.
26. Шлунково-кишковий ендокриноцит.
27. Кардіальна залоза шлунка.
28. Пілорична залоза шлунка.

Тонка і товста кишка. Дисоційована ендокринна система травного каналу

Тонка кишка (*intestinum tenue*) — частина травної трубки, розміщена в нижній частині черевної порожнини між шлунком і сліпою кишкою. Довжина тонкої кишки 4–5 м, діаметр у проксимальному відділі — 5 см, у дистальному напрямку діаметр кишки зменшується до 3 см. Тонка кишка включає три частини: **дванадцятипалу, порожню і клубову кишки**. Дванадцятипала кишка має форму підкови, довжину близько 30 см. Довжина порожньої кишки близько 1,5, клубової — 2,5 м. Обидва цих відділи травної трубки формують численні рухомі петлі.

У тонкій кишці здійснюються процеси подальшого (після шлунка) травлення і всмоктування поживних речовин. Слід зазначити, що, на відміну від шлунка, де процеси розщеплення високомолекулярних речовин відбуваються у кислому середовищі, оптимальним для ферментних систем тонкої кишки є слабколужне середовище. Кишковий сік включає різноманітні ферменти, які діють на всі основні класи хімічних сполук: білки, жири, вуглеводи, нуклеїнові кислоти. Білки та поліпептиди розщеплюються під впливом трипсину, ентерокинази, кіназогену, різних видів пептидаз. Нуклеопротеїни метаболізують за участю нуклеази. З ферментів вуглеводного обміну в тонкій кишці є амілаза, мальтаза, сахараза, лактаза. Жири розщеплюються під впливом ліпази. Значна частина ферментів потрапляє у дванадцятипалу кишку в результаті секреторної діяльності підшлункової залози. Частину складників кишкового соку виділяють клітини епітеліального вистелення слизової оболонки тонкої кишки та дуоденальних залоз. Частина ферментів адсорбована до апікальної мембрани стовпчастих епітеліоцитів слизової оболонки, де за їх участю здійснюються процеси так званого пристінкового (примембранного) травлення.

Крім травлення та всмоктування тонка кишка виконує також евакуаторну функцію, яка полягає у проштовхуванні продуктів травлення у товсту кишку в результаті перистальтичних скорочень м'язової оболонки. Клітини дисоційованої ендокринної системи тонкої кишки забезпечують регуляцію секреції кишкового соку, кровопостачання і відповідну інтенсивність процесів усмоктування та моторики тонкої кишки.

Стінка тонкої кишки утворена трьома оболонками: слизовою з підслизовою основою, м'язовою та серозною. Слизова оболонка складається з чотирьох шарів — епітелію, власної, м'язової пластинок і підслизової основи. Епітелій слизової оболонки тонкої кишки одношаровий циліндричний. Власна пластинка утворена пухкою сполучною тканиною, м'язова пластинка — гладкими міоцитами. Особливістю рельєфу слизової оболонки тонкої кишки є наявність циркулярних складок, ворсинок і крипт.

Циркулярні складки утворені виростами слизової оболонки разом із підслизовою основою, не розправляються у разі наповнення кишки.

Ворсинка — це пальцеподібний виріст слизової оболонки висотою 0,5–1,5 мм, спрямований у просвіт тонкої кишки (рис. 4.51,52). В основі ворсинки

розташована сполучна тканина власної пластинки, в якій трапляються поодинокі гладком'язові клітини. Поверхня ворсинки вкрита циліндричним епітелієм*, у складі якого розрізняють три різновиди епітеліальних клітин: стовпчасті епітеліоцити, келихоподібні клітини та кишкові ендокриноцити. **Стовпчасті епітеліоцити** ворсинок (рис. 4.53) становлять основну частку епітеліального пласта ворсинки. Це високі циліндричні клітини розмірами 8x25 мкм. На апікальній поверхні вони містять **мікроросинки** (не плутати з ворсинками тонкої кишки!), сукупність яких має назву **посмугованої облямівки**. Висота мікроросинок близько 1 мкм, діаметр — 0,1 мкм. Завдяки наявності як ворсинок, так і мікроросинок усмоктувальна поверхня слизової оболонки тонкої кишки збільшується у сотні разів. Стовпчасті епітеліоцити мають овальне ядро, добре розвинуту гранулярну ендоплазматичну сітку, лізосомний апарат. Апікальна частина клітин містить тонофіламенти, за участю яких формуються замикальні пластинки і щільні контакти, які ізолюють латеральну поверхню ентероцитів від вмісту просвіту тонкої кишки.

Стовпчасті епітеліоцити ворсинок — основний клітинний елемент процесів травлення і всмоктування у тонкій кишці. Мікроросинки цих клітин адсорбують на своїй поверхні ферменти і розщеплювані ними поживні речовини. Продукти розщеплення білків і вуглеводів — амінокислоти та моносахариди — транспортуються від апікальної до базальної поверхні клітин, звідки через базальну мембрану вони потрапляють у капіляри сполучнотканинної основи ворсинок. Подібний шлях усмоктування характерний також для води, розчинених у ній мінеральних солей і вітамінів. Жири засвоюються або шляхом фагоцитозу крапельок емульгованого жиру (хіломікронів) стовпчастими епітеліоцитами, або шляхом усмоктування гліцерину і жирних кислот (останні утворюються з нейтральних жирів під дією ліпаз) з наступним ресинтезом нейтрального жиру в цитоплазмі клітин. Ліпідні везикули через базолатеральну поверхню плазмолемі стовпчастих епітеліоцитів потрапляють у лімфатичні капіляри.

Келихоподібні клітини — це одноклітинні залози, що продукують слизовий секрет. Форму клітин характеризує їхня назва: у розширеній апікальній частині вони нагромаджують секреторні продукти, у звуженій, подібній до ніжки келиха нижній частині клітини розміщені ядро, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі. Поодинокі келихоподібні клітини розкидані на поверхні ворсинок в оточенні стовпчастих епітеліоцитів з облямівкою. Секрет келихоподібних клітин зволожує поверхню слизової оболонки, сприяючи цим просуванню частинок їжі у напрямку до товстої кишки.

Ендокриноцити, як і келихоподібні клітини, розкидані поодинокі серед стовпчастих епітеліоцитів з облямівкою. Серед ендокриноцитів тонкої кишки розрізняють EC-, ECL-, A-, S-, I-, K-, L-, M₀-, G-, D-, D₁-клітини. Продуктами їхньої синтетичної діяльності є низка біологічно активних речовин, що здійснюють місцевий регуляторний вплив на секрецію, усмоктування і моторику киш-

* Ентероцити — спільна назва усіх різновидів клітин епітеліального вистелення тонкої кишки.

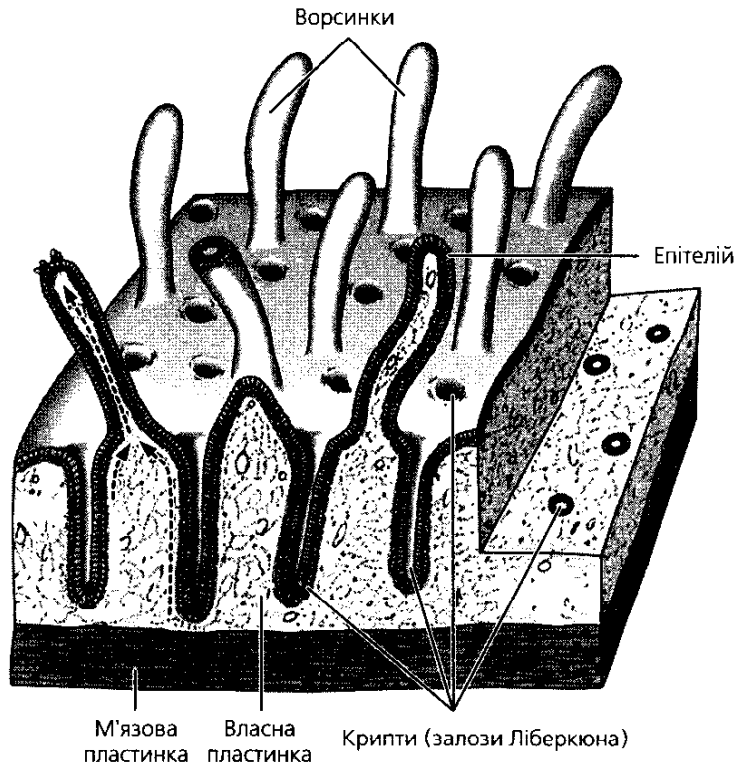
ки. Гормони, які продукують ендокриноцити тонкої кишки, потрапляють у гемокапіляри сполучнотканинної основи ворсинок і з кров'ю доносяться до своїх клітин-мішеней: стовпчастих епітеліоцитів з облямівкою, келихоподібних клітин, гладких міоцитів стінки судин, слизової та м'язової оболонки кишки.

Крипти – трубчасті вростання епітелію у власну пластинку слизової оболонки кишки. Інша назва кишкових крипт – **залози Ліберкюна**. Вхід у крипту відкривається між основами сусідніх ворсинок. Глибина крипт – 0,3–0,5 мм, діаметр – близько 0,07 мм. У тонкій кишці налічується понад 150 мільйонів крипт, які, подібно до ворсинок, значно збільшують функціонально активну площу тонкої кишки. Серед епітеліоцитів крипт окрім клітин, раніше охарактеризованих у складі ворсинок (стовпчастих клітин з облямівкою, келихоподібних клітин та ендокриноцитів), є ще стовпчасти клітини без облямівки та епітеліоцити з ацидофільною зернистістю (клітини Панета). Особливість стовпчастих епітеліоцитів з облямівкою у складі крипт – їхня дещо менша висота порівняно з аналогічними клітинними елементами ворсинок, а також виражена базофілія цитоплазми. Келихоподібні клітини ворсинок і крипт нічим суттєвим не відрізняються. Кількість ендокриноцитів у криптах вища, ніж на ворсинках, функціональна активність ендокриноцитів ворсинок і крипт однакова.

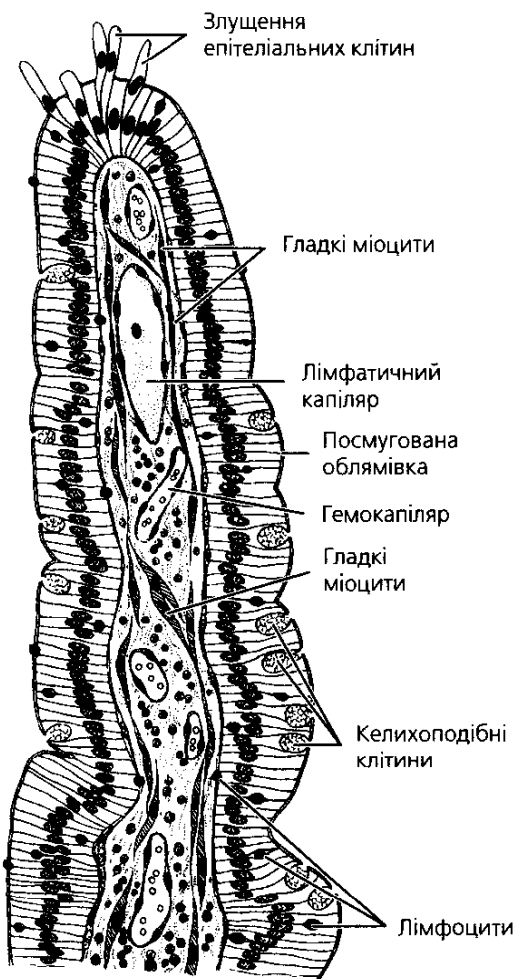
Клітини Панета розташовані групами біля дна крипт. Це клітини призматичної форми, в апікальній частині яких містяться великі ацидофільні секреторні гранули. Ядро, гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі зміщені в базальну частину клітини. Цитоплазма клітин Панета фарбується базофільно. Секреторними продуктами цих клітин є дефензини – біологічно активні речовини, що захищають від інфекцій, а також лізоцим (муромідаза), що розчиняє захисну оболонку деяких видів бактерій. Антибактеріальна активність, а також здатність клітин Панета до фагоцитозу окремих видів бактерій і найпростіших свідчать, що ці клітини відіграють певну роль у регулюванні нормальної мікрофлори тонкої кишки.

Стовпчасти епітеліоцити без облямівки вважають малодиференційованими клітинами, які служать джерелом фізіологічної регенерації епітелію крипт і ворсинок тонкої кишки. За будовою ці клітини нагадують стовпчасти клітини з облямівкою, однак на їхній апікальній поверхні немає мікрворсинок. Поступово, у міру проліферації, диференціації і спеціалізації, клітини переміщуються від дна крипт до верхівки ворсинок. "Відпрацьовані" епітеліоцити злущуються з верхівки ворсинок у просвіт кишки, де відбувається їх перетравлення. Повна заміна епітеліоцитів ворсинок за рахунок новоутворених клітин здійснюється протягом 48 год.

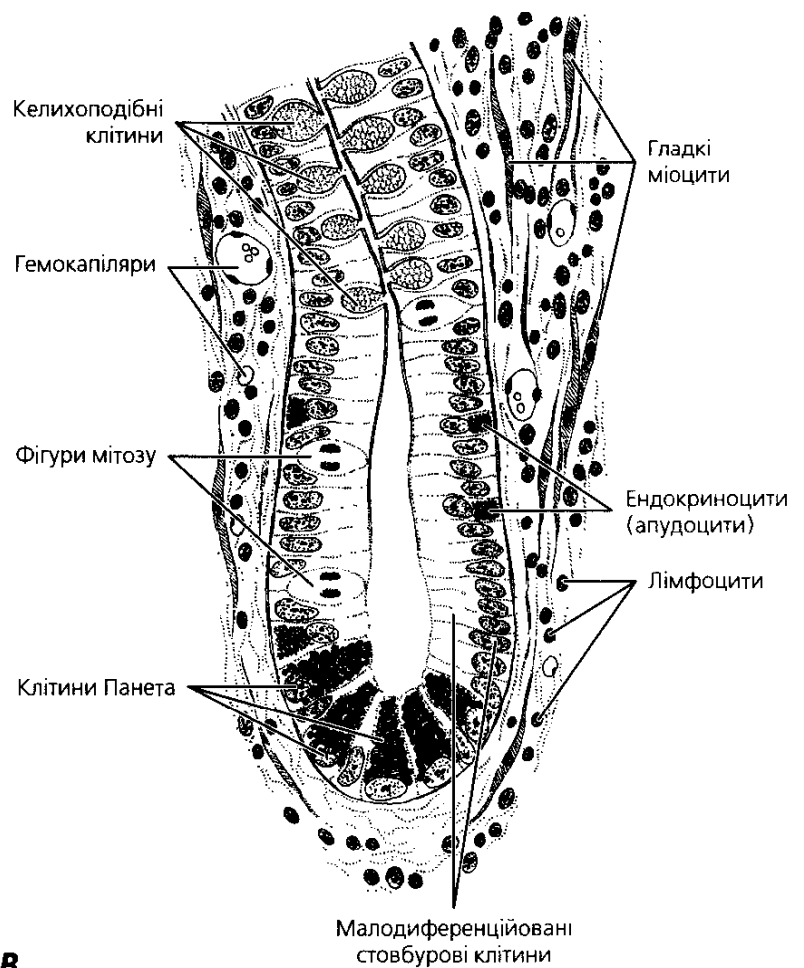
Власна пластинка слизової оболонки тонкої кишки утворена пухкою сполучною тканиною, у якій багато еластичних та ретикулярних волокон, сплетень гемо-і лімфокапілярів. Скупчення лімфоцитів утворюють тут поодинокі і згруповані лімфатичні вузлики, кількість яких зростає у напрямку від дванадцятипалої до порожньої кишки. Найбільші скупчення лімфатичних вузликів проходять через м'язову пластинку слизової оболонки у підслизову основу



A



Б



В

Рис. 4.51. Тонка кишка: **A** – особливості рельєфу слизової (стрілки показують напрямок зміщення клітин епітеліального пласта); **Б** – мікроструктура ворсинки; **В** – схема будови крипти (залоза Ліберкюна)

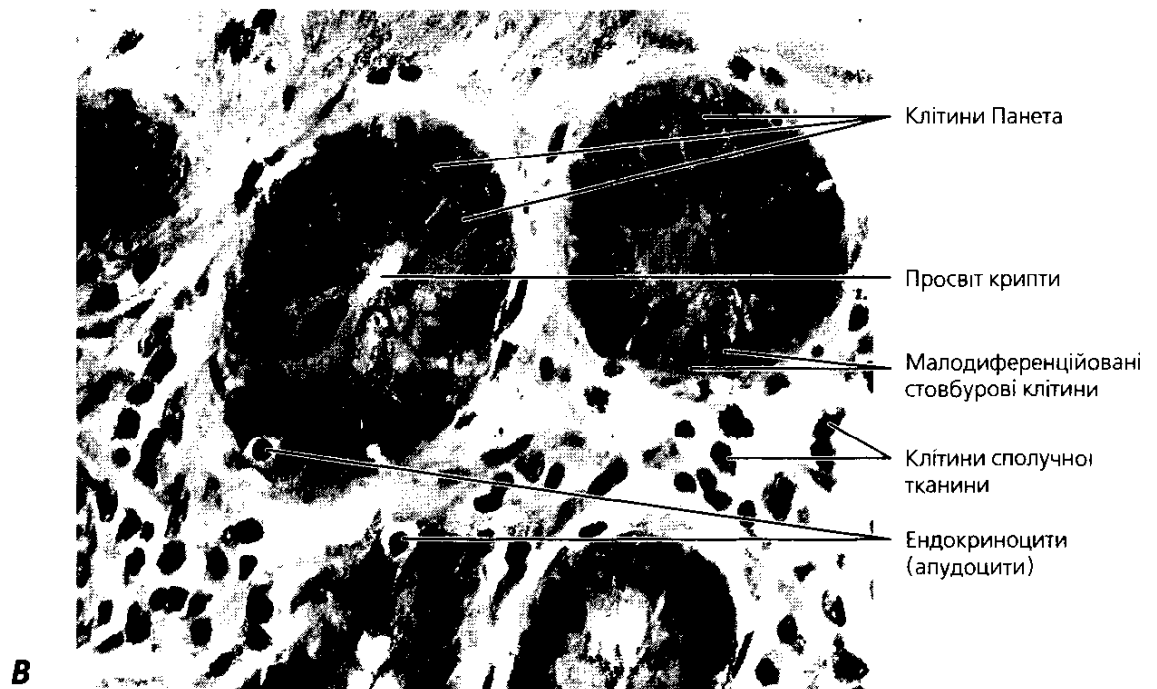
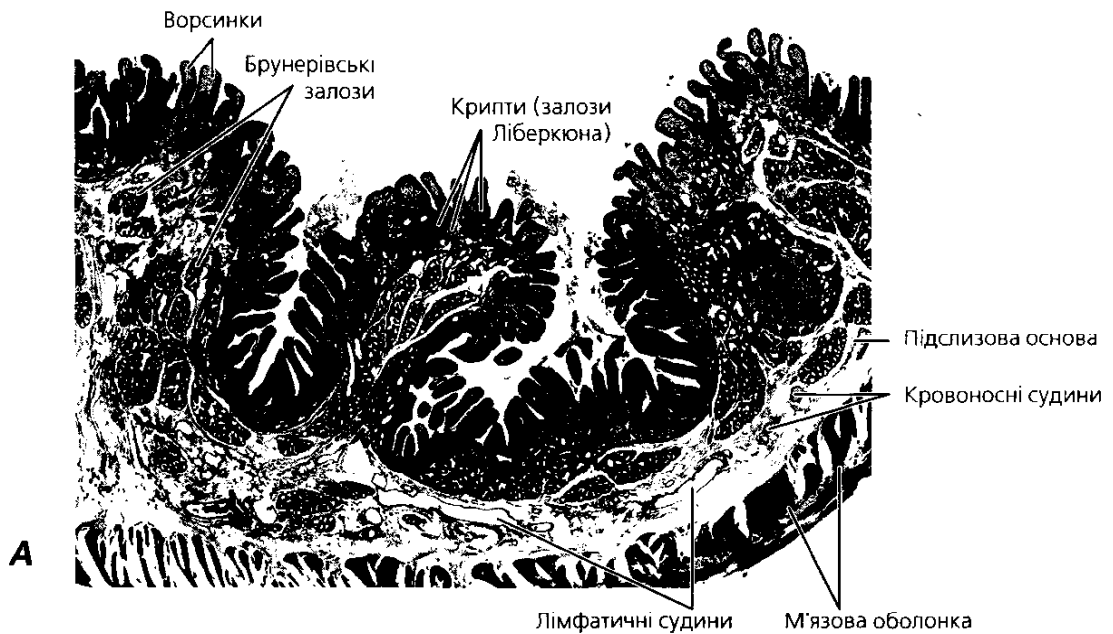


Рис. 4.52. Світлова мікроскопія тонкої кишки: **A** – поперечний зріз дванадцятипалої кишки, $\times 16$; **B** – поздовжній зріз ворсинки порожньої кишки, $\times 540$; **B** – поперечний зріз дна крипти тонкої кишки, $\times 600$

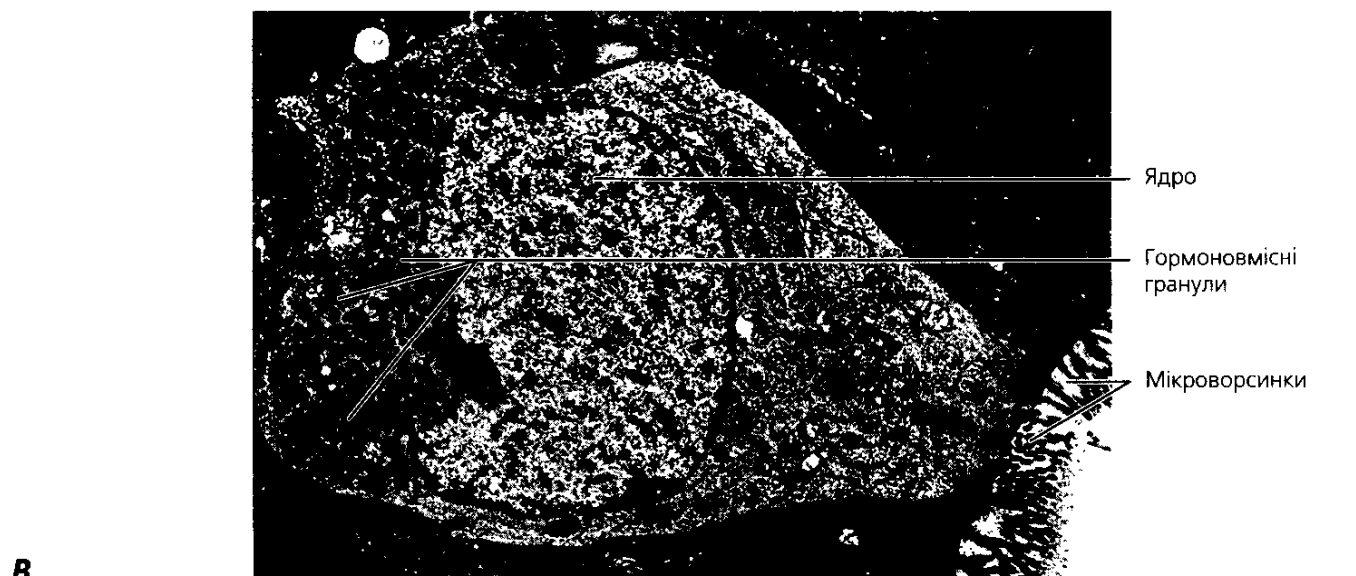


Рис. 4.53. Деталі ультраструктури епітеліоцитів тонкої кишки: **A** – келихоподібна клітина в оточенні двох стовпчастих клітин з посмугованою облямівкою, $\times 6000$; **Б** – клітина Панета, $\times 2000$. **В** – ендокриноцит (апудоцит) дванадцятипалої кишки, $\times 7000$

кишки. У місцях локалізації згрупованих лімфатичних вузликів ворсинки слизової оболонки звичайно відсутні.

Максимальна кількість лімфатичних скупчень міститься у стінці тонкої кишки дітей, з віком їхня чисельність зменшується. Крім ліфоцитів у сполучній тканині власної пластинки слизової оболонки присутні еозинофільні гранулоцити, плазмоцити. М'язова пластинка слизової оболонки утворена двома шарами гладком'язових клітин – внутрішнім циркулярним і зовнішнім поздовжнім.

Підслизова основа стінки тонкої кишки утворена пухкою сполучною тканиною, у якій є значна кількість кровоносних і лімфатичних судин, нервових сплеть. У дванадцятипалій кишці в підслизовій основі залягають кінцеві секреторні відділи **дуоденальних (брунерівських)** залоз. За будовою це складні розгалужені трубчасті залози зі слизово-білковим типом секрету, що нагадують пілоричні залози шлунка. Кінцеві секреторні відділи дуоденальних залоз побудовані з мукоцитів, клітин з ацидофільною зернистістю та ендокриноцитів (S-клітин). Вивідні протоки дуоденальних залоз відкриваються біля основи крипт або між сусідніми ворсинками. Вивідні протоки залоз побудовані з мукоцитів кубічної або призматичні форми, які біля поверхні слизової оболонки заміщаються стовпчастими клітинами з облямівкою. Секрет дуоденальних залоз вкриває поверхню слизової оболонки дванадцятипалої кишки і захищає її від ушкоджувальної дії шлункового соку. Дипептидази – секреторні продукти брунерівських залоз – розщеплюють дипептиди до амінокислот. Дуоденальні залози продукують також амілазу, яка розщеплює вуглеводи. Секреторні продукти цих залоз беруть також участь у нейтралізації кислих складників шлункового соку.

М'язова оболонка тонкої кишки утворена двома шарами гладких міоцитів: внутрішнім косо-циркулярним і зовнішнім косо-поздовжнім. Між обома шарами м'язової тканини залягають прошарки сполучної тканини, багаті на судинно-нервові сплетення. Скорочення внутрішнього шару м'язової оболонки здійснюється за участю обох м'язових шарів уздовж усієї тонкої кишки. Скорочення м'язової оболонки забезпечують перемішування і проштовхування продуктів травлення (хімусу) у товсту кишку. Зовнішня, серозна, оболонка тонкої кишки утворена пухкою сполучною тканиною, яку вкриває один шар клітин мезотелію.

Слід зауважити, що окремі відділи тонкої кишки мають низку морфологічних особливостей. Для дванадцятипалої кишки характерні широкі і короткі ворсинки, насиченість ворсинками одиниці площі слизової оболонки тут максимальна. У порожній кишці висота ворсинок максимальна, ворсинки тонші і на одиниці площі їх налічується менше, ніж у дванадцятипалій кишці. У клубовій кишці ворсинки дещо нижчі, їхня кількість на одиниці площі ще менша. У власній пластинці слизової оболонки та підслизовій основі тут є агреговані лімфатичні вузлики (**Пейєрові бляшки**). У ділянці локалізації останніх слизова оболонка майже не містить крипт, а ворсинок мало, вони короткі, мають неправильну форму.

Лімфатичні вузлики між ворсинками випинають слизову оболонку в просвіт у вигляді купола. Серед епітеліоцитів, що вкривають купол, представлені так звані **М-клітини** (від англ. *microfold* – мікроскладка). Вони містять на апікальній поверхні поодинокі мікроворсинки. Їхня плазмолема утворює численні заглибини у вигляді глибоких ямок і складок, у яких локалізуються інтра-епітеліальні лімфоцити. Під базальною поверхнею М-клітин відсутня базальна мембрана, що полегшує процеси обміну між цими клітинами та власною пластинкою слизової оболонки. Функція М-клітин полягає у тому, що вони захоплюють антигени з просвіту травного каналу та передають їх лімфоцитам лімфатичних вузликів. Останні мігрують до регіонарних лімфатичних вузлів, де генерується імунна відповідь на відповідні антигени.

Товста кишка (*intestinum crassum*) – частина травної трубки, яка забезпечує формування і виведення калових мас. У просвіті товстої кишки нагромаджуються екскреторні речовини (продукти метаболізму), солі важких металів тощо. Бактеріальна флора товстої кишки виробляє вітаміни групи В і К, а також забезпечує перетравлення клітковини. Анатомічно у товстій кишці розрізняють наступні відділи: сліпу кишку, червоподібний відросток, висхідну ободову кишку, поперечну ободову кишку, низхідну ободову кишку, сигмоподібну ободову кишку та пряму кишку. Довжина товстої кишки становить 1,2–1,5 м, діаметр у проксимальному відділі приблизно 10 см, у каудальному напрямку він зменшується до 5 см. Стінка товстої кишки має три оболонки: слизову з підслизовою основою, м'язову та зовнішню – серозну або адвентиційну (рис. 4.54, 4.55).

Слизова оболонка товстої кишки утворена одношаровим циліндричним епітелієм, сполучнотканинною власною пластинкою, м'язовою пластинкою з двох шарів гладких міоцитів (внутрішнього циркулярного і зовнішнього поздовжнього) і підслизовою основою з пухкої сполучної тканини. Особливістю рельєфу слизової оболонки товстої кишки є наявність великої кількості крипт і відсутність ворсинок. Переважну більшість клітин епітеліального пласта слизової оболонки товстої кишки становлять келихоподібні клітини, значно менше тут стовпчастих епітеліоцитів з посмугованою облямівкою та ендокриноцитів. Келихоподібні клітини продукують велику кількість слизу, який вкриває поверхню слизової оболонки і, змішуючись з неперетравленими частинками їжі, сприяє проходженню калових мас у каудальному напрямку. Біля основи крипт розміщені малодиференційовані клітини, в результаті проліферації яких здійснюється фізіологічна регенерація епітелію. Інколи у криптах можуть виявлятися клітини Панета. Названі клітинні популяції суттєво не відрізняються від аналогічних елементів тонкої кишки.

У пухкій сполучній тканині власної пластинки слизової оболонки є значні скупчення лімфоцитів. Останні утворюють великі поодинокі лімфатичні вузлики, які можуть проникати через м'язову пластинку слизової оболонки і зливатися з аналогічними утворами підслизової основи. Скупчення дисоційованих лімфоцитів і лімфатичних вузликів стінки травної трубки формують важливу ланку в механізмі імунного захисту травного каналу (рис. 4.56).

М'язова пластинка слизової оболонки товстої кишки утворена двома шарами гладких міоцитів: внутрішнім циркулярним і зовнішнім косо-поздовжнім. М'язова пластинка слизової оболонки у різних відділах товстої кишки має неоднаковий розвиток: у червоподібному відростку, наприклад, вона розвинена слабо. Підслизова основа товстої кишки утворена пухкою сполучною тканиною, у якій є скупчення жирових клітин, а також значна кількість лімфатичних вузликів. У підслизовій основі розміщені судинно-нервові сплетення.

М'язова оболонка товстої кишки утворена двома шарами гладком'язових клітин: внутрішнім циркулярним і зовнішнім поздовжнім, між якими залягають прошарки пухкої сполучної тканини. В ободовій кишці зовнішній шар гладких міоцитів не суцільний, а утворює три поздовжні стрічки (*tenia coli*), між якими утворюються випини (*haustreae coli*). Скорочення окремих сегментів внутрішнього циркулярного шару гладких міоцитів м'язової оболонки забезпечує утворення поперечних складок стінки товстої кишки. Зовнішня оболонка більшої частини товстої кишки – серозна; у каудальній частині прямої кишки серозна оболонка переходить в адвентиційну. Серозна оболонка окремих ділянок товстої кишки утворює пальцеподібні вирости, заповнені жировою клітковиною, – жирові привіски.

Червоподібний відросток – лімфо-епітеліальний орган, який виконує захисну функцію і належить до периферійної ланки імунної системи. У зв'язку з високою насиченістю лімфоїдними елементами його інколи називають мигдаликом черевної порожнини. Слизова оболонка відростка містить неглибокі і нечисленні крипти, розташовані радіально. Епітелій слизової оболонки червоподібного відростка – одношаровий призматичний, інфільтрований лімфоцитами, з невеликим вмістом келихоподібних клітин. У його складі є велика кількість клітин Панета і кишкових ендокриноцитів. В останніх синтезується основна частка ендогенних серотоніну і мелатоніну організму. Цим фактом, а також високим вмістом лімфоїдних елементів, очевидно, пояснюється важливе місце, яке посідає червоподібний відросток у системі імунного захисту організму людини.

Слизова оболонка, а також підслизова основа відростка інфільтровані лімфоцитами, які утворюють лімфатичні вузлики і міжвузликові скупчення. М'язова пластинка слизової оболонки розвинена слабо, може бути відсутня. М'язова оболонка має два шари: внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній. Останній є суцільним, на відміну від ободової кишки. Зовні вкритий серозною оболонкою, яка формує власну брижу червоподібного відростка.

Пряма кишка має ряд особливостей будови (рис. 4.57), зумовлених тим, що тут в ембріогенезі відбувається контакт між кишковою ендодермою та ектодермою анальної ямки зародка, а також специфічною функцією прямої кишки – виведенням калових мас. У складі прямої кишки розрізняють верхню (тазову) і нижню (анальну) частину, які відокремлені одна від одної поперечними складками. У формуванні останніх беруть участь підслизова основа і внутрішній циркулярний шар м'язової оболонки. Слизова оболонка верхньої частини пря-

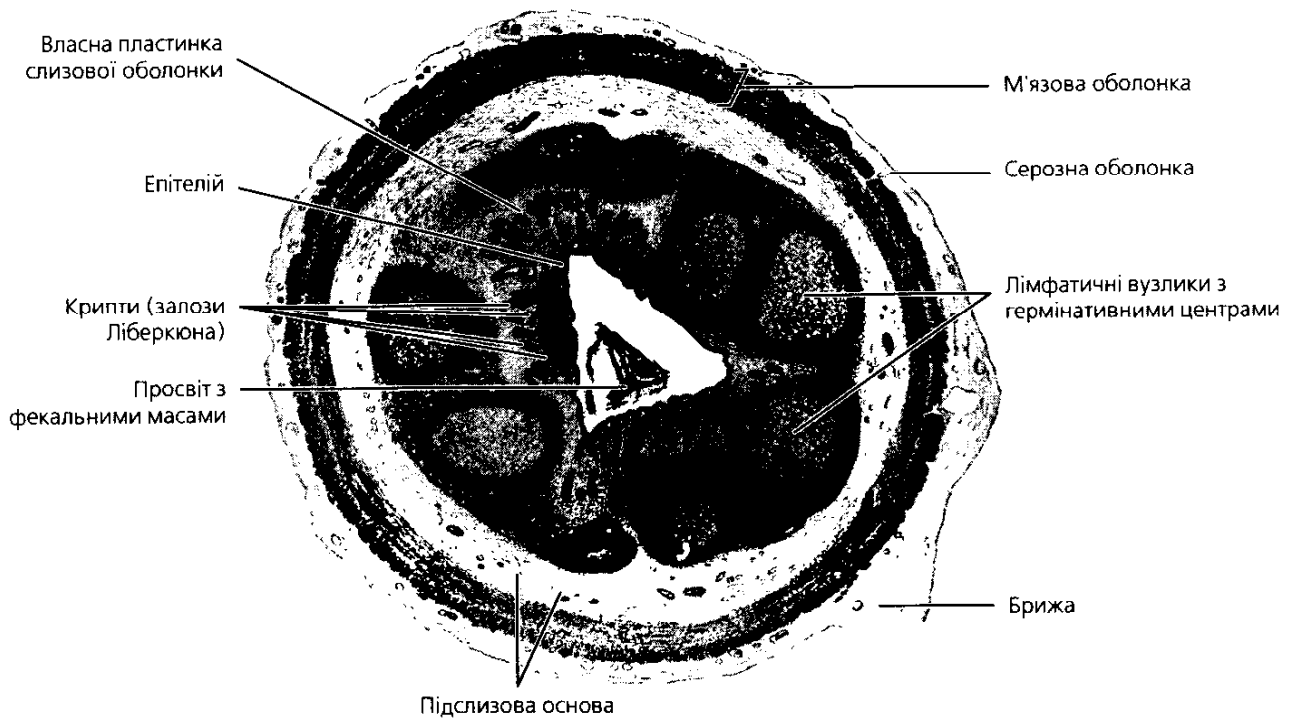
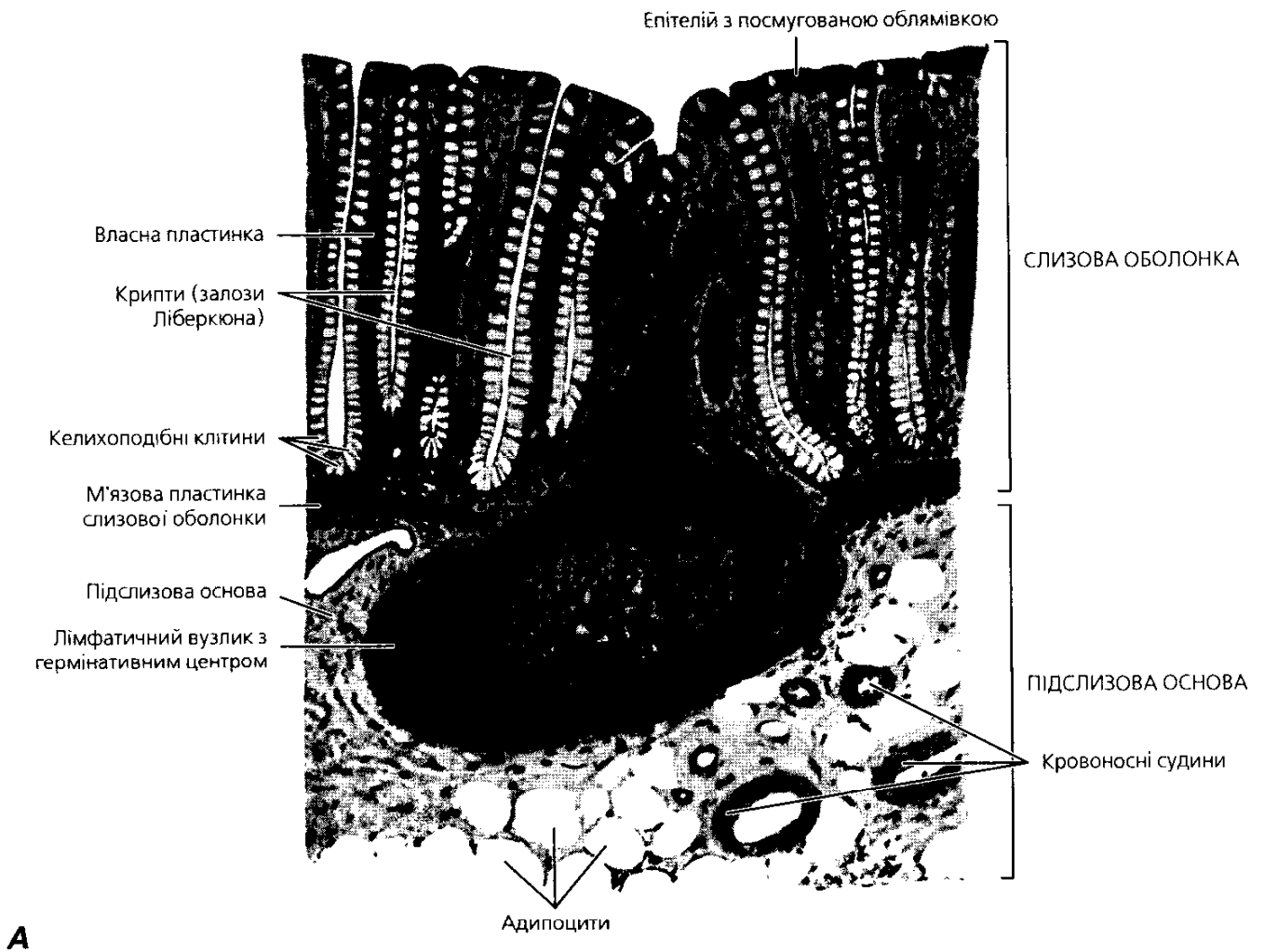


Рис. 4.54. Товста кишка: **A** – напівсхематичне відтворення рельєфу слизової оболонки ободової кишки, $\times 70$; **B** – поперечний зріз червоподібного відростка

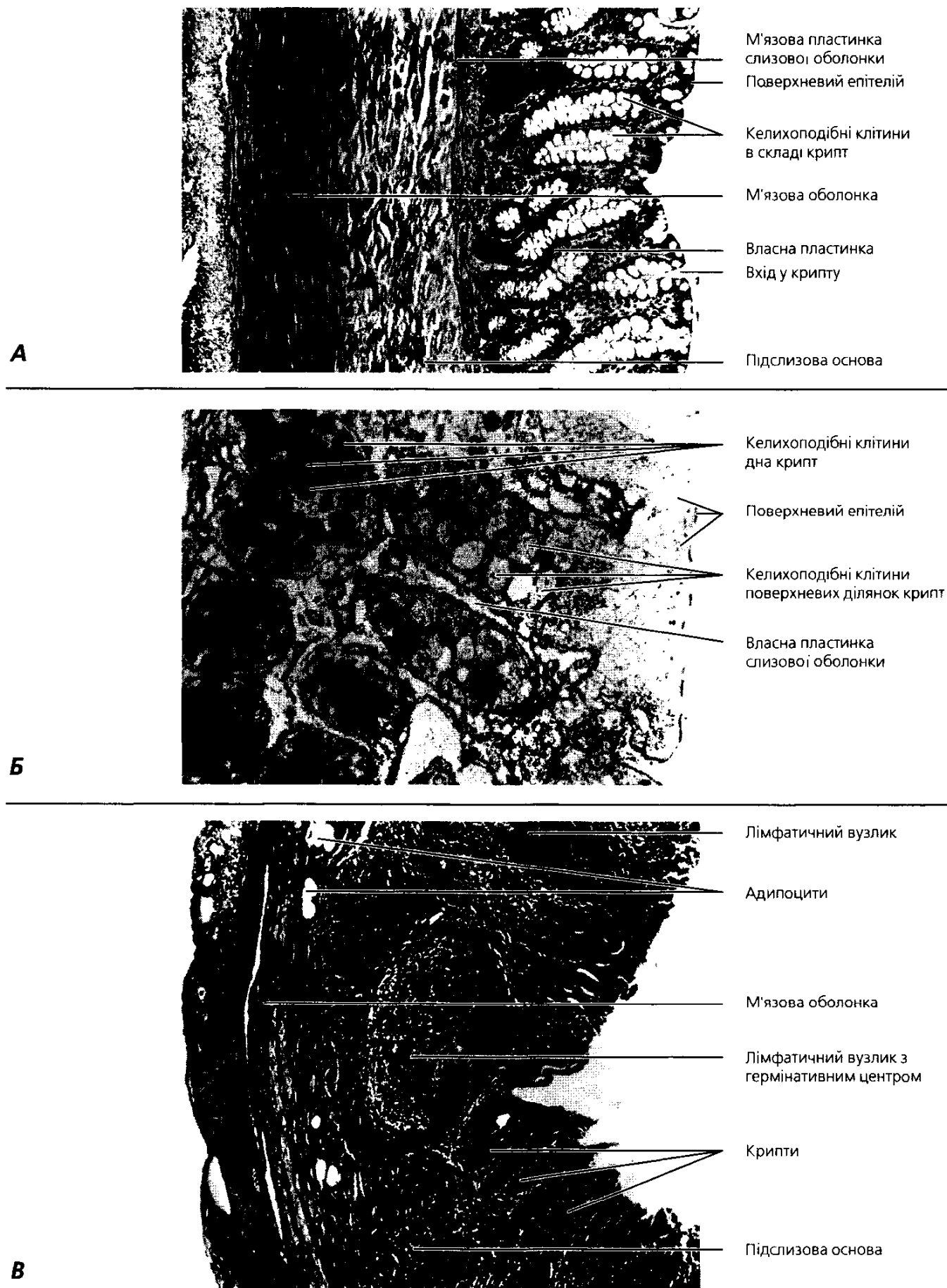


Рис. 4.55. Світлова мікроскопія товстої кишки: **А** – поперечний зріз стінки, $\times 30$; **Б** – келихоподібні клітини дна крипт, вибірково виявлені лектином зародків пшениці, $\times 200$; **В** – сегмент стінки червоподібного відростка, $\times 20$

мої кишки вкрита одношаровим кубічним епітелієм, який формує численні глибокі крипти. Слизову оболонку анальної частини прямої кишки складають три відмінні за будовою зони: стовпчаста, проміжна та шкірна.

Стовпчаста зона вистелена багатошаровим кубічним, **проміжна** – багатошаровим плоским незроговілим, **шкірна** – багатошаровим плоским зроговілим епітелієм. Власна пластинка стовпчастої зони утворює 10–12 поздовжніх складок, так звані стовпи Морганьї, містить багато кров'яних лакун, кров від яких відтікає у гемороїдальні вени. Тут розміщені поодинокі лімфатичні вузлики. Власна пластинка проміжної зони багата на еластичні волокна, дисоційовані лімфоцити і тканинні базофіли; тут розміщені кінцеві відділи сальних залоз. У сполучнотканинній власній пластинці слизової оболонки шкірної зони локалізуються волосяні фолікули, кінцеві відділи **апокринових потових залоз**, так звані **циркун-анальні залози**, сальні залози. М'язова пластинка слизової оболонки прямої кишки утворена внутрішнім циркулярним і зовнішнім поздовжнім шарами гладких міоцитів.

Підслизова основа прямої кишки утворена пухкою сполучною тканиною, у якій розміщені нервові і судинні сплетення. Серед останніх слід виділити сплетення **гемороїдальних вен**, у разі втрати тонуусу стінки яких можуть виникати гемороїдальні кровотечі. У підслизовій основі прямої кишки є велика кількість барорецепторів (**тілець Пачіні**), подразнення яких відіграє суттєву роль у механізмах дефекації. Слизову оболонку та підслизову основу стовпчастої зони прямої кишки у радіальному напрямку пронизують 6–8 **анальних залоз**. Це розгалужені трубчасті залози зі слизовим типом секрету, які від поверхні слизової оболонки досягають внутрішнього циркулярного шару м'язової оболонки. Запалення анальних залоз може провокувати виникнення нориць прямої кишки.

М'язова оболонка прямої кишки утворена внутрішнім циркулярним і зовнішнім поздовжнім шарами гладком'язових клітин, між якими залягають прошарки сполучної тканини. М'язова оболонка формує два сфінктери, які відіграють значну роль в акті дефекації. Внутрішній сфінктер прямої кишки утворений потовщенням гладких міоцитів внутрішнього шару м'язової оболонки, зовнішній – пучками волокон посмугованої м'язової тканини. Верхня частина прямої кишки вкрита серозною, анальна частина – адвентиційною оболонкою.

Розвиток середнього і заднього відділів травної трубки. Шлунок, тонка і товста кишка починають розвиватися на третьому тижні ембріогенезу. До кінця другого місяця формуються усі основні їх відділи. Епітелій слизової оболонки шлунка, тонкої і товстої кишок, за винятком анального відділу останньої, розвивається з ентодерми кишкової трубки. Джерелом утворення епітелію шкірної та проміжної зон анальної частини прямої кишки є ектодерма анальної ямки зародка. Просвіт задньої кишки зародка людини ранніх стадій розвитку закритий так званою анальною мембраною, яка виникає у ділянці контакту між кишковою ентодермою та ектодермою анальної ямки зародка. Перфорація останньої здійснюється на восьмому тижні ембріогенезу. У до-

рослого зона перфорації анальної мембрани зберігається у вигляді так званої гребінчастої (зубчастої) лінії. На третьому місяці формується внутрішній анальний сфінктер.

Шлункові ямки та залози, ворсинки і крипти кишки починають формуватися упродовж 10–12 тижнів ембріогенезу. Тоді ж здійснюються процеси диференціації епітеліоцитів. Значно пізніше, на 20–24-му тижні, формуються дуоденальні залози. Зауважимо, що на четвертому місяці ембріогенезу слизова оболонка товстої кишки має значну кількість ворсинок, які до моменту народ-

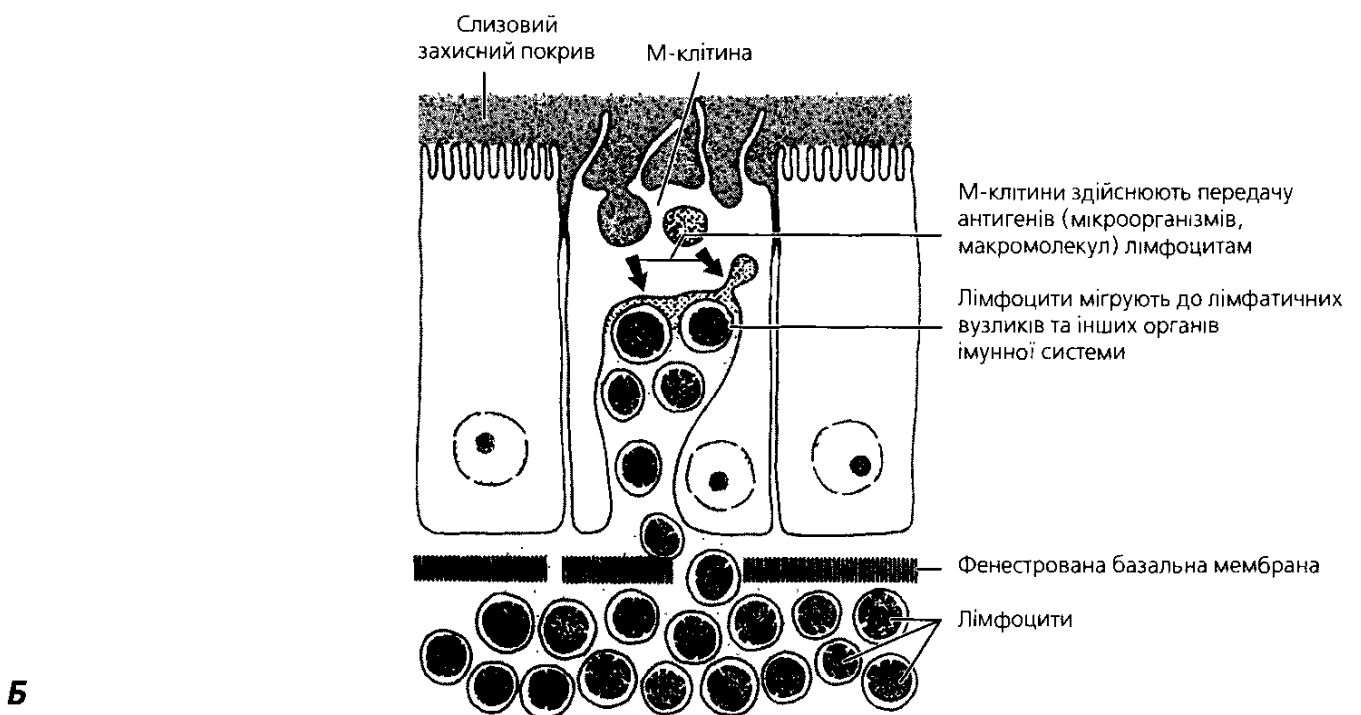
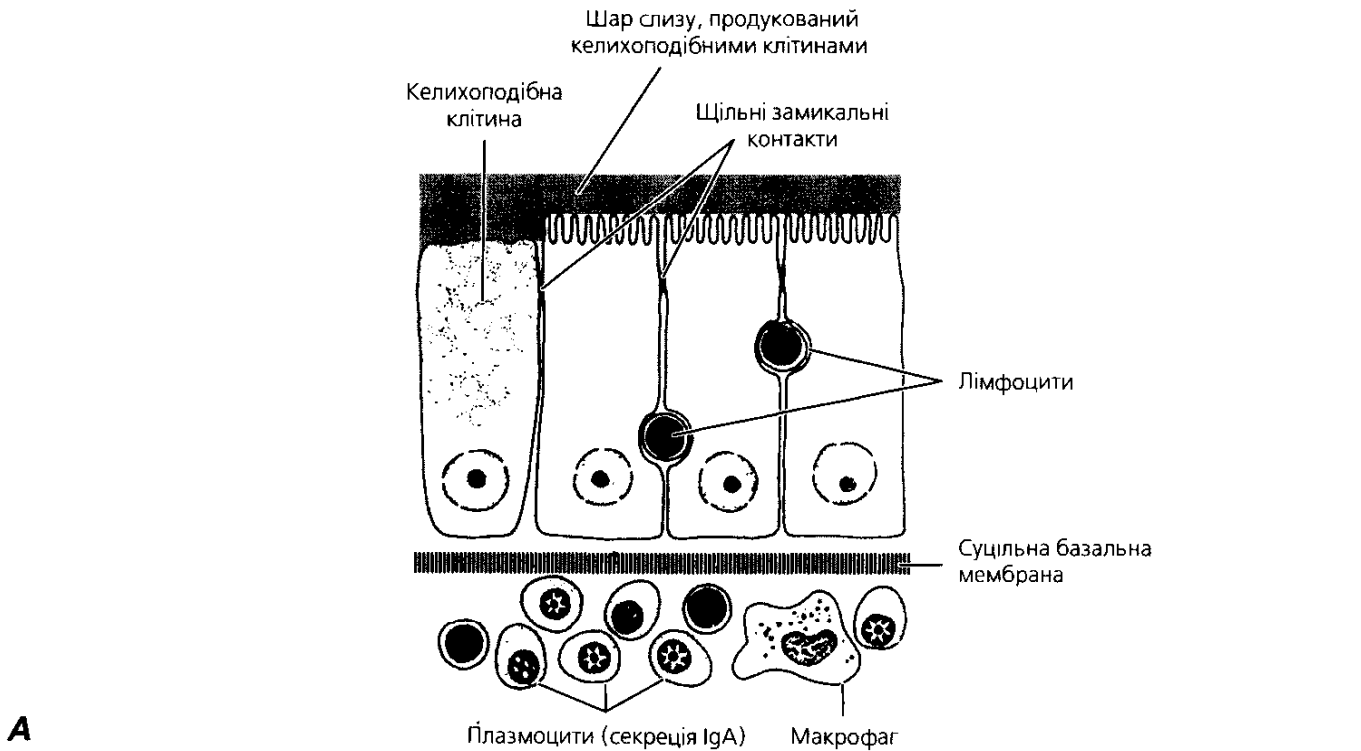


Рис. 4.56. Механізми імунного захисту травного каналу: **A** – чинники, що діють у верхніх сегментах (порожня кишка); **B** – чинники захисту нижніх сегментів (клубова кишка)

ження поступово редукуються. Сполучна і м'язова тканина всіх чотирьох оболонок травної трубки утворюється з мезенхіми, що оточує кишкову ендодерму, нервові елементи мають нейроектодермальне походження. Мезотелій серозної оболонки розвивається з мезодерми.

Дисоційована ендокринна система травного каналу. Ендокринні клітини слизової оболонки травного каналу належать до APUD-системи організму, тобто до нейроендокринних клітин, що мають здатність нагромаджувати і декарбоксилювати попередники біологічно активних амінів. Цю властивість APUD-клітини поєднують з виробленням олігопептидних гормонів. Джерелом утворення шлунково-кишкових ендокриноцитів є нейроектодерма нервових гребенів. Популяція шлунково-кишкових ендокриноцитів включає понад десять різновидів клітин.

Апудоцити органів травного каналу синтезують близько 20 різних гормонів, які регулюють не лише процеси травлення, але й загальні функції організму. Дані про основні з них наведені в табл. 27, 28.

Окрім перелічених клітин, що розкидані уздовж усієї травної трубки, до APUD-системи належать також В-клітини (базофільні) острівців підшлункової залози, які продукують інсулін. Останній зменшує рівень глюкози в крові шля-

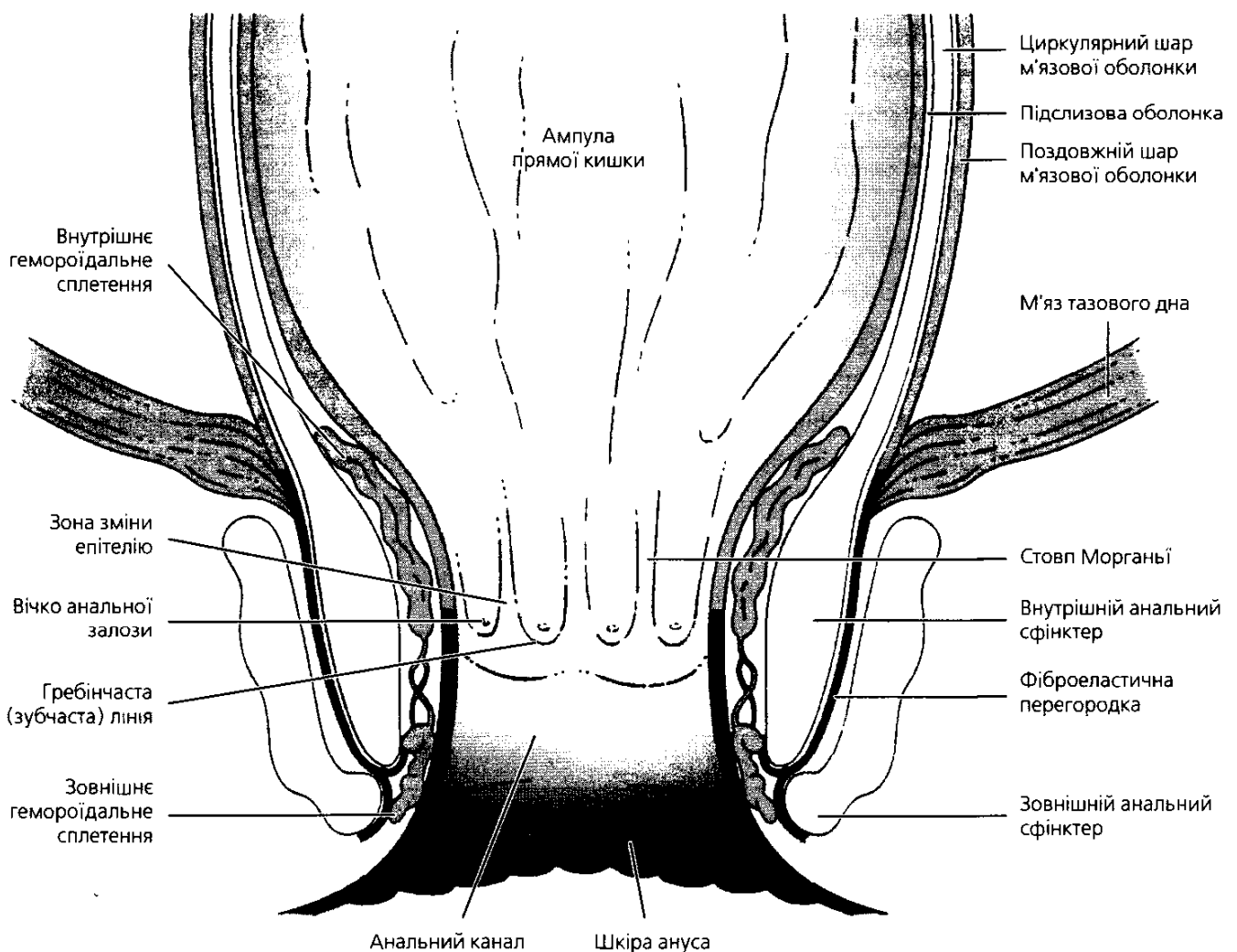


Рис. 4.57. Пряма кишка: топографічні зони та особливості мікроморфології

Таблиця 27. Основні ентероендокринні клітини органів травного каналу (APUD-система)

Тип клітин	Локалізація	Гормони, що утворюються	Головні функції
A	Шлунок, тонка кишка, острівці підшлункової залози	Глюкагон	Стимулює глікогеноліз у печінці
G	Воротарна печера шлунка, дванадцятипала кишка	Гастрин	Стимулює секрецію пепсиногену та H^+ -іонів у шлунку
		Енкефалін	Гальмує больові відчуття
S	Тонка кишка	Секретин	Стимулює секрецію бікарбонатів у підшлунковій залозі
K	Тонка кишка	Шлунковий інгібувальний поліпептид	Інгібує секрецію H^+ -іонів у шлунку
L	Тонка кишка	Глюкагоноподібна речовина (гліцентин) Ентероگлюкагон	Стимулює глікогеноліз у печінці
I	Тонка кишка	Холецистокінін – панкреозимін	Стимулює секрецію ферментів підшлунковою залозою та скорочення жовчного міхура
D	Воротарна частина шлунка, дванадцятипала кишка, острівці підшлункової залози	Соматостатин	Інгібує продукцію гормонів іншими клітинами
Mo	Тонка кишка	Мотилін	Активує рухову активність кишки
EC	Вистелення травного каналу	Серотонін, субстанція P, мелатонін, мотилін	Активує секреторну та рухову активність кишки
D1	Вистелення травного каналу	Вазоактивний інтестинальний поліпептид	Стимулює виділення іонів і води; регулює рухову активність кишки
ECL	Вистелення травного каналу	Гістамін	Регулює секрецію H^+ -іонів у шлунку
P	Шлунок	Бомбезин	Стимулює секрецію H^+ -іонів у шлунку, секрецію ферментів підшлунковою залозою, скорочення жовчного міхура

Таблиця 28. Розподіл гастроінтестинальних пептидів уздовж травного каналу

	Дно шлунка	Воротарна печера шлунка	Дванадцятипала кишка	Порожня кишка	Клубова кишка	Ободова кишка
Гастрин						
Глюкагон						
Секретин						
Холецистокінін						
Шлунковий інгібувальний поліпептид						
Мотилін						
Субстанція P						
Гліцентин						
Соматостатин						
Пептид-вивільнювач гастрину						
Нейротензин						

хом стимуляції синтезу глікогену. Ендокриноцити F, які також локалізуються в острівцях підшлункової залози, виробляють панкреатичний поліпептид.

Крім слизової оболонки травної трубки клітини APUD-системи знайдені також у складі ендокринного апарату і протоках підшлункової залози, а також в інших органах і системах: гіпофізі, епіфізі, гіпоталамусі, щитоподібній та прищитоподібній залозах, органах дихальної системи тощо. Усі клітини дисоційованої ендокринної системи крім виділення гормонів у кров здійснюють місцеву (паракринну) регуляцію діяльності означених органів. Клітини дифузної ендокринної системи проявляють аргірофілію, тобто здатність виявлятися під час обробки гістологічних препаратів солями срібла у присутності відновників. Ця властивість широко використовується у практичній морфології для ідентифікації елементів APUD-системи. Секреторні (гормонвмісні) гранули нагромаджуються ендокринними клітинами звичайно у їх базальній, наближеній до судин, частині. Цим ендокриноцити істотно відрізняються від екзокриноцитів, які концентрують секреторні гранули у своїй апікальній частині. Розроблені способи вибіркової ідентифікації перелічених вище різновидів ендокриноцитів з допомогою електронно-мікроскопічних досліджень на основі урахування розмірів і будови специфічних гранул. Детально ці питання розглянуто у спеціальних посібниках. Зараз для вибіркового виявлення тих або інших різновидів шлунково-кишкових ендокриноцитів широко застосовуються методи імуногістохімії. В основі останніх є використання специфічних антитіл (імуноглобулінів) проти відповідних гормонів, що їх продукують ті або інші типи ендокринних клітин.

Терміни для запам'ятовування

1. Тонка кишка. 2. Дванадцятипала кишка. 3. Порожня кишка. 4. Клубова кишка. 5. Ворсинка. 6. Крипта (Ліберкюна). 7. Стовпчастий епітеліоцит ворсинки. 8. Келихоподібна клітина. 9. Стовпчастий малодиференційований епітеліоцит. 10. Ендокриноцит з ацидофільною зернистістю (клітина Панета). 11. Дуоденальні (брунерівські) залози. 12. Агреговані лімфатичні вузлики (Пейєрові бляшки). 13. Товста кишка. 14. Сліпа кишка. 15. Червоподібний відросток. 16. Ободова кишка. 17. Сигмоподібна кишка. 18. Пряма кишка. 19. Анальна частина прямої кишки. 20. Стовпчаста зона. 21. Проміжна зона. 22. Шкірна зона. 23. Анальна залоза. 24. Гемороїдальні вени. 25. APUD-система. 26. EC-клітина. 27. ECL-клітина. 28. G-клітина. 29. D-клітина. 30. D1-клітина. 31. A-клітина. 32. P-клітина. 33. S-клітина. 34. I-клітина. 35. K-клітина. 36. L-клітина. 37. M_0 -клітина

Великі травні залози

До великих травних залоз належать великі слинні залози, печінка та підшлункова залоза. Протоки трьох пар великих слинних залоз — привушних, підщелепних та під'язикових — впадають у ротову порожнину (рис. 4.58). Сюди ж потрапляє секрет й охарактеризованих вище малих слинних залоз — губних,

щічних, піднебінних та язикових. За місцем виведення секрету слинні залози поділяють на залози присінка рота і залози власне ротової порожнини. До перших належать привушні, губні, щічні, до останніх – підщелепні, під'язикові, піднебінні та язикові слинні залози.

Усі слинні залози виділяють секрет за мерокриновим типом, тобто без руйнування секреторних клітин. За характером синтезованих речовин секреторні клітини слинних залоз поділяються на сероцити та мукоцити. **Сероцити** синтезують переважно білки-ферменти. У молекулах останніх високий вміст пептидного компонента і відносно малий – вуглеводного. Сероцити синтезують також глікопротеїн, який забезпечує зв'язування, трансцитоз і виділення у слину секреторних IgA. Останні продукуються плазматичними клітинами пухкої сполучної тканини, яка оточує кінцеві секреторні відділи. Продуктами синтетичної діяльності **мукоцитів** є переважно слизоподібні білки-муцини та протеоглікани, у складі яких превалює вуглеводний компонент, а пептидні ланцюги складають відносно невелику частину молекул.

Секреторні продукти усіх видів слинних залоз у своїй сукупності утворюють **слину**. За добу виробляється близько 1,5 л слини, яка на 99% складається з води; сухий залишок включає неорганічні та органічні компоненти. Серед неорганічних компонентів переважають іони натрію, калію та кальцію. До органічних складників слини належить низка білків-ферментів (амілаза, мальтаза, гіалуронідаза, пепсино- та трипсиноподібні ферменти, лізоцим, кисла і лужна фосфатаза, нуклеаза), а також слиз (глікопротеїни-муцини, протеоглікани). У слині можна виявити також лейкоцити (так звані **слинні тільця**), злушені епітеліальні клітини, а також екскреторні речовини – сечову кислоту, креатин, йод.

Слина зволожує їжу, полегшує її механічну обробку та ковтання, сприяє артикуляції. Через наявність у слині ферментів здійснюється первинна хімічна обробка їжі. Слина має бактерицидну дію завдяки наявності лізоциму та лейкоцитів. Вона промиває структури ротової порожнини і цим сприяє відторгненню омертвілих клітин епітелію, видаленню залишків їжі. Слинні залози виділяють у зовнішнє середовище низку проміжних і кінцевих продуктів обміну речовин – сечову кислоту, креатин, залізо, йод, відіграють значну роль у підтриманні водно-сольового гомеостазу організму. Крім зовнішньосекреторної діяльності великі слинні залози виділяють ряд біологічно активних речовин безпосередньо у кров, тобто виконують ендокринну функцію. До гормонів, що їх виробляють слинні залози, належать паротин, інсуліноподібний фактор росту, фактор росту епітелію, тимоцит-трансформувальний фактор тощо.

За будовою усі великі слинні залози є складними альвеолярними або альвеолярно-трубчастими залозами. Включають кінцеві секреторні відділи – ацинуси та розгалужену протокову систему – вставні, посмуговані, міжчасткові та загальні вивідні протоки (рис. 4.58).

Підщелепна слинна залоза (*glandula submandibularis*) – парний орган, розміщений біля внутрішньої поверхні нижньої щелепи. Маса кожної залози 10–15 г, форма сплюснута-еліпсоподібна, розміри 4x2x1,5 см. Це складна аль-

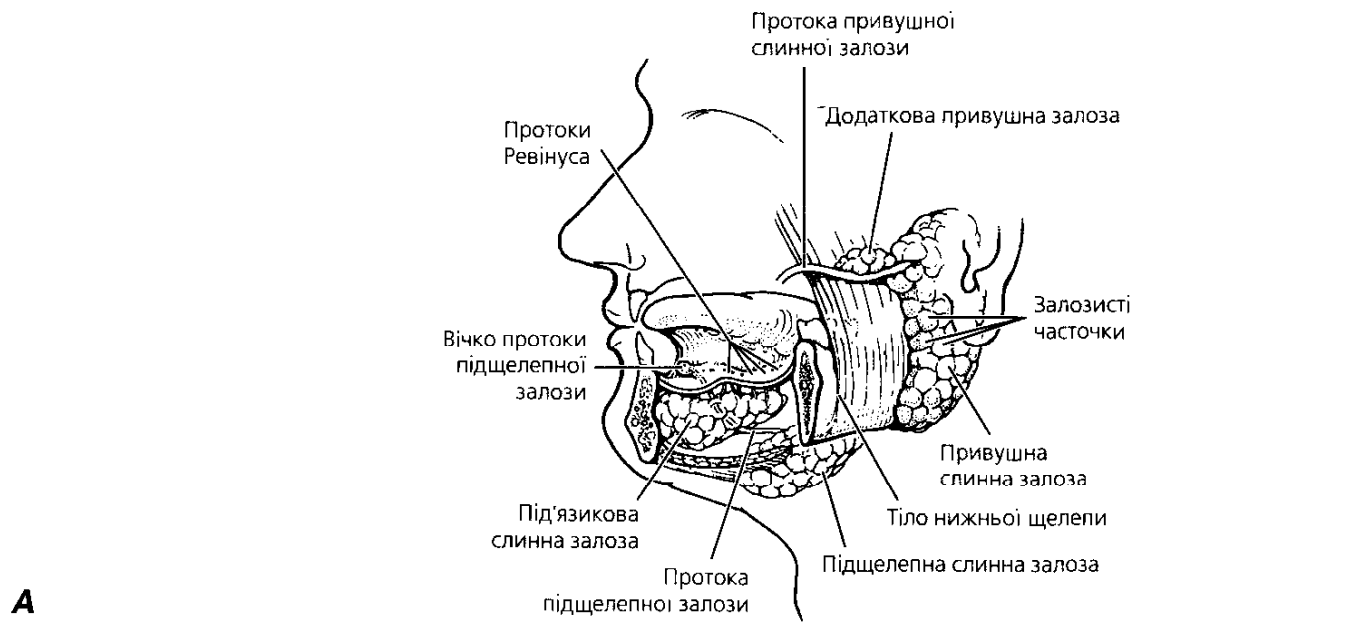
веолярно-трубчаста розгалужена залоза з білково-слизовим типом секрету. Від сполучнотканинної капсули всередину залози відходять сполучнотканинні перегородки, що поділяють паренхіму на часточки.

Кінцеві секреторні відділи підщелепної слинної залози бувають двох типів – білкові та змішані (рис. 4.58, 4.59–4.61). **Білкові ацинуси** складають переважну більшість паренхіми залози. Кожен білковий ацинус побудований з 10–15 сероцитів, на його периферії розміщені міоепітеліальні клітини, оточені базальною мембраною. **Сероцити** – клітини конічної форми з базофільною цитоплазмою, круглим ядром, добре розвинутими елементами гранулярної ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі. Між сусідніми сероцитами локалізуються міжклітинні каналці, якими виводяться продукти секреторної діяльності сероцитів. Частина секрету виходить з клітин через їхню апікальну поверхню. **Міоепітеліоцити**, або кошикоподібні клітини, мають відростки, якими охоплюють основи сероцитів. Скорочення відростків міоепітеліоцитів сприяє виведенню секрету з кінцевих секреторних відділів у систему вивідних проток.

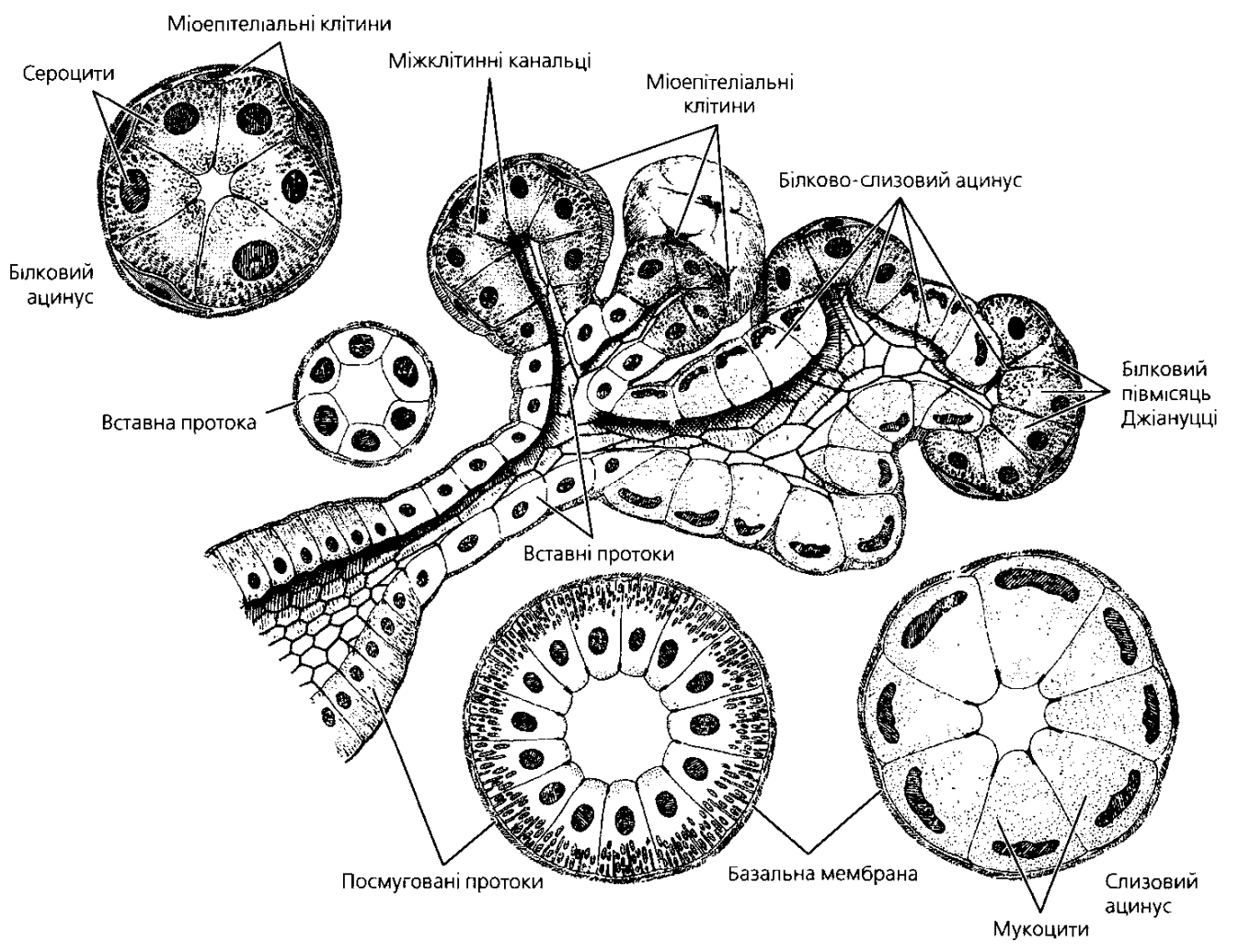
Змішані ацинуси підщелепної слинної залози мають дещо складнішу будову: в центральній частині розміщені мукоцити, на периферії їх охоплюють сероцити, останні оточені шаром міоепітеліальних клітин та базальною мембраною. **Мукоцити** – клітини конічної форми з широкою основою, світлою цитоплазмою, у якій є значна кількість гранул слизового секрету. Ядро мукоцита в результаті накопичення секреторних продуктів сплющується і зміщується у базальну частину клітини. У цитоплазмі мукоцитів добре розвинуті елементи гладкої та гранулярної ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі. До основи мукоцитів прилягають сероцити, які формують так звані **білкові півмісяці Джіануцці**. Клітини білкових півмісяців відрізняються від мукоцитів формою, базофільним забарвленням цитоплазми, центральним розміщенням ядра. Продуктом секреторної активності клітин півмісяців Джіануцці є лізоцим (мурамідаза), що має захисне значення. Виведенню секрету за межі ацинуса сприяють скорочення відростків міоепітеліальних клітин.

Система вивідних проток підщелепної залози включає вставні, посмуговані, міжчасточкові та загальну вивідну протоки. **Вставна протока** є продовженням кінцевого секреторного відділу. Вона побудована з одного шару плоских або кубічних клітин, що формують тонку епітеліальну трубку. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені міоепітеліальними клітинами веретеноподібної форми; останні вкриває базальна мембрана. В апікальній частині епітеліоцитів вставних проток можна виявити білкові секреторні гранули, з віком частина клітин вставних проток може перетворюватися на мукоцити. Наявність міоепітеліальних клітин у вставних протоках сприяє проштовхуванню секреторних продуктів у напрямку до посмугованих проток.

Посмуговані протоки – більші за калібром епітеліальні трубки, куди виводиться секрет кількох вставних проток. Стінка посмугованих проток утворена високими призматичними клітинами з ацидофільною цитоплазмою, зовні



A



B

Рис. 4.58. Великі слинні залози: **A** – топографія та макроморфологія трьох пар великих слинних залоз; **B** – схема будови великих слинних залоз

оточеними базальною мембраною. Переважна більшість епітеліоцитів посмугованих проток містить характерну базальну посмугованість, яка і дала назву протокам. Базальна посмугованість зумовлена наявністю глибоких інвагінацій базальної частини плазмолемми, між якими паралельними рядами залягають мітохондрії. Такі морфологічні особливості клітин посмугованих проток свідчать про їх участь в активному транспорті води та електролітів між протоковою системою й основною міжклітинною речовиною сполучнотканинної стромы слинної залози (рис. 4.62). На апікальній поверхні посмуговані епітеліоцити містять мікроборсинки. Крім клітин описаної структури до складу посмугованих проток входять келихоподібні клітини, а також клітини з електронно-щільними гранулами в цитоплазмі. З останніми пов'язана ендокринна функція слинних залоз. Клітини вставних, а також посмугованих проток, як і

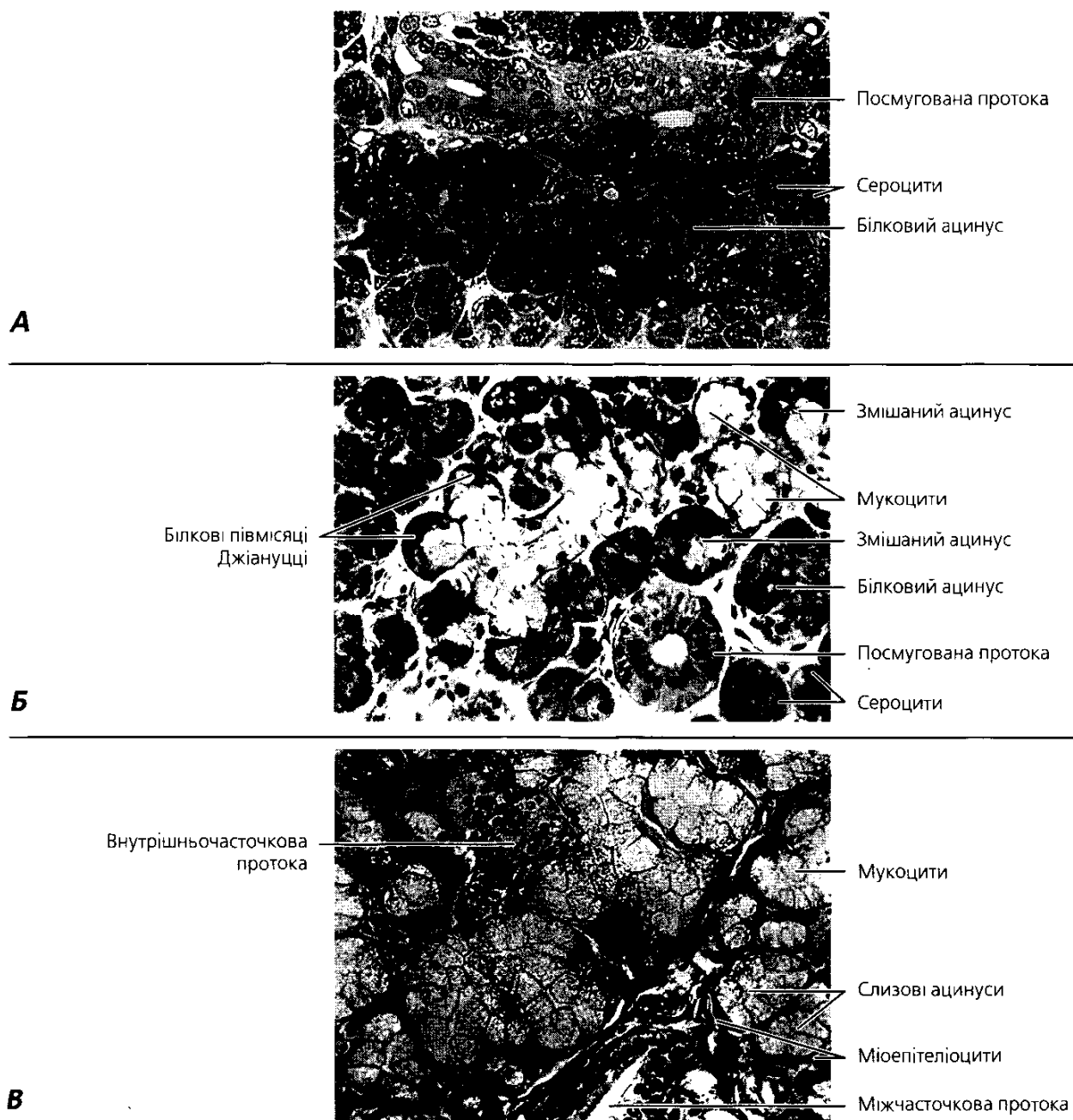


Рис. 4.59. Світлова мікроскопія великих слинних залоз: **A** – привушна залоза, $\times 360$; **Б** – підщелепна залоза, $\times 270$; **В** – під'язикова залоза, $\times 500$

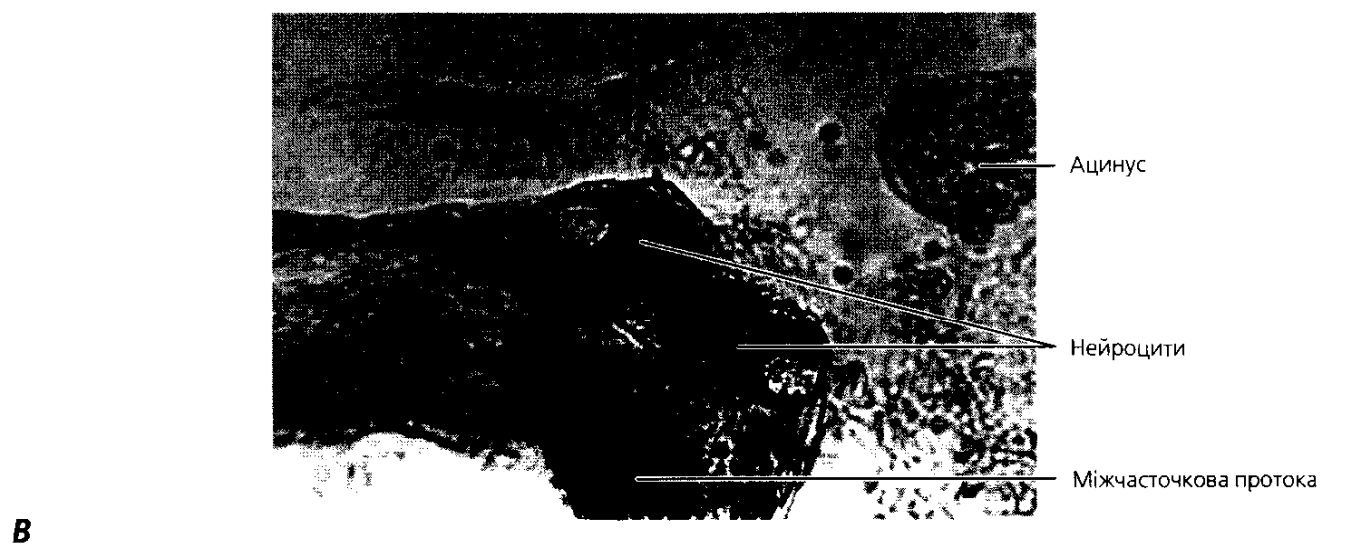
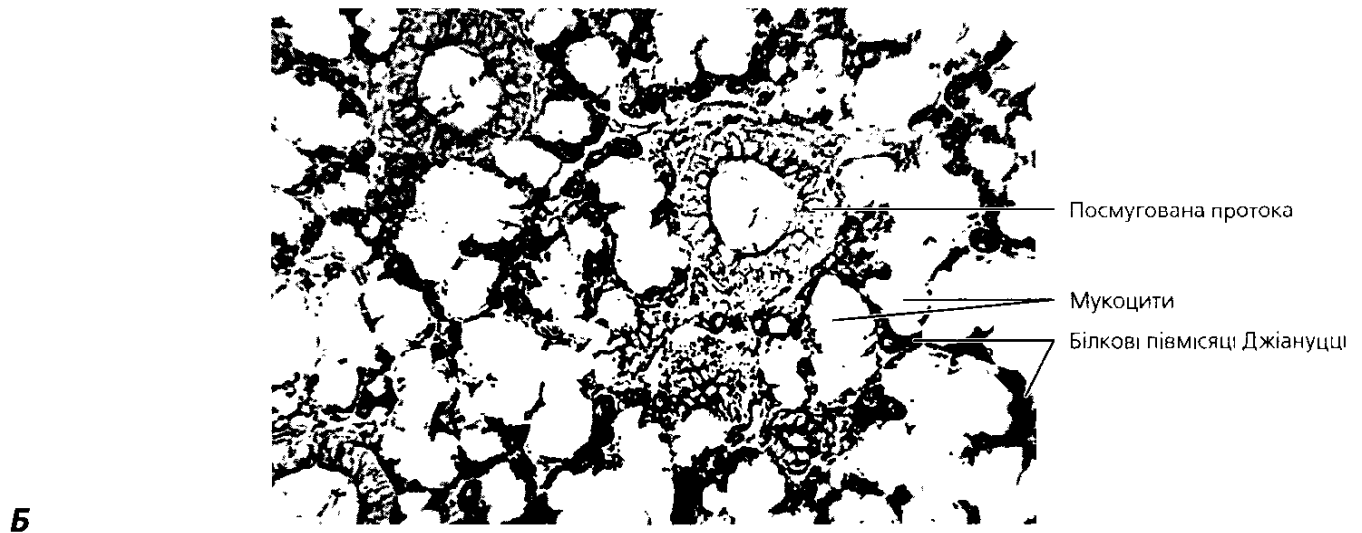
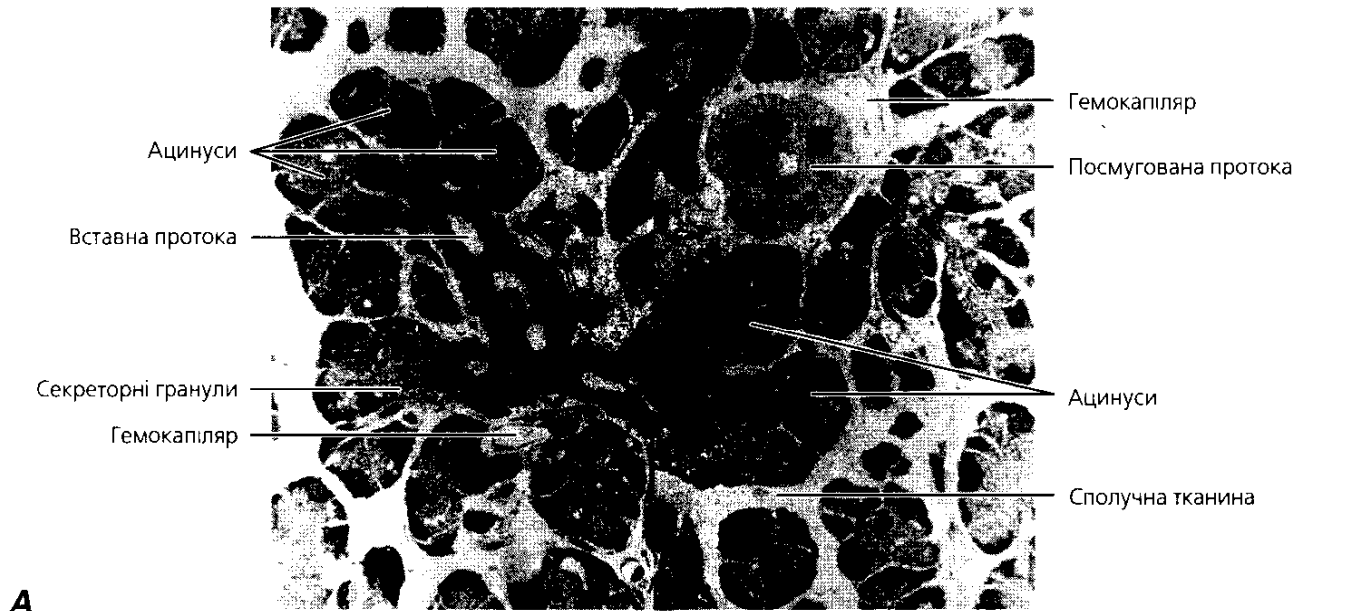


Рис. 4.60. Мікроморфологія підщелепної слинної залози: **A** – півтонкий зріз, фарбування толуїдиновим синім, $\times 800$; **B** – білкові півмісяці Джіануцці, вибіркоче виявлення лектином сочевиці, $\times 280$; **B** – нейрони інтрамурального ганглію, гістохімічна реакція з конканаваліном А

сероцити, продукують **секреторний компонент**, який у комплексі з IgA виконує захисну функцію у слині.

Міжчасточкові протоки збирають слину з посмугованих проток і вливаються у загальну протоку підщелепної залози. Стінка міжчасточкових проток утворена двошаровим призматичним, загальної протоки – багат шаровим плоским епітелієм. Від сполучнотканинної строми вивідні протоки залози відмежовані базальною мембраною. Загальна протока підщелепної слинної залози впадає у ротову порожнину на передньобічній поверхні вуздечки язика, поряд з протокою під'язикової залози.

Привушна слинна залоза (*glandula parotis*) – парний орган, розміщений у привушно-жувальній ділянці голови. Це складна розгалужена альвеолярна залоза з білковим типом секрету. Маса кожної залози 20–30 г, форма полігональна, розміри – 5x4x3 см. Сполучнотканинна капсула утворює вростання всередину органа, які ділять паренхіму залози на часточки. Кінцеві секреторні відділи білкові, за будовою нагадують аналогічні структурні компоненти підщелепної слинної залози: у центрі ацинуса знаходяться секреторні клітини – сероцити, на периферії розміщені міоепітеліальні клітини; зовні ацинус оточує базальна мембрана. До системи вивідних проток привушної слинної залози належать вставні, посмуговані, міжчасточкові та загальна вивідна протоки. Названі структури суттєво не відрізняються від аналогічних утворів підщелепної залози. Загальна вивідна протока привушної слинної залози проходить через щічний м'яз і впадає у присінок ротової порожнини на внутрішній поверхні щоки на рівні верхнього великого кутнього зуба.

Під'язикова слинна залоза (*glandula sublingualis*) – парний орган сплюснuto-еліпсоподібної форми, розміщений під слизовою оболонкою язикової ділянки, над діафрагмою рота. Маса кожної залози близько 5 г, розміри – 2x1x0,7 см. За будовою це складна розгалужена альвеолярно-трубчаста залоза зі слизово-білковим типом секрету. На відміну від підщелепної і привушної залоз, сполучнотканинна капсула навколо під'язикової залози слабо виражена. Паренхіма залози розділена сполучнотканинними перегородками на часточки. Кінцеві секреторні відділи під'язикової слинної залози утворені переважно мукоцитами. Незначна частина ацинусів містить також білкові півмісяці Джіануцці, клітини яких синтезують лізоцим – фермент, здатний розчиняти оболонку деяких видів бактерій. Основу ацинусів під'язикової слинної залози охоплюють відростки міоепітеліоцитів.

Вставні та посмуговані протоки у під'язиковій слинній залозі розвинені слабше порівняно з привушною та підщелепною залозами. Вивідні протоки під'язикових слинних залоз (протоки Ривінуса) впадають у ротову порожнину біля проток підщелепної залози вздовж під'язикової складки (рис. 4.58, А).

Порівнюючи привушну, підщелепну, та під'язикову слинні залози (рис. 4.62), слід звернути увагу на однотипність будови ацинусів привушної слинної залози (наявність у її складі лише білкових кінцевих секреторних відділів),

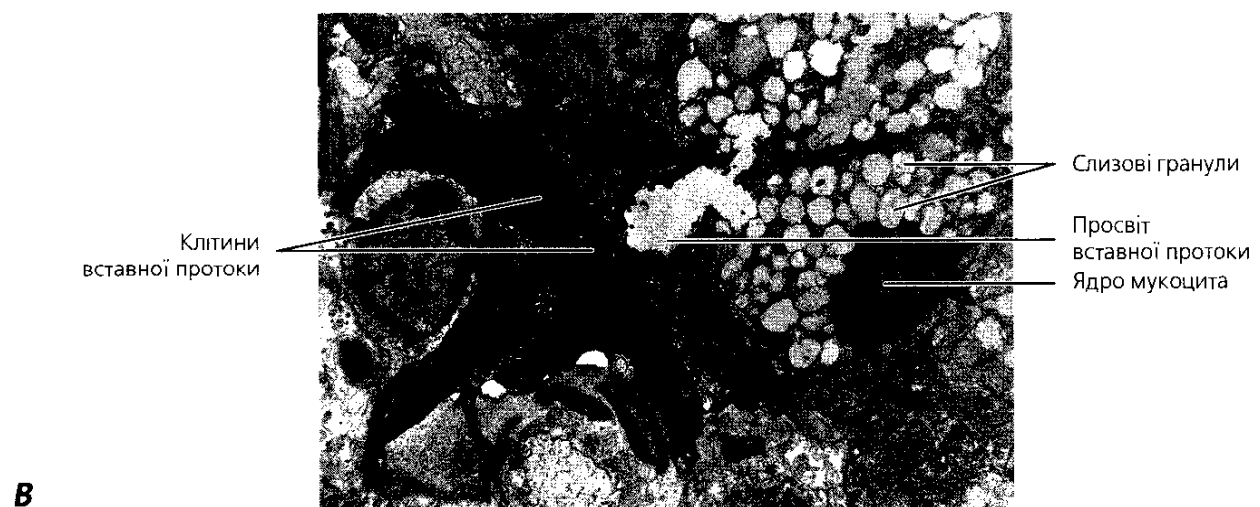
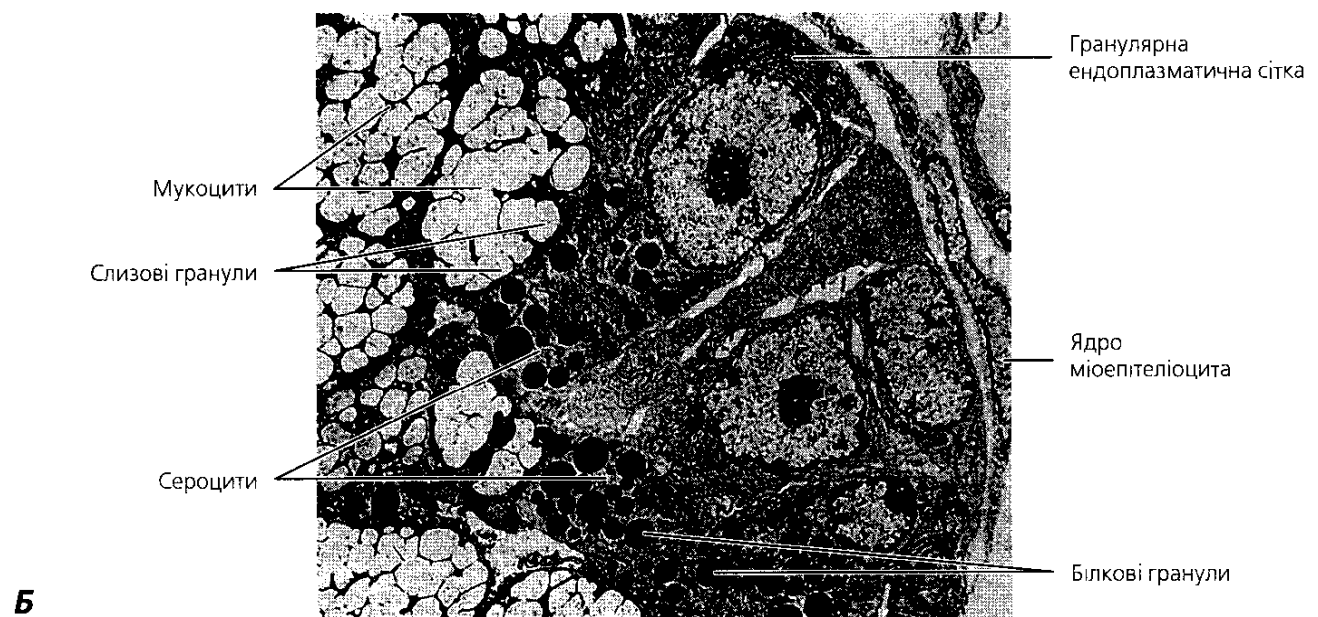
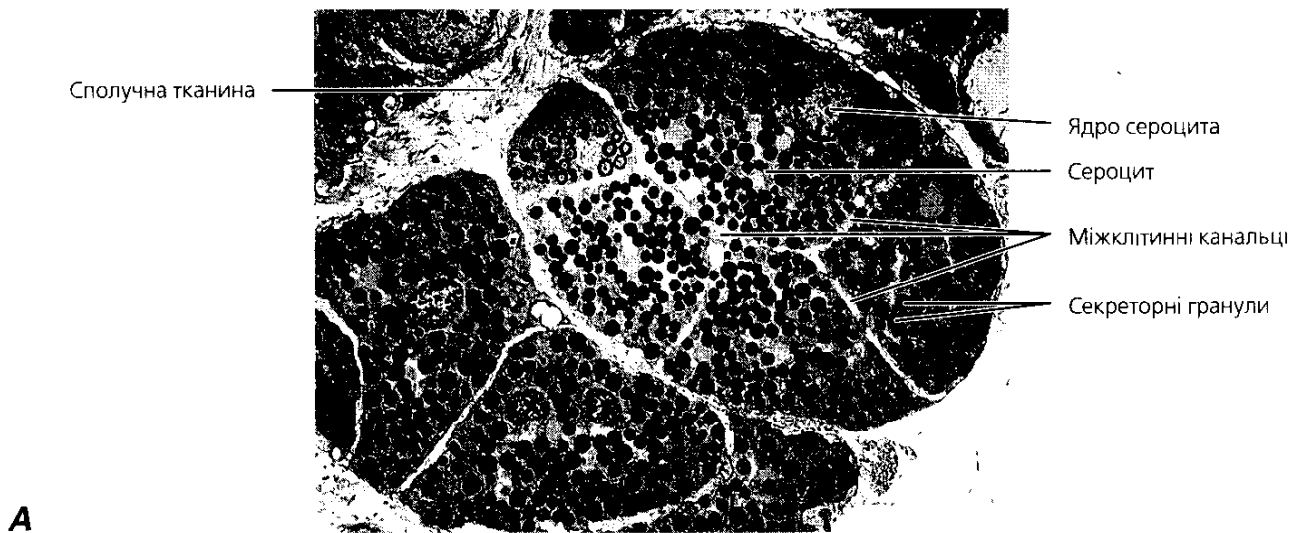


Рис. 4.61. Деталі ультраструктури великих слинних залоз: **A** – білковий ацинус привушної залози, $\times 2200$; **Б** – змішаний ацинус підщелепної залози, $\times 3500$. **B** – ділянки переходу ацинуса у вставну протоку, $\times 3000$

присутність двох типів ацинусів (білкових і змішаних, з переважанням білкових) у складі підщелепної залози і двох типів ацинусів (слизових і змішаних, з переважанням слизових) у під'язиковій слинній залозі.

Малі слинні залози – губні, щічні, піднебінні й язикові – за будовою належать до складних альвеолярних або альвеолярно-трубчастих розгалужених залоз. Кінцеві секреторні відділи губних і піднебінних залоз розміщені у товщі власної пластинки слизової оболонки та підслизовій основі, секреторні відділи щічних і язикових залоз залягають між пучками м'язових волокон відповідних органів ротової порожнини. Губні, щічні, піднебінні залози та залози кореня язика продукують слизово-білковий секрет, залози кінчика язика є білково-слизовими.

Морфогенез і регенерація слинних залоз. Усі слинні залози мають ектодермальне походження і розвиваються з багат шарового плоского епітелію ротової ямки зародка. На шостому–восьмому тижні ембріогенезу епітелій ротової ямки починає вrostати у прилеглу мезенхіму. Спочатку з'являються вивідні протоки, які поступово розгалужуються; термінальні ділянки вивідних проток перетворюються у кінцеві секреторні відділи. Першими на шостому тижні ембріогенезу починають розвиватися підщелепні слинні залози. На восьмому тижні ембріогенезу формуються привушні залози. Одночасно з орального відростка підщелепної залози відбруньковуються клітини, з яких будуть розвиватися під'язикові залози. Протягом третього місяця формується система вивідних проток, четвертий місяць ембріогенезу пов'язаний з виникненням кінцевих секреторних відділів, п'ятий місяць – з перетворенням мезенхіми, що оточує епітеліальні вrostання, у капсулу і сполучнотканинну строму слинних залоз. Процес формування кінцевих секреторних відділів полягає в ослизненні (секреції за слизовим типом) термінальних відділів протокової системи. Спершу секреція усіх трьох великих слинних залоз відбувається за слизовим типом і лише після народження дитини (а для привушної залози – після другого року життя) до слизу починає поступово приєднуватися ферментовмісний білковий секрет.

Морфофункціональні характеристики великих слинних залоз протягом життя людини змінюються. Так, привушна залоза до двох і після 80 років виробляє секрет слизового типу. Повне формування цієї залози завершується до 20 років, після 40 років починається її інволюція. При цьому зростає вміст сполучнотканинних компонентів, адипоцитів, сероцити поступово заміщуються мукоцитами. Підщелепна слинна залоза остаточно формується до 25 років, після 50 років проходить її інволюція. Регенерація епітеліальних елементів великих слинних залоз здійснюється за рахунок проліферації малодиференційованих клітин, локалізованих у складі вставних проток з їх наступним пересуванням як у напрямку ацинусів, так і протокової системи.

Підшлункова залоза (*pancreas*) (рис. 4.63, 4.64, 4.65) – орган масою 60–120 г, розміщений у заочеревинному просторі, на рівні другого поперекового хребця. Форма залози молоткоподібна, розміри 29х3х3 см. Підшлункова залоза складається з екзокринної й ендокринної частин. Екзокринна частина про-

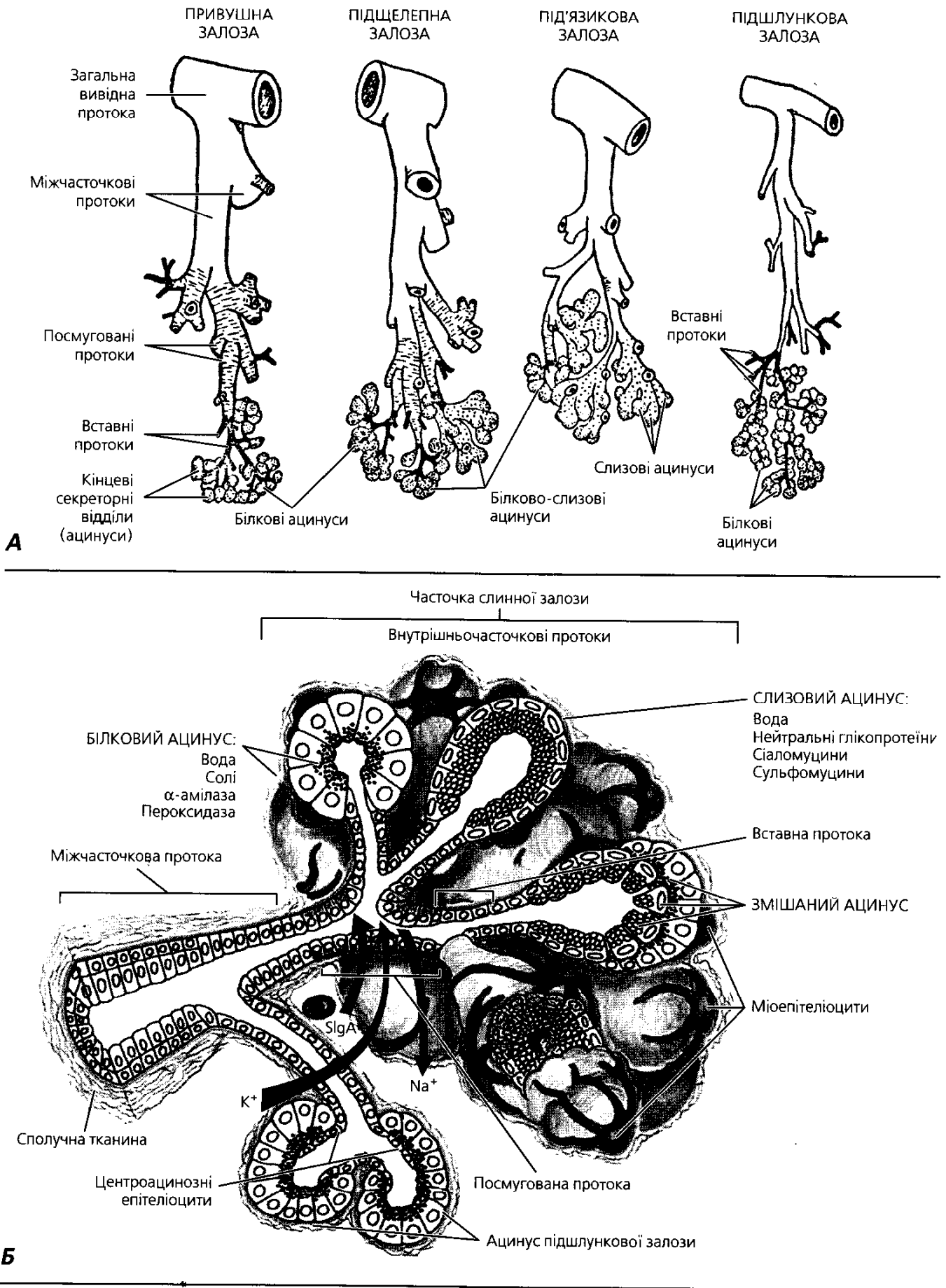


Рис. 4.62. Порівняльна гістфізіологія великих слинних та підшлункової залоз: **А** – тривимірна реконструкція структурних елементів залоз; **Б** – функціональні особливості різних типів залозистих ацинусів та сегментів протокової системи

дукує панкреатичний сік, що містить травні ферменти (трипсин, ліпазу, амілазу та інші), які надходять у дванадцятипалу кишку і беруть участь у розщепленні білків, жирів і вуглеводів. Ендокринна частина синтезує гормони, які надходять у кров і регулюють вуглеводний, білковий і жировий обмін.

Екзокринна (зовнішньосекреторна) частина підшлункової залози складає 97% маси органа і є складною трубчасто-альвеолярною залозою. За структурою подібна до привушної залози, але не містить посмугованих проток і має дещо іншу структуру секреторних відділів (рис. 4.62). Зовні підшлункова залоза вкрита тонкою сполучнотканинною капсулою, яка зрощена з вісцеральним листком очеревини. Від капсули вглиб залози врастають сполучнотканинні перегородки, які ділять її паренхіму на часточки. У сполучнотканинній стромі розташовані кровоносні судини, нерви, ганглії, нервові закінчення та вивідні протоки залози.

Структурно-функціональною одиницею екзокринної частини підшлункової залози є **панкреатичний ацинус**, який включає кінцевий секреторний відділ і вставну протоку (рис. 4.64, 4.65). Вставні протоки продовжуються у внутрішньо-часточкові, міжчасточкові протоки і загальну панкреатичну протоку, яка впадає у дванадцятипалу кишку. Панкреатичний ацинус має форму мішечка розмірами 100–150 мкм. Він складається з 8–12 великих секреторних клітин — екзокринних панкреатоцитів або ациноцитів і кількох плоских клітин вставної протоки.

Екзокринні панкреатоцити мають форму конуса зі звуженою верхівкою та широкою основою, що лежить на базальній мембрані. Плазмолема базальної поверхні клітин утворює складки, апікальної — мікроворсинки. На бічних поверхнях клітин розташовані контакти у вигляді замикальних пластинок та десмосом. Ядра багаті на хроматин, містять одно-два ядерця і локалізовані у базальній частині клітини. Базальна частина клітини містить добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, у якій здійснюється синтез ферментів панкреатичного соку. Ця частина клітини завдяки наявності великої кількості РНК фарбується базофільно і має назву гомогенної зони. Апікальна частина клітини містить ацидофільні гранули і фарбується оксифільно. Ця зона має назву зимогенної зони завдяки наявності секреторних гранул діаметром до 80 нм, що містять ферменти в неактивній формі так званого зимогена. Над'ядерна частина клітини містить добре розвинений комплекс Гольджі. Мітохондрії розсіяні по всій цитоплазмі, але здебільшого локалізуються під цитолемою і навколо комплексу Гольджі.

Секреторна діяльність ациноцитів здійснюється циклічно. Секреторний цикл складається із фази поглинання вихідних речовин, синтезу секрету, нагромадження його і виведення за мерокриновим типом. Середня тривалість циклу 1,5–2 год, але залежно від фізіологічних потреб організму цикл може скоротитися або продовжитися. Панкреатична секреція контролюється гормонами секретином та холецистокініном (панкреозиміном), що продукуються І-клітинами у відповідь на харчову стимуляцію. Під дією секретину клітини вставних проток виділяють панкреатичний сік рідкої консистенції, з високим

вмістом води та іонів бікарбонату, що нейтралізують кислі складники шлункового соку, які разом із хімуsom (частково перетравленими харчовими масами) потрапляють у дванадцятипалу кишку. Після цього під впливом холецистокініну стимулюється секреція ациноцитами зимогенних гранул і виділення панкреатичного соку, збагаченого проферментами, які у просвіті дванадцятипалої кишки перетворюються на ферменти, здатні розщеплювати білки, жири, вуглеводи та нуклеїнові кислоти.

Вставні протоки зливаються з утворенням внутрішньочасткових і міжчасточкових проток, які, у свою чергу, впадають у загальну панкреатичну протоку, що проходить через увесь орган від хвоста до головки і разом із загальною жовчною протокою впадає у дванадцятипалу кишку. Міжчасточкові і загальна панкреатична протоки вистелені високим стовпчастим епітелієм, навколо якого лежить шар сполучної тканини. Епітеліальне вистелення загальної панкреатичної протоки містить значну кількість келихоподібних клітин – продуцентів слизу.

Ациноцити виводять секрет у вставну протоку, стінка якої утворена плоскими клітинами. Розрізняють три варіанти взаємовідношень між кінцевим секреторним відділом і вставною протокою:

- 1) вставна протока відходить від секреторного відділу, як у привушній залозі;
- 2) вставна протока прилягає до ациноцитів збоку і має з ними спільну базальну мембрану;
- 3) вставна протока заходить всередину ацинуса, контактуючи з апікальною поверхнею ациноцитів.

В останньому випадку клітини вставної протоки мають назву **центроацинозних клітин**. Центроацинозні клітини мають плоску форму, овальне ядро, оточене вузьким шаром світлої, бідної на органели цитоплазми.

Клітини вставної протоки разом із центроацинозними клітинами секретують у просвіт іони бікарбонату. Цей важливий компонент панкреатичного

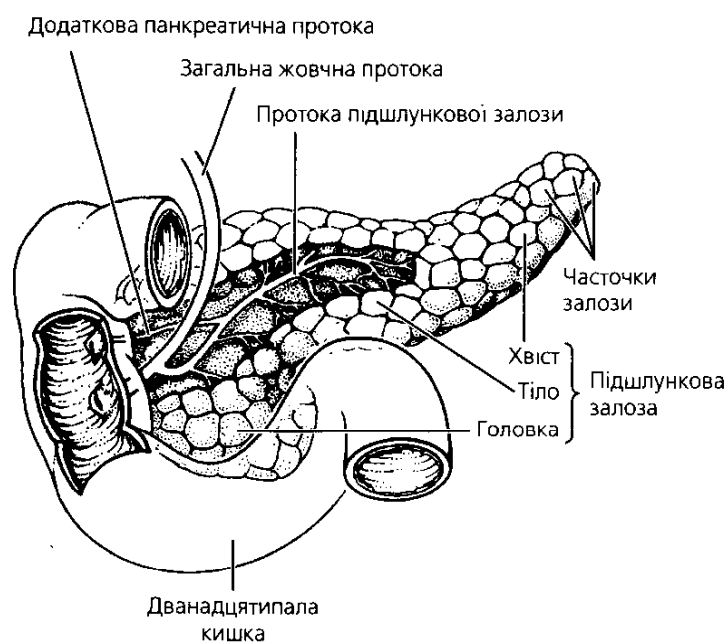


Рис. 4.63. Загальний план будови та топографія підшлункової залози

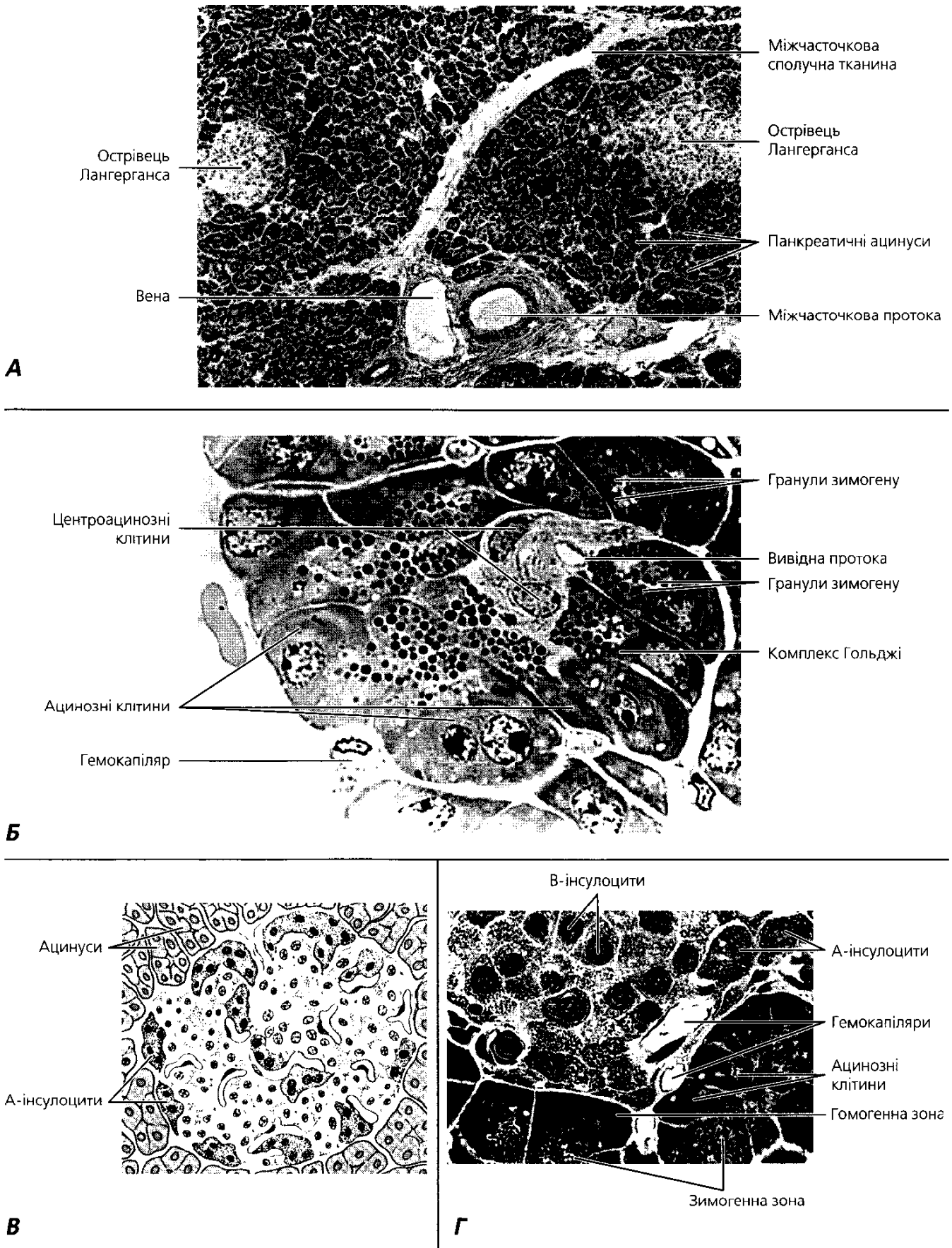


Рис. 4.64. Світлова мікроскопія підшлункової залози: **А** – загальний план будови, $\times 80$; **Б** – панкреатичний ацинус з двома центроацинозними клітинами, $\times 1200$; **В** – схема острівця Лангерганса з прилеглими панкреатичними ациносами; **Г** – взаємовідношення частини острівця Лангерганса з двома прилеглими панкреатичними ациносами, $\times 1100$

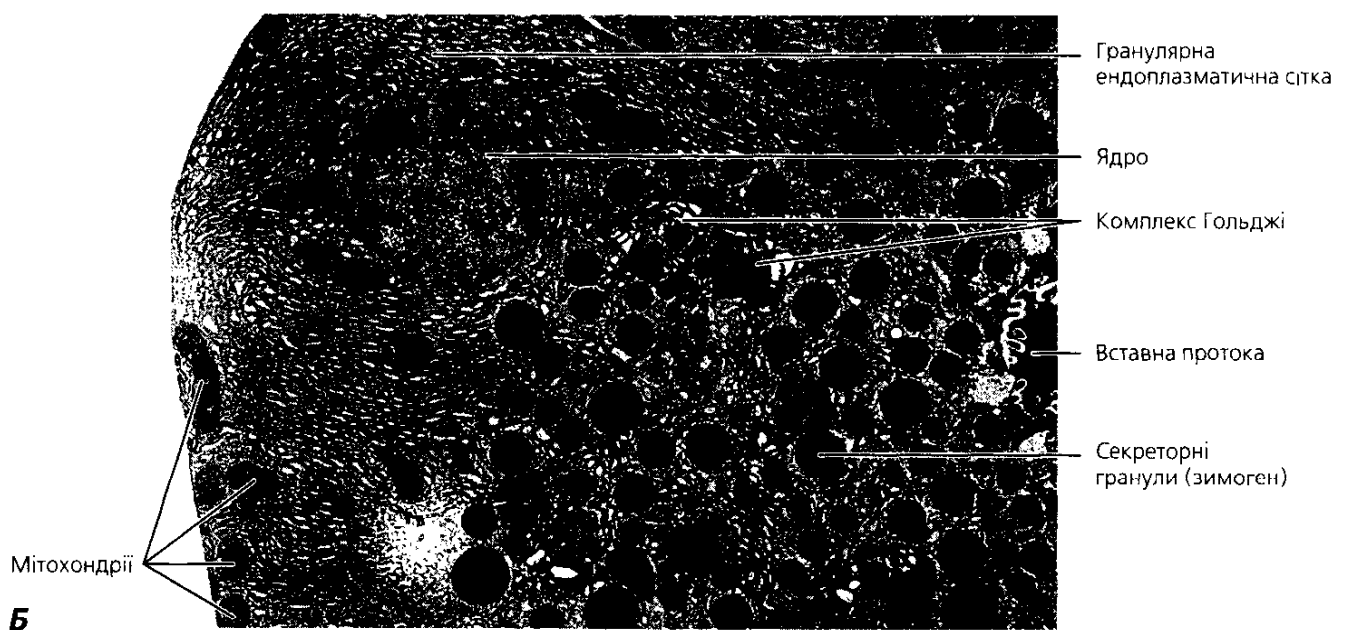
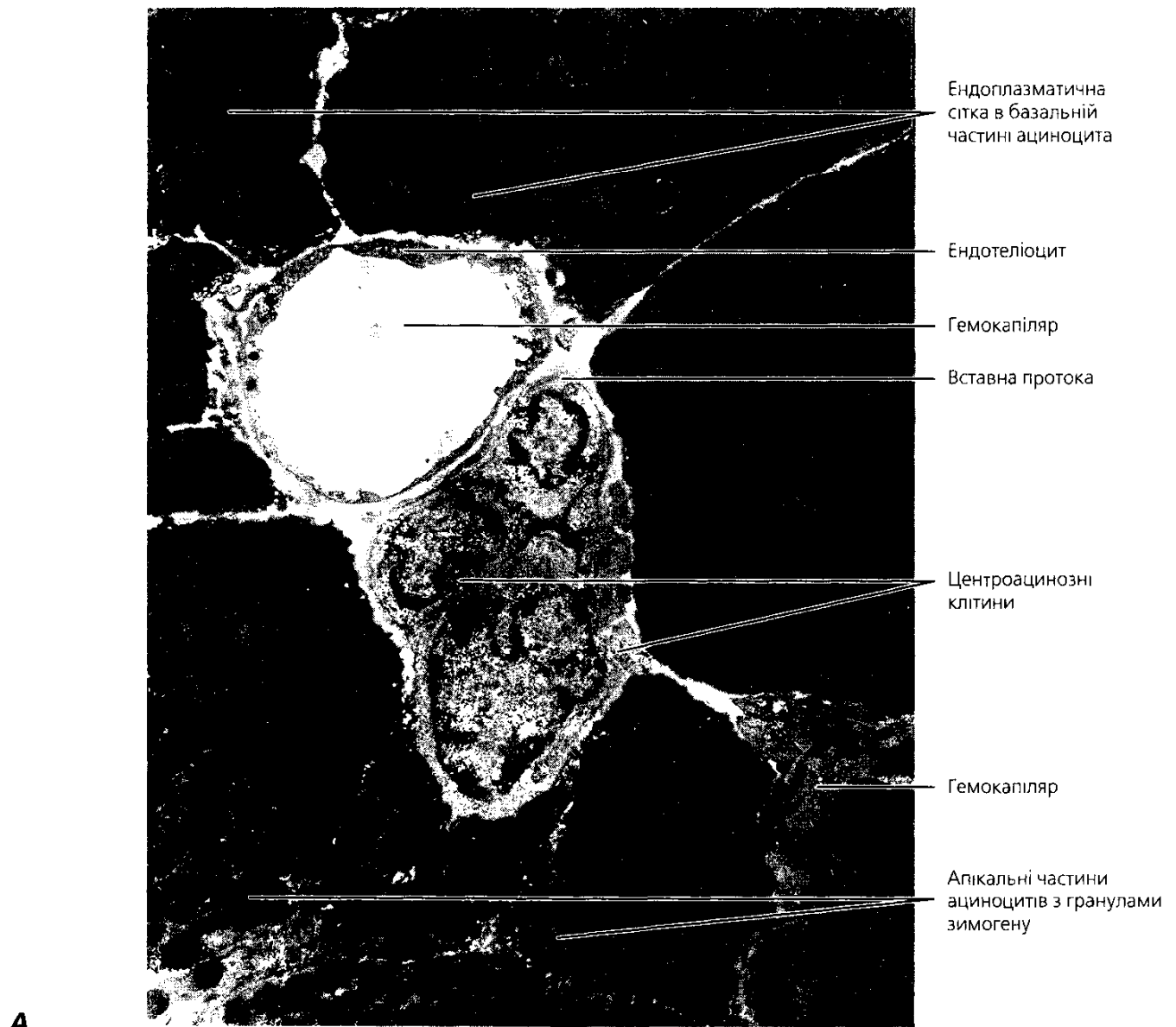


Рис. 4.65. Електронна мікроскопія екзокринної частини підшлункової залози: **A** — частина ацинуса зі вставною протокою, $\times 4000$; **Б** — ацинозна клітина, $\times 5500$

соку забезпечує нейтралізацію кислого вмісту шлунка, який потрапляє в дванадцятипалу кишку.

Внутрішньочасточкові протоки вистелені одношаровим кубічним епітелієм, клітини якого містять великі ядра. Навколо проток розташована пухка сполучна тканина, в якій є кровоносні капіляри та нервові волокна. Міжчасточкові протоки лежать у сполучнотканинних септах між часточками і зливаються у загальну протоку залози, яка проходить через орган від хвоста до головки і впадає разом із спільною жовчною протокою у дванадцятипалу кишку. Усі ці протоки мають слизову оболонку, яка складається з високого призматичного епітелію і власної сполучнотканинної пластинки.

У ділянці впадіння загальної протоки підшлункової залози в дванадцятипалу кишку циркулярно розташовані пучки гладком'язових клітин утворюють сфінктери. Епітелій проток містить келихоподібні екзокриноцити, що продукують слиз, а також ендокриноцити (так звані І-клітини), які виробляють гормони панкреозимін та холецистокінін. Вони стимулюють секрецію ациноцитів підшлункової залози і виділення жовчі печінкою. Власна пластинка проток містить дрібні слизові залози.

Ендокринна частина підшлункової залози становить близько 3% від маси всього органа і має вигляд невеликих скупчень клітин — так званих панкреатичних острівців, які розташовані у часточках залози між панкреатичними ацинусами (рис. 4.64). Панкреатичні острівці вперше описав Пауль Лангерганс у 1869 р., тому їх також називають острівцями Лангерганса. Панкреатичних острівців більше у хвості і менше в головці залози (у дорослих — у 4 рази, в дітей — у 6 разів). Загальна кількість острівців у всій залозі може коливатися від 200 тис. до 2 млн. Форма острівців здебільшого округла або овальна, але можуть траплятися острівці зірчастої та стрічкоподібної форми. Середній діаметр їх — 100–300 мкм. Острівець вкритий тонкою сполучнотканинною оболонкою, яка може бути несучільною.

Острівці Лангерганса складаються з ендокринних клітин — **інсулоцитів**, між якими локалізовані гемокапіляри фенестрованого типу, оточені перикапілярними просторами. Інсулярні гормони насамперед потрапляють у цей простір, а потім через стінку капілярів — у кров. Інсулоцити, на відміну від ацинозних клітин, мають менші розміри. Цитоплазма їх фарбується звичайними гістологічними барвниками дуже слабо, і тому острівці виглядають на таких препаратах світлими на тлі темної екзокринної паренхіми. У цитоплазмі інсулоцитів помірно розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, добре — комплекс Гольджі, мітохондрії. Найхарактернішою рисою цих клітин є наявність секреторних гранул, за властивостями яких інсулоцити поділяють на чотири основних різновиди: В-клітини (базофільні), А-клітини (ацидофільні), D-клітини (дендритні), F-клітини (табл. 29).

В-інсулоцити становлять основну масу клітин острівців (70–75%). Вони здебільшого розташовані у їх центрі. Базофільні гранули цих клітин діаметром близько 275 нм, не розчинні у воді, але добре розчиняються у спирті, вони

специфічно фарбуються альдегід-фуксином у фіолетовий колір. Вміст гранули відокремлений широким світлим обідком від її мембрани. Ці гранули містять синтезований В-клітинами гормон інсулін. Основна дія інсуліну полягає у збільшенні проникності клітинних мембран гепатоцитів, адипоцитів, гладком'язових клітин, посмугованих м'язових волокон для глюкози, що присутня у плазмі крові, внаслідок чого глюкоза може засвоюватися ними. Тому одним з найбільш яскравих ефектів інсуліну є його гіпоглікемічна дія. У разі нестачі інсуліну клітини не можуть споживати глюкозу, рівень її у крові різко підвищується, і глюкоза потрапляє в сечу. В останні роки показано, що В-клітини синтезують також гормон амелін. Він міститься в тих же гранулах, що й інсулін, і також бере участь у регуляції вуглеводного обміну.

А-інсулоцити становлять 20–25% маси острівців, займають здебільшого периферійне положення. Розміри їх більші, ніж у В-клітин, ядра бідніші на гетерохроматин. Гранули А-клітин не розчинні у спирті, але розчинні у воді. Вони є оксифільними – фарбуються кислим фуксином у червоний колір. Розмір гранул – 230 нм, їх щільний вміст відокремлений від мембрани вузьким світлим обідком. Гранули А-клітин містять гормон глюкагон, який є антагоністом інсуліну. Під впливом глюкагону глікоген у тканинах, зокрема у печінці, розпадається до глюкози і рівень останньої у крові підвищується.

D-інсулоцити, яких в острівцях міститься 5–10%, мають зірчасту форму, гранули діаметром 325 нм без обідка. Продукують гормон соматостатин, що гальмує виділення інсуліну та глюкагону А- і В-клітинами, а також пригнічує синтез ферментів ациноцитами підшлункової залози. **F-інсулоцити** мають полігональну форму, зерна в них дуже дрібні (140 нм). Кількість цих клітин в острівцях складає 1–5%. Вони продукують панкреатичний поліпептид, фізіологічна функція якого досі не з'ясована.

Крім екзокринних (ацинозних) та ендокринних (інсулярних) клітин у часточках підшлункової залози описаний ще один тип секреторних клітин – так звані проміжні, або ацинозно-інсулярні, клітини. Вони розташовуються гру-

Таблиця 29. Типи клітин в острівцях підшлункової залози людини

Тип клітин	Вміст, %	Цитотопографія	Гормони, що продукуються	Функції гормонів
A	20–25 %	Переважає на периферії острівців	Глюкагон	Забезпечує активацію глікогенолізу та ліполізу; підвищує рівень глюкози в крові
B	70–75 %	У центральній частині острівців	Інсулін	Знижує рівень глюкози в крові; активує утворення глікогену в тканинах
D	5–10%	У різних частинах острівців	Соматостатин	Пригнічує вивільнення гормонів острівців підшлункової залози завдяки локальній паракринній дії
F	Поодинокі, 1–5%	У різних частинах острівців	Панкреатичний поліпептид	Недостатньо вивчена

пами навколо острівців серед екзокринної паренхіми. Характерна ознака цих клітин – наявність у цитоплазмі гранул двох типів – великих зимогенних, при-таманних ацинозним клітинам, і дрібних, типових для А-, В- або D-інсулоцитів. Існує думка, що ці клітини виділяють у кров трипсиноподібні ферменти, які забезпечують вивільнення інсуліну з проінсуліну, а також низку гормонів.

Розвиток. Підшлункова залоза розвивається у кінці третього тижня ембріогенезу з ендодерми у вигляді дорсального і вентрального виростів стінки тулубової кишки. На третьому місяці панкреатичний зачаток диференціюється на екзокринні та ендокринні відділи. Останні спочатку мають вигляд бруньок на вивідних протоках, від яких потім відокремлюються як острівці.

Печінка (*hepar*) – найбільша залоза організму (у дорослої людини її маса становить близько 1,5–2 кг). Вона розміщена у правому підребер'ї під куполом діафрагми, найчастіше має трикутні обриси, її розміри становлять приблизно 30x20x15 см. Печінка виконує ряд життєво важливих функцій. Так, життєво необхідною функцією печінки є дезінтоксикаційна (або сечовиноутворювальна), яка полягає в утворенні нешкідливої сечовини з токсичних азотистих продуктів білкового обміну, що надходять у печінку з кров'ю від кишки. Крім того, у печінці відбувається інактивація гормонів, біогенних амінів, а також низки лікарських препаратів. Печінка бере участь у захисних реакціях організму. Клітини печінки синтезують так званий секреторний компонент, який у комплексі з IgA, захопленим ними з крові, транспортується у склад жовчі і проявляє захисну активність у кишці. У печінці синтезується глікоген, який є головним джерелом підтримання постійного рівня глюкози у крові. Тут також утворюються білки плазми крові: фібриноген, альбумін, протромбін тощо. Як травна залоза печінка продукує жовч, необхідну для емульгування жирів. Велику роль вона відіграє в обміні холестерину, заліза. У печінці нагромаджуються жиророзчинні вітаміни – А, D, Е, К та ін. В ембріональному періоді печінка виконує роль кровотворного органа. Крім того, цей орган виконує також ендокринну функцію, продукуючи білкові гормони соматомедини, які є посередниками гіпофізарного соматотропіну і стимулюють ріст кісток і м'язів.

Печінка вкрита сполучнотканинною капсулою, з якою щільно зрощений вісцеральний листок очеревини. Структурною і функціональною одиницею печінки, згідно з класичними уявленнями, є печінкова часточка. **Класичну печінкову часточку** можна уявити собі у вигляді двох шестигранних пірамід, що прилягають одна до одної своїми основами (рис. 4.66). Найбільша ширина часточки складає близько 1,5 мм, висота – 10–15 мм. У печінці налічується близько 500 тисяч часточок. У печінці людини часточки відокремлені одна від одної лише у ділянках, де проходять судини (так звані портальні тракти), оточені невеликою кількістю сполучної тканини. Отже, у печінці людини, де в нормі сполучної тканини дуже мало, часточки до певної міри є уявною структурою, на відміну від печінки деяких тварин, наприклад, свійської свині, де часточки відокремлені виразними прошарками сполучної тканини і їх можна добре розрізнити.

Кровоносна система печінки тісно пов'язана з її будовою. Особливістю кровопостачання печінки є те, що вона отримує кров з двох судин, які входять у її ворота. Це ворітна вена та печінкова артерія. Ворітна вена збирає кров від усіх непарних органів черевної порожнини і приносить у печінку речовини, що всмокталися у кишках і є необхідними для її життєдіяльності. Печінкова артерія несе від аорти кров, багату на кисень. Ці дві судини розташовані поруч і розгалужуються на дрібніші судини: часткові, сегментарні, міжчасточкові, навколочасточкові вени та артерії. **Міжчасточкові артерії та вени** супроводжуються **жовчними протоками** і разом утворюють так звані **печінкові тріади**. Поряд з ними проходять також нервові волокна та лімфатичні судини (рис. 4.67).

Міжчасточкові вени та артерії йдуть уздовж бічних граней часточок, а навколочасточкові, що відходять від них, оперізують часточки на різних рівнях. Міжчасточкові й навколочасточкові вени є типом вен із слабкорозвиненою м'язовою оболонкою, і лише в місцях розгалужень у стінці цих судин є скупчення м'язових клітин, які утворюють сфінктери. Відповідні їм артерії належать до судин м'язового типу. Артерії здебільшого у кілька разів менші за діаметром, ніж відповідні їм вени.

Від навколочасточкових вен та артерій всередину часточок врастають вхідні артеріоли і венули, які на периферії часточок зливаються, утворюючи синусоїдні капіляри, по яких тече мішана кров у напрямку від периферії до центру часточок. Синусоїдні капіляри мають діаметр до 30 мкм і несущільну базальну мембрану. Вони проходять між тяжами печінкових клітин — печінковими пластинками, в радіальному напрямку і зливаються в **центральну вену**, яка розташована у центрі печінкової часточки.

Кров із часточок впадає у **збірні, або підчасточкові, вени**. Збірні вени, подібно до міжчасточкових, розміщені між часточками, але не супроводжуються артеріями та жовчними протоками. За цією ознакою вони відрізняються від міжчасточкових вен. Центральні й збірні вени — судини безм'язового типу. Збірні вени, зливаючись, утворюють притоки печінкових вен, які в кількості трьох-чотирьох виходять із печінки і впадають у нижню порожнисту вену. Притоки печінкових вен мають добре розвинені сфінктери, за допомогою яких регулюється відплив крові від часточок і печінки в цілому.

Отже, синусоїдні гемокапіляри в печінці розташовані між двома венозними системами — ворітної вени (навколочасточкові вени) та печінкових вен (центральні вени). Сукупність синусоїдних капілярів називають чудесною венозною капілярною сіткою печінки. Унаслідок того що печінка містить велику кількість гемокапілярів з широким діаметром, кров тече у часточках дуже повільно. Це сприяє здійсненню обмінних процесів між кров'ю і клітинами печінки. Крім того, у судинах печінки може депонуватися значна маса крові.

Печінкові часточки (рис. 4.67, 4.68, 4.69) побудовані з печінкових пластинок (або трабекул, або балок) та синусоїдних гемокапілярів. **Печінкові пластинки**, як і розташовані між ними капіляри, йдуть у радіальному напрямку — від периферії до центра часточки, де міститься центральна вена. Стінка капілярів

вистелена ендотеліальними клітинами, між якими розсіяні численні **зірчасті макрофаги (клітини Купфера)**. Це клітини моноцитарного походження, належать до макрофагічної системи. Завдяки наявності клітин Купфера печінка здатна знешкоджувати мікроби та інші сторонні частинки. Під час реалізації захисних реакцій клітини Купфера втрачають зв'язок зі стінкою капіляра, перетворюючись на вільні макрофаги.

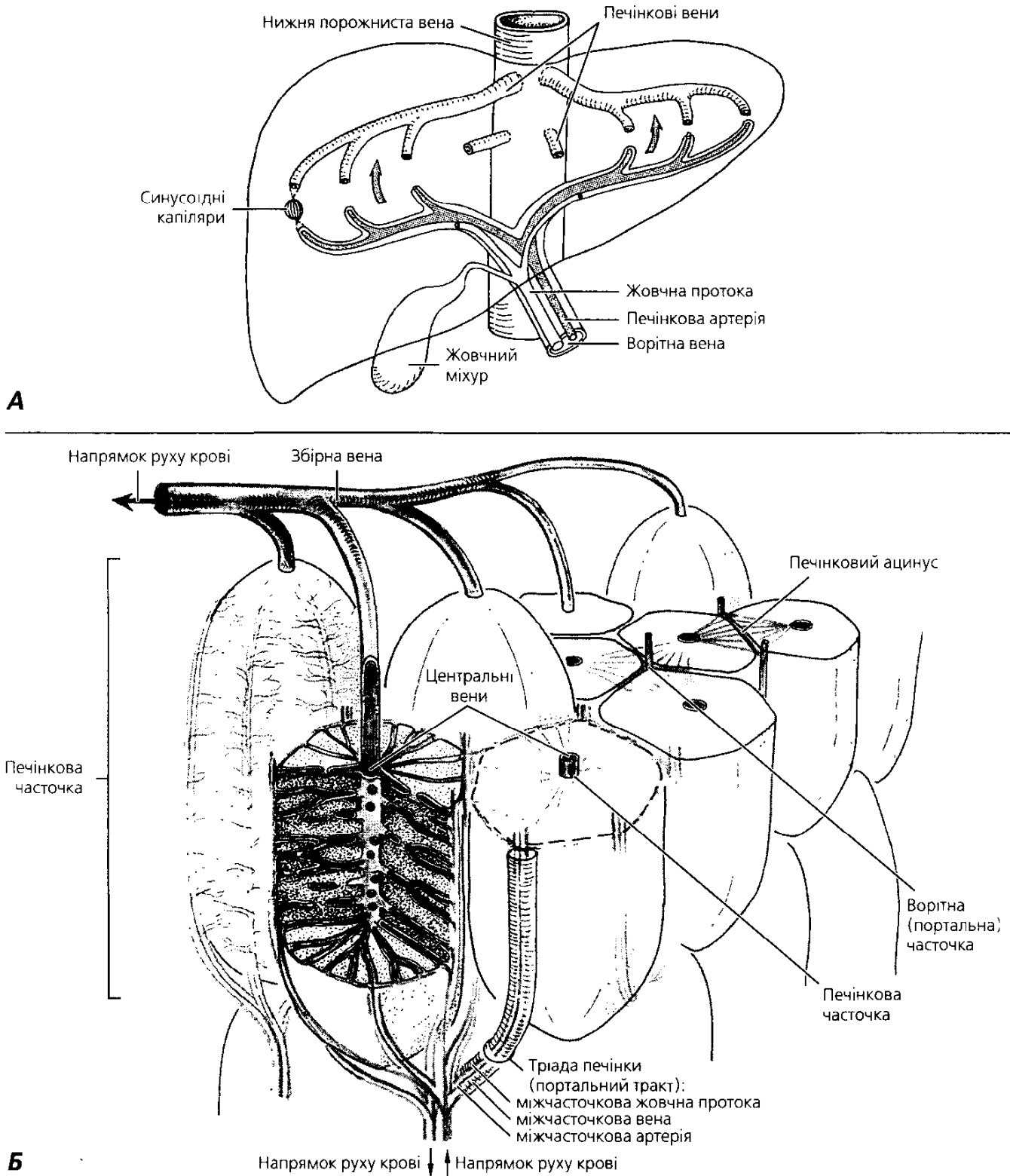
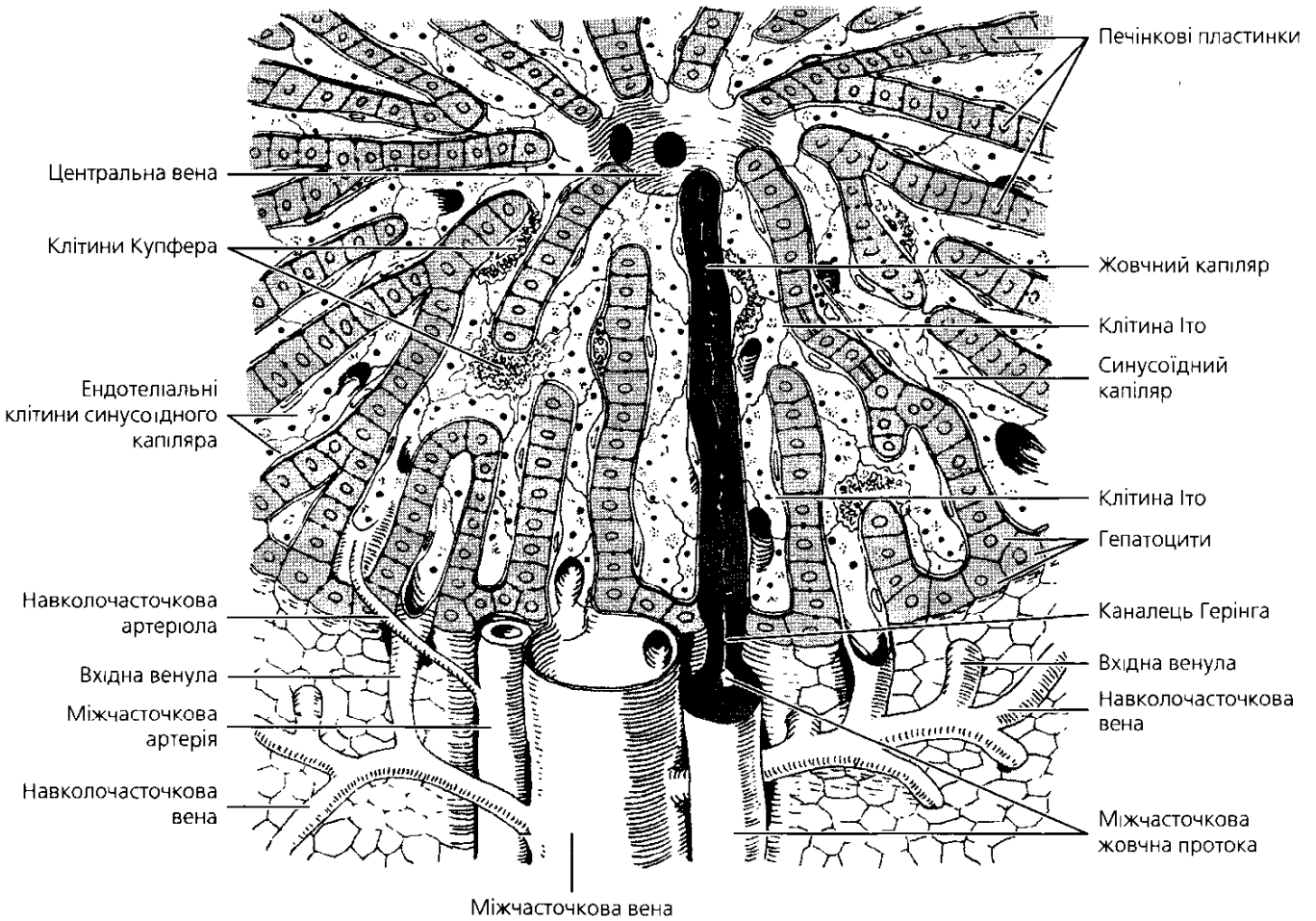
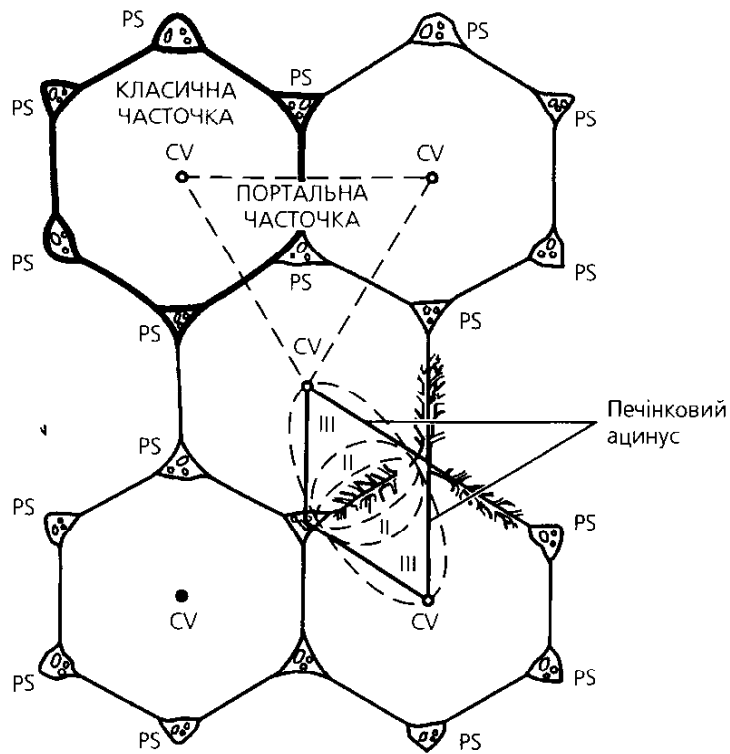


Рис. 4.66. Печінка: **А** – загальні обриси та особливості кровопостачання; **Б** – структурна організація печінки: класичні часточки, портальні часточки і печінкові ацинуси



А



Б

Рис. 4.67. Будова печінки: **А** – тривимірна реконструкція фрагменту класичної печінкової часточки; **Б** – схематичне відтворення концепцій класичної часточки, портальної часточки та печінкового ацинуса з трьома зонами кровопостачання (I, II, III): CV, центральна вена; PS, ворітний простір (тріади печінки)

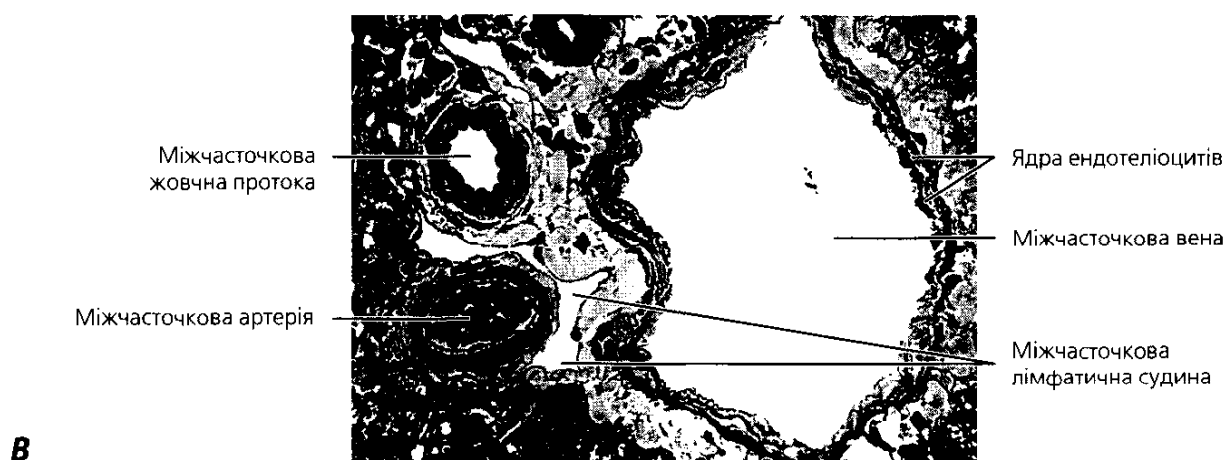
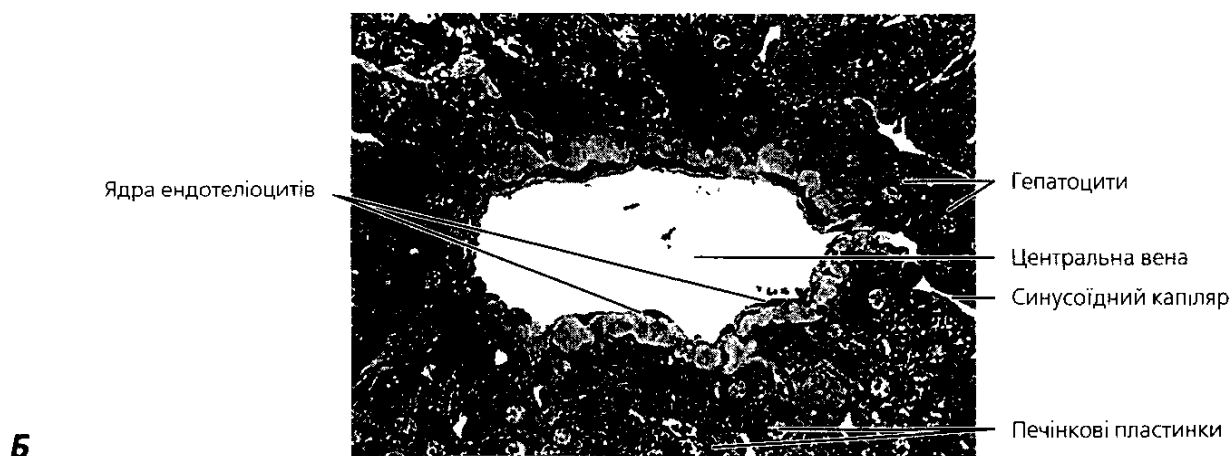
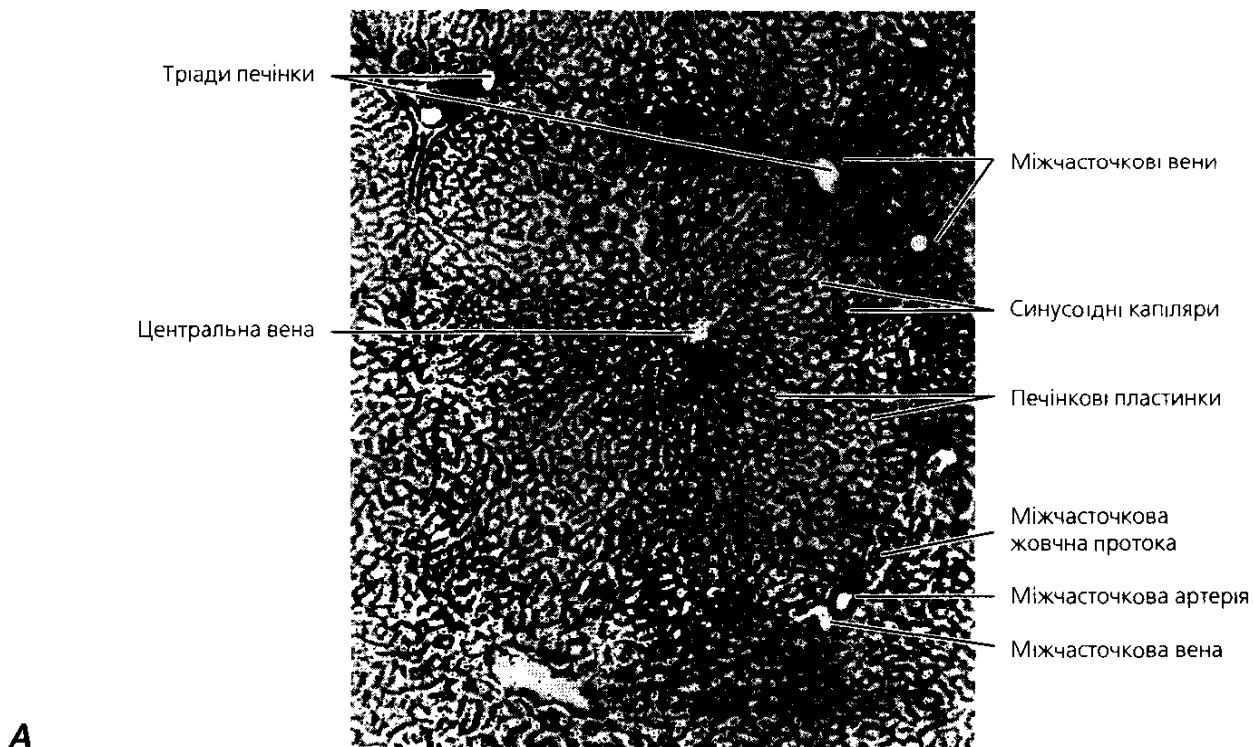


Рис. 4.68. Світлова мікроскопія печінки людини: **A** – напівсхематичне відтворення класичної часточки, $\times 70$; **B** – ділянка центральної вени, $\times 170$; **B** – ворітний простір з триадою печінки, $\times 250$

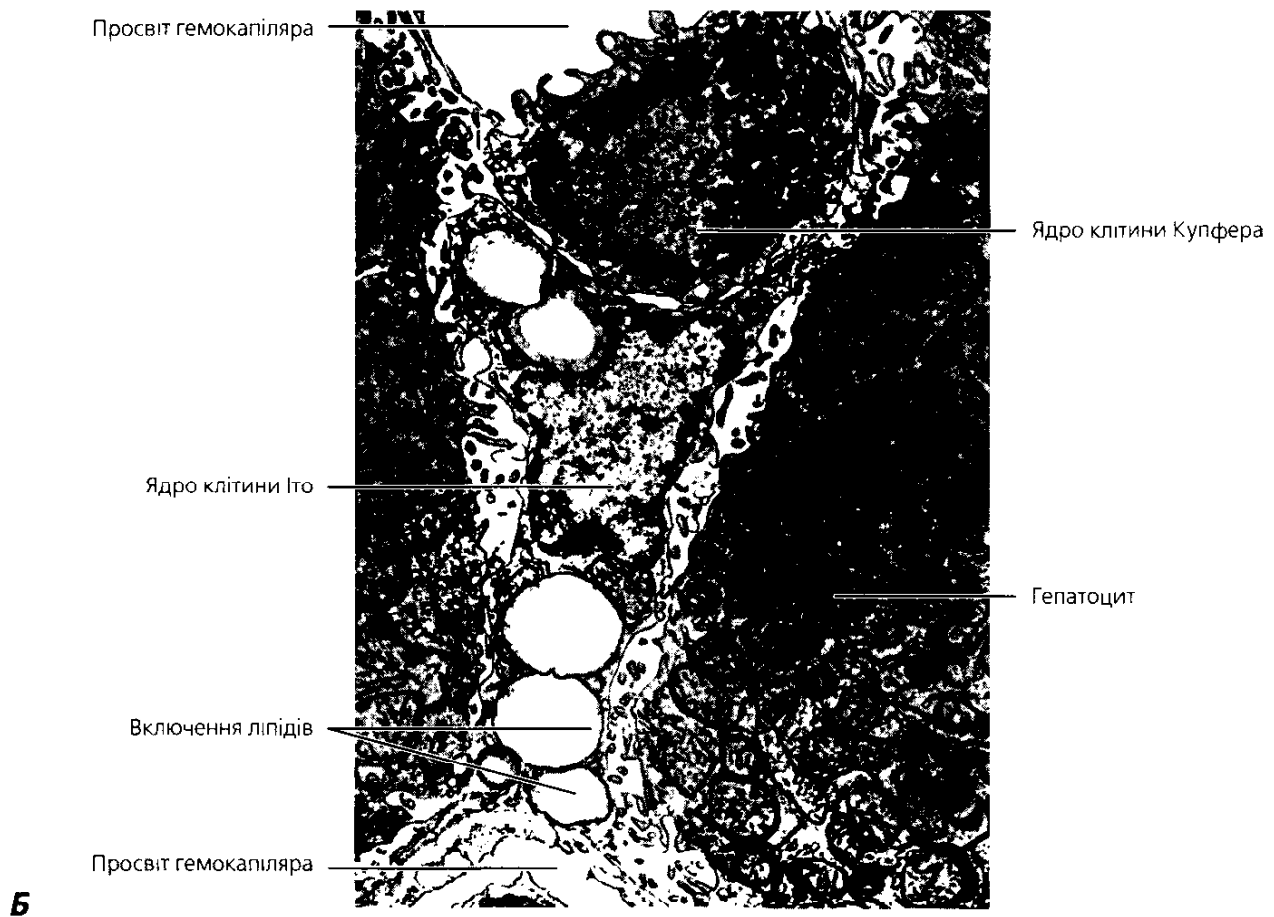
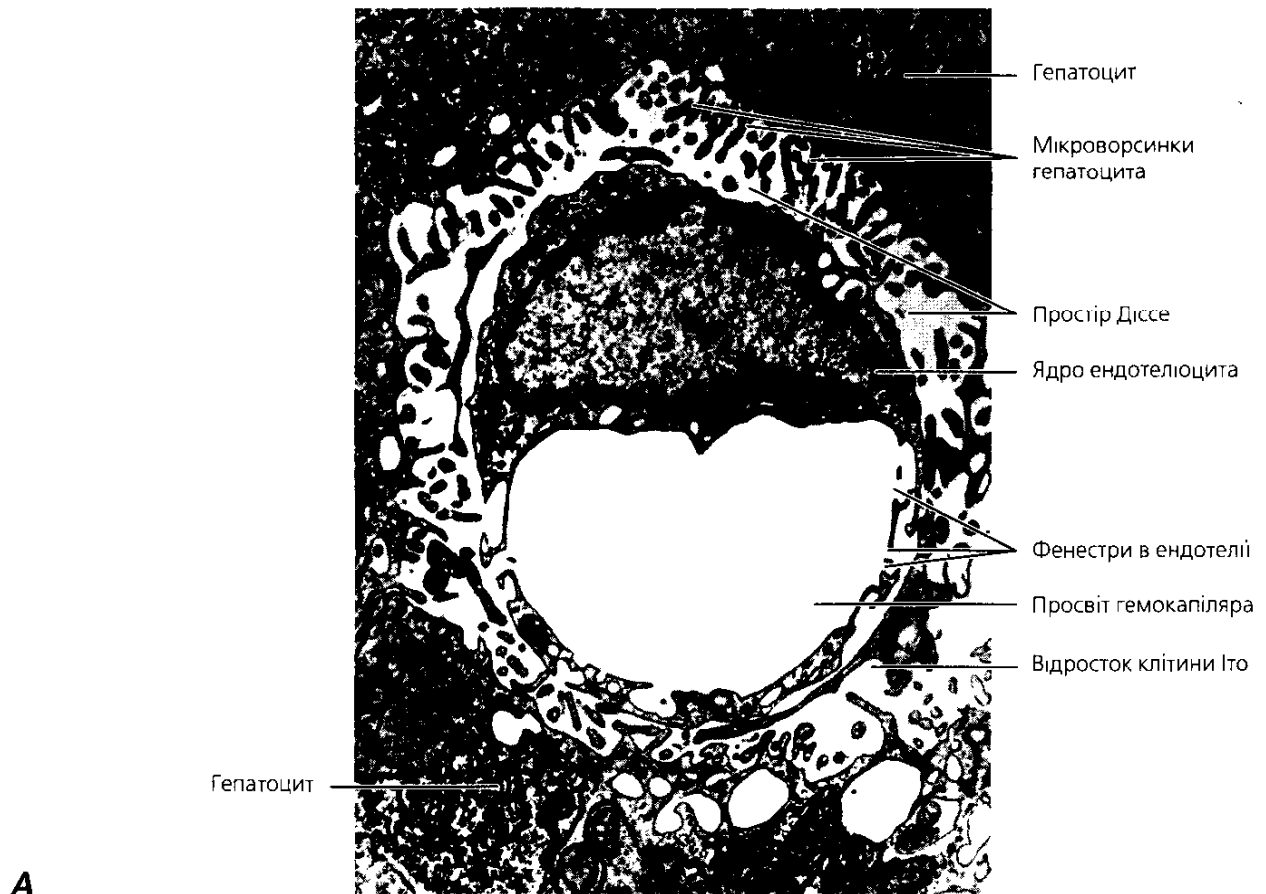


Рис. 4.69. Деталі ультраструктури печінки: **A** – синусоїдний капіляр, $\times 14\ 000$; **B** – перисинусоїдний ліпоцит (клітина Іто) та клітини Купфера, $\times 11\ 000$

Базальна мембрана у більшій частині капіляра відсутня і є лише у периферійній та центральній його ділянках. Навколо капілярів, тобто між капіляром і печінковими пластинками, є вузький (0,2–1 мкм) **перисинусоїдний простір**, так званий **простір Діссе**. У цьому просторі крім плазми крові, яка проходить через пори в ендотелії капілярів, містяться мікрворсинки печінкових клітин гепатоцитів, відростки клітин Купфера, а також відростки **перисинусоїдних ліпоцитів (клітин Іто)**. Останні є клітинами невеликих розмірів (5–10 мкм), розташовуються між гепатоцитами і контактують з простором Діссе. У печінці людини їх кількість становить 5–12 на 100 гепатоцитів, розподіл у часточці – з невеликим переважанням у центрі. У цитоплазмі ці клітини містять дрібні краплини жиру, а їхні довгі цитоплазматичні відростки підтримують подекуди шар ендотеліоцитів. Характерна перинуклеарна локалізація ліпідних крапель. Вважають, що ліпоцити подібно до фібробластів утворюють волокна, а також депонують жиророзчинні вітаміни. Близько 80% вітаміну А міститься у печінці саме у клітинах Іто. У перисинусоїдному просторі також містяться ретикулярні волокна, які є головними опорними утворами м'якої тканини печінкової часточки.

Із синусоїдними капілярами пов'язаний ще один тип клітин, так звані **pit-клітини**. Вони розташовуються у просвіті синусоїда, фіксуючись відростками до ендотелію, рідше – в просторі Діссе. Ядро в них темне, цитоплазма містить характерні гранули зі щільним центром, подібним до фруктової кісточки (англ. – *pit*). За низкою ознак ці клітини подібні до природних кілерів, мають високу протипухлинну активність.

Печінкові пластинки складаються з прилеглих один до одного гепатоцитів, між якими розташовані жовчні капіляри діаметром від 0,5 до 1 мкм. Якщо порівнювати печінку з іншими екзокринними залозами, то печінкова пластинка є аналогом кінцевого секреторного відділу, клітини якого продукують жовч. **Жовчні капіляри** не мають власної стінки, їхній просвіт обмежений плазмолемою **біліарної поверхні** двох сусідніх гепатоцитів, на яких є невеличкі заглибини, що збігаються. Просвіт жовчного капіляра ізольований від міжклітинного простору завдяки наявності щільних замикальних контактів між гепатоцитами, і тому жовч за нормальних умов не потрапляє у цей простір і далі в кров.

За наявності захворювань, пов'язаних з ушкодженням і загибеллю частини печінкових клітин, жовч надходить у кровоносні капіляри, розноситься кров'ю по всьому організму і забарвлює його тканини у жовтий колір – виникає жовтяниця.

Поверхні гепатоцитів, що обмежують жовчні капіляри, мають мікрворсинки, які виступають у їх просвіт. Жовчні капіляри на звичайних препаратах непомітні, їх видно лише у разі імпрегнації сріблом або ін'єкції капілярів фарбованою масою через жовчну протоку. На таких препаратах видно, що жовчні капіляри сліпо починаються на центральному кінці печінкової балки, йдуть уздовж неї, злегка вигинаючись та утворюючи з обох боків короткі сліпі вирости, а на периферії часточки переходять у холангі-

оли. **Холангіоли (каналіці Герінга)** – це короткі трубочки, які впадають у міжчасточкові жовчні протоки. Просвіт холангіол обмежений 2–3 овальними протоковими клітинами.

Отже, жовчні капіляри розташовані всередині печінкових балок, а кровоносні капіляри проходять між балками. Кожний гепатоцит у печінковій пластинці має дві робочі поверхні: біліарну, що обернена до просвіту жовчного капіляра, якою клітини секретують жовч, і васкулярну, що обернена до часточкового капіляра, якою клітини виділяють глюкозу, білки, сечовину та інші речовини. Кров у класичній часточці тече від периферії до центру, а жовч – у зворотному напрямку, тобто від центру до периферії.

Окрім класичної печінкової часточки деякі автори вважають структурно-функціональною одиницею печінки "портальну печінкову часточку" та "печінковий ацинус". **Портальна часточка** – це частина печінкової паренхіми, що має форму трикутника, в її центрі лежить тріада (портальний тракт), а в кутах – центральні вени трьох сусідніх класичних часточок. **Печінковий ацинус** має форму ромба, в тупих кутах якого розташовані портальні тракти, а в гострих – центральні вени двох сусідніх класичних часточок. В ацинусі, як і в портальній часточці, кров тече від центру до периферії (рис. 4.66, 4.67, Б).

Гепатоцити (рис. 4.70) є основними клітинними елементами печінки. Вони складають близько 60% маси органа і беруть участь у реалізації майже всіх її функцій. Гепатоцити мають шестигранну форму, їхній діаметр 20–25 мкм, часто містять два і більше ядер (таких гепатоцитів у печінці дорослої людини близько 20%). Ядра круглі, величиною від 7 до 16 мкм, містять невелику кількість гетерохроматину; великі ядра є поліплоїдними. Цитоплазма гепатоцитів забарвлюється як кислими, так і основними барвниками, містить добре розвинені усі види загальних органел, а також різноманітні включення. Гранулярна ендоплазматична сітка синтезує білки крові та ферменти для інактивації шкідливих речовин, гормонів і ліків. Гладка ендоплазматична сітка бере участь у синтезі глікогену, комплекс Гольджі – у виділенні жовчі, пероксисоми – в обміні жирних кислот. Гепатоцити містять велику кількість мітохондрій, небагато лізосом. Серед включень основними є глікоген, ліпіди, пігменти, залізо, вітаміни. Кількість включень глікогену зростає після засвоєння їжі. Секреторні процеси у печінці мають добовий ритм: удень переважає виділення жовчі, вночі – синтез глікогену. Жовч починає утворюватися у периферійній зоні часточки, і далі цей процес поширюється до центру, а відкладання глікогену йде у зворотному напрямку – від центру до периферії. Тривалість життя гепатоцита складає 200–400 діб. Зменшення маси печінки призводить до пожвавлення проліферативної активності і поділ може охоплювати до 30% гепатоцитів.

Жовчовивідні шляхи включають міжчасточкові жовчні протоки, праву та ліву печінкові протоки, загальну печінкову, міхурову та спільну жовчну протоки (рис. 4.71). Стінка міжчасточкових проток складається з одношарового кубічного або циліндричного епітелію з посмугованою облямівкою і тонкого шару сполучної тканини. Усі інші жовчовивідні шляхи мають приблизно од-

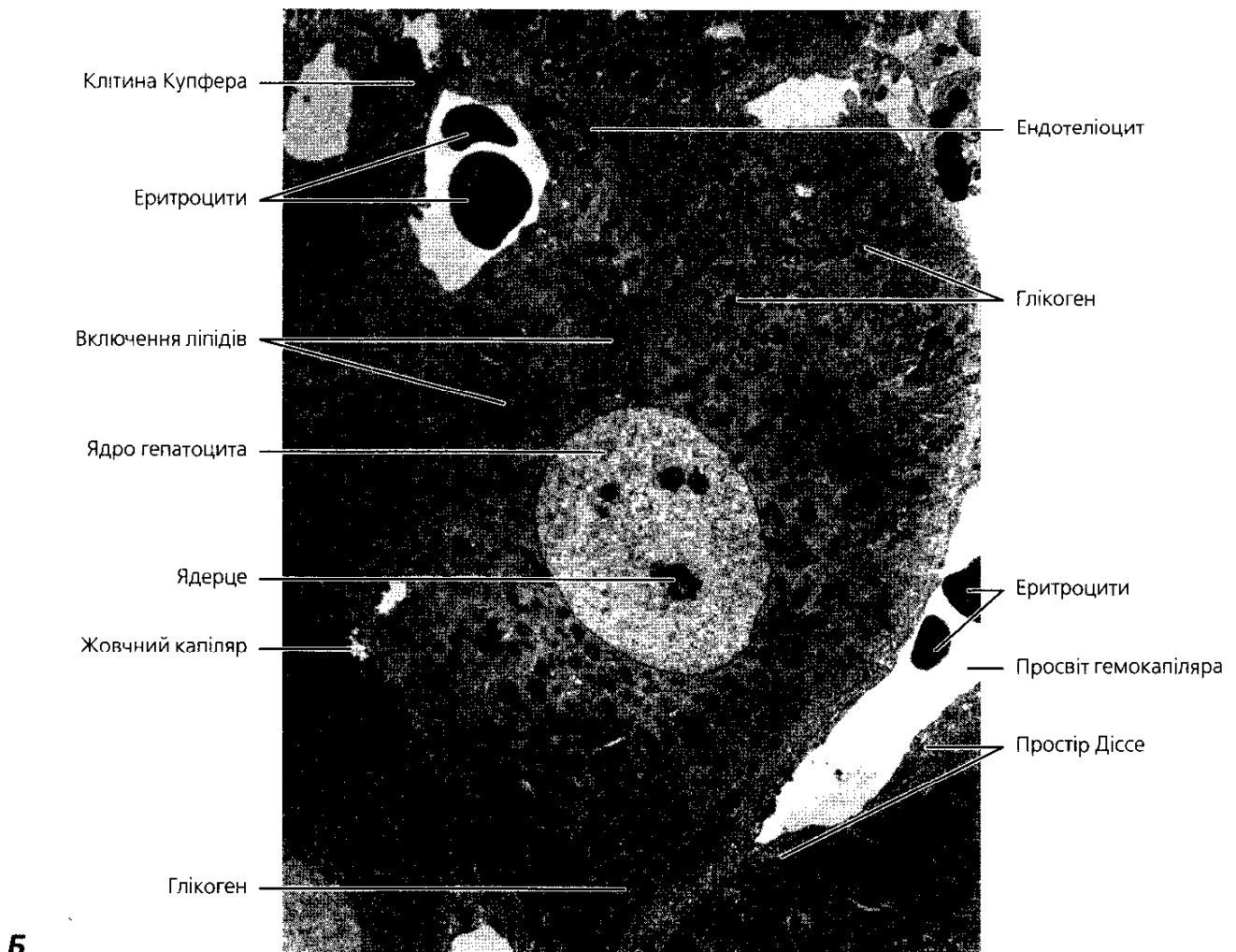
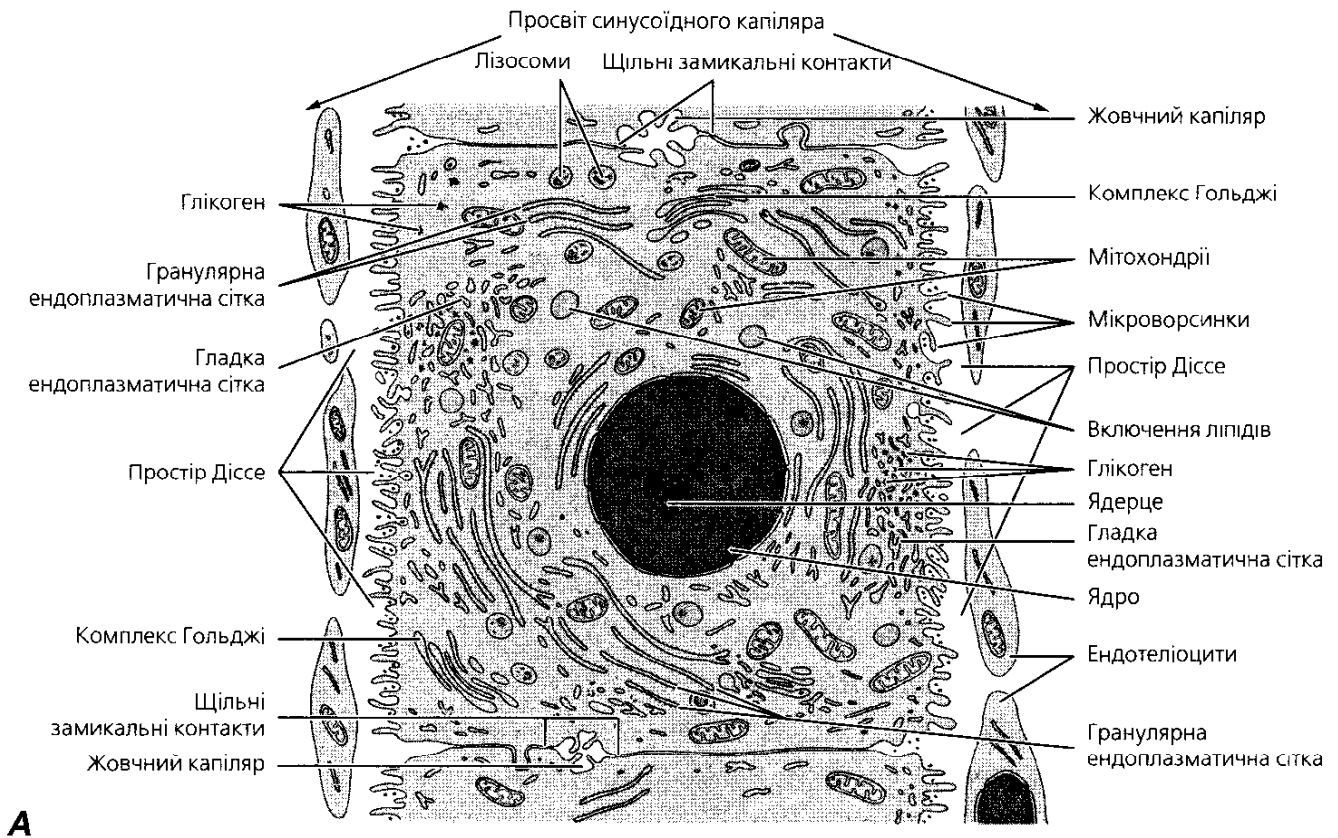


Рис. 4.70. Ультраструктура гепатоцита: **А** – схема будови; **Б** – трансмісійна електронна мікроскопія, × 2500

накову будову. Це трубки діаметром 3,5–5 мм, стінка яких утворена трьома оболонками: слизовою, м'язовою та адвентиційною.

Слизова оболонка складається з одношарового призматичного епітелію і власної сполучнотканинної пластинки, яка містить багато еластичних волокон, а також невелику кількість слизових залоз. М'язова оболонка тонка, складається зі спіральних розташованих пучків гладких міоцитів, між якими багато сполучної тканини. М'язова оболонка добре розвинена лише в стінці міхурової протоки при переході її у жовчний міхур і в стінці спільної жовчної протоки при впадінні її у дванадцятипалу кишку. У цих місцях пучки гладком'язових клітин розташовані переважно циркулярно й утворюють сфінктери, які регулюють надходження жовчі в кишку. Адвентиційна оболонка складається з пухкої сполучної тканини.

Жовчний міхур (*vesica biliaris*) – тонкостінний орган (товщина стінки 1,5–2 мм), який вміщає 40–70 мл жовчі. Стінка його побудована з трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної (рис. 4.71). З боку черевної порожнини жовчний міхур (рис. 4.71) укритий серозною оболонкою. Слизова оболонка утворює численні складки, найбільш глибокі з яких досягають м'язової оболонки і носять назву синусів Рокитанського–Ашофа. Слизова оболонка побудована з високих призматичних епітеліоцитів з посмугованою облямівкою та власної пластинки, багатої на еластичні волокна. У ділянці шийки міхура в ній локалізовані слизові альвеолярно-трубчасті залози.

Епітелій слизової оболонки може всмоктувати із жовчі воду та деякі інші речовини, тому міхурова жовч має густішу консистенцію і темніший колір порівняно з тою, що виливається безпосередньо з печінки. М'язова оболонка складається з пучків гладком'язових клітин, розташованих у вигляді сітки з переважно циркулярною орієнтацією. У ділянці шийки міхура м'язові елементи утворюють сфінктери. Адвентиційна оболонка побудована із щільної волокнистої сполучної тканини, у якій міститься багато товстих еластичних волокон.

Розвиток. Зачаток печінки утворюється на третьому тижні ембріогенезу і має вигляд виросту вентральної стінки тулубової кишки. У процесі росту печінковий зачаток поділяється на верхній (краніальний) та нижній (каудальний) відділи. З краніального відділу розвивається печінка і печінкова протока, а з каудального – жовчний міхур і жовчна протока. У місці злиття краніальних та каудальних відділів формується спільна жовчна протока.

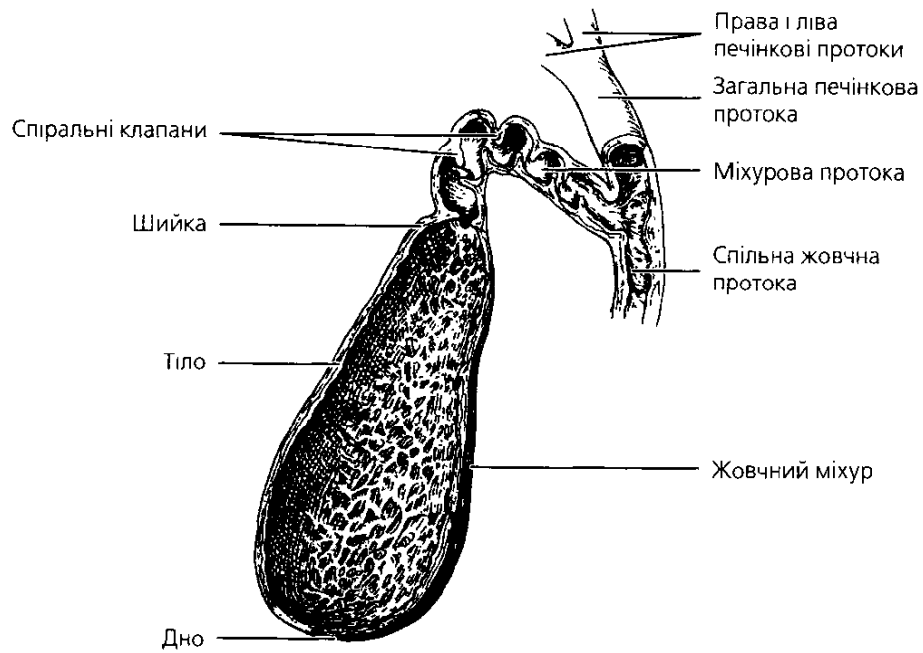
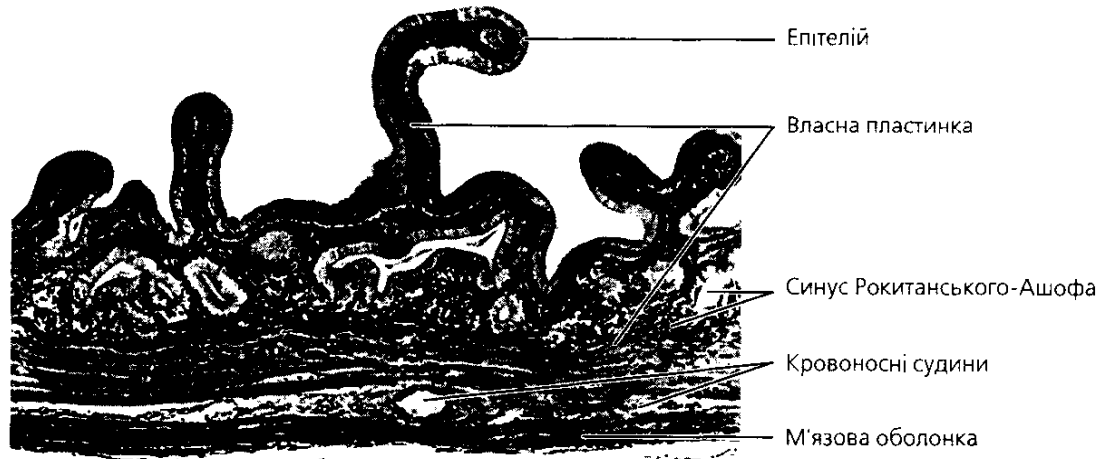
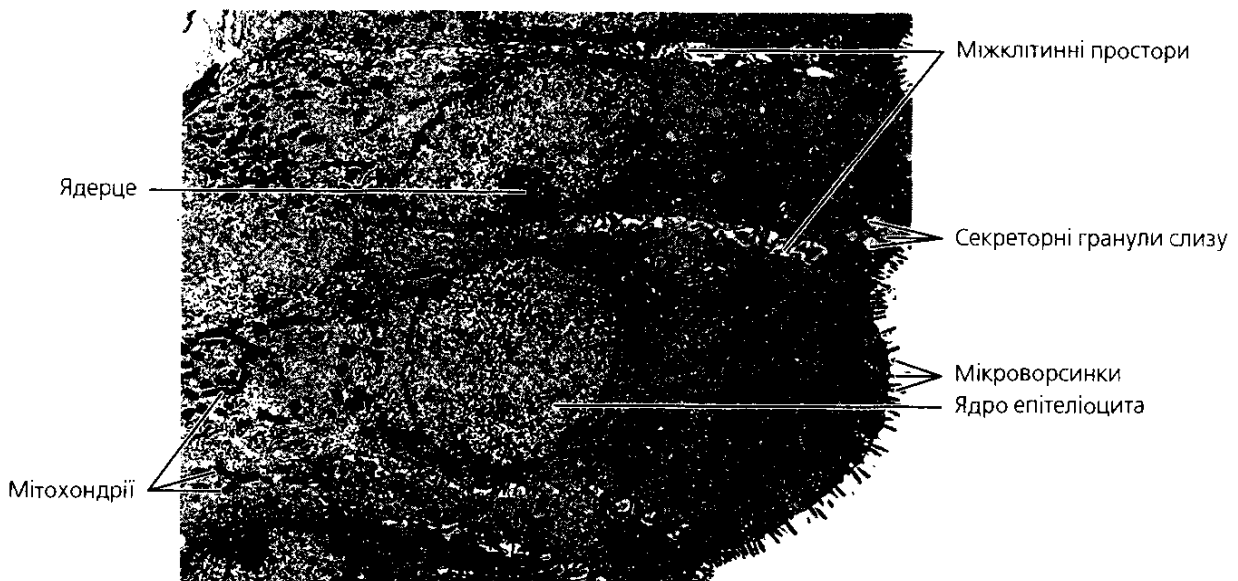
**A****Б****В**

Рис. 4.71. Жовчний міхур: **A** – загальний план будови; **Б** – світлова мікроскопія стінки; **В** – трансмісійна електронна мікроскопія епітелію слизової оболонки, $\times 2800$

Терміни для запам'ятовування

1. Підщелепна слинна залоза.
2. Кінцевий секреторний відділ (ацинус).
3. Білковий ацинус.
4. Сероцит.
5. Міоепітеліоцит.
6. Змішаний ацинус.
7. Мукоцит.
8. Білковий півмісяць Джіануцці.
9. Вставна протока.
10. Посмугована протока.
11. Міжчасточкова протока.
12. Загальна вивідна протока.
13. Привушна слинна залоза.
14. Під'язикова слинна залоза.
15. Слизовий ацинус.
16. Екзокринна частина підшлункової залози.
17. Ендокринна частина підшлункової залози.
18. Панкреатичний ацинус.
19. Вставна протока.
20. Екзокринні панкреатоцити (ациноцити).
21. Центроацинозні епітеліоцити.
22. Гомогенна зона.
23. Зимогенна зона.
24. Міжчасточкова протока.
25. Панкреатичний острівець Лангерганса.
26. Інсулоцити.
27. В-клітина (базофільний інсулоцит).
28. А-клітина (ацидофільний інсулоцит).
29. D-клітина (дендритна).
30. PF-клітина.
31. Інсулін.
32. Глюкагон.
33. Соматостатин.
34. Печінкова часточка.
35. Портальний тракт (тріада печінки).
36. Ворітна вена.
37. Печінкова артерія.
38. Міжчасточкові вена та артерія.
39. Навколочасточкові вена та артерія.
40. Синусоїдний капіляр.
41. Центральна вена.
42. Збірна вена.
43. Печінкова вена.
44. Нижня порожниста вена.
45. Чудесна сітка печінки.
46. Печінкова пластинка (балка).
47. Зірчастий макрофаг (клітина Купфера).
48. Перисинусоїдний простір Діссе.
49. Перисинусоїдний ліпоцит (клітина Іто).
50. Жовчний капіляр.
51. Біліарна поверхня гепатоцита.
52. Васкулярна поверхня гепатоцита.
53. Холангіола (каналець Герінга).
54. Міжчасточкова жовчна протока.
55. Спільна жовчна протока.
56. Печінкова протока.
57. Жовчний міхур.
58. Міхурова протока.

4.5. СИСТЕМА ОРГАНІВ ДИХАННЯ

Система органів дихання (рис. 4.72) виконує в організмі функцію зовнішнього дихання, яка полягає в обміні газами між кров'ю і повітрям, що вдихається. При цьому кисень з повітря потрапляє у кров, а вуглекислий газ видаляється з крові у повітря. Газообмін здійснюється в альвеолах легень. Ця частина дихального апарату відома як респіраторний відділ. Але перш ніж потрапити в легеневі альвеоли, повітря проходить через повітроносні шляхи. Вони здійснюють наступні функції: проведення повітря, його зволоження, зігрівання (або охолодження), очищення від пилу та мікроорганізмів, регуляцію об'єму. Крім того, повітроносні шляхи забезпечують голосоутворення, нюх, імунний захист.

Імунна функція забезпечується:

1) дифузно розподіленими елементами (дендритними клітинами і лімфоцитами в епітелії повітроносних шляхів, макрофагами, плазмоцитами і лімфоцитами у власній пластинці, альвеолярними та інтерстиційними макрофагами в респіраторному відділі);

2) компактними спеціалізованими структурами – глотковим і трубними мигдаликами, а в легенях так званою бронхо-асоційованою лімфоїдною тканиною (БАЛТ, *англ. BALT*) і дифузними лімфоїдними скупченнями.

БАЛТ зосереджена переважно в ділянках біфуркацій бронхів і за будовою подібна до Пейєрової бляшки.

До нереспіраторних функцій дихального апарату також належать: терморегуляція, депонування крові, участь у регуляції згортання крові (внаслідок продукції тромбoplastину і гепарину), ендокринна функція (синтез деяких гормонів), участь у водно-сольовому та ліпідному обміні.

Повітроносні шляхи. До цього відділу дихальної системи належать носова порожнина, носова частина глотки, гортань, трахея та бронхи з їхніми розгалуженнями, включаючи термінальні бронхіоли (табл. 30). Практично усі повітроносні шляхи вистелені псевдобагатошаровим війчастим епітелієм, який називають також респіраторним. У людини він містить клітини семи типів: війчасті, келихоподібні, вставні (низькі–базальні і високі–проміжні), щіточкові, бронхіолярні екзокриноцити (клітини Клара), ендокринні і дендритні (клітини Лангерганса).

Війчасті клітини є найчисленнішими, їхній базальний кінець звужений, контактує з базальною мембраною, апікальний кінець розширений, містить довгі війки (в порожнині носа їх кількість складає 15–20 на клітину, а в трахеї – 100–250). Війки “б'ють” з частотою приблизно 25 “ударів” за секунду, переміщаючи слиз з адсорбованими до нього сторонніми частинками в напрямку глотки.

Келихоподібні екзокриноцити – це одноклітинні ендоепітеліальні залози, що продукують слиз, який має антимікробні властивості. У разі наповнення секретом набувають форми келиха. Кількість цих клітин зменшується у дистальному напрямку, в термінальних бронхіолах вони відсутні.

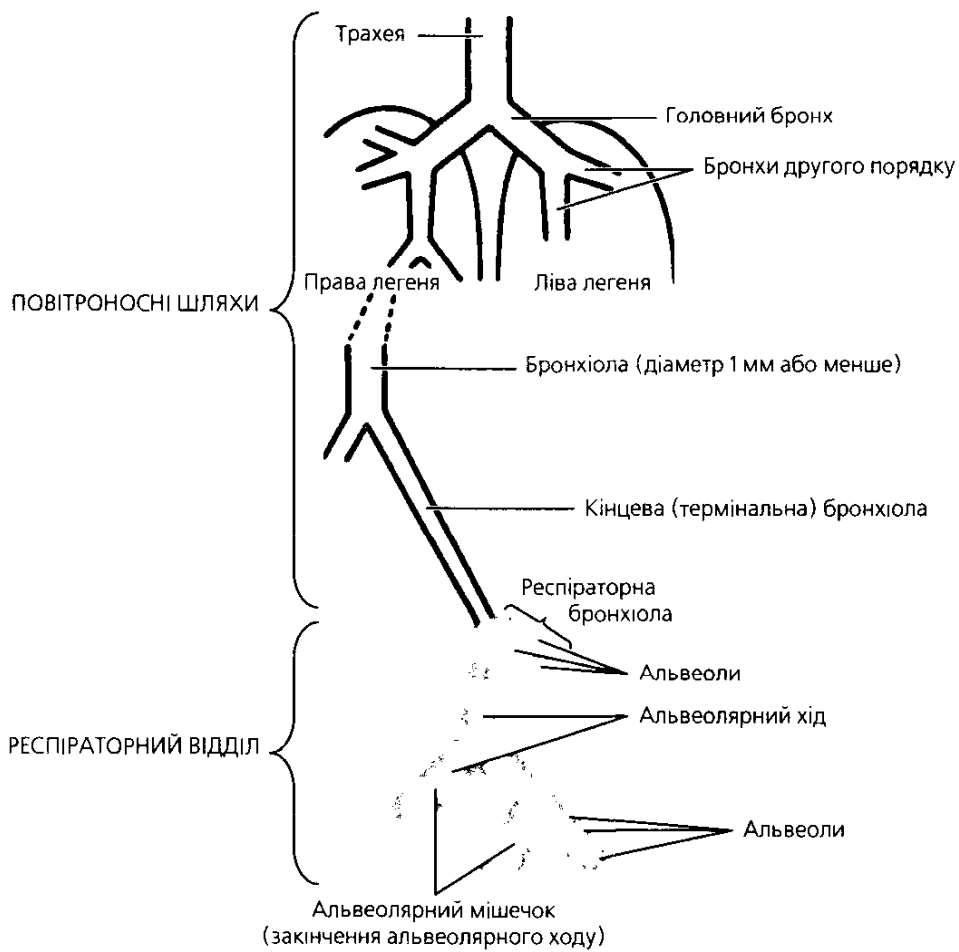
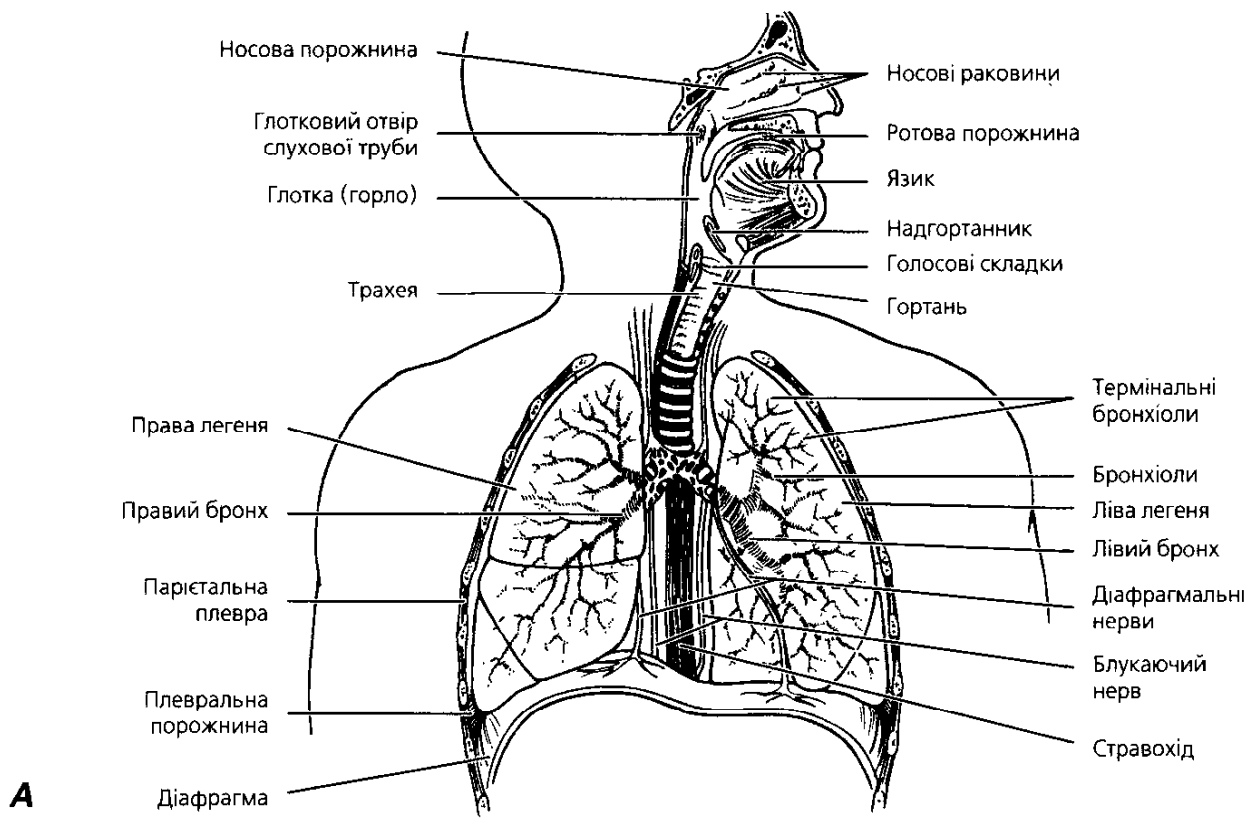


Рис. 4.72. Загальний план будови дихальної системи: **A** – органні компоненти; **B** – схема повітронесних шляхів і респіраторних відділів легень

Таблиця 30. Структурні зміни у повітроносних шляхах

	Носова порожнина	Носова частина глотки	Гортань	Трахея	Бронхи		Термінальні бронхіоли
					Великі	Малі	
Епітелій	Псевдобагатощаровий війчастий циліндричний ¹						Одношаровий кубічний війчастий
Келихо-подібні клітини	Численні				Помірна кількість	Поодинокі	Відсутні
Залози	Численні			Помірна кількість		Відсутні	Відсутні
Хрящі	Хрящі крил носа	Відсутні	Гіалінові та еластичні	Незамкнуті кільця	Пластинки	Відсутні	
Гладкі міоцити	Відсутні			З'єднують кінці хрящів	Численні пучки міоцитів		
Еластичні волокна	Відсутні	Помірна кількість			Численні		

¹ У присінку носової порожнини епітелій переходить від багатощарового плоского зроговілого до псевдобагатощарового війчастого циліндричного; у гортані справжні голосові зв'язки та надгортанник укриті багатощаровим плоским незроговілим епітелієм

Базальні (низькі вставні) клітини мають широку основу і вузьку верхівку. Це камбіальні клітини. Існує також думка, що основна функція цих клітин – фіксація епітелію до базальної мембрани. Містять багато кератинових філаментів, зв'язані десмосомами – із сусідніми клітинами і напівдесмосомами із базальною мембраною.

Високі вставні клітини призматичної форми, їх апікальний полюс не доходить до поверхні епітелію. Виконують камбіальну функцію.

Щіточкові клітини мають призматичну форму, досягають поверхні епітелію апікальним полюсом, укритим мікроворсинками. На базальному полюсі утворюють синапси з чутливими нервовими волокнами, у зв'язку з чим їм приписують рецепторну функцію.

Бронхіолярні екзокриноцити (клітини Клара) – зустрічаються лише в дистальних ділянках повітроносних шляхів, а також у респіраторних бронхіолах. Вони мають куполоподібну верхівку, випуклу над поверхнею епітелію. Клітини Клара продукують компоненти сурфактанта (див. нижче) і діють на рівні бронхіол. У них добре розвинена гладка ендоплазматична сітка, яка містить ферменти, що беруть участь у детоксикації хімічних сполук.

Ендокринні клітини мають пірамідну форму, у базальній частині містять секреторні гранули. Ці клітини продукують пептидні гормони та біогенні аміни. Належать до дисоційованої ендокринної системи (APUD-система) організму. Функція ендокриноцитів трахеї – місцева регуляція скорочення гладких м'язів дихальних шляхів.

Дендритні клітини (клітини Лангерганса) – спеціалізовані антиген-презентуючі клітини кістковомозкового походження (мають спільного попередника з макрофагами). Утворюють довгі розгалужені відростки, що лежать

між епітеліальними клітинами. Стимулюють проліферацію лімфоцитів у 10–100 разів ефективніше, ніж макрофаги.

Очищення слизової оболонки повітроносних шляхів від пилу та мікроорганізмів здійснюється за допомогою так званого **мукоциліарного механізму**, який включає:

- 1) прилипання частинок до слизу, що вкриває епітелій;
- 2) їхнє видалення з дихальної системи шляхом постійного зміщення слизу війчастим епітелієм до глотки, де він проковтується або видаляється у зовнішнє середовище.

Слиз, який вкриває епітелій повітроносних шляхів, складається із двох шарів. Зовнішній шар – в'язкий, еластичний гель, 2 мкм завтовшки, сприяє прилипанню частинок (мікробів), утримує їх на поверхні слизу, не даючи занурюватися вглиб і контактувати з епітелієм; він мало проникний для води і таким чином запобігає висиханню тканини. Внутрішній шар (золь), 5 мкм завтовшки, забезпечує вільні рухи війок. Його надлишки всмоктуються епітелієм.

Порушення мукоциліарного механізму обумовлюють розвиток інфекційних захворювань і можуть виникати внаслідок:

- 1) зміни об'єму і властивостей слизу (наприклад, гіперпродукція у курців або підвищена в'язкість за умови муковісцидозу);
- 2) втрати війок або порушення їхньої рухомості (наприклад, у разі паління, наркозу, вірусних інфекцій, а також спадкового захворювання — **синдрому нерухомих війок (Картагенера)**).

Мукоциліарний механізм порушується також у разі заміщення війчастого епітелію в окремих ділянках багатошаровим плоским, що спостерігається за наявності хронічних загальних процесів органів дихання.

Носова порожнина (*cavum nasi*) складається з присінка і власне носової порожнини, яке включає дихальну та нюхову ділянки. Присінок – це порожнина, розташована під хрящовою частиною носа. Вона вистелена багатошаровим плоским епітелієм, який є продовженням епітеліального покриву шкіри. У сполучнотканинному шарі під епітелієм містяться сальні залози та корені носового волосся.

Власне носова порожнина у **дихальній ділянці** вкрита слизовою оболонкою, яка складається з псевдобагатошарового війчастого циліндричного епітелію та сполучнотканинної власної пластинки. Власна пластинка слизової оболонки носової порожнини складається з пухкої сполучної тканини з великим вмістом еластичних волокон, містить кінцеві відділи слизових залоз, вивідні протоки яких відкриваються на поверхні епітелію. Секрет цих залоз разом із секретом келихоподібних клітин зволожує слизову оболонку і затримує частинки пилу та мікроорганізми, які потім видаляються рухами війок. У власній пластинці також містяться лімфатичні вузлики. Скупчення останніх у ділянці слухових труб утворює трубні мигдалики, а в ділянці носової частини глотки – глотковий мигдалик.

У разі хронічного запалення останнього утворюються розростання слизової оболонки — так звані **аденоїди**, що утруднюють носове дихання.

Слизова оболонка носової порожнини дуже багата на судини, які розташовані поверхнево, безпосередньо під епітелієм. Це сприяє зігріванню повітря у холодну пору року, але спричиняє легке виникнення кровотеч. У ділянці нижньої носової раковини розташоване сплетення вен з широким просвітом. У разі наповнення їх кров'ю слизова оболонка набрякає, що може утруднювати дихання.

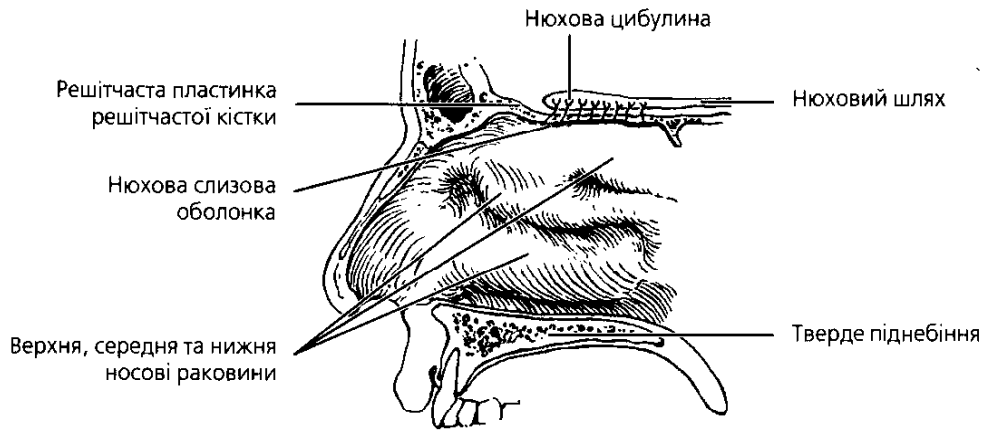
Нюхова ділянка (рис. 4.73) власне носової порожнини виконує функцію периферійного відділу нюхового аналізатора, що локалізується у верхній і задній частинах носової порожнини. Слизова оболонка тут має жовтувате забарвлення. Епітелій утворений клітинами трьох типів:

- 1) нюховими рецепторними;
- 2) підтримувальними;
- 3) базальними.

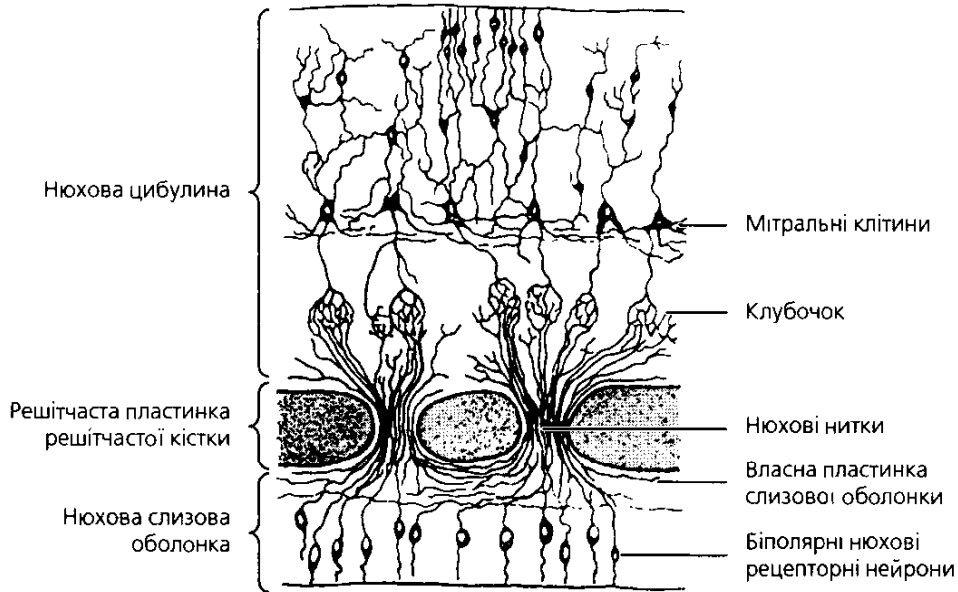
Нюхові рецепторні клітини — це видозмінені біполярні нейрони. Кожна клітина має тіло, від поверхневої частини якого до поверхні епітелію відходить дендрит, а від глибокої частини — аксон. Рецепторні клітини, як і підтримувальні, що розташовані між ними, орієнтовані перпендикулярно до поверхні слизової оболонки. Їхні тіла затиснуті між підтримувальними клітинами так, що ядра знаходяться у розширеній частині клітин, у нижній половині епітеліального шару, а дендрити піднімаються у щілинах між підтримувальними клітинами до поверхні, де закінчуються у вигляді потовщення, яке має назву **нюхового пухирця**. Від нюхового пухирця відходять довгі **нюхові війки**, або **волоски**, які розташовані вздовж поверхні епітелію й утворюють нерівний шар, що вкриває мікрворсинки підтримувальних клітин. Цей шар зволожується секретом слизових (**Боуменових**) залоз, які розташовані у власній пластинці слизової оболонки. Аксони рецепторних клітин, проходячи у власну пластинку слизової оболонки, утворюють нюховий нерв, який досягає нюхових цибулин мозку.

Підтримувальні клітини нюхової ділянки мають форму високих призм, світлі ядра їх розташовані над ядрами рецепторних клітин. Базальні кінці останніх нерівномірно звужуються. У цитоплазмі цих клітин міститься жовто-коричневий пігмент, що зумовлює жовте забарвлення слизової оболонки в нюховій ділянці. **Базальні клітини** мають конічну форму, розташовані на базальній мембрані на певній відстані одна від одної. Це камбіальні клітини, які можуть диференціюватися у підтримувальні або рецепторні.

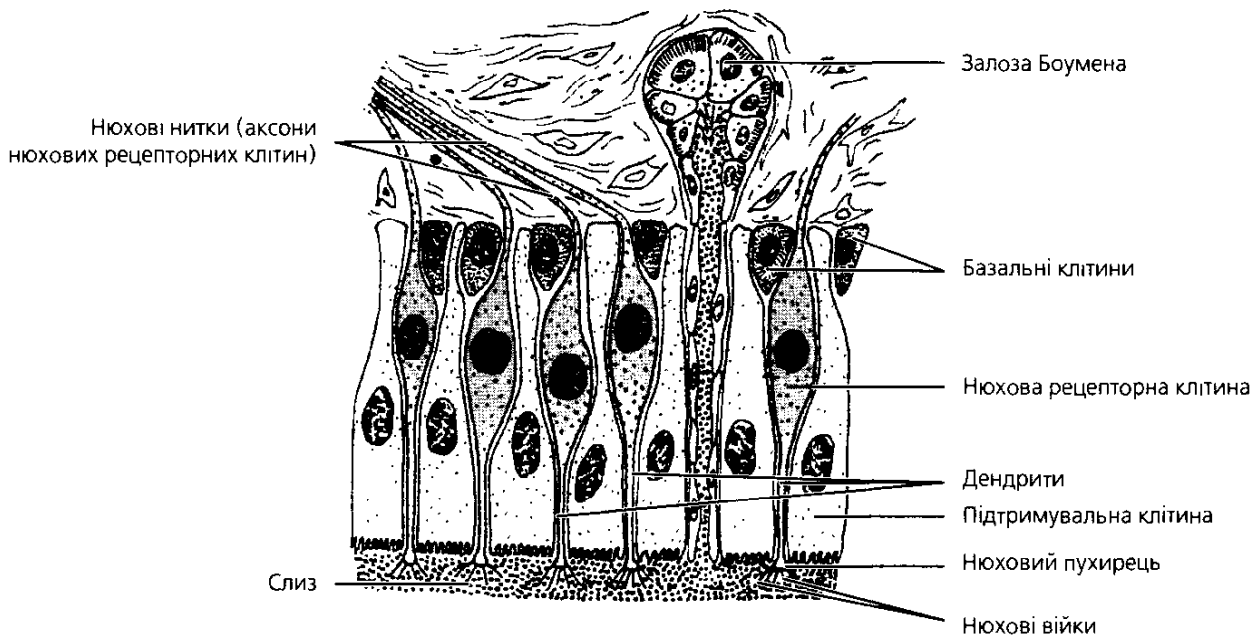
Гортань (larynx). З носової порожнини повітря, що вдихається, потрапляє через глотку в гортань, яка крім проведення повітря виконує функцію голосоутворення. Основним призначенням гортані є те, що вона запобігає проникненню у нижні дихальні шляхи будь-яких речовин, крім повітря. У зв'язку з цим гортань називають "сторожовим псом" легень. Якщо сторонні тіла або речовини все ж таки потрапляють у легені, тоді негайно включається кашльовий рефлекс. Під час ковтання їжі вхід у гортань закриває надгортанник, який



A



Б



B

Рис. 4.73. Нюхова слизова оболонка: **A** – локалізація нюхової ділянки у верхньо-задній частині носової порожнини; **Б** – схема структурної організації нюхових шляхів; **В** – клітинний склад нюхової ділянки

відіграє допоміжну роль: гортань під час ковтання підтягується догори і допереду так, що верхній кінець її притискається до задньої поверхні надгортанника нижче від кореня язика.

Гортань має форму трубки, яка розташована на рівні четвертого–шостого шийних хребців. Стінка гортані побудована з трьох оболонок: слизової з підслизовою основою, фіброзно-хрящової та адвентиційної. Слизова оболонка складається з епітеліальної та власної пластинок і підслизової основи. Епітелій тут псевдобагатошаровий вільчастий циліндричний з великою кількістю келихоподібних клітин, за винятком ділянки справжніх голосових зв'язок та надгортанника, які вкриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. Власна пластинка, як і підслизова основа гортані, побудовані з пухкої сполучної тканини, які переходять одна в одну без різких меж. Власна пластинка і підслизова основа містять еластичні волокна, які поступово переходять у перихондрій хрящів гортані, а також залягають між посмугованими м'язами **голосових складок**. Пучки еластичних волокон, що розташовані в основі вільних країв голосових складок, мають назву **голосових зв'язок**. Між краями голосових складок утворюється **голосова щілина**, величина якої, як і натяг голосових зв'язок, змінюється залежно від скорочення посмугованих м'язів, що розташовані в товщі голосових складок (**голосові м'язи**). На передній поверхні гортані підслизова основа містить секреторні відділи змішаних білково-слизових залоз, а також скупчення лімфатичних вузликів, які утворюють гортанний мигдалик.

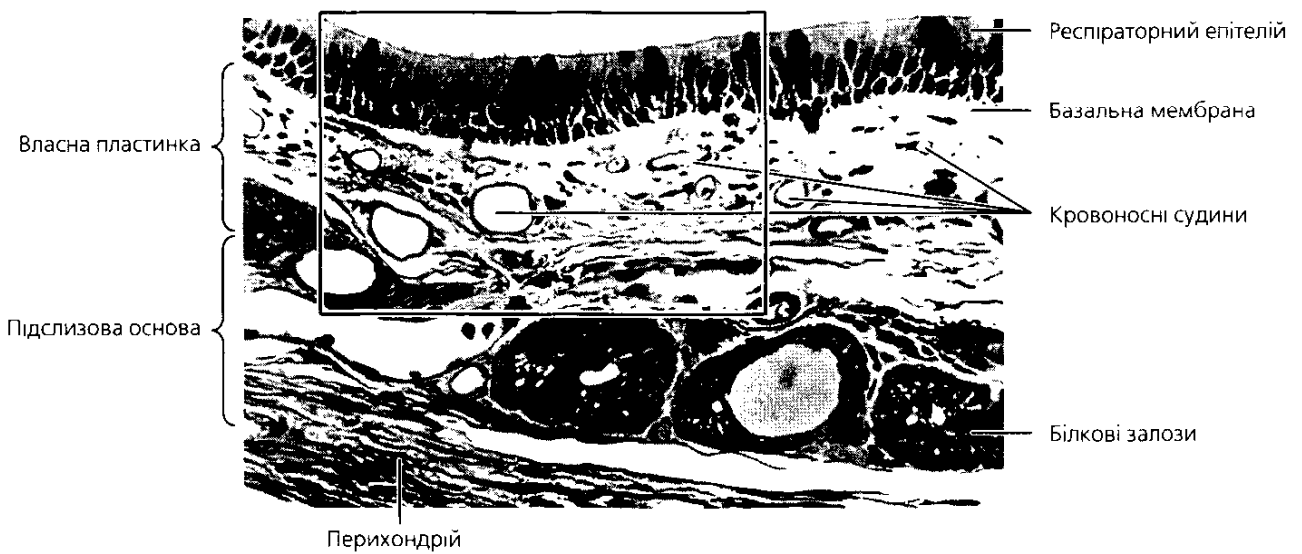
Фіброзно-хрящова оболонка побудована з гіалінових та еластичних хрящів різної форми, оточених щільною волокнистою сполучною тканиною. Еластичними є парні ріжкуваті та клиноподібні хрящі, гіаліновими – непарний щитоподібний та перснеподібний, а також парні черпакуваті хрящі. Фіброзно-хрящова оболонка утворює опорний каркас гортані, який запобігає злипанню її стінок і забезпечує постійне надходження повітря у нижні дихальні шляхи. Адвентиційна оболонка гортані утворена пухкою сполучною тканиною.

Гортань відокремлена від глотки **надгортанником**, основа якого утворена еластичним хрящем. Тут здійснюється перехід слизової оболонки глотки у слизову оболонку гортані. На обох поверхнях надгортанника слизова оболонка вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. Власна пластинка утворює сосочки, які врастають в епітелій.

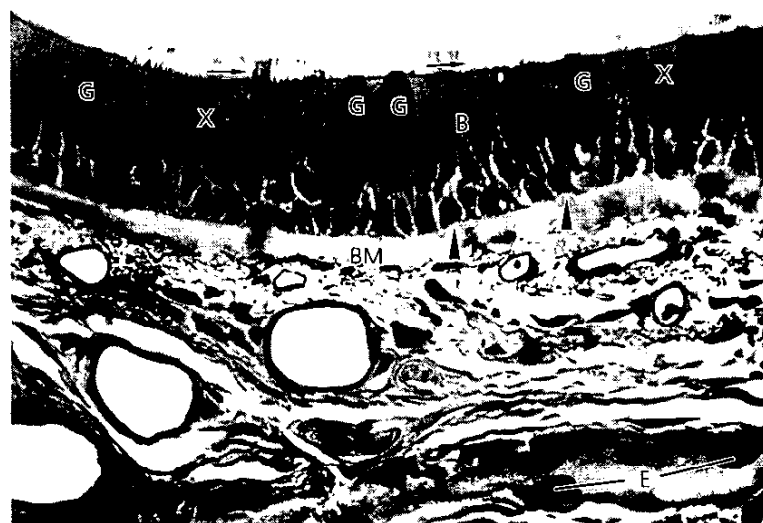
Трахея (trachea) – трубка довжиною 11 см і діаметром 20–25 мм, яка локалізується від рівня шостого шийного до п'ятого грудного хребця. Побудована з тих самих трьох оболонок, що й гортань: слизової з підслизовою основою, фіброзно-хрящової та адвентиційної (рис. 4.74, 4.75). Епітелій трахеї лежить на товстій базальній мембрані. Власна пластинка слизової оболонки містить еластичні волокна, розташовані переважно у поздовжньому напрямку; останні іноді формують спеціальний шар, що лежить на межі з підслизовою основою.



A



B



B'

Рис. 4.74. Світлова мікроскопія стінки трахеї з поступовим наростанням роздільної здатності мікроскопа. **A** – $\times 180$; **B** – $\times 300$; **B'** – $\times 400$. G – келихоподібні клітини; X – війкові клітини; B – мікроборсинчасті клітини; BM – базальна мембрана; E – ендотелій венули; стрілками показано напрямок руху війок, головками стрілок – базальні клітини

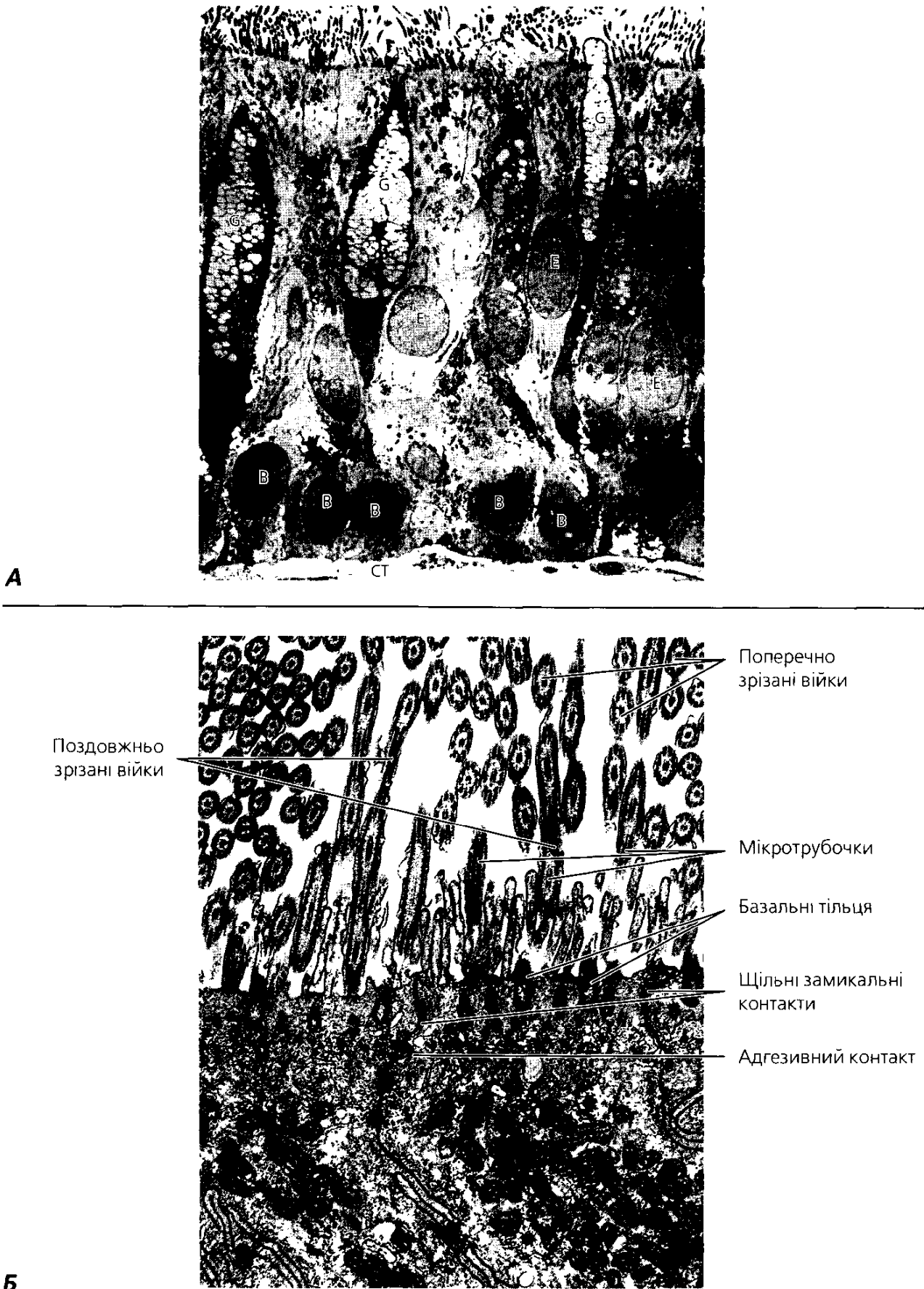


Рис. 4.75. Трансмісійна електронна мікроскопія епітелію трахеї: **А** – основні різновиди епітеліоцитів трахеї: Е – війкові клітини; В – базальні клітини; G – келихоподібні клітини; СТ – сполучна тканина, $\times 1300$; **Б** – ультраструктура апікальної частини війкового епітелію, $\times 6500$

Власна пластинка трахеї, як і в гортані, звичайно не відмежована від підслизової основи. Тут можуть траплятися окремі лімфатичні вузлики. У підслизовій основі трахеї розташовані також кінцеві відділи змішаних (слизово-білкових) залоз, які переважно локалізуються у задній та бічних частинах органа. Пухка сполучна тканина підслизової основи поступово переходить у щільну сполучну тканину перихондрію півкільця гіалінового хряща, які в кількості 16–20 складають опору волокнисто-хрящової оболонки трахеї. На задній стінці півкільця розімкнені і сполучаються пучками гладком'язових клітин, які прикріплені до зовнішньої поверхні хряща. Завдяки наявності цього м'яза задня поверхня трахеї є м'якою і не перешкоджає проходженню їжі у стравоході, який локалізується безпосередньо позаду трахеї. Півкільця трахеї пов'язані між собою у вертикальному напрямку щільною сполучною тканиною. Адвентиційна оболонка складається з пухкої сполучної тканини, яка з'єднує трахею з іншими органами середостіння.

Бронхіальне дерево (*arbor bronchialis*). На рівні п'ятого грудного хребця трахея дихотомічно поділяється на два головних бронхи (правий та лівий), які йдуть відповідно до правої та лівої легень і поділяються на бронхи легеневих часток. Часткові бронхи розгалужуються на зональні (чотири у кожній легені), сегментарні (десять у кожній легені), субсегментарні, малі бронхи та термінальні бронхіоли. Залежно від будови стінки та діаметра всі вищезначені бронхи поділяють на головні, великі, середні, малі та термінальні бронхіоли.

Бронхи мають загальний план будови, подібний до будови трахеї, тобто їхня стінка утворена трьома оболонками – слизовою з підслизовою основою, фіброзно-хрящовою та адвентиційною. Особливості цих оболонок залежать від калібру бронха. Тому надалі будуть зазначені лише відмінні риси тієї чи іншої оболонки бронхів різних типів.

Головні бронхи мають діаметр близько 15 мм. У їхній слизовій оболонці, на відміну від трахеї, з'являється м'язова пластинка, яка відмежовує слизову оболонку від підслизової основи. Вона тонка і складається із двох шарів гладких міоцитів – внутрішнього циркулярного і зовнішнього – з поздовжнім розташуванням клітин. Слизова оболонка головного бронха, як і трахеї, не утворює складок. Особливістю головних бронхів є фіброзно-хрящова оболонка, побудована із суцільних кілець гіалінового хряща.

Великі бронхи (рис. 4.76) мають діаметр від 15 до 5 мм. М'язова пластинка слизової оболонки добре розвинена, складається з одного шару гладких міоцитів, орієнтованих у косо-циркулярному напрямку. Завдяки їхньому скороченню слизова оболонка цих бронхів утворює поздовжні складки. У власній пластинці слизової оболонки досить часто спостерігаються лімфатичні вузлики. Власна пластинка бронхів багата на еластичні волокна, які розташовані поздовжньо і забезпечують розтягування бронхів та їхнє повернення у вихідне положення під час дихання. Підслизова основа містить велику кількість залоз. Фіброзно-хрящова оболонка, на відміну від головних бронхів, утворена не суцільним кільцем хряща, а окремими хрящовими пластинками, роз-

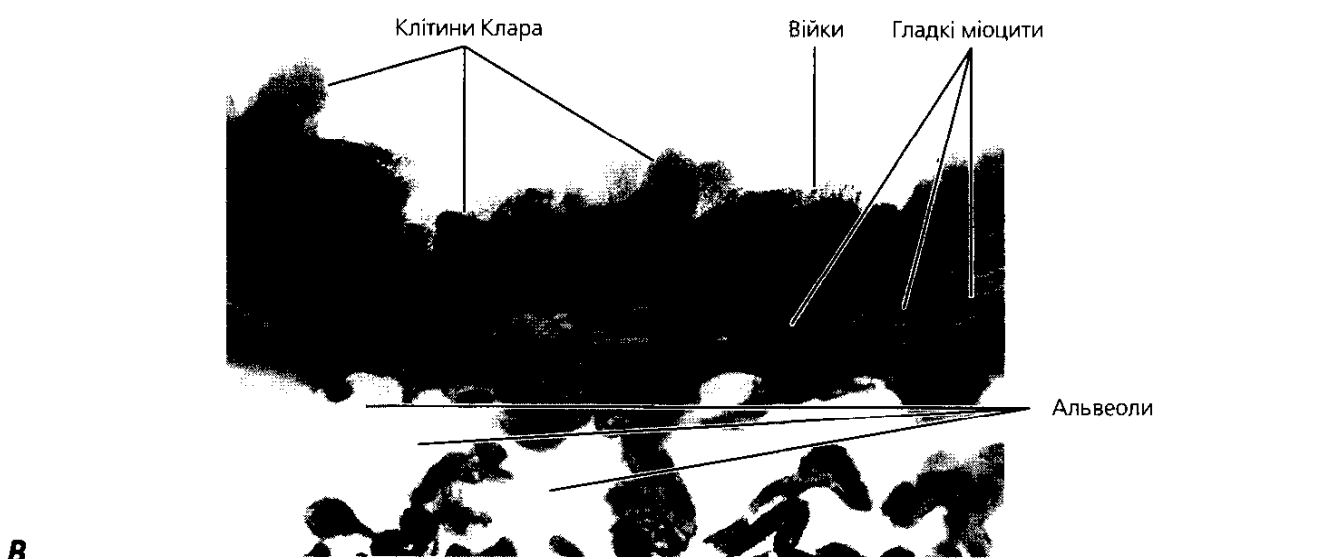
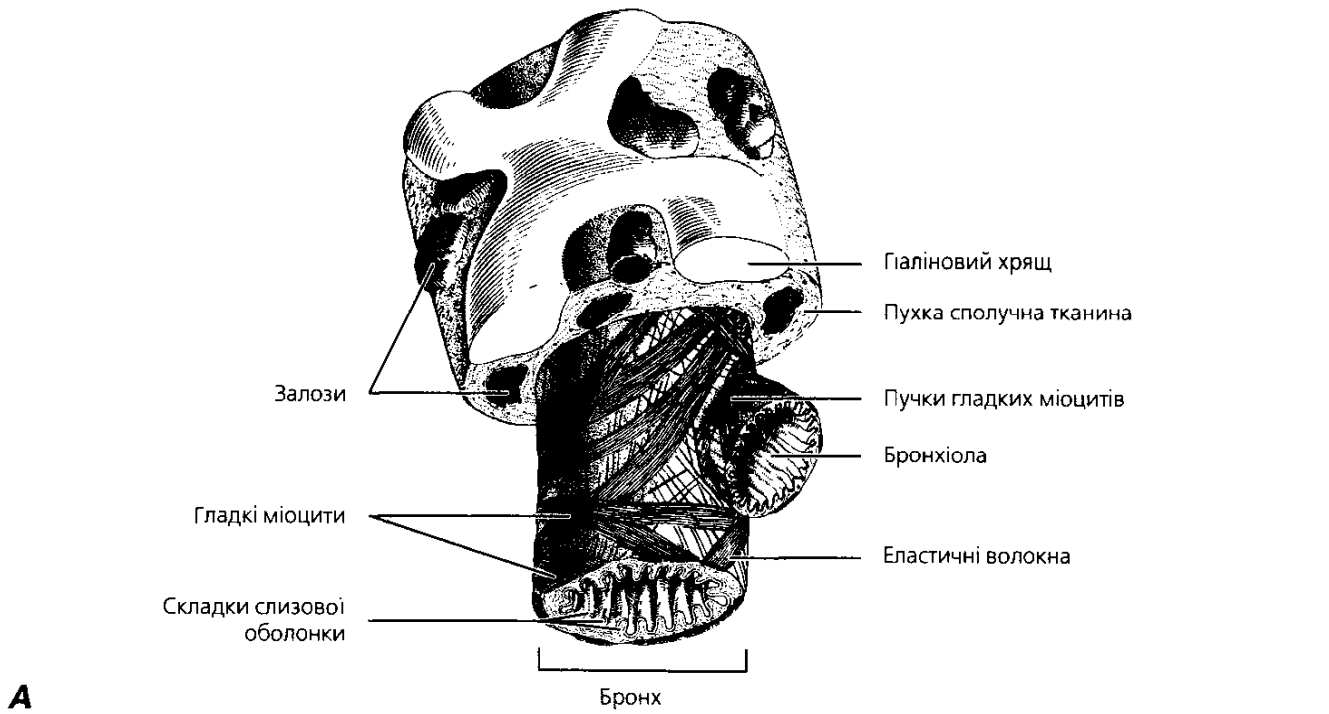


Рис. 4.76. Бронхи: **A** – тривимірна реконструкція великого бронха; **Б** – світлова мікроскопія стінки великого бронха, × 200; **В** – сегмент стінки термінальної бронхіоли, × 650

міри яких зменшуються відповідно до зменшення калібру бронха. Кінцеві відділи мішаних слизово-білкових залоз розташовуються великими групами переважно у тих ділянках стінки бронха, де немає хряща.

Середні бронхи мають діаметр від 5 до 2 мм. Товщина слизової оболонки та висота епітеліального шару зменшуються. М'язова пластинка слизової оболонки і її складки добре розвинені. Фіброзно-хрящова оболонка містить лише окремі острівці гіалінового хряща, місцями з'являється еластичний хрящ. У підслизовій оболонці зберігаються залози.

Діаметр **малих бронхів** від 2 до 0,5 мм. Епітелій стає дворядним. М'язова пластинка у малих бронхах добре розвинена. У цих бронхах відсутні залози, а також хрящі. Отже, малі бронхи мають лише слизову і зовнішню адвентиційну оболонки або чотири пластинки: епітеліальну, власну, м'язову та адвентиційну.

Термінальні (кінцеві) бронхіоли мають діаметр близько 0,5 мм і довжину до 1200 мкм. Загальний план будови їхніх стінок подібний до такого ж малих бронхів, але товщина стінки значно менша. Епітелій стає одношаровим кубічним війчастим. М'язова пластинка у термінальних бронхіолах має сіткоподібне розташування гладких міоцитів, завдяки чому складки слизової оболонки тут відсутні.

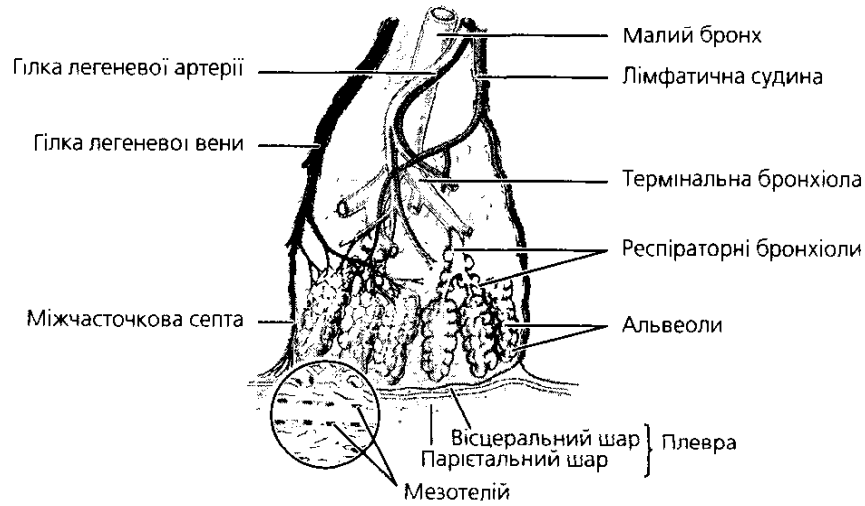
Легеня (*pulmo*). Респіраторний відділ. Легеня вкрита серозною оболонкою – вісцеральною плеврою, яка побудована з одношарового плоского епітелію (мезотелію), оберненого у плевральну порожнину, та власної сполучнотканинної пластинки, зрощеної з паренхімою легені. У легені міститься частина повітроносних шляхів (бронхіальне дерево), а також респіраторний відділ (альвеолярне дерево). Легеня складається з часток, сегментів, часточок та ацинусів. Права легеня містить три частки, ліва – дві. Кожна легеня має по десять сегментів і близько 800 часточок. Часточка складається з 12–18 ацинусів, яких у кожній легені є близько 15 тисяч.

Часточка легені – це територія розгалуження малого бронха (рис. 4.77). Форма її пірамідна, висота 51–27, ширина 9–21 мм. Через вершину в часточку входить малий бронх і, розгалужуючись дихотомічно, на межі верхньої та середньої її третини формує термінальні бронхіоли. Розгалуження термінальних бронхіол утворює респіраторний відділ легень. Територія розгалуження однієї термінальної бронхіоли є структурно-функціональною одиницею респіраторного відділу легень, яка має назву **легеневого ацинуса**.

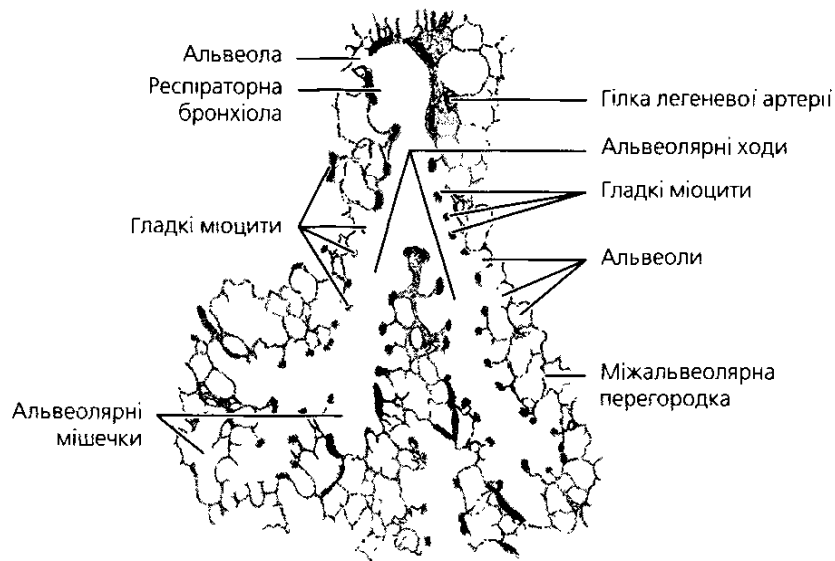
Ацинус побудований із трьох частин:

- 1) альвеолярних бронхіол (I, II, III порядків);
- 2) альвеолярних ходів (або проток);
- 3) альвеолярних мішечків.

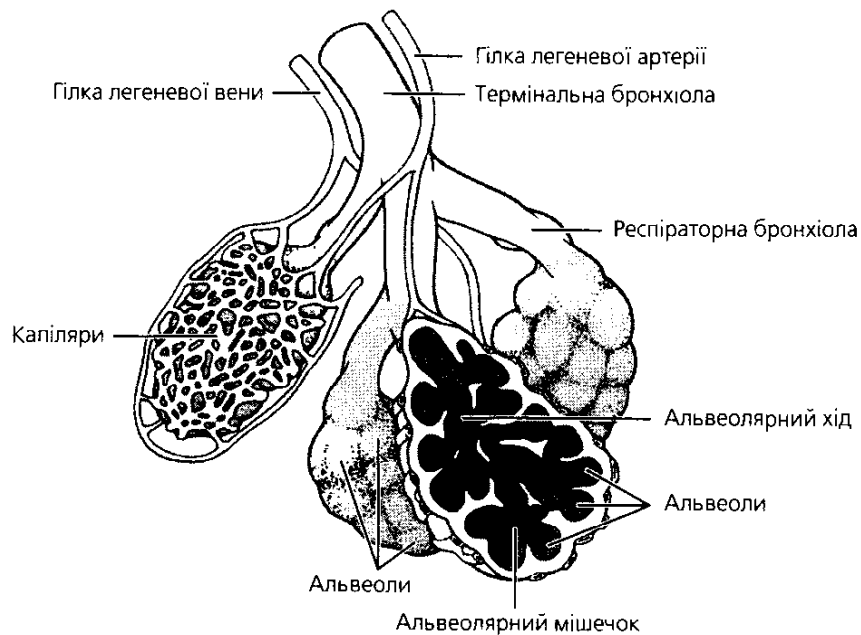
Альвеолярні бронхіоли I порядку утворюються у результаті дихотомічного поділу термінальних бронхіол. Вони мають таку ж довжину і діаметр, а також будову стінки, як і термінальні бронхіоли, але епітелій їх не має війчастих клітин. Основною відмінною рисою цих бронхіол є наявність у



A



B



B

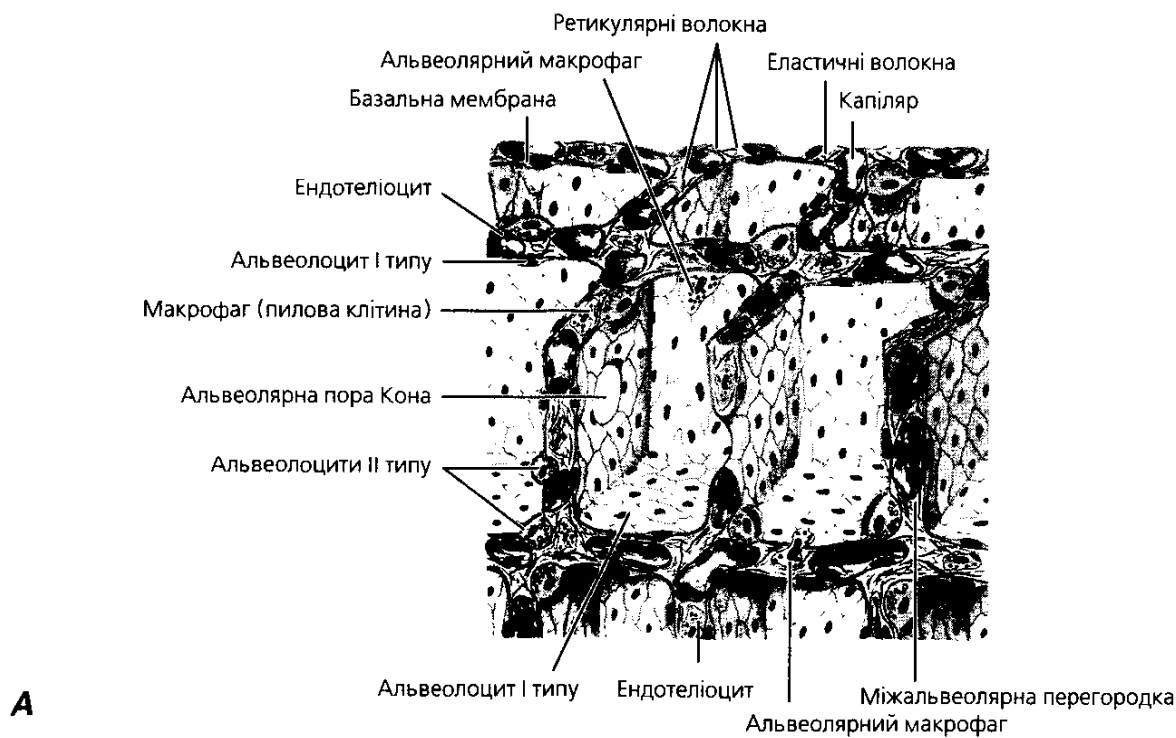
Рис. 4.77. Респіраторні відділи легень: **A** – тривимірне відтворення легеневої часточки; **Б** – напівсхематичне зображення зрізу легеневого ацинуса; **В** – схема об’ємної реконструкції ацинуса легень

стілці маленьких комірок – альвеол. **Альвеолярні бронхіоли II** порядку мають меншу довжину (до 800 мкм), а кількість альвеол у їх стінці зростає. **Альвеолярні бронхіоли III** порядку ще коротші – до 500 мкм і мають ще більше альвеол. **Альвеолярні (респіраторні) ходи** мають діаметр у два-три рази більший, ніж альвеолярні бронхіоли, і велику кількість альвеол, між якими лишаються невеличкі проміжки власної стінки альвеолярної протоки. **Альвеолярні мішечки** побудовані з кількох альвеол, розташованих одна біля одної.

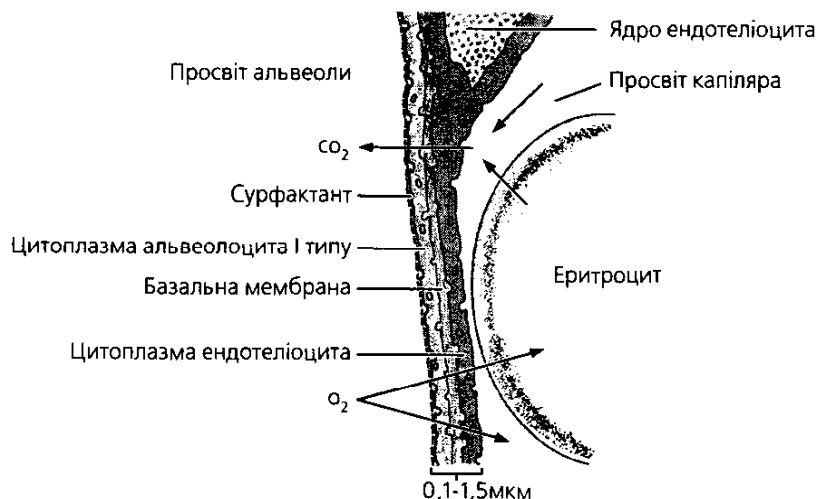
Альвеола легені – це відкритий пухирець, заповнена повітрям комірка, через тонку стінку якої відбувається газообмін (рис. 4.77, 4.78, 4.79). Загальна кількість альвеол в одній легені дорослого – 300–400 мільйонів. Максимальна поверхня усіх альвеол у дорослого під час вдихання повітря досягає 100 м². У дорослої людини розмір входу в альвеолу становить 0,15–0,25 мм, а її глибина – 0,06–0,3 мм. Стінка альвеол містить отвори – так звані **пори Кона** – діаметром 9–19 мкм, які сполучають сусідні альвеоли.

Середня кількість пор на одну альвеолу складає 13–21, половина з них розташована на стінці альвеоли, протилежній входу. Середня площа, яку займають пори Кона, – 1–5 % від площі поверхні альвеоли. Зсередили альвеола вистелена суцільним шаром епітелію, який лежить на базальній мембрані. Серед епітеліальних клітин альвеол розрізняють малі респіраторні епітеліоцити (альвеолоцити I) і великі секреторні, зернисті епітеліоцити (альвеолоцити II).

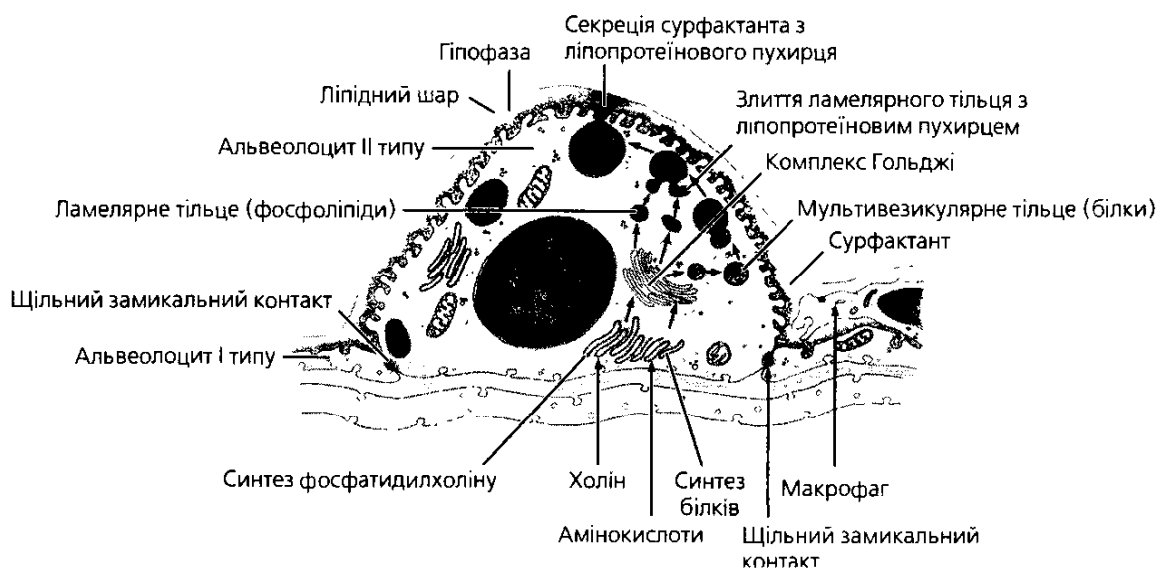
Респіраторні альвеолоцити (рис. 4.78, 4.79) вкривають 97 % альвеолярної поверхні, мають розміри 5–6 мкм у ядерній частині та 0,2–0,3 мкм – у цитоплазматичній. Це плоскі клітини. Їхні широкі цитоплазматичні відростки, які називають вуаліями, мають довжину до 10 мкм. Саме ділянки цих відростків респіраторних клітин пристосовані до газообміну, в забезпеченні якого і полягає функція даних клітин. **Великі, або секреторні, альвеолоцити** (рис. 4.78, 4.79, 4.80) вкривають 3–4 % поверхні альвеол, розташовуючись поблизу пор або по їхніх краях, мають розміри до 10 мкм, заокруглену форму, випинаються у просвіт альвеоли, утворюють з респіраторними клітинами щільні замикальні контакти. У цитоплазмі цих клітин містяться осміофільні тільця, добре розвинені комплекс Гольджі та ендоплазматична сітка. Великі альвеолоцити продукують фосфоліпопротеїнові комплекси, з яких будуються мембрани сурфактанту. За участю гладкої ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі синтезуються фосфоліпіди, які нагромаджуються у вигляді **ламелярних тілець**. Синтезовані у гранулярній ендоплазматичній сітці та комплексі Гольджі ліпопротеїнові молекули нагромаджуються у вигляді **мультивезикулярних тілець**. Перед виведенням з клітини ламелярні та мультивезикулярні тільця зливаються, після чого новоутворений фосфоліпопротеїновий комплекс виводиться на поверхню клітини шляхом екзоцитозу. Крім великих і малих альвеолоцитів у стінці альвеоли трапляються альвеолярні макрофаги. Це клітини, що належать до макрофагічної системи організму, мають кістково-мозкове походження і виконують захисну функцію. За умови нагромадження у



A



B



B

Рис. 4.78. Будова легеневих альвеол: **A** – схема ультраструктурної організації альвеол; **B** – будова альвеоло-капілярного (аерогематичного) бар'єра; **B** – ультраструктура альвеолоцита II типу

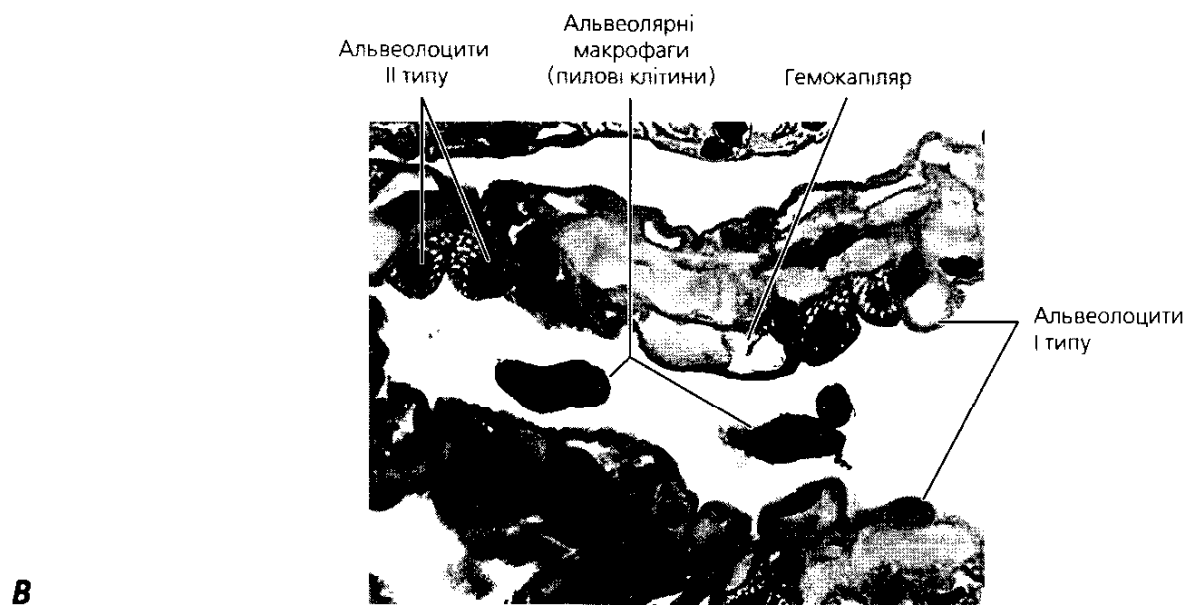
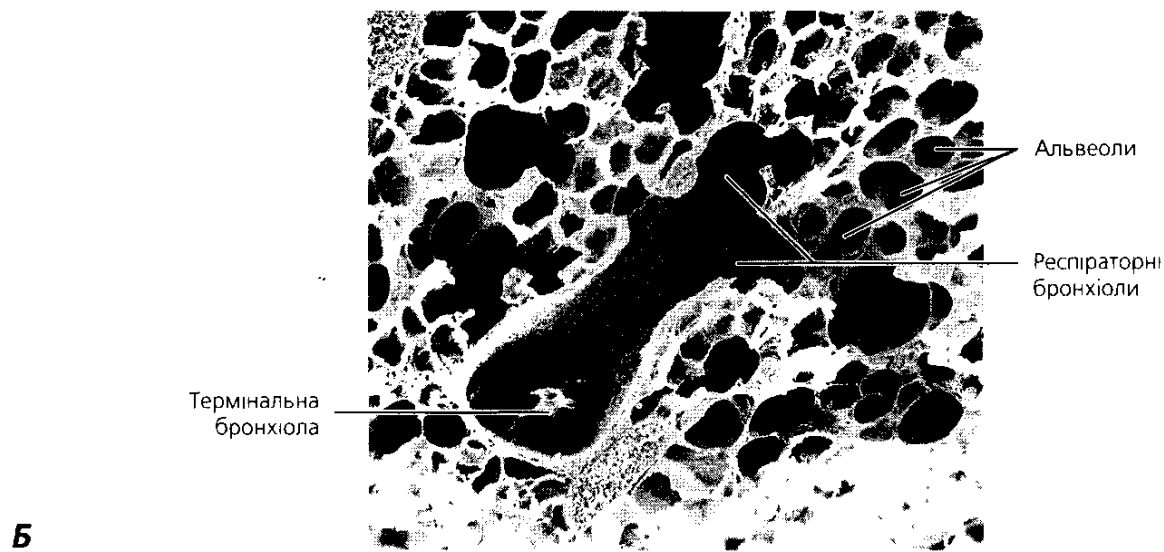


Рис. 4.79. Респираторні відділи легень: **A** – світлова мікроскопія ділянки розгалуження термінальної бронхіоли, $\times 65$; **B** – сканована електронна мікрофотографія термінальної бронхіоли, респираторних бронхіол і альвеол, $\times 130$; **B** – світлова мікроскопія стінки легеневої альвеоли, $\times 1100$

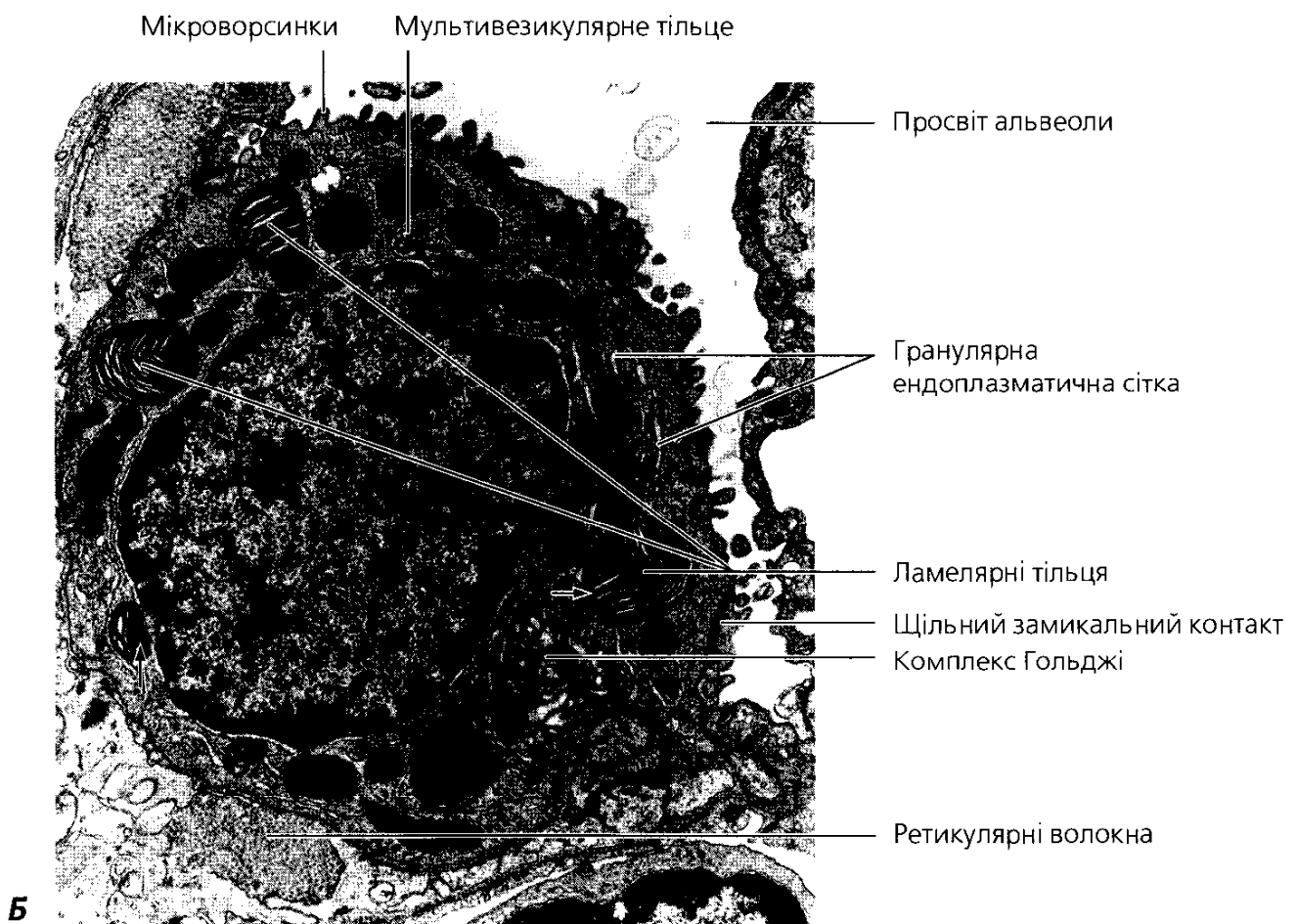
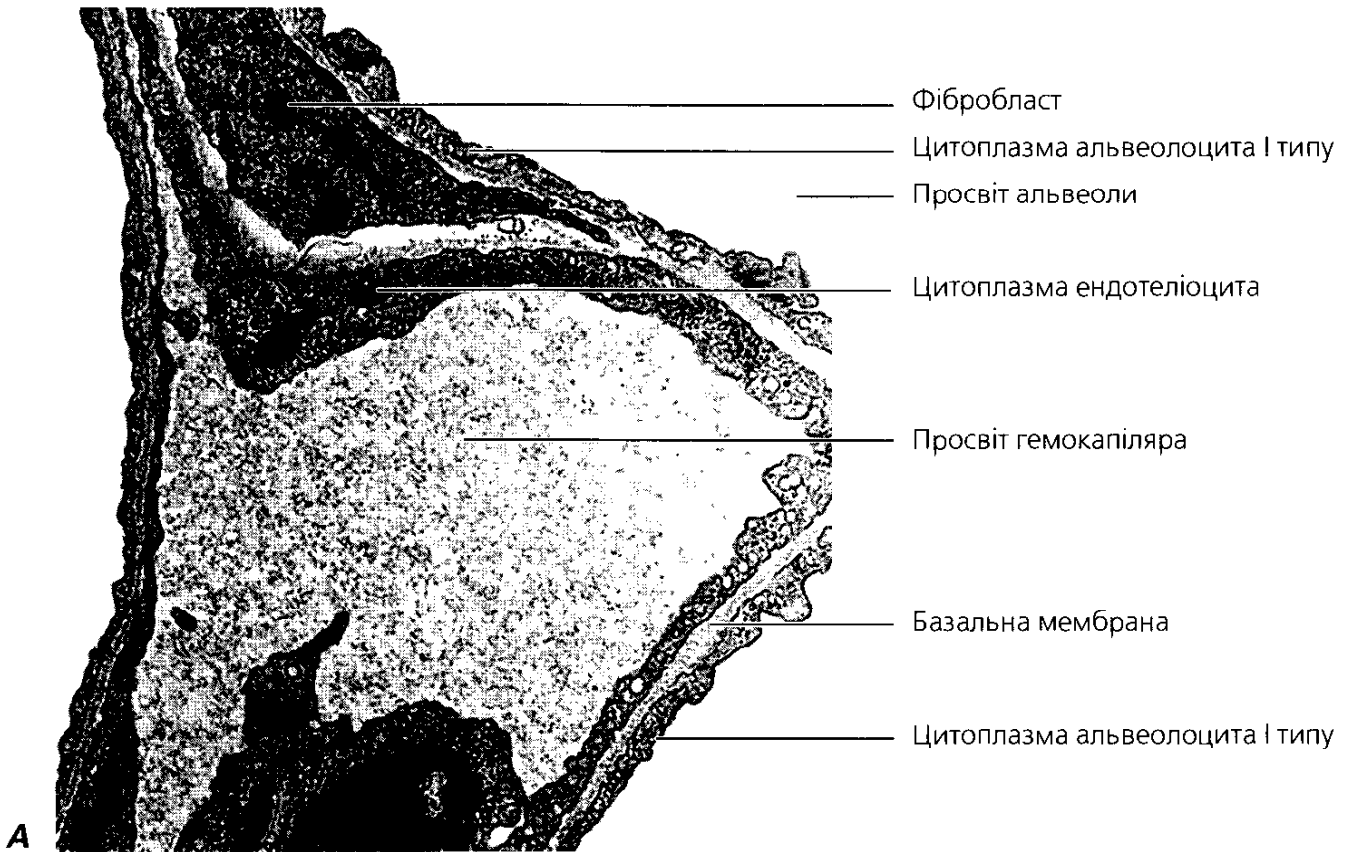


Рис. 4.80. Трансмійна електронна мікроскопія легеневих альвеол: **A** – ультраструктура альвеоло-капілярного (аерогематичного) бар'єра, $\times 32\ 000$; **B** – альвеолоцит II типу, $\times 12\ 000$

цитоплазмі значної кількості фагоцитованих частинок пилу вони отримують назву пилових клітин.

Сурфактантний альвеолярний комплекс (сурфактант) — це тонка плівка, яка вистеляє альвеоли зсередини і контактує з повітрям. Сурфактант складається із двох фаз — мембранної та рідкої (гіпофази). Мембранний поверхневий компонент побудований з фосфоліпідів і білків, а розташована глибше рідка гіпофаза — з розчинених у воді глікопротеїнів. Значення сурфактанту полягає у тому, що, зменшуючи поверхневий натяг, він запобігає злипанню альвеол під час видиху. Крім того, він має бактерицидну дію і не дає проникати мікроорганізмам з повітря через стінку альвеоли. Сурфактант також запобігає трансудації рідини з капілярів в альвеоли, полегшує переміщення альвеолярних макрофагів і лімфоцитів.

Диференціація великих епітеліоцитів і синтез ними сурфактанту починаються на початку сьомого місяця ембріогенезу людини. Саме завдяки наявності сурфактантної плівки в альвеолах новонародженої дитини вони здатні розправлятися під час першого вдиху і далі не спадаються. Існують деякі вади розвитку, за наявності яких сурфактант у легенях не утворюється, унаслідок чого така новонароджена дитина є нежиттєздатною.

Зовні до базальної мембрани альвеоли прилягають кровоносні капіляри, а також сітка еластичних волокон, які обплітають альвеоли. Через те що альвеоли щільно прилягають одна до одної, кожний капіляр межує одночасно з кількома альвеолами. Це забезпечує найкращі умови для газообміну між кров'ю, що тече у капілярах, і повітрям, яке заповнює порожнини альвеол. Структури, через які здійснюється газообмін, утворюють так званий **аерогематичний бар'єр**. Він включає у себе стінку альвеоли та стінку гемокапіляра (рис. 4.78, Б, 4.80, А), товщина його становить у середньому 0,5 мкм. Компоненти аерогематичного бар'єра наступні: сурфактант, без'ядерні ділянки респіраторних альвеолоцитів, базальна мембрана альвеоли, базальна мембрана капіляра і без'ядерні ділянки ендотелію капіляра. Часто базальні мембрани альвеоли і гемокапіляра зливаються в одну загальну альвеоло-капілярну мембрану, що створює оптимальні умови для виконання респіраторної функції.

Розвиток дихальної системи. Гортань, трахея та легені розвиваються з так званого ларинго-трахео-пульмонального зачатка, який з'являється на третьому-четвертому тижні у вигляді виросту вентральної стінки передньої кишки. З верхньої частини цього зачатка утворюються гортань і трахея. У нижній частині він поділяється на два мішечки, які є зачатками легенів. У процесі розвитку в мішечках з'являється велика кількість виростів, між якими розміщена мезенхіма. Кожна кінцева гілочка виросту закінчується розширенням — майбутнім альвеолярним мішечком. Так формується бронхіальне дерево, яке галузиться подібно до складної альвеолярної залози. З шостого місяця і до моменту народження у легенях відбувається розвиток альвеол. Під час усього ембріонального періоду альвеоли мають незначний просвіт і товсті стінки. Під час пер-

шого вдиху новонародженої дитини альвеоли розправляються, їхні порожнини збільшуються, а товщина стінок зменшується, що сприяє газообміну. Сурфактант починає вироблятися на початку сьомого місяця ембріогенезу, тому недоношених дітей меншого терміну вагітності вважають не здатними до самостійного дихання. Для забезпечення легеневого газообміну таких дітей практикується введення у їхні респіраторні відділи екзогенного сурфактанту.

Терміни для запам'ятовування

1. Повітроносні шляхи. 2. Респіраторний відділ. 3. Носова порожнина. 4. Присінок носа. 5. Власне носова порожнина. 6. Дихальна та нюхова ділянки. 7. Слизова оболонка. 8. Мікрворсинчасті клітини. 9. Трубний мигдалик. 10. Глотковий мигдалик. 11. Нюхові рецепторні клітини. 12. Підтримувальні клітини. 13. Нюховий пухирець. 14. Нюхові війки. 15. Слизові (Боуменові) залози. 16. Гортанний мигдалик. 17. Білково-слизові залози. 18. Ендокриноцити трахеї. 19. Головні бронхи. 20. Великі бронхи. 21. Середні бронхи. 22. Малі бронхи. 23. Термінальні бронхіоли. 24. Часткові бронхи. 25. Зональні бронхи. 26. Сегментарні бронхи. 27. Субсегментарні бронхи. 28. Бронхіолярні екзокриноцити (клітини Клара). 29. Безвійчасті клітини. 30. Мікрворсинчасті клітини. 31. Плевра. 32. Легенева частка. 33. Легеневий сегмент. 34. Легенева часточка. 35. Легеневий ацинус. 36. Альвеолярні бронхіоли. 37. Альвеолярні ходи. 38. Альвеолярні мішечки. 39. Альвеоли. 40. Респіраторні альвеолоцити. 41. Великі (секреторні) альвеолоцити. 42. Сурфактантний комплекс. 43. Альвеолярні макрофаги (пилові клітини). 44. Аерогематичний бар'єр. 45. Альвеолярні пори Кона. 46. Альвеоло-капілярна мембрана. 47. Ларинго-трахеопульмональний зачаток.

4.6. СЕЧОВА СИСТЕМА

До сечової системи належать нирки, які є органами сечоутворення, а також сечоводи, сечовий міхур та сечівник, які складають сечовивідні шляхи (рис. 4.81).

Нирка (ren) є органом, у якому безперервно утворюється сеча. Це основний орган, який звільняє організм від кінцевих продуктів метаболізму: 80% усіх шлаків виводиться саме з сечею завдяки роботі нирок. Відомо, що розлад процесів виділення швидше призводить до загибелі організму, ніж порушення нормального надходження поживних речовин. Головною і життєво необхідною функцією нирок є видільна. Крім того, нирки беруть участь у регуляції осмотичного тиску крові, підтриманні кислотно-лужної рівноваги, а також виконують ендокринну функцію.

Нирка є парним паренхіматозним органом бобоподібної форми, розміщеним у заочеревинному просторі по обидва боки від поперекового відділу хребта. Маса кожної нирки становить 100–300 г, розміри – 11х6х4 см. Нирка вкрита фіброзною капсулою товщиною 100–200 мкм, спереду має також серозну оболонку. Назовні від фіброзної капсули, особливо у ділянці воріт і на задній поверхні, розташований шар жирової тканини – жирова капсула нирки. На розрізі у нирці можна розрізнити два шари: **кіркову речовину** (розташовується суцільним шаром під капсулою, колір темно-червоний, зерниста) і **мозкову речовину** (внутрішній шар, колір світлий, посмугована). Кіркова речовина заходить у мозкову речовину у вигляді так званих **ниркових стовпів**

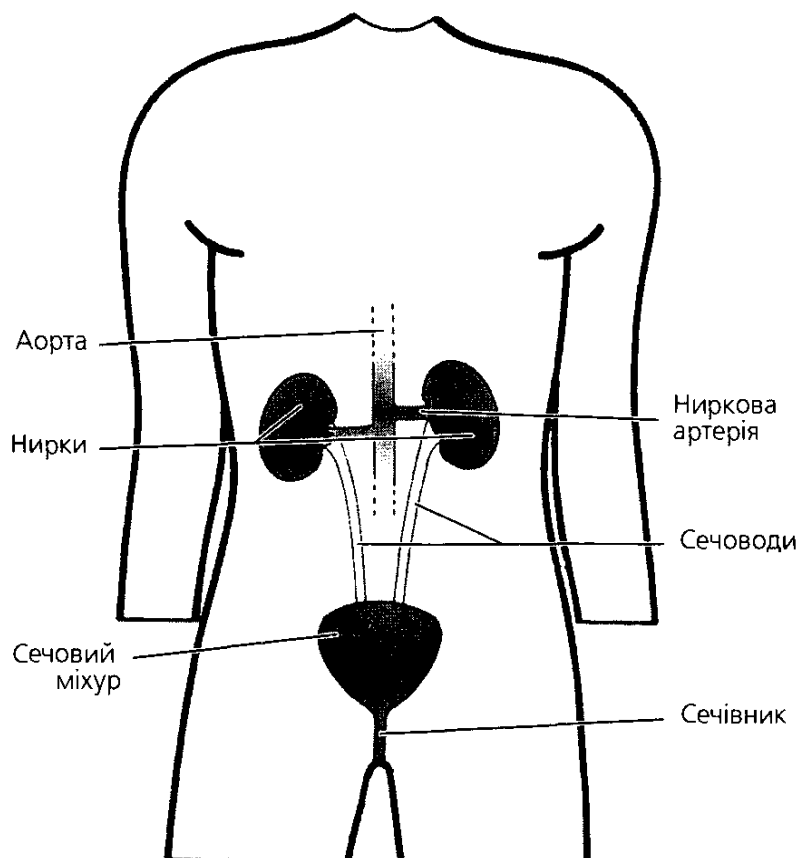


Рис. 4.81. Загальний план будови сечової системи.

Бертена, які розділяють останню на 8–12 ділянок пірамідної форми, що отримали назву **ниркових пірамід**. Широкою основою ниркові піраміди обернені до поверхні органа, а верхівками – у бік воріт; верхівки пірамід утворюють **ниркові сосочки**, що вільно виступають у ниркові чашечки. Ниркова піраміда з прилеглою ділянкою кіркової речовини має назву **ниркової частки**.

Мозкова речовина нирки, у свою чергу, вростає у вигляді тонких пучків у кіркову речовину, де називається **мозковими променями Феррейна**. Нирковий промінь з ділянками кіркової речовини, що його оточують, утворюють **кіркову часточку**. Часточки розмежовані міжчасточковими артеріями та венами (див. нижче, рис. 4.89, Б, В). Строму нирки утворює пухка волокниста сполучна тканина, багата на ретикулярні клітини і ретикулярні волокна. Паренхіма нирки утворена нирковими тільцями й епітеліальними нирковими каналцями, серед яких є звивисті та прямі. Перші разом з тільцями утворюють кіркову речовину, другі – мозкову.

Нефрон (рис. 4.82) є структурною і функціональною одиницею нирки. Він являє собою систему звивистих і прямих епітеліальних каналців, що починаються від кожного ниркового тільця. Довжина одного нефрона – від 18 до 50 мм, а всіх нефронів – близько 100 км. Кількість нефронів в обох нирках складає 2–2,5 мільйона. Нефрон включає **капсулу Шумлянського-Боумена, проксимальний звивистий і прямий каналці, тонкий каналець**, в якому розрізняють низхідну і висхідну частини, **дистальний прямий і звивистий каналці**. Тонкий і дистальний прямий каналці утворюють **петлю Генле**. Судинний клубочок і капсула Шумлянського-Боумена формують **ниркове (Мальпігієве) тільце**.

Нефрони залежно від локалізації й особливостей будови поділяються на кіркові та юкстамедулярні (білямозкові). Серед кіркових нефронів розрізняють короткі, які цілковито локалізовані в кірковій речовині (їх 1%), і проміжні, петлі яких спускаються у зовнішню зону мозкової речовини (їх 80%). Юкстамедулярні нефрони, яких близько 20%, мають дуже довгі петлі, які глибоко сягають у мозкову речовину, а їхні ниркові тільця, проксимальні та дистальні відділи розташовані у кірковій речовині на межі з мозковою речовиною. Нефрони відкриваються у збірні ниркові каналці (трубочки). Останні починаються у кірковій речовині і разом з прямими каналцями кіркових нефронів входять до складу мозкових променів. Потім збірні каналці переходять у мозкову речовину і в ділянці вершин пірамід вливаються у сосочкові канали.

Гістофізіологія сечоутворення. Ниркове тільце, від якого починається нефрон, має округлу форму, діаметр від 100 до 240 мкм, складається з капсули і судинного клубочка (рис. 4.82, 4.83, 4.84). Капсула має форму двостінної чаші, складається із внутрішнього та зовнішнього листків, які обмежують щілинну порожнину – так званий **сечовий простір**. Судинний клубочок складається з 50–100 капілярних петель, які є розгалуженнями **приносної артеріоли**.

Капіляри, зливаючись між собою, утворюють **виносну артеріолу**, яка має менший діаметр, ніж приносна, чим забезпечується високий тиск (понад

50 мм рт.ст.) у капілярах клубочка. Це є необхідною умовою для реалізації першої фази сечоутворення, яка здійснюється шляхом фільтрації плазми крові через фільтраційний бар'єр. Через капіляри клубочка за добу проходить близько 1000 л крові, тобто вся кров організму людини проходить через нирки близько 200 разів за добу, або один раз кожні 5–10 хв.

Ендотеліальні клітини капілярів клубочка мають численні фенестри діаметром до 0,1 мкм і лежать на внутрішній поверхні товстої тришарової базальної мембрани. Із зовнішнього боку її вкриває епітелій внутрішнього листка капсули. У тришаровій базальній мембрані зовнішній і внутрішній шари електронно-прозорі, менш щільні; між ними залягає електронно-щільний середній шар, що містить мікрофібрилярну сітку з діаметром отворів до 7 нм.

Капіляри судинного клубочка майже на всій довжині оточені внутрішнім листком капсули, подібно до пальців у рукавичці. Внутрішній листок капсули

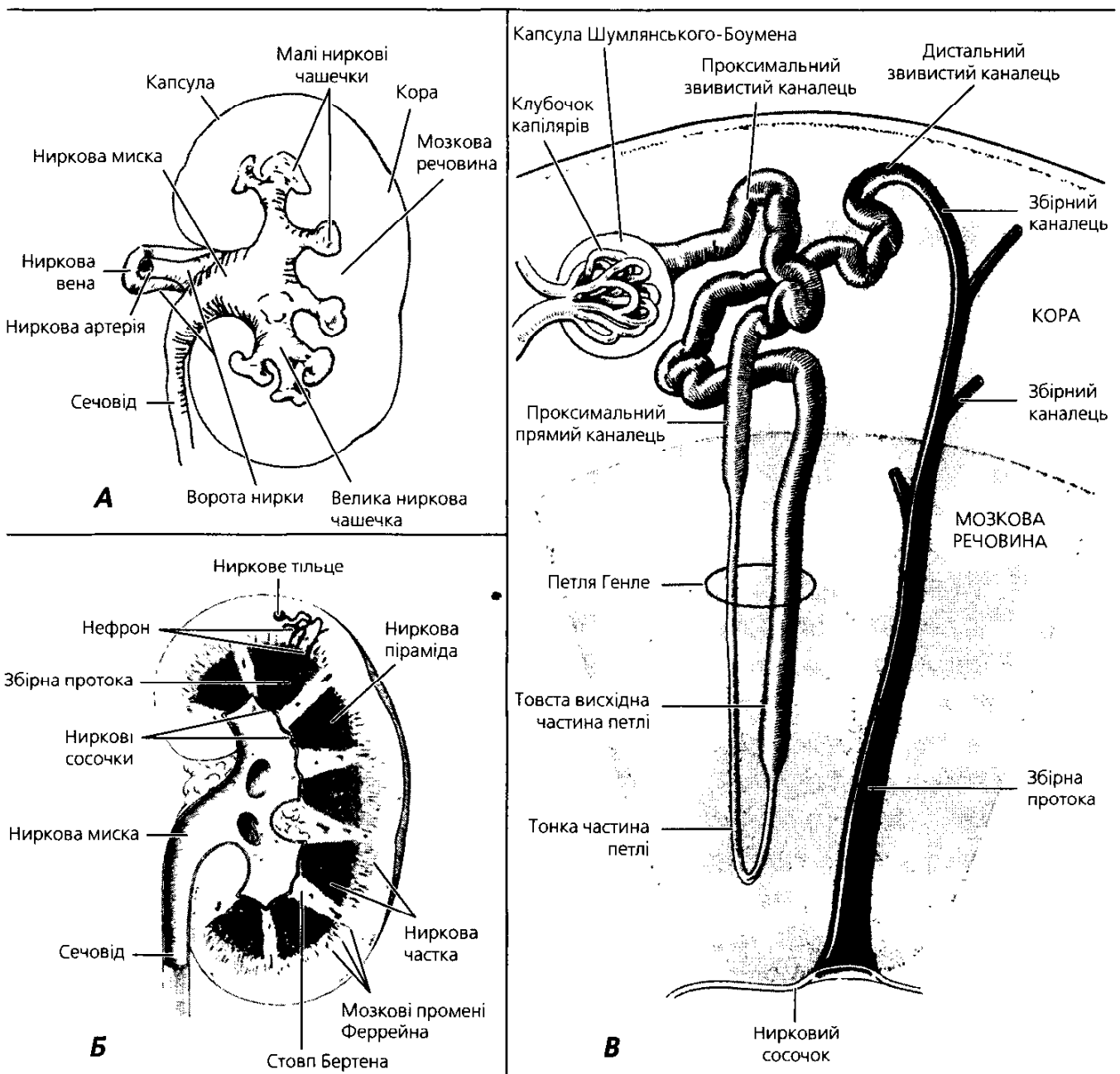


Рис. 4.82. Нирка: **А** – загальний план будови; **Б** – принцип структурної організації; **В** – будова нефрона і його зв'язок із капілярним клубочком і збірним каналцем

нефрона утворений великими (до 30 мкм) епітеліальними клітинами неправильної форми – **подоцитами**. Від базальної поверхні цих клітин відходить кілька широких відростків – **цитотрабекул**, від яких, у свою чергу, відгалужуються численні дрібні відростки – **цитоподії**. Останні своїми дещо розширеними основами (так званою подошвою прикріплення) контактують із вищеописаною тришаровою базальною мембраною. Між цитоподіями, які утворюють численні інтердигітації, розташовуються вузькі **фільтраційні щілини** (рис. 4.83, В, Г), перекриті діафрагмами.

Усі вищеозначені компоненти – фенестрований ендотелій капілярів клубочка, подоцити внутрішнього листка капсули, фільтраційні щілини і тришарова базальна мембрана – складають **фільтраційний бар'єр**, або **нирковий фільтр**, через який фільтрується кров і де утворюється первинна сеча, яка накопичується у порожнині капсули. Нирковий фільтр має вибіркочувальну проникність, він затримує усе, що має більші розміри, ніж проміжки у сіточці середнього шару базальної мембрани. У нормі через фільтраційний бар'єр не проходять формені елементи крові і білки плазми з великими молекулами – імуноглобуліни, фібриноген тощо. У разі ушкодження фільтра патологічним процесом у нирках ці компоненти крові можна виявити в сечі хворих. У судинних клубочках ниркових тілець, де між капілярами немає подоцитів внутрішнього листка капсули, присутній ще один різновид клітин – так звані **мезангіоцити**. Вони продукують основну міжклітинну речовину – матрикс, разом з яким утворюють **мезангій** судинних клубочків. Частина мезангіоцитів є макрофагами, що беруть участь в імунному захисті, а також в очищенні ниркового фільтра. Існують дані про те, що мезангіоцити беруть участь у фізіологічній регенерації базальної мембрани фільтраційного бар'єра, а також у реалізації ниркою її ендокринних функцій. Зовнішній листок капсули Шумлянського–Боумена утворений одним шаром плоских або кубічних клітин, що оточені базальною мембраною. Епітелій зовнішнього листка капсули переходить в епітелій проксимального відділу нефрона.

Проксимальний відділ нефрона (рис. 4.82, 4.83, 4.85, 4.86) складається із двох частин: довгої звивистої і короткої прямої. Довжина цього каналця близько 15 мм, діаметр – 50–60 мкм. Звивиста частина проксимального відділу починається від сечового полюса ниркового тільця і потім, звиваючись, повертається до свого ниркового тільця; коротка пряма частина йде вниз і переходить у тонкий каналець нефрона. Стінка проксимального відділу утворена одним шаром циліндричних або кубічних клітин, які лежать на базальній мембрані. Апікальна поверхня цих клітин містить щіточкову облямівку, утворену мікроворсинками, а базальна частина – базальну посмугованість, що виникає унаслідок упорядкованого розміщення паличкоподібних мітохондрій, які орієнтовані довгою віссю перпендикулярно до базальної мембрани і лежать між глибокими інвагінаціями плазмолемми базальної частини клітини. Цитоплазма клітин цього відділу нефрона оксифільна, містить включення уратів, ліпідів, пігментів, значну кількість піноцитозних пухирців та лізосом. Межі

клітин видно погано, просвіт каналця має вигляд ледве контурованої щілини. У проксимальному відділі здійснюється реабсорбція, тобто зворотне всмоктування у кров із первинної сечі білків, глюкози, електролітів, води. Механізм цього процесу зумовлений особливостями будови клітин даного відділу. Щіточкова облямівка, яка має високу активність лужної фосфатази, сприяє повному зворотному всмоктуванню глюкози. Шляхом піноцитозу клітини поглинають із первинної сечі білки, розщеплюють їх до амінокислот, останні виводяться у кров. Мітохондрії сприяють зворотному всмоктуванню деяких

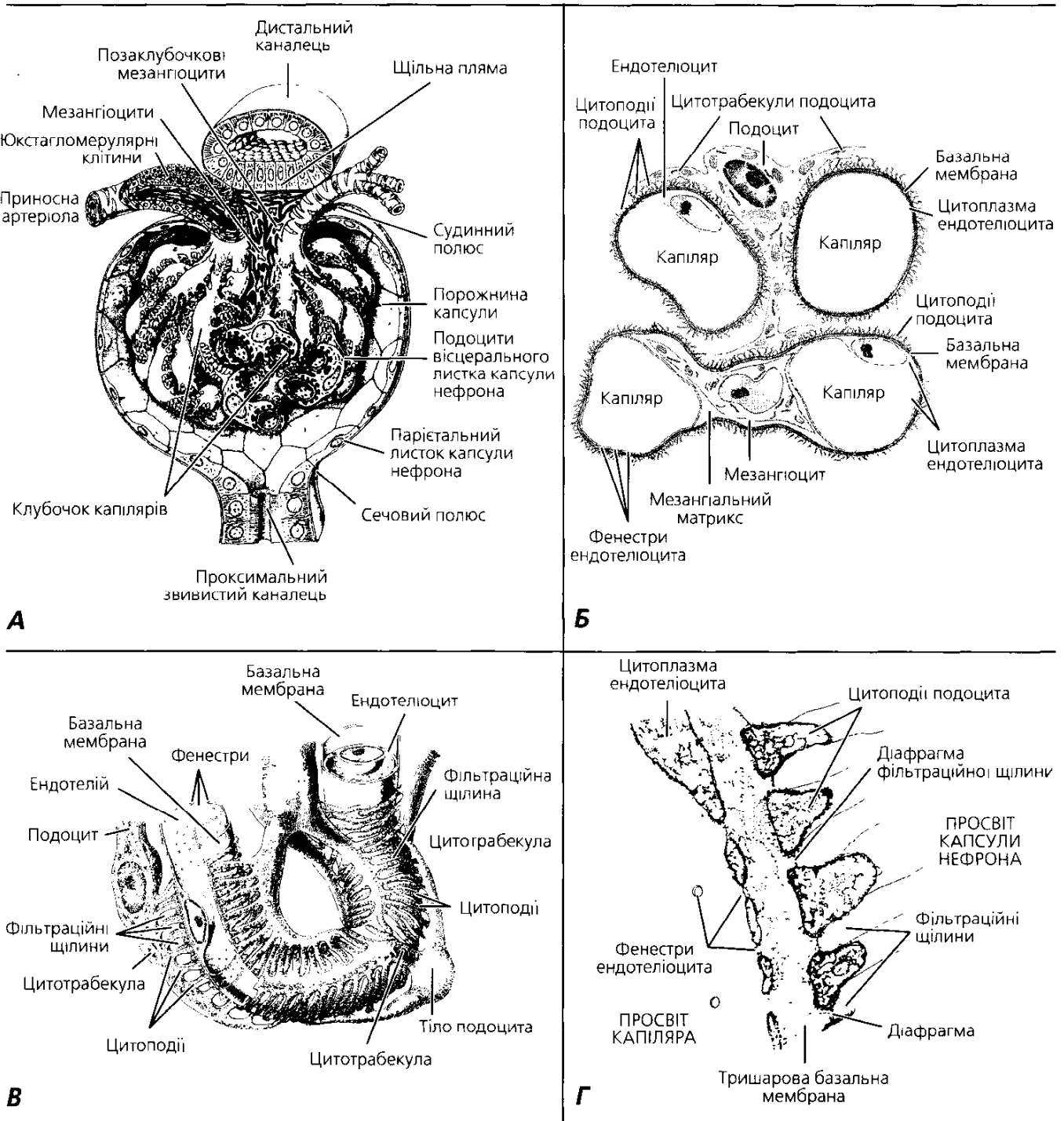
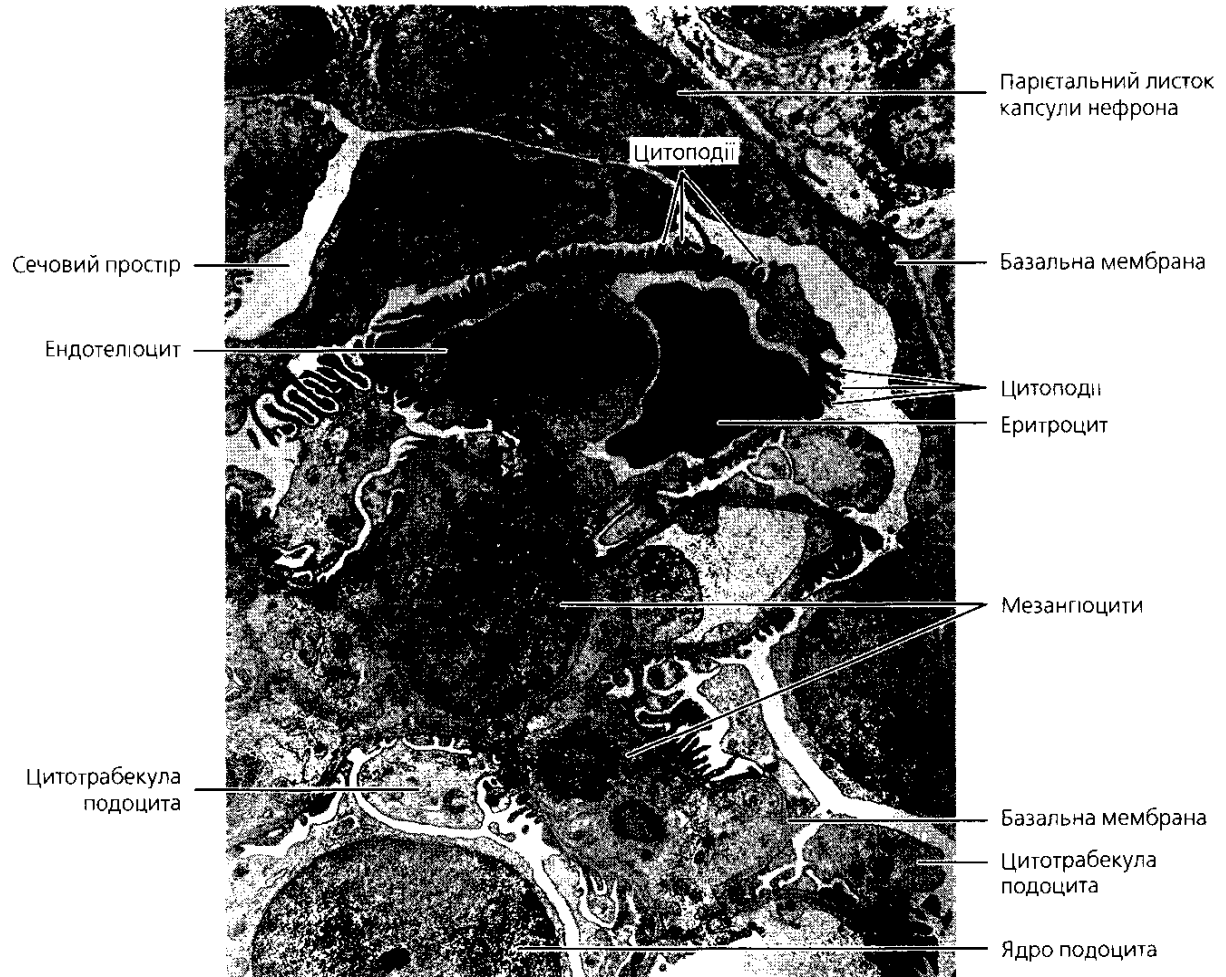
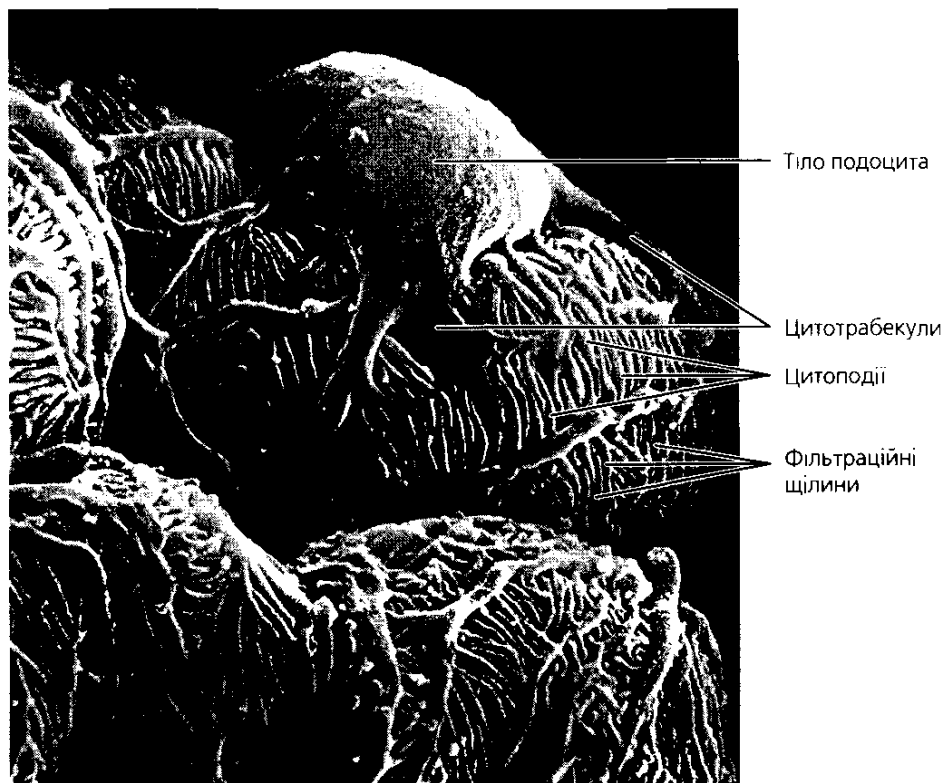


Рис. 4.83. Ультраструктура ниркового тільця: **А** – ниркове тільце з прилеглими ділянками проксимального і дистального каналців; **Б** – взаємовідношення капілярів ниркового клубочка з подоцитами та мезангіоцитами; **Б** – тривимірна реконструкція фільтраційного бар'єра; **Г** – деталі будови фільтраційного бар'єра



А



Б

Рис. 4.84. Електронна мікроскопія ниркового тільця: **А** – трансмісійна електронна мікроскопія, $\times 4500$; **Б** – сканована електронна мікроскопія подоцита, $\times 6200$

електролітів, а складки цитолемми мають велике значення у механізмі пасивного зворотного всмоктування води.

Тонкий каналець нефрона має діаметр 13–15 мкм. Його стінка утворена одним шаром плоских епітеліальних клітин зі світлою цитоплазмою, бідною на органели. Ядерні частини клітин виступають у просвіт каналця. У кіркових нефронах тонкий каналець має лише низхідну частину, а в юкстамедулярних

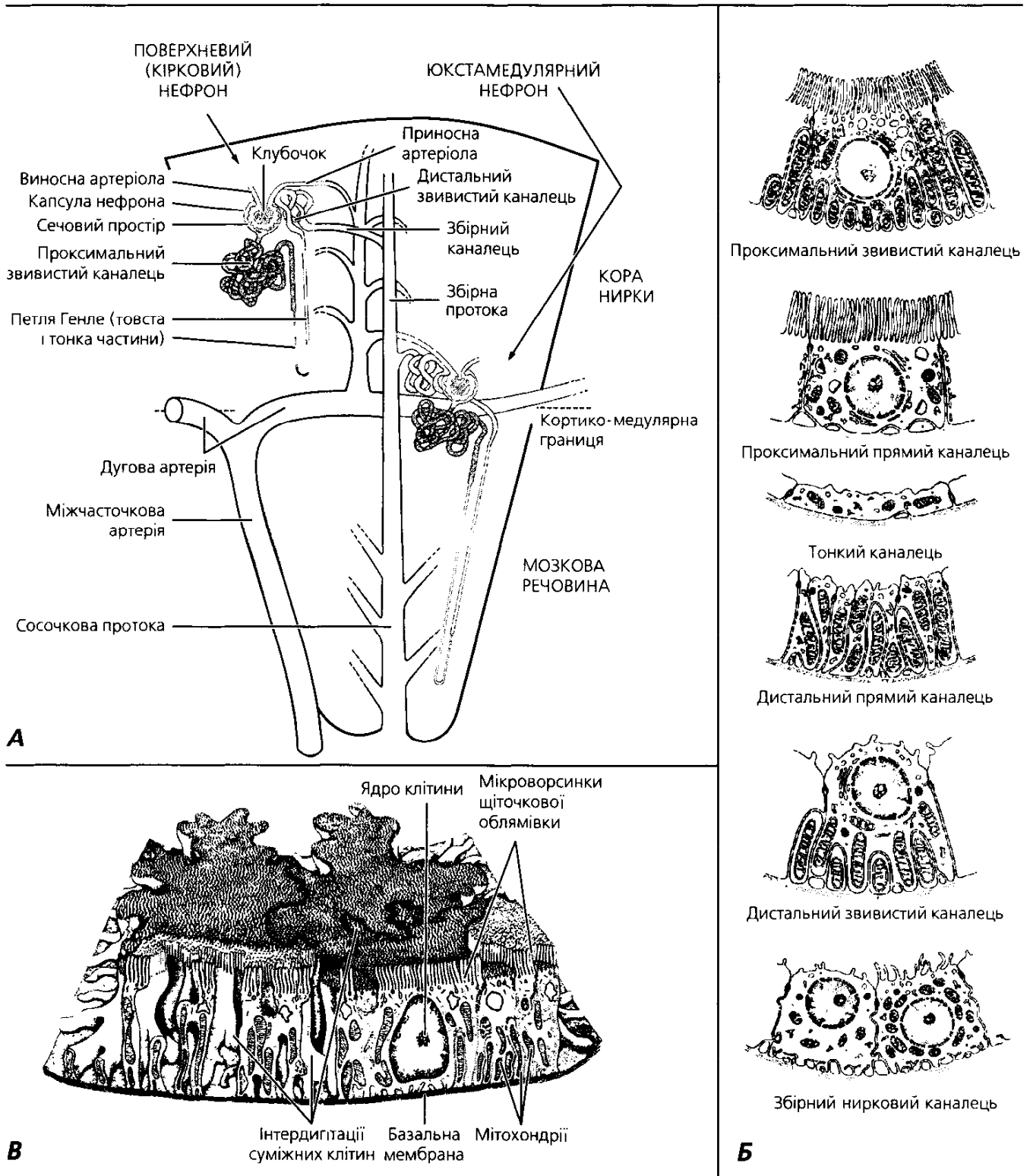


Рис. 4.85. Деталі будови нефронів: **А** – два різновиди нефронів; **Б** – ультраструктурні особливості клітин різних сегментів нефрона; **В** – тривимірна реконструкція частини стінки проксимального звивистого каналця

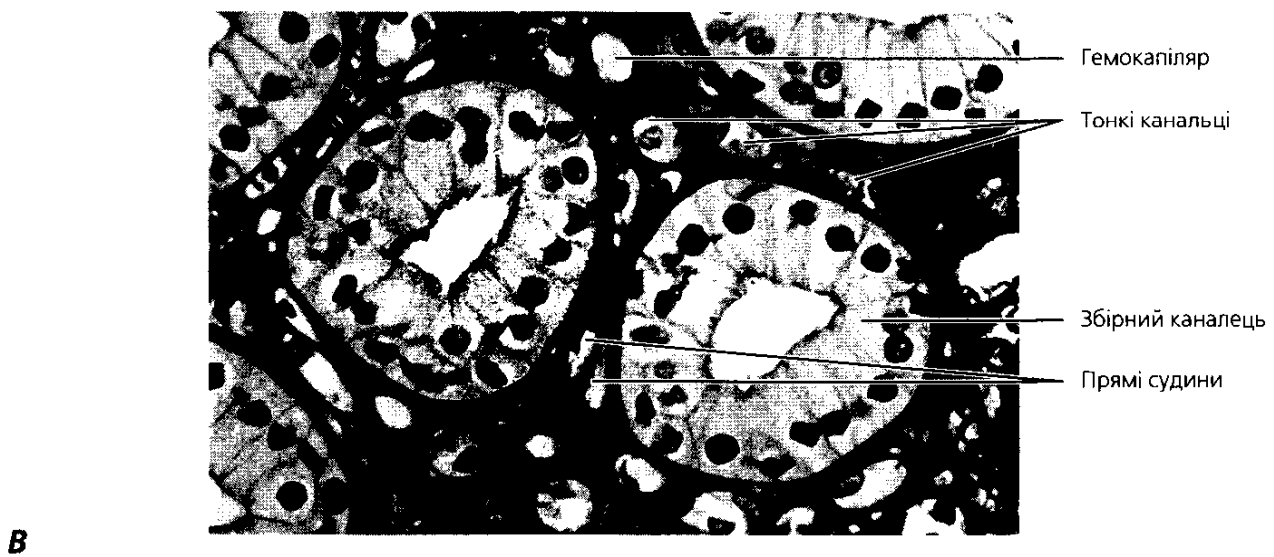
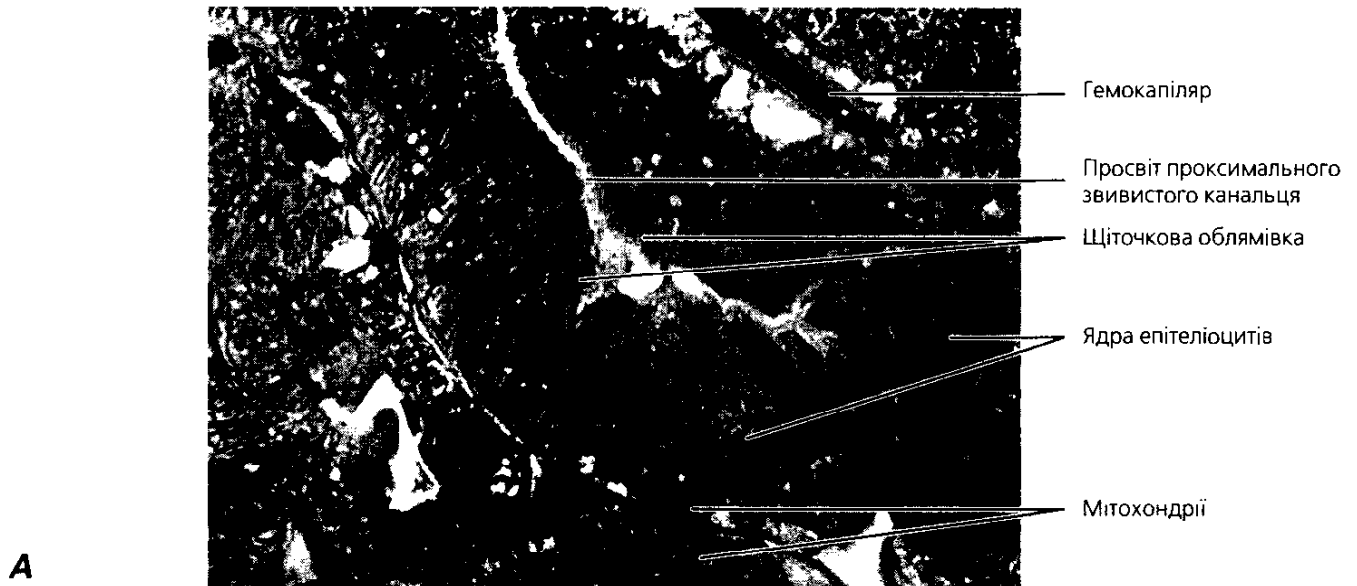


Рис. 4.86. Світлова мікроскопія ниркових каналців: **A** – проксимальний звивистий каналець, $\times 1000$; **Б** – дистальні звивисті каналці, $\times 1000$; **В** – тонкі й збірні каналці, $\times 400$

є також довга висхідна частина, яка переходить у прямий дистальний каналець. Під час проходження тонким каналцем первинна сеча втрачає воду, яка виходить через стінки каналця в інтерстиції (сполучну тканину між каналцями) завдяки високому вмісту в його складі хлористого натрію. Клітини прямого і прилеглої частини звивистого дистального каналців активно транспортують іони натрію із сечі в інтерстиції, чим створюють необхідну різницю осмотичних тисків між сечею й інтерстиційною рідиною. У результаті рідина, яка в нижній частині тонкого каналця була гіпертонічною, стає в них гіпотонічною, а осмотичний тиск в інтерстиції підвищується. Останнє зумовлює пасивне зворотне всмоктування води в кінцевій частині звивистих дистальних каналців і в збірних трубочках.

Дистальний прямий каналець має діаметр 30 мкм, його епітелій подібний до епітелію **дистального звивистого каналця**. Діаметр останнього 30–40 мкм. Епітелій його низький призматичний, розташований на добре вираженій базальній мембрані. На відміну від проксимального відділу нефрона, у клітинах дистального відділу відсутня щіточкова облямівка, але в базальній частині складки плазмолемі глибші, тут містяться великі довгасті мітохондрії. У зв'язку з тим, що дистальний звивистий каналець коротший, ніж проксимальний, його зрізи на препаратах спостерігаються не так часто, як зрізи проксимального відділу. Дистальні каналці лежать біля свого ниркового тільця, тому що нефрон, зробивши петлю, повертається до нього. Клітини дистального відділу мають світлішу цитоплазму і краще розмежовані, порівняно з епітелієм проксимального каналця.

Збірні ниркові каналці (рис. 4.86, 4.87) безпосередньо до нефрона не належать, вони обслуговують кілька нефронів. У верхній кірковій частині вони побудовані з одношарового кубічного епітелію, а в нижній – з одношарового циліндричного. В епітелії розрізняють світлі і темні клітини. Світлі клітини бідні на органели, їхня цитоплазма утворює внутрішні складки. Функцією цих клітин є пасивна реабсорбція води, яка здійснюється під впливом антидіуретичного гормону, який так само діє і на клітини дистального відділу. Темні клітини за своєю ультраструктурою нагадують парієтальні клітини залоз шлунка, що виділяють H^+ -іони. Вважають, що секреторна функція темних клітин забезпечує підкислення сечі.

Отже, складний процес сечоутворення здійснюється у нефронах завдяки діяльності його клітин. Він складається із трьох фаз. Перша фаза проходить у нирковому тільці: шляхом фільтрації у ньому утворюється первинна сеча. Друга фаза здійснюється у каналцях нефрона: шляхом реабсорбції з первинної сечі поглинаються глюкоза і білок; у кров повертаються необхідні електроліти і вода; сеча концентрується, її кількість зменшується від 100 л до 1,5–2 л на добу. Остання фаза сечоутворення має назву секреторної, вона здійснюється у збірних трубочках, де рН сечі підкислюється.

Ендокринний комплекс нирки включає юктагломерулярний апарат (ЮГА), який є у приблизно 10% кіркових нефронів, а також інтерстиційні клі-

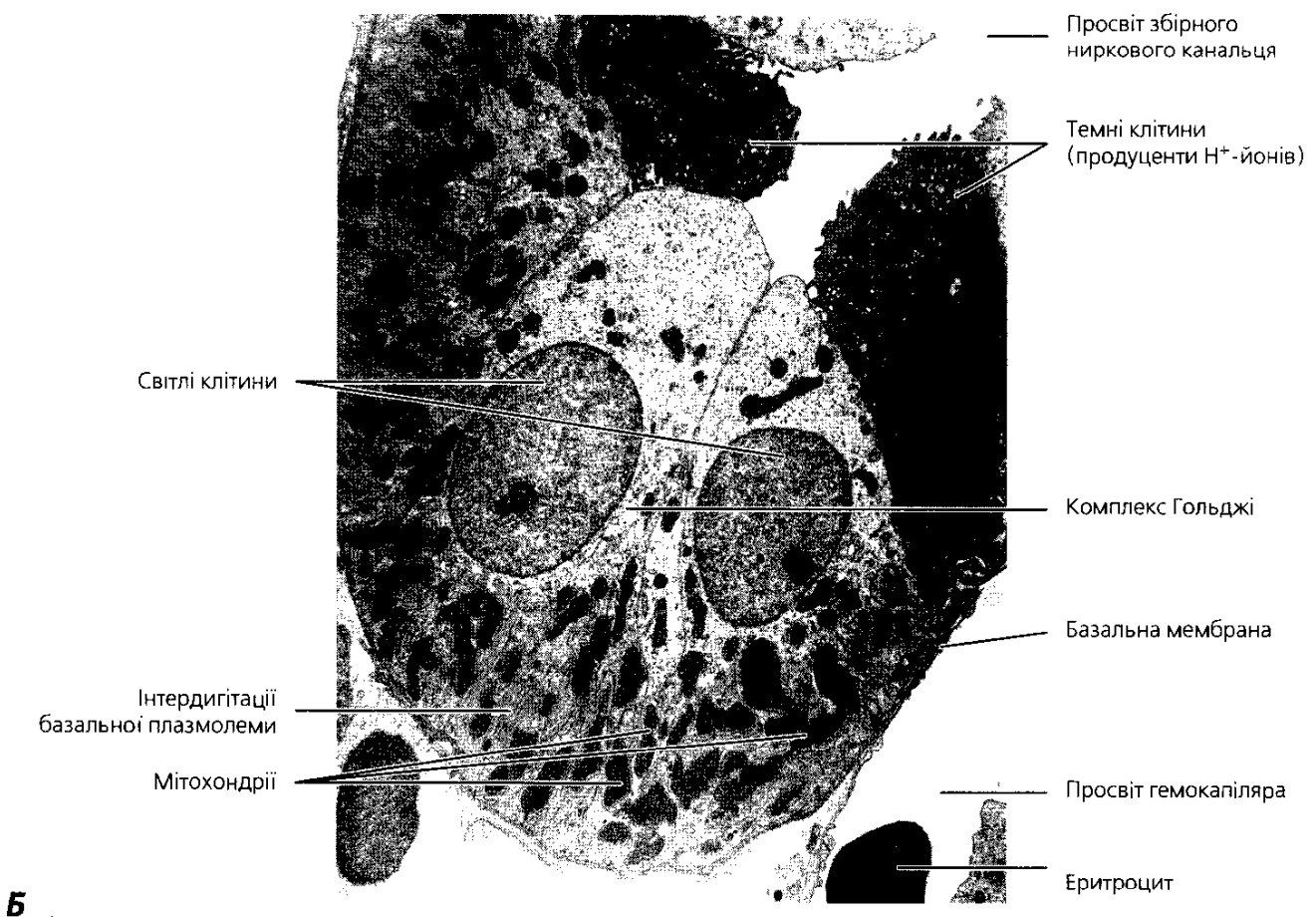
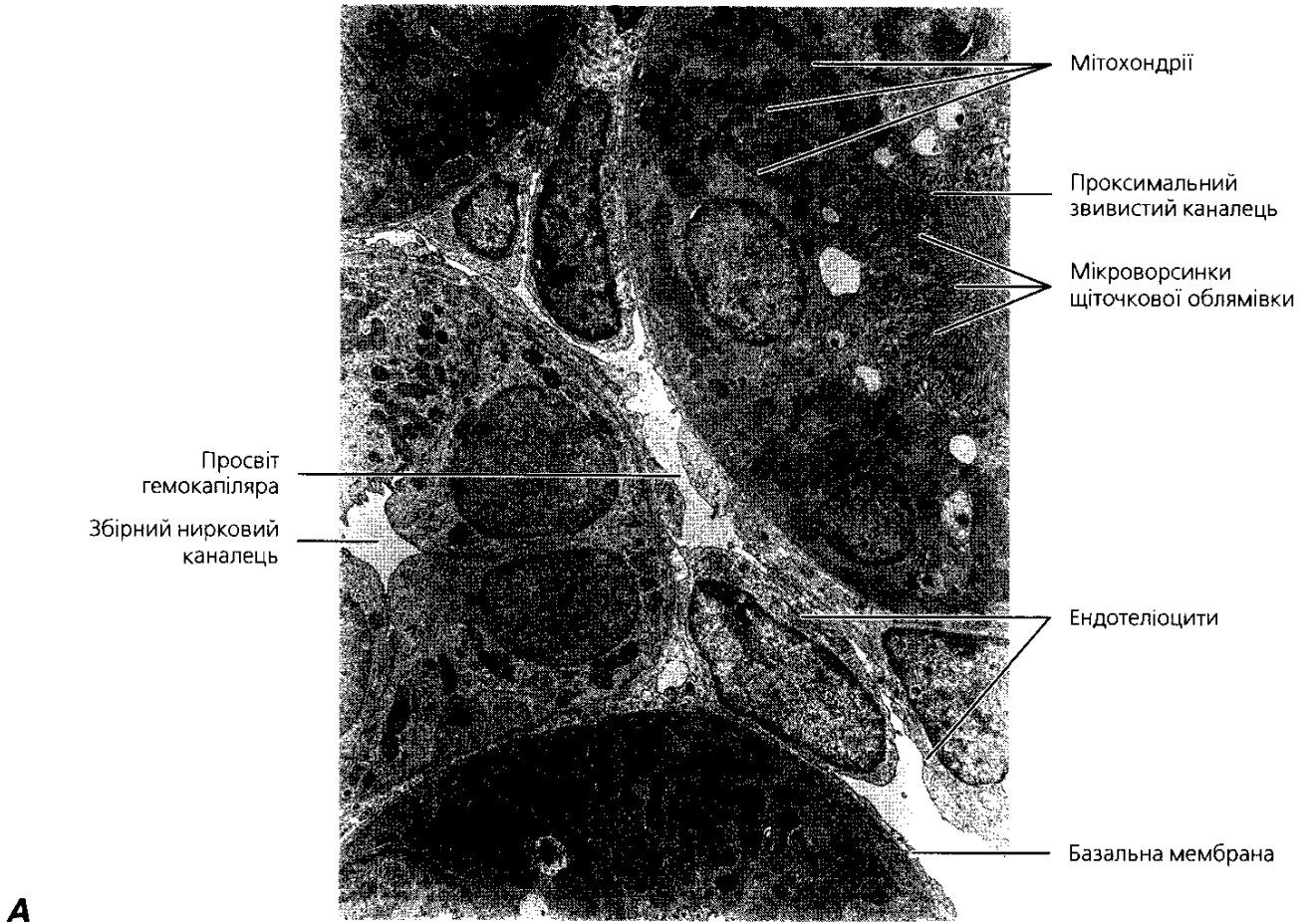


Рис. 4.87. Електронна мікроскопія ниркових каналців: **A** – проксимальний і дистальний каналці, $\times 4500$; **B** – збірний нирковий каналець, $\times 5000$

тини та епітелій збірних каналців. **Юкстагломерулярний апарат** складається з наступних компонентів:

- 1) юкстагломерулярних клітин;
- 2) клітин щільної плями;
- 3) юкставаскулярних клітин Гурмагтіга;
- 4) мезангіальних клітин (рис. 4.83, 4.88).

Юкстагломерулярні клітини розташовані під ендотелієм у стінці приносячої і меншою мірою – виносячої артеріоли. Вони мають овальну форму і містять у цитоплазмі гранули **реніну**, який виділяють у кров. Ренін сприяє підвищенню кров'яного тиску, каталізуючи утворення ангіотензину, який має судинозвужувальну дію. Крім того, ренін стимулює продукцію гормону альдостерону в надниркових залозах.

Щільна пляма – ділянка стінки дистального відділу нефрона, що лежить біля ниркового тільця між приносячою і виносячою артеріолами. Епітеліальні клітини щільної плями вищі порівняно з іншими епітеліоцитами дистального відділу, не мають базальних складок, тут особливу будову має базальна мембрана. Під електронним мікроскопом виявлено, що вона утворює розщеплення, між якими лежать відростки юкставаскулярних клітин Гурмагтіга; поверхня базальної мембрани нерівна, містить складки, тунелі тощо. Можливо, що така структура сприяє контакту між щільною плямою і юкстагломерулярними клітинами, необхідному для регуляції синтезу реніну, а також запобігає злученню клітин щільної плями. Клітини щільної плями діють як натрієвий рецептор, реагуючи на зміни концентрації натрію в сечі і впливаючи на юкстагломерулярні клітини, що продукують ренін.

Юкставаскулярні клітини (клітини Гурмагтіга) розташовані у ділянці судинного полюса ниркового тільця, у трикутному просторі між приносячою і виносячою артеріолами і щільною плямою. Вони мають овальну або неправильну форму і довгі відростки, якими контактують з клітинами мезангію, у цитоплазмі містять фібрилярні структури. Деякі автори вважають, що клітини Гурмагтіга є різновидом мезангіоцитів – так званим **позаклубочковим мезангієм**. Мезангіоцити мають скоротливі мікрофіламенти і рецептори для судинозвужувальних речовин. Вважають, що юкставаскулярні клітини і мезангіоцити починають продукувати ренін у разі виснаження юкстагломерулярних клітин. Крім реніну юкстагломерулярний апарат нирки продукує також еритропоєтин – фактор стимуляції еритропоезу.

Інтерстиційні клітини мають мезенхімну природу, розташовуються у стромі мозкових пірамід. Від їхнього тіла, витягнутого у поперечному напрямку, відходять відростки, одні з яких обплітають каналці петлі нефрона, інші – кровоносні капіляри. У цитоплазмі інтерстиційних клітин добре розвинені органели, містяться гранули ліпідів. Ці клітини продукують один із видів простагландинів, який має антигіпертензивну дію, тобто знижує кров'яний тиск. Крім інтерстиційних клітин простагландини продукуються також світлими клітинами збірних ниркових каналців. Отже, ендокринний

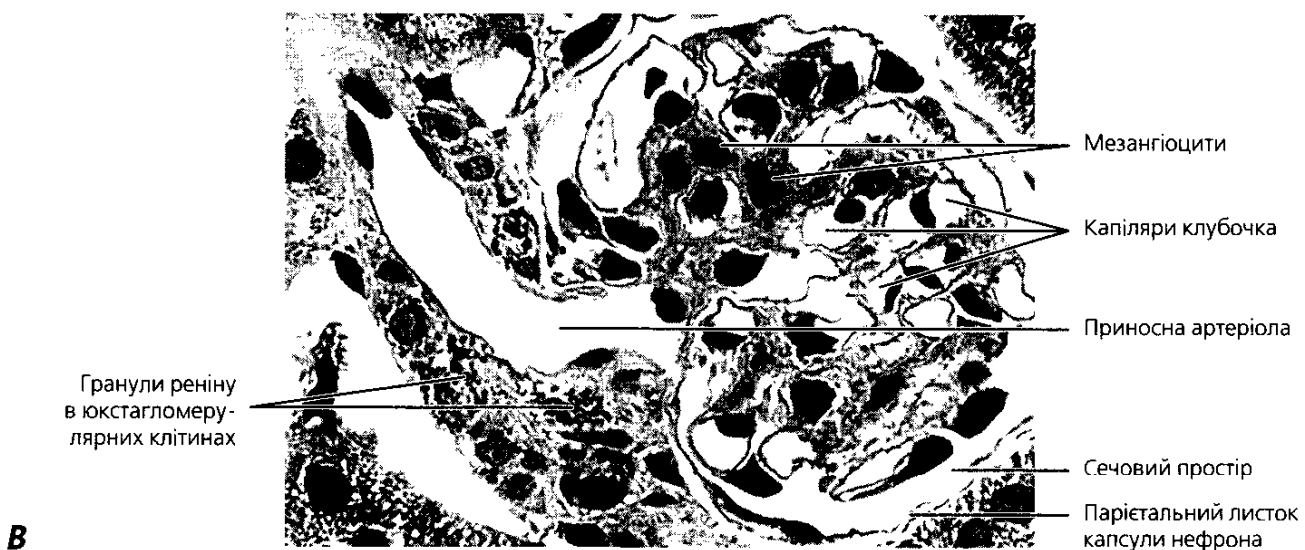
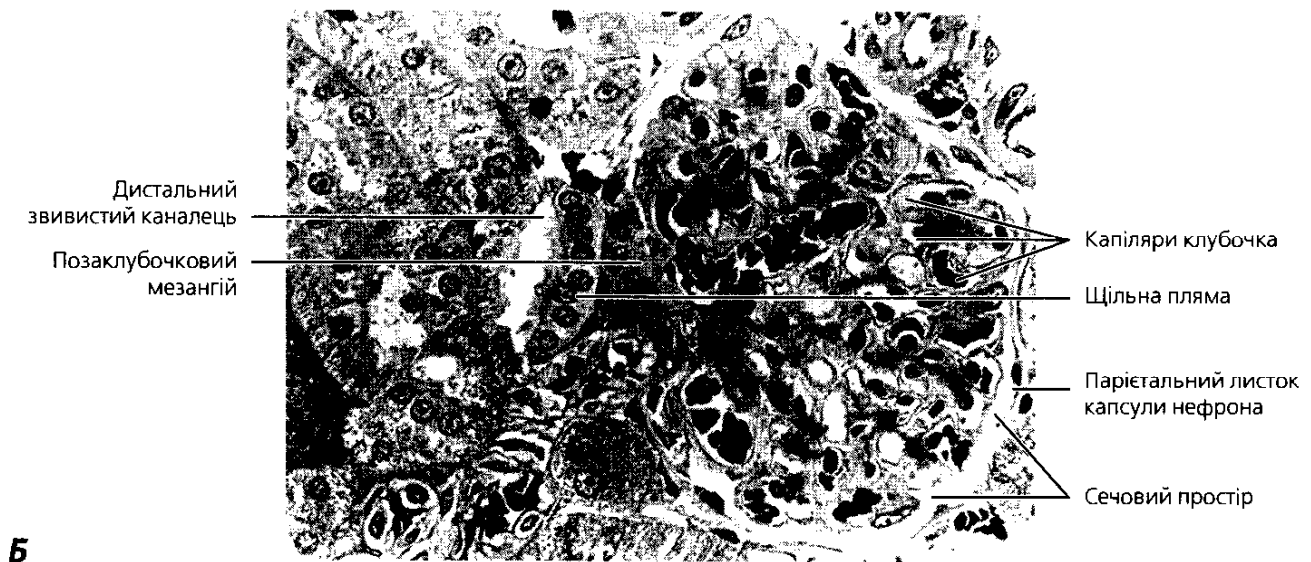
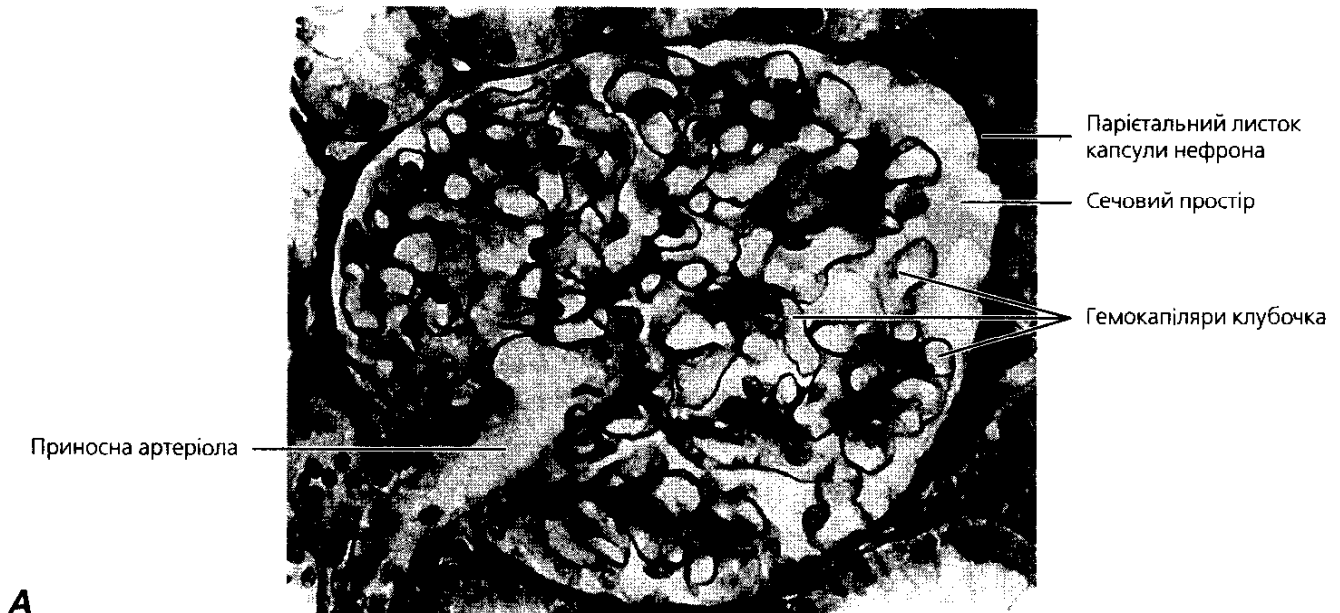
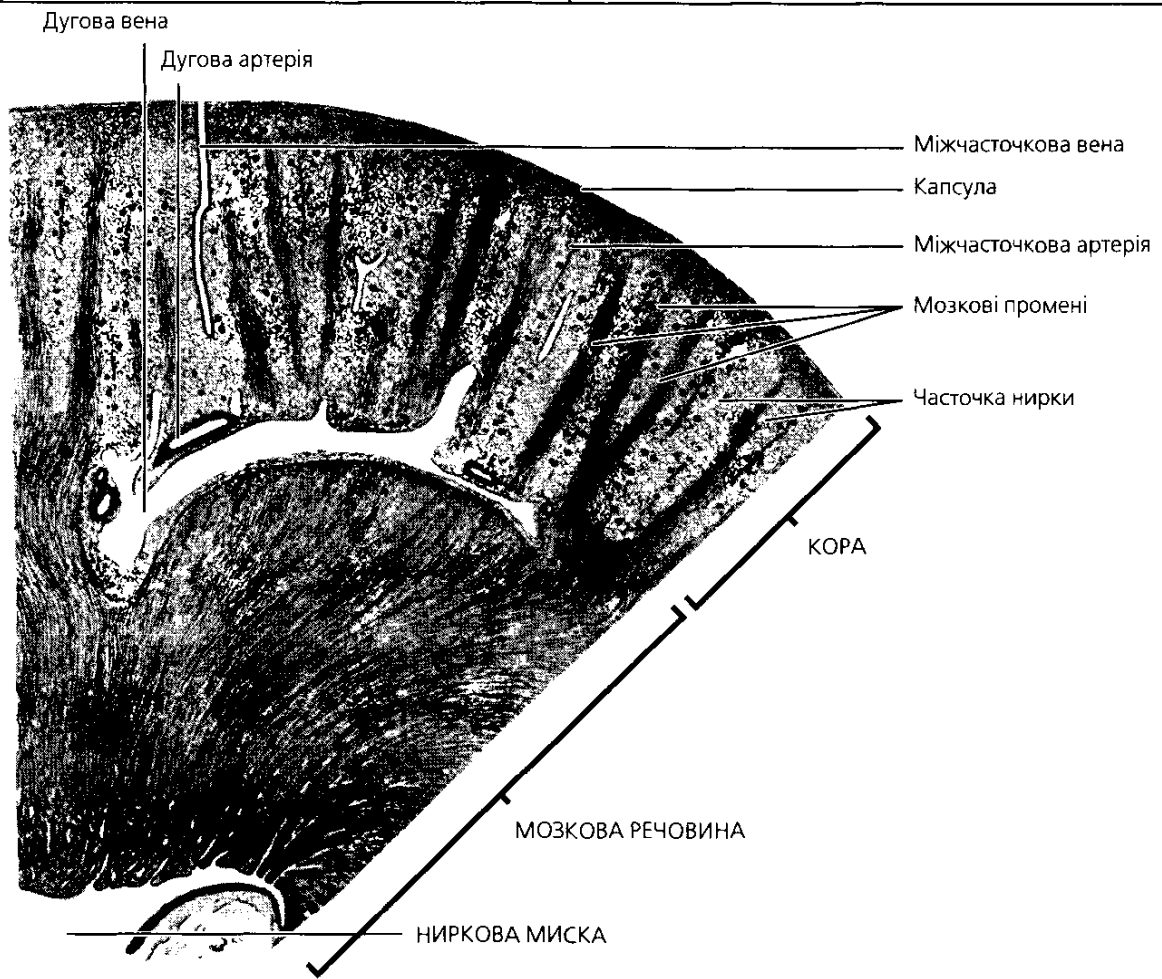
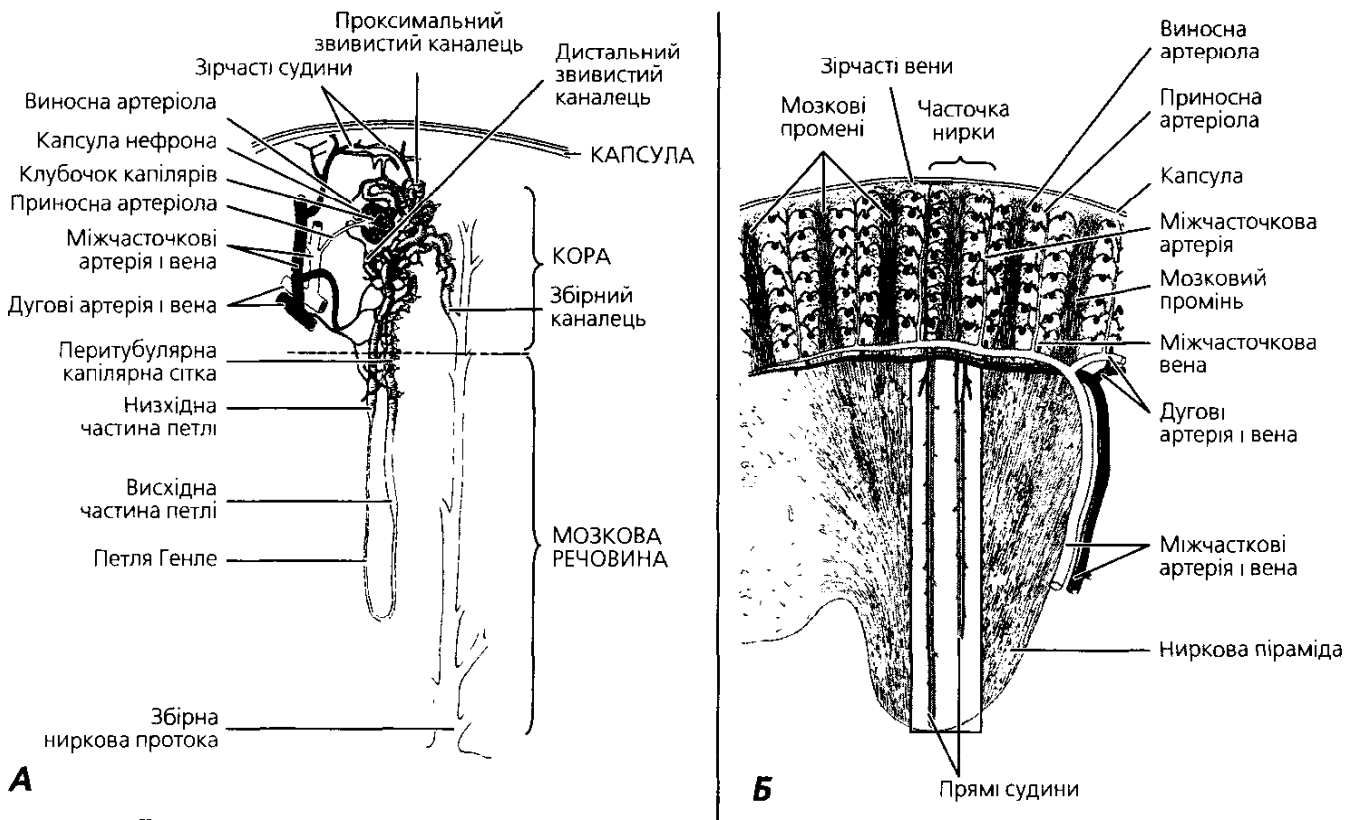


Рис. 4.88. Світлова мікроскопія ниркового тільця та елементів ендокринного комплексу нирки: **A** – вибіркове зафарбовування капілярів судинного клубочка, $\times 350$; **B** – ниркове тільце з прилеглою щільною плямою, $\times 300$; **B** – юстагломерулярні клітини у складі стінки приносяної клубочкової артеріоли, $\times 300$

комплекс нирок бере участь у регуляції загального і ниркового кровообігу і цим впливає на сечоутворення.

Кровоносна система нирки (рис. 4.89). Кров надходить у нирку по нирковій артерії, яка, вростаючи через ворота нирки, розгалужується на п'ять сегментарних артерій, останні, у свою чергу, поділяються на міжчасткові артерії, що проходять між пірамідами мозкової речовини. Міжчасткові артерії загинаються на межі кіркової і мозкової речовини, утворюючи **дугові артерії**. Від останніх у кіркову речовину під прямим кутом відходять міжчасточкові артерії, від яких починаються **приносні артеріоли**. Вони розпадаються на капіляри судинного клубочка, які вже були описані. Ця капілярна сітка має назву **чудесної артеріальної сітки**, тому що капіляри тут розташовані між двома артеріолами. Ця капілярна сітка також має назву **первинної капілярної сітки** нирки, її призначенням є фільтрація крові та утворення первинної сечі. Капіляри клубочка зливаються у **виносну артеріолу**. Виносна артеріола після виходу з ниркового тільця знову розпадається на сітку капілярів, яка обплітає каналіці нефрона; вона називається **вторинною**, або **перитубулярною капілярною сіткою**. Її функція – трофіка нефрона та участь у другій фазі сечоутворення, яка здійснюється шляхом реабсорбції. Процес фільтрації у нирковому тільці відбувається за рахунок високого кров'яного тиску в капілярах клубочка, а повернення у кров цінних для організму речовин із первинної сечі, тобто процес реабсорбції, навпаки, зумовлений низьким кров'яним тиском у капілярах перитубулярної капілярної сітки. Від останніх починається венозна система нирки. У верхніх відділах кіркової речовини вона утворена **зірчастими венами**, від яких відходять міжчасточкові вени. У середніх відділах кіркової речовини капіляри перитубулярної сітки безпосередньо зливаються у міжчасточкові вени. Від останніх починаються дугові вени, які переходять у міжчасткові й далі – у ниркові вени, що виходять з воріт нирки. Описана система кровопостачання характерна для кіркових нефронів і називається **кортикальним кровообігом**. Її особливості зумовлюють активну участь кіркових нефронів у сечоутворенні.

В юкстамедулярних нефронах приносні та виносні артеріоли судинних клубочків мають однаковий діаметр або навіть виносна артеріола дещо ширша. Тому кров'яний тиск у капілярах цих клубочків не є таким високим, як у кіркових нефронах. Другою відмінністю **юкстамедулярного кровообігу** є те, що виносні артеріоли йдуть у мозкову речовину і там розпадаються на пучки так званих **прямих судин** з тонкою стінкою і ширших, ніж звичайні капіляри. У мозковій речовині від виносних артеріол, а також від прямих судин відходять гілки, які формують **мозкову перитубулярну капілярну сітку**. Прямі судини утворюють петлі на різних рівнях мозкової речовини і повертають у протилежному напрямку, переходячи у вени. Низхідні та висхідні частини цих петель мають назву судинного пучка. Капіляри мозкової речовини збираються у **прямі вени**, які впадають у дугові вени. Унаслідок описаних особливостей кровообігу юкстамедулярні нефрони не так активно утворюють сечу, як кіркові:



В

Рис. 4.89. Взаємодія судин нирки з нефронами: **А** – схема кровопостачання нефрона; **Б** – реконструкція судинної системи нирки; **В** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату нирки

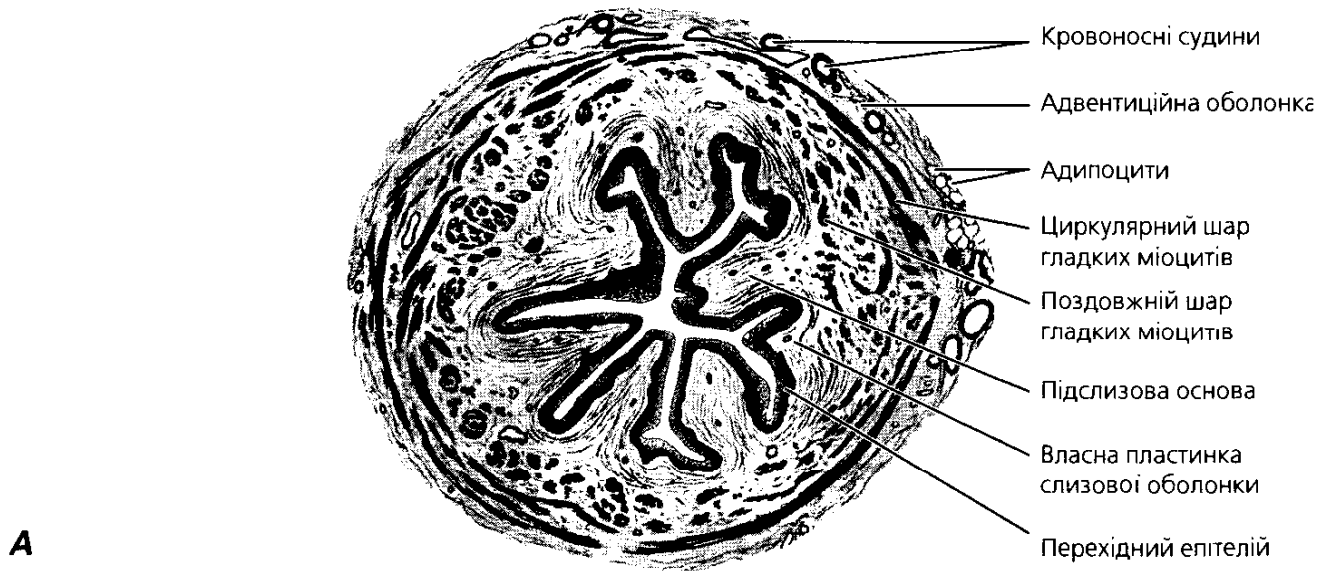
вони відіграють роль шунтів, завдяки яким кров може легко і швидко пройти через нирки в умовах інтенсивного кровообігу.

Сечовивідні шляхи (рис. 4.90) починаються у нирках **нирковими чашечками** (*calices renales*) і **мискою** (*pelvis renalis*), далі продовжуються у **сечоводи** (*ureter*), **сечовий міхур** (*vesica urinaria*) і **сечівник** (*urethra*). Усі названі органи, крім сечівника, мають подібну будову і складаються зі слизової оболонки з підслизовою основою, м'язової і зовнішньої оболонок. Слизова оболонка вкрита перехідним епітелієм (рис. 4.90, 4.91).

Товщина і кількість шарів цього різновиду епітеліальної тканини зростають у напрямку від ниркових чашечок до сечового міхура і зменшуються під час розтягнення органів сечею. Перехідний епітелій не пропускає воду і солі та здатний змінювати свою форму. Його поверхневі клітини великі, поліплоїдні або двоядерні, змінюють форму від грушоподібної до плоскої в залежності від ступеня розтягування органа. Специфічними утворами цих клітин є інвагінації плазмолемі і веретеноподібні пухирці в апікальній частині, які служать депозитами плазмолемі, що вмонтовуються в останню під час розтягнення. Бар'єрна функція епітелію забезпечується щільними контактами між поверхневими клітинами, значною товщиною плазмолемі та її особливим хімічним складом.

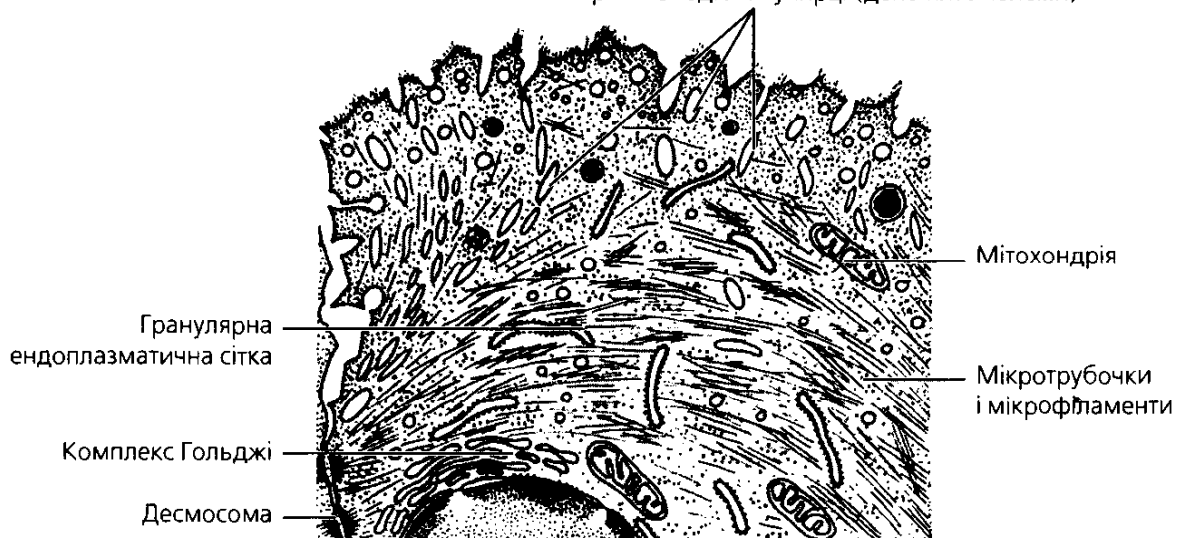
Власна пластинка побудована з пухкої сполучної тканини, яка у її глибоких ділянках називається підслизовою основою. Завдяки наявності підслизової основи слизова оболонка сечоводів і сечового міхура утворює глибокі складки, які забезпечують здатність розтягуватися і розширювати просвіт сечовода, що має значення під час проходження сечових каменів. На поперечному розрізі просвіт сечовода набуває зірчастого вигляду. У ділянці дна сечового міхура (так званий трикутник), де в нього впадають сечоводи і виходить сечівник, слизова оболонка не має складок; тут відсутня підслизова основа, а власна пластинка містить дрібні альвеолярно-трубчасті залози, подібні до залозок простати. Аналогічні залози містяться у підслизовій основі нижньої частини сечоводів.

М'язова оболонка ниркових мисок і чашечок складається із двох тонких шарів гладких міоцитів – внутрішнього поздовжнього і зовнішнього циркулярного, але навколо сосочків ниркових пірамід зберігається лише один циркулярний шар м'язових клітин. Його скорочення стискає сосочок і сприяє виділенню сечі. М'язова оболонка сечоводів у верхніх двох третинах побудована так само, як у ниркових мисках, а в нижній третині вона має три шари – внутрішній і зовнішній поздовжні і середній циркулярний. У місці проходження сечовода через стінку сечового міхура гладкі міоцити м'язової оболонки мають лише поздовжній напрямок, що забезпечує розкриття отвору сечовода незалежно від стану м'язів сечового міхура. М'язова оболонка сечового міхура побудована із трьох шарів гладких міоцитів; напрямок вони мають такий, як і в нижній частині сечовода, однак значно товстіші і погано розмежовані. Найбільш розвинений середній циркулярний шар.



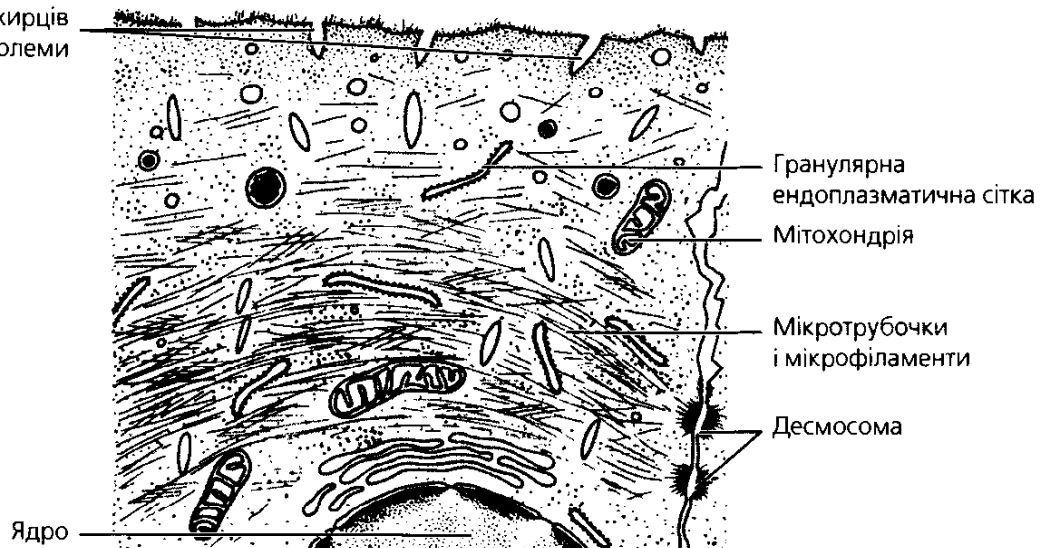
A

Веретеноподібні пухирці (депо плазмолемі)



B

Включення пухирців до складу плазмолемі



B

Рис. 4.90. Сечовивідні шляхи: **A** – напівсхематичне відтворення препарату сечовода, $\times 18$; **B** – частина поверхневого епітеліоцита слизової оболонки сечового міхура у стані скорочення; **B** – схема будови епітеліоцита з фрагменту **B** під час розтягнення стінки (заповнення) сечового міхура

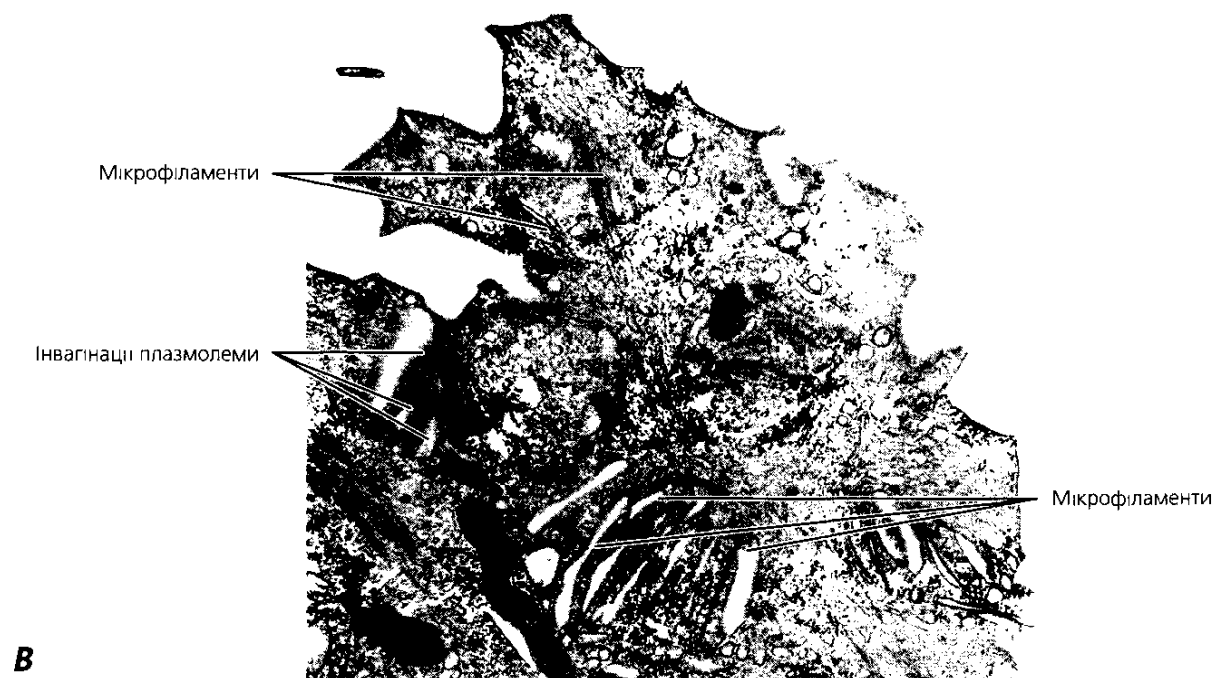
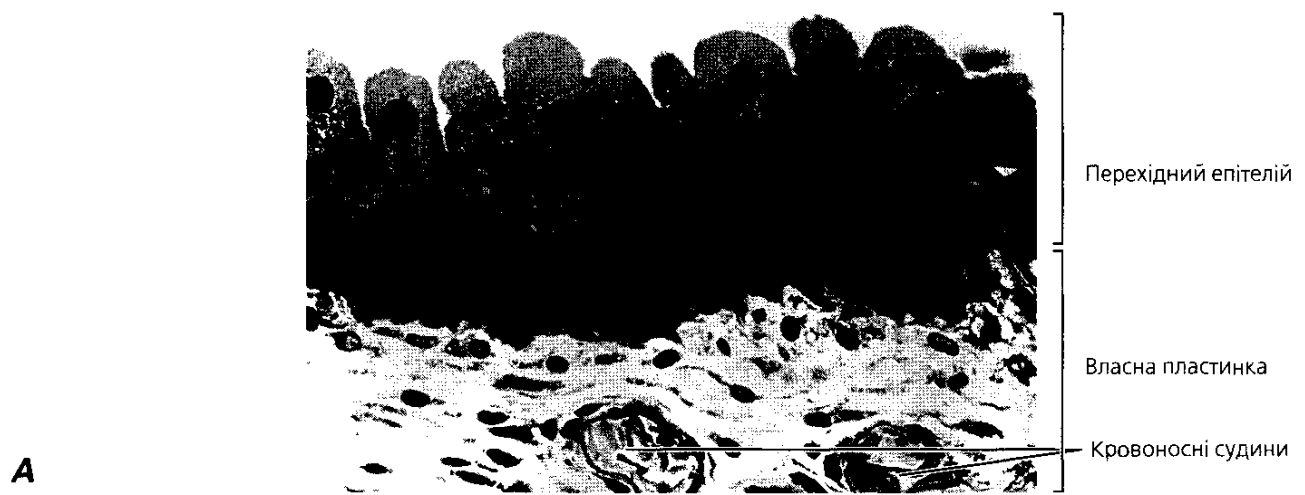


Рис. 4.91. Епітелій сечового міхура: **A** – світлова мікроскопія стінки сечового міхура у стані скорочення, $\times 1200$; **Б** – стінка сечового міхура у розтягнутому стані, $\times 1200$; **В** – трансмісійна електронна мікроскопія апікальної частини поверхневого епітеліоцита сечового міхура у стані скорочення, $\times 21\,000$

У ділянці трикутника сечового міхура є одна м'язова пластинка, в якій розрізняють дві частини — м'яз, що сполучає м'язові структури обох сечоводів, і м'яз-сфінктер трикутника, який охоплює вічко сечівника. М'яз-сфінктер складається у зовнішній частині із посмугованої м'язової тканини, а у внутрішній, розташованій ближче до сечівника,— з гладкої м'язової тканини.

Зовнішня оболонка усіх описаних органів є адвентиційною і побудована з волокнистої сполучної тканини. Лише на верхньо-задній і, частково, на бічних поверхнях сечового міхура зовнішня оболонка є серозною.

Сечівник (*urethra*) має різну будову у чоловіків і жінок. У зв'язку з тим, що у чоловіків сечівник одночасно є каналом для виведення сперми, він буде описаний у розділі "Чоловіча статева система". Жіночий сечівник має довжину від 2 до 6 см. Його стінка побудована із слизової оболонки з підслизовою основою, м'язової та адвентиційної оболонок. Просвіт каналу має у поперечному розрізі форму півмісяця. Слизова оболонка утворює поздовжні складки. Епітелій біля сечового міхура перехідний, на більшій частині — багат шаровий або багаторядний циліндричний, а в ділянці зовнішнього вічка сечівника — багат шаровий плоский. Епітелій занурюється у власну пластинку, утворюючи дрібні кишені, що нагадують залози. Тут є також справжні залози, особливо багато їх у верхній частині сечівника.

Розвиток сечової системи. Під час ембріонального періоду закладаються послідовно три парних видільних органи: **передня нирка**, або **переднирка (*pronephros*)**, **первинна нирка (*mesonephros*)**, **постійна**, або **остаточна, нирка (*metanephros*)**. Переднирка утворюється з передніх восьми-десяти сегментних ніжок (**нефротомів**) проміжної мезодерми. У зародка людини вона не функціонує і дуже скоро редукується.

Первинна нирка формується із 25 сегментних ніжок, розташованих у ділянці тулуба зародка. Сегментні ніжки відокремлюються від сомітів і спланхнотомы й перетворюються у каналці первинної нирки — **метанефридії**. Канальці ростуть у напрямку до **мезонефральної протоки**, яка утворюється під час розвитку переднирки, і з нею сполучаються. Назустріч канальцям від аорти відходять судини, що розпадаються на капілярні клубочки. Канальці обростають своїм сліпим кінцем ці клубочки, утворюють їх капсули і разом формують ниркові тільця. Мезонефральна протока впадає у задню кишку. Первинна нирка є головним видільним органом протягом першої половини ембріонального періоду.

Остаточна нирка закладається у зародка на другому місяці ембріогенезу, але закінчується її формування лише після народження дитини. Ця нирка утворюється із двох джерел — виросту мезонефральної протоки і **нефрогенної тканини**, що являє собою не поділені на сегментні ніжки ділянки мезодерми у каудальній частині зародка. Виріст мезонефральної протоки дає початок сечоводам, нирковим мискам, чашечкам, сосочковим каналам і збірним трубкам. З нефрогенної тканини виникають ниркові каналці, які на одному кінці утворюють капсули Шумлянського-Баумена, що охоп-

люють судинні клубочки, а другим кінцем сполучаються зі збірними каналцями. Після утворення остаточно нирка починає швидко рости. Починаючи з третього місяця вона розташована вище від первинної нирки, яка підлягає редукції у другій половині вагітності.

Після народження дитини розвиток видільної системи продовжується, завершується він з настанням статевої зрілості. Збільшення маси ниркової тканини пов'язане не з утворенням нових нефронів, а з ростом і диференціацією наявних.

Терміни для запам'ятовування

1. Нирка. 2. Кіркова речовина. 3. Мозкова речовина 4. Нирковий стовп Бертена. 5. Ниркова піраміда. 6. Нирковий сосочок. 7. Ниркова частка. 8. Ниркова часточка. 9. Мозковий промінь Феррейна. 10. Нефрон. 11. Кірковий нефрон. 12. Юкстамедулярний нефрон. 13. Ниркове (Мальпігієве) тільце. 14. Капсула Шумлянського–Боумена. 15. Подоцит. 16. Фільтраційний бар'єр. 17. Мезангіоцит. 18. Проксимальний відділ нефрона. 19. Тонкий каналець нефрона. 20. Дистальний відділ нефрона. 21. Петля Генле. 22. Збірний нирковий каналець (трубочка). 23. Фаза фільтрації. 24. Фаза реабсорбції. 25. Фаза секреції. 26. Ендокринний комплекс нирки. 27. Юкстагломерулярний апарат. 28. Юкстагломерулярна клітина. 29. Клітина щільної плями. 30. Юкставаскулярна клітина (Гурмагтіга). 31. Ренін. 32. Інтерстиційна клітина нирки. 33. Світла клітина. 34. Темна клітина. 35. Простагландини. 36. Ниркова артерія. 37. Сегментарна артерія. 38. Міжчасткова артерія. 39. Дугова артерія. 40. Міжчасточкова артерія. 41. Внутрішньочасточкова артерія. 42. Приносна артеріола. 43. Чудесна сітка (судинний клубочок) нирки. 44. Виносна артеріола. 45. Вторинна перитубулярна капілярна сітка. 46. Зірчаста вена. 47. Міжчасточкова вена. 48. Дугова вена. 49. Міжчасткова вена. 50. Ниркова вена. 51. Прямі судини. 52. Судинний пучок. 53. Ниркова чашечка. 54. Ниркова миска. 55. Сечовід. 56. Сечовий міхур. 57. Сечівник. 58. Передня нирка (переднирка, пронефрос). 59. Первинна нирка (мезонефрос). 60. Постійна (остаточна) нирка (метанефрос).

4.7. ЧОЛОВІЧА СТАТЕВА СИСТЕМА

Чоловіча статеві система (рис. 4.92) включає чоловічі статеві залози – яєчка, сім'явиносні шляхи (над'яєчка, сім'явиносні протоки, сім'явипорскувальні протоки, сечівник) та додаткові органи (сім'яні пухирці, передміхурову залозу, цибулино-сечівникові залози, прутень). Основна функція органів чоловічої статевої системи – генеративна, яка полягає в утворенні чоловічих статевих клітин – сперматозоїдів. Органи чоловічої статевої системи містять ендокринні клітини, тому крім генеративної вони виконують ще й ендокринну функцію.

Яєчко (сім'яник, testis) розміщене у калитці (мошонці). Це парний орган овальної форми (рис. 4.92, 4.93). Маса його в статеві зрілого чоловіка складає 18–25 г, розміри 4x3x2,5 см. У яєчку утворюються сперматозоїди, продукуються чоловічі статеві гормони, а також починаються сім'явиносні шляхи, рухаючись по яких сперматозоїди закінчують процес свого формування. Зовні яєчко оточене вкритою мезотелієм сполучнотканинною капсулою – **білковою оболонкою**. На задньому краю сім'яника білкова оболонка потовщується і формує **середостіння яєчка**. Від білкової оболонки всередину органа врастають сполучнотканинні перегородки (септи), які ділять його паренхіму на часточки. Часточка є структурною і функціональною одиницею яєчка, в кожному яєчку нараховується 250–300 часточок.

Кожна часточка містить від однієї до чотирьох тісно укладених покручених трубок, що мають назву **звивистих сім'яних канальців** (рис. 4.93, А, 4.94, 4.95, А). Довжина звивистого сім'яного канальця від 30 до 70 см, діаметр – 150–250 мкм. Починаються і закінчуються звивисті сім'яні канальці біля

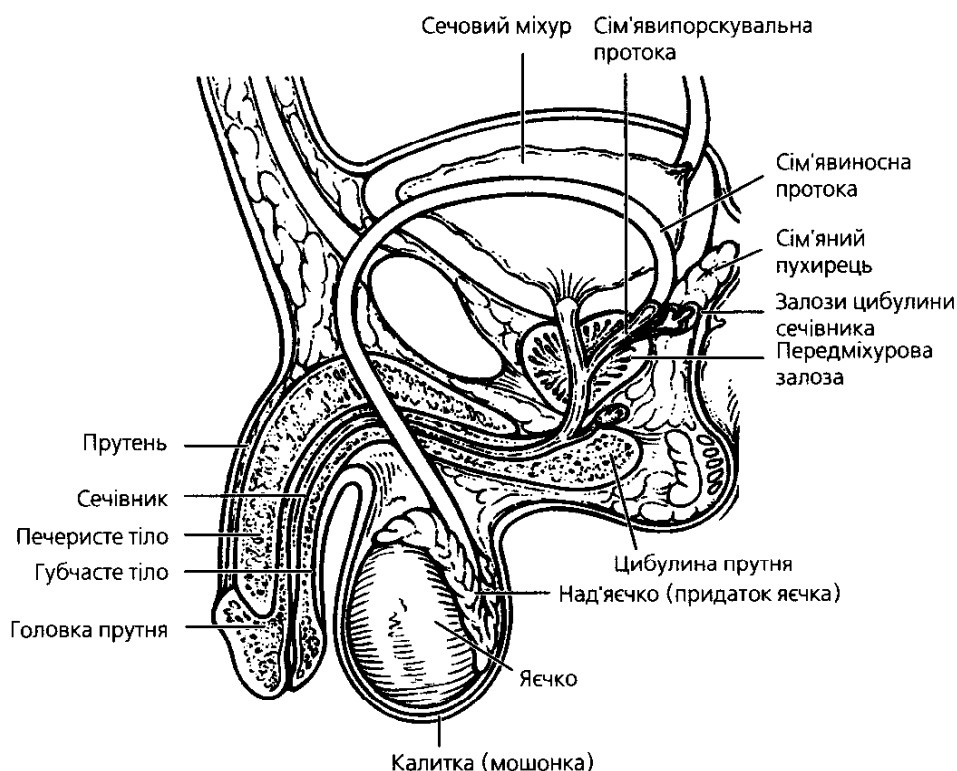
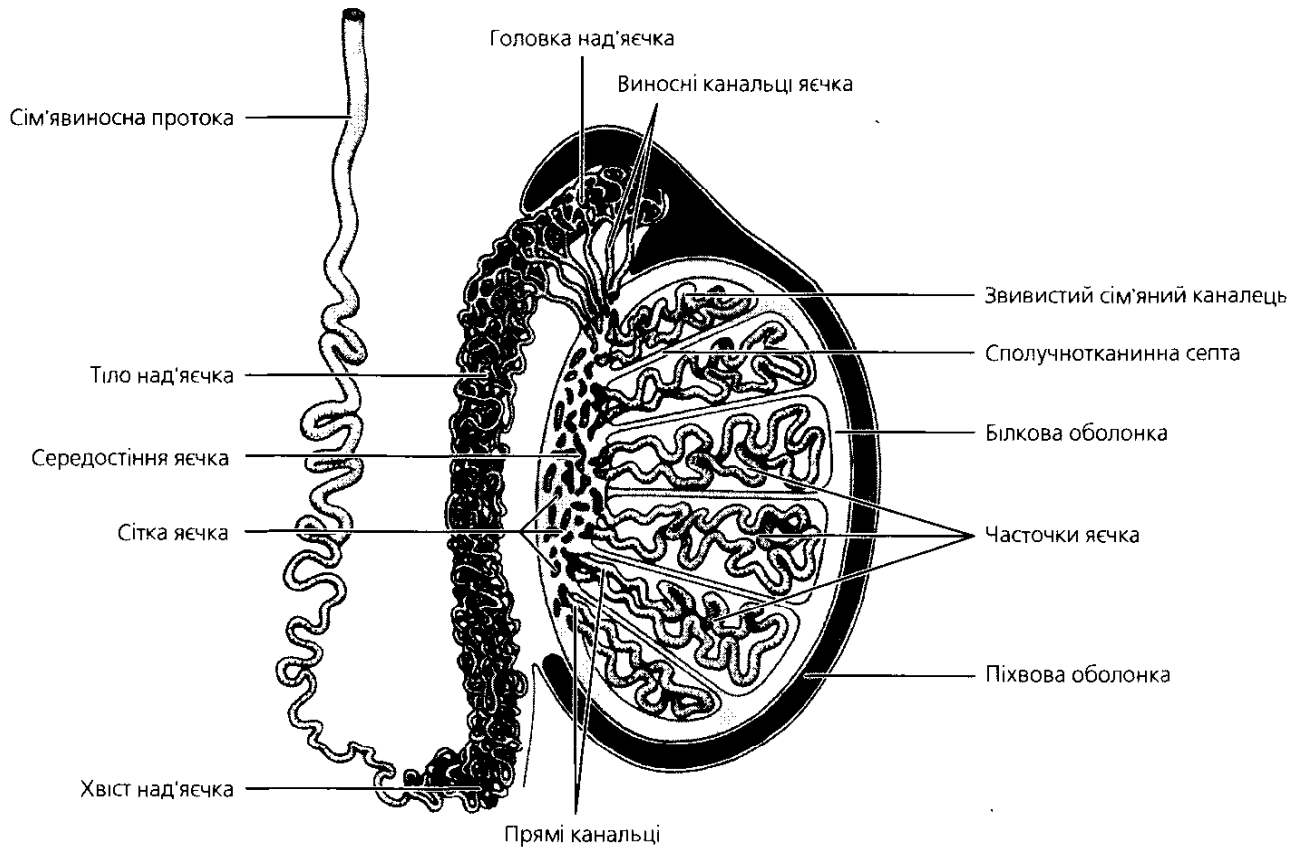
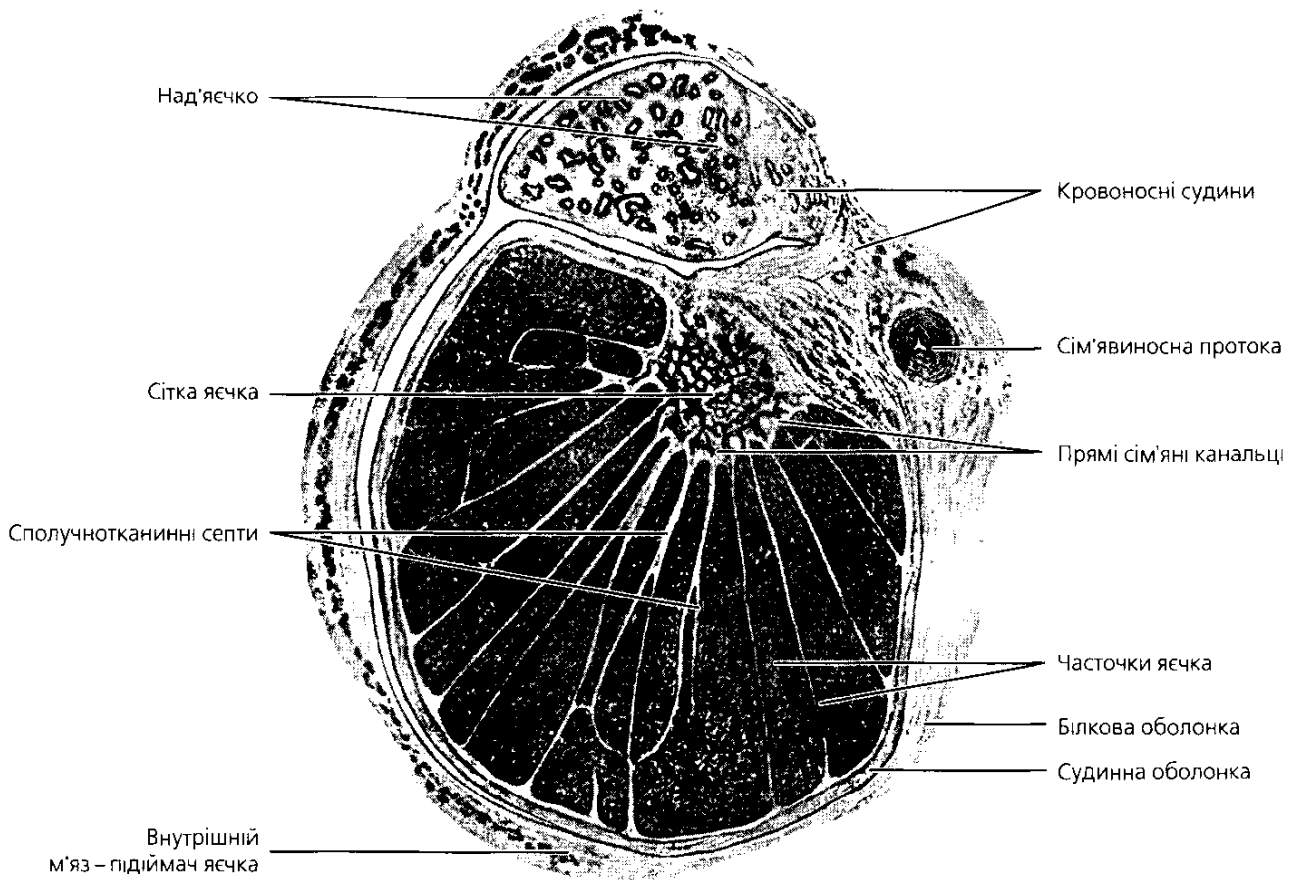


Рис.4.92. Загальний план будови чоловічої статевої системи



А



Б

Рис. 4.93. Яєчко з над'яєчком: **А** – схема структурної організації; **Б** – напівсхематичне відтворення тотального гістологічного препарату яєчка 2,5-річного хлопчика, серединний сагітальний зріз, $\times 7$

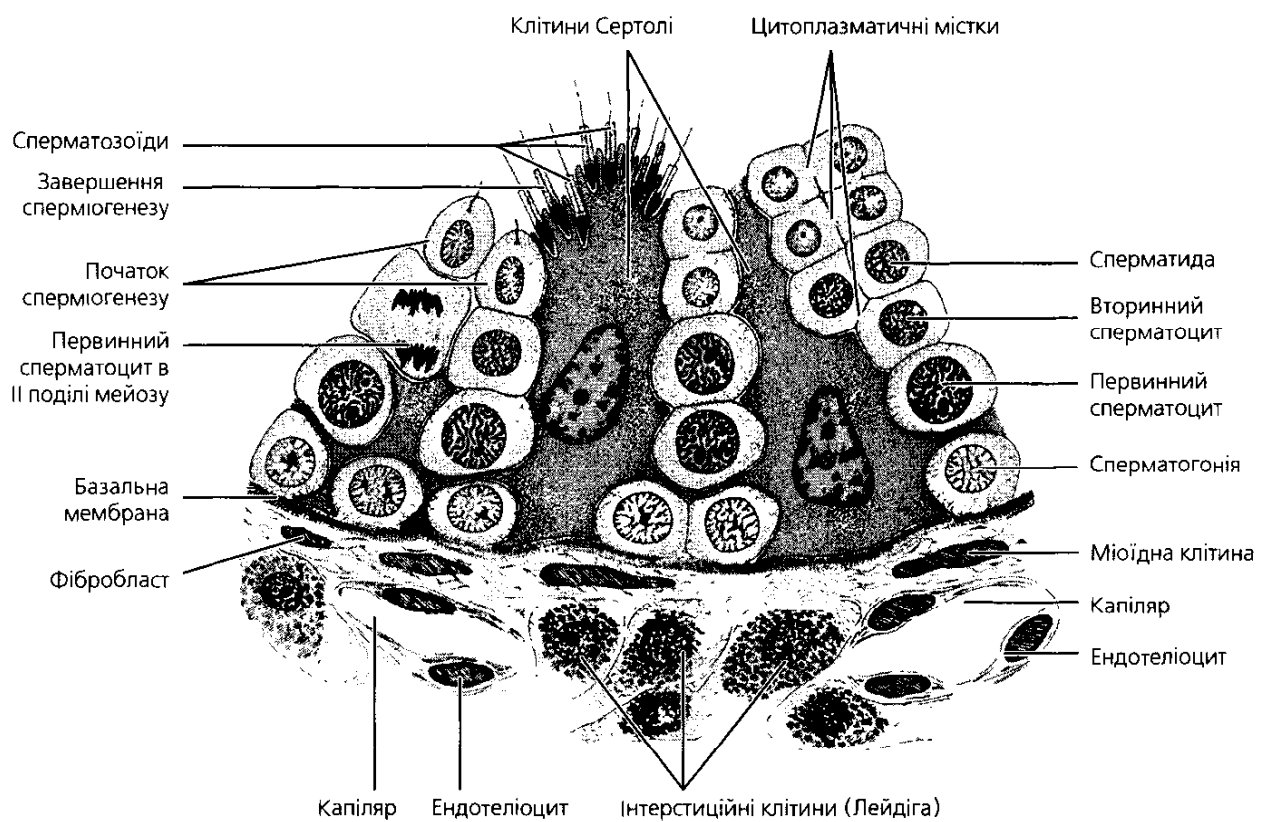
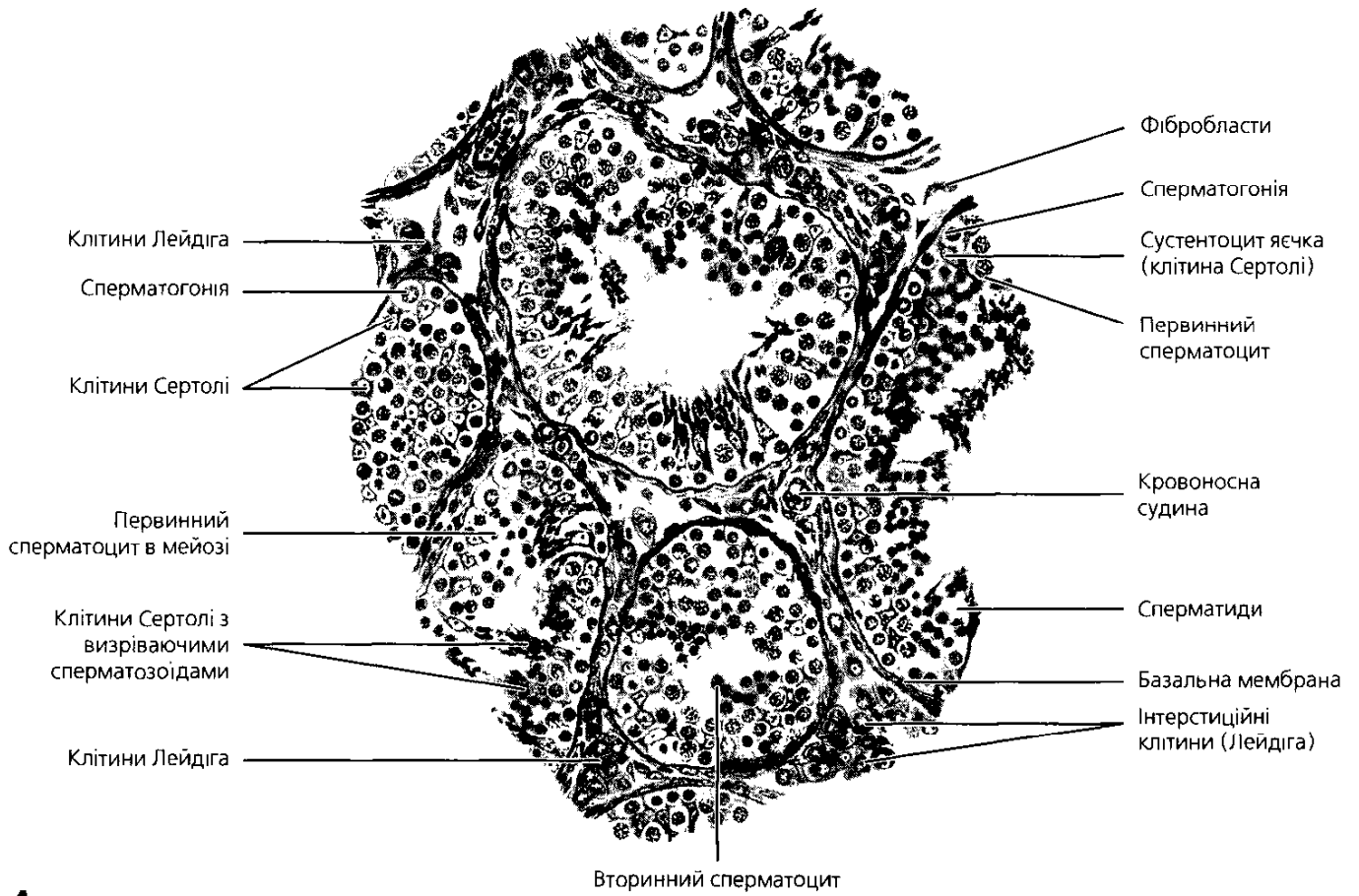


Рис. 4.94. Будова звивистих сім'яних каналців: **А** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату яєчка людини, $\times 150$; **Б** – схема фрагменту стінки звивистого сім'яного каналця з прилеглими ендокриноцитами яєчка (клітинами Лейдга)

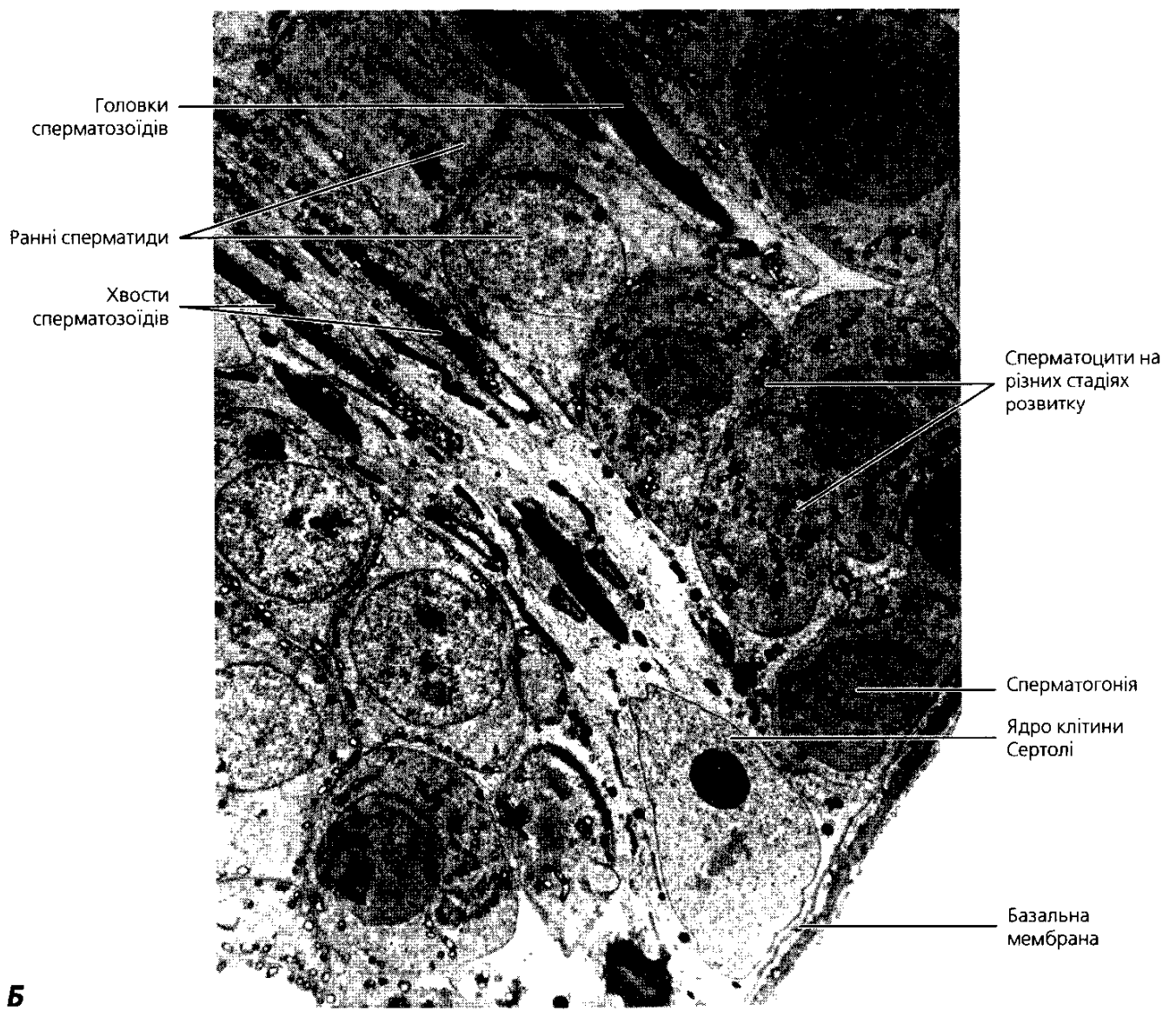
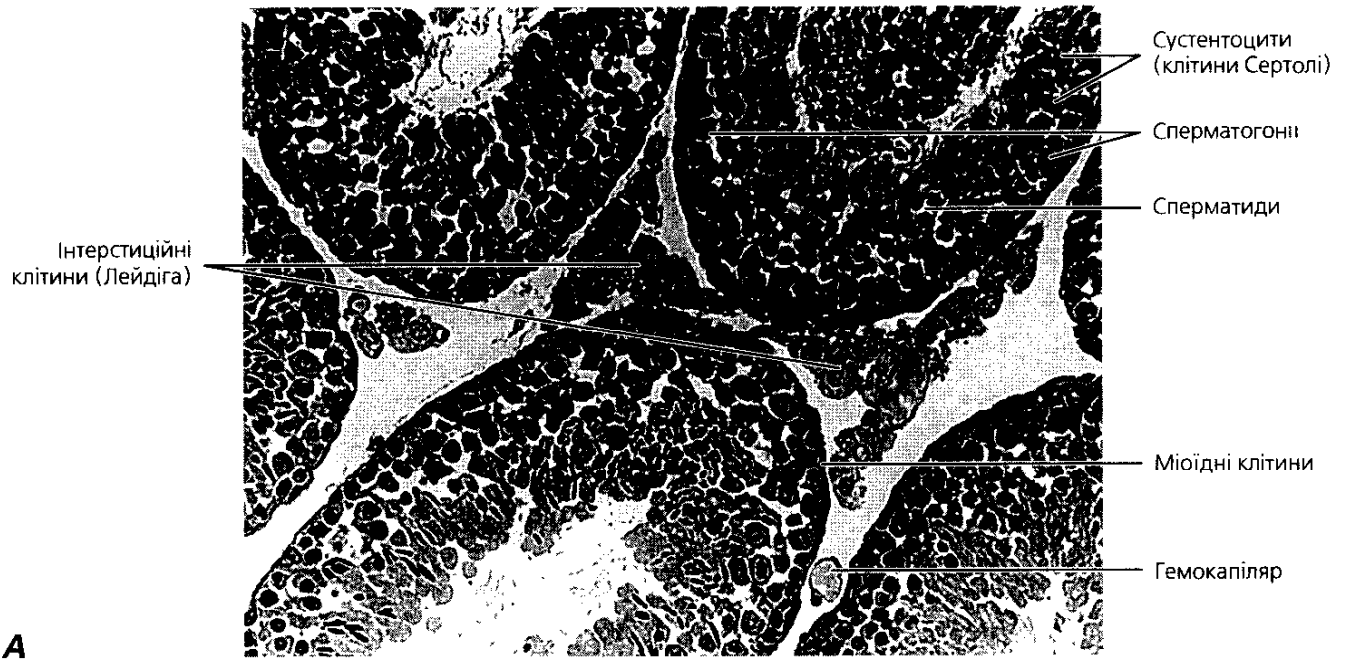


Рис. 4.95. Звивисті сім'яні каналці: **A** – світлова мікроскопія, $\times 400$; **B** – трансмісійна електронна мікроскопія, $\times 1700$

середостіння сім'яника, переходячи у **прямі сім'яні каналці**. Останніх у кожному сім'янику налічується від 300 до 450. У товщі середостіння прямі сім'яні каналці, зливаючись, формують **сітку яєчка**. З останньої виходить 10–15 **виносних каналців**, які впадають у **протоку над'яєчка**.

Оболонка звивистого сім'яного каналця побудована з трьох шарів: базального, міоїдного і волокнистого. Базальний шар утворений сіткою колагенових волокон, відокремлених від внутрішнього вмісту каналця базальною мембраною. Міоїдний шар складається з **міоїдних клітин**, які своїми періодичними скороченнями сприяють виведенню сперматозоїдів зі звивистих сім'яних каналців. Волокнистий шар ближче до міоїдного складається з базальної мембрани і сплетення колагенових волокон; зовнішня частина волокнистого шару утворена клітинами фібробластичного ряду.

Сполучна тканина навколо звивистих сім'яних каналців пронизана густою сіткою лімфо- та гемокапілярів, які забезпечують сперматогенні клітини поживними речовинами. Сукупність перелічених структурних елементів стінки звивистого сім'яного каналця, ендотеліоцитів та парабазального шару стінки гемокапіляра входить до складу **гематотестикулярного бар'єру**. Останній забезпечує вибірккову проникність тих чи інших хімічних сполук усередину звивистого сім'яного каналця. Гемокапіляри супроводжуються прошарками сполучної тканини, у яких залягають **ендокриноцити яєчка (клітини Лейдіга)**. Функція останніх полягає у виробленні чоловічого статевого гормону – **тестостерону**. Клітини Лейдіга мають круглу або полігональну форму, оксифільну цитоплазму, добре розвинену гладку ендоплазматичну сітку. Мітохондрії містять характерні трубчасті і везикулярні кристи. У цитоплазмі ендокриноцитів яєчка є включення глікогену, глікопротеїнів (останні мають вигляд паличок або стрічок), на периферії виявляється значна кількість вакуолей.

Внутрішній вміст звивистого сім'яного каналця складають дві популяції клітин – **підтримувальні клітини (сустентоцити, або клітини Сертолі)** і **сперматогенні клітини** різного ступеня зрілості. Сустентоцити мають неправильну конічну форму, своєю основою розташовані на базальній мембрані. Оболонка ядер сустентоцитів утворює численні інвагінації. У цитоплазмі цих клітин містяться добре розвинуті гладка ендоплазматична сітка та елементи комплексу Гольджі, включення кристалоїдів, вуглеводів, ліпідів. У заглиблених бічних поверхнях клітин Сертолі втоплені сперматогенні клітини, що дозрівають. Між сусідніми сустентоцитами утворюються щільні замикальні контакти, які є основним елементом гематотестикулярного бар'єру і ділять вміст звивистих сім'яних каналців на два поверхи: зовнішній – базальний і внутрішній – адлюменальний.

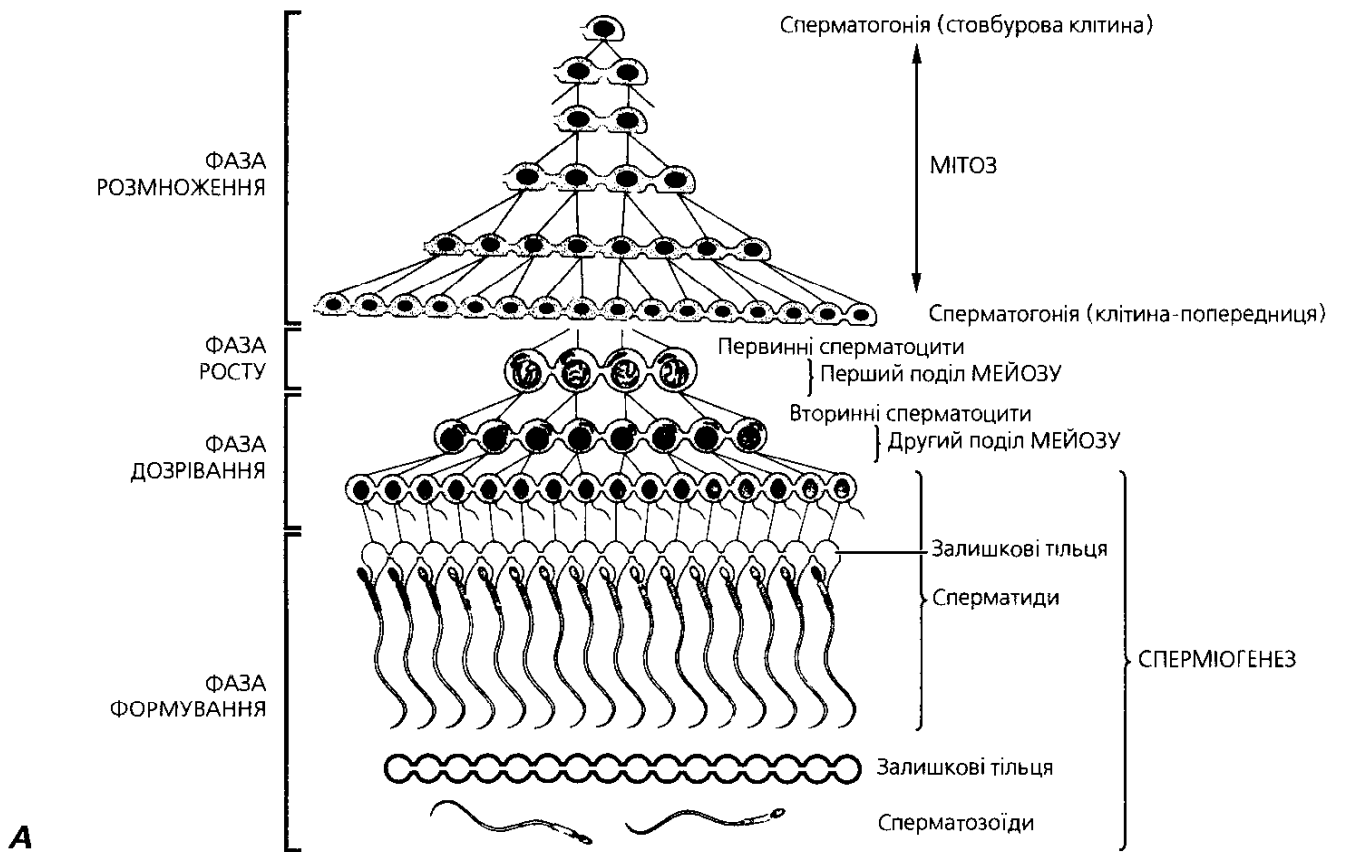
У **базальному поверсі** містяться сперматогонії і прелептотенні сперматозоїди – клітини, генетично ідентичні іншим клітинам організму. Вони отримують поживні речовини безпосередньо з мікроциркуляторного русла. Трофіка сперматогенних клітин адлюменального поверху (сперматозоїдів першого та другого порядку, сперматид, сперматозоїдів, тобто клітин, які після про-

ходження мейозу стали генетично відмінними від соматичних клітин організму) здійснюється за рахунок сустентоцитів. Останні утворюють мікросередовище для статевих клітин, що дозрівають, ізолюють їх від токсинів та аутоімунних реакцій. Клітини Сертолі можуть фагоцитувати неповноцінні статеві клітини та їх фрагменти, що утворюються у процесі сперміогенезу, а також продукують біологічно активні речовини (андрогензв'язувальний білок, інгібін, трансферин, інсуліноподібний фактор росту, стимулятор проліферації сперматогоній), які регулюють процеси сперматогенезу.

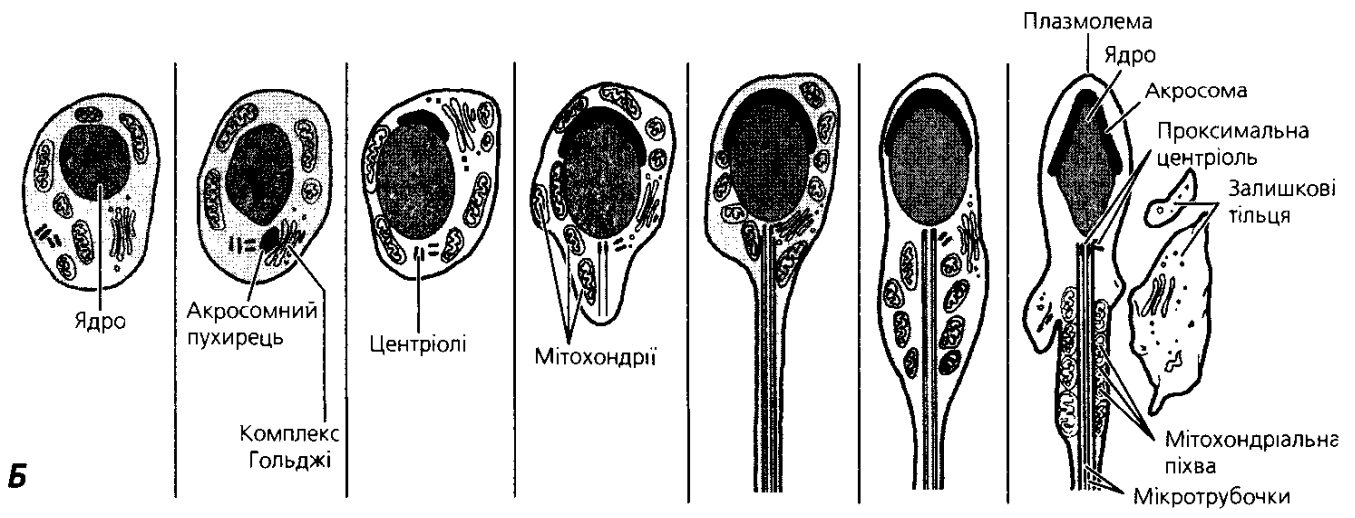
Процес утворення чоловічих статевих клітин (сперматогенез) здійснюється у звивистих сім'яних каналцях у такій послідовності клітинних форм: сперматогонія, сперматоцити першого і другого порядків, сперматида, сперматозоїд (рис. 4.96). У міру дозрівання статевих клітин вони поступово зміщуються від базальної мембрани до просвіту звивистого сім'яного каналця. У сперматогенезі розрізняють 4 послідовні фази: розмноження, росту, дозрівання і формування.

Фазі розмноження (проліферації) відповідають **сперматогонії** – клітини з найбільш периферійним положенням у складі звивистого сім'яного каналця. Серед сперматогоній розрізняють субпопуляції стовбурових клітин, які повільно діляться, і напівстовбурових клітин (проліферують значно швидше – приблизно один поділ за 75 діб). Сперматогонії – клітини ядерного типу, неправильної округлої або полігональної форми, які діляться шляхом мітозу. Сперматогонії містять диплоїдний набір хромосом, їх проліферацію контролює фолікулолестимулювальний гормон гіпофіза.

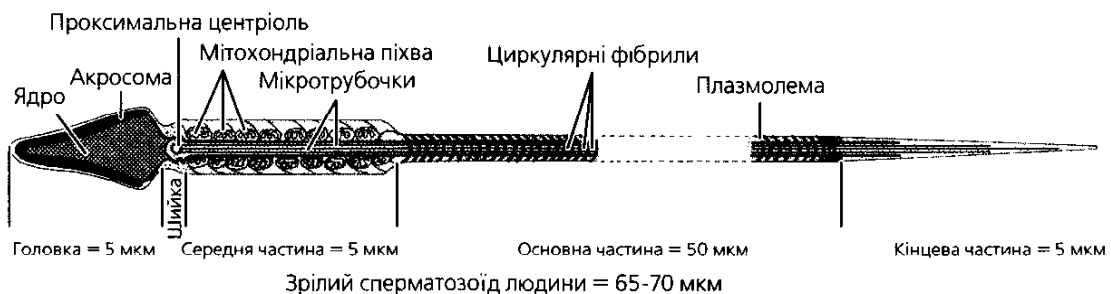
Під впливом тестостерону частина сперматогоній вступає у **фазу росту** і перетворюється у **первинні сперматоцити (сперматоцити I)**. При цьому вони зміщуються в адлюменальну частину звивистого сім'яного каналця, збільшуються в об'ємі й проходять профазу мейозу. Остання має 5 стадій: лептотену, зиготену, пахітену, диплотену та діакінез. Перед початком профазу у первинному сперматоциті в S-періоді клітинного циклу проходить подвоєння кількості ДНК і сперматоцит стає тетраплоїдним, так званим **прелептотеним**. На стадії **лептотени** в ядрі **сперматоцита I** стають помітними хромосоми, що мають вигляд тонких ниток. На стадії **зиготени** гомологічні хромосоми розташовуються парами, кон'югуючись по довжині та утворюючи **біваленти**, або **діади**. У цей час гомологічні хромосоми обмінюються генами, що забезпечує мінливість генетичного матеріалу в ряді поколінь. На стадії **пахітени** хромосоми потовщуються, стають коротшими внаслідок подальшої їх конденсації і лишаються у тісному контакті по всій довжині. На цій стадії під електронним мікроскопом у місцях контакту гомологічних хромосом можна побачити парні стрічкоподібні структури – **синаптонемні комплекси**. У людини утворюється 23 синаптонемних комплекси. У **диплотені** хромосоми, що утворюють кожний бівалент, відходять одна від одної, зберігаючи зв'язок лише у місцях перехрестів. Одночасно стає помітно, що кожна хромосома бівалента утворена двома хроматидами, у зв'язку з чим цю стадію називають ще ста-



A



B



B

Рис. 4.96. Сперматогенез і сперміогенез: **A** – схема послідовних етапів сперматогенезу: до моменту відокремлення зрілих сперматозоїдів від залишкових тілець усі сперматогенні клітини зв'язані цитоплазматичними містками й утворюють синцитій; **B** – сперміогенез: перетворення сперматиди на сперматозоїд; **B** – морфологія зрілого сперматозоїда

дією утворення **тетрад** (на місці кожної пари гомологів видно 4 тільця). У людини утворюються 23 тетради. На стадії **діакінезу** хромосоми ще більше потовщуються і відходять одна від одної.

Після закінчення фази росту первинний сперматоцит вступає у метафазу мейозу, тобто переходить у наступну фазу сперматогенезу – **дозрівання**. При цьому в результаті **першого (редукційного) поділу дозрівання** утворюється **вторинний сперматоцит (сперматоцит II)**. В анафазі цього поділу до полюсів розходяться подвоєні хромосоми кожного бівалента, або діади. Кожна клітина отримує по 23 діади. Сперматоцит II має менші розміри і розміщений ближче до просвіту звивистого сім'яного каналця порівняно зі сперматоцитом I. Перед другим поділом дозрівання у сперматоциті II не відбувається синтез ДНК і подвоєння хромосомного матеріалу. У результаті **другого (екваційного) поділу** дозрівання утворюється сперматίδα – клітина з гаплоїдним набором хромосом, кожна з яких складається з однієї хроматиди. В анафазі цього поділу до полюсів розходяться хроматиди кожної хромосоми, або **монади**. Таким чином, кожна клітина отримує по 23 монади.

Сперматиди – невеликі клітини, які залежно від стадії свого розвитку можуть бути полігональної, неправильної округлої або витягнутої форми. Розміщені вони біля просвіту звивистого сім'яного каналця. Ядра сперматид у кінці фази дозрівання ущільнюються і набувають овальної форми. Отже, у кінці фази дозрівання в результаті мейотичного поділу з кожної вихідної сперматогонії утворюються чотири сперматиди двох різновидів: перший різновид несе в собі X-хромосому, у разі злиття з яйцеклітиною він може утворити зародок жіночої статі; другий різновид несе Y-хромосому, з нього у разі злиття з яйцеклітиною може розвинути чоловічий організм. Слід пам'ятати, що окремі клітинні форми, які виникають на послідовних етапах сперматогенезу, залишаються зв'язаними між собою цитоплазматичними містками, формуючи характерну багатоклітинну структуру – **синцитій** (рис. 4.96 А), і лише сперматозоїди, що відокремлюються у просвіт сім'яних каналців, стають повністю вільними клітинами.

У **фазі формування** (або **сперміогенезу**) сперматиди перетворюються у сперматозоїди (рис. 4.96, Б; 4.97). При цьому відбувається низка змін в ядрі і цитоплазмі клітини:

1) хроматин ущільнюється завдяки заміщенню гістонів негістоновими білками, ядро зменшується і набуває грушоподібної форми;

2) елементи комплексу Гольджі трансформуються в акросому – плоский мембранний мішечок, що містить літичні ферменти й охоплює передню поверхню ядра у вигляді капелюшка;

3) обидві центріолі пересуваються до заднього полюса ядра. Проксимальна центріоль розміщується у ямці, утвореній ядром, а дистальна утворює аксонему хвоста, тобто формує джгутик;

4) у міру формування хвоста утворюються особливі елементи цитоскелета. До них належать 9 поздовжньо розташованих сегментованих колон на-

вколо центріолей (зв'язувальний відділ), які дистально пов'язані з 9 щільними волокнами, розташованими навколо мікротрубочок аксонем у проміжному відділі. У головному відділі формується волокниста піхва, утворена поздовжніми стовпами, сполученими ребрами;

5) мітохондрії набувають спіральної орієнтації, розташовуються навколо щільних волокон у проміжному відділі і прилягають одна до одної, формуючи мітохондріальну піхву;

6) надлишкова цитоплазма, яка містить органели і ліпідні включення, відокремлюється від сперматозоїда і видаляється у просвіт каналця у вигляді так званих **залишкових тілець**.

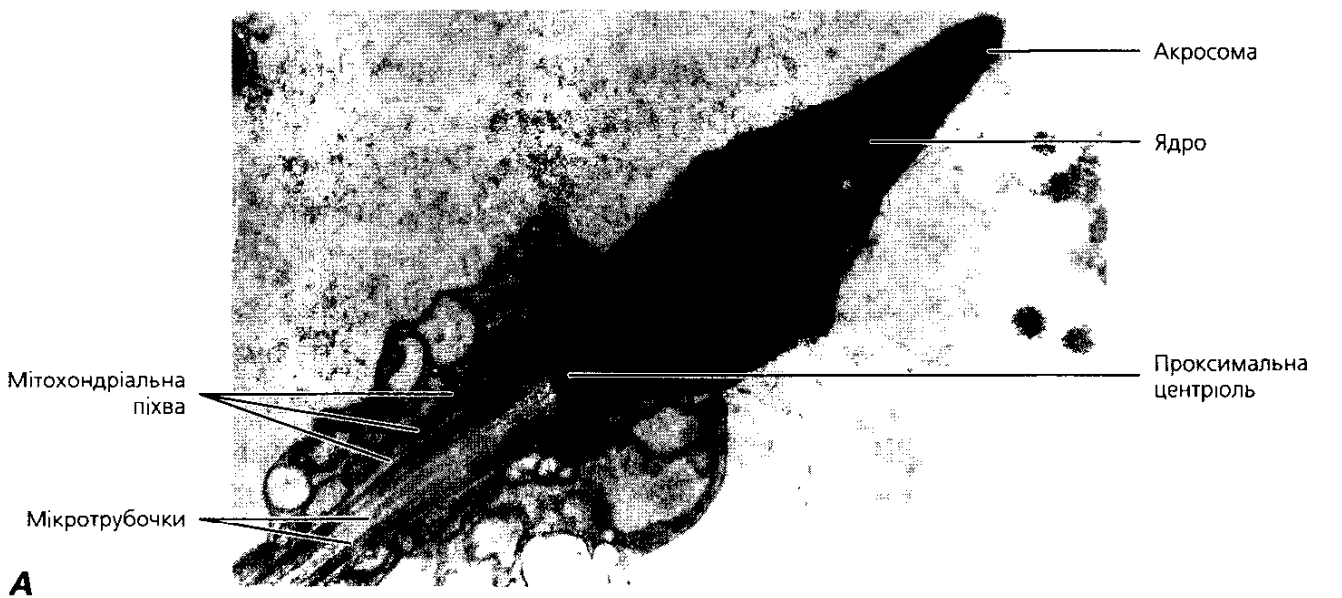


Рис. 4.97. Електронна мікроскопія сперматозоїда людини; **А** – головка, шийка і середня частина хвоста, $\times 16\ 000$; **Б** – хвіст сперматозоїда в ділянці переходу середньої частини в основну, $\times 55\ 000$

Активність сперміогенезу обумовлена дією гену *сreme*, який кодує білок *CREME* (анг. *cAMP-responsive element modulator*). Останній є фактором транскрипції, який започатковує процес перетворення сперматиди у сперматозоїди. Слід зазначити, що сперматогенез перебігає хвилеподібно уздовж каналця з переважанням тієї чи іншої фази в певних його ділянках і формуванням характерних асоціацій клітин. Процеси перетворення сперматогоній у сформовані сперматозоїди тривають близько 75 діб і знаходяться під контролем ендокринної системи (рис. 4.98).

Прямі сім'яні каналці сполучають звивисті каналці з сіткою сім'яника. Ними починаються сім'яносні шляхи (рис. 4.93, А, 4.99, 4.100). Стінка прямих каналців (як і інших відділів сім'яносних шляхів) побудована з трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Слизова оболонка прямих сім'яних каналців укрита одношаровим призматичним епітелієм, каналців сітки сім'яника – одношаровим кубічним епітелієм, виносних каналців сім'яника – одношаровим призматичним епітелієм, у складі якого вйчасті клітини чергуються з секреторними. Слід зауважити, що у клітинах епітеліального вистелення сітки сім'яника містяться макрофагоцити, які фагоцитують неповноцінні сперматозоїди. М'язова оболонка побудована з циркулярних пучків гладких міоцитів. Адвентиційна оболонка утворена пухкою сполучною тканиною.

Над'яєчко (*epididymis*) – це розміщений біля яєчка орган масою близько 3 г, що тісно прилягає до останнього. Має видовжену форму, розміри 4x1x0,5 см. У над'яєчку є щільно укладена трубочка – протока над'яєчка (рис. 4.93, А, 4.99, А). Остання забезпечує виведення сперми, в її просвіті завершується диференціація сперматозоїдів. Під впливом андрогенів у над'яєчку виробляються білкові речовини, які регулюють правильність упаковки в акросомі полісахаридів і ферментів, вони також забезпечують модифікацію поверхневих глікополімерів (глікокаліксу) сперматозоїдів, що відіграє важливу роль в реалізації процесу запліднення. Крім того, продукти секреторної діяльності епітеліоцитів внутрішнього вистелення протоки придатка сім'яника розріджують сперму. Просвіт протоки над'яєчка служить резервуаром для сперми.

Анатомічно у складі над'яєчка розрізняють головку, тіло і хвіст. Головка над'яєчка утворена виносними каналцями, які, зливаючись, формують протоку над'яєчка, розміщену в його тілі і хвості. Переміщення сперми здійснюється у напрямку від головки над'яєчка до його хвоста. Прошарки сполучної тканини ділять паренхіму над'яєчка на часточки. Стінка протоки над'яєчка побудована із трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Слизова оболонка утворена дворядним призматичним епітелієм, у якому є два різновиди клітин:

1) облямовані клітини – високі призматичні епітеліоцити з високими атиповими мікроворсинками (завдовжки до 40–80 мкм) на апікальній поверхні, що мають назву стереоцилій;

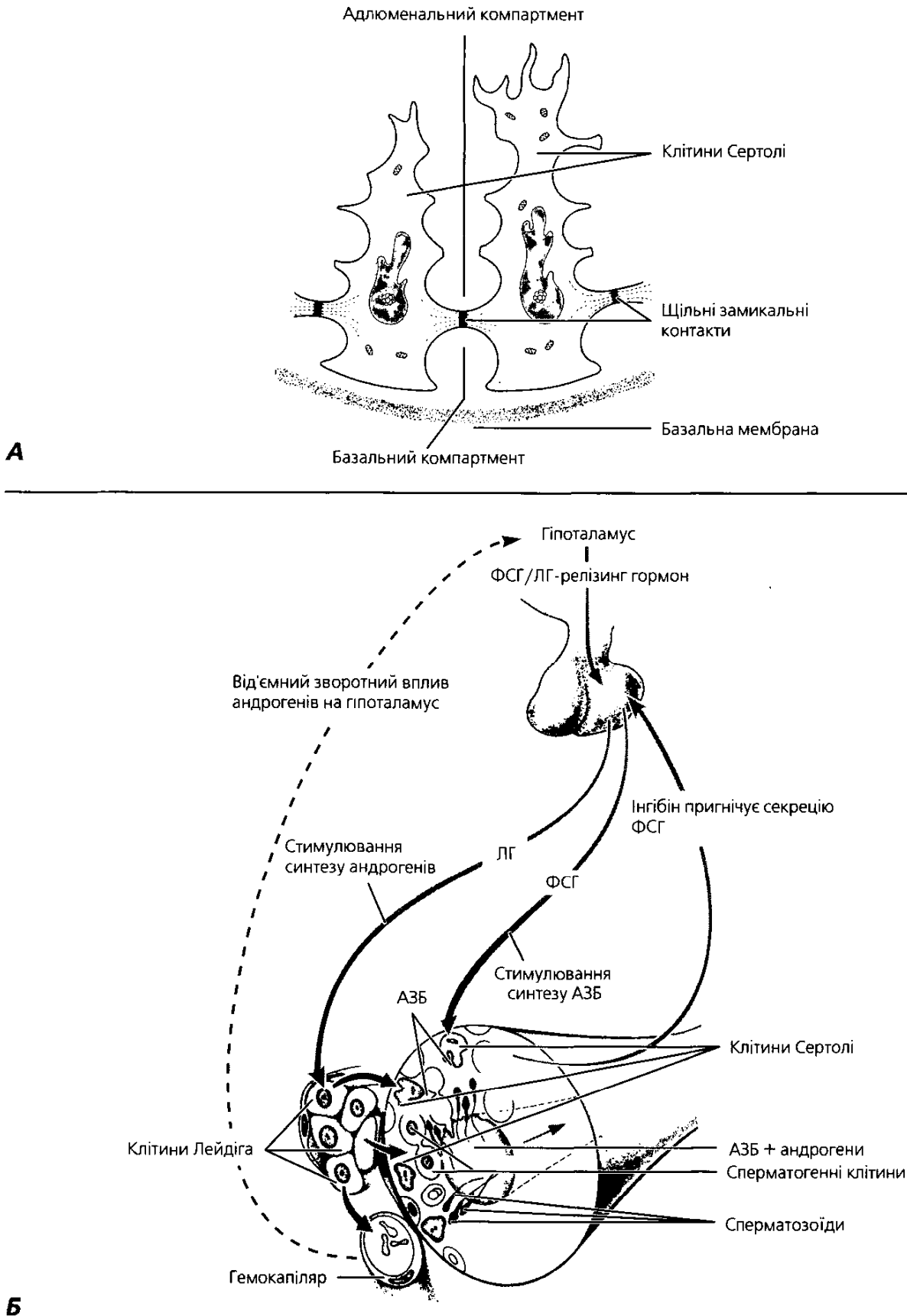
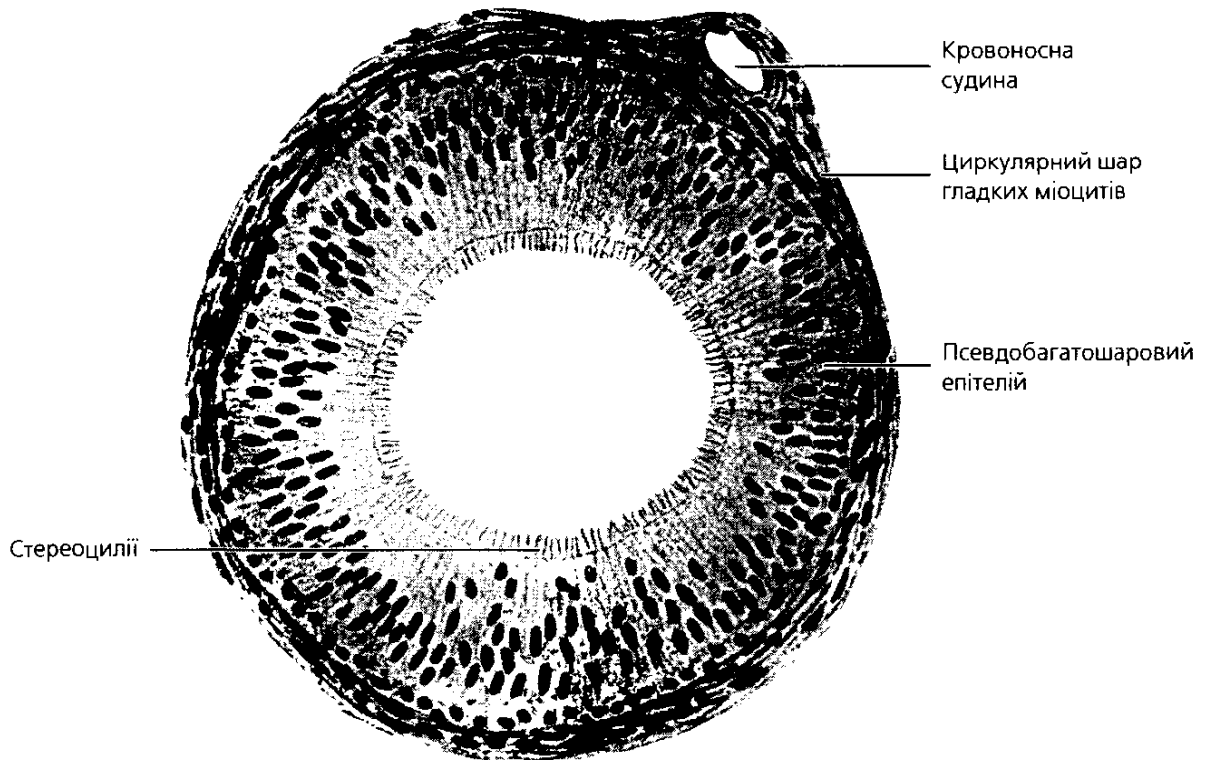


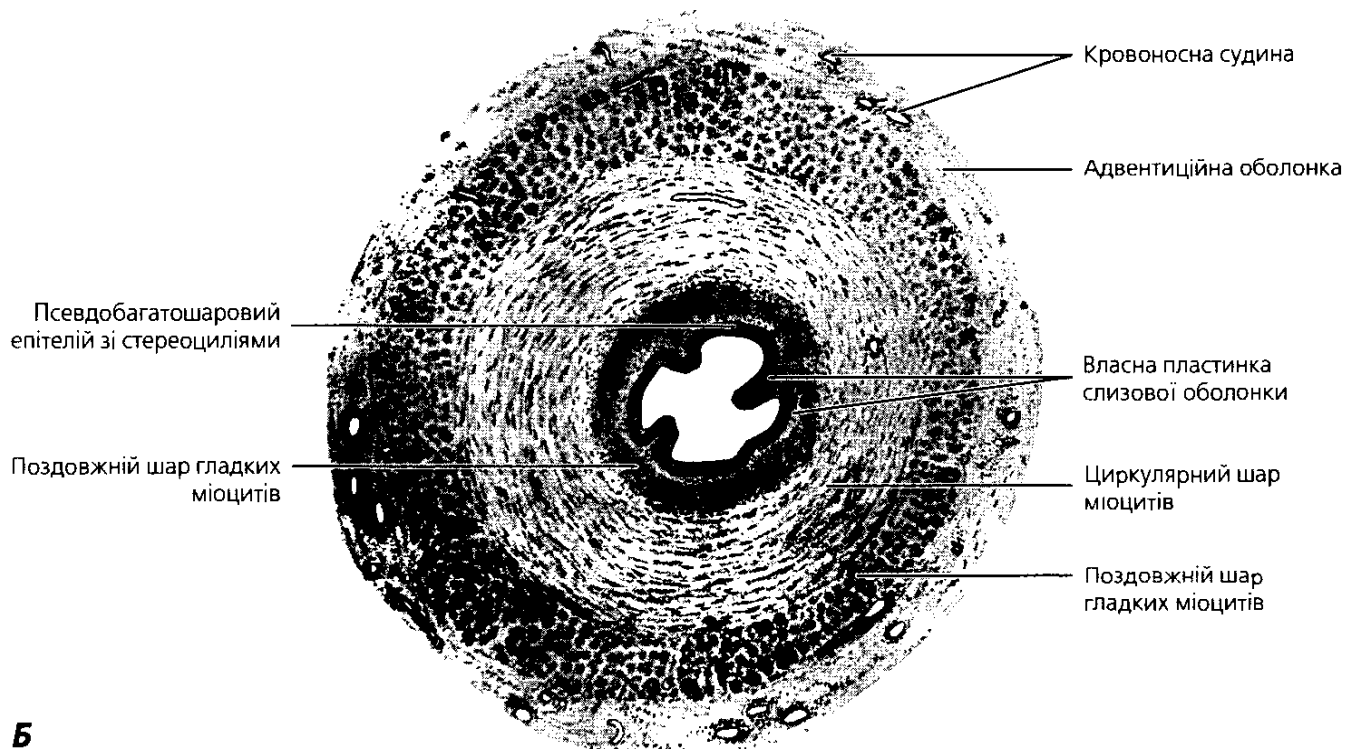
Рис. 4.98. Гормональна регуляція сперматогенезу: **А** – базальний та адлюменальний компартменти, утворені суспендоцитами для визріваючих сперматогенних клітин; **Б** – взаємодія гіпоталамуса, гіпофіза, ендокриноцитів та суспендоцитів у регуляції сперматогенезу: ФСГ – фолікулостимулюючий гормон; ЛГ – лютеїнізуючий гормон; АЗБ – андрогензв'язувальний білок

2) базальні клітини, які розміщені у проміжках між базальними частинами облямованих епітеліоцитів. М'язова оболонка протоки над'яєчка побудована із циркулярних пучків гладких міоцитів, адвентиційна оболонка — з пухкої волокнистої сполучної тканини.

Сім'явиносна протока (*ductus deferens*) (рис. 4.93, А, 4.99, Б, 4.100, В, 4.101, В) — парний орган, являє собою трубку довжиною близько 45 см з про-



А



Б

Рис. 4.99. Сім'явиносні шляхи, напівсхематичне відтворення: **А** — протока над'яєчка, $\times 200$; **Б** — сім'явиносна протока, $\times 15$

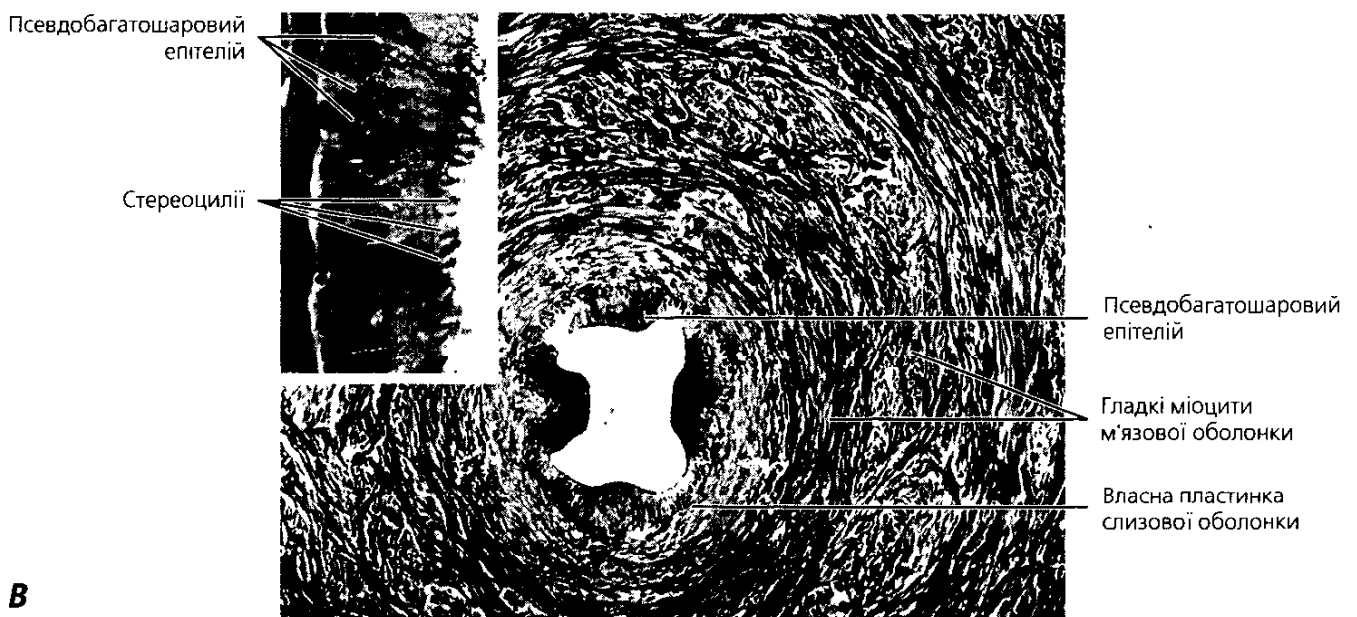
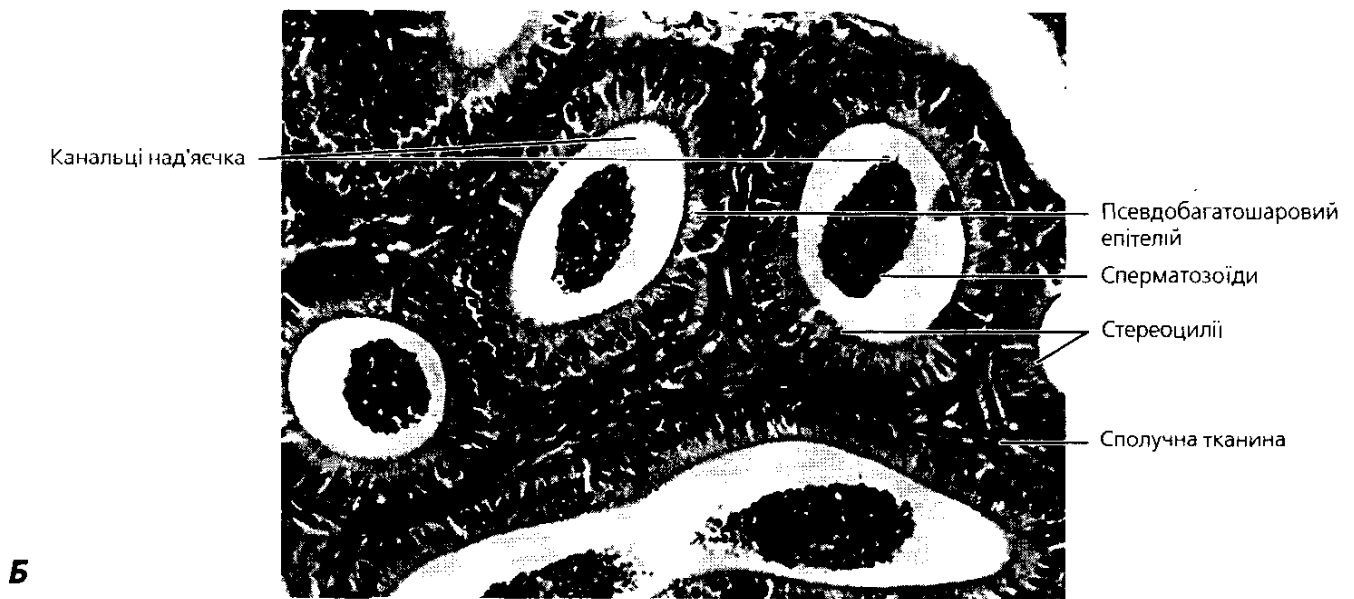
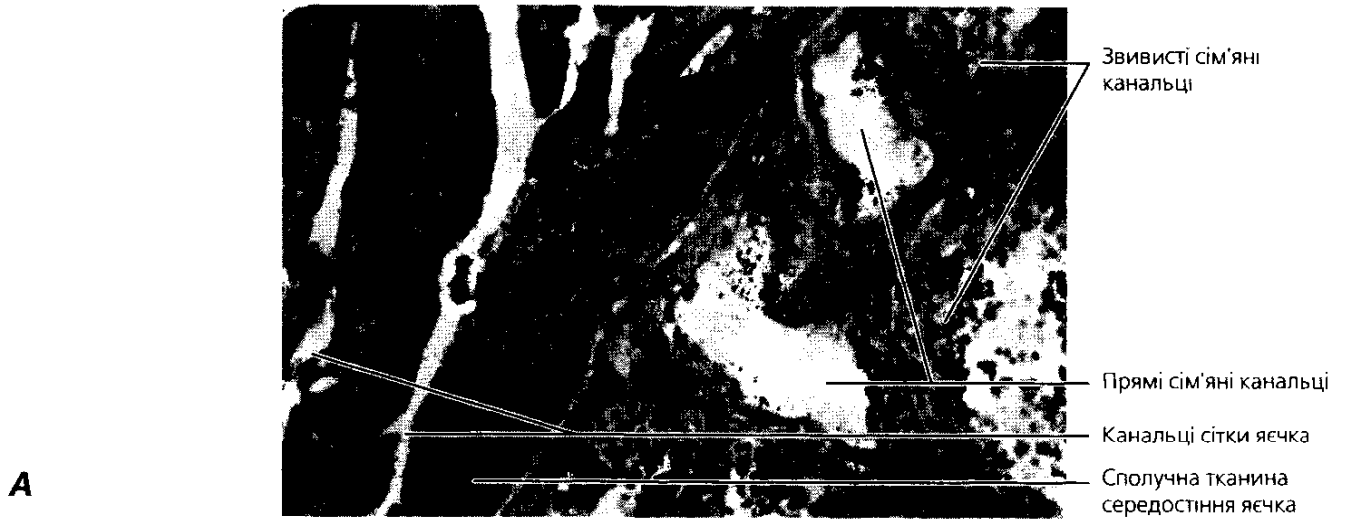


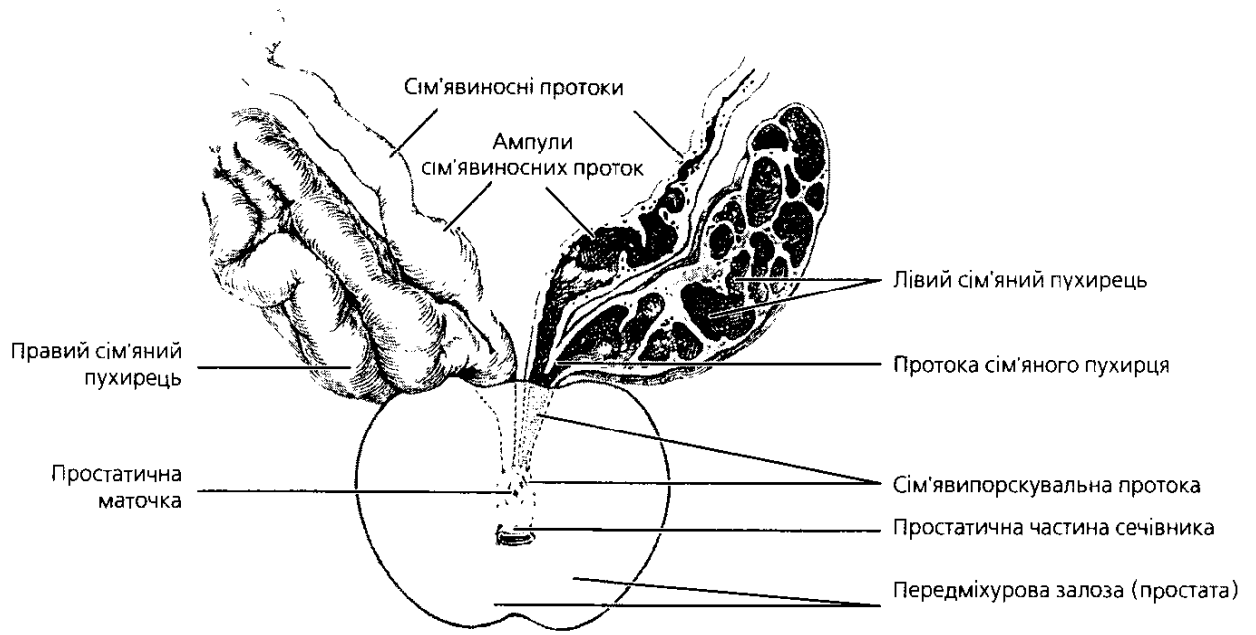
Рис. 4.100. Світлова мікроскопія сім'яносних шляхів: **A** – порівняльна морфологія звивистих прямих сім'яних каналців та каналців сітки яєчка, $\times 110$; **Б** – каналці над'яєчка, $\times 200$; **В** – сім'яносна протока, $\times 16$ (вставка зліва – $\times 400$)

світом 0,2–0,5 мм. Функція сім'явиносної протоки – проведення сперми: з дистального відділу сім'явиносної протоки через сім'явипорскувальну протоку сперма виводиться у сечівник, звідти – у статеві шляхи жінки. Скорочення стінки сім'явиносної протоки у зв'язку із значним розвитком м'язових елементів забезпечує еякуляцію (сім'явиверження).

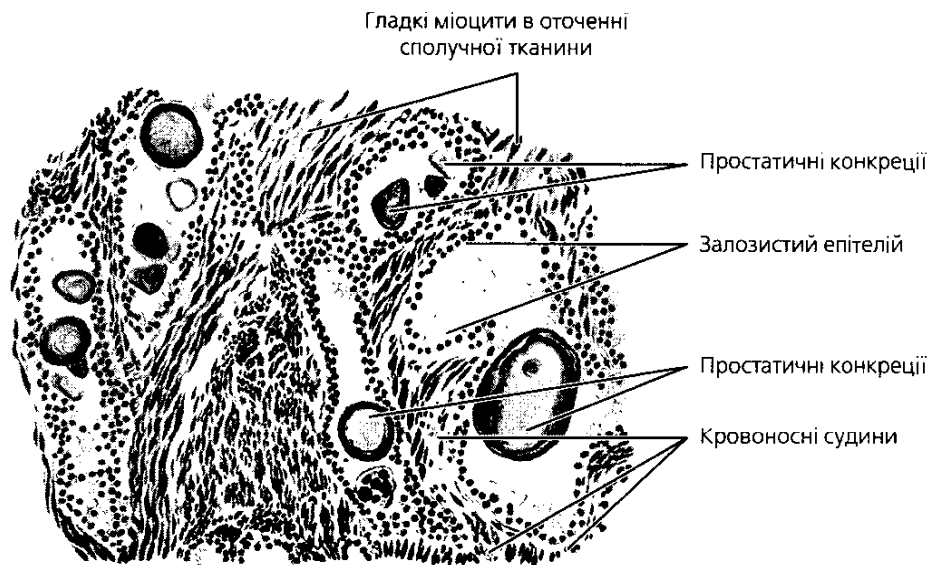
Стінка сім'явиносної протоки побудована з трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Епітелій слизової оболонки дворядний призматичний – аналогічний описаному в складі над'яєчка. У м'язовій оболонці розрізняють три шари гладких міоцитів: внутрішній і зовнішній поздовжні та середній циркулярний. Адвентиційна оболонка утворена пухкою сполучною тканиною, яка поступово переходить у тканини сім'яного канатика. В останніх містяться артерії, численні вени і посмуговані м'язові волокна м'яза-підіймача яєчка. Дистальна частина сім'явиносної протоки формує ампулоподібне розширення.

Сім'явипорскувальна протока (*ductus ejaculatorius*) (рис. 4.92, 4.101, А) – парний відділ сім'явиносних шляхів, розміщений нижче від місця впадіння протоки сім'яного пухирця в ампулу сім'явиносної протоки. Сім'явипорскувальна протока проходить через товщу передміхурової залози і впадає у простатичну частину сечівника. Стінка її побудована з трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Слизова оболонка сім'явипорскувальної протоки утворює численні складки. Побудована вона з двошарового епітелію, у складі якого розрізняють високі призматичні клітини зі стереоциліями на апікальній поверхні та низькі базальні клітини. Існує думка, що подразнення стереоцилій епітеліального вистелення сім'явиносної та сім'явипорскувальної проток під час переміщення сперми є однією з причин оргазму – відчуття насолоди, що виникає у момент еякуляції. Особливістю м'язової оболонки сім'явипорскувальної протоки є значно слабший розвиток м'язових елементів порівняно з сім'явиносною протокою. Сполучна тканина адвентиційної оболонки сім'явипорскувальної протоки зростається зі строю простати.

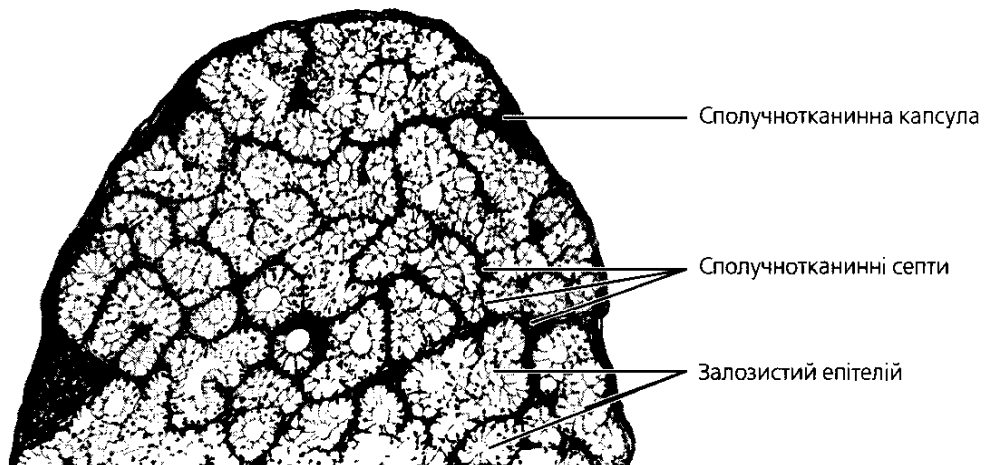
Сечівник (*urethra*) (рис. 4.92, 4.103) – трубчастий утвір довжиною 22–25 см, що проходить всередині нижнього кавернозного тіла прутня. Розрізняють його задню – простатичну, середню – перетинчасту і передню – печеристу частини. Стінка сечівника утворена трьома оболонками: слизовою, підслизовою і м'язовою. Епітелій слизової оболонки має різну будову в усіх трьох частинах сечівника. Так, простатична частина вистелена перехідним епітелієм, перетинчаста – багаторядним призматичним, печериста – багат шаровим плоским епітелієм з ознаками зроговіння. У складі багаторядного епітелію перетинчастої частини сечівника є багато келихоподібних клітин і поодинокі ендокриноцити. Епітелій лежить на пухкій волокнистій сполучній тканині власної пластинки слизової оболонки, у якій є густа сітка венозних судин. Підслизова основа утворена пухкою сполучною тканиною з розміщеною у її складі сіткою широких венозних судин. У стінці сечівника розміщені



A



B



B

Рис. 4.101. Додаткові залози чоловічої статевої системи, напівсхематичне відтворення; **A** – сім'яні пухирці; **B** – передміхурова залоза, $\times 120$; **B** – бульбоуретральна залоза, $\times 120$

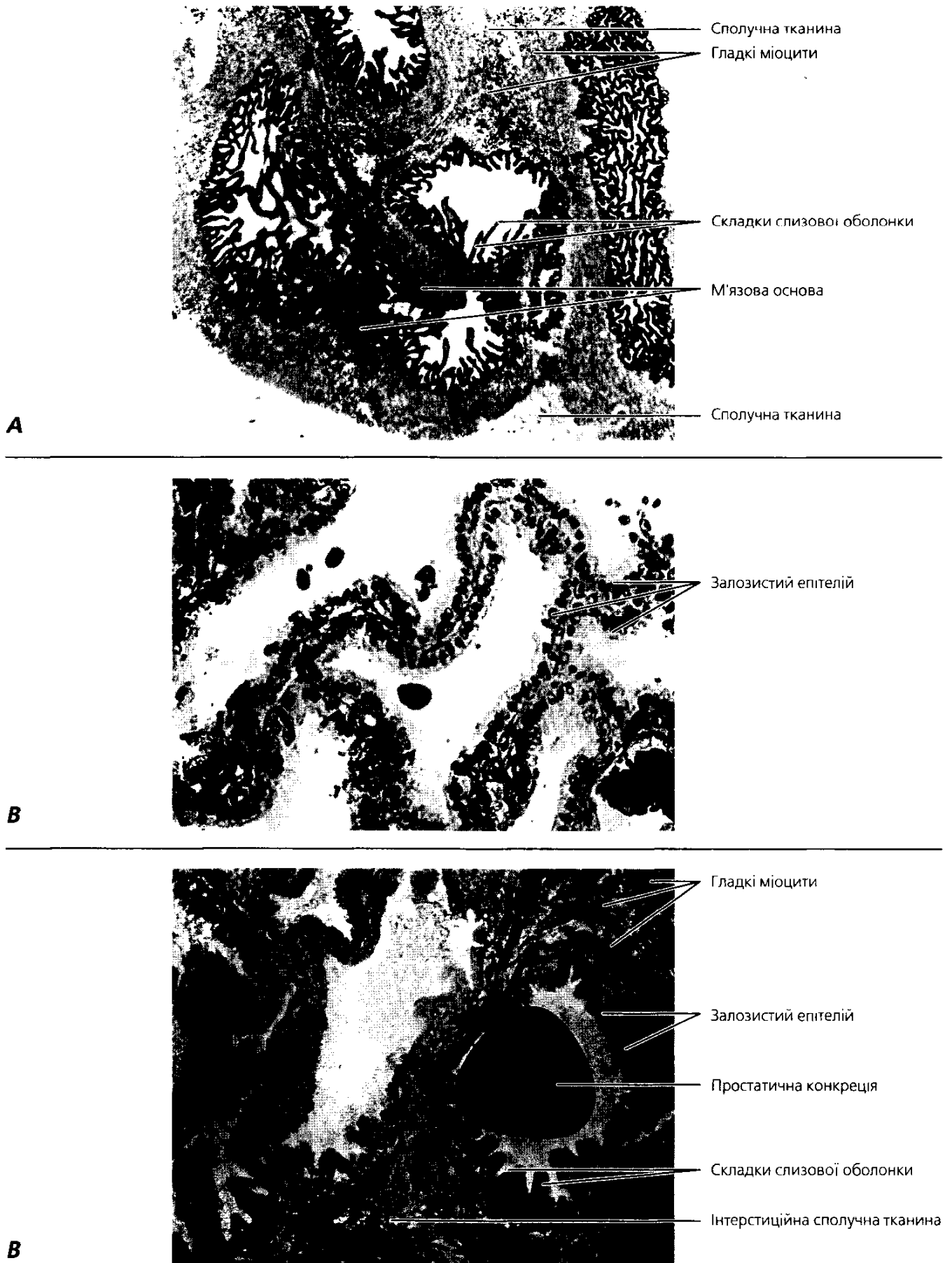


Рис. 4.102. Світлова мікроскопія додаткових залоз чоловічої статеві системи: **A** – сім'яний пухирець, $\times 16$; **B** – залозистий епітелій сім'яного пухирця, $\times 300$; **B** – передміхурова залоза, $\times 120$

численні дрібні слизові залози — так звані залози Літтре. М'язова оболонка сечівника утворена пучками гладких міоцитів, які особливо добре розвинуті у простатичній частині (тут розрізняють внутрішній поздовжній і зовнішній циркулярний шари) і поступово витоншуються у напрямку печеристої частини.

Сім'яний пухирець (*vesicula seminalis*) (рис. 4.92, 4.101) — парний залозистий орган, розміщений латерально до сім'яиносної протоки, вище від передміхурової залози. Має довгасту форму, розміри — 5x2x1 см. Вивідні протоки сім'яних пухирців впадають у дистальний відділ сім'яиносної протоки вище від місця переходу останньої у сім'явипорскувальну протоку. Секрет сім'яних пухирців багатий на фруктозу — моносахарид, що використовується сперматозоїдами для підтримання метаболізму. Крім того, продукти секреторної діяльності сім'яних пухирців розріджують сперму, створюють у ній лужне середовище, що сприяє підвищенню рухомості сперматозоїдів у статевих шляхах жінки.

Стінка сім'яного пухирця утворена трьома оболонками: слизовою, м'язовою та адвентиційною. Слизова оболонка вистелена багаторядним циліндричним епітелієм, утворює численні складки. Власна пластинка слизової оболонки — збагачена еластичними волокнами сполучна тканина, в якій містяться кінцеві відділи слизових альвеолярних залоз. М'язова оболонка утворена пучками гладких міоцитів, які йдуть у двох взаємно перпендикулярних напрямках: внутрішньому циркулярному і зовнішньому поздовжньому. Адвентиційна оболонка сім'яного пухирця побудована зі збагаченої еластичними волокнами щільної волокнистої сполучної тканини.

Передміхурова залоза (простата, *prostata*) (рис. 4.92; 4.101, А, В; 4.102) — м'язово-залозистий орган масою близько 20 г, який у вигляді муфти охоплює сім'яиносні шляхи на рівні сім'явипорскувальної протоки і проксимальної частини сечівника. За формою передміхурова залоза нагадує каштан, розміри органа складають 4x3x2 см. Значення залози пов'язане з її ендокринними та екзокринними функціями. Як ендокринний орган вона виділяє у кров групу біологічно активних речовин — **простагландинів** — різної фізіологічної дії. Останні впливають на вироблення чоловічих статевих гормонів і процеси сперматогенезу, стимулюють ріст нервів, скорочення гладких міоцитів тощо. Як екзокринна залоза простата продукує слизовий секрет, який розріджує сперму і підвищує рухомість сперматозоїдів. Скорочення її м'язових елементів сприяє сім'явиверженню.

Передміхурова залоза оточена сполучнотканинною капсулою. Паренхіму органа складають окремі слизові альвеолярні залозки, вивідні протоки яких впадають у простатичну частину сечівника. Перша група залозок розміщена у вигляді кільця у слизовій оболонці сечівника, друга — у сполучній тканині навколо сечівника, третя формує власне паренхіму передміхурової залози. Кінцеві секреторні відділи передміхурової залози утворені двома типами епітеліоцитів: високими призматичними клітинами з слизовим типом секреції і вставними (базальними) клітинами, розміщеними між основами секреторних клітин. Секреторні продукти виділяються у просвіт ацинусів передміхурової залози у вигляді

оточених мембраною пухирців діаметром 125–150 мкм, так званих **протасом**. Функція базальних клітин остаточно не з'ясована, однак вважають, що вони можуть виконувати ендокринну або паракринну функцію, регулюючи взаємовідносини між стромальними і паренхіматозними елементами залози.

М'язово-еластичні елементи передміхурової залози утворені пухкою сполучною тканиною і радіально орієнтованими пучками гладких міоцитів, які ділять її на часточки. Скорочення гладких міоцитів у момент еякуляції сприяє виведенню секрету із простатичних залозок. Тканини передміхурової залози у ділянці переходу сім'яносної протоки в сечівник утворюють потовщення – сім'яний горбок, ерекція якого запобігає закиданню сперми в сечовий міхур. Позаду сім'яного горбка розміщена простатична маточка, яка відкривається на поверхні сім'яного горбка.

Цибулинно-сечівникові залози (*glandulae bulbo-urethrales*) (рис. 4.92) – складні альвеолярно-трубчасті залози, вивідні протоки яких впадають у проксимальний відділ сечівника. Значення секрету цих залоз полягає у розрідженні сперми. Кінцеві секреторні відділи цибулинно-сечівникових залоз побудовані зі слизових клітин плоскої, кубічної або призматичної форми, у цитоплазмі яких є крапельки слизу і включення характерної паличкоподібної форми. Кінцеві секреторні відділи залоз оточені пухкою сполучною тканиною і пучками гладких міоцитів.

Пруть (статевий член, *penis*) (рис. 4.92;4.103) – копулятивний орган, який забезпечує уведення сперми в статеві шляхи жінки, а також служить для сечовиділення. Поза станом ерекції довжина статевого члена становить 6–11 см, орган утворений двома **печеристими тілами** і одним **губчастим тілом**, які у разі заповнення кров'ю забезпечують ригідність (ерекцію) його. У нижньому губчастому тілі проходить сечівник. Зовні статевий член укритий шкірою, під якою розміщена білкова оболонка. Остання утворена щільною сполучною тканиною, багатою на еластичні волокна, і гладкими міоцитами. Головка прутня побудована із щільної сполучної тканини, у якій залягає густа сітка вен, що анастомозують. Головку оточує тонка шкіра, що утворює подвоєну складку, на внутрішній поверхні якої відкриваються протоки специфічних сальних **препуціальних** залоз. Артерії прутня мають назву покручених, оскільки під час спокійного стану вони закручуються у вигляді спіралі. Стінка артерій і вен прутня багата на м'язові елементи, скорочення яких перекриває відтік крові від органа, що забезпечує його ригідність під час ерекції. Судинні порожнини печеристих і губчастого тіл розміщені між артеріями й венами і мають тонку стінку, вистелену ендотелієм.

Розвиток і вікові зміни чоловічої статевої системи. Первинні статеві клітини – **гоноцитобласти** – вперше виявляються у первинній смужці зародка і в прилеглий до неї мезодермі. На третьому тижні ембріогенезу вони мігрують в ендодерму жовткового мішка, де проходить їх інтенсивна проліферація. У цей же час (на третьому-четвертому тижні) в організмі зародка формуються **статеві валики** – потовщення ціломічного епітелію на поверхні первинної

нирки. Гоноцитобласти виселяються зі стінки жовткового мішка спочатку в стінку задньої кишки, звідки системою кровоносних судин заносяться у статеві валики. Ця стадія, яка у людини триває з третього по шостий тиждень ембріогенезу, є спільною для зародків чоловічої і жіночої статі і тому має назву індиферентної. У разі розвитку чоловічої статевої залози з целомічного епітелію статевих валиків розвиваються сустентоцити яєчка, з клітин мезенхіми первинної нирки – його ендокриноцити, а з гоноцитобластів – гоноцити і сперматогенні клітини.

У разі диференціації зачатків статевої системи за чоловічим типом від статевих валиків всередину первинної нирки вростають тяжі епітеліальних клітин – **статеві шнури**, у товщі яких локалізуються гоноцити. Статеві шну-

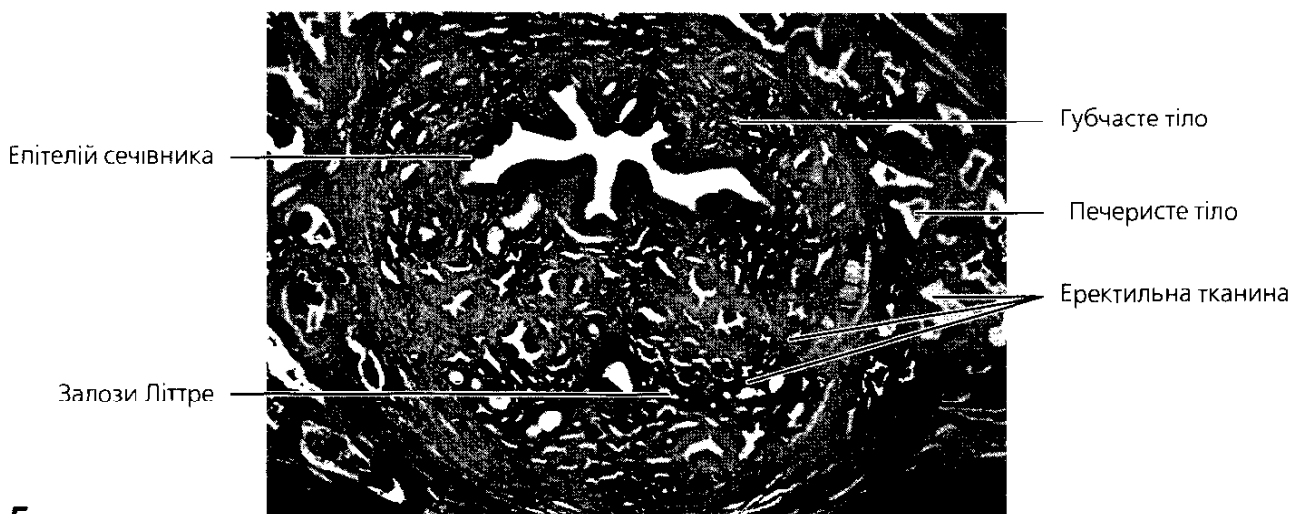
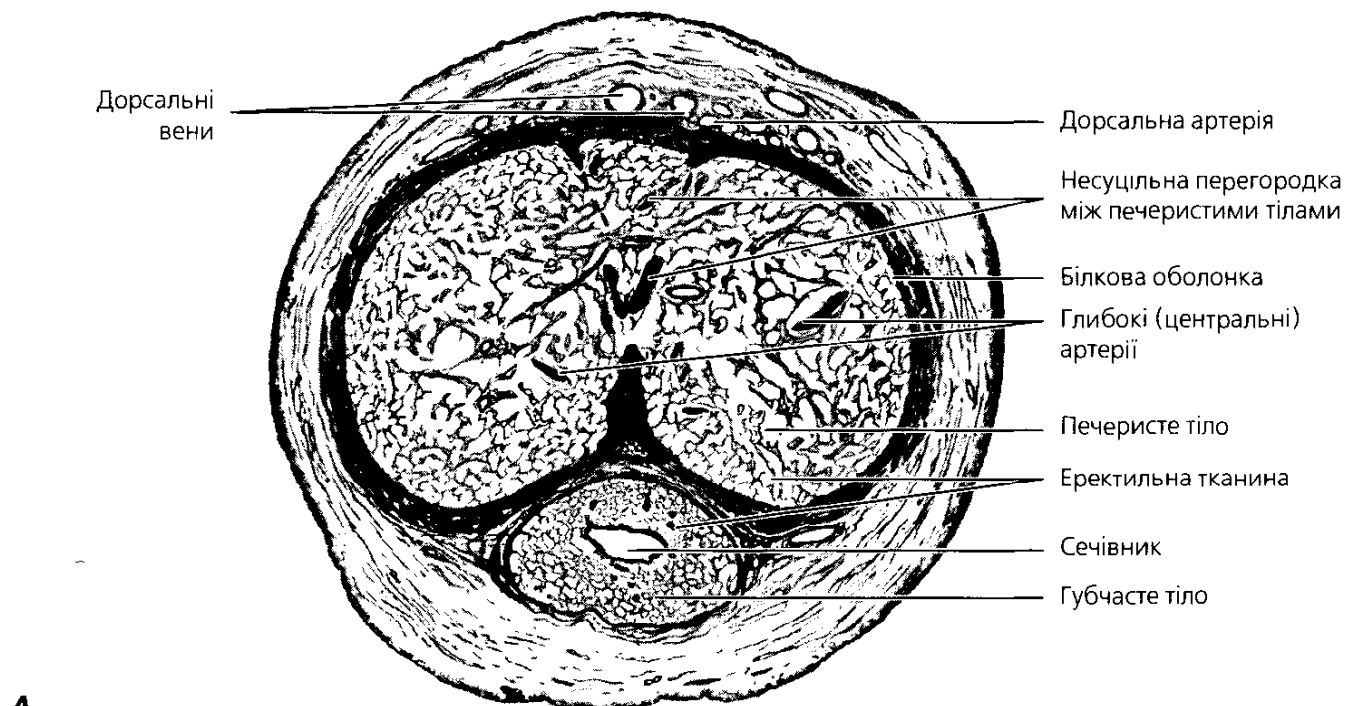


Рис. 4.103. Прутьєнь: **А** – напівсхематичне відтворення поперечного зрізу дистальної частини прутня 21-річного чоловіка, $\times 2,5$; **Б** – світлова мікроскопія губчастого тіла з сечівником, поперечний зріз, $\times 25$

ри поступово перетворюються у сім'яні каналці, в яких приблизно на 22-му тижні ембріогенезу гоноцити трансформуються у сперматогонії. У постнатальний період у закладках звивистих сім'яних каналців продовжується розмноження сперматогоній, у прямих каналцях і в складі сітки сім'яника ці клітини редукуються. Виносні каналці сім'яника утворюються у результаті перебудови каналців первинної нирки. З мезонефральної протоки розвивається протока над'яєчка, сім'явиносна і сім'явипорскувальна протоки.

Ендокринна функція сім'яників устанавлюється в онтогенезі раніше, ніж його генеративна функція. Закодована в Y-хромосомі генетична інформація забезпечує низки гормонів, які визначають розвиток репродуктивної системи за чоловічим типом. Так, уже на шостому тижні ембріогенезу в індіферентній статевій залозі починає вироблятися **інгібін**, який зумовлює редукцію парамезонефральної протоки, диференціацію статевих зачатків, а також гіпоталамуса і епіфіза за чоловічим типом. На восьмому-десятому тижні ембріогенезу в яєчку починає вироблятися тестостерон. Приблизно на п'ятому місяці розвитку зародка епітеліюцити сітки яєчка виробляють інгібін, який пригнічує секрецію фолікулостимулюючого гормону гіпофіза, спричиняє сповільнення проліферації і загибель частини гоноцитів. При цьому процеси сперматогенезу блокуються аж до настання періоду статевої зрілості.

Становлення генеративної функції яєчка завершується лише з настанням статевої зрілості – у пубертатний період. Так, починаючи з дев'ятого року життя у каналцях яєчника з'являються перші сперматоцити першого порядку. У період з 10 до 15 років сусуптентоцити досягають повного розвитку. У звивистих сім'яних каналцях крім сперматоцитів першого порядку з'являються також сперматоцити другого порядку і сперматиди; сім'яні каналці набувають звивистої форми. У цей же період (12–14 років) в інтерстиційній сполучній тканині збільшується кількість ендокриноцитів, під впливом гормональної активності яких здійснюється інтенсивний ріст над'яєчка і сім'явиносної протоки.

Вікова інволюція яєчка спостерігається у період 50–80 років. Вона проявляється у пригніченні сперматогенної і ендокринної функції цього органа, розростанні у його складі сполучної тканини. Вікові зміни сперматогенезу включають аномалії мейозу, появу в спермі незрілих статевих клітин, виникнення атрофічних змін і дивертикулів у сім'яних каналцях, нагромадження ліпідів у сусуптентоцитах яєчка. Слід зазначити, що навіть у старечому віці в сім'яниках зберігаються поодинокі звивисті сім'яні каналці з нормальною структурою і функцією. Падіння продукції чоловічих статевих гормонів зумовлює атрофію зовнішніх статевих органів і передміхурової залози.

Передміхурова залоза як орган починає формуватися на 10–12-му тижні ембріонального розвитку у вигляді виростів епітелію зачатка сечівника у прилеглу мезенхіму. У першій половині ембріогенезу здійснюється переважне розростання епітеліальних тяжів і розвиток залозистих структур органа, у другій половині переважає розвиток його м'язово-сполучнотканинних елементів. Простатична маточка утворюється у результаті редукції більшої частини па-

рамеzoneфральной протоки. Сім'яні пухирці виникають як вирости сечостатевого синуса.

Передміхурова залоза свого максимального розвитку досягає у 20–35 років. У цей час її секреторні елементи переважають над сполучнотканинними, епітеліоцити простатичних залозок стають високими призматичними й активно продукують секрет. У 35–60 років спостерігається вікова інволюція передміхурової залози: висота епітеліоцитів кінцевих секреторних відділів зменшується, окремі часточки залози атрофуються, розростається та ущільнюється сполучна тканина. У просвіті залозок нагромаджуються **простатичні конкреції** (злущений епітелій та ущільнені секреторні продукти), кількість яких особливо зростає у старечому віці.

Терміни для запам'ятовування

1. Яєчко.
2. Білкова оболонка.
3. Середостіння яєчка.
4. Часточка яєчка.
5. Звивистий сім'яний каналець.
6. Базальний шар.
7. Міоїдний шар.
8. Волокнистий шар.
9. Гематотестикулярний бар'єр.
10. Ендокриноцит яєчка (клітина Лейдіга).
11. Тестостерон.
12. Сустентоцит яєчка (клітина Сертолі).
13. Андрогензв'язувальний білок.
14. Інгібіни.
15. Стимулятор проліферації сперматогоній.
16. Сперматогенез.
17. Сперматогонія.
18. Первинний сперматоцит.
19. Вторинний сперматоцит.
20. Сперматида.
21. Сперматозоїд.
22. Фаза розмноження сперматогенезу.
23. Фаза росту.
24. Фаза дозрівання.
25. Фаза формування.
26. Прямий сім'яний каналець.
27. Каналець сітки сім'яника.
28. Виносний каналець сім'яника.
29. Над'яєчко.
30. Часточка над'яєчка.
31. Протока над'яєчка.
32. Облямована клітина.
33. Базальна клітина.
34. Сім'явиносна протока.
35. Еякуляція (сім'явиверження).
36. Сім'явипорскувальна протока.
37. Сечівник.
38. Простатична частина сечівника.
39. Перетинчаста частина сечівника.
40. Печериста частина сечівника.
41. Сім'яний пухирець.
42. Передміхурова залоза (простата).
43. Простагландини.
44. Залоза цибулини сечівника.
45. Прутень (статевий член).
46. Препуціальні залози.
47. Залози Літтре.
48. Геноцитобласт.
49. Статевий валик.
50. Статевий шнур.
51. Первинна нирка (мезонефрос).
52. Мезонефральна протока.

4.8. ЖІНОЧА СТАТЕВА СИСТЕМА

Жіноча статевая система, як і чоловіча, виконує такі функції: генеративну, що полягає в утворенні статевих клітин, та ендокринну, яка полягає у продукції статевих гормонів. Обидві ці функції пов'язані між собою і створюють умови для розмноження. Жіноча статевая система, крім того, виконує ще дві функції: забезпечує внутрішньоутробний розвиток плода і секрецію молока. До органів жіночої статевої системи (рис. 4.104) належать яєчники (жіночі статеві залози, або жіночі гонади), яйцеводи (маткові, або Фаллопієві, труби), матка, піхва, зовнішні статеві органи та молочні залози.

Яєчник (*ovarium*) (рис. 4.104–4.107) – жіноча статевая залоза, яка продукує жіночі статеві клітини (яйцеклітини) та жіночі статеві гормони (естрогени та прогестерон). Яєчник – парний орган, розміщений біля бічної поверхні малого тазу. Має овальну форму, розміри 4x2x1,5 см, правий яєчник дещо більший, ніж лівий. Маса яєчника дорослої жінки становить 5–7 г, у новонародженої дівчинки – до 0,5 г, у старої жінки 2–3 г. Форма яєчника у новонародженої веретеноподібна, поверхня гладка; у дорослої жінки форма округла, а поверхня нерівна, горбкувата. Яєчник за допомогою дуплікатури очеревини прикріплений до широкої зв'язки матки.

Зовні яєчник укритий поверхневим епітелієм, що є похідним ціломічного епітелію. Він є одношаровим кубічним з висотою клітин близько 18 мкм. Під епітелієм міститься білкова оболонка товщиною 100 мкм, яка складається з колагенових та еластичних волокон і невеликої кількості гладких міоцитів. Білкова оболонка у новонародженої дівчинки погано розвинена, її формування здійснюється на третьому-четвертому році життя. У яєчнику розрізняють кіркову та мозкову речовину.

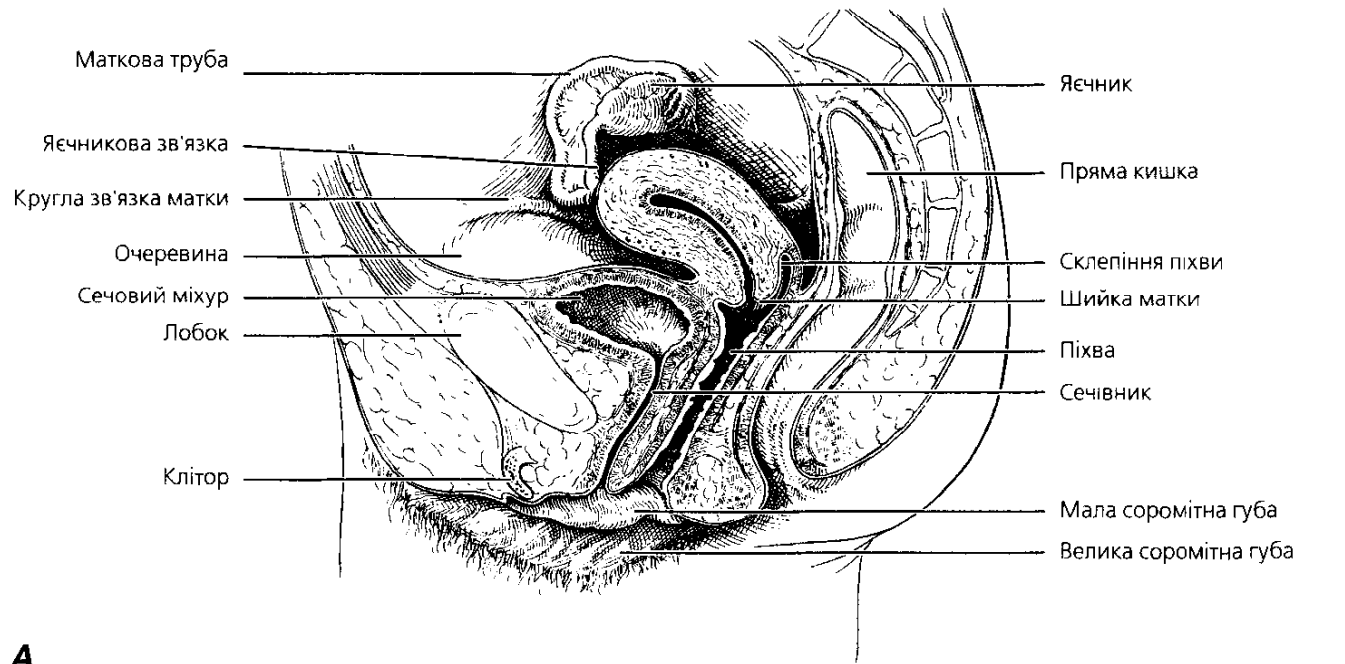
Мозкова речовина утворена сполучнотканинною строюю, що містить велику кількість еластичних волокон, багато великих судин, нервові волокна, нервові закінчення і у 93% жінок – так звану сітку яєчника.

Кіркова речовина оточує мозкову в вигляді підкови, її немає у ділянці воріт яєчника. Кіркова речовина складається зі строми та паренхіми. Строма утворена сполучною тканиною, що містить колагенові та незначну кількість еластичних волокон. Ця сполучна тканина багата на фібробласти, подібні до гладких міоцитів, які мають назву інтерстиційних клітин і здатні продукувати гормони. Паренхіма складається з примордіальних, первинних, вторинних (пухирчастих), а також зрілих фолікулів (третинних фолікулів, або Граафових пухирців), жовтих і білуватих тіл, атретичних фолікулів, атретичних тіл.

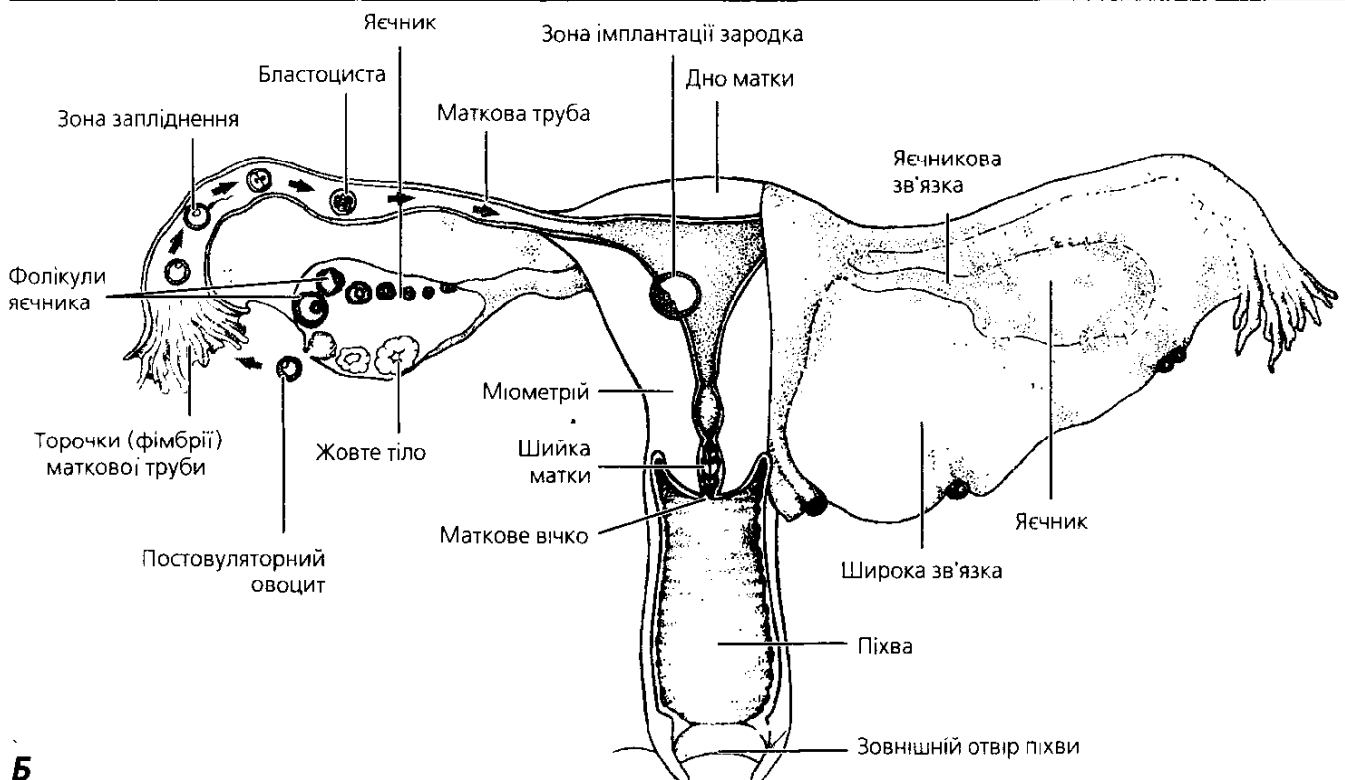
Примордіальний фолікул складається з первинного овоцита (овоцита першого (I) порядку) (діаметр 15–25 мкм), який знаходиться у стадії диплотени профазы мейозу, оточеного одним шаром плоских фолікулярних клітин діаметром до 9 мкм. Примордіальні фолікули мають діаметр близько 50 мкм, кулясту форму; розташовані на периферії кіркової речовини. Утворення їх починається із третього місяця ембріогенезу людини.

Первинні фолікули мають більші розміри, ніж примордіальні, фолікулярний епітелій стає кубічним, розташовується одним або кількома шарами. Об'єм овоцита також збільшується. У цих фолікулах вперше стає помітною прозора зона (див. нижче).

Вторинні (преантральні) фолікули оточені багат шаровим фолікулярним епітелієм, в них починає утворюватися порожнина антрум, заповнена рідиною, яку продукують фолікулярні клітини. Фолікулярна рідина містить жіночі статеві гормони – естрогени. Такі фолікули починають утворюватися під час статевих дозрівання.



А



Б

Рис. 4.104. Загальний план будови жіночої статеві системи: **А** – сагітальна проекція; **Б** – фронтальна проекція з відтворенням подій першого тижня ембріогенезу

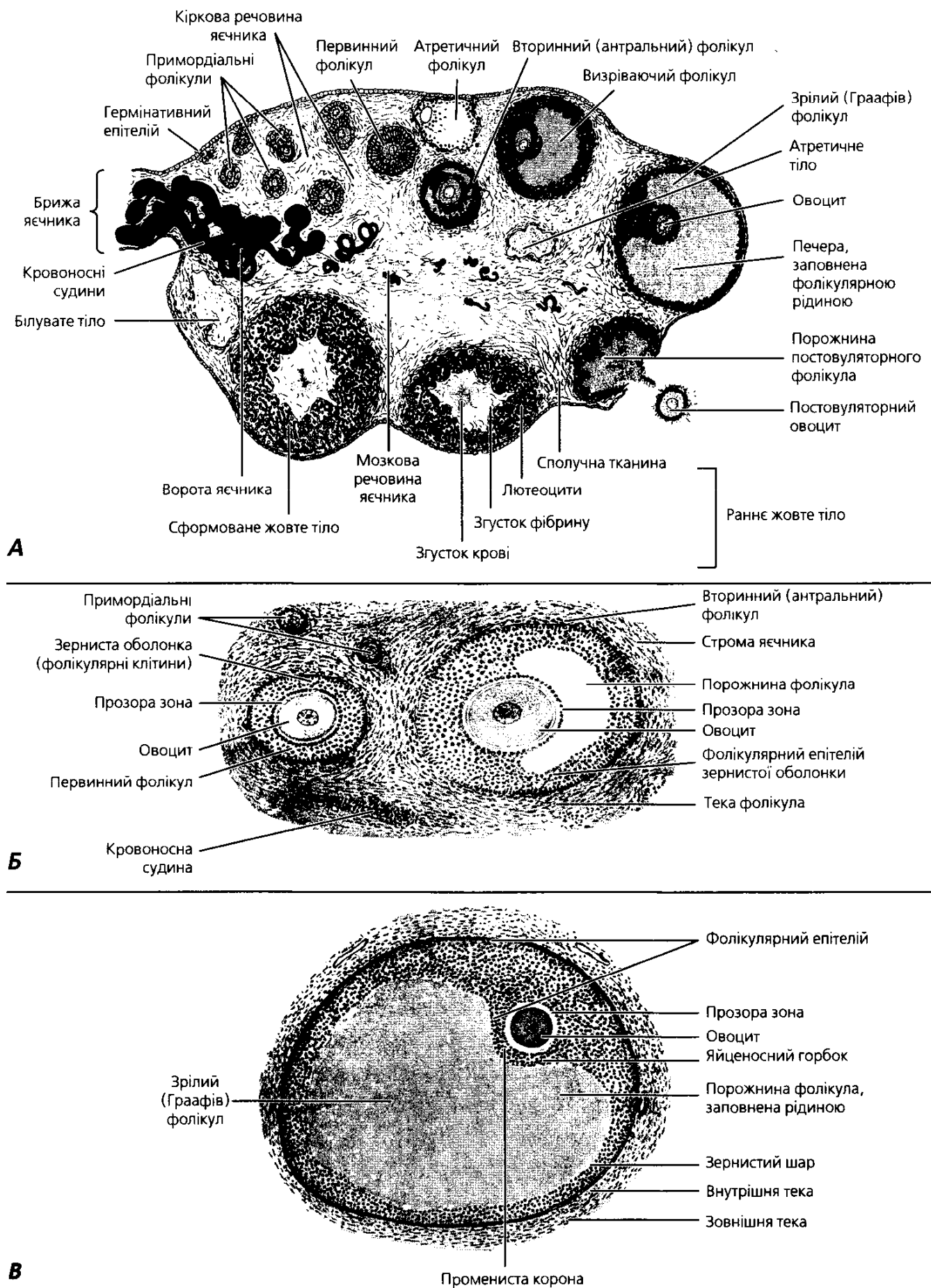
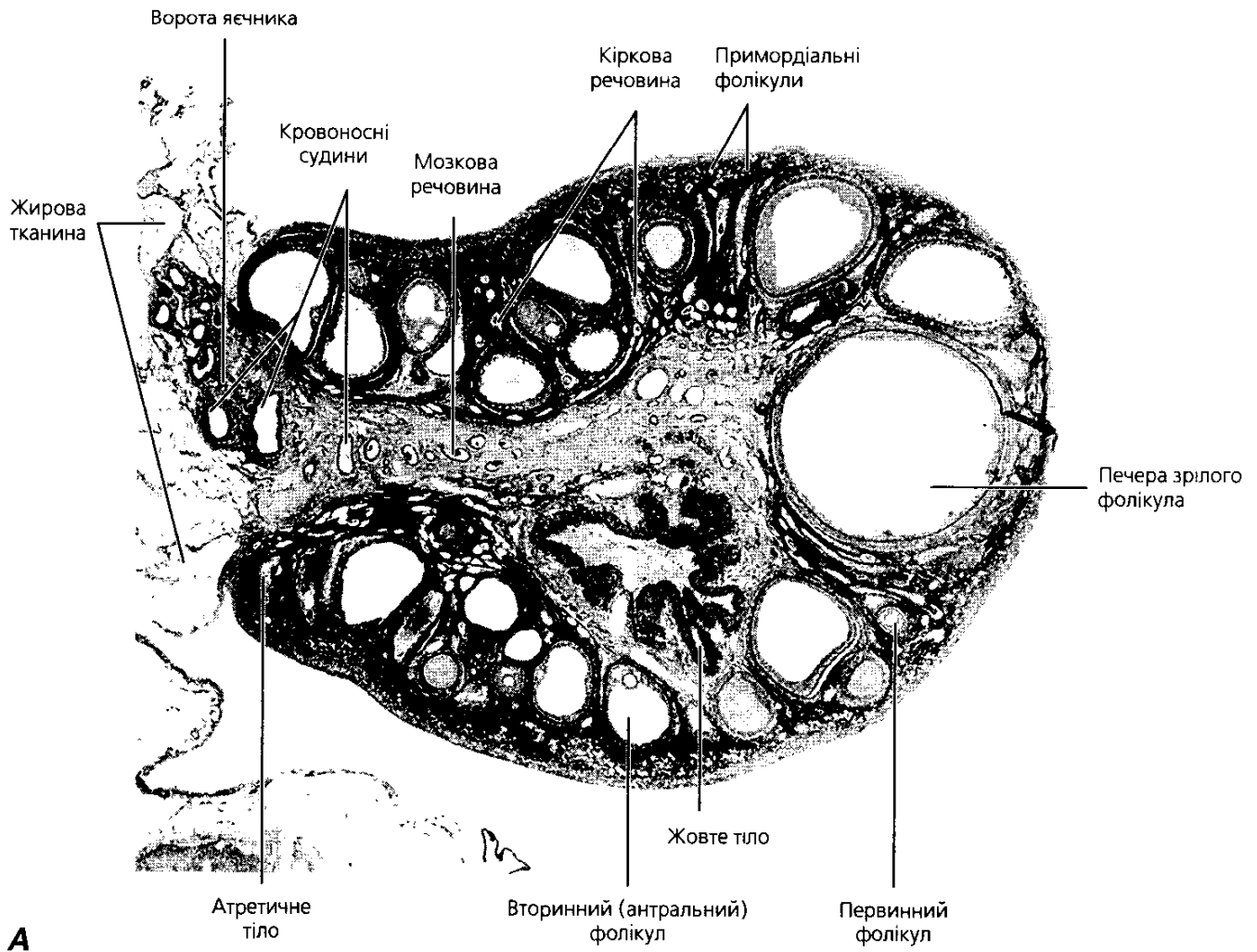
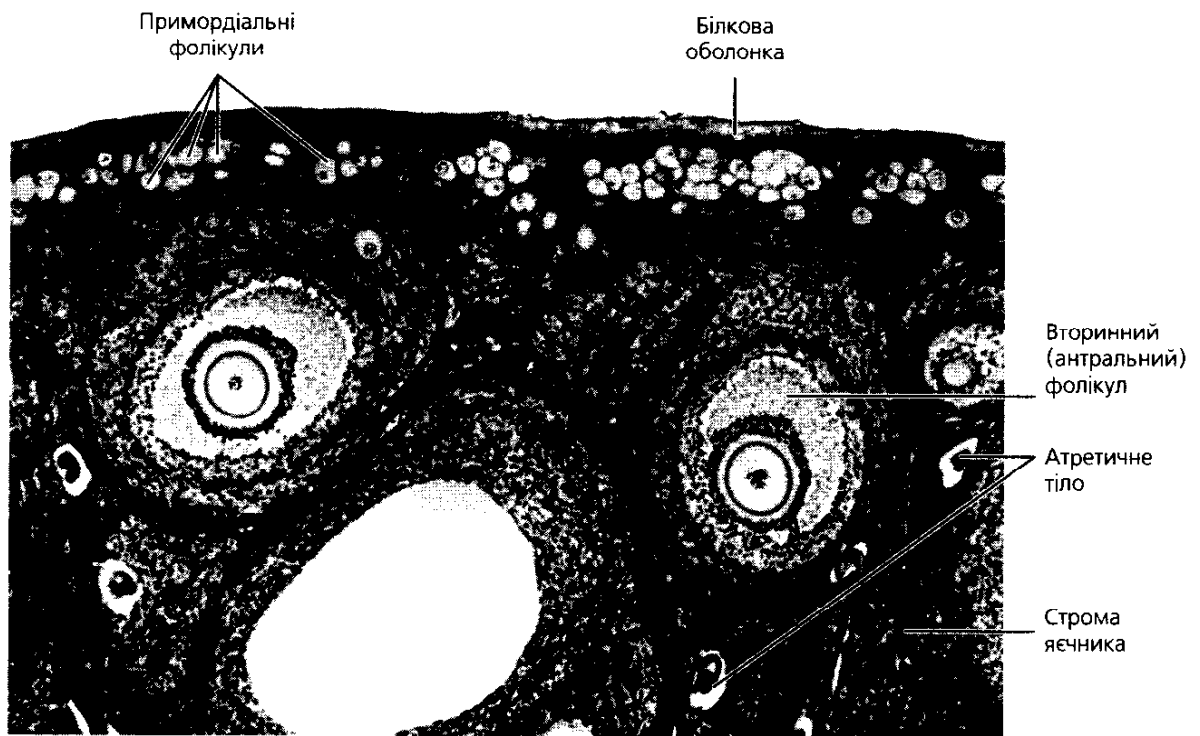


Рис.4.105. Яєчник: **A** – схематичне відтворення; **Б, В** – деталі мікроструктури фолікулів різного ступеня зрілості



A



B

Рис. 4.106. Світлова мікроскопія яєчника: **A** – тотальний препарат, $\times 7$; **B** – кіркова речовина, $\times 90$

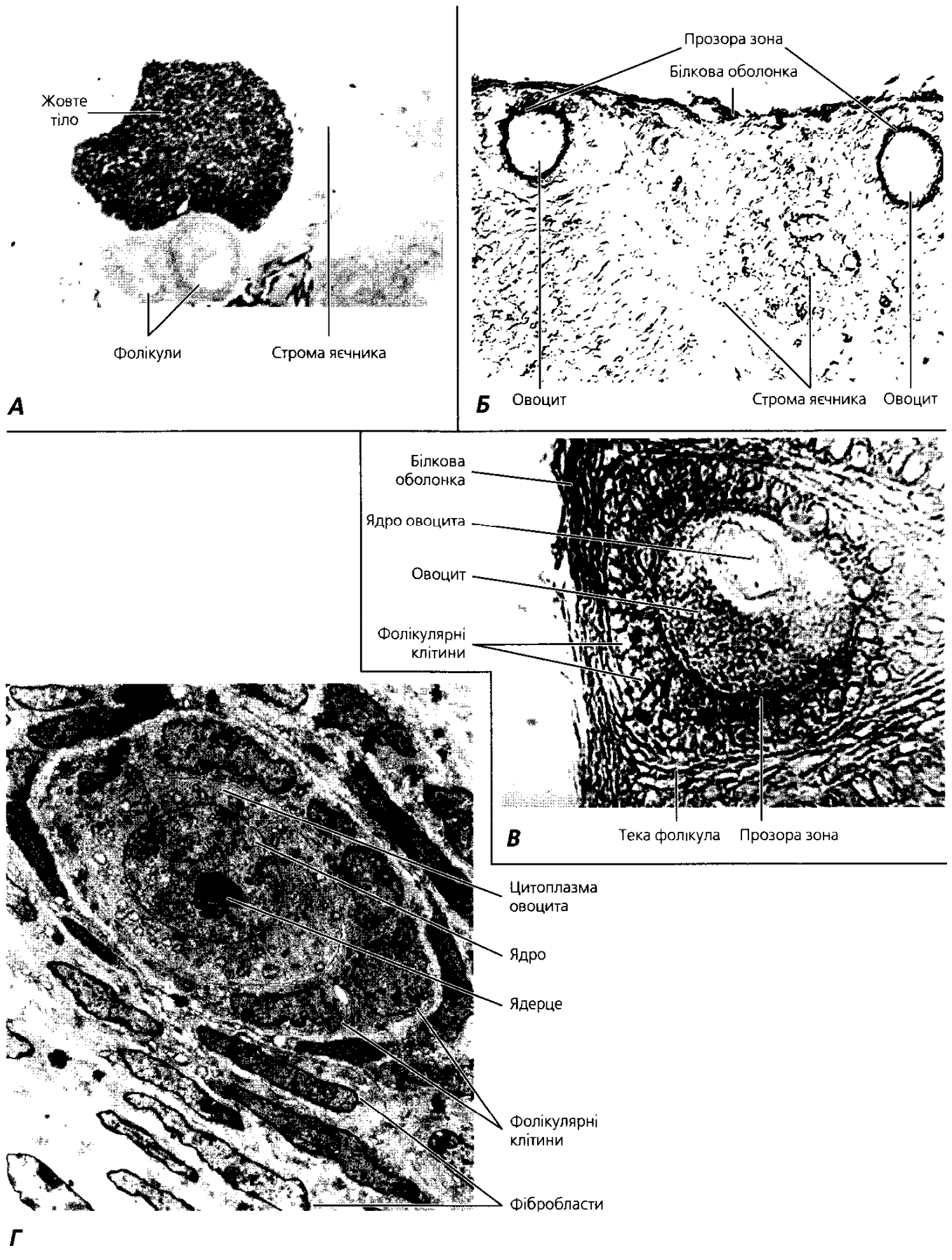


Рис.4.107. Деталі мікроморфології яєчника: **А** – жовте тіло, селективна гістохімічна реакція з лектином арахісу, $\times 60$; **Б** – демонстрація прозорої зони первинних фолікулів реакцією з лектином зародків пшениці, $\times 100$; **Б** – первинний фолікул, ранні стадії біогенезу прозорої зони, виявлені реакцією з конканаваліном А, $\times 500$; **Г** – трансмісійна електронна мікроскопія первинного фолікула, $\times 4000$

Третинний, антральний, або зрілий (Граафів), фолікул – це фолікул із повністю сформованою великою порожниною, яка займає більшу частину його об'єму. Процес перетворення примордіальних фолікулів у первинні, вторинні й зрілі називають процесом росту фолікулів. Ріст відбувається під дією гонадотропних гормонів гіпофіза – фолітропіну та невеликої кількості лютропіну, але початкові стадії росту фолікулів не залежать від гонадотропнів. Роснуть одночасно кілька фолікулів, але в нормі у яєчнику приматів та людини багато великих фолікулів із порожниною гинуть ще до овуляції. З двадцяти великих фолікулів з порожниною лише два розвиваються у зрілі фолікули (Граафові пухирці) і один з них, досягнувши діаметра 1 см, звичайно дегенерує, а один здійснює овуляцію. Ріст фолікула супроводжується ростом овоцита. У всіх ссавців овоцит досягає максимального розміру (130–140 мкм) у фолікулах, стінка яких складається з багатьох шарів фолікулярних клітин, але порожнина фолікула ще не сформована. Є дані, що овоцити продукують специфічні речовини, які стимулюють проліферацію фолікулярних клітин і ріст фолікула. У людини число фолікулярних клітин у первинних фолікулах становить близько 50, а перед овуляцією – біля 50 мільйонів.

У процесі росту овоцит поступово вкривається захисними оболонками – **прозорою зоною** та **променистою короною**. Фолікулярний епітелій формує **зернистий шар (гранульозу)** фолікула, всередині утворюється порожнина – **антрум (фолікулярна печера)**. На внутрішній стінці фолікула зернистий шар утворює виступ – **яйценосний горбок (кумулюс)**, у якому міститься овоцит, оточений багатьма шарами фолікулярних клітин. Зі сполучної тканини навколо формується **тека** фолікула, яка складається з базальної мембрани, внутрішнього та зовнішнього шарів. **Внутрішня тека** містить судини, колагенові волокна, велику кількість нервових волокон і клітини **текоцити**. **Зовнішня тека** побудована із щільної сполучної тканини. Період росту завершується утворенням зрілого фолікула яєчника, який має вищеописану будову. Він пересувається до поверхні яєчника, стінка його стоншується і внаслідок підвищення тиску фолікулярної рідини лопається – відбувається **овуляція**.

Овуляція – це процес розриву стінки зрілого фолікула та поверхні яєчника з виходом овоцита. Перед овуляцією овоцит разом з клітинами променистого вінця відокремлюється від кумулюса і вільно плаває у порожнині фолікула. У ділянці яєчника, де фолікул випинає його поверхню, тека, білкова оболонка і покривний епітелій різко витоншуються і розпушуються під дією ферментів, продуктованих клітинами фолікула і лейкоцитами, що сюди мігрують. Ця обмежена ділянка має назву **стигма**. За 30 хвилин до овуляції кровообіг в ділянці стигми припиняється, що призводить до місцевого некрозу тканин. Стигма виступає над поверхнею яєчника у вигляді світлого випинання. Після її розриву овоцит, оточений клітинами кумулюса і хмаркою в'язкої фолікулярної рідини, потрапляє у просвіт яйцевода. Звичайно овоцит одразу ж потрапляє у маткову трубу, тому що торочки (фімбрії) її ампульної частини охоплюють яєчник під час овуляції. Овоцит у цей час перебуває у метафазі другого поділу дозрівання. Овуля-

ція відбувається під дією лютропіну гіпофіза. Зернистий шар ростучих фолікулів продукує гормони естрогени (естрадіол, естрон і естріол). Текоцити продукують невелику кількість естрогенів і тестостерон (андроген). У фолікулярних клітинах тестостерон за допомогою ферменту **ароматази** (естрогенсинтетази) перетворюється в естрадіол (естроген). Синтез ароматази в яєчнику індукується фолітропіном. Естрогени зумовлюють прояви жіночих статевих ознак (розширення тазу, ріст молочних залоз, матки і маткових труб, оволосіння за жіночим типом, початок менструацій), а також зміни у статевих шляхах першої половини менструального циклу (фази регенерації та проліферації).

Після овуляції із залишків зрілого фолікула (гранульози і теки) утворюється тимчасова додаткова ендокринна залоза — **жовте тіло (*corpus luteum*)**. У своєму розвитку жовте тіло проходить кілька стадій. Спочатку, під час розриву зрілого фолікула, відбувається крововилив з ушкоджених судин теки і кров нагромаджується у центрі майбутнього жовтого тіла. Кров'яний згусток швидко організується, і на його місці виникає сполучнотканинний рубець. Клітини зернистого шару фолікула починають розмножуватися і проростають густою сіткою кровоносних капілярів. Ця стадія розвитку жовтого тіла має назву проліферації та васкуляризації. Далі клітини зернистого шару накопичують жовтий пігмент лютеїн і перетворюються у залозисті клітини жовтого тіла — **зернисті лютеоцити**. Іншим джерелом виникнення лютеоцитів є клітини внутрішньої теки — з них утворюються **тека-лютеоцити**. Ця друга стадія розвитку жовтого тіла називається стадією залозистого метаморфозу. Під час третьої стадії — розквіту — клітини жовтого тіла починають продукувати гормон **прогестерон**. Під впливом прогестерону відбувається фаза секреції менструального циклу, цей гормон готує матку до імплантації і є необхідним для нормального перебігу перших трьох-чотирьох місяців вагітності.

Стадія розквіту жовтого тіла, якщо не настає вагітність, продовжується 12–14 днів; таке жовте тіло досягає розмірів 1,5–2 см і називається **циклічним, або менструальним, жовтим тілом**. У тому випадку, коли жінка вагітніє, стадія розквіту жовтого тіла продовжується 11–12 тижнів, жовте тіло досягає 5 см у діаметрі й має назву **жовтого тіла вагітності**. Остання стадія під час утворення жовтого тіла має назву стадії зворотного розвитку. У цій стадії клітини жовтого тіла гинуть, а сполучна тканина центрального рубця розростається. Так виникає білувате тіло, яке зберігається в яєчнику протягом п'яти років, а потім розсмоктується, перетворюючись на сполучнотканинний рубець.

Атретичні фолікули й атретичні тіла виникають унаслідок того, що не всі фолікули, які почали ріст, досягають стадії зрілого фолікула. Частина з них редукується, проходить зворотний розвиток — **атрезію**. Під час атрезії спочатку гине овоцит, а його прозора зона — зморщена, потовщена, гіалінізована — довгий час лишається у центрі атретичного тіла. Цим останнє відрізняється від жовтого тіла, в центрі якого міститься сполучнотканинний рубець. У разі утворення атретичного тіла після загибелі овоцита починають розростатися клітини внутрішньої теки, які продукують естрогени. Отже, процес атрезії фо-

лікулів необхідний не лише для елімінації зайвих яйцеклітин, але й для забезпечення організму естрогенами. Процес атрезії фолікулів зумовлений білковим гормоном **гонадокриніном** (аналог інгібіну яєчок), який продукується водночас з естрогенами зернистим шаром ростучих та зрілих фолікулів. У яєчнику продукується ще один білковий гормон – **релаксин**, який під час пологів сприяє розм'якшенню лобкового зчленування, а також розкриттю каналу шийки матки. Крім того, великі фолікули продукують гормон **інгібін**, який гальмує продукцію фолітропіну і **простагландини**.

Хілусні клітини, які локалізовані в ділянці воріт яєчника в мозковій речовині і подібні до клітин Лейдіга в яєчку, продукують андрогени. Їхня гіперплазія може зумовити маскулінізацію.

Характеристика овогенезу. Овогенез – процес розвитку жіночих статевих клітин – включає три періоди: розмноження, росту і дозрівання (рис. 4.108).

Період розмноження триває в яєчнику плода з другого по п'ятий місяць ембріогенезу і полягає у розмноженні мітотичним шляхом клітин **овогоній**. Овогонії утворюються з первинних статевих клітин **гоноцитів**, які мають екстрагонадне походження, мігрують у зачаток гонади, взаємодіють з клітинами фолікулярного епітелію і перетворюються в овогонії. Овогонії, на відміну від гоноцитів, мають високу мітотичну активність. У результаті розмноження кількість овогонів в одному яєчнику досягає 1–5 мільйонів. Паралельно з розмноженням відбувається масова загибель овогоній шляхом апоптозу, тому їхня кількість до народження значно зменшується. Після останнього мітотичного поділу овогонії перетворюються у **прелептотенні овоцити** і вступають до наступної фази овогенезу – періоду росту.

Період росту в овогенезі людини починається з третього місяця ембріонального розвитку і полягає в утворенні первинних овоцитів (овоцитів I), у ядрі яких відбувається складна перебудова, що є підготовкою до зменшення кількості хромосом. У цей час збільшуються розміри самого овоцита, він оточується фолікулярними клітинами, утворюються фолікули. Цей процес має назву **малого росту**. Овоцити I порядку вступають у профазу мейозу і так само, як це відбувається у сперматоцитах I порядку (див. розділ “Чоловіча статевая система”), проходять стадії лептотени, зиготени (другий–сьомий місяці ембріогенезу), пахітени і диплотени (шостий–дев'ятий місяці). Але, на відміну від чоловічого мейозу, в овогенезі за профазою не настає метафаза, а мейоз блокується, і овоцити надовго переходять у **диктіотену** – своєрідну фазу, властиву лише овогенезу.

Зупинку овоцита I порядку в диплотені профазу I-го мейотичного поділу забезпечує так званий інгібітор дозрівання овоцитів – OMI (англ. *oocyte maturation inhibitor*). У диктіотені хромосоми овоцита I порядку деспіралізуються і стають невидимими до закінчення періоду росту. У людини та інших ссавців овоцити переходять у диктіотену ще у внутрішньоутробний період або відразу після народження і перебувають у цьому стані десятки років (від 10–13 до 45–50 років). У людини різні генерації овоцитів проходять профазу

зу на різних ста-діях пренатального онтогенезу. Так, на третьому місяці ембріонального розвитку близько 1% овоцитів досягає стадії диктіотени, до четвертого місяця їхня кількість складає вже 20%, а до восьмого місяця – 90%.

З настанням статевої зрілості овоцити вступають у процес подальшого росту (так званий **великий ріст**). При цьому збільшуються розміри овоцита,

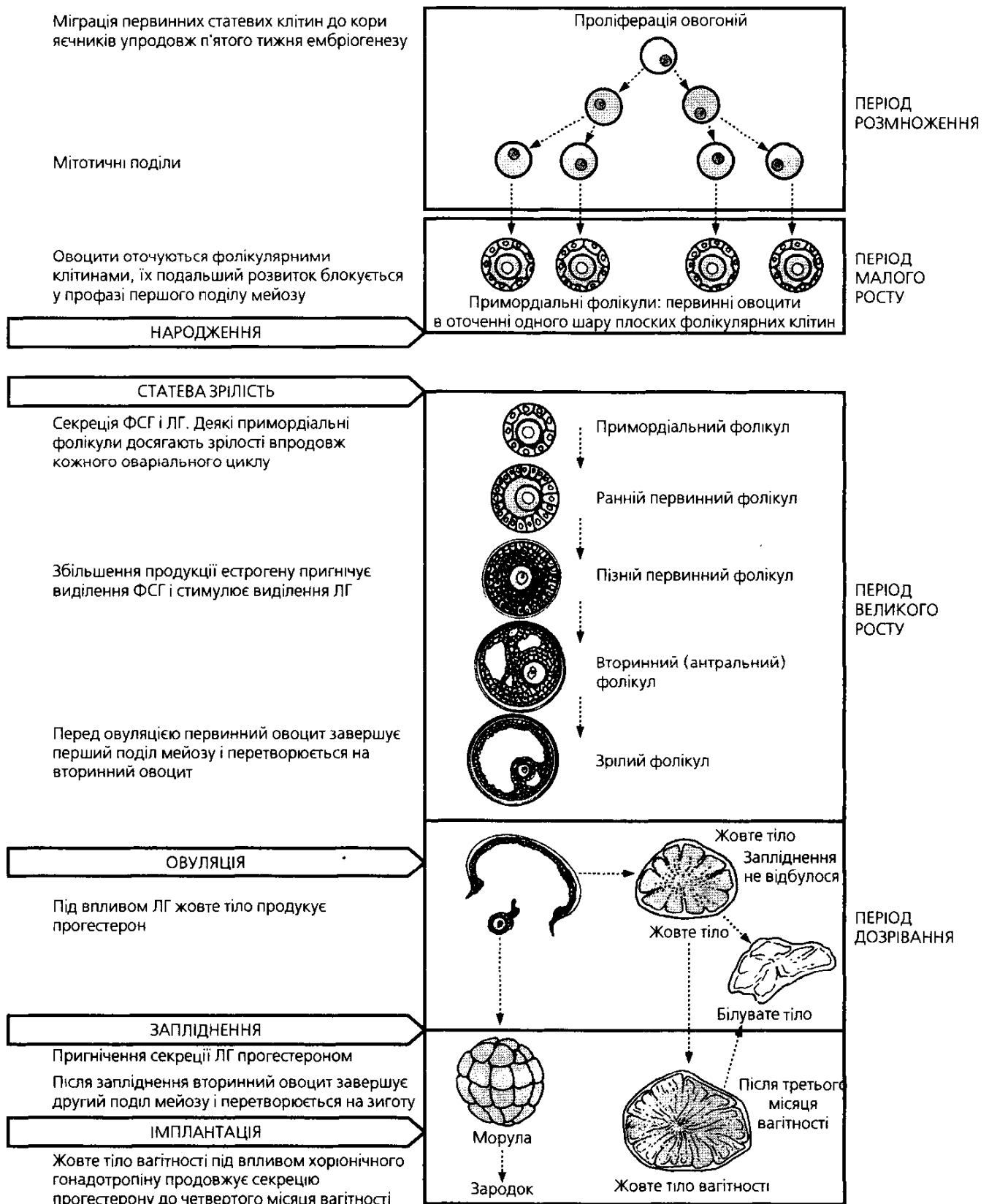


Рис. 4.108. Узагальнення процесів фолікулогенезу: ФСГ – фолікулостимулюючий гормон; ЛГ – лютеїнізуючий гормон; ХГ – хоріонічний гонадотропін

у його цитоплазмі нагромаджується жовток, овоцит оточується прозорою зоною та променистим вінцем. **Прозора зона** має властивості оксифілії, її добре видно під світловим мікроскопом. Вона утворена складним комплексом глікопротеїнів та протеогліканів. Мікроворсинки фолікулярних клітин пронизують прозору зону та утворюють щільні контакти з плазмолемою овоцита. Назвні від прозорої зони розташовані фолікулярні клітини **промєнистої корони**, які без різкої межі переходять у клітини **яйценосного горбка** (рис. 4.105, В).

Період дозрівання овогенезу починається у зрілих фолікулах безпосередньо перед овуляцією, коли овоцити поновлюють мейоз, починаючи з метафази першого поділу дозрівання. Розблокування мейозу відбувається під дією лютропіну (ЛГ). Після першого поділу утворюються дві клітини: одна велика – вторинний овоцит (овоцит II порядку), у якій лишається майже вся цитоплазма, і друга маленька – **перше полярне тільце (полоцит I)**. Кожна з цих клітин отримує по **23 діади** з хромосомного набору первинного овоцита. Другий поділ дозрівання починається відразу за першим, але він блокується на стадії метафази, завершується лише після penetрації сперматозоїда через плазмолему вторинного овоцита. У результаті другого поділу мейозу знов утворюється маленька клітина – **друге полярне тільце (полоцит II)** і велика – **зріла яйцеклітина**; обидві клітини отримують по **23 монади**. Полярні, або редукційні, тільця містять близько 1% цитоплазми яйцеклітини. На стадії метафази другого поділу дозрівання овоцит вивільняється з яєчника внаслідок овуляції і дозрівання завершується у маткових трубах, після запліднення.

Маткова (Фаллопієва) труба (*tuba uterina, salpinx*) (рис. 4.104, 4.109, 4.110) – парний трубчастий орган, який починається від дна матки, проходить у складі широкої зв'язки до бічної поверхні малого тазу і закінчується біля яєчників. Довжина маткової труби 10–12 см, діаметр просвіту в ампульній частині 6–10 мм, на рівні перешийку – 3 мм, у матковій частині – 0,5–1 мм. Стінка маткової труби утворена трьома оболонками: слизовою, м'язовою та серозною. Слизова оболонка складається з епітеліальної та власної пластинок. Епітелій слизової оболонки – одношаровий призматичний, містить в'їчасті та секреторні клітини. Власна пластинка побудована з пухкої сполучної тканини. Слизова оболонка маткової труби утворює численні високі складки, які в ампульній частині мають назву **торочок**, або **фімбрії**.

М'язова оболонка складається із двох шарів гладких міоцитів – внутрішнього циркулярного і зовнішнього поздовжнього. У матковому відділі труби внутрішній шар стає поздовжнім, а зовнішній – циркулярним. Серозна оболонка складається із власної пластинки, побудованої з пухкої сполучної тканини, і мезотелію, що вкриває її, як і всі інші серозні оболонки.

Функції маткових труб полягають у транспорті статевих клітин до місця запліднення і зародка в матку, забезпеченні умов для капацитації сперматозоїдів, створенні середовища, сприятливого для запліднення. У матковій трубці перебігають перших 4–5 днів життя зародка. Транспорт зародка у матку

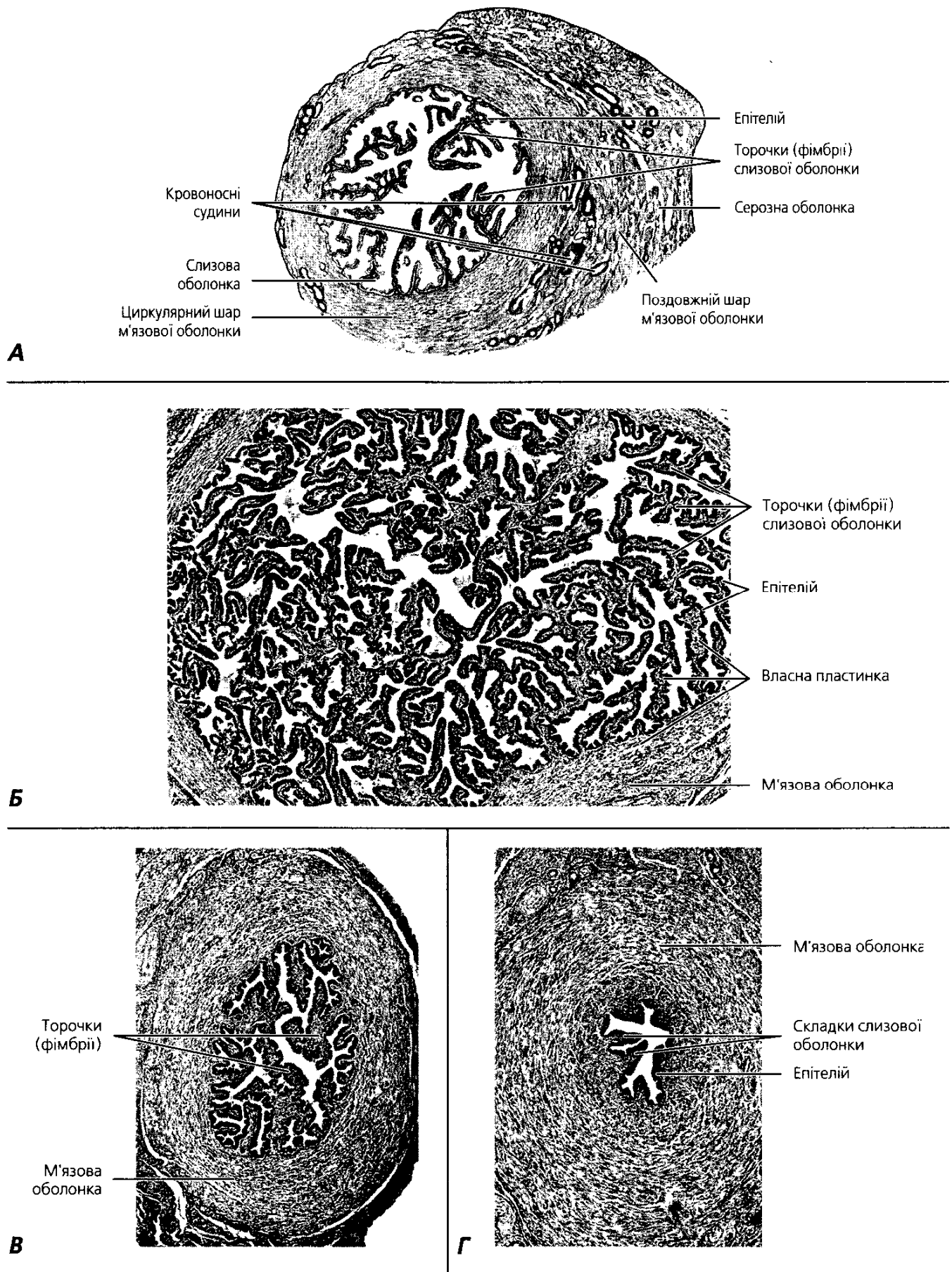


Рис. 4.109. Маткова (Фаллопієва) труба: **А** – напівсхематичне відтворення поперечного зрізу ампулярної частини, $\times 12$; **Б** – світлова мікроскопія ампулярної частини маткової труби 23-річної жінки, $\times 30$; **В** – ділянка перешийку, $\times 30$; **Г** – маткова частина труби, $\times 30$

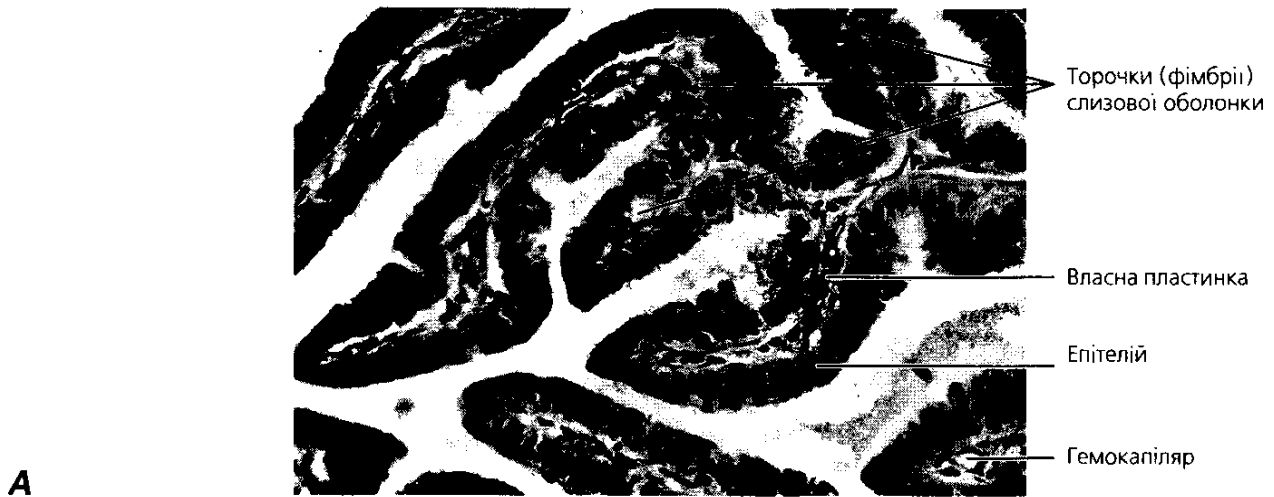
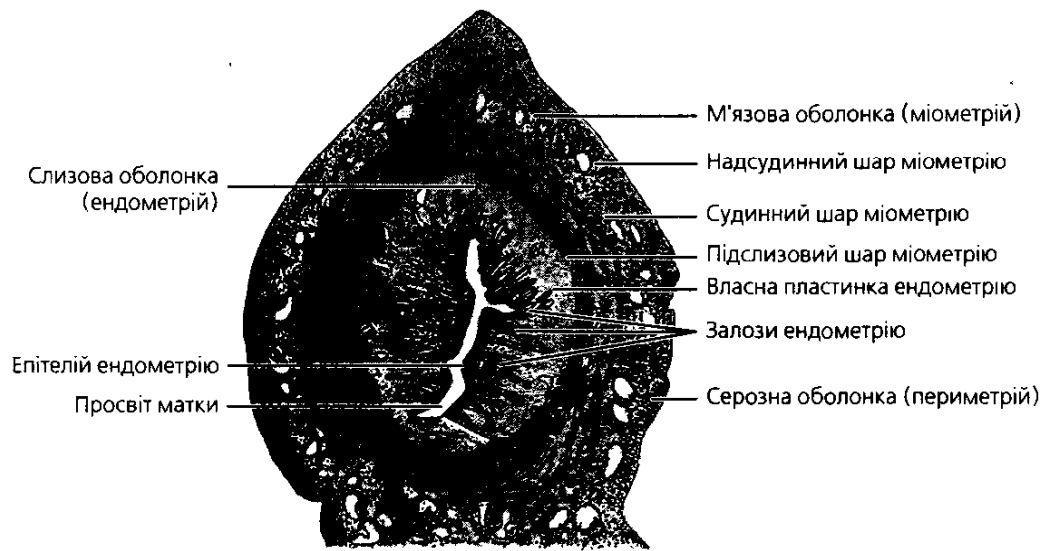
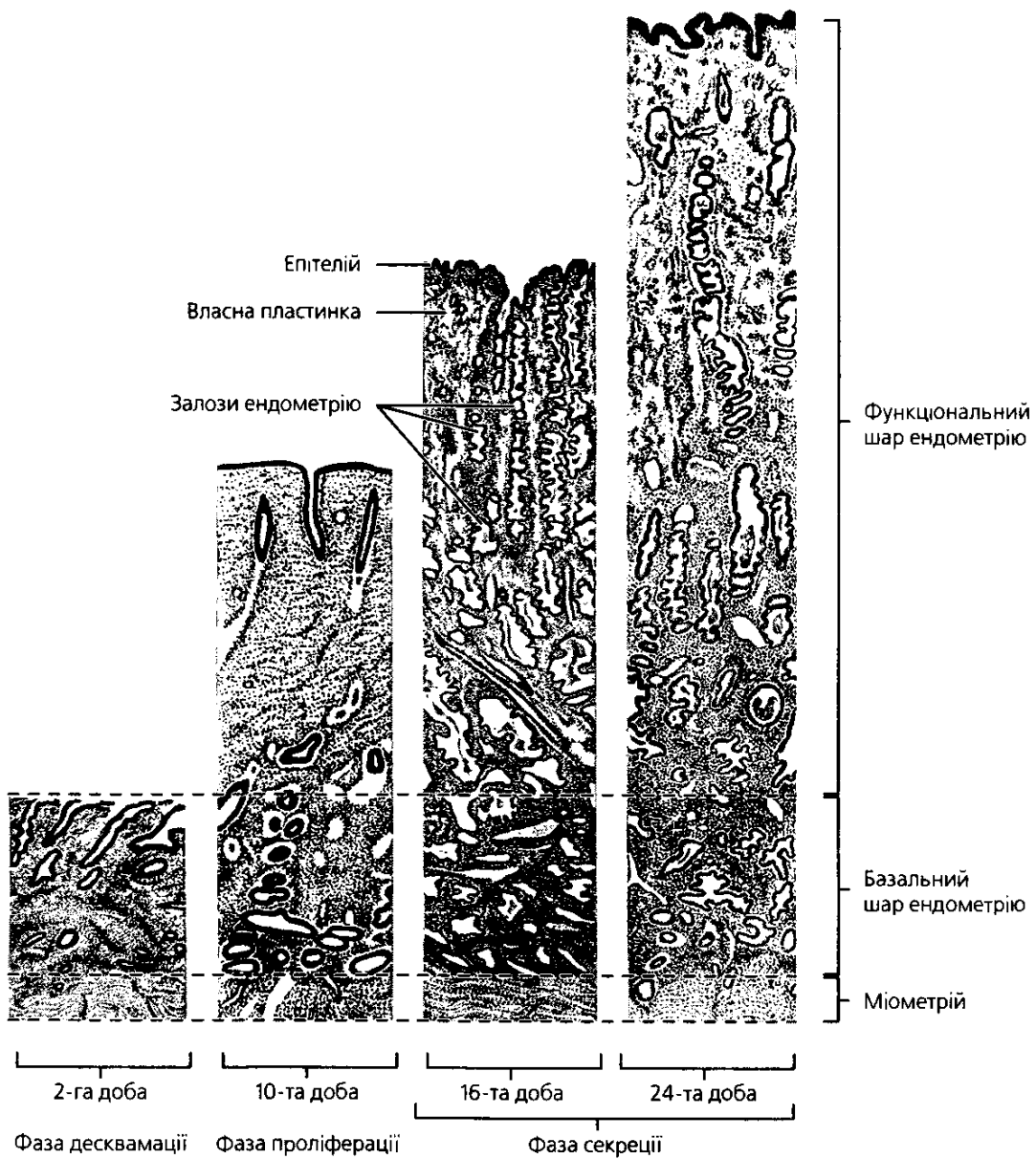


Рис. 4.110. Маткова труба; **A** – торочки (фімбрії) слизової оболонки, $\times 280$; **Б** – епітеліальне вистелення слизової оболонки, $\times 1\,200$; **В** – сканована електронна мікроскопія поверхні епітеліального вистелення маткової труби, $\times 7000$



A



Б

Рис. 4.111. Матка: **A** – напівсхематичне відтворення, $\times 20$; **Б** – динаміка морфологічних змін ендометрію упродовж менструального циклу, $\times 30$

відбувається завдяки перистальтиці м'язової оболонки, а також рухові війок епітеліоцитів.

Матка (uterus) (рис. 4.104, 4.111, 4.113, А) – орган сплющеної грушоподібної форми, функція якого полягає у виношуванні плода. Розміщена матка в геометричному центрі малого тазу, між сечовим міхуром і прямою кишкою. У невагітному стані маса матки становить 70–100 г, розміри – 8x5x4 см. Стінка органа складається з трьох оболонок: ендометрію (слизової оболонки), міометрію (м'язової оболонки) та периметрію (серозної оболонки).

Ендометрій у віці до 10 років має товщину близько 0,15 мм, у статевозрілої жінки – до 2–3 мм. Ендометрій не утворює складок, просвіт матки має вигляд щілини. Складається ендометрій з двох пластинок – епітеліальної та власної. Епітелій ендометрію одношаровий високий призматичний (висота клітин 20–30 мкм); складається з війчастих і секреторних клітин. Епітеліальна пластинка утворює трубкоподібні вростання у власну пластинку, формуючи **маткові залози**. Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою сполучною тканиною.

Міометрій у дівчинки містить мало м'язових клітин. У статевозрілої жінки він добре розвинений, утворений гладкими міоцитами, що мають численні відростки. Гладкі міоцити міометрію утворюють три шари: підслизовий з косо-поздовжнім напрямком міоцитів; судинний – з переважним циркулярним напрямком м'язових клітин; надсудинний – з косо-поздовжньою орієнтацією міоцитів. Периметрій утворений пухкою сполучною тканиною, яку вкриває мезотелій.

Слизова оболонка шийки матки має низку особливостей. Подібно до піхви її поверхня вкрита багатшаровим плоским епітелієм. Канал шийки вистелений призматичним епітелієм, який продукує слиз. Слизова оболонка цервікального (шийкового) каналу утворює складки і два поздовжніх гребені. Крім того, тут є численні розгалужені залози, які теж продукують слиз. М'язова оболонка шийки матки утворена добре розвиненим циркулярним шаром гладких м'язових клітин, який формує так званий сфінктер матки.

Піхва (vagina) (рис. 4.104, 4.113, Б, В) – це м'язово-фіброзна трубка довжиною 7–9 см, діаметром 2–3 см, що локалізується у малому тазі між сечівником і прямою кишкою. У стінці піхви розрізняють три оболонки: слизову, м'язову та адвентиційну. Слизова оболонка має дві пластинки – епітеліальну і власну. Епітелій піхви багатшаровий плоский незроговілий, у якому розрізняють базальний, проміжний і поверхневий шари. Останній називають ще функціональним шаром, оскільки він піддається ритмічним змінам протягом менструального циклу. Клітини поверхневих шарів епітелію містять зерна кератогіаліну, багаті на глікоген. Розпад останнього під впливом мікробів призводить до утворення молочної кислоти, тому піхвовий слиз має кислу реакцію, що запобігає розвитку інфекції. Залоз у стінці піхви немає. Власна пластинка слизової оболонки формує сосочки, які врастають в епітелій, інфільтрована лімфоцитами. Еластичні волокна власної пластинки утворюють поверхневу та глибокі сітки.

М'язова оболонка піхви утворена поздовжніми пучками гладких міоцитів, між якими є невелика кількість циркулярно розташованих м'язових елементів. Адвентиційна оболонка побудована з пухкої сполучної тканини, яка сполучає піхву з сусідніми органами.

Зовнішні жіночі статеві органи включають присінок піхви, малі та великі соромітні губи, клітор. **Присінок піхви** вистелений багатошаровим плоским епітелієм. Сюди впадають дві великі присінкові залози (Бартолінові залози), які є альвеолярно-трубчастими за формою і продукують слиз.

Малі соромітні губи – це складки слизової оболонки, вкриті багатошаровим плоским зроговілим пігментованим епітелієм. Основу їх складає пухка сполучна тканина, багата на еластичні волокна та кровоносні судини, у якій містяться численні сальні залози. **Великі соромітні губи** – складки шкіри зі значним вмістом жирової тканини, сальних та потових залоз. Зовнішня поверхня великих соромітних губ укрита волоссям.

Клітор за розвитком та будовою відповідає дорсальній частині прутня. Він складається з двох печеристих тіл та головки, яка вкрита багатошаровим плоским зроговілим епітелієм.

Грудні залози (*mammae*) за своїм походженням є видозміненими потовими залозами. Регуляція функції грудних залоз в основному здійснюється двома гормонами – пролактином (гормон аденогіпофіза), який стимулює біосинтез компонентів молока лактоцитами, та окситоцином (гормон паравентрикулярних ядер гіпоталамуса), який сприяє молоковіддачі. У свою чергу, секреція пролактину активується гіпоталамічним пролактолібериним і пригнічується пролактостатином. Детальну характеристику будови молочних залоз подано в розділі «Шкіра та її похідні».

Оваріально-менструальний цикл. Циклічні зміни, що відбуваються у внутрішньому (функціональному) шарі ендометрію і проявом яких є щомісячні маткові кровотечі – **менструації**, отримали назву менструального циклу (рис. 4.106, 4.107). **Менструальний цикл** охоплює не лише функціональний шар ендометрію, але й увесь організм жінки і залежить від циклічних змін у яєчнику, виділення ним естрогенів та прогестерону (**оваріальний цикл**). У зв'язку з цим щомісячні циклічні зміни в організмі жінки отримали назву **оваріально-менструального циклу**. У тварин аналогом менструальних циклів є так звані статеві цикли.

Тривалість менструального циклу вираховується від першого дня попередньої менструації до першого дня наступної. У більшості жінок тривалість циклу становить 28 днів. У ньому розрізняють кілька фаз.

У **фазі десквамації** або **менструації** (перша–четверта доба циклу), відбувається відторгнення функціонального шару ендометрію. Глибока частина ендометрію, що лишається після десквамації, має назву базального шару. Кровоносні судини ендометрію мають своєрідну будову: серед них розрізняють спіральні й прямі артерії. Перші кровопостачають функціональний шар ендометрію, другі – базальний. Перед початком менструації у ре-

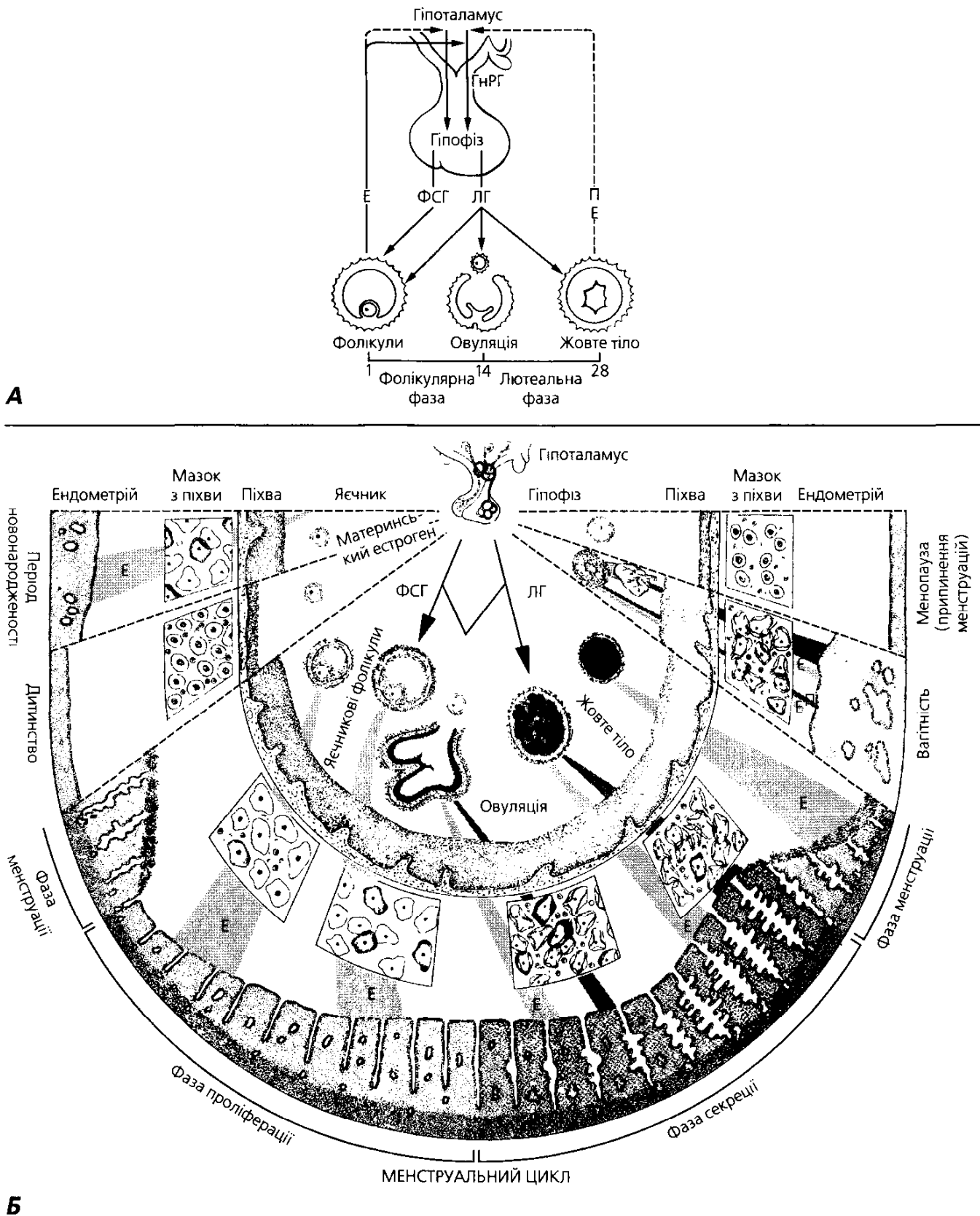
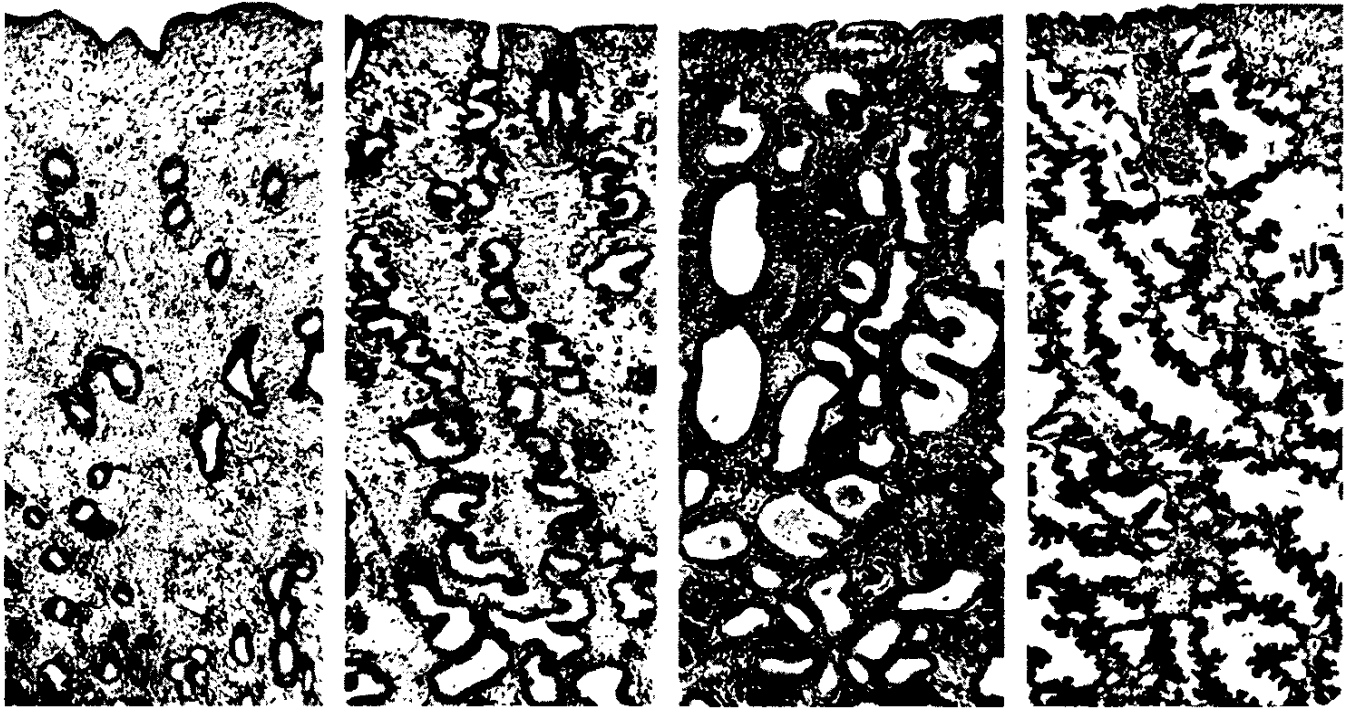


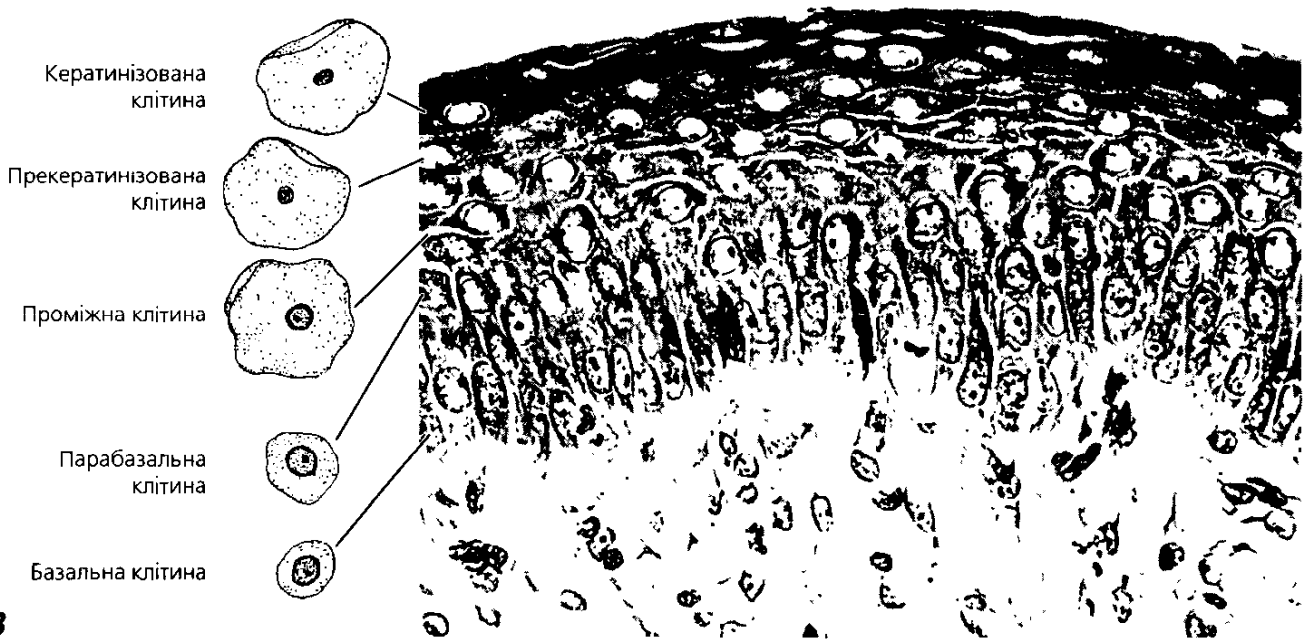
Рис. 4.112. Гормональна регуляція жіночої статеві системи: **А** – схема взаємодії гіпоталамуса, гіпофіза та яєчників: суцільними стрілками показано стимулювання, розірваними стрілками – зворотний від’ємний зв’язок; **Б** – оваріально-менструальний цикл та функціональні зміни жіночих статевих органів під впливом гормонів гіпоталамуса і гіпофіза: ГнРГ – гонадотролін-релізінг гормон; ЛГ – лютеїнізуючий гормон; ФСГ – фолікулостимулюючий гормон; Е – естроген; П – прогестерон



A Фаза проліферації, 9-й день циклу, вплив естрогену
 Фаза секреції, 15-й день циклу, вплив естрогену і прогестерону
 Фаза секреції, 19-й день циклу, вплив естрогену і прогестерону
 Гіперплазія ендометрію, 12-й день вагітності, вплив прогестерону та естрогену



B



B

Рис. 4.113. Гормональний вплив на морфологію ендометрію та слизової оболонки піхви: **A** – світлова мікроскопія ендометрію у різних фазах менструального циклу та під час вагітності; **B** – слизова оболонка піхви за відсутності впливу естрогену; **B** – слизова оболонка піхви, стимульована естрогеном

зультаті зниження рівня прогестерону та відсутності впливу естрогенів спіральні артерії спазмуються, зменшується приплив крові у поверхневий шар ендометрію (настає його ішемія) і спостерігаються некротичні зміни. Некротизована частина ендометрію відторгається, судини кровоточать до кінця четвертої доби. Втрата крові під час менструації становить 50–200 мл. Менструальна кров не згортається, у ній багато лімфоцитів.

Фаза проліферації (фолікулярна, постменструальна) охоплює п'ять–чотирнадцять добу циклу. Вона починається з ростом фолікулів і продукцією ними естрогенів. Останні забезпечують процес регенерації функціонального шару ендометрію. За рахунок епітелію дна маткових залоз, які зберігаються після відторгнення функціонального шару, відбувається оновлення епітеліального покриву слизової оболонки. Товщина ендометрію у цій фазі збільшується у два-три рази і досягає 2–3 мм. Клітини епітелію унаслідок посиленої проліферації часто нашаровуються одна на одну. Секреторні клітини продукують невелику кількість водянистого слизу, серед них розсіяні невеликі групи в'їчастих клітин. Маткові залози вузькі й прямі. У стромі міститься невелика кількість основної міжклітинної речовини, рідко трапляються лейкоцити. Ця фаза, як і попередня, забезпечується дією естрогенів. У кінці цієї фази в яєчнику відбувається овуляція.

Фаза секреції (лютеїнова, пременструальна) охоплює 15–28 добу циклу. Ендометрій потовщується у два рази порівняно з попередньою фазою, але не за рахунок розмноження клітин, як у постменструальній фазі, а в результаті набряку, нагромадження секрету в залозах і збільшення об'єму клітин стромі. Маткові залози стають звивистими, продовжують виділяти велику кількість секрету, у їхніх клітинах з'являється значна кількість глікогену. У функціональному шарі ендометрію у фазі секреції можна розрізнити дві зони: поверхневу компактну і глибоку губчасту (розширені залози надають цій зоні губчастого вигляду). Утворення поверхневої і глибокої зон відбиває процес підготовки ендометрію до сприйняття зародка, тобто до імплантації. Фаза секреції зумовлена дією прогестерону. Останній продукується жовтим тілом, що утворюється на місці постовуляторного фолікула під дією лютропіну гіпофіза. Продукцію прогестерону стимулює також пролактин. Прогестерон сприяє стабілізації набряклого ендометрію, не дає йому відшаровуватися. Якщо вагітність не настає і жовте тіло гине, зниження рівня прогестерону призводить до відторгнення функціонального шару ендометрію і початку менструальної фази. За відсутності впливу прогестерону розблоковується процес росту фолікулів яєчника, які починають продукувати естрогени. Останні стимулюють регенерацію і проліферацію функціонального шару ендометрію, тобто цикл повторюється.

Циклічність функціонування жіночої статевіа системи зумовлена особливостями секреції лютеїнізуючого гормону (лютропіну) гіпофізом. У чоловічому організмі як фолікулостимулюючий (фолітропін), так і лютеїнізуючий гормони продукуються одночасно і рівномірно, а в жінок виділення лютропіну відбувається періодично, коли гіпофіз викидає у кров підвищену його кількість, достатню для овуляції і розвитку жовтого тіла (так звана овуляторна квота

лютропіну). Гіпоталамічна регуляція цієї функції аденогіпофіза здійснюється двома центрами. Один з них (нижчий) локалізований у туберальних ядрах медіобазального гіпоталамуса. Він активує передню частку гіпофіза до безперервної тоничної секреції обох гонадотропінів. У такому разі кількість продукovanого лютропіну забезпечує лише секрецію естрогенів яєчниками і тестостерону яєчками. Другий (вищий, або овуляторний) центр локалізований у преоптичній ділянці медіобазального гіпоталамуса. Він модулює діяльність нижчого центру, в результаті чого останній активує гіпофіз до викидання у кров великої кількості (овуляторної квоти) лютропіну.

За відсутності впливу андрогену вищий центр зберігає здатність періодично збуджувати діяльність нижчого центру, що і властиво жіночому організмові. У зародка чоловічої статі завдяки продукції чоловічого статевого гормону овуляторний центр маскулінізується. У кінці внутрішньоутробного періоду розвитку овуляторний центр гіпоталамуса втрачає здатність модифікуватися за чоловічим типом.

Розвиток жіночої статевої системи. Статева система осіб обох статей розвивається спочатку за єдиною схемою і в тісному контакті з розвитком видільної системи. Закладка гонад виникає у зародка на четвертому тижні розвитку в вигляді потовщення ціломічного епітелію на поверхні первинної нирки. Ці потовщення мають назву **статевих валиків**. Від **мезонефральної (Вольфової) протоки** відщеплюється розташована паралельно до неї **парамезонефральна (Мюллерова) протока**. З верхніх частин парамезонефральних проток утворюються яйцеводи, а з нижніх — матка і піхва. У процесі розвитку жіночої статевої системи мезонефральні протоки редукуються, перетворюючись в рудиментарні протоки придатків яєчників. Крім ціломічного епітелію і мезенхіми окремим джерелом розвитку статевих залоз є первинні статеві клітини — гоноцитобласти, які мають екстрагонадне походження і вперше виявляються у первинній смужці і в ділянці кореня алантоїса, потім мігрують в ендодерму жовткового мішка, ендодерму середньої кишки, в дорсальну брижу, звідки через ціломічне вистелення і зачатковий епітелій потрапляють у статеві валики, тобто в зачатки гонад. Гоноцити в зачатку жіночої гонади перетворюються на овогонії. Диференціація яєчників відбувається пізніше, ніж яєчок, і стає помітною лише наприкінці 7–8-го тижня ембріогенезу.

Терміни для запам'ятовування

1. Яєчники. 2. Маткові труби. 3. Матка. 4. Піхва. 5. Грудні залози. 6. Поверхневий епітелій. 7. Білкова оболонка. 8. Кіркова речовина яєчника. 9. Мозкова речовина яєчника. 10. Інтерстиційні клітини. 11. Примордіальний фолікул. 12. Первинний фолікул. 13. Вторинний (пухирчастий, антральний) фолікул. 14. Зрілий (третинний, Граафів) фолікул. 15. Жовте тіло. 16. Білувате тіло. 17. Атретичний фолікул. 18. Порожнина фолікула. 19. Зернистий шар фолікула (гранульоза). 20. Яйценосний горбок (кумулюс). 21. Прозора зона. 22. Промениста корона. 23. Внутрішня тека. 24. Зовнішня тека. 25. Текоцити. 26. Овуляція. 27. Естрогени. 28. Зернисті лютеоцити. 29. Тека-лютеоцити. 30. Циклічне (менструальне) жовте тіло. 31. Жовте тіло вагітності. 32. Прогестерон. 33. Атретія фолікулів. 34. Гонадотропін. 35. Релаксин. 36. Овогенез. 37. Гоноцити. 38. Овогонії. 39. Прелептотенні овоцити. 40. Диктіотена. 41. Первинний овоцит. 42. Вторинний овоцит. 43. Перше полярне тільце (полоцит I). 44. Зріла яйцеклітина. 45. Друге полярне тільце (полоцит II). 46. Ендоетрій. 47. Маткові залози. 48. Функціональний шар. 49. Базальний шар. 50. Міоетрій. 51. Периметрій. 52. Шийка матки. 53. Залози шийки матки. 54. Присінок піхви. 55. Залози присінка (Бартолінові). 56. Малі соромітні губи. 57. Великі соромітні губи. 58. Клітор. 59. Оваріально-менструальний цикл. 60. Фаза десквамації (менструальна). 61. Прямі та спіральні артерії. 62. Фаза проліферації (фолікулярна, постменструальна). 63. Овуляторна квота лютропіну. 64. Мезонефральна (Вольфова) протока. 65. Парамезонефральна (Мюллерова) протока.

4.9. НЕРВОВА СИСТЕМА

Нервова система (рис. 4.114) об'єднує низку органів і структур, які у сукупності забезпечують зв'язок організму із зовнішнім середовищем, регуляцію усіх життєвих процесів, координацію та інтеграцію діяльності систем органів. Завдяки нервовій системі організм функціонує як одне ціле. В основі будови нервової системи лежить нервова тканина, яка здатна сприймати подразнення із зовнішнього середовища, трансформувати їх у відчуття і формувати реакції-відповіді.

Нервова клітина – нейроцит, який генерує і проводить електричні імпульси, є ключовою ланкою у тому величезному розмаїтті процесів, що об'єднуються під загальною назвою нервової діяльності. Вчення про нейрон як основну морфологічну одиницю нервової системи обґрунтоване дослідження-

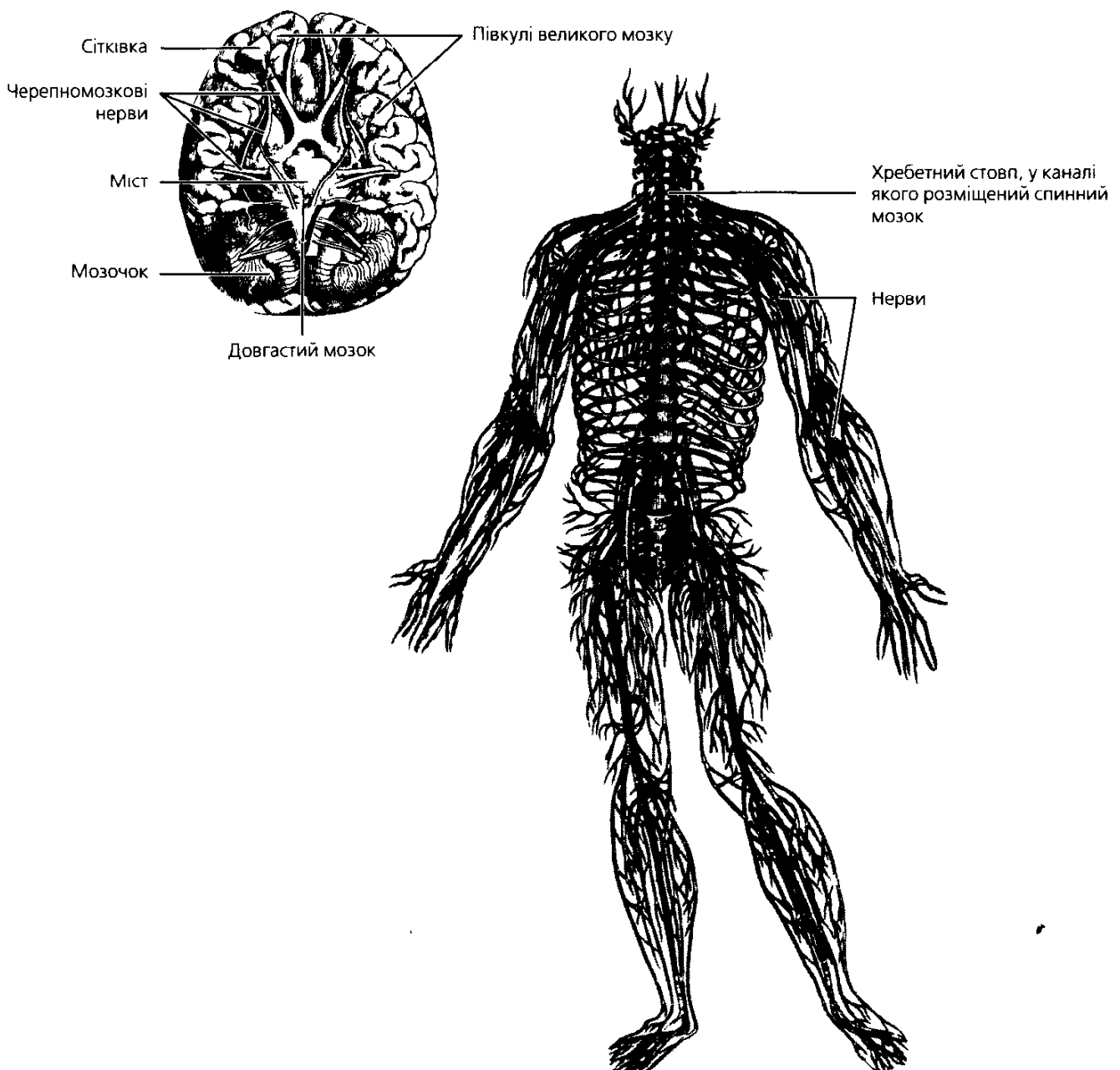


Рис. 4.114. Загальний план будови нервової системи

ми видатного іспанського нейрогістолога Сант'яго Рамон-і-Кахаля. Дещо раніше від робіт Кахаля італійський морфолог Камілло Гольджі сформулював теорію так званих нервових сіток, згідно з якою елементи нервової системи у вигляді нерозривної сітки охоплюють усі, без винятку, системи організму. Обидва згаданих вчених у 1906 р. за праці, присвячені вивченню нервової системи, були відзначені Нобелівською премією.

Існують дві класифікації органів нервової системи — анатомічна та фізіологічна. Згідно з анатомічною класифікацією нервову систему поділяють на центральну і периферійну (рис. 4.115, А). До центральної нервової системи належать головний і спинний мозок, до периферійної — нервові вузли, стовбури та нервові закінчення. Згідно з фізіологічною класифікацією нервова система поділяється на соматичну та автономну (вегетативну). Перша забезпечує іннервацію усього тіла, крім внутрішніх органів, судин та залоз, остання іннервує означені органи. Слід пам'ятати, що обидві класифікації є певною мірою умовними, оскільки в основі функціонування нервової системи знаходяться рефлекторні дуги, які охоплюють різні її відділи та органи (рис. 4.115, Б).

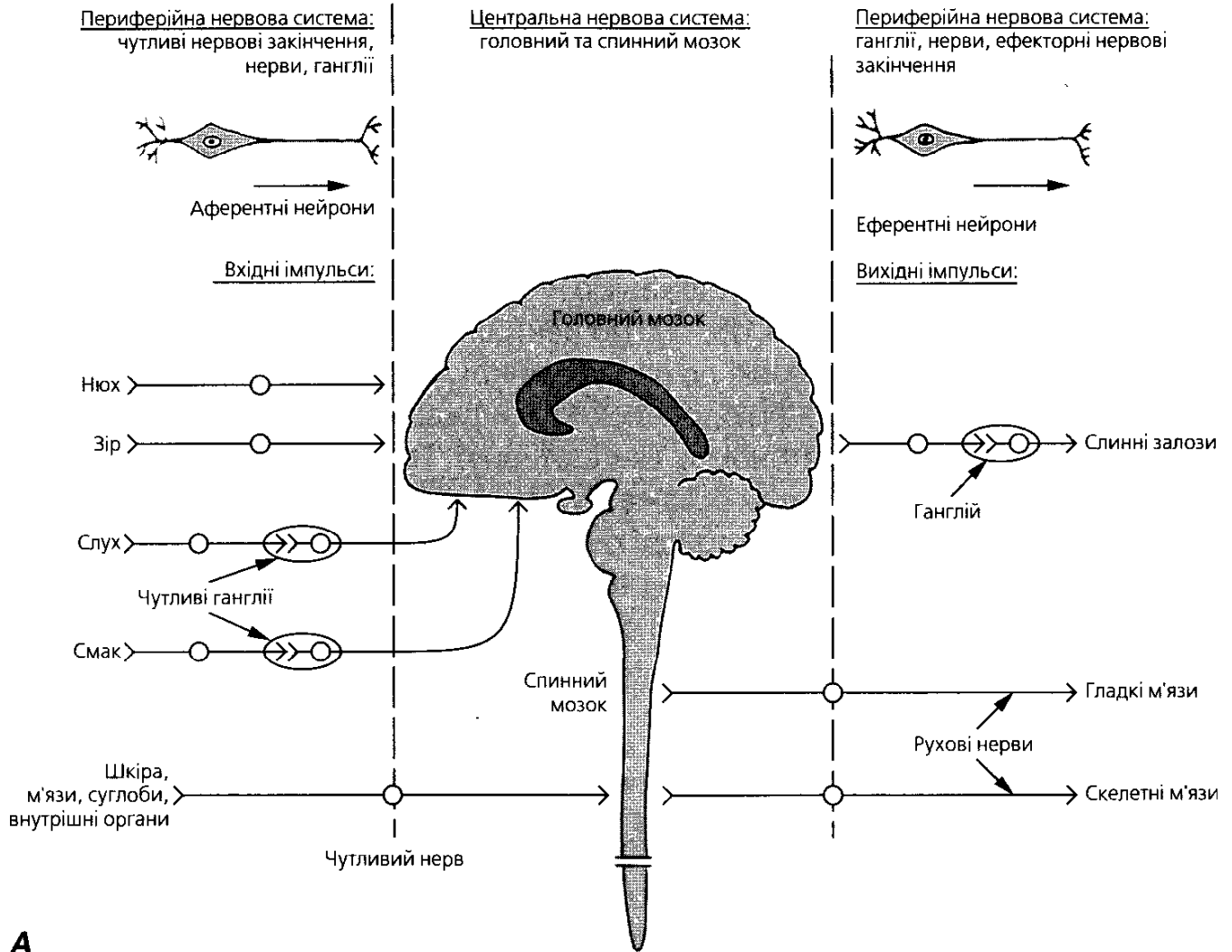
Центральна нервова система

Головний мозок (*encephalon, cerebrum*) включає праву і ліву півкулі великого мозку та мозковий стовбур, у якому розрізняють проміжний, середній і задній мозок (міст, мозочок і довгастий мозок). Усі означені органи розташовані у черепі та побудовані з мультиполярних нервових клітин, кількість яких досягає 100 мільярдів. Середня маса головного мозку людини 1100–1800 г, для неї характерні значні індивідуальні коливання (маса мозку, наприклад, у І.С. Тургенєва становила 2016 г, Анатолія Франса — 1017 г). Кореляції маси мозку з творчим рівнем особи не виявлено. Абсолютна маса мозку жінок на 190–200 г менша, ніж маса мозку чоловіків.

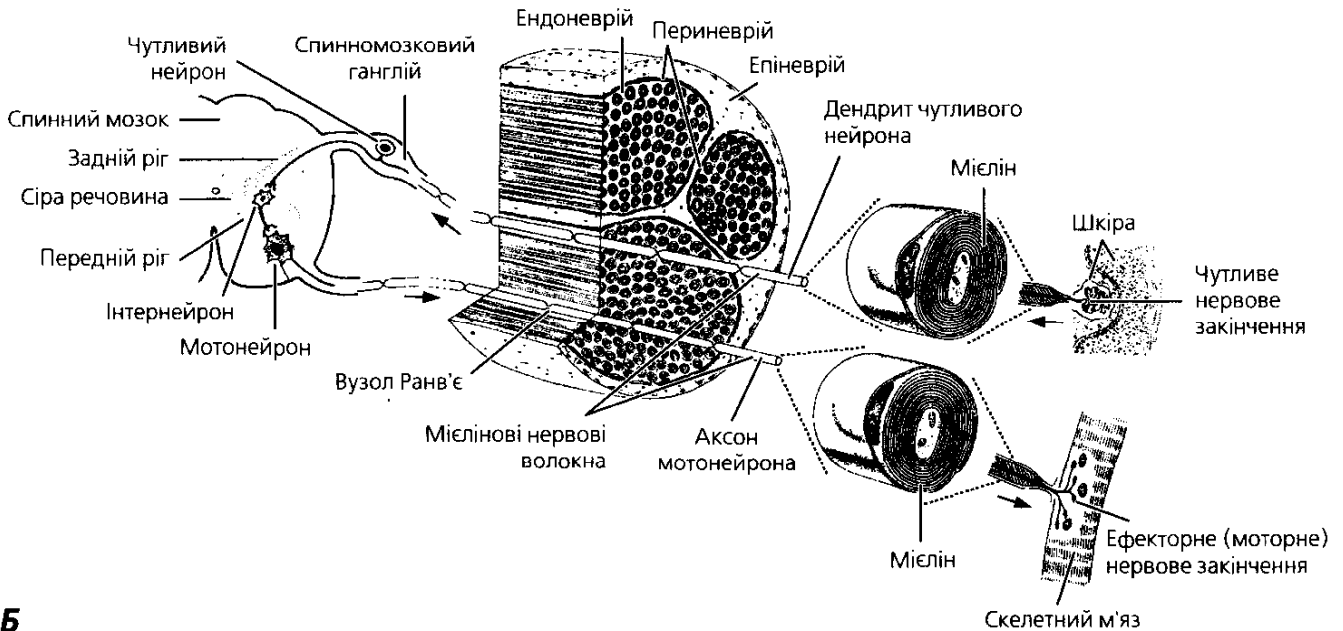
Відростки нейроцитів утворюють **білу речовину** мозку. Скупчення тіл (перикаріонів) нервових клітин формують нервові центри, або **сіру речовину** (рис. 4.116). Переплетення відростків нейронів і нейроглії у складі сірої речовини нагадує повсть і має назву нейропіля. Розрізняють два типи нервових центрів — ядерні та екранні. **Центри ядерного типу** мають різноманітну форму, розміщені вони в оточенні білої речовини. **Центри екранного типу** — це поверхневі скупчення нейроцитів, які у своїй сукупності формують **кору** великого мозку та мозочка.

Великий, або кінцевий, мозок. Саме ця частина центральної нервової системи у першу чергу зумовлює специфічні для людини ознаки. Поверхня великого мозку утворює розділені борознами закрутки, внаслідок чого значно збільшується площа кори. Сіра речовина поверхні великого мозку має товщину близько 3 мм. Максимального розвитку вона досягає у передній центральній закрутці, де товщина її наближається до 5 мм. Кору великого мозку людини утворюють близько 50 мільярдів нервових клітин. Тут здійснюється

НЕРВОВА СИСТЕМА

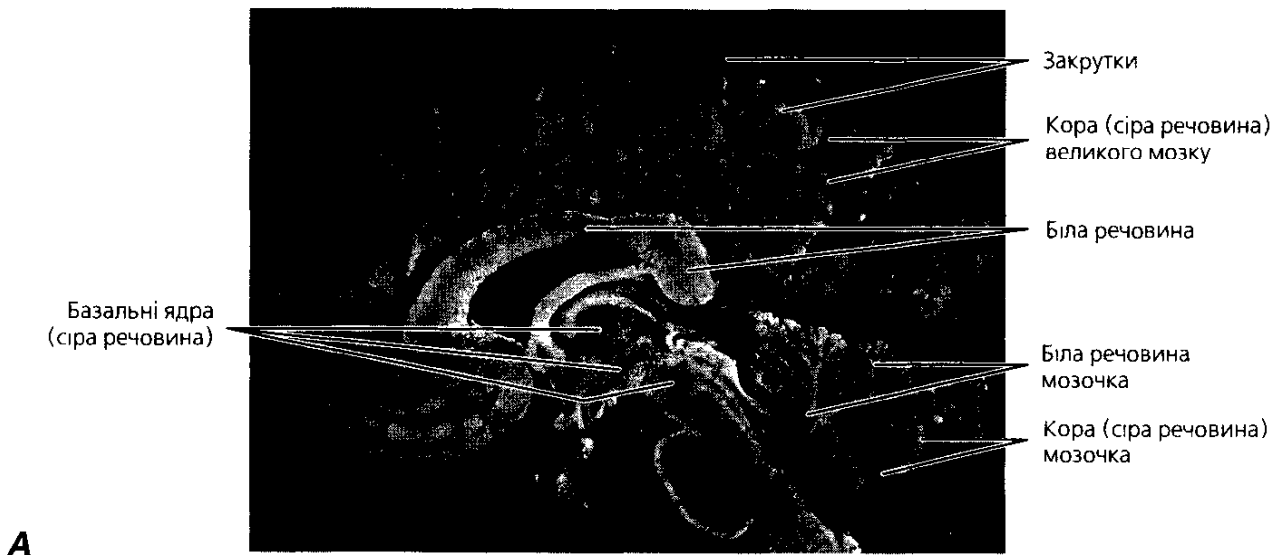


A

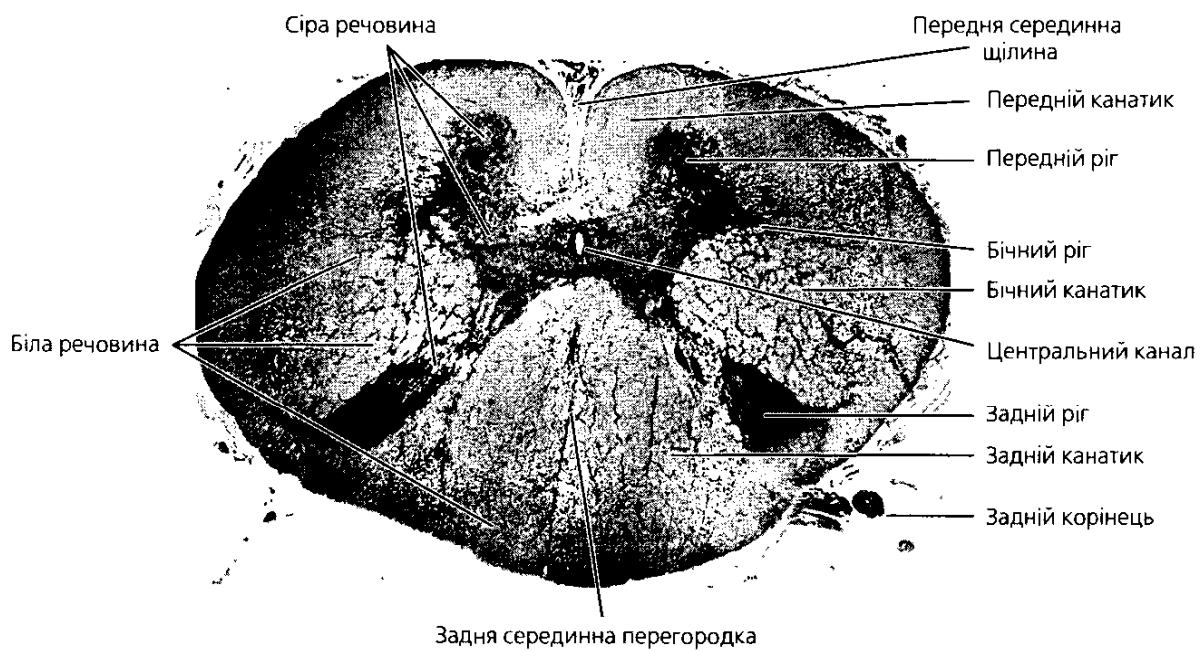


B

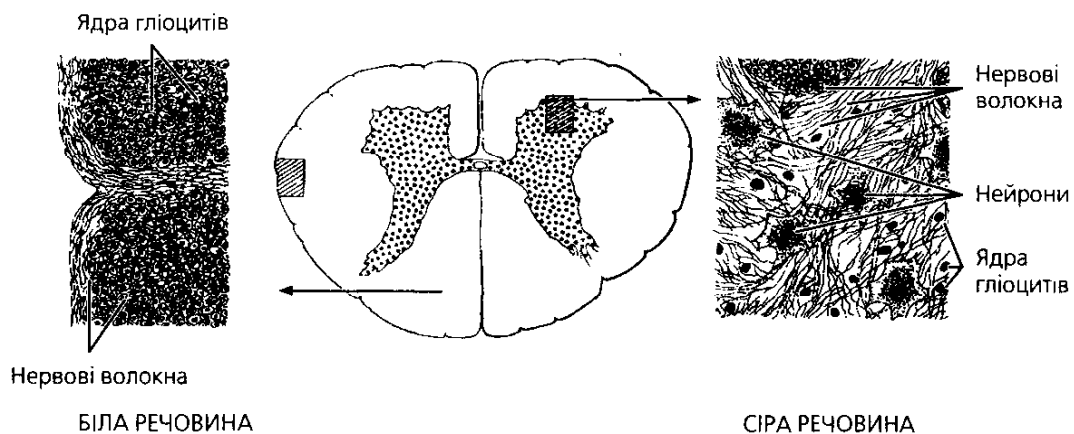
Рис. 4.115. Функціональна морфологія нервової системи: **A** – поділ нервової системи на центральні і периферійні відділи; **B** – принципова схема простої рефлексорної дуги: рефлексорні дуги, які лежать в основі функціонування нервової системи, інтегрують її центральні та периферійні ланки, а також органи і системи організму в єдине ціле. Стрілками показано напрямок проходження нервових імпульсів



A



B



B

Рис. 4.116. Сіра та біла речовина органів центральної нервової системи: **A** – сагітальний зріз кінцевого мозку та мозочка: сіра речовина формує поверхневу кору та базальні ядра, біла речовина локалізується під корою, $\times 0,25$; **B** – поперечний зріз шийної ділянки спинного мозку: сіра речовина формує передні, бічні та задні роги, біла речовина утворює передні, бічні та задні канатики, $\times 12$; **B** – схема будови сірої та білої речовини

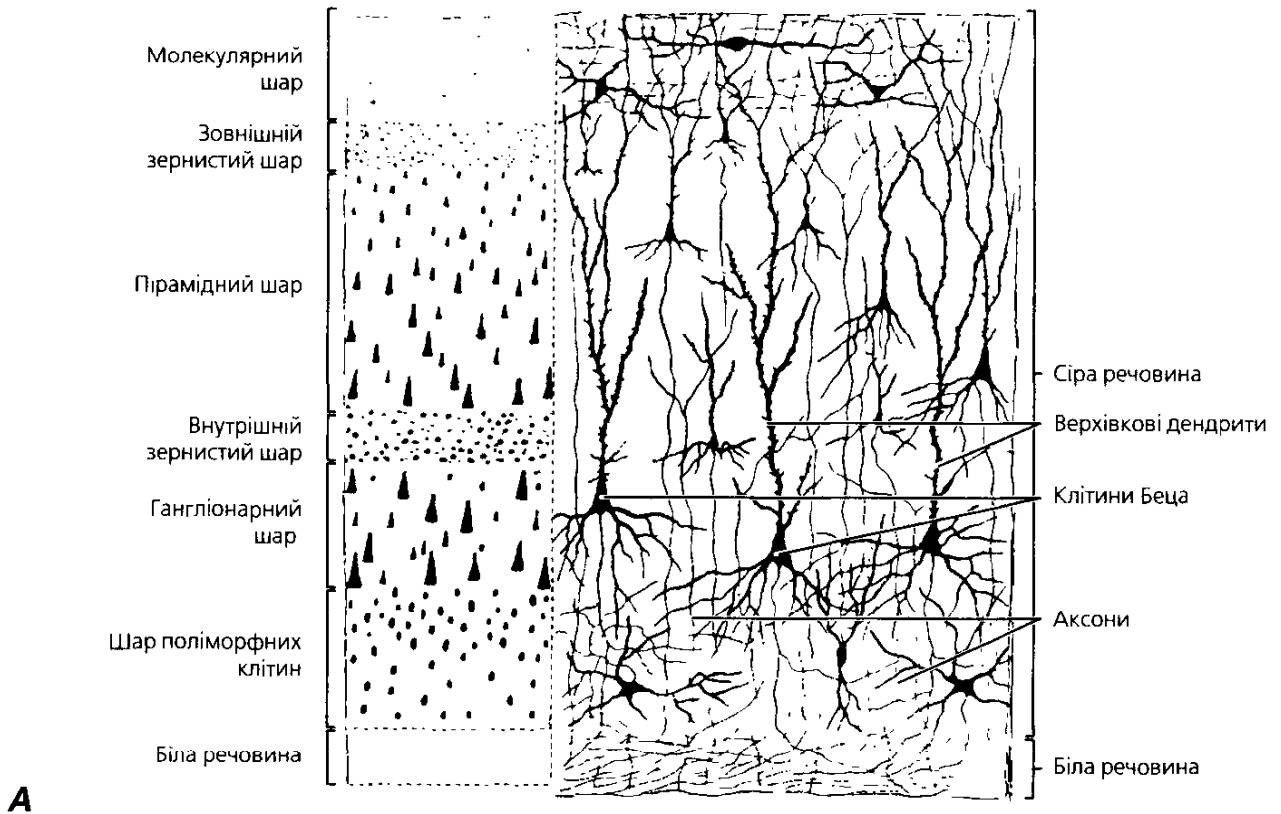
вищий аналіз і синтез нервових імпульсів, або вища нервова діяльність. Окремі ділянки кори, що відповідають за певні прояви вищої нервової діяльності (мову, зір, слух, нюх тощо), мають назву полів, або центрів. Топографія полів кори великого мозку людини детально досліджена німецьким неврологом К. Бродманом, який склав відповідні карти кори. Усю поверхню кори за К. Бродманом поділяють на 52 поля, які відрізняються особливостями клітинного складу, будови і функції.

За морфологічними ознаками нейрони кори великого мозку поділяють на пірамідні та непірамідні клітини. Пірамідні клітини мають характерну пірамідну форму, їхня висота коливається у межах від 10 до 120 мкм. Група непірамідних нейронів включає низку різновидів: кошикові, остисті зірчасті клітини, нейрогліоморфні (павукоподібні) клітини, нейрони з аксонною китичкою, клітини-канделябри, аксо-аксонні клітини, клітини з подвійним букетом дендритів, веретеноподібні клітини з довгими горизонтальними аксонами. Як для характерних назв цих клітин, так і в їхніх класифікаційних характеристиках вирішальну роль відіграють кількість, морфологія і спосіб галуження відростків. Нейроцити та їхні відростки у складі кори великого мозку розміщені у вигляді нечітко розділених шарів, або пластинок. Пошарове розташування нейроцитів має назву **цитоархітектоніки**. Кора великого мозку має шість шарів: молекулярний, зовнішній зернистий, пірамідний, внутрішній зернистий, гангліонарний та шар поліморфних клітин (рис. 4.117).

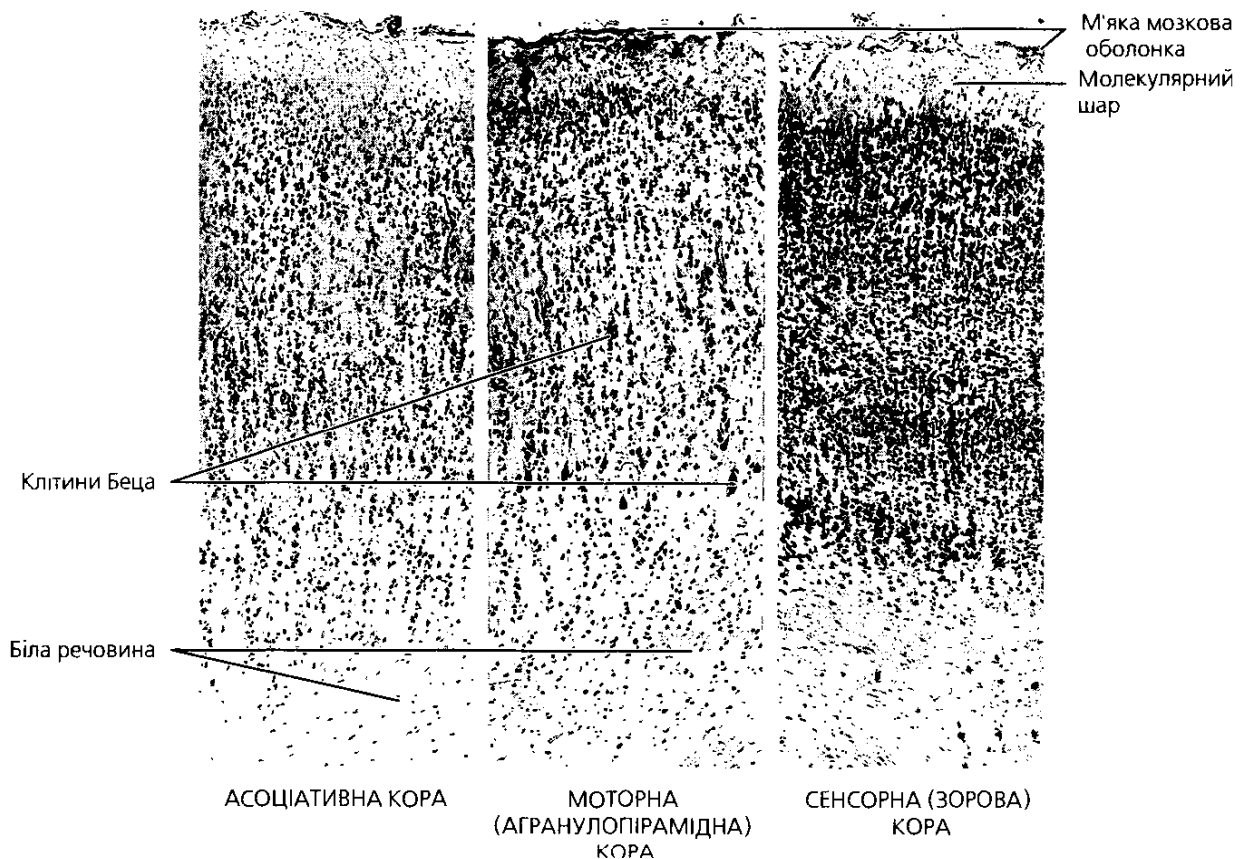
Молекулярний шар розміщений безпосередньо під м'якою мозковою оболонкою, від якої він відмежований гліальною мембраною. Його складають переважно веретеноподібні клітини з довгими горизонтальними дендритами і низхідними аксонами, що утворюють горизонтальні колатералі. Молекулярний шар найбільш багатий на клітинні елементи, тому на гістологічних препаратах він має вигляд світлої смужки на поверхні кори. **Зовнішній зернистий шар** утворений дрібними клітинами, що мають округлу, полігональну, зірчасту та пірамідну форму, розміри яких не перевищують 10 мкм.

Пірамідний шар має найбільшу товщину. Його утворюють клітини пірамідної форми, розміри яких поступово зростають від 10 до 40 мкм у напрямку від поверхні кори вглиб сірої речовини. Верхівки пірамідних нейроцитів завжди спрямовані до поверхні кори, основа — до білої речовини. Від верхівки пірамідної клітини відходить верхівковий дендрит, від бічної поверхні — бічні дендрити, від основи — аксон. Аксони великих пірамідних нейроцитів формують мієлінові нервові волокна, що йдуть у білу речовину. **Внутрішній зернистий шар** у різних ділянках кори має неоднаковий розвиток. Наприклад, у зоровій корі він набуває значного розвитку, але зовсім відсутній у прецентральній закрутці. Внутрішній зернистий шар утворений дрібними нейроцитами зірчастої форми.

Гангліонарний шар кори містить гігантопірамідні нейрони, висота перикаріона яких може досягати 120, а ширина 80 мкм. Ці клітини були вперше описані київським морфологом В.О. Бецом у 1874 р., тому їх називають ще



А



Б

Рис. 4.117. Цитоархітектоніка кори великого мозку: **А** — схематичне відтворення: зліва — пошарова будова, справа — морфологія та топографія гігантопірамідних нейронів (клітин Беца), зафарбованих за методом Гольджі; **Б** — сагітальні зрізи кори трьох ділянок великого мозку різної функціональної спеціалізації: асоціативної, моторної та сенсорної (зорової), $\times 53$

мують окремі тангенціальні пучки, так звані смужки, розміщені між шарами нервових клітин. Так, на поверхні кори проходить **смужка молекулярного шару (смужка Екснера)**. Між молекулярним і зовнішнім зернистим шаром розміщена **смужка зовнішнього зернистого шару (смужка Бехтерєва)**, між внутрішнім зернистим і гангліонарним шарами – **смужка внутрішнього зернистого шару (зовнішня смужка Байярже)**, між гангліонарним і поліморфноклітинним шарами – **смужка гангліонарного шару (внутрішня смужка Байярже)**. Пошарове розміщення тангенціальних пучків нервових волокон (смужок) у межах кори великого мозку має назву **мієлоар-хітекtonіки**.

Під корою у межах білої речовини великого мозку залягає значна кількість скупчень нервових клітин, що мають назву підкоркових ядер. З мультиполярними нейронами підкоркових ядер взаємодіють відростки нервових клітин кори, а відростки нейронів ядер виходять за межі великого мозку. Характеристика топографії і функції окремих ядер мозку вивчається в курсах анатомії людини та неврології.

Мозочок (*cerebellum*) є вищим центром рівноваги і координації рухів тіла, який забезпечує підтримання тону м'язів. Мозочок складається із двох півкуль, на поверхні яких лежить сіра речовина (кора мозочка), а в глибині – біла речовина та підкоркові ядра. Маса мозочка людини становить 120–150 г, об'єм близько 160 см³. Площа поверхні кори досягає 850 см², що відповідає 50 % площі кори великого мозку. Завдяки наявності поверхневих звивин і чергування сірої та білої речовини на сагітальному розрізі мозочка утворюється характерний малюнок, так зване дерево життя.

Кора мозочка (рис. 4.118) має тришарову будову і включає молекулярний, гангліонарний та зернистий шари. **Молекулярний шар** найбільш поверхневий, утворений тілами кошикових і зірчастих клітин. **Кошикові клітини** називаються так через властивість посилати численні відростки до клітин гангліонарного шару, навколо перикаріонів яких зі сплетень колатералей аксонів кошикових клітин формуються характерні утвори, так звані **кошики мозочка**. Аксони кошикових клітин мають горизонтальний (тангенціальний) напрям і завжди йдуть упоперек закрутки над грушоподібними клітинами. **Зірчасті клітини** молекулярного шару бувають дрібні й великі. Відростки дрібних клітин контактують з дендритами і тілами великих грушоподібних клітин гангліонарного шару. Нейроцити молекулярного шару кори мозочка забезпечують асоціативну функцію, здійснюючи гальмівний вплив на клітини гангліонарного шару.

Другий, **гангліонарний, шар** мозочка утворений одним рядом великих нейронів грушоподібної форми – **грушоподібних нейронів**, або **клітин Пуркінє**. Розміри їх 35х60 мкм. Від звуженої верхівки цих клітин у молекулярний шар відходять 2–3 дендрити, які мають радіальний напрямок й утворюють численні розгалуження. На зрізі кори мозочка, зробленому за ходом закрутки, дендрити грушоподібних клітин дають характерний малюнок кипариса. На зрізі, що проходить перпендикулярно до ходу закрутки, денд-

клітинами Беца. Морфологія клітин Беца нагадує будову описаних вище клітин пірамідного шару. Аксони гігантопірамідних нейронів ідуть до моторних ядер головного і спинного мозку, утворюючи значну кількість колатералей, що мають гальмівну дію на кору великого мозку. Пірамідні та гігантопірамідні нейрони – найхарактерніші ознаки гістологічних препаратів кори великого мозку. **Шар поліморфних клітин** утворений нейронами різноманітної, переважно веретеноподібної форми.

Клітинні шари мають певну функціональну спеціалізацію у межах кори великого мозку. З молекулярним і поліморфноклітинним шарами пов'язана переважно асоціативна функція, зернисті шари утворені чутливими, а пірамідний та гангліонарний – руховими нейронами. У різних полях кори окремі клітинні шари можуть мати більший або менший розвиток. Зокрема, в передній центральній закрутці, що є моторним центром кори, добре розвинені пірамідний, гангліонарний та поліморфноклітинний шари і слабше – зовнішній і внутрішній зернисті. Кора з такою будовою має назву **агранулопірамідальної**. У чутливих полях, де закінчуються аферентні провідні шляхи від органів нюху, слуху і зору, максимального розвитку досягають зернисті шари, тоді як пірамідних клітин тут мало. Ці ділянки кори мають назву **гранулярної**, або **зернистої, кори**.

Структурною і функціональною одиницею кори великого мозку (неокортексу) є **мозкова колонка** (або **мозковий барель**), вчення про яку створене на основі досліджень видатного нейроморфолога Я. Сентаготаї. Мозкову колонку можна уявити у вигляді вертикального циліндра діаметром близько 300 мкм, всередині якого проходить кортико-кортикальне волокно, пов'язане з цілим комплексом збуджувальних та гальмівних нейронів. Кортико-кортикальне волокно є аксоном гігантопірамідного нейрона своєї (асоціативне волокно) або протилежної (комісуральне волокно) півкулі мозку. Воно утворює синаптичні закінчення в усіх шарах кори. Мозкова колонка включає також два таламо-кортикальних аферентних волокон, які закінчуються на остистих зірчастих клітинах IV шару кори і базальних дендритах пірамідних клітин. До збуджувальних елементів модуля належать так звані шипикові нейрони фокального і дифузного типів, до гальмівних – нейрони з аксонною китичкою, аксо-аксонні, кошикоподібні нейрони та нейрони з подвійним букетом дендритів. Гальмівний вплив останніх, однак, спрямований на всі типи гальмівних нейронів, тому щодо пірамідних клітин модуля клітини з подвійним букетом дендритів відіграють збуджувальну роль. Аксони пірамідних клітин модуля контактують з трьома модулями своєї півкулі і з двома модулями протилежної. У корі великого мозку людини налічується близько 3 000 000 мозкових колонок.

Серед нервових волокон великого мозку розрізняють **асоціативні волокна**, що зв'язують окремі ділянки кори у межах однієї півкулі, **комісуральні**, що зв'язують кору різних півкуль, і **проекційні**, які зв'язують кору з нижчими відділами центральної нервової системи. Відростки нервових клітин у межах кори фор-

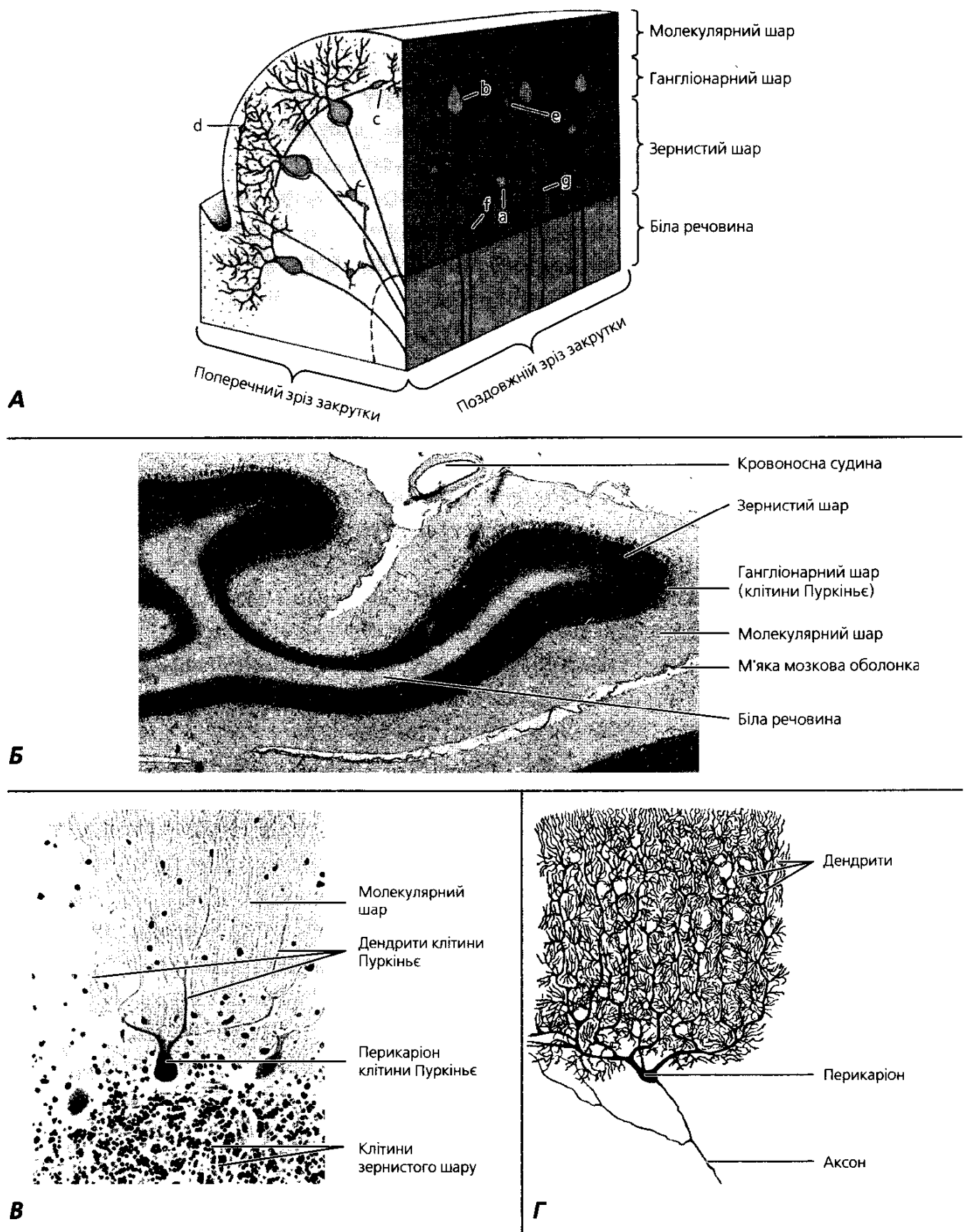


Рис. 4.118. Цитоархітектура кори мозочка: **А** – клітинний склад та міжклітинні зв'язки, об'ємна реконструкція: а – клітина-зерно; б – клітина Пуркін'є; с – кошикова клітина; д – зірчаста клітина; е – клітина Гольджі; ф – мохоподібне волокно; г – ліаноподібне волокно; **Б** – світлова мікроскопія двох суміжних закруток мозочка, $\times 30$; **В** – морфологія і топографія клітин Пуркін'є, $\times 130$; **Г** – напівсхематичне відтворення грушоподібної клітини: обробка методом Гольджі для демонстрації відростків

рити клітин Пуркіньє формують численні кущоподібні розгалуження. Від розширеної основи грушоподібних нейронів відходять аксони, які закінчуються на клітинах підкоркових ядер мозочка. Аксони клітин Пуркіньє формують еферентні шляхи мозочка. Численні колатералі аксонів грушоподібних нейронів утворюють синапси з сусідніми клітинами Пуркіньє.

Зернистий шар є найглибшим шаром кори мозочка, який безпосередньо прилягає до білої речовини. У зернистому шарі містяться кілька різновидів нейроцитів: клітини-зерна, зірчасті нейрони (клітини Гольджі II типу), горизонтальні і веретеноподібні клітини. До кори мозочка збуджувальні аферентні впливи надходять по **мохоподібних** і **ліаноподібних волокнах**. Дендрити клітин-зерен, утворюючи синапси з мохоподібними волокнами, формують так звані **клубочки мозочка**. Аксони клітин-зерен проходять у молекулярний шар і там розгалужуються на дві гілки, що йдуть паралельно поверхні за ходом закруток мозочка (так звані паралельні волокна), утворюючи численні синапси з дендритами грушоподібних, кошикових і зірчастих нейронів. Таким чином, по аксонах клітин-зерен збуджувальні впливи від мохоподібних волокон передаються багатьом грушоподібним клітинам. Закінчення дендритів клітин-зерен утворюють характерні розгалуження, що за формою нагадують лапки птаха. У ділянках клубочків мозочка є також значна кількість синапсів між дендритами клітин-зерен та аксонами зірчастих клітин з короткими аксонами. Ліаноподібні волокна закінчуються на клітинах Пуркіньє.

Збуджувальні впливи, що надходять до мозочка по мохоподібних волокнах, реалізуються за участю клітин-зерен і клубочків мозочка. Гальмівну дію здійснюють кошикові клітини, зірчасті клітини молекулярного і зернистого шарів, причому збудження зірчастих нейроцитів може блокувати імпульси, що надходять до мозочка по мохоподібних волокнах. Довгоаксонні зірчасті клітини, ймовірно, забезпечують зв'язок між різними ділянками кори мозочка.

Грушоподібні нейроцити — основна функціональна ланка кори мозочка, на забезпечення нормальної діяльності якої спрямована активність усіх інших клітинних елементів кори, аферентних мохоподібних і ліаноподібних волокон. Лише аксони грушоподібних нейроцитів виходять із кори мозочка і реалізують регуляторний вплив мозочка на організм. Підраховано, що загальна кількість цих клітин у мозочку людини становить близько 15 мільйонів. У глибині білої речовини локалізовані підкоркові ядра мозочка — зубчасте, коркоподібне, кулясте, ядро шатра, до яких надходять імпульси по аксонах грушоподібних клітин і які, таким чином, виконують функцію перемикачів.

Проміжний мозок (*diencephalon*) включає таламус, субталамус, метаталамус, епіталамус, гіпоталамус. Містить велику кількість ядер, розмежованих прошарками білої речовини. На вентральних ядрах таламуса закінчуються висхідні чутливі шляхи, звідси збудження досягають кори великого мозку. Від кори до таламуса нервові імпульси надходять екстрапірамідним руховим шляхом. У каудальній групі ядер зорового горба (так званій подушці) закінчуються волокна зорового шляху.

У гіпоталамусі розміщені центри регуляції температури тіла, тиску крові, водно-сольового та жирового обмінів, а також нейросекреторні ядра, які належать до центральних ланок ендокринної системи. Беручи до уваги вищезначені функції, гіпоталамус називають ще вегетативним мозком. Будова і функції нейросекреторних ядер гіпоталамуса розглядаються у розділі “Ендокринна система”.

Середній мозок (*mesencephalon*) складається із покришки середнього мозку (чотирьохгорбкова ділянка), покриву середнього мозку, чорної речовини і ніжок мозку. Покрівля має два верхніх горбки (належать до зорового аналізатора) і два нижніх (елементи слухового аналізатора). Покришка мозку містить близько 30 пар ядер. Через ядра покриву мозку пролягають низхідні цереброспинальні та церебелоспинальні шляхи. Ніжки мозку утворені мієліновими волокнами, що беруть початок від кори великого мозку. Нейрони чорної субстанції мають здатність нагромаджувати меланін: від цієї властивості чорна субстанція отримала свою назву.

Міст мозку (*pons Varolii*) включає дорсальну (покривну) і вентральну частини. У дорсальній частині містяться ядра V–VIII черепних нервів і ретикулярна формація. У вентральній частині розташовані власні ядра моста і волокна пірамідних шляхів.

Довгастий мозок (*medulla oblongata*) містить ядра черепномозкових нервів – під'язикового, додаткового, блукаючого, язикоглоткового, а також перемикальні ядра – оливові. Ретикулярна формація починається у верхній частині спинного мозку, проходить через довгастий мозок, міст, середній і проміжний мозок. У ретикулярній формації численні нервові волокна мають різну просторову орієнтацію, формуючи щось на зразок сітки. Ретикулярна формація забезпечує контроль за тонусом м'язів і стереотипними рухами тіла, а також активацію кори великого мозку.

Спинний мозок (*medulla spinalis*) (рис. 4.116, Б, В) починається під великим потиличним отвором черепа і закінчується у дорослої людини між першим і другим поперековими хребцями, займаючи близько 2/3 об'єму порожнини хребетного каналу. Маса спинного мозку людини становить 25–30 г. Це округлий тяж довжиною 40–45 см з середнім діаметром 1–1,5 см, площа якого на поперечному зрізі близько 1 см². На рівні п'ятого–сьомого шийних і третього–п'ятого поперекових хребців спинний мозок утворює два потовщення – шийне і поперекове. Спинний мозок поділяється на сегменти, яких у людини налічується 31. Кожному сегменту відповідають метамерно розміщені пари передніх і задніх корінців, гангліїв та спинномозкових нервів.

На поперечному розрізі спинного мозку видно, що центральна його частина утворена сірою речовиною, а на периферії локалізується біла речовина. **Передня серединна щілина і задня серединна перегородка** ділять спинний мозок на дві симетричні половини. **Сіра речовина** за формою нагадує розкритого метелика. У кожній половині спинного мозку сіра речовина утворює вирости, які мають назву **рогів**, або **стовпів**. Розрізняють два передніх,

два бічних і два задніх роги. Передні роги об'ємні, широкі, задні — вузькі, видовжені. У задніх рогах входять задні корінці, з передніх рогів виходять передні корінці спинного мозку. У центрі сірої речовини пролягає **центральный канал**, у якому циркулює **спинномозкова рідина (ліквор)**.

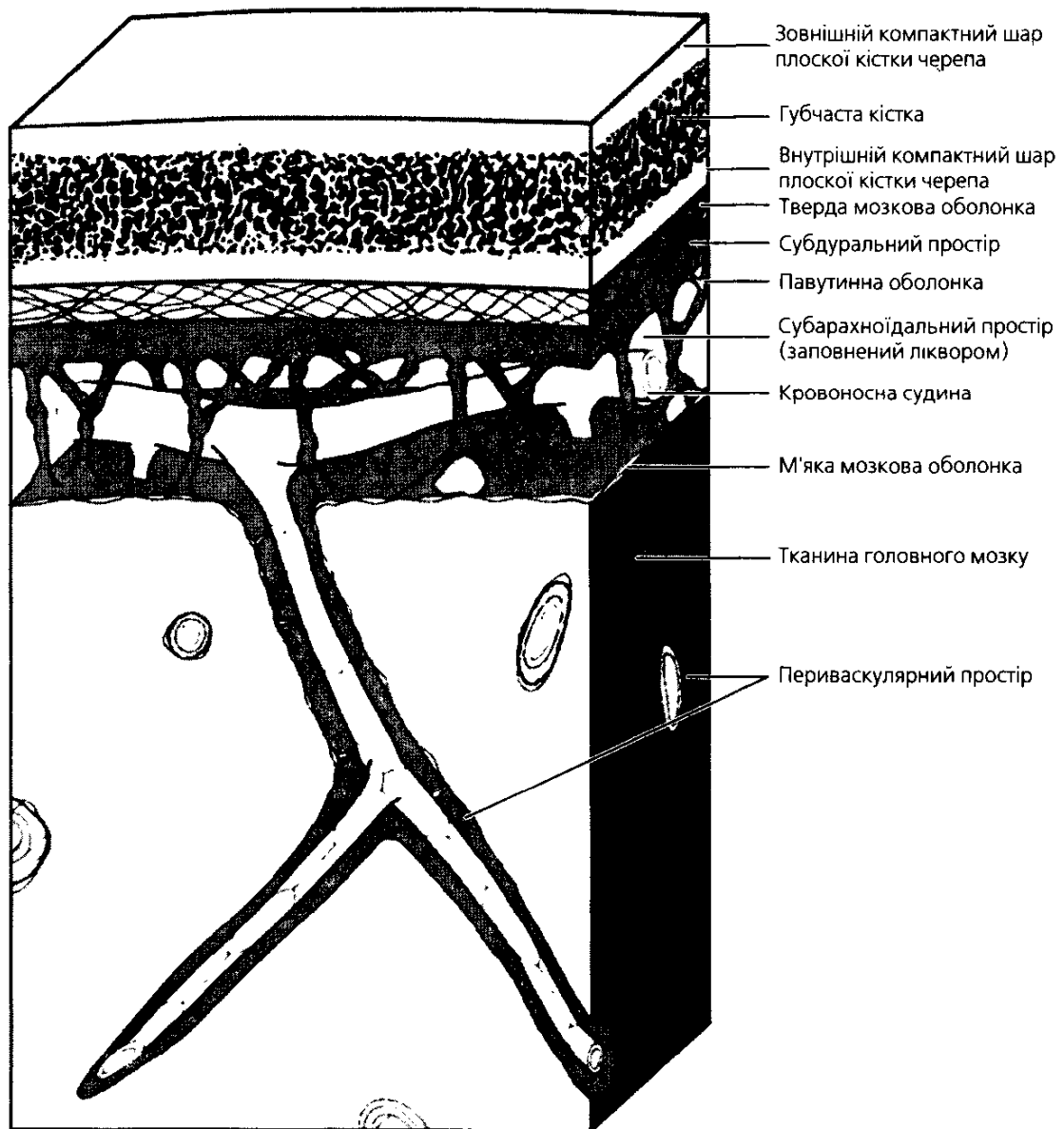
Серед мультиполярних нейронів, що утворюють сіру речовину спинного мозку, розрізняють корінцеві, пучкові та внутрішні (вставні) клітини. **Корінцеві клітини** мають аксони, які виходять за межі спинного мозку в складі його передніх корінців. Аксони **пучкових клітин** утворюють пучки волокон білої речовини, що з'єднують окремі ядра або сегменти спинного мозку між собою або з відповідними ядрами головного мозку. Відростки **вставних клітин** закінчуються синапсами у межах сірої речовини спинного мозку. Нейрони сірої речовини спинного мозку, що мають спільні морфологічні ознаки і близьку функцію, об'єднуються в ядра спинного мозку. За локалізацією нейронів, їхніми цитологічними особливостями, зв'язками й функціями Б. Рексед виділив у сірій речовині спинного мозку десять пластин, розташованих у ростро-каудальному напрямку (пластинки Рекседа).

Передні роги утворені великими мультиполярними нейронами з розміром перикаріона близько 100–140 мкм. Це переважно корінцеві моторні клітини. Вони формують вентромедіальні, вентролатеральні, дорсомедіальні та центральні пари ядер. Медіальна група ядер однаково добре розвинута по всій довжині спинного мозку й утворена нейронами, що іннервують м'язи тулуба. Латеральна група ядер має переважний розвиток у ділянці шийного і поперекового відділів спинного мозку й утворена нейронами, що іннервують м'язи кінцівок.

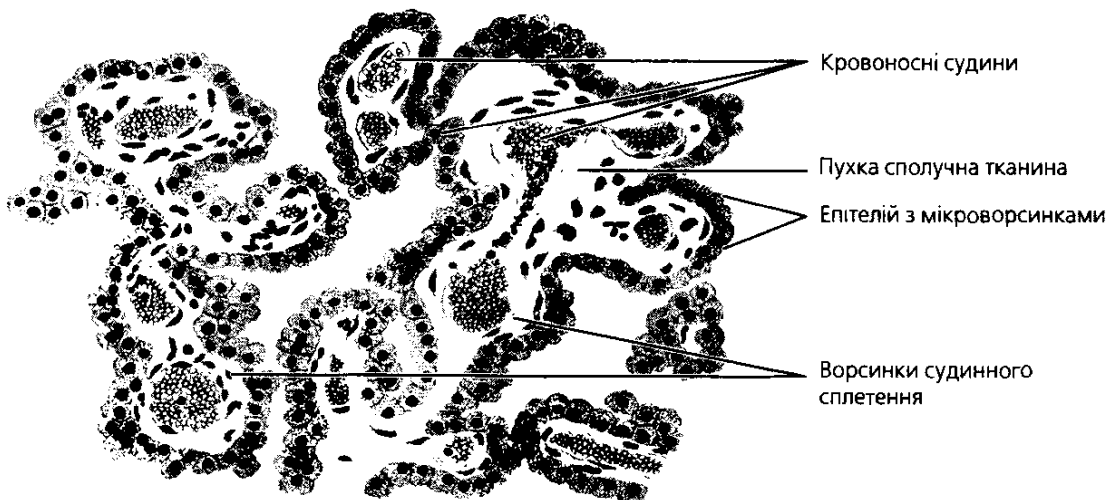
Задні роги утворені власним та грудним ядрами, а також губчастою і желатинозною субстанціями. У задніх рогах переважають внутрішні (вставні) клітини: асоціативні, відростки яких закінчуються у межах своєї половини спинного мозку, і комісуральні, які зв'язують обидві половини сірої речовини. Вставні клітини губчастої та желатинозної субстанції, а також розсіяні вставні клітини забезпечують зв'язок між чутливими клітинами спинномозкових вузлів і руховими клітинами передніх рогів спинного мозку. Аксони клітин власного ядра підіймаються до мозочка і таламічної ділянки, аксони клітин грудного ядра досягають мозочка.

У **бічних рогах** розташоване латеральне проміжне ядро, яке утворене асоціативними клітинами симпатичної рефлекторної дуги. Аксони клітин медіального проміжного ядра розташовані у так званій проміжній зоні сірої речовини і вентральним спинномозочковим шляхом підіймаються до мозочка. Між задніми і бічними рогами біла речовина у вигляді сітки вростає у сіру речовину й утворює ретикулярну формацію. Центральний канал спинного мозку, як і шлуночки мозку, вистелені клітинами епендимної глії, що беруть участь у виробленні спинномозкової рідини.

Біла речовина спинного мозку поділяється рогами сірої речовини на три пари **канатиків: передні, бічні та задні**. Канатики, у свою чергу, складаються



А



Б

Рис. 4.119. Оболонки органів центральної нервової системи та продукція спинномозкової рідини: **А** – схема оболонок навколо головного мозку; **Б** – напівсхематичне відтворення мікроструктури судинного сплетення четвертого шлуночка мозку людини, що є одним із джерел продукції спинномозкової рідини, $\times 190$

з пучків поздовжньо орієнтованих нервових волокон, або трактів, а також клітин нейроглії.

Оболонки мозку. Особливості кровопостачання мозку. Головний і спинний мозок укриті трьома оболонками – м'якою мозковою, павутинною і твердою мозковою (рис. 4.119 А). **М'яка мозкова оболонка** безпосередньо прилягає до тканин мозку, відмежовуючись від неї крайовою гліальною мембраною. Утворена м'яка мозкова оболонка пухкою сполучною тканиною, у якій є значна кількість кровоносних судин і нервових закінчень. **Павутинна оболонка** побудована з пухкої сполучної тканини, яку відокремлює від м'якої мозкової оболонки сітка колагенових та еластичних волокон. Простір між м'якою мозковою і павутинною оболонками має назву **субарахноїдального**, він сполучається із шлуночками мозку і заповнений спинномозковою рідиною. **Тверда мозкова оболонка** утворена щільною сполучною тканиною, багатою на еластичні волокна. У порожнині черепа вона зрощена з окістям кісток черепа, у спинномозковому каналі відмежована від окістя хребців **епідуральним простором**, заповненим пухкою сполучною тканиною. Між твердою мозковою і павутинною оболонками лежить **субдуральний простір**. Тверда мозкова і павутинна оболонки з боку субарахноїдального і субдурального просторів укриті шаром плоских гліоцитів.

Органи центральної нервової системи мають особливості в будові мікроциркуляторного русла. Для капілярів мозку характерне суцільне ендотеліальне вистелення і добре виражена базальна мембрана. Відростки астроцитів нейроглії супроводжують капіляри по всій довжині і, розширюючись, утворюють навколо них неперервний шар, що відмежовує нейрони від безпосереднього контакту із судинною стінкою. Так формується **гематоенцефалічний бар'єр**.

Центральний канал спинного мозку, шлуночки головного мозку і підпавутинний простір заповнені спинномозковою рідиною (ліквором). Остання містить розчинені у воді солі, невелику кількість білків та лімфоцитів. Ліквор відіграє роль гідравлічного амортизатора для органів центральної нервової системи, а також забезпечує їх імунний захист. Ліквор продукується судинними сплетеннями шлуночків мозку (рис. 4.119, Б). Капіляри **судинних сплетень** утворюють характерні вирости – **ворсинки** і відмежовані від просвіту шлуночків кубічними клітинами епендимної глії. Останні разом з ендотелієм і тонкими прошарками сполучної тканини ворсинок формують бар'єр між кров'ю та ліквором. Зворотне всмоктування ліквору здійснюється **арахноїдальними ворсинками** – виростами павутинної оболонки, що виступають у синуси твердої мозкової оболонки.

Розвиток і вікові зміни органів центральної нервової системи. Органи центральної нервової системи розвиваються з нервової трубки, яка на четвертому тижні ембріогенезу відокремлюється від шкірної ектодерми (див. розділ "Основи ембріогенезу людини"). На поперечних зрізах нервової трубки ранніх етапів розвитку можна розрізнити три зони: епендимну, плащову і

крайову вуаль. **Епендимна глія** утворює вистелення центрального каналу спинного мозку і шлуночків головного мозку. **Нейробласти плащової зони** формують сіру речовину спинного мозку, **крайова вуаль** – його білу речовину. **Спонгіобласти** нервової трубки служать джерелом розвитку нейроглії.

Передній (краніальний) відділ нервової трубки є джерелом розвитку головного мозку, з тулубового (каудального) відділу формується спинний мозок. Збільшуючись у розмірах, зачаток головного мозку утворює три відокремлених здуття, так звані мозкові пухирі: передній, середній і задній. Стадія трьох мозкових пухирів триває недовго, на шостому-сьомому тижні ембріогенезу її змінює стадія п'яти мозкових пухирів. З першого мозкового пухиря розвиваються півкулі великого мозку, з другого – проміжний мозок, з третього – середній, з четвертого – задній мозок (міст і мозочок), з п'ятого – довгастих мозок.

Кора великого мозку має назву **нової кори**, або **неокортекса**, оскільки у процесі філогенезу вона з'являється найпізніше. Розвиток кори великого мозку здійснюється з вентрикулярної зони кінцевого мозку. Нейробласти диференціюються і мігрують у ділянку закладки кори вздовж вертикальних відростків ембріональних радіальних гліоцитів. Останні підлягають редукації після народження. Нова кора має переважно шестишарову будову: першими в ділянці формування кори вселяються нейрони першого і шостого шарів, пізніше – клітини п'ятого, четвертого, третього і другого шарів. Усі клітини розташовуються уздовж відростків радіальних гліоцитів, які, таким чином, відіграють роль організаторів мозкових модулів. Ті ділянки кори, що зберігають шестишарову будову в постнатальний період, називаються **асоціативною корою** (90% неокортекса). Менша частина неокортекса диференціюється у рухових ділянках у **агранулопірамідальну кору**, в якій переважного розвитку набувають III і V шари. У сенсорних ділянках переважний розвиток отримують II і IV шари – така кора отримала назву **гранулярної**, або **зернистої**.

Крім нової кори у головному мозку розрізняють ще **стару кору (архікортекс)**, **стародавню (палеокортекс)** та **проміжну (періархікортекс і періпалеокортекс)**. Ці різновиди кори є більш раннім надбанням еволюції порівняно з новою корою, у процесі онтогенезу вони не проходять етапу шестишарової будови. Стара кора локалізована на медіальних поверхнях півкуль великого мозку навколо мозолистого тіла і нижнього рогу бічного шлуночка, стародавня кора – на нижніх і медіальних поверхнях півкуль, між лобовими та скроневиими частками. Проміжна кора займає положення між новою і старою або між новою і стародавньою корою. Стару, стародавню і проміжну кору об'єднують під загальною назвою **гетерогенетичної кори**, на відміну від **гомогенетичної**, або **нової, кори**.

Після народження дитини процес дозрівання кори мозку супроводжується зростанням об'єму перикаріонів нейронів, зменшенням їхнього ядерноцитоплазматичного співвідношення, збільшенням кількості синаптичних контактів, формуванням навколо аксонів мієлінової оболонки. Значна частина

нейронів (до 50–70%) при цьому гине шляхом апоптозу і фагоцитується клітинами мікроглії. Розвиток моторних, сенсорних, інтелектуальних і комунікативних здібностей дитини значною мірою визначається “дозріванням” міжнейронних зв’язків, які встановлюються під впливом зовнішніх чинників і тренування. У механізмі виникнення специфічних міжнейронних синапсів важливе значення мають молекули адгезії, так звані ендогенні лектини нервової тканини, а також фактори росту нервів. У дорослих людей за рахунок розростання нейроглії і нервових волокон, загибелі частини нейронів кількість нейронів на одиницю об’єму кори зменшується.

У проміжку від 20 до 60 років маса мозку збільшується на 6 г кожні 10 років. З віком, особливо у старечому віці, внаслідок наростання у судинах мозку склеротичних змін, погіршення трофіки і загибелі частини нервових клітин спостерігається подальше зниження кількості нейронів на одиницю об’єму мозку. Це явище має назву атрофії кори мозку. У проміжку з 60 до 75 років маса мозку зменшується у середньому на 6% (на 50–100 г). Площа кори при цьому зменшується приблизно на 4%, мозок ніби зморщується. Цікаво, що віковій інволюції у першу чергу підлягають клітини Беца та Пуркінєє.

Терміни для запам’ятовування

1. Центральна нервова система.
2. Головний мозок.
3. Сіра речовина.
4. Біла речовина.
5. Півкулі великого мозку.
6. Кора великого мозку.
7. Цитоархітектоніка.
8. Молекулярний шар.
9. Зовнішній зернистий шар.
10. Пірамідний шар.
11. Внутрішній зернистий шар.
12. Гангліонарний шар.
13. Шар поліморфних клітин.
14. Гігантопірамідний нейрон (клітина Беца).
15. Мозковий модуль.
16. Кортико-кортикальне волокно.
17. Таламокортикальне волокно.
18. Асоціативне волокно.
19. Комісуральне волокно.
20. Проекційне волокно.
21. Мієлоархітектоніка.
22. Смужка молекулярного шару.
23. Смужка зовнішнього зернистого шару.
24. Смужка гангліонарного шару.
25. Підкоркові ядра мозку.
26. Мозочок.
27. Кора мозочка.
28. Молекулярний шар.
29. Гангліонарний шар.
30. Зернистий шар.
31. Грушоподібний нейрон (клітина Пуркінєє).
32. Клітини-зерна.
33. Зірчасті нейрони, клітини Гольджі II типу.
34. Мохоподібне волокно.
35. Ліаноподібне волокно.
36. Клубочок мозочка.
37. Проміжний мозок.
38. Середній мозок.
39. Міст.
40. Ретикулярна формація.
41. Довгастий мозок.
42. Спинний мозок.
43. Передня серединна щілина.
44. Задня серединна перегородка.
45. Передні, бічні, задні роги сірої речовини.
46. Корінцева клітина.
47. Пучкова клітина.
48. Вставна клітина.
49. Центральний канал.
50. Передні, бічні, задні канатики білої речовини.
51. М’яка мозкова оболонка.
52. Павутинна оболонка.
53. Тверда мозкова оболонка.
54. Гематоенцефалічний бар’єр.
55. Нервова трубка.
56. Епендимна зона.
57. Плащова зона.
58. Крайова вуаль.
59. Гомогенетична кора (нова кора, неокортекс).

Периферійна нервова система

До периферійної нервової системи належать нервові вузли (спинномозкові, черепних нервів, вегетативні), нервові стовбури (нерви) та нервові закінчення (рис. 4.115).

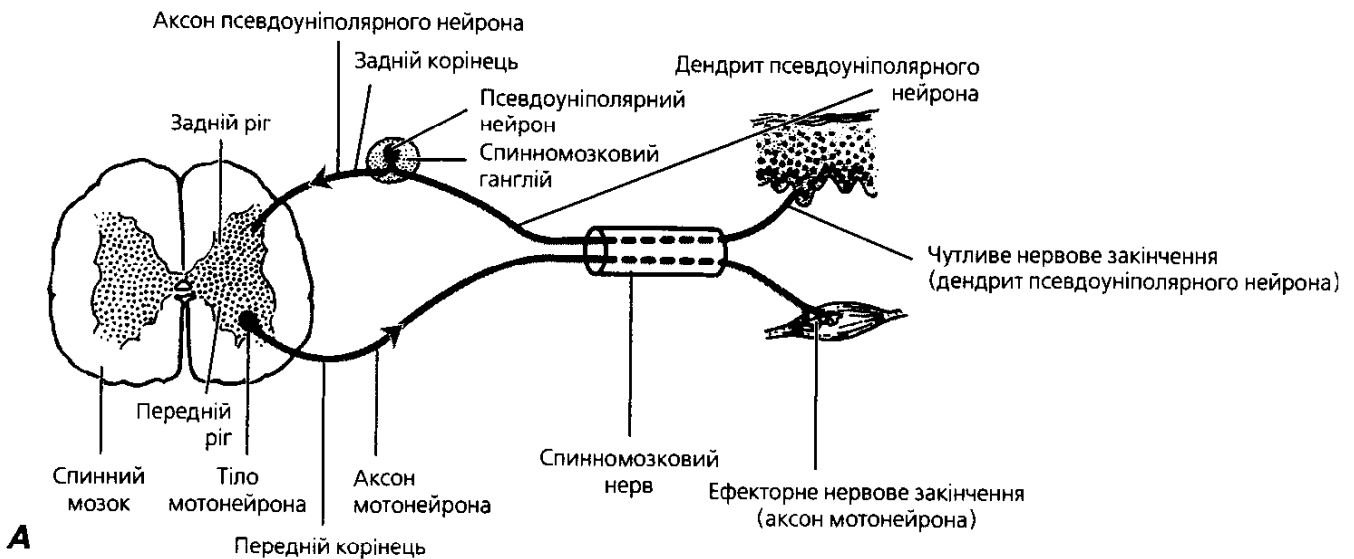
Спинномозковий вузол (спинномозковий ганглії, *ganglion spinale*) (рис. 4.120) – скупчення нервових клітин біля місця злиття переднього і заднього корінців спинного мозку. У спинномозковому вузлі розміщені перикаріони перших (чутливих, аферентних) нейронів спинномозкових рефлексорних дуг. Спинномозковий вузол укритий сполучнотканинною капсулою, від якої всередину паренхіми органа відходять перегородки. Характерною морфологічною ознакою спинномозкового ганглію є впорядковане розміщення перикаріонів і відростків нейронів; перші локалізовані на периферії під капсулою, останні – переважно у серединній частині вузла.

Основним функціональним елементом спинномозкового ганглію є **псевдоуніполярний нейрон**. Для цієї клітини характерне велике округле тіло, пухирчасте ядро з центральною локалізацією. Свою назву ці клітини отримали у зв'язку із тим, що обидва їхні відростки (аксон і дендрит) відходять від однієї ділянки перикаріона, деякий час ідуть поряд, імітуючи наявність лише одного відростка, і лише потім розходяться у різних напрямках. Дендрити псевдоуніполярних нейронів, вплітаючись у задній корінець спинного мозку, йдуть на периферію до органів, які вони іннервують. Аксони нейронів спинномозкового вузла формують ту частину заднього корінця, яка розміщена між тілом вузла і заднім рогом спинного мозку. Крім псевдоуніполярних нейронів у спинномозкових гангліях містяться також дрібні мультиполярні нейрони, що забезпечують внутрішньогангліонарні зв'язки.

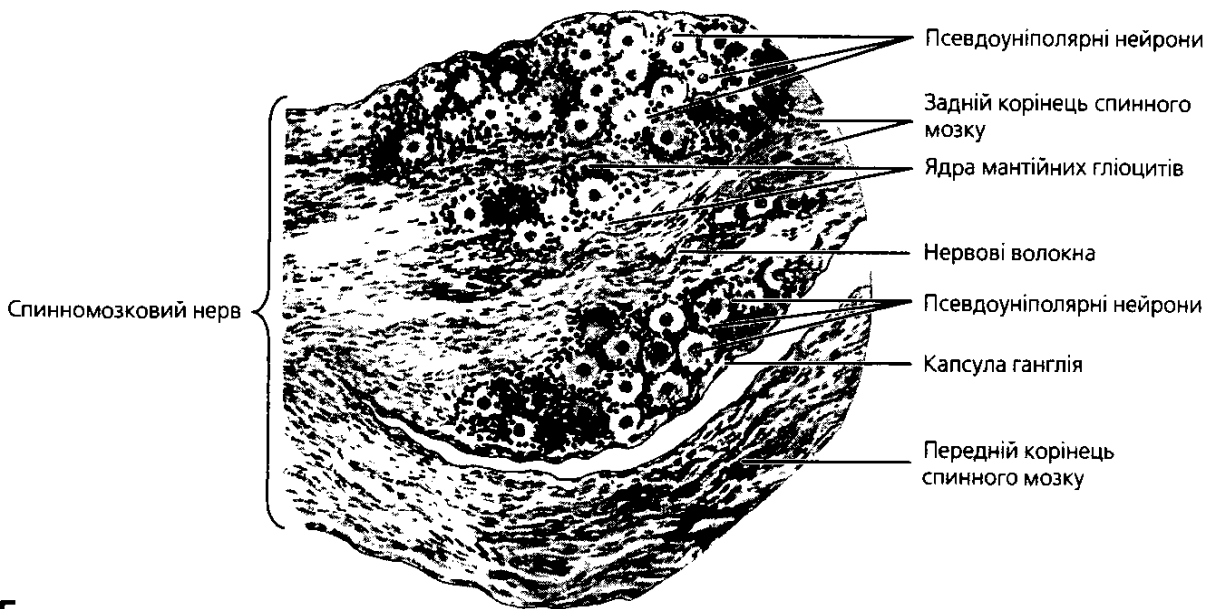
Псевдоуніполярні нейрони знаходяться в оточенні специфічних клітин нейроглії, так званих **мантійних гліоцитів**, які формують щось на зразок плаща (мантії) навколо перикаріона кожного псевдоуніполярного нейрона. Зовні гліальні оболонки нейроцитів оточені прошарками тонковолокнистої сполучної тканини. Відростки нейронів укриті оболонками, утвореними нейролемоцитами (клітинами Шванна).

Будова чутливих ядер черепних нервів нагадує будову спинномозкових гангліїв.

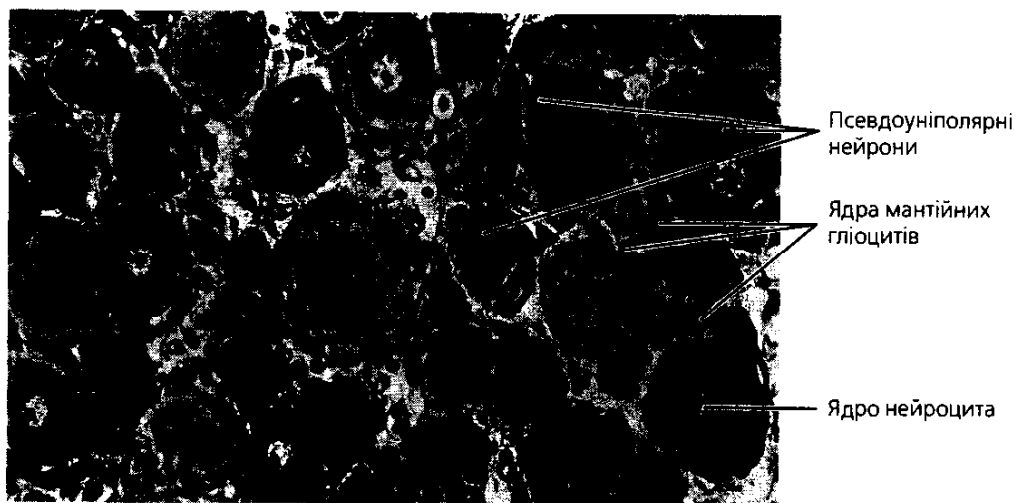
Нерв (нервовий стовбур, *nervus*) (рис. 4.121) побудований з мієлінових або безмієлінових нервових волокон, а також сполучнотканинних елементів. До складу окремих нервових стовбурів можуть належати тіла поодиноких нейронів і навіть дрібні нервові вузлики. Зовні стовбур периферійного нерва вкритий сполучнотканинною оболонкою, що має назву **епіневрію**. Епіневрій багатий на фібробласти, макрофаги, адипоцити, волокнисті структури. Тут розміщені кровоносні судини і нервові закінчення. Від епіневрію всередину нерва відходять перегородки (**периневрій**), що ділять стовбур периферійного нерва на окремі пучки нервових волокон. Периневрій складається із



A



B



B

Рис. 4.120. Спинномозковий (сенсорний) ганглії: **A** – топографія і функція: стрілкою показано напрямок руху нервового імпульсу; **B** – напівсхематичне відтворення тотального гістологічного препарату, $\times 100$; **B** – світлова мікроскопія спинномозкового ганглію, $\times 300$

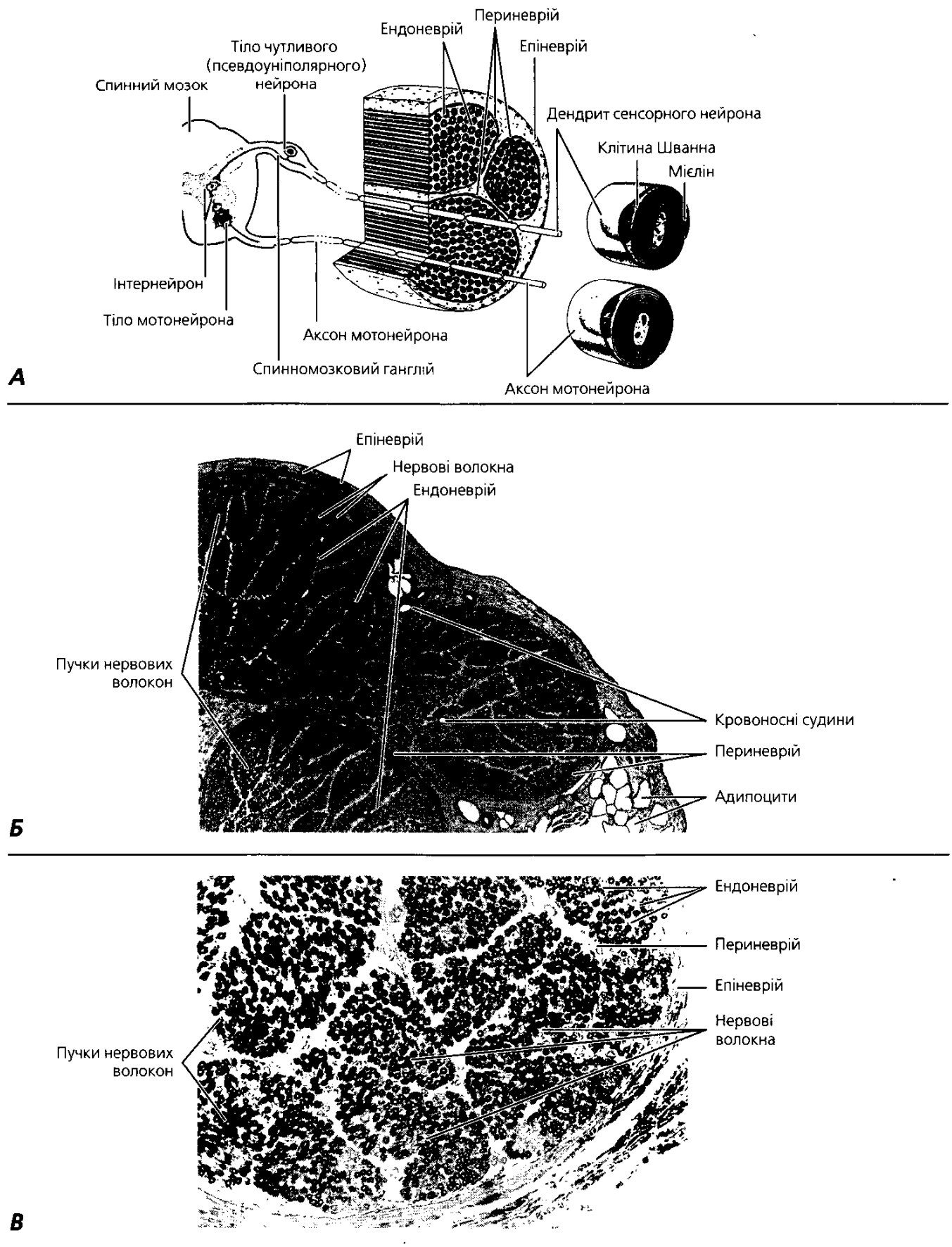


Рис. 4.121. Нерв: **A** – схема будови; **Б** – напівсхематичне відтворення поперечного зрізу великогомілкового нерва людини, $\times 76$; **В** – світлова мікроскопія поперечно зрізаного нерва, фарбування осмієвою кислотою, $\times 100$

поздовжньо орієнтованих тонких колагенових та еластичних волокон і клітин сполучної тканини. Сполучна тканина, що міститься всередині окремих пучків нервових волокон, має назву **ендонеурію**.

Нервові закінчення (*terminationes nervorum*) поділяють на рецептори, ефектори та міжнейронні синапси.

Рецептори (*receptores*) – чутливі закінчення дендритів нервових клітин, пристосовані до сприйняття подразнень, що надходять до організму (рис. 4.122, 4.123). Розрізняють **екстерорецептори**, які сприймають подразнення із зовнішнього середовища, та **інтерорецептори**, подразнення до яких надходять від власних тканин організму. Різновидом інтерорецепторів є **пропріорецептори** – чутливі нервові закінчення у м'язах і сухожиллях, які беруть участь у регуляції рухів і положення тіла у просторі. Залежно від природи подразнень, які зумовлює збудження чутливих нервових закінчень, останні поділяють на **терморецептори** (сприймають зміни температури), **механорецептори** (сприймають дію механічних подразників), **барорецептори** (сприймають зміни тиску), **хеморецептори** (сприймають дію хімічних подразників), **ноцицептори** (сприймають больові подразнення) тощо.

Залежно від будови розрізняють вільні нервові закінчення, які складаються лише з кінцевих розгалужень дендрита, та нервові рецептори, у яких розгалуження дендрита оточені клітинами нейроглії. Якщо нервові закінчення оточує сполучнотканинна капсула, вони отримують назву капсульованих; ті рецептори, які не мають сполучнотканинної капсули, називаються некапсульованими. Рецепторні закінчення у складі епітеліальної, сполучної та м'язової тканин мають низку особливостей будови, які розглядаються нижче.

Для епітелію характерні вільні нервові закінчення. Під час їх формування мієлінові нервові волокна, підходячи до епітеліального пласта, гублять мієлінову оболонку, а їхні осьові циліндри розпадаються на кінцеві розгалуження, які залягають між окремими епітеліоцитами (рис. 4.122, А). Функція вільних рецепторів, наприклад епідермісу, пов'язана зі сприйняттям больових і температурних подразнень. Вільні нервові закінчення можуть у вигляді кошика обплітати волосяні фолікули. Реєструючи зміщення у просторі окремих волосків, вони відіграють роль механорецепторів.

У базальному шарі багатошарового епітелію локалізовані поодинокі чутливі епітеліоцити, так звані дотикові клітини Меркеля. Ці електронно-прозорі клітини зі сплющеними ядрами містять у цитоплазмі осміюфільні гранули. До базальної частини клітин Меркеля прилягають чутливі нервові закінчення. При цьому утворюються так звані дотикові меніски (рис. 4.112, Б), які виконують функцію механорецепції.

Чутливі нервові закінчення у складі сполучної тканини поділяються на некапсульовані та капсульовані рецептори, а також нервово-сухожильні веретена. У капсульованих рецепторах нервові закінчення звичайно оточені нейролемоцитами і допоміжними елементами сполучнотканинного походження. Серед капсульованих рецепторів залежно від будови розрізняють плас-

тинчасті тільця Пачіні, цибулиноподібні тільця Гольджі–Маццоні, дотикові тільця Мейснера, кінцеві колби Краузе.

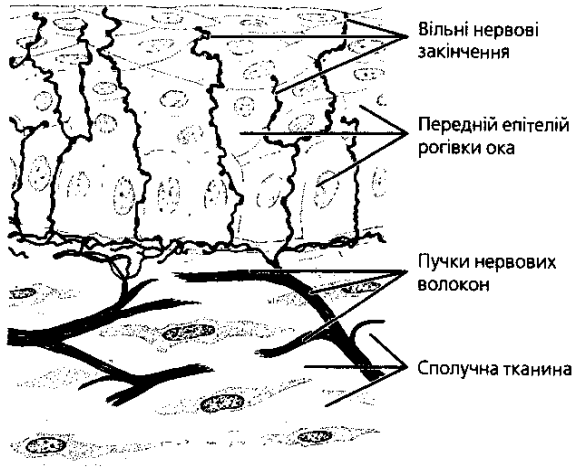
Будова пластинчастого тільця Пачіні показана на рис. 4.122, В, 4.123, А. Це утвір овальної форми з розмірами близько 0,5x2 мм. Навколо розгалужень нервового закінчення, яке втратило мієлінову оболонку, скупчення видозмінених нейролемоцитів утворює внутрішню колбу. Навкруги внутрішньої колби концентричні нашарування колагенових волокон і сплющених клітин фібробластичного ряду формують так звані пластинки, від яких походить назва пластинчастого тільця. Пластинки утворюють зовнішню колбу пластинчастого тільця. Тілець багато у сполучній тканині всіх внутрішніх органів, а також у глибоких шарах дерми. Вони сприймають зміни тиску. Цибулиноподібні тільця Гольджі–Маццоні менші, ніж тільця Пачіні, мають тоншу капсулу і відносно велику внутрішню колбу. Локалізуються у шкірі, серозних та слизових оболонках, виконують функції барорецепції. Різновидом пластинчастих тілець дерми є тільця Руффіні (рис. 4.122, Г), які є рецепторами відчуття постійного тиску. Тільця Руффіні особливо чисельні у ділянці підошви стопи.

Дотикові тільця Мейснера (рис. 4.122, Д, 4.123, Б) знаходяться у сосочковому шарі дерми. Це овальні утвори з розмірами близько 50x100 мкм. В середині дотикового тільця у вигляді пологої спіралі, спрямованої до поверхні шкіри, лежать нервові закінчення. У складі тільця Мейснера нервове волокно втрачає мієлінову оболонку і контактує з клітинами нейроглії. Сполучнотканинна капсула дотикового тільця Мейснера утворена циркулярними нашаруваннями колагенових волокон. Останні можуть заповнювати простори між нейролемоцитами і нервовими закінченнями. Дотикові тільця забезпечують тактильну чутливість.

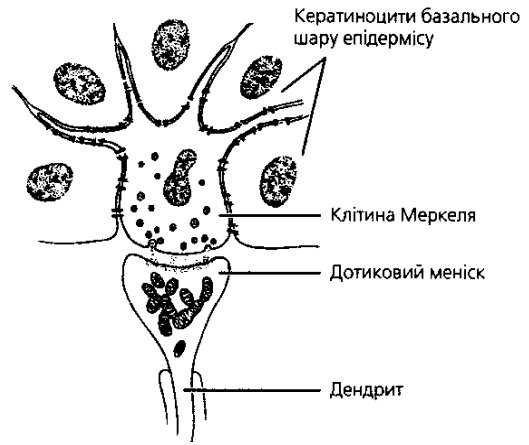
Кінцеві колби Краузе (рис. 4.122, Е) локалізуються у кон'юнктиві ока, сполучній тканині язика та зовнішніх статевих органів. Характерна особливість їх — дуже тонка сполучнотканинна капсула. Мієлінове нервове волокно, входячи в капсулу, втрачає мієлінову оболонку і закінчується колбоподібним розширенням або може галузитися, утворюючи систему безмієлінових нервових закінчень. Вважають, що колби Краузе забезпечують холодову чутливість.

Нервово-сухожильні веретена (сухожильні органи Гольджі) (рис. 4.122, Є) утворені товстими (діаметром близько 15 мкм) мієліновими волокнами, які, підходячи до колагенових волокон сухожилля, гублять мієлінову оболонку і дають численні розгалуження, що обплітають сухожильні пучки. Нервово-сухожильні веретена вважають механорецепторами, які сприймають взаємне зміщення колагенових волокон і зміну їхнього положення щодо прилеглих тканин.

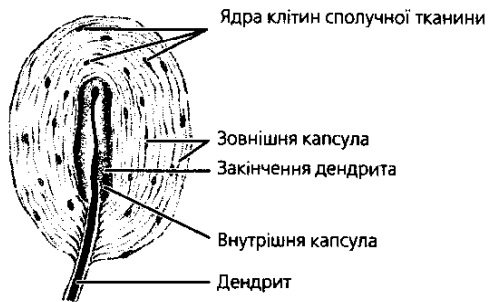
У м'язовій тканині чутливі нервові закінчення утворюють нервово-м'язові веретена, які сприймають зміну довжини м'язового волокна і швидкість цієї зміни (рис. 4.122, Ж). Кожне веретено складається з 10–12 тонких коротких посмугованих м'язових волокон, оточених сполучнотканинною внутрішньою



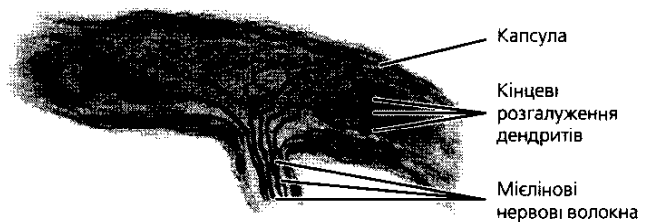
A ВІЛЬНІ НЕРВОВІ ЗАКІНЧЕННЯ (больова чутливість)



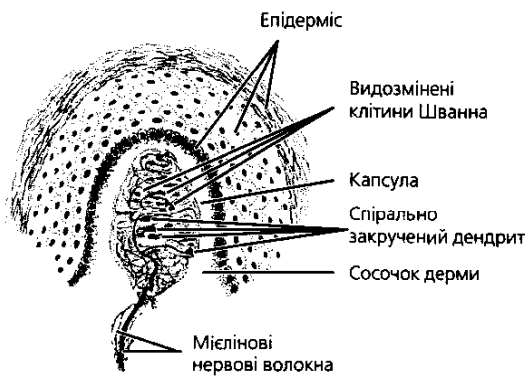
Б ТІЛЬЦЕ МЕРКЕЛЯ (дотикова чутливість)



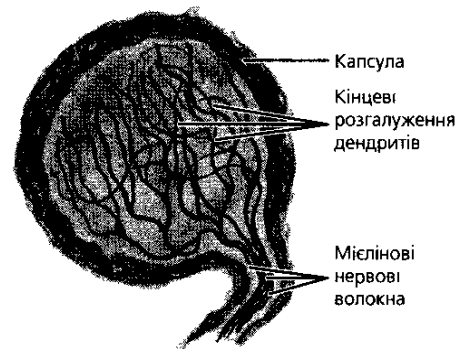
B ТІЛЬЦЕ ПАЧІНІ (відчуття тиску)



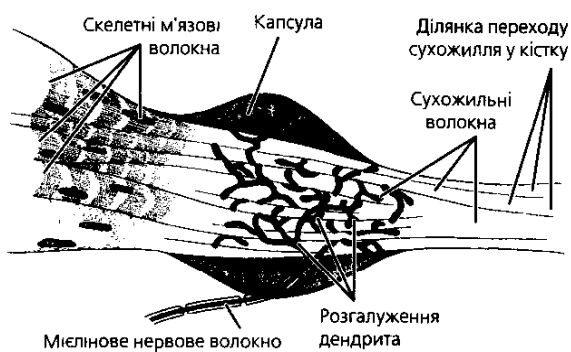
Г ТІЛЬЦЕ РУФФІНІ (механорецепція)



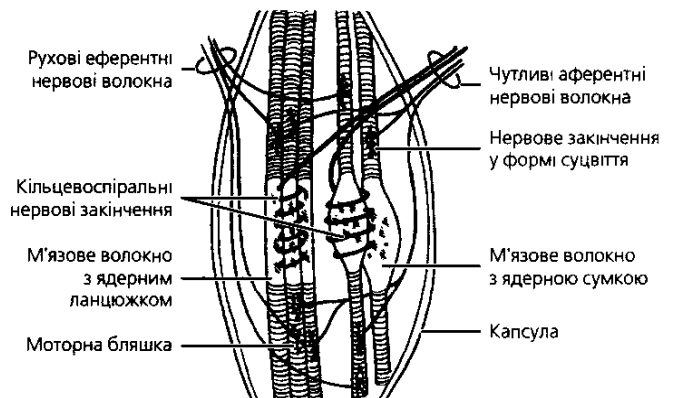
Д ТІЛЬЦЕ МЕЙСНЕРА (дотикова чутливість)



Е КОЛБА КРАЗЕ (температурна чутливість)



Є СУХОЖИЛЬНИЙ ОРГАН ГОЛЬДЖІ (пропріорецепція натягу сухожиль)



Ж НЕЙРОМ'ЯЗОВЕ ВЕРЕТЕНО (пропріорецепція м'язових скорочень)

Рис. 4.122. Різновиди чутливих нервових закінчень (схематичне відтворення, масштаб не збережено)

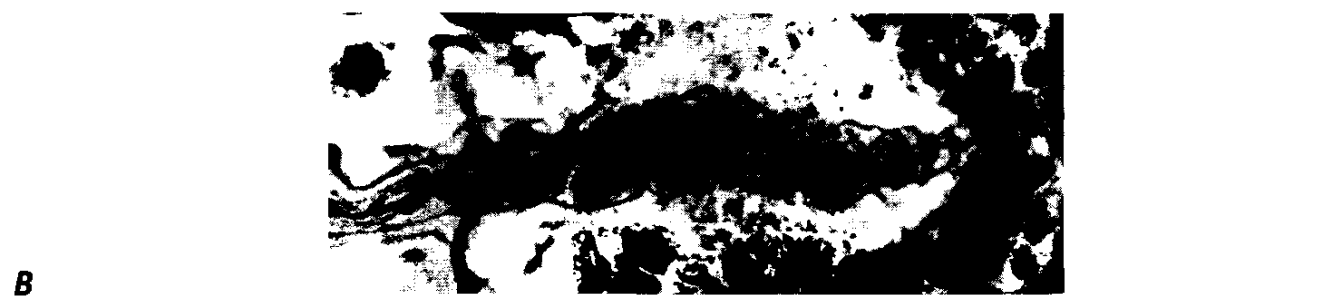
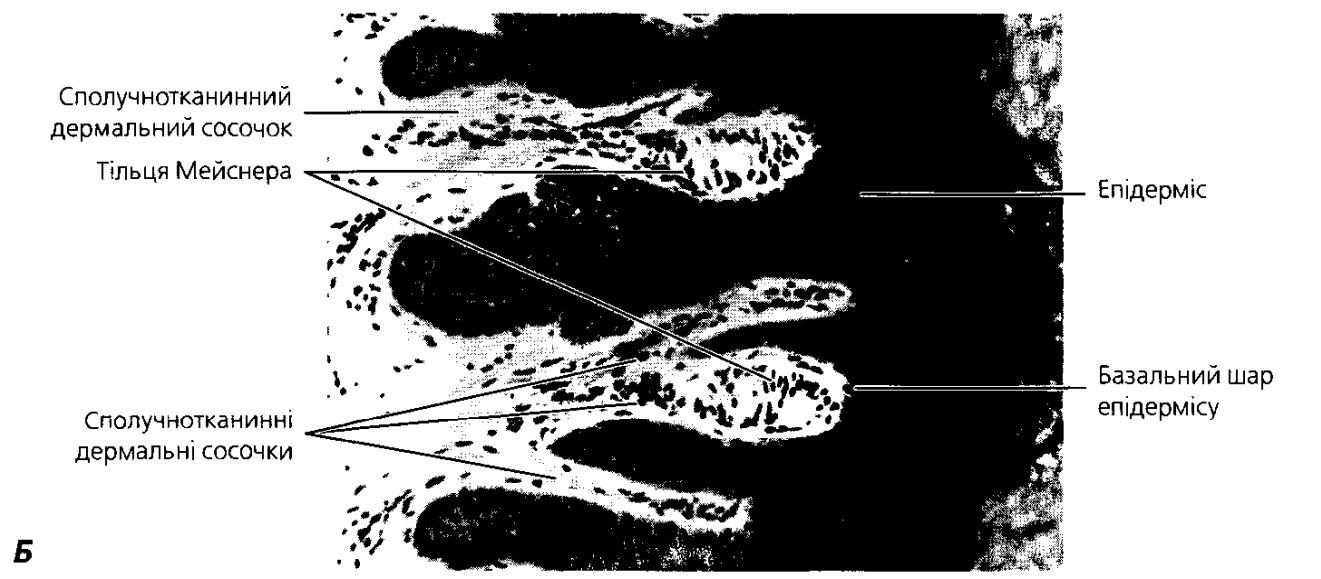
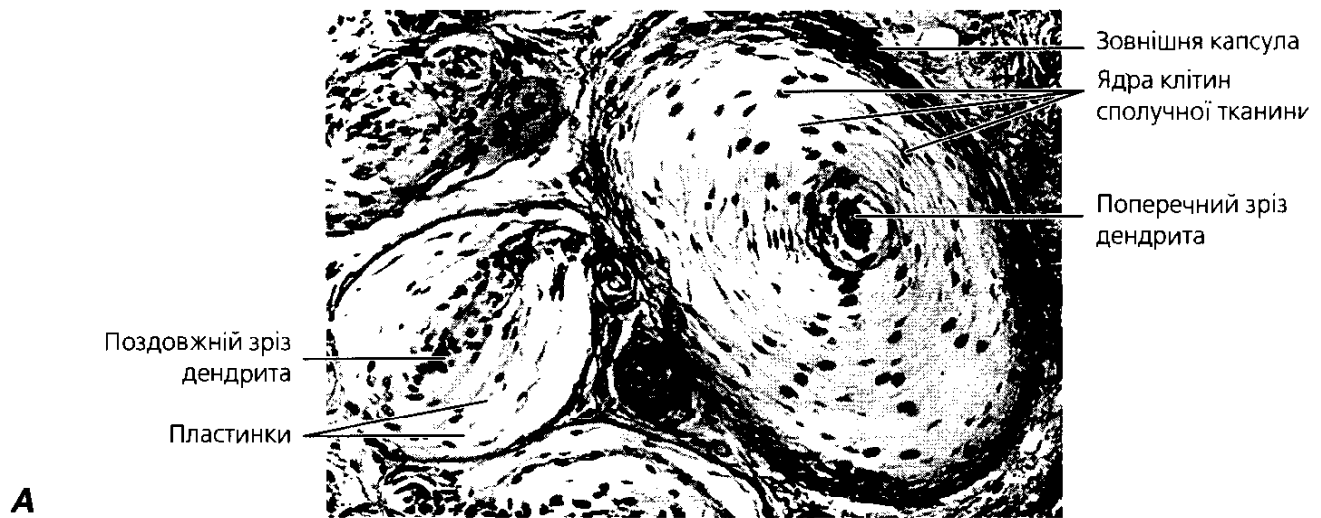


Рис. 4.123. Світлова мікроскопія чутливих нервових закінчень: **A** – тільце Пачіні, $\times 280$; **B** – тільця Мейснера, $\times 200$; **V** – дотикове тільце головки прутня, $\times 800$; **G** – дотикове тільце ниткоподібних сосочків язика, $\times 600$

капсулою. Ці волокна мають назву внутрішньоверетенних (інтрафузальних) волокон. Зовні сполучнотканинна капсула оточена посмугованими м'язовими волокнами, з яких формується зовнішня капсула нервово-м'язового веретена. На кінцях внутрішньоверетенних м'язових волокон є скоротливі міофібрили. Центральна нескоротлива частина цих волокон належить до власне рецепторного апарату нервово-м'язового веретена.

Серед внутрішньоверетенних м'язових волокон розрізняють волокна з ядерною сумкою і з ядерним ланцюжком. Волокна з ядерною сумкою у своїй центральній частині містять велику кількість ядер. Волокна з ядерним ланцюжком удвічі тонші й коротші від волокон з ядерною сумкою. Їхні ядра розміщені у вигляді ланцюжка вздовж рецепторної ділянки. Нервово-м'язове веретено має два типи нервових волокон. Діаметр первинних волокон 17 мкм. Вони утворюють так звані кільцево-спіральні закінчення навколо обох різновидів внутрішньоверетенних м'язових волокон. Кільцево-спіральні закінчення сприймають зміну довжини м'язового волокна і швидкість цієї зміни. Вторинні нервові волокна мають діаметр 8 мкм. З обох боків від кільцево-спірального закінчення вони утворюють нервові закінчення у формі суцвіття, які реєструють зміну довжини м'язового волокна.

Ефектори (*effectores*) утворені закінченнями аксонів нервових клітин. Розрізняють ефектори двох типів – рухові і секреторні. Рухові нервові закінчення у скелетних м'язах утворені терміналами аксонів нейронів рухових ядер передніх рогів спинного мозку або моторних ядер головного мозку. При наближенні до м'язового волокна мієлінове нервове волокно губить свою оболонку, його осьовий циліндр розгалужується і разом з плазмолемою міосимпласта втоплюється у м'язовому волокні (див. ілюстрації до розділу "М'язові тканини"). У цій ділянці виникає аксом'язовий синапс, де аксолема відіграє роль пресинаптичної мембрани, а сарколема м'язового волокна є постсинаптичною мембраною. Ширина синаптичної щілини складає близько 50 нм. У складі синаптичних пухирців у термінальних розгалуженнях аксона нагромаджується ацетилхолін. Під час збудження нервового волокна ацетилхолін вивільнюється із синаптичних пухирців, переходить через пресинаптичну мембрану, синаптичну щілину і, зв'язуючись із холінорецепторами на поверхні постсинаптичної мембрани, служить хімічним сигналом для збудження м'язового волокна.

Рухові нервові закінчення у гладкій м'язовій тканині мають дещо простішу будову: окремі нервові закінчення утворюють на поверхні гладком'язових клітин характерні розширення (варикози), де у складі синаптичних пухирців нагромаджується ацетилхолін або адреналін. Подібні кінцеві потовщення, або варикозні розширення, у яких нагромаджується переважно ацетилхолін, описані й у місцях контакту аксонів з секреторними клітинами.

Міжнейронні синапси (*synapses interneuronales*) – особлива форма міжклітинних зв'язків, характерна для нервової тканини. Класифікація, морфологія і функція синапсів розглянуті у розділі "Нервова тканина".

Автономна (вегетативна) нервова система регулює діяльність органів травної системи, тиск крові, пото- і сечовиділення, температуру тіла, процеси, пов'язані з обміном речовин, ростом і розмноженням. Вегетативна нервова система включає центральні відділи, утворені ядрами головного і спинного мозку, і периферійні, до яких належать нервові вузли, стовбури і сплетення. Виходячи з функціональних ознак, вегетативну нервову систему поділяють на дві частини – симпатичну і парасимпатичну, які загалом протилежно діють на відповідні органи і системи організму. Крім означених частин у складі вегетативної нервової системи розрізняють ще так звану метасимпатичну нервову систему, яка включає інтрамуральні мікроганглії внутрішніх органів – травного каналу, дихальної системи, серця, нирок. Мікроганглії мають значну ступінь самостійності в регуляції функції означених органів, не контролюючись у фізіологічних умовах центральними ланками вегетативної і соматичної нервової системи.

Ядра центрального відділу вегетативної нервової системи розташовані у середньому, довгастому і спинному мозку (в грудних, поперекових та крижових сегментах останнього) (рис. 4.124). До симпатичної нервової системи належать вегетативні ядра бічних рогів грудного і верхньоперекових сегментів спинного мозку, до парасимпатичної – вегетативні ядра III, VII, IX, X пар черепних нервів і ядра крижових сегментів спинного мозку. Ядра центральних відділів вегетативної нервової системи побудовані з мультиполярних асоціативних нейронів. Аксони цих клітин у складі передніх корінців спинного мозку або черепних нервів виходять за межі центральних відділів і контактують з нейронами вегетативних вузлів, дендрити утворюють синапси з аксонами псевдоуніполярних нейронів спинномозкових вузлів або асоціативних нейронів спинного мозку. Вузли (ганглії) вегетативної нервової системи є як у складі органів, так і за їх межами. Позаорганну локалізацію мають паравертебральні і превертебральні симпатичні ганглії, парасимпатичні ганглії голови. Внутрішньоорганні нервові ганглії (сплетення) містяться у стінках травної трубки, серця, матки, сечового міхура та інших органів. Паравертебральні ганглії розташовані з обох боків хребтового стовпа, утворюючи симпатичні ланцюжки. Превертебральні ганглії включають черевний, верхній та нижній брижові ганглії, які спереду від черевного відділу аорти та його розгалужень утворюють черевне сплетення.

Автономний вузол (автономний ганглії, *ganglion autonomicum*) (рис. 4.125) оточений сполучнотканинною капсулою, від якої всередину вузла врастають прошарки сполучної тканини. Ганглії автономної нервової системи складаються з мультиполярних нейронів, що відрізняє їх від чутливих спинномозкових вузлів, побудованих із псевдоуніполярних нервових клітин. Інша особливість полягає у тому, що нервові клітини автономних гангліїв оточені нервовими волокнами, які на відміну від спинномозкових вузлів не мають середньої локалізації. Кожний нейрон автономного нервового ганглія, як і його відростки, оточений клітинами нейроглії. Дендрити нервових клітин

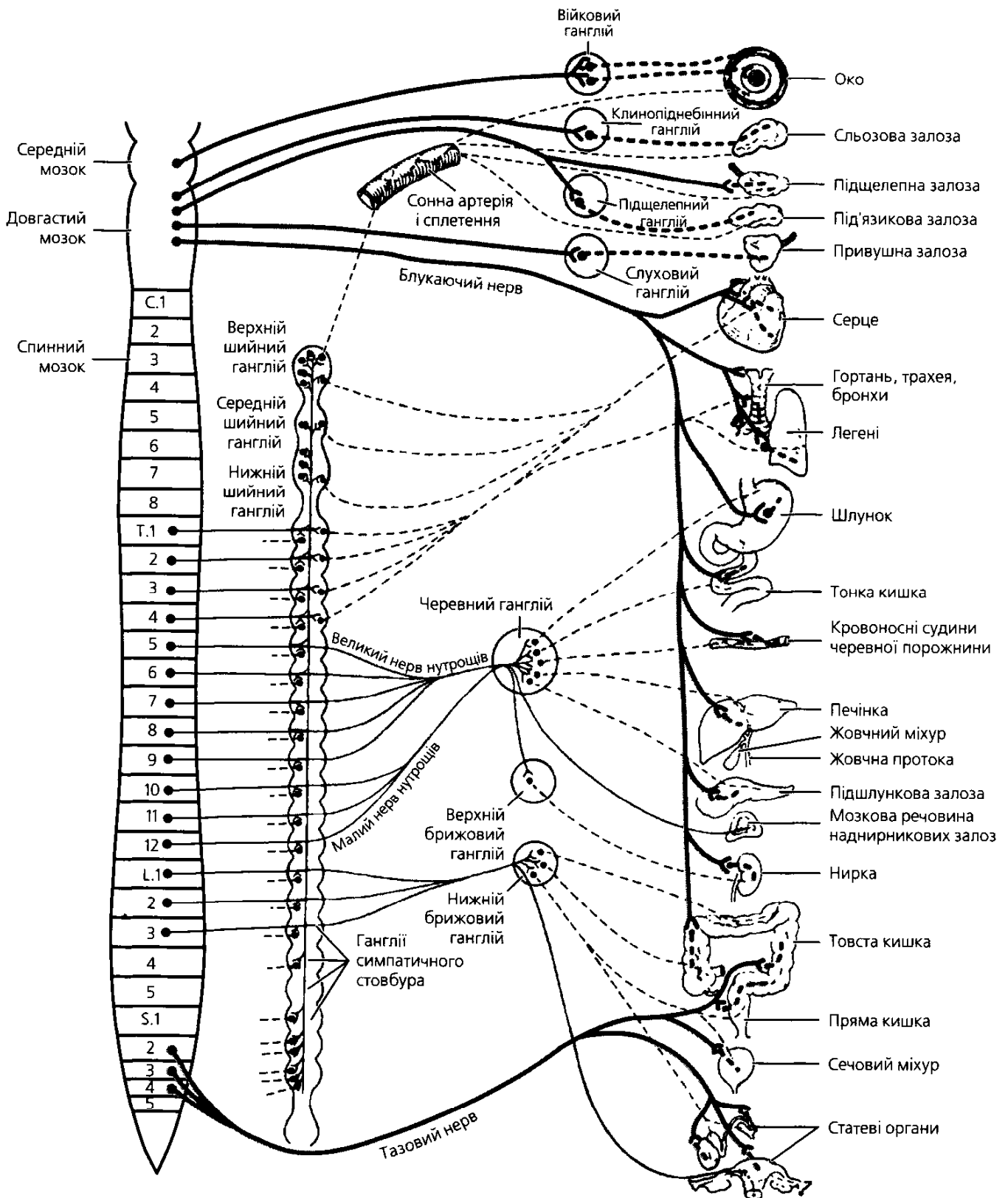


Рис. 4.124. Схема еферентних автономних шляхів та локалізації автономних гангліїв: пре-гангліонарні нейрони зображені суцільними лініями; постгангліонарні нейрони – штриховими лініями; жирними лініями позначені парасимпатичні, тонкими – симпатичні волокна. Для симпатичних гангліїв характерна позаорганна локалізація, для парасимпатичних – внутрішньоорганна (інтрамуральна) локалізація

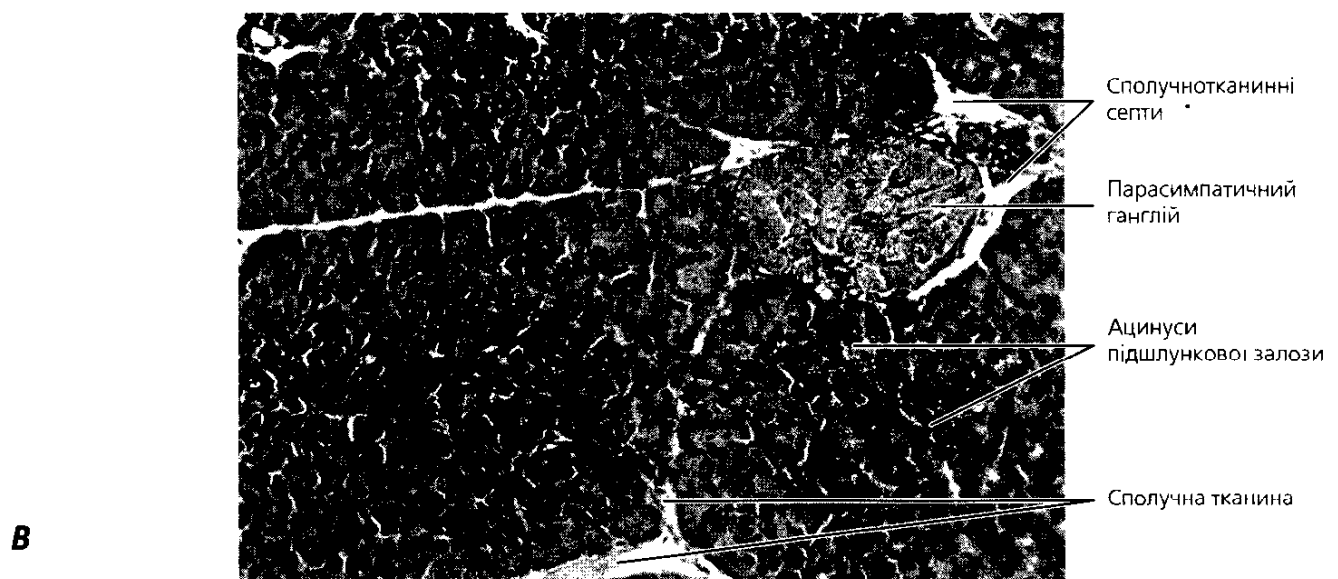
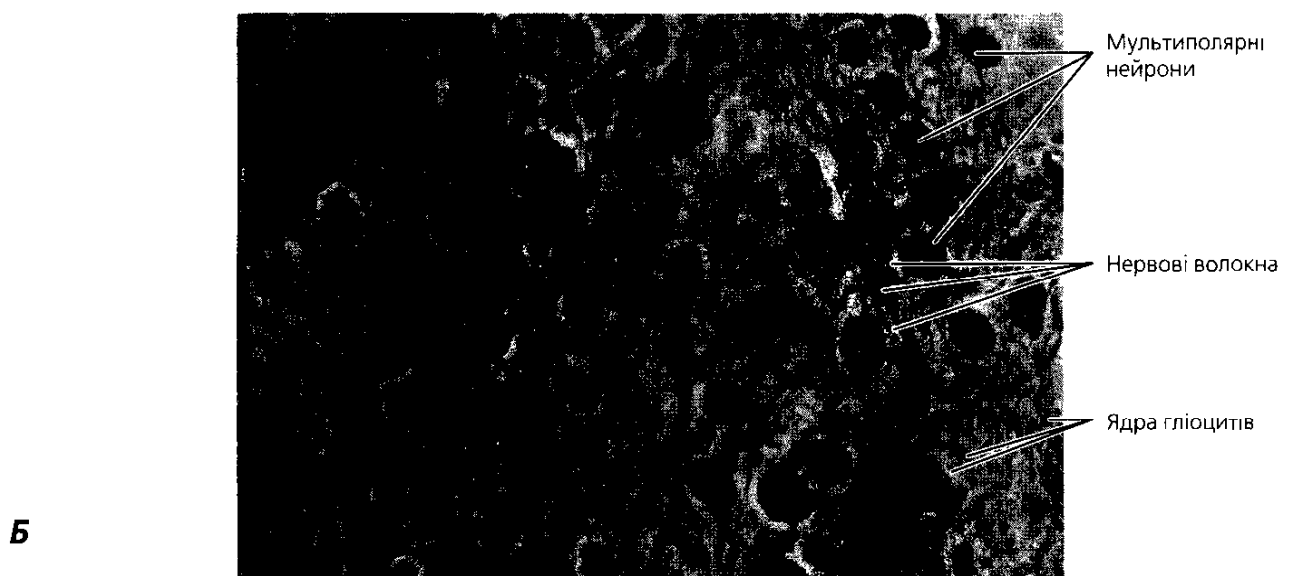


Рис. 4.125. Автономні ганглії: **A** – напівсхематичне відтворення між'язового (Ауербахівського) сплетення у стінці дванадцятипалої кишки, $\times 100$; **Б** – світлова мікроскопія симпатичного ганглію, $\times 160$; **B** – парасимпатичний (інтрамуральний) ганглій підшлункової залози, $\times 160$

вегетативного ганглія сильно галузяться і контактують з відростками нейронів центральних відділів; аксони є переважно безмієліновими і в складі постгангліонарних волокон ідуть до відповідних органів. Частина прегангліонарних волокон, які вступають у вузол, закінчуються безпосередньо на перикаріонах нейронів, утворюючи аксо-соматичні холінергічні синапси. Переважна більшість нейронів автономних гангліїв є холінергічними. У складі симпатичних гангліїв знайдені також дрібні нейрони з короткими відростками, які під дією збуджувальних впливів прегангліонарних волокон виділяють адреналін. Ці клітини формують невеликі групи і відіграють роль внутрішньогангліонарної гальмівної системи.

Ганглії парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи розташовані або біля органа, який вони іннервують, або безпосередньо у ньому. Вузли внутрішньоорганних нервових сплетень крім еферентних нейронів містять також рецепторні та асоціативні клітини місцевих рефлексорних дуг. За морфологічними ознаками у внутрішньоорганних сплетеннях розрізняють три типи нейронів, уперше описаних російським нейрогістологом А.С. Догелем:

- 1) еферентні нейрони з короткими дендритами і довгими аксонами (клітини Догеля I типу);
- 2) аферентні нейрони з довгими дендритами і короткими аксонами (клітини Догеля II типу);
- 3) асоціативні нейрони з дендритами та аксонами середньої довжини, які йдуть до сусідніх клітин вузла або до сусідніх вузлів сплетення (клітини Догеля III типу).

Аксони нервових клітин внутрішньоорганних сплетень надходять до м'язових елементів органа, на поверхні яких вони утворюють варикозні розширення діаметром близько 0,5–2 мкм.

Розвиток спинномозкових гангліїв і гангліїв вегетативної нервової системи відбувається паралельно з розвитком спинного мозку з клітин нервового гребеня, які у вигляді поздовжніх рядів залягають між нервовою трубкою і поверхневою ектодермою. Частина клітин нервового гребеня мігрує у напрямку черевної порожнини, формуючи закладки симпатичних і парасимпатичних гангліїв і мозкової речовини надниркових залоз. Та частина нервових клітин, яка залишається з обох боків нервової трубки, формує гангліозні пластинки. Останні сегментуються, їхні клітинні елементи диференціюються у нейробласти й гліобласти, які перетворюються у нейрони та гліоцити спинномозкових і паравертебральних вузлів.

Терміни для запам'ятовування

1. Спинномозковий вузол. 2. Псевдоуніполярний нейрон. 3. Мантийний гліоцит. 4. Нерв. 5. Епіневрій. 6. Периневрій. 7. Ендоневрій. 8. Нервове закінчення. 9. Рецептор. 10. Екстерорецептор. 11. Інтерорецептор. 12. Пропріорецептор. 13. Терморецептор. 14. Механорецептор. 15. Барорецептор. 16. Ноцицептор. 17. Вільне нервове закінчення. 18. Дотиковий епітеліоцит Меркеля. 19. Капсульоване нервове закінчення. 20. Пластинчасте тільце (Пачіні). 21. Дотикове тільце (Мейснера). 22. Кінцева колба (Краузе). 23. Некапсульоване нервове закінчення. 24. Нервово-сухожильне веретено (Гольджі). 25. Тільце Руффіні. 26. Нервово-м'язове веретено. 27. Внутрішньоверетенне м'язове волокно. 28. Волокно з ядерною сумкою. 29. Волокно з ядерним ланцюжком. 30. Кільцево-спіральне (первинне) нервове закінчення. 31. Нервове закінчення (вторинне у формі суцвіття). 32. Ефектор. 33. Аксом'язовий синапс. 34. Вегетативна (автономна) нервова система. 35. Симпатична нервова система. 36. Парасимпатична нервова система. 37. Метасимпатична нервова система. 38. Вегетативний (автономний) ганглії. 39. Нервовий гребінь. 40. Гангліозна пластинка.

4.10. ОРГАНИ ЧУТТЯ

Органами чуття називають спеціалізовані органи, через які нервова система отримує подразнення із зовнішнього і внутрішнього середовищ і сприймає ці подразнення у вигляді відчуттів. Інформація, що надходить від органів чуття, є джерелом наших уявлень про навколишній світ. Органів чуття є п'ять: **дотику, смаку, нюху, слуху і рівноваги, зору**. За визначенням І.П. Павлова, органи чуття є периферійними частинами аналізаторів. Аналізатори – складні нейродинамічні системи, аферентні відділи рефлекторних дуг, які здійснюють зв'язок центральної нервової системи із зовнішнім і внутрішнім середовищем. Кожен аналізатор має периферійну частину, де сприймаються подразнення, – це власне і є органи чуття; проміжну – це провідні шляхи і підкіркові утвори, що передають нервові імпульси; центральну – це кора великого мозку, де відбувається остаточний аналіз і синтез сприйнятого відчуття.

Класифікація органів чуття. За походженням і будовою органи чуття поділяються на три основні типи. До першого типу належать органи зору і нюху. Їхні рецепторні клітини, які називають нейросенсорними, або первинно-чутливими, розвиваються з ембріональної нервової пластинки. До другого типу належать органи смаку, слуху і рівноваги, сприймаючими елементами яких є спеціалізовані епітеліальні клітини (сенсорно-епітеліальні). Від них трансформоване подразнення передається нервовим клітинам. Такі органи чуття названі вторинно-чутливими. Ці органи в ембріогенезі розвиваються зі спеціальних потовщень ектодерми, так званих плакод. До третього типу органів чуття, які не мають чіткої органної будови, належать чутливі (капсульовані і некапсульовані) нервові закінчення, а також окремі клітини, які є периферійними частинами відповідних аналізаторів (тиску, дотику).

Нижче розглянуто будову та гістофізіологію органів зору, слуху і рівноваги. Детальну характеристику інших органів чуття подано в інших розділах підручника: органу смаку – в розділі “Ротова порожнина. Язик”; органу нюху – в розділі “Система органів дихання. Носова порожнина”; органу дотику – в розділі “Периферійна нервова система. Рецептори”.

Орган зору

Орган зору, за визначенням В. П. Філатова, є найдорогоціннішим із усіх органів чуття. Він дає нам 60–80% усієї інформації про навколишній світ. **Око (*oculus*)** є периферійною частиною зорового аналізатора. Побудоване око з очного яблука та допоміжних частин, до яких належать повіки, м'язи очного яблука і слезовий апарат.

Очне яблуко (*bulbus oculi*) (рис. 4.126) має не зовсім правильну кулясту форму, діаметр 24 мм. Воно розташоване у передній частині очної ямки, або орбіти. Між оком і кістковою стінкою орбіти знаходяться жир, сполучна тканина, зв'язки, м'язи і слезова залоза. Око підвішене на зв'язках так, що

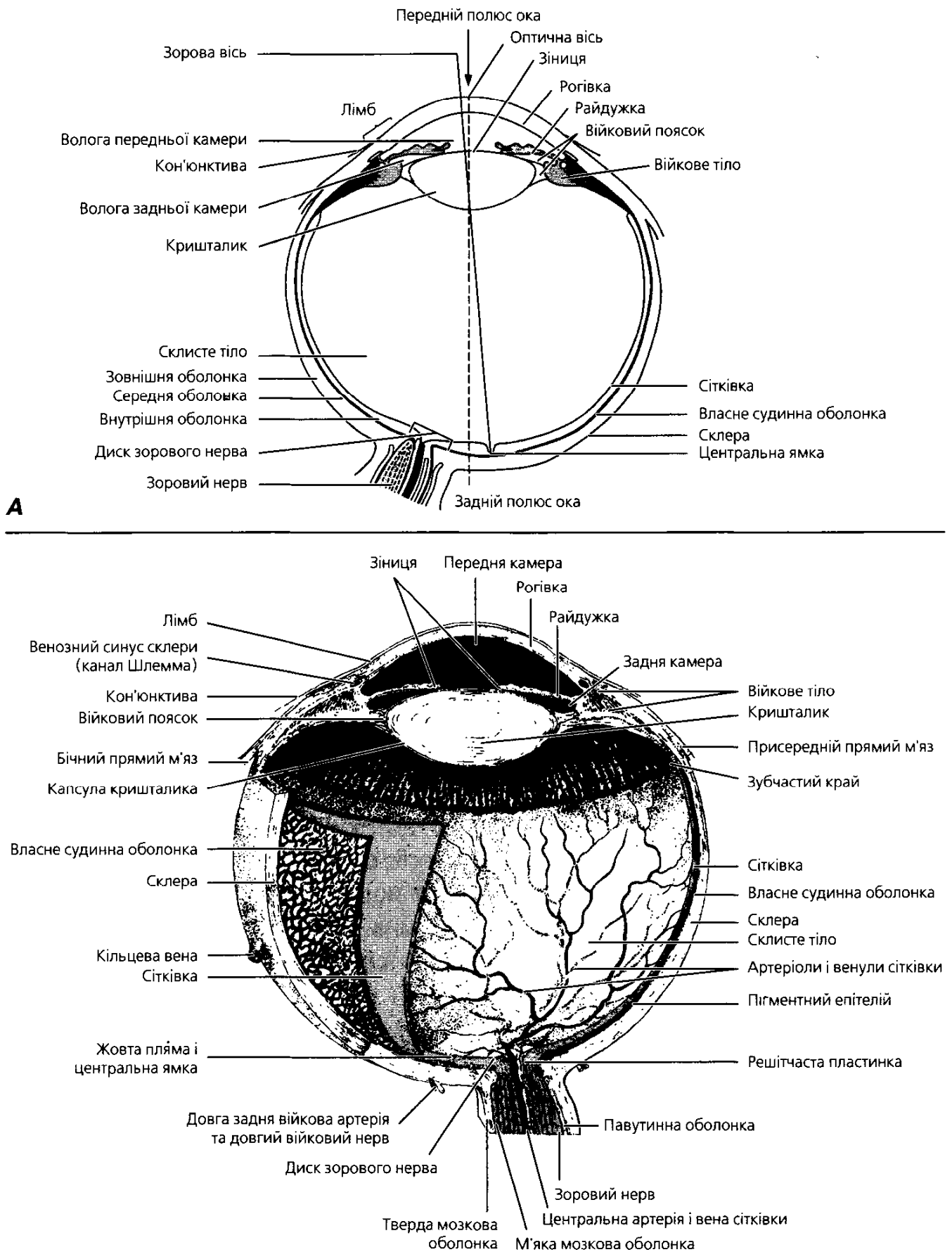


Рис. 4.126. Очне яблуко: **А** – схема будови з відтворенням основних структурних компонентів та оптичних осей: горизонтальний зріз правого ока людини; **Б** – об'ємна реконструкція лівого ока: горизонтальна проекція

довільні м'язи, локалізовані в орбіті, можуть зміщувати його вниз, догори і збоку вбік. Стінка очного яблука утворена трьома оболонками – зовнішньою, середньою та внутрішньою. Зовнішня, фіброзна, оболонка складається із двох частин – непрозорої білкової оболонки, **склери**, яка оточує очне яблуко, становлячи 5/6 його поверхні, і прозорої **рогівки**, яка вкриває передній полюс очного яблука (1/6 частина поверхні). У рогівку склера переходить поступово – спочатку внутрішні і середні шари, потім зовнішні. Місце переходу називається **лімбом**. Середня (судинна) оболонка складається із трьох частин – **власне судинної оболонки, війкового (циліарного) тіла та райдужки**. Внутрішня (сенсорна) оболонка має назву **сітківки**. У ній розрізняють три частини: зорову, райдужну і війкову. Найскладнішою за будовою і найважливішою за функцією є зорова частина сітківки. Райдужна і війкова частини фактично є внутрішнім шаром війкового тіла та райдужки, які разом називають ще сліпою сітківкою.

Усередині очного яблука містяться **кришталік, склисте тіло** і порожнини – камери ока, заповнені так званою **водянистою вологою**. Розрізняють **передню камеру**, яка займає простір між рогівкою і райдужкою, і **задню камеру** – простір між райдужкою, війковим пояском і кришталіком.

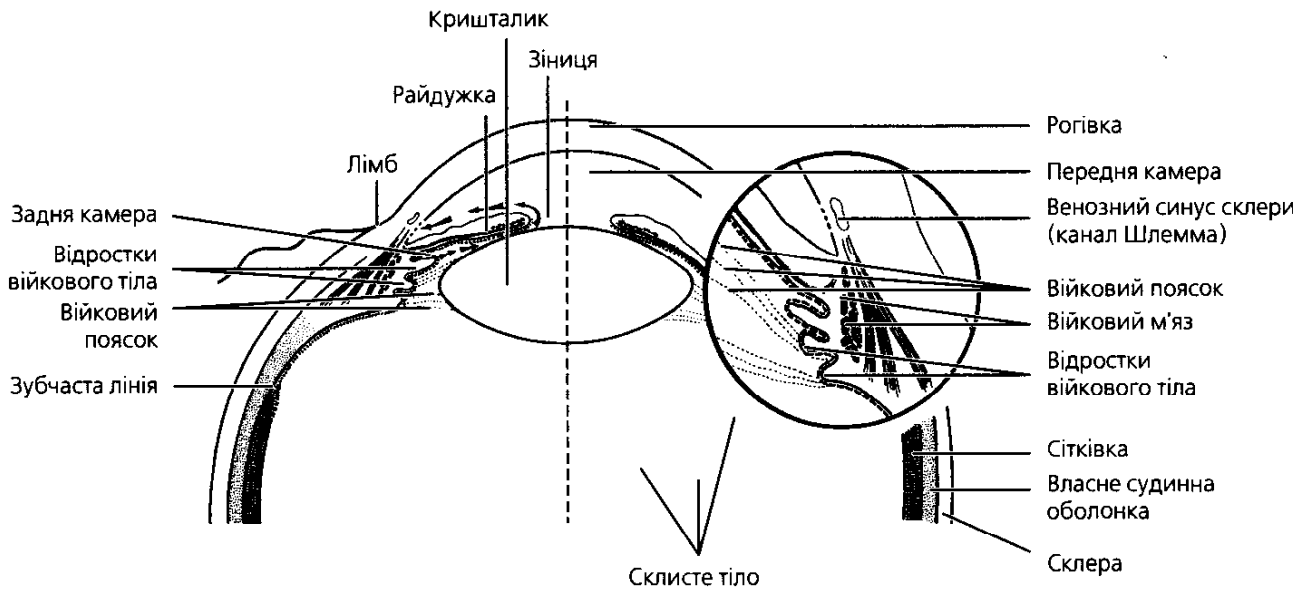
Очне яблуко має три основні функціональні апарати:

1) діоптричний, або світлозаломлювальний, до якого належать усі прозорі (оптичні) середовища і через які проходить світло, перш ніж дійде до сітківки; включає рогівку, вологу передньої камери ока, кришталік, склисте тіло;

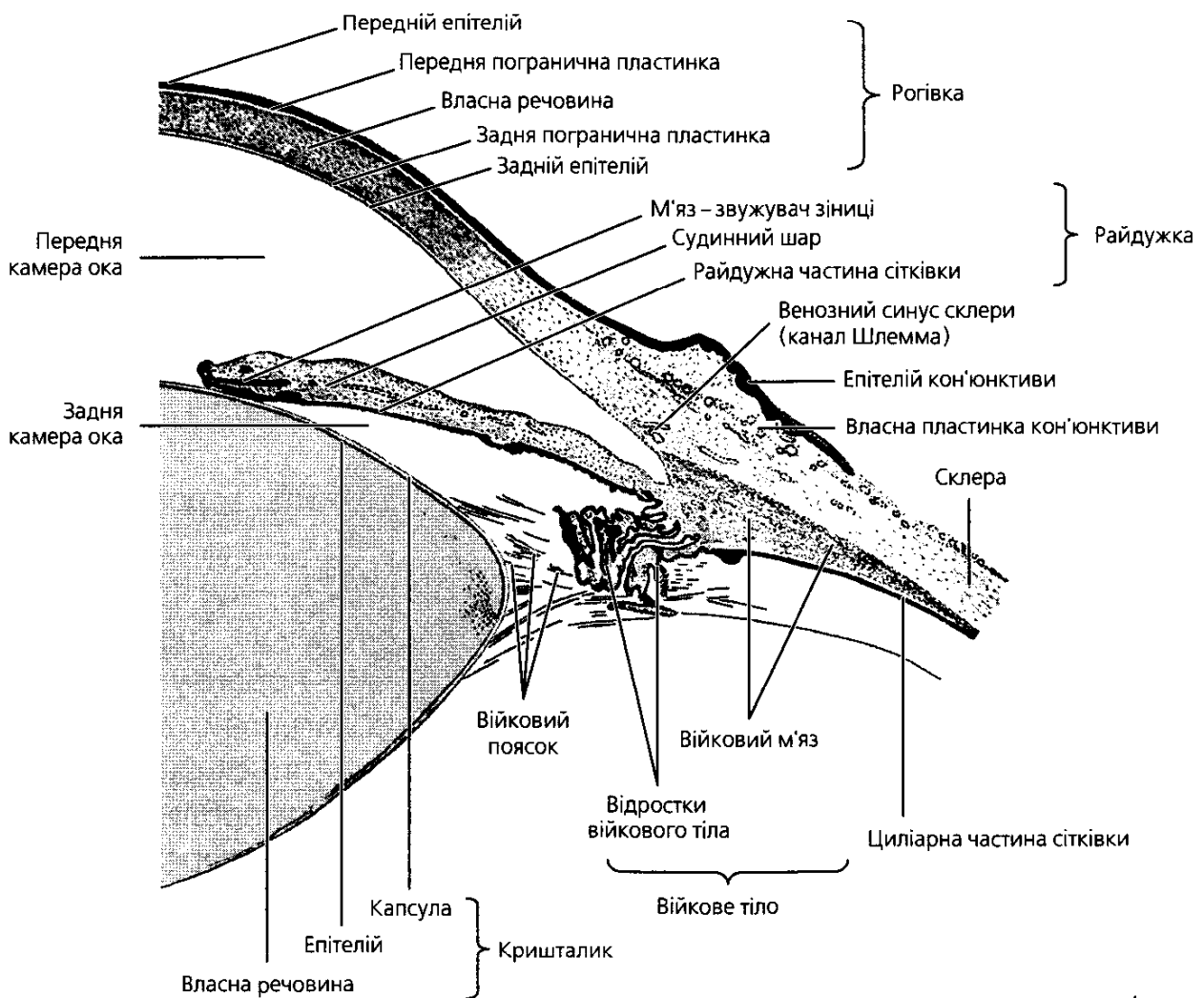
2) акомодацийний, який забезпечує зміну форми і заломлювальної сили кришталіка і фокусування зображення предметів на сітківці, а також пристосування ока до освітлення різної інтенсивності; до нього належать війкове тіло з війковим пояском і райдужка;

3) рецепторний, або фотосенсорний, до якого належить зорова частина сітківки.

Білкова оболонка (склера, sclera) (рис. 4.126, 4.127) – це щільна сполучнотканинна оболонка, яка виконує захисну та опорну функції. Товщина задньої частини білкової оболонки становить 0,3–0,4 мм, поблизу рогівки – 0,6 мм. Утворена склера з пластинок, побудованих з колагенових волокон та орієнтованих паралельно до поверхні ока, між якими містяться фібробласти й еластичні волокна. У глибоких шарах білкової оболонки поблизу виходу зорового нерва локалізуються численні меланоцити. У ділянці переходу в рогівку в білковій оболонці містяться невеликі порожнини неправильної форми, які сполучаються між собою та утворюють **венозну пазуху** склери (або так званий **канал Шлемма**). У куті між рогівкою і райдужкою, з якою контактує внутрішня поверхня склери, розташована **гребеняста зв'язка**. Ця ділянка разом з венозною пазухою склери забезпечує відплив рідини з передньої камери ока. Передня поверхня білкової оболонки вкрита кон'юнктивою. З прилеглими тканинами очної ямки білкова оболонка сполучається пухкою, багатою на судини епісклеральною тканиною.



A



B

Рис. 4.127. Кут ока: **A** – схема передньої частини очного яблука: стрілки у лівій половині показують напрямком переміщення водянистої вологи, права половина ілюструє деталі будови війкового тіла; **B** – напівсхематичне відтворення препарату кута ока людини, × 15

Рогівка (cornea) (рис. 4.126, 4.127) – це продовження білкової оболонки. Завдяки особливій будові та хімічному складу рогівка є прозорою. Її товщина у центрі становить 0,8–0,9 мм, на периферії – 1,1 мм. Показник заломлення – 1,37. У рогівці розрізняють п'ять шарів.

Перший, зовнішній, шар утворений багатошаровим плоским незроговілим епітелієм товщиною до 50 мкм, містить численні нервові закінчення, які зумовлюють рефлекс рогівки. Поверхня його зволожена секретом слезових та кон'юнктивальних залоз. Він має високу регенераційну здатність, є проникним для рідин і газів. **Передній епітелій** рогівки контактує з багатошаровим плоским епітелієм кон'юнктиви. Базальна мембрана цього епітелію складається з електронно-прозорого та електронно-щільного шарів.

Передня погранична пластинка (мембрана Боумена) розташована під базальною мембраною. Під світловим мікроскопом вона гомогенна, під електронним мікроскопом має фібрилярну будову, діаметр колагенових фібрил становить 20–30 нм. Товщина мембрани Боумена 8–14 мкм.

Власна речовина рогівки складається з 200–250 тонких сполучнотканинних пластинок, які регулярно чергуються і взаємно перехрещуються під кутом. Кожна пластинка утворена пучками колагенових волокон. Між пластинками та у їхньому складі є плоскі клітини, що мають довгі розгалужені відростки. Це різновид фібробластів. Клітини і пластинки занурені в аморфну речовину, багату на кератансульфати, які забезпечують прозорість рогівки. Кровоносні судини тут відсутні. Власна речовина рогівки в ділянці райдужно-рогівкового кута переходить у непрозору склеру.

Задня погранична пластинка (мембрана Десцемета) має товщину 10–14 мкм. Складається з колагенових волокон, занурених в аморфну речовину.

Задній епітелій рогівки – це одношаровий плоский епітелій з висотою клітин 5 мкм і шириною 18–20 мкм, обернений до передньої камери ока.

Власне судинна оболонка (choroidea) середньої оболонки очного яблука локалізується у його задній частині, між склерою і зоровою частиною сітківки, живлення якої забезпечує. У судинній оболонці ока, починаючи іззовні, налічується чотири пластинки:

1) **надсудинна пластинка** межує зі склерою, утворена пухкою сполучною тканиною, яка містить велику кількість меланоцитів;

2) **судинна пластинка** складається з артерій і вен, між якими є пухка сполучна тканина з великою кількістю пігментних клітин, тут також розміщені пучки гладких міоцитів;

3) **судинно-капілярна пластинка** містить гемокапіляри, у тому числі синусоїдного типу, між якими залягають фібробласти;

4) **базальна мембрана (мембрана Бруха)** має товщину 1–4 мкм, розташована між судинною оболонкою і пігментним шаром сітківки, в ній розрізняють три шари – еластичний, волокнистий і власне базальну мембрану.

Війкове (циліарне) тіло (corpus ciliare) (рис. 4.126, 4.127) – це продовження передньої частини судинної оболонки. Війкове тіло поділяється на дві

частини: внутрішню — **війкову корону** і зовнішню — **війкове кільце**. Від війкової корони відходять відростки, а від них — волокна **війкового пояса**, яким кришталик фіксується до війкового тіла. Основну масу війкового тіла крім відростків утворює **війковий**, або **циліарний, м'яз**, який є активною частиною акомодативного апарату ока. Війковий м'яз складається із гладких міоцитів, розміщених у трьох напрямках — меридіанному, радіальному і циркулярному. Між гладком'язовими клітинами пучками розташована пухка сполучна тканина з меланоцитами. Скорочення війкового м'яза розслаблює волокна війкового пояса, внаслідок чого останній перестає натягати капсулу кришталика, який завдяки своїй еластичності стає опуклішим, а його заломлювальна сила зростає.

Війкове тіло і його відростки вкриті війковою частиною сітківки, яка у цій ділянці побудована з двох шарів: одного шару кубічних пігментних епітеліальних клітин і одного шару циліндричного безпігментного епітелію. Безпігментний епітелій зсередини вкритий склоподібною війковою мембраною. Епітеліальні клітини, що вкривають війкове тіло і капіляри, у складі його відростків забезпечують утворення водянистої вологи, яка заповнює камери ока.

Райдужка (iris) (рис. 4.126, 4.127) відходить спереду від війкового тіла і є його продовженням. Райдужка — це забарвлений диск з отвором змінної величини у центрі — **зіницею**. Райдужка розмежовує передню і задню камери ока. У ній розрізняють **війковий край**, яким вона приєднана до війкового тіла, і **зіничний край**, межа між ними проходить на відстані 1,5 мм від краю зіниці (по так званій **зубчастій лінії**). У райдужці розрізняють п'ять шарів:

- 1) **передній епітелій**, утворений плоскими полігональними клітинами, є продовженням епітелію задньої поверхні рогівки;
- 2) **зовнішній пограничний шар** — сполучна тканина, яка містить основну речовину, велику кількість фібробластів і пігментних клітин; різна кількість і локалізація меланоцитів зумовлюють колір очей;
- 3) **судинний шар**, що містить численні судини, які оточені пухкою сполучною тканиною з меланоцитами; у цьому шарі райдужки локалізовані два гладких м'язи — **звужувач** і **розширювач зіниці**; звужувач розміщений у зіничному краю, а розширювач — у війковому краю райдужної оболонки;
- 4) **внутрішній пограничний шар**, за будовою він не відрізняється від зовнішнього;
- 5) **задній пігментний епітелій** є продовженням двошарового епітелію сітківки, який укриває також війкове тіло.

Райдужка функціонує як діафрагма ока, регулюючи за допомогою вищезначених м'язів потік світла, що падає на сітківку.

Сітківка (retina) (рис. 4.126, 4.127, 4.128, 4.129). **Зорова частина сітківки** завдяки наявності фоторецепторних клітин є світлоприймальною оболонкою. Вона займає простір дна очного яблука до так званого зубчастого краю, де переходить у **сліпу сітківку**, що вкриває задню поверхню війкового тіла і райдужки. До зорової частини сітківки прилягає судинна оболонка.

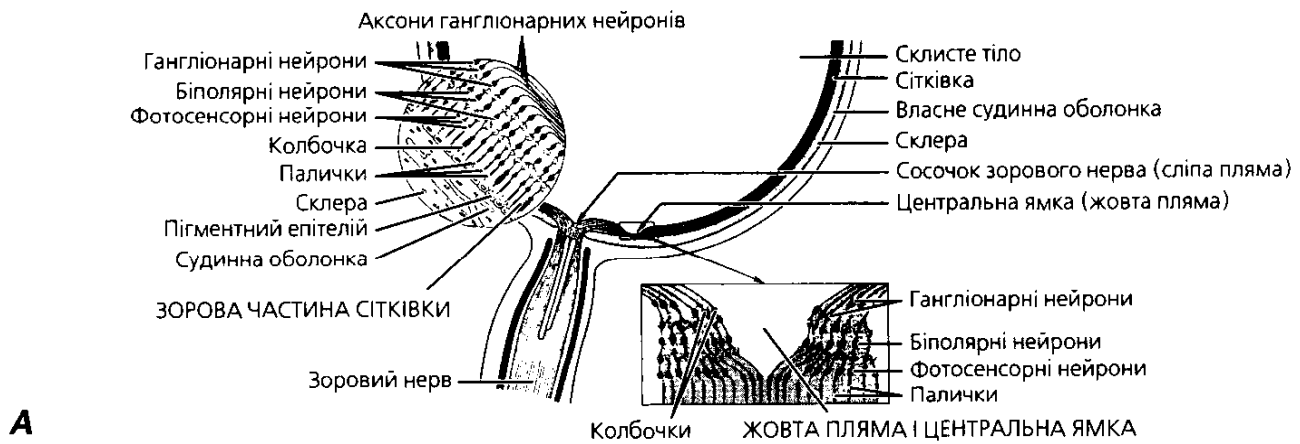
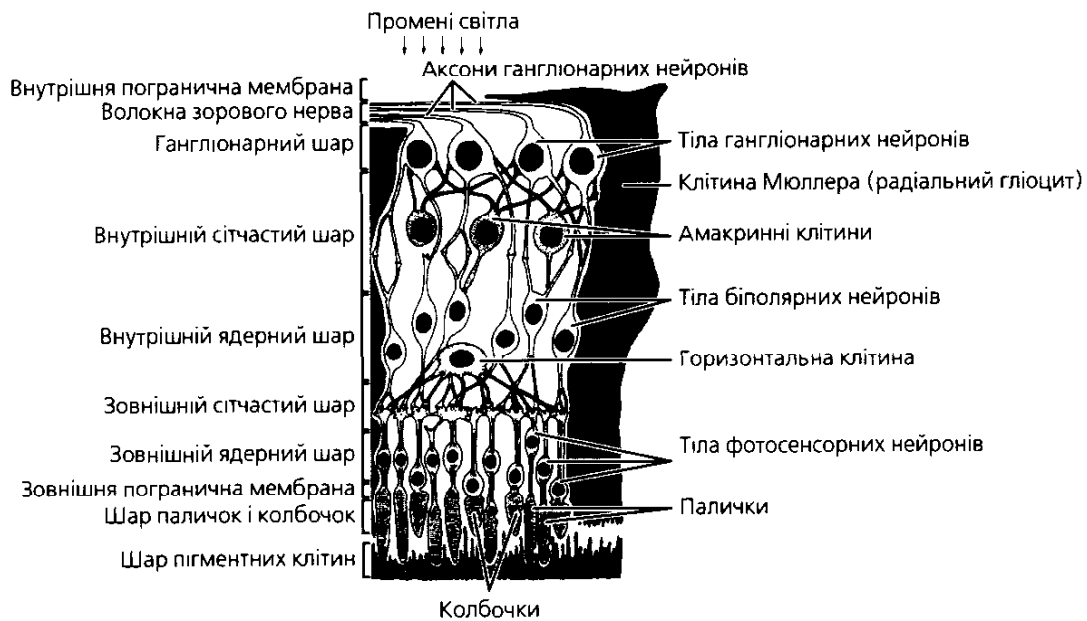
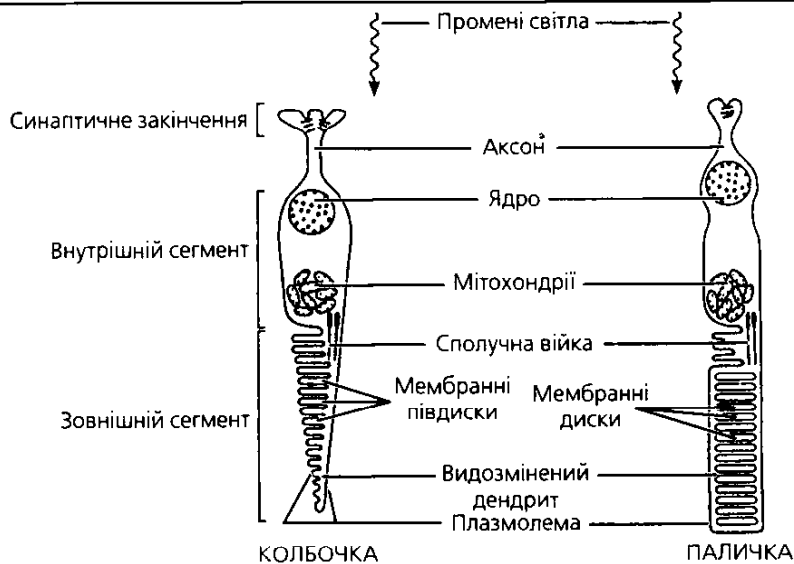
**A****B****B**

Рис. 4.128. Будова сітківки: **A** – горизонтальний зріз правого ока з демонстрацією топографії та морфологічних особливостей жовтої і сліпої плям; **B** – схема клітинної організації зорової частини сітківки (десять шарів) з формуванням тринейронних ланцюгів; **B** – порівняльна морфологія колбочки та палички

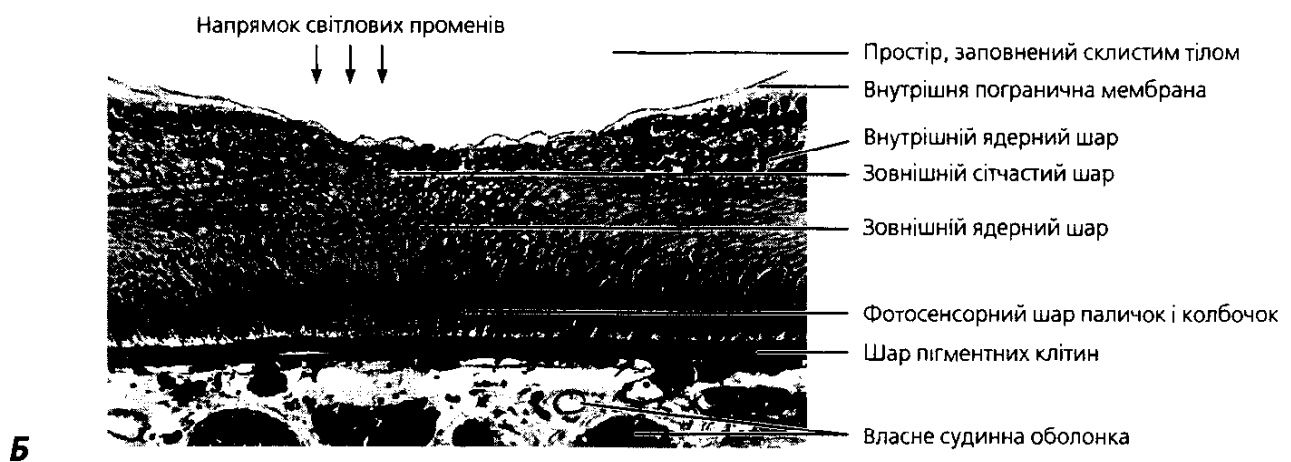
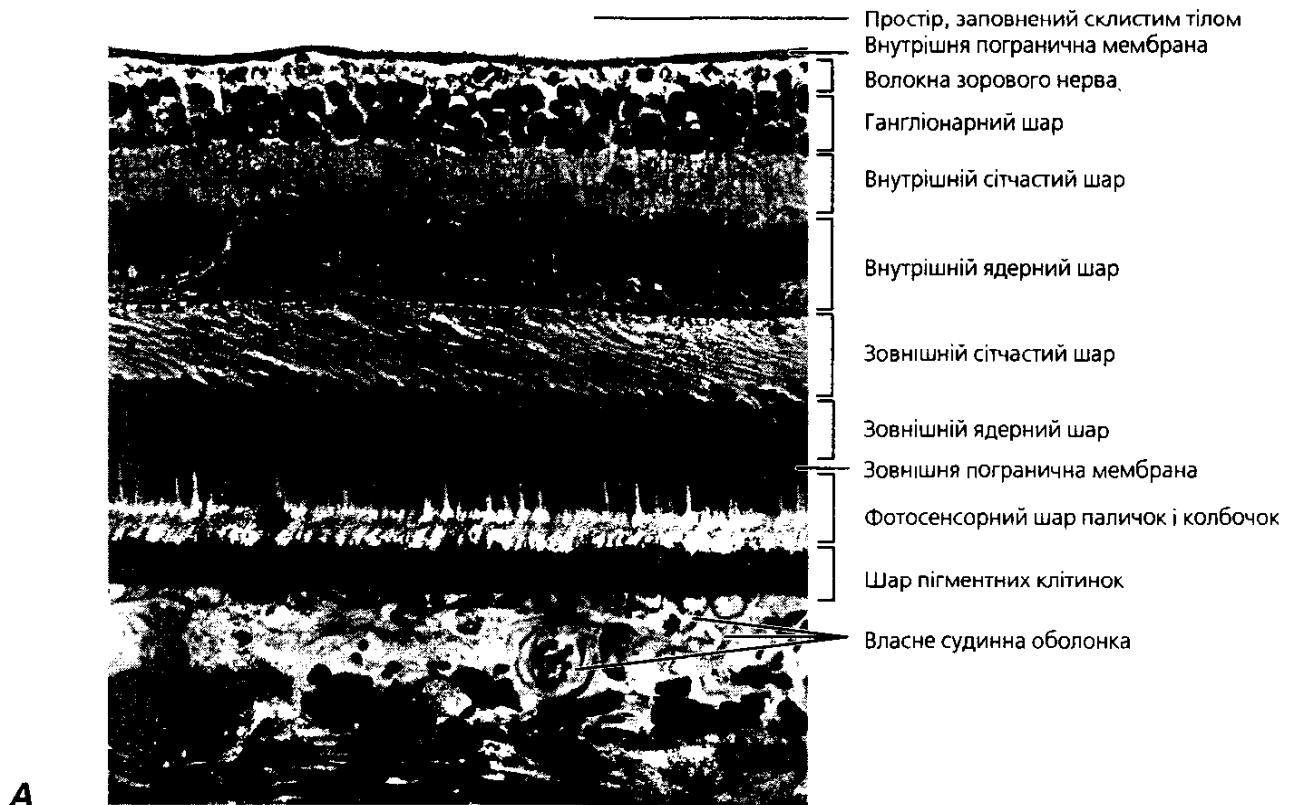


Рис. 4.129. Світлова мікроскопія сітківки, сагітальний зріз: **А** – загальний вигляд зорової частини сітківки (десять шарів), $\times 350$; **Б** – ділянка жовтої плями (центральної ямки) сітківки, $\times 275$; **В** – ділянка сліпої плями (диск зорового нерва), $\times 25$

Побудована сітківка з десяти шарів: пігментного, фотосенсорного, зовнішнього пограничного, зовнішнього ядерного, зовнішнього сітчастого, внутрішнього ядерного, внутрішнього сітчастого, гангліонарного шару нервових волокон та внутрішнього пограничного (рис. 4.128, Б). Усі названі шари сітківки, окрім пігментного, утворені нейронами, три види яких є основними і розташовані у вигляді радіальних ланцюжків, а ще два різновиди нейронів включаються у ланцюг на двох рівнях і є допоміжними. Крім того, у сітківці є також специфічні так звані **радіальні гліоцити**. Нейрони у сітківці розташовані так, що їхні тіла утворюють зовнішній і внутрішній ядерні та гангліонарні шари, а відростки і синаптичні контакти — зовнішній та внутрішній сітчасті шари і шар нервових волокон. Характерним є те, що дендрити усіх трьох нейронів ланцюга обернені назовні, а аксони — всередину очного яблука.

Пігментний шар — зовнішній шар сітківки. Утворений одним шаром пігментних епітеліальних клітин висотою близько 8 мкм. Пігментні клітини лежать на базальній мембрані судинної оболонки і в разі відшарування сітківки завжди лишаються зв'язаними із судинною оболонкою. Зовнішня частина пігментної клітини містить одне-два ядра, від внутрішньої поверхні відходять вісім—десять цитоплазматичних відростків. У цитоплазмі пігментні клітини містять гранули меланіну у формі меланосом, які можуть пересуватися у відростки під час інтенсивного освітлення і повертаються знову до тіла клітини в темноті.

Перший нейрон сітківки є **фотосенсорним біполярним**, видозмінені дендрити якого мають назву паличок (один різновид клітин) і колбочок (другий різновид). Паличками і колбочками фотосенсорні клітини сприймають світлові промені. Палички і колбочки утворюють другий **фотосенсорний шар** сітківки, де вони розміщені між відростками пігментних клітин. Ядерні частини фотосенсорних нейронів утворюють **зовнішній ядерний шар**, а аксони беруть участь в утворенні **зовнішнього сітчастого шару** сітківки.

Палички і колбочки (рис. 4.128, В) побудовані із зовнішнього і внутрішнього сегментів, з'єднаних сполучною війкою. Зовнішній сегмент палички має циліндричну форму і містить велику кількість (до 1000) плоских мембранних дисків товщиною 140 нм і шириною 2 мкм. У мембрані дисків міститься зоровий пігмент **родопсин**, який складається з білка опсину та альдегіду вітаміну А — ретиналю. Зовнішній сегмент колбочки має конічну форму, він ширший і коротший, ніж паличка, і містить півдиски, утворені в результаті інвагінації плазмолемми; один кінець півдисків замкнений, а другий — відкритий. Мембрана півдисків колбочок містить інший зоровий пігмент — **йодопсин**. У сітківці людини існують колбочкові клітини трьох різних типів — чутливі до синього, зеленого і червоного кольорів спектру. Зовнішні сегменти паличок і колбочок є видозміненими дендритами.

Сполучна війка, яка зв'язує сегменти колбочок і паличок, починається у внутрішньому сегменті базальним тільцем. Внутрішній сегмент містить численні мітохондрії, ендоплазматичну сітку, ферментні системи, які забезпечують енергетичний обмін та біосинтез основних компонентів клітини. Внутрішній

сегмент колбочки відрізняється від внутрішнього сегмента палички наявністю так званого еліпсоїда – ліпідної краплі, оточеної скупченням мітохондрій, які щільно прилягають одна до одної.

Паличкових клітин у сітківці людини налічується близько 130 мільйонів, колбочкових – 6–7 мільйонів. Паличкові клітини є апаратом чорно-білого зору в сутінках, а колбочкові – апаратом кольорового денного зору. Під час сприйняття чорно-білого зображення відбувається взаємодія кванта світла з фотосенсорним білком родопсином, вмонтованим у мембрану зовнішнього сегмента паличок сітківки ока. Молекула родопсину складається з трансмембранного поліпептида опсину та хромофора 11-цис-ретиналю. Під час поглинання фотона світла цис-ретиналь ізомеризується у транс-ретиналь і відокремлюється від опсину, внаслідок чого останній змінює свою конформацію. Це, у свою чергу, призводить до закриття натрієвих каналів плазмолемі, її гіперполяризації та генерації потенціалу збудження. Кольоросприйняття забезпечується присутністю у сітківці ока колбочок трьох типів. Фотосенсорний білок йодопсин колбочок першого типу чутливий до променів з довжиною хвилі 700 нм (червоне світло); колбочки другого типу містять білок, чутливий до хвиль довжиною 550 нм (зелений колір), третього типу – до хвиль 400–450 нм (синьо-фіолетова частина спектру). Диски здатні до регенерації. Кожної доби в паличкової клітині вночі, а в колбочковій – удень формується до 80 мембранних дисків. Відпрацьовані диски відокремлюються і фагоцитуються пігментоцитами, кожний з яких за добу фагоцитуює близько 2–3 тисяч дисків. Завдяки наявності у цитоплазмі пігментних клітин ретинальзв'язувального білка вони забезпечують затримку вітаміну А в умовах інтенсивного освітлення і постачання ним фотосенсорних клітин для відновлення родопсину. Крім фагоцитарної функції пігментоцити забезпечують світлову і темнову адаптацію зорових клітин. Кожний зовнішній сегмент палички оточений двома–сімома, а колбочки – 30–40 відсотками пігментоцитів. Коли під час яскравого освітлення меланосоми пересуваються у відростки пігментоцитів, палички видовжуються та екрануються, а колбочки скорочуються і добре освітлюються. У сутінках, коли меланосоми повертаються у тіло пігментоцитів, колбочки видовжуються та екрануються, а палички коротшають і виконують свою функцію.

Гіповітаміноз А спричиняє нікталопію (нічну сліпоту). Ця патологія привернула увагу дослідників до ролі вітаміну А у функції паличок. Пізніше з'ясувалося, що дефіцит вітаміну А призводить також до дегенерації колбочок. Вітамінотерапія сприяє відновленню нормального функціонування сітківки, якщо її розпочали до початку руйнування рецепторів. Відсутність сприйняття окремих кольорів – часткова кольорова сліпота – була вперше описана у кінці XVIII сторіччя англійським фізиком Дальтоном, який сам страждав від цієї патології зору. Виникнення дальтонізму обумовлене відсутністю генів, що кодують синтез окремих пептидних ланцюгів опсину колбочок, у непарній чоловічій X-хромосомі.

Другий нейрон тринейронного ланцюга сітківки має назву **біполярного**. Його ядерна частина розташовується у **внутрішньому ядерному шарі**, денд-

рит утворює синапси з аксонами паличкових і колбочкових клітин у **зовнішньому сітчастому шарі** (кілька паличкових клітин контактує з одним біполярним нейроном, колбочкові ж контактують у співвідношенні 1:1), а аксон розташовується у **внутрішньому сітчастому шарі**, де контактує з дендритом третього нейрона.

Внутрішній ядерний шар сітківки крім біполярних містить ще два різновиди асоціативних (допоміжних) нейронів – горизонтальні та амакринові. **Горизонтальні клітини** надсилають свої відростки у зовнішній сітчастий шар, де вони контактують з аксонами фотосенсорних нейронів. Їхнє збудження зумовлює тимчасову блокаду імпульсів від фоторецепторів і збільшення контрасту зображення. **Амакринові клітини** не мають аксонів. За характером розгалуження і довжиною їхніх відростків розрізняють кілька типів цих нейронів. З урахуванням морфології і продукованих нейропептидів амакринові клітини поділяють на шість підтипів. Амакринові клітини надсилають свої відростки у внутрішній сітчастий шар, де вони виконують функцію, подібну до функції горизонтальних клітин, лише на рівні контакту другого і третього нейронів.

Третій нейрон сітківки має назву **гангліонарного** і є мультиполярним. Це найбільший нейрон сітківки, він має добре розвинену хроматофільну субстанцію. Тіла гангліонарних клітин утворюють **гангліонарний шар** сітківки; дендрити розташовуються у **внутрішньому сітчастому шарі**, утворюючи синапси з аксонами біполярних нейронів, аксони формують **шар нервових волокон**. Нервові волокна сітківки мають радіальний напрямок і сходяться, як спиці в колесі, в одному місці, де утворюють **диск зорового нерва**, або так звану **сліпу пляму** сітківки. Звідси вони виходять з очного яблука у вигляді **зорового нерва**. У ділянці сліпої плями сітківка побудована лише з шару нервових волокон. Усі інші шари тут відсутні, тому ця ділянка не сприймає світлових подразнень.

Латерально від сліпої плями на задньому кінці оптичної осі очного яблука на сітківці є ще одна специфічна ділянка, так звана **жовта пляма**. Вона округла або овальна, має діаметр близько 2 мм. У центрі жовтої плями є заглибина – **центральна ямка**. Це місце найкращого сприйняття зорових подразнень. У цій ділянці всі внутрішні шари сітківки (до зовнішнього ядерного шару) відсутні, ніби розсунуті. Зовнішній ядерний шар побудований переважно з тіл колбочкових клітин, які мають більші розміри і витягнуту форму. Аксони фотосенсорних клітин у цій ділянці повинні пройти вбік у горизонтальному напрямку до зустрічі з біполярними клітинами, внаслідок чого утворюється додатковий волокнистий шар.

Наявність центральної ямки у сітківці зумовлена тим, що око людини належить до типу так званих інвертованих очей, у яких зорові елементи – колбочки і палички – обернені у бік, протилежний напрямку надходження світла, і світлові промені повинні пройти крізь усю товщу сітківки, перш ніж вони потраплять на фотосенсорний шар. У центральній ямці ця перешкода усунена, і світло безпосередньо падає на колбочкові клітини.

Нейроглія сітківки представлена спеціальними, подібними до волокон, клітинами — **радіальними гліоцитами, або клітинами Мюллера (волоконнами)**. Вони розташовуються радіально у товщі сітківки від зовнішнього до внутрішнього пограничного шарів. Їхні ядерні частини містяться у центрі внутрішнього ядерного шару, а внутрішні відростки утворюють внутрішній пограничний шар, що відокремлює сітківку від склистого тіла. Зовнішній пограничний шар формується на межі між фотосенсорним та зовнішнім ядерним шаром завдяки щільному приляганню периферійних кінців радіальних гліоцитів один до одного.

Обробка зорової інформації у сітківці передбачає формування трьох послідовних зображень: у фоторецепторних, біполярних і гангліонарних клітинах. Під час формування другого зображення сигнал модифікується горизонтальними клітинами, а під час третього — амакриновими клітинами. Зміни під час проходження через підкіркові центри зору є незначними і третє зображення досягає потиличних зон кори мозку.

Кришталік (*lens*) (рис. 4.126, 4.127) — це прозорий двоопуклий утвір, сполучений з війковим тілом за допомогою волокон війкового пояса. Завдяки цьому кришталік змінює свою форму під час скорочення війкового м'яза і, таким чином, є пасивною частиною акомодативного апарату ока. Разом з рогівкою і склистим тілом кришталік є основним світлозаломлювальним середовищем, його показник заломлення становить 1,42, радіус кривизни — 6–10 мм.

Кришталік укритий прозорою капсулою, товщина якої складає 11–18 мкм. На передній поверхні під капсулою міститься одношаровий плоский епітелій. Епітеліальні клітини в ділянці екватора стають вищими та утворюють росткову зону кришталіка, яка постачає нові клітини на задню і передню його поверхні. Клітини перетворюються на кришталікові волокна.

Власна речовина кришталіка становить його основну масу і складається з **кришталікових волокон**, які є видозміненими епітеліальними клітинами. Центральні та перехідні волокна не мають ядер і разом утворюють щільне ядро кришталіка. Кору кришталіка утворюють головні волокна, які містять ядра. Волокна мають форму шестигранних призм, у яких міститься білок **кристалін**. Волокна склеюються між собою спеціальною речовиною, яка має такий самий коефіцієнт заломлення. На полюсах кришталіка, там, де волокна з'єднуються своїми кінцями, утворюються характерні фігури зірки з трьома і більше променями.

Склисте тіло (*corpus vitreum*) (рис. 4.126) — це прозора маса желеподібної речовини, яка заповнює порожнину між кришталіком і сітківкою. На фіксованих препаратах склисте тіло має сітчасту будову. Через склисте тіло (від диска зорового нерва до задньої поверхні кришталіка) проходить канал — залишок ембріональної судинної системи ока. Склисте тіло містить білок **вітреїн** та **гіалуронову кислоту**. Показник його заломлення становить 1,33.

Допоміжний апарат ока. Кон'юнктива (*tunica conjunctiva*) (рис. 4.126) — це тонка, прозора слизова оболонка, що вкриває склеру і вистеляє повіки. Кон'юнктива складається з власної пластинки, вкритої епітелієм. Власна пластинка побудована з пухкої сполучної тканини, яка містить скупчення лімфоцитів. Тут також є слизові трубчасто-альвеолярні залози кон'юнктиви (**залози Краузе**). Епітелій кон'юнктиви багаточаровий плоский або кубічний, у більшій частині якого відсутній середній остистий шар, містить поодинокі келихоподібні клітини, що продукують слиз.

Повіки (*palpebrae*) (рис. 4.130). Включають передню шкірну поверхню і задню, кон'юнктивальну, яка продовжується у кон'юнктиву ока. Всередині повіки, ближче до задньої поверхні, розташована **тарзальна пластинка**, побудована з щільної волокнистої сполучної тканини — так званий **хрящ повіки**. Ближче до передньої поверхні, у товщі повіки, лежить коловий м'яз. Шкірна поверхня повіки вкрита тонкою шкірою з пушковим волоссям і сальними залозами. По краю повіки у 2–3 ряди розташовані вії. У лійку кореня вії відкриваються протоки кількох сальних залоз (**залози Цейса**). Одночасно туди впадають протоки війкових **залоз Молля**, які є видозміненими потовими залозами з прямими кінцевими відділами. У товщі тарзальної пластинки розташовані розгалужені сальні **залози Мейбомія**, які відкриваються на краю повіки.

Сльозовий апарат ока (*apparatus lacrimalis*) (рис. 4.130) складається зі слезових залоз, слезового мішка та носо-слезової протоки. Слезові залози утворюються з кількох груп складних альвеолярно-трубчастих залоз, серозних за типом секрету. Секрет слезових залоз містить 1,5% натрію хлориду, 0,5% альбуміну і слиз, а також бактерицидну речовину — лізоцим. Стінки слезового мішка і носо-слезової протоки вистелені дво- або багаторядним епітелієм, який лежить на пухкій сполучній тканині. У слезовий мішок впадають дрібні розгалужені трубчасті залози.

Розвиток органа зору. Сітківка і зоровий нерв ока формуються з нервової трубки, епітелій рогівки і кришталик — з ектодерми, власна речовина рогівки, склера, судинна оболонка і склисте тіло — з мезенхіми. Розвиток очного яблука починається з утворення виростів нервової трубки — **очних пухирців**, які зберігають зв'язок з ембріональним мозком у вигляді порожнистих **очних стеблинок**. Уздовж стеблинки в очний пухирець врастають судини. Передня частина очного пухирця вгинається всередину, внаслідок чого він набуває форми двостінного **очного келиха**. Ектодерма, яка розташована проти отвору очного келиха, так звана **очна плакада**, потовщується, востає в очний келих і потім відокремлюється, даючи початок кришталику. Зміни ектодерми відбуваються під впливом індукторів диференціації, які продукуються очним пухирцем. Внутрішня стінка очного келиха перетворюється у сітківку, зовнішня — у пігментний шар сітківки. М'язи райдужної оболонки розвиваються із крайових ділянок очного келиха, тобто мають нейральне походження.

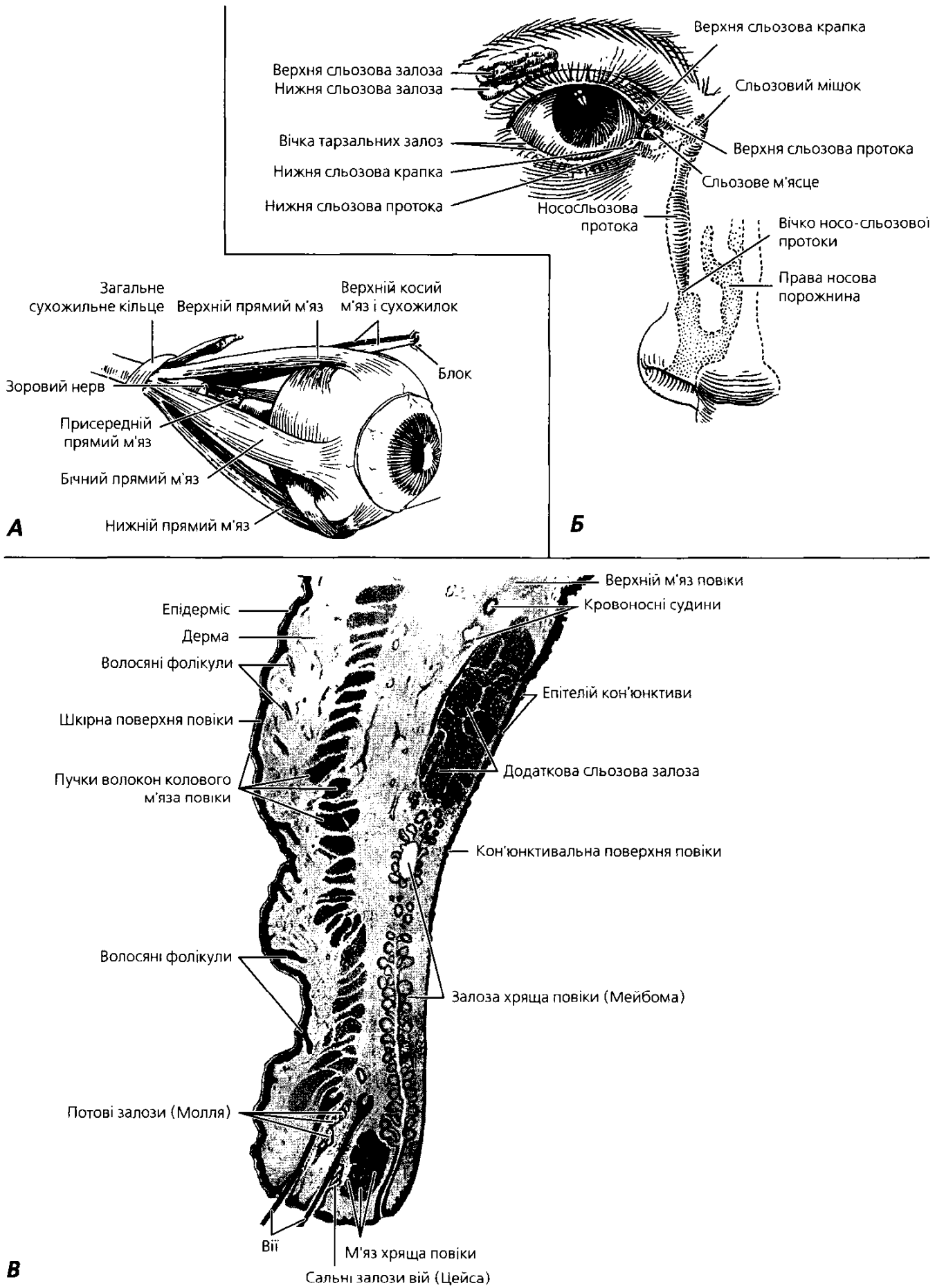


Рис. 4.130. Допоміжні органи очного апарату: **А** – схема розміщення окоорухових м'язів; **Б** – схема розміщення м'язів очного яблука; **В** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату верхньої повіки 2,5-річної дитини, сагітальний зріз, × 15

Терміни для запам'ятовування

1. Органи чуття. 2. Аналізатор. 3. Нейросенсорні клітини. 4. Сенсорноепітеліальні клітини. 5. Рецепторні нервові закінчення. 6. Орган зору. 7. Очне яблуко. 8. Склера. 9. Рогівка. 10. Лімба очного яблука. 11. Власне судинна оболонка. 12. Війкове (циліарне) тіло. 13. Райдужка. 14. Зіниця. 15. Сітківка. 16. Зорова частина сітківки. 17. Сліпа частина сітківки. 18. Передня камера ока. 19. Задня камера ока. 20. Діоптричний апарат ока. 21. Акомодаційний апарат ока. 22. Фотосенсорний апарат ока. 23. Фотосенсорний біполярний нейрон. 24. Палички і колбочки. 25. Родопсин. 26. Йодопсин. 27. Біполярний асоціативний нейрон. 28. Горизонтальна клітина. 29. Амакринова клітина. 30. Гангліонарний нейрон. 31. Сліпа пляма. 32. Жовта пляма. 33. Центральна ямка. 34. Радіальні гліоцити (клітини Мюллера). 35. Кришталик. 36. Капсула кришталика. 37. Кристалін. 38. Склисте тіло. 39. Вітреїн. 40. Повіка. 41. Шкірна поверхня повіки. 42. Кон'юнктивальна поверхня повіки. 43. Вії. 44. Сальні залози повіки (Цейса). 45. Потові залози (Молля). 46. Тарзальні залози (Мейбомія). 47. Сльозові залози. 48. Очний пухирець. 49. Очний келих.

Орган слуху та рівноваги

До складу органа слуху та рівноваги (присінково-завиткового органа) належать зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо (рис. 4.131), яке здійснює функції сприйняття звукових, гравітаційних і вібраційних стимулів, лінійних та кутових прискорень. Сприймальні елементи органа слуху та рівноваги локалізовані у внутрішньому вусі, а зовнішнє та середнє вухо є передавальним апаратом органа слуху.

Зовнішнє вухо (*auris externa*) (рис. 4.131, А, Б) складається із вушної раковини, зовнішнього слухового ходу та барабанної перетинки. **Вушна раковина (мушля)** – це складної форми пластинка еластичного хряща, вкрита тонкою шкірою з пушковим волоссям, у якій є сальні і невелика кількість потових залоз. За її допомогою визначають джерело звуку. **Зовнішній слуховий хід** – це трубка довжиною 2,5–3 см. Основа стінки зовнішнього слухового ходу ближче до поверхні утворена еластичним хрящем, а в глибині ходу – кісткою. Поверхня вкрита тонкою шкірою, яка містить волосся і сальні залози. Глибше лежать видозмінені апокринові потові, так звані **церумінозні, залози**, що виробляють вушну сірку. Вони відкриваються самостійно на поверхні зовнішнього слухового ходу або у протоки сальних залоз.

Барабанна перетинка лежить на межі з порожниною середнього вуха і утворює її латеральну стінку. Ця тонка пружна мембрана товщиною 0,1 мм натягнена нерівномірно і не має власного періоду коливань. Це є суттєвим для передачі звукових коливань, що надходять із зовнішнього середовища. Основу барабанної перетинки становить власна пластинка, яка складається із двох шарів колагенових волокон (зовнішнього радіального і внутрішнього циркулярного), а також фібробластів, що залягають між волокнами. Ззовні барабанна перетинка вкрита епідермісом товщиною 50–60 мкм, а зсередини, з боку середнього вуха, – слизовою оболонкою (20–40 мкм), вистеленою одношаровим плоским епітелієм.

Середнє вухо (*auris media*) (рис. 4.131, А, Б, 4.134, А, Б) складається із барабанної порожнини, слухових кісточок та слухової труби. **Барабанна порожнина** має розміри 15x2 мм; за формою – це низький циліндр, що стоїть на ребрі. У барабанній порожнині розрізняють шість стінок – передню, задню, верхню, нижню (кісткові), латеральну (барабанна перетинка) і медіальну. Остання стінка також кісткова, але має два отвори, так звані вікна. Верхнє, **овальне, вікно** закрите основою стремінця, коливання якого передаються на перилімфу вестибулярних сходів завитки. Нижнє, **кругле, вікно** закрите фіброзною мембраною – **вторинною барабанною перетинкою**, веде у барабанні сходи.

Слухові кісточки – молоточок, коваделко та стремінце – розташовані у барабанній порожнині. **Молоточок** має головку, яка шийкою з'єднана з ручкою. Остання зрощена з барабанною перетинкою. Головка молоточка рухома і прилягає до **коваделка**, яке другим кінцем сполучається зі стремінцем.

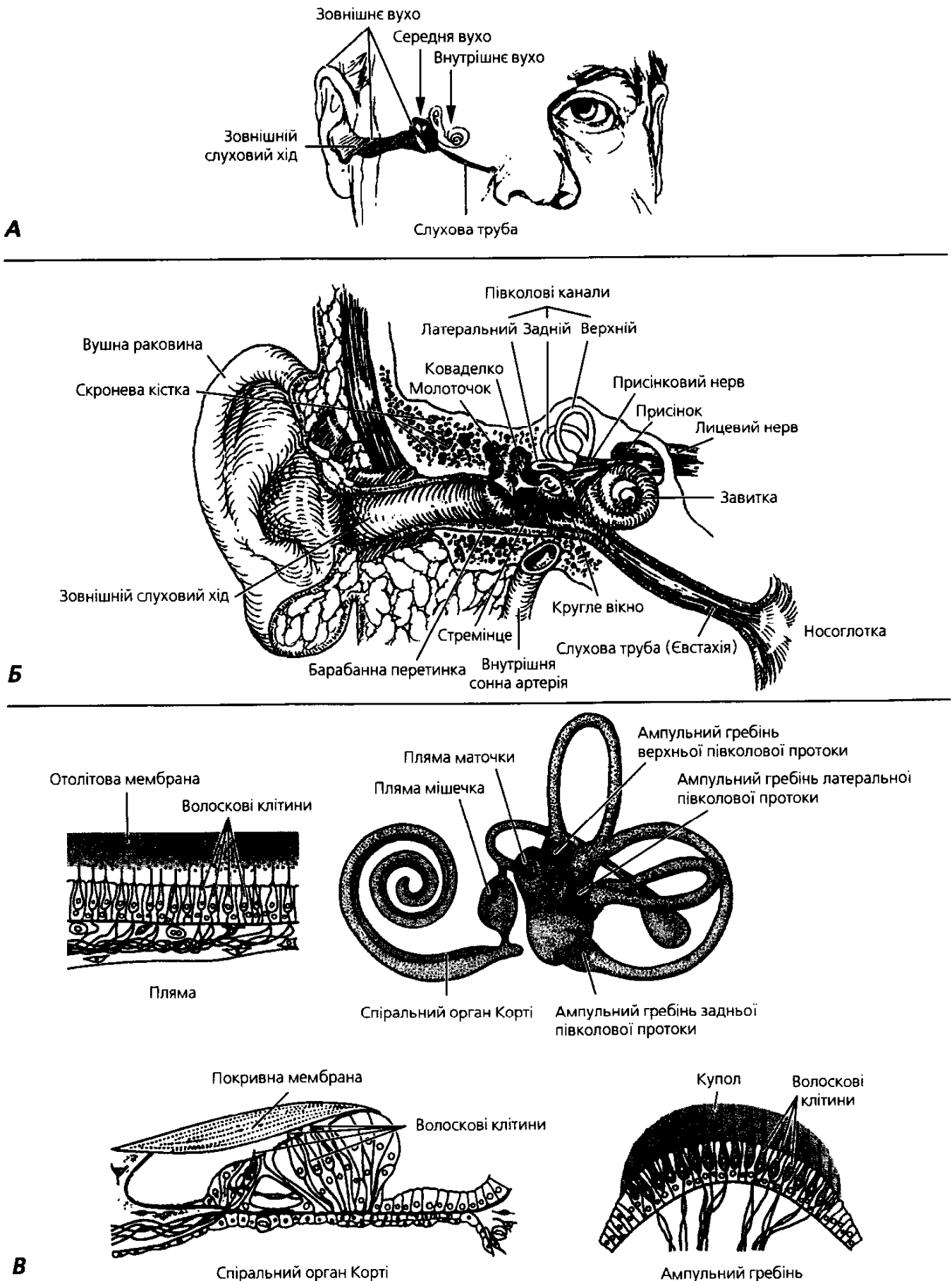


Рис. 4.131. Вухо: **А** – топографія та складові частини правого вуха людини; **Б** – відтворення структур зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха: для полегшення сприйняття м'язи середнього вуха видалені; **В** – об'ємна реконструкція перетинчастого лабіринту лівого вуха з локалізацією та схемою будови його чутливих ділянок

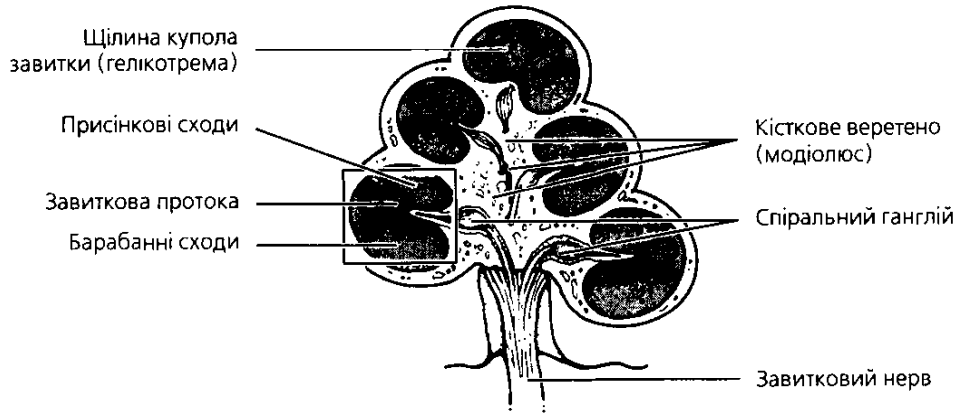
Стремінце складається із двох ніжок і кісткової пластинки, яка закриває овальне вікно, фіксуючись до стінки останнього тонкою зв'язкою. Таким чином, слухові кісточки утворюють рухомий ланцюжок, що йде вздовж барабанної порожнини від зовнішньої до внутрішньої стінки, за якою лежить внутрішнє вухо. Зсередини усі стінки барабанної порожнини, а також поверхня слухових кісточок укриті одношаровим плоским (місцями кубічним або циліндричним) епітелієм.

Слухова (Євстахієва) труба сполучає барабанну порожнину з носовою частиною глотки і забезпечує регуляцію рівноваги між тиском повітря у порожнині середнього вуха і зовнішнім атмосферним тиском. Слухова труба має довжину 35–40 мм, діаметр просвіту 1–2 мм. У ділянці, ближчій до барабанної порожнини, її основу утворює кістка, а далі – хрящ. У середині слухова труба вкрита слизовою оболонкою, її епітелій – багаторядний війчастий, такий, як і в дихальних шляхах. У нижньому відділі слухової труби крім слизової оболонки є підслизова основа. Сполучна тканина, що її утворює, збагачена лімфоцитами і містить слизові залози. Навколо глоткового отвору труби локалізується трубний мигдалик (див. розділ “Травна система. Мигдалики”).

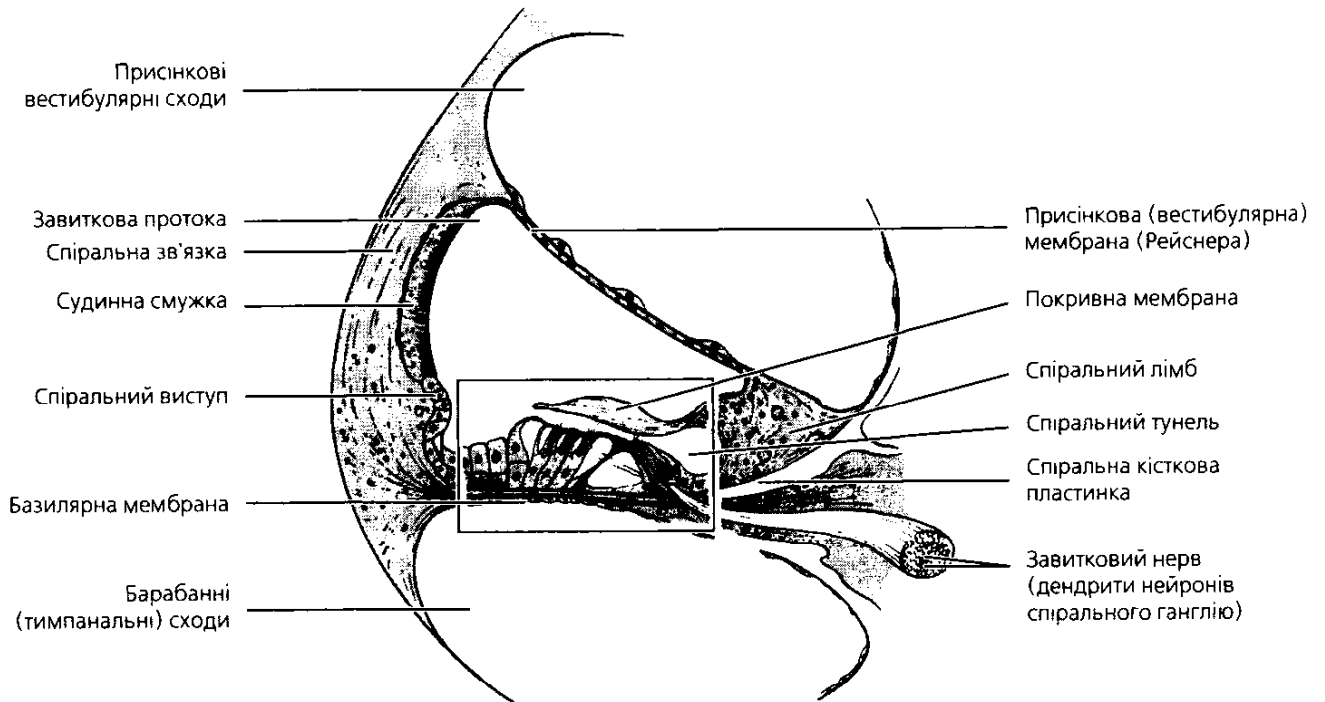
Внутрішнє вухо (*auris interna*) (рис. 4.131, 4.134, А) розташоване у піраміді скроневої кістки, має складну форму і тому називається лабіринтом. Розрізняють кістковий і, розташований у ньому, перетинчастий лабіринт. Побудований з фіброзної тканини, перетинчастий лабіринт в цілому повторює форму кісткового лабіринту і розташований в останньому так, що між двома лабіринтами лишається просвіт, у якому міститься рідина – **перилімфа**. Лише у деяких місцях перетинчастий лабіринт прикріплений до окістя стінки кісткового лабіринту. В середині перетинчастого лабіринту теж міститься рідина, але з дещо іншим хімічним складом. Вона має назву **ендолімфи**.

Кістковий лабіринт складається із трьох частин: присінка, трьох півколових каналів і завитки. **Присінок** утворює середню частину лабіринту. Це порожнина овальної форми, яка ззаду п'ятьма отворами сполучається з півколовими каналами, а спереду ширшим отвором – з каналом завитки. За допомогою кісткового гребінця порожнина присінка поділена на дві заглибини – задню і передню. **Півколові канали** мають дугоподібну форму, розташовуються у трьох взаємно перпендикулярних площинах: верхній – у сагітальній, задній – у фронтальній і латеральній – у горизонтальній. Кожний канал закінчується двома ніжками, одна з яких перед впадінням у присінок, розширюючись, утворює так звану **ампулу**. Ампул налічується три – верхня, задня і латеральна.

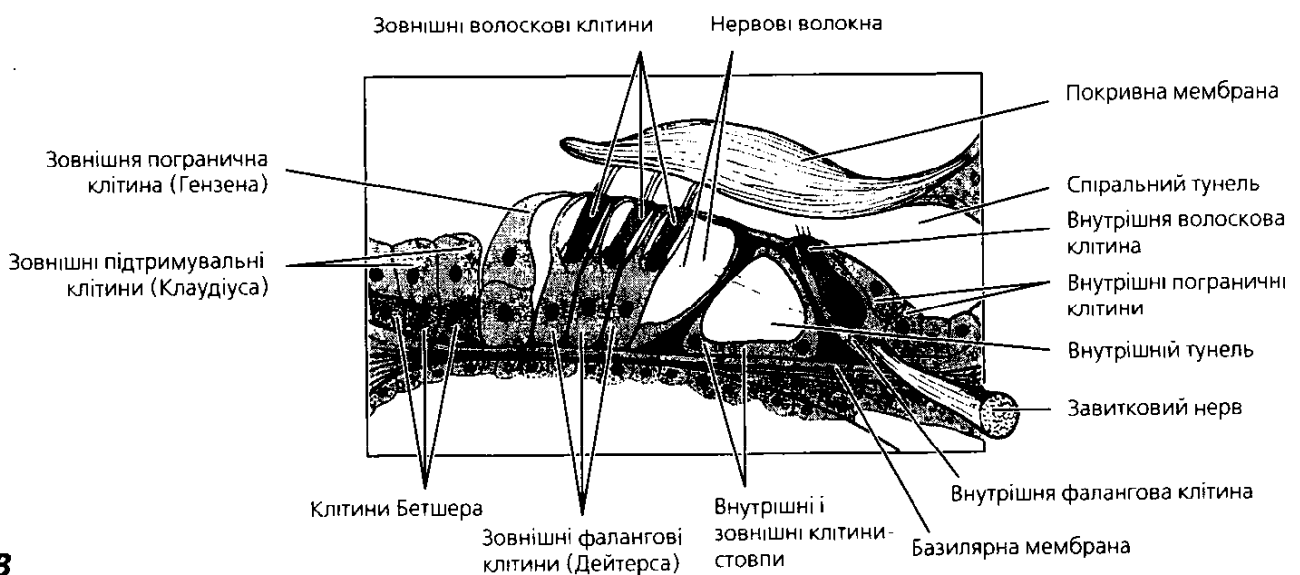
Завитка – це кістковий канал, що згорнутий як мушля слимака, утворюючи 2,5 оберта навколо осі – кісткового веретена (модіолюса) (рис. 4.131, В, 4.132, А). Діаметр каналу неоднаковий: біля основи він становить 6 мм, у середній частині – 4 мм, біля верхівки – 2 мм. Загальна довжина завитки 35 мм. Вісь завитки розташована горизонтально. Стінки каналу, розташовані ближче до осі, називають внутрішніми, протилежні – зовнішніми. Ті стінки, що



A



Б



В

Рис. 4.132. Будова спірального органа: **A** – схематичне відтворення аксіального (осьового) зрізу завитки; **Б** – поперечний зріз нижньої частини каналу завитки; **В** – схема будови спірального органа

лежать ближче до верхівки завитки, — верхніми, біля основи — нижніми. На внутрішній стінці кісткового каналу завитки є кістковий виступ, який називається спіральним. Зсередини кісткова стінка вкрита окістям. У ділянці спірального виступу потовщене окістя утворює опуклість — **лімб**, поділений спіральним тунелем на дві губи — верхню вестибулярну і нижню барабанну. На краю нижньої губи в один ряд розташовані отвори, через які до клітин слухового органа проходять нервові волокна. Зовнішня стінка кісткового каналу також нерівна і має потовщення періосту, що називається спіральною зв'язкою.

Перетинчастий лабіринт, як і кістковий, складається із трьох частин: у кістковому присінку є два перетинчастих утвори — **еліптичний мішечок**, або **маточка**, і **сферичний**, або **мішечок**. Мішечки зв'язані вузьким каналом у кісткових заглибинах присінка. Другою частиною перетинчастого лабіринту є три **півколові протоки**, розміщені у півколових кісткових каналах. Півколові протоки п'ятьма отворами відкриваються в еліптичний мішечок. Третьою частиною перетинчастого лабіринту є протока завитки, яка сполучається зі сферичним мішечком за допомогою вузької перетинчастої протоки.

У стінці перетинчастого лабіринту є ділянки, де на сенсорноепітеліальних клітинах закінчуються дендрити нейронів присінкового і завиткового нервових гангліїв. Таких ділянок у лабіринті є шість: три з них локалізовані в ампулах півколових проток і називаються ампульними гребенями, два — у мішечках під назвою плям і один — у протоці завитки (рис. 4.131, В). Останній має назву спірального органа (Корті). За функціональним призначенням відділи кісткового і перетинчастого лабіринтів з їхніми чутливими ділянками поділяються так: присінок з маточкою, мішечком і відповідними плямами, а також півколові канали з півколовими протоками та ампульними гребенями утворюють вестибулярний апарат, або орган рівноваги, вібраційної та гравітаційної чутливості; кісткова завитка з перетинчастою протокою завитки і розміщеним у ній спіральним органом є периферійним відділом слухового аналізатора.

Протока завитки — це спіральний канал з трикутним просвітом довжиною 3,5 см, який сліпо закінчується біля верхівки кісткової завитки і зрощений з нею у ділянці спіральної зв'язки і лімба (рис. 4.132). Порожнина кісткового каналу завитки завдяки наявності завиткової протоки поділяється на три поверхи — верхній, середній і нижній. Верхній і нижній мають назву сходів: розрізняють верхні **присінкові**, або **вестибулярні, сходи** та нижні **барабанні**, або **тимпанальні, сходи**. Сходи заповнені перилімфою і сполучаються між собою на верхівці завитки за допомогою отвору, що має назву **щілини купола завитки**, або **гелікотреми**. Перилімфа утворюється головним чином із плазми крові та за своїм складом нагадує міжклітинну речовину. Середній поверх — це заповнена ендолімфою **завиткова протока**.

На осьовому (аксіальному) розрізі завитки завиткова протока має вигляд трикутника з верхньою, зовнішньою і нижньою стінками. Верхня стінка натягнена між верхнім краєм спіральної зв'язки і основою вестибулярної губи

лімба. Вона називається **вестибулярною (присінковою) мембраною (Рейс-нера)**. Її товщина 3 мкм, побудована вона з тонкофібрилярної сполучно-тканинної пластинки, вкритої одношаровим плоским епітелієм — з боку ендолімфи і ендотелієм — з боку перилімфи. Зовнішня стінка завиткової протоки утворена **судинною смужкою**, яка лежить на спіральній зв'язці. Побудована судинна смужка з багаторядного епітелію, який складається із плоских базальних світлих клітин і високих призматичних темних клітин з відростками, багатими на мітохондрії; між клітинами проходять гемокапіляри. Слід пам'ятати, що судинна смужка — єдине місце в організмі, де в епітелії є судини. Для клітин судинної смужки характерний високий рівень Na-K-АТФази та наявність унікальної електрогенної K-помпи, яка забезпечує різницю потенціалів у 85 мВ між завитковою протокою, з одного боку, та присінковими і барабанними сходами — з іншого. Судинна смужка продукує ендолімфу, яка відрізняється від перилімфи високою концентрацією іонів калію та низькою — натрію.

Нижня стінка завиткової протоки утворена **базиллярною мембраною**, яка у вигляді спіралі йде уздовж усієї завиткової протоки і натягнена між барабанною губою лімба та виступом спіральної зв'язки. Ця стінка має три шари: базальну мембрану, шар колагенових волокон та покривний шар. На базальній мембрані безпосередньо розміщені епітеліальні клітини спірального органа. Під базальною мембраною лежить шар тонких колагенових волокон, які мають назву слухових струн. **Слухові струни** мають різну довжину за ходом протоки — довші розміщені на вершині завитки (їх довжина досягає 500 мкм), коротші — біля її основи (довжина близько 100 мкм). Волокна складаються з тонких фібрил діаметром 30 нм, які анастомозують між собою за допомогою тонших пучків. Волокна занурені у гомогенну основну речовину. Покривний шар, що вкриває базиллярну мембрану з боку барабаних сходів, утворений одним шаром плоских епітеліальних клітин.

Будова спірального органа. Спіральний орган — це епітеліальна пластинка довжиною близько 3,5 см, шириною до 0,5 мм біля основи завитки і 0,05 мм біля її верхівки. Спіральний орган утворений двома типами клітин — **волосковими** (сенсорними) і **підтримувальними** (допоміжними). За своєю топографією усі клітини поділяються на зовнішні та внутрішні, межею між ними служить **внутрішній тунель**. Підтримувальними клітинами є клітини-стовпи (зовнішні та внутрішні), фалангові клітини (зовнішні та внутрішні), пограничні (зовнішні та внутрішні) та зовнішні підтримувальні клітини. Усі ці клітинні елементи своїми основами лежать безпосередньо на базальній мембрані; у цитоплазмі вони містять тонофібрили, а їхні апікальні частини, розширені у вигляді пластинок, сполучаються між собою і утворюють загальну перетинку, яка називається **ретикулярною пластинкою**.

Клітини-стовпи розташовані двома рядами. Вони мають видовжене, дещо вигнуте тіло і розширену основу, якою лежать на базальній мембрані. Зовнішні та внутрішні клітини-стовпи розташовані так, що їхні основи розсу-

нуті, а вершини контактують. Між ними утворюється просвіт трикутної форми — внутрішній тунель. Назовні від зовнішніх клітин-стовпів розташовані три—п'ять рядів **зовнішніх фалангових клітин (клітини Дейтерса)**. Вони мають призматичну форму, в базальній частині міститься ядро, оточене пучками тонофібрил. У верхній третині цих клітин є чашоподібна заглибина, у яку втоплені основи зовнішніх волоскових клітин. Вузький апікальний відросток фалангових клітин (**фаланга**) доходить до поверхні спірального органа, де розширюється у плоску кутикулярну пластинку (рис. 4.133, В).

Латерально від зовнішніх фалангових клітин кількома рядами лежать **зовнішні пограничні клітини (клітини Гензена)**. Це високі клітини різної форми і розмірів. Висота їхня поступово зменшується у латеральному напрямку, ядра розташовані на різних рівнях. На вершинах містять велику кількість мікроворсинок, а в цитоплазмі — багато глікогену, що, очевидно, зумовлено їхньою трофічною функцією. Назовні від клітин Гензена розташовуються **зовнішні підтримувальні клітини (клітини Клаудіуса)**, які поступово переходять в епітелій судинної смужки. Під клітинами Клаудіуса лежать **клітини Бетшера**.

Медіально від внутрішніх клітин-стовпів локалізується один ряд внутрішніх **фалангових клітин**, подібних до описаних вище зовнішніх фалангових. Медіальніше від внутрішніх фалангових лежать **внутрішні пограничні клітини**, які поступово переходять в епітелій спірального тунелю між вестибулярною та барабанною губами лімба.

Волоскові клітини спірального органа є зовнішні та внутрішні. Одні й другі лежать на відповідних їм фалангових клітинах у спеціальних заглибинах тіл останніх, утворюючи таку ж кількість рядів (рис. 4.134, В). Таким чином, сенсорні клітини не контактують з базальною мембраною, але вершинами доходять до поверхні спірального органа. Волоскові клітини утворюють щільні контакти з прилеглими фаланговими клітинами, завдяки чому створюється бар'єр, який перешкоджає проникненню ендолімфи до основ волоскових клітин. Перилімфа ж просочується через базилярну пластинку та заповнює внутрішній тунель і щілини між основами внутрішніх і зовнішніх волоскових клітин.

Внутрішні волоскові клітини, яких у людини є близько 3500, мають форму глечика з розширеною основою і розташовані в один ряд. На поверхні їхніх трох опуклих вершин є від 30 до 60 високих мікроворсинок — **стереоцилій** (рис. 4.133, Г, 4.134, Г). Це жорсткі циліндричні утвори довжиною 3 мкм і діаметром 0,3 мкм, звужені біля основи: у цьому місці вони здатні згинатися, а потім повертатися у вихідне положення. Стереоцилії мають серцевину, що утворена паралельно розміщеними актиновими філаментами, вкритими різноманітними формами міозину. На поверхні волоскової клітини стереоцилії різної довжини розташовані у певному порядку за висотою, подібно до труб органа. Апікальна частина клітини вкрита кутикулярною пластинкою, через яку проходять стереоцилії. Дуже тонкі відростки, так звані верхівкові з'єднання, сполучають верхівку кожної стереоцилії з бічною поверхнею сусідньої

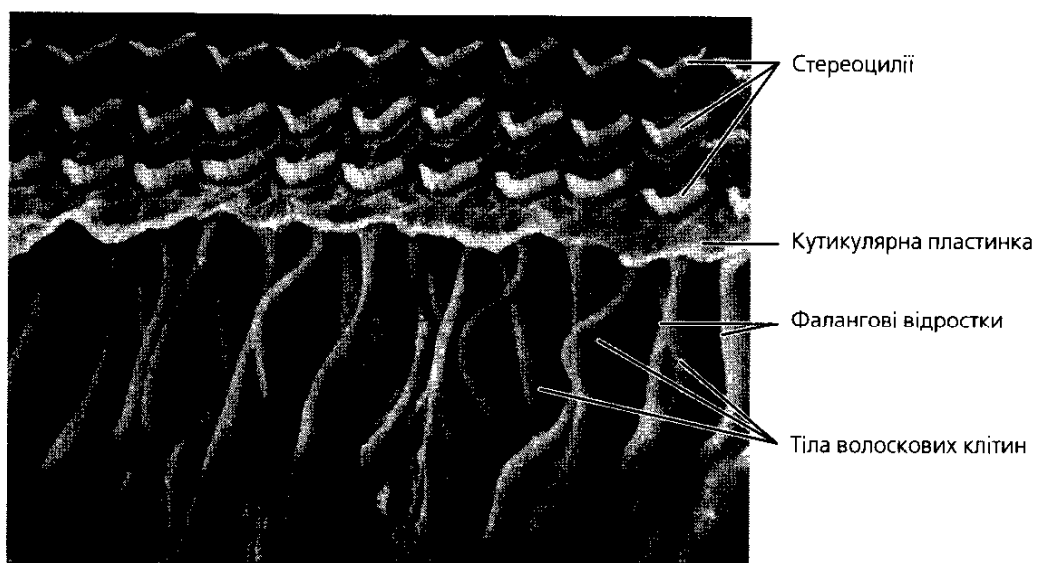
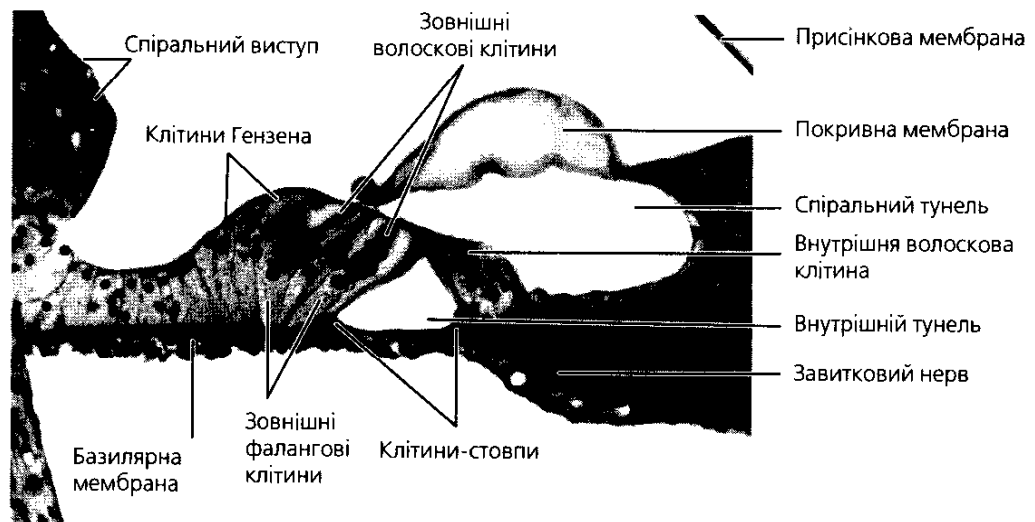
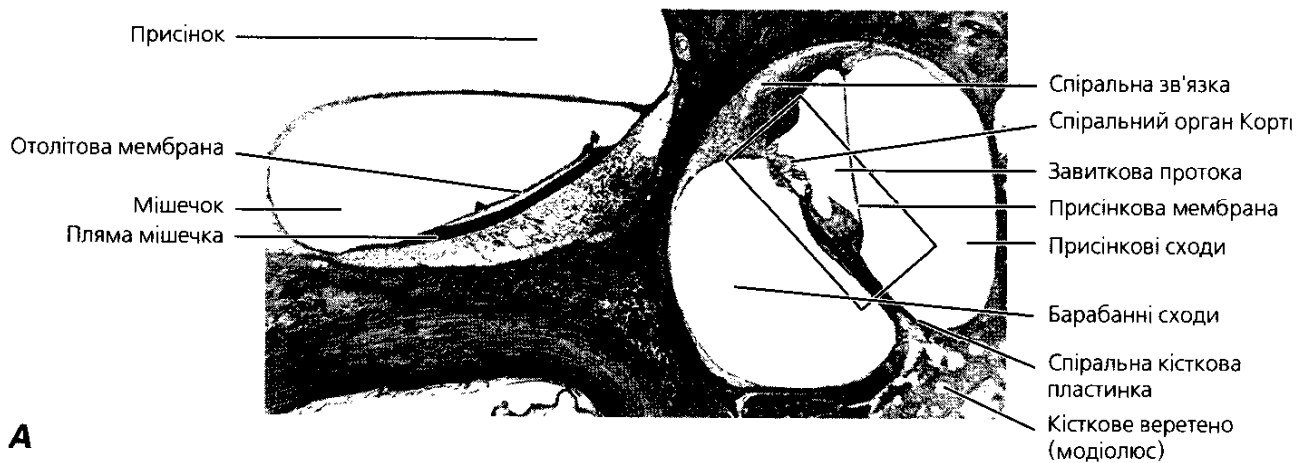


Рис. 4.133. Деталі мікроморфології спірального органа: **A** – горизонтальний зріз каналу завитки і плями мішечка, $\times 90$; **B** – світлова мікроскопія спірального органа, $\times 180$; **B** – сканована електронна мікрофотографія зовнішніх волоскових та фалангових клітин, $\times 2400$

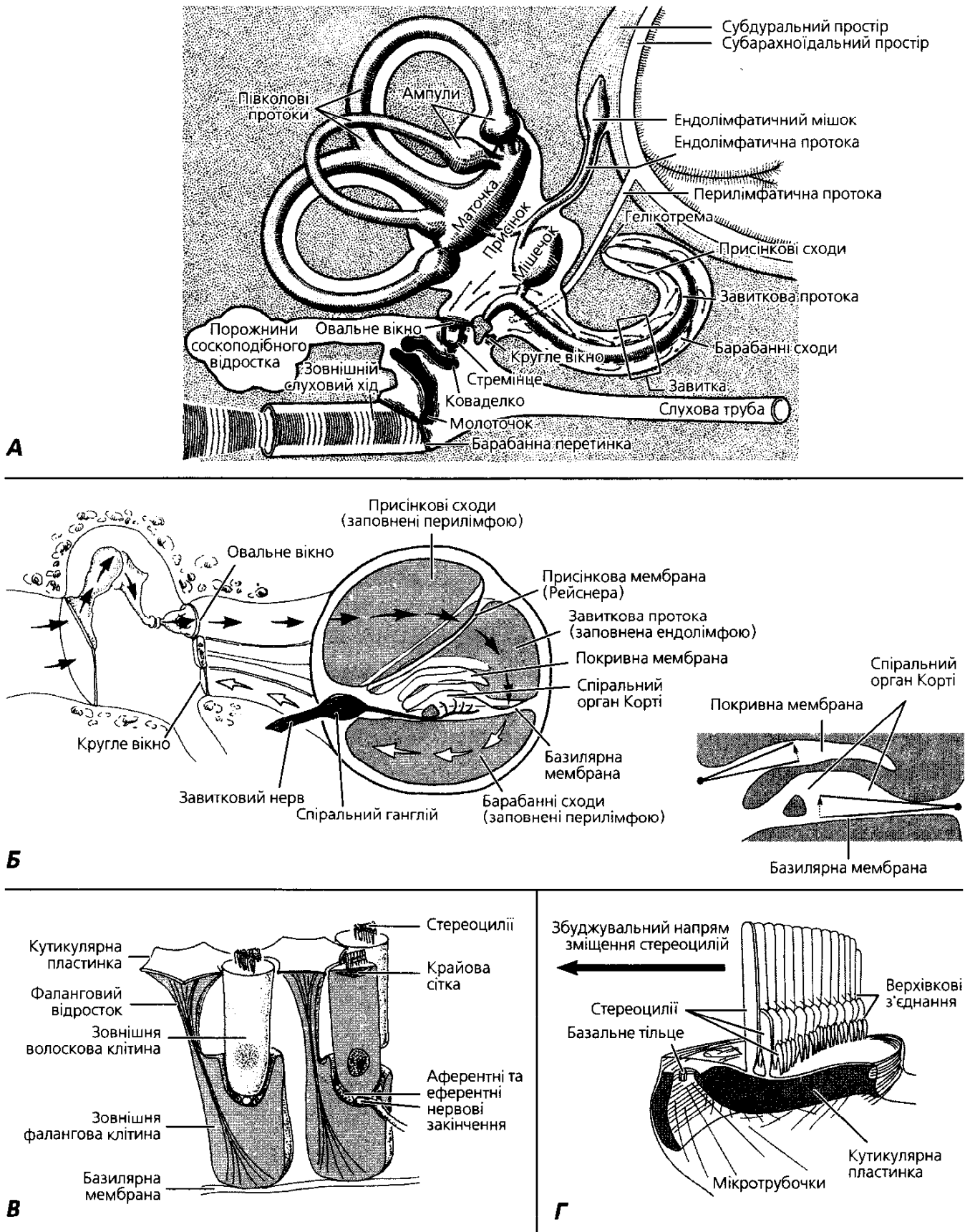


Рис. 4.134. Гістофізіологія звукосприйняття: **А** – схема проходження звукових хвиль у зовнішньому, середньому та внутрішньому вусі; стрілками показано напрямок зміщень перилімфи; **Б** – схема подразнення волоскових клітин унаслідок коливань присінкової, базилярної та покривної мембран, стрілками показано напрямок переміщення звукових коливань; **В** – взаємовідношення зовнішніх волоскових і фалангових клітин спірального органа; **Г** – будова апікальної частини волоскової клітини

вищої стереоцилії. У ділянці цього контакту містяться чутливі до механічних подразнень катіонні канали. Коли нижчі стереоцилії зміщуються у напрямку від вищих, час перебування цих каналів у відкритому стані зменшується. Зміщення нижчих стереоцилій у протилежному напрямку збільшує час перебування катіонних каналів у відкритому стані. Регуляція стану напруження кожного каналу здійснюється „адаптаційним мотором”, який утворений міозином вищої стереоцилії.

Аміноглікозидні антибіотики (стрептоміцин, гентаміцин) закривають іонні канали верхівкових з'єднань і можуть зумовлювати дегенерацію волоскових клітин, спричиняючи глухоту. Втрата слуху може бути також зумовлена мутацією міозинів, що входять до складу стереоцилій та „адаптаційного мотора”.

Зовнішні волоскові клітини мають циліндричну форму й округлу основу, розташовані у 3–5 рядів. У людини є 12–20 тисяч цих клітин. Вони, як і внутрішні, несуть на своїй апікальній поверхні кутикулярну пластинку зі стереоциліями, останні утворюють щіточку з кількох рядів у вигляді літери V (рис. 4.134). Підраховано, що 90–95% нейронів спірального ганглію забезпечують іннервацію внутрішніх волоскових клітин і лише 5–10% іннервує зовнішні волоскові клітини, тобто одне аферентне волокно закінчується на декількох зовнішніх волоскових клітинах. Еферентні волокна, що проходять у складі слухового нерва, іннервують переважно зовнішні волоскові клітини. Загальна кількість аферентних і еферентних нервових волокон у складі слухового нерва становить близько 28 тисяч.

Над спіральним органом вільно нависає так звана **покривна (текторіальна) мембрана**. Це спіральна пластинка желеподібної консистенції, яка є продовженням з епітелієм вестибулярної губи лімба. Вона тягнеться уздовж спірального органа, розташовуючись над верхівками його волоскових клітин. Кінчики стереоцилій зовнішніх волоскових клітин утоплені в покривну мембрану. Волоски внутрішніх волоскових клітин не досягають її. Покривна мембрана складається з тонких радіально орієнтованих колагенових волокон, між якими залягає прозора аморфна речовина з високим вмістом глікозаміногліканів та α -тектину. З мутантними формами цього білка може бути пов'язане виникнення глухоти.

Гістофізіологія органа слуху (рис. 4.134). Коливання повітря потрапляють на барабанну перетинку і через ланцюжок слухових кісточок передаються до основи стремінця. Зміщуючись подібно до поршня в овальному вікні, основа стремінця передає коливання на перилімфу присінкових сходів завитки, де виникає серія так званих пересувних хвиль. Через отвір на вершині завитки коливання переходять на перилімфу барабанних сходів. Віддача коливань відбувається через кругле вікно, яке випинається у барабанну порожнину, в той час коли основа стремінця заглиблюється в овальне вікно. У міру пересування хвилі по завитці її висота досягає максимуму в певній точці, після чого швидко спадає. Відстань від основи стремінця до місця у завитці, де хвиля

досягає максимальної висоти, знаходиться в оберненій залежності від частоти звукових коливань.

Кісткові стінки вестибулярних сходів є жорсткими та практично не зміщуються під впливом коливань перилімфи. На противагу цьому базиллярна мембрана під впливом пересувних хвиль легко зміщується. При цьому точка максимального зміщення визначається частотою хвилі. Як уже зазначалося, стереоцилії зовнішніх волоскових клітин торкаються до покривної пластинки. Під час проходження пересувних хвиль обидві пластинки зміщуються, їх взаємозміщення спричиняє згинання стереоцилій. Волоски внутрішніх волоскових клітин хоча і не досягають покривної мембрани, також згинаються під дією зміщень ендолімфи у проміжку між покривною мембраною та верхівками волоскових клітин.

Деформація стереоцилій волоскових клітин призводить до зміни проникності катіонних каналів останніх. Оскільки їх омиває ендолімфа з високим вмістом іонів калію, останні проникають всередину волоскових клітин і викликають деполяризацію мембрани. Проникнення іонів калію зумовлює викид нейротрансмітера, який спричиняє деполяризацію мембран аферентних нейронів, що іннервують волоскові клітини. Вважають, що роль нейротрансмітера може виконувати глутамат.

Внутрішні волоскові клітини є головними сенсорними клітинами спірального органа, які зумовлюють генерацію потенціалів дії в аферентних нервових волокнах слухового нерва. Зовнішні волоскові клітини іннервуються переважно холінергічними нервовими волокнами, що надходять з верхніх оливних ядер. У разі гіперполяризації під дією ацетилхоліну ці клітини видовжуються, а за умови деполяризації стають нижчими. Таким чином, функція зовнішніх волоскових клітин в основному полягає у збільшенні амплітуди і загостренні піків вібрації базиллярної мембрани, хоча тонкі механізми цього процесу ще недостатньо вивчені.

У зв'язку із різною довжиною слухових струн у відповідь на звукові коливання різної частоти за принципом резонансу різні ділянки спірального органа відповідають коливаннями. Високочастотні хвилі призводять до коливання довших слухових струн у нижній частині завитки, низькочастотні – слухових струн біля верхівки завитки, спричиняючи подразнення волоскових клітин відповідної локалізації. Просторова дисоціація подразнень пізніше належним чином проектується і обробляється у слухових зонах кори великого мозку.

Вестибулярна частина перетинчастого лабіринту включає маточки і мішечок присінка та три півколові протоки (рис. 4.131; 4.134, 4.135, 4.136). Стінка усіх цих утворів укрита одношаровим плоским епітелієм, що лежить на базальній мембрані, під якою є шар щільної тонковолокнистої сполучної тканини. У ділянці ампульних гребенів півколових проток і плям маточки та мішечка сполучнотканинна основа потовщується й утворює підвищення, а епітелій стає призматичним. Стінка перетинчастого лабіринту сполучається з кістковим за допомогою сполучнотканинних тяжів, а в одному місці безпосередньо зрощена зі стінкою кісткового каналу.

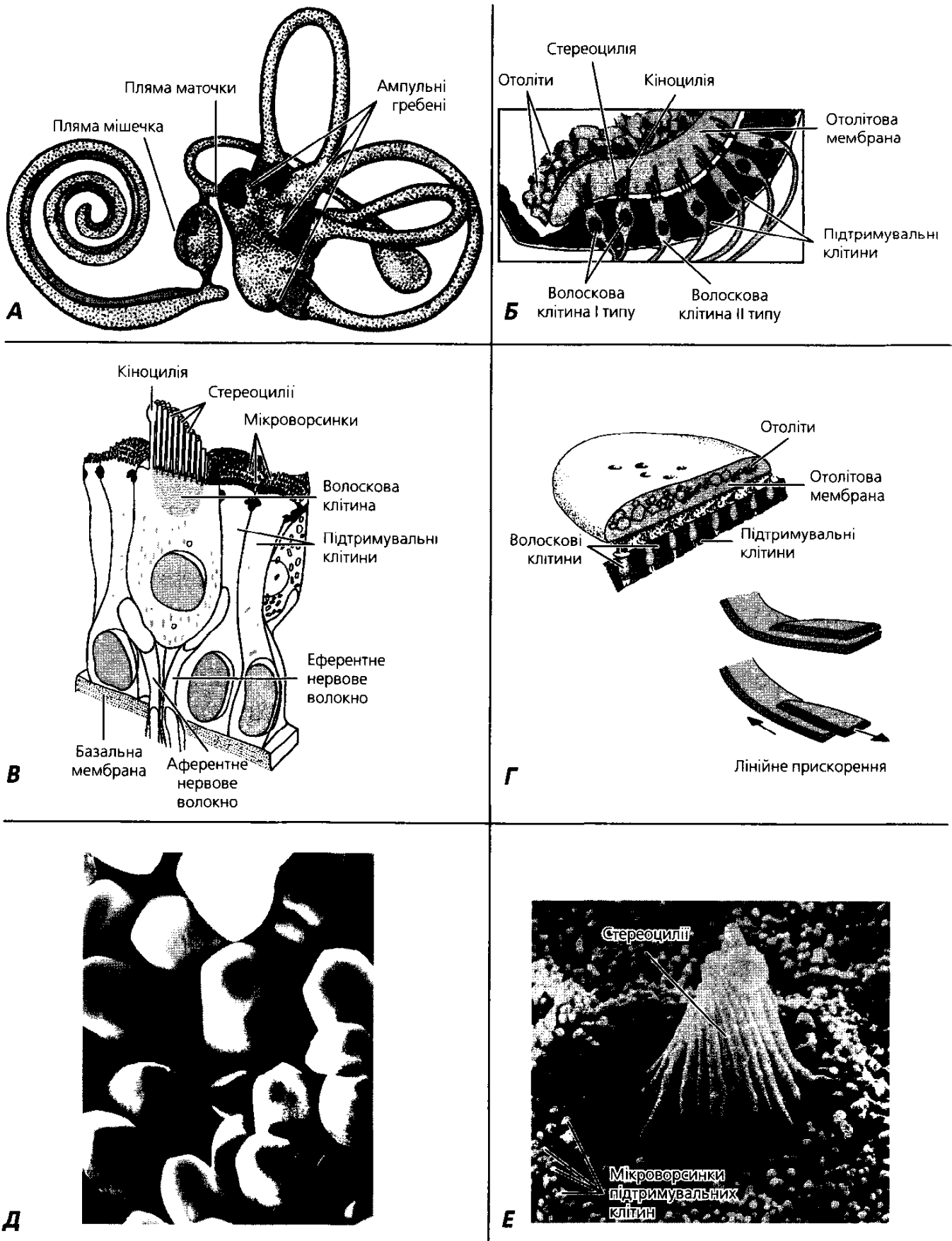


Рис. 4.135. Плями маточки і мішечка: **А** – локалізація чутливих ділянок вестибулярного апарату в перетинчастому лабіринті внутрішнього вуха; **Б** – схема будови плями маточки; **В** – схема будови волоскової клітини вестибулярного апарату; **Г** – механізм подразнення волоскових клітин плям маточки і мішечка; **Д** – сканована електронна мікрофотографія отолітів людини; **Е** – сканована електронна мікрофотографія стереоцилій волоскової клітини плями мішечка після видалення отолітової мембрани, $\times 6000$

Плями маточки і мішечка утворені епітелієм, який лежить на базальній мембрані і складається із волоскових і підтримувальних клітин. Волоскові клітини своєю апікальною поверхнею обернені у порожнину лабіринту; основа цих клітин контактує з нервовими закінченнями і не досягає базальної мембрани. Пляма мішечка у людини містить 18 000 волоскових клітин, а пляма маточки – 33 000. Волоскові клітини поділяють на два типи. Клітини першого типу грушоподібні, мають широку круглу основу, оточену нервовими закінченнями, які утворюють навколо неї футляр у вигляді чаші. Клітини другого типу мають призматичну форму і крапкоподібні нервові закінчення біля основи. На апікальній поверхні цих клітин є кутикула, від якої відходять 30–150 стереоцилій і одна кіноцилія. **Стереоцилії** – це високі видозмінені мікроросинки, подібні до стереоцилій волоскових клітин спірального органа, а **кіноцилія** – це видозмінена війка, що містить дев'ять пар периферійних і одну центральну пару мікротрубочок. Кіноцилія – найдовший виріст з булавоподібним розширенням на кінці (рис. 4.135).

Підтримувальні клітини розташовуються безпосередньо на базальній мембрані, відрізняються темними овальними ядрами, містять велику кількість мітохондрій. На їх вершинах є велика кількість мікроросинок. Поверхня плям маточки і мішечка укрита драглистою **отолітовою мембраною**, у якій містяться так звані **отоліти**, або **статоконії**, побудовані з кристалів карбонату кальцію.

Пляма маточки – це рецептор лінійних прискорень і гравітації, а пляма мішечка – гравітації та вібрації. Під час відповідних рухів голови і тіла отолітова мембрана, подібно до плоского каменя, намагається ковзнути відносно плями і тягне волоски сенсорних клітин, що призводить до виникнення нервових імпульсів.

Ампульні гребені мають вигляд поперечної складки в ампулі півколової протоки (рис. 4.131, 4.135, 4.136). Утворені волосковими та підтримувальними епітеліоцитами, будова, різновид та іннервація яких подібні до описаних вище у плямах. Апікальна частина цих клітин укрита **желатинозним куполом**, який має форму дзвона без порожнини висотою близько 1 мм. Ампульні гребені є рецепторами кутових прискорень. У разі виникнення кутового прискорення у площині відповідного півколового каналу інерція ендолімфи зумовлює її зміщення у напрямку, протилежному до напрямку обертання. Рух рідини деформує купол, що викликає згинання волосків. За умови досягнення постійної швидкості обертання ендолімфа рухається з такою ж швидкістю, як і кісткові стінки півколових каналів, і купол повертається у вихідне положення. У разі зменшення швидкості обертання купол знову деформується під дією ендолімфи, що по інерції продовжує рухатися з більшою швидкістю, ніж усе тіло. Зміщення стереоцилій у напрямку до кіноцилії спричиняє збудження, а в протилежному напрямку – пригнічення волосковатих клітин (рис. 4.136, Б).

Розвиток внутрішнього вуха. Перетинчастий лабіринт розвивається з ділянки ектодерми по боках зачатка довгастого мозку, що має назву **слухової плакоти**. Вона випинається і далі занурюється у мезенхіму, утворюючи

слуховий пухирець. Останній побудований з багаторядного епітелію, який продукує ендолімфу, що заповнює порожнину пухирця. Одночасно слуховий пухирець контактує з ембріональним слуховим нервовим ганглієм, який далі поділяється на ганглії присінка і ганглії завитки. У процесі подальшого розвитку пухирець змінює свою форму, поділяючись на дві частини: перша перетворюється на маточку з трьома півколовими протоками, друга утворює мішечок і протоку завитки. Там, де слуховий ганглії прилягає до слухового пухирця, стінка останнього потовщується, утворюючи чутливу пляму, яка потім поділяється на верхню та нижню частини. З верхньої частини розвивається пля-

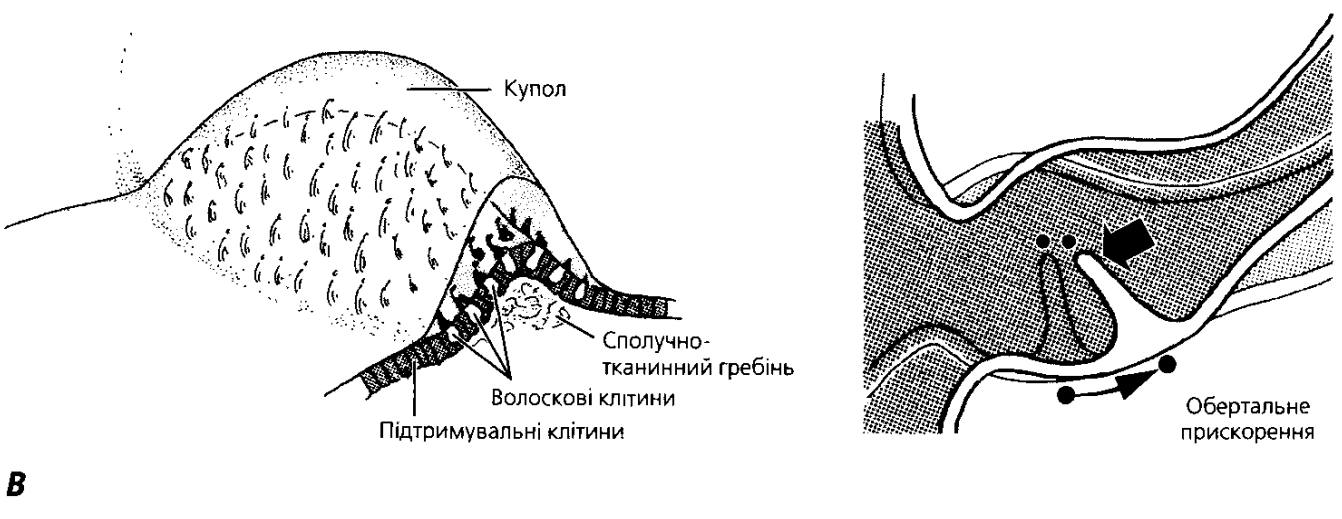
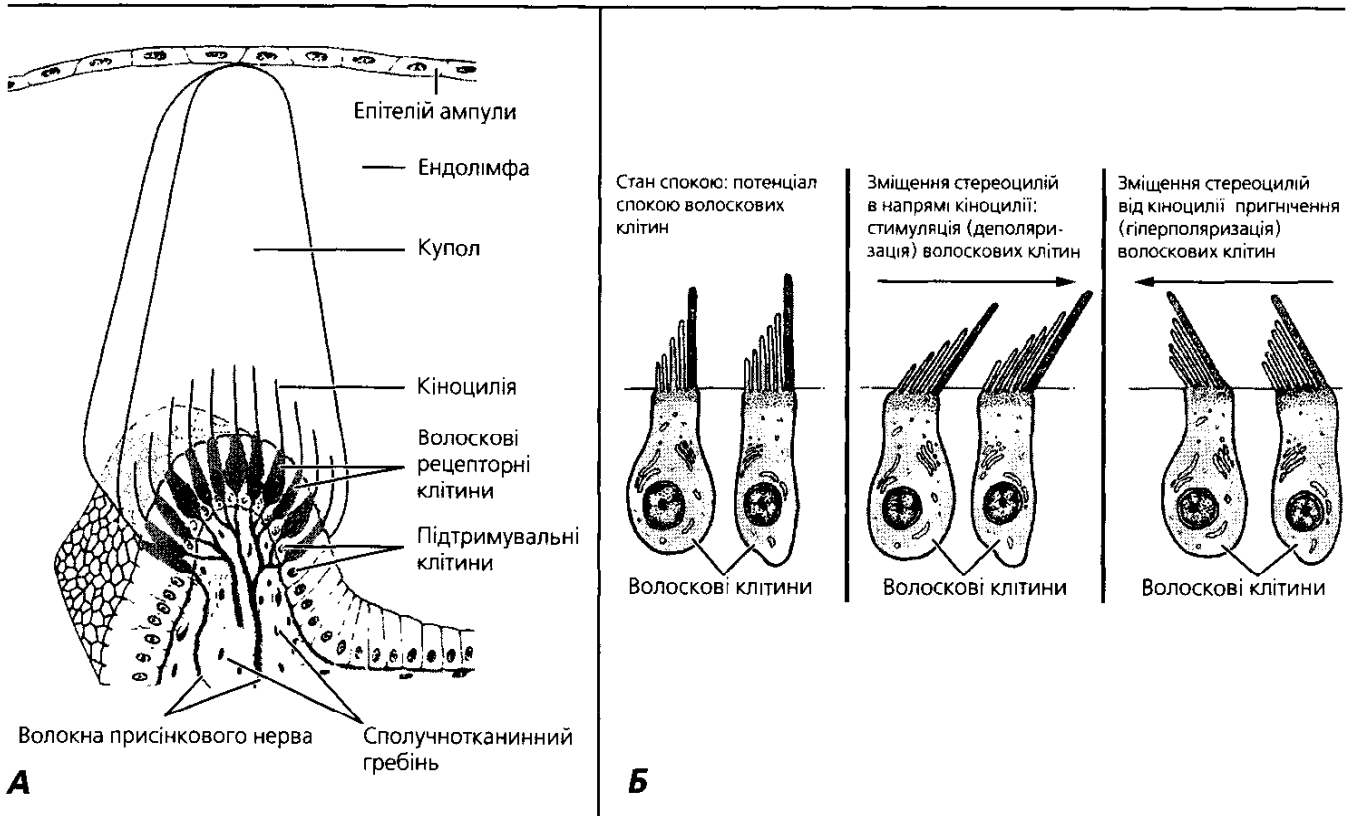


Рис. 4.136. Гістофізіологія вестибулярного апарату: **А** – схема будови ампульного гребеня; **Б** – механізм збудження та гальмування волоскових клітин вестибулярного апарату; **В** – механізм сприйняття кутових прискорень голови та тіла рецепторними клітинами ампульних гребенів

ма маточки й ампульні гребінці, а з нижньої — пляма мішечка та спіральний орган. Перилімфатичні простори утворюються унаслідок резорбції прилеглої мезенхіми. Пізніше здійснюються процеси окостеніння і формування кісткового лабіринту.

Терміни для запам'ятовування

1. Зовнішнє вухо. 2. Середнє вухо. 3. Внутрішнє вухо. 4. Вушна раковина. 5. Зовнішній слуховий хід. 6. Барабанна перетинка. 7. Церумінозні залози. 8. Барабанна порожнина. 9. Овальне вікно. 10. Кругле вікно. 11. Слухові кісточки. 12. Молоточок. 13. Коваделко. 14. Стремінце. 15. Вторинна барабанна перетинка. 16. Слухова труба. 17. Трубний мигдалик. 18. Кістковий лабіринт. 19. Перетинчастий лабіринт. 20. Перилімфа. 21. Ендолімфа. 22. Присінок. 23. Півколові канали: верхній, задній і латеральний. 24. Завитка. 25. Ампули: верхня, задня, латеральна. 26. Спіральна кісткова пластинка. 27. Лімб. 28. Вестибулярна губа лімба. 29. Барабанна губа лімба. 30. Спіральна борозна. 31. Спіральна зв'язка. 32. Маточка. 33. Мішечок. 34. Півколові протоки: верхня, задня, латеральна. 35. Протока завитки. 36. Ампульні гребені. 37. Пляма маточки. 38. Пляма мішечка. 39. Спіральний (Корті) орган. 40. Вестибулярний апарат. 41. Вестибулярна мембрана. 42. Судинна смужка. 43. Базилярна пластинка. 44. Присінкові (вестибулярні) сходи. 45. Барабанні (тимпанальні) сходи. 46. Зовнішні клітини спірального органа. 47. Внутрішні клітини спірального органа. 48. Волоскові клітини. 49. Клітини-стовпи. 50. Фалангові клітини. 51. Підтримувальні клітини. 52. Пограничні клітини. 53. Ретикулярна пластинка. 54. Внутрішній тунель. 55. Покривна мембрана. 56. Отолітова мембрана. 57. Желатинозний купол.

4.11. ЗОВНІШНІЙ ПОКРИВ ОРГАНІЗМУ

Зовнішній покрив організму людини утворює шкіра. Похідними шкіри є сальні, потові і грудні залози, волосся, нігті. Шкіра захищає тканини внутрішнього середовища від ушкоджувальної дії механічних, хімічних, термічних чинників, ультрафіолетових променів, вона непроникна для мікроорганізмів. Шкіра бере участь в обміні води та електролітів, газо- і теплообміні. Вона є місцем синтезу і депонування вітаміну D, служить депо крові, виконує екскреторну (видільну) функцію. Шкіра є суцільним рецепторним полем, де зосереджені тактильні, температурні та больові рецептори.

Шкіра (*cutis*) (рис. 4.137) побудована з епідермісу (надшкір'я), дерми (власне шкіри) та гіподерми (підшкірної жирової клітковини). Загальна площа поверхні шкіри дорослої людини становить близько 1,5–2 м². Товщина шкіри у різних частинах тіла коливається від 0,5 до 5 мм. Товста шкіра покриває ділянки тіла, що піддаються постійним механічним навантаженням (долоні, стопи), тонка шкіра покриває обличчя, волосисту частину голови, шию тощо. В епідермісі товстої шкіри є п'ять добре виражених шарів: базальний, остистий (шипуватий), зернистий, блискучий та роговий.

Базальний шар утворений розміщеними на базальній мембрані епітеліальними клітинами — базальними кератиноцитами*, серед яких зустрічаються пігментні клітини (меланоцити), епідермальні дендритні клітини (клітини Лангерганса), а також клітини Меркеля. Базальні **кератиноцити** мають циліндричну або овальну форму, базофільну цитоплазму і кругле ядро. Цитоплазма містить значну кількість тонофібрил і кератинових філаментів. Останні у примембранних зонах формують пучки, за участю яких утворюються десмосомні контакти з сусідніми клітинами і напівдесмосомні — з базальною мембраною.

Меланоцити — клітини з відростками, які розгалужуються у напрямку поверхневих шарів епідермісу. В 1 мм² шкіри людини налічується від 800 до 2500 меланоцитів. Співвідношення кількості кератиноцитів і меланоцитів у базальному шарі епідермісу становить 10:1. На гістологічних препаратах меланоцити виявляються у разі імпрегнації солями срібла. Маркерний фермент меланоцитів — ДОФА-оксидаза. Меланоцити нагромаджують меланін у вигляді оточених біомембраною овальних гранул довжиною 0,5 мкм — **меланосом**, які є похідними ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі. Меланосоми є концентричними скупченнями з 3–15 меланінових гранул. Меланін здатний поглинати ультрафіолетове випромінювання, чим захищає тканини організму від його ушкоджувальної дії. Ультрафіолетове випромінювання стимулює проліферацію меланоцитів. Водночас дослідження епідермісу людей з різним кольором шкіри (європеїдної, монголоїдної та негроїдної рас) виявило, що кількість меланоцитів у базальному шарі епі-

* Усі клітини епідермісу, які у процесі свого життєвого циклу підлягають зроговінню (кератинізації), об'єднують під загальною назвою кератиноцитів

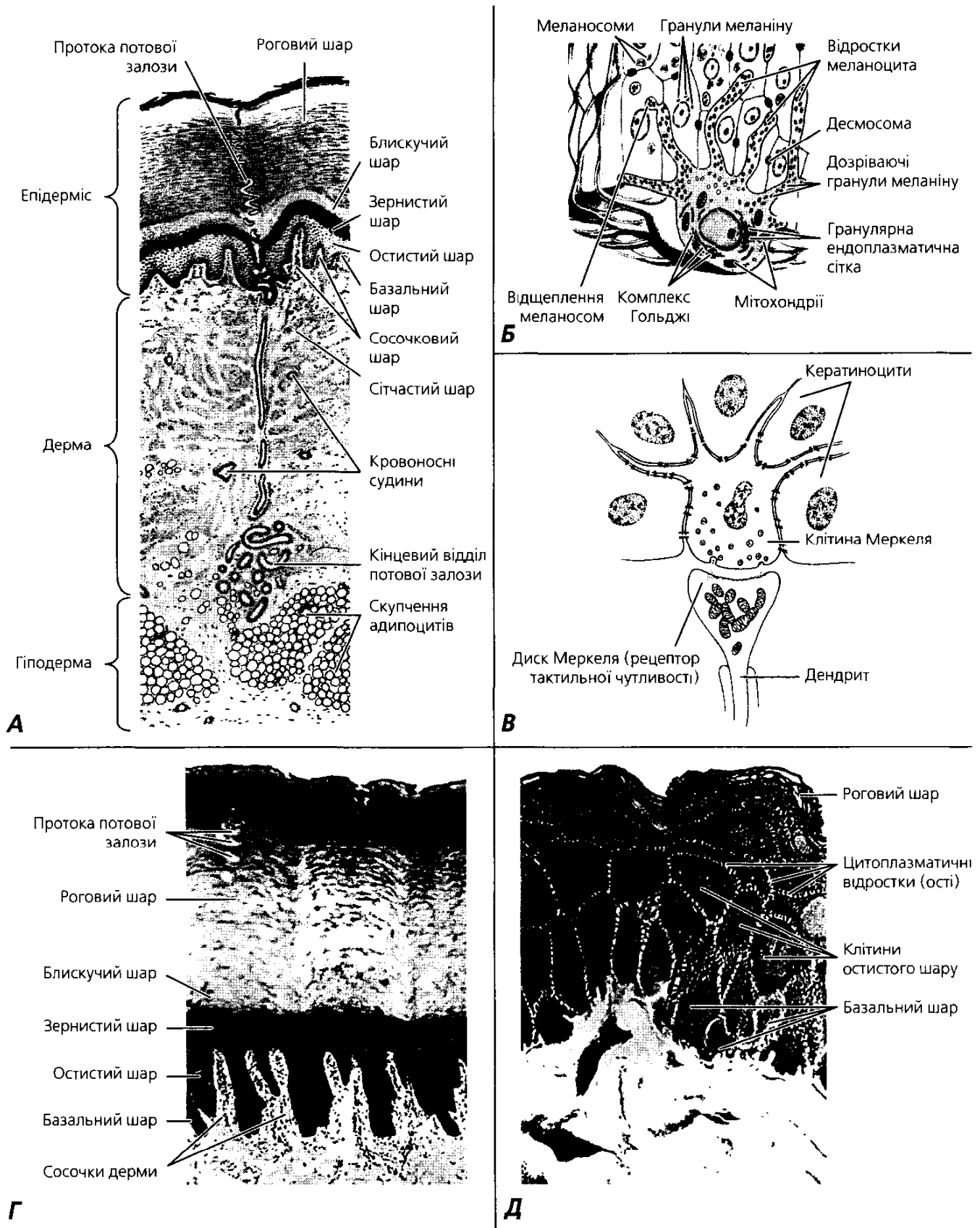


Рис. 4.137. Шкіра людини: **А** – напівсхематичне відтворення гістологічного препарату шкіри пальця, зріз перпендикулярний до поверхні; **Б** – схема будови та гістофізіології меланоцита: гранули синтезованого меланіну транспортуються із цитоплазми у відростки меланоцита, звідки поглинаються кератиноцитами, які отримують назву меланофороцитів; **В** – схема будови клітини Меркеля; **Г** – світлова мікроскопія товстої шкіри пальця, $\times 45$; **Д** – світлова мікроскопія тонкої шкіри: товщина епідермісу редукована, зернистий та блискучий шари відсутні, $\times 900$

дермісу приблизно однакова у людей усіх расових груп, однак у європеїдів меланінові гранули виявлені лише в клітинах базального шару, тоді як у монголоїдів і негроїдів меланін нагромаджують клітини всіх шарів епідермісу, включаючи роговий. Кератиноцити з фагоцитованими меланосомами у цитоплазмі мають назву **меланофороцитів**.

Нещодавно в експериментах на мишах встановлено, що стовбурові попередники меланоцитів локалізуються у складі потовщеної ділянки епітеліальної піхви кореня волоса між сальною залозою згори та м'язом-підіймачем волоса знизу. Звідси попередники меланоцитів мігрують до епідермісу, а також до волосяної цибулини.

Клітини Лангерганса є різновидом макрофагів. Крім епідермісу вони спостерігаються також у складі слизових оболонок рота, ануса, піхви, сечових шляхів, бронхів та рогівки ока. У шкіру мігрують з кісткового мозку. Ці клітини утворюють розгалужені цитоплазматичні відростки — так звані дендрити, у цитоплазмі містять значну кількість лізосом, а також фагоцитовані гранули меланіну. Вони можуть захоплювати антигени і передавати їх Т-гелперам, а також здатні індукувати проліферацію Т-лімфоцитів; першими з імунокомпетентних клітин контактують з антигенами зовнішнього середовища, а також беруть участь у протипухлинних реакціях організму, забезпечуючи місцеві захисні реакції епідермісу. Клітини Меркеля разом з прилеглими до них видозміненими дендритами чутливих нейронів (дисками Меркеля) забезпечують тактильну чутливість.

Остистий (шипуватий) шар епідермісу утворений п'ятьма—десятьма рядами епітеліальних клітин характерної "крилатої" форми, які накладаються одна на одну з утворенням щільного епітеліального пласта. У цитоплазмі клітин остистого шару міститься значна кількість тонофібрил, за участю яких між клітинами формуються численні десмосомні контакти. Цитоплазматичні вирости, якими контактують кератиноцити, надають цим клітинам характерного остистого (шипуватого) вигляду. Між кератиноцитами остистого шару трапляються клітини Лангерганса. Клітини базального та нижніх рядів остистого шару утворюють так звану **росткову (гермінативну) зону** епідермісу (зону Мальпігі). Остання містить малодиференційовані стовбурові клітини, які протягом усього життя організму зберігають здатність до проліферації.

Зернистий шар утворений трьома-чотирма рядами клітин. На рівні зернистого шару в епідермоцитах починає синтезуватися білок **філагрин**, який має здатність склеювати кератинові мікрофіламенти. У результаті агрегації філаментів у цитоплазмі клітин зернистого шару нагромаджуються базофільні гранули **кератогіаліну**, які добре помітні під світловим мікроскопом. Біля гранул кератогіаліну виявляються пучки фрагментованих тонофібрил. Поява гранул кератогіаліну свідчить про початок процесів зроговіння клітин епідермісу.

Блискучий шар утворений 3–4 рядами плоских клітин, які у цитоплазмі нагромаджують білок **елеїдин**. Вважають, що елеїдин є подальшою стадією перетворення кератогіаліну. За рахунок високого вмісту елеїдину клітини блис-

кучого шару під світловим мікроскопом сприймаються як суцільна оксифільно забарвлена смужка, в якій неможливо розрізнити тіла окремих клітин та їхні ядра.

Роговий шар побудований з десятків рядів зроговілих клітин, які в напрямку до поверхні епідермісу поступово відмирають і перетворюються на рогові лусочки. У складі кератиноцитів рогового шару за участю філагрину здійснюється подальша агрегація проміжних філаментів. У результаті цього в їхній цитоплазмі нагромаджується білок кератин. Епідермоцити рогового шару починають також синтезувати білок **інволюкрин**, який має здатність іммобілізувати (знерухомлювати) білки плазмолемми, перетворюючи останню у ліпідний чохлак клітини. У рогових лусочках нагромаджуються пухирці газу, в центральній частині (на місці зруйнованого ядра) утворюється світла порожнина.

Поверхневий роговий шар епідермісу внаслідок високого вмісту кератину та інволюкрину непроникний для води, стійкий до дії хімічних, електричних та термічних чинників. Між клітинами зернистого і нижніх рядів рогового шару епідермісу існує також своєрідний ліпідний бар'єр, який утворюється у результаті викидання кератиноцитами в міжклітинний простір **ламелярних тілець**. Міжклітинний ліпідний бар'єр разом з кератиноцитами рогового шару забезпечує непроникність епідермісу.

У процесі життєдіяльності поверхневі лусочки рогового шару поступово злущуються (відриваються). У механізмі злущування лусочок важлива роль належить кератиносомам – видозміненим лізосомам кератиноцитів, які розчиняють десмосоми і забезпечують відходження лусочок одна від одної. Слід пам'ятати, що у тонкій шкірі кількість рядів клітин епідермісу значно менша порівняно з товстою шкірою, відсутній блискучий шар, а процеси зроговіння відбуваються у скороченому циклі.

У складі **дерми** – сполучнотканинній основі шкіри – розрізняють два шари: поверхневий сосочковий і глибокий сітчастий. **Сосочковий шар** дерми утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка у вигляді сосочків неправильної конусоподібної форми вростає в епідерміс. У сосочковому шарі проходить багато судин мікроциркуляторного русла, за рахунок яких здійснюється кровопостачання клітин епідермісу. У сполучній тканині сосочкового шару локалізовані пучки гладких міоцитів, скорочення яких може спричинити спазм судин і зменшення тепловіддачі. Рельєф сосочків дерми є індивідуальним для кожної людини і зумовлює характерне чергування виступів і впадин на поверхні епідермісу. Вивчення відбитків виступів епідермісу пальців рук (так звана **дактилоскопія**) використовується у криміналістиці для ідентифікації особи. Вивчення малюнку папілярних ліній шкіри долонь і підошов (**дерматогліфіка**) використовується під час діагностики деяких хромосомних аномалій, зокрема хвороби Дауна.

Сітчастий шар дерми утворений щільною волокнистою неоформленою сполучною тканиною. Товсті різнонаправлені пучки колагенових волокон у його складі забезпечують міцність шкіри та її тісний зв'язок з підшкірною жи-

ровою клітковиною. У сітчастому шарі дерми розміщені корені волосся, а також залози шкіри: ближче до сосочкового шару – сальні, ближче до підшкірної жирової клітковини – потові залози.

Гіподерма – підшкірна жирова клітковина – утворена скупченнями адипоцитів, які врастають у сітчастий шар дерми. Гіподерма відіграє роль амортизатора під час дії на шкіру механічних чинників, а також зумовлює деяку рухомість шкіри відносно тканин, що лежать глибше.

Залози шкіри поділяються на сальні та потові. Особливим різновидом останніх є грудні залози.

Сальні залози (*glandulae sebaceae*) (рис. 4.138, 4.142) – прості альвеолярні розгалужені залози з голокриновим типом секреції. Секрет сальних залоз – **шкірне сало** – змащує поверхню шкіри та волосся. Це запобігає мацерації шкіри водою та вологою повітря, ураженню її мікроорганізмами. Секрет сальних залоз надає еластичності шкірі та волоссю, пом'якшує їх. За добу виділяється близько 20 г шкірного сала. У складі сальної залози розрізняють кінцевий секреторний відділ і вивідну протоку. Кінцеві секреторні відділи сальних залоз розміщені в поверхневих частинах сітчастого шару дерми, переважно навколо коренів волосся; вивідні протоки відкриваються на дні волоссяних лійок.

Кінцевий секреторний відділ сальної залози являє собою мішечок розміром від 0,2 до 2 мм, що складається з оточених базальною мембраною

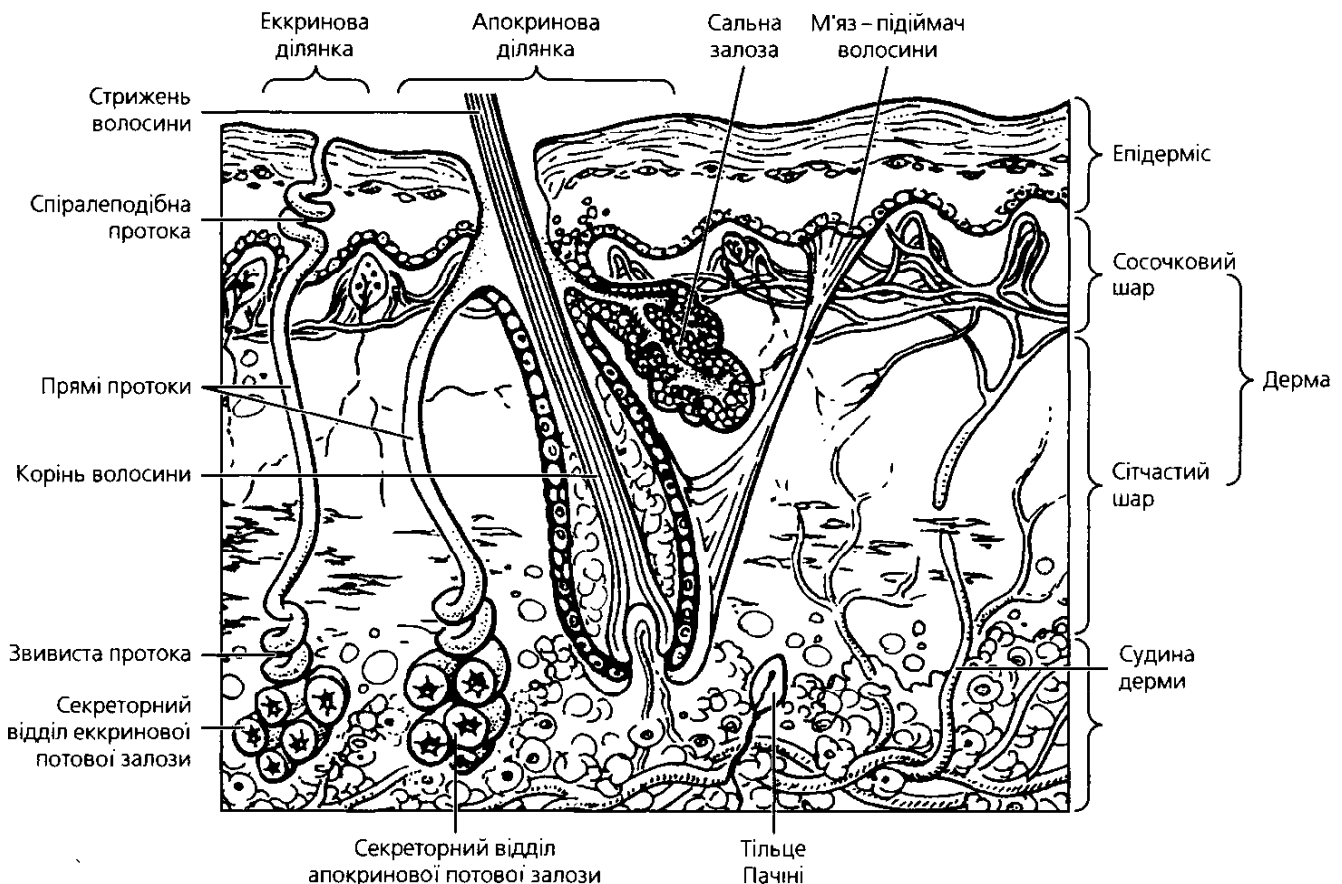


Рис. 4.138. Схема взаємозв'язку волосся, потових і сальних залоз: площина зрізу орієнтована вздовж кореня волосини

клітин-себоцитів двох різновидів. Безпосередньо біля базальної мембрани розміщений зовнішній, гермінативний, шар себоцитів. Це малодиференційовані клітини кубічної форми з добре вираженим ядром, здатні до проліферації. Ближче до центральної зони секреторного відділу розміщені великі клітини полігональної форми, де інтенсивно синтезуються ліпіди. У міру нагромадження жирових включень у цитоплазмі відбувається переміщення себоцитів ближче до вивідних проток з одночасним каріорексисом і каріолізисом (розпадом і руйнуванням ядра). Поступово себоцити цілковито перероджуються на оточені плазмолемою ліпідні краплі. Отже, секреція сальних залоз супроводжується загибеллю клітин і виділенням їх на поверхню епітеліального пласта (голокринового типу секреції). Вивідна протока сальної залози утворена багат шаровим плоским епітелієм, який біля кінцевого секреторного відділу стає одношаровим кубічним і зливається з зовнішнім шаром клітин секреторного відділу.

Потові залози (*glandulae sudoriferae*) (рис. 4.137, 4.138, 4.142) – прості трубчасті нерозгалужені залози. Їхній секрет – **піт** – на 98 % утворений водою, 2% становлять мінеральні солі та екскреторні органічні речовини. За добу потові залози виділяють близько 500 мл поту. Для випаровування поту організм витрачає тепло, охолоджуючись при цьому. Таким чином, функція потових залоз – участь у водно-сольовому обміні, екскреція метаболічних шлаків, а також забезпечення терморегуляції організму.

У складі потової залози розрізняють кінцевий секреторний відділ і вивідну протоку. Кінцевий секреторний відділ має вигляд трубки, закрученої у формі клубка діаметром 0,3–0,4 мм. Стінка трубки утворена кубічними або циліндричними (залежно від фази секреторного циклу) епітеліоцитами. Секреторні клітини потових залоз – **судорифероцити** – поділяють на два різновиди: світлі і темні. Функція світлих клітин пов'язана з секрецією води і мінеральних солей, темні клітини виділяють органічні макромолекули. Зовні кінцеві відділи потових залоз оточені шаром міоепітеліоцитів, які своїми скороченнями сприяють виведенню секрету. Від сполучної тканини сітчастого шару дерми кінцеві секреторні відділи потових залоз відмежовані базальною мембраною. На гістологічному препараті поперечно розрізаний клубок секреторного відділу потової залози має вигляд групи базофільно зафарбованих тілець, розміщених у глибоких частинах сітчастого шару дерми.

Вивідні протоки потових залоз у вигляді спіралі проходять через сітчастий і сосочковий шари дерми, пронизують усі шари епідермісу і відкриваються на поверхні шкіри потовою порою. Частина вивідних проток потових залоз разом з протоками сальних залоз впадає у волосяну ліжку. Стінка вивідної протоки потової залози побудована з двошарового кубічного епітелію, який в епідермісі змінюється на багат шаровий плоский; у роговому шарі вивідна протока власної стінки не має.

Залежно від способу виділення секрету розрізняють **мерокринові (еккринові)** і **апокринові потові залози**. Клітини кінцевих секреторних відділів

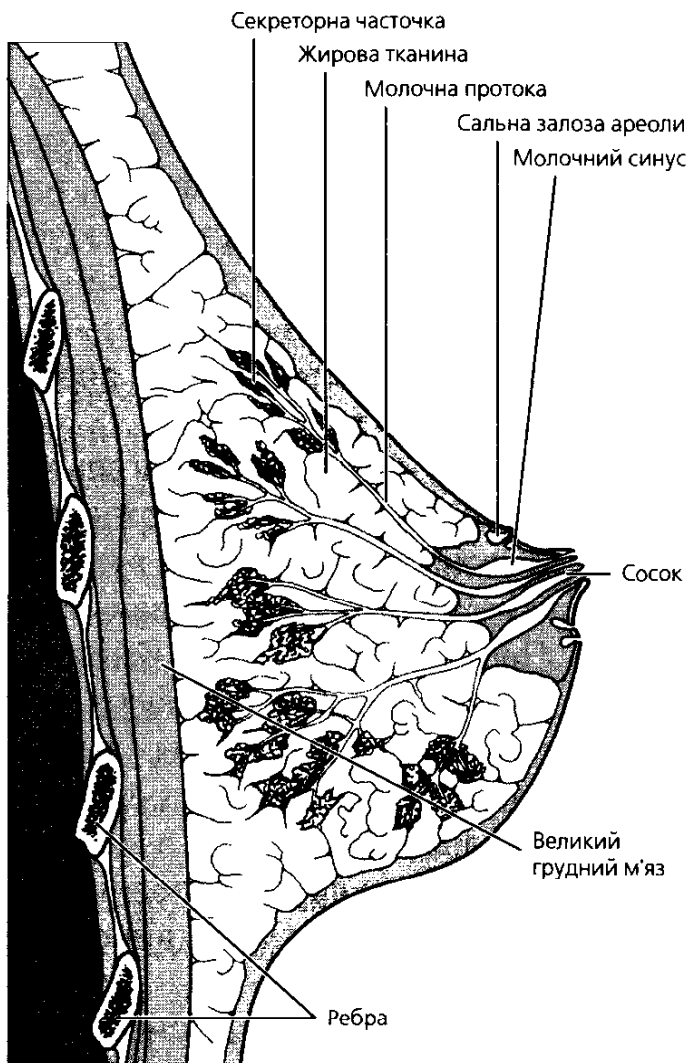
мерокринових залоз виділяють свої секреторні продукти шляхом екзоцитозу через плазмолему апікальної частини судорифероцитів. Секреція апокринових залоз здійснюється з відривом апікальних частин клітин кінцевих секреторних відділів і виведенням їх у складі секреторних продуктів. Апокринові залози розміщені лише в окремих ділянках тіла людини – під пахвами, навколо анального отвору, в шкірі лобової ділянки. Вони починають функціонувати з настанням статевої зрілості. Секрет апокринових залоз багатий на білкові речовини, які, розкладаючись на поверхні шкіри, зумовлюють характерний запах поту. Різновидом апокринових залоз є потові залози повік і церумінозні залози зовнішнього слухового ходу.

Грудні (молочні) залози (*mammae*) (рис. 4.139, 4.140) – складні альвеолярні розгалужені залози, які є видозміненими у процесі еволюції потовими залозами. Секрет грудних залоз – **молоко** – збалансована суспензія ліпідів у водному розчині білків, вуглеводів та мінеральних солей, найоптимальніша для вигодовування новонародженої дитини. Грудна залоза – парний орган, який у нормі функціонує лише у жінок. Свого максимального розвитку грудна залоза набуває після досягнення статевої зрілості: між 13 і 15 роками відбувається видовження і дихотомічне розгалуження проток, формування залозистих часточок. Секреторну активність грудні залози проявляють з настанням вагітності. Секрет грудних залоз, який утворюється у другій половині вагітності, називається **МОЛОЗИВОМ**. Повновартісне молоко починає вироблятися лише після народження дитини.

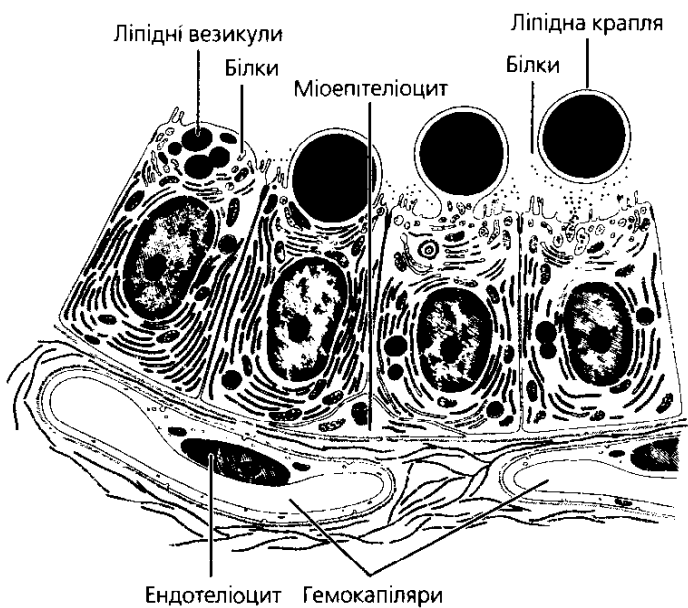
У дорослої жінки кожна грудна залоза складається з 15–20 часточок, розділених прошарками сполучної тканини. До складу кожної часточки входить одна окрема залозка, оточена сполучною тканиною і жировою клітковиною. Кожна залозка включає систему розгалужених молочних проток: кінцеву протоку, що відкривається на верхівці соска грудей; у неї впадають молочні синуси; останні збирають секрет з молочних проток, які, в свою чергу, розгалужуються на альвеолярні молочні ходи. Переважна більшість проток вистелена двошаровим (в окремих ділянках – багатшаровим) епітелієм, який оточують міоепітеліальні клітини. Молочні ходи до періоду лактації (молоковіддачі) закінчуються сліпо, а з настанням вагітності і лактації дають початок численним альвеолам.

Альвеоли грудної залози побудовані з клітин кубічної форми – **лактоцитів**, що виділяють секрет за апокриновим типом. На апікальній поверхні лактоцитів є мікроворсинки, цитопlasма містить добре розвинуті гранулярну й гладку ендоплазматичну сітку, елементи комплексу Гольджі, мікротрубочки та мікрофіламенти. Ці клітини розміщені в альвеолах в один ряд, контактують між собою з утворенням десмосом. Назовні від лактоцитів розміщений несучільний шар зірчастих міоепітеліоцитів, які скороченнями своїх відростків сприяють виведенню секрету.

Секрет лактоцитів включає крапельки ліпідів і молекули білків, разом з розчиненими у воді лактозою і мінеральними солями утворює у просвіті альвеоли

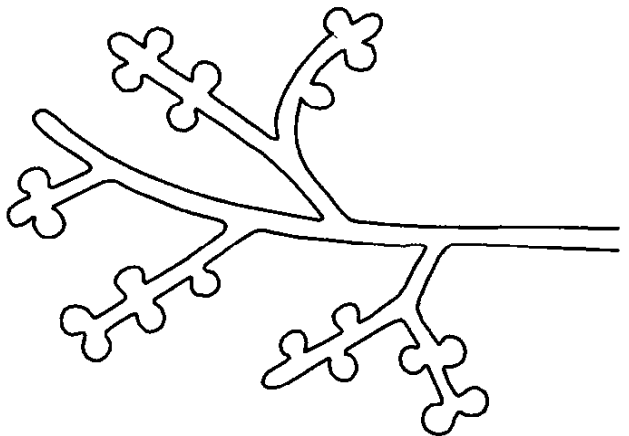


A

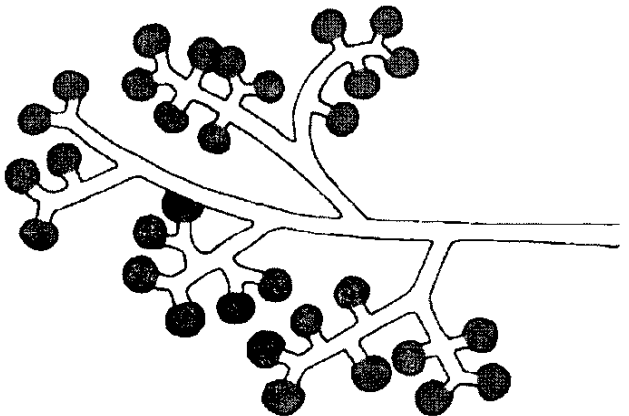


B

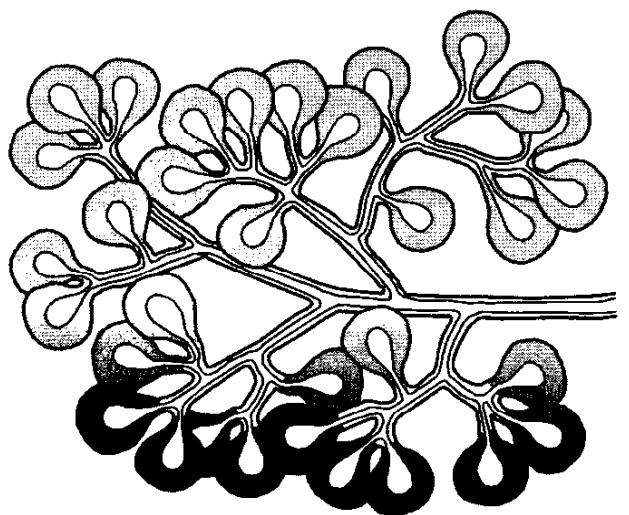
У невагітної жінки протокова система молочної залози не виявляє секреторної активності



Під час вагітності під впливом естрогенів, прогестерону, пролактину та плацентарного лактогену закінчення протокової системи трансформуються на численні секреторні альвеоли



Під час лактації відбувається секреція компонентів молока і їх накопичення у просвіті альвеол та молочних синусів



Б

Рис. 4.139. Грудна залоза: **A** – загальний план будови; **Б** – зміни структури грудної залози під час вагітності та грудного вигодовування; **B** – схема секреції компонентів молока лактоцитами: виділення ліпідів відбувається шляхом апокринової секреції, білки виділяються шляхом екзоцитозу

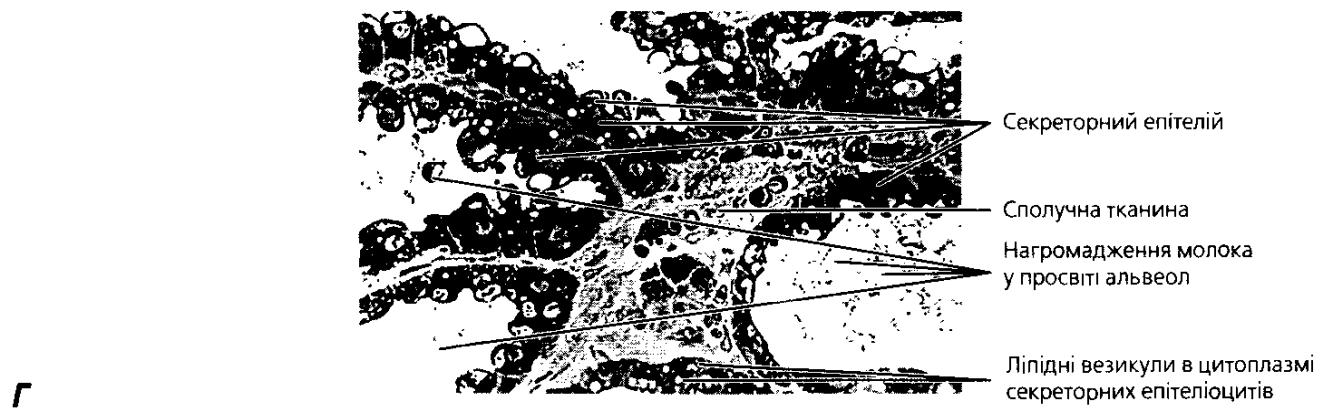
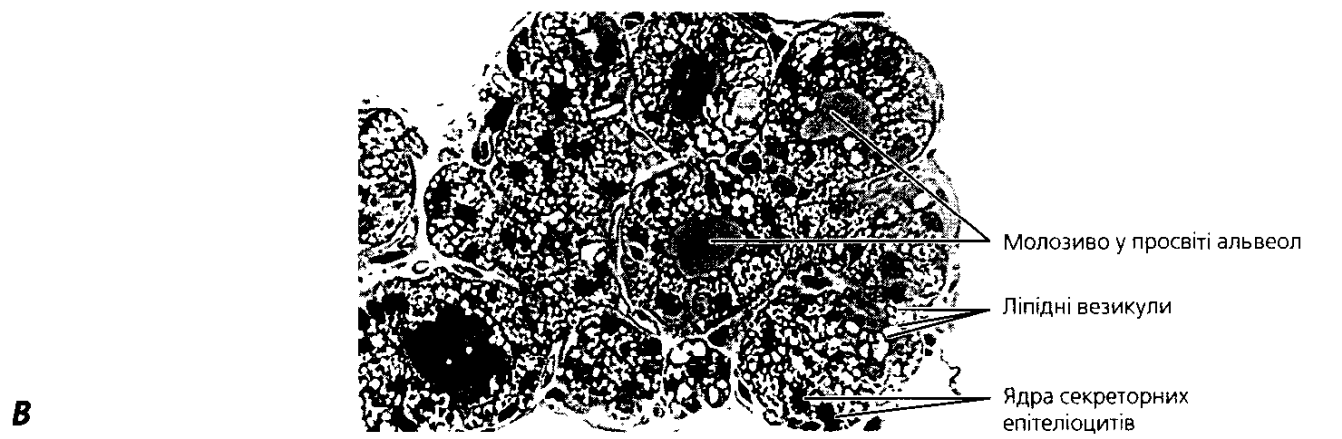
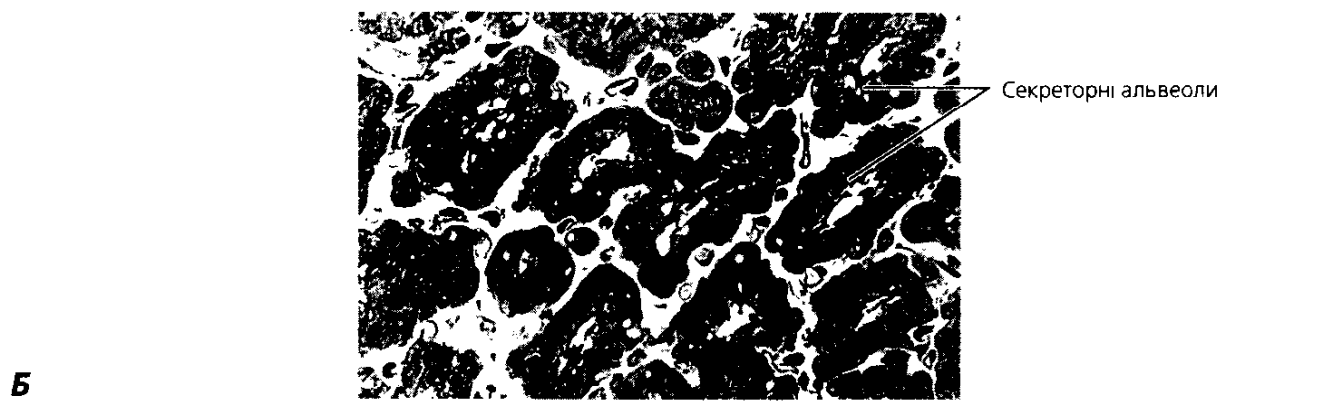


Рис. 4.140. Світлова мікроскопія грудної залози: **А** – невагітної жінки, $\times 130$; **Б** – вагітної жінки, $\times 250$; **В** – жінки перед пологами, $\times 250$; **Г** – під час лактації (у разі грудного вигодування), $\times 250$

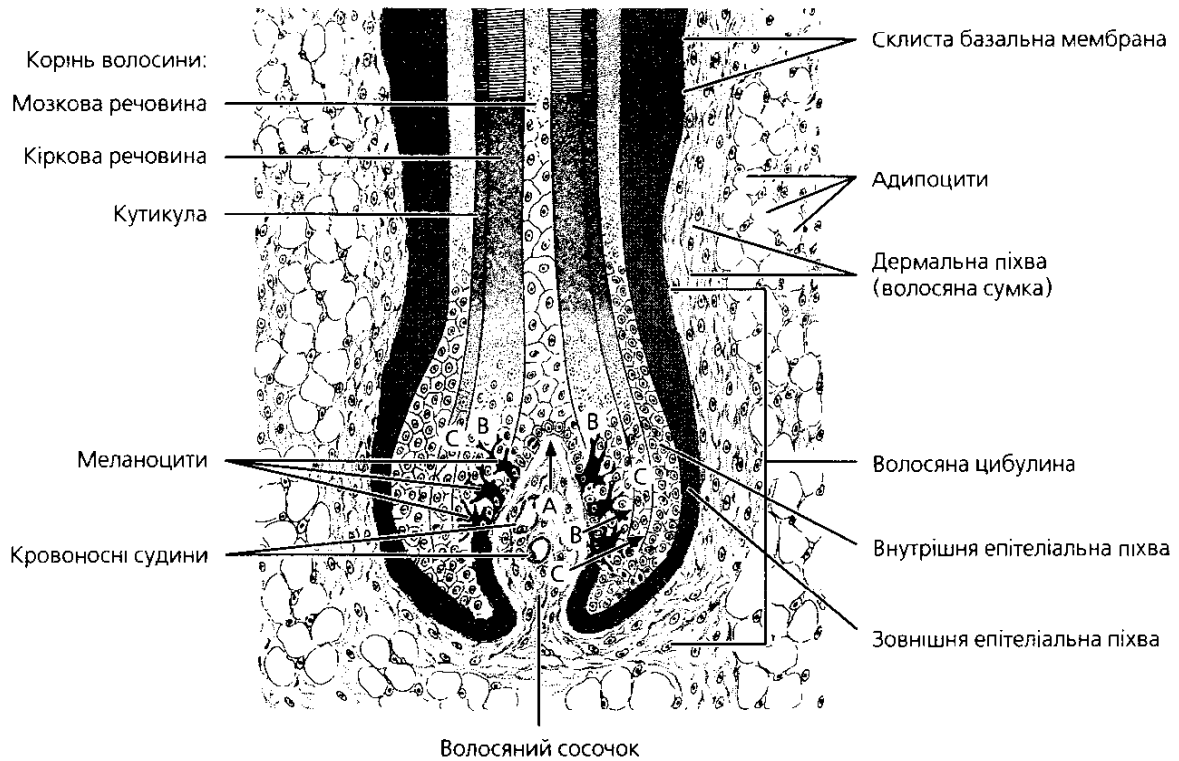
емульсію. Грудне молоко системою молочних альвеолярних ходів і молочних проток виводиться у молочні синуси, де й нагромаджується до моменту смоктання. Зовні клітини альвеол і молочних проток покриті базальною мембраною, яка відмежовує їх від прилеглої сполучної тканини. Після закінчення періоду лактації відбувається процес інволюції грудної залози, який полягає у редукції більшої частини альвеол, втраті секреторної активності збережених альвеол.

Волосся (pil) (рис. 4.138, 4.141, 4.142) — похідний елемент шкіри, який у людини відіграє переважно косметичну роль, а у тварин виконує функцію захисту та терморегуляції. Волосся поділяється на довге, щетинкове і пушкове. **Довге волосся** локалізоване на голові, під пахвами, на лобку; у чоловіків це також борода і вуса. **Щетинкове волосся** — це брови, віії. Воно також розміщене у присінку носової порожнини і в зовнішньому слуховому ході. **Пушкове волосся**, за деякими винятками, покриває усе тіло людини. Довжина волосся буває від кількох міліметрів до метрів, товщина від 0,005 до 0,5 мм. Кожна волосина має стрижень і корінь. Стрижень волосини випинається над поверхнею шкіри, корінь утоплений в епідерміс і дерму.

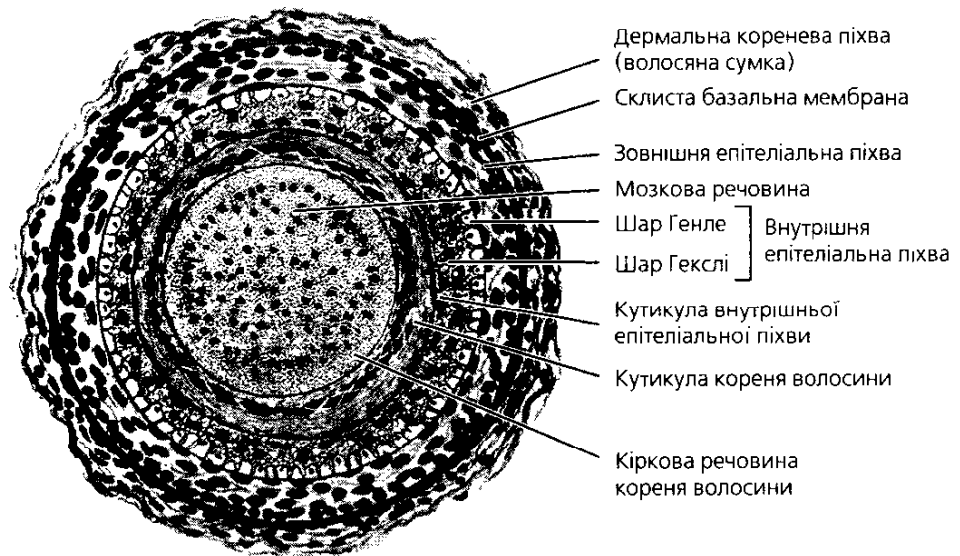
Стрижень волосини має дві морфологічно відмінні зони — поверхневу **кутикулу** і внутрішню **кіркову речовину**. У корені довгого і щетинкового волосся розрізняють три зони — внутрішню **мозкову речовину**, середню **кіркову речовину** і поверхневу **кутикулу**. Корінь пушкової волосини складається лише з кіркової речовини і кутикули. Мозкова речовина кореня волоса утворена нашарованими у вигляді стовпчика клітинами полігональної форми, у цитоплазмі яких розміщені гранули **трихогіаліну**, меланіну, а також пухирці газу. У міру того як клітини мозкової речовини з глибоких частин кореня волоса пересуваються ближче до поверхні епідермісу, відбуваються процеси зроговіння: трихогіалін перетворюється у кератин. Кіркова речовина на більшій частині кореня волосини утворена зроговілими лусочками, в яких міститься твердий кератин; лише у нижніх частинах кіркової речовини можна розрізнити частково зроговілі клітини з овальним ядром. Кутикула волосини у нижній частині кореня утворена циліндричними клітинами, довга вісь яких спрямована перпендикулярно до поверхні кіркової речовини; переважна більшість кутикули — це зроговілі лусочки, що нашаровуються одна на одну на зразок черепиці даху. Твердий кератин у складі лусочок кіркової речовини і кутикули зумовлює гнучкість і міцність волосини.

У нижній частині корінь волосини розширюється, утворюючи **волосяну цибулину**. Волосяні цибулини розміщені, як правило, на межі сітчастого шару дерми з підшкірною жировою клітковиною. Малодиференційовані клітини волосяної цибулини здатні до проліферації і є джерелом фізіологічної регенерації (росту) волоса. Знизу у волосяну цибулину вростає пухка сполучна тканина — так званий **волосяний сосочок**. У волосяному сосочку розміщені судини мікроциркуляторного русла, які забезпечують живлення волоса, і нервові волокна. Поверхневі клітини волосяної цибулини, розмножуючись, формують **внутрішню епітеліальну піхву** кореня волоса — епітеліальний шар, що

оточує кутикулу останнього. Внутрішня епітеліальна піхва складається з одного або кількох рядів цілком або частково зроговілих клітин, які містять у цитоплазмі м'який кератин. У нижньому відділі внутрішньої епітеліальної піхви розрізняють три шари: кутикулу, що прилягає до кореня волоса, **внутрішній гранулоносний шар Гекслі** і **зовнішній блідий шар Генле**.

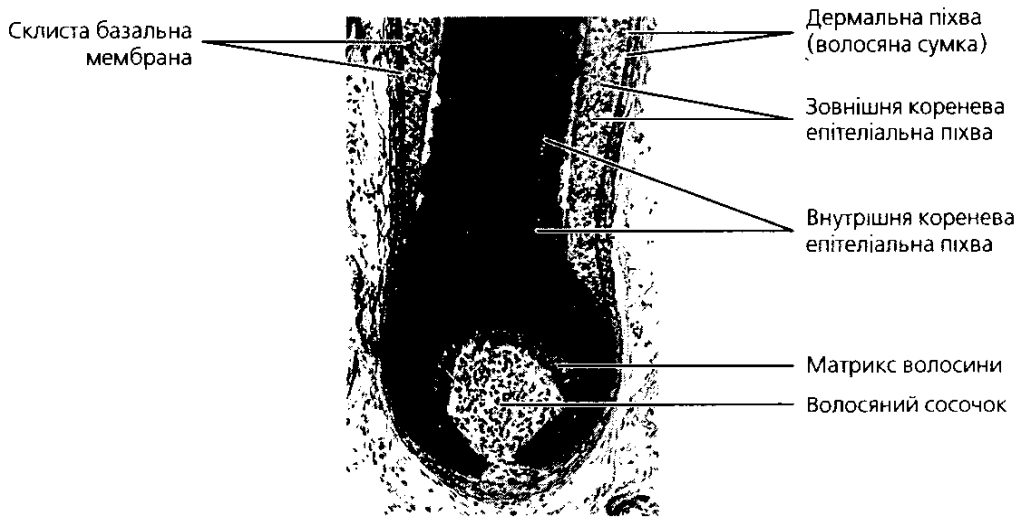


A

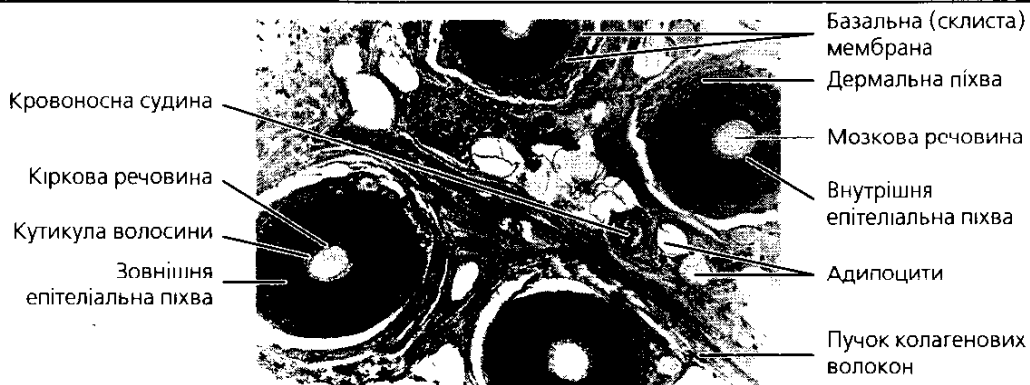


B

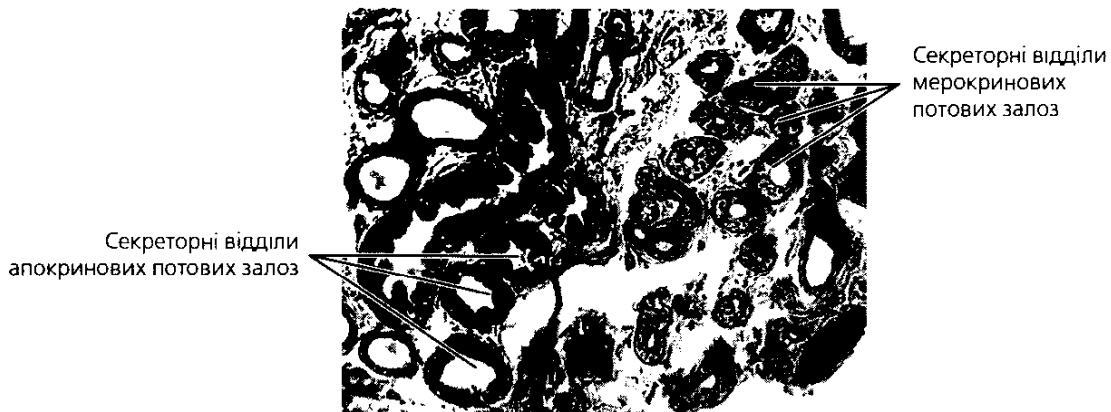
Рис. 4.141. Схема будови кореня волосини та його мікрооточення: **A** — поздовжній зріз нижньої частини кореня волосини: літерами та стрілками показано напрямки міграції проліферуючих клітин волосяного сосочка, які трансформуються у мозкову речовину (A), кіркову речовину (B) та кутикулу (C) кореня волоса; епітелій біля основи сосочка перетворюється на кореневу епітеліальну піхву; **B** — поперечний зріз кореня волосини на рівні його нижньої третини: шар Генле складається зі зроговілих клітин, шар Гекслі містить клітини з гранулами трихоглліліну, $\times 250$



A



B



B



G

Рис. 4.142. Світлова мікроскопія волосся та залоз шкіри: **A** – поздовжній зріз волосяної цибулини, $\times 80$; **B** – поперечний зріз чотирьох волосяних фолікулів, $\times 90$; **B** – мерокринові та апокринові потові залози людини, $\times 100$; **G** – сальна залоза, $\times 200$

Внутрішня епітеліальна піхва кореня волоса межує з його **зовнішньою епітеліальною піхвою**. Остання є продовженням росткової зони епідермісу: ближче до поверхні шкіри вона складається з кількох рядів багатих на глікоген клітин, у напрямку до волосяної цибулини кількість клітин поступово зменшується до одного-двох рядів. Зовнішня епітеліальна піхва оточена кореневою **дермальною піхвою (волосяною сумкою)** – елементами сполучної тканини із внутрішньою циркулярною і зовнішньою поздовжньою орієнтацією волокон. Між зовнішньою епітеліальною піхвою і волосяною сумкою лежить **склиста базальна мембрана**. У волосяну сумку вплітаються гладкі міоцити **м'яза-підіймача волоса**. Скорочення останнього змушують волосся набувати перпендикулярного положення відносно поверхні епідермісу. Внутрішня і зовнішня епітеліальні піхви разом формують **волосяний фолікул**.

Ніготь (*unguis*) (рис. 4.143) – рогова пластинка, що є похідною епідермісу. **Нігтьова пластинка** утворена роговими лусочками, які щільно прилягають одна до одної і містять у своєму складі твердий кератин. Нігтьова пластинка лежить на **нігтьовому ложі**, з трьох боків її оточують складки шкіри, які мають назву **нігтьових валиків**. Між нігтьовою пластинкою та нігтьовими валиками є **нігтьова щілина**. У нігтьовій пластинці розрізняють корінь, тіло і край. **Корінь нігтя** втоплений у задню нігтьову щілину. Невелика його частина, що виходить за межі нігтьової щілини, має білуватий колір, форму півмісяця і називається **нігтьовою луночкою**. **Край нігтя** – це та його частина, яка виходить за край нігтьового ложа (гіпоніхію).

Нігтьове ложе складається з епітеліальної і сполучнотканинної частини. Епітеліальна частина нігтьового ложа – **піднігтьова пластинка** – утворена ростковою зоною епідермісу, тоді як власне ніготь є його роговим шаром. У ділянці піднігтьової пластинки, над якою лежить корінь нігтя, постійно йдуть процеси проліферації і зроговіння клітин. Ця ділянка має назву **нігтьового матриксу**. Рогові лусочки, що утворюються, включаються в основу кореня нігтьової пластинки і забезпечують ріст нігтя у довжину. Сполучнотканинна основа (дерма) нігтьового ложа містить багато колагенових та еластичних волокон, частина яких орієнтована паралельно до нігтьової пластинки, а інша, маючи перпендикулярну орієнтацію, вплітається в окістя останньої фаланги пальця.

Розвиток шкіри та її похідних. Шкіра як орган формується із двох ембріональних зачатків: епідерміс розвивається із **шкірної ектодерми**, дерма та підшкірна жирова клітковина – з **сомітів** мезодерми, а точніше, з їх зовнішніх сегментів – **дерматомів**. Меланоцити походять із клітин нервового гребеня. Клітини Лангерганса мають моноцитарний генез. Протягом перших тижнів ембріогенезу зародок укритий одним шаром епітеліальних клітин. У кінці другого місяця з'являється другий шар, на третьому місяці епідерміс стає багатозаровим. У цей же період починаються процеси зроговіння поверхневого епітелію плода, формуються зачатки залоз, волосся і нігтів. На п'ятому місяці шкіра набуває дефінітивних ознак: у ній добре виражені епідерміс, дерма та підшкірна жирова клітковина.

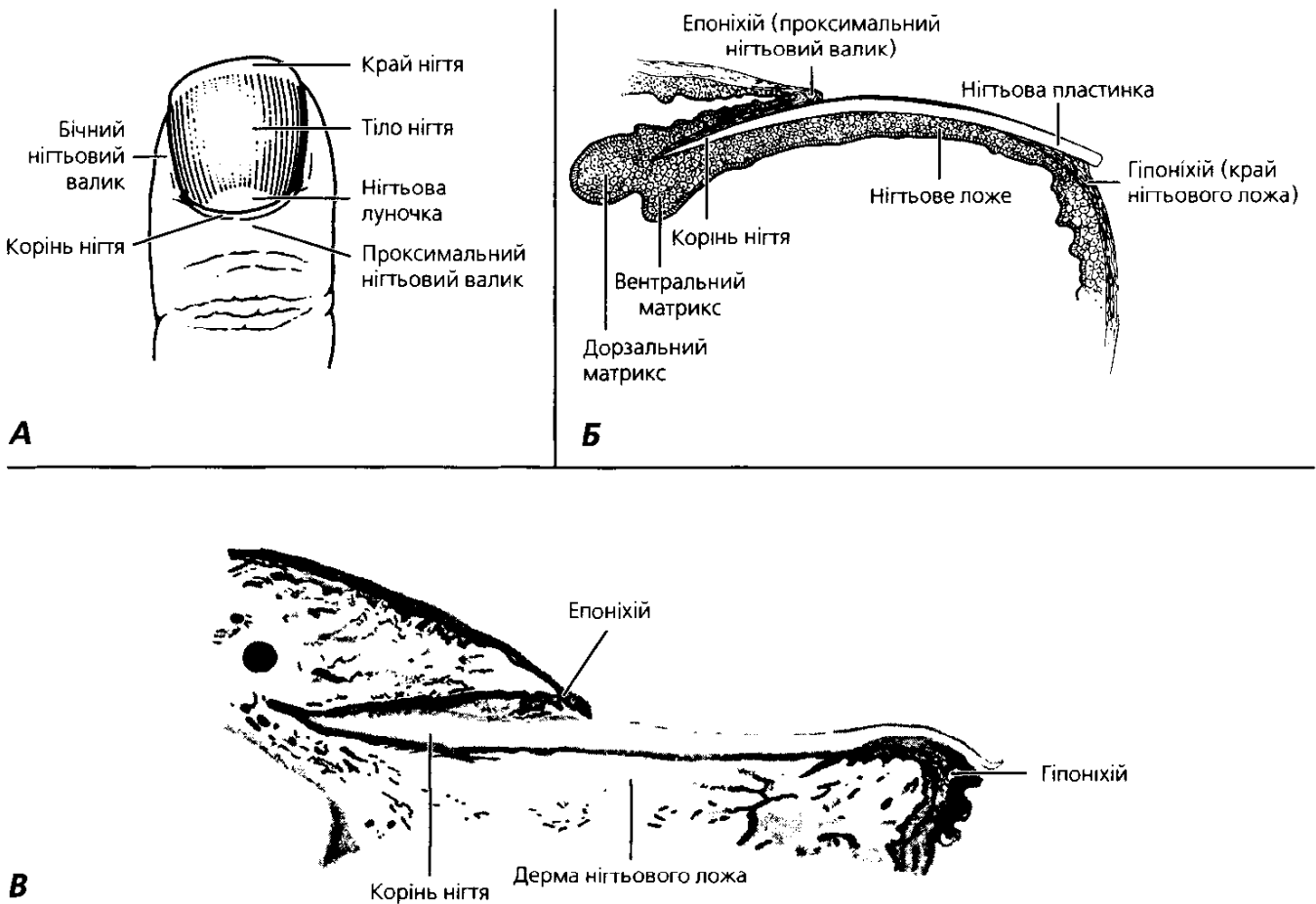


Рис. 4.143. Будова нігтя: **А** – загальний план будови нігтя, вид згори; **Б** – схематичне відтворення, сагітальний зріз; **В** – світлова мікроскопія гістологічного препарату нігтя новонародженої дитини, $\times 10$

Фізіологічна регенерація епідермісу відбувається протягом усього життя людини за рахунок проліферації стовбурових клітин росткової зони. Повна заміна епідермісу новоутвореними клітинами здійснюється протягом 10–30 діб. Вікові зміни шкіри пов’язані насамперед з посиленням процесів зроговіння. З віком у дермі зменшується вміст еластичних і ретикулярних волокон, зростає кількість колагенових волокон. Проявом цих змін є огрубіння шкіри, втрата нею еластичних властивостей.

Зачатки волосся у шкірі людини з’являються у проміжку з другого по п’ятий місяць ембріонального розвитку. Починається цей процес зі вrostання клітинних тяжів епідермісу в сполучну тканину, що лежить глибше. На кінці епітеліальних тяжів формуються волосяні цибулини, з яких починається ріст первинного волосся. Перед народженням або відразу після народження дитини первинне волосся випадає, на більшій поверхні тіла його заміщає пушкове волосся; у ділянках голови, брів та вій дещо пізніше з’являється довге та щетинкове волосся. У період статевого дозрівання довге волосся виростає під пахвами, на лобку, а в чоловіків також на обличчі, грудях, інколи – на спині та стегнах. Загальна кількість волосяних фолікулів у дорослого чоловіка становить близько 5 мільйонів, з них 1 мільйонів – у шкірі голови.

Період життя волосини триває від кількох тижнів до двох–чотирьох років. Процес періодичної зміни волосся починається з атрофії волосяного сосочка,

втрата проліферативної активності клітин волосяної цибулини, їх зроговіння. Волосяна цибулина при цьому перетворюється на волосяну колбу. Волосся перестає рости, волосяна колба вздовж зовнішньої епітеліальної піхви зміщується до рівня м'яза-підіймача волоса. Епітеліальна піхва спадається і перетворюється на клітинний тяж. На кінці цього тяжа через деякий час знову формується волосяний сосочок і з'являється нова волосяна цибулина. З останньої уздовж епітеліального тяжа починає рости новий волос. Новий волос поступово виштовхує старий з його епітеліальної піхви і з'являється над поверхнею епідермісу. З віком процеси зроговіння у клітинах мозкової речовини посилюються, у них зменшується вміст пігменту, в складі волосини зростає кількість пухирців газу. Це призводить до посивіння волосся.

Нігті починають формуватися на третьому місяці ембріогенезу у вигляді потовщення епітелію дорсальної поверхні останніх фаланг пальців рук і ніг. Першим з'являється нігтьове ложе. З проксимальної частини нігтьового ложа починає рости нігтьова пластинка, яка до кінця вагітності досягає кінчика пальця дитини.

Терміни для запам'ятовування

1. Шкіра. 2. Епідерміс. 3. Базальний шар. 4. Остистий шар. 5. Зернистий шар. 6. Блискучий шар. 7. Роговий шар. 8. Кератиноцит. 9. Меланоцит. 10. Епідермальний макрофаг (клітина Лангерганса). 11. Росткова зона епідермісу. 12. Меланін. 13. Меланосома. 14. Кератогіалін. 15. Елеїдин. 16. Кератин. 17. Рогова лусочка. 18. Кератиносома. 19. Дерма. 20. Сосочковий шар. 21. Сітчастий шар. 22. Підшкірна жирова клітковина. 23. Сальна залоза. 24. Себоцит. 25. Потова залоза. 26. Потова пора. 27. Судорифероцит. 28. Мерокринова (еккринова) потова залоза. 29. Апокринова потова залоза. 30. Грудна залоза. 31. Молочний синус. 32. Молочна протока. 33. Альвеолярний молочний хід. 34. Альвеола грудної залози. 35. Лактоцит. 36. Волос. 37. Довгий волос. 38. Щетинковий волос. 39. Пушковий волос. 40. Стрижень волоса. 41. Корінь волоса. 42. Кутикула волоса. 43. Кіркова речовина волоса. 44. Мозкова речовина волоса. 45. Трихогіалін. 46. Волосяна цибулина. 47. Волосяний сосочок. 48. Внутрішня епітеліальна піхва. 49. Зовнішня епітеліальна піхва. 50. Дермальна коренева піхва (волосяна сумка). 51. М'яз-підіймач волоса. 52. Волосяний фолікул. 53. Волосяна колба. 54. Ніготь (нігтьова пластинка). 55. Корінь нігтя. 56. Нігтьова луночка. 57. Тіло нігтя. 58. Край нігтя. 59. Нігтьове ложе. 60. Нігтьовий валик (епоніхій). 61. Нігтьова щілина. 62. Гіпоніхій

Тестові завдання

Вступ

1. Вибрати одну правильну відповідь
Роздільна здатність світлового мікроскопа становить:
а) 2 мкм; б) 2 мм; в) 0,2 мкм; г) 0,2 нм.
2. Вибрати одну правильну відповідь
Базофілія – це:
а) забарвлення гістологічних структур нейтральними барвниками;
б) забарвлення гістологічних структур основними барвниками;
в) забарвлення гістологічних структур кислими барвниками;
г) зміна кольору основного барвника.
3. Вибрати одну правильну відповідь
Здатність гістологічних структур змінювати колір основного барвника – це:
а) базофілія; б) оксифілія; в) нейтрофілія; г) метакромазія.

1.1. Вчення про клітину. Неклітинні структури організму

1. Вибрати одну правильну відповідь
Ущільнення матеріалу під час виготовлення постійного гістологічного препарату проводиться у:
а) спирті; б) формаліні; в) парафіні.
2. Вибрати одну правильну відповідь
Поперечно посмуговані м'язові волокна – це:
а) синцитій;
б) без'ядерна неклітинна структура;
в) симпласт;
г) аморфна речовина.
3. Вибрати одну правильну відповідь
Колагенові волокна – це:
а) симпласт;
б) синцитій;
в) аморфна речовина;
г) неклітинна без'ядерна структура.
4. Вибрати одну правильну відповідь
Гістологічна структура, обмежена плазматичною мембраною, яка має велику кількість цитоплазми і багато ядер, – це:
а) синцитій; б) аморфна речовина; в) симпласт; г) трансцитоз.
5. Вибрати одну правильну відповідь
Найменші клітини організму людини мають розміри:
а) 4–6 мкм; б) 0,2 мкм; в) 100–150 мкм; г) 4–5 мм; д) 100–200 нм.
6. Вибрати одну правильну відповідь
Синцитій – це:
а) сукліття;
б) білок;

- в) форма клітинного контакту;
- г) волокниста структура.

1.2. Клітинна оболонка. Цитоплазма

1. Вибрати одну правильну відповідь
Основою будови елементарної біологічної мембрани є:
 - а) молекули фосфоліпідів;
 - б) молекули тубулінів;
 - в) ДНК;
 - г) РНК.
2. Вибрати одну правильну відповідь
Маркерним ферментом лізосом є:
 - а) РНК-аза;
 - б) ДНК-аза;
 - в) каталаза;
 - г) кисла фосфатаза.
3. Вибрати дві правильні відповіді
Серед нижче перерахованих структур вкажіть субмікроскопічні мембранні органели:
 - а) мітохондрії;
 - б) комплекс Гольджі;
 - в) рибосоми;
 - г) ендоплазматична сітка;
 - д) мікрофіламенти; е) пероксисоми.
4. Вибрати дві правильні відповіді
Подвійну біомембрану у своїй будові мають такі структури клітини:
 - а) лізосоми;
 - б) мітохондрії;
 - в) плазмолема;
 - г) нуклеолема;
 - д) центросома;
 - е) мікротрубочки.
5. Знайти відповідність літери до цифри
1) мітохондрії; **2)** лізосоми; **3)** гранулярна ендоплазматична сітка; **4)** вільні рибосоми (полісоми):
 - а) синтез білків «на експорт»;
 - б) клітинне травлення;
 - в) утворення енергії;
 - г) синтез білків для потреб клітини.
6. Вибрати одну правильну відповідь
Обмін іонами між клітинами забезпечує:
 - а) простий контакт;
 - б) щільний замикальний контакт;
 - в) десмосома;
 - г) щілинний контакт (нексус).
7. Вибрати одну правильну відповідь
Маркерним ферментом пероксисом є:
 - а) кисла фосфатаза;
 - б) РНК-аза;
 - в) каталаза;
 - г) ДНК-аза.

8. Вибрати одну правильну відповідь

Рибосоми складаються з:

- а) ДНК і білка;
- б) ДНК, РНК і білка;
- в) РНК і білка;
- г) РНК, білка і ліпідів.

9. Вибрати дві правильні відповіді

Серед нижче перерахованих структур вкажіть немембранні субмікроскопічні органи:

- а) рибосоми;
- б) ендоплазматична сітка;
- в) пероксисоми;
- г) мікротрубочки;
- д) комплекс Гольджі;
- е) центросома.

10. Знайти відповідність літери до цифри

1) гладка ендоплазматична сітка; **2)** пероксисоми; **3)** комплекс Гольджі; **4)** центросома; **5)** мікрофіламенти:

- а) детоксикація клітини;
- б) розходження хромосом під час клітинного поділу;
- в) синтез ліпідів та вуглеводів;
- г) цитоскелет та рух клітини;
- д) формування секреторних продуктів.

11. Вибрати одну правильну відповідь

Поглинання клітиною крапельок рідини – це:

- а) фагоцитоз; б) піноцитоз; в) рекреція; г) екскреція.

12. Вибрати одну правильну відповідь

Клітину обробили колхіцином – речовиною, що руйнує мікротрубочки. Яка функція клітини при цьому постраждає:

- а) здатність синтезувати білки;
- б) здатність синтезувати АТФ;
- в) рухливість;
- г) здатність синтезувати вуглеводи і ліпіди?

13. Вибрати одну правильну відповідь

Органи, які мають власну ДНК, – це:

- а) лізосоми; б) рибосоми; в) комплекс Гольджі; г) мітохондрії.

14. Вибрати дві правильні відповіді

Серед перерахованих нижче структур виберіть мікроскопічні мембранні органи:

- а) ендоплазматична сітка;
- б) центросома;
- в) рибосоми;
- г) мітохондрії;
- д) пероксисоми;
- е) комплекс Гольджі.

15. Знайти відповідність літери до цифри

1) вільні рибосоми; **2)** центросома; **3)** комплекс Гольджі; **4)** гранулярна ендоплазматична сітка:

- а) розходження хромосом під час поділу клітини;
- б) синтез білків «на експорт»;
- в) формування секреторних продуктів;
- г) синтез білків для потреб клітини.

- 16.** Вибрати одну правильну відповідь
Десмін – це білок, який входить до складу проміжних мікрофіламентів:
а) м'язової тканини;
б) епітеліальної тканини;
в) сполучної тканини;
г) нервової тканини.
- 17.** Вибрати одну правильну відповідь
Процес поглинання клітиною речовин – це:
а) екзоцитоз; б) ендоцитоз; в) секреція; г) екскреція.
- 18.** Вибрати одну правильну відповідь
Систему мікротрубочок центріолі описують формулою:
а) $(9 \times 2) + 2$;
б) $(9 \times 3) + 2$;
в) $(9 \times 3) + 0$;
г) $(9 \times 2) + 0$.
- 19.** Вибрати дві правильні відповіді
Серед поданих нижче структур виберіть немембранні органели:
а) мітохондрії;
б) комплекс Гольджі;
в) мікрофіламенти;
г) рибосоми;
д) ендоплазматична сітка;
е) пероксисоми.
- 20.** Знайти відповідність літери до цифри
1) комплекс Гольджі; **2)** пероксисоми; **3)** лізосоми; **4)** гладка ендоплазматична сітка;
5) рибосоми:
а) клітинне травлення;
б) формування секреторних продуктів;
в) синтез ліпідів та вуглеводів;
г) детоксикація клітини;
д) синтез білків.
- 21.** Вибрати одну правильну відповідь
Екскреція – це:
а) виведення продуктів метаболізму;
б) поглинання клітиною рідини;
в) видалення структурних компонентів клітини за її межі;
г) виведення клітиною секреторних продуктів.
- 22.** Вибрати одну правильну відповідь
Віментин – це білок, який входить до складу проміжних філаментів:
а) епітеліальної тканини;
б) м'язової тканини;
в) нервової тканини;
г) сполучної тканини.
- 23.** Вибрати одну правильну відповідь
Мікротрубочки побудовані з:
а) десміну; б) тубуліну; в) кератину; г) віментину.
- 24.** До поданих нижче органел підберіть відповідні функції
1) центросома; **2)** лізосоми; **3)** мітохондрії; **4)** гранулярна ендоплазматична сітка;
5) пероксисоми:
а) клітинне травлення;

- б) синтез білків «на експорт»;
- в) детоксикація клітини;
- г) утворення та збереження енергії;
- д) розходження хромосом під час клітинного поділу.

1.3. Ядро. Репродукція клітин

1. Вибрати одну правильну відповідь
Період клітинного циклу, під час якого відбувається подвоєння хромосомного набору:
 - а) метафаза мітозу;
 - б) анафаза мітозу;
 - в) S-період інтерфази;
 - г) G_1 -період інтерфази.
2. Вибрати одну правильну відповідь
Ядерце має таку функцію:
 - а) збереження енергії;
 - б) синтез ліпідів;
 - в) клітинне травлення;
 - г) утворення рибосом.
3. Вибрати дві правильні відповіді
Виберіть ознаки гетерохроматину:
 - а) функціонально активний;
 - б) відповідає конденсованим ділянкам хромосом;
 - в) невидимий;
 - г) добре забарвлюється;
 - д) відповідає деконденсованим ділянкам хромосом.
4. Вибрати одну правильну відповідь
 G_0 -період клітинного циклу – це:
 - а) затриманий G_2 -період;
 - б) затриманий S-період;
 - в) затриманий G_1 -період;
 - г) рання профаза мітозу.
5. Вибрати одну правильну відповідь
Перинуклеарний простір – це:
 - а) ядерна пора;
 - б) проміжок між петлями нуклеолонеми;
 - в) проміжок між мембранами ядерної оболонки;
 - г) простір навколо зовнішньої ядерної мембрани.
6. Вибрати дві правильні відповіді
Виберіть ознаки еухроматину:
 - а) функціонально активний;
 - б) добре забарвлюється;
 - в) не забарвлюється;
 - г) відповідає конденсованим ділянкам хромосом;
 - д) його видно під світловим мікроскопом.
7. Вибрати одну правильну відповідь
Гетерохроматин – це:
 - а) конденсовані ділянки хромосом;
 - б) деконденсовані ділянки хромосом;
 - в) нуклеосома;
 - г) хроматин, що не забарвлюється.

- 8.** Вибрати одну правильну відповідь
Кількість хроматид у хромосомі на початку профазі:
а) одна; б) дві; в) три; г) чотири.
- 9.** Вибрати прояви поданих нижче фаз мітозу:
1) телофаза; **2)** анафаза; **3)** рання профаза; **4)** метафаза; **5)** пізня профаза:
а) хромосоми концентруються в екваторіальній площині клітини;
б) хромосоми утворюють пухкий клубок, зникають ядерна оболонка та ядерце;
в) хромосоми розходяться до полюсів клітини;
г) хромосоми утворюють щільний клубок за умови збереження ядерної оболонки та ядерця;
д) на полюсах клітини утворюються дочірні ядра.
- 10.** Вибрати одну правильну відповідь
Ядерце утворюється з:
а) первинної перетяжки хромосом;
б) вторинної перетяжки хромосом;
в) хромосомних центромер;
г) лізосом.
- 11.** Вибрати одну правильну відповідь
В G_1 -періоді клітинного циклу хромосома побудована з:
а) двох хроматид;
б) чотирьох хроматид;
в) трьох хроматид;
г) однієї хроматиди.
- 12.** Вибрати дві правильні відповіді
Нуклеосома – це:
а) хромосома;
б) структурна одиниця хроматину;
в) гранулярний компонент ядерця;
г) ядерна пора;
д) комплекс ДНК і білків-гістонів.
- 13.** Вибрати одну правильну відповідь
Структура інтерфазного ядра, яка добре забарвлюється і створює специфічний малюнок ядра в різних типах клітин:
а) хромосоми; б) ядерце; в) еухроматин; г) гетерохроматин.
- 14.** Вибрати одну правильну відповідь
Розходження хромосом до полюсів клітини спостерігається у:
а) профазі; б) метафазі; в) інтерфазі; г) анафазі.
- 15.** Вибрати одну правильну відповідь
Ядерна оболонка має:
а) кристи; б) мікроворсинки; в) пори; г) нексуси.
- 16.** Вибрати одну правильну відповідь
Еукаріотичні клітини – це:
а) без'ядерні клітини;
б) клітини, що не мають рибосом;
в) клітини, що містять ядро.
- 17.** Вибрати дві правильні відповіді
Структури клітини, що мають подвоєну біомембрану:
а) лізосоми;
б) рибосоми;
в) мітохондрії;

- г) нуклеолема;
- д) пероксисоми;
- е) мікротрубочки;
- є) мікрофіламенти.

2.1. Статеві клітини. Запліднення. Дроблення. Імплантація

1. Вибрати одну правильну відповідь
Імплантація – це:
 - а) утворення плаценти;
 - б) занурення зародка в ендометрій;
 - в) гастрюляція;
 - г) утворення амніона.
2. Вибрати одну неправильну відповідь
У результаті запліднення:
 - а) визначається стать дитини;
 - б) забезпечується видова мінливість завдяки новій комбінації генетичного матеріалу;
 - в) зберігається гаплоїдний набір хромосом;
 - г) ініціюється дроблення.
3. Вибрати три правильні відповіді
Оболонка запліднення має такі ознаки:
 - а) зберігається шість днів після запліднення;
 - б) зникає одразу після запліднення;
 - в) продукується овоцитом разом з фолікулярними клітинами;
 - г) запобігає дотерміновій адгезії бластоцисти.
4. Вибрати одну правильну відповідь
Місце запліднення в нормі:
 - а) матка;
 - б) черевна порожнина;
 - в) маткова частина яйцевода;
 - г) ампульна частина маткової труби;
 - д) піхва.

2.2. Гастрюляція. Гісто- і органогенез. Позазародкові органи

1. Вибрати одну неправильну відповідь
Під час нейруляції утворюються такі структури:
 - а) нервова трубка;
 - б) хорда;
 - в) гангліозна пластинка;
 - д) нервовий гребінь.
2. Вибрати одну неправильну відповідь
До складу пуповини входять такі структурні компоненти:
 - а) дві артерії;
 - б) одна вена;
 - в) слизова сполучна тканина;
 - г) цитотрофобласт;
 - д) амніотичний епітелій;
 - е) залишок алантоїса;
 - є) жовткове стебельце.

3. Вибрати одну неправильну відповідь
Плацента виконує такі функції:
а) трофічну; б) дихальну; в) екскреторну; г) кровотворну; д) ендокринну; е) захисну.
4. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3
Клітинний матеріал сомітів поділяється на три частини: **1)** дерматом; **2)** міотом; **3)** склеротом. Вони є джерелами розвитку:
а) хрящової та кісткової тканин скелета;
б) сполучнотканинної основи шкіри;
в) скелетних м'язів;
г) серцевого м'яза;
д) надниркових залоз.
5. Вибрати дві правильні відповіді
Протягом четвертого тижня ембріогенезу:
а) починається кровообіг зародка;
б) завершується імплантація;
в) здійснюється гастрюляція;
г) здійснюється нейруляція.
6. Вибрати три правильні відповіді
Тип та форма плаценти у людини:
а) епітеліохоріальна;
б) дископодібна;
в) десмохоріальна;
г) гемохоріальна;
д) поясна;
е) ендотеліохоріальна;
є) ворсинчаста.
7. Вибрати одну правильну відповідь
Пуповина утворюється з:
а) первинної смужки;
б) жовткового мішка;
в) амніотичної ніжки;
г) зародкового диску.
8. Вибрати дві неправильні відповіді
Гіпобласт має такі характеристики:
а) розвивається з внутрішнього шару цитотрофобласту;
б) утворює дах первинного жовткового мішка;
в) перетворюється у зародкову ендодерму протягом третього тижня ембріогенезу;
г) формує внутрішній шар клітин зародкового диска.
9. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3
Розрізняють три частини відпадної (децидуальної) оболонки:
1) основна; **2)** сумкова; **3)** пристінкова. Вони локалізовані:
а) між гладким хоріоном і порожниною матки;
б) між ворсинчастим хоріоном і базальним шаром ендометрію;
в) між порожниною матки і базальним шаром ендометрію;
г) між амніоном і хоріоном;
д) між міометрієм і периметрієм.
10. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3
Розрізняють три зародкові листки: **1)** ектодерму; **2)** мезодерму; **3)** ендодерму. Їхніми похідними є:
а) епідерміс;

- б) епітелій нирок і статевих залоз;
- в) печінка і підшлункова залоза;
- г) емаль зубів;
- д) м'яз серця;
- е) кора надниркових залоз;
- є) епітелій середнього відділу травного каналу.

3.1. Вчення про тканини. Епітеліальні тканини. Залозистий епітелій

1. Вибрати одну правильну відповідь

Тканина – це:

- а) сукупність клітин і волокон, що доповнюють одні одних;
- б) сукупність клітин і неклітинних структур, об'єднаних спільністю походження, будови і функції;
- в) сукупність волокон та основної міжклітинної речовини, що склалася філогенетично;
- г) сукупність клітин, волокон та основної міжклітинної речовини.

2. Вибрати одну правильну відповідь

Багат шаровий плоский незроговілий епітелій локалізується у:

- а) епідермісі шкіри;
- б) рогівці ока;
- в) тонкій кишці;
- г) шлунку;
- д) яйцепроводі;
- е) нирці.

3. Підібрати по дві правильні відповіді до пп. 1, 2

Залози поділяються на: **1)** екзокринні; **2)** ендокринні, їхні характерні ознаки:

- а) відсутність вивідних проток;
- б) наявність кінцевих секреторних відділів і вивідних проток;
- в) виведення секреторних продуктів на поверхню епітеліального пласта;
- г) виведення секреторних продуктів у кров, лімфу або тканинну рідину.

4. Вибрати одну неправильну відповідь

Розрізняють такі типи тканин:

- а) м'язову; б) епітеліальну; в) ретикулярну; г) нервову; д) сполучну.

5. Вибрати одну неправильну відповідь

До одношарових епітеліїв належать:

- а) мезотелій;
- б) багаторядний миготливий епітелій;
- в) перехідний епітелій;
- г) ендотелій;
- д) одношаровий призматичний епітелій.

6. Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4

Розрізняють залози: **1)** ендокринні; **2)** голокринові; **3)** апокринові; **4)** ендоепітеліальні. Прикладом цих залоз є:

- а) сальні залози;
- б) гіпофіз;
- в) молочні залози;
- г) келихоподібні екзокриноцити.

7. Вибрати одну неправильну відповідь

Розрізняють такі типи тканин:

- а) епітеліальні;
 б) тканини внутрішнього середовища (сполучні);
 в) м'язові;
 г) нервові;
 д) скелетні.
- 8.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Епітелій рогівки ока включає такі шари:
 а) базальний; б) остистий; в) блискучий; г) поверхневий.
- 9.** Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4
 Розрізняють такі типи залозистої секреції: **1)** мерокриновий; **2)** мікроапокриновий;
3) макроапокриновий; **4)** голокриновий. Їхні ознаки:
 а) відрив мікроворсинок у процесі секреції;
 б) руйнування усієї клітини у процесі секреції;
 в) відрив апікальної частини клітини;
 г) виділення секрету без ушкодження клітини.
- 10.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Розрізняють такі типи тканин:
 а) епітеліальну; б) сполучну; в) пігментну; г) нервову; д) м'язову.
- 11.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Для епітеліальної тканини характерні такі морфологічні ознаки:
 а) наявність пласта клітин;
 б) наявність базальної мембрани;
 в) відсутність кровоносних судин;
 г) велика кількість міжклітинної речовини;
 д) полярна диференціація клітин.
- 12.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Ендокринні залози:
 а) можуть бути одно- або багатоклітинними;
 б) виділяють секреторні продукти на поверхню епітеліального пласта;
 в) виділяють секрет у кров, лімфу або тканинну рідину;
 г) мають трабекулярний або фолікулярний тип будови.
- 13.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Розрізняють такі типи тканин:
 а) нервову; б) м'язову; в) залозисту; г) сполучну; д) епітеліальну.
- 14.** Вибрати одну неправильну відповідь
 Екзокринні залози:
 а) виділяють секрет на поверхню епітеліального пласта;
 б) функціонують за принципом мерокринової, апокринової або голокринової секреції;
 в) виділяють секреторні продукти у внутрішнє середовище організму;
 г) поділяються на прості і складні;
 д) поділяються на екзо- та ендоепітеліальні.
- 15.** Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
 Серед епітеліїв розрізняють: **1)** мезотелій; **2)** багат шаровий плоский незроговілий;
3) багат шаровий плоский зроговілий; **4)** перехідний; **5)** багаторядний (псевдобагат шаровий) війчастий. Їхня локалізація:
 а) сечовий міхур;
 б) серозні оболонки;
 в) рогівка ока;

- г) трахея;
- д) шкіра.

3.2. Тканини внутрішнього середовища. Морфологія та функції крові

1. Вибрати одну правильну відповідь
Еритроцити, які можна побачити в усіх гістологічних препаратах і які найчастіше вживаються для визначення розмірів мікроструктур мають середній діаметр:
а) 0,72 мкм; б) 7,2 мкм; в) 7,2 А; г) 72 мкм; д) 72 А.
2. Вибрати одну правильну відповідь
У хворого порушений синтез фібриногену. Яка функція крові при цьому постраждає:
а) захисна; б) трофічна; в) дихальна; г) зсідання.
3. Вибрати одну правильну відповідь
Дані лейкоцитарної формули: **1)** нейтрофільних гранулоцитів 67%; **2)** базофілів – 1%; **3)** еозинофілів – 3%; **4)** лімфоцитів – 24%; **5)** моноцитів – 5%. Кому належить ця кров:
а) однорічній дитині;
б) п'ятирічній дитині;
в) дорослій людині?
4. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2
У препараті мазка крові людини, зафарбованого за методом Романовського, в полі зору є два лейкоцити: **1)** клітина діаметром 15 мкм з бобоподібним ядром і слабо базофільною (блакитно-сірою) цитоплазмою; **2)** клітина діаметром 12 мкм, ядро якої складається із двох сегментів, а цитоплазма заповнена яскраво-рожевою зернистістю. Які це клітини:
а) лімфоцит; б) базофіл; в) еозинофіл; г) нейтрофіл; д) моноцит?
5. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4
У лейкоцитарній формулі здорової людини подані такі цифрові дані:
1) 72%; **2)** 7%; **3)** 0,5%; **4)** 24%; **5)** 2%. Яким різновидам лейкоцитів вони належать:
а) нейтрофільним сегментоядерним гранулоцитам;
б) лімфоцитам;
в) еозинофілам;
г) базофілам;
д) моноцитам?
6. Вибрати одну правильну відповідь
У хворого знижений вміст гемоглобіну. Яка функція крові при цьому постраждає:
а) захисна; б) трофічна; в) дихальна; г) гомеостатична?
7. Вибрати одну правильну відповідь
Близько третини (33%) циркулюючих лейкоцитів периферійної крові – це:
а) базофіли; б) еозинофіли; в) лімфоцити; г) моноцити; д) нейтрофіли.

3.3. Кровотворення (гемопоез)

1. Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
У різних гістогенетичних рядах (диферонах) гемопоезу розрізняють такі клітини-бласти: **1)** проеритробласти; **2)** мієлобласти; **3)** моноцитобласти; **4)** лімфобласти; **5)** мегакаріобласти. До яких гемопоетичних рядів вони належать:
а) моноцитарного;
б) еритроїдного;
в) лімфоцитарного;

- г) гранулоцитарного;
д) тромбоцитарного?
2. Вибрати одну правильну відповідь
У лейкоцитарній формулі 32% нейтрофілів і 56% лімфоцитів. Кому належить ця кров:
а) новонародженій дитині;
б) однорічній дитині;
в) п'ятирічній дитині;
г) дорослій людині?
3. Вибрати одну правильну відповідь
У лейкоцитарній формулі: **1)** нейтрофілів – 45%; **2)** лімфоцитів – 45%. Кому належить ця кров:
а) однорічній дитині;
б) п'ятирічній дитині;
в) дорослій людині?

3.4. Сполучні тканини. Власне сполучні тканини. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

1. Підібрати по дві правильні відповіді до пп. 1, 2
Клітини пухкої сполучної тканини: **1)** макрофаг; **2)** адипоцит.
Їхні морфофункціональні ознаки:
а) велика клітина, всередині цитоплазми містить ліпідну краплю;
б) краї клітини чіткі, утворюють цитоплазматичні вирости;
в) ядро клітини сплющене, лежить на периферії;
г) у цитоплазмі міститься багато лізосом;
д) клітина продукує антитіла.
2. Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Серед клітин пухкої сполучної тканини розрізняють: **1)** фібробласти; **2)** тканинні базофіли; **3)** плазмоцити. Їхні функції:
а) депонування енергетичних речовин;
б) продукція антитіл;
в) синтез гепарину і гістаміну;
г) фагоцитоз;
д) синтез волокон і основної міжклітинної речовини.
3. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Волокнисті структури пухкої сполучної тканини: **1)** колагенові; **2)** еластичні; **3)** ретикулярні волокна. Їхні морфо-функціональні ознаки:
а) у разі обробки солями срібла набувають чорного кольору, утворюють сітку;
б) здатні утворювати пучки, не галузяться, забарвлюються оксифільно, дуже міцні, під час варіння перетворюються у клей;
в) розташовуються поодиночі, галузяться, забарвлюються орсеїном, забезпечують повернення структур до вихідного положення у разі припинення дії сили.
4. Вибрати по дві правильні ознаки до пп. 1, 2
Клітини пухкої сполучної тканини: **1)** плазмоцит; **2)** тканинний базофіл (мастоцит, тучна клітина). Їхні морфологічні ознаки:
а) цитоплазма заповнена великою базофільною метакроматичною зернистістю;
б) клітина овальної форми, має базофільну цитоплазму, ексцентрично розташоване ядро, цитоплазма біля ядра формує світлу пляму ("подвір'я");
в) велика клітина, в цитоплазмі містить ліпідну краплю, ядро сплющене, лежить на периферії.

5. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Серед клітин пухкої сполучної тканини розрізняють: **1)** плазмоцити; **2)** фібробласти; **3)** адипоцити. Їхні функції:
- а) утворення волокон та основної міжклітинної речовини;
 - б) синтез гепарину і гістаміну;
 - в) депонування енергетичних речовин;
 - г) продукція антитіл;
 - д) фагоцитоз.

3.5. Скелетні тканини: хрящова та кісткова

1. Вибрати одну правильну відповідь
Остеон – це:
- а) клітина кісткової тканини;
 - б) кісткова пластинка;
 - в) система кісткових пластинок, розташованих навколо діяфіза трубчастої кістки;
 - г) система кісткових пластинок діяфізу трубчастої кістки, розташованих концентрично навколо живильної судини.
2. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Розрізняють 3 види хрящової тканини: **1)** гіалінову; **2)** еластичну; **3)** волокнисту. Їхня локалізація:
- а) вушна раковина, зовнішній слуховий хід, слухова труба;
 - б) сухожилля, фіброзні мембрани;
 - в) суглобові поверхні кісток; повітроносні шляхи, хрящові частини ребер;
 - г) міжхребцеві диски, симфіз лобкових кісток, місця прикріплення сухожилків до кісток.
3. Вибрати одну правильну відповідь
Кісткова пластинка – це:
- а) пучок різнонаправлених колагенових волокон;
 - б) остеоцит з прилеглими до нього колагеновими волокнами;
 - в) пучок паралельно розміщених колагенових волокон;
 - г) група остеобластів.
4. Вибрати одну неправильну відповідь
Хрящ укритий охрястям, яке виконує такі функції:
- а) трофічну;
 - б) регенераторну;
 - в) захисну;
 - г) забезпечує інтерстиційний ріст;
 - д) забезпечує апозиційний ріст.
5. Вибрати дві правильні відповіді
Основні клітинні елементи хрящової тканини – це:
- а) адипоцити;
 - б) хондроцити;
 - в) моноцити;
 - г) остеоцити;
 - д) лімфоцити;
 - е) хондробласти;
 - є) фібробласти;
 - ж) остеобласти.
6. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Клітини кісткової тканини: **1)** остеоцити; **2)** остеобласти; **3)** остеокласти. Їхні морфофункціональні ознаки:

- а) мають кубічну, пірамідну або полігональну форму, добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, високу активність лужної фосфатази, активно продукують міжклітинну речовину кістки;
- б) великі багатоядерні клітини моноцитарного генезу, руйнують кістку і звапнований хрящ;
- в) клітини з відростками, тіла яких лежать у лакунах, а відростки – у канальцях, підтримують тканинний метаболізм кістки.

7. Вибрати одну неправильну відповідь

Ізогенні групи хрящової тканини – це:

- а) групи хондроцитів, що лежать у спільній лакуні;
- б) групи хондроцитів, що походять від однієї спільної клітини-попередника;
- в) групи хондробластів, що мають спільне походження;
- г) групи клітин, що не розійшлися у процесі дозрівання хряща.

8. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2

Терміни: **1)** аваскулярна (безсудинна) тканина та **2)** апозиційний ріст стосуються:

- а) хрящової тканини;
- б) кісткової тканини;
- в) хрящової і кісткової тканини;
- г) ані хрящової, ані кісткової тканини.

9. Вибрати одну правильну відповідь

Ріст кістки у постнатальному періоді здійснюється шляхом:

- а) інтерстиційного остеогенезу;
- б) апозиційного остеогенезу;
- в) інтерстиційного та апозиційного остеогенезу.

10. Вибрати одну неправильну відповідь

Гіаліновий хрящ локалізований:

- а) у складі дихальних шляхів;
- б) у місцях з'єднання ребер з грудниною;
- в) у надгортаннику;
- г) у метаепіфізарній пластинці росту;
- д) у скелеті ембріона.

3.6. М'язова тканина

1. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Різновиди м'язових тканин: **1)** гладка; **2)** поперечнопосмугована скелетна; **3)** поперечнопосмугована серцева. Їхні ознаки:

- а) тканина побудована з клітин, які, розташовуючись ланцюжками, утворюють волокна; у місцях міжклітинних сполучень формуються вставні диски;
- б) тканина побудована з клітин веретеноподібної форми; паличкоподібні ядра лежать у центрі клітин, на периферії містяться міофіламенти;
- в) тканина побудована з м'язових волокон, утворених міосимпластами і міосателітоцитами; ядра лежать під плазмолемою, у центрі волокон містяться міофібрили.

2. Вибрати одну правильну відповідь

Саркомер – це:

- а) частина міофібрили, яка відповідає відстані між двома телофрагмами;
- б) мітохондрія м'язового волокна;
- в) ендоплазматична сітка м'язового волокна; г) лінія Z + 1/2 диску I + 1/2 диску A + M.

3. Вибрати одну неправильну відповідь

Під час скорочення саркомера спостерігається:

- а) просування кінців актинових філаментів до середини диска А і звуження зони Н;*
- б) зменшення ширини диска І;*
- в) зменшення ширини диска А;*
- г) наближення лінії Z до кінців міозинових філаментів.*

4. Вибрати одну правильну відповідь

Тріада скелетного м'язового волокна – це:

- а) поперечна трубочка сарколеми, термінальна цистерна саркоплазматичної сітки і вставний диск;*
- б) дві поперечні трубочки сарколеми та одна термінальна цистерна ендоплазматичної сітки;*
- в) одна поперечна трубочка сарколеми з двома прилеглими термінальними цистернами саркоплазматичної сітки;*
- г) одна поперечна трубочка саркоплазматичної сітки і дві термінальні цистерни сарколеми.*

5. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5

Різновиди м'язових тканин за походженням: **1)** гладка м'язова тканина внутрішніх органів і судин; **2)** посмугована скелетна; **3)** посмугована серцева; **4)** міоепітеліоцити залоз; **5)** міонейроцити райдужки ока. Їхній гістогенетичний тип:

- а) епідермальний; б) соматичний; в) нейральний; г) мазенхімний; д) целомічний.*

3.7. Нервова тканина

1. Вибрати одну правильну відповідь

Мієлінова оболонка – це:

- а) продовження оболонки нервової клітини;*
- б) цитоплазма нейролемоцита;*
- в) завитки мезаксона, концентрично нашаровані навколо осьового циліндра;*
- г) осьовий циліндр;*
- д) базальна мембрана навколо м'язового волокна.*

2. Вибрати по дві правильні ознаки до пп. 1, 2

Відростки нервової клітини:

1) аксони; **2)** дендрити. Їхні морфофункціональні ознаки:

- а) галузяться, переважно короткі;*
- б) не утворюють розгалужень, переважно довгі;*
- в) проводять імпульс від перикаріона;*
- г) проводять імпульс до перикаріона.*

3. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Типи нейронів: **1)** уніполярні; **2)** біполярні; **3)** мультиполярні. Їхні морфофункціональні ознаки:

- а) нервова клітина з двома відростками (аксоном і дендритом);*
- б) нервова клітина з одним відростком (аксоном);*
- в) нервова клітина з багатьма відростками (одним аксоном і багатьма дендритами);*
- г) нервова клітина з одним відростком (дендритом).*

4. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Морфологічні типи нейронів: **1)** біполярні; **2)** псевдоуніполярні; **3)** мультиполярні.

Їхня локалізація:

- а) спинномозкові вузли;*

- б) кора великого мозку;
- в) сітківка ока.

5. Вибрати одну неправильну відповідь

До макроглії належать:

- а) олігодендрогліоцити;
- б) гліальні макрофаги;
- в) епендимоцити;
- г) волокнисті астроцити;
- д) протоплазматичні астроцити;
- е) нейролемоцити.

4.1. Серцево-судинна система

1. Вибрати одну правильну відповідь

Елементи провідної системи серця утворені:

- а) відростками нейронів парасимпатичних нервових гангліїв;
- б) видозміненими кардіоміоцитами;
- в) високоспеціалізованими сполучнотканинними клітинами;
- г) видозміненими гладкими міоцитами.

2. Вибрати правильні відповіді до пп. 1,2,3

Стінка серця побудована з: **1)** ендокарда; **2)** міокарда; **3)** епікарда. Їхніми характерними морфологічними елементами є:

- а) ендотелій;
- б) волокна Пуркіньє;
- в) мезотелій;
- г) вставні диски;
- д) гладкі міоцити.

3. Вибрати одну правильну відповідь

Артерія еластичного типу має такі особливості будови середньої оболонки:

- а) гладкі міоцити розташовані у вигляді похилої спіралі з незначною кількістю еластичних волокон між ними;
- б) гладкі міоцити та еластичні елементи у рівному співвідношенні;
- в) містить 40–50 еластичних вікончастих мембран, між якими розташовані гладкі міоцити та еластичні волокна.

4. Вибрати одну правильну відповідь

Судина має форму сплющеної трубки з одним сліпим кінцем, вистелена великими ендотеліальними клітинами, фіксованими до оточуючих структур стропними філа-ментами. Яка це судина:

- а) венула;
- б) гемокапіляр;
- в) артеріола;
- г) лімфокапіляр;
- д) вена безм'язового типу?

5. Вибрати одну правильну відповідь

Стінка судини утворена ендотелієм, базальною мембраною і перицитами. Це:

- а) артеріола;
- б) венула;
- в) гемокапіляр;
- г) лімфокапіляр;
- д) артерія середнього калібру.

4.2. Органи кровотворення та імунного захисту

1. Вибрати по дві правильні відповіді до пп. 1,2
До органів кровотворення та імунного захисту належать: **1)** лімфатичні вузли; **2)** селезінка. Для них характерні:
а) *приносні лімфатичні судини;*
б) *періартеріальні лімфатичні піхви;*
в) *крайовий синус;*
г) *центральні артерії.*
2. Вибрати дві правильні відповіді
Епітеліоретикулоцити тимуса беруть участь в утворенні:
а) *синапсів;*
б) *тілець Гассаля;*
в) *вставних дисків;*
г) *внутрішньоклітинних містків;*
д) *гематотимусного бар'єру.*
3. Вибрати одну неправильну відповідь
Клітинні елементи, необхідні для нормального функціонування тимуса:
а) *тимоцити (Т-лімфоцити);*
б) *епітеліоретикулоцити;*
в) *В-лімфоцити;*
г) *плазмоцити.*
4. Вибрати одну правильну відповідь
Тимус-залежна зона лімфатичного вузла – це: **а)** *мозкові тяжі;* **б)** *лімфатичні фолікули;* **в)** *паракортикальна зона;* **г)** *підкапсульний синус.*
5. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
У паренхімі селезінки розрізняють: **1)** білу пульпу; **2)** червону пульпу. Вони утворені:
а) *пульпарними тяжами Більрота;*
б) *лімфатичними періартеріальними піхвами;*
в) *лімфатичними фолікулами (вузликами);*
г) *венозними синусами.*

4.3. Ендокринна система

1. Вибрати по дві правильні відповіді до пп. 1, 2, 3, 4
У гіпоталамусі містяться такі ядра: **1)** аркуатні; **2)** супраоптичні; **3)** паравентрикулярні; **4)** вентромедіальні. Вони продукують такі гормони:
а) *окситоцин;* б) *ліберини;* в) *вазопресин;* г) *статини.*
2. Вибрати дві неправильні відповіді:
Щитоподібна залоза має такі морфофункціональні ознаки:
а) *побудована з фолікулів;*
б) *містить міжфолікулярні острівці;*
в) *містить ацидофільні та базофільні ендокриноцити;*
г) *побудована з тироцитів;*
д) *містить парафолікулярні С-клітини;*
е) *продукує тироксин, кальцитонін;*
є) *продукує лютеїнізуючий та лактотропний гормони.*
3. Вибрати дві неправильні відповіді
Клітини передньої частки гіпофіза продукують:
а) *соматотропний гормон (СТГ);*
б) *тиротропний гормон (ТТГ);*

- в) адренотропний гормон (АКТГ);
 г) лактотропний гормон (ЛТГ);
 д) меланоцитостимулюючий гормон (МСГ);
 е) фолікулостимулюючий гормон (ФСГ);
 є) лютеїнізуючий гормон (ЛГ);
 ж) вазопресин (антидіуретичний гормон, АДГ).
- 4.** Вибрати дві неправильні відповіді
 Прищитоподібна залоза має такі морфофункціональні характеристики:
 а) побудована з фолікулів;
 б) побудована з тяжів паратирицитів;
 в) продукує мінералокортикоїдний гормон;
 г) продукує гормон, який підвищує рівень кальцію в крові;
 д) у разі гіпофункції розвивається тетанія.
- 5.** Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
 Нижче перераховані деякі хвороби (синдроми), зумовлені порушеннями функції ендокринних залоз: **1)** кретинізм (непропорційні карлики з розумовою відсталістю); **2)** цукровий діабет; **3)** нецукровий діабет; **4)** мікседема; **5)** слабкість скорочень матки під час пологів. Їхнє виникнення пов'язане з:
 а) гіпофункцією клітин супраоптичних ядер гіпоталамуса;
 б) гіпофункцією В-клітин острівців підшлункової залози;
 в) гіпофункцією щитоподібної залози у дорослих;
 г) гіпофункцією клітин паравентрикулярних ядер гіпоталамуса;
 д) гіпофункцією щитоподібної залози у дітей раннього віку або в ембріональному періоді.
- 6.** Вибрати дві неправильні відповіді
 Задня частка гіпофіза виконує функції:
 а) продукції гормонів;
 б) виведення гормонів у кров;
 в) депонування гормонів;
 г) виведення у кров окситоцину і вазопресину;
 д) виведення у кров ліберинів і статинів.
- 7.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
 Нижче перераховані деякі хвороби (синдроми), зумовлені порушенням функції ендокринних залоз: **1)** гігантизм; **2)** карликовий ріст (пропорційний, без розумової відсталості); **3)** базедова хвороба; **4)** акромегалія; **5)** тетанія. Їхнє виникнення пов'язане з:
 а) гіперфункцією ацидофільних клітин передньої частки гіпофіза у дорослих;
 б) гіпофункцією ацидофільних клітин передньої частки гіпофіза в дітей;
 в) гіпофункцією прищитоподібної залози;
 г) гіпер-функцією щитоподібної залози;
 д) гіперфункцією ацидофільних клітин передньої частки гіпофіза у дітей.
- 8.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
 Нейросекреторні ядра гіпоталамуса розміщені у: **1)** передній частині; **2)** середній частині гіпоталамуса. У них локалізуються такі ядра:
 а) вентромедіальні;
 б) аркуатні;
 в) паравентрикулярні;
 г) дорсомедіальні;
 д) супраоптичні;
 е) супрахіазматичні.

9. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Кіркова речовина надниркової залози містить три морфофункціональні зони:
1) клубочкову; **2)** пучкову; **3)** сітчасту. Клітини цих зон продукують:
а) глюкокортикоїди (кортизон, гідрокортизон, кортикостерон);
б) статеві стероїди (андрогени, естрогени, прогестерон);
в) альдостерон;
г) адреналін;
д) кортикотропін.

4.4. Травна система

1. Вибрати одну неправильну відповідь
Панкреатичні екзокриноцити мають такі характерні риси:
а) конічну форму, широка основа клітини лежить на базальній мембрані;
б) розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, що лежить у базальній частині клітини;
в) базофільну базальну, так звану гомогенну, зону;
г) розвинений комплекс Гольджі в супрануклеарній зоні;
д) велику кількість лізосом біля ядра;
е) секреторні оксифільні гранули в апікальній частині формують так звану зимогенну зону.
2. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
Власні залози шлунка містять: **1)** головні екзокриноцити; **2)** парієтальні екзокриноцити. Їхні морфофункціональні характеристики:
а) ацидофілія цитоплазми;
б) продукують пепсиноген, хімосин, ліпазу;
в) продукують протони (іони водню);
г) цитоплазма пронизана внутрішньоклітинними секреторними каналцями;
д) в апікальній частині містять секреторні гранули (Ленглі), базальна частина базофільна.
3. Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
У складі травного каналу розрізняють: **1)** передній відділ; **2)** середній відділ; **3)** задній відділ. До них належать:
а) ротова порожнина;
б) глотка;
в) стравохід;
г) шлунок;
д) тонка кишка;
е) товста кишка;
є) анальна частина прямої кишки.
4. Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
У зубному зачатку на стадії зубного епітеліального (емалевого) органа розрізняють:
1) зовнішні клітини емалевого органа; **2)** внутрішні клітини емалевого органа;
3) проміжні клітини емалевого органа; **4)** зубний сосочок; **5)** зубний мішечок. З них розвиваються:
а) дентин; б) цемент); в) емаль; г) пульпа; д) періодонт; е) кутикула емалі.
5. Вибрати одну правильну відповідь
Тканина зуба, що має 72% неорганічних речовин, містить колагенові волокна радіального і тангенціального напрямків:
а) цемент; б) дентин; в) емаль; г) пульпу; д) періодонт.

- 6.** Вибрати дві правильні відповіді
Слизова оболонка ясен має такі характеристики:
а) багат шаровий, плоский схильний до зроговіння епітелій;
б) підслизову основу із залозами;
в) утворені власною пластинкою високі вузькі сосочки;
г) м'язову пластинку.
- 7.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
У складі слизової оболонки тонкої кишки розрізняють: **1)** ворсинки; **2)** крипти. Вони містять такі клітини епітеліального вистелення:
а) стовпчасті епітеліоцити з облямівкою;
б) келихоподібні екзокриноцити;
в) ендокриноцити;
г) недиференційовані епітеліоцити;
д) екзокриноцити з ацидофільною зернистістю (клітини Панета).
- 8.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3
Розрізняють три пари великих слинних залоз: **1)** привушні; **2)** підщелепні; **3)** під'язикові. Вони мають такі типи кінцевих секреторних відділів:
а) білкові (серозні); б) слизові; в) змішані.
- 9.** Вибрати три правильні відповіді
Для слизової оболонки ротової порожнини характерні:
а) багат шаровий плоский (незроговілий місцями) схильний до зроговіння епітелій;
б) сполучнотканинні сосочки – вростання власної пластинки в епітелій;
в) добре розвинена м'язова пластинка слизової оболонки;
г) підслизова основа (в окремих ділянках).
- 10.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
Під час розвитку зуба утворюються: **1)** дентинобласти; **2)** амелобласти. Їхнє походження:
а) зовнішні клітини зубного емалевого органа;
б) мезенхімні клітини зубного мішечка;
в) поверхневі мезенхімні клітини зубного сосочка;
г) глибокі мезенхімні клітини зубного сосочка;
д) внутрішні клітини зубного емалевого органа.
- 11.** Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3
Гепатоцити мають такі поверхні: **1)** біліарну; **2)** васкулярну; **3)** контактні. Їхні характеристики:
а) утворюють міжклітинні зв'язки із сусідніми гепатоцитами у разі формування печінкової балки;
б) утворюють стінку жовчного капіляра, мають мікроворсинки;
в) обернені до синусоїдного гемокапіляра, межують із перисинусоїдним простором Діссе, мають мікроворсинки;
г) контактують із базальною мембраною.
- 12.** Підібрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3, 4
У прямій кишці розрізняють такі відділи і зони: **1)** тазовий відділ; **2)** стовпчасту зону анального відділу; **3)** проміжну зону; **4)** шкірну зону анального відділу. Їхній епітеліальний покрив:
а) багат шаровий плоский незроговілий епітелій;
б) багат шаровий кубічний епітелій;
в) одношаровий призматичний епітелій;
г) багат шаровий плоский зроговілий епітелій.

13. Вибрати дві правильні відповіді

Тканини зуба, що розвиваються із зубного сосочка:

- а) цемент; б) пульпа; в) періодонт; г) дентин; д) емаль.

14. Вибрати одну неправильну відповідь

Ротова поверхня м'якого піднебіння має такі особливості:

- а) вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм;
- б) містить високі сосочки, утворені власною пластинкою слизової;
- в) утворену гладкою м'язовою тканиною м'язову пластинку слизової оболонки;
- г) слинні залози і скупчення адипоцитів у підслизовій основі;
- д) товсті еластичні волокна на межі власної пластинки з підслизовою основою.

15. Вибрати одну неправильну відповідь

Шлунок має такі особливості гістоструктури:

- а) ямки;
- б) поля;
- в) складки;
- г) залози у власній пластинці слизової;
- д) залози у підслизовій основі;
- е) поверхню слизової оболонки вкриває одношаровий призматичний залозистий епітелій.

16. Вибрати одну неправильну відповідь

Синусоїдні капіляри печінки мають такі морфофункціональні особливості:

- а) більший діаметр і вищу проникність порівняно зі звичайними капілярами;
- б) приймають кров із портальної системи печінки;
- в) містять клітини Купфера;
- г) у них надходить лише венозна кров.

17. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2

Стравохід має два типи залоз: **1)** власні; **2)** кардіальні. Вони розміщені:

- а) у підслизовій основі;
- б) двома групами – верхньою і нижньою;
- в) у верхній третині на вентральній стінці;
- г) у власній пластинці слизової оболонки.

18. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2

Зачатки зуба розвиваються з: **1)** епітелію ротової бухти; **2)** мезенхіми. Їхніми похідними є:

- а) емаль;
- б) дентин;
- в) цемент;
- г) дентинобласти;
- д) амелобласти;
- е) кутикула емалі;
- є) пульпа.

19. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3

Частини ротової порожнини: **1)** губа; **2)** щока; **3)** ясна. Їхня будова:

- а) м'язовий утвір ззовні вкритий шкірою, зсередини – слизовою оболонкою, у якій розрізняють максилярну, мандибулярну і проміжну зони;
- б) основою утвору є посмугована м'язова тканина, у його складі розрізняють шкірну, проміжну і слизову зони;
- в) в основі утвору лежить кісткова тканина, покривний епітелій – багатошаровий плоский з ознаками зроговіння, власна пластинка утворює високі вузькі сосочки.

20. Підбрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3, 4

Клітини панкреатичного острівця: **1)** В – (базофільні); **2)** А – (ацидофільні); **3)** D – (дендритні); **4)** F. Вони продукують:

- а) глюкагон;
- б) холецистокінін;
- в) інсулін;
- г) вазоактивний інтестинальний поліпептид;
- д) соматостатин;
- е) панкреатичний поліпептид.

4.5. Система органів дихання

1. Вибрати одну неправильну відповідь

Аерогематичний бар'єр включає:

- а) цитоплазму респіраторного альвеолоцита;
- б) цитоплазму секреторного альвеолоцита;
- в) цитоплазму ендотеліоцита;
- г) альвеолокапілярну базальну мембрану.

2. Вибрати одну правильну відповідь

Ацинус легень є територією розгалуження:

- а) великого бронха;
- б) малого бронха;
- в) термінальної бронхіоли;
- г) респіраторної бронхіоли;
- д) альвеолярного ходу.

3. Вибрати дві неправильні відповіді

Альвеоли локалізовані у стінці таких утворів легень:

- а) малих і середніх бронхів;
- б) термінальних бронхіол;
- в) респіраторних бронхіол I порядку;
- г) респіраторних бронхіол II і III порядків;
- д) альвеолярних ходів;
- е) альвеолярних мішечків.

4. Вибрати одну правильну відповідь

В епітелії слизової оболонки дистальних відділів бронхіального дерева містяться такі клітини:

- а) війчасті;
- б) келихоподібні;
- в) базальні;
- г) мікроворсинчасті;
- д) безвійчасті;
- е) клітини Клара;
- є) ендокринні. Які з цих клітин продукують слиз?

5. Вибрати правильні відповіді до пп. 1,2,3,4

Стінка трахеї побудована з таких оболонок: **1)** слизової; **2)** підслизової; **3)** фіброзно-м'язово-хрящової; **4)** адвентиції. Вони утворені такими структурами:

- а) пухкою сполучною тканиною;
- б) півкільцями гіалінового хряща;
- в) щільною сполучною тканиною;
- г) слизово-білковими залозами;

- д) багаторядним війчастим епітелієм;*
- е) гладкими міоцитами.*

4.6. Сечова система

- 1.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
У нирках розрізняють дві капілярні сітки: **1)** первинну; **2)** вторинну. Їхні морфофункціональні ознаки:
 - а) чудесна артеріальна капілярна сітка;*
 - б) капілярна сітка між артеоріолою і венулою;*
 - в) клубочок капілярів ниркового тільця;*
 - г) забезпечує реабсорбцію, утворення вторинної сечі;*
 - д) забезпечує фільтрацію, утворення первинної сечі;*
 - е) перитубулярна капілярна сітка.*
- 2.** Вибрати три правильні відповіді
Нирковий фільтраційний бар'єр включає:
 - а) фенестрований ендотелій капілярів клубочка;*
 - б) ендотелій капілярів перитубулярної сітки;*
 - в) базальну мембрану проксимального відділу нефрона;*
 - г) тришарову базальну мембрану між ендотелієм капілярів клубочка і подоцитами;*
 - д) подоцити внутрішнього листка капсули нефрона;*
 - е) клітини зовнішнього листка капсули нефрона.*
- 3.** Вибрати три правильні відповіді
Проксимальний відділ нефрона має такі морфофункціональні характеристики:
 - а) побудований з високого призматичного епітелію, містить щілинний просвіт;*
 - б) на апікальній поверхні епітеліоцитів є щіточкова облямівка з мікрворсинок;*
 - в) продукує ренін;*
 - г) забезпечує реабсорбцію глюкози, білків, води, електролітів;*
 - д) побудований з клітин-подоцитів.*
- 4.** Вибрати одну неправильну відповідь
Нефрон має такі відділи:
 - а) капсулу Шумлянського–Боумена;*
 - б) проксимальний каналець;*
 - в) збірну трубочку;*
 - г) дистальний каналець;*
 - д) тонкий каналець.*
- 5.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1,2,3
Процес утворення сечі включає три фази: **1)** фільтрації; **2)** реабсорбції; **3)** секреції. Структури нирки, що забезпечують здійснення цих процесів:
 - а) усі каналці нефрону;*
 - б) лише проксимальний каналець нефрону;*
 - в) лише дистальний каналець нефрону;*
 - г) ниркове тільце;*
 - д) збірні ниркові трубочки;*
 - е) ниркові сосочки.*

4.7. Чоловіча статева система

- 1.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
Серед органів чоловічої статевої системи розрізняють: **1)** чоловічі статеві залози; **2)** додаткові органи. До них належать:

- а) простата; б) яєчка; в) сім'яні міхурці; г) залози цибулини сечівника; д) прутень.
- 2.** Вибрати одну неправильну відповідь
До сім'явиносних шляхів належать:
- а) сім'явипорскувальна протока;
 - б) звивисті сім'яні каналці;
 - в) сітка яєчка;
 - г) виносні каналці яєчка;
 - д) каналець придатка;
 - е) прямі каналці яєчка;
 - є) сім'явиносна протока.
- 3.** Вибрати дві правильні відповіді
Чоловічі статеві гормони продукуються такими типами клітин:
- а) сперматоцитами;
 - б) інтерстиційними ендокриноцитами (клітини Лейдіга);
 - в) сперматидами;
 - г) міоїдними клітинами стінки звивистих сім'яних каналців;
 - д) клітинами сітчастої зони кори надниркових залоз.
- 4.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
У складі сперматогенних клітин звивистого сім'яного каналця розрізняють: **1)** сперматогонії; **2)** сперматоцити I; **3)** сперматоцити II; **4)** сперматиди; **5)** сперматозоїди. Їхні характеристики:
- а) клітини проходять профазу мейозу;
 - б) мають диплоїдний набір хромосом;
 - в) дрібні клітини, що утворилися в результаті другого поділу дозрівання, містять гаплоїдний набір хромосом;
 - г) клітини, що завершили стадію формування;
 - д) клітини, що утворюються в результаті першого поділу дозрівання.
- 5.** Підібрати правильні відповіді до пп. 1, 2, 3, 4, 5
Сперматозоїди мають такі частини: **1)** головку; **2)** шийку; **3)** проміжну; **4)** основну; **5)** кінцеву частину хвоста. Структурні компоненти цих частин:
- а) аксонема (осьова нитка);
 - б) акросома;
 - в) мітохондріальна піхва;
 - г) проксимальна центріоль;
 - д) дистальна центріоль;
 - е) ядро.

4.8. Жіноча статева система

- 1.** Вибрати одну правильну відповідь
Структура яєчника, що містить прозору зону, променистий вінець, зернистий шар, яйценосний горбок:
- а) примордіальний фолікул; б) первинний фолікул; в) зрілий фолікул; г) жовте тіло.
- 2.** Вибрати дві правильні відповіді
На 20-ту добу оваріально-менструального циклу в яєчнику жінки можна знайти:
- а) вторинні фолікули;
 - б) третинний фолікул;
 - в) жовте тіло в стадії розквіту;
 - г) жовте тіло в стадії зворотнього розвитку;
 - д) атретичне тіло.

3. Вибрати дві правильні відповіді

Клітини жовтого тіла (лютеоцити) яєчника утворюються з:

- а) фолікулярних епітеліоцитів зернистого шару постовуляторного фолікула;
- б) клітин поверхневого епітелію яєчника;
- в) клітин внутрішньої теки постовуляторного фолікула;
- г) клітин атретичного тіла.

4. Вибрати три правильні відповіді

Відомо, що від початку менструації минуло 10 днів. Цьому періоду відповідають наступні морфофункціональні характеристики органів жіночої статеві системи:

- а) яєчник продукує естрогени;
- б) яєчник продукує прогестерон;
- в) у яєчнику функціонує жовте тіло;
- г) у яєчнику визріває фолікул;
- д) в ендометрії завершується фаза проліферації;
- е) в ендометрії відбувається секреторна фаза циклу.

5. Вибрати одну правильну відповідь

Десквамація функціонального шару ендометрію у менструальній фазі циклу зумовлена:

- а) естрогенами;
- б) прогестероном;
- в) дефіцитом прогестерону;
- г) лютропіном;
- д) фолітропіном.

4.9. Нервова система

1. Вибрати одну правильну відповідь

Тільки у корі великого мозку розташовані нейрони:

- а)** зірчасті **б)** пірамідні; **в)** веретеноподібні; **г)** горизонтальні; **д)** грушоподібні.

2. Вибрати дві неправильні відповіді

Спинномозкові вузли мають такі морфофункціональні ознаки:

- а) побудовані з псевдоуніполярних нейронів;
- б) нейрони за функцією є руховими;
- в) побудовані з мультиполярних нейронів;
- г) нейрони за функцією є чутливими;
- д) нервові волокна лежать у центрі вузла;
- е) дендрити нейронів вузла закінчуються на периферії рецепторами.

3. Вибрати одну правильну відповідь

Еферентними нейронами кори мозочка є:

- а) кошикові; б) великі зірчасті; в) клітини-зерна; г) грушоподібні (клітини Пуркіньє).

4. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Сполучнотканинні оболонки периферійного нерва: **1)** ендоневрій; **2)** периневрій;

3) епіневрій. Їхня локалізація:

- а) оточують увесь нерв;
- б) оточують окремі нервові волокна;
- в) оточують пучки нервових волокон.

5. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

Нервові закінчення поділяються на: **1)** рецептори; **2)** ефектори; **3)** міжнейронні синапси. Їхня характеристика:

- а) кінцеві апарати аксонів нервових клітин, які передають імпульс м'язовому волокну або секреторній клітині;

- б) кінцеві апарати дендритів нейронів, що сприймають подразнення із зовнішнього та внутрішнього середовища;
в) спеціалізовані контакти нервових клітин, які забезпечують односторонню передачу нервових імпульсів.
- 6.** Вибрати дві правильні відповіді
Джерелом розвитку спинного мозку є:
а) нервова пластинка;
б) гангліозна пластинка;
в) нервовий гребінь;
г) нервова трубка.
- 7.** Вибрати одну неправильну відповідь
Для автономних вузлів характерні:
а) паренхіма, утворена нервовою тканиною (нейроцити і гліоцити);
б) строма, утворена сполучнотканинною капсулою і прошарками сполучної тканини;
в) мультиполярні нейрони, розсіяні по всьому вузлі;
г) псевдоуніполярні нейрони, розміщені на периферії вузла.
- 8.** Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2
В органах центральної нервової системи розрізняють: **1)** білу речовину; **2)** сіру речовину. Вони побудовані з:
а) тіл нейронів;
б) нейроглії;
в) мієлінових нервових волокон;
г) безмієлінових і тонких мієлінових волокон.

4.10. Органи чуття

- 1.** Вибрати одну правильну відповідь
Чутливі елементи органа слуху локалізовані у:
а) плямі маточки;
б) ампульних гребінцях;
в) спіральному органі;
г) плямі мішечка.
- 2.** Вибрати одну неправильну відповідь
Діоптричний апарат ока включає такі структури:
а) рогівку;
б) райдужку;
в) кришталік;
г) склисте тіло;
д) вологу передньої камери.
- 3.** Вибрати одну правильну відповідь
Оболонка очного яблука має такі шари: багат шаровий плоский незроговілий епітелій, передню пограничну пластинку, власну речовину, задню пограничну пластинку, одношаровий плоский епітелій. Яка це оболонка:
а) власне судинна;
б) склера;
в) рогівка;
г) райдужка?
- 4.** Вибрати одну неправильну відповідь
Чутливі елементи рівноваги локалізовані у:
а) спіральному органі;

- б) плямі маточки;
- в) плямі мішечка;
- г) ампульних гребінцях.

5. Вибрати одну правильну відповідь

Порожнина очного яблука розташована за райдужкою. Це:

- а) передня камера ока;
- б) задня камера ока;
- в) склиста камера.

6. Вибрати одну правильну відповідь

Спірально закручена епітеліальна пластинка складається з опорних та волоскових рецепторних клітин. Вона забезпечує сприйняття:

- а) кутових прискорень;
- б) лінійних прискорень;
- в) звукових коливань;
- г) вібраційних подразнень.

7. Вибрати по одній правильній відповіді до пп. 1, 2, 3

У складі спинного мозку розрізняють: **1)** білу речовину; **2)** сіру речовину; **3)** вистелення спинномозкового каналу. Джерелами їхнього розвитку є:

- а) епендимний шар нервової трубки;
- б) крайова вуаль нервової трубки;
- в) плащовий шар нервової трубки;
- г) гангліозна пластинка.

8. Вибрати одну правильну відповідь

Зовнішній ядерний шар сітківки ока утворений:

- а) тілами паличкових і колбочкових нейронів;
- б) тілами біполярних нейронів;
- в) аксонами горизонтальних нейронів;
- г) дендритами гангліозних нейронів.

9. Вибрати відповідні структури до пп. 1,2,3

Стінки завиткової протоки внутрішнього вуха: **1)** верхньомедіальна; **2)** зовнішня; **3)** нижня. Вони утворені:

- а) судинною смужкою, що лежить на спіральній зв'язці;
- б) базиллярною пластинкою, що містить колагенові волокна («слухові струни»);
- в) вестибулярною мембраною (Рейснера).

10. Вибрати дві неправильні відповіді

Епіфіз має такі морфофункціональні характеристики:

- а) побудований з пінеалоцитів;
- б) побудований з гліоцитів;
- в) побудований з епітеліоцитів;
- г) продукує серотонін, мелатонін;
- д) продукує тироксин;
- е) регулює добові та сезонні ритми;
- є) регулює статеві функції.

11. Вибрати одну правильну відповідь

Ділянка сітківки побудована лише з нервових волокон. Це:

- а) жовта пляма;
- б) оптична частина сітківки;
- в) сліпа частина сітківки;
- г) сліпа пляма.

12. Вибрати правильні відповіді до пп. 1,2,3,4,5

Різновиди клітин спірального органа внутрішнього вуха: **1)** клітини-стовпи; **2)** зовнішні фалангові; **3)** внутрішні фалангові; **4)** зовнішні волоскові; **5)** внутрішні волоскові. Їхня локалізація:

- а) лежать медіально від внутрішніх стовпів на внутрішніх фалангових;
- б) утворюють внутрішній тунель;
- в) лежать латерально від зовнішніх стовпів;
- г) лежать медіально від внутрішніх стовпів;
- д) лежать латерально від зовнішніх стовпів на зовнішніх фалангових клітинах.

4.11. Зовнішній покрив організму**1. Вибрати одну правильну відповідь**

Особливості потових залоз:

- а) протоки вистелені псевдобагатошаровим епітелієм;
- б) ацинуси побудовані із сероцитів та мукоцитів;
- в) кінцеві секреторні відділи оточені міоепітеліоцитами;
- г) продукують оточені плазмолемою крапельки ліпідів.

2. Вибрати правильні ознаки до пп. 1,2

Шкіра побудована з двох частин: **1)** епідермісу; **2)** дерми. У їхньому складі розрізняють такі шари:

- а) сітчастий;
- б) базальний;
- в) блискучий;
- г) сосочковий;
- д) остистий;
- е) зернистий;
- є) роговий.

3. Вказати відповідні морфологічні елементи до пп. 1, 2

У довгій волосині розрізняють: **1)** корінь; **2)** стрижень. Вони побудовані з таких структур:

- а) кутикули;
- б) кіркової речовини;
- в) мозкової речовини.

4. Вибрати правильні відповіді до пп. 1, 2

Корінь волосини оточений: **1)** волосяним фолікулом; **2)** дермальною волосяною піхвою (сумкою). До них належать такі структури:

- а) внутрішня епітеліальна піхва;
- б) зовнішня епітеліальна піхва;
- в) кутикула;
- г) гранулоносний епітеліальний шар (Гекслі);
- д) блідий епітеліальний шар (Генле);
- е) внутрішній циркулярний шар волокон;
- є) зовнішній поздовжній шар волокон.

5. Вибрати правильні відповіді до пп. 1,2,3,4

У складі шкіри є різні типи тканин та їх різновидів: **1)** багатошаровий плоский зроговілий епітелій; **2)** пухка сполучна тканина; **3)** щільна неоформлена сполучна тканина; **4)** жирова тканина. Вони містяться у складі таких частин і шарів шкіри:

- а) сосочкового шару дерми;
- б) підшкірної жирової клітковини;
- в) сітчастого шару дерми;
- г) епідермісу.

Відповіді до тестових завдань контролю якості засвоєння матеріалу

Вступ

1. в; 2. б; 3. г.

1.1. Вчення про клітину

1. в; 2. в; 3. г; 4. в; 5. а; 6. а.

1.2. Клітинна оболонка. Цитоплазма

1. а; 2. г; 3. г, е; 4. б, г; 5. 1-в, 2-б, 3-а, 4-г; 6. г; 7. в; 8. в; 9. а, г; 10. 1-в, 2-а, 3-д, 4-б, 5-г; 11. б; 12. в; 13. г; 14. г, е; 15. 1-г, 2-а, 3-в, 4-б; 16. а; 17. б; 18. в; 19. в, г; 20. 1-б, 2-г, 3-а, 4-в, 5-д; 21. а; 22. г; 23. б; 24. 1-д, 2-а, 3-г, 4-б, 5-в.

1.3. Ядро. Репродукція клітин

1. в; 2. г; 3. б, г; 4. в; 5. в; 6. а, в; 7. а; 8. б; 9. 1-д, 2-в, 3-г, 4-а, 5-б; 10. б; 11. г; 12. б, д; 13. г; 14. г; 15. в; 16. в; 17. в, г.

2.1. Статеві клітини. Запліднення. Дроблення. Імплантація

1. б; 2. в; 3. а, в, г; 4. г.

2.2. Гастрюляція. Гісто- і органогенез. Позазародкові органи

1. б; 2. г; 3. г; 4. 1-б, 2-в, 3-а; 5. а, г; 6. б, г, є; 7. в; 8. а; 9. 1-б, 2-а, 3-в; 10. 1-а, 2-б, д, е, 3-в, є.

3.1. Вчення про тканини. Епітеліальні тканини.

Залозистий епітелій

1. б; 2. б; 3. 1-б, в; 2-а, г; 4. в; 5. в; 6. 1-б, 2-а, 3-в, 4-г; 7. д; 8. в; 9. 1-г, 2-а, 3-в, 4-б; 10. в; 11. г; 12. б; 13. в; 14. в; 15. 1-б, 2-в, 3-д, 4-а, 5-г.

3.2. Тканини внутрішнього середовища.

Морфологія та функції крові

1. б; 2. г; 3. в; 4. 1-д, 2-в; 5. 1-а, 2-д, 3-г, 4-б, 5-в; 6. в; 7. в.

3.3. Кровотворення (гемопоез)

1. 1-б, 2-г, 3-а, 4-в, 5-д; 2. б; 3. б.

3.4. Сполучні тканини. Власне сполучні тканини.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

1. 1-б, г, 2-а, в; 2. 1-д, 2-в, 3-б; 3. 1-б, 2-в, 3-а; 4. 1-б, 2-а; 5. 1-г, 2-а, 3-в.

3.5. Скелетні тканини: хрящова та кісткова

1. г; 2. 1-в, 2-а, 3-г; 2. 1-в, 2-а, 3-г; 3. в; 4. г; 5. б, е; 6. 1-в, 2-а, 3-б; 7. в; 8. 1-а, 2-в; 9. б; 10. в.

3.6. М'язова тканина

1. 1-б, 2-в, 3-а; 2. а; 3. в; 4. в; 5. 1-г, 2-б, 3-д, 4-а, 5-в.

3.7. Нервова тканина

1. в; 2. 1-б, в, 2-а, г; 3. 1-б, 2-а, 3-в; 4. 1-в, 2-а, 3-б; 5. б.

4.1. Серцево-судинна система

1. б; 2. 1-а,д, 2-б,г, 3-в; 3. в; 4. г; 5. в.

4.2. Органи кровотворення та імунного захисту

1. 1-а,в, 2. б,д; 3. г; 4. в; 5. 1-б,в, 2-а,г.

4.3. Ендокринна система

1. 1-б,г, 2-а,в, 3-а,в, 4-б,г; 2. в,є; 3. д,ж; 4. а,в; 5. 1-д, 2-б, 3-а, 4-в, 5-г; 6. а,д; 7. 1-д, 2-б, 3-г, 4-а, 5-в; 8. 1-в,д, 2-а,б,г,е; 9. 1-в, 2-а, 3-б.

4.4. Травна система

1. д; 2. 1-б,д, 2-а,в, г; 3. 1-а,б,в, 2-г,д,е, 3-є; 4. 1-е, 2-в, 3-е, 4-а,г, 5-б,д; 5. б; 6. а,в; 7. 1-а,б,в, 2-а,б,в,г,д; 8. 1-а, 2-а,в, 3-б,в; 9. а,б, г; 10. 1-в, 2-д; 11. 1-б, 2-в, 3-а; 12. 1-в, 2-б, 3-а, 4-г; 13. б,г; 14. в; 15. д; 16. г; 17. 1-а,в, 2-б,г; 18. 1-а,д,е, 2-б,в,г,є; 19. 1-б, 2-а, 3-в; 20. 1-в, 2-а, 3-д, 4-е.

4.5. Система органів дихання

1. б; 2. в; 3. а,б; 4. б; 5. 1-а,д, 2-а,г, 3-б,в,е, 4-а.

4.6. Сечова система

1. 1-а,в,д, 2-б,г,е; 2. а,г,д; 3. а,б,г; 4. в; 5. 1-г, 2-а, 3-д.

4.7. Чоловіча статева система

1. 1-б, 2-а,в,г,д; 2. б; 3. б,д; 4. 1-б, 2-а, 3-д, 4-в, 5-г; 5. 1-б,е, 2-г,д, 3-а,в, 4-а, 5-а.

4.8. Жіноча статева система

1. в; 2. в,д; 3. а,в; 4. а, г, д; 5. в.

4.9. Нервова система

1. б; 2. б,в; 3. г; 4. 1-б, 2-в, 3-а; 5. 1-б, 2-а, 3-в; 6. а,г; 7. г; 8. 1-б, в, г; 2-а, б.

4.10. Органи чуття

1. в; 2. б; 3. в; 4. а; 5. б; 6. в; 7. 1-б, 2-в, 3-а, 8-а; 9. 1-в, 2-а, 3-б; 10. в, д; 11. г; 12. 1-б, 2-в, 3-г, 4-д, 5-а.

4.11. Зовнішній покрив організму

1. в; 2. 1-б,в,д,е,є, 2-а,г; 3. 1-а,б,в, 2-а,б; 4. 1-а,б,г,д, 2-е,є, 5. 1-г, 2-а, 3-в, 4-б.

Віхи поступу цитології, гістології та ембріології

Роки	Події
~ 1500	Використання побільшувальних скелець (збільшення у 5-10 разів).
1609–1610	<i>Галілео Галілей</i> , розвинувши ідею телескопа, сконструював перший мікроскоп.
1625	<i>Йоган Фабер</i> запропонував термін "мікроскоп".
1628	<i>Вільям Гарвей</i> відкрив велике коло кровообігу.
1647–1695	<i>Антоні ван Левенгук</i> за допомогою побільшувального скла (збільшення у 150-300 разів) вперше побачив бактерії, сперматозоїди, яйцеклітини, еритроцити та інші мікроструктури людини, тварин і рослин. Видав книгу "Таємниці природи ..." (1695 р.).
1655–1665	<i>Роберт Гук</i> вдосконалив мікроскоп, описав мікроскопічну будову корка і запропонував термін "клітина". Оpubлікував класичну книгу з анатомії рослин "Мікрографія ..." (1665 р.).
1660–1675	<i>Марчелло Мальпігі</i> відкрив кровеносні капіляри і описав альвеоли легень, ниркові трубочки і клубочки, камбіальний шар шкіри.
1671	<i>Неємія Грю</i> запропонував термін "тканина".
1747	<i>Леонард Ейлер</i> сформулював концепцію конструювання системи лінз із уникненням хроматичної аберації.
1759	<i>Каспар-Фрідріх Вольф</i> сформулював концепцію епігенезу в ембріональному розвитку.
1783	<i>Олександр Шумлянський</i> описав усі складові частини нефрона.
1801	<i>Марі-Франсуа Біша</i> запропонував першу класифікацію тканин, виділивши 21 їх різновид.
1804	<i>Г. Лінк та К. Рудольф</i> довели наявність оболонки навколо клітин.
1812	<i>Й. Мольденгауер</i> довів існування індивідуальних клітин у складі макроорганізму, використавши розроблений ним метод мацерації.
1817	<i>Хрiстiан Пандер</i> вперше описав зародкові листки.
1819	<i>К. Майєр</i> запропонував термін "гістологія".
1828–1837	<i>Карл Бер</i> вперше описав яйцеклітину ссавців і людини, сформулював вчення про зародкові листки, встановив основні закони історичного розвитку організмів.
1830–1845	<i>Ян Пуркіне</i> запропонував термін "протоплазма"; описав клітини різних типів тканин, вперше застосував забарвлення клітин і просвітлювальні середовища для мікропрепаратів (канадський бальзам).
1833	<i>Роберт Броун</i> відкрив ядро клітини.
1838	<i>Йоганнес Мюллер</i> висловив припущення про спільність у клітинній будові рослин і тварин.

- 1839** Теодор Шванн сформулював основні положення клітинної теорії.
- 1841-1852** Роберт Ремак описав мітоз, довів, що процес поділу є єдиним шляхом розмноження клітини, описав будову осьового циліндра нервового волокна, безмієлінові нервові волокна.
- 1842** Матіас Шлейден встановив існування ядерець у ядрі клітин.
- 1846** Артур Гассаль опублікував один із перших підручників з гістології.
- 1858** Рудольф Вірхов доповнив клітинну теорію концепцією "клітинного співтовариства", розглядаючи макроорганізм як "державу клітин".
- 1860** Ф. Мюллер і Е. Геккель сформулювали біогенетичний закон.
- 1866** Рудольф Келлікер опублікував підручник з мікроскопічної анатомії, у якому запропонував класифікацію тканин, що лягла в основу сучасної класифікації.
- 1875** Володимир Бец відкрив гігантські пірамідні нейрони кори великих півкуль мозку.
- 1876** Жан Карнуа ввів поняття "біологія клітини", започаткувавши цитологію як науку.
- 1877** Карл фон Купфер вперше застосував метод прижиттєвого забарвлення клітини.
- 1878** Е. ван Бенеден описав клітинний центр.
- 1879** Петро Перемежко описав послідовні фази мітозу, мікроскопічну будову гіпофіза, селезінки, щитоподібної залози.
- 1879-1882** Вальтер Флемінг запропонував терміни "хроматин", "мітоз", "амітоз", "каріокінез".
- 1882** Ілля Мечников відкрив явище фагоцитозу (Нобелівська премія 1908 р.).
- 1883** Вільгельм Вальдеєр запропонував термін "хромосома".
- 1884** О. Гертвіг та Е. Страсбургер сформулювали гіпотезу про значення ядра як носія спадкових ознак.
- 1884** Едвард Страсбургер запропонував терміни "профаза", "метафаза", "анафаза", "гаплоїдне і диплоїдне число хромосом".
- 1885** Ернст Аббе сконструював апохроматичні лінзи, які дозволили досягти межі роздільної здатності світлових мікроскопів.
- 1887** Михаїл Лавдовський створив перший російський підручник з гістології.
- 1887** Філіп Штер опублікував підручник з гістології та мікроскопічної техніки, який витримав понад 30 перевидань.
- 1887** Вільгельм Ру започаткував експериментальну ембріологію.
- 1889** Ріхард Альтман запропонував термін "нуклеїнові кислоти".
- 1892-1898** Ганс Дріш сформулював концепцію ембріональної регуляції, закон постійності клітинних розмірів.

- 1894** *Мартін Гейденгайн* запропонував термін "телофаза".
- 1897** *Микола Кульчицький* відкрив ентерохромафінні клітини слизової оболонки травної трубки.
- 1898** *Камілло Гольджі* описав пластинчастий комплекс клітини.
- 1900–1930** *Ганс Шпеман* сформулював теорію ембріональних організаційних центрів, запропонував нові методи мікрохірургії зародків.
- 1901** *Владислав Шимонович* опублікував у Львові підручник з гістології та мікроскопічної анатомії людини, який витримав 12 перевидань.
- 1903** *Ріхард Гертвіг* сформулював правило сталості ядерно-цитоплазматичного співвідношення.
- 1903–1914** *Сантьяго Рамон-і-Кахал* розробив нові способи забарвлення та провів фундаментальні дослідження нервової системи (Нобелівська премія 1906 р. разом із Камілло Гольджі).
- 1905** *Дж. Фармер* запропонував термін "мейоз".
- 1908** *А. Келлер та Г. Зюдентопф* сконструювали люмінесцентний мікроскоп.
- 1909** *Герман Детьєн* описав тромбоцити.
- 1909** *Олексій Максимов* сформулював унітарну теорію кровотворення.
- 1828–1939** *Ермст Руска* зі співпрацівниками сконструювали і випустили перший комерційний електронний мікроскоп.
- 1933** *Володимир Рубашкін* опублікував перший підручник з гістології українською мовою.
- 1934** *Олексій Заварзін* сформулював концепцію паралельних рядів еволюції тканин.
- 1934–1941** *Ф. Церніке* розробив принципи застосування фазового контрасту в мікроскопії і сконструював перший комерційний фазово-контрастний мікроскоп.
- 1938** *А. Клод* виділив мікросоми, використовуючи швидкісне центрифугування.
- 1944** *Евері, МакЛеод, МакКарті* довели, що генетичний матеріал представлений ДНК.
- 1947** *К. Портер* відкрив ендоплазматичну сітку.
- 1950** *А. Гертвіг і Дж. Рок* вперше ідентифікували зародок людини на стадії двох бластомерів
- 1953** *Дж. Ватсон, Ф. Крік, М. Вілкінс* відкрили принцип структури ДНК і основи генетичного коду (Нобелівська премія 1962 р.).
- 1955** *Христіан Де Дюв* відкрив лізосоми (Нобелівська премія 1974 р.).
- 1955** *Джордж Паладе* відкрив рибосоми (Нобелівська премія 1974 р.).
- 1960** *Шеттлз* описав процес запліднення людської яйцеклітини.
- 1972** *Дж. Кер, А. Віллі, А. Кюрі* – схарактеризували ультраструктурні зміни, які відбуваються в клітині під час її запрограмованої загибелі (апоптозу).

- 1975** *Едвардс, Стептоу* вперше здійснили успішне запліднення яйцеклітини людини у пробірці, яке закінчилося народженням нормальної дитини (Луїзи Браун).
- 1980** *А. Іванова* опублікувала український список міжнародної гістологічної термінології.
- 1990** В США затверджено план випробувань генної терапії з використанням соматичних клітин людини.
- 1993** *А. Іванова, Ю. Чайковський, О. Луцик* опублікували український список міжнародної ембріологічної термінології.
- 1994** *Северино Антінорі*, завдяки моделюванню гормонального фону у 64-річній пацієнтки, повернув її до репродуктивного стану після настання менопаузи, що дозволило їй завагітніти.
- 1994** *М. Вілкінс* вперше застосував термін "протеом" та запропонував новий напрямок (протеоміка) у вивченні функціонування геному.
- 1997** *Ян Вільмут* клонував ссавця (вівця Доллі) з диференційованої соматичної клітини.
- 2001** Завершено проект "Геном людини".
- 2002** *Северино Антінорі* здійснив перше успішне клонування людини.

Кредити ілюстративного матеріалу

Розділ 1.1

Рис.1.2. Leeson; Табл.1. Junqueira.

Розділ 1.2

Рис.1.3А,Б Junqueira; Рис.1.3В Wheater;
Рис.1.3Г Roth; Рис.1.4А,Г,Д Ганонг;
Рис.1.4Б Wheater; Рис.1.4В Cormack;
Рис.1.5А,Б,Г Junqueira; Рис.1.5В препарат
Ковалишина; Рис.1.6А,Б Junqueira;
Табл.2 Junqueira; Рис.1.7 Junqueira;
Рис.1.8А Junqueira; Рис.1.8Б Ross;
Рис.1.9 Junqueira; Рис.1.10А Junqueira;
Рис.1.10Б Cormack; Табл.3 Junqueira;
Рис.1.11А,Г Junqueira; Рис.1.11Б,В Stevens;
Рис.1.12А Ганонг; Рис.1.12Б,В Junqueira;
Рис.1.13А,В Junqueira; Рис.1.13Б Weiss;
Рис.1.14А Junqueira; Рис.1.14Б Cormack;
Рис.1.14В,Г препарати Ковалишина;
Табл.4 Junqueira.

Розділ 1.3

Рис.1.15 Cormack; Рис.1.16А Erlandsen;
Рис.1.16Б препарат Ковалишина;
Рис.1.17А Junqueira; Рис.1.17В препарат
Ковалишина; Рис.1.18А,Б Cormack;
Рис.1.18В Junqueira; Рис.1.19 Junqueira;
Рис.1.20 Junqueira; Рис.1.21 Алмазов;
Рис.1.22 Cormack; Рис.1.23 Cormack;
Рис.1.24 Ross; Рис.1.25 Weiss.

Розділ 2.1

Рис.2.1 Junqueira; Рис.2.2А,В Садлер;
Рис.2.2Б,Г препарати Ковалишина;
Рис.2.3 Садлер; Рис.2.4 Садлер;
Рис.2.5 Садлер.

Розділ 2.2

Рис.2.6 Садлер; Рис.2.7 Садлер;
Рис.2.8 Садлер; Рис.2.9 Садлер;
Рис.2.10 Садлер; Рис.2.11 Ross, зі змінами;
Рис.2.12 Cormack; Рис.2.13 Садлер;
Рис.2.14 Садлер; Рис.2.15 Садлер;
Рис.2.16А,В Junqueira; Рис.2.16Б Weiss;
Рис.2.17 препарат Яценко;
Рис.2.18А Krstic; Рис.2.18Б Садлер;
Рис.2.18В Фалин; Рис.2.19А Weiss;
Рис.2.19Б,В препарати Ковалишина;
Рис.2.20 Садлер.

Розділ 3.1

Табл.5 Junqueira; Рис.3.1А Weiss;
Рис.3.1Б Gartner; Рис.3.2 Junqueira;
Рис.3.3 Cormack, Wheater;
Табл.6 Junqueira; Рис.3.4 Junqueira;
Рис.3.5 Junqueira; Рис.3.6А Krstic;
Рис.3.6Б Junqueira; Рис.3.7 Junqueira.

Розділ 3.2

Рис.3.8 Junqueira; Рис.3.9 Dorland;
Табл.8 Junqueira; Рис.3.11 Erlandsen;
Табл.10 Junqueira.

Розділ 3.3

Рис.3.12 Junqueira; Табл.13 Junqueira;
Табл.14 Junqueira; Рис.3.13 Junqueira;
Рис.3.14 Junqueira; Табл.15 Junqueira;
Рис.3.15 препарат Ковалишина;
Рис.3.16А Junqueira; Рис.3.16Б препарат
Ковалишина; Рис.3.17 Junqueira;
Рис.3.18 препарат Ковалишина;
Табл.16 Junqueira; Рис.3.19А,Б Bergman;
Рис.3.19В Junqueira.

Розділ 3.4

Рис.3.20А Junqueira; Рис.3.20Б препарат
Гордія; Рис.3.20В препарат Ковалишина;
Табл.17 Junqueira; Рис.3.21А Bergman;
Рис.3.21Б,В Erlandsen; Табл.18 Junqueira;
Рис.3.22А Bloom; Рис.3.22Б препарат
Чаговця; Рис.3.23А,Б препарати Луцика;
Рис.3.23В Ross; Рис.3.24А Bergman;
Рис.3.25Б,В Erlandsen; Рис.3.25А препарат
Ковалишина; Рис.3.25Б,В Junqueira;
Табл.19 Junqueira; Рис.3.26 Junqueira;
Рис.3.27 Junqueira; Табл.20 Junqueira;
Рис.3.28 Junqueira; Рис.3.29А Erlandsen;
Рис.3.29Б Junqueira.

Розділ 3.5

Табл.21 Junqueira; Рис.3.20А Erlandsen;
Рис.3.20Б,В Ross; Рис.3.31 Junqueira;
Рис.3.32 Junqueira; Рис.3.33А препарат
Чаговця; Рис.3.33Б Junqueira;
Рис.3.34 Junqueira; Рис.3.35 Junqueira;
Рис.3.36 Junqueira; Рис.3.37А Wheater;
Рис.3.37Б,В Junqueira; Рис.3.38 Junqueira;
Рис.3.39 Junqueira; Рис.3.40 Szymonowicz.

Розділ 3.6

Рис.3.41 Erlandsen; Рис.3.42A Junqueira;
Рис.3.42Б,В Krstic; Рис.3.43 Junqueira;
Рис.3.44 Junqueira; Рис.3.45 Krstic;
Рис.3.46А препарат Ковалишина;
Рис.3.46Б Елисеєв; Рис.3.47 Ross, Ганонг;
Рис.3.48 Junqueira.

Розділ 3.7

Рис.3.49А Ross; Рис.3.49Б Wheater;
Рис.3.60А Ross; Рис.3.505 Елисеєв;
Рис.3.51А,Б препарати Луцика;
Рис.3.51В Junqueira; Рис.3.52А Wheater;
Рис.3.52Б Junqueira; Рис.3.63А Wheater;
Рис.3.535 Елисеєв; Рис.3.54А Елисеєв;
Рис.3.54Б Junqueira; Рис.3.55А,Б Wheater;
Рис.3.55В,Г Junqueira; Рис.3.56А Ross;
Рис.3.66Б Junqueira; Рис.3.57А препарат
Ковалишина; Рис.3.57Б Junqueira.

Розділ 4.1

Рис.4.1А Bergman; Рис.4.1Б Erlandsen;
Рис.4.2А,Б,Г Junqueira; Рис.4.2В Ross;
Рис.4.3А Wheater; Рис.4.3Б Weiss;
Рис.4.3В препарат Ковалишина;
Рис.4.4 Junqueira; Рис.4.5 Junqueira;
Рис.4.6А Szymonowicz; Рис.4.6Б Krstic;
Рис.4.6В Junqueira; Рис.4.7А Erlandsen;
Рис.4.7Б Junqueira; Рис.4.8 Junqueira;
Рис.4.9 Junqueira; Рис.4.10 препарат
Стеченко.

Розділ 4.2

Рис.4.11 Cormack; Рис.4.12 Junqueira;
Рис.4.13А Weiss; Рис.4.13Б Junqueira;
Рис.4.14А Szymonowicz; Рис.4.14Б,В
Junqueira; Рис.4.15 Junqueira;
Рис.4.16А Erlandsen; Рис.4.16Б Junqueira;
Рис.4.17 Junqueira; Рис.4.18 Junqueira;
Рис.4.19А Junqueira; Рис.4.19Б
Szymonowicz; Рис.4.20 Junqueira;
Рис.4.21 Junqueira; Рис.4.22А Junqueira;
Рис.4.22Б Ross; Табл.24 Junqueira.

Розділ 4.3

Рис.4.23 Cormack; Рис.4.24 Junqueira;
Рис.4.25 Junqueira; Рис.4.26А Елисеєв;
Рис.4.26Б,В Junqueira; Рис.4.27 Bloom;
Рис.4.28А Szymonowicz; Рис.4.28Б
Junqueira; Рис.4.29А,В Junqueira;

Рис.4.29Б Erlandsen; Рис.4.30 Junqueira;
Рис.4.31А Junqueira; Рис.4.31Б Елисеєв;
Рис.4.32 Junqueira; Рис.4.33 Junqueira;
Рис.4.34 Junqueira.

Розділ 4.4

Рис.4.35А Cormack; Рис.4.35Б Junqueira;
Рис.4.36А Wheater; Рис.4.36Б Фалин;
Рис.4.37А Leeson; Рис.4.37Б Junqueira;
Рис.4.38А Cormack; Рис.4.38Б Bloom;
Рис.4.38В Leeson; Рис.4.39А,Б Dorland;
Рис.4.39В Leeson; Рис.4.40А,Г Cormack,
Фалин; Рис.4.40Б,В Cormack, Weiss;
Рис.4.41А препарат Ковалишина;
Рис.4.41Б препарат Стадника;
Рис.4.42 Bloom; Рис.4.43А,Б,Г Cormack;
Рис.4.43Б Junqueira; Рис.4.44А Bloom;
Рис.4.44Б Cormack; Рис.4.45 Szymonowicz;
Рис.4.46 Junqueira; Рис.4.47А Ross;
Рис.4.47Б Erlandsen; Рис.4.47В Junqueira;
Рис.4.48 Junqueira; Рис.4.49А препарат
Луцика; Рис.4.49Б,В Junqueira;
Рис.4.50А препарат Ковалишина;
Рис.4.50Б Junqueira; Рис.4.51 Junqueira;
Рис.4.52А,Б Bloom; Рис.4.52В Junqueira;
Рис.4.53 Junqueira; Рис.4.54 Bloom;
Рис.4.55А,В Junqueira; Рис.4.55Б препарат
Луцика; Рис.4.56 Junqueira;
Рис.4.57 Stevens; Табл.27 Junqueira;
Табл.28 Junqueira; Рис.4.58 Bloom;
Рис.4.59 Junqueira; Рис.4.60 препарати
Луцика; Рис.4.61А,Б Erlandsen;
Рис.4.61В препарат Ященко;
Рис.4.62А Bloom; Рис.4.62Б Erlandsen;
Рис.4.63 Dorland; Табл.29 Junqueira;
Рис.4.64А Bloom; Рис.4.64Б,Г Junqueira;
Рис.4.64В Dorland; Рис.4.65А препарат
Гордія; Рис.4.65Б Junqueira;
Рис.4.66 Erlandsen; Рис.4.67 Junqueira;
Рис.4.68А Szymonowicz; Рис.4.68Б,В
Junqueira; Рис.4.69 Cormack;
Рис.4.70А Ross; Рис.4.70Б препарат
Ковалишина; Рис.4.71А Bloom;
Рис.4.71 Б,В Junqueira.

Розділ 4.5

Рис.4.72А Cormack; Рис.4.72Б Junqueira;
Табл.30 Junqueira; Рис.4.73А,Б Ross;
Рис.4.73В Ганонг; Рис.4.74 Junqueira;
Рис.4.75А Ross; Рис.4.75Б Junqueira;

Рис. 4.76 Junqueira; Рис. 4.77А, Б Junqueira;
Рис. 4.77В Wheater; Рис. 4.78 Junqueira;
Рис. 4.79А, Б Junqueira; Рис. 4.79В Erlandsen;
Рис. 4.80 Junqueira.

Розділ 4.6

Рис. 4.81 Wheater; Рис. 4.82 Junqueira;
Рис. 4.83А Ross; Рис. 4.83Б, В Junqueira;
Рис. 4.83Г Erlandsen; Рис. 4.84А препарат
Ковалишина; Рис. 4.84Б Erlandsen;
Рис. 4.85А Wheater; Рис. 4.85Б, В Weiss;
Рис. 4.86А, Б Junqueira; Рис. 4.86В Wheater;
Рис. 4.87 препарати Ковалишина;
Рис. 4.88 Junqueira; Рис. 4.89А, Б Junqueira;
Рис. 4.89В Szymonowicz; Рис. 4.90А
Szymonowicz; Рис. 4.90Б, В Junqueira;
Рис. 4.91А, Б Junqueira; Рис. 4.91В Ross.

Розділ 4.7

Рис. 4.92 Dorland; Рис. 4.93 Ross;
Рис. 4.93Б Szymonowicz; Рис. 4.94А Bloom;
Рис. 4.94Б Junqueira; Рис. 4.95А Junqueira;
Рис. 4.95Б препарат Ковалишина;
Рис. 4.96А Junqueira; Рис. 4.96Б, В Wheater;
Рис. 4.97 препарат Ковалишина;
Рис. 4.98 Junqueira; Рис. 4.99 Szymonowicz;
Рис. 4.100А Erlandsen; Рис. 4.100Б, В
Junqueira; Рис. 4.101 Bloom;
Рис. 4.102А Ross; Рис. 4.102Б, В Junqueira;
Рис. 4.103А Bloom; Рис. 4.103Б Erlandsen.

Розділ 4.8

Рис. 4.104А Dorland; Рис. 4.104Б Erlandsen;
Рис. 4.105А Ross; Рис. 4.105Б, В
Szymonowicz; Рис. 4.106 Bloom;
Рис. 4.107А, Б, В препарати Луцика;
Рис. 4.107Г препарат Ковалишина;
Рис. 4.108 Wheater; Рис. 4.109А
Szymonowicz; Рис. 4.109Б, В, Г Bloom;
Рис. 4.110 Junqueira; Рис. 4.111А Фалин;
Рис. 4.111Б Szymonowicz; Рис. 4.112
Junqueira; Рис. 4.113А Bloom;
Рис. 4.113Б, В Junqueira.

Розділ 4.9

Рис. 4.114 Cormack; Рис. 4.115А Junqueira;
Рис. 4.115 Б Ross; Рис. 4.116А, Б Bergman;
Рис. 4.116В Junqueira; Рис. 4.117А Cormack;
Рис. 4.117Б Bloom; Рис. 4.118А Ross;
Рис. 4.118Б, Г Bloom; Рис. 4.118В Cormack;

Рис. 4.119А Wheater; Рис. 4.119Б Bloom;
Рис. 4.120А Cormack; Рис. 4.120Б Елисеєв;
Рис. 4.120В Junqueira; Рис. 4.121А Junqueira;
Рис. 4.121Б Szymonowicz; Рис. 4.121В
Cormack; Рис. 4.122А, Г, Е Bloom;
Рис. 4.122В, Д, Є Cormack; Рис. 4.122Б, Ж
Dorland; Рис. 4.123А Junqueira;
Рис. 4.123Б, В, Г Bloom; Рис. 4.124 Junqueira;
Рис. 4.125А Фалин; Рис. 4.125Б, В Bergman.

Розділ 4.10

Рис. 4.126А Ганонг; Рис. 4.126Б Junqueira;
Рис. 4.127А Junqueira; Рис. 4.127Б
Szymonowicz; Рис. 4.128А Junqueira;
Рис. 4.128Б Ross; Рис. 4.128Г Ганонг;
Рис. 4.129 Leeson; Рис. 4.130А, Б Dorland;
Рис. 4.130В Szymonowicz; Рис. 4.131А
Bloom; Рис. 4.131Б, В Ганонг; Рис. 4.132 Ross;
Рис. 4.133А Cormack; Рис. 4.133Б Bloom;
Рис. 4.133В Ross; Рис. 4.134А Junqueira;
Рис. 4.134Б, В Cormack; Рис. 4.134Г Ганонг;
Рис. 4.135А, Д Ross; Рис. 4.135Б, Е Ганонг;
Рис. 4.135В Junqueira; Рис. 4.135Г Cormack;
Рис. 4.136А Junqueira; Рис. 4.136Б Ross;
Рис. 4.136В Cormack.

Розділ 4.11

Рис. 4.137А Szymonowicz; Рис. 4.137Б, Г, Д
Junqueira; Рис. 4.137В Dorland; Рис. 4.138
Dorland; Рис. 4.139А Wheater; Рис. 4.139Б, В
Junqueira; Рис. 4.140А Wheater;
Рис. 4.140Б, В, Г Junqueira; Рис. 4.141А
Junqueira; Рис. 4.141Б Bloom;
Рис. 4.142А, В Junqueira; Рис. 4.142Б Bloom;
Рис. 4.142Г Erlandsen; Рис. 4.143А, Б
Junqueira; Рис. 4.143В Bloom.

Список використаної літератури

I. Основної

1. Баринів Е.Ф., Чайковський Ю.Б., ред. Практикум з цитології, ембріології та загальної гістології. Київ, 1999.
2. Баринів Е.Ф., Чайковський Ю.Б., ред. Практикум з спеціальної гістології. Київ, 2000.
3. Бобрик І.І., Кавешніков В.Г., ред. Міжнародна анатомічна номенклатура. Київ: Здоров'я, 2001.
4. Бусел В.Т., ред. Великий тлумачний словник сучасної української мови. Київ: Перун, 2001.
5. Волков К.С. Ультраструктура основних компонентів органів систем організму. Навчальний посібник-атлас. Тернопіль: Укрмедкнига, 1999.
6. Волков К.С., Пасечко Н.В. Ультраструктура клітин і тканин. Навчальний посібник-атлас. Тернопіль: Укрмедкнига, 1997.
7. Ганонг В. Фізіологія людини. Переклад 20-го американського видання. Львів: БаК, 2002.
8. Гонський Я.І., Максимчук Т.П. Біохімія людини. Тернопіль: Укрмедкнига, 2001.
9. Дельцова О.І., Чайковський Ю.Б., Геращенко С.Б. Гістологія та ембріогенез органів ротової порожнини (ч. I-III). Івано-Франківськ, 1999.
10. Дельцова О.І., Чайковський Ю.Б., Геращенко С.Б., Акімченков М.О., Толоконнікова Н.М. Видатні гістологи. Біографічний довідник. Коломия: Вік, 2001.
11. Дудок В.В., Іванова-Согомонян А.Й., Луцик О.Д., Чайковський Ю.Б. Міжнародна гістологічна номенклатура (українсько-англійсько-латинський словник термінів з цитології, гістології та мікроанатомії). Львів: Наутілус, 2001.
12. Дюбенко К.А. Анатомічний українсько-латинсько-англійський словник-довідник. Київ: Довіра, 1997.
13. Іванова А.Й., Чайковський Ю.Б., Луцик О.Д. Міжнародна гістологічна та ембріологічна номенклатура. Львів: В-во Львівського медінституту, 1993.
14. Луцик О.Д., Іванова А.Й., Кабак К.С. Гістологія людини. Вид. 2-е. Львів: Мир, 1993.
15. Луцик О.Д., Іванова А.Й., Кабак К.С. Гістологічний тлумачний словник. Львів: В-во Львівського медінституту, 1994.
16. Луцик О.Д., Макеев В.Ф., Яценко А.М., Завадка О.Є., Макеева Ю.В., Кривко Ю.Я. Атлас мікроанатомії органів ротової порожнини. Львів: Наутілус, 1999.
17. Нетлюх М.А. Українсько-латинський анатомічний словник. Вид. 2-е. Львів: Стрім, 2000.
18. Рубашкін В. Елементи гістології. Харків: Держвидав України, 1929 (ч.1); 1930 (ч.2.).
19. Садлер Т.В. Медична ембріологія за Лангманом. Переклад 8-го американського видання. Львів: Наутілус, 2001.
20. Скрипников М.С., Білич А.М., Шепітько В.І. Оперативна хірургія і топографічна анатомія. Київ: Вища школа, 2000.
21. Сміт Т. Людина. Вид. 2-е. Львів: БаК, 2002.
22. Чайковський Ю.Б., Акімченков М.О., Дельцова О.І., Геращенко С.Б. Ембріологічний словник. Коломия: Вік, 2001.
23. Чайковський Ю.Б., Дельцова О.І., Геращенко С.Б. Практикум з гістології, цитології та ембріології (ч. I-II). Київ – Івано-Франківськ, 1996.
24. Штер Ф., Меллендорф В. Підручник гістології і мікроскопічної анатомії людини з мікроскопічною технікою. Переклад 23-го німецького видання. Дніпропетровськ: Держмедвидав, 1937.

II. Допоміжної

1. Алмазов И.В., Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. Москва: Медицина, 1978.
2. Афанасьев Ю.М., Юрина И.А., ред. Гистология, цитология и эмбриология. Изд. 5-е. Москва: Медицина, 1999.
3. Быков В.Я. Частная гистология человека. Санкт-Петербург, 1997.
4. Быков В.Я. Цитология. Общая гистология. Санкт-Петербург, 1999.
5. Волкова О.В., Елецкий Ю.К., ред. Гистология, цитология и эмбриология. Москва: Медицина, 1996.
6. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. Москва, 1970.
7. Кузнецов С.Л., Мушкхамбаров И.И., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. Москва: МИА, 2002.
8. Никитюк Б.А., Чтецов В.П., ред. Морфология человека. Москва: МГУ, 1991.
9. Самусев Р.П., Гончаров Н.И. Энонимы в морфологии. Москва: Медицина, 1989.
10. Улумбеков Э.Г., ред. Гистология. Москва, 1997.
11. Фалин Л.И. Атлас микрофотографий по нормальной гистологии и эмбриологии. Москва: Медгиз, 1957.
12. Bergman R.A., Afifi A.K. Atlas of microscopic anatomy: a companion to histology and neuroanatomy. Philadelphia: Saunders, 1974.
13. Bloom W., Fawcett D.W. A textbook of histology. 9th ed. Philadelphia: Saunders, 1968.
14. Cichocki T., Litwin J.A., Mirecka J. Kompendium histologii. Wyd. 2e. Krakow: Collegium Medicum Uniwersytetu Jagiellonskiego, 1996.
15. Cormack D.H. Ham's histology. 9th ed. Philadelphia: Lippincott, 1987.
16. Borland's illustrated medical dictionary. 29th ed. Philadelphia: Saunders, 2000.
17. Erlandsen S.L., Magney J.E. Color atlas of histology. St Louis: Mosby, 1992.
18. Gartner L.P., Hiatt J.L. Color atlas of histology. Baltimore: Williams & Wilkins, 1994.
19. Junqueira L.C., Carneiro J., Kelley R.O. Basic histology. 9th ed. Stanford: Appleton & Lange, 1998.
20. Krstic R.V. General histology of the mammal. An atlas for students. Berlin: Springer, 1985.
21. Leeson C.R., Leeson T.S., Paparo A.A. Atlas of histology. Philadelphia: Saunders, 1985.
22. Ross M.H., Romrell L.J., Kaye G. Histology. A text and atlas. 3rd ed. Baltimore: Williams & Wilkins, 1995.
23. Roth J. Post. Biol. Komorki 1978, 5(1):49–92.
24. Stedman's medical dictionary. 25th ed. Baltimore: Williams & Wilkins, 1990.
25. Stevens A., Lowe J. Human histology. London: Mosby, 1997.
26. Szymonowicz L. Histologie und mikroskopische Anatomie. Wurzburg, 1901.
27. Weiss L., ed. Histology. Cell and tissue biology. 5th ed. New York: Elsevier, 1983.
28. Wheater P.R., Burkitt H.G., Daniels V.G. Functional histology. A text and colour atlas. Edinburgh: Churchill Livingstone, 1979.

Предметний покажчик

А

Авторадіографія	18
Автофагосома	70
Автофагоцитоз	30, 37
Агранулоцити	134
Адвентиційні клітини	161, 174
Адвентиційна оболонка	329
Адгезія	30, 83
Аденоїди	331
Аденогіпофіз	286
Адипоцити	161, 171
Адреналін	303
Адренокортикотропін	303
Азур	16
Акросома	73
Акроцентрична хромосома	67
Аксо-аксонний синапс	229
Аксо-дендритний синапс	229
Аксо-м'язовий синапс	487
Аксон	220
Аксонема	49
Аксонний транспорт	224
Аксо-соматичний синапс	229
Актин	163, 206
Акцидентальна інволюція тимуса	267
Алантаїс	88, 96, 104, 107
Альбуміни	129, 143
Альбумоїд	193
Альвеола грудної залози	529
Альвеола легені	398
Альвеолоцити	398
Альвеолоцити респіраторні	398, 559
Альвеолоцити секреторні	398
Альвеолярний молочний хід	529
Альвеолярні залози	124
Альдостерон	299
Амелобласт	321, 327
Амніон	86, 96, 104
Амніотична ніжка	88, 107
Амніотична порожнина	86
Ампули перетинчастого лабіринту ...	510
Ампульні гребені	520
Анізотропний диск (А-диск)	211
Анізоцитоз	132
Аналізатор	474, 493
Анафаза	66
Андрогензв'язувальний білок ..	428, 433
Апікальний полюс	116
Апозиційний ріст хряща	193
Апокринові залози	124, 508, 528
Апокриновий тип секреції	30
Апоптоз	70
Апоптозні тільця	71
Артеріальна чудесна сітка	241
Артеріола	246, 247, 250
Артеріоло-венулярний анастомоз	241, 246
Артерія	239, 241, 247
Артерія білої пульпи	278
Артерія еластичного типу	247, 250
Артерія м'язово-еластичного типу ...	247
Артерія м'язового типу	247, 250
Артефакт	19
Асоціативне волокно	470
Асоціативний (вставний) нейрон	225
Астроцит	229, 230
Атиповий (провідний) міокардіоцит ..	254
Атиповий артеріоло-венулярний анастомоз	246, 247
Атрезія фолікулів	450
Атретичний фолікул	444, 450
Аферентний (рецепторний) нейрон ..	225
Ацидофіл	289
Ацидофільний паратироцит	298
Ацинус легені	396
APUD-система	304, 387
Б	
Багаторядний епітелій	118
Багатошаровий плоский зроговілий епітелій	118
Базальна мембрана	113
Базальне тільце	49
Базальний полюс	116
Базальний шар	119, 427, 523
Базальні клітини	316, 434
Базиллярна пластинка	514
Базофіл	289
Базофілія	16
Базофільні гранулоцити	136
Базофільні еритробласти	148
Бар'єр аерогематичний	402, 559
Бар'єр фільтраційний	406
Барабанна губа лімба	512
Барабанна перетинка	508

Барабанна порожнина	508	Відросток Томса	321
Барабанні сходи	512	Війки	46
Барорецептор	483	Війкове тіло	497
Безмієлінове нервово волокно .	234, 235	Вікові зміни крові	142
Без'ядерні неклітинні структури	25	Вікова інволюція тимуса	267
Берегові клітини	268, 272	Вільне нервово закінчення	483
Білі м'язові волокна	217	Віментин	42
Біла жирова тканина	184	Вітальні (суправітальні) методи	14
Біла пульпа селезінки	273	Вітальне (суправітальне) фарбування .	17
Біла речовина мозку	471, 474, 475	Включення цитоплазми	21, 50
Білкові залози	124	Власна залоза стравоходу	332
Білкова оболонка	423, 440, 444	Власна залоза шлунка	335
Білково-слизові залози	124, 315, 391	Власна пластинка слизової	
Білувате тіло	450	оболонки	306
Біогенетичний закон	73	Власне кістка	197
Біполярний нейрон	225	Власне сполучна тканина	161
Бластомери	81, 84	Власне судинна оболонка	497
Бластоцель	81	Внутрішні клітини спірального органа .	513
Бластоциста	72, 81	Внутрішній тунель	513
Блискучий шар епідермісу	525	Внутрішнє вухо	508, 510
Бронх	394	Внутрішньовверетенне м'язове	
Бронхіола	394	волокно	487
Бронхіолярні екзокриноцити		Внутрішня еластична	
(клітини Клара)	385	мембрана	247, 250
Бура жирова тканина	185	Внутрішня епітеліальна піхва	532
В		Внутрішня тека	449
В-лімфоцити	139	Волокна	25
Вазопресин (антидіуретичний		Волокна Пуркінє	254, 257
гормон)	285	Волокнистий астроцит	230
Вегетативна (автономна) нервова		Волокнистий хрящ	193
система	465, 488	Волокнистий шар	427
Вегетативний (автономний)		Волокнисті структури	39, 172
ганглій	488	Волокно з ядерним ланцюжком	487
Великі бронхи	394	Волокно з ядерною сумкою	487
Великі соромітні губи	458	Волос	525, 532
Вена	239	Волоскові клітини	514
Вена безм'язового типу	251	Волосяна колба	537
Вена м'язового типу	251	Волосяна цибулина	532
Венозна чудесна сітка	241	Волосяний сосочок	532
Венозний синус селезінки	278	Волосяний фолікул	535
Вентрикулярна (нейроепітеліальна)		Ворсинка	306, 342
клітина	237	Ворсинка хоріона	88, 96
Венула	241, 265	Ворсинчаста зона проміжної частини	
Вестибулярна губа лімба ...	510, 511, 512	губи	307
Вестибулярна мембрана	512	Вставні клітини	475
Вестибулярний апарат	512	Вторинна барабанна перетинка	508
Взяття гістологічного матеріалу	14	Вторинна перетяжка хромосом ...	58, 67
Виносний каналець яєчка	427	Вторинний (безклітинний) цемент ...	323
Відвідна лімфатична судина	252	Вторинний (пухирчастий, антральний)	
		фолікул	444, 445

Вторинний овоцит	453	Гістологічні барвники	9, 15
Вторинно-оліголецитальна яйцеклітина	75	Гістологічна (мікроскопічна) техніка	6, 12, 19
Вузол Ранв'є	232	Гістологічний зріз	15
Вушна раковина	508	Гістологія	5
Г		Гістохімія	8, 18
Ганглій інтрамуральний	488	Глікозаміноглікани	163, 182
Ганглій симпатичний	488	Глікокалікс	27
Гангліозна пластинка	90, 491	Гладка зона проміжної частини губи .	309
Гангліонарний шар	466	Гладка м'язова тканина	206
Гаплоїдний набір хромосом	67, 69	Гладкий міоцит	206
Гастреляція	86, 88	Гландулоцити	119, 121
Гематоенцефалічний бар'єр	475	Глобуліни	129
Гематоксилін	15	Глотка	329
Гематотестикулярний бар'єр	425	Глотковий мигдалик	331
Гематотимусний бар'єр	265	Глюкагон	372
Гематотрофний (гемотрофний) період	83	Глюкокортикостероїди (кортизол, кортикостерон)	299
Гемоглобін	129, 131	Головка сперматозоїда	73, 79
Гемограма	141	Головний екзокриноцит	335
Гемокапіляр	241	Головний мозок	465
Гемолімфатичний вузол	260, 273	Головний паратироцит	298
Гемопоетини	147	Головні бронхи	394
Гемохоріальна дископодібна ворсинчаста плацента	99	Головні лімфатичні стовбури	252
Гемохоріальний бар'єр	103	Голокринові залози	124
Гемоцитопоез	145	Голокриновий тип секреції	30
Гепаран-сульфат	180	Гомогенетична кора (нова кора, неокортекс)	478
Гепарин	169	Гонадокринін	451
Гепатоцити	380	Гонадотроп	289, 291
Гетерофагоцитоз	37	Гоноцити	441, 462
Гетерохроматин	56	Гоноцитобласти	440, 462
Гіаліновий хрящ	191	Гормон	282
Гіаломер	141	Гортанний мигдалик	391
Гіалоплазма	21, 33	Гофрована облямівка	197
Гіалуронова кислота	171, 182	Грануломер	141
Гігантопірамідний нейрон (клітина Беца)	468, 470	Гранулоцити	134
Гідроксиapatити	194	Гранулоцитопоез	147, 151
Гіпобласт	86, 88	Грибоподібний сосочок	312
Гіподерма	527	Грубоволокниста кісткова тканина	197
Гіпоніхій	535	Грудні (молочні) залози	458, 529
Гіпоталамус	284	Грудна лімфатична протока	253
Гіпофіз	283, 286	Грушоподібний нейрон (клітина Пуркін'є)	471
Гіпофізарна ніжка	286	Губа	309
Гістіотрофний період ембріогенезу	83	Губчаста кісткова тканина	197
Гістіоцити-макрофаги	155	Гуморальна регуляція	284
Гістамін	169	Гуморальний імунітет	168
Гістогенетичний ряд	112		

Д

Дендрит	220, 224
Дендритна клітина	261
Дендритний транспорт	224
Дендро-дендритний синапс	229
Дендро-соматичний синапс	229
Дентиклі	322
Дентин	318
Дентинні трубочки (каналі)	321
Дерма	535
Дермальна коренева піхва (волосяна сумка)	535
Дерматан-сульфат	182
Дерматом	90
Десмін	42
Десмосома	32
Детермінація	112
Джгутики	49
Диктіосома	40
Диктіотена	451
Диплоїдний набір хромосом	58, 69
Диплосома	46
Дискоцити	132
Дистальна (передня) частка гіпофіза	286
Диференціація	112, 116
Диференційована клітина	112
Диферон	112
Діафіз	197
Діафізарний центр окостеніння	199
Довгастий мозок	465, 474
Довгий волос	532
Додатковий мукоцит	335
Дотикове тільце (Мейснера)	484
Дотиковий епітеліоцит Меркеля	483
Дроблення	79, 84
Друге полярне тільце (полоцит II)	453

Е

Екзоепітеліальні залози	122
Екзокринні залози	121
Екзокриноцити	121
Екзоцитоз	29
Екскреція	29
Екстерорецептор	483
Екстравентрикулярна (нейрогермінативна) клітина	237
Екстракорпоральне запліднення	84
Ектодерма	86, 90, 96

Еліпсоїдний капіляр	278
Еластин	163, 178
Еластичні волокна	178
Еластичний хрящ	189
Елаунінові волокна	178
Елеїдин	525
Електронний мікроскоп	18
Емалеві веретена	321
Емалеві пластини	321
Емалеві призми	316
Емалеві пучки	318
Емаль	318
Ембріобласт	81
Ембріологія	5, 72
Ембріональний гемопоез	159
Ендодерма	86, 94, 96
Ендоепітеліальні залози	122
Ендокард	239, 253
Ендокринні залози	121
Ендокриноцити	121, 283
Ендокриноцити трахеї	387
Ендокриноцити яєчка (клітини Лейдіга)	424, 433, 441
Ендолимфа	518
Ендомізія	209
Ендомітоз	69
Ендометрій	457
Ендоневрій	483
Ендоплазматична сітка	33, 38
Ендост	197
Ендотелій	245
Ендотендиній	184
Енхондральне окостеніння	199
Еозин	16
Еозинофільні гранулоцити	135
Епендимна зона	477
Епендимоцит	229
Еритропоез	147
Еритроцити	111, 129, 143
Еритроцитопенія	132
Епібласт	86, 88
Епідерміс	483, 508, 523
Епідермальні макрофаги (клітини Лангерганса)	523, 525
Епікард	253, 258
Епімізія	219
Епіневрій	480
Епінефроцити	303
Епітеліальні тканини	116

Епітеліальна коренева піхва (Гертвіга)	327	Залога щитоподібна	293
Епітеліальна тканина	113	Залози	113, 121
Епітеліальне тимусне тільце (тільце Гассалія)	265	Залози Літтре	439
Епітелій	291	Залози присінка (Бартолінові)	458
Епітелій ангіодермального типу	116	Залози цибулини сечівника	421
Епітелій епендимо-гліального типу ...	116	Залозиста зона твердого піднебіння .	316
Епітелій кишкового типу	116	Запліднення	73, 77
Епітелій ниркового типу	116	Зародковий диск	86
Епітелій целомічного типу	116	Звивистий сім'яний каналець ...	423, 427
Епітелій шкірного типу	116	Зернисті лютеоцити	450
Епітеліоретикулоцит	263	Зернистий шар дентину	322
Епіфіз	145, 197, 283, 291	Зернистий шар епідермісу	523
Епіфізарний центр окостеніння	203	Зернистий шар кори мозку	468, 471, 525
Естрогени	444, 450	Зернистий шар фолікула яєчника (гранульоза)	449, 450
Еукаріотичні клітини	21	Зигота	72
Еухроматин	56	Зіниця	498
Ефектор	483, 487	Зірчасті нейрони (клітини Гольджі II типу)	473
Еферентний (моторний) нейрон	225	Зневоднення	15
Еякуляція (сім'я- виверження)	75, 436, 440	Зовнішні клітини спірального органа	513
Ж		Зовнішній слуховий хід	508
Желатинозний кістковий мозок	262	Зовнішній сполучнотканинний шар ендокарда	250
Желатинозний купол	520	Зовнішнє вухо	508
Жирова зона твердого піднебіння	316	Зовнішня еластична мембрана	250
Жирова тканина	184	Зовнішня епітеліальна піхва	535
Жирове тіло	267	Зовнішня тека	449
Жовта пляма	503	Зона пухирчастих клітин	203
Жовте тіло	450, 461	Зона резорбції хряща	203
Жіночий пронуклеус	79	Зона стовпчастого хряща	203
Жовтий кістковий мозок	262	Зона ядерцевого організатора	58
Жовтковий мішок	96, 104	Зональні бронхи	394
Жовток	75	Зорова частина сітківки	495, 498
Жовчний міхур	382	Зрілі фібробласти	163
Жолобкуватий (валкуватий) сосочок	312	Зріла яйцеклітина	453
З		Зрілий (третинний, Граафів) фолікул	444, 449
Завитка	510	Зуб	309, 318
Загальні тканини	111	Зубна брунька	327
Загальна гістологія	5	Зубний епітеліальний (емалевий) орган	327
Задній відділ травної трубки (відхідник)	306	Зубний мішечок	327
Задня серединна перегородка	474	Зубний сосочок	327
Задня частина гіпофіза	286, 291	І	
Заливка	15	Ізотропний диск (I-диск)	211
Залишкове тільце	37	Імплантація	81
Залога Мейбома	505	Імуногістохімічні методи	18

Імуноморфологія	18	Кільцево-спіральне (первинне)	
Інвазія	83	нервове закінчення	487
Інгібіни	442	Кінетохор	62
Індекс Гертвіга	51	Кіноцилії	520
Інсулін	304	Кінцева колба (Краузе)	484
Інтерглобулярний простір	322	Кіркова речовина волоса	532
Інтердигітатна клітина	272	Кіркова речовина лімфатичного	
Інтерорецептор	483	вузла	268
Інтерреналове тіло	303	Кіркова речовина часточки	
Інтерстиційний ріст хряща	193	тимуса	266, 268
Інтерфаза	51, 60	Кіркова речовина яєчника	444
Інтерфазне (метаболічне) ядро	51	Кісткова бластема	199
Інтра- та екстраоргани лімфатичні		Кісткова лакуна	194
судини	252	Кісткова манжетка	199
Ізогенні групи	189	Кісткова пластинка	197
К		Кісткова тканина	187, 194
Кадгерин	30	Кістковий лабіринт	510
Кальдесмон	206	Кісткові пластинки	195
Кальмодулін	206	Кістковомозкова порожнина	197
Кальпонін	206	Клазматоз	29
Кальсеквестрин	217	Клапан вени	251
Кальцитонін	298	Клапан серця	253
Канал Гаверса	197	Клітина	21
Канал Фолькмана	199	Клітина цитоплазматичного типу	51
Каналець нефрона дистальний	405	Клітина ядерного типу	51
Каналець нефрона проксимальний ..	405	Клітини війкові (війчасті)	385
Каналець нефрона тонкий	405	Клітини Гензена	514
Каналець нирковий збірний	405	Клітини Іто	379
Каналець сітки сім'яника	432	Клітини Кащенко–Гофбауера	99, 104
Капіляр вісцерального типу	246	Клітини келихоподібні	343
Капіляр синусоїдного типу	246	Клітини Купфера	375
Капіляр соматичного типу	246	Клітини Панета	344
Капацитация	77	Клітини Шванна	231
Капсульоване нервове закінчення ...	483	Клітини юкстамедулярні	405, 414
Каріолізис	53	Клітини-зерна	471
Каріопікноз	53	Клітини-стовпи	513
Каріоплазма	21, 60	Клітинна оболонка	27
Каріорексис	53	Клітинна теорія	25
Карбгемоглобін	133	Клітинний пласт	113
Карбоксигемоглобін	133	Клітинний цикл	60
Кардіальні залози стравоходу	331	Клітор	458
Кардіальні залози шлунка	341	Клубочкова зона	299, 301
Катехоламіни	303	Клубочок мозочка	473
Кейлон	113	Коваделко	508
Кератин	42, 526	Колаген	174
Кератиносома	526	Колагенові волокна	174
Кератиноцит	523	Колоїд	293
Кератогіалін	525	Комісуральне волокно	470
Китичкова артеріола селезінки	278	Комітування	112
		Компактизація	81

Компактна кісткова тканина	197	Лімфатичний вузол	268
Комплекс Гольджі	33, 39	Лімфоїдна тканина	145
Комплекс пори	53	Лімфатичні вузлики лімфатичного вузла	273
Комплексомікси	34	Лімфатичні вузлики мигдалика	315
Конексон	32	Лімфатичні вузлики селезінки (тільця Мальпігі)	273
Конектин	33	Лімфатичні вузлики травного каналу та дихальних шляхів	261, 272
Контрастування зрізу	15	Лімфатичні судини	239, 252
Кора великого мозку	468, 478	Лімфо-епітеліальне глоткове кільце Пирогова-Вальде	309, 329
Кора мозочка	471	Лімфокіни	139
Корінцева клітина	475	Лімфокапіляр	252
Корінь волоса	527, 532	Лімфоплазма	143
Корінь нігтя	535	Лімфопоез	147, 157
Кортикальна реакція	79	Лімфоцити	134, 139
Кортикальний (підмембранний) шар	27, 42	Ліпотроп	290
Кортикальні гранули	76	Ліпотропін	290
Кортико-кортикальне волокно	470	Ліпоцити	171
Кортикотроп	289	Літієвий кармін	17
Котиледон	103	Люмінесцентна мікроскопія	17
Край нігтя	535	Лютропін	285
Крайова вуаль	478		
Крайова зона твердого піднебіння	316	М	
Крипта кишки	349	Макроглія	227
Крипта мигдалика	315, 331	Макрофагічна система	165, 229
Критичні періоди розвитку	107	Макрофаги (макрофагоцити)	121, 141, 155, 163
Кров	127	Максиллярна зона щоки	311
Кругле вікно	517	Малі бронхи	394
Кут ока	496	Малі слинні залози	309, 312, 315
Кутикула волоса	520, 532	Малі соромітні губи	458
Кутикула емалі	321	Малоспеціалізовані фібробласти	162
Л		Мандибулярна зона щоки	311
Лабіринт перетинчастий	510	Мантійна зона	273
Лаброцити	168	Мантіїні гліоцити	480
Лактоцити	529	Мастоцити	168
Лакуни	187	Материнська частина плаценти	96
Легені	396	Матка	444, 457
Лейкопенія	134	Маткові залози	457
Лейкоцитарна формула	141	Маткові труби	444, 449, 453
Лейкоцити	129	Маточка	512
Лейкоцитоз	134	Мегакаріобласти	155
Лектини	30	Мегакаріоцити	155
Листоподібні сосочки	312	Мегалобластичне кровотворення	159
Ліаноподібне волокно	473	Мегалоцити	159
Ліберини	285	Мезаксон	236
Лізосома	33	Мезангіоцити	407
Лімб внутршнього вуха	512	Мезенхіма	88, 99, 127
Лімб очного яблука	495		
Лімфа	127, 143		

Мезобластичне кровотворення	159	Міст	465, 474
Мезодерма	86, 96	Мітоз	60, 62
Мезонефральна (Вольфова) протока	442, 462	Мітохондрії	33
Мезофрагма	211	Мішечок	512, 518
Мейоз	69	Мозкові пухирі	90
Меланін	172, 185, 474, 501, 523	Мозкова речовина	303
Меланосома	523	Мозкова речовина волоса	532
Меланотроп	290	Мозкова речовина лімфатичного вузла	268
Меланотропін	290	Мозкова речовина надниркової залози	303
Меланоцити	495, 523	Мозкова речовина часточки тимуса	263, 266
Мерокриновий тип секреції	29	Мозкова речовина яєчника	444, 451
Мерокринові (еккринові) потові залози	528	Мозковий модуль (барель)	478
Метаепіфізарна пластинка росту	203	Мозковий пісок	293
Метамієлоцити	152	Мозковий тяж	268, 272
Метасимпатична нервова система ..	488	Мозочок	465, 471
Метафаза	62	Молекулярний шар	468, 471
Метахромазія	16	Молоточок	508
Метацентрична хромосома	67	Молочна протока	529
Метод проточної цитометрії	18	Молочний зуб	318, 328
Механорецептори	483	Молочний синус	529, 532
Мієлінова оболонка	232	Моноспермність запліднення	79
Мієлінове нервове волокно	231	Моноцити	134, 140, 155
Мієлоїдна тканина	145	Моноцитобласти	154
Мієлоархітектоніка	471	Моноцитопоез	147, 154
Мієлобласт	151	Морула	81
Мієлопоез	145	Морфофункціональна класифікація епітелію	111, 168
Мієлоцити	152	Мохоподібне волокно	473
Міжвузловий сегмент	236	Мультиполярний нейрон	225
Міжклітинні контакти	30	М'яз-підіймач волоса	525, 535
Міжфолікулярний острівцеві	294	М'язова оболонка	308
Мікроглія	167, 231	М'язова пластинка	308, 309
Мікроскопічний метод	8, 10, 14	М'язова тканина вісцерального типу	206
Мікротом	8, 15	М'язова тканина епідермального типу	206
Мікротрубочки	27, 33, 42	М'язова тканина неврального типу ..	206
Мікрофіламенти	33, 42	М'язова тканина соматичного типу ..	205
Мікроциркуляторне русло	241, 266	М'язова тканина целомічного типу ..	205
Міоглобін	217	М'язове волокно	209
Міозин	163, 205	М'язові тканини	111
Міоїдний шар	427	М'язово-еластичний шар ендокарда	253
Міокард	253	М'яка мозкова оболонка	477
Міокардіоцити	253	М'яке піднебіння	316
Міометрій	457	Н	
Міон	219	Надниркова залоза	299
Міосателітоцити	209	Над'ячко	432
Міосимпласт	209		
Міотом	90		
Міофібрила	34, 42, 211		
Міофібробласти	163, 165		

Напівдесмосома	32	Носова поверхня м'якого піднебіння	317
Напівстовбурава клітина	112	Носовий відділ глотки	327
Насічки мієліну	232, 236	Ноцицептор	483
Нейрогіпофіз	286, 291	Нуклеолонема	58
Нейроглія	220, 229	Нуклеосома	58
Нейролема	236	Нюхова ділянка	389
Нейролемоцити (клітини Шванна)	229	Нюхові війки	389
Нейрони (нейроцити)	220	Нюхові рецепторні клітини	389
Нейросенсорні клітини	493	О	
Нейрофібрили	34, 42, 225	Облямовані клітини	432
Нейруляція	90	Оболонка запліднення	79
Нейтрофілія	16	Оболонка клітини	21, 27
Нейтрофільні паличкоядерні гранулоцити	134	Оболонка ядра	21, 53
Нейтрофільні юні гранулоцити	134	Овальне вікно	508, 515
Некапсульоване нервово закінчення	483	Оваріально-менструальний цикл ...	458
Неклітинні структури	24	Овогенез	451
Некроз	69	Овогонії	451, 462
Нексус	32	Овуляторна квота лютропіну	461
Неоформлена щільна волокниста сполучна тканина	161, 184	Овуляція	449
Нерв	474, 480	Одонтобласт	322
Нервова пластинка	237	Окістя	194, 197
Нервова тканина	111, 220	Оксигемоглобін	133
Нервова трубка	90, 206, 224, 237, 477	Окситаланові волокна	180
Нервове закінчення	465, 480, 487	Окситоцин	285
Нервовий гребінь (гангліозна пластинка)	90, 172, 491	Оксифілія (еозинофілія, ацидофілія) ..	16
Нервовий жолобок	237	Оксифільні нормобласти	150
Нервові волокна	236	Олігодендроцити	231
Нервово-м'язове веретено	487	Онтогенез	72
Нервово-сухожилльне веретено (Гольджі)	483	Ооплазматична сегрегація	79
Нерозгалужені залози	122	Опорно-скоротливий апарат селезінки	268, 273
Нефрон	405	Орган зору	493
Нефрони кіркові	405	Організовані структури	21
Нефрони юкстамедулярні	405	Органели	33
Нирка	404	Органели і включення	21
Ниткоподібний сосочок	309, 312	Органи чуття	493
Ніготь (нігтьова пластинка)	535	Осеїнові волокна	194
Нігтьова луночка	535	Осеомукоїд	194
Нігтьова щілина	535	Основна (аморфна) речовина	25
Нігтьове ложе	535	Основна відпадна (децидуальна) оболонка	96
Нігтьовий валик (епоніхій)	535	Основна міжклітинна речовина	180
Норадреналін	303	Остеоїд	194
Норепінефроцити	303	Остеобласти	194
Нормобластичне кровотворення	159	Остеогенний зачаток	199
Нормоцити	132	Остеогенний острівець	199
		Остеокласти	194
		Остеон	197
		Остеонектин	194

Остеоцити	194	Передсердно-шлуночковий вузол	254, 257
Остистий шар	119, 505	Передсердно-шлуночковий пучок ...	254
Острівець Лангерганса	371	Перетинчаста частина сечівника	436
Отолітова мембрана	520	Перетинчастий лабіринт	510
Оформлена щільна волокниста сполучна тканина	161, 184	Перетинчастий остеогенез	199
Очне яблуко	493	Перехідний епітелій	118
П		Перикаріон	220
Павутинна оболонка	477	Перикард	253, 258
Палички сітківки	501	Перилімфа	510
Паличкоядерні нейтрофільні гранулоцити	134, 152	Перимізія	219
Парієтальний екзокриноцит	335	Периметрій	457
Паравентрикулярне ядро	285	Периневрій	480
Паракортикальна (тимусзалежна) зона лімфатичного вузла	268, 272	Перинуклеарний простір	53
Парамезонефральна протока	442, 462	Перитендиній	184
Паранекроз	51	Периферійна зона пульпи зуба	322
Парасимпатична нервова система ..	488	Перихондральне окостеніння	199
Паратгормон (паратирин)	298	Перицити	245
Парафолікулярні клітини (кальцитоніоцит, С-клітини)	298	Періартеріальна лімфатична піхва селезінки (тимусзалежна зона)	278
Пейсмейкерні клітини (Р-клітини, водії ритму)	254	Пермеази плазмолемі	29
Пелікула емалі	321	Пероксисоми	33, 38
Пенетрація сперматозоїда	77	Перше полярне тільце (полоцит I)	453
Періартеріальна зона	273	Печериста частина сечівника	436
Періартеріальна лімфатична піхва селезінки	278	Печінка	373
Первинна нирка	440	Півколові канали	510
Первинна хрящова тканина	189	Півколові протоки	512, 518
Первинний (клітинний) цемент	323	Півкулі великого мозку	465
Первинний жовтковий мішок	86	Півмісяці Джіануцці	359
Первинний вузлик	88	Пігментна тканина	185
Первинні еритробласти (мегалобласти)	159	Пігментоцити	172
Первинні овоцити	444, 451, 453	Підендотеліальний шар	246, 250
Первинні фолікули	444	Підкоркові ядра мозку	471
Передміхурова залоза (простата)	423, 436	Піднебінний мигдалик	329
Передні канатики білої речовини спинного мозку	475	Піднебіння	309, 316
Передні роги сірої речовини спинного мозку	474	Підслизова основа	308, 311
Передній відділ травної трубки	306	Підтримувальні клітини	315, 513
Передній гіпоталамус	284	Підшкірна жирова клітковина	527, 535
Передня камера ока	495	Пілорична частина шлунка	341
Передня серединна щілина	474	Пілоричні залози шлунка	341
		Пінеалоцит	292
		Піноцитоз	29
		Пірамідний шар	468
		Пітуїцити	291
		Піхва	431, 444, 457
		Плазма крові	129
		Плазматичні клітини (плазмоцити) ..	168
		Плазмолема	21, 27
		Плазмоцити	139, 145, 159, 168

Плакоди	90	Присінок внутрішнього вуха	510
Пластинчаста кісткова тканина	197	Присінок піхви	458
Пластинчасте тільце (Пачіні)	483	Прищитоподібна залоза	283, 298
Пластинчастий комплекс	39	Провідна система серця	254, 257
Плацента	96, 99, 103	Прогенез	72
Плацентажія	99	Прогестерон	444, 450, 458
Плащова зона	477	Проекційне волокно	470
Плащовий дентин	322	Проеритробласти	148
Плече хромосоми	66, 67	Прозора зона	445, 450
Плодова частина плаценти	99	Прокаріотичні клітини	21
Пляма маточки	520, 521	Промегакаріоцити	155
Пляма мішечка	520, 522	Промениста корона	449, 453
Поверхневий епітелій	444	Промієлоцити	151
Повіка	493, 505	Проміжні м'язові волокна	217
Повне субеквальне асинхронне дроблення	81	Проміжна (середня) частка гіпофіза	286
Пограничні клітини	514	Проміжна зона пульпи	323
Подоцити	407	Проміжна зона щоки	309, 311
Позазародкові органи	81, 96	Проміжна частина губи	309
Пойкілоцитоз	132	Проміжний мозок	473
Покривна мембрана	517	Промоноцити	155
Поліплоїдія	69	Пропріорецептори	483
Полісома	42	Простагландини	439
Поліхроматофілія	16	Простатична частина сечівника	436
Поліхроматофільні еритроцити	148	Прості залози	122
Поліхроматофільні нормобласти	150	Простір Діссе	379
Поле	306, 334	Протоки травних залоз	357
Полюс	116	Протеасоми	33, 37
Полярна диференціація епітеліоцитів	116	Протеоглікани	187
Порожнина фолікула	449	Протока завитки	512
Постійний гістологічний препарат	14	Протока над'яєчка	432, 442
Постійний зуб	318, 328	Протоплазматичні астроцити	230
Поствітальні методи	14	Проточна цитометрія	18
Постсинаптична частина	226	Профаза	62
Постсинтетичний період	60	Пруть	423, 440
Потові залози	124	Пряма кишка	350
Потова залоза	505, 508, 528	Прямі та спіральні артерії	458
Потова пора	528	Прямий сім'яний каналець	427, 432
Права лімфатична протока	252	Псевдоуніполярні нейрони	225, 480
Предентин	322	Пульпа	318, 323
Презумптивні зони	79	Пульпарна вена	278
Прелептотенні овоцити	451	Пульпарний тяж селезінки (тяж Більрота)	278
Препуціальні залози	440	Пуповина	96, 103
Пресинаптична частина	226	Пухка сполучна тканина	161, 209
Пресинтетичний період	60	Пучкова зона наднирника	299, 303
Прехордальна пластинка	90	Пучкова клітина	475
Примембранний метаболізм	30	Пушковий волос	532
Примордіальні фолікули	444	Р	
Припульпарний дентин	322	Райдужка	495, 498
Присінкові (вестибулярні) сходи	512		

Регенерація	113, 116	Середній відділ травної трубки	306
Рекреція	29	Середній гіпоталамус	284
Релізінг-гормони	285	Середній мозок	474
Релізінг-фактори	285	Середнє вухо	508
Релаксин	451	Середостіння яєчка	423
Реотаксис	75	Серозна оболонка	350
Репаративна регенерація	113, 116	Серце	245, 253
Репродукція клітин	60	Серцева м'язова тканина	205, 219
Респіраторний відділ легень	396	Серцевий м'яз	253
Ретикулоендотеліоцити	268	Сечівник	423, 436
Ретикулоцити	133, 150	Сечовий міхур	404
Ретикулярні волокна	161, 180	Сечовід	404
Ретикулярна тканина	185	Симпатична нервова система	488
Ретикулярна формація	474	Симпласт	24
Рефлекторна дуга	225	Синапс	33, 226
Рецептор	483	Синаптична щілина	226
Рецепторні клітини	316	Синтетичний період інтерфази	60
Рецепторні нервові закінчення	483	Синус лімфатичного вузла	268, 272
Рибосоми	33, 42	Синусно-передсердний вузол	254
Рогівка	497	Синцитій	25
Рогова лусочка	526, 532, 535	Синцитіотрофобласт	86, 99, 103
Роговий шар епідермісу	526	Сироватка крові	129
Розгалужені залози	122	Сім'явиверження	75
Роздільна відстань	19	Сім'явиносна протока	434
Роздільна здатність	19	Сім'явипорскувальна протока	436
Розмежування	29	Сім'яний пухирець	439
Росткова зона епідермісу	525, 535	Сіра речовина	465, 471, 474
Ротова поверхня м'якого піднебіння	317	Сітківка	498
Ротова порожнина	308	Сітчаста зона наднирника	299, 303
Ротовий відділ глотки	329	Сітчастий шар дерми	503, 526
С		Сканувальна (растрова) електронна мікроскопія	19
Сальні залози	124, 505, 527	Скелетні тканини	187
Сарколема	209	Скелетна м'язова тканина	205, 209
Саркомер	211	Складка	306, 334
Саркоплазма	209	Складні залози	124
Саркоплазматична сітка	211, 213	Склера	495, 505
Світлий (реактивний, гермінативний) центр	268, 273	Склеротом	90
Світловий мікроскоп	19	Слизова оболонка	306, 309
Себоцити	528	Слизова тканина	185
Сегментарні бронхи	394	Слизова частина губи	310
Сегментні ніжки (нефрогонотом)	90	Слизові (Боуменові) залози	389
Сегментоядерні нейтрофільні гранулоцити	134, 152	Слизові залози	124
Секреторний цикл	124, 125	Слинна залоза підщелепна	358
Секреція	29	Слинна залоза під'язикова	363
Селезінка	260, 273	Слинна залоза привушна	363
Сенсорноепітеліальні клітини	512	Сліпа частина сітківки	495, 498
Середні бронхи	396	Слухова труба	510
		Слухові кісточки	508, 510
		Смакова ямка	315

Смакові бруньки	315
Смужка гангліонарного шару	471
Смужка зовнішнього зернистого шару	471
Смужка молекулярного шару	471
Соматотропін	285
Соматотропний гормон	291
Соміти	90
Сосочки язика	312
Сосочковий шар дерми	526
Сперматогенез	428
Сперматозоїд	73
Сперміогенез	430
Спеціальна гістологія	5
Спеціальні тканини	111
Спинний мозок	465, 474
Спинномозковий вузол	480
Спіральна зв'язка	512
Спіральна кісткова пластинка	517
Спіральний орган (Корті)	512, 522
Спланхнотом	90
Сплетення Ауербаха	341
Сполучна тканина	111, 127, 161
Справжній артеріоло-венулярний анастомоз (шунт)	246
Статеві стероїди	282, 299
Статевий валик	440, 441
Статевий хроматин (тільки Барра)	58
Статевий шнур	441
Статини	285
Стереоцилії	514
Стимулятор проліферації сперматогоній	428
Стовбурава клітина	112, 113, 116
Стовбурава кровотворна клітина	145
Стравохід	306, 331
Стремінце	508
Стрижень волоса	532
Структурний гетерохроматин	56
Субметацентрична хромосома	67
Субсегментарні бронхи	394
Судинна смушка	513
Судорифероцити	528
Супраоптичне ядро	285
Супутник хромосоми	67
Сурфактант	402
Сустентоцити	427, 441
Сухожильні пучки	184

Т

Т-лімфоцити	139
Т-система	215
Т-трубочка	215
Таламо-кортикальні волокна	470
Тверда мозкова оболонка	477
Тверде піднебіння	309, 316
Тека-лютеоцити	450
Текоцити	449
Теломераза	67
Теломери	67
Телофаза	66
Телофрагма (Z-лінія)	211
Темнопольова мікроскопія	17
Термінальні бронхіоли	385, 394
Терморцептор	483
Тестостерон	428, 442
Тетанічний тип скорочення	218
Тетраїодотиронін, Т4 (тироксин)	294
Тиміко-лімфатичний статус	267
Тимозин	263
Тимус	260
Типовий (скоротливий) міокардіоцит	253, 257
Тироглобулін	294
Тиротроп	289
Тиротропін	293
Тироцит	293
Тіло нігтя	535
Тільки Герінга	291
Тільки ниркове	405
Тільки Руффіні	484
Тканина	111, 112
Тканини внутрішнього середовища	111, 127
Тканинні базофіли	161, 168
Товсті (міозинові) мікрофіламенти	206, 211
Товста кишка	342, 349
Тонічний тип скорочення	209
Тонкі (актинові) міофіламенти	205
Тонкі (мікроскопічні) структури	5
Тонка кишка	342
Тонкофібрили	34
Тріада м'язового волокна	215
Трабекула прищитоподібної залози .	298
Трабекулярна вена селезінки	278
Транспорт	29
Трансцитоз	29

Трахея	391	Фіброцити	163
Трипановий синій	17	Фізіологічна регенерація	113, 116
Трихогалін	532	Фізіологічний пойкилоцитоз	132
Тромбоцити	111, 129, 141, 155	Фіксація	15
Тромбоцитоз	141	Філогенетична класифікація епітелію	116
Тромбоцитопенія	141	Фімбрії	449
Тромбоцитопоез	147, 155	Флюорохроми	18
Тропоміозин	206, 217	Фолікул щитоподібної залози	293
Тропонін	211, 217	Фолікули яєчника	33, 444
Трофобласт	81	Фолікулогенез	445
Трубний мигдалик	331, 385, 510	Фолітропін	285
Трубчасті залози	124	Формені елементи крові	129
Трубчасті кістки	197	Фуксин	15
Трубчасто-альвеолярні залози	124	Функціональний шар	
Туберальна частка гіпофіза	286	ендометрія	458
Тубуліни	43, 61	Х	
Тулубова складка	90, 107	Хвіст сперматозоїда	73, 79
Тучні клітини	168	Хемотаксис	75
У		Хондринові волокна	187, 191
Ультрамیکротом	15	Хондроїтин-сульфат	171, 182
Ультратонкі (субмікроскопічні)		Хондробласти	187
структури	5	Хондрогенний острівцевий	193
Уніполярні нейрони	225	Хондромукоїд	189
Унітарна теорія кровотворення	145	Хондроцити	187
Ущільнення	15	Хоріон	81, 96, 103
Ф		Хроматин	21, 56
Фагосома	37	Хроматофільна субстанція (речовина	
Фагоцитоз	29	Ніссля, тигроїд)	224
Фаза адгезії сперматозоїда	79	Хромосоми	21, 66
Фаза десквамації (менструальна)		Хромофільні ендокриноцити	286
оваріально-менструального циклу ...	458	Хромофобні ендокриноцити	289
Фаза дозрівання (сперматогенезу) ...	430	Хрящова модель кістки	199
Фаза проліферації (фолікулярна, пост-		Хрящова тканина	161, 187
менструальна) оваріально-менстру-		Хрящовий остеогенез	199
ального циклу	461	Ц	
Фаза росту (овогенезу)	428	Цемент	318, 322
Фаза формування		Цементоцити	322
(сперматогенезу)	430	Центральна артерія селезінки	273
Фазоконтрастна мікроскопія	17	Центральна зона пульпи	323
Факультативний гетерохроматин	56	Центральна нервова система	465
Фалангові клітини	513	Центральний канал спинного мозку ..	475
Фарбування зрізу	15	Центріоль	46
Фенестрований ендотелій	246	Центросома (клітинний центр)	33, 46
Фібриноїд Ланганса	99, 103	Центросфера	46
Фібриноїд Рора	103	Церумінозні залози	508
Фібриноген	127	Циклічне (менструальне)	
Фібробласти	163	жовте тіло	450
Фібробластичний ряд клітин	184	Цитоархітектоніка	468

Цитозоль	33
Цитологія	21
Цитоматрикс	33
Цитоплазма	21, 33
Цитоспектрофотометрія	18
Цитотрофобласт	86, 99

Ч

Часткові бронхи	394
Часточка над'яєчка	432
Часточка печінкова	373
Часточка тимуса	263
Часточка яєчка	423, 440
Червона пульпа селезінки	273, 278
Червоний кістковий мозок	260, 262
Червоні м'язові волокна	217
Червподібний відросток	350
Чоловічий пронуклеус	79

Ш

Шар внутрішніх генеральних пластинок	197
Шар зовнішніх генеральних пластинок	197
Шар плоских клітин	119
Шар поліморфних клітин	468, 470
Шийка матки	451, 457
Шийковий мукоцит	535
Шкіра	523
Шкірна ектодерма	90
Шкірна частина губи	309
Шлунок	306, 331, 334

Щ

Щілинний контакт	32
Щільна волокниста сполучна тканина	183
Щільний замикальний контакт	32
Щетинковий волос	532
Щока	309, 311

Ю

Юні гранулоцити	152
-----------------------	-----

Я

Яєчко	423
Яєчники	444
Ядерна ламіна	53
Ядерна пора	53
Ядерний матрикс	60
Ядерні неклітинні структури	24
Ядерце	21, 58
Ядро	21, 51
Язик	312
Язиковий мигдалик	331
Яйцеклітина	75
Яйценосний горбок (кумулюс)	449
Якірні фібрили	252
Ямка	334
Ясенна борозна	311
Ясна	311

Зміст

Передмова	3
Вступ	5
1. Цитологія	21
1.1. Вчення про клітину	21
1.2. Клітинна оболонка. Цитоплазма	27
1.3. Ядро. Репродукція клітин	51
2. Ембріологія	72
2.1. Статеві клітини. Запліднення. Дроблення. Імплантація	72
2.2. Гастрюляція. Гісто- і органогенез. Позазародкові органи	86
3. Загальна гістологія	111
3.1. Вчення про тканини. Епітеліальні тканини. Залозистий епітелій	111
3.2. Тканини внутрішнього середовища. Морфологія та функції крові ..	127
3.3. Кровотворення (гемопоез)	145
3.4. Сполучні тканини. Власне сполучні тканини. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями	161
3.5. Скелетні тканини: хрящова та кісткова	187
3.6. М'язова тканина	205
3.7. Нервова тканина	220
4. Спеціальна гістологія	239
4.1. Серцево-судинна система	241
4.2. Органи кровотворення та імунного захисту	260
4.3. Ендокринна система	282
4.4. Травна система	306
4.5. Система органів дихання	385
4.6. Сечова система	404
4.7. Чоловіча статева система	423
4.8. Жіноча статева система	444
4.9. Нервова система	464
4.10. Органи чуття	493
4.11. Зовнішній покрив організму	523
Тестові завдання	538
Відповіді до тестових завдань	566
Віхи поступу цитології, гістології та ембріології	568
Кредити ілюстративного матеріалу	572
Список використаної літератури	575
Предметний покажчик	577

Гістологія людини. О.Д. Луцик, А.Й. Іванова, **К.С. Кабак**, Ю.Б. Чайковський — Київ, «Книга плюс», 2003. — 592 с.

Підручник створений на основі систематизованого курсу лекцій з цитології, ембріології, загальної і спеціальної гістології, що читаються на кафедрах гістології та ембріології Національного й Львівського медичних університетів для студентів медичного, медико-профілактичного, фармацевтичного та стоматологічного факультетів. Розглянута мікроскопічна та субмікроскопічна будова клітин, тканин, органів і систем людського організму, закономірності їх формування та зміни у процесі життєдіяльності. Охарактеризовані ранні етапи ембріогенезу людини, становлення і розвиток основних органних систем зародка. Матеріал викладено згідно з вимогами "Програми з гістології, цитології та ембріології" (Київ, 2000) та узгоджено з останнім перекладом Міжнародної гістологічної номенклатури (Гент, Бельгія, 1992).

Для студентів медичних університетів, академій, інститутів, викладачів та лікарів.

Рецензенти: доктор медичних наук, проф. **Е.Ф. Баринов**;
доктор медичних наук, проф. **С.Ю. Масловський**

Редактор *Босецький О. Л.*
Комп'ютерна верстка *Ред К.*

Формат 70×100/16. Папір офсет. Друк офсет. Ум. друк. арк. 37.
Наклад 5000. Гарнітура FreeSetC, NewtonC. Замовлення № 3-181
Видавництво «Книга плюс», 01001, м. Київ—1, Головна пошта, а/с 222.
Свідоцтво №1280 серія ДК від 18.03.2003 р.

Виготовлено у друкарні АТЗТ «Книга», 04655, м. Київ, вул. Артема, 25

З питань придбання книги просимо звертатись
за телефоном **8 (044) 246 80 54**
E-mail: **bookplus@gu.kiev.ua**, URL: **http://www.bookplus.com.ua**