

Іван ШУСТ

Гістологія

з основами

Навчальний посібник
для студентів природничих спеціальностей
вищих педагогічних закладів освіти

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України

ш

ТЕРНОПІЛЬ
НАВЧАЛЬНА КНИГА - БОГДАН
2004

ББК 28.06 я73
Ш97

Рецензенти:
доктор біологічних наук, професор
Грубінко В. В.
доктор біологічних наук, професор
Волков К. С.
доктор педагогічних наук, професор
Степанюк А. В.

*Рекомендовано
Міністерством освіти і науки України
як посібник для студентів вищих навчальних закладів
(Лист N314/18.2-602 від 25.03.2004р.)*

Шуст І.В.

Ш97 Гістологія з основами ембріології: Навчальний посібник. —
Тернопіль: Навчальна книга — Богдан, 2004. — 272 с.
І8Вт 966-692-332-7

Навчальний посібник "Гістологія з основами ембріології" містить оригінальний матеріал про будову тканин тваринного і людського організмів, компонентів тканин — клітин і про ембріональний розвиток організмів. Викладений у посібнику матеріал охоплює всі розділи програми з даного предмета для вищих навчальних закладів III-IV рівнів акредитації, є достатнім для формування основних знань з цитології, ембріології та загальної гістології.

Для студентів біологічних спеціальностей вищих педагогічних навчальних закладів, учителів біології.

ББК 28.06 я73

*Охороняється законом про авторське право.
Жодна частина цього видання не може бути використана чи відтворена
в будь-якому вигляді без дозволу автора чи видавництва.*

*Навчальне видання
Шуст Іван Васильович*

ГІСТОЛОГІЯ З ОСНОВАМИ ЕМБРІОЛОГІЇ

Головний редактор *Б. Є. Будний*
Редактор *Л. Ф. Левчук*
Художник *В.А. Басалига*
Комп'ютерна верстка *Н.О. Яєній*

Підписано до друку 20.04.2004. Формат 60x84/16, Папір офсетний.
Гарнітура Тайме. Умови. друк. арк. 15,8. Умови, фарбо-відб. 15,8.

Видавництво «Навчальна книга - Богдан»

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру видавців
ДК №370 від 21.03.2001 р.

Навчальна книга - Богдан, а/с 529, и Тернопіль, 46008
тел./факс (0352) 43-00-46; 25-18-09

рибНзНin&ШБийпу.Іе.иа
«луж.боѢсіагі-бооіа.сот
Друг «Місіонер».

ОШИГІВ., 2004

© Навчальна книга — Богдан,
макет, художнє оформлення, 2004

І5ВК 966-692-332-7

Передмова

Цитологія, гістологія та ембріологія є біологічними науками, які вивчають будову та функції клітин і тканин тваринних організмів та їх розвиток. Основою будови, функціонування, розвитку і відтворення всього живого є клітина — крихітна грудочка організованої живої речовини, яка здатна саморегулюватися і вступати у взаємозв'язки з іншими клітинами, утворюючи тканини, що формують органи.

Багаторічний досвід викладання цього предмета у вузах показав, що для успішного його вивчення необхідний стислий посібник, який, однак, давав би досить повне уявлення про предмет. Цей принцип необхідності і достатності доводить, що в навчальній літературі не потрібно подавати дрібні деталі, крім тих, які служать для пояснення певних структур чи явищ.

Особливістю навчальної літератури з гістології та ембріології є просторові співвідношення між деталями, тому ілюстрації посібника слід вивчати разом із текстовим матеріалом. Багато рисунків переходять з одного підручника до іншого і вже втратили своє авторство, отож ми не наводимо джерел їх походження. Оригінальні рисунки взяті нами з посібників і підручників сучасних авторів. Зокрема, рисунки 2.24; 4.9; 4.11; 4.30; 4.37; 4.53; 4.59; 4.66 запозичені з підручника "Гистология" (под ред. Ю.И. Афанасьева и Н.А. Юриной, 1989); рис. 1.6; 2.5; 2.11; 2.15 і 2.21 взяті з підручника Ю.С. Ченцова "Общая цитология" (1994); рис. 4.2; 4.13; 4.20; 4.24 і 4.38. — з посібника В.Л. Бькова "Цитология и общая гистология" (1999). За використання ілюстрацій щира подяка їх авторам.

Посібник складений відповідно до програми з цитології та основ ембріології для біологічних спеціальностей вищих педагогічних навчальних закладів III і IV рівня акредитації.

Передаючи посібник на суд читачів, автор сподівається, що оцінку йому дадуть викладачі та студенти і буде вдячний за всі зауваження й побажання, спрямовані на вдосконалення посібника і випуск його вже як підручника в наступному виданні.

Розділ I. ПРЕДМЕТ, МЕТОДИ І ЗАВДАННЯ ГІСТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ

Багатовікова навчальна практика показала, що для уявлення про суть і потенційні можливості навчального предмета необхідно, в першу чергу, з'ясувати його характерні риси. Важливо також пояснити зв'язок з іншими навчальними дисциплінами, дати визначення самого предмета та його складових частин, показати його місце в системі підготовки фахівця з відповідної галузі. Тому вивчення гістології з основами ембріології доцільно розпочати із загального ознайомлення з обсягом питань, що складають суть предмета.

Назва предмета, винесеного у заголовок посібника, включає розділи біологічної науки, які займаються вивченням тканин тваринних організмів (гістології), їх компонентів — клітин (цитології) та ембріонального розвитку цих утворів і організму в цілому. Отже, об'єктом нашого вивчення будуть основи цитології, ембріології та загальна гістологія.

1.1. КОРОТКИЙ НАРИС РОЗВИТКУ ЕМБРІОЛОГІЇ, ГІСТОЛОГІЇ ТА ЦИТОЛОГІЇ

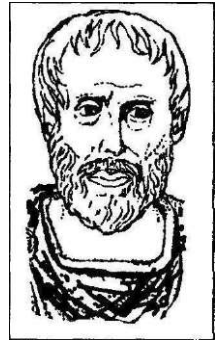
Вчення про тонку будову організму і його розвиток прийнято ділити на три періоди: домікроскопічний, період мікроскопічних досліджень і сучасний. Перший макроскопічний, описовий період тривав майже 2000 років, аж до середини XVII століття, коли винайдений мікроскоп почали застосовувати для вивчення біологічних об'єктів. Мікроскопічний період відзначався описом тонкої будови клітин, тканин і ембріональних зачатків. Лише з 40-х років XX століття поєднання методів світлової та електронної мікроскопії, цитофотометрії, гістохімічних методик дало можливість вивчати та інтерпретувати дані структури, хімізм і фізіологію тканин та клітин.

1.1.1. Витоки ембріології та гістології

Джерела цитології, гістології та ембріології сягають глибокої давнини. Зокрема, ембріологія як наука має тривалу історію свого формування. Таємниця зародження, розвитку і становлення живих істот була предметом уяв-

лень древніх філософів і природодослідників. Найбільше зацікавлення викликали проблеми ембріології — виникнення живих істот. Ставилося питання: як з простої клітини — яйця — утворюється такий складний організм як птах. Перші ембріологічні спостереження і перші відомості про будову зародка птахів і ссавців існували ще в стародавньому Вавилоні, Ассирії, Єгипті, Китаї та Індії.

Ембріональний розвиток був предметом зацікавлення грецького філософа Арістотеля (384-322 до н. е.). Спостерігаючи розвиток зародка в курячому яйці, Арістотель відзначав поступове утворення нових частин організму. На противагу попередникам—філософам Піфагору і Емпедоклу, які лише умоглядно розглядали участь чоловічого і жіночого начал в утворенні зародка, Арістотель привів більш конкретні відомості про анатомію плоду і послідовне виникнення його складових елементів. Свої спостереження описав у працях "Про виникнення тварин", "Про частини тварин", "Історія тварин". Арістотель вважав, що тіло людини складається з трьох видів утворів: (1) елементів, (2) простих (однорідних) частин, що складаються з елементів, (3) неоднорідних частин. Якщо замінити цю термінологію на сучасну — клітини, тканини і органи, то стане дивним геніальне передбачення давнього філософа.



Арістотель
Стагірит
(384-322 до н.е.)

Сучасник Арістотеля Гіппократ (460-377 до н. е.) висловив ряд припущень про ембріональний розвиток тварин і людини у своїх працях "Про природу жінки", "Про природу дитини" та інших.

Надалі дослідження проводилися на *макроскопічному рівні*. Так римський природодослідник Клавдій Гален (130-200 н. е.) проводив вівісекції тварин і на основі своїх спостережень написав цілий ряд трактатів про будову тваринних організмів.

Епоха Середньовіччя не внесла нічого нового в пізнання розвитку і будови організмів, тканин і клітин. З'явилися лише окремі повідомлення з ембріології. Зокрема, у 1600-1604 рр. Д. Фабрицій описав і зарисував різні стадії розвитку зародка курки. Спостереження В. Гарвея привели його до думки про те, що все живе розвивається з яйця.

Лише з удосконаленням техніки досліджень стали можливими дальші досягнення морфології. В епоху Відро-



А Вільям
Гарвей
(1578-1657)

дження певний внесок в ембріологію вніс Вільям Гарвей, який, проаналізувавши розвиток зародків, відкрив кровообіг і описав його в книзі "Зародження тварин" (1651). Він трактував роль крові як елемента, що забезпечує трофіку зародка.

1.1.2. Перші мікроскопічні дослідження біологічних об'єктів

Розвиток вчення про клітини і тканини тісно пов'язаний з технічним прогресом, оскільки всі спостереження здебільшого залежать від оптичних інструментів, придатних для дослідження дрібних біологічних об'єктів. Тому вивчення клітин стало можливим лише з моменту винайдення мікроскопа,

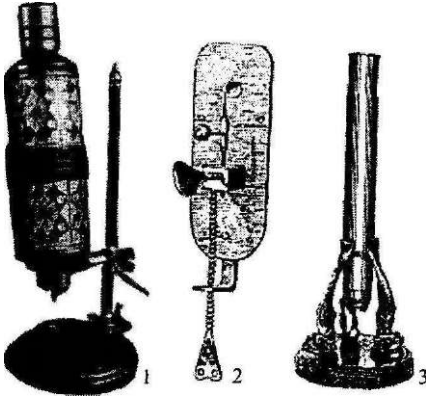


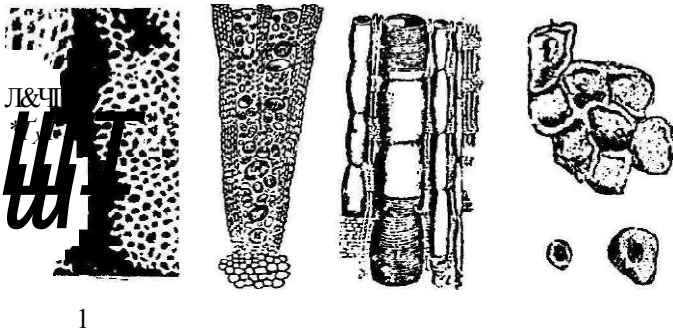
Рис. 1.1. Перші мікроскопи, які використовувалися для вивчення біологічних об'єктів. 1 — трилінзовий мікроскоп англійського вченого Роберта Гука (60-рр. XVII ст.), за допомогою якого він описав коробочки в зрізі корка і назвав їх клітинами. 2 — один із простих ручних мікроскопів Антоні ван Левенгука, який збільшував до 500 разів. 3 — модель одного з перших мікроскопів "на трьох китах".

яке відбулося на рубежі XVI-XVII століть і одночасно в різних країнах. Заслуга в цьому — як голландців Янсенів, так і італійців Галілео Галілея і Кеплера. Перші мікроскопи давали відносно невеликі збільшення (10-12 разів) і, звичайно, використовувалися для розглядання дрібних паразитів, тому й отримали іронічну назву "блошиних стекел" (рис. 1.1).



А Марчело Мальпігі (1628-1694)

Лише через більш як півстоліття мікроскопи стали застосовуватися для вивчення біологічних об'єктів. Англійський фізик Роберт Гук сконструював мікроскопи, які збільшували від 40 до 140 разів, і з їх допомогою проводив спостереження. У своїй книзі "Мікрографія" (1665) він вперше описав коробочки, або клітини в зрізі корка, а також в інших рослинних об'єктах (рис. 1.2). По суті це не були клітини в сучасному розумінні, а лише клітинні стінки



А Рис. 1.2. Зображення клітин першими дослідниками.

1 — фрагмент рисунка Р. Гука (зріз з корки, 1665), 2 — рисунки М. Мальпігі (зрізи через стебло і судини рослини, 1675), 3 — рисунок Ф. Фонтана (зверху епітеліальні клітини шкіри вугра, знизу — клітини крові, 1787).

окорковілі оболонки клітин, проте термін "клітина" як елементарна структура живого залишився в користуванні до сьогодні.

Перші дослідження над тваринними об'єктами належать італійцеві Марчело Мальпігі, який відкрив ниркові та селезінкові тільця, описав мозок, нерви, шкіру, кровоносні судини (1661 р.) і тим вніс значний внесок у розвиток вчення про тканини.

Увага вченого світу до мікроскопа як до інструмента біологічного дослідження була привернена дослідженнями Антоні ван Левенгука. За допомогою простого ручного мікроскопа, який збільшував у 300 разів, Левенгук описав ряд біологічних об'єктів: червоні кров'яні тільця, чоловічі статеві клітини, поперечну посмугованість м'язових волокон, деякі найпростіші. Реньє де Грааф і Ян Сваммердам описали в 1670 р. пухирці в яєчниках (граафові пухирці), які, як пізніше виявилось, є фолікулами з яйцеклітинами на стадії розвитку.

Глибші дослідження мікроструктури організму тварин гальмувалися недосконалістю мікроскопів і відсутністю належної гістологічної техніки. Лише наприкінці XVIII століття були удосконалені лінзи мікроскопа і Франц Епінус сконструював *ахроматичний мікроскоп*, який дав поштовх для дальшого вивчення біологічних об'єктів.

Перші спроби проникнути в сутність розвитку організмів привели до думки, що новий організм знаходиться



А Антоні ван Левенгук (1632-1723)

в статевій клітині як вже готовий, сформований, Послідовники Левенгука Гартсекер (1656-1725) і Далленацій (1670-1741) припускали, що, власне, сперматозоїди є зародками майбутніх організмів, а інша група авторів вважала, що зачатки нового індивідуума знаходяться в жіночому яйці (точніше те, що вважали яйцем). Таким чином відбувся поділ дослідників на два табори — *овісти*, які доводили, що зародок знаходиться в яйці (наприклад, Мальпігі), інші — *анімалькулісти* (від лат. *animai* — тварина) (Гартсекер, 1694) бачили в сім'ї чоловіка зародок з усіма закладеними в ньому органами, тоді як яйцеклітина служить для нього лише живленням. Обидва ці напрямки сходилися на тому, що людський організм сформований заздалегідь.



• Каспар
Фрідріх
Вольф
(1734-1794)



а Карл
Максиминович
(1792-1876)

Так, у другій половині XVII століття зародилося вчення про розвиток зародка: *преформізм* (від лат. *prae/ormo* — заздалегідь утворюю, передутворюю), за яким у статевих клітинах у готовому вигляді закладено властивості й ознаки дорослого організму (Альбрехт фон Галлер, 1750-1767). До того ж виникла концепція "вкладення", згідно з якою кожен мініатюрний організм повинен містити в собі ще менший організм наступної генерації і так до кінця життя даного роду. Преформізм гальмував розвиток наукового пізнання. Суперечка між овістами, анімалькулістами та прихильниками "теорії вкладення" продовжувалася аж до часу, поки Лаццаро Спалланцані експериментально показав абсурдність цих „теорій“, а Каспар Фрідріх Вольф не довів виникнення тканин і органів із простих зачатків в ембріональний період.

У своїй дисертації „Теорія зародження“ (1759) Вольф описав розвиток ряду органів (серця, нирки) у птахів і зробив узагальнення, що тканини і органи виникають з листкоподібних пластинок (зародкових листків). Так, на противагу преформізму виникла теорія *епігенезу* (грец. *epi* — над, *genesis* — походження), за якою органи організму новоутворюються. Детальне вивчення зародкових листків Хрисгаєном Пандером (1817) розглядалося як доказ епігенезу — розвитку різних частин організму з початково однорідних зачатків. Карл Бер розцінював розвиток зародкових листків як особливий вид диференціації. Він показав^{3а в} подібність початкових стадій ембріогенезу усіх бага-

токлітинних організмів (у т.ч. людини). В своїй праці "Про історію розвитку тварин" Бер остаточно обґрунтував теорію плодових оболонок і надав ембріології порівняльного характеру.

Натурфілософи вважали складний організм сумою елементарних утворів ("монади" Лейбніца, "інфузорії" Окена), але це були суто умовлядні висновки, бо вчені не досліджували природних об'єктів, а апіорно узагальнювали і проводили аналогії з планетами.

Значені теорії преформізму і епігенезу мають лише історичне значення. Проте вони можуть бути використані для утвердження генетичної теорії розвитку. Вона виходить з того, що статеві клітини хоч і не мають готових структур для майбутнього зародка, містять постійний набір генів — генетичну програму для конкретного виду тварин, включаючи особливості для кожного індивіда. В цей же час у процесі ембріогенезу виникають структури від молекулярного до рівня органів, яких немає в статевих клітинах. Процес розвитку розглядається як реалізація можливостей, закладених у спадковому коді ДНК, що здійснюються шляхом самодиференціювання. Таким чином можна вважати підтвердженими деякі положення теорії епігенезу,

1.1.3. Формулювання клітинної теорії

У третьому десятилітті XIX століття описане *клітинне ядро*. Зокрема, чеський фізіолог Ян Євангеліста Пуркінє удосконалив мікроскоп, сконструював прилад для отримання найтонших зрізів тканин (мікротом), розробив методи просвітлення тканин. Детально вивчаючи різні види клітин, виявив в яйцеклітині курки ядро (1825-1830 рр.) і ввів поняття "*протоплазма*" (сьогодні це поняття "цитоплазма"), встановив аналогію в будові тваринної та рослинної клітин, описав нейрони головного мозку (клітини Пуркінє мозочка), клітини міокарда (волокна Пуркінє), відкрив в яєчнику зародковий пухирець і назвав його "початком зачаття нового організму". Р. Броун описав ядро в рослинній клітині (1831), а Т. Шванн — у тваринній (1838).

Нагромадження описових даних про клітину дало можливість зробити узагальнення—сформулювати *клітинну теорію*, яка стала важливим етапом у розвитку вчення про тканини. Перший крок у цьому напрямку зробив Матіас Якоб Шлейден, який виклав думку про те, що рослинний організм є агрегатом клітин (1838). Роком пізніше Теодор Шванн у роботі "Мікроскопічне дослідження про



А Пуркінє
Ян
Євангеліста
(1787-1869)



Теодор Шванн
(1810-1882)

схожість у структурі й рості тварин і рослин" сформулював клітинну теорію.

Основні положення клітинної теорії тоді були такі: (1) всі тканини рослин і тварин складаються з клітин; (2) всі клітини утворюються єдиним способом; (3) організм є сумою клітин з точки зору будови і функції. Клітина, таким чином, розглядалася як універсальний структурний компонент тваринного і рослинного світу. Рудольф Вірхов (1858) доповнив клітинну теорію положенням про розвиток клітин (відомий його афоризм "Кожна клітина — з клітини").

Узагальнення фактичного матеріалу про структуру клітини привело до спроб формулювання *поняття клітини*. Так, Роберт Броун (1851) писав: "...клітина являє собою маленький організм, що утворює на своїй поверхні оболонку...". Макс Шульце належить класичне визначення клітини: "Клітиною є грудочка протоплазми з розмішеним у ній ядром, яка володіє всіма властивостями життя" (1856-1866).



А Петро Перемежко
(1833-1894)

В 70-х роках XIX століття майже одночасно в різних кінцях Європи був описаний поділ клітин — мітоз. Зокрема, український зоолог П.І. Перемежко (1878) оішсав фази мітотичного поділу клітин, а німецький гістолог Вальтер Флеммінг (1879) деталізував опис мітозу і дав назви основним фазам непрямого поділу клітин, які збереглися до сьогодні. Тоді ж були описані майже всі *клітинні органи* на мікроскопічному рівні: центросома (В. Флеммінг, 1875), комплекс Гольджі (К. Гольджі, 1875—1898), мітохондрії (К. Бенда, 1898), центросома (М. Гейденгайн, 1891).

Нагромадження даних про будову клітин сприяло виділенню цитології в самостійну науку. Зробив це французький вчений Ж.Б. Карнуа, який вперше узагальнив розрізнені відомості про будову клітин. Таким чином, під кінець XIX ст. була вивчена будова клітини на світлооптичному рівні, з'ясовані в основному функції її структур, описані закономірності клітинної репродукції та сформульоване поняття клітини та її ролі в живій природі, оформлена наука цитологія.

1.1.4. Виділення гістології та ембріології як самостійних наук

На противагу філософії феодалізму, яка заперечувала можливість пізнання сутності явищ, була висунута теорія про доступність вивчення явищ природи шляхом їх членування. Першим, хто вирішив вивчати організм, ділячи його на частини, був французький анатом К. Біша, який на початку XIX століття зробив спробу класифікувати тканини. На основі макроскопічного вивчення організму тварин у своїй праці "Загальна анатомія" (1801 р.) К. Біша виділив 21 тканину. Вчений вважав, що організм тварин утворений комбінацією різних тканин. Хоч класифікація тканин Біша не отримала підтримки в морфологів, проте його дослідження дали поштовх до дальшого, більш глибокого вивчення тканин і органів тваринних організмів.

Відзначаються певні досягнення в гістології, яка на початку XIX століття починає виділятися з анатомії. Термін "*гістологія*" запровадив німецький учений К. Маєр (1819 р.) як вчення про мікроскопічну будову тканин і органів. Згодом в Європі з'явилися перші підручники з гістології Гассала, Келікера і Лейдіга.

У другій половині XIX століття бурхливо розвивається описова гістологія. Келікер і Франц Лейдіг описали чотири види тканин тваринних організмів (епітеліальну, сполучну з кров'ю, нервову і м'язову) та показали, що всі органи розвиваються з поєднання цих тканин (1857). Український анатом В.О. Бец, який організував кафедру анатомії в Київському університеті, вивчав нервову систему, зокрема цитоархітекгоніку кори головного мозку, відкрив великі пірамідні клітини (1874), які були названі в його честь "клітинами Беца", займався вивченням кісткової системи, морфологією остеогенезу (1887).

Остання чверть XIX століття відзначається дальшими успіхами в ділянці ембріології. Зокрема, багато зроблено в цьому плані українськими вченими. Так, О.О. Ковалевський своїми порівняльно-ембріологічними дослідженнями довів спільність основних рис розвитку безхребетних, описав деякі способи утворення мезодерми. І.І. Мечников, вивчаючи розвиток багатьох видів безхребетних, розробив теорію походження багатоклітинних організмів. М.Ф. Кащенко (1855-1935) ввів в ембріологію метод пластичних реконструкцій з використанням просоченого воском паперу, який і зараз широко застосовується в ембріологічних лабораторіях.

В цей самий час О. Гертвіг пояснив процес запліднення в тварин, який відбувається внаслідок злиття чоловічого і жіночого пронуклеусів у ядрі зиготи (1875). "Анатомія ембріонів людини" Вільгельма Гіса (1889) відкрила



А Олександр
Богомолець
(1881-1946)

період інтенсивного вивчення мікроскопічної структури тіла ембріонів на різних стадіях розвитку в результаті застосування нових методів отримання серійних зрізів.

На початок ХХ століття припадають дослідження сполучної тканини українськими вченими. ІХ Мечниковим було створене вчення про імунітет (теорія імунітету Мечникова), макрофагічну систему (макрофаг Мечникова). За відкриття в ділянці імунітету (фагоцитоз) І.І. Мечникову разом з П. Ерліхом (відкриття антитіл) було присуджено Нобелівську премію (1908). Основні дослідження патологіолога О.О. Богомольца присвячені питанням норми і патології сполучної тканини, ендокринології, вегетативної нервової системи. На основі створеного ним вчення про фізіологічну систему сполучної тканини, О.О. Богомолець запропонував антитоксичну антиретикولیнову сироватку для посилення функції сполучної тканини при захворюваннях, яка знайшла практичне застосування в ряді країн світу.

1.1.5. Використання електронної мікроскопії і досягнень молекулярної біології в мікроморфології

Конструювання електронного мікроскопа (Кнолл і Руска, 1931) і застосування його для біологічних досліджень дало новий поштовх для розвитку цитології та гістології, що забезпечило значний прогрес у дослідженні живого. В 40-50-х роках ХХ ст. біологами — електронними мікроскопістами — описана субмікроскопічна будова клітин та їх компонентів. Розвиток науки в передових країнах досяг такого рівня, що відкриття і дослідження структур клітини, її органел за допомогою електронного мікроскопа здійснювалися дослідниками в різних країнах майже одночасно. Так, Дж. Паладе, вивчаючи ендоплазматичну сітку, виявив рибосоми (1945), які були названі "гранулами Паладе". К. Портер, А. Клод і Е. Фулман описали ендоплазматичну сітку (1945-1946), А. Далтон, Б. Фелікс, І.С. Шестранд і Ц. Нансон досліднили електронномікроскопічну будову комплексу Гольджі (1953-1954). Дж.А. Родін відкрив пероксисоми (1954). К. де Дюв при фракційному центрифугуванні виявив лізосоми (1955). Більш детально описані субмікроскопічні структури клітин в 60-70-х роках минулою століття.

Значні досягнення молекулярної біології використовуються в гістології для пояснень функціонування клітин і тканин. Ці відкриття настільки значущі, що були відзначені Нобелівськими преміями. Зокрема, А. Корнберг і С. Очоа

розкрили механізм синтезу нуклеїнових кислот (1959); Ф. Крік, М. Вілкінс і Дж. Вотсон відкрили молекулярну структуру нуклеїнових кислот та з'ясували їх значення для передачі інформації в живих системах (1962). Механізм синтезу білків — процес, тісно пов'язаний з функціями клітин, — був відкритий Ф. Жакобом разом з А. Львовим і Ж. Моно (Нобелівська премія 1965 р.). Розшифрування генетичного коду і його ролі в синтезі білка, зроблене дослідниками, було також відзначено Нобелівською премією (Х.Г. Корана, М.У. Ніренберг, Р.В. Холлі, 1968).

Ряд дослідників — К. де Дюв, А. Клод і Дж. Паладе — за відкриття, що стосуються структурної та функціональної організації клітин (ультраструктура і функціональна організація лізосом, комплексу Гольджі, ендоплазматичної сітки), були відзначені Нобелівською премією (1974 р.).

Використання сучасних даних вчення про клітину, зокрема результатів досліджень електронної мікроскопії та молекулярної біології, дало можливість дещо точніше сформулювати *клітинну теорію*. Вона включає також основні положення стосовно генетичної інформації і має такий зміст:

(1) Усе живе складається з однієї або багатьох клітин. Усі клітини різних живих організмів подібні (гомологічні за побудовою).

(2) Клітина є найменшою основною одиницею живого, в якій відбуваються всі метаболічні процеси, що уособлюють життя.

(3) Усі клітини виникають з клітин, що вже існують.

(4) Клітини зберігають, переробляють і передають генетичну інформацію з покоління у покоління. Нуклеїнові кислоти і білки, процеси їх синтезу і перетворень універсальні й принципіально близькі в клітинах усіх живих систем.

(5) Багатоклітинні організми є складними клітинними ансамблями, які утворюють цілісні системи. Цілісність систем базується на взаємодії клітин і забезпечується нейрогуморальною інтегративною регуляцією.

У наш час вчені продовжують досліджувати біологію клітини, описуючи її будову, хімізм, функцію, розвиток, диференціацію, старіння, генетику і патологію. Генна інженерія сьогодні стала об'єктом детального вивчення. Вчення про клітини, тканини та їх розвиток набуло комплексного характеру, будова компонентів організму розглядається в тісному поєднанні з їх хімічною організацією і функціями.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Джерела цитології, гістології та ембріології. 2. Винайдення мікроскопа. 3. "Клітини" Р. Гука. 4. Преформізм і епігенез як напрямки вчення про розвиток зародка. 5. Перші описи ядра і цитоплазми клітини. 6. Формулювання клітинної теорії. 7. Перші визначення клітини. 8. Перші описи субмікроскопічних структур клітини. 9. Використання електронної мікроскопії в гістології. 10. Поняття про молекулярну біологію.

1.2. МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ КЛІТИН І ТКАНИН

Кожна наука характеризується певними специфічними методами дослідження. Цитологія, гістологія та ембріологія — науки, що вивчають дрібні утвори, — застосовують мікроскопічні методи, які дають можливість побачити ці структури. Використовуються різні види мікроскопів, залежно від мети вивчення та особливостей структур — клітини чи тканини.

1.2.1. Світлова мікроскопія

Класичним методом вивчення біологічних об'єктів є мікроскопія з допомогою світлового або біологічного мікроскопа (рис. 1.3.). Здебільшого біологічний мікроскоп дає можливість розглядати лише прозорі препарати в світлі, що крізь них проходить. А для того, щоб препарат був прозорим, його "просвітлюють", занурюючи в спеціальні речовини (ксилол чи толуол) і "поміщають" у відповідне середовище (хвойну живицю — "бальзам"). Такий препарат довго зберігається, не знебарвлюється і тому отримав назву постійного гістологічного препарату.

Дрібні біологічні об'єкти (клітини, тканини) вивчаються шляхом мікроскопування протягом більш як 300 років. З моменту використання для дослідницьких цілей перших мікроскопів вони постійно вдосконалювалися.

Сучасні мікроскопи являють собою складні оптичні системи. Для вивчення гістологічних препаратів найчастіше застосовують *світлові мікроскопи*, які дають можливість отримати збільшення до 2500-3000 разів (добуток збільшення об'єктива на збільшення окуляра). Роздільна здатність такого мікроскопа (розмір найменшої структури, яку можна побачити у мікроскопі) дорівнює приблизно 0,2 мкм. Вона залежить від довжини світлової хвилі: що коротша світлова хвиля, то менші за розмірами мікроструктури можна бачити в препараті і менша відстань, при якій деталі розрізняються як окремі, або найменші структури, які можна побачити. *Роздільна відстань* визна-

часться за формулою $\Delta_0 = 1/2 X$, де Δ_0 — роздільна відстань, X — довжина світлової хвилі. Отже, для звичайного світлового мікроскопа (при довжині світлової хвилі 0,4 мкм) роздільна здатність дорівнює:

$$\Delta_0 = 1/2 \lambda \cdot 0,4 \text{ мкм} = 0,2 \text{ мкм}.$$

Крім звичайного світлового мікроскопа, який залишається основним інструментом у вивченні клітин і тканин (рис. 1.3), для спеціальних цілей ви-

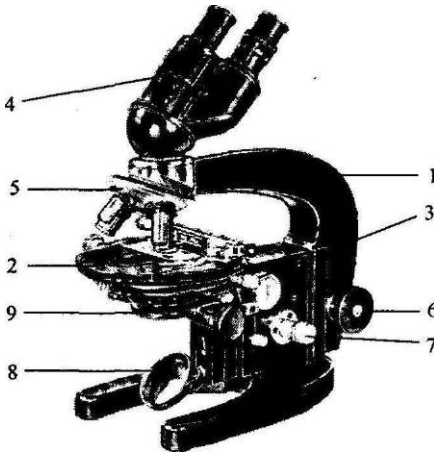


Рис. 1.3. Будова світлового бінокулярного мікроскопа.

1 — тримач тубуса, 2 — предметний столик, 3 — гвинт управління столиком, 4 — бінокулярний тубус, 5 — револьвер з чотирма об'єктивами, 6 — макро гвинт, 7 — мікрогвинт, 8 — дзеркало, 9 — конденсор.

шривоготють ряд інших мікроскопів. Так, для дослідження живих об'єктів застосовують *фазово-контрастні, інтерференційні* мікроскопи *та мікроскопію в темному полі*. Вони підвищують контрастність структури, наприклад, поперечної посмугованості м'язового волокна.

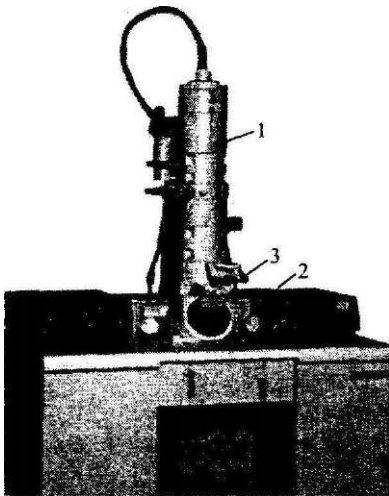
Фазово-контрастна мікроскопія дає можливість вивчати живі і незабарвлені об'єкти. Під час проходження світла через незафарбовані об'єкти міняється фаза світлової хвилі, що використовується для отримання висококонтрастного зображення. *Поляризаційна мікроскопія* — це формування зображення анізотропних структур, що дає можливість виявити поодинокі і подвійне заломлення світла і використовується для вивчення колагенових волокон і міофібрил скелетної м'язової тканини. *Інтерференційна мікроскопія* об'єднує принципи фазово-контрастної і поляризаційної мікроскопії і застосовується для отримання контрастного зображення незабарвлених об'єктів.

В люмінесцентних мікроскопах використовують явище природної або наведеної флуоресценції. Наприклад, природну флуоресценцію мають хлорофіл (яскраво-червона), вітамін А і В — вторинну, збуджену флюорохромами, — нуклеїнові кислоти: ДНК — яскраво-зеленим, РНК — червоно-оранжевим. *Ультрафіолетові мікроскопи* побудовані за принципом використання явища поглинання ультрафіолетових променів речовинами. Різні речовини мають різні спектри поглинання цих променів, що дає можливість виявляти певні сполуки, наприклад, диференціювати ДНК і РНК. Для мікроскопії непрозорих об'єктів використовується спеціальний мікроскоп, в якому світло падає, а не проникає, як у звичайному мікроскопі. Застосовується для вивчення спилів кісток.

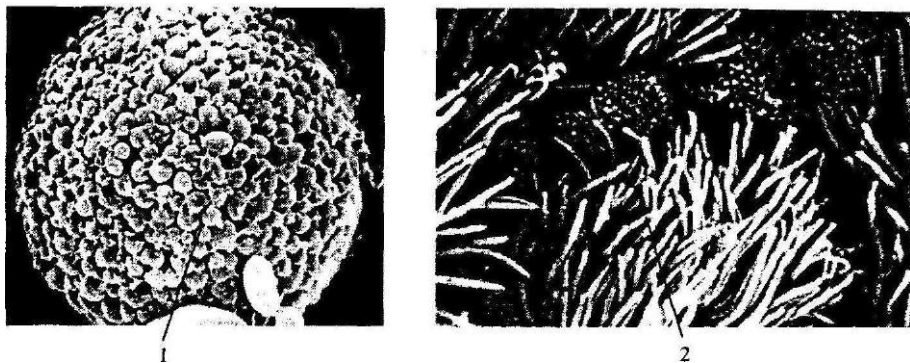
Електронна мікроскопія забезпечила значне досягнення в техніці мікроскопування. В електронному мікроскопі як джерело світла використовується потік електронів, який має значно коротшу довжину хвилі, ніж світловий мікроскоп. Пучки електронів спрямовують магнітні, електростатичні чи електромагнітні лінзи. В *трансмійному електронному мікроскопі* пучок електронів системою лінз спрямовується на зріз тканини, яка в різних ділянках має нерівномірну електронну щільність. Після проходження через об'єкт

пучок потрапляє на флюорезуючий екран і створює площинне зображення об'єкта, яке фотографується. Досягнення в техніці виготовлення ультратонких зрізів дало можливість отримати роздільну відстань, що наближається до 0,1 нм, і збільшення — до 1 млн. разів (рис. 1,4).

Розширення електронно-мікроскопічних досліджень просувається в напрямку конструювання певних різновидів електронного мікроскопа — *сканерний*, або *растровий*, що дає тривимірне (об'ємне) зображення об'єкта (рис. 1,5). Він забезпечує велику глибину різкості (у 100-1000 разів більшу, ніж у світловому мікроскопі), значно більше збільшення (до десятків тисяч разів) і високу роздільну здатність. Крім цього, в електронній мікроскопії застосовуються методи *розламів*,



А. Рис. 1.4. Простий трансмісійний електронний мікроскоп: 1 — колонка мікроскопа, 2 — пульта управління, 3 — камера з люмінесцентним



• Рис. 1.5. Об'ємне зображення на сканерному електронному мікроскопі.

1 — рельєф поверхні тучної клітини, 2 — війки миготливого епітелію.

напилення металами тощо. Напилення солями важких металів дозволяє виявляти окремі макромолекули (ДНК, міозин). Негативне контрастування застосовують для вивчення агрегатів макромолекул (рибосоми, віруси) або філаменти (актинові нитки).

Для вивчення внутрішньої будови клітинних мембран запропонований метод сколів (заморожування — сколювання). Площа сколу проходить через гідрофобну середину подвійного шару ліпідів. Оголену внутрішню поверхню мембран відтіняють платиною, отримані репліки вивчають в скануючому електронному мікроскопі.

Комп'ютерна інтерференційна мікроскопія дає можливість отримати висококонтрастне зображення субклітинних структур. Лазерна конфокальна мікроскопія дозволяє отримати чітке зображення по всьому полю. У поєднанні з комп'ютерною технікою можлива просторова реконструкція об'єкта вивчення.

Для вирішення спеціальних завдань застосовується *інтроскопія*, позитронна емісійна *томографія*, *рентгенівська мікроскопія* (дозволяє спостерігати об'єкти не у вакуумі, а в звичайних умовах).

Для гістохімічних досліджень використовують кріостатні зрізи, рідше — зрізи ліофілізованої тканини. Дія деяких клітин і органел характерні *ферменти-маркери*: кисла фосфатаза маркує лізосоми; лужна фосфатаза — ендотелій кровоносних капілярів; сукцинатдегідрогеназа і цитохромоксидаза — мітохондії; глюксо-6-фосфатаза — ендоплазматичну сітку.

Прижиттєве забарвлювання дає можливість вивчати живі клітини і тканини, процеси проникнення і виділення речовин у живі об'єкти. Для цього організм (кров, сполучну тканину) вводять спеціальні кислі колоїдні барв-

ники (наприклад, літєвий кармін, трипановий синій, нільський синій тощо), які не проявляють токсичної дії на клітини, і прослідковують долю цих барвників.

Експерименти над тканинами і клітинами

Одним із методів вивчення клітини є культура тканин поза організмом. Вона полягає в тому, що шматочок тканини поміщають у живильне середовище і в стерильних умовах при відповідній температурі ($+38^{\circ}$ - $+39^{\circ}$ C) культивують. Такий метод не забезпечує повних умов життя тканини (відсутні регуляторні впливи організму), проте він дає можливість досліджувати під мікроскопом рух, ріст і поділ клітин, вивчати вплив на клітини різноманітних фізичних та хімічних факторів.

Мікрomanipуляції над клітинами, тканинами чи ембріональними зачатками — це методики, які мають мету втручатися в живу клітину чи ембріональний зачаток з тим, щоб викликати в них певні зміни і тим самим дослідити поведінку цих утворів у змінених умовах. Це може бути "гібридизація" клітин хімічним шляхом (дією чотирихлористого вуглецю) або мікрохірургічне (*ПІД* мікроскопом) об'єднання двох різних клітин (наприклад, фібробласт курчати і міокардіоцит людини) (рис. 1.6). Сюди відноситься й експеримент над ембріоном, коли на рівні гастрული пересаджують певну частину ембріона (наприклад, хордомезодерму) в незвичайну ділянку зародка аби в'яснити явище ембріональної індукції.

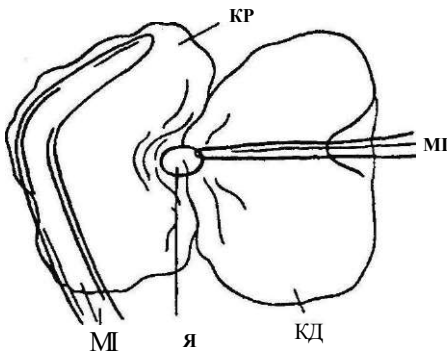


Рис. 1.6. Схема пересадки ядра.
Я — ядро, КР — клітина-реципієнт,
КД — клітина-донор, МІ — мікрохірургічні інструменти.

1.2.2. Методика виготовлення гістологічних препаратів

Слід відзначити, що, не дивлячись на значні успіхи сучасних методів вивчення цитології, гістології та ембріології, класичне мікроскопічне дослідження гістологічних препаратів залишається продуктивним не лише для студентів під час вивчення мікроморфології організму, але й у наукових дослідженнях. В гістології, а особливо в ембріології, розповсюдженим є вивчення так званих *тотальних* (від лат. *Юіш* - цілий, весь) препаратів, виготовлених з нерозчленованих об'єктів. Виготовляють як тимчасові гістологічні препарати, які використовують одноразово, так і постійні, що можуть служити багато років.

Необхідною умовою для більшості об'єктів є домогтися тонкої, прозорої пластинки для проходження світла. Тонкий об'єкт отримують шляхом виготовлення зрізів, для збереження можливого прижиттєвого стану його фіксують у рідинах, які денатурують білки і стабілізують певні структури. Підвищення контрастності об'єкта досягається шляхом підфарбовування тканин спеціальними гістологічними барвниками. Для успішного вивчення гістологічних препаратів необхідно мати відомості про способи їх виготовлення.

Тимчасові гістологічні препарати виготовляють у вигляді мазків (наприклад, мазок крові), плівок (наприклад, плівка цибулі) чи витягнутої пластинки пухкої тканини, або так званих давлених препаратів. Підготовлений об'єкт підфарбовують гістологічними барвниками (розчином метиленової синьки, нейтрального червоного, трипановош синього), після чого препарат накривають накривним скельцем і він готовий для вивчення під мікроскопом.

Постійні гістологічні препарати є одним з основних методів вивчення клітин, тканин і ембріонального розвитку. Для їх виготовлення застосовують методику, яка включає декілька етапів: (1) *взяття матеріалу* (шматочок тканини товщиною від 1 до 10 мм); (2) *фіксація* в розчині формаліну (5-50 %) або різних спиртів чи складних сумішей; (3) *ущільнення* шляхом заморожування або просочування речовинами, які, ущільнюючись самі, роблять тканину придатною для виготовлення тонких зрізів (товщиною від 5 до 30 мкм). Частіше для ущільнення тканину просочують парафіном або розчином целулоїду в ефірі з проміжним етапом зневоднення в спиртах висхідної концентрації. Наступна операція (4) *різання на мікромі-* апараті, який дає можливість отримати тонкі, однакової товщини зрізи. Потім (5) *фарбування зрізу* і (6) *поміщення* його між двома скельцями в спеціальне середовище (так званий канадський бальзам), в якому він зберігається.

Для підвищення контрастності структур тканини використовують *гістологічні барвники*, більшість яких елективно (вибірково) забарвлює лише певні компоненти тканин чи клітин, наприклад, ядра, еластичні волокна, ліпіди. Структури, які сприймають основні барвники, називають *базофільними* (від лат. *basis* — основа і *pHSha* — любов). Сюди відносяться гематоксилін, кармін, сафранін, піронін. Кислі, або фонові фарби забарвлюють в основному цитоплазму. Найбільш розповсюдженими серед них є еозин, індигокармін, пікринова кислота, фуксин кислий. Здатність структур сприймати кислі барвники називається *оксифілією* (від грец. *oxis* — кислий і *pHSha* — любов), або *ацидофілією* (від лат. *acidum* — кислота), чи *еозинфілією*, у випадку сприймання ними барвника еозину.

Існують гістологічні барвники спеціального призначення, які вибірково фарбують структурні компоненти клітин або речовини певної хімічної природи. Наприклад, орсеїн забарвлює еластичні елементи (волокна і мембрани) у вишнево-коричневий колір, судан I, II, III, IV — фарбує жири в оранжевий або коричневий колір, кармін, за методикою Беста, забарвлює глікоген у червоний колір.

Для вивчення певних тканинних структур, таких як нервова тканина і клітинні границі, використовується *метод імпрегнації* — просочування тканин солями металів (золота, осміевої кислоти) з наступним осіданням їх у вигляді дрібних металевих пилинок. Скупчення осаду залягають у заглибинах між фібрилами або міжклітинними проміжками і таким чином маркують ці структури.

У процесі підготовки об'єкта для дослідження під мікроскопом можуть виникати так звані *артефакти* (лат. *ars* / *arsum* — штучно зроблене) — штучні утвори, які стають причиною отримання хибних результатів. Наприклад, пухирці повітря, що потрапили під накривне скельце, осад фарби, а також волокна тканини, якою протирають скельце, поява щілин внаслідок надмірного ущільнення тканин при фіксації чи обезводненні матеріалу тощо.

1.2.3. Кількісна оцінка клітинних і тканинних структур

Одиниці вимірів у гістології та ембріології. Як відзначалося вище, основними об'єктами вивчення гістології та ембріології є клітини тканин і ембріональних зачатків, невидимі для неозброєного ока. Вони звичайно складають мікрометри (мкм, або р. т), а також нанометри (нм, або пт). Широко використовується раніше одиниця ангстрем (**А**), яка дорівнює 10^1 нм, зараз не застосовується. Співвідношення лінійних одиниць виміру, які найчастіше використовуються в цитології та гістології, показані в таблиці 1.1.

Таблиця 1.1

Одиниці виміру в мікрморфології

$$1 \text{ міліметр (1мм)} = 10^3 \text{ м} = 10^3 \text{ мкм} - 10^6 \text{ нм} = 10^7 \text{ А}$$

$$1 \text{ мікромметр (1 мкм)} = 10^{-6} \text{ м} = 10^{-3} \text{ мм} = 10^3 \text{ нм} = 10^0 \text{ А}$$

$$1 \text{ наномметр (1 нм)} = 10^{-9} \text{ м} = 10^{-6} \text{ мм} = 10^{-3} \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ А}$$

$$1 \text{ ангстрем (1 А)} = 10^{-10} \text{ м} = 10^{-7} \text{ мм} = 10^{-4} \text{ мкм} = 10^{-7} \text{ нм}$$

Морфометричні методи дають можливість кількісно оцінити певні параметри гістологічних структур, наприклад, діаметр, висоту, товщину, кількість об'єктів на одиниці площі, їх форму тощо. Існує ручна фотометрія, при якій під мікроскопом або на мікрофотографіях проводиться підрахунок з використанням лінійок, сіток. Методи напівавтоматичного або автоматичного аналізу зображення із застосуванням комп'ютерів дають можливість швидко оцінити велику кількість ознак і за їх сукупністю ідентифікувати різні структури (наприклад, типи клітин відносно розподілу хроматину в ядрі тощо).

Цитофотометрія - високоефективний метод кількісної оцінки вмісту речовин у клітинах шляхом аналізу оптичної щільності забарвленого об'єкта. Для маркування певних речовин використовується обробка препаратів барвниками, які вибірково забарвлюють відповідні сполуки. Метод дає можливість виявляти нуклеїнові кислоти, антигени. Проточний цитофотометр використовують для побудови графіків розподілу вмісту речовин (гістограм) з оцінкою кількості об'єктів, розподіл їх розмірів і форм (наприклад, формених елементів крові).

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Гістологічний препарат. 2. Світлова мікроскопія. 3. Будова біологічного мікроскопа. 4. Інші види мікроскопів та їх можливості. 5. Роздільна здатність мікроскопа. 6. Сучасні методи вивчення клітин і тканин. 7. Тимчасові та постійні гістологічні препарати. 8. Методика виготовлення постійних гістологічних препаратів. 9. Будова мікротом. 10. Класифікація гістологічних фарб (барвників). 11. Морфометрія.

1.3. ЗМІСТ І ЗАВДАННЯ ПРЕДМЕТА

"ГІСТОЛОГІЯ З ОСНОВАМИ ЕМБРІОЛОГІЇ"

Завдання біологічної науки полягають у пізнанні живого, різних його сторін. Живі організми є відкритими (такими, що обмінюються з навколишнім середовищем) системами, які саморегулюються і самовідтворюються. Живому властивий ряд спільних ознак, таких як ріст і здатність до репродукції (самовідтворення), використання і трансформація енергії, метаболізм, чутливість і мінливість.

1.3.1. Складові предмета "Гістологія з основами ембріології"

Організм людини і тварин є цілісною системою, в якій можна виділити ряд ієрархічних рівнів організації: клітина — тканина — орган — система органів. Кожен рівень структурної організації має свої морфофункціональні особливості, які відрізняють його від інших рівнів (табл. 1.2).

В розділах курсу гістології з ембріологією розглядається будова і розвиток тваринного організму на клітинному і тканинному рівнях. При тому будова тканин та їх компонентів пов'язується з функціями, що повинно забезпечити поглиблене розуміння відповідних структур. Клітина, за словами Р.Вірхова, є останнім морфологічним елементом усіх живих тіл (1858).! тому вивчення тканин та їх розвиток доцільно розпочати з вчення про клітини — цитологію.

Цитологія (від грец. *κυτος*, в латинській транскрипції *cytos* — клітина, *logos* — шука) — це вчення про клітину, компонент тканин організму, з розгляду якої завжди починається підручник з гістології. Цитологія є до певної міри біологією клітини, яка включає як її морфологію (від грецької *μορφη* — форма) — вчення про структуру, так і фізіологію (від грец. *φυσις* — природа) — вчення про функції клітини.

Клітиною називається елементарна організована жива система, оточена оболонкою і диференційована на цитоплазму і ядро, яка лежить в основі будови, життєдіяльності, функції і розвитку тваринних та рослинних організмів. Вона саморегулюється і одночасно піддається позаклітинним і нейрогуморальним регуляторним впливам.

Клітини вступають у взаємозв'язок з іншими клітинами і формують тканини, а останні входять до складу органів і систем організму. Вивченням тканин займається наука гістологія (від грец. *hista* — тканина) — фундаментальний розділ біології, предметом вивчення якого є мікроскопічна будова, розвиток і функції тканин людини, тварин, рослин. На відміну від загальної

Таблиця 1.2

Ієрархічні рівні царства морфології

Морфологічна ієрархія		Засоби дослідження	Масштаби	Порядки величин
Структурні рівні	Наука, вчення			
Органи	Органологія (спеціальна гістологія)	Око, лупа	Міліметри	> 0,1 мм
Тканини	Гістологія (загальна)	Мікроскоп	Мікрометри	> 1 мкм
Клітини	Цитологія	Мікроскопи: імерсійний, ультра-фіолетовий, електронний	Довжина хвилі світла	>0,1 мкм
Елементарні структури живого	Субмікроскопія (мембранологія)	Електронні мікроскопи	Виміри міцел	> 1 нм
Молекули	Молекулярна біологія, структурна хімія	Рентгенівські промені	Довжина хвилі рентгенівських променів	>0,1 нм
Атоми	Електронна теорія	Електронні промені	Довжина хвилі електронних променів	< 0,1 нм

гістології — вчення про тканини тварин — виділяють ще й спеціальну гістологію, або мікроскопічну анатомію, яка в педагогічних вищих навчальних **закладах** вивчається в курсі анатомії людини. **Тканина** —* філогенетично обумовлений комплекс гістологічних структур — клітин і їх похідних, які мають спільні морфофункціональні особливості. Тканини ділять між собою виконання всіх складних функцій організму.

В тваринному організмі існує чотири типи тканин: епітеліальні, сполучні, м'язові і нервові. Причина відмінностей між тканинами полягає в тому, що їх клітини структурно спеціалізовані для виконання певних функцій, необхідних для організму.

Так, **епітеліальні** (від грец. *epi* — над і *ikeie* — сосок) **тканини** розділяють на два види. Одні з них покривають зовнішні поверхні тіла і вистеляють внутрішні органи, виконуючи в основному захисну і розмежувальну функції. Другий різновид цих тканин формує залози, які виробляють продукти (секрети або інкрети), необхідні організмові.

Сполучні тканини, або тканини внутрішнього середовища характерні тим, що крім клітин містять значну частину міжклітинної речовини. В певних різновидах консистенція її рідка (як у крові), пухка (як у підшкірній клітковині) аж до щільної (як у кістці). За своїми функціями сполучні тканини поділяються на дві групи: (1) тканини з переважними трофічними і захисними функціями, куди відносяться кров і лімфа, ретикулярна тканина і ендотелій; (2) тканини з переважними сполучними і опорними функціями — власне сполучна тканина, хрящова і кісткова тканини.

М'язова тканина володіє особливою властивістю — здатністю скорочуватися, завдяки чому здійснюється рух. Один вид цієї тканини забезпечує рух кісток у суглобах (скелетна м'язова тканина), а другий — здійснює рух внутрішніх органів (кишечника, шлунка), третій вид м'язової тканини виконує важливу функцію скорочення серця.

Нервова тканина володіє такими високоспеціалізованими властивостями як подразливість і провідність. Особливістю будови клітин цієї тканини є наявність довгих відростків, завдяки яким нервові імпульси передаються у віддалені ділянки організму тварин.

Ембріологія (від грец. *embryon* — зародок) дає уявлення про закономірності розвитку тварин, починаючи з утворення статевих клітин, їх злиття (запліднення) і до формування організму. Показує, як інтегральний процес розвитку приводить до вдосконалення структури, форм і функцій організму.

Розділи ембріології. Та частина науки, яка вивчає загальні закономірності ембріонального розвитку шляхом порівняння відповідних етапів генезу ембріональних зачатків, носить назву *порівняльної ембріології*. Ембріологія окремих класів чи видів тварин займається розвитком конкретних їх видів. Крім того, розрізняють ще *загальну ембріологію*, яка займається вивченням розвитку зародка включно з моментом закладення усіх ембріональних зачатків. *Спеціальна ембріологія* розглядає розвиток і диференціацію тканин, тобто

появу відмінностей у будові і функції різних тканин, органів та систем організму.

Отже, клітини, тканини та їх розвиток являють собою по суті мікроморфологію і є предметом комплексного вивчення. Об'єднують ці розділи біологічної науки методи вивчення, а саме оптичні, мікроскопічні методи дослідження. Однак кожен із цих ієрархічних рівнів організації живого має свої морфо-функціональні особливості, відмінні від інших рівнів.

Мікроморфологія тісно пов'язана з іншими предметами, особливо біологічного циклу. Так, цитологія — наука про структурно-функціональну одиницю живого має зв'язки з органічною та біологічною хіміями, оскільки вона базується на знанні органічних сполук (білків, жирів, вуглеводів, нуклеїнових кислот), які входять до складу клітин і тканин та беруть участь у формуванні клітинних структур. Вона включає елементи молекулярної біології — науки, що вивчає процеси життєдіяльності на рівні взаємодії окремих молекул, макромолекулярних комплексів і надмолекулярних структур. У свою чергу цитологія має зв'язок із генетикою, анатомією людини, зоологією і ботанікою. Ембріологія, яка займається закономірностями розвитку і становлення тканин, служить базою для вивчення різних рівнів організації органів, систем органів та організму в цілому. Знання ембріології використовується для статевих виховання молодого покоління. Гістологія є основою для вивчення анатомії та фізіології людини і тварин. В цілому, гістологія з основами ембріології має вихід у теорію і практику науки про здоровий спосіб життя — валеологію, а також в екологію, яка стоїть на сторожі збереження навколишнього середовища.

1.3.2. Основні завдання гістології та ембріології

Цитологія, гістологія і ембріологія — це комплекс навчальних дисциплін, який займає важливе місце в системі біологічної освіти, закладаючи основи наукового структурно-функціонального підходу до розуміння всіх сторін життєдіяльності організму людини і тварин.

Дидактичним завданням вчення про тканини, їх компоненти та розвиток тканин є дати відповідь на такі запитання:

- * Що таке клітина, її компоненти, генетичний апарат клітин, хімізм і функції клітин?
- * Які основні типи клітин існують і як вони організовані? Які є похідні клітин?
- * Які спеціальні функції та структури відрізняють клітини одну від одної?

- Як відбувається ембріональний розвиток різних видів тваринного організму?
- Як здійснюється диференціація ембріональних зачатків у тваринному організмі?
- Як пов'язані типи розвитку з умовами, в яких розвивається організм?
- Які існують можливості розвитку організму в експериментальних умовах?
- Які є види тканин, які їх морфологічні відмінності та фізіологічні особливості?

Теоретичні проблеми гістології та ембріології

Фундаментальними теоретичними проблемами гістології та ембріології є дальше поглиблене вивчення суті життя на субклітинному, клітинному і тканинному рівнях. Предметом дослідження вчених у даний час є:

- вивчення суті розвитку;
- аналіз механізмів, що забезпечують розвиток організму;
- виявлення механізмів диференціації ембріональних зачатків, клітин і тканин;
- вивчення закономірностей диференціації і регенерації тканин;
- вивчення закономірностей цито- і гістогенезу;
- з'ясування ролі нервової, ендокринної, гуморальної та імунної систем організму в регуляції процесів морфогенезу клітин, тканин і органів;
- вивчення вікових змін клітин і тканин;
- дослідження процесів адаптації клітин і тканин організму до дії різних біологічних, фізичних, хімічних та інших факторів;
- вивчення процесів морфогенезу в системі мати — плід;
- вивчення особливостей ембріогенезу людини;
- з'ясування ролі ембріологічної науки для попередження патології ембріонального розвитку та корекції можливих його порушень, ембріопатій;
- освоєння методів клонування організмів;
- опрацювання методів клонування тканин і органів та вивчення можливостей використання їх для трансплантації.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Цитологія. 2. Клітина. 3. Типи клітин. 4. Сучасна клітинна теорія. 5. Гістологія. 6. Тканина. 7. Типи тканин. 8. Загальна і спеціальна гістологія. 9. Ембріологія. 10. Розділи ембріології. 11. Загальна ембріологія. 12. Зв'язок мікрморфології з іншими предметами біологічного циклу. 13. Основні дидактичні завдання гістології та ембріології. 14. Основні теоретичні проблеми гістології та ембріології.

Розділ 2. ОСНОВИ ЦИТОЛОГІЇ

Цитологія (від грец. *κυτος*—клітина і *λογος*—наука)—наука про клітину—основну форму існування живої матерії, функції та розвиток тваринних і рослинних клітин. Отже, до поняття клітини входить її морфологія, фізіологія, здатність самовідтворюватися та взаємодіяти з середовищем, що її оточує.

2.1. ЗАГАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ КЛІТИНИ

Клітиною називається найменша організована одиниця живого, обмежена активною оболонкою (плазмолемою), диференційована на ядро і цитоплазму, яка характеризується здатністю поглинати енергію, здійснювати синтези, Відтворюватися і взаємодіяти з оточенням (рис. 2.1.). Вона саморегулюється й одночасно підлягає позаклітинним і нейрогуморальним регуляторним впливам. Клітина може існувати як окремий організм (мікроби, найпростіші, деякі водорості), так і в складі тканин багатоклітинних організмів. Існують нижчі, неклітинні форми життя, такі як віруси і бактеріофаги; різниця між

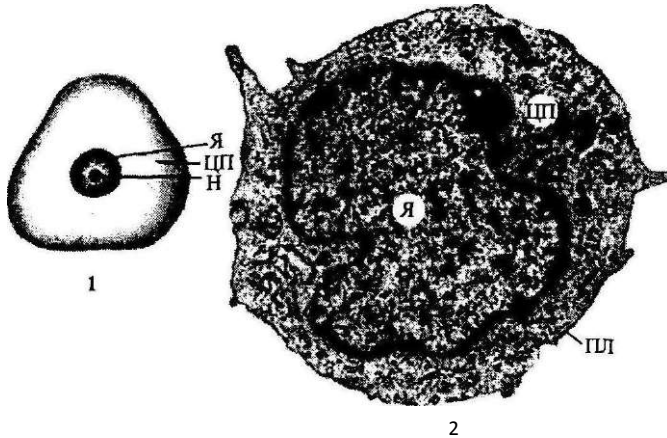


Рис. 2.1. Загальний вигляд клітини.

1 — під світловим мікроскопом, 2 — під електронним мікроскопом.

Я — ядро, Н — ядерце (нуклеоль), ЦП — цитоплазма, ПЛ — плазмолема (оболонка клітини).

ними та клітинами полягає в тому, що клітини містять ядро або його аналог— нуклеоїд і цитоплазму, тоді як віруси являють собою лише одну з нуклеїнових кислот (ДНК або РНК) або молекулу нуклеопротеїда (нуклеїнова кислота і білок).

У курсі цитології прийнято вивчати тотальну модель клітини, тобто узагальнену, усереднену клітину з основними властивостями. Насправді таких клітин немає, проте подібна схема ілюструє основні можливості функціонування живої системи. Лише в процесі вивчення відзначаються окремі особливості, притаманні тим чи іншим клітинам. В кінці курсу цитології під час вивчення диференціації клітин показують, як з початково однорідних клітин виникають певні їх різновиди, пов'язані з функціями.

Вивчати клітину можна з різних сторін: морфологічну будову, хімічний склад, фізіологію, розвиток і репродукцію.

2.1.1. Хімічна природа протоплазми

Протоплазмою (від грец. *proios* — перший, первісний та *plasma* — виліплене, утворене) називають всю активну частину клітини (ядро і цитоплазму), за винятком деяких включень, які вважаються пасивною частиною клітини. Хімічну природу протоплазми вивчають, розглядаючи як хімічні елементи, так і хімічні сполуки, що входять до її складу.

Хімічні елементи протоплазми:

(1) *Основні* (біогенні) елементи: вуглець, кисень, водень і азот, які займають у складі клітин 96 %. Вуглець, кисень і водень входять до складу вуглеводів; при цьому кисень і водень у такому співвідношенні, як у воді, що відображено в назві цих сполук. Крім названих елементів, азот є обов'язковим компонентом амінокислот, які утворюють білки.

(2) *Макроелементи*: кальцій, фосфор, калій, сірка, залізо, натрій, магній— займають 2-3 % маси клітини. Сірка є важливим компонентом деяких амінокислот, кальцій і фосфор входять до складу кісток, залізо міститься в складних білках — хромопротеїдах, без магнію не могли б з'єднуватися субодиниці рибосом, калій і натрій забезпечують осмотичний тиск у клітинах і відіграють важливу роль у клітинній провідності.

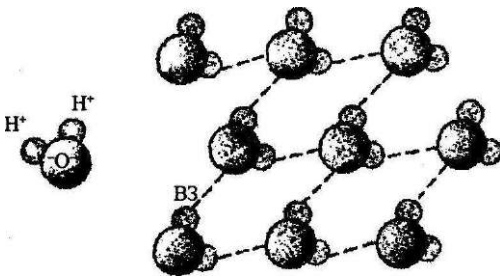
(3) *Мікроелементи*: нікель, кадмій, кобальт — 0,1 % від хімічного складу клітини. Є компонентами коферментів, без яких неможлива дія деяких ферментів.

Деякі дослідники виділяють ще окрему групу *ультрамикроелементів*, куди

відносять бор, цинк, молібден, ванадій тощо, які знаходяться в протоплазмі у надзвичайно малих кількостях (складають 0,01% від маси клітини), інші автори відносять ці хімічні елементи до групи мікроелементів.

Хімічні сполуки, які входять у склад клітини: вода, білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, жири і низькомолекулярні сполуки (АТФ, креатин-фосфат), а також мінеральні солі.

Вода входить до складу живих організмів як розчинник і метаболіт. Всі живі організми на 2/3 складаються з води. Молекула води — це диполь, один кінець якого несе невеликий позитивний заряд, а другий — негативний (рис 2.2).



4 Рис. 2.2. Молекули води (диполі). ВЗ — водневі зв'язки.

Більш електронегативний атом кисню притягає електрони водневих атомів, в результаті між молекулами води виникає електростатична взаємодія — слабкі водневі зв'язки. В основі фізіологічної ролі води лежать її особливі фізичні та хімічні властивості — текучість, розчинна здатність, висока діелектрична стала, велика питома теплоємність і теплопровідність, значний дипольний момент молекули.

В клітині вода може виступати як *структурна*, хімічно зв'язана, а також служити *розчинником*. Вона бере участь у метаболістичних реакціях, осморегуляції, забезпечує підтримку структури клітини, здійснює транспорт речовин. Вода також служить середовищем, в якому відбувається запліднення і розвиток зародка.

Білки в клітині займають 10-20% від сирової маси (50-80% від сухого залишку) всіх органічних речовин клітини. Це сполуки, які складаються з вуглецю, водню, кисню і азоту. В деяких білках міститься ще й сірка. Частина білків утворює комплекси з іншими молекулами, які містять фосфор, залізо, цинк і мідь. Білки — це біополімери, мономерами яких є амінокислоти, що з'єднуються в білкові молекули пептидними зв'язками.

Єдиної класифікації білків немає. Залежно від форми молекул розрізняють

фібрилярні і глобулярні білки. Існують прості білки, побудовані виключно з амінокислот, і складні, які крім білкової частини мають ще й небілкову — простетичну групу: вуглевод, ліпід і т. п. До складних білків — протеїдів — відносяться глікопротеїди, ліпопротеїди, хромопротеїди тощо.

Функції білків тісно пов'язані з особливостями їх будови. Вони відіграють провідну роль у молекулярних механізмах усіх проявів життєдіяльності. Залежно від функції білки ділять на декілька груп.

(1) *Каталітичні* — ферменти, які забезпечують ферментативний каталіз — прискорювання хімічних реакцій. Життя залежить від складної сукупності хімічних реакцій, що здійснюються специфічними ферментами. Ферменти забезпечують безперервне руйнування і ресинтез біологічних речовин, вивільнення енергії, необхідної для біосинтезу, осмотичної роботи, механічної роботи при рухові тощо. Без ферментів неможлива була б частина хімічних реакцій, що відбуваються в клітинах. Розрізняють групи ферментів залежно від дії на розщеплення певних видів хімічних сполук: протеолітичні ферменти гідролізують білки, гаїколітичні — вуглеводи, ліполітичні — розщеплюють ліпіди. Існують оксидоредуктази — ферменти окиснення речовин. Важлива група ферментів бере участь у синтезі нуклеїнових кислот

(2) *Транспортні* білки здійснюють перенесення речовин. Наприклад, гемоглобін переносить кисень, вуглекислий газ; альбуміни плазми крові транспортують деякі метаболіти, гормони, іони; глобуліни переносять ліпіди, іони металів.

(3) *Захисні* — це специфічні білки (антитіла), які зв'язуються з токсинами, вірусами, мікробами і знешкоджують їх. Захисним білком вважають також тромбін, який перетворює фібриноген плазми крові у фібрин з утворенням згустку й у такий спосіб бере участь у припиненні кровотечі.

(4) *Сигнальні* білки — мембранні рецептори — складні комплекси (глікопротеїни), здатні розпізнавати, сприймати і передавати сигнали як в середину клітини (лімфоцити), так і на інші клітини (нейрони) і таким чином беруть участь у регулюванні проникливості та взаємодії між клітинами і компонентами міжклітинної речовини.

(5) *Скоротливі* білки (міозин, актин, тропоміозин, тропонін) у взаємодії з АТФ та іонами кальцію здійснюють скорочення м'язових клітин і міосимпластів.

(6) *Структурні* білки формують різні утвори клітин і проміжної речовини (сухожилки, зв'язки), утворюють непроникливі бар'єри (лусочки епітелію шкіри), а також нігті та волосся.

(7) *Запасні* — яєчний альбумін, казеїн молока. Мають значення для забезпечення нащадків пластичними і енергетичними матеріалами.

(В) *Токсини* — білки, які служать засобами захисту, наприклад, отрута гадюк.

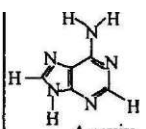
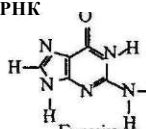
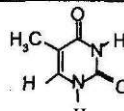
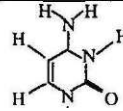
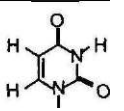
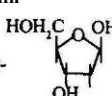
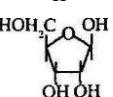
Нуклеїнові кислоти (від лат. *nucleus* — ядро) мають універсальне розповсюдження в живій природі, в клітині складають 1-2% (5-8% від сухого залишку). Це фосфоромісткі біополімери, що складаються з великої кількості зв'язаних між собою мономерів — нуклеотидів.

Нуклеотиди (нуклеозидфосфати) — фосфорні ефіри нуклеозидів складаються з (1) азотистої основи (звичайно пуринової або піримідинової), (2) вуглеводу пентози (рибози або дезоксирибози), (3) одного або декількох залишків фосфорної кислоти (фосфатної групи). Сполуки з двох залишків нуклеотидів називаються динуклеотидами, з декількох—олігонуклеотидами, з багатьох — полінуклеотидами. Нуклеотиди входять до складу нуклеїнових кислот (полінуклеотиди), важливих коферментів (нікотинамід-аденшдинуклеотид, кофермент А тощо) та інших біологічно активних сполук. Вільні нуклеотиди у вигляді нуклеозидмоно-, -ди- і -трифосфатів у значних кількостях містяться в живих клітинах. Зокрема аденозинтрифосфат (АТФ) є універсальним акумулятором енергії, який забезпечує різні процеси життєдіяльності. Нуклеозидтрифосфати є субстратами для синтезу нуклеїнових кислот — ДНК і РНК.

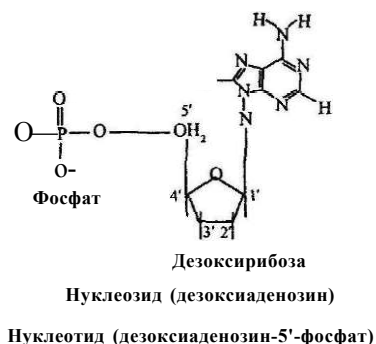
Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) містить пуринові основи—аденін і гуанін та піримідинові основи—тимін і цитозин. В *рибонуклеїновій кислоті* (РНК) замість тиміну є урацил, ДНК—це подвійний ланцюг, в якому азотисті основи поєднуються за принципом комплементарності.

Таблиця 2.1

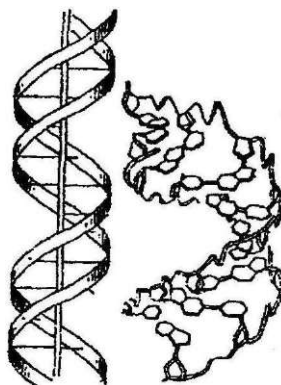
Склад ДНК і РНК (у порівнянні)

		ДНК і РНК		РНК
Азотисті основи	Піримідин		 Аденін	 Гуанін
	Пурини	 Тимін	 Цитозин	 Урацил
Пентози	Дезоксирибоза			 Рибоза
	Фосфатна група		$\begin{matrix} \text{O} \\ \text{PO}-\text{P}-\text{OH} \\ \text{OH} \end{matrix}$	

Комплементарність (від лат. *complementum* — доповнення) — явище взаємного доповнення відповідних хімічних структур (молекул, радикалів), що забезпечує зв'язок між ними на основі їхніх властивостей. Так ланцюги молекули ДНК доповнюють один одного своїми азотистими основами — пуриновими і піримідиновими, бо вони комплементарні за структурою і зарядом; аденін (А) взаємодіє з тиміном (Т), а гуанін (Г) з цитозином (Ц) (рис. 2.3).



- А-Т -
- Ц-Г -
- ~Т-А -
- А-Т -
- Ц-Г -
- Т-А -
- Ц-Г -
- Г-Ц -
- А-Т -
- Г-Ц -



•А Рис. 2.3. Структура нуклеотиди і ДНК.

1 — будова нуклеотида, 2 — з'єднання нуклеотидів за принципом комплементарного спарування азотистих основ. А — аденіновий, Г — гуаніновий, Т — тиміновий, Ц — цитозинівий нуклеотиди. 3 — "подвійна спіраль", 4 — просторова структура ДНК.

Нуклеїнові кислоти утворюють з білками складні комплекси-нуклеопротейди. Залежно від нуклеїнової кислоти, яка входить до складу нуклеопрегтеїду, розрізняють дезоксирибонуклеопротейди (ДНП) і рибонуклеопротейди (РНП). ДНП містяться в ядрах усіх клітин, формуючи хромосоми, а також в мітохондріях. В ДНП знаходяться білки гістони і протаміни, які стабілізують їх структуру і регулюють матричну активність. З РНП складаються рибосоми та інформосоми. В кожному з таких структур входить одна або декілька молекул РНК в поєднанні з різними білками.

Біологічна роль нуклеїнових кислот полягає в збереженні і відтворенні генетичної інформації, її реалізації та передачі в ряді клітинних поколінь. ДНК знаходиться в основному в ядрі і містить код (інформацію) на синтез білка—порядок розміщення амінокислот у поліпептидному ланцюгу, а також регулює процеси транскрипції — "переписування" інформації з ДНК на інформаційну РНК.

Розрізняють три види РНК: (1) інформаційну (іРНК), або матричну (мРНК), яка служить матрицею для синтезу білка, (2) транспортну (тРНК), що використовується для перенесення амінокислот до рибосом, (3) рибосомальну (рРНК), що є основою рибосоми, на якій безпосередньо відбувається збирання поліпептидного ланцюга.

Вуглеводи — компоненти всіх живих організмів, займають близько 80% в рослинних і 1-2% маси від сухого залишку тваринних клітин. Це група сполук із загальною формулою $C_x(H,O)_y$ де x і y можуть мати різні значення. Назва "вуглеводи" відображає їх склад: вуглець і кисень та водень у такому співвідношенні, як і у воді. Розрізняють полісахариди (глікоген, крохмаль), олігосахариди і моносахариди. Серед останніх у природі найчастіше зустрічаються гексози (мають 6 атомів вуглецю, наприклад, глюкоза) та пентози (з 5 атомами вуглецю — рибоза, дезоксирибоза).

Роль вуглеводів у клітині. Вуглеводи виконують в основному енергетичну функцію, а також входять до складу нуклеїнових кислот (пентози) та біологічних мембран. Гідрофільні полісахариди сприяють підтримуванию водного балансу клітин.

Ліпіди (від грец. *Проз* — жир) займають у клітині 5-15 % від сухої речовини. Різноманітні за хімічною будовою сполуки, більшість яких є складними ефірами жирних кислот і спиртів або альдегідів. Розрізняють нейтральні жири (тригліцериди жирних кислот) і ліпоїди (фосфатиди, церібозиди, мієлін).

Біологічне значення ліпідів. Як компоненти біологічних мембран ліпіди впливають на їх проникність і активність багатьох ферментів, беруть участь у передачі нервових імпульсів, м'язовому скороченні, утворенні міжклітинних контактів. Важлива роль ліпоїдів в імунохімічних реакціях, а нейтральних жирів — в утворенні енергетичного резерву.

Мінеральні речовини — в клітині можуть бути представлені солями: катіонами (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), аніонами (PO_4^{2-} ; $H_2PO_4^-$, Cl^- , HCO_3^-). Всередині клітини іони розподілені нерівномірно: Ca^{2+} більше в ядрі, ніж у цитоплазмі, Ca^{2+} — в мітохондріях, Mg^{2+} — в рибосомах. Багато елементів входить до складу органічних речовин: фосфор — в аденозинтрифосфат і нуклеїнові кислоти, залізо — до складу гемоглобіну, магній — хлорофілу, йод — в гормон тироксин тощо. Окремі елементи здатні специфічно нагромаджуватися в різних органах і тканинах: залізо — в печінці, кальцій, фосфор, магній — в кістках. Ряд мікроелементів (магній, мідь, цинк, молібден, марганець тощо) входить до складу коферментів і ферментів. Мінеральні речовини беруть участь у підтриманні певних фізико-хімічних умов в організмі (осмотичний тиск, кислотно-лужна рівновага), регулюванні збудливості, скоротливості.

Фізико-хімічні властивості протоплазми.

Протоплазмою називають всю активну частину клітини (ядро і цитоплазму), за винятком пасивної частини (деяких включень). Протоплазма — це складна колоїдна система, гідрофільний колоїд, дисперсна система, що складається з частинок, завішених у середовищі. З точки зору колоїдної хімії вміст клітини, в склад якої входить до 15-25% білка, є колоїдним розчином. Багато властивостей і особливостей клітини легко пояснюється колоїдним характером речовин, які її складають.

В основі структурно-функціональної організації протоплазми лежить принцип гетерогенності, наявності диференційованих спеціалізованих ділянок протоплазми, що забезпечує високий ступінь організованості метаболізму в часі і просторі. Протоплазма поділена мембранами на компартменти, реакційні простори, такі як просвіти цистерн ендоплазматичної сітки, мішечків комплексу Гольджі, лізосом тощо.

2.1.2. Елементарні структури клітини

Клітини, як і їх компоненти, побудовані з молекул, агрегованих у певні структури, що є своєрідними блоками — проміжними компонентами побудови клітинних утворів, органел. За геометричними показниками можна виділити чотири види таких структур, які виступають у клітині як складові її утворів: корпускулярні, фібрилярні, мікротубулярні та мембранні елементарні структури.

Гранулярні (від лат. *granum* — зерно) або корпускулярні (від лат. *corporeus* — тільце) чи глобулярні (від лат. *globulus* — кулька) утвори являють собою зазвичай поліпептидні ланцюги, згорнуті в компактні глобули, або зерна різної конфігурації. Такі агрегати виступають у клітині доволі часто, наприклад, субодиниці рибосом, глобули білка в хромосомах, порових комплексах каріолеми.

Фібрилярні (від *nin./ibra* — волокно), або волокнисті елементарні утвори — довгі паралельні поліпептидні ланцюги, з'єднані поперечними зшивками, утворюють волокна. Товщина їх як і довжина можуть бути різними. Тонкі волоконця носять назву протофіламешів, або протофібрил. Фібрили виконують переважно структурну функцію, наприклад, беруть участь у формуванні цитоскелета; особливо багаті на тонофібрили епітеліальні клітини, на нейрофібрили — нейрони. За фібрилярним типом побудовані волокна міжклітинної речовини сполучної тканини. Колагенові волокна надають тканині міцності, еластичні — визначають еластичність і здатність тканини до розтягання. В м'язових клітинах актинові і міозинові міофіламенти

формують міофібрили, які беруть участь у скороченні міоцитів і міо сипластів.

Мікротубулярні (від грец. *тікгох* — малий і лат. *іубула* — трубочка), або мікротрубочки, чи мікротубули — тонкі нерозгалужені трубочки з зовнішнім діаметром 24*2 нм і товщиною стінки близько 5 нм. Мікротубули побудовані з паличкоподібних утворів (субодиниць). Останні формуються димерами білків α -, і β -тубулінів, що зворотно асоціюють і дисоціюють. Повна мікротубула на поперечному перерізі має круглу форму і 13 субодиниць, неповна — серпоподібної форми — містить 10-11 таких протофіламентів.

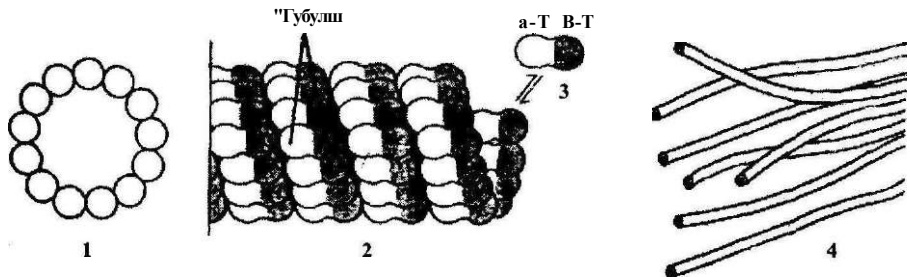
Мікротубули беруть участь в утворенні ряду постійних органел і тимчасових структур. У клітині вони можуть:

(1) виступати як окремі елементи, розкидані в цитоплазмі, що радіально розходяться від центросфери, всередині якої міститься центросома, яка містить сателітарні білки — центри організації мікротубул;

(2) формувати сітку, яка об'єднується з сітками інших компонентів (мікро- і протофіламентів), утворюючи цитоскелет;

(3) об'єднуватися в пучки, зв'язані поперечними мостиками в складі мітотичного веретена, периферійної ділянки тромбоцита, у відростках нейронів;

(4) частинно злиті у вигляді пар, або дублетів (в аксонемі війок і джгутиків) чи триплетів (у центріолях і базальних тільцях війок).



А Рнс.2.4. Будова мікротубул.

- 1 — поперечний переріз мікротубули, 2 — вірогідне розміщення субодиниць у мікротубул),
3 — мономер тубуліну, що утворюють субодиниці протофіламентів: α -Т — альфатубулін,
 β -т — бетатубулін, 4 — пучок мікротубул.

Мікротрубочки за посередництвом деяких спеціальних білків можуть зв'язуватися з іншими структурами клітини. Зокрема, прикріплення мікроту-

бул до інших клітинних компонентів дає певні комплекси, такі як цитоскелет, кортикальна сітка тощо. За допомогою деяких білків (наприклад, динеїну) мікротрубочки можуть формувати численні бічні вирости, що зворотно зв'язуються з органелами, транспортними пухирцями і секреторними гранулами. Завдяки таким прикріпленням мікротрубочки (які самі не здатні скорочуватися) забезпечують переміщення вказаних утворів по цитоплазмі. Деякі білки, асоційовані з мікротубулами, стабілізують їх структуру і, зв'язуючись з їх вільними кінцями, перешкоджають деполімеризації мікротубул.

Мікротрубочки — лабільні утвори, які постійно перебудовуються. Вони здатні до самозбирання (асоціації) і роз'єднання (дисоціації) у клітині. У більшості з них один полюс (*мінус*) звичайно закріплений, а інший (*плюс*) — вільний, який може видовжуватися або деполімеризуватися. Забезпечують утворення мікротубул сателіти—сферичні тільця, яких називають центрами організації мікротрубочок і які містяться в базальних тільцях війок, джгутиків, у центросомі, а також у центромерах хромосом. Пригнічують самозбирання мікротрубочок речовини, які є інгібіторами мітозу (колхіцин, вінблагин, вінкрисин). Вони викликають загибель клітин, що швидко діляться (наприклад, ракових), порушують транспортні процеси в цитоплазмі, зокрема секрецію, аксонний транспорт в нейронах.

Мембранні (лат. *membrana* — оболонка, перетинка), або ламелярні (від лат. *lamea* — пластинка) елементарні утвори — спеціалізовані елементарні системи, які відокремлюють клітину від зовнішнього середовища, або беруть участь у формуванні органел. Мембрана являє собою комплекс, що включає подвійний шар ліпідів (бішар), у яких вкраплені молекули білка (рис. 2.5).

Загальна характеристика клітинних мембран.

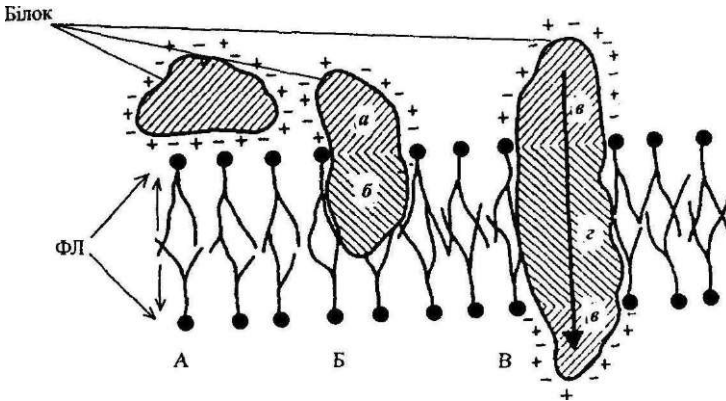
(1) Різні типи мембран мають товщину 5-10 нм (в середньому 7,5 нм), хоч у різних утворах їх товщина може відрізнитися.

(2) Структурною основою мембрани є подвійний шар (бішар) ліпідів, в якому розміщені білкові молекули. На зовнішній поверхні в деяких місцях мембран приєднані вуглеводні компоненти — глікозильні групи, на які приходиться від 2 до 10 % товщини.

(3) Білки і ліпіди розташовані асиметрично в площині мембран і можуть дифундувати в латеральному напрямку, якщо вони не обмежені в русі.

(4) Мембрани асоційовані з цитоплазматичними білками, мікротубулами і мікрофіламентами за посередництвом спеціальних білків.

(5) Мембрани міняються залежно від функціонального стану.



• Рис. 2.5. Взаємодія білків з ліпідними шарами в елементарній біологічній мембрані.

А — при мембранна білкова молекула, зв'язана іонними взаємодіями з фосфоліпідами (ФЛ);
 Б — налівінтегральний білок, який має два полюси: гідрофільний зовнішній (а) і гідрофобний внутрішній (б); В — інтегральний білок, периферійні частини якого гідрофільні (в), а середня — гідрофобна (ліпофільна, г).

Функціональна специфіка мембран пов'язана з особливостями їх білкового складу. Білки мембран можуть виконувати функції переносників ферментів, носіїв рецепторів, структурних молекул тощо.

(6) Ріст мембран відбувається за рахунок включення готових пухирців, які утворюються гранулярною ендоплазматичною сіткою чи комплексом Гольджі.

(7) Важливою умовою нормального функціонування біологічних мембран є замкнутість ліпідного бішару (відсутність розривів у ньому).

Існували різні моделі (гіпотези) будови елементарної біологічної мембрани: так звана сендвічна модель і модель ліпопротеїнового килимка. Зараз Дотримуються рідинно-мозаїчної моделі будови мембрани. До складу мембрани входить близько 60% білків, 40% ліпідів і від 2 до 10% вуглеводів.

Згідно з сучасною рідинно-мозаїчною моделлю ліпіди спонтанно утворюють подвійний, бімолекулярний шар (бішар). Особливістю ліпідів мембран є розділення їхніх молекул на дві функціонально різні частини: гідрофобні «полярні "хвости", що не несуть зарядів, які складаються з жирних кислот, гідрофільні, заряджені полярні "головки". Така диференціація ліпідних молекул визначає здатність ліпідів спонтанно утворювати двошарові (біліпідні) мембранні структури товщиною 5-7 нм: полярні гідрофільні головки ліпідів займають периферійне положення, а гідрофобні (ліпофільні) хвости спрямовані до себе. В різних мембранах склад ліпідів може бути різним.

Ліпіди представлені переважно молекулами лецитину і цефаліну, в більшість мембран входить також холестерин.

За положенням та функціями у мембрані виділяють три види білків: інтегральні, напівінтегральні та периферійні. *Інтегральні* (трансмембранні), або якірні білки зазвичай мають наближену до круглої форму і вбудовані в мембрану так, що пронизують всю її товщу. *Напівінтегральні* білки лише частково задурюються в ліпідний бішар. *Примембранні*, периферійні білки прилягають до ліпідного бішару мембрани.

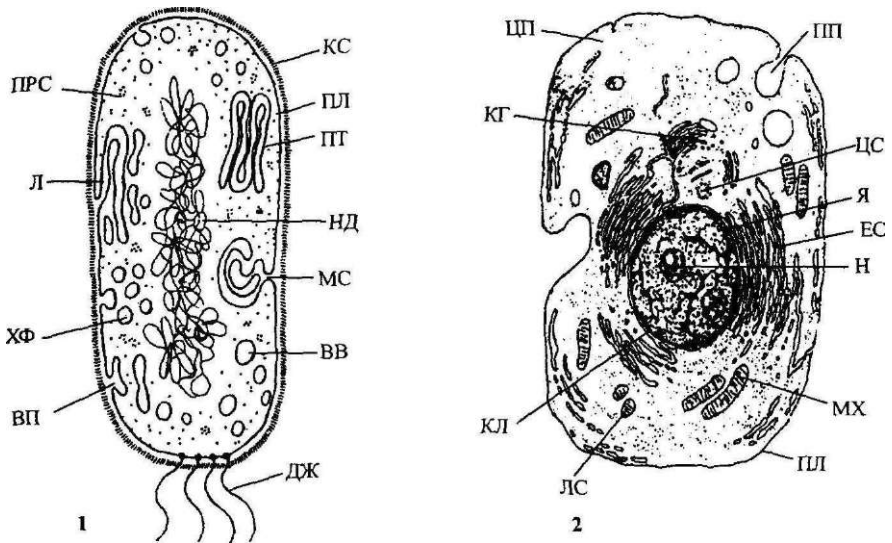
Багато мембранних білків різняться набором молекул. Вони складаються з двох частин — ділянок, багатих полярними (що несуть заряд) амінокислотами, і ділянок, що містять неполярні амінокислоти: гліцин, аланін, валін, лейцин. Неполярні ділянки білків погружені в ліпідну частину мембрани, де містяться гідрофобні хвости, а полярна частина білків взаємодіє з головками ліпідів і звернена в бік водної фази.

Утворення мембран не відбувається наново (*сіс лоуо*), тобто шляхом незалежного складання їх компонентів, а лише внаслідок добудови (розбудови) наявних мембран. Виникнення їх є багатоетапним процесом, в яшму беруть участь полісоми, синтезуючи білки, гладка ендоплазматична сітка, здатна утворювати ліпіди, та комплекс Гольджі, який формує білково-ліпідні субодиниці і докладає їх до існуючої мембрани, вбудовує в неї.

2.1.3. Типи, форми і розміри клітин

Клітина є елементарною структурною і генетичною одиницею в складі багатоклітинних рослинних і тваринних організмів. В одноклітинних сам організм є клітиною. Розрізняють два основні типи клітин: прокаріоти і еукаріоти (рис. 2.6. табл. 2.2).

Прокаріоти (від грец. *pro*—до, перед і *каруон* — ядро) — це клітини, які не мають морфологічно відокремленого ядра, а містять циклічну молекулу ДНК, яку називають *пронуклеусом* (від лат. *pro*—до, перед і *писіеи*—ядро). До прокаріотів відносяться бактерії та синьо-зелені водорості. *Еукаріоти* (від грец. *eu* — добрий, *каруон* — ядро) — тип клітин, що характеризується сформованою каріолемою (оболонкою ядра), молекули ДНК яких упаковані з допомогою комплексу білків. Більшість рослинних і тваринних організмів є еукаріотами. Останнім часом виділяють ще й *мезотріотні* (від грец. *тезоз* — середній) клітини, які займають проміжне становище (характерні для динофлагелят).



А. Рис. 2,6. Комбіновані схеми клітин.

1 — прокаріотна клітина. КС — клітинна стінка, ПЛ — плазмолема, НД — ДНК в зоні нуклеоїда, ПРС — полірибосоми цитоплазми, МС — мезосома, Л — ламенярі структури, ВМ — впинання плазмолеми, ХФ — хроματοфори, ВВ — вакуолі з включеннями, ДЖ — джгутики, ПТ — пластинчасті тилакоїди.

2 — еукаріотна клітина. ПЛ — плазмолема, ПП — піноцитозний пухирець, Я — ядро, Н — ядерце, КЛ — каріолема, ДП — цитоплазма, ЦС — центросома, ЕС — ендоплазматична сітка, МХ — мітохондрія, ЛС — лізосома, КГ — комплекс Гольджі.

Розміри клітин відзначаються певною різноманітністю, що тісно пов'язано з їхніми функціями. Діаметр прокаріотів в середньому складає **0,5-5** мкм, тоді як в еукаріотів він коливається в межах від **10** до **150** мкм, а об'єм їхньої клітини, як правило, в **1000-10000** разів більший, ніж у прокаріотів. Найменші тваринні еукаріотні клітини мають діаметр **4-5** мкм (малий лімфоцит), тоді клітини великого діаметра (яйце страуса) досягають **100** мкм чи значної довжини — м'язове волокно — **13** см, нейрон з відростками — понад **1** м.

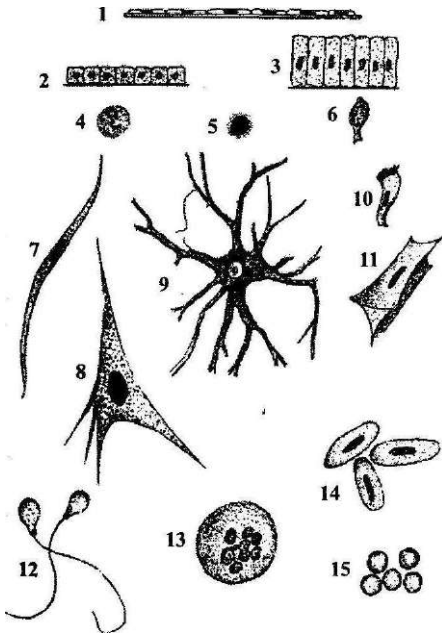
Форма клітин. Можна сказати, що з фізичної точки зору клітина прямує до оптимальної форми, тобто кулястої (наприклад, яйцеклітина) або ізодіаметричної, коли протилежні поверхні її в основному такі самі (наприклад, епітеліальні клітини). Значною мірою форма клітин обумовлена фізичними факторами (в'язкість цитоплазми, поверхневий натяг, розташування

Таблиця 2.2.

Основні відмінності між прокаріотами та еукаріотами

Характеристика	Прокаріоти	Еукаріоти
Розміри	Діаметр у середньому 0,5-5 мкм	Діаметр близько 40 мкм
Генетичний матеріал	Кільцева ДНК знаходиться в цитоплазмі, не має справжніх хромосом і ядра	Хромосоми сформовані з ДНК і білків. Ядро оточене каріолемою, є ядерце
Органели	Органел мало. Внутрішні мембрани зустрічаються рідко	Органел багато. Оточені поодинокую або подвійною оболонкою
Джгутики	Джгутики прості, без мікротрубочок, не оточені шіазмолемою	Джгутики складні, в їх основі комплекс мікротрубочок. Оточені шіазмолемою
Дихання	У бактерій відбувається в мезосомах; у синьо-зелених водоростях у цитоплазматичних мембранах	Аеробне дихання відбувається в складно побудованих органелах — мітохондріях
Фотосинтез	Хлоропластів немає. Фотосинтез відбувається в мембранах, які не мають спеціальної упаковки	У рослин фотосинтез відбувається в хлоропластах, побудованих з ламел або гран
Фіксація азоту	Деякі володіють такою здатністю	Жоден організм не здатний до фіксації азоту

ципгоскелета) і функціональними особливостями клітин. Епітеліальні клітини звичайно мають функціонально неоднакові поверхні: по базальному (від лат. *Basis* — основний) полюсу клітина, як правило, отримує живлення, апікальний (від лат. *apex* — вершечок) полюс є функціональним — служить для виведення секрету, всмоктування речовин, несе миготливі війки тощо. В сполучнотканинних клітинах вся поверхня функціонально однозначна, нервові клітини мають відростки, за допомогою яких передають нервові імпульси на значну відстань (рис. 2.7). При активному функціонуванні форма клітин може мінятися, наприклад, клітини-фагоцити можуть випускати псевдоподії або парусоподібні складки для захоплення частинок під час фагоцитозу.



4 Рис. 2.7. Різні форми тваринних клітин.

1 — плоскі (мезотелій),
2 — кубічні (нирки),
циліндричні (слизової
кишечника), 4 — кругла
(нейтрофіл), 5 — кругла
(лімфоцит), 6 — келихоподібна
(кишечника), 7 — веретено-
подібна (гладка м'язова
клітина), 8 — клітина
З виростами (фіброцит),
9 — клітина з відростками
(нервова), 10 — війчаста
(епітелій дихальних шляхів),
11 — полігональна
(сухожилкова), 12 — клітина
з джугтиком (сперматозоїд),
13 — багатоядерна клітина
(остеокласт), 14 — овальні
(еритроцити курки), 15 — без-
ядерні (еритроцити ссавців).

Видозміни клітин тісно пов'язані з особливостями їх функції, що відображається на специфічності будови цих клітин. Так, *синцитій* (від грец. *зуп* — разом і *суіоз* — клітина) — сукліття — клітини, з'єднані між собою Цитоплазматичними містками (статеві клітини — спермато- і овогонії), що Утворилися в результаті їх незавершеного поділу. *Симпласт* (від грец. *зуп* — разом і *ріазіоз* — утворений) — не розділена на окремі клітини маса

протоплазми з великою кількістю ядер, що утворилася в результаті злиття клітин. Таку будову мають міосимпласти—волокна поперечно-посмугованої м'язової тканини, плазмодіотрофобласт ворсинок хоріона плоду.

Загальна структурна організація еукаріотних клітин. Незважаючи на різноманітність форм, усі еукаріотні клітини характеризуються принципіальною схожістю структурно-функціональної організації, спрямованої на підтримання життя і відтворення клітин. В клітині сконцентровані всі атрибути життя, для неї характерна складність і високий рівень організованості, структурна впорядкованість, компактність будови, енергетична економність, обмін речовин, ріст, розвиток, рух, адаптація, функціонування і самовідтворення.

Клітина відзначається складною будовою; основними її компонентами є ядро, цитоплазма і плазмолема. Кожна з цих частин у свою чергу має складну організацію (табл.2.3). Плазмолема — оболонка клітини, яка відмежовує її вміст від навколишнього середовища і забезпечує зв'язок клітини з мікросередовищем. Плазмолема включає основну частину — біологічну мембрану і поверхневий шар — глікокалікс. Ядро оточене складною двомембранною оболонкою, яка заключає в собі матрикс із хромосомами і ядерцем. Цитоплазма містить гіалоплазму, органели і включення (рис. 2.8).

Органели (зменшене від грец. *οργανον* — орган) — постійні утвори цитоплазми клітини, які мають певну, точно визначену структуру, та виконують спеціалізовані функції. Залежно від основних компонентів, з яких побудовані органели, виділяють такі їх групи: (1) мембранні (ендоплазматична сітка, ендосоми, комплекс Гольджі, лізосоми), (2) мікротубулярні (центросома, війки, джгутики), (3) гранулярні (рибосоми), (4) фібрилярні (міофібрили).

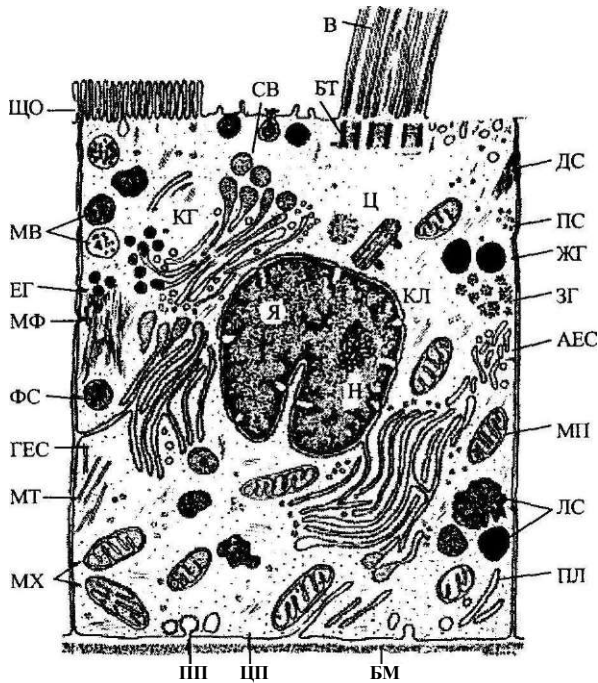
Включеннями називають непостійні відокремлені утвори цитоплазми (гранули, пухирці), які з'являються в результаті життєдіяльності клітини (секреторні, екскреторні), або служать для забезпечення її функціонування (трофічні).

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Цитологія. 2. Клітина. 3. Загальна організація клітини. 4. Хімічна природа протоплазми. 5. Хімічні елементи і хімічні сполуки. 6. Біологічна роль води і мінеральних речовин у клітині. 7. Біологічна роль білків, нуклеїнових кислот і ліпідів у клітині. 8. Елементарні структури клітини. 9. Елементарна біологічна мембрана. 10. Мікротубула. 11. Фізико-хімічні властивості протоплазми. 12. Прокаріоти та еукаріоти. 13. Розміри клітин. 14. Форма клітин. 15. Синцитій. 16. Симпласт. 17. Структурна організація клітини.

Структурні компоненти клітини

	Плазмолема -	Надмембранний комплекс Мембрана
		Субмембранний апарат
	Органели	Рибосоми Ендоплазматична сітка Мітохондрії Комплекс Гольджі Центросома Гідролазні пухирці Ендросоми Лізосоми Пероксисоми
я а п в о	Спеціальні органели (метаплазма)	Міофібрили Тонофібрили Нейрофібрили
	Включення (параплазма) -	Трофічні Секреторні Екскреторні Пігментні Спеціальні Неспецифічні
	Каріолема-	Мембрани Комплекс пор
о о?	Ядерце —	Гранулярний компонент Нуклеонема
	Каріоплазма	Хроматин Хромосоми



А Рис. 2.8. Схема ультраструктури тваринної клітини.

ПЛ — плазмолема, МП — міжклітинний простір, ЦП — цитоплазма, Я — ядро, КЛ — каріолема, Н — ядерце (нуклеоль), ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка, АЕС — агранулярна (гладка) ендоплазматична сітка, МХ — мітохондрії, КГ — комплекс Гольджі, ПС — полісоми, МВ — мультивезикулярні тільця, ЕГ — екструзивні гранули, ЗГ — зернятка глікогену, ЖГ — жирові глобули, СВ — секреторні вclusions, ПП — піноцитозний пухирець, МФ — мікрофібрили, МТ — мікротубули, ДС — десмосома, ЦО — шіткова облямівка, В — війки, БТ — базальне тільце війки, БМ — базальна мембрана.

2.2. ПЛАЗМОЛЕМА

Плазмолема (від грец. *πιαντα*—виліплене, утворене і *lemma*—оболонка)—структура, що оточує клітини рослинних і тваринних організмів, відокремлює їх вміст від навколишнього середовища, здійснює рецепцію, транспорт і забезпечує селективний обмін речовин між середовищем і клітиною. На означення плазмолеми в літературі використовуються такі синоніми — плазмолема, цитолема, плазматична мембрана, поверхневий апарат клітини. Клітинна оболонка в рослинних клітинах має назву клітинна стінка.

2.2.1. Будова плазмолеми

Плазмолема складається з трьох частин: (1) мембрана (елементарна біологічна мембрана), (2) надмембранний комплекс, (3) субмембранна опорно-скоротлива система. Деякі автори розглядають цю систему як периферійну частину цитоплазми, її кортикальний поверхневий шар.

Середній шар плазмолеми — біологічна мембрана товщиною 7-8 нм, яка є структурною основою плазмолеми. Біологічна мембрана побудована з білків і ліпідів (фосфоліпідів). Останні розташовані у вигляді подвійного шару (бішару); головки ліпідних молекул спрямовані назовні, а хвостики — всередину. В цю ліпідну основу вставлені білкові молекули (рис. 2.9). Склад ліпідів кожної половини бішару неідентичний, що визначає асиметричність мембрани. Деякі ліпіди (гліколіпіди) виступають над зовнішньою поверхнею мембрани і, зв'язуючись з олігосахаридами, беруть участь в утворенні глікокаліксу (надмембранного комплексу).



А Рис. 2.9. Плазмолема.

ЛБ — ліпідний бішар, Г — головки ліпідних молекул, Х — хвости ліпідних молекул, ІБ — інтегральні білки, НІБ — напівінтегральні білки, ПБ — периферійні білки, МО — молекули олігосахаридів, зв'язані з білками і ліпідами, АМ — актинові мікрофіменти, зв'язані з білками плазмолеми. Ліворуч показані поверхні мембрани, виявлені в результаті її розщеплення при заморожуванні-сколюванні.

Положення молекул у плазмолемі є лабільним (плинним), вони можуть переміщатися. Мембрана плазмолеми асиметрична: ближче до внутрішньої поверхні ліпідного бішару знаходиться холестерин, над поверхнею мембрани

виступають вуглеводні частини глікопротеїдів і гліколіпідів, які є основою надмембранного комплексу.

В ненасичених ліпідах у вуглеводних хвостах молекул є так звані "залами", які заважають надто щільній упаковці молекул і роблять мембрану більш пухкою, більш "рідкою". До певної міри рідкий її стан регулює ліпід холестерин. Від рідкого стану залежить активність мембран і, зокрема, *легкість злиття окремих мембран одна з одною*, а також активність зв'язаних з мембраною ферментів і транспорт білків.

Серед білків, що беруть участь у формуванні плазмолем, знаходяться структурні, ферментативні, транспортні та рецепторні молекули. Видатне функціональне значення мають трансмембранні глікопротеїни інтегрини. Вони беруть участь як рецептори в реакціях клітина — клітина і клітина — позаклітинний матрикс, а також у передачі сигналів, які регулюють експресію генів і проліферацію. Вони є гетеромерами, складаються з двох різних субодиниць: α - і β - . Кожна субодиниця містить цитоплазматичний, трансмембранний і позаклітинний домен. Цитоплазматичний домен взаємодіє з цитоскелетом, великий позаклітинний домен зв'язується з компонентами позаклітинного матриксу.

Надмембранний комплекс у тваринних клітинах представлений глікокаліксом (від грец. *glykox* — солодкий і *calix* — оболонка) товщиною 3-4 нм, побудованим з глікопротеїдів і гліколіпідів. Частина білкових молекул мембрани плазмолем зв'язана з молекулами олігосахаридів, які виступають понад зовнішню поверхню плазмолем. Інші білки, з'єднані з ліпідами, формують гліколіпіди. Вуглеводні ділянки гліколіпідів і глікопротеїдів утворюють основу глікокаліксу, надають поверхні клітини негативний заряд і виконують функцію мембранних рецепторів.

Різні види клітин характеризуються певними особливостями вуглеводних сполук у глікополімерах, що забезпечує взаємне "розпізнавання" клітин і взаємодіє з їх мікрооточенням. Надмембранний комплекс вкриває клітини тваринних організмів майже повністю, від цього комплексу залишаються вільними лише ділянки плазмолем в щільних замикальних контактах. Отже, надмембранна зона плазмолем являє собою зовнішній шар плазмолем, який включає глікокалікс, периферійні мембранні білки, а також напівінтегральні білки, функціональні ділянки яких є імуноглобулінами.

Субмембранна опорно-скоротлива система плазмолем є найбільш в'язкою частиною цитоплазми, її периферійного, кортикального шару, що формує своєрідну сітку з мікрофіламентів і мікротубул. Опорно-скоротливий

апарат забезпечує міцність і здатність до скорочення плазмолеми. Ця система є частиною цитоскелета клітини, здійснює локомоторні функції, бере участь у переміщенні білків плазмолеми, реалізації процесів екзоцитозу, а також у скороченні плазмолеми при амебоїдному рухові лейкоцитів, при поділі цитоплазми під час мітозу.

2.2.2. Похідні плазмолеми і міжклітинні зв'язки

Плазмолема багатьох клітин тварин утворює різні вирости і впинання, а також структури, які служать для забезпечення зв'язків між клітинами. Вирости можуть мати різний характер залежно від структури і функції. Розрізняють неупорядковані, упорядковані та структуровані вирости.

Неупорядковані утвори **плазмолеми**. Вигини цитоплазми, обмежені плазмолемою, є тимчасовими утворами, які з'являються при виконванні клітиною певних функцій, зокрема, це псевдоподії і мікрворсинки. *Псевдоподії* зустрічаються в одноклітинних організмах (деяких джгутикових, споровиках) і в окремих клітинах (лейкоцитах, макрофагах) багатоклітинних. Можуть виникати в будь-якій ділянці клітини, завдяки чому форма клітин постійно змінюється. Псевдоподії виконують функції пересування (амебоїдний руху і захоплення речовин. До неупорядкованих утворів цитоплазми відносять і *мікрворсинки*, характерні для епітеліальних клітин (мезотелій). Вони можуть мати різну довжину і виступати в різних кількостях, товщина їх приблизно 100 нм.

Упорядковані мікрворсинки формують *щіткову облямівку*. На одну клітину кишкового епітелію припадає майже 3000 мікрворсинок. Кожна мікрворсинка щіткової облямівки являє собою виріст цитоплазми, оточений плазмолемою, що містить товстий шар глікокаліксу. В центральній частині мікрворсинки знаходяться поздовжні філаменти, які закінчуються в цитоплазмі термінальною сіткою. Роль щіткової облямівки полягає у збільшенні всмоктувальної поверхні епітелію кишечника.

Клас структурованих виростів клітини складають війки і джгутики, які широко розповсюджені в клітинах тварин (описані в розділі "Спеціальні органели").

Міжклітинні контакти—зв'язки, що встановлюються між плазмолемами сусідніх клітин. Вони можуть бути різними, як за формою, структурою, так і за забезпеченням контактів між клітинами. Ці структуровані міжклітинні контакти поділяють на три групи: (1) адгезивні, або зв'язуючі, (2) ізолюючі та (3) комунікаційні. Ультраструктура різноманітних типів вивчена досить

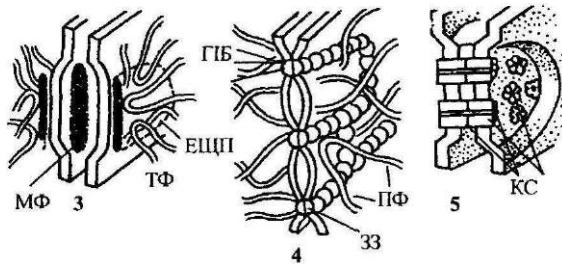
добре, проте молекулярна організація контактів між клітинами недостатньо розшифрована.

Групи **адгезивних контактів** складають (1) прості контакти, (2) контакти за типом замка, (3) десмосомні і напівдесмосомні зв'язки.

Просте міжклітинне з'єднання—це контакт плазмолем клітин на відстані 10-20 нм, при якому взаємодіють шари глікокаліксу обох клітин. Контактуючі поверхні клітин можуть бути паралельними або утворювати взаємні вrostання, коли вирости плазмолемі і цитоплазми однієї клітини занурюються у відповідні заглибини сусідньої клітини. Такий тип контакту носить назву зубчастого, пальцеподібного, або контакту за типом замка.

Зміцнення контакту між клітинами досягається шляхом формування *десмосом* — утворів цитоплазми двох сусідніх клітин, кожна з яких формує товсту пластинку прикріплення діаметром до 0,5 мкм. Між пластинками знаходиться міжклітинна щілина шириною 25-30 нм, заповнена електроннощільною речовиною. Десмосома включає групу тоно- і міофібрил, що іммобілізують (знерухомлюють) контактуючі ділянки плазмолемі.

Функціональне значення десмосом полягає у механічному зв'язку між клітинами покривної епітеліальної тканини, що надає їй жорсткості і одночасної еластичності. На відміну від десмосоми, яка складається з двох пластинок прикріплення, *гемідесмосома* має лише одну таку пластинку і утворюється в місцях контакту епітеліальних клітин з базальною мембраною— спеціальною пластинчастою структурою, що міститься між епітелієм і сполучною тканиною (рис. 2.10).



• Рис. 2. 10. Схеми міжклітинних з'єднань.

1 — простий контакт, 2 — "замок", 3 — десмосома, 4 — щільний замикальний контакт, 5 — щілинний контакт. На рис. 1-2 — плазмолемі контактуючих клітин показані однією лінією, на рис. 3-5 — подвійними лініями. ЗЗ — зони злипання, ТФ — тонофіламенти, МФ — міжклітинні філаменти, ЕЦП — електроннощільна пластинка, ГБ — ряди гранул інтегральних білків, ПФ — проміжні філаменти, КС — конексоми (кожен складається з 6 субодиниць з циліндричним каналом).

Другу групу Міжклітинних контактів складають *щільні замикальні*, або ізолюючі контакти, які відзначаються максимальним зближенням і злиттям між собою плазмолем, а невеличкий проміжок (шириною 2-3 нм) між клітинами ущільнюється за рахунок фібрил та іонів кальцію. При цьому зовнішні шари плазмолем суміжних клітин стикаються настільки, що утворюють один суцільний пласт, який пояском оточує апікальні ділянки клітин. Злиття мембран відбувається не по всій площі щільного контакту, а являє собою ряд точкових зближень мембран. Ця ділянка контакту непрониклива для макромолекул та іонів. Щільні замикальні контакти зустрічаються в епітеліальній вистільці травного тракту і епітелії залоз. Вони забезпечують повне відмежування міжклітинного простору від зовнішнього середовища.

Комунікаційні міжклітинні контакти здійснюють функціональні зв'язки між клітинами. Сюди відносяться щілинні контакти, або нексуси, і група різних синапсів.

Щілинний контакт — нексус (від лат. *nexus* — зв'язок, зчеплення) відзначається безпосереднім хімічним зв'язком між цитоплазмами клітин. Плазмолема сусідніх клітин зближені до відстані 2-3 нм і пронизані особливими часточками *конексонами*, кожна з яких складається з 6 субодиниць (молекул білка конектину) із циліндричним каналом по центру. Нексуси зустрічаються переважно в серцевій м'язовій тканині і забезпечують тісний метаболічний зв'язок між цитоплазмами контактуючих клітин.

Синапси — це спеціалізовані контакти між нейронами або між нейронами і м'язами (детально описані при розгляді нервової тканини).

2.2.3. Основні властивості і функції плазмолем

Характерні властивості плазмолем. Підсумовуючи дані про структуру і хімічну природу плазмолем тваринної клітини, можна відзначити, що вона має характерні особливості будови, що забезпечують виконання нею складних функцій. Зокрема, плазмолема напівгуста і еластична і може формуватися. Вона динамічна, в ній білкові і ліпідні складові можуть переміщатися, а їх хімічний склад і структура міняються залежно від функціонального стану і віку. Мембрана плазмолем замкнута, вона не може мати розривів, ізолювані мембрани підлягають лізисові — розкладанню під впливом ліполітичних чи протеолітичних ферментів.

Для плазмолем характерні такі властивості, як селективність, тобто Здатність активно регулювати проведення речовин як всередину клітини, так і виведення їх з клітини. Зокрема, вона володіє високою проникливістю для

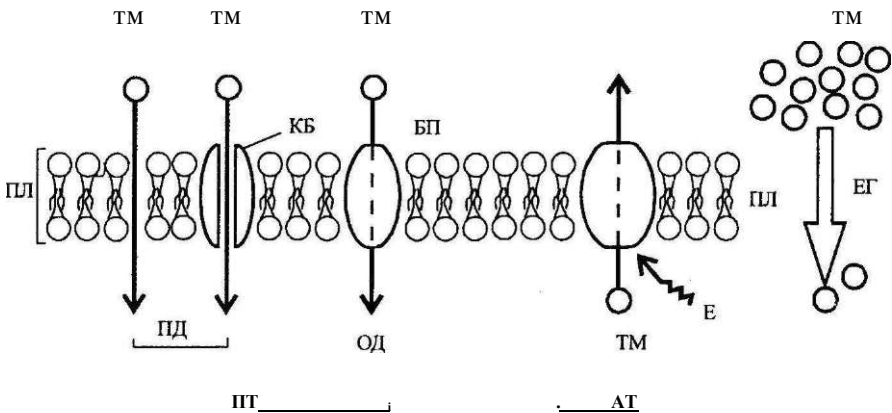
води і практично непрониклива для великих частинок, таких як білки чи нуклеїнові кислоти. Проникнення неіонних сполук через мембрану тим краще, чим краще вони розчиняються в жирах. Характерною властивістю плазмолемми є також великий електричний опір, що має істотне значення для проведення електричних імпульсів.

Основні функції плазмолемми

(1) *Бар'єрна функція* — розмежування вмісту клітини від її оточення. Плазмолема служить бар'єром для іонів і молекул, особливо для полярних молекул, таких як глюкоза і амінокислоти, оскільки неполярні ліпіди мембрани речовини ці відштовхують. Завдяки бар'єрній функції зберігається характерна структура клітинної поверхні і здійснюється захист від випадкового проникнення речовин у клітину.

(2) *Мембранний транспорт* — рух речовин у цитоплазму і з неї в клітину буває трьох видів: пасивний, активний і транспорт у мембранному упакуванні.

Пасивний транспорт забезпечує пропускання речовин у клітину і з клітини шляхом дифузії, полегшеної дифузії та осмосу. Всі ці види транспорту не вимагають затрат енергії (рис. 2.11).



• Рис. 2.11. Схема пасивного транспорту (ПТ) за електрохімічним градієнтом і активного транспорту (АТ) проти електрохімічного градієнта.

ПЛ — плазмолема, представлена ліпідним бішаром і білками. КБ — каналотворюючий білок, БП — білок-переносник, ТМ — транспортвані молекули, ЕГ — електрохімічний градієнт, E — енергія, ПД — проста дифузія, ОД — полегшена дифузія.

Дифузія — це рух молекул або іонів з ділянки з вищою концентрацією в ділянку з нижчою концентрацією, тобто рух по градієнту концентрації. При однакових градієнтах концентрації дрібні молекули та іони дифундують швидше, ніж більші. Швидше проходять через мембрани незаряджені і жиророзчинні (ліпофільні) молекули.

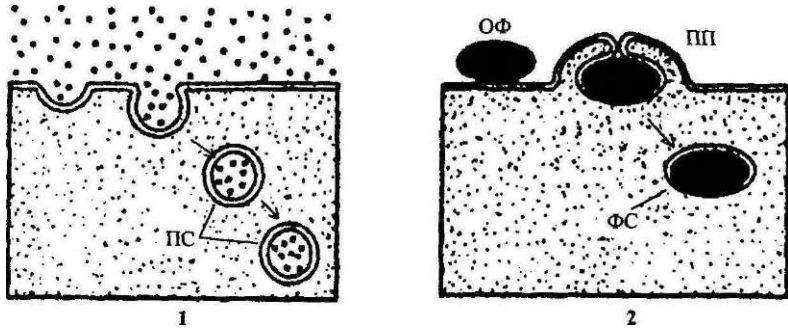
Модифікацією означеного механізму є *полегшена дифузія*, при якій речовині пройти через мембрану допомагає певна специфічна молекула, яка містить особливий канал, що пропускає речовини лише визначеного типу. Наприклад, проходження глюкози в еритроцит через його оболонку не вважається активним процесом.

Осмозом називають перехід молекул розчинника з ділянки з вищою його концентрацією в ділянку з нижчою концентрацією через напівпроникливу мембрану. Розчинником у всіх біологічних системах є вода. Вода з більш концентрованого розчину в менш концентрований буде переміщатися через мембрану доти, поки ці розчини не стануть ізотонічними (рівними за концентрацією).

Активний транспорт вимагає затрат енергії (розщеплення АТФ) і відбувається незалежно від концентрації з обох сторін плазмолеми (наприклад, всмоктування в кишечнику). Активний транспорт відбувається за участю ферменту аденозинтрифосфатази, зокрема перенесення катіонів Через мембрани клітини.

Виведення речовин з клітини може здійснюватися у вигляді (1) секреції — виділення потрібних організмові речовин, (2) екскреції — видалення непотрібних або шкідливих речовин, (3) — рекреції — виведення речовин у незміненому стані (наприклад, мінеральних солей). Транспорт, при якому клітина поглинає речовини однією поверхнею, а виводить їх без змін протилежною, називається цитопемпсисом.

Транспорту мембранному упакованні—це перенесення через плазмолему порції речовини, оточеної мембраною. При цьому, проникнення речовин у клітину називають ендоцитозом, а із клітини — екзоцитозом. При екзоцитозі крапля речовини, що виділяється, може бути оточена мембраною, або ні. Якщо клітина псевдоподіями або складками захоплює тверді частинки, то такий процес називається фагоцитозом (від грец. *phagein* — пожирати), якщо рідкі речовини, — то це піноцитоз (від грец. *pinein* — пити) (рис 2.12), поглинання клітиною окремих макромолекул називають рофеоцитозом.



А Рис. 2.12. Пиноцитоз (1) і фагоцитоз (2).

ПС — піносоми, ОФ — об'єкт фагоцитозу, ПП — псевдоподії, ФС — фагосома.

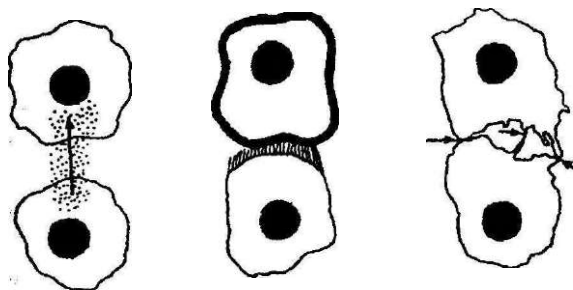
(3) *Рецепторні функції* плазмолемі пов'язані з локалізацією на її поверхні мембранних рецепторів, які беруть участь у специфічному "пізнаванні" хімічних і фізичних факторів. Мембранні рецептори — це складні білки — гліко- і ліпопротеїди, що сприймають з оточення сигнали і передають їх активним структурам клітини (ферментам, макроергічним сполукам). Клітинна поверхня володіє великим набором рецепторів, що розкидані по всій поверхні клітини або зібрані в невеликі зони.

Рецепторна функція визначає взаємовідносини клітин з навколишнім середовищем і сусідніми клітинами. *Мембранні рецептори* беруть участь у регулюванні проникливості плазмолемі. Через рецептори забезпечується взаємодія із сигнальними молекулами (гормонами, медіаторами, цитокінами тощо), відповідь на гормональні впливи, різні таксиси (реотаксис, хемотаксис). Вони відповідальні за такі важливі процеси як розвиток імунітету, відповідь на впливи мікрооточення.

(4) *Рух клітин*. Завдяки зв'язку плазмолемі зі скоротливими елементами цитоплазми утворюються псевдо-, філо- і ламелоподії, які здійснюють переміщення клітини, без чого неможливим був би фагоцитоз чи запліднення. Важлива також роль плазматичної мембрани при поділі клітин.

(5) *Примембранний метаболізм* пов'язаний з присутністю на поверхні плазмолемі деяких видів клітин травних ферментів, здатних розщеплювати біополімери, які з ними контактують. Такі процеси властиві лише клітинам епітелію внутрішньої вистілки тонкої кишки.

(6) *Міжклітинні взаємодії* В багатоклітинних організмах плазмолема бере участь у міжклітинних взаємодіях, формуючи на своїй поверхні певні утвори (впинання, рецепторні вирости), які забезпечують виконання клітиною спеціальних функцій. Міжклітинні взаємодії можуть здійснюватися по-різному, як шляхом щільних контактів (в епітеліальній тканині), так і за допомогою дифундуючих молекул чи через міжклітинний катрикс (як у сполучній тканині, рис. 2. 13).



<4 Рис. 2.13. Шляхи міжклітинних інформаційних взаємодій.
1 — за допомогою дифундуючих молекулярних сигналів, 2 — через позаклітинний матрикс, 3 — через щільний контакт.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Плазмолема.
2. Мембрана.
3. Надмембранний комплекс.
4. Субмембрана опорно-скоротлива система.
5. Похідні плазмолеми тваринних клітин.
6. Міжклітинні зв'язки.
7. Типи міжклітинних зв'язків.
8. Прості контакти.
9. Десмосоми.
10. Щільні замикальні контакти.
11. Щільні контакти.
12. Конексони.
13. Синапси.
14. Міжклітинні інформаційні взаємодії.
15. Властивості плазмолеми.
16. Функції плазмолеми.
17. Бар'єрна функція плазмолеми.
18. Трансмембранний транспорт.
19. Пасивний транспорт.
20. Активний транспорт.
21. Фагоцитоз.
22. Піноцитоз.
23. Рофеоцитоз.
24. Екзоцитоз і ендоцитоз.
25. Рецепторна функція плазмолеми.
26. Примембранний метаболізм.
27. Мембранні рецептори.

2.3. ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма (від грец. *суюз* — клітина і *ріазма* — утвір) — це внутрішнє середовище клітини. Вона є метаболічним робочим апаратом клітини, в якому зосереджені органели і відбуваються основні метаболічні процеси. Це пластична диференційована трифазна система, що складається з гіалоплазми, внутрішньоклітинних мембранних структур і вмістимого мембранної системи.

23.1. Гіалоплазма

Гіалоплазма (від грец. *кyaioз* — прозорий і *ріазма* — утвір), або цитоматрикс (від грец. *суіоз* — клітина і лат. *matіx* — основа) чи цитозоль — складна впорядкована багатокомпонентна колоїдна система, здатна до формування складних утворів. Включає білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди тощо. Склад гіалоплазми визначає буферні і осмотичні властивості клітини. У загальному об'ємі цитоплазми гіалоплазма становить близько 50%. Вона являє собою гідрофільний колоїд і зазнає зворотних перетворень із золя в гель. Окремі зони гіалоплазми можуть міняти свій агрегатний стан залежно від умов або функціональних завдань. В гіалоплазмі можуть виникати (самозбиратися) і роз'єднуватися різні фібрилярні (нитчасті) та глобулярні компоненти молекул (20% від всієї гіалоплазми). В гіалоплазмі містяться всі речовини, необхідні для утворення мембран, мікрофіламентів, мікротубул, гранул. Важливими компонентами гіалоплазми є білки і нуклеїнові кислоти.

Нуклеїнова кислота може виступати в гіалоплазмі частіше у вигляді нуклеотидів, таких як: аденозинтрифосфат (АТФ), гуанозинтрифосфат (ГТФ), тимідинтрифосфат (ТТФ), цитозинтрифосфат (ЦТФ) і уридинтрифосфат (УТФ). У цитоплазмі важливі життєві процеси здійснюють ферменти, які беруть участь у проміжному обміні клітини, метаболізмі вуглеводів, ліпідів, азотистих основ, амінокислот, зокрема їх активуванні при синтезі білків. В гіалоплазмі знаходяться також інші малі молекули та іони, які мають важливе значення для клітинних функцій і для підтримування внутрішньоклітинного і міжклітинного середовища.

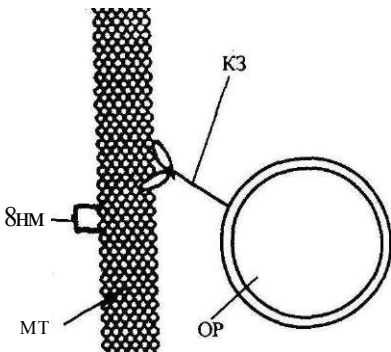
Треба відзначити, що роль гіалоплазми в клітині ще не вивчена. Вважають, що вона виконує такі *основні функції*'. (1) інтегральну — об'єднання і узгодження дії всіх цитоплазматичних структур, (2) забезпечення функціонування ферментних сигнальних систем (наприклад, проліпазних) та їх хімічної взаємодії; (3) забезпечення умов для проміжного обміну, синтезу

2. 3. Цитоплазма

білка на вільних полісомах; (4) в гіалоплазмі відбувається гліколіз — анаеробне розщеплення вуглеводів; (5) через гіалоплазму здійснюється більша частина внутрішньоклітинних транспортних процесів; (6) в ній проходить постійний потік іонів до плазматичної мембрани і від неї до мітохондрій, до зщра і вакуолей; (7) осмотичні та буферні властивості клітини в значній мірі визначаються складом і структурою гіалоплазми; (8) в гіалоплазмі відкладаються запасні продукти: глікоген, жирові включення, деякі пігменти.

Цитоскелет (від грец. *суіоз* — клітина і *скейєіон* — скелет) в еукаріотних клітинах формує складну динамічну опорно-рухову систему клітини. До опорних, або скелетних внутрішньоклітинних структур відносять мікрофібрили і мікротрубочки, до рухових компонентів клітин належать різні мікрофіamenti і білки, асоційовані з мікротрубочками.

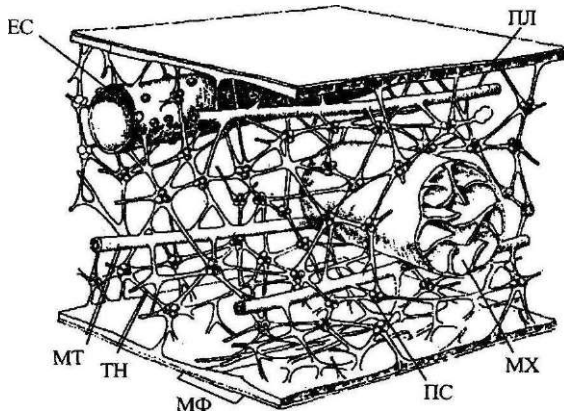
Компоненти цитоскелета. Мікротубули (мікротрубочки) побудовані з протофіламентів, які мають вигляд волоконцець з потовщеннями (детальніше описані вище, див. рис. 2.4). Вони мають відношення до переміщення мітохондрій, лізосом і вакуолей у клітині (рис. 2.14). *Мікрофіamenti* цитоскелета (товщиною 5-7 нм) звичайно знаходяться по периферії клітини в кортикальному шарі цитоплазми пучками або шарами, у відростках фібробластів, у мікроросинках епітелію слизової оболонки кишечника. До їх складу входять скоротливі білки: актин, міозин, тропоміозин, а-актинін. Мікрофіamenti — це скоротливий апарат, який забезпечує рух клітин при амебоїдному їх переміщенні, а можливо й більшість внутрішньоклітинного руху, такого як плин цитоплазми, рух вакуолей, утворення перетяжки при Цтотомії на кінцевій стадії мітозу. *Мікрофібрили* (товщиною близько 10 нм) можуть мати у своєму складі різні білки залежно від тканин.



<1 Рис. 2.14. Переміщення органел по мікротубулі (схема).

Рухові білки — міозин, динейн, кінезин — ферменти, які перетворюють енергію АТФ у механічну роботу. Кінезин (КЗ) забезпечує транспорт органел (ОР) уздовж мікротубули (МТ). Крок переміщення кінезину по поверхні мікротубули складає 8 нм.

Мікротрабекулярна сітка цитоплазми. В останній час проведено дослідження, які вказують на існування своєрідної системи мікротубул у гіалоплазмі. Вважають, що ці утвори складають четверту систему, яка пронизує і об'єднує всі три описані вище системи цитоскелета, різні органели і плазмолему, Мікротубулярна сітка складається з тонких фібрил (2-3 нм товщиною), що пронизує цитоплазму в різних напрямках (рис. 2.15). Система таких тонких ниток підрозділяє гіалоплазму на дві фази: полімерну і рідку.



А Рис. 2. 15, Мікротрабекулярна система цитоплазми.

На рисунку показані взаємовідношення між елементами цитоскелета та мікротубул з іншими структурами клітини. ПЛ — плазмолема, ЕС — ендоплазматична сітка, МХ — мітохондрія, ПС — полісома, МТ — мікротрубочки, ТН—трабекулярні нитки, МФ— мікрофіламенти.

Функція трабекулярної системи полягає не лише в створенні і підтриманні внутрішньоклітинного каркасу, але й у правильному розміщенні рибосом (полісом) і ферментів, орієнтованому відповідно до черговості проходження реакцій у ланцюгу метаболізму. Система вважається дуже динамічною і може розпадатися зі зміною умов (температури тощо).

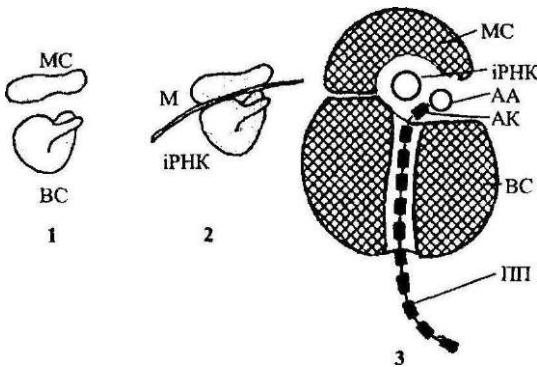
Кожен компонент цитоскелета (мікротубули, мікрофіламенти, проміжні філаменти і мікротрабекули) формує тривимірну сітку, яка взаємодіє з іншими компонентами цитоплазми та клітинних з'єднань (десмосом, гемідесмосом).

Існує інша, протилежна точка зору відносно мікротрабекулярної системи цитоплазми. Висловлюється припущення, що ця система насправді є артефактом, який виникає внаслідок преципітації та денатурації білків при фіксації цитоплазми клітини.

2.3.2. Органели

Органели — це постійні утвори цитоплазми, які мають певну, властиву лише їм будову і виконують спеціалізовані функції. Розрізняють загальні і спеціальні органели. Загальні органели є у всіх клітинах, в певні періоди їх життєдіяльності. Це рибосоми, ендоплазматична сітка, мітохондрії, комплекс Гольджі, центросома, лізосоми, пероксисоми, пластиди (в рослинних клітинах). Органели спеціального призначення є лише в окремих високоспеціалізованих клітинах: міофібрили—в м'язових, нейрофібрили—в нервових, тонофібрили — в епітелії шкіри, війки — в епітелії повітроносних шляхів, джгутики — в сперматозоїдах. Органели можуть бути побудовані з різних елементарних структур, більшість з них відноситься до мембранного типу органел. До органел гранулярного типу відносяться рибосоми, субодиноці яких являють собою рибонуклеопротейдні тільця, за мікротубулярним типом побудовані центріолі і спеціальні органели — війки й джгутики.

Рибосоми (від "рибоза" і грец. *zota* — тіло) — органели гранулярного типу, діаметром близько 20 нм, складаються з рРНК і білка (приблизно 1:1). Розрізняють два основні типи рибосом: малі 70 S* — рибосоми, виявлені в цитоплазмі прокариотів, і дещо більші 80 S — рибосоми — у цитоплазмі еукаріотних клітин. Мітохондрії еукаріотів містять 70 S рибосоми. Дисоціюють 80 S рибосоми на субодиноці 60 S і 40 S. Приєднуються обидві субодиноці рибосом поперечними сторонами за допомогою іонів магнію, а між ними залишається вузька щілина (рис. 2.16).



•4 Рис. 2.16. Рибосома (схеми).

1 — субодиноці рибосоми, 2 — субодиноці, з'єднані іонами магнію, 3 — субодиноці на інформаційній РНК під час синтезу поліпептиду.

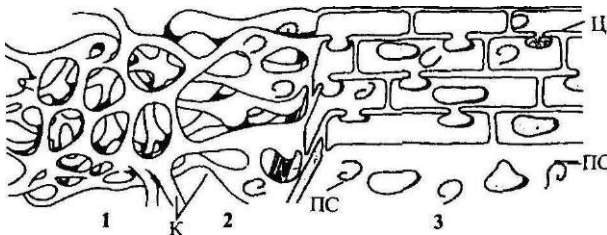
MC — мала субодиноця рибосоми, BC — велика субодиноця рибосоми, М — іони магнію, які з'єднують субодиноці, iРНК — інформаційна рибонуклеїнова кислота, АА — аміноацил-tРНК (активована амінокислота з транспортною РНК), АК — амінокислота, ПП — поліпептид, що синтезується.

* 5 (свердберг) — коефіцієнт седиментації Сведберга характеризує швидкість осідання частинок при ультрацентрифугуванні. Що більше число 8, то вища швидкість седиментації.

Функції рибосом. Рибосоми беруть участь у синтезі білка (поліпептидів). Умовою підготовки рибосоми до синтезу білка є з'єднання її субодиниць з участю іонів магнію, нанизання на стрічку інформаційної РНК. Комплекс з іРНК і рибосом (від 5 до 70) називається полісомою.

Біосинтез білка відбувається у всіх клітинах організму. Вирішальна роль у синтезі належить нуклеїновим кислотам, оскільки послідовність амінокислот у поліпептиді визначається послідовністю нуклеотидів у нуклеїнових кислотах. Інформація про певну структуру кожного білка закодована в дезоксирибонуклеїновій кислоті (ДНК) в хромосомах ядра у вигляді триплетів нуклеотидів (трьох нуклеотидів). Перший етап реалізації генетичної інформації починається з транскрипції (лат. *iganzscipio*, букв.—переписування) — "переписування" інформації на інформаційну (іРНК), або матричну РНК (мРНК), тобто з синтезу іРНК на ДНК за принципом комплементарного парування нуклеотидів. Після цього іРНК надходить у цитоплазму до рибосом, де безпосередньо відбувається синтез білка, всі три його етапи: ініціація (початок синтезу), елонгація (процес утворення поліпептидного ланцюга) і термінація (закінчення процесу). Взаємодії між органелами в процесі синтезу білка викладені в курсі "Цитологія", детально процес синтезу білка висвітлюється в предметі "Біологічна хімія".

Ендоплазматична сітка (від грец. *ensio*—всередині і *piasma* — сформоване), або ендоплазматичний ретикулум (від лат. *reticulum*—сітка)—порожниста заміщена система, представлена сукупністю каналців і цистерн, утворених суцільною безперервною мембраною і заповнена матриксом. Розрізняють два основні види ендоплазматичної сітки: *гладку* (агранулярну), побудовану із трубочок, що анастомозують між собою, і *шорстку* (гранулярну), представлену цистернами, також з'єднаними між собою і вкритих пролісомами. Деякі автори виділяють ще й *перехідну*, або транзиторну ендоплазматичну сітку, яка знаходиться в ділянці переходу однієї різновидності сітки в іншу (рис. 2.17).

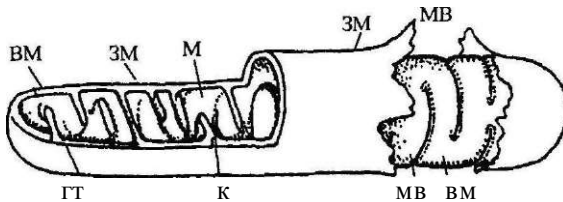


А Рис. 2.17. Тривимірний модель ендоплазматичної сітки.

1 — гладка (агранулярна), 2 — перехідна (транзиторна), 3 — шорстка (гранулярна),
К — каналні, Ц — цистерни, ПС — полісоми.

Функції ендоплазматичної сітки. Гладка і шорстка ендоплазматичні сітки виконують такі спільні функції, як ізолююча, трансмембранний транспорт і синтез мембранних ліпідів. Крім цього, кожна з них виконує ще свої спеціальні функції. Зокрема, гладка забезпечує транспорт і нагромадження іонів (наприклад, кальцію в м'язах), здійснює детоксикуючу функцію і бере участь у синтезі немембранних ліпідів (наприклад, стероїдних гормонів). Гранулярна ендоплазматична сітка виконує такі функції: синтез білків і їх посттрансляційну обробку і транспорт речовин по внутрішньомембранній фазі сітки, а також участь в утворенні комплексу Гольджі.

Мітохондрії (від грец. *mitos* — нитка і *chomizon* - зерня) — органели мембранного типу, виявлені майже у всіх еукаріотичних клітинах, за винятком зрілих еритроцитів хребетних. Зверху мітохондрія оточена гладкою мембраною, під нею знаходиться складчаста, яка утворює кристи (гребені), вмістиме мітохондрії—матрикс (рис. 2.18). На нефіксованих мітохондріальних кристах виявлені дрібні грибовидні тільця діаметром 8,5 нм. Гранули в мітохондріях являють собою скупчення катіонів кальцію і магнію, необхідних для функціонування мітохондріальних ферментів. Ферменти мітохондрій зв'язані з утворенням енергії і клітинним диханням. Мітохондрії містять невелику кількість ДНК, яка кодує всі три види власних РНК.



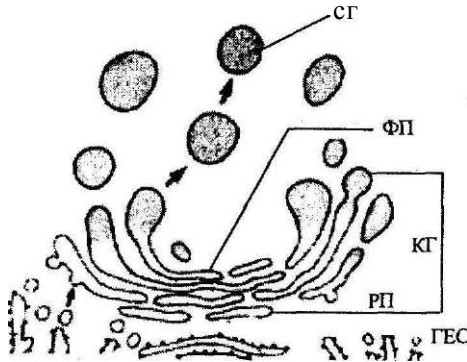
• Рис 2.18. Схема будови мітохондрії.

ЗМ — зовнішня мембрана, ВМ — внутрішня мембрана, К — кристи, М — матрикс, ГТ — грибовидні тільця, МВ — місця впливання (вид з поверхні внутрішньої мембрани).

Функції мітохондрій — утворення енергії, необхідної для забезпечення життєдіяльності клітини та нагромадження енергії в молекулах аденозинтрифосфornoї кислоти (АТФ). Крім цього, мітохондрії беруть участь у регуляції обміну води, депонуванні іонів кальцію, продукції попередників стероїдних гормонів. В мітохондріях є дві групи ферментів: окисно-відновні (дегідрогенази, флавопротеїди, кофермент 0, цитохроми) і ферментативний комплекс синтезу АТФ в головках грибовидних тілець. *Спряження* (тісне поєднання) окиснення з фосфорилуванням відбувається таким чином, що

55 % енергії йде на синтез АТФ, а 45 % розсівається у вигляді теплової енергії. При інфекційних захворюваннях ці процеси роз'єднуються, більше енергії випромінюється у вигляді теплової і тому підвищується температура в клітині і організмі.

Комплекс Гольджі представлений трьома видами структур, оточених мембранами: (1) мішечки, (2) трубочки і (3) міхурці. Комплекс Гольджі має два полюси (поверхні)—регенераторний (формувальний) і зрілий (функціональний). Регенераторна поверхня прилягає до цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки (рис. 2.19).



•4 Рис. 2.19. Будова комплексу Гольджі (схема).

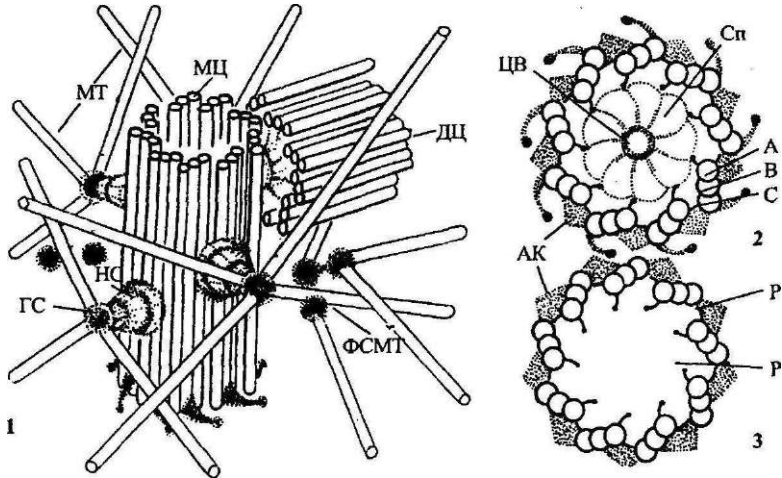
КГ — комплекс Гольджі,
РП — регенераторна (формувальна) поверхня, що межує з гранулярною ендоплазматичною сіткою (ГЕС),
ФП — формувальна (зріла) поверхня, від якої відділяються секреторні гранули (СГ).

Функції комплексу Гольджі: (1) формування секреторних гранул, (2) участь в екзоцитозі, (3) утворення глікокаліксу, (4) поповнення мембран плазмолемі, (5) утворення лізосом, (6) модифікування білків. В комплексі Гольджі відбувається дозрівання секреторних продуктів, які переходять у міхурці, і переміщення цих міхурців від цистерн, розташованих поблизу ядра, у напрямку плазмолемі. Виведення секреторних включень з клітини здійснюється шляхом вмонтовування мембран міхурця в плазмолему і виділення секреторних продуктів поза клітину, або виштовхуванням сформованих (зрілих) міхурців за межі клітини. Подібно відбувається і поповнення мембран плазмолемі.

Центросома (від лат. *centrum* — центр і грец. *zoma* — тіло) відноситься до органел, побудованих за мікротубулярним типом. В інтерфазній клітині центросома представлена двома центріолями, розміщеними під прямим кутом, дочірня дещо менша від материнської. Центріоль побудована з білків

і вуглеводів з незначною кількістю ДНК і РНК, являє собою порожнистий циліндр, стінку якого формує віночок мікротрубочок — 9 груп по 3 мікротрубочки (9 триплетів). У триплеті мікротубула А має 13 протофіламентів, В — 11 (дві спільні з попередньою мікротрубочкою), С-мікротрубочка має також 11 протофіламентів при двох спільних з В-мікротубулою. Систему мікротрубочок можна описати формулою $(9 \times 3) + 0$, підкреслюючи відсутність мікротубул в центральній частині центріолі. Крім мікротубул у склад центріолі входять ще "ручки", які з'єднують триплети (рис.2.20.). Розміщені поряд материнська і дочірня центріолі формують диплосому, яка містить безструктурний або тонковолокнистий матрикс — центросферу. Часто навколо центріолей виявляють особливі тільця—сателіта — фокуси наближення центріолей.

Функції центросоми—утворення мітотичного веретена (веретена поділу при мітозі), яке побудоване з мікротрубочок, що радіально відходять від центріолей. Мікротрубочки мітотичного веретена беруть участь у переміщенні дочірніх хромосом до полюсів в анафазі. Центросома стимулює полімеризацію тубулінів, що зумовлює ріст існуючих і утворення нових мікротубул.



• Рис. 2.20. Схема будови центросоми.

1 — диплосома, 2 — проксимальна частина центріолі, 3 — дистальна частина центріолі, МЦ — материнська центріоль, ДЦ — дочірня центріоль, НС — ніжка сателіта, ГС — головка сателіта, ФСМТ — фокуси сходження мікротрубочок, МТ — мікротрубочки, ЦВ — центральна втулка, Сп — спиці, Р — ручки, АК — аморфний компонент, А, В, С — мікротубули.

Група і гідролазних органел (гідролазні пухирці, ендосоми і лізосоми).

Назва *гідролазні органели* взята від гідролітичних ферментів, або гідролаз (від грец. *κυσίτος* — вода і "аза", що означає належність до ферментів), які більшою чи меншою мірою містять ця група органел. Стосовно класифікації, як і термінології означеної групи органел, немає повної ясності. В різних підручниках ті самі органели можуть виступати під різними назвами. Групу органел, які мають вигляд пухирців, оточених мембранами і заповнених гідролітичними ферментами, раніше називали лізосомами. Після вивчення особливостей їх ферментного складу і функціональних можливостей стали виділяти серед них гідролазні пухирці, великі і малі ендосоми та лізосоми, які, в свою чергу, поділяють на декілька видів.

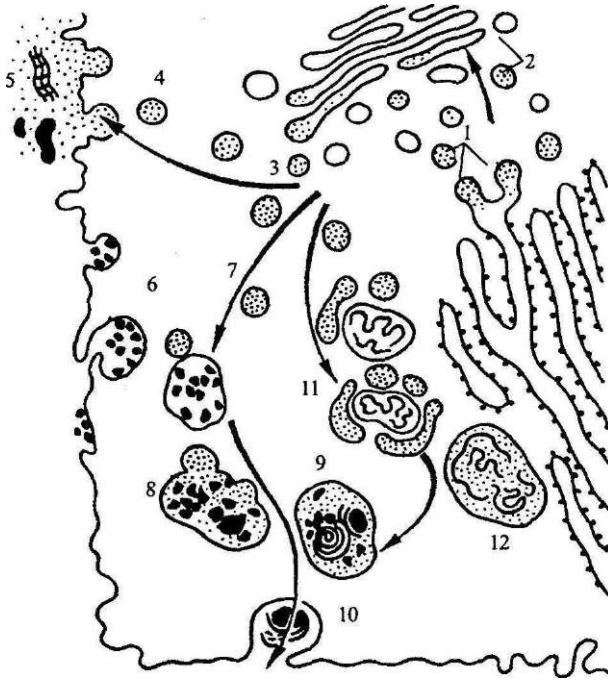
Гідролазні пухирці — пухирчасті утвори, що беруть участь у транспорті гідролітичних ферментів з ендоплазматичної сітки, де ці ферменти синтезуються, в комплекс Гольджі, який їх модифікує і упаковує. Ферменти гідролазних міхурців неоднорідні за складом; це можуть бути протеази, нуклеази, глікозидази, ліпази, фосфатази і сульфатази.

Ендосоми і лізосоми мають деякі *спільні риси* в будові і функціях, їх тонкі мембрани (6 нм товщиною) (1) містять рецептори до гідролазних транспортних міхурців і фагосом; (2) мають АТФ-залежну протонну помпу, яка викликає закиснення цих органел; (3) створюють бар'єр гідролітичним ферментам вмістимого; (4) забезпечують дифузію низькомолекулярних продуктів перетравлювання макромолекул у гіалоплазму.

Відрізняються ендосоми від лізосом набором ферментів. Ендосоми містять менш активні ферменти, здатні лише до початкового розщеплення речовин, або до повного, якщо ці речовини легко піддаються лізису.

Ендосоми (від грец. *εναίο* — всередині і *ζομα* — тіло) здійснюють транспорт макромолекул з поверхні клітини до лізосом. При перенесенні речовин можуть здійснювати початковий або повний їх гідроліз чи транспортувати їх без змін. Залежно від глибини розщеплення речовин в цитоплазмі, а отже і послідовності формування, ендосоми поділяють на *ранні*, або периферійні, які від діляються від плазмолемі і містяться на периферії цитоплазми, та *пізні* (перинуклеарні), що знаходяться поблизу ядра. На відміну від ранніх, які можуть здійснювати обмежене початкове перетравлювання макромолекул, пізні ендосоми забезпечують більш глибоке розщеплення продуктів, зокрема так званих лігандів — продуктів з'єднання гормонів, факторів росту тощо з металами, рецепторами, барвниками.

Лізосоми (від грец. *λυσις* — розщеплення і *ζωα* — тіло) — полімерні органели у вигляді пухирців, оточених мембраною, які містять набір гідролітичних ферментів (виявлено понад 20), активних у слабокислому середовищі. Здатні розщеплювати біополімери різного хімічного складу. Це органели, які забезпечують катаболічні процеси в потрібному місці і в потрібний час. В неробочому стані ферменти неактивні: 80 % ферментів інактивовані глікозаміногліканами вмістимого і 20 % — мембраною, яка їх оточує. Утворюються лізосоми за участю ендоплазматичної сітки (рис.2.21).



А Рис.2.21. Схема участі структур клітини в утворенні лізосом та функції останніх.

- ! — утворення ендоплазматичною сіткою міхурців, заповнених гідролітичними ферментами;
- 2 — перенесення ферментів у комплекс Гольджі; 3 — утворення первинних лізосом;
- 4 — екзоцитоз, 5 — позаклітинний гідроліз; 6 — ендоцитозний пухирець; 7 — злиття первинної лізосоми з ендоцитозним пухирцем; 8 — утворення вторинних лізосом (фаголізосом); 9 — залишкове тільце; 10 — екскреція залишкового тільця;
- 11 — злиття лізосоми зі зруйнованими структурами клітини; 12 — аутофагосома.

Функціями лізосом є **гетероліз**, тобто розщеплення чужорідних речовин, які потрапили в клітину шляхом фагоцитозу і пінцитозу, а також **аутоліз** — лізис відпрацьованих структур клітини. Для здійснення цих функцій, крім іругта гідролітичних ферментів, лізосоми містять мембранні рецептори, здатні сприймати фагосоми, піноцитозні пухирці і відпрацьовані утвори клітини. Крім цього, лізосоми мають здатність переміщуватися по цитоплазмі за участю мікротубул та руйнувати мембрани в місці контакту лізосоми з фагосомою. Розрізняють фізіологічний аутоліз—розпад клітин під впливом власних гідролітичних ферментів і патологічний — розщеплення речовин клітини внаслідок дії патологічних факторів (наприклад, при отруєнні).

Розрізняють такі види лізосом:

(1) **Первинні лізосоми**—це міхурці, заповнені гідролітичними ферментами, що знаходяться в неактивному стані. Деякі дослідники вважають ці органели пізними (перинуклеарними) ендосомами.

(2) **Вторинні лізосоми** (фаголізосоми, травні вакуолі) — це поєднання первинних лізосом з фато сомами або піноцитозними міхурцями (фащитованими частинками, оточеними мембранами). Активні ферменти в них безпосередньо контактують з біополімерами, які підлягають розщепленню.

(3) **Аутофагосоми** (аутофагуючі вакуолі, цитолізосоми, цитолізони) являють собою лізосоми, які поглинули і розщеплюють ("перетравлюють") власні макромолекулярні комплекси, наприклад, зінсуті органели клітини.

(4) **Залишкові тільця** — оточені мембраною нерозщеплені частинки.

(5) **Мультивезикулярні тільця** — містять багато піноцитозних міхурців.

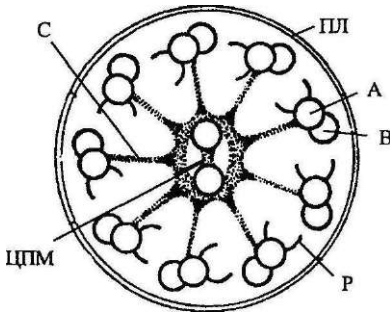
(6) **Мієлінові фігури** — це аутофагосоми з нагромадженням мембранним матеріалом, часто щільно концентрично упакованим.

Пероксисоми являють собою оточені мембраною міхурці, заповнені дрібнозернистим матриксом, що містить волокнисті та трубчасті структури і щільний кристалоїд у центрі. В пероксисомах знайдені ферментні системи, серед яких є каталаза і пероксидаза. Цим органелам належить важлива роль у процесах детоксикації клітини. Каталаза розщеплює перекис водню, який утворюється при обміні речовин і є отруйним для клітин. Ферменти пероксисом забезпечують також розщеплення етилового спирту, сечової кислоти, регуляцію обміну ліпідів.

Спеціальні органели властиві лише окремим високоспеціалізованим клітинам. Розрізняють **фібрилярні** та **мікротубулярні** типи спеціальних органел. До фібрилярних належать **міофібрили**, побудовані з товстих

(міозинових) і тонких (актинових) протофібрил (міофіламентів), знаходяться в м'язових клітинах і волокнах. *Тонкофібрили* характерні для епітеліальних клітин шкіри. *Нейрофібрили* знаходяться в нейронах.

До *мікротубулярних* органел спеціального характеру відносяться *війки* і *джгутики*, структуровані вирости плазмолемми і цитоплазми клітин. Війки знаходяться на апікальних полюсах миготливого епітелію, що вистеляє повітроносні шляхи, а джгутики—це хвостики сперматозоїдів. Діаметр війки дорівнює 200 нм, довжина досягає 10 мкм, кількість їх на клітині може бути різною. Джгутики виступають поодинокі і довжина їх 150 мкм. Війки містять систему мікротрубочок — по периферії знаходиться 9 дублетів, в центрі 2 мікротрубочки (рис. 2.22). Кількість їх описують формулою $(9 \times 2) + 2$. В основі війки в апікальному полюсі клітини міститься базальне тільце, побудоване з дев'яти триплетів мікротрубочок, яке служить центром організації мікротрубочок, що складають основу війки.



< Рис. 2.22. Поперечний переріз війки (схема розміщення структур).

ПЛ - плазмолема, що оточує війку,
АВ — мікротрубочки, Р — ручки,
С — спиці, ЦПМ — центральна пара
мікротубул, оточена муфтою.

Війки виконують коливальні асиметричні рухи: в одну сторону швидкі активні, в протилежну — повільні пасивні. Така робота війок забезпечує виштовхування пилинок епітеліальними клітинами повітропроводних шляхів. Джгутики характерні для сперматозоїдів, виконують змієподібні рухи, що забезпечують переміщення їх у рідині. Детально джгутики описані в розділі ембріології.

Включення — це непостійні утвори в цитоплазмі, представлені у вигляді гранул, крапельок чи кристаликів, які служать для забезпечення життєдіяльності клітини, або з'являються в результаті її функціонування. Немає стрункої класифікації включень, проте для зручності вивчення їх поділяють на такі групи.

(1) *Трофічні включення*: білкові (алеїронові зерна в клітинах рослин), глікоген (в печінці), ліпіди (в жирових клітинах сполучної тканини).

(2) *Пігментні*: чорний пігмент меланін (в пігментоцитах шкіри), ліпохром (рижий пігмент у шкірі), ліпофусцин (в нервових клітинах).

(3) *Секреторні* — крапельки слини в клітинах слинних залоз, гранули зимогену в клітинах підшлункової залози.

(4) *Екскреторні*: сечова кислота (в клітинах нирки), жовчні пігменти (в печінкових клітинах).

(5) *Неспецифічні* — невластиві живій нормальній клітині (частини туші при татуванні, включення вугілля, окису заліза, кремнію — в пилових клітинах легень).

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Цитоплазма. 2. Цитоскелет. 3. Гіалоплазма (цитоматрикс). 4. Органели. 5. Рибосоми і полісоми. 6. Ендоплазматична сітка (гладка і шорстка). 7. Мітохондрії. 8. Центросома і центріолі. 9. Комплекс Гольджі. 10. Лізосома. 11. Аутоліз і гетероліз. 12. Пероксисома. 13. Спеціальні органели. 14. Включення.

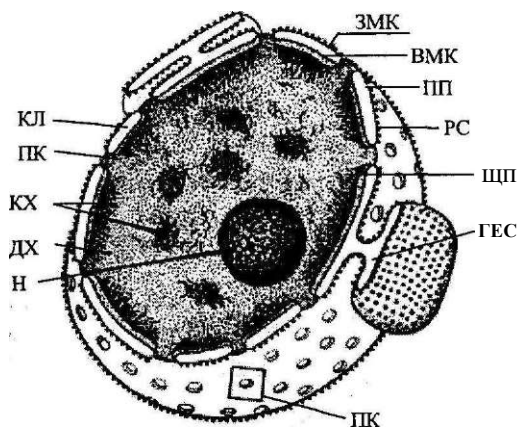
2.4. КЛІТИННЕ ЯДРО

Клітинне ядро (лат. *nucleus*, грец. *καρυον*) є центром, який спрямовує всі життєві процеси клітини, метаболічні напрямки, генетичну інформацію. В клітині є одне ядро, рідше два (в печінкових клітинах) або багато (в остеокластах). В прокаріотичних клітинах (мікробів) аналогом ядра є *нуклеоїд* — циклічна молекула ДНК.

Роль ядра в клітині визначається його головним компонентом — гігантськими молекулами ДНК, здатними до реплікації та транскрипції. Ці дві властивості ДНК лежать в основі двох найважливіших функцій ядра клітини: (1) подвоєння спадкової інформації та передача її в ряді клітинних поколінь, (2) регулювання транскрипції (переписування інформації з ДНК на РНК) і транспорт синтезованих всіх трьох видів РНК (ІРНК, рРНК, тРНК) в цитоплазму клітини. Іншими словами, ядро являє собою систему генетичної детермінації та регуляції білкового синтезу. Реплікація молекули ДНК дає можливість при мітозі двом дочірнім клітинам отримати якісно і кількісно однакові об'єми генетичної інформації. В ядрі є також так звані репараційні ферменти, які ліквідують спонтанне пошкодження молекул ДНК. Розрізняють інтерфазні ядра — звичайні ядра функціональних клітин, що не діляться, і ядра клітин під час мітозу.

2.4.1. Будова інтерфазного ядра

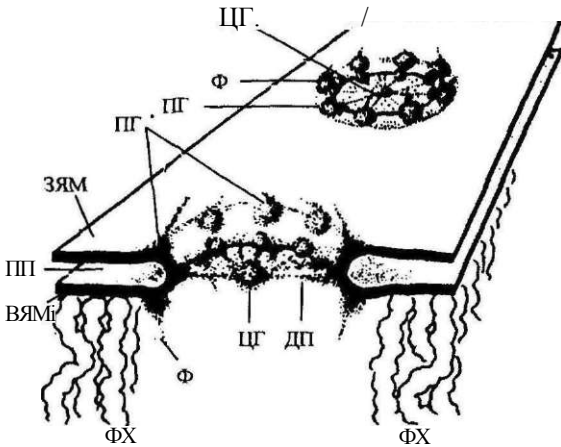
В інтерфазній клітині (в період між двома поділами) ядро складається з каріолеми (оболонки), каріоплазми (ядерного соку), ядерця і хроматину (частково деконденсованих хромосом, рис. 2.23). Під час мітозу зникають каріолема і ядерця, а хромосоми конденсуються — вкорочуються і потовщуються.



А Рис. 2.23. Схема будови ядра.
 КЛ — каріолема, ПК — поровий комплекс, КХ — конденсований хроматин, ДХ — дифузний хроматин, Н — ядерце (нуклеоль), ЗМК — зовнішня мембрана каріолеми, ВМК — внутрішня мембрана каріолеми, ПП — перинуклеарний простір, РС — рибосоми, ЩП — шільна пластинка, ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка.

Каріолема утворена двома мембранами, між якими знаходиться перинуклеарний простір (шириною від 10 до 100 нм), який з'єднується з ендоплазматичною сіткою. В каріолемі є порові комплекси (діаметром 120 нм), які мають октагональну симетрію (рис.2.24). Вони оточені з обох сторін каріолеми білковими глобулами по 8 з кожної сторони і однієї в центрі, в якій є канал для транспорту РНК з ядра в цитоплазму. У складі білків перового комплексу виявлені ферменти, які, мабуть, забезпечують заключний етап процесингу (дозрівання мРНК).

Каріоплазма (від грец. *каруон* — ядро і *плазма* — виліплена), або нуклеоплазма (від лат. *nucleus* — ядро) (рідше вживають назву каріолімфа, або ядерний сік) — це білковий колоїд слабав'язкої консистенції. Мікроскопічно в ній виявляються грудочки хроматину (так звані хромоцентри). У каріоплазмі печінкових клітин шура знаходиться 92-98% білка глобулінової фракції, 12,4% гістонів, 22,2% ДНК і 2-8% РНК, глікоген. Має дві групи ферментів: (1) такі як і в цитоплазмі (ферменти анаеробного гліколізу),



< Рис. 2.24. Схема будови поровош комплексу.
 ЗЯМ — зовнішня ядерна мембрана,
 ВЯМ — внутрішня ядерна мембрана,
 ПП — проринуклеарний простір, ПГ — периферійні гранули, ЦГ — центральна гранула, ДП — діафрагма пори, Ф — фібрили, що відходять від гранул,
 ФХ — фібрили хроматину.

(2) характерні лише для каріоплазми, а саме ДНК-полімераза, ДНК-лігаза (з'єднує фрагменти ДНК), ендонуклеаза (викрує ділянки зіпсуті ДНК), ДНК-залежна-РНК-полімераза (синтезує РНК). Вважається, що в ядрах немає окисних ферментів (дегідрогеназ, цитохромоксидази, ферментів переносу електронів). Характер обміну в каріоплазмі досить своєрідний. У ній створюються умови для анаеробіозу, при яких хромосоми і функціонують.

Ядерце або нуклеоль (від. лат. *nucleolus*). В клітині звичайно буває 1-2, рідше більше ядерць. Під електронним мікроскопом ядерце має вигляд електроннощільної губки з товстими шнурами, що анастомозують між собою, і гранулами. Ядерце не має оболонки. За хімічним складом ядерце містить РНК і білок, зокрема багато кислих білків. Навколо ядерця знаходиться зона хроматину, який ототожнюють з хроматином ядерцевого організатора. Ферменти ядерця: нуклеозидфосфорилаза, НАД-синтетази ферменти, кисла фосфатаза.

Функції ядерця — синтез рРНК, утворення або складання субодиниць рибосом, можливо синтез тРНК.

2.4.2. Хроматин і хромосоми

Хроматин — матеріал хромосом, спіралізовані довголанцюгові нитки ДНК, зв'язані з деякою кількістю РНК, гістонів та інших основних білків. У хроматині виявляються елементарні хромосомні фібрили товщиною 20-25 нм, побудовані з тонших фібрил 10 нм товщини, які є ніщо інше як деспіралізовані хромосоми. Поряд з фібрилами виявляються гранули —

нуклеосоми, які містять по два витки ДНК, закручених навколо кору — структури, побудованої з восьми молекул пістону.

Крім того, в ядрі виявлені структури, які вважаються продуктом транскрипційної діяльності хроматину. Сюди відносяться перихроматинові фібрили, товщиною 3-5 нм і два види глобул; інтерхроматинові діаметром 21-25 нм та перихроматинові ~ 45 нм товщиною.

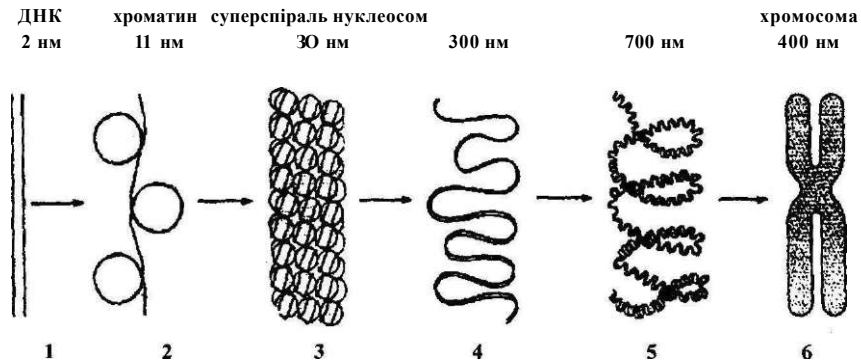
Загальна довжина молекул ДНК усіх хромосом в ядрі клітини людини складає понад 2 м, а в 5-ієріоді інтерфази—4 м. До цього часу залишаються недостатньо з'ясованими механізми, які оберігають ці нитки від переплутування. Очевидним є забезпечення компактного упакування молекул ДНК в малому об'ємі ядра і функціональний контроль активності генів, який спрямовується завдяки особливостям упакування хроматину в каріоплазму.

Хромосоми (від грец. *скготоз*—забарвлений і *зота*—тіло) — це основні функціональні ауторепродуктивні структури ядра, в яких концентрується ДНК і з якими зв'язана функція ядра. В інтерфазному ядрі хромосоми частинно деконденсовані і тому їх (сумарно) називають хроматином, зокрема, конденсований хроматин називають гетерохроматином, а деконденсований — еухроматином.

Хромосоми є дезоксирибонуклеопротесами (ДНП), тобто вони складаються з ДНК і білків, на які припадає 60-70 % від сухої маси хромосом. ДНК є біополімером, мономером якого — нуклеотиди — складаються з трьох компонентів: (1) *азотиста основа* (пуринова або піримідинова), (2) *вуглевод пентоза* (дезоксирибоза), (3) *фосфатна група*. (Детальніше про будову ДНК див. у розділі "Хімічна природа протоплазми", найбільш детальне вивчення нуклеїнових кислот передбачене в курсі біохімії та цитології").

Рівні організації хромосом. Під електронним мікроскопом в хромосомі виявляються елементарні хромосомні фібрили товщиною 20-25 нм, побудовані зі стрічки ДНК і білка. В хромосомах розрізняють різні рівні їх організації: (1) *нуклеосомний рівень* — це два витки ДНК, з'єднані чотирма молекулами гістонів з кожної сторони. Нуклеосому формують від 10 до 60 нуклеотидних пар, які разом з 8 молекулами гістонів складають утвір товщиною 10 нм, ДНК між двома нуклеосомами товщиною 2 нм має назву *яінкерної*. (2) *Нуклеомерний рівень*—більш конденсована ділянка хромосоми діаметром 20-25 нм, яка містить від 140 до 166 нуклеотидних пар. Дальша конденсація (компактизація) ДНП веде до утворення хромонем, або хромонемних фібрил. У такий спосіб досягається (3) *найвищий хромомерний*

і *хромосомний* рівень організації хромосом (остаточна їх конденсація). Кожна мітотична хромосома утворює бічні петлі, сформовані ділянкою ДНП довжиною близько 400 нм. Типова хромосома людини може містити до 400 таких петель (рис. 2.25).



Д Рис. 2. 25. Різні стадії конденсації ДНК при формуванні хромосом.

На схемі цифрами показана ширина проміжних структур, але деталі структури і співвідношення їх ширини дещо умовні. ДНК — подвійна стрічка ДНК, НС — нуклеосома, ЛДНК — лінкерна ДНК. 1 — подвійний ланцюг ДНК, 2 — нуклеосомний рівень, 3 — нуклеомерний рівень (упаковка в хроматиновій фібрилі), 4 — неконденсований хроматин, 5 — хромонемна фібрила (конденсований хроматин), 6 — метафазна хромосома.

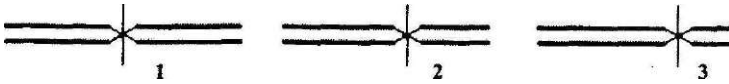
Морфологічна будова хромосом. Розглядаючи будову хромосоми, в першу чергу слід зауважити, що за масою розрізняють два типи хромосом: з-хромосоми, побудовані з однієї хромагиди, і сі-хромосоми, що мають у своєму складі 2 хроматиди. Після поділу клітини в дочірніх клітинах є 8-хромосоми, а в інтерфазі відбувається дуплікація (подвоєння) ДНК, хромосоми набувають подвійної маси, перетворюються в сі-хромосоми.

Морфологію хромосом прийнято описувати на прикладі метафазної хромосоми, коли вона найбільш конденсована і складається з двох хроматид (рис. 2.26). На хромосомі видно первинну перетяжку, на якій знаходиться центромера (кінетохор), від якої під час мітозу відростають мікротубули мітотичного веретена. Первинна перетяжка ділить хромосому на 2 плеча, які закінчуються теломерами. На деяких хромосомах є ще вторинна перетяжка, і такі хромосоми (їх у людини 5 пар) називаються організаторами ядерця, вони синтезують ядерця після мітотичного поділу клітин, під час якого ядерця зникають.

• Рис. 2.26. Хромосоми.

1 — хромосома в світловому мікроскопі, її схематичне зображення (2), 3 — хромосома при диференціальному забарвленні та її схематичне зображення (4), 5 — хромосома в скануючому електронному мікроскопі, 6 — хромосома в мегавольтному електронному мікроскопі.
ТМ — теломери, ЦМ — центромера, ПХ — плечі хромосом, ХТ — хроматида.

Типи хромосом. За розміщенням первинної перетяжки хромосоми ділять на: *метацентричні*, які мають однакові плечі, *субметацентричні* з одним плечем довшим, а другим — коротшим, та *ахроцентричні*, які мають одне плече дуже шотке (рис. 2.27). Окремі хромосоми мають супутники, або трабанти — невеличкі тільця. За стадіями мітозу хромосоми поділяють на: профазні, метафазні (це сі-хромосоми), анафазні і телофазні (з-хромосоми). Розрізняють також *соматичні* (в людини їх 22 пари) і *статеві* (1 пара) хромосоми. Останні в жінок однакові (XX хромосоми), у чоловіків — різні (XY хромосоми). Є ще так звані *політенні* (гігантські) хромосоми — в клітинах слинних залоз деяких комах, які мають до 200 хромонем. Хромосоми *типу лампових щіток* характерні тим, що в них чергуються конденсовані ділянки з деконденсованими петлями (в яйцеклітинах амфібій, рептилій).



- Рис. 2.27. Типи метафазних хромосом за розміщенням первинної перетяжки.
1 — метацентрична хромосома, 2 — субметацентрична, 3 — акроцентрична.

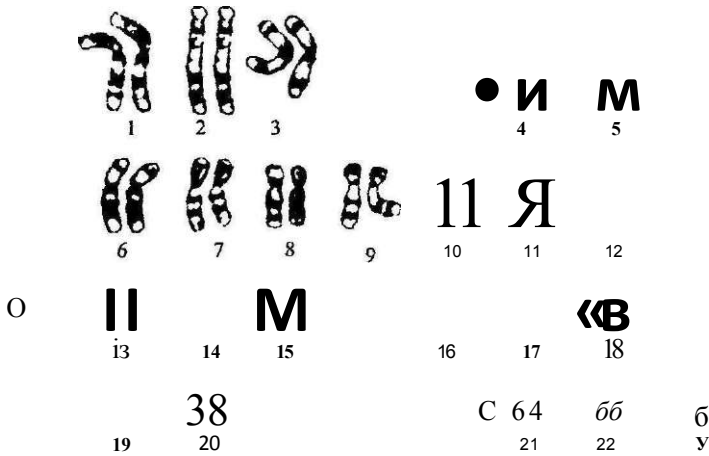
Розміри і кількість хромосом. Довжина хромосом коливається від 0,2 до 50 мкм, а діаметр від 0,2 до 3 мкм, у людини довжина хромосом в середньому 4-6 мкм. В різних видів кількість хромосом різна, в диплоїдному наборі людини є 46 хромосом, собаки — 22, щура — 42, дрозофіли — 8.

Хромосомні набори і зміни числа хромосом. В соматичних клітинах знаходяться *диплоїдні набори хромосом* (2п), коли кожна хромосома виступає в гомологічній парі. Поодинокі хромосоми формують *гаплоїдний набір* (п). *Поліплоїдія* — це кратне стосовно гаплоїдного набору число хромосом, наприклад, тетраплоїдний — 4п, гексаплоїдний (6п), пентаплоїдний (5п) набори.

Бувають патологічні зміни числа хромосом: *анеуплоїдія* — зміни числа хромосом на невелику кількість: 2п-1 (моносомик), 2п+1 (трисомик), 2п+2 (тетрасомик), 2п-2 (нулісомик) і т.д. *Міксоплоїдія* — це зміни кількості хромосом, коли в різних клітинах їх налічується різна кількість, наприклад, в людини до 200 хромосом (НеБа-клітини).

Каріотип — це група ознак (число, форма, розміри) набору хромосом певного виду (тварин чи рослин). Визначають каріотип шляхом отримання клітин в тканинних культурах при дії на них колхіцином, який руйнує мікротубули мітотичного веретена і хромосоми не діляться, а мають вигляд Х або циркуля. Після цього роблять роздавлений препарат клітини, фотографують хромосоми, вирізають їх і розміщують за величиною по низхідній, статеві—в кінці (рис. 2.28). *Ідіограма* — це схема каріотипу, його графічний запис.

Репродукція хромосом. В основі подвоєння маси хромосом лежить аутосинтез ДНК (реплікація). При реплікації ДНК подвійний її ланцюг розплітається і до кожної його половини приєднуються нуклеотиди за принципом комплементарного спарювання азотистих основ: аденін з'єднується з тиміном (А-Т), а гуанін з цитозином (Г-Ц) (рис.2.29). Таким чином в кожній молекулі ДНК після реплікації буде половина старої молекули і половина нової. Такий шлях реплікації називається *напівконсервативним*.



• Рис. 2.28. Каріотип здорової людини (чоловіка) при забарвленні видозміненою методикою Гімза, яка *показує* характер поперечної посмугованості, що дає можливість ідентифікувати кожну пару хромосом.

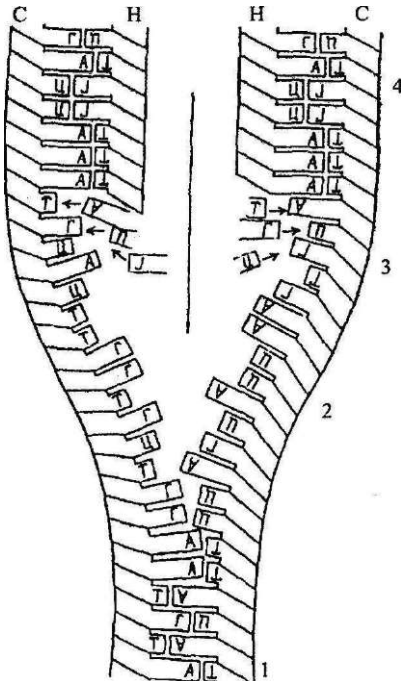


Рис. 2.29. Реплікація ДНК. Подвійний ланцюг ДНК (1) роз'єднується (2) (напрямок показує велика стрілка) і до нього підходять нуклеотиди, спаровуючись зі старими ланцюгами за принципом комплементарності (3). Так утворюються дві молекули ДНК (4), кожна з них містить одну половину — стару консервативну (С) і одну — новосформовану (Н). Від того назва — напівконсервативний шлях реплікації ДНК.

Коли так реплікувала ДНК, але утворені ланцюги розплітаються і сполучаються, тош половина однієї молекули з новою другою, а одна старої—з другою старої, то це буде *консервативний* шлях реплікації ДНК. Буває ще *дисперсний* шлях, коли чергуються ділянки по-різному реплікованої ДНК. Для синтезу ДНК потрібні ферменти: (1) ДНК-полімераза — синтезує фрагменти ДНК, (2) ДНК-лігаза—зшиває їх, (3) ендонуклеаза здійснює розриви в полінуклеотидному ланцюгу при необхідності заміни зіпсутої частини ДНК.

Функціонування хромосом. Хромосоми несуть генетичну інформацію про синтез білка, виконують головну "командну" роль у визначенні специфічності білка. Не можна забувати, що інформація про синтез білка закодована в ядрі, в ДНК, а синтез білка відбувається в цитоплазмі. Як же поступає інформація про синтез білка з ядра в цитоплазму? Вона передається через інформаційну РНК, синтезовану в ядрі на половині ДНК і передану через перові комплекси в каріолемі в цитоплазму (див. рис. 2.13).

РНК синтезується на деконденсованих ділянках ДНК — *еухроматинових районах*, де містяться активні гени (їх у клітині від 0,0001 до 0,001). Еухроматиновими районами називають ділянки ДНК, які деконденсуються в інтерфазі і конденсуються під час мітозу, *гетерохроматинові райони* не деконденсуються в інтерфазі. *Факультативний* гетерохроматин може деконденсуватися в інтерфазі, а *структурний* — залишається конденсованим весь життєвий цикл клітини. Одна з X-хромосом у жіночому наборі є постійно конденсованою і її виявляють у ядрі як *статевий хроматин*.

Для синтезу білка необхідні 3 види РНК: інформаційна (ІРНК), рибосомальна (рРНК) і транспортна (тРНК). Інформація про місце амінокислоти в поліпептидному ланцюгу закодована в триплетах нуклеотидів. Транспортна РНК знаходить відповідну амінокислоту, яка повинна бути активованою (аміноацил-тРНК). Специфічність білкової молекули, яка визначається певною послідовністю амінокислот в поліпептидному ланцюгу, детермінується структурою ДНК тієї генної ділянки, яка відповідає за синтез даного білка (це центральна догма молекулярної біології).

У генах закодована інформація про синтез білка. *Код* — це система символів для переведення однієї форми інформації в іншу. *Ген* — це ділянка ДНК-матриці, на якій будується одна молекула ІРНК, відповідальна за синтез одного поліпептида. *Геном* — це сукупність усіх одиниць інформації (генів), які містяться в клітині.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Ядро. 2. Інтерфазне (метаболічне) ядро. 3. Каріолема. 4. Перинуклеарний простір. 5. Поровий комплекс. 6. Каріоплазма. 7. Хроматин. 8. Ядерце. 9. Хромосома. 10. Хімічна організація хромосом. 11. Рівні організації хромосом. 12. Типи хромосом. 13. Хромосомні набори. 14. Каріотип. 15. Ідіограма. 16. Реплікація ДНК. 17. Функціонування хромосом.

2.5. ВІДТВОРЕННЯ КЛІТИН

Обов'язковою умовою існування біологічних систем є їх *репродукція* — відтворення. Відтворення на клітинному рівні здійснюється шляхом поділу клітин. Завдяки клітинному поділу забезпечується безперервність існування наступних поколінь клітин і цілих організмів, оскільки індивідуальне життя більшості клітин обмежене порівняно вузькими межами. Репродукція клітин у багатоклітинних організмів різко збільшує їх адаптивні можливості і створює необхідні передумови для прогресивної диференціації і спеціалізації тканинних систем в онто- і філогенезі.

Поділ клітин завжди починається з поділу ядра, за яким відбувається (але може не бути) поділ клітинного тіла (цитотомія). Більшість клітин потенційно здатні до поділу, деякі клітини можуть ділитися лише за певних умов.

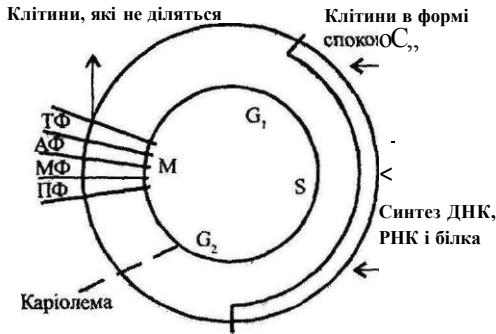
За здатністю до поділу розрізняють такі 3 категорії клітин:

- (1) — клітини, які втратили здатність до поділу (нейрони);
- (2) — гермінативні, камбіальні, або материнські — діляться постійно, з них стовбурові — плюрипотентні — дають різні клітини (мезенхімні), уніпотентні — один вид клітин (ентероцити);
- (3) — високоспеціалізовані клітини, які можуть ділитися після попередньої дедиференціації, наприклад, після видалення частини печінки при так званій регенеративній регенерації.

2.5.1. Клітинний цикл

Послідовність подій, що відбуваються між утворенням певної клітини та її поділом на дочірні, називається клітинним циклом, або життєвим циклом клітини. Клітинний цикл включає мітоз і інтерфазу (період між двома поділами). Інтерфаза має три періоди (рис. 2.31).

(1) *Постмітотичний* (пресинтетичний) — O_1 . В ньому нагромаджуються попередники синтезу (для синтезу нуклеїнових кислот — азотисті основи, пентози, фосфатні групи; для синтезу білків — амінокислоти).



4 Рис. 2.30. Стадії клітинного циклу. У клітинному циклі розрізняють стадію М — мітоз та інтерфазу, яка складається з постмітотичного, або пресинтетичного періоду (O₁), синтетичного(8) і постсинтетичного або премітотичного (O₂) періоду.

(2) Синтетичний період — 8, в якому відбувається реплікація ДНК (3-хромосоми переходять в й-хромосоми), синтез РНК і білка.

(3) Постсинтетичний, або премітотичний—O₁. В ньому нагромаджуються макроергічні сполуки, необхідні для забезпечення енергетики клітини.

Виділяють ще C₀-період, в якому клітина не готується до поділу, а лише синтезує білок.

Тривалість клітинного циклу тваринних клітин (в середньому):

постмітотичний (пресинтетичний) період, (O₁)—9,5 години; синтетичний період (8) — 7,5 годин; постсинтетичний (премітотичний) період (O₂) — від 0,5 до 1 год. Мітоз — 3 год: профаза—20-60 хв., метафаза—2-15 хв., анафаза — 2-14 хв., телофаза — 9-35 хв. У холоднокровних тварин і рослин тривалість фаз мітозу дещо більша.

2.5.2. Поділ клітин

Існують такі *види репродукції клітин*: мітоз, амітоз, мейоз і ендорепродукція. Біологічна роль мітозу полягає в точному розподілі генетичного матеріалу (ДНК) між дочірніми клітинами. Біологічна роль амітозу — це швидке поповнення клітинних популяцій у процесі репаративної регенерації. Мейоз приводить до редукції (зменшення) числа хромосом до гапліодного набору. Ендорепродукція — це відтворення (збільшення) генетичного матеріалу в межах одного ядра.

Мітоз. Основною формою репродукції клітин є мітоз — непрямий поділ. Мітоз проходить 4 стадії: профаза, метафаза, анафаза, телофаза (від грец. "pro" перед, до; "meia" — середня; "ana" — знов; "{ei}os" — кінець).

Профаза. В профазі хромосоми конденсуються, каріолема і ядерця зникають, спарені центріолі розходяться до полюсів клітини.

Метафаза характерна тим, що хромосоми спрямовуються до екватора клітини і формують екваторіальну (метафазну) пластинку. Від центріолей відходять мікротубули мітотичного веретена, а від центромер, що знаходяться на первинних перетяжках хромосом, відходять мікротубули назустріч центріольярним і таким чином формується веретено поділу.

Анафаза. Хромосоми діляться поздовж (на хроматиди) і у вигляді дочірніх хромосом (з-хромосом) відходять до полюсів. Рухаються з допомогою мікротубул мітотичного веретена.

Телофаза. Хромосоми досягають полюсів, частково деконденсуються, формуються каріолеми з цистерн ендоплазматичної сітки, з'являються *ядерця* (їх утворюють хромосоми — "організатори ядерця", що мають вторинні перетяжки).

Цитоптомія, або цитокінез — поділ цитоплазми на дві частини—дочірні клітини — відбувається по-різному в рослинних і тваринних клітинах. Посередині тваринної клітини утворюється перетяжка, яка врешті перешнуровує клітину на дві дочірні (рис.2.31). В рослинних клітинах проростає особлива пластинка — флагмопласт, що відділяє дочірні клітини.

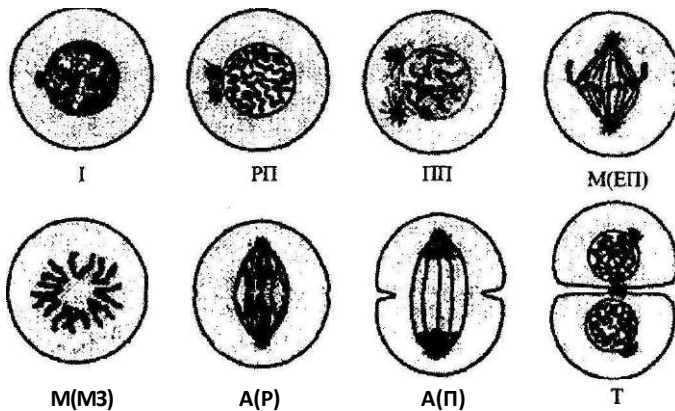


Рис. 2.31. Мітотичний поділ клітин.

I — інтерфаза, РП — рання профазя, ПП — пізня профазя, М (ЕП) — метафаза, вид збоку (екваторіальна пластинка), М (МЗ) — метафаза, вид з полюса (материнська зірка), А (Р) — анафаза (рання), А (П) — анафаза (пізня), Т — телофаза.

Типи мітозу. За результатами, до яких приводить поділ клітин, і наступної їх долі, розрізняють 3 типи мітозу:

(1) *стовбуровий*, внаслідок якого утворюється група однорідних клітин (ентероцити — епітеліальні клітини слизової кишки);

(2) *асиметричний*, при якому утворюються дві різні клітини (наприклад, при поділі зиготи жаби);

(3) *трансформативний* мітоз особливий тим, що обидві дочірні клітини зазнають необернених змін (епітелій шкіри).

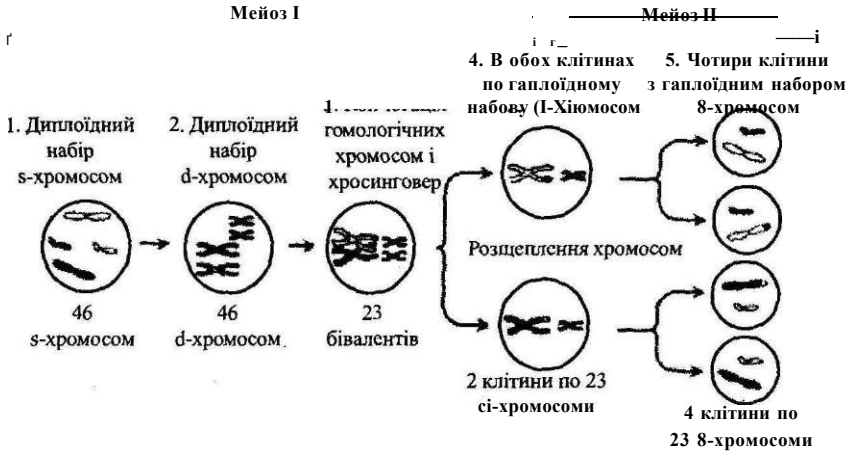
Амітоз (прямий поділ). При амітозі ядро ділиться на дві (або більше) частини, після чого ділиться цитоплазма. Деякі автори заперечують існування прямого поділу клітин, інші вважають його характерним для епітелію сечового міхура а також для репаративної регенерації органів (наприклад, печінки після часткової її резекції).

Ендорепродукція—утворення ядра зі збільшеним вмістом ДНК, служить для нарощування ДНК в ядрі без наступного його поділу. Є 2 види ендорепродукції: ендомітоз і політенія. При *ендомітозі* збільшується кількість хромосом у кратне число разів, що веде до поліплоїдії. При *політенії* кількість хромосом залишається такою ж, але збільшується маса кожної хромосоми, зростає кількість хромонем (стрічок дезоксирибонуклеопротейдів), що веде до утворення політенних (гігантських) хромосом. Політенні хромосоми спостерігаються в клітинах слинних залоз деяких комах. Служать для вивчення активних ділянок на хромосомах — пувів.

Мейоз — редукційний поділ, що веде до утворення клітин з гаплоїдним набором хромосом (із грецької *meiosis* — зменшення), поділ, при якому зменшується кількість хромосом до гаплоїдного набору, відбувається комбінування (рекомбінація) батьківських і материнських хромосом кросингвер — перехрещення хромосом, при якому здійснюється взаємний обмін між частинами хромонем і хромосом внаслідок розривів хроматид і поєднання кінців в іншому порядку.

Зазвичай мейоз описують на прикладі гаметогенезу (спермато- і овогенезу). Детальний опис гаметогенезу наводиться в розділі "Основи ембріології".

Мейоз включає два поділи та інтеркінез між ними. Перший поділ значно відрізняється від мітозу, другий не відрізняється за ходом, лише за набором хромосом, в нього вступає клітина з гаплоїдним числом хромосом (рис. 2.32). Інтеркінез між цими двома поділами характерний тим, що в ньому не відбувається реплікація ДНК (редуплікація хромосом).



А Рис.2.32. Схема мейозу (в репродуктивних органах).

Під час росту статеві клітина (1), яка мала диплоїдний набір 8-хромосом, після редуплікації отримала диплоїдний набір d-хромосом (2). Відтак гомологічні хромосоми кон'югують і утворюють біваленти (на схемі 3 показані біваленти і кросингвер). При першому поділі мейозу біваленти діляться і дочірні клітини (4) отримують по гаплоїдному набору сі-хромосом. Внаслідок другого поділу сі-хромосоми діляться, і клітинам (5) дістається по гаплоїдному набору 8-хромосом. Так з однієї незрілої статевої клітини при мейозі утворюється 4 зрілі статеві клітини.

При мейозі одна диплоїдна клітина (з 46 сі-хромосомами в людини) в результаті двох поділів (мейоз I і мейоз II) дає початок чотирьом гаплоїдним клітинам (в людини по 23 8-хромосоми).

Перший поділ мейозу — має такі ж стадії, як і мітоз, лише з позначкою X: профазі I, метафазі I, анафазі I, телофазі I.

Профаза I. Найважливішою відмінністю *профази* / від профазі при мітозі є кон'югація гомологічних хромосом з утворенням бівалентів. Кон'югація — це прикладання відповідних ділянок гомологічних хромосом у такий спосіб, що із 46 сі-хромосом в людини утворюється 23 біваленти. У профазі I виділяють такі 5 стадій: (1) *лептотена*, коли хромосоми мають вигляд тонких ниток; (2) *зиготена*, на якій гомологічні хромосоми розташовуються парами, кон'югуючи по довжині і утворюючи біваленти (тут хромосоми обмінюються генами); (3) *пахітена* — хромосоми потовщуються, в місцях контакту утворюються синаптонемні комплекси; (4) *диплотена*, характерна тим, що хромосоми відходять із бівалентів, зберігаючи зв'язок лише в місцях хіазм (перехресть), (5) *діакінез*, коли біваленти переміщуються в екваторіальну площину клітини.

Метафаза / характерна тим, що біваленти вишиковуються в екваторіальній площині і до них з кожної сторони підходять мікротубули мітотичного веретена, а від кожного бівалента в напрямку до полюсів спрямовуються центромерні мікротубули. В *анафазі I* від кожного бівалента відходять по цілій сі-хромосомі до полюсів. В *телофазі I* формуються два ядра дочірніх клітин, які містять в людини по 23 д-хромосоми.

Другий поділ мейозу по своїй суті не відрізняється від мітозу, лише має одну особливість: у поділ вступає клітина з 23 сі-хромосомами, тоді як при мітозі клітина, яка вступає у поділ, має 46 сі-хромосом. В результаті другого поділу мейозу кожна дочірня клітина отримує по 23 з-хромосоми.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Репродукція клітин. 2. Клітинний цикл. 3. Біологічна роль різних форм клітинної репродукції. 4. Мітоз, стадії мітозу. 5. Мейоз. 6. Перший, гетеротипний поділ мейозу. 7. Особливості інтеркінезу при мейозі. 8. Другий, гомеотипний поділ мейозу. 9. Ендорепродукція. 10. Види ендорепродукції.

2.6. ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ, СТАРІННЯ І СМЕРТЬ КЛІТИН

У процесі життєдіяльності клітина проходить ряд стадій. Життя певної клітини починається після поділу, коли вона здійснює процес диференціації — формування як системи. Спеціалізована клітина проходить стадію функціонування і вступає у період старіння, втрачає генетично запрограмовані потенції і життя її завершується смертю.

Тривалість життя клітини визначається складними взаємовідносинами процесів старіння і процесів, спрямованих на стабілізацію життєздатності клітини.

2.6.1. Диференціація клітин

Диференціація клітин. До цього часу ми вивчали клітину як якусь узагальнену, ніби зведену до спільного знаменника. Проте клітини в організмі різні. Процес, який веде до утворення різних клітин з початково однорідних, в цитології називається диференціацією клітин.

Диференціація є односпрямованим процесом, вона здійснюється від менш диференційованих клітин до більш диференційованих. Зовнішньо диференційовані клітини відрізняються в першу чергу масою (нарощуванням цитоплазми) і формою: кубічна і призматична (епітеліальні), клітини з відрост-

| 2.^6. Диференціація, старіння і смерть клітин

I ками (нервові), поява псевдоподій (лейкоцити крові). Високоспеціалізовані I іетитини характерні наявністю великої кількості органел, наприклад, ендоплаз- I Матичної сітки (печінкові клітини), мітохондрій (парієтальні клітини залоз шлунка), а також появою спеціальних органел: міофібрил у м'язових клітинах, E нейрофібрил — у нервових, війок — в епітелії повітроносних шляхів, джгут- тиків — у сперматозоїдах. У спеціалізованих клітинах наявні включення, наприклад, в яйцеклітинах — жовток, в адипоцитах — жирові включення, в секреторних — секреторні включення.

Клітини також можуть по-різному об'єднуватися і формувати співклітиння. Зливаючись між собою, клітини утворюють симпласти (м'язові волокна поперечносмугастої скелетної м'язової тканини), з'єднуючись цитоплаз- матичними містками, формують синцитій (гаметогонії).

2.6.2, Старіння клітини

Старіння клітини — закономірний необернений руйнівний процес вікових змін, який веде до зниження адаптивних можливостей клітини, збільшення можливості її смерті. Провідними механізмами старіння клітини є незворотні порушення в її молекулярно-генетичному апараті, зміни в системі передачі генетичної інформації, синтезі і репарації ДНК, синтезі РНК і білків. У разі старіння клітини настає руйнування лізосом, падіння числа мітохондрій, зміна властивостей плазмолемі та інших мембранних систем. Відзначається порушення іонного транспорту, дегідратація колоїдів прото- плазми, падіння реакції клітини на дію фізіологічно активних речовин.

2.6.3. Реакція клітин на зовнішні впливи

У процесі своєї життєдіяльності клітина зазнає функціональних та морфологічних змін як під впливом стимулюючих факторів, коли в клітині настають лише незначні функціональні зміни, так і більш глибоких під впливом пошкоджуючих агентів. Зовнішні фактори, впливаючи на клітину, можуть викликати в неї *зворотні зміни*, або, при сильній дії факторів ці зміни є *незворотними*, які порушують адапційні можливості клітини, що призводить до її загибелі. Нарешті, закономірні руйнівні процеси під час старіння, вичерпання життєвих ресурсів клітини можуть мати неминучий наслідок — смерть клітини.

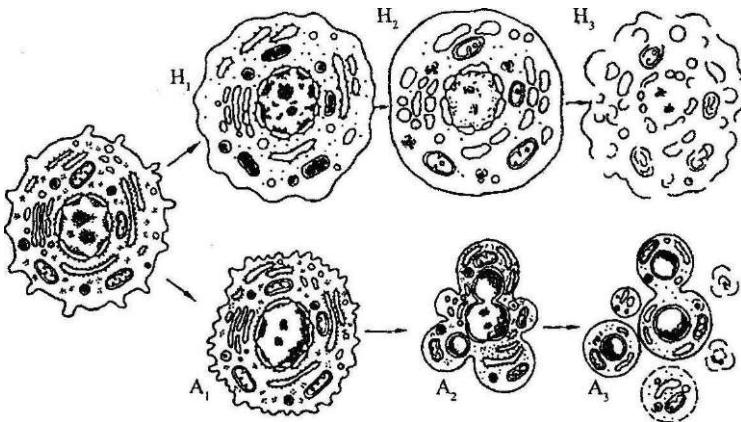
Різноманітні як фізичні, так і хімічні фактори під час зворотного пошкод- ження викликають у клітин неспецифічні зміни. В першу чергу жива клітина незалежно від природи фактора відповідає на його дію збільшенням здатності розсіювати світлові промені (виявляється в темнопільному мікроскопі), що

свідчить про збільшення розмірів частинок цитоплазми та їх кількості. Одним із проявів клітинної реакції на пошкодження є зміна здатності клітини зв'язувати різні барвники. Нормальні клітини, поглинаючи розчинені барвники з оточення, відкладають їх у цитоплазму у вигляді гранул. При пошкодженні клітина втрачає здатність до гранулоутворення, її ядро і цитоплазма забарвлюються дифузно. Якщо дія фактора припиняється, то в клітині відновлюється здатність до утворення гранул.

При більш глибоких пошкоджуючих впливах відзначається *деструкція* (від лат. *destructio* — руйнування) клітини, в першу чергу зміна конфігурації клітини: вона набуває кулястої форми, втрачає відростки і мікрроворсинки. Відтак на поверхні клітини з'являються патологічні поліморфні вирости і пухирці.

Ядро реагує на впливи пошкоджуючих факторів конденсацією хроматину. У разі загибелі клітини настає агрегація хроматину в згустки (каріопікноз), яка завершується або розпадом його на частини (каріорексис) або розчиненням (каріолісис). Ядерця звичайно зменшуються в розмірах, втрачають гранули, фрагментуються. Каріолема реагує на шкідливі впливи розширенням гтеринуклеарного простору (набряк), звивистістю своїх мембран.

На дію пошкоджуючих факторів особливо реагує клітинний органон — всі органели цитоплазми (рис. 2.33). В мітохондріях спочатку розширюється



А Рис. 2.33. Шляхи загибелі клітин.

Н — некроз: Н₁ — набряк цитоплазми, мітохондрій, розширення цистерн ендоплазматичної сітки, втрата рибосом, збільшення числа лізосом, конденсація і фрагментація хроматину; Н₂ — деструкція клітинних органел, каріорексис; Н₃ — каріолісис і аутоліз цитоплазми.

А — апоптоз: А₁ — маргінізація і мікрофрагментація хроматину, деформація клітини; А₂ — конденсація мембранних органел, їх фрагментація з утворенням кластерів; А₃ — розпад клітини на фрагменти, утворення апоптозних тіл і їх руйнування.

^міжмембранний простір і органели набувають кулястої форми, що може закінчитися розривом їх мембран. Ендоплазматична сітка втрачає рибосоми, піддається вакуолізації і розпаду на пухирці. Мішечки комплексу Гольджі фрагментуються, перетворюються у вакуолі. Особливо реагують лізосоми; в пошкоджених клітинах вони активуються, збільшується число аутофагосом, при продовженні дії фактора мембрани лізосом піддаються деструкції, гідролази лізосом руйнують саму клітину.

Морфологічні зміни супроводжуються функціональними порушеннями. Для більш глибокого пошкодження клітини характерні падіння процесів окиснювального фосфорилування (припинення синтезу АТФ і зростання використання кисню), активування процесів *протеолізу*.

2.6.4. Смерть клітин

Клітини не можуть жити вічно, вони закінчують свій життєвий шлях як внаслідок старіння, так і при дії пошкоджуючих факторів, порушень процесів диференціації; смерть клітин також може бути запрограмованою організмом.

Загибель клітин настає внаслідок дії різко виражених шкідливих факторів: перегрівання, переохолодження, нестачі кисню (гіпоксії), порушення кровопостачання (ішемії), дії отрут, хімічних факторів, механічної травми тощо. Така загибель клітин у результаті незворотного їх пошкодження носить назву *некрозу* (від грец. *некговіз* — змертвіння, вмирання). Продукти розпаду клітини потрапляють у міжклітинний простір і фагоцитуються лейкоцитами і макрофагами.

Апоптоз (від грец. *ароріотч* — опадання) — природна запрограмована смерть клітини, що регулюється внутрішньою програмою, яка запускається зовнішніми факторами. Розвиток апоптозу індукується кіперними генами, які забезпечують синтез речовин, здатних руйнувати клітини. Існують також "гени-рятувальники", здатні протидіяти розгортанню програми апоптозу. Зустрічається запрограмована смерть як в нормі в дорослого, так і в процесі ембріонального розвитку, а також при патології. При апоптозі в першу чергу настає втрата міжклітинних з'єднань. Відтак під впливом активованої ендонуклеази відбувається мікрофрагментація хроматину і його переміщення під каріолему. Цитоплазма конденсується, а мембранні органели розпадаються з утворенням кластерів. Під кінець апоптозу настає фрагментація ядра і відшнуровуються ділянки цитоплазми. Таким чином утворюються *апоптозні тіла*. Окремі з них можуть поглинатися сусідніми клітинами, інші — підлягають фагоцитозу.

Особливою формою патологічних процесів є *порушення диференціації* клітин, вихід їх з-під регуляторних впливів. Тоді клітина практично необмежена в поділах і володіє певною автономністю. Розростання таких клітин, які втратили здатність до регуляторних впливів організму, називають *пухлинним ростом*, або новоутворами, оскільки цей термін відбиває утворення і ріст в організмі нових (аномальних) клітин.

Розрізняють "доброякісні" і "злроякісні" пухлини. Перші з них характеризуються відносно меншими здатностями клітин до нестримного росту, тоді як другі відзначаються більшою проліферативною спроможністю, тому їх називають ще раковими клітинами, а їх розростання—раковим ростом. Одні дослідники вважають, що в процесі злроякісного переродження клітина втрачає певні фактори (наприклад, гени-регулятори), необхідні для диференціації, інші вчені дотримуються думки, що ці фактори не втрачені, а блоковані речовинами або онкогенними (від грец. *онкоз* — маса, об'єм і *^енеаізі* — породження) вірусами, що містяться в клітинах у прихованому вигляді протягом багатьох поколінь. Найбільше прихильників має гіпотеза про те, що генетичними змінами, відповідальними за новоутворення, є експресія індукцибельних генів, що збуджують чи посилюють генетичні зміни в клітині.

Грунтуючись на знаннях морфологічної клітини, можна стверджувати, що її життя не переносить грубих патологічних втручань. Патологія клітини виникає під дією шкідливих факторів, які навіть здатні провокувати зміни в її генетичному апараті. Засобами забезпечення нормального функціонування клітин і організму в цілому є уникання несприятливих факторів впливу оточуючого середовища.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Диференціація клітин.
2. Реакція клітин на зовнішні впливи.
3. Реакція ядра на вплив шкідливих агентів.
4. Каріопікноз.
5. Каріорексис.
6. Каріолізіс.
7. Деструкція клітини.
8. Деструкція органел.
9. Некроз клітини.
10. Апоптоз.
11. Пухлинний ріст.
12. Онкогенез.

Розділ 3. ОСНОВИ ЕМБРІОЛОГІЇ

Розмноження — здатність відтворювати нове покоління особин того ж виду — притаманне всім організмам і є однією з основних властивостей живого. Завдяки розмноженню досягається безперервність і наступність життя і за сприятливих умов — збільшення загальної чисельності виду. В процесі розмноження здійснюється передача генетичного матеріалу від батьківського покоління до наступного.

Розрізняють два основні типи розмноження — безстатеве і статеве, кожне з яких має свої переваги і недоліки. *Безстатеве розмноження* відбувається без участі чоловічих і жіночих гамет з утворенням ідентичних нащадків, а одним джерелом генетичної мінливості служать випадкові мутації. Безстатеве розмноження організмів здійснюється шляхом поділу, брунькування, фрагментації та споруутворення. Такий спосіб розмноження характерний для нижчих організмів, зокрема, одноклітинних, гідр, червів

Статеве розмноження відбувається за участю статевих клітин — яйцеклітин і сперматозоїдів, коли їх злиття—запліднення—дає початок розвитку нового організму. При статевому розмноженні змішуються гени двох різних особин — відбувається генетична рекомбінація. Така генетична мінливість вигідна для виду, оскільки вона сприяє природному відборі, процесові видоутворення.

Особливою формою статевого розмноження є *партеногенез* — процес розвитку організму з незаплідненої яйцеклітини. Існує природний партеногенез, наприклад, у бджіл, ос, мурах, а також штучний партеногенез, при якому яйцеклітину активізують до дроблення і розвитку з неї особин шляхом дії на незапліднену яйцеклітину кислот (концентрованої сірчаної), механічно (потиранням щіточкою), зміною температури.

Із розмноженням тісно поєднаний процес індивідуального розвитку організмів (*онтогенез*), яким займається ембріологія. В процесі онтогенезу розрізняють три періоди: *передембріональний* (прогенез), який являє собою розвиток статевих клітин (гаметогенез); *ембріональний* період (від запліднення до народження), у нижчих тварин до моменту, коли організм

стане схожим на дорослий або може самостійно жити; *постембріональний*, у вищих хребетних *постнатальний* — розвиток після народження. Постнатальне життя продовжується від народження індивіда до його смерті.

3.1. СТАТЕВА СИСТЕМА І РОЗВИТОК СТАТЕВИХ КЛІТИН

Значення статевої системи полягає в забезпеченні розмноження організму, тобто репродуктивної функції, що здійснюється шляхом утворення статевих клітин — яйцеклітин і сперматозоїдів. Одночасно статеві залози виконують ендокринну функцію—виробляють статеві гормони (естрогени і прогестерон в жіночому організмі, андрогени — в чоловічому), які впливають на забезпечення можливості розмноження. Особливістю жіночої статевої системи є періодичність її функціонування, тоді як чоловіча статеві функція здійснюється безперервно, починаючи з досягнення статевої зрілості до старечої зів'ялості.

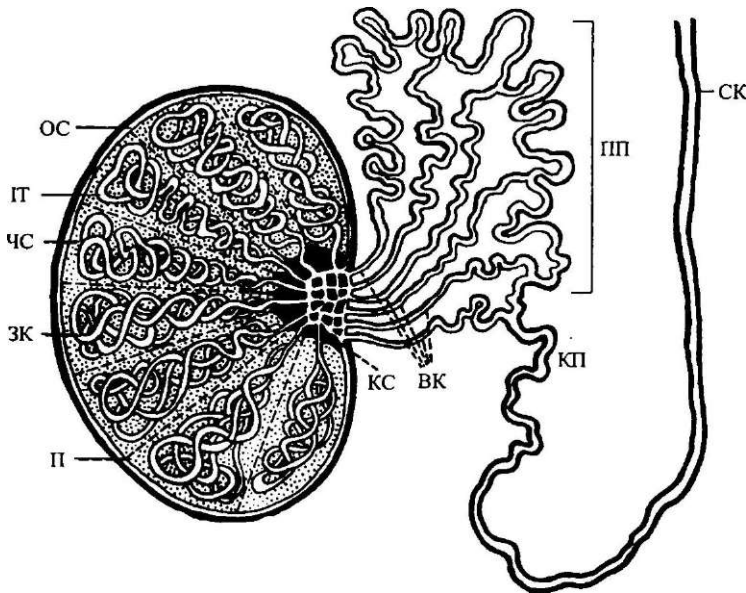
3.1.1. Загальна характеристика чоловічої та жіночої статевої системи

Передембріональний період розвитку тваринних організмів (прогенез) відбувається в статевих залозах (гонадах). Чоловічі статеві клітини — сперматозоїди — розвиваються в чоловічих статевих залозах — сім'яниках (яєчках), а жіночі — яйцеклітини (яйця) — в жіночих статевих залозах — яєчниках. В статевих залозах, крім генеративної функції, здійснюється ще й ендокринна функція — утворення статевих гормонів, які регулюють гаметогенез та інші статеві функції. Крім цього, в розмноженні беруть участь також інші органи статевої системи, які виконують важливі функції як у процесі утворення статевих клітин, так і в ембріональному розвитку: в жіночому організмі яйцепроводи і матка, в чоловічому — сечостатевий канал, статевий член і допоміжні статеві залози (сім'яні пухирці і передміхурова залоза, або простата).

Чоловіча статеві система включає чоловічі статеві залози — сім'яники, сім'яносні шляхи та додаткові органи чоловічої статевої системи.

Сім'яник — овальний орган, вкритий оболонкою і розділений сполучнотканинними перегородками на часточки (по 250-300 в кожному сім'янику), в яких знаходяться 1-4 *звивисті каналці*, довжиною від 70 до 80 мм кожен і діаметром 150-250 мкм. Сім'яні каналці починаються сліпо на периферії сім'яника, другим кінцем переходять у прямі, а останні, з'єд-

нуючись у сітку, віддають 10-15 *виносних каналців*, що впадають у *протоку придатка* сім'яника. Стінка звивистого каналця має два основні шари: внутрішній — зі сперматогенних клітин і зовнішній — представлений сполучнотканинною оболонкою. Між ними міститься базальна мембрана (рис.3.1).



А Рис.3.1 .Схема будови сім'яника (сім'яник з придатком на поздовжньому перерізі).

ОС — оболонка сім'яника, П — перегородки, ЧС — часточка сім'яника, ЗК — звивисті сім'яні каналці, КС — каналці сім'яникової сітки, ВК — виносні каналці, ПП — протоки придатка, КП — канал придатка, СК — сім'яносний канал, ІТ — інтерстиціальна тканина.

В покручених каналцях знаходяться дві основні популяції клітин — *підтримувальні* (суспендоцити, або клітини Сертолі) і *сперматогенні клітини**, що знаходяться на різних стадіях розвитку. В стінці каналця, починаючи

* Раніше шар цих клітин називали сперматогенним епітелієм, але епітелій не є джерелом статевих клітин.

від периферії і до його просвіту, можна виділити зони: (1) розмноження чоловічих статевих клітин, де містяться напівстовбурові клітини і мітотично діляться сперматогонії; (2) зона росту, де відбувається ріст сперматоцитів; далі йде (3) зона дозрівання, в якій здійснюються два поділи мейозу, що приводить до утворення сперматид з гаплоїдним набором хромосом (3-хромосоми) і (4) зона формування — утворення зі сперматид сперматозоїдів — зрілих чоловічих статевих клітин, які знаходяться навколо просвіту звивистого каналця.

У підтримуючих клітинах добре розвинені органели, мікротубули, мікрофіламенти, трофічні включення. Між сусідніми суспендоцитами знаходяться зони щільних контактів, на їх бічних поверхнях утворені бухтоподібні впинання, в яких розміщуються незрілі чоловічі статеві клітини на різних стадіях диференціації.

Функції суспендоцитів: (1) створення мікросередовища для статевих клітин під час їх диференціації; (2) ізоляція статевих клітин від токсичних речовин і різних антигенів, захист від розвитку імунних реакцій; (3) фагоцитоз дегенеруючих статевих клітин та їх лізис за допомогою свого лізоєомального апарата; (4) синтез андрогензв'язуючого білка, який транспортує чоловічий статевий гормон до сперматид; (5) продукція фактора, який впливає на інтенсивність розвитку статевих клітин, і фактора, що гальмує секрецію фолікулінстимулюючого гормона аденогіпофізом.

В сполучнотканинному шарі звивистого каналця сім'яника містяться міоїдні клітини, які своїм скороченням сприяють виведенню сперматозоїдів у прямі каналці. З прямих каналців чоловічі статеві клітини потрапляють в сім'яникову сітку, а відтак у канал придатка сім'яника, де ці клітини зберігаються певний час. Під час статевого акту сперматозоїди разом із секретом додаткових статевих залоз через сечостатевий канал виводяться в жіночі статеві шляхи.

3.1.3. Жіноча статева система

Жіноча статева система виконує *генеративну функцію*, тобто утворює статеві клітини, продукує статеві гормони, а також забезпечує внутрішньоутробний розвиток плоду і секрецію молока. До жіночої статевої системи належать: яєчники (жіночі статеві залози, або гонади), яйцепроводи (маткові труби), матка, піхва і зовнішні статеві органи (рис. 3.2).

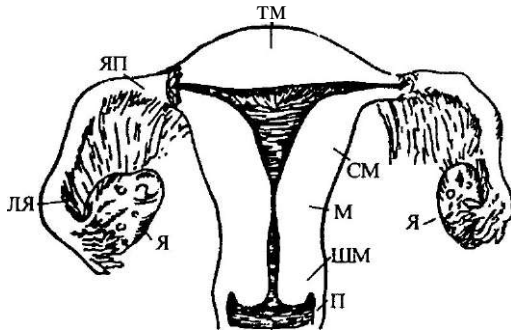
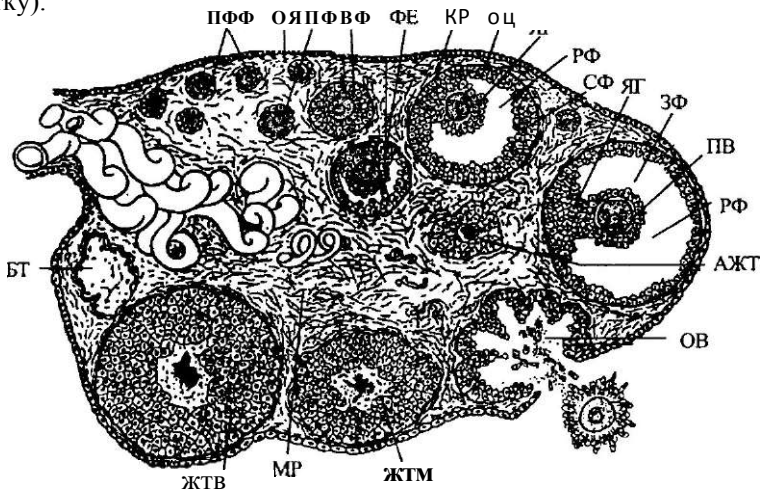


Рис. 3.2. Схема жіночої статевих системи.

Я — яєчник; ЯП — яйцепровід (маткова труба); ЛЯ — лійка яйцепроводу; М — матка; ТМ — тіло матки, СМ — стінка матки, ШМ — шийка матки, П — піхва.

Яєчник — це жіноча статеві залоза, в якій розвиваються жіночі статеві клітини (яйцеклітини) і утворюються жіночі статеві гормони (естрогени і прогестерон). Яєчник—парний орган овальної форми, оточений оболонкою, під якою знаходиться кіркова речовина, а глибше — мозкова речовина (рис.3.3). *Кіркова речовина* складається з паренхіми і сполучнотканинної стромы, в якій є інтерстиційні клітини, що продукують жіночі статеві гормони. Паренхіма містить фолікули на різних стадіях розвитку і атрезії (припинення розвитку).



А Рис.3.3. Яєчник (жіноча гонада) (схема).

ОЯ — оболонка яєчника, КР — кіркова речовина, МР — мозкова речовина, ПФФ — примордіальні фолікули; ОЦ — овоцити, ФЕ — фолікулярний епітелій; ПФ — первинний фолікул; ВФ — вторинний фолікул; ЗФ — зрілий фолікул (граафів пухирець); СФ — стінка фолікула, ЯГ — яйцесносний горбок, ПВ — променистий вінець, РФ — рідина фолікула; ОВ — овуляція, ЖТМ — жовте тіло менструальне, АЖТ — атретичне жовте тіло. ЖТВ — жовте тіло вагітності, БТ — біле тіло.

Фолікулами (від *nam./oīīscūm* — мішечок) називають утвори з незрілими жіночими статевими клітинами, оточеними фолікулярним епітелієм. Статева клітина може знаходитися на різних стадіях розвитку і відповідно росте фолікул, збільшується в розмірах.

Примордіальний фолікул (від лат. *primogēnium* — початок) діаметром 50 мкм, розташований в зовнішніх шарах яєчника, містить овоцит I порядку, який знаходиться на стадії диплотени профазі першого поділу мейозу. Оточений цей овоцит одним шаром плоских фолікулярних клітин.

Первинний фолікул дещо більший від примордіального. Жіноча статеві клітина в ньому знаходиться на стадії *диктіотени* — стадії спокою після завершення профазі. Епітелій, що вкриває цю статеву клітину, має кубічну форму і розміщений в один шар.

Примордіальні та первинні фолікули утворюються в період ембріонального розвитку, тоді як під час статевого дозрівання починають розвиватися вторинні фолікули.

Вторинний фолікул (антральний) містить овоцит, який вже не збільшується, хоч сам фолікул росте за рахунок розмноження фолікулярних клітин, які його оточують, і нагромадження в його порожнині (антрум) фолікулярної рідини, що містить жіночі статеві гормони — естрогени. Ріст окремих фолікулів відбувається з настанням статевої зрілості. В процесі росту фолікул збільшується в розмірах і в ньому нагромаджується більше фолікулярної рідини.

Зрілий фолікул (третинний, пухирчастий) являє собою пухирець, який досягає своїх максимальних розмірів і містить овоцит I порядку 220-230 мкм у діаметрі. *Оболонка* такого фолікула має зовнішній сполучнотканинний шар (тека фолікула) і внутрішній — епітеліальний (зернистий шар). На яйценосному горбику, що складається також з клітин фолікулярного епітелію, знаходиться *овоцит*, оточений блискучою зоною і променистим вінцем, сформованим фолікулярними клітинами. Дальше збільшення об'єму пухирця, переповненого фолікулярною рідиною, приводить до розтягання і стоншення його оболонки з наступним її розривом і випаданням овоцига, процесу, який *носите*, назву *овуляції*. Залишки зрілого фолікула (теки і зернистого шару) формують тимчасову додаткову ендокринну залозу — *жовте тіло*.

Яйцепровід, або маткова труба (труба Фаллопія) — парний трубчастий орган жіночої статевої системи. Один кінець його впадає в матку, а другий, розширений, у вигляді лійки, відкривається в очервинну порожнину біля поверхні яєчника. Стінка яйцепроводу утворена трьома оболонками:

слизовою, м'язовою і серозною. Вистелена *слизова оболонка* одношаровим призматичним війчастим епітелієм, який містить секреторні клітини. *М'язова оболонка* побудована з гладких м'язових клітин, розміщених у два шари з різним напрямком проходження клітин. Рух війок епітелію і скорочення гладких м'язів стінки яйцепроводу забезпечують переміщення статевих клітин і зародка вздовж яйцепроводу.

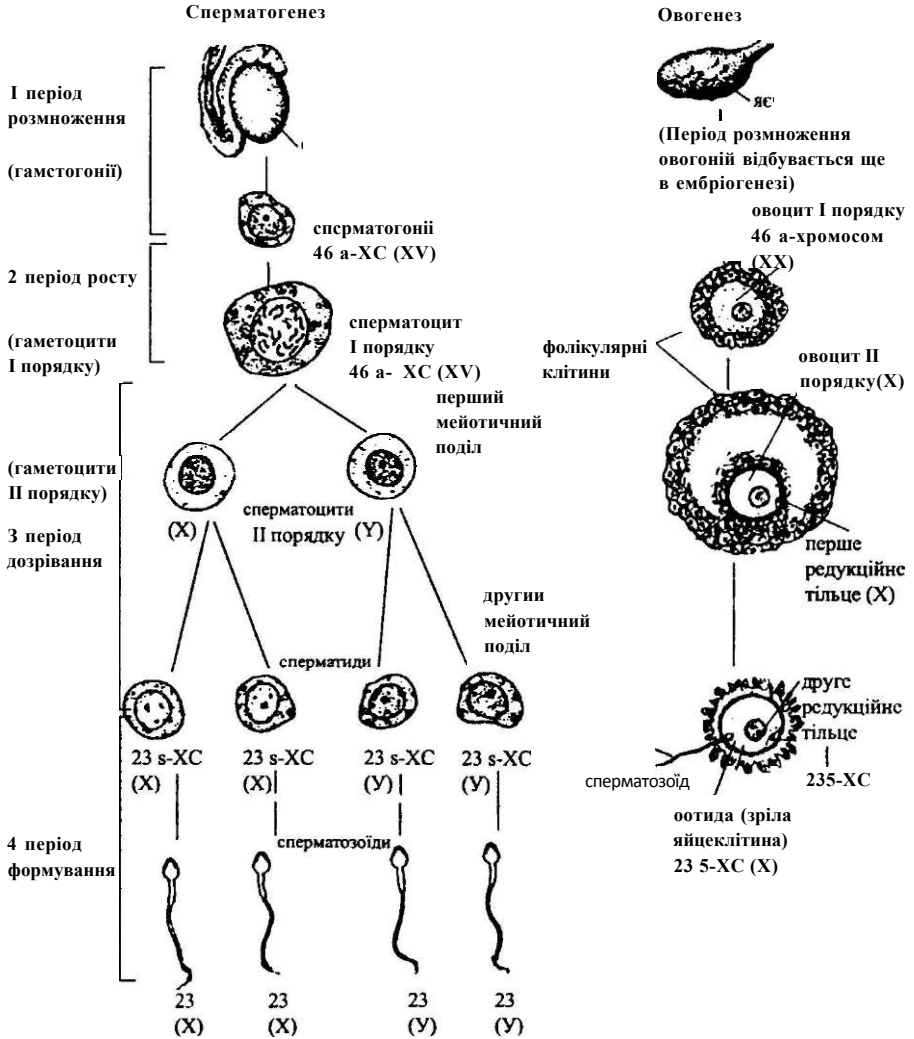
Функції маткових труб: транспорт статевих клітин (яйцеклітин і сперматозоїдів) до місця запліднення, створення середовища, сприятливого для запліднення, забезпечення умов для розвитку зародка на ранніх його стадіях і транспорт зародка до порожнини матки.

Матка в людини — непарний порожнистий орган грушоподібної форми, призначений для виношування плоду. В розширену частину матки (дно матки) з обох сторін впадають два яйцепроводи, а звужена частина — шийка матки — відкривається в піхву. Стінка матки складається з трьох шарів. Внутрішній шар — слизова оболонка, або *ендометрій* (від грец. *encio* — всередині і *meiga* — матка) включає поверхневу пластинку, вистелену війчастим і секреторним епітелієм, і глибоку базальну, сполучнотканинну, яка містить маткові залози, або крипти. Середній шар стінки матки — м'язова оболонка, або *міометрій* (від грец. *тух, тюз* — м'яз і *meiga* — матка) утворений гладкими м'язовими клітинами, що формують три з різнонаправлені пласти. Зовнішній шар матки — *периметрій* (від грец. *регі* — навколо і *meiga* — матка) представлений серозною оболонкою, яка вкриває верхню частину матки.

Гаметогенез

Процес утворення чоловічих статевих клітин — сперматозоїдів — називається *сперматогенезом* і відбувається в чоловічих статевих залозах — сім'яниках, зокрема в їх звивистих канальцях. Розвиток жіночих статевих клітин — яйцеклітин — здійснюється в жіночих статевих залозах — яєчниках і носить назву *овогенез*. У гаметогенезі виділяють певну стадійність (рис. 3.4). Овогенез проходить такі стадії: розмноження, росту і дозрівання статевих клітин, а в сперматогенезі виділяють ще окрему четверту стадію — формування чоловічих статевих клітин. Під час гаметогенезу, на стадії дозрівання, відбувається два поділи *мейозу*, в результаті яких утворюються статеві клітини з *гаплоїдним набором хромосом* (в людини — 23 з-хромосоми). В чоловіків на стадії формування зріла статеві клітина набуває остаточної форми — сперматозоїда з головкою і хвостом. Формування жіночої статевої клітини —

ооцити — відбувається одночасно з ростом та дозріванням і полягає в нагромадженні жовтка і утворенні оболонки яйцеклітини.



А Рис. 3.4. Схеми гематогенезу (спермато-і овогенезу) в людини. XC - хромосома.

Сперматогенез. Початковою фазою сперматогенезу є розмноження сперматогоній, яке відбувається на периферії звивистого каналця сім'яника біля його базальної мембрани. Там знаходиться два види *сперматогоній* (дві субпопуляції). Одна з них — це клітини, які мають сильніше конденсований хроматин, фарбуються більш інтенсивно, вони довго живуть і є резервними стовбуровими клітинами. Другу популяцію складають світлі клітини, що швидко обновлюються і вважаються напівстовбуровими.

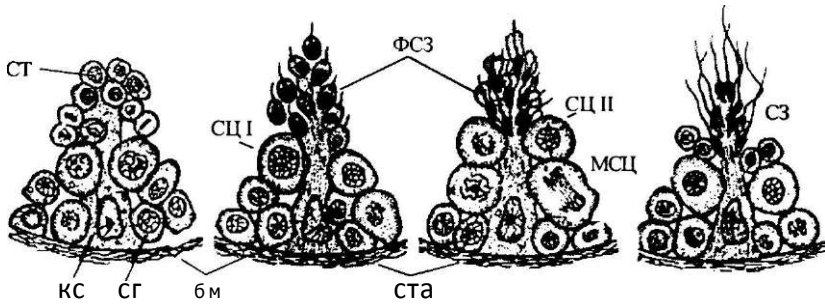
Здатні до диференціації сперматогонії перестають ділитися і вступають у період росту: збільшуються в розмірах і перетворюються в *сперматоцити першого порядку*. Змістившись в адлюменальну частину звивистого сім'яного каналця над сперматогоніями, сперматоцити I порядку починають ділитися мейозом (редукційним поділом)*.

Між двома послідовними мейотичними поділами відзначається інтеркінез, короткий період, під час якого не реплікує ДНК, на відміну від інтерфази при мітозі. У людини внаслідок першого поділу дозрівання (мейозу) клітина (сперматоцит I порядку) з 46 <i>x</i>-хромосомами ділиться на дві клітини (сперматоцити II порядку), кожна з яких зразу ж вступає в другий поділ мейозу і ділиться на дві. В результаті зріла клітина (*сперматиди*) людини отримає 23 з-хромосоми.

Отже, два поділи мейозу супроводжуються *редукцією числа хромосом*. При цьому з кожної однієї вихідної клітини (сперматоцита I порядку) утворюється 4 похідні генетично різні клітини. Такі клітини (сперматиди) вважаються зрілими (хоч ще не сформованими), бо кожна з них має гаплоїдний набір хромосом. Після цього настає період формування, під час якого чоловіча статеві клітина набуває остаточної форми — сперматозоїда — клітини з головкою і хвостом. *Процес формування* сперматозоїда (сперміогенез) відбувається на вершинах клітин Сертолі. При цьому ядро сперматиди поступово переміщується під плазмолему, комплекс Гольджі утворює акропласт, з якого формується акросома, центріолі переміщується в шийку, від дистальної центріолі відростає осьова нитка хвоста сперматозоїда (рис 3.5). Весь процес сперматогенезу в людини продовжується близько 75 діб.

Необхідно зауважити, що в людини і деяких свійських тварин неможливо побачити на одному зрізі покрученого каналця всі стадії сперматогенезу, оскільки цей процес відбувається у вигляді так званих сперматогенетичних хвиль, коли в окремих відділах каналців проходять різні ступені диференціації чоловічих статевих клітин.

* Поетапний опис мейозу приводиться в розділі "Основи цитології", детальніше процес мейозу розглядається в курсі "Цитологія".



- Рис.3.5. Схематичне зображення розвитку сперматозоїдів у звивистих каналцях (показані фрагменти каналців).

БМ — базальна мембрана, КС — клітини Сертолі (суєстоцити), СГ — сперматогонії; СЦ I — сперматоцити I порядку, МСЦ — сперматоцит I порядку, що ділиться; СЦ II — сперматоцит II порядку; СТ — сперматида; ФСЗ — формування сперматозоїдів; СЗ — сперматозоїди; СТП — сполучнотканинні прошарки.

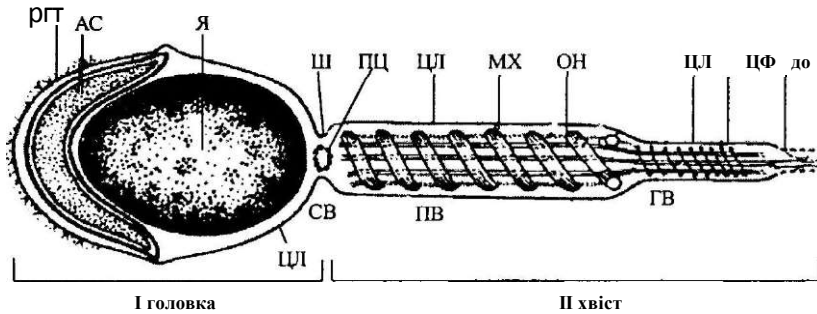
Біологічне значення мейозу. В організмах, які розмножуються статевим способом, внаслідок мейозу утворюються дочірні клітини з гаплоїдним числом хромосом. Під час запліднення гаплоїдні ядра статевих клітин зливаються і утворюють зиготу, яка містить властиве для певного виду число хромосом. Отже, мейоз і запліднення є взаємокомпенсаторними процесами, які забезпечують постійність числа хромосом у безперервному ряді поколінь.

На відміну від мітозу, мейоз у гетерозиготних організмів приводить до виникнення статевих клітин з різною генетичною інформацією. Поведінка хромосом у мейозі, зокрема належний розподіл їх і *кросинговер*, має глибокі генетичні й еволюційні наслідки. Завдяки мейозу і заплідненню природній популяції диплоїдних організмів складається з генетично різних особин.

Процес мейозу знаходиться під генетичним контролем і разом з тим залежить від умов. У різних організмів виявлені *мутації генів*, які супроводжуються блокуванням початку мейозу, злипанням хромосом, порушенням їх кон'югації і розходження тощо. Мутагенні фактори викликають структурні зміни хромосом і генів, приводять до неправильного розходження хромосом, виникнення нередукованих ядер і ядер із зміненим каріотипом. Структурні зміни хромосом успадковуються і передаються зиготі.

Сперматозоїд (від грец. *хрепта*, *арегтаіох* — сім'я, *зооп* — жива істота і *еісіоз* — вигляд) виконує три основні функції: (1) — передає майбутньому організмові батьківські гени; (2) забезпечує зустріч з яйцеклітиною і проникнення в неї; (3) вносить у яйцеклітину центросому, необхідну для поділу заплідненої яйцеклітини. Тому сперматозоїд містить ядро, центросому і зв'язаний з нею апарат руху, мітохондрії, видозмінений комплекс Гольджі, що має ферменти, здатні деполімеризувати оболонку яйцеклітини при заплідненні.

Будова сперматозоїда. У багатьох навіть віддалених видів сперматозоїди побудовані за одним планом. Складається сперматозоїд з головки і хвоста (рис.3.6). В *головці сперматозоїда* знаходиться ядро з гаплоїдним набором хромосом: в людини 22 аутосоми і 1 статевий хромосома (гоносома), чоловіча або жіноча. Відповідно до присутності в ядрі X- або Y-хромосоми, сперматозоїди поділяються на два різновиди: ті, що несуть X-хромосому, при злитті з яйцеклітиною дають початок організмові жіночої статі; сперматозоїди — носії Y-хромосоми при з'єднанні з яйцеклітиною започатковують чоловічий організм.



А Рис.3.6. Ультраструктура сперматозоїда (схема).

I — головка: ЦЛ — центріоль, АС — акросома, РГТ — рецептор глікозилтрансферази, Я — ядро; II — хвіст: СВ — сполучний відділ, ПВ — проміжний відділ, ГВ — головний відділ, ДВ — дистальний відділ; ПЦ — проксимальна центріоль, МХ — мітохондрії, ОН — осьова нитка з мікротубулами, ЦФ — циркулярні фібрили.

На передній частині головки сперматозоїда знаходиться акросома — видозмінена частина комплексу Гольджі з трипсиноподібними ферментами і гіалуронідазою. У *хвості сперматозоїда* виділяють шийку, в якій знаходяться центріолі, проміжний відділ з осовою ниткою і мітохондріями,

головний відділ хвоста, що містить осьову нитку, оточену мембраною, і, нарешті, кінцевий відділ хвоста, в якому втрачається правильність розміщення структур. Осьова нитка сперматозоїда побудована з дев'яти дублетів мікротубул і двох окремих мікротубул в центрі, за формулою $(9 \times 2) + 2$, причому кожна мікротубула А в дублеті має 13 протофіламентів, а В — 10 таких волоконць. Наявні в проміжному відділі мітохондрії, макроергічні сполуки і глікоген відповідальні за енергетику руху сперматозоїда, а саме його переміщення здійснюється завдяки асиметричним зміподібним рухам хвоста, які забезпечують проходження сперматозоїда зі швидкістю до 50 мкм/с. Рухаються сперматозоїди завдяки здатності їх до хемо- і реотаксису.

Овогенез. Відзначаються певні відмінності в проходженні процесів гаметогенезу в ході розвитку чоловічих і жіночих гамет, що в узагальненому вигляді показано в таблиці 3.1. Процес овогенезу відрізняється від сперматогенезу в першу чергу тим, що в ньому можна чітко виділити лише три періоди: розмноження, ріст і дозрівання. *Стадія розмноження* завершується ще в ембріональному періоді, і новонароджена дівчинка має в обох яєчниках близько одного-двох мільйонів незрілих статевих клітин — овогоній. Частина цих клітин гине, розсмоктується і в семирічному віці в яєчниках нараховується близько 300 000 - 400 000 овоцитів, які проходять період дозрівання шляхом мейотичного поділу. Друга частина клітин на стадії легготени залишається до настання статевого дозрівання. Овогонія перетворюється в *овоцит I порядку* після того, як вона закінчує період розмноження і вступає в стадію малого росту. На стадії великого росту в овоциті I порядку активно синтезується рРНК, ІРНК і білок, нагромаджуються жовткові включення.

Незрілі жіночі статеві клітини залишаються на стадії овоцита I порядку до настання статевої зрілості і тоді лише переходять у наступну стадію. Розвиток овоцита продовжується протягом всього репродукційного періоду. Отже, *ріст овоцитів* у яєчниках жінки і перехід у *стадію дозрівання*, продовжується протягом всього відтворного періоду і зазвичай закінчується на 45-50-му році життя (при настанні клімаксу, або менопаузи).

Тут слід зауважити, що у профазі першого поділу мейозу в овоцитах деяких тварин (риб, земноводних, птахів, ссавців) нагромаджується певна кількість жовтка, хромосоми декондесуються і набувають вигляду "лампових щіток" В них активізуються процеси синтезу РНК і білка. Цей процес є найдовшим протягом профазі першого поділу мейозу.

Таблиця 3.1

Порівняльна характеристика гаметогенезу (спермато- і овогенезу)
(у квадратних дужках приведені назви статевих клітин)

	Гаметогенез	
Періоди	<i>Сперматогенез і форми, що утворюються [Гоноцити]</i>	<i>Овогенез і форми, що утворюються [Гоноцити]</i>
1. Розмноження	Відбувається в статевозрілому віці [Сперматогонії]	Відбувається у внутрішньо-утробному періоді [Овогонії, або оогонії]
2. Ріст	Наступає за періодом розмноження [Сперматоцити I порядку]	Підрозділяється на: а) малий ріст б) великий ріст [Овоцити I порядку]
3. Дозрівання	Поділ сперматоцитів рівномірний [Сперматиди]	Поділ овоцитів нерівномірний [Яйцеклітина (ооцида) і редуційні тільця генетично однорідні (X)]
4. Формування	Перебудова сперматид у сперматозоїди (сперміогенез) [Сперматозоїди — генетично різні (X або Y)]	Відсутній

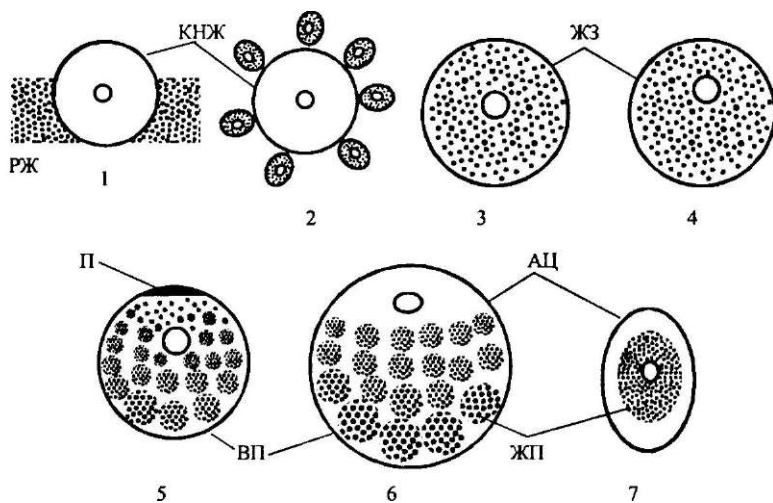
Типи яйцеклітин, Яйцеклітини різних видів тварин відрізняються між собою в першу чергу за розмірами, що пов'язано з кількістю жовтка, а це залежить від особливостей розвитку організму. Так тварини, які розвиваються

на суші з яйця (наприклад, птахи), мають велику кількість жовтка, а яйцеклітини тварин, розвиток яких проходить в материнському організмі (наприклад, плацентарні ссавці), потребують незначної кількості жовтка в яйцеклітинах, бо поживні, пластичні матеріали отримують з материнського організму

За кількістю жовтка в цитоплазмі розрізняють такі *типи яйцеклітин*.

(1) *алецитальні* — безжовткові (яйцеклітини паразитичних червів);
 (2) *оліголецитальні* — бідні жовтком (яйцеклітини ланцетника і плацентарних ссавців); (3) *мезолецитальні* — з середньою кількістю жовтка (амфібії);
 (4) *полілецитальні* яйцеклітини — містять багато жовтка (яйця птахів).

За іншою класифікацією, яка враховує не лише кількість, а й *цитотопографію жовтка* і розміри жовткових включень в цитоплазмі, яйцеклітини поділяють на такі типи (рис. 3.7, табл. 3.2):



А Рис. 3.7. Типи яйцеклітин.

1-2 — алецитальні (два різновиди); 3 — первинно ізолецитальні; 4 — вторинно ізолецитальні; 5 — помірно телolecитальні; 6 — різко телolecитальні; 7 — центролецитальні.

РЖ — жовток у вигляді рідини, КНЖ — клітини — носії жовтка, ЖЗ — жовткові зерна, ЖП — жовткові пластинки, П — пігмент на анімальному полюсі, ВП — вегетативний полюс, АЦ — активна ділянка цитоплазми (вільна від жовтка).

Типи яйцеклітин

Таблиця 3.2



(1) *Алецитальні*—яйцеклітини без жовтка (паразитичних червів). Жовток в такого типу яйцеклітин знаходиться поряд — у вигляді рідини, в якому плаває яйцеклітина, або в клітинах — носіях жовтка.

(2) *Ізолецитальні (гомолецитальні)* яйцеклітини містять малу кількість жовтка, рівномірно розподіленого по цитоплазмі у вигляді включень (жовткових зерен). Серед таких яйцеклітин розрізняють *первинно ізолецитальні*, такі як у ланцетника, і *вторинно ізолецитальні*—у плацентарних ссавців. Останні відрізняються дещо ексцентрично розміщеним ядром.

(3) *Телолецитальні* яйцеклітини характерні тим, що в них жовток розміщений нерівномірно: полюс, в якому більше зосереджений жовток, називають вегетативним, протилежний — з меншим вмістом жовтка, є анімальним полюсом. Серед таких яйцеклітин виділяють два підтипи: *помірно телолецитальні* яйцеклітини, наприклад, в амфібій, в яких жовток виступає у вигляді зерен і пластинок, та *різко телолецитальні*, до яких відносять яйцеклітини птахів. В останніх жовткові пластинки розміщені більш конденсовано і займають більшу частину цитоплазми клітини, весь вегетативний полюс і центральну частину, тоді як на анімальному полюсі залишається мала, вільна від жовтка частина цитоплазми, яку називають *активною ділянкою цитоплазми*. Ядро в таких яйцеклітинах знаходиться в активній цитоплазмі.

(4) *Центролецитальні* яйцеклітини мають конденсований жовток, який займає центральну частину цитоплазми навколо ядра. Такий тип яйцеклітин властивий деяким комахам.

Оболонки яйцеклітин. Яйцеклітини характерні тим, що вони можуть бути вкриті декількома оболонками. Розрізняють: первинну, вторинну і третинну оболонки. Первинна оболонка називається жовтковою (вітеліноюю) і утворюється самою яйцеклітиною. Вторинна оболонка утворена клітинами яєчника. Третинна оболонка звичайно формується після запліднення, наприклад, у птахів після виходу яйцеклітини з яєчника, і утворюється за рахунок секрету клітин яйцепроводу.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Чоловіча статева система.
2. Жіноча статева система.
3. Ембріологія.
4. Ембріон.
5. Періодика індивідуального розвитку.
6. Прогенез.
7. Гаметогенез.
8. Статеві залози.
9. Сперматогенез.
10. Стадії сперматогенезу.
11. Сперматогонії.
12. Сперматоцит I порядку.
13. Сперматоцит II порядку.
14. Сперматиди.
15. Сперматозоїд.
16. Стадія розмноження.
17. Стадія росту.
18. Стадія дозрівання.
19. Мейоз.
20. Стадія формування.
21. Будова сперматозоїда.
22. Особливості овогенезу.
23. Типи яйцеклітин.
24. Оболонки яйцеклітин.

3.2. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ ТВАРИН

Ембріональний розвиток починається із запліднення і закінчується, коли організм стає схожим на дорослий (у птахів — вилупленням з яйця, у людини — народженням). В ембріогенезі виділяють 4 періоди: (1) — запліднення з утворенням зиготи; (2) — дроблення з формуванням бластули; (3) — гастрюляція, яка проходить у два етапи: (а) з утворенням дволісткового зародка — гаструли, і (б) з виникненням трилісткового зародка — пізньої гаструли (нейрули); (4) — гісто- і органогенез — утворення тканин і органів.

3.2.1. Осіменіння і запліднення

Осіменінням називають зближення гамет у тваринних організмів, яке передує заплідненню. Осіменінню сприяють наближене в часі дозрівання і виведення гамет особинами чоловічої та жіночої статі. Залежно від того, чи зустріч сперматозоїдів з яйцеклітиною відбувається в зовнішньому середовищі, чи в жіночих статевих шляхах, розрізняють зовнішнє і внутрішнє осіменіння. *Зовнішнє осіменіння* властиве більшості тварин, які проживають і розмножуються у воді, а саме: морські безхребетні, а також безчерепні, круглороті, більшість риб, безхвості земноводні. Зустрічі гамет сприяє утворення гормонів, які посилюють рух сперматозоїдів і продовжують період їх рухливості.

Внутрішнє осіменіння притаманне деякими водним і переважній більшості наземних тварин, зокрема, плоским та круглим червам, багатьом членистоногим, молюскам, більшості хребетних (деяким риbam — наприклад, акулородібним, птахам, рептиліям, ссавцям). Цей спосіб осіменіння вимагає узгодженої дії самця і самки, що обумовлено будовою і функціями їх статевих органів і складними формами поведінки, які забезпечують цю узгодженість. Когіулятивними органами самця сперма (сперматозоїди в рідині) вводиться в статеві шляхи самки, далі переміщується завдяки м'язовим скороченням стінок статевих органів, поки не досягне ампули яйцепроводу. Сюди ж потрапляють і виділені з яєчника (овульовані) яйцеклітини.

Існує також складний *проміжний спосіб осіменіння*, який можна розглядати як еволюційний етап переходу від зовнішнього до внутрішнього типу. Він притаманний багатьом нижчим членистоногим, що живуть у ґрунті, а також хвостатим земноводним. Наприклад, самець саламандри виводить мішечок зі сперматозоїдами в рідині (сперматофор) у зовнішнє середовище, на субстрат, після чого самка поміщає його в свою клоаку, де сперматозоїди звільнюються від оболонки і запліднюють яйцеклітину.

Гермафродитизм характеризується наявністю чоловічих і жіночих статевих органів у однієї і тої самої особини, властивий деяким земноводним, п'явкам, павукоподібним, ракоподібним. Хоч при природному гермафродитизмі в однієї особини утворюються і яйцеклітини і сперматозоїди, проте самоосіменіння в неї відбувається рідко, частіше один організм продукує переважно один вид статевих клітин, або функціонує поперемінно, послідовно виступаючи в ролі то однієї, то іншої статі. У більшості гермафродитних видів існують механізми, що перешкоджають самозаплідненню, а тим самим тісному імбридингу.

Запліднення — процес злиття чоловічої та жіночої статевих клітин, у результаті якого відновлюється диплоїдний набір хромосом, характерний для даного виду тварин, і виникає якісно нова клітина — зигота (одноклітинний зародок).

Зигота (від грец. *συζωα* — з'єднувати) — запліднена яйцеклітина, одноклітинний зародок, що має диплоїдний набір хромосом, з яких одна половина материнського, а друга—батьківського походження. Зигота, активована клітина, здатна до подальшого перетворення в багатоклітинний зародок.

Слід відзначити, що запліднення в різних видів тварин має свої особливості, проте можна вивести *загальні закономірності* цього процесу, спільні для всіх тварин, а саме: контакт і пізнання чоловічої та жіночої гамет, злиття гамет і генетичного матеріалу з його рекомбінацією, активування зиготи до розвитку з неї ембріона. Доцільно розглядати процес запліднення на прикладі ссавців.

Розрізняють дві основні фази процесу запліднення: (1) дистантна взаємодія і зближення гамет, (2) контактна взаємодія з активуванням яйцеклітини і входження сперматозоїда в неї з наступним злиттям — сингамія.

Дистантна взаємодія забезпечується сукупністю хімічних факторів — гамонів, що продукуються статевими клітинами. Яйцеклітини виділяють пептиди, які сприяють притяганню сперматозоїдів. У результаті контакту сперматозоїдів із секретом маткових залоз і епітелію, який вистеляє статеві шляхи жінки, здійснюється *капацитація* — набуття сперматозоїдами здатності до наступного злиття з яйцеклітиною. У процесі капацитації, разом із втратою сперматозоїдом акросомальної шапочки, з його акросоми виділяються глікопротеїни і підвищується активність сперматозоїдів у напрямку яйцеклітини.

Дослідженнями виявлено, що процес запліднення регулюється біологічно активними речовинами. Зокрема, яйцеклітина виділяє *гіногамони*, серед них гіногамон I активізує рух сперматозоїдів, а гіногамон II викликає їх

аглотинацію (склеювання). Сперматозоїд виробляє *андрогамони* — антагоністи речовин, які продукує яйцеклітина. З них андрогамон I пригнічує рух сперматозоїдів, тоді як андрогамон II, комплементарно взаємодіючи з гіногамоном II, забезпечує склеювання сперматозоїдів.

Друга фаза запліднення — контактна взаємодія сперматозоїдів з оболонками яйцеклітини. Овоцит оточений сперматозоїдами, які своїми хвостами крутять його, і в той же час акросоми сперматозоїдів викидають трипсоноподібні ферменти і гіалуронідазу, здатні розчиняти контакти між фолікулярними клітинами зернистої зони овоцита. Це явище називається *денудациєю* (оголенням) овоцита.

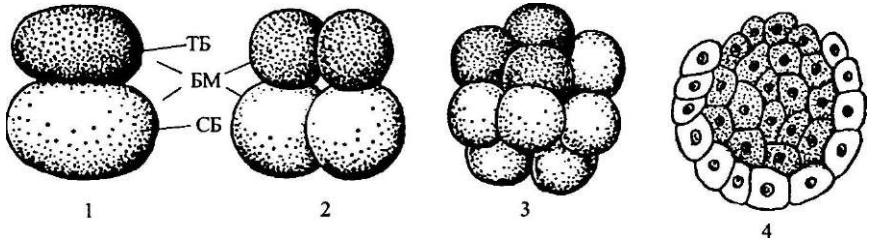
Під впливом глікопротеїнів блискучої зони овоцита сперматозоїд прикріплюється до яйцеклітини. В ділянці контакту між обома статевими клітинами їх плазмолемі зливаються, наступає *плазмогамія*. Після плазмогамії сперматозоїд *пенетрує* (проникає) в яйцеклітину. Блискуча зона яйцеклітини виявляється в контакті з акросомальними ферментами, які руйнують цю зону, головка і проміжна частина сперматозоїда входять у перивітеліновий простір, розміщений між блискучою оболонкою і плазмолемою овоцита. Відтак унаслідок взаємодії кортикальних гранул з глікокаліксом плазмолемі яйцеклітини наступає *кортикальна реакція* — утворення ущільненої непроникливої для решти сперматозоїдів оболонки запліднення, яка запобігає поліспермії.

Після проникнення сперматозоїда завершується другий поділ дозрівання, в результаті якого з овоцита II порядку утворюється зріла яйцеклітина і одне полярне тільце. Ядро сперматозоїда округляється і перетворюється в *чоловічий пронуклеус*, а ядро яйцеклітини — в *жіночий пронуклеус*. Обидва пронуклеуси наближаються один до одного, каріолеми їх руйнуються, а хромосоми їх об'єднуються, наступає *каріогамія*. При взаємодії чоловічого і жіночого пронуклеусів формується спільна метафазна пластинка зиготи, у якій відновлюється диплоїдний набір хромосом (у людини 46).

На стадії зиготи відбувається перерозподіл цитоплазматичного матеріалу (ооплазматична сегрегація) і формування *презюмтичних зон* (від лат. *presumptio* — вірогідність, ймовірність) — розвиток ділянок цитоплазми зиготи, з яких ймовірно розвиватимуться відповідні зародкові листки, а відтак і частини організму зародка.

3.2.2 Дроблення і бластогенез

Дроблення — це багаторазовий поділ зиготи, в результаті якого утворюється багатоклітинний організм, на перших порах — це однолистковий зародок — *бластула*. Клітини, які виникають в результаті дроблення, називаються *бластомерами* (рис. 3.8).



• Рис.3.8. Схема послідовності (1-4) дроблення зародка ссавця.

БМ — бластомери, ТБ — темний бластомер, СВ — світлий бластомер. 4 - морула.

Типи дроблення. Дроблення буває повним, або голобластичним, коли ділиться на бластомери вся зигота, і неповним, або меробластичним, коли частина зиготи залишається неподробленою, наприклад, в полілецитальних яйцеклітинах (табл. 3.3). *Повне рівномірне* дроблення характерне для алецитальних та ізолецитальних яйцеклітин, коли бластомери майже однакові за розмірами (ланцетник). *Повний нерівномірний* тип дроблення властивий помірно телolecитальним яйцеклітинам, в яких жовток розміщений нерівномірно в цитоплазмі клітини (ооплазмі) (амфібії). *Неповним дробленням* називають таке дроблення, при якому ділиться на бластомери лише активна, вільна від жовтка частина ооплазми, а заповнена жовтком ділянка залишається неподіленою. Неповне дроблення може бути *дископодібним* (дискоїдальним) в різко телolecитальних яйцеклітинах, де ооплазма дробиться лише на анімальному полюсі (птахи). При *неповному поверхневому* типі дроблення на бластомери поділяється лише периферійна частина зиготи. Такий тип дроблення характерний для центролецитальних яйцеклітин.

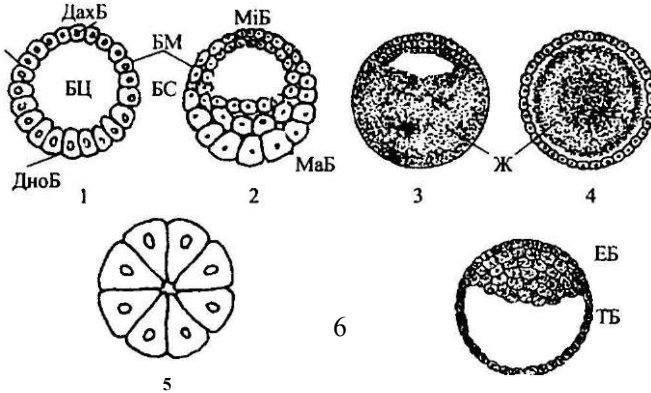
Бластула (від грец. *Blastos* — зачаток, зародок), або зародковий пухирець — зародок багатоклітинних тварин у період бластуляції, побудований з бластомерів, з формуванням якого завершується дроблення зиготи. Бластула має своєю стінкою бластомери. Порожнина бластули називається *бластоцель*, верхня частина — *дах бластули*, нижня — *дно*, між ними — *бічні стінки* бластули.

Схема типів дроблення і види бластул

Дроблення

повне (голобластичне)		неповне (меробластичне)			
Л					
рівномірне синхронне	асинхронне	нерівномірне	дискоїдальне	поверхнєве	
целобластула (ланцетник)		бластоциста (ссавці, лнздина)	амфібластула (амфібії)	дискобластула (птахи, акулові)	перибластула (комахи)

Види бластул. Залежно від способу дроблення, який в свою чергу залежить від типу яйцеклітин, утворюються різні види бластул. Розрізняють такі види бластул (рис. 3.9):



А. Рис. 3.9. Види бластул.

1 — целобластула, 2 — амфібластула, 3 — дискобластула, 4 — перибластула, 5 — стеробластула, 6 — ішакула, 7 — бластоциста; БД — бластодерма, БМ — бластомери, БЦ — бластоцель, ДахБ — дах бластули, ДноБ — дно бластули, БС — бічні стінки бластули, МіБ — мікробластомери (мікромери), МаБ — макробластомери (макромери), ТБ — трофобласт, ЕБ — ембріобласт, Ж — жовток (исподроблений).

(1) *Целобластула* (в ланцетника) характеризується одношаровою бластодермою з бластомерами приблизно однакових розмірів і великим бластоцелем.

(2) *Амфібластула* має бластодерму з кількома шарами бластомерів, неоднакових за розмірами, з яких у ділянці даху бластули вони дрібніші (мікробластомери, мікромери), а в дні — більші (макробластомери, макромери). Бластоцель малий, зміщений до даху бластули (характерна для амфібій).

(3) *Дискобластула* відрізняється від інших видів бластул тим, що бластодерма займає місце над неподробленим жовтком. Утворюється внаслідок неповного дископодібного дроблення в різко телолецитальних яйцеклітинах (у птахів).

(4) *Перибластула* має в центрі неподілений жовток, навколо якого знаходиться бластодерма. Така бластула виникає при неповному поверхневому дробленні в центрolecитальних яйцеклітинах (деяких комах).

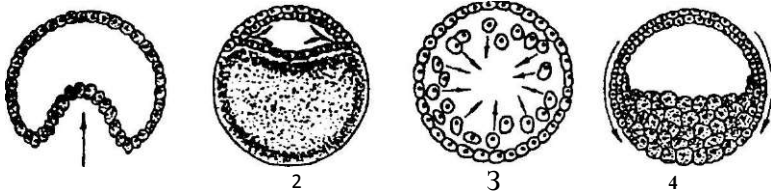
(5) *Стеробластула* характеризується великими бластомерами і малим бластоцелем (в деяких комах).

(6) *Плакула* являє собою двошарову пластинку, яка плаває на воді (в малощетинкових червів).

(7) *Бластоциста* має два види бластомерів: *трофобласт*, який складає стінку бластули, і невелике скупчення бластомерів, що знаходиться під прикриттям трофобласта — *ембріобласт*, або зародковий вузлик (у ссавців). Цей зародок відрізняється від бластул інших тварин тим, що стінка бластоцисти не бере участі в побудові тіла зародка.

3.2.3. Гастрюляція і утворення осьового комплексу зачатків

Гастрюляція — утворення зародкових листків — відбувається по-різному. На перших порах під час гастрюляції виникає зародок з двома зародковими листками: зовнішнім — ектодермою і внутрішнім — ентодермою. Існує 4 способи гастрюляції (рис. 3.10).



• Рис. 3.10. Схематичне зображення способів ранньої гастрюляції. 1 — інвагінація, 2 — делямінація, 3 — іміграція, 4 — епіболія. Стрілки показують продовження процесу гастрюляції.

(1) *Інвагінація* (впинання), коли дно бластули поступово вгинається в бік її даху, при цьому зменшується бластоцель, а збільшується гастроцель. Такий шлях гастрюляції характерний для голкошкірих і нижчих хордових (ланцетника). Внутрішній пласт бластомерів, який утворився з дна бластули, дає початок ентодермі, а зовнішній, утворений з даху бластули, — ектодермі.

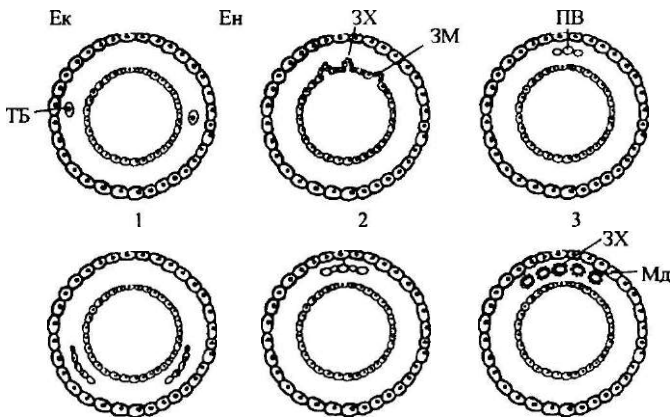
(2) *Делямінація* (розшарування) полягає в поділі бластомерів по тангенційній борозні, паралельній зовнішній поверхні бластули. Тоді зовнішні бластомери дають ектодерму, а внутрішні — ентодерму (наприклад, у птахів).

(3) *Іміграція* (вселення) полягає у вселенні бластомерів з бластодерми в порожнину бластули (бластоцель), посиленому їх дробленні і формуванні ентодерми, тоді як колишня бластодерма перетворюється в ектодерму (спостерігається в губок, кишковопорожнинних).

(4) *Епіболія* (обростання) характеризується тим, що бластомери, дроблячись, покривають суцільним шаром клітини бластодерми і в такий спосіб формують ектодерму (спостерігається в амфібій).

Більш детально процеси гастрюляції описані в розвитку відповідних представників.

Способи утворення мезодерми. Другий етап гастрюляції (*нейруляція*) зводиться до утворення вторинного зародкового листка — мезодерми, хорди і нервової трубки. Мезодерма може утворюватися трьома способами (рис. 3.11).



А Рис. 3.11. Схематичне зображення способів утворення мезодерми.

1 — телобластичний, 2 — ентоцельний, 3 — ектодермальний.

I — початкові стадії, II — подальші стадії утворення мезодерми, Ек — ектодерма,

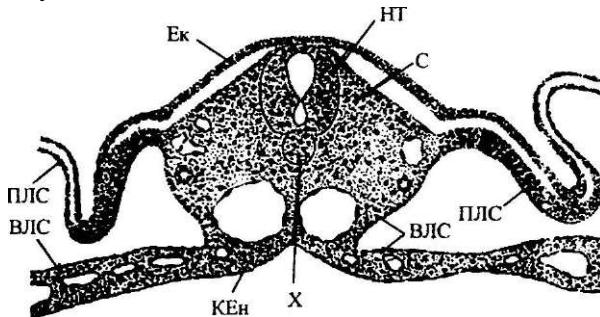
Ен — ентодерма, Мд — мезодерма, ТБ — телобласт, ЗМ — зачаток мезодерми, ЗХ — зачаток хорди, ПВ — первинний (гензснівський) вузлик.

(1) Телоблястичний спосіб утворення мезодерми полягає в тому, що між екто- і ентодермою в кінці тіла зародка з'являються два великі бластомери — *телобласти*, які, інтенсивно розвиваючись, формують мезодерму (спостерігається в черв'як, моллюсків, членистоногих).

(2) *Ентероцельний* спосіб відзначається тим, що мезодерма таких зародків утворюється з *ентодерми*, з якої в бік ектодерми випинаються 3 вигини, які проростають між цими зародковими листками, відтак відшнуровуються і середній непарний дає хорду, а 2 бічні випинання — мезодерму (спосіб характерний для вторинноротих — голкошкірих, ланцетника).

(3) *Ектодермальний* спосіб утворення мезодерми починається з того, що на дорзальній поверхні зародка вздовж його тіла з'являється тяж клітин — *первинна смужка*, що закінчується *первинним вузликом*. В дальшому від цього утвору між екто- і ентодермою проростає 5 тяжів, середній з яких дає початок хорді, а бічні — мезодермі (спостерігається в хребетних).

Утворення нервової трубки. Нервова трубка розвивається з ектодерми та індукується хордомезодермою. Над хордою з ектодерми формується спочатку *нервова пластинка*, яка дещо заглиблюється і утворює нервовий ривчак, який заокруглюється, краї його з обох сторін змикаються і таким чином відшнуровується *нервова трубка*. Так завершується формування *нейрули*, або *пізньої гастрული*, яка має три зародкові листки — ектодерму, ентодерму і мезодерму та осьовий комплекс зачатків (осьові органи) (рис. 3.12). На цей час мезодерма диференціюється на соміти, сегментні ніжки (нефротомі) і листки спланхнотомі (парієтальний і вісцеральний). Соміти в свою чергу підрозділяються на латеральну частину — дерматом, медіальну — склеротом і вентральну — містом.



А Рис.3.12. Схема нейрули зародка курки.

Ек — ектодерма, НТ — нервова трубка, Х — хорда, С — соміти, ВЛС — вісцеральний листок спланхнотомі, ПЛС — парієтальний листок спланхнотомі, КЕн — кишкова ентодерма.

Соміти і сегментні ніжки є посеgmentованими частинами мезодерми, тоді як спланхнотами—суцільні для грудної порожнини, для черевної порожнини і серцевої сорочки.

Останній, четвертий період ембріонального розвитку — це утворення тканин і органів з ембріональних зачатків. В процесі ембріонального розвитку настає диференціація тканин, тобто утворення різних клітин і тканин з початково однорідних.

З *ектодерми* розвивається епідерміс шкіри та його похідні (волосся, нігті, залози шкіри), епітелій передцвер'я рота, емаль і кутикула зуба, вистілка піхви. З *ектодерми* також виникає епітелій трахеї, бронхів, легень, стравоходу. Нервова трубка і гангліозна пластинка, які виникли з *ектодерми*, дають нервову тканину (нейрони і нейроглию).

Ентодерма дає епітеліальні тканини слизової оболонки шлунка і кишечника та епітелій травних залоз (шлунка, кишечника, печінки, підшлункової залози).

Соміти мезодерми диференціюються на дерматом, що дає сполучнотканинну основу шкіри, склеротом, з якого утворюються хрящі і кістки, і міотом з похідними — поперечно-посмугованою скелетною м'язовою тканиною. *Сегментні ніжки* (нефротом) дають початок епітелію нирок, статевих залоз та епітеліальної висилки придатків статевих залоз. Зі *спланхнотами* виникають: м'язова тканина серця, кіркова речовина надниркових залоз, мезотелій. Мезенхіма спланхнотом дає мікроглию, сполучну тканину, клітини крові і стінки судин, гладку м'язову тканину. (Більш детально утворення різних тканин і органів розглядається в розвитку людини.)

Кожна тканина мала або має *стовбурові клітини*, які є найменш диференційованими, утворюють популяцію, з притаманними їй с амопідтри муван ням і диференціацією. Сукупність клітин, які утворюються від одного типу стовбурових клітин до диференційованих, називається дифероном, або гістогенетичним рядом клітин. В багатьох тканинах знаходяться елементи різних ступенів диференціації — камбіальні та зрілі.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Ембріональний розвиток.
2. Періодика ембріонального розвитку.
3. Процес запліднення.
4. Активация.
5. Сингамія.
6. Пронуклеус» і синкаріон.
7. Дроблення.
8. Типи дроблення.
9. Бластула.
10. Будова бластули.
11. Типи бластул.
12. Способи гастрюляції.
13. Способи утворення мезодерми.
14. Зародкові листки.
15. Осьовий комплекс зачатків.
16. Утворення нервової трубки.
17. Нейруляція.
18. Нейрула.
19. Соміти.
20. Склеротом.
21. Дерматом.
22. Міотом.
23. Нефротом.
24. Спланхнотом.
25. Іделом.
26. Гістогенез.
27. Органогенез.

3.3. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК АНАМНІЙ

Поняття про анамнії та амніоти. Виходячи з особливостей ембріонального розвитку, всіх хордових поділяють на дві групи: анамнії та амніоти. До *анамній* (від грец. *an* — заперечувальна частка, *amnion* — водна оболонка) відносяться тварини, ембріональний розвиток яких проходить у водному середовищі і в них не утворюється водна оболонка, як це відбувається в амніот. До анамній відносять із хордових безчерепні (представник ланцетник), а з підтипу хребетних — клас безщелепні, надклас риби і клас земноводні. До *амніот* відносять класи: плазуни (рептилії), птахи і ссавці, тобто тварини, розвиток яких відбувається на суші і в них виникають провізорні (тимчасові) органи, які забезпечують ембріональний розвиток. По одному з цих провізорних органів — амніоні (водній оболонці) і отримали свою назву амніоти.

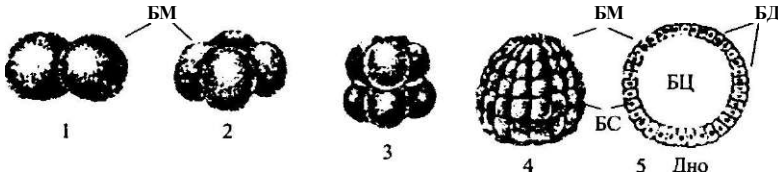
Таким чином, ембріональний розвиток і анамній, і амніот відбувається у водному середовищі, але різниця в тому, що анамнії розвиваються в навколишньому водному середовищі (річці, озері, морі), тоді як амніоти повинні утворювати оболонку, яка герметично закриває порожнину з рідиною, де проходить ембріогенез цих тварин. Але одна водна оболонка не може забезпечити всі умови для розвитку зародка і тому в амніот формуються ще й інші *провізорні органи*, такі як алантоїс, серозна оболонка, жовтковий мішок, а в плацентарних ссавців, розвиток яких відбувається в материнському організмі, утворюються ще додатково провізорні органи, такі як пуповина і плацента, які забезпечують зв'язок плоду з материнським організмом.

За характером ембріонального розвитку анамнії можна підрозділити на 3 групи: (1) тварини з яйцеклітинами, які містять малу кількість жовтка, куди відносяться нижчі хордові (представник — ланцетник); (2) тварини, в яйцеклітинах яких знаходиться середня кількість жовтка (деякі круглороті, хрящові риби, земноводні), (3) група тварин з яйцеклітинами, що містять велику кількість жовтка — селяхії та костисті риби.

3.3.1. Ембріональний розвиток ланцетника

Яйцеклітини ланцетника відносяться до ізолецитального типу, запліднення відбувається у воді: самка відкладає ікру (яйцеклітини), а самець поливає її молоками (спермою). Після запліднення перерозподіляється жовток у зиготі, він зосереджується на вегетативному полюсі. Над анімальним полюсом утворюється перше напрямне тільце. В результаті повного рівномірного дроблення утворюється однолистковий зародок — типу *целобластули*,

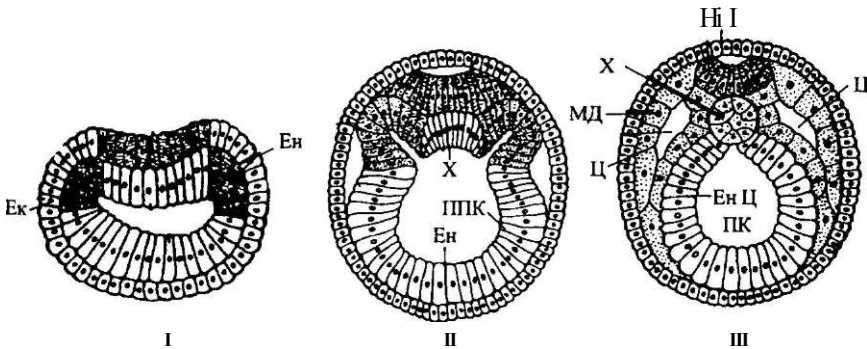
в якому дещо дрібніші бластомери формують дах, а більші — дно бластули. Клітини з даху бластули при дальшому поділі у процесі гастрюляції утворюють ектодерму, а ті, що знаходяться у дні бластули, — ентодерму (рис. 3.13).



А Рис. 3.13. Дроблення і бластогенез в ланцетника.

1 — стадія двох бластомерів, 2 — стадія 4 бластомерів, 3 — стадія 8 бластомерів, 4 — бластула ланцетника, 5 — переріз бластули, БМ — бластомери, БД — бластодерма, БЦ — бластоцель, Дах — дах бластули, Дно — дно бластули, БС — бічні стінки бластули.

Гастрюляція в ланцетника відбувається шляхом *інвагінації*—впинанням дна бластули в бластоцель, аж поки не зникне первинна порожнина бластули і не виникне гастроцель, вистелений клітинами ентодерми. Отвір, яким гастроцель з'єднується із зовнішнім середовищем, називають *бластопором* (первинним ротом). В бластопорі розрізняють дорзальну, вентральну і бічні губи. Дорзальна губа вгинається у первинну кишку і послужить матеріалом для майбутньої хорди, бічні та вентральна губи будуть зачатками мезодерми (рис. 3.14).



А Рис. 3.14. Гастрюляція в ланцетника.

I — рання стадія гастрюляції, II — гастрюла, III — нейрула (пізня гастрюла). Ек — ектодерма, Ен — ентодерма, Х — хорда, МД — мезодерма, НІ — нервова пластинка, ППК — порожнина первинної кишки, ПК — порожнина кишки, Ц — целом.

Другий етап гастрюляції полягає в утворенні мезодерми і осьового комплексу зачатків. Мезодерма в ланцетника утворюється *ентероцельним* способом. При цьому внутрішній листок гаструли (ентодерма) розщеплюється на декілька частин. Дорзальна ділянка ентодерми, що виникла з дорзальної губи бластопора, згортається в трубку і перетворюється в *хорду*. Суміжні з хордою ділянки випинаються, формують мішкоподібні вирости, які відділяються від ентодерми і дають початок *мезодермі*. Після від ділення хорди і мезодерми краї ентодерми зближуються в спинній частині, змикаються між собою, утворюючи замкнену *кишкову трубку* (див. рис. 3.14).

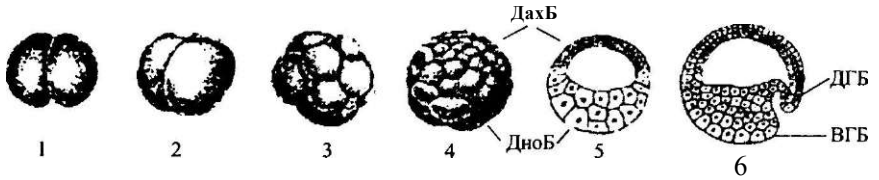
Дорзальна частина ектодерми сплющується і формує *нервову*, або медулярну, пластинку, яка прогинається, перетворюючись у рівчак, а далі — в нервову трубку, коли краї рівчака змикаються. Решта ектодерми, яка складається з дрібних клітин, є зачатком зовнішнього покриву тварини.

Таким чином у ланцетника формується *нейрула*, або пізня гаструла, яка має три зародкові листки і осьові органи: хорду, посеgmentовану мезодерму і нервову трубку. Сегменти мезодерми діляться на дорзальні частини — *міотомі*, які залишаються посеgmentованими, і вентральні — *сппанхнотомі*, що втрачають сегментацію, розщеплюються на два листки і замикають спільну вторинну порожнину тіла. На місці бластопора формується ротова порожнина, а з протилежної сторони — анальний отвір. Пройшовши описані стадії розвитку, зародок стає личинкою, в якій протягом трьох місяців завершується гістогенез і органогенез, в результаті чого личинка перетворюється в дорослу тварину.

3.3.2. Ембріональний розвиток земноводних

Ембріональний розвиток земноводних (амфібій) розглядають на прикладі розвитку жаби. Не дивлячись на те, що земноводні живуть і на суші і у воді, розвиток їх відбувається у водному середовищі. Яйцеклітини цих тварин помірно телолецитальні, або мезолецитальні. Запліднення зовнішнє. Дроблення зиготи жаби повне, нерівномірне, в результаті якого утворюється амфібластула, яка має бластодерму з декількох шарів бластомерів, причому на даху бластули (бувшому анімальному полюсі) бластомери дрібні (мікробластомери), а в ділянці дна — вони більші (макробластомери) (рис. 3.15).

Гастрюляція в жаб відбувається шляхом інвагінації з наступною епіболією. В екваторіальній ділянці бластули формується впинання — *серпоподібна борозенка*, яка заглиблюється в порожнину бластоцеля. Верхня складка над впинанням — дорзальна губа бластопора — інтенсивно розростається, що приводить до інвагінації, переміщення клітинного матеріалу всередину



А Рис.3.15. Дроблення, бластогнез і гастрляція в жаби.

1-3 — різні стадії дроблення, 4 — амфібластула, 5 — поперечний переріз амфібластули: ДахБ — дах бластули з мікробластомерами, ДноБ — дно бластули з макробластомерами, 6 — гастрляція: ДГБ — дорзальна губа бластопора, ВГБ — вентральна губа бластопора

зародка та *обростання* макробластомерів дна бластули. Дно серпоподібної борозенки у вигляді складки впинається в бластоцель у напрямку анімального полюса і простягається паралельно бластодермі, утворюючи первинну кишку. Таким чином формується *гаструла*, яка має ентодерму, що виникла з макробластомерів, і обмежує порожнину первинної кишки, а також ектодерму, сформовану мікробластомерами колишнього даху бластули.

Вхід у гастрощель обмежує *бластопор*. Великі бластомери, багаті на жовток, що розміщені в центральній частині бластопора, не інвагінують, а формують жовткову пробку, яка залишається в бластопорі. Клітини дорзальної губи бластопора проростають уздовж тіла зародка і дають хорду, бічні губи інвагінують між екто- і ентодермою і дають соміти, а вентральна губа бластопора утворює несеgmentовану нижню частину мезодерми — спланхнотом. Зв'язок між дорзальною і вентральною частиною мезодерми здійснюють посеgmentовані сегментні ніжки. Над хордою із ектодерми формується *нервова пластинка*, яка прогинається і утворює нервову трубку, по боках якої виникають потовщення у вигляді нервових валиків.

Внаслідок інвагінації великої кількості клітин крізь верхню губу бластопора шар бластодерми розтягується і зміщується так, що матеріал майбутньої нервової трубки видовжується по всій анімальній поверхні зародка. *Нервові валики* піднімаються, зближуються і зливаються в *гангліозну пластинку*. Нервова трубка і гангліозна пластинка погружаються всередину зародка і вкриваються зверху шкірною ектодермою. Так виникає *нейрула*, або пізня гаструла, яка має три зародкові листки і осьовий комплекс зачатків, або осьові органи.

По боках хорди продовжує диференціюватися мезодерма. Частина соміта, що прилягає до хорди, дає склеротом, з якого в дальшому розвивається осьовий скелет. Центральна частина соміта перетворюється в міотом, а затим

у тулубову мускулатуру. Сегментні ніжки, або нефротомі, дають початок каналцям нирки і сечовим шляхам. Бічна частина сомїта, або дерматом, що прилягає до ектодерми, дає початок основі шкіри. Бічні пластинки несегментованої мезодерми (спланхнотомі) розщеплюються на два листки, між якими виникає щілина, що перетворюється у вторинну порожнину тіла, або *целом*. Один з листків спланхнотомі — зовнішній — *парієтальний* прилягає до ектодерми, а внутрішній, або *вісцеральний*—до кишкової трубки. Вісцеральний листок спланхнотомі вкриває стінку кишки, дає вісцеральний листок очеревини, плеври і серцевої сорочки, а парієтальний — перетворюється в парієтальний листок серозної оболонки, який вистеляє грудну і черевну порожнину тіла.

Ембріональні зачатки нейрули дають початок тканинам і органам жаби. Цей процес описаний у курсі зоології хребетних.

3.3.3. Ембріональний розвиток хрящових риб

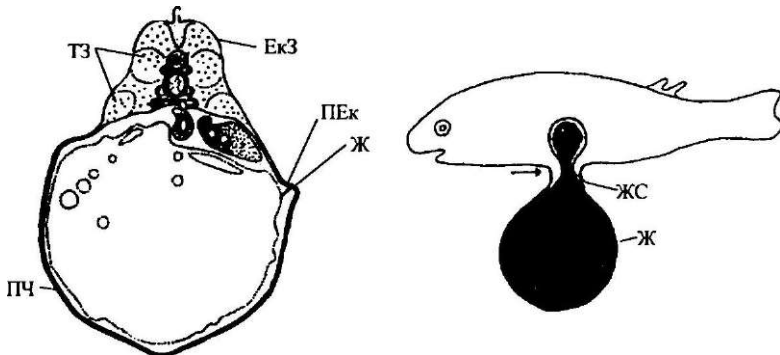
На вступі доцільно відзначити, що хоч риби знаходяться на нижчому рівні філогенетичної драбини, ніж земноводні, проте ембріональний розвиток акулкових риб має особливість — у них вже з'являється перший провізорний орган — *жовтковий мішок*. Тому в ембріології розвиток цих тварин часто розглядається після земноводних. Представником цього типу ембріонального розвитку може бути акула, яка має *яйцеклітини* (ікринки) з великою кількістю жовтка, розміщеного у вегетативному полюсі і в центральній частині яйцеклітини і тому відноситься до *різко телолецитального типу*.

У хрящових риб яйцеклітини великі, оточені роговими капсулами. Запліднення внутрішнє, в розширеній частині яйцепроводу. Дроблення зиготи акули *неповне дискоїдалне*, коли дробиться лише невелика частина анімального полюса, в результаті чого утворюється *дискобластула*. Остання складається з групи бластомерів, які формують *бластодиск*, або зародковий диск, і неподробленого жовтка — *перибласта*, що складає дно бластули. Бластодиск відділений від перибласта вузьким щілиноподібним бластоцелем.

Гастроляція в акул відбувається шляхом інвагінації—переміщення клітин до заднього краю бластодиска і виникнення двох зародкових листків. Краї бластодиска називають крайовою зарубкою (відповідає бластопорові), середня частина його є аналогом дорзальної губи, а бічні — бічних губ бластопора. Порожнина між ентодермою і жовтком відповідає порожнині первинної кишки (гастроцель).

Шляхом *інвагінації* утворюється зародкова ентодерма. З середньої частини матеріалу ентодерми формується хорда, з бічних — мезодерма. Більш медіальні ділянки мезодерми дають соміти, а латеральні — спланхнотом. Та частина ентодерми, яка обростає жовток, має назву жовткової ентодерми. Зовнішній листок бластодистка утворює ектодерму зародка. З медіальної частини ектодерми шляхом впинання формується нервова трубка. Таким чином над неподробленим жовтком утворюється *нейрула*, що має всі три зародкові листки (рис. 3.16). Дальша диференціація зародкових листків відбувається так, як описано в розділі 3.2.3.

Іntenсивно розвиваючись, клітини трьох зародкових листків від тіла зародка розповсюджуються над жовтком і обростають його. Внаслідок швидкого росту зародка головний та хвостовий кінці його відділяються від поверхні жовтка. Відтак і навколо тулуба починає утворюватися тулубова складка, завдяки якій зародок відмежовується від жовтка, залишаючись зв'язаним з ним лише жовтковим стебельцем. Останнє з'єднує порожнину кишки з жовтковим мішком. Позазародкові частини ектодерми, ентодерми і мезодерми оточують неподроблений жовток і формують провізорний орган — *жовтковий мішок*. Жовтковий мішок виконує трофічну функцію: ентодерма жовткового мішка своїми ферментами розщеплює жовток і всмоктує поживні речовини, мезодерма своїми кровоносними судинами транспортує речовини



А Рис.3.16.Схеми утворення тулубових складок і жовткового мішка в акули.

Г — поперечний переріз зародка акули до формування тулубових складок; П — зародок акули з жовтковим мішком. ТЗ — тіло зародка, ЕкЗ — ектодерма зародка, ПЧ — лозазародкова частина, ПЕк — позазародкова ектодерма, Ж — жовток, ЖС — жовткове стебельце.

до тіла зародка, а ектодерма здійснює захисну функцію щодо жовткового мішка. Крім цього, жовтковий мішок виконує ще й функцію газообміну та кровотворну. В міру використання жовтка останній зменшується і може перетворюватися в кишкову стінку і стінку живота або відпадати.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Анамнії. 2. Амніоти. 3. Амніон. 4. Типи розвитку анамній. 5. Ембріогенез ланцетника. 6. Запліднення в ланцетника. 7. Дроблення в ланцетника. 8. Тип бластули ланцетника. 9. Спосіб гастрюляції в ланцетника. 10. Спосіб утворення мезодерми в ланцетника. 11. Осьові органи ланцетника. 12. Особливості розвитку земноводних. 13. Яйцеклітини земноводних. 14. Запліднення в жаби. 15. Дроблення зиготи жаби. 16. Бластула жаби. 17. Гастрюляція в жаби. 18. Бластопор, губи бластопора. 19. Нейруляція в жаби. 20. Зародкові листки в жаби. 21. Хрящові і костисті риби. 22. Особливості ембріонального розвитку акул. 23. Яйцеклітина акули. 24. Дроблення яйцеклітини акули. 25. Бластогенез і бластула акули. 26. Гастрюляція в акули. 27. Нейрула акули. 28. Осьовий комплекс зачатків (осьові органи) акули. 29. Утворення тулубових складок в акули. 30. Жовткове стебельце. 31. Провізорний орган зародка акули.

3.4. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК АМНІОТ

Амніоти — це група тварин, розвиток яких відбувається на суші. Вони формують ряд провізорних (тимчасових) органів для забезпечення ембріогенезу. Плацентарні ссавці, що розвиваються в материнському організмі, утворюють провізорні органи, які забезпечують зв'язок зародка з материнським організмом, а саме плаценту і пуповину. Як приклад ембріонального розвитку амніот розглядають ембріогенез птахів і ссавців.

3.4.1. Ембріональний розвиток птахів

Яйцеклітина птахів — це та частина яйця, яку в побуті називають жовтком. Відноситься до різко телолоцитарного типу. Весь вегетативний полюс і середня частина яйцеклітини заповнена жовтковими пластинками, лише в анімальному полюсі знаходиться вільна від жовтка активна Часина цитоплазми клітини, яка дає початок новому організмові. Решта яйцеклітини з жовтковими включеннями служить пластичним і енергетичним матеріалом для побудови тіла зародка птаха.

Оболонки яйцеклітин птахів побудовані складно (рис 3.17). Навколо яйцеклітини знаходиться *жовткова* (вітелінова) оболонка, яка складається

з двох мембран із зернистим шаром між ними. Від цієї оболонки відходять пучки волоконець, що формують халази, на яких підвішений жовток. Вітелінову оболонку оточує білкова оболонка з рідким внутрішнім і більш щільним зовнішнім шарами. Далі йде підшкаралупна оболонка, двошарова, в проміжках між цими шарами біля тупого кінця яйця міститься повітряна камера. Шкаралупа складається з органічних волокон і відкладених на них мінеральних солей (кальцію). В товщі шкаралупи знаходяться радіально розміщені круглої форми сосочки. Ця оболонка пронизана субмікроскопічними каналцями, які сильно галузяться. Зверху кальцієва шкаралупа вкрита муциновою (слизовою) кутикулою. Кальцій шкаралупи використовується для побудови скелета зародка птаха.

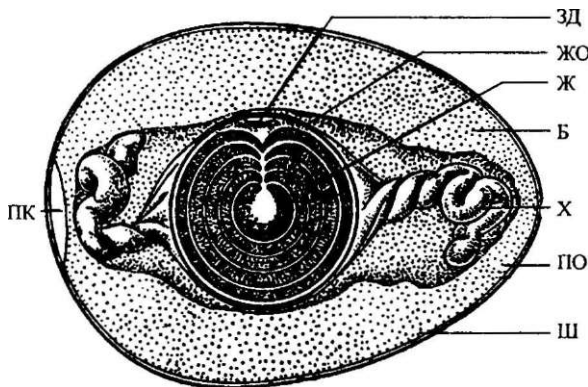
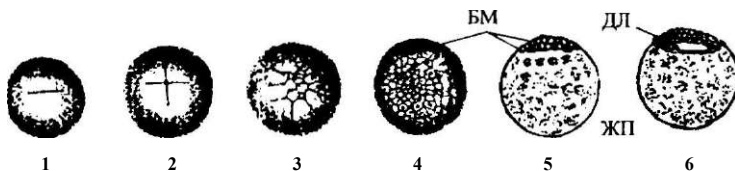


Рис.3.17. Схема будови яйця курки (поздовжній розріз).

ЗД — зародковий диск,
 ЖО — жовткова оболонка (первинна), Ж — жовток,
 Б — білок (вторинна оболонка), Х — халази,
 ПО — підшкаралупова оболонка (третинна),
 Ш — шкаралупа,
 ПК — повітряна камера.

Дроблення заплідненої яйцеклітини неповне дискоїдальне. Відбувається під час руху яйцеклітини по яйцепроводу. В результаті дроблення утворюється дискобластула, дахом якої є бластодиск, а дном — неподріблена маса жовтка (рис. 3.18). Під бластодиском знаходиться вузька підзародкова порожнина —



А Рис.3.18. Дроблення яйцеклітини птахів і гастрюляція.

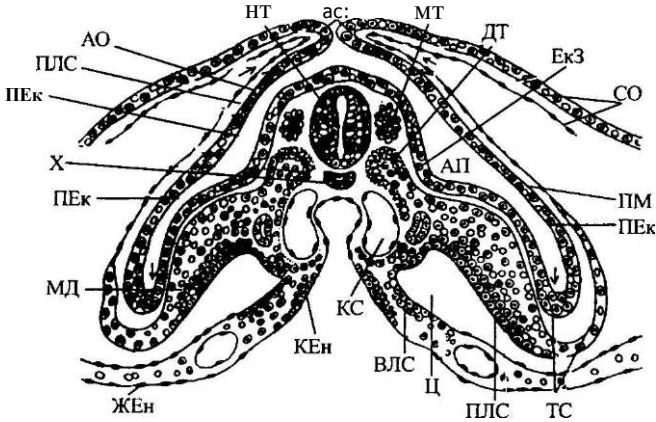
1-4 — вид з анімального полюса, 5 — переріз бластули, 6 — переріз ранньої гастрюли,
 БМ — бластомери, ЖП — жовткові пластинки, ДЛ — делімінація.

бластоцель. Запліднене яйце може перебувати в яйцепроводі курки до 27 годин, тому дроблення і гастрюляція проходять в організмі самки. При відкладанні яєць зародок знаходиться на стадії бластули або ранньої гастрюли.

Перша фаза гастрюляції здійснюється шляхом делямінації, розшарування бластодерми на два зародкові листки — ектодерму і ентодерму з одночасною іміграцією. В першу чергу бластодиск підрозділяється на потовщену середню частину — *зародковий щиток* і позазародкову, яка дасть провізорні органи, або плідні оболонки. Зародковий щиток оточений ясним полем, навколо якого знаходиться темне поле. Клітини цього поля інтенсивно діляться і розростаються по поверхні жовтка. Зародковий щиток проростає вздовж тіла зародка назад, що приводить до поздовжнього витягання зародкового щитка. На задньому кінці зародка потоки клітин повертаються і переміщуються вперед, формуючи по медіанній лінії потовщений клітинний тяж—*первинну смужку*, яка закінчується *первинним (гензенівським) вузликом* з первинною ямкою. Посередині первинної смужки виникає первинна борозенка. *Первинна ямка* відповідає дорзальній губі, первинна борозенка—бічним губам, а кінець первинної борозенки є аналогом вентральної губи бластопора.

Друга фаза гастрюляції — *утворення мезодерми* відбувається шляхом інвагінації клітин ектодерми між ентодермою і ектодермою. Від первинної ямки проростає головний, або хордальний відросток, який дає початок *хорді*, від передньої частини первинної смужки проростає *сегментована мезодерма*, що є матеріалом для сомітів. Клітини, які інвагінують від задньої частини первинної смужки, послужать матеріалом для *несегментованої мезодерми*. Частина ектодерми, розміщеної спереду від первинного вузлика, над хордою дасть початок нервовій пластинці, а решта ектодерми — епітелію шкіри. Так формується *нейрула* — зародок, який має три зародкові листки (ектодерма ентодерма і мезодерма), хорду і нервову трубку. Мезодерма рано диференціюється на посегментовані ділянки: соміти, сегментні ніжки (нефротом) і недиференційований спланхнотом з його парієтальним і вісцеральним листками (див. рис. 3.12). В свою чергу соміти підрозділяються на дерматом, склеротом і міотом. (рис. 3.19). З ембріональних зачатків нейрули птахів диференціюються тканини, а з них утворюються органи (як це приведено в розділі 3.2.3. "Загальна характеристика гістогенезу і органогенезу").

Утворення провізорних органів у птахів здійснюється одночасно з другою стадією гастрюляції. Жовтковий мішок виникає шляхом формування тулубових складок, які відділяють тіло зародка від позазародкового матеріалу. Утворення амніотичної та серозної оболонок здійснюється так, що зародок



^А Рис. 3.19. Поперечний переріз курячого зародка в період формування амніона.

ЕкЗ — ектодерма зародка, ПЕК — позазародкова ектодерма, МД — мезодерма, МТ — міотом, ДТ — дерматом, ВЛС — вісцеральний листок спланхнотом, ПЛС — парієтальний листок спланхнотом, ЖЕН — жовткова ентодерма, КЕН — кишкова ентодерма, Х — хорда, НТ — нервова трубка, Ц — целом, КС — кровоносні судини, АО — амніотична оболонка, СО — серозна оболонка (майбутня), АП — амніотична порожнина. Стрілками показані складки: ii — тулубові, —>< — амніотичні.

піднімається над жовтком внаслідок існування білкової оболонки під шкаралупою. *Тулубові складки*, до складу яких входить позазародкова ектодерма і парієтальний листок спланхнотом, відділяють тіло зародка від позазародкового матеріалу. Поглиблюючись і розростаючись, тулубові складки підіймають зародок над жовтком і сприяють згортанню в трубку кишкової ентодерми. В протилежному напрямку формуються амніотичні складки, до яких входять позазародкові ектодерма і частина парієтального листка спланхнотом. Те саме відбувається з листками мезодерми. *Амніотичні складки* зростаються і так виникають дві зародкові оболонки: внутрішня — амніотична і зовнішня — серозна (рис. 3.20).

Серозна оболонка утворює зовнішню зародкову оболонку, яка оточує зародок, жовток і частину білка. На ній виникають мікрворсинки, які беруть участь у резорбції білка. Поживні, пластичні речовини йдуть по судинах мезодерми алантоїса до тіла зародка. Серозна оболонка виконує трофічну функцію і функцію дихання.

Алантоїс птахів утворюється шляхом випинання задньої кишки. Він сильно розростається і з'єднує тіло зародка з мезодермою серозної оболонки, в ньому проростає густа сітка кровоносних судин, які разом з епітелієм

серозної оболонки здійснюють функцію газообміну і бар'єрну між повітрям і кров'ю. За допомогою своїх мікрворсинок алантоїс здійснює функцію постачання кальцію для зародка. В кінці ембріогенезу зародкові оболонки редукуються.

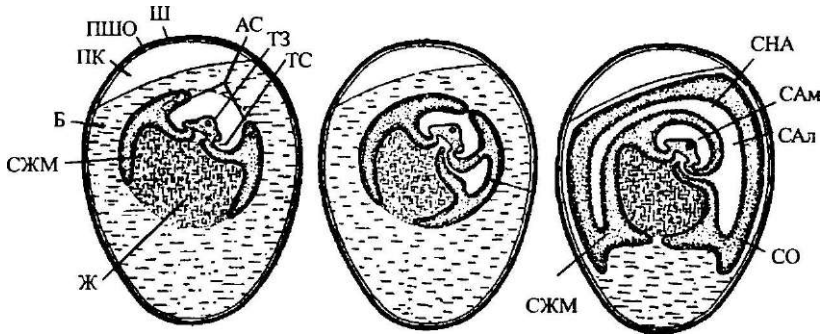


Рис. 3.20. Схеми розвитку провізорних органів зародка птахів (3 стадії).

Ш — шкаралупа, ПШО — підшкаралупова оболонка, ПК — повітряна камера, Ж — жовток, Б — білок, ТЗ — тіло зародка, ТС — тулубові складки, АС — амніотичні складки, СЖМ — стінка жовткового мішка, САЛ — стінка алантоїса, САМ — стінка амніона, СО — серозна оболонка.

3.3.3. Ембріональний розвиток ссавців

Ембріональний розвиток ссавців надзвичайно різноманітний. Розрізняють дві основні групи ссавців: яйцекладучі та плацентарні. Яйцекладучі або однопрохідні (клоачні) мають різко телолецитальні яйцеклітини, їх розвиток відбувається у зовнішньому середовищі і проходить подібно до розвитку птахів. Потреби великої кількості поживних речовин для забезпечення ембріонального розвитку зародка вищих ссавців привели до виникнення в процесі філогенезу розвитку зародка в материнському організмі. Для зв'язку зародка з материнським організмом і забезпечення його життєдіяльності за рахунок матері в ембріональному періоді утворюються *провізорні* (лат. *provisorius* — попередній), тимчасові органи. Одним із таких провізорних органів є плацента (дитяче місце), а тварин, в яких виникає плацента, називають *плацентарними*.

Сумчасті відносяться до напівплацентарних і особливістю їх є те, що вони проходять свій ембріональний розвиток у матці, формують примітивну плаценту (без ворсинок), а дальший їх розвиток здійснюється після народження в сумці — шкіряному мішку, де малюки злизують секрет молочних залоз. Існує також певна різниця в ембріональному розвитку плацентарних, зокрема в гризунів (кролика) інакше розвивається амніон, ніж у приматів. Інші функції виконує алантоїс у таких видів, як непарнокопитні, а інші — в приматів. Ембріональний розвиток ссавців прийнято вивчати на прикладі розвитку миші, кролика чи свині.

Ембріональний розвиток плацентарних ссавців (крім приматів).

У плацентарних ссавців (представники: миша, кролик, свиня) яйцеклітини за кількістю жовтка вважаються вторинно оліголецитальними та ізolecитальними. Розміри їх малі, становлять всього 100-200 мкм у діаметрі. Яйцеклітина вкрита оболонками: внутрішньою — блискучою і зовнішньою, представленою шаром фолікулярних клітин (променистий вінець). Овуляція яйцеклітин відбувається під час тічки; в багатоплідних тварин овулює по кілька яйцеклітин з обох яєчників.

Запліднення і бластогенез. Запліднення ссавців відбувається в яйцепроводі, де і починається дроблення. Воно повне, рівномірне, асинхронне, бо не всі бластомери діляться одночасно. У деяких ссавців уже з перших стадій дроблення визначаються великі темні та дрібніші ясні бластомери. Ясні клітини діляться швидше, ніж темні, і починають обростати темні. Так утворюється *морула*. Між темними і ясними клітинами формується порожнина — *бластоцель* — і зародок перетворюється в бластоцисту, або бластодермічний, чи зародковий пухирець. Поверхневий шар ясних бластомерів складає *трофобласт*, скупчення темних бластомерів під прикриттям трофобласта формує *ембріобласт*, який має вигляд зародкового вузлика. Порожнина — *бластоцель* заповнена рідиною.

Трофобласт — тимчасова оболонка зародка — забезпечує його поживними речовинами до виникнення зародкових оболонок і встановлює зв'язок зі стінкою матки. *Ембріобласт* служить матеріалом для утворення тіла зародка і деяких провізорних органів. Бластоциста під час проходження по яйцепроводу і на перших порах у порожнині матки є ізольованою системою і не знаходиться в обмінних взаємовідносинах з материнським організмом, оскільки вона відділена від стінки матки вторинною оболонкою. Після розпаду вторинної оболонки на поверхні трофобласта утворюються вирости — примітивні ворсинки, за допомогою яких трофобласт прикріплюється до слизової

оболонки матки. Цей процес називають *імплантацією* (від лат. *im* — проникнення і *plantatio* — посадка), у різних ссавців він настає у різні терміни після запліднення — від першого до десятого тижня. Зокрема, у кролика імплантація відбувається на 7-9 день, у вівці і свині — на 11-13 день, у великої рогатої худоби — на 13-15 день.

Після імплантації, внаслідок більш інтенсивного живлення, ріст бласто-дермічного пухирця сильно прискорюється. Зародковий вузлик поступово перетворюється в пластинку, відтак — у зародковий диск, який прилягає до внутрішньої сторони трофобласта. Внаслідок *деламінації* зародкового диска формуються два первинні зародкові листки — ектодерма, або епібласт і ентодерма, або гіпобласт. У процесі переміщень бластомерів, подібно як у птахів, у центрі зародкового диска формується *зародковий щиток*. Середнє лінійне потовщення зародкового щитка називається первинною смужкою і закінчується *первинним (гензенівським) вузликом* з первинною ямкою, які є гомологом дорзальної губи бластопора. Первинні зародкові листки, що утворилися із зародкового щитка, називаються зародковими, а периферійні, які виникли з решти зародкового диска, — позазародковими, бо вони підуть на утворення провізорних органів. Розміщений над зародковим листком трофобласт редукується, розсмоктується і зародок виявляється на поверхні.

Друга фаза гастрюляції відбувається шляхом *інвагінації* та *іміграції*. Клітини ямки первинного вузлика проростають між екто- і ентодермою і дають початок хорді, а парні тяжі, які заглиблюються під ектодерму з боків хорди, дають початок мезодермі. На спинній стороні зародка над хордою в ектодермі утворюється нервова пластинка, яка прогинається в нервовий жолобок і після зростання його країв формує нервову трубку. Над нею змикається покривна ектодерма і трубка швидко занурюється під неї, з нервової трубки розвивається нервова система, з решти ектодерми — поверхневий шар шкіри.

Диференціація зародкових листків у ссавців відбувається так само, як у інших хребетних. Зокрема, в процесі диференціації з дорзомедіальної частини мезодерми утворюються міотомі, які дадуть початок скелетній м'язовій тканині; вентролатеральні ділянки отримали назву дерматома, бо з них утвориться сполучнотканинна частина шкіри; частина клітин мезодерми мігрує, формуючи склеротом, який стане джерелом скелета.

Зі сегментних ніжок утворюються видільна і статева системи. Латеральна частина мезодерми — спланхнотом — розщеплюється на два листки: паріє-

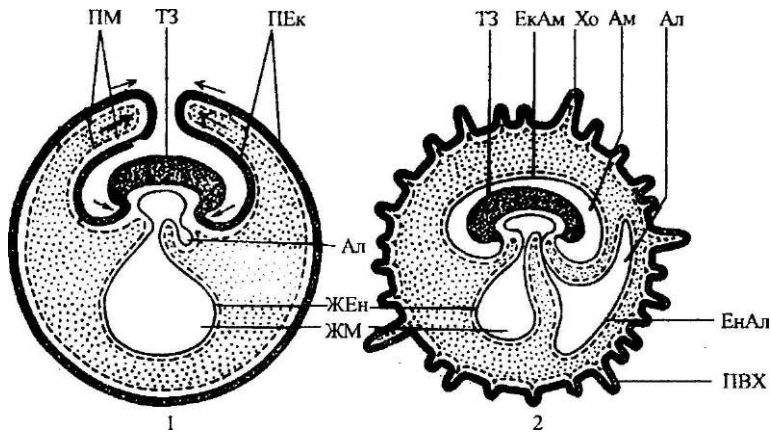
тальний, що прилягає до ектодерми, і вісцеральний, який вкриває ентодерму. З парієтального листка спланхнотома утворюється мезотелій — епітелій пристінкової плеври і очеревини, а з вісцерального листка розвинеться епітелій серозних оболонок органів грудної та черевної порожнини. З ентодерми утвориться епітелій, який вистелятиме внутрішню поверхню травного тракту та даватиме паренхіму травних залоз.

Під час *другої стадії гастрულляції* в щілинах між зародковими листками і закладками органів ембріона утворюється характерна ембріональна тканина — мезенхіма. Вона має м'яку консистенцію і на перших порах складається з клітин епітеліоїдної форми, між якими знаходиться рідка міжклітинна речовина. *Мезенхіма* є генетично неоднорідною ембріональною тканиною, оскільки її клітини виселяються із сомітів, спланхнотомів і з гангліозної пластинки. В процесі диференціації початкова епітеліоподібна форма клітин перетворюється в зірчасту. Контактуючи своїми відростками, клітини сіткоподібно зв'язуються між собою, проміжки між ними заповнюються рідкою колоїдною речовиною. Мезенхіма займає проміжки між більш компактними закладками — похідними зародкових листків і обволікає первинні органи. Вона є попередником сполучної тканини та її різновидів, в тому числі крові, хрящової, кісткової, а також гладкої м'язової тканини.

Утворення провізорних органів. Зародкові листки, крім утворення тіла зародка, беруть участь у закладанні тимчасових (провізорних) органів. *Особливістю розвитку ссавців є раннє відокремлення зародкової і позазародкової частин ембріона.* Вже на початкових стадіях дроблення утворюються бластомери, які формують позазародкову оболонку — *трофобласт*, який служить для живлення зародка за рахунок слизової оболонки матки.

Розвиток плідних оболонок ссавців починається з утворення тулубової і амніотичної складок. *Тулубова складка* у вигляді заглиблення позазародкової ектодерми і парієтального листка спланхнотома підносить зародок над жовтковим мішком і так відділяє його тіло від позазародкової частини. Краї тулубової складки спрямовуються під тіло зародка і в міру їх заглиблення зародкова ентодерма разом із прилеглим до неї вісцеральним листком мезодерми (спланхнотома) згортаються у кишкову трубку, яка залишається зв'язаною з жовтковим мішком лише вузькою жовтковою стеблиною (рис. 3.21).

Жовтковий мішок у ссавців швидко втрачає функцію живлення зародка і є лише нагадуванням про спорідненість із тваринами, які отримували живлення у вигляді жовтка. Стінка жовткового мішка утворюється з поза-



А Рис. 3.21. Розвиток зародкових оболонок у плацентарних ссавців.

1 — початкові стадії утворення амніона, алантоїса і серозної оболонки, 2 — утворення амніона, алантоїса і хоріона з первинними ворсинками. ТЗ — тіло зародка, ПЕк — позазародкова ектодерма, ПМ — позазародкова мезодерма, ЖМ — жовтковий мішок, ЖЕн — жовткова ентодерма, Ал — алантоїс, ЕнАл — ентодерма алантоїса, Ам — амніон, ЕкАм — ектодерма амніона, Хо — хоріон — зрослі серозна оболонка і трофобласт, ПВХ — первинна ворсинка хоріона. Стрілками показані складки: "▲"/ — тулубові, які відокремлюють тіло зародка від позазародкового матеріалу; — амніотичні, що зникаючися, герметично закривають амніотичну порожнину, де утворюється амніотична рідина.

зародкової ентодерми і вісцерального листка спланхнотом. В ній формуються кровonosні судини і починається процес кровотворення. Ця функція має тимчасовий характер і зникає після того, як кровотворення починається в печінці.

Одночасно з тулубовою складкою утворюється *амніотична складка*. В її формуванні бере участь позазародкова ектодерма і парієтальний листок мезодерми. Амніотичні складки піднімаються над тілом зародка з обох сторін, аж поки вони вершинами не зімкнуться над зародком. Зростаються амніотичні складки так, що зовнішній листок ектодерми з'єднується з таким із протилежної сторони, а внутрішній — з внутрішнім, так само зростаються листки мезодерми. Після зростання країв амніотичної складки зародок стає оточеним двома плідними оболонками: внутрішньою — *амніоном*, і зовнішньою — *хоріоном*. При цьому стінка амніона розвивається із внутрішньої частини амніотичної складки і складається з позазародкової ектодерми

і парієтального листка мезодерми. Хоріон виникає із зовнішньої частини амніотичної складки; поверхневий його шар складають зрілі трофобласт і позазародкова ектодерма, а внутрішній — парієтальний листок позазародкової мезодерми (див. рис. 3.21). Порожнина навколо зародка — *амніотична порожнина* — заповнена прозорою водянистою рідиною, в утворенні якої беруть участь амніон і зародок. Амніотична рідина є захисним середовищем, пом'якшує удари і створює можливість руху зародка, забезпечує обмін навколоплідних вод та оберігає зародок від надмірної втрати води.

Детальніше диференціація зародкових листків і утворення провізорних органів приведені в ході опису ембріонального розвитку людини.

Ембріональний розвиток людини

У внутрішньоутробному періоді розвитку людини розрізняють *ембріональний період* (перші 8 тижнів) і *плодовий період*. Причому ембріональний період дуже важливий і відповідальний, оскільки на цьому етапі починають свій розвиток всі ембріональні утвори і зародкові оболонки. Утворені в цей час три зародкові листки (ектодерма, ентодерма і мезодерма) диференціюються в тканини і органи, багато яких під кінець цього періоду починають функціонувати.

У зв'язку з необхідністю підготовки до розвитку зародка материнський організм зазнає певних *циклічних змін*, як у відношенні гормональної діяльності, так і з боку слизової оболонки матки, яка готується до виношування плоду. Тому при вивченні ембріогенезу людини доцільно в першу чергу познайомитися зі статевим, або репродукційним циклом, який проходить у жіночому організмі у відтворчий період.

Репродукційний, або статевий цикл

Статевий, або репродукційний (від лат. *ge* — префікс, що означає відновлення, повторюваність, *іргоуісо* — виробляю, створюю) цикл — це циклічна діяльність жіночої статевої системи, при якій закономірно повторюються зміни структури і функції статевих органів. У жінок цей цикл проявляється змінами в яєчниках і маткових кровотечах, або менструаціях (від лат. *menaiгuих* — місячний) і отримав назву *оваріально-менструального циклу* (від лат. *оуагіит* — яєчник і менструація). В інших плацентарних ссавців періодичних кровотеч з матки не спостерігається, зате настає *тічка*, або *еструс* (лат. *оезгш* — букв, збудження, від грец. *оШгоз* - шаленство), при якій відбувається овуляція і пробуджується інстинкт парування.

Тривалість менструального циклу вираховується від першого дня попередньої менструації до першого наступної і в більшості жінок (близько 60 %) становить 28 днів. Розрізняють декілька фаз менструального циклу, зумовлених гормональною діяльністю гіпофіза і яєчників (фолікулів і жовтого тіла) (рис. 3.22).

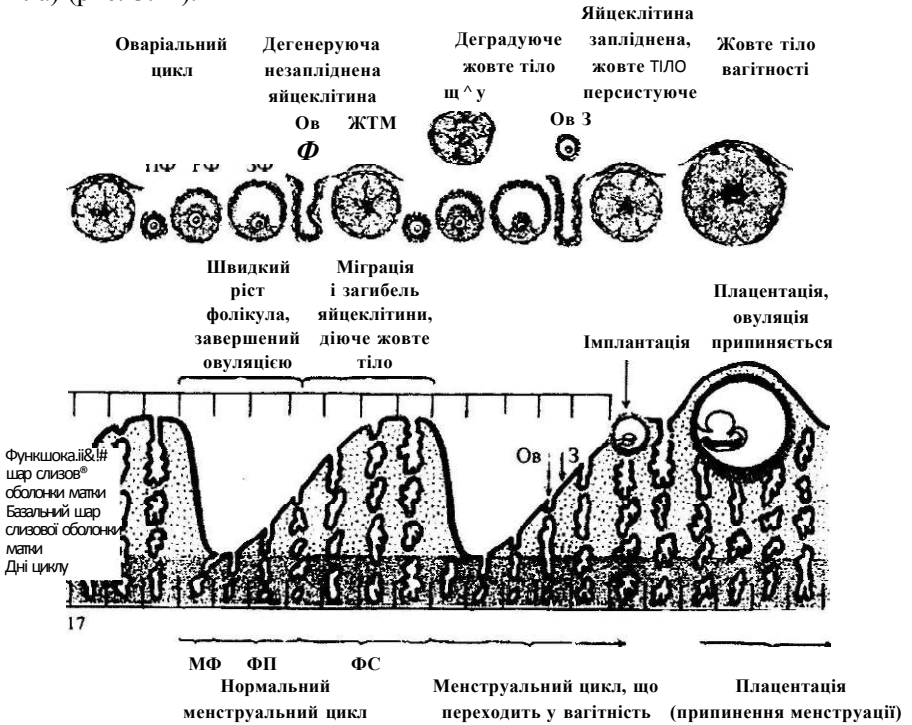


Рис. 3.22. Схема менструального циклу, овуляції та утворення жовтих тіл.

I — циклічні зміни в яєчнику, II — циклічні зміни в слизовій оболонці матки. Цифрами показані дні менструального циклу. ПФ — первинний фолікул, РФ — фолікул на стадії росту, ЗФ — зрілий фолікул, Ов — овуляція, ЖТМ — менструальне жовте тіло, ЖТВ — несправжнє жовте тіло (зворотний розвиток жовтого тіла), ЖТВ — жовте тіло вагітності, МФ — менструальна фаза, ФП — фаза проліферації, ФС — фаза секреції, 3 — запліднення.

Фаза менструальна, або десквамації (від лат. *scindere* — знімати луску) характеризується відторженням поверхневого (функціонального) шару слизової оболонки матки (ендометрію). Перед початком менструації відзначається спазм частини кровоносних судин матки, зменшується прилив крові в поверхневий шар ендометрію і в ньому наступають некротичні зміни.

Відтак некротизована частина ендометрію відпадає, судини кровоточать. До кінця другої доби внутрішня поверхня матки являє собою суцільну рану. Менструальна кров (50 - 200 мл) містить багато лімфоцитів і не зсідається. В цей час яєчники жінки продукують мало гормонів.

Фаза регенерації (від лат. *ge* — префікс, що означає відновлення дії і *venegage*—народжувати) — відновлення функціонального шару ендометрію під дією гормонів естрогенів, які продукуються фолікулами, що починають у цей час рости. Продовжується дана фаза з третьої по п'яту добу після початку менструації.

Фаза проліферації (від лат. *pro* *Gen* — потомство і *fero* — несу) (п'ята — одинадцята доба циклу) забезпечується дією естрогенів, які виділяються ростучими фолікулами. Характеризується збільшенням кількості вийчастих і секреторних епітеліальних клітин і потовщенням ендометрію у 2-3 рази. Секреторні клітини виділяють невелику кількість водянистого слизового секрету.

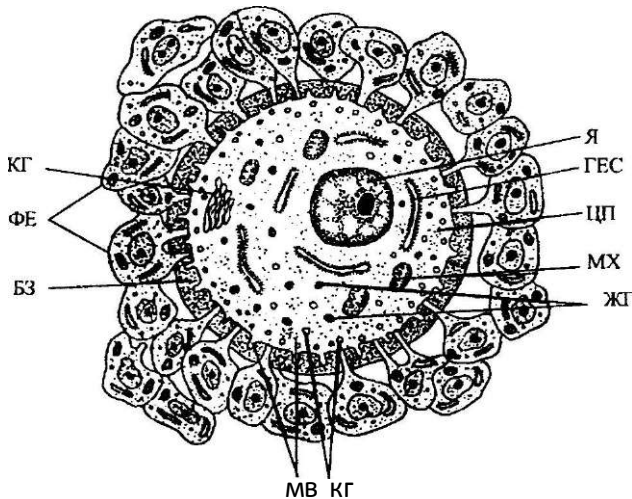
Фаза відносного спокою характеризується ростом первинного фолікула до граафового пухирця під впливом його гормону естрогену: гіпофіз у цей час продукує у великій кількості фолітропін. Фаза триває з 11 по 15 добу циклу. В цей період ендометрій повністю відновлюється і в кінці фази відбувається овуляція, випадання яйцеклітини з розірваного граафового пухирця.

Передменструальна, або фаза секреції починається з овуляції і утворення жовтого тіла з видозмінених фолікулярних клітин граафового пухирця. Жовте тіло продукує гормон прогестерон, який сприяє стабілізації набряклого ендометрію. В функціональному шарі ендометрію чітко виділяється поверхневий компактний шар, в якому виявляються багаті глікогеном децидуальні клітини, що нагадують епітеліальні, і глибокий губчастий шар з розширеними звивистими залозами, що посилено секретують. Так ендометрій готується до імплантації (від лат. *im* — в і *plantatio* — пересаджування) — занурення зародка в слизову оболонку матки.

Треба відзначити, що при описі фаз менструального циклу можуть бути певні відхилення, як в термінології, так і в тривалості фаз (див. рис. 3.22). Так, фази регенерації, проліферації та відносного спокою об'єднують під назвою постменструальної, або репаративної, чи проліферативної. Цю об'єднану фазу називають також естрогенною, або фолікулярною в зв'язку з тим, що під час цієї фази в яєчнику утворюються естрогени, а гіпофіз інкретує фолітропін.

Особливості будови яйцеклітини людини

Яйцеклітина людини (рис. 3.23) має кулясту форму, діаметр 130-140 мкм. Цитоплазма яйцеклітини людини містить добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, значну кількість рибосом, різних видів РНК, тубулінів Речовини, які знаходяться в яйцеклітині, розміщуються нерівномірно: рибонуклеопротеїди скупчуються на одній стороні яйцеклітини і формують так званий базофільний серп. Вважають, що він відповідає майбутній спинній стороні зародка.



А Рис. 3.23. Схема будови яйцеклітини людини.

Я — ядро яйцеклітини, ЦП — цитоплазма яйцеклітини, КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрія, ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка, ЖГ — жовткові гранули, КГ — кортикальні гранули, МВ — мікроворсинки, БЗ — блискуча зона, ФЕ — фолікулярний епітелій (променистий вінець).

Під плазмолемою овоцита містяться *кортикальні гранули* (від лат. *coiTex* — кора, шаралупа), або тільця — спеціальні утвори, діаметр яких у людини становить 0,5-2 мкм. Кортикальні тільця містять глікопротеїни і протеоглікани. Розвиваються кортикальні гранули з пухирців комплексу Гольджі в період великого росту овоцита. При активації яйцеклітини під час запліднення гранули виділяють своє вмістиме під оболонку, беручи участь у формуванні *перивітелінового простору*, непроникливої для сперматозоїдів оболонки запліднення, яка забезпечує овоцит від поліспермії—потрапляння в яйцеклітину більш як одного сперматозоїда.

3. 4. Ембріональний розвиток амніот 129

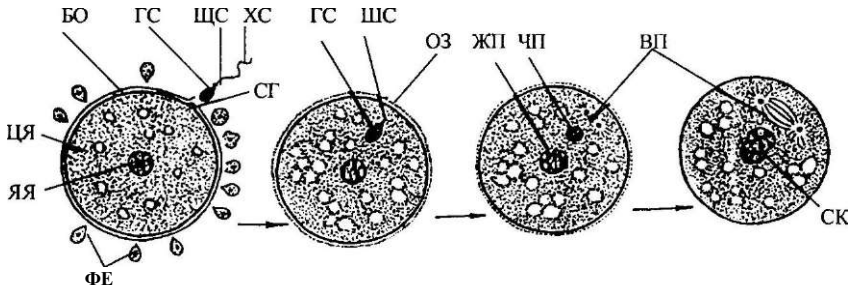
В цитоплазмі овоцита містяться включення жовтка — комплекси ліпофосфопротейнів високої енергетичної цінності. Зверху плазмолемі є блискуча (прозора) зона, побудована з глікозаміногліканів, радіально пронизана мікрворсинками. В блискучій оболонці є каналці, в які проникають відростки фолікулярних клітин, що формують променистий вінець. Резерв поживних речовин яйцеклітина використовує протягом 12-24 годин з моменту овуляції, після чого незапліднена яйцеклітина гине.

Статеві хромосоми в гаметах. При гаметогенезі внаслідок менделівського розщеплення статевих хромосом у ссавців кожна яйцеклітина отримує в наборі хромосом по одній Х- хромосомі, а при розвитку чоловічих статевих клітин одна половина сперматозоїдів містить Х-хромосому, а друга половина — У-хромосому. Відповідно до присутності в ядрі Х- або У-хромосоми сперматозоїди поділяють на два різновиди: ті, що несуть Х-хромосому при злитті з яйцеклітиною дають початок організмові жіночої статі і тому отримали назву *гінекоспермії* (від грец. *ἡγυνη* — жінка); сперматозоїди — носії У-хромосоми при злитті з яйцеклітиною започатковують чоловічий організм і носять назву *андроспермії* (від грец. *ανήρ* — чоловік). Стать нащадка залежить від того, який сперматозоїд запліднить яйцеклітину. Стать з генотипом ХХ називають *гомогаметною*, оскільки в неї утворюються однакові гамети, які містять лише Х-хромосоми, а стать з генотипом ХУ—*гетерогаметною*, бо половина гамет у неї має Х-, а половина У-хромосому.

Запліднення в людини здійснюється у верхній, ампулярній частині яйцепроводу після овуляції — виходу овоцита з яєчника на стадії першого або другого поділу дозрівання (мейозу). Запліднення відбувається приблизно на 14-й день після початку менструації. Яйцеклітина потрапляє в яйцепровід завдяки скороченням війок епітеліоцитів, які його вистеляють, і перистальтичним скороченням м'язової оболонки маткової труби. Сперматозоїди досягають ампулярної частини яйцепроводу завдяки своїм фізіологічним особливостям — здатності до руху і таксисам: хемотаксису і реотаксису.

У людини в нормі при *еякуляції* (сім'явиверженні) виділяється в середньому 3 мл сперми (з концентрацією 150 млн сперматозоїдів в 1 мл). Через 1,5-2 години після статевого акту сперматозоїди досягають ампулярної частини маткової труби, де відбувається їх зустріч з яйцеклітиною. Після еякуляції сперматозоїди можуть 10-20 год. зберігатися в неактивному стані в дистальній частині перешийка яйцепроводу. Після овуляції сперматозоїди активуються і зміщуються до ампули яйцепроводу назустріч яйцеклітині. Здатність до запліднення яйцеклітини сперматозоїди зберігають до 36-88 го-

дин після еякуляції. Сперматозоїд проникає в яйцеклітину, коли вона знаходиться в метафазі другого поділу мейозу і блокує дальший її поділ. Під час зустрічі сперматозоїда з яйцеклітиною відбувається її запліднення, яке здійснюється у два етапи (рис. 3.24).



А Рис. 3.24. Схематичне зображення запліднення

ЦЯ — цитоплазма яйцеклітини, ЯЯ — ядро яйцеклітини, БО — блискуча оболонка, ФЕ — фолікулярний епітелій, ГС — головка сперматозоїда, ШС — шийка сперматозоїда, ХС — хвіст сперматозоїда, СГ — сприймаючий горбок, ОЗ — оболонка запліднення, ЖП — жіночий промуклеус, ЧП — чоловічий промуклеус, ВП — веретено поділу, СК — синкаріон.

Перший, дистантний етап запліднення полягає в активації сперматозоїдів. Він починається ще при проходженні їх по сім'явиносних шляхах. У сперматозоїдах перебудовується їх глікокалікс, що забезпечує від руйнування в статевих шляхах жінки. Сперматозоїд здатний до запліднення овоцита тільки після того, як він проведе майже 7 годин у статевих шляхах жінки. Під час контакту сперматозоїдів із секретом залоз матки і клітинами епітелію, що вистеляє жіночі статеві шляхи, настає *капацитация* (активація) сперматозоїдів, яка полягає у дестабілізації плазмолемі сперматозоїдів, підвищенні проникливості для іонів кальцію і посилення їх рухливості.

Під час *контактної фази взаємодії* сперматозоїд повинен подолати три перешкоди: променистий вінець, блискучу зону і плазмолему овоцита. Для цього з акросом сперматозоїдів, які оточують овоцит, виділяються трипсино-подібні ферменти і гіалуронізада. Вони здійснюють *денудацию*—розчинення контактів між фолікулярними клітинами променистого вінця і оголення овоцита. Відбувається також порушення цілості блискучої зони, в результаті чого настає пенетрація сперматозоїда в яйцеклітину — проникнення головки і шийки сперматозоїда в овоцит II порядку. Після цього, в результаті

кортикальної реакції — з'єднання виділених кортикальних гранул з глікокаліксом овоцита — утворюється непрониклива *оболонка запліднення*.

В цей самий час завершується другий поділ дозрівання, в результаті якого утворюється зріла яйцеклітина і полярне тільце. При цьому ядро сперматозоїда в цитоплазмі яйцеклітини повертається на 180° , округляється і перетворюється в чоловічий пронуклеус, а ядро яйцеклітини стає жіночим пронуклеусом (див. рис. 3.24). Так в зиготі відновлюється диплоїдний набір хромосом, який формує екваторіальну пластинку, а центріолі шийки сперматозоїда утворюють *мітотичне веретено*. Тоді ж настає так звана ооплазматична сегрегація — перерозподіл цитоплазматичного матеріалу зиготи з формуванням *презумптивних зон* — ділянок цитоплазми, в яких розвиваються ті чи інші частини зародка.

Роль сперматозоїда в заплідненні:

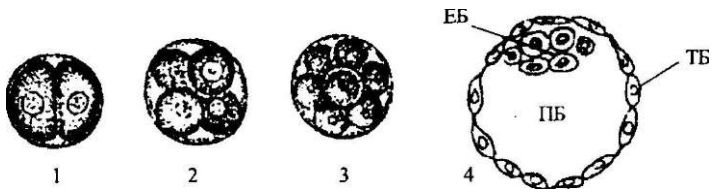
- (1) внесення половини хромосом (батьківських) у зиготу і відновлення диплоїдного набору хромосом, характерного для людини (46 хромосом);
- (2) внесення мітохондріального геному;
- (3) стимулювання завершення мейозу овоцитом другого порядку;
- (4) детермінування генетичної статі нового організму;
- (5) привнесення сигнального білка дроблення.

Біологічне значення запліднення:

- (1) відновлення нормального для даного виду диплоїдного набору хромосом;
- (2) передача спадкових властивостей новому організму;
- (3) посилення обмінних процесів: активація синтезу АТФ, нових білків, розщеплення запасів жовтка;
- (4) початок реалізації програми розвитку нової особини.

Дроблення — багаторазові мітотичні поділи зиготи, в результаті яких утворюється багатоклітинний зародок. Початкові стадії дроблення відбуваються під час проходження зиготи по яйцепроводу. Дроблення зиготи людини *повне рівномірне асинхронне*, бо не всі бластомери одночасно діляться (рис. 3.25). Через три доби після запліднення зародок (морула) має вигляд угруповання з 12-16 клітин, а на 5-6 добу ембріонального розвитку зародок має 107 бластомерів і діаметр 1 мм (бластула).

Особливістю бластули людини (*бластоцисти*) є те, що в ній рано вирізняються два види бластомерів. Ясні дрібні бластомери утворюють поверхневий шар *трофобласт* (від грец. *ігорНе* — їжа і *Віазіоз* — сформова-

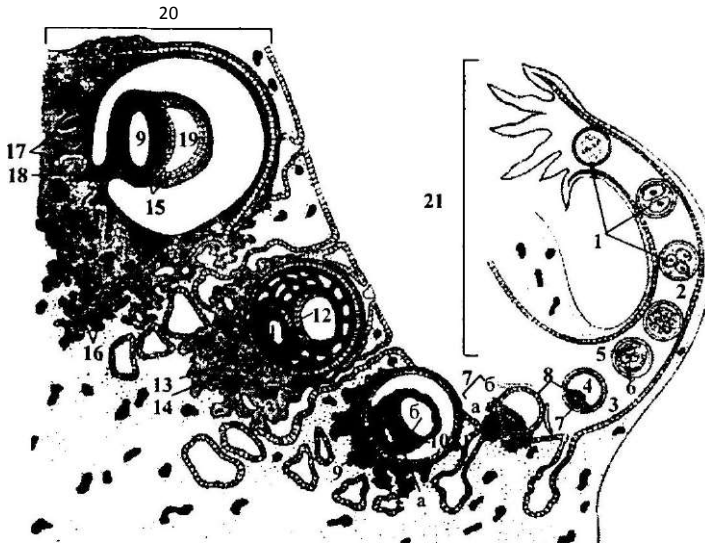


- Рис 3.25. Дроблення зиготи людини з утворенням морули і бластули.
 1-2 — початкові стадії дроблення під прикриттям оолеми (оболонки яйцеклітини),
 3 — морула, 4 — шестиденний зародок людини (на стадії бластоцисти), ТБ — трофобласт,
 ЕБ — ембріобласт, ПБ — порожнина бластоцисти.

ний), який служить лише для забезпечення живлення зародка; скупчення темних клітин під прикриттям трофобласта — *ембріобласт* (грец. *εμβρυον* — зародок) — піде на утворення тіла зародка і частинно на формування провізорних органів. Порожнина бластодермічного пухирця заповнена рідиною. Скупчення бластометрів ембріобласта на внутрішній поверхні трофобласта називають *зародковим вузликом*.

Одночасно з дробленням бластоциста проходить по матковій трубці до порожнини матки (рис. 3.26). Цей процес здійснюється завдяки перистальтичним скороченням, рухові війок епітелію і переміщенню секрету епітеліоцитів маткової трубки. Проходження по яйцепроводу продовжується до 4-ї доби ембріонального розвитку і називається *трубним періодом* життя зародка, коли живлення його здійснюється за рахунок поживних речовин овоцита і секрету маткової трубки. При проникненні зародка в порожнину матки, з 5-ї по 7-у добу зародок у вигляді так званої вільної бластоцисти живиться також за рахунок секрету залоз ендометрію. Цей період живлення називають *вітелотрофним*.

Імплантація — процес вrostання зародка в слизову оболонку матки — відбувається на 7-8 добу ембріонального розвитку на стадії бластоцисти, коли зародок опинився в порожнині матки. Імплантація проходить у дві фази — адгезію та інвазію. У фазі *адгезії* бластоциста прилипає до слизової оболонки матки між вивідними протоками двох сусідніх маткових залоз. На стадії *інвазії* під впливом ферментів трофобласта епітеліоцити та сполучна тканина слизової оболонки матки руйнуються і зародок живиться продуктами розщеплення тканин слизової. Період від початку другого до кінця четвертого тижня життя ембріона називається *гістотрофним* періодом ембріогенезу-¹⁰

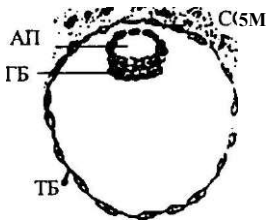


- Рис. 3.26. Дроблення, гастрюляція та імплантація зародка людини (схема).
 I — дроблення, 2 — морула, 3 — бластоциста, 4 — порожнина бластоцисти, 5 — смбріобласт, 6 — трофобласт, 7 — зародковий вузлик, а — епібласт, б — гіпобласт, 8 — оболонка запліднення, 9 — амніотичний (ектодермальний) пухирець, 10 — позазародкова мезодерма, II — ектодерма, 12 — ентодерма, 13 — цитотрофобласт, 14 — симпластотрофобласт, 15 — зародковий диск, 16 — лакуни з материнською кров'ю, 17 — хоріон, 18 — амніотична ніжка, 19 — жовтковий пухирець, 20 — слизова оболонка матки, 21 — яйцепровід.

Надалі під впливом ферментів трофобласта руйнуються кровоносні судини слизової оболонки матки. Бластоциста втеплюється в імплантаційну ямку і обростає сполучною тканиною, а дефект заростає епітелієм слизової матки. З моменту контакту зародка з кров'ю матки і до народження дитини триває *гематотрофний* (гемотрофний) період ембріогенезу, коли живлення і газообмін плоду відбувається через кров материнського організму.

Гастрюляція — це період ембріонального розвитку, коли утворюються ^{3a}Родкові листки, осьові та позазародкові органи. Останні служать для забезпечення життєдіяльності зародка. *Перша фаза гастрюляції* охоплює період з 7 до 14 доби ембріогенезу і полягає в утворенні ектодерми та Нтодерми. Внаслідок *деламінації* від зародкового вузлика відшаровується група клітин, звернена до порожнини бластоцисти, яка являє собою гіпобласт,

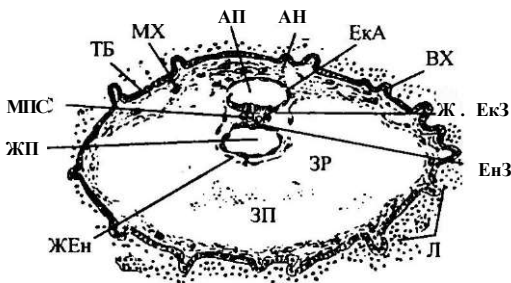
або первинну ентодерму (рис. 3.27). Над гіпобластом з клітин епібласта шляхом *кавітації* (утворення порожнини) формується амніотичний пухирець, а з гіпобласта внаслідок підвертання клітин формується жовтковий пухирець. Зі стінок цих пухирців у ділянці їх прилягання (дна амніотичного і даху жовткового) утворюється *зародковий щиток*, або ембріональний диск, з якого розвивається тіло зародка (рис. 3.28).



4 Рис. 3.27. Схема поперечного розрізу зародка людини віком 8 днів.

СОМ — слизова оболонка матки, ТБ — трофобласт, АП — амніотичний пухирець (спібласт), ГБ — гіпобласт, або первинна ентодерма зародка.

Таким чином, амніотичний пухирець дає початок зародковій ектодермі, а решта, позазародкова частина, піде на утворення епітелію амніона. Жовтковий пухирець поділяється на дві частини: зародкову ентодерму і позазародкову частину, яка дає епітелій жовткового мішка. Починаючи з 8-ї доби ембріогенезу з зародкового вузлика виселяються клітини позазародкової мезодерми, які обростають стінки обох пухирців. Ці клітини беруть участь у формуванні сполучнотканинної основи амніона і жовткового мішка. При взаємодії клітин позазародкової мезодерми з трофобластом утворюється *хоріон*. Тяж цих мезодермальних клітин, що тягнеться від амніотичного пухирця до жовткового мішка і хоріона, формує *амніотичну ніжку*, яка є основою майбутньої пуповини.



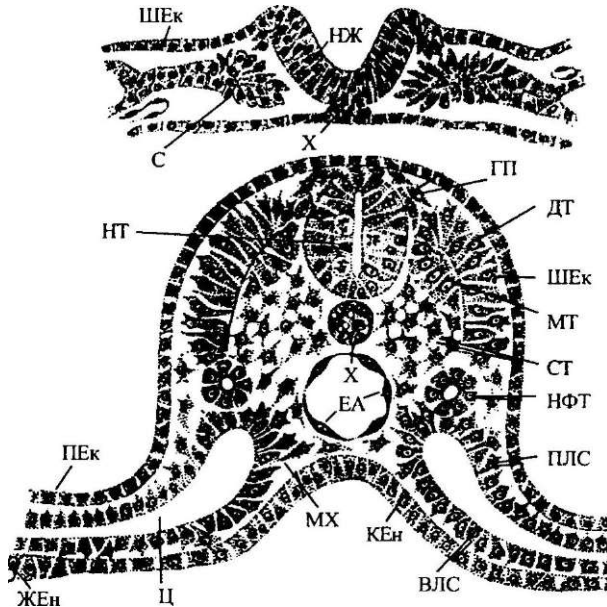
4 Рис.3.28. Поперечний зріз 15-денного зародка людини (схема).

ТБ — трофобласт, МХ — мезенхімна тканина хоріона, АН — амніотична ніжка, АП — амніотичний пухирець, ЖП — жовтковий пухирець, ЕкЗ — ектодерма зародка, ЕкА — ектодерма амніона, ЕнЗ — ентодерма зародка, ЖЕн — жовткова ентодерма, МПС — мезодерма первинної смужки, ВХ — ворсинка хоріона, Л — лакуни з материнською кров'ю, ЗП — зародковий (плодовий) пухир, ЗР — згустки рідини в плодовому пухирі.

Друга фаза гастрულიзації протікає з 15 до 17 доби ембріогенезу і полягає в утворенні зародкової мезодерми. На цей час на дорзальній стороні зародкового щитка (ембріонального диска) зародкової ектодерми виникає вузлоподібне скупчення клітин — первинний, або гензенівський вузлик, який продовжується у лінійне потовщення — первинну смужку. Клітини первинного вузлика через впинання ектодерми (первинну борозенку) проникають під ектодерму, проростають у краніальному напрямку і дають початок хорді. Клітини первинної смужки також вселяються (імігрують) між екто- та ентодермою і у вигляді парних тяжів ростуть поряд з хордою, розростаються в латеральному і краніальному напрямку. З них утворюється зародкова мезодерма (рис. 3.29, табл. 3.4). В цей час з'являється мезенхіма — ембріональна сполучна тканина, яка виникає головним чином з мезодерми, а частково з екто- та ентодерми, і заповнює проміжки між зародковими листками.

Диференціація зародкових листків на ембріональні зачатки відбувається в результаті розмноження, міграції, встановлення міжклітинних контактів, диференціації клітин та їх часткової загибелі. Розрізняють пресомітний період ембріогенезу (з 17 до 20 доби) і сомітний період (починається з 20 доби внутрішньоутробного розвитку). На 20 добу ембріогенезу формуються тубові складки, які відокремлюють тіло зародка від позазародкового матеріалу. Одночасно дорзальні ділянки мезодерми зародка діляться на соміти, розміщені з обох боків хорди. На 21 добу ембріонального розвитку існує 2-3 пари сомітів, кількість їх зростає, так що на 23 добу їх утворюється 10 пар, на 27 добу — 25 пар, а в кінці п'ятого тижня кількість сомітів досягає 43-44 пари. Соміти в свою чергу диференціюються на: склеротом, дерматом і міотом. До сомітів прилягають також посеgmentовані segmentні ніжки, з'єднані зі спланхнотомом, який не сегментується, а розщеплюється на парієтальний (пристінний) і вісцеральний (нутрошевий) листки.

Ще в пресомітний період ембріонального розвитку в краніальному кінці зародка в ектодермі з'являється скупчення клітин — нервова пластинка, яка заглиблюється і формує нервовий рівчак, стінки якого змикаються і відшнуровується нервова трубка, по боках якої виникають нервові гребені. Одні клітини гребенів, здатні до міграції, переміщуються в сторону дерматома і ентодерми. Клітини, які не мігрують, формують гангліозні пластинки; подібно в ділянці голови утворюються плакоти, які знаходяться по боках нервові трубки поряд зі шкірною ектодермою. Так завершується формування нейрули — пізньої гастрული, яка має всі три зародкові листки і осьові органи, що дають початок тканинам і органам організму (рис. 3.29).



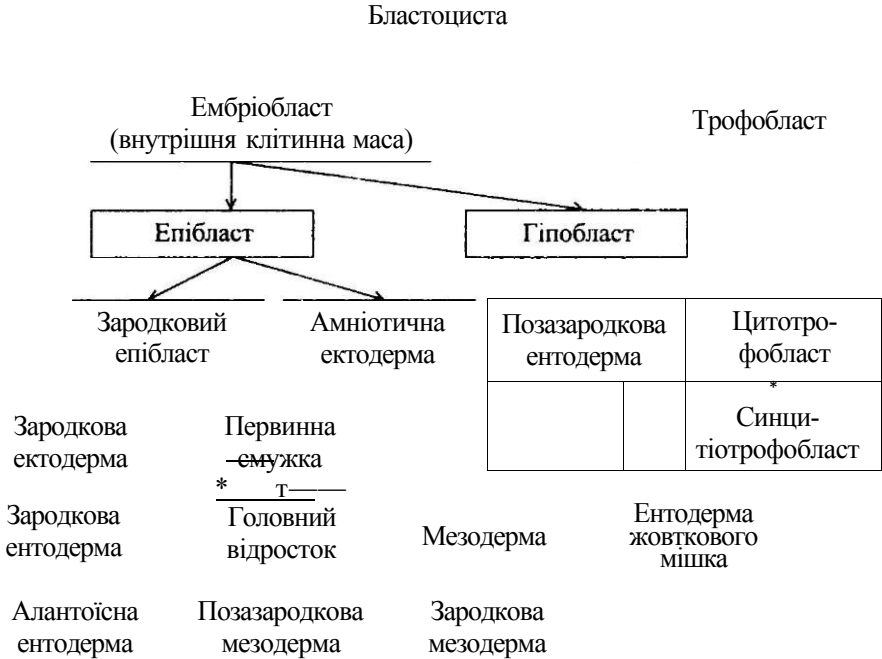
А Рис. 3.29. Два етапи гастрюляції (схеми).

I — формування нервового жолобка і мезодерми: НЖ — нервовий жолобок, С — соміт, ШЕк — шкірна ектодерма, Х — хорда. II — схема гистогенезу і органогенезу в зародка вищого хребетного (назви тканинних похідних поставлені в дужках після назви відповідного зачатка). ШЕк — шкірна ектодерма (епідерміс), НТ — нервова трубка (нейрони, нейрологія), ГП — гангліозна пластинка (чутливі і вегетативні нейрони, нейрологія, хроматофори, хромафінна тканина надниркової залози), Х — хорда, ДТ — дерматом (сполучнотканинна основа шкіри), МТ — міотом (скелетна м'язова тканина), СТ — склеротом (хрящова і кісткова тканини), НФТ — исфротом, або сегментні ніжки (нирковий епітелій), ВЛС — вісцеральний листок спланхнотом (мезотелій, серцева тканина м'яза, кіркова речовина надниркової залози) ПЛІС — парієтальний листок спланхнотом (мезотелій), КЕн — кишкова ентодерма (епітелій слизової оболонки шлунка і кишечника, паренхіма печінки і підшлункової залози), МХ — мезенхіма (сполучна тканина, кров, гладка м'язова тканина), ПЕК — поззародкова ектодерма (епітелій амніона і пупкового канатика, в рептилій і птахів також епітелій "серозної" оболонки), ЖЕн — жовткова ентодерма (епітелій жовткового мішка), Ц — целом, або вторинна порожнина тіла, ЕА — ендотелій аорти.

Тканинна диференціація — це утворення різних тканин з початково однорідних тканин або ембріональних зачатків, яке відбувається на *четвертому періоді ембріонального розвитку*. В цей же час виникають органи і системи органів (табл. 3.4). Так із *зародкової ектодерми* утворюється

Таблиця 3.4

Схема виникнення тканин і їх похідних зародка людини на стадії 3-х зародкових листків

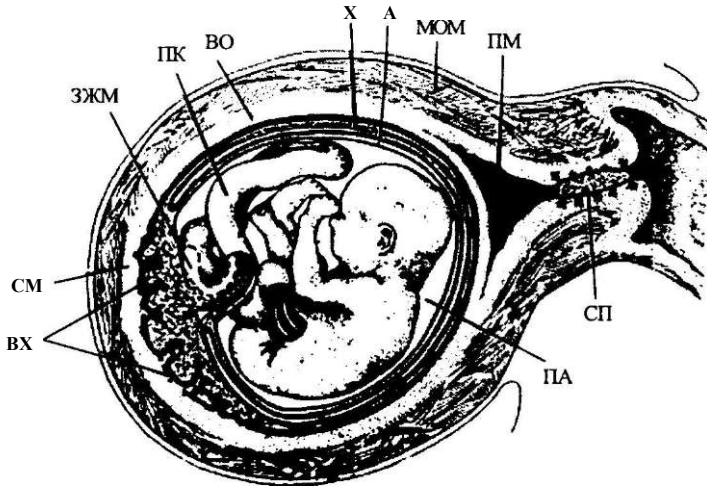


нервова трубка, нервові гребені, плакоти, шкірна ектодерма з похідними (волосся, нігті, потові і сальні залози, молочні залози) та прехордальна пластинка. Остання, розміщена на краніальному кінці зародка, дає початок епітелію ротової порожнини і стравоходу та епітелію трахеї, бронхів і легень. З *нервової трубки* розвивається головний і спинний мозок, з нервових гребенів—спинномозкові та периферійні вегетативні нервові вузли; з плакод — ганглії голови і нервові клітини органу слуху та рівноваги. *Ентодерма зародка* є джерелом утворення епітелію шлунка, кишечника і гравних залоз. Дальша Диференціація *сомітів* відбувається таким чином, що медіальна його частина—склеротом — дає початок хрящам і кісткам осьового скелета і кінцівок, ³ дорзолатеральної частини — дерматома — розвивається основа шкіри — Дерма. Середня частина соміта — міотом — є джерелом розвитку скелетних

м'язів. До сомітів прилягають посегментовані ділянки мезодерми—сегментні ніжки (нефротом), які дають початок розвитку нирок і статевих залоз, а згодом і епітелію матки та яйцепроводів. Парієтальний та вісцеральний листки спланхнотома перетворюються в мезотелій відповідних серозних оболонок (плеври, очеревини, перикарда).

Провізорні органи

Позазародкові (провізорні — від лат. *provisum* — попередній) органи (амніон, алантоїс, жовтковий мішок, пуповина і плацента) людини є тимчасовими утворами, що забезпечують життя і розвиток зародка і плоду (рис. 3.30). Вони постачають поживні речовини, здійснюють газообмін, екскрецію продуктів метаболізму плоду, гормональний та імунний його захист. Зародкові оболонки плацентарних ссавців побудовані приблизно однаково, але у їх виникненні і розвитку є певна різниця.



- Рис. 3.30. Зародкові оболонки людини (схема зародка в матці).

А — амніон (стінка водної оболонки), ПА — порожнина амніона з рідиною, VX — ворсинки хоріона (плацента плоду), CM — слизова оболонка матки (основна частина відпадаючої оболонки), ВО — відпадаюча оболонка (бічна частина), ЗЖМ — залишок жовткового мішка. ПК — пупковий канатик з кровоносними судинами (дві артерії і одна вена), X — хоріон (лисий), MOM — м'язова оболонка матки, ПМ — порожнина матки, СП — слизова пробка, що закриває канал шийки матки.

Амніон, або *водна оболонка* (плодовий пухир), розташована навколо плоду, герметично закриває порожнину і бере участь у виробленні навколоплідних вод. Завдяки амніону створюється водне середовище, яке забезпечує оптимальні умови для розвитку плоду: містить білки, вуглеводи, електроліти. В навколоплідних водах є антитіла, які мають суттєве значення для захисту зародка від хвороботворних факторів. Амніон амортизує струси і удари, спрямовані у бік плоду.

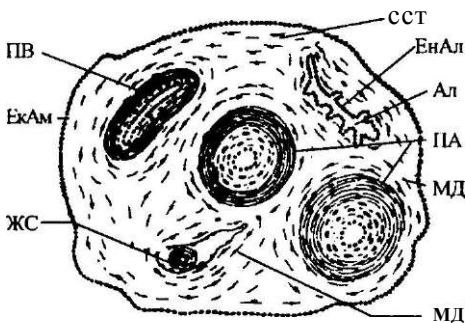
Однак водна оболонка в представників плацентарних ссавців виникає різними способами. Так, у кролика амніон утворюється шляхом формування *амніотичних складок* — дуплікатури позазародкової ектодерми і такої ж частини парієтальної мезодерми, тоді як у людини вистілка амніотичної оболонки виникає з амніотичного пухирця вже на перших порах гастрюляції, яка відбувається шляхом деямінації і кавітації ембріобласта (див. рис. 3.28). В процесі диференціації мезодерми до позазародкової частини стінки амніотичного пухирця приєднується позазародкова частина її парієтального листка (спланхнотема). Тоді стінка амніотичного пухирця складається з двох шарів: внутрішнього—епітеліального, що виник з ектодерми, і зовнішнього, утвореного мезодермою (сполучнотканинного). Між ними знаходиться базальна мембрана.

Жовтковий мішок — пухирець, зв'язаний з кишковою трубкою, вистелений епітелієм і вкритий сполучнотканинною оболонкою. На ранніх етапах ембріогенезу жовтковий мішок виконує функцію кровотворного органа, який згодом (з 7-8-го тижня внутрішньоутробного розвитку) редукується. Зі стінки жовткового мішка в зачатки статевих залоз мігрують гоноцитобласти — первинні статеві клітини, які продовжують розвиватися в статевих залозах. Залишки жовткового мішка входять до складу *пупкового канатика* у вигляді вузької епітеліальної трубки.

Алантаїс (від грец. *aitanios* — ковбаса і *eicios* — вид) — тонкий пальцеподібний виріст вентральної стінки задньої частини первинної кишки, що проникає в амніотичну ніжку. Він складається з ентодерми, вісцерального листка спланхнотема та мезенхіми, що проростає поміж ці листки разом із кровоносними судинами. У деяких ссавців в ньому збираються продукти метаболізму, тому він функціонує як екстракорпоральний сечовий міхур. В інших ссавців рано встановлюється зв'язок зародка з материнським організмом і тому алантаїс розвивається значно слабше і являє собою лише т'яж, в якому проходять кровоносні судини від ембріона і плаценти. Під час утворення алантаїса його зачаток вклинюється між амніоном і хоріоном

і в різних тварин ступінь його розвитку і взаємовідношення з іншими плодовими облонками буває різним. Так, у хижаків і кролика алантоїс має форму сліпого мішка і одна сторона його зростається з хоріоном, утворюючи алантохоріон, а друга—приєднується до амніона і формує алантоамніон. У жуйних алантоїс ділиться на два сліпі мішки, які проникають між хоріоном і амніоном, роз'єднують їх в окремих ділянках і зростаються з ними — в інших. Тому в цих тварин, крім названих облонок, є ще амніохоріон. У багатьох видів плацентарних ссавців, за винятком приматів, алантоїс виконує функцію живлення, газообміну і виділення. Отримані дані про те, що в ранній період ембріогенезу в алантоїсі продукуються В-лімфоцити, Починаючи з другого місяця внутрішньоутробного розвитку людини, цей провізорний орган редукується.

Пуповина, або *пупковий канатик* — сполучнотканинний тяж, що з'єднує тіло зародка з плацентою. Він містить залишки протоки жовткового мішка — жовткове стебельце, алантоїс і кровоносні судини — дві пупкові артерії і одну вену. Основу пупкового канатика складає особлива *слизова сполучна тканина*, що має назву вартонових драглів (рис. 3.31). Ця слизова тканина забезпечує тургор (пружність) пупкового канатика і неспадання кровоносних судин, які проростають через нього від тіла зародка до ворсинок хоріона. Через кровоносні судини пуповини здійснюється постачання зародка поживними речовинами і киснем від плаценти. Крім цього, слизова тканина виконує захисну функцію позасудинним шляхом. Пуповинна вена несе кров, збагачену киснем і поживними речовинами, від плаценти до плоду, а артерії доносять венозну кров від плоду до плаценти.



4 Рис 3.31. Схема пупкового канатика ссавця (поперечний переріз).

ЕкАм — ектодерма амніотичної оболонки, ССТ — слизова сполучна тканина (вартонові драглі), ЖС — жовткове стебельце з залишком жовткового мішка, ПА — пупковий артерій, ПВ — пупкова вена, Ал — алантоїс, ЕнАл — ентодерма алантоїса, МД — мезодерма.

Плацента (від грец. *piast* — корж), або дитяче місце являє собою комплекс гістологічних структур хоріона плоду і слизової оболонки матки, який забезпечує постійний зв'язок між організмом матері та плоду. З моменту встановлення контакту між зародковими оболонками плоду і слизової матки останню називають *материнською плацентою*, а ускладнену зародкову оболонку — хоріон — *плацентою плоду*. Інколи паралельно з назвою "материнська плацента" може вживатися термін слизова оболонка матки (як синоніми) (див. рис. 3.32).

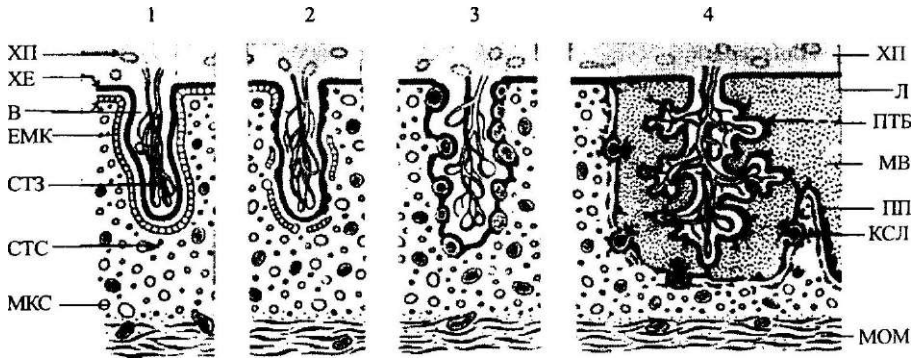
Утворення плаценти. У плацентарних тварин зв'язок зародка зі слизовою матки проходить декілька стадій розвитку, основними етапами становлення такого зв'язку є: *трофобласт — хоріон — плацента*. На перших порах, як тільки зародок імплантується в стінку матки, він живиться за рахунок залоз матки. Шляхом дифузії секрет залоз проникає в порожнину бластодермічного пухирця, а відтак у порожнину жовткового мішка (після його виникнення), а звідти до тіла зародка. Посилення зв'язку зародка з материнським організмом настає з розвитком зародка і необхідністю більш інтенсивного його живлення.

Ворсинки хоріона проходять три стадії розвитку. На ранніх стадіях розвитку по всій поверхні хоріона утворюються вирости — ворсинки, ЯКІ формуються з трофобласта шляхом з'єднання позазародкової ектодерми і позазародкової частини парієтального листка спланхнотома. На хоріоні спочатку виникають *первинні ворсинки*, які являють собою вирости трофобласта. На зміну первинних, примітивних ворсинок утворюються *вторинні*, які складаються з епітелію позазародкової ектодерми і мезенхіми, що вростає під епітелій. За допомогою первинних ворсинок ембріон живиться виділеннями залоз слизової оболонки матки (крипт). На 2-3 тижні ембріонального розвитку людини вторинні ворсинки хоріона виділяють протеолітичні ферменти. Продукти розщеплення слизової оболонки матки — ембріотроф — фагоцитуються клітинами трофобласта і використовуються зародком для живлення. В результаті протеолітичної дії ферментів хоріона (плазмодіотрофобласта) в слизовій оболонці матки утворюються порожнини, або лакуни. Останні збільшуються за розмірами і заповнюються материнською кров'ю.

З десятого дня ембріонального розвитку людини протеолітична активність плазмодіотрофобласта згасає, він розпадається на фрагменти і зникає. Коли У ворсинках з'являються кровоносні судини, то вони носять назву *третинних* "орсинок. Якщо кровоносні судини походять від жовткового мішка, то

плаценту називають жовтковою (наприклад, у більшості сумчастих), якщо кровоносні судини проростають з алантоїса, то і плацента носить назву алантоїдної. У вищих ссавців спочатку функціонує жовткова плацента, а згодом, коли до хоріона приєднується алантоїс, вона замінюється на алантоїдну. В таких тварин, як кіт, кролик, верблюд та ін. функціонує плацента обох типів.

Типи плацент. Залежно від особливостей проникнення ворсинок хоріона зародка (плоду) в слизову оболонку матки плаценти ссавців поділяють на такі типи: епітеліохоріальні, десмохоріальні, ендотеліохоріальні і гемохоріальні (рис. 3.32, табл. 3.5).



- Рис. 3.32. Схематичне зображення контактів ворсинок хоріона зі структурами матки при різних типах плацент.

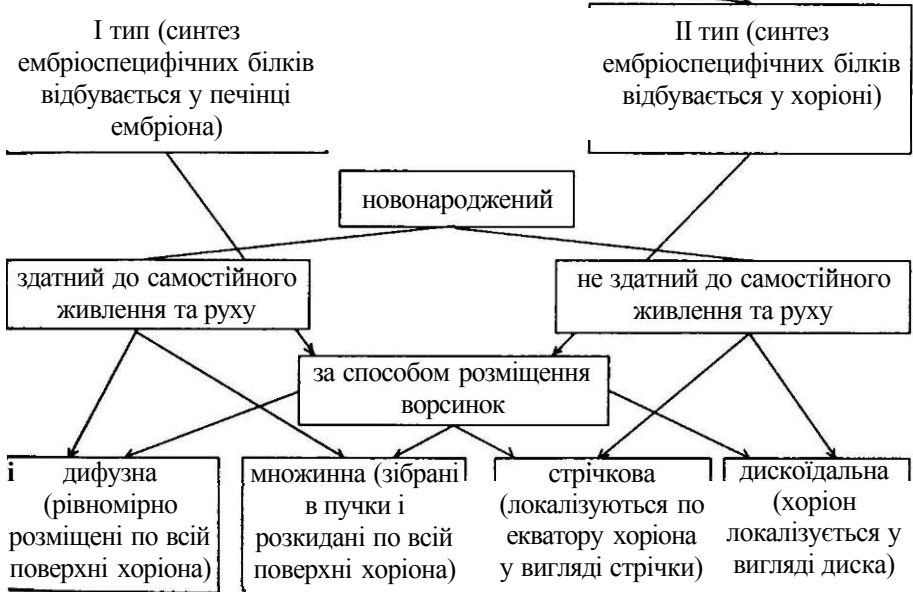
1 — епітеліохоріальна плацента, 2 — десмохоріальна, 3 — ендотеліохоріальна, 4 — гемохоріальна плацента. ХП — хоріальна пластинка, В — ворсинка: ХЕ — хоріальний епітелій, СТЗ — сполучна тканина і кровоносні судини зародка; ЕМК — епітелій маткових крипти, СТС — сполучна тканина слизової оболонки матки, МКС — материнські кровоносні судини, ПТБ — утворення плазмодіотрофобласта, КСЛ — кровоносні судини, які відкриваються в лакуни, Л — лакуна, МОМ — м'язова оболонка матки (міометрій), МВП — міжворсинковий простір з материнською кров'ю, ПП — перегородка плаценти.

(1) *Епітеліохоріальна* плацента побудована найпростіше, особливо материнська її частина. Ворсинки хоріона такого типу плаценти проникають у маткові крипти і контактують з епітеліальною їх вистілкою. При пологах ворсинки просто витягаються з маткових крипти. Поживні речовини, які виділяє епітелій крипти (маточне молоко) дифундують через ворсинки хоріона

Таблиця 3.5

Типи плацент

Плацента за характером трофіки поділяється на 2 типи



за будовою

епітетахоріальна;
ворсинки хоріона контактують лише із епітелієм маткових залоз (наприклад, коні, свині, верблюди)

десмохоріальна;
ворсинки хоріона руйнують епітелій і врастають у сполучну тканину маткових залоз (наприклад, корови, вівці)

ендотелюхоріальна;
ворсинки хоріона руйнують епітелій та сполучну тканину і контактують з ендотелієм судин маткових залоз (наприклад, кішки, собаки)

гемохоріальна;
ворсинки хоріона руйнують стінку судин матки і контактують безпосередньо з материнською кров'ю (наприклад, людина, ссавці)

і служать для живлення плоду. Вважається, що в такого типу плаценти немає органічного зв'язку між хоріоном і слизовою матки, тому тварин з такою плацентою іноді називають напівплацентарними (свині, коні, верблюди, дельфіни, бегемоти, лемури).

(2) *Десмохоріальна* плацента характеризується тіснішим зв'язком хоріона зародка зі слизовою оболонкою матки. В такій плаценті ворсинки хоріона плоду занурюються в маткові крипти, своїми ферментами руйнують епітелій крипт і прилягають безпосередньо до сполучнотканинної основи слизової оболонки матки. Поживні речовини з крові матки дифундують через епітелій і мезенхіму ворсинок хоріона і проникають в його кровоносні судини, забезпечуючи живлення зародка. Таку плаценту мають жуйні тварини.

(3) *Ендотеліохоріальна* (вазохоріальна) плацента зустрічається у хижаків. В ендотеліохоріальній плаценті ворсинки хоріона руйнують епітелій та сполучнотканинну основу слизової матки і контактують з ендотеліальним шаром кровоносних судин. Такий контакт забезпечує краще постачання плоду поживними речовинами і киснем. При пологах слизова оболонка матки частково руйнується і виникає невелика кровотеча, яка швидко ліквідується.

(4) *Гемохоріальна* плацента властива людині та іншим приматам, а також гризунам, комахоїдним. Такий тип плаценти характерний тим, що ворсинки хоріона плоду руйнують слизову матки аж до кровоносних судин, з яких виливається кров у виниклі лакуни, і ворсинки хоріона омиваються материнською кров'ю. Прямого з'єднання між судинами ворсинок і матки немає. Поживні речовини з крові матки проходять через епітелій ворсинок хоріона, через мезенхіму і стінку його кровоносних судин та потрапляють в тіло зародка. При пологах руйнується частина слизової оболонки матки, виникає значна кровотеча, і слизова оболонка матки регенерує довший час.

Класифікація плацент за формою. Розміщення ворсинок хоріона плоду і відповідно контакти з ними слизової оболонки матки мають різну форму. Залежно від форми, плаценти поділяють на такі типи (див. табл. 3.5):

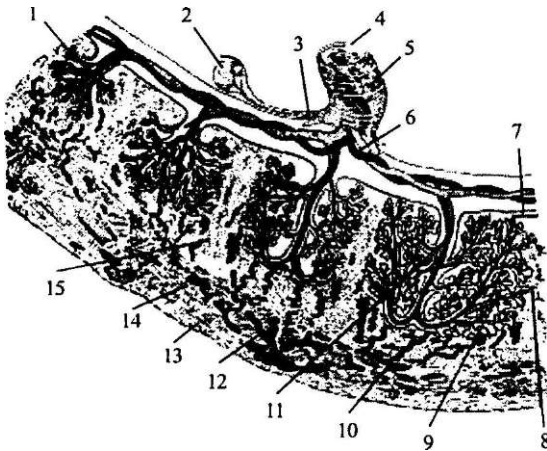
(1) *дифузна* (в коней, свиней, верблюдів), в якій ворсинки розміщені по всьому хоріону;

(2) *котиледонна*, або *множинна* (в рогатої худоби), коли ворсинки формують скупчення — котиледони, а відповідно до них на слизовій оболонці матки розростаються бородавчастої форми випинання — карункули. Ворсинки хоріона проникають у крипти на карункулах;

(3) *поясна* або *стрічкова* (у хижаків), в якій ворсинки зібрані в смужку, що опоясує довкола хоріон, а решта його залишається вільною від ворсинок;

(4) *дисковидна*, або *дискоїдальна* (в людини), характерна тим, що ворсинки в ній збираються на хоріоні у вигляді диска і відповідно розміщені лакуни материнської плаценти.

Існує класифікація, за якою плаценти поділяють на *відпадаючі* і *невідпадаючі*. Якщо при родах ворсинки хоріона виходять із заглибин слизової оболонки матки, не пошкоджуючи її, без кровотечі, то таку плаценту називають невідпадаючою (в деяких сумчастих, свиней, китоподібних, верблюдов, коней, бегемотів, жуйних). В інших ссавців при родах руйнується частина слизової оболонки матки (материнської плаценти) з кровотечею. Таку плаценту називають відпадаючою (у хижаків, гризунів, деяких комахоїдних, летючих мишей і приматів).



4 Рис. 3.33. Взаємовідношення тканин плоду і матері при формуванні плаценти. На схемі зліва направо показана прогресуюча складність будови ворсинок. Артеріальні судини плоду зображені чорними, венозні — сірими.

- 1 — ворсинка хоріона,
- 2 — жовтковий мішок, 3 — край амніона, 4 — пупковий канатик,
- 5 — пупкова вена, 6 — гілки пупкової артерії, 7 — стрілка показує напрямок руху крові до крайового синуса, 8 — септа,
- 9 — материнська кров, 10 — спіральна артерія,
- 11 — основний стовбур ворсинки хоріона, 12 — артерія і вена матки, 13 — периметрій (сероза), 14 — міометрій, 15 — залоза слизової оболонки матки.

Будова плаценти хоріона. В утворенні плаценти приматів бере участь алантоїс і хоріон зародка та слизова оболонка матки. Отже плацента включає дві складові частини — материнську і плодову. *Материнська плацента* — Це видозмінена слизова оболонка матки в місці вrostання в неї ворсинок хоріона на плоду. *Плодова частина плаценти* утворена ворсинчастим хоріоном на відміну від решти хоріона, який не має ворсинок і називається гладким хоріоном.

Будова третинної ворсинки. Дифінітивна (третинна) ворсинка хоріона в центрі містить ембріональну сполучну тканину — мезенхіму, багату кровоносними судинами. Базальна мембрана відмежовує мезенхіму від одношарового кубічного епітелію, який зверху вкриває ворсинку і носить назву *цитотрофобласта*. Поверхня цитотрофобласта оточена *синцитіотрофобластом*, утвореним не розділеною на клітини масою цитоплазми з великою кількістю ядер. У другій половині вагітності частини ворсинок трофобласта редукується і їхню поверхню вкриває фібриноід Лангганса—фібрино-подібна маса.

Материнська частина плаценти людини — це видозмінена слизова оболонка матки, так звана відпадаюча оболонка, зв'язана з хоріальною пластинкою. *Відпадаюча оболонка* містить численні лакуни — заглибини, які є частиною своєрідно побудованої судинної системи матки між дрібними артеріями і венами. Вистелені *лакуни* ендотелієм, який є продовженням ендотелію згаданих кровоносних судин. По артеріях в лакуни поступає кров і заповнює їх, а по венах — відтікає з лакун. Отже в лакунах відбувається постійна циркуляція крові матері. В лакунах розміщуються ворсинки хоріона, поверхня яких омивається кров'ю матері. Деякі з них досягають дна сполучно-тканинної основи слизової матки і прирастають до неї (якірні ворсинки).

Слід відзначити, що кров плоду і матері відмежована стінкою кровоносних судин ворсинок плоду, що створює *гемохоріальний (плацентарний) бар'єр*, який забезпечує захист організму зародка від багатьох шкідливих факторів, що можуть потрапити в кров матері. Однак, гемоплацентарний бар'єр проникливий для алкоголю, нікотину, наркотичних і багатьох лікарських засобів, тому вони можуть негативно впливати на розвиток зародка.

Основні морфологічні процеси у різні періоди внутрішньоутробного розвитку людини

Перший тиждень ембріонального розвитку (ранній ембріогенез) — період відповідальний тим, що в ньому відбувається запліднення, дроблення зигота, утворення морули і бластули. В цей час настає делімінація і утворення епібласта і гіпобласта, починається імплантація.

Другий тиждень пренатального розвитку — початок ембріонального (зародкового) розвитку характеризується завершенням імплантації і формуванням зародкового диска. Продовжується гастрюляція — іміграція. Утворюються амніотичний і жовтковий пухирці, позазародкова мезодерма. Розвиваються позазародкові органи: первинні ворсинки хоріона, жовтковий мішок.

На *третьій тиждень* ембріогенезу припадає утворення трьох зародкових листків (екто-, енто- і мезодерми), хорди, прехордальної пластинки, нервової

трубки і нервового гребеня. Відзначається початок сегментації дорзальної мезодерми на соміти, сегментні ніжки, листки спланхнотома (вісцеральний і парістальний) з утворенням ембріонального целома. Наступає підрозділ порожнини тіла на перикардіальну, плевральну і перитонеальну. Затим закладається серце з кровоносними судинами, передник (пронефрос). Формуються позазародкові органи: алантоїс, вторинні, а відтак і третинні ворсинки хоріона. Утворюється тулубова складка, яка відділяє зародок від позазародкового матеріалу.

Четвертий тиждень ембріонального розвитку характерний тим, що в ньому продовжується сегментація дорзальної мезодерми (до 30 сомітів) і диференціація її на склеротом, міотом і дерматом. Нервова трубка змикається і формуються невropори (передній і задній), утворюються нервові ганглії. В цей же час відзначається утворення шлунка, печінки, підшлункової залози, ендокринних залоз. Виникають вушні і кришталікові плакоди, а також первинна нирка, 4 пари зябрових дуг, починає формуватися плацента, виникають зачатки кінцівок.

На *п'ятий тиждень* ембріонального розвитку особливо екстенсивно росте голова зародка, що зв'язано зі швидким розвитком мозку. Прогресує розвиток спинного мозку, утворені черепномозкові і багато спинномозкових нервів. Ростуть кінцівки. Закінчується процес сегментації мезодерми. З нефрогенної тканини розвивається мезонефрос і починає формуватися метанефрос. Добре помітні дві серцеві трубки, зачатки бронхів і легень. Очна плакода формує лінзи. Пряма кишка ізольовується від сечового міхура, а тонка кишка утворює первинну кишкову петлю. Трахея відділяється від стравоходу. Продовжує формуватися підшлункова залоза, з'являються статеві валики.

Шостий тиждень ембріонального життя характеризується помітним розвитком органів чуття: появою вушних горбиків, що дають початок вушній раковині і виникненням пігменту в сітківці ока. Розвивається нервова трубка і дає початок структурам головного мозку, виникають ганглії в міжхребцевих просторах. Продовжує формуватися підшлункова залоза і печінка, бронхо-легеневі сегменти; виникають зачатки грудних залоз, відділяються від мезонефроса гонади і проявляються відмінності у будові статевих залоз. Одночасно випрямляється тулуб ембріона, стають чіткішими відмінності в будові верхніх і нижніх кінцівок.

На *сьомому тиждні* розвитку зародка людини сильно міняються кінцівки, виділяються майбутні пальці. Примітивна кишка відділяється від жовткового мішка, будучи з'єднаною з ним лише невеликим жовтковим стебельцем.

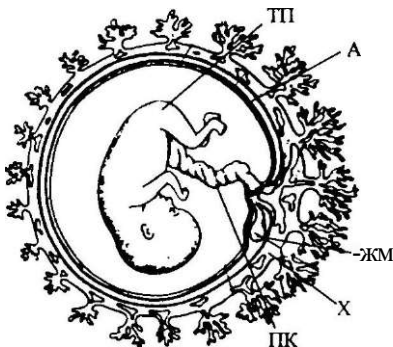
Клоакальна мембрана розривається, продовжується диференціація метанефрогенної тканини — майбутньої нирки, в сім'яниках формуються трубочки — майбутні сім'яні каналці, в яєчниках — яйценосні кулі, які дадуть початок фолікулам.

На початку восьмого тижня ембріонального розвитку відзначаються лише залишки хвоста, який редукується, кінцівки закінчуються короткими пальцями. Повіки очей починають змикатися, вушні раковини — набувати остаточної форми. Появляється черепне судинне сплетення. Під кінець восьмого тижня ембріон набуває людського вигляду, хоч голова непропорційно велика і шия лише намічається, стають чіткішими надбровні дуги. Зовнішні статеві органи починають набувати характерних відмінностей. Продовжує формуватися кишечна петля; пуповина, яка відходить від кишечника, зменшується в розмірах.

Під кінець другого місяця внутрішньоутробного розвитку в зародка вже сформовані зачатки всіх органів і на початку третього місяця завершується зародковий і починається плодовий період пренатального онтогенезу.

Внутрішньоутробний ріст і розвиток зародка людини

Ріст зародка — це збільшення маси і розмірів зародка, яке супроводить його розвиток. На кінець третього тижня розвитку зародок досягає 1,5 мм, четвертого — 3,5 мм, на шостий тиждень — 17 мм, на кінець восьмого тижня — 30 мм. Маса зародка на цей час досягає 5 г і в ньому вже сформовані зачатки всіх органів. Тримісячний плід має довжину (вздовж лінії тім'я — п'ята) приблизно 9 см, п'ятимісячний — 25 см (рис 3.34), у сім місяців — 35 см, у дев'ять — 45-50 см. Нормальна доношена новонароджена дитина повинна мати довжину 50 см.



•4 Рис.3.34. Положення плоду і зародкових оболонок на 5-му місяці розвитку.

ТП — тіло ембріона (плоду),
А — амніон, ЖМ — жовтковий мішок, Х — хоріон, ПК — пупковий канатик.

Загальна ембріологія вивчає розвиток зародка до того часу, поки не сформуються всі зачатки; дальше становлення окремих органів і систем організму викладене в курсі анатомії людини.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Ембріональний розвиток птахів. 2. Яйцеклітина птахів. 3. Дроблення у птахів. 4. Бластула птахів. 5. Спосіб гастрюляції у птахів. 6. Тулубові складки в птахів. 7. Амніотичні складки в птахів. 8. Амніон. 9. Алантоїс. 10. Серозна оболонка зародка птахів. 11. Функції провізорних органів птахів. 12. Яйцеклітина людини. 13. Запліднення в людини. 14. Еластогенез людини. 15. Бластоциста (бластодермічний пухирець). 16. Трофобласт і ембріобласт. 17. Делямінація і кавітація. 18. Амніотичний і жовтковий пухирці. 19. Зародковий диск. 20. Тулубові складки. 21. Спосіб утворення мезодерми в людини. 22. Провізорні органи зародка людини. 23. Амніон. 24. Алантоїс. 25. Жовтковий мішок. 26. Розвиток трофобласта в людини. 27. Плацента. 28. Типи плацент. 29. Будова провізорних органів плоду людини. 30. Функції провізорних органів плоду людини.

3.5. НАУКОВІ ОПРАЦЮВАННЯ В ЕМБРІОЛОГІЇ

Ембріональний розвиток тварин надзвичайно складний. Що вище на філогенетичній драбині стоїть вид, то складніший процес його ембріонального розвитку. Під час ембріогенезу тканини і органи набувають певних відмінностей, вони диференціюються. При цьому відбуваються складні процеси в генетичному апараті клітин. У внутрішньоутробний період розвитку ембріональні зачатки дуже вразливі на різні шкідливі впливи, які можуть викликати порушення розвитку тварин і людини. Тому особливе значення приділяється валеологічним питанням в ембріологічній науці.

3.5.1. Теоретичні основи диференціації клітин

Багатоклітинний організм розвивається із заплідненої яйцеклітини (зиготи). *Активована яйцеклітина* під час запліднення має набір генів на розвиток усієї різноманітності клітин, тканин та органів. Жовток яйцеклітини містить білки і ліпоїди, тобто пластичні та енергетичні матеріали, необхідні для побудови клітин на перших порах розвитку зародка.

В *зиготі* гени репресовані, в них ДНК зв'язана з білками гістонами. У вигляді конденсованого хроматину (гетерохроматину). Під час запліднення настає *експресія* (активація) певних груп генів, тобто деконденсація ділянок

хромосом, які називають еухроматином. Першими дерепресуються гени першої категорії, які обумовлюють проліферацію — збільшення кількості клітин. Клітини, які утворюються внаслідок кількох перших поділів, зберігають здатність формування всіх типів клітин, що є в дорослому організмі, вони є тотипотентними клітинами. Скорочення можливостей клітин (бластомерів), тобто втрата тотипотентності, називається *детермінацією*. При цьому клітини поступово перетворюються в мультипотентні, здатні утворювати декілька споріднених типів клітин.

Детермінація клітин (тканин) (від лат. *scieeetmāno* — визначення) — процес, який програмує напрямок розвитку клітин, характерний для даного виду тканин. У результаті детермінації компетентна клітинна система обирає один із багатьох можливих шляхів розвитку. Отже, детермінація клітини — це процес визначення шляху її дальшого розвитку, виникнення якісної своєрідності клітини. В основі детермінації лежить експресія генів, в результаті якої клітини обирають тільки один із багатьох можливих шляхів розвитку і стають *спеціалізованими* клітинами.

Зовнішнім проявом детермінації є *диференціація*, тобто морфологічна чи функціональна експресія тієї частини геному, яка залишилася в розпорядженні даної клітини чи групи клітин. Так у результаті диференціації клітини втрачають частину своїх попередніх можливостей, але набувають деяких нових властивостей і спеціалізуються. З біохімічної точки зору диференціація — це процес спеціалізованих шляхів синтезу (наприклад, еритроцити синтезують гемоглобін, клітини кристалика — білок кристалин). Функціональна диференціація розглядається як розвиток здатності міоцитів до скорочення, нейроцитів — до провідності. Морфологічно кінцева диференціація проявляється в утворенні чисельних спеціалізованих клітин і структур, наприклад, відростків у нейронах, появи міофібрил у міоцитах.

Таким чином, різниця між клітинами, які мають однаковий набір генів, визначається диференційованою *репресією* і *експресією генів*. У зв'язку з тим, що синтез білків диктується експресією генів, то різні клітинні типи експресують різні гени. Проте є гени, які функціонують у всіх клітинах організму, визначаючи їх метаболізм (гени першої категорії), інші гени керують синтезом тих білків, які визначають різницю між клітинами в період розвитку, тобто їх спеціалізацію (гени другої категорії). Тоді як гени першої категорії нечутливі до впливів, що викликають диференціацію, то гени другої категорії реагують на індуктори диференціації.

Вважають, що чинники, відповідальні за *диференціацію*, тобто експресію і репресію генів, знаходяться в цитоплазмі, яка ділиться нерівномірно між

дочірніми клітинами як за кількістю, так і за якістю. Таким чином, нерівномірний розподіл різних ділянок цитоплазми зиготи, а затим і бластомерів між дочірніми клітинами зумовлює диференціацію клітин різного типу, тобто цитоплазма приводить у дію механізми, які здійснюють вплив на ядро для включення (експресії) одних і виключення (репресії) інших генів. Процеси диференціації тісно поєднані з проліферацією клітин. Клітини, які швидко розмножуються, є низько диференційованими (наприклад, мезенхімні), а високо спеціалізовані клітини, як правило, втрачають здатність до проліферації (наприклад, нейрони, кардіоміоцити).

Диференціація є незворотним процесом, вона здійснюється від менш диференційованої до більш диференційованої структури. Результатом диференціації є *морфогенез* — удосконалення форми, прийняття нового вигляду, втілення плану просторової організації зародка. Морфогенез здійснюється під час реалізації різних процесів: росту, індукції, спрямованої міграції клітин, міжклітинних взаємодій, апоптозу частини клітин. Морфогенетичним механізмом є нерівномірний ріст і селективне відмирання клітин.

Ріст означає постійний приріст, збільшення загальної маси клітин, морфофункціональних одиниць органів та систем органів. Ріст шляхом поділу клітин — це еспоненціальний процес, логарифмічна фаза, коли число клітин збільшується дуже швидко (1, 2, 4, 8, 16 і т.д.). *Відмирання* (смерть) клітин є необхідним компонентом ембріонального розвитку. На ранніх етапах морфогенезу природно (генетично) смерть клітин реалізується шляхом апоптозу (програмованої смерті) і досягає значних розмірів (серед нейробластів 25-75 % підлягає апоптозу).

У ході диференціації утворюються *тканини*, тобто формуються характерні групи клітин, які мають відповідний для них вигляд, спільну будову і виконують спільну функцію. Процес утворення тканин називається гістогенезом. Із різних тканин формуються органи, а процес їх формування називається *органогенезом*, який в певній мірі здійснюється внаслідок ембріональної індукції.

Ембріональна індукція — це дія особливих факторів, які забезпечують координацію між окремими зачатками в процесі ембріогенезу і в результаті якої відбувається утворення якісно нової структури. Так, хордомезодерма визначає розвиток нервової трубки з ектодерми. В цей же час клітини ектодерми набувають компетенцію — здатність реагувати на індуктор.

Критичні періоди розвитку зародка — це періоди підвищеної чутливості організму зародка до шкідливої дії факторів зовнішнього середовища. Вони виникають під час переходу від одного морфофункціонального етапу до

наступного, якісно відмінного від попереднього. Такими періодами в прогнозі є мейоз, процес запліднення; під час ембріогенезу подібними етапами є імплантація (6-7 доба) і розвиток осьових зачатків (3-8 тиждень), період посиленого розвитку головного мозку (15-20 тиждень), а також період формування основних функціональних систем організму (20-24 тиждень) та процес пологів. У постнатальний період критичними є перший рік життя дитини і час статевого дозрівання (11-16 років). Пошкоджуючу дію на організм можуть здійснювати хімічні речовини (в тому числі деякі лікарські засоби), фізичні (іонізуюче випромінювання), біологічні (ендо- і екзотоксини мікробів), гіпоксія, голодування, наркотичні засоби. Вони можуть проходити крізь плацентарний бар'єр і викликати ембріопатії (порушення розвитку зародка).

3.5.2. Досягнення експериментальної ембріології

Дослідження ембріонального розвитку організмів проводилися з дуже давніх часів, але експериментування над зародками почалися лише з кінця XIX століття. Засновниками цього напрямку в ембріології були Ернст Геккель, роботи якого з'явилися 1869 р., і Вільгельм Ру (публікації 1883-1888 рр.).

Експерименти над зиготою, що дробиться. Експерименти над заплідненою яйцеклітиною різних тварин (тритон, жаба) проводилися різними методами: перетягуванням зиготи на дві частини зі спостереженням за долею обох її половин, відокремленням бластомерів на початкових стадіях ембріогенезу (аж до 16 бластомерів) і прослідковуванням можливостей розвитку зародка з окремих бластомерів.

Користуючись методикою розділення бластомерів, дослідники врешті дійшли висновку, що на ранніх етапах дроблення зиготи бластомери є *рівноспадковими*, тобто такими, що можуть розвиватися в повноцінні особини; при дальшому розвитку зародка проявляє свою дію *детермінація* — визначеність диференціації бластомерів у певному напрямку.

Експерименти з трансплантацією ембріонального матеріалу. Трансплантацією (від лат. *іганзріаніо* — пересаджую) називають пересаджування клітин, тканин і органів в межах одного організму, або від одного організму до іншого. Пересаджування частин тіла з одного місця зародка до іншого називається *ауто трансплантацією* (від лат. *ауіОЗ* — сам). Коли пересаджування здійснюють від зародка одного виду зародкові того ж виду, то таке пересаджування називають *гомотрансплантацією* (від грец. *котоіоа* — рівний, однаковий). Якщо пересаджують частини від одного виду в організм іншого виду в межах одного ряду — то це буде *ксенотранс-*

плантація (від грец. *кзепоз* — чужий). Пересаджуваний орган або тканину називають *трансплантатом*. Організм, від якого беруть клітинний матеріал трансплантат, називається донором, а організм, якому його пересаджують, — реципієнтом.

Були проведені численні експерименти з гомотрансплантацією частин зародків з метою виявлення їх взаємодії в процесі ембріогенезу, з'ясування формоутворюючих зв'язків між частинами зародка. Зокрема встановлено, що розвиток нервової тканини у земноводних пов'язаний з матеріалом хордомезодерми. Переміщена ділянка хордомезодерми на незвичну ділянку тіла зародка (наприклад, на стінку живота) стимулює розвиток нервової системи. Така взаємодія частин зародка, внаслідок якої визначається дальший розвиток органів, називається *ембріональною індукцією*, а частина зародка, що зумовлює індукцію, — *індуктором*.

На відміну від первинної індукції, яка здійснює індукуючу дію хордомезодерми на розвиток решти частин зародка, існує ще й вторинна індукція, коли індукуюча дія здійснюється на близьких відстанях. Наприклад, пересаджування епітелію кришталика на стінку проміжного мозку викликає в ньому диференціацію сітківки; розвиток слухового пухиря відбувається при взаємодії ектодерми з довгастим мозком.

Трансплантація ембріональних клітин, як показали дослідження, має перевагу перед пересаджуванням тканин і органів дорослого організму, бо при цьому можна уникнути тканинної несумісності донора і реципієнта. Трансплантовані тканини можуть забезпечити функцію органа навіть при пересаджуванні 3-5% від об'єму відповідного органа. При порушеннях імунної системи органів внутрішньої секреції успішно застосовується трансплантація культури клітин і тканин. Перспективною вважається трансплантація культури тканин, модифікованих методами генної інженерії.

Штучне запліднення. Останнім часом ембріологічна наука збагатилася теоретичними опрацюваннями, які дають можливість проводити штучне осіменіння і запліднення. У медичній практиці, починаючи з 1976 р., використовується так зване *штучне (екстракорпоральне) запліднення*. Таке запліднення застосовують, наприклад, при звуженні яйцепроводів, коли є небезпека, що зародок не може потрапити в порожнину матки. Тоді відповідним чином зібрані і підготовлені яйцеклітина і сперматозоїди інкубують у спеціальних живильних середовищах, де вони зливаються, Утворюється зигота і здійснюється початковий етап ембріогенезу (до 18-32 бластомерів). Відтак зародок імплантують у матку жінки, де й відбувається

вагітність до її завершення — родів. Якщо отриманий таким чином зародок за домовленістю імплантують в матку іншої жінки для його виношування, то таке виношування називають сурогатним материнством.

Розроблені методи штучного осіменіння і штучного запліднення застосовуються в тваринництві для отримання більшої кількості нащадків від високопродуктивних тварин. Використовується також метод кріоконсервації сперми і зародків шляхом зберігання їх в умовах низької температури. Для виявлення майбутньої статі дитини проводять аналіз одного з бластомерів бластоцисти на хромосоми X чи Y. Застосовуються мікрохірургічні операції — штучного пошкодження оболонки яйцеклітини для покращання пенетрації сперматозоїда.

Клонування (від грец. *κλων* — нащадок) — отримання генетичних копій організмів, що має значення для швидкого відтворення високопродуктивних ліній і порід сільськогосподарських тварин. Експериментальними дослідженнями показано, що в процесі диференціації соматичних клітин гени ядра не втрачаються, вони лише знаходяться в заблокованому стані і можуть бути активованими після пересаджування в яйцеклітину, позбавлену ядра. Це положення використовується для отримання точних генетичних копій

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Теоретичні основи диференціації клітин.
2. Експресія генів.
3. Репресія генів.
4. Диференціація клітин.
5. Детермінація.
6. Ембріональна індукція.
7. Ріст маси клітин.
8. Апоптоз клітин.
9. Критичні періоди розвитку зародка.
10. Штучне (екстракорпоральне) запліднення.
11. Імплантація зародка в матку.
12. Методи збагачення сперми.
13. Клонування.
14. Трансплантація ембріональних клітин і тканин.
15. Ембріональна індукція.

ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ

У розділі основ ембріології було показано, як запліднена яйцеклітина — зигота — перетворюється в складний організм. В ембріональний період онтогенезу відбувається розвиток тканин (гістогенез) із зародкових листків (ектодерми, ентодерми, мезодерми). Не дивлячись на те, що під час розвитку всі клітини зародка отримують однаковий набір генів, в різних клітинах у різні фази розвитку одні гени функціонують і спрямовують інформацію про синтез білка рибосомам, тоді як активність інших генів пригнічена репресивними генами. Тому в одних клітинах будуть синтезуватися одні білки, в інших — інші, і самі клітини матимуть відмінності в хімізмі, будові та функції. У результаті диференціації клітин утворюються різні типи тканин.

4.1. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТКАНИН

Тканина — це утворена в процесі філогенезу система клітин і сформованих ними структурних елементів, які розвиваються з одного або декількох ембріональних зачатків, входять до складу органів і беруть участь у забезпеченні їх функцій, але мають самостійне значення як окрема система організму.

4.1.1. Структурно-функціональні компоненти тканин

Як відзначено вище, тканина являє собою комплекс гістологічних структур (клітин та їх похідних), що виник у процесі філогенезу і характеризується спільними морфофункціональними властивостями. Слід відзначити, що тканина є гетерогенною системою, яка складається з клітин, їх різновидів та похідних.

(1) *Клітини* — провідні елементи тканин, які визначають їх основні властивості.

(2) *Симпласти* (від грец. *зут* — разом і *ріазіоз* — утворення) — багатоядерні утвори, які формуються шляхом злиття цілого ряду клітин під час ембріонального розвитку (наприклад, м'язові волокна, зовнішня частина трофобласта зародка).

(3) *Синцитії* (від грец. *зуп* — разом і *суіоз* — клітина) — сіткоподібна структура, яка виникла внаслідок неповної цитотомії під час поділу клітин зі збереженням зв'язку між її елементами за посередництвом цитоплазматичних містків (сперматогенні елементи в сім'яних каналцях сім'яника). Раніше синцитіальну будову приписували іншим тканинам (ретикулярній, пульпі емалевого органу зуба), однак електронномікроскопічні дослідження показали, що клітини цих тканин відмежовані плазмолемами, і тому їх стали називати "несправжніми синцитіями".

(4) *Постклітинні структури* (тромбоцити, які є частинами цитоплазми клітин мегакаріоцитів, рогові лусочки епітелію шкіри).

(5) *Похідними клітин* є проміжна (міжклітинна) речовина сполучної тканини, яка поділяється на основну речовину (може бути мінералізованою, як у кістці) і волокна: колагенові, еластичні та ретикулярні.

Клітини завжди знаходяться у взаємодії між собою і з міжклітинною речовиною. Ці взаємодії як безпосередньо, так і через міжклітинну речовину забезпечують функціонування тканин як єдиної системи.

Розвиток тканин, або гістогенез відбувається в ембріональному періоді онтогенезу шляхом диференціації клітинного матеріалу зародкових листків: ектодерми, ентодерми і мезодерми. *Диференціацією* називають утворення різних клітин (тканин) з початково однорідних. В основі диференціації лежить процес *детермінації* — визначення дальшого шляху розвитку клітин на генетичній основі внаслідок блокування окремих компонентів геному,

У складі тканини, як правило, знаходяться клітини різного рівня диференціації, а тим самим і функціонально нерівнозначні. Серед них, звичайно, найбільше зрілих, сформованих, функціонально активних, однак зустрічаються клітини молоді, здатні до поділу, напівстовбурові. У ході вивчення тканини вводиться таке поняття як диферон, або гістогенетичний *ряд*. *Диферон* (від лат. *clisegeniia* — різниця) — комплекс клітин, що знаходяться на різних стадіях диференціації, а тим самим і функціонального стану та енергетичної активності, що розвиваються з однієї стовбурової клітини.

4.1.2. Класифікація тканин

Відзначаючи, що тканини розвиваються з різних ембріональних зачатків, мають будову, притаманну лише певному типу тканин, і виконують різноманітні функції, характерні для даних тканин, під час вивчення та класифікації тканин необхідно враховувати: походження і розвиток (генез) тканини, її морфологічні та фізіологічні властивості. Виходячи з наведеного, у тваринних організмів виділено чотири типи тканин: епітеліальні, сполучні (опорно-трофічні), м'язові та нервові. Означені типи тканин відрізняються за вказаними показниками, як це видно з таблиці 4.1.

Твариннихорганізмів

Таблиця 4.1

	Епітеліальні	Сполучні (тканини внутрішнього середовища)	М'язові	Нервові
Походження	З усіх трьох зародкових листків (ектодерми, ентодерми, мезодерми)	З мезенхіми (мезенхіма — з мезодерми)	З мезодерми (окремі різновиди з інших джерел)	З ектодерми
Функції	Захисна, розмежувальна, секреторна, трофічна	Захисна, трофічна, сполучна, опорна (механічна)	Скоротлива (руху)	Сприймання подразень, вироблення нервових імпульсів і їх передавання
Будова	1. Межуюче положення, пошарова будова і розташування пластами, 2. Побудова майже виключно з клітин, 3. Полярність клітин	1. Аполярність клітин. 2. Відносно багато міжклітинної (проміжної) речовини	1. Видовжена форма клітин (структурно-функціональних одиниць). 2. Наявність у клітинах міофібрил	1. Нейрони — клітини з відростками. 2. Наявність в нейронах нейрофібрил
Основи класифікації	Фізіологічна: 1. Покривний епітелій. 2. Залозистий (секреторний). 3. Сенсорний. Морфофункціональна: 1. Одношаровий. 2. Багатшаровий епітелій	1. Тканини з переважною захисною і трофічною функціями (кров, ендотелій, ретикулярна тканина). 2. Тканини з вираженими сполучними і опорними функціями (власне сполучна тканина, хрящова і кісткова)	1. Гладка, 2. Поперечно-посмугована скелетна. 3. Поперечно-посмугована серцева	1. Нейрона. 2. Нейроглія (куди входить мікро- і макроглія)

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Тканина. 2. Компоненти тканини. 3. Клітина. 4. Симпласт. 5. Синцитій. 6. Постклітинні структури. 7. Похідні клітин. 8. Класифікація тканин тваринних організмів. 9. Гістогенез. 10. Диференціація тканин. 11. Порівняльна характеристика тканин тваринних організмів.

4.2. ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ

Епітеліальні тканини, або епітелій (від грец. *epi* — над і *ikeie* — сосок, тонка шкірка)—це сукупність диферонів полярно диференційованих клітин, розміщених у вигляді пласта на базальній мембрані. Вони знаходяться на межі між двома середовищами (частіше між зовнішнім і внутрішнім), вкривають поверхню тіла, внутрішні органи, вистеляють порожнисті органи (шлунок, кишечник, сечовий міхур, матку) і порожнини тіла (грудну, черевну), а також утворюють залози. Епітелії входять до складу багатьох органів, зумовлюючи специфіку їхньої будови і функції. Епітелій не містить кровоносних судин (за винятком судинної смужки внутрішнього вуха), а живлення отримує від сполучної тканини, яка його супроводить.

Функції епітеліїв

Пограничне розташування епітеліальної тканини в значній мірі визначає її функції, при цьому кожен різновид епітелію виконує притаманні йому функції.*

(1) *Розмежувальна, бар'єрна* — це основна функція епітеліїв, решта є їх спеціальними проявами. Епітелії утворюють бар'єри між внутрішнім середовищем організму і оточенням; властивості цих бар'єрів (механічна міцність, товщина, проникливість та ін.) визначаються конкретними структурно-функціональними особливостями кожного епітелію. Існують також епітелії, які розмежують поверхні внутрішніх органів, наприклад, вистеляють порожнини тіла (мезотелії) або судини (ендотелії).

(2) *Захисна* функція епітеліїв полягає в забезпеченні захисту внутрішнього середовища організму від пошкоджуючої дії механічних, фізичних (температурних, променевих), хімічних та мікробних факторів. Захисна функція може виражатися по-різному: шляхом утворення товстих пластів, формуванням зовнішнього малопроникного рогового шару, секретуванням захисного шару слизу, продукуванням речовин антимікробної дії.

* Подається частково у викладі В.Л. Бикова (кн. "Цитология и общая гистология". 1999).

↳ (3) *Транспортна* функція може проявлятися як перенесенням речовин через іаст епітелію (з крові через ендотелій дрібних судин в оточуючі тканини), к і по поверхні (транспорт слизу миготливим епітелієм дихальних шляхів або овоцита епітелієм яйцепроводів). Перенесення може здійснюватися через епітеліальний пласт шляхом дифузії, за допомогою білків-переносників, чи везикулярного транспорту.

і (4) *Всмоктувальна* функція є варіантом транспортної функції, прикладом й може служити всмоктування речовин епітелієм кишки чи ниркових каналців.

» (5) *Секреторна* функція епітелію полягає у формуванні функціонально активної частини більшості залоз.

(6) *Екскреторна*—участь у видаленні з організму (з сечею, потом, жовччо та ін.) кінцевих продуктів обміну речовин або введених в організм деяких (екзогенних) сполук (наприклад, ліків).

e (7) *Сенсорна* (рецепторна) — сприймання сигналів (механічних, хімічних) із зовнішнього середовища.

4.2.1. Спільні риси і відмінності в будові епітеліальних тканин

Виходячи з основних відмінностей у функціях, епітеліальні тканини поділяють на покривні та залозисті. Покривний епітелій відділяє організм від навколишнього середовища, а тим самим захищає його від механічних, хімічних, інфекційних та інших впливів, розмежує внутрішні органи, що знаходяться в порожнинах тіла (серце, легені, кишечник та інші) і створює умови для їх рухомості. Епітелій здійснює функції поглинання (всмоктування) з кишечника продуктів перетравлювання їжі, а також виділення продуктів метаболізму (екскреція). Залозистий епітелій здійснює секреторну функцію, утворюючи і виділяючи специфічні продукти — секрети, які використовуються в організмі.

Епітелій не містить кровоносних судин (за невеликим винятком) і отримує живлення шляхом дифузії від сполучної тканини, яка завжди його супроводить. Пласт епітеліальних клітин лежить на базальній мембрані, через яку здійснюється його зв'язок зі сполучною тканиною.

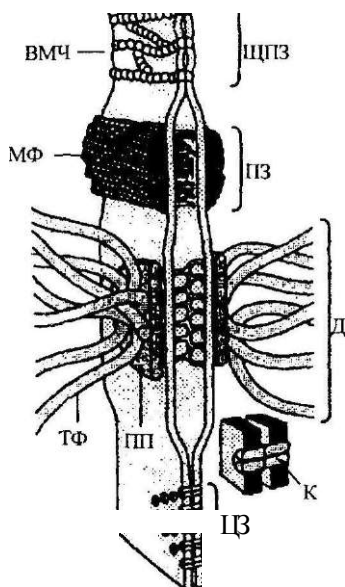
Походження епітеліальних тканин. Епітелій в людини розвивається дуже рано: починаючи з 3-4-го тижня ембріонального життя. Джерелом походження епітелію є всі три зародкові листки. Залежно від ембріонального джерела, розрізняють епітелії ектодермального, ентодермального і мезодермального походження.

Морфологічні особливості епітелію: (1) побудова з клітин епітеліоцитів з мінімальною кількістю міжклітинної речовини; (2) граничне положення (на межі двох різних середовищ); (3) полярна диференціація клітин (поділ на базальні і апікальні полюси); (4) розміщення клітин зімкнутими пластами; (5) наявність міжклітинних з'єднань, що забезпечує міцний зв'язок епітеліоцитів між собою; (6) розміщення на базальній мембрані, що знаходиться між епітелієм і сполучною тканиною; (7) висока здатність до відновлення (фізіологічної та репаративної регенерації), завдяки наявності камбіальних елементів.

Епітелій взаємодіє з пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка забезпечує його живлення за рахунок своїх судин, а також проявляє на нього регулятивні впливи. В пласті епітелію завжди розміщуються клітини неепітеліальної природи, зокрема, лімфоцити, зрідка інші лейкоцити. В окремих епітеліях містяться *пігментні* клітини (меланоцити), дендритні антиген-презентуючі клітини, тактильні епітеліоцити, які з дендритами нейронів формують чутливі рецептори.

Особливості будови епітеліоцитів залежать від виду епітеліальної тканини і пов'язані з їх місцем в епітеліальному пласті та з функціями. Форма клітин може бути плоскою, кубичною чи призматичною (циліндричною), але в їх структурі завжди проявляється полярність: один полюс спрямований до базальної мембрани (сполучної тканини) і називається базальним, а протилежний — апікальним, який інколи називають функціональним (в залозах). Форма ядра зв'язана з формою клітини: від круглої до овальної, в зроговілому епітелії ядро ущільнюється і лізується. Цитоплазма містить органиели загального значення, елементи цитокселекта (мікротубули і філаменти) формують тонофіламенти, які в разі фіксації склеюються між собою і описуються як тонофібрили. Тонофіламенти побудовані з білків цитокератинів (ідентифіковано близько 30 форм), які формують комплекси, відмінні для кожного окремого виду епітелію.

Міжклітинні з'єднання епітеліоцитів. Епітеліальні клітини з'єднуються між собою, утворюючи епітеліальні пласти. З'єднання клітин епітелію в пластах здійснюються різними способами і розділяються на механічні та комунікаційні (рис. 4.1).



А Рис. 4.1. Міжклітинні з'єднання епітеліоцитів на їх латеральній поверхні. (Об'ємна схема будови міжклітинних з'єднань.)

ЩПЗ — щільне пояскове з'єднання,
 ПЗ — проміжне з'єднання,
 Д — десмосома,
 ВМЧ — внутрішньомембранні частинки.
 ПП — пластинка прикріплення,
 МФ — мікрофіламенти,
 ТФ — тонофібрили, ШЗ — шлінове
 з'єднання, К — конксони.

(1) *Щільні з'єднання* являють собою найбільш тісний контакт клітин з усіх відомих, що забезпечує блокування розповсюдження речовин по міжклітинному просторі і змішування функціонально різних внутрішньомембранних білків плазмолемі. Мають вигляд пояса (шириною 0,1-0,5 мкм), побудованого з білка оклюдину, що оточує клітини навколо.

(2) *Проміжні з'єднання*, або оперізуючі десмосоми (*пояски злипання*) знаходяться на латеральній поверхні епітеліоцита і містять актин-зв'язуючі білки. До них прикріплюються елементи цитоскелета (актиноні мікрофіламенти), а зовні знаходиться адгезивний трансмембранний глікопротеїн, що обумовлює зв'язок цитоскелета з компонентами міжклітинної речовини.

(3) *Десмосоми (плями зчеплення)* являють собою потовщення і ущільнення ділянок плазмолемі двох сусідніх клітин (пластинок прикріплення), розділених міжклітинною щілиною. Пластинки мають вигляд диска діаметром 0,5 мкм і товщиною 15 нм, до якого прикріплюються тонофіламенти цитоскелета епітеліоцита. В міжклітинному матеріалі десмосоми знаходяться трансмембранні Ca^{2+} -зв'язуючі адгезивні білки, які взаємодіють з білками пластинок прикріплення і так з'єднують складові десмосоми в єдину систему.

(4) *Інтердигітації* — міжклітинні з'єднання, утворені пальцеподібними (від лат. *ііціііу* — палець) випинаннями поверхні одних клітин, які вдаються в цитоплазму сусідніх. Так збільшується площа контакту між клітинами і його міцність для забезпечення міжклітинних обмінних процесів.

(5) *Щільне з'єднання (пехи)* є комунікаційним (від лат. *соттіпсаіо* — сполучення) з'єднанням, утвореним сукупністю трубчастих трансмембранних структур (комплексів) діаметром 9-11 нм, які пронизують плазмолемі сусідніх клітин на ділянках 0,5-3 мкм і стикуються між собою у міжклітинній щілині шириною 2-3 нм. Кожен нексус має по кілька сотень білкових (конексинових) трубочок; в кожній проходить канал діаметром 1,5-2 нм, який обумовлює обмін низькомолекулярними сполуками між клітинами.

На епітеліоцитах розрізняють базальну поверхню, латеральну і апікальну. Базальна поверхня прилягає до базальної мембрани і прикріплена до неї гемідесмосомами (напівдесмосомами)—з'єднаннями, схожими за побудовою з половинками десмосом. Базальна і латеральна (до рівня щільних з'єднань) плазмолемі епітеліоцита утворюють єдиний комплекс (базо-латеральна плазмолема), що містить однакові мембранні білки, які служать рецепторами, переносниками поживних речовин та іонними помпами.

У базальному полюсі деяких епітеліоцитів виявляють базальні відростки, що служать для забезпечення міцнішого зв'язку зі сполучною тканиною (в багат шаровому епітелії). Є епітеліальні клітини (в каналцях нирки і слинних трубках слинних залоз), які мають базальні вирости, де розміщені мітохондрії. Таку структуру називають базальною посмугованістю, мітохондрії в ній забезпечують продукування великої кількості енергії, необхідної для роботи іонної помпи.

Базальна мембрана знаходиться між епітелієм і прилеглою сполучною тканиною. Під світловим мікроскопом має вигляд гомогенної пластинки товщиною близько 1 мкм. Складається з фібрилярних утворів і аморфної речовини (вуглеводо-білково-ліпідних комплексів). В базальній мембрані розрізняють три шари (в напрямку від епітелію до сполучної тканини): (1) світла пластинка, (2) щільна пластинка, (3) ретикулярна пластинка. Світла пластинка товщиною 30-50 нм побудована з глікопротеїнів і протеогліканів. Крізь неї проникають якірні протофіламенти від гемідесмосом епітеліоцитів. Щільна пластинка має товщину 50-60 нм, містить колаген, протеошкани і адгезивний глікопротеїн. В цю пластинку з боку сполучної тканини влітають якірні фібрили. Ретикулярна (фіброретикулярна) пластинка складається з колагенових фібрил сполучної тканини і за товщиною значно переважає

-вітлу і щільну пластинки. На думку деяких авторів, ця пластинка не відшиться до власне базальної мембрани, проте вона відповідає класичному півовій базальної мембрани на світлооптичному рівні.

Функції базальної мембрани.

ь (1) Забезпечення адгезії, міцного механічного зв'язку епітелію зі сполучною тканиною, формування еластичної опори епітелію.

. (2) Підтримування архітектоніки епітелію, спрямовування диференціації та поляризації епітелію, регулювання його росту при розвитку і репаративній регенерації.

(3) Бар'єрна функція — вибіркова фільтрація поживних речовин, що потрапляють в епітелій (базальна мембрана служить "молекулярним ситом" для транспортних речовин).

(4) Участь у трофіці епітелію шляхом проведення поживних речовин із ісполучної тканини (її кровоносних судин).

Г Класифікація епітеліальних тканин. Існують різні класифікації епітеліальної тканини: філогенетична (за походженням), функціональна і морфологічна. В основу філогенетичної класифікації покладене походження певних видів епітелію з різних зародкових листків. Згідно з цією класифікацією розрізняють: *шкірний* епітелій — походить з ектодерми (багатошаровий), *кишковий* — з ентодерми (одношаровий призматичний), нирковий розвивається з сегментних ніжок мезодерми (одношаровий), *целомічний* виникає з мезодерми — целома (одношаровий плоский), *епендимогліальний* — з нервової трубки (одношаровий), *ангіодермальний* походить з мезенхіми і має назву ендотелію, але більшістю авторів до епітелію не відноситься.

Залежно від виконуваної функції, розрізняють три види епітеліїв: (1) покриті епітелії (утворюють різноманітні вистілки); (2) залозисті (утворюють залози); (3) сенсорні епітелії (виконують рецепторні функції, входять до складу органів чуття).

Найбільш вживаною є морфологічна класифікація, яка враховує головним чином відношення клітин до базальної мембрани і форму клітин. За цією класифікацією епітеліальні тканини поділяються на одношарові і багатошарові, які вже включають всі різновиди епітеліальних тканин (табл. 4.2).

Таблиця 4.2.

Схема морфологічної класифікації епітеліальних тканин

Одношарові (прості)	Однорядний	Плоский
		Кубічний
		Призматичний
	Багаторядний	Призматичний
Багатошарові епітелії	Зроговілий	Плоский
	Незроговілий	Плоский
		Кубічний
		Призматичний
	Перехідний	

В одношаровому епітелії всі клітини своїми базальними полюсами торкаються базальної мембрани, в багатошаровому до неї прилягають лише клітини нижнього шару. Одношаровий епітелій поділяють на однорядний і багаторядний. В однорядному епітелії всі клітини мають однакову форму (його називають ще ізоморфним) і їх ядра лежать на одному рівні (в один ряд). За формою клітин однорядний епітелій поділяють на плоский, кубічний і призматичний. Одношаровий багаторядний епітелій містить різні за формою клітини, їх ядра лежать на різних рівнях і утворюють кілька рядів (інша назва— анізоморфний, або псевдобагатошаровий). Багатошаровий епітелій поділяється на плоский зроговілий, плоский незроговілий і перехідний. В багатошаровому епітелії враховується лише форма зовнішніх шарів клітин.

4.2.2. Одношарові епітелії

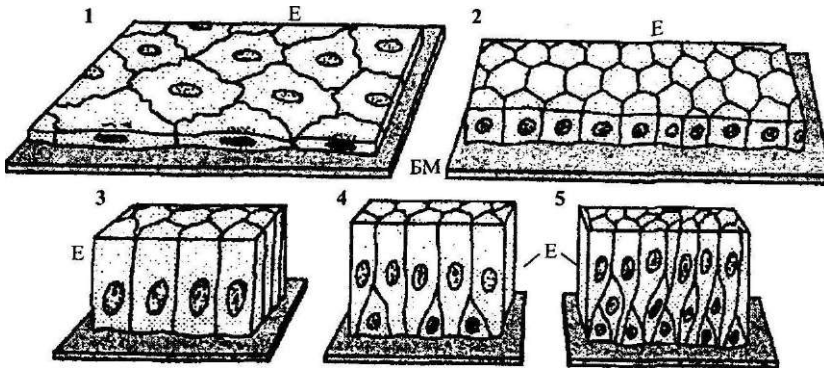
В основу класифікації одношарового епітелію покладена головним чином висота клітин, які його складають, стосовно ширини (рис. 4.2.).

Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) побудований з клітин, висота яких менша від ширини, наприклад, мезотелій, який вистеляє серозні

4. 2. Епітеліальні тканини

оболонки (очеревину, плевру, перикард). Клітини одношарового плоского епітелію (мезотеліоцити) мають полігональну форму із зазубленими краями, формують тонкий пласт на базальній мембрані (межі клітин виявляються шляхом імпрегнації сріблом). На апікальних полюсах мезотелію знаходяться поодинокі мікрроворсинки. Окремі клітини мають по 2-3 ядра. Клітини цього епітелію здатні до піноцитозу — виділення і всмоктування серозної рідини.

- I Гладка поверхня мезотелію забезпечує сковзання внутрішніх органів.
- і Камбіальні клітини в такому епітелії розміщені дифузно.



• Рис. 4.2. Схематичне зображення різних видів одношарового епітелію.

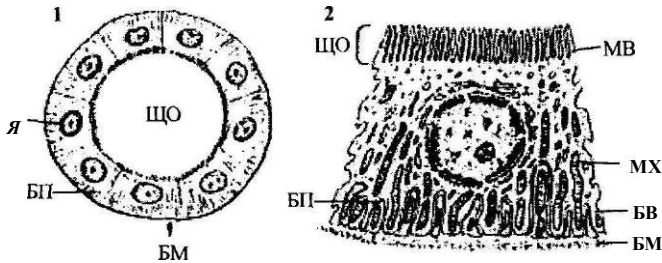
Е — епітелій, БМ — базальна мембрана.

1 — одношаровий плоский, 2 — одношаровий кубічний, 3 — одношаровий (однорядний) призматичний, 4–5 — одношарові багаторядні призматичні (два варіанти).

Одношаровий кубічний епітелій складається з клітин, висота і ширина яких приблизно однакові. Утворює каналці нирки, вивідні протоки залоз. Клітини цього епітелію мають деякі особливості залежно від органів, які вони утворюють. Епітеліальні клітини ниркових каналців мають базальну посмугованість, обумовлену глибокими складками плазмолемми і мітохондріями, розташованими між ними. Щіткова облямівка на апікальному полюсі цих клітин складається з великої кількості мікрроворсинок. Завдяки цим структурам епітеліоцити ниркових каналців пристосовані до реабсорбції (зворотного всмоктування) деяких речовин з первинної сечі. Камбій в переважній більшості різновидів такого епітелію має дифузну локалізацію.

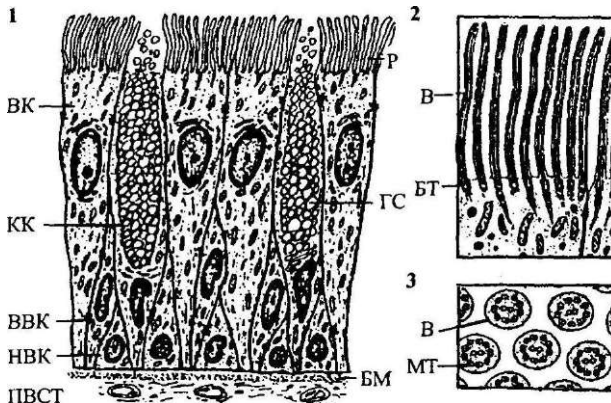
Одношаровий призматичний (циліндричний) епітелій вистеляє слизову оболонку шлунка, кишечника, жовчного міхура, порожнину матки, яйцепроводи, вивідні протоки печінки і підшлункової залози. Існують такі

види призматичного епітелію: (1) *каймистий* — епітелій слизової оболонки тонкої кишки, жовчного міхура — містить на своїх апікальних полюсах мікроворсинки, які збільшують всмоктувальну поверхню клітин (рис. 4.3); (2) *миготливий (війчастий)*, клітини якого мають на апікальних полюсах війки. Міститься в слизовій оболонці матки і яйцепровода (рис. 4.4); (3) *залозистий*, побудований з клітин шандулоцитів, які продукують секрет. Знаходиться в слизовій оболонці шлунка.



• Рис. 4.3. Одношаровий кубічний каймистий епітелій (нирковий каналець).

1 — поперечний переріз каналця, 2 — епітеліоцит. Я — ядро, БП — базальна посмугованість, ЩО — шіткова облямівка, МВ — мікроворсинки, МХ — мітохондрії, БВ — базальні відростки, БМ — базальна мембрана.



• Рис. 4.4. Одношаровий багаторядний призматичний, війчастий (миготливий) епітелій повітропровідних шляхів.

1 — загальний *ВИГЛЯД*; 2 — апікальна частина епітеліоцита, 3 — поперечний розріз війок, ВК — війчасті клітини, В — війки, КК — келихоподібні клітини, ГС — глобули слизу, ВВК — висока вставна клітина, НВК — низька вставна клітина, БМ — базальна мембрана, ПВСТ — пухка волокниста сполучна тканина, МТ — мікротубули, БТ — базальне тільце.

. 2. Епітеліальні тканини

Одношаровий багаторядний епітелій вистеляє повітропровідні шляхи. Цей анізоморфний епітелій містить клітини різної форми, ядра яких розташовуються найчастіше на трьох рівнях (див. рис. 4.4). Найбільш поверхневі епітеліоцити мають форму клина з широкою апікальною поверхнею, на якій є війки, і вузькою базальною частиною, якою вони торкаються базальної мембрани. Вставні клітини, навпаки, широкою базальною поверхнею прилягають до базальної мембрани, а верхівками вклинюються між війчастими клітинами, піднімаючись на різну висоту, але не досягаючи поверхні епітеліального шару. Серед вставних клітин є стовбурові (камбіальні), з яких диференціюються миготливі, келихоподібні та ендокринні клітини.

4.2.3. Багатошарові епітелії

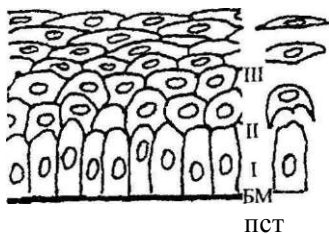
В багатошарових епітеліях лише частина клітин контактує з базальною мембраною, інші клітини з більш поверхневих шарів втрачають зв'язок з нею. Епітеліоцити різних шарів мають різну форму. За формою поверхневих шарів визначають вид багатошарового епітелію. Так, серед багатошарових епітеліїв виділяють: (1) багатошарові плоскі, (2) багатошарові кубічні епітелії, (3) багатошарові призматичні і (4) перехідні епітелії. Багатошарові плоскі епітелії підрозділяють на зроговілі і незроговілі. Багатошарові кубічні і призматичні епітелії в людини зустрічаються рідко.

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій вкриває рогівку ока, вистеляє ротову порожнину, стравохід, піхву. Складається з трьох видів клітин.

(1) *Базальний шар*, епітеліоцити якого мають призматичну форму і розташовані на базальній мембрані. Серед них є стовбурові клітини, здатні до мітотичного поділу (виконують камбіальну функцію). За рахунок цих клітин, які диференціюються, відбувається зміна клітин вище розміщених шарів епітелію.

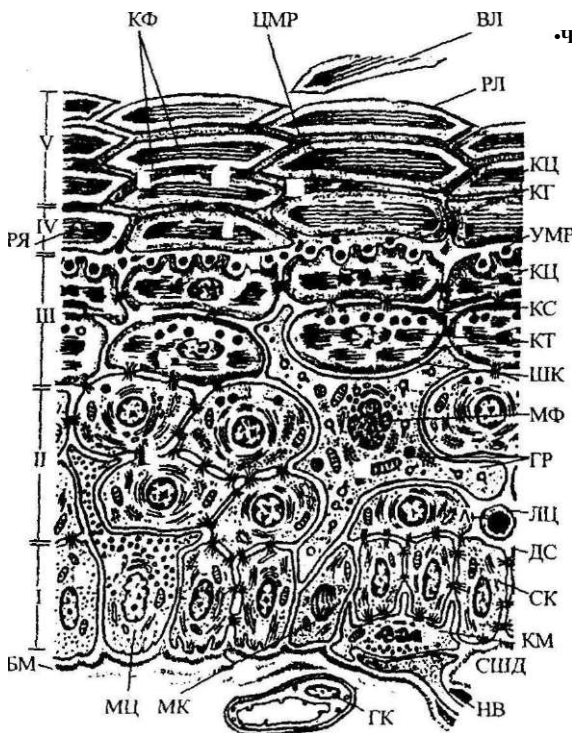
(2) *Остистий шар* представлений клітинами, напластованими кількома верствами. В епітеліоцитах базального і остистого шарів містяться тонофібрили (пучки тонофіламентів). З'єднуються між собою ці клітини за допомогою десмосом.

(3) *Шар плоских клітин*, найбільш поверхневі з них відмирають і злущуються, а шар поповнюється за рахунок диференціації камбіальних епітеліоцитів, розташованих у нижніх шарах епітелію (рис. 4.5).



- 4 Рис. 4.5. Багат шаровий незроговілий епітелій (схема)
 I — базальний шар, II — остистий шар, III — шар плоских клітин, БМ — базальна мембрана, ПСТ — пухка сполучна тканина.

Багат шаровий плоский зроговілий епітелій (епідерміс) вкриває поверхню шкіри. Має 4-5 шарів, наприклад, епідерміс долонь і підошов (рис. 4.6).



- Ч Рис. 4.6. Будова і клітинний склад багат шарового плоского зроговілого епітелію (епідермісу).
 I — базальний шар, II — остистий шар, III — зернистий шар, IV — блискучий шар, V — роговий шар,
 КЦ — кератиноцити, РЛ — корнеоцити (рогові лусочки), МФ — макрофаг (клітина Лангерганса), ЛЦ — лімфоцит; КМ — клітина Меркаля, МЦ — меланоцит, СК — стовбурова клітина, МК — мітоз кератиноцита, КТ — кератинові тонофіламенти, ДС — десмосоми, КС — кератиносоми, КГ — кератогіалінові гранули, ШК — шар кератогіаліну, РЯ — руйнування ядра, УМР — утворення міжклітинної речовини, КФ — кератинові фібрили, ЦМР — цементуюча міжклітинна речовина, ВЛ — відпадаючі лусочки, ГР — гранули, БМ — базальна мембрана, СШД — сосочковий шар дерми, ГК — гемокapіляр, НВ — нервове волокно.

(1) *Базальний шар* (ростковий) представлений високими призматичними клітинами, що прилягають до базальної мембрани і прикріплені до неї гемідесмосомами. Епітеліоцити, які складають цей шар, містять добре розвинені органели і кератинові тонофіламенти. Виконують камбіальну функцію, тому цей шар клітин називають *ростковим* або *зачатковим*.

(2) *Остистий шар* містить клітини, які щільно з'єднуються між собою за допомогою десмосом. Вирости остистих клітин спрямовані назустріч одні одним. У цитоплазмі клітин є тонофібрили і окремі кератиносоми—гранули, в яких знаходяться ліпіди.

В базальному і остистому шарах між епітеліоцитами містяться пігментні клітини — меланоцити, клітини Лангерганса (епідермальні макрофаги) і клітини Меркеля (чутливі, дотикові). Меланоцити багаті на чорний пігмент меланін, чим створюють бар'єр, який обмежує надмірне проникнення в організм ультрафіолетових променів.

(3) *Зернистий шар* складається зі сплоснених, неправильної форми клітин, в цитоплазмі яких знаходяться гранули двох типів: а) кератогіалінові, що містять профілагрин, який є попередником філагрину — білка, необхідного для утворення рогової речовини (кератину) і агрегації кератинових проміжних філаментів у макрофібрили; б) пластинчасті гранули (кератиносоми), які містять ряд ферментів і ліпідів, що виділяються шляхом екзоцитозу в міжклітинну речовину, забезпечуючи бар'єрну функцію і водонепроникність епітелію. Поряд з епітеліоцитами в зернистому шарі містяться пігментні клітини — меланоцити, що мають чорний пігмент — меланін. Тут же знаходяться макрофаги і лімфоцити.

(4) *Блискучий шар* представлений плоскими клітинами, які втратили ядра і органели, під плазмомемою містять еле'їдин, що є комплексом кератогіаліну з тонофібрилами. В гранулах кератиносомах є ряд ферментів і ліпідів, які виділяються шляхом екзоцитозу в міжклітинний простір і беруть участь у здійсненні бар'єрної та гідроізоляційної функції епітелію.

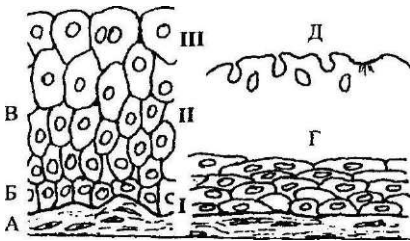
(5) *Роговий шар* епідермісу представлений напластуванням зроговілих іслітин у вигляді лусочок, заповнених кератином. Найбільш товстий роговий шар епітелію шкіри (епідермісу) є в ділянках долоней і підшов. Він утворений пластом клітин, заповнених сіткою з товстих пучків кератинових філаментів, занурених у щільний матрикс. Певний час рогові лусочки утримуються в складі пластів завдяки частково збереженим десмосомам та взаємному' проникненню борозенок і гребінчиків на поверхні сусідніх лусочок. В зовнішній частині шару десмосоми зовсім руйнуються і поверхневі пласти цього епітелію постійно злущуються.

Кератинізація (ороговіння) описаного епітелію починається в зернистому

шарі, продовжується в блискучому і завершується в роговому, тому кератогаліні і елеїдин називають прекерагінами, а в роговому шарі міститься зрілий кератин.

У ході ороговіння клітини сплющуються, пучки кератинових проміжних філаментів збираються і стабілізуються в більші пучки — макрофіламенти, які формують сітки. Виникнення дисульфідних зв'язків забезпечує дальшу стабілізацію кератинових філаментів. На внутрішній поверхні плазмолемі упорядковано відкладаються деякі білки з утворенням ковалентних зв'язків. Потім настає повне ферментативне руйнування структур цитоплазми і ядра та їх дегідратація (з втратою 70 % маси клітини).

Перехідний епітелій вистеляє сечовивідні шляхи (ниркові миски, сечоводи, сечовий міхур). В перехідному епітелії кількість верств клітин та їх форма можуть мінятися залежно від стану стінки органа. При розтяганні стінки сечового міхура внаслідок заповнення його сечею епітелій тоншає і поверхневі клітини сплющуються. Під час скорочення міхура товщина епітеліального пласта зростає, при цьому деякі клітини проміжного шару "витискаються" наверх і розміщені над ними епітеліоцити набувають куполоподібної форми (рис.4.7).



4 Рис. 4.7. Перехідний епітелій слизової оболонки сечового міхура.

А — сполучнотканинна основа,
 Б — базальна мембрана, В — епітелій:
 І — базальний шар, ІІ — проміжний шар,
 ІІІ — покривний шар, Г — зміна форми
 клітин епітелію при його розтяганні,
 Д — апікальна поверхня покривної
 клітини.

Перехідний епітелій має 3 шари: (1) *базальний*, представлений дрібними клітинами призматичної форми; (2) *проміжний*, складається з клітин полігональної і грушоподібної форми; (3) *поверхневий* шар утворений однопідшаровими або двошаровими клітинами, які в найбільшому ступені міняють свою форму при розтяганні епітелію. Особливістю поверхневих клітин, які отримали назву фасеточних, є формування в стані спокою в апікальній частині численних інвагінацій (вгинань) плазмолемі і дискподібних міхурців. Під час розтягання клітини інвагінації випрямляються, а міхурці вбудовуються в плазмолему. Вважають, що наявність особливих готастинок в апікальній плазмолемі поверхневих клітин і щільних з'єднань між латеральними поверхнями цих клітин забезпечують непроникність перехідного епітелію для води.

4.2.4. Залози

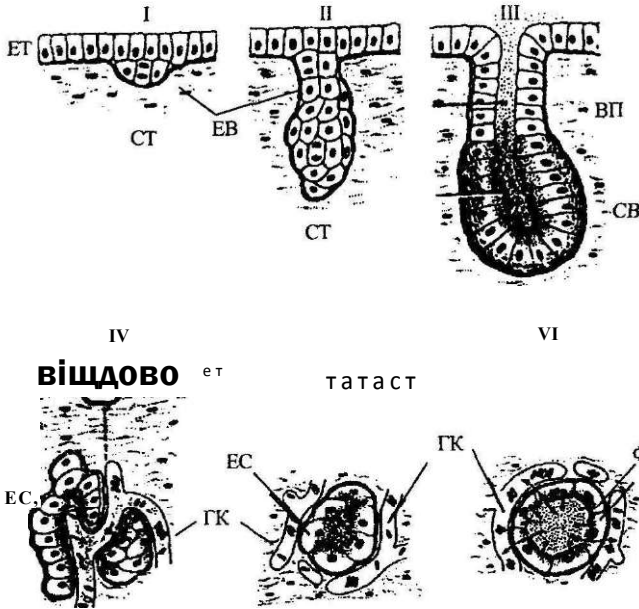
Залозами називають епітеліальні утвори, що виконують в організмі секреторну функцію: утворення травних ферментів, гуморальну регуляцію в організмі (ріст, обмін речовин і т. п.). Існують самостійні залози, сформовані у вигляді окремих органів, і такі, що входять до складу інших органів (шлунка, кишечника). Залози мають різне походження, будову і функції. Розвиваються, як правило, з епітеліальної тканини, в окремих випадках можуть брати початок з інших видів тканин (так звані ендокринні залози).

Класифікація залоз. Розрізняють два основні види залоз: залози із зовнішньою секрецією (екзокринні), які виробляють секрет, і ендокринні з внутрішньою секрецією — виробляють інкрети, або гормони. Залежно від кількості клітин, які утворюють залози, виділяють одноклітинні і багатоклітинні залози. В *багатоклітинних екзокринних* залозах завжди є секреторний, або головний відділ, в якому утворюється секрет, і вивідна протока, з'єднана з епітеліальним пластом, через яку цей секрет виводиться. *Одноклітинна залоза* виконує обидві ці функції. Багатоклітинні ендокринні залози представлені епітеліальними (епітеліоїдними*) скупченнями і містять синусоїдні капіляри, через стінку яких інкрет (гормон) виводиться в загальне кров'яне русло (рис. 4.8).

Класифікація екзокринних залоз. За відношенням до епітеліального пласта залози поділяються на ендоепітеліальні (знаходяться в середині пласта) і екзоепітеліальні (розміщені в сполучній тканині під епітелієм). *За кількістю шарів клітин* розрізняють *моноптихціальні*, побудовані з одного шару клітин (підшлункова залоза), і *поліптихціальні* — багат шарові (наприклад, слинні). За складом секрету залози бувають *гомокринні* (виділяють один вид секрету — привушна слинна залоза) і *гетерокринні* (виділяють змішаний секрет — підщелепна, шлункові).

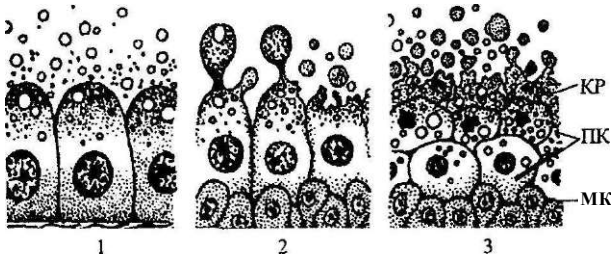
За способом виділення секрету розрізняють: (1) *мерокринні* залози, в яких секрет виділяється з клітини без порушення її цілості (травні залози); (2) *апокринні* — з секретом відділяється верхня частина клітини (молочні, специфічні потові залози); (3) *голокринні*—клітина руйнується і перетворюється в секреторний детрит (сальні залози) (рис. 4.9).

•Епітеліоїдні (від грец. *epi* — над, *Sheie* — сосок і *ekiech* — подібний) клітини (епітеліоїдоцити) — клітини неепітеліальної природи, які мають деякі ознаки схожості з епітеліальними (наприклад, полярність). Беруть участь в утворенні деяких ендокринних залоз, наприклад, клітини задньої частки гіпофіза — пітуїтоцити.



8. Розвиток і загальний план будови екзокринних і ендокринних залоз.

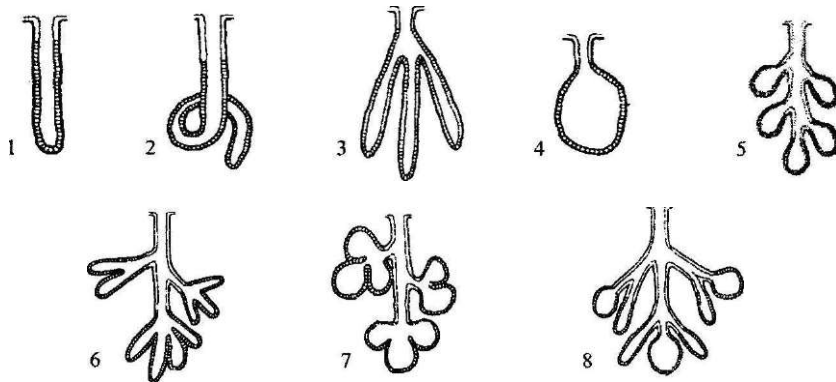
Рис. уявляти індукційних взаємодій між клітинами епітелію (ЕТ, рис. 1) і суміжно сполучною у Р[^]ою (СТ) епітеліальні клітини інтенсивно розмножуються і утворюють виріст (ЕВ), який т^{*3}%>во заглиблюється в сполучну тканину (рис. II). Клітини на вершині виросту г¹⁰ 'рсніються в секреторні і формують головний (секреторний) відділ (СВ) екзокринної Р[^]ф (Ш), а решта клітин, що прилягають до епітеліального пласта, утворюють вивідну зз[^]КУ (ВП). Якщо клітини секреторного відділу втрачають зв'язок з епітеліальним пластом, ПР[^]рмується ендокринна залоза (IV—VI) у вигляді острівця епітеліальних скупчень (ЕС), форми фолікула (Ф). В ендокринних залозах, крім епітеліальних утворів з ендокринних або" (ЕК), завжди присутні численні гемоканіляри (ГК).



4.9. Різні типи секретії (схема).

мерокризовий, 2 — апокриновий, 3 — голокриновий. МК — малодиференційовані клітини, ПК — клітини, що перероджуються, КР — клітини на стадії руйнування.

Складні залози мають розгалужену вивідну протоку, *прості* — нерозгалужену (рис. 4.10). За формою кінцевого (секреторного) відділу розрізняють трубчасті, кінцевий відділ яких має вигляд трубочки; альвеолярні — з кінцевим відділом у вигляді мішечка; трубчасто-альвеолярні, в яких є обидва види кінцевого відділу. Прості залози мають одну вивідну протоку, у складних — вивідна протока розгалужується. Залежно від хімічного складу секрету розрізняють білкові, слизові, мішані (білково-слизові), сальні, потові залози.



А Рис. 4.10. Типи багатоклітинних екзокринних залоз.

1 — проста трубчаста нерозгалужена залоза (фундального відділу шлунка), 2 — проста трубчаста закручена (потова залоза), 3 — проста трубчаста розгалужена (бруннерові залози тонкого кишечника ссавців), 4 — проста альвеолярна (слизова залоза в шкірі жаби), 5 — проста альвеолярна розгалужена (сальні залози в шкірі ссавців), 6 — складна трубчаста (слинні залози), 7 — складна альвеолярна (молочні залози), 8 — складна альвеолярно-трубчаста (підшеленні слинні, молочні залози). Вивідні протоки зображені білими, секреторні відділи — смугастими.

Поняття про функцію залоз. Функцією залоз є секреція — процес утворення і виділення секрету — продукту залоз. Секреторні клітини, або гландуяцити (від лат. *§lanclula* — залоза і грец. *cyioz* — клітина), вирізняються добре вираженою полярністю клітин, наявністю секреторних включень у цитоплазмі. Органели розвинені залежно від виду секрету: в білкових залозах гландулоцити містять добре виражену гранулярну ендоплазматичну сітку; в залозах, що продукують ліпіди чи стероїди, багатша гладка сітка. Комплекс Гольджі, який бере участь у формуванні секреторних включень, завжди добре розвинений в ацинарних клітинах.

В секреторному циклі вирізняють чотири фази (рис.4.11): (1) поглинання вихідних продуктів з плазми крові; (2) синтез секрету в ендоплазматичній

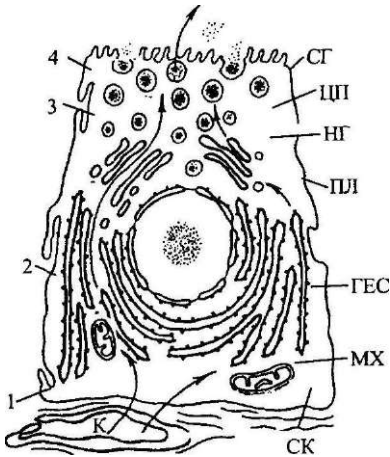


Рис. 4.11. Структурно-функціональна організація залозистої клітини в секреторному циклі.

1 — фаза поглинання вихідних речовин, 2 — фаза синтезу секрету, 3 — фаза нагромадження синтезованого продукту, 4 — фаза виведення секрету. К — капіляр, СК — секреторна клітина, ПЛ — плазмолема, ЦП — цитоплазма, ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка, МХ — мітохондрії, КГ — комплекс Гольджі, НГ — незрілі гранули, СГ — секреторні гранули (зрілі).

сітці і формування його в комплексі Гольджі; (3) виділення секрету (екструзія) відбувається різними шляхами залежно від типу секретії (мерокринної, апокринної, чи голокринної); (4) відновлення вихідного стану залозистих клітин.

Живлення епітелію. Як вже відзначалося, покривний епітелій не має власних кровоносних судин, за невеликим винятком (судинна смужка внутрішнього вуха). Живлення отримує епітелій від судин, що розміщені в сполучній тканині. Тому сполучна тканина, яка завжди супроводить епітелій, добре васкуляризована — багата кровоносними судинами.

Регенерація епітелію

Епітелій, який займає поверхнєве положення, постійно пошкоджується, тому епітеліальні клітини швидко гинуть. Джерелом відновлення епітеліоцитів є стовбурові клітини, які зберегли здатність до поділу. Ділячись, частина епітеліальних клітин диференціюється і перетворюється на подібні, що загинули. Стовбурові клітини знаходяться в особливих місцях. Так, в багат шаровому епітелії вони містяться в ростковому шарі, в багаторядному — це вставні клітини з розширеною базальною частиною, в шлунку — в епітелії шийки залоз, в кишечнику — в криптах.

Класифікація тканин внутрішнього середовища (сполучної тканини). В основу класифікації сполучної тканини, яку називають опорно-трофічною, взяті функції, що переважають у певного виду тканин. Виходячи з цього, сполучні тканини поділяють на дві великі групи: сполучні тканини з вираженими захисними і трофічними функціями, куди відносяться кров, лімфа, ендотелій і ретикулярна тканина, і сполучні тканини з вираженими сполучними і опорними функціями, які включають власне сполучну тканину і скелетні тканини (хрящову і кісткову).

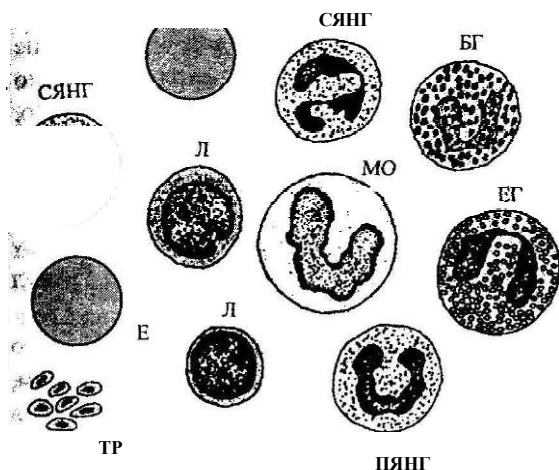
Значну групу сполучних тканин складають тканини, які містять волокна. Вони становлять в організмі близько 50 % маси тіла. В цю групу входять, власне сполучна тканина, сполучні тканини зі спеціальними властивостями і скелетні сполучні тканини. Волокнисті сполучні тканини характеризуються різноманітністю клітин і добре розвинутою міжклітинною речовиною. Вони виконують (1) механічну, опорну і формотворчу функції в складі капсул і строми ряду органів, (2) захисну — у вигляді механічного захисту, фагоцитарну та вироблення імунних тіл, а також (3) пластичну, що пов'язана з процесами регенерації, (4) трофічну, яка полягає в живленні структур відповідної ділянки, участі в обміні речовин і (5) підтримуванні гомеостазу внутрішнього середовища організму.

4.3.2. Кров і лімфа

Кров (лат. загшизі)—рідка тканина, яка циркулює в кровоносних судинах, що являють собою систему замкнених трубок. На рівні найдрібніших судин — капілярів—вона досягає тканин і органів, де виконує свої функції: (1) переносить поживні речовини, (2) постачає тканинам кисень і виводить вуглекислий газ, (3) забезпечує гуморальний і клітинний імунітет та шляхом переносу гормонів (4) регулює діяльність різних систем організму. Кров становить 1/13, або 5-9 % маси тіла людини (в дорослої людини є 5-6 л крові). Складається кров з плазми, яка відповідає міжклітинній речовині і займає 55-60 % об'єму, та формених елементів об'ємом 40-45 %.

Плазма крові (від грец. *plasma* — с формоване)—рідка частина, що містить 90-93 % води і 7-10 % сухого залишку, з якого до 7 % складають білки і до 3 % інші органічні та мінеральні речовини (глюкози 0,1 %, солей—0,9 %). До складу білків плазми належать: альбуміни (близько 4 %), які переносять цілий ряд речовин, глобуліни (1-3 %) (фракція гама-глобулінів містить антитіла) і фібриноген (0,2-0,4 %)—розчинний білок, при переході якого у нерозчинну форму — фібрин — здійснюється процес зсідання крові. Плазма, позбавлена фібрину, називається сироваткою крові.

До *формених елементів крові* відносяться: еритроцити, лейкоцити і тромбоцити (рис. 4.13).



А Рис. 4.13. Формені елементи крові на мазку.
 Е — еритроцит,
 СЯНГ — сегментоядерний нейтрофільний гранулоцит,
 ПЯНГ — паличкоядерний нейтрофільний гранулоцит,
 ЕГ — еозинофільний гранулоцит,
 БГ — базофільний гранулоцит, Л — лімфоцит,
 МО — моноцит,
 ТР — тромбоцити.

В крові людини формені елементи знаходяться в певних кількісних співвідношеннях, що називають гемограмою, або формулою крові. Кількість формених елементів крові (гемограму) прийнято подавати на одиницю об'єму — в l або в 1 мм^3 . В гемограму включають також деякі інші кількісні показники крові (табл. 4.3).

Таблиця 4.3.

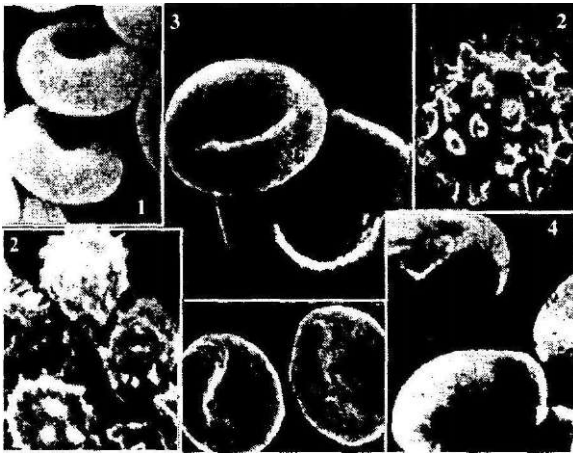
Гемограма дорослої людини

Найменування	Кількість
Гематокрит (співвідношення формених елементів і плазми)	45 : 55
Кількість еритроцитів	3,7-5,5 млн в 1 мм^3
у чоловіків	3,9-5,5 млн в 1 мм^3
у жінок	3,7-4,9 млн в 1 мм^3
Кількість лейкоцитів	4-9 тис в 1 мм^3
Кількість тромбоцитів	180-400 тис в 1 мм^3
Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ)	6-12 мм/год
Кількість гемоглобіну	130-160 г/л

У дітей гемограма дещо відрізняється від дорослих. Так у крові новонароджених еритроцитів від 6 до 9 млн/мм³. Кількість лейкоцитів досягає 10-30 тис в 1 мм³, а в перші два тижні після народження їх число падає до 9-15 тис в 1 мм³ і до 14—15 року досягає рівня, який зберігається у дорослого.

Еритроцити (від грец. *erythros* — червоний і *cytos* — клітина), або червонокривці у ссавців і людини є високодиференційованими клітинами, які втратили ядро і органели. Еритроцити вкриті *шіазмолемою* товщиною близько 20 нм, яка зверху містить олігосахариди, фосфоліпіди і сіалову кислоту. В середині еритроцита знаходиться *гемоглобін* у вигляді гранул розміром 4-5 нм.

Еритроцити у ссавців в основному мають форму диска, ввігнутого посередині з обох боків, діаметром 7-8 мкм, товщиною по краях 2-2,5 мкм, у центрі — 1 мкм. У нормі 75 % еритроцитів мають такі розміри і називаються нормоцитами. Значне відхилення від вказаних розмірів (понад 25 %) носить назву *анізоцитозу* (від грец. *an* — заперечення, *izo* — рівний і *cytos* — клітина). Зміна форми еритроцитів до кулястої, плоскої чи остистої позначається терміном *пойкілоцитоз* (від грец. *poikilios* — різноманітний і *cytos* — клітина) (рис. 4.14). Останній може бути фізіологічним або патологічним при появі понад 20 % змінених форм червонокривців.



4 Рис. 4.14. Еритроцити різної форми на сканерному електронному мікроскопі.

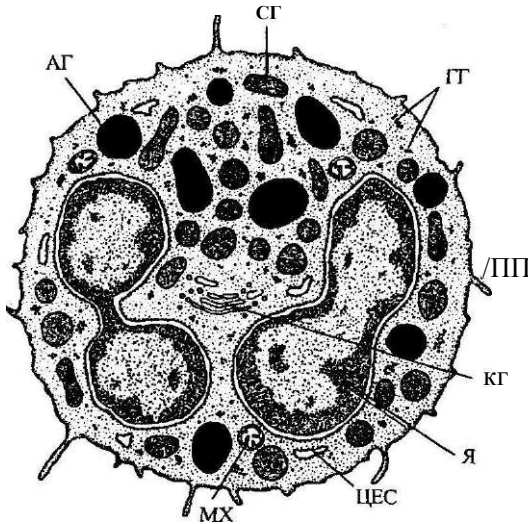
- 1 — дискоцити-нормоцити,
- 2 — ехіноцити,
- 3 — стоматоцити,
- 4 — сфероцити.

Хімічний склад еритроцитів: 60 % води і 40 % сухого залишку, 95 % якого складає гемоглобін і 5 % інші речовини. Гемоглобін є пігментом, який надає крові червоного кольору. Він складається з білкової частини—глобіну і з'єднаного з ним пігменту—гему, що містить двовалентне залізо. Гемоглобін здатний легко приєднувати кисень у легенях, утворюючи нестійку сполуку — оксигемоглобін, який легко розпадається і віддає кисень тканинам. Гемоглобін частково зв'язується з вуглекислою, утворюючи карбогемоглобін. При наявності в атмосфері чадного газу (СО) гемоглобін легко вступає з ним у сполуку й утворює карбоксигемоглобін, який нездатний приєднувати кисень, і тоді людина гине від його нестачі.

Функції еритроцитів. Завдяки наявності в них дихального пігменту гемоглобіну еритроцити виконують дихальну функцію, переносять кисень з легень до органів і частково вуглекислий газ від органів до легень. Крім того, еритроцити беруть участь у транспортуванні амінокислот, антитіл, токсинів, деяких лікарських речовин, адсорбуючи їх на своїй поверхні.

Тривалість життя еритроцитів у середньому 120 діб. Протягом доби у дорослої людини руйнується близько 200 млн. еритроцитів і стільки ж утворюється їм на зміну. Так у крові одночасно знаходяться різні за віком еритроцити. Молоді еритроцити носять назву ретикулоцитів, оскільки вони містять у цитоплазмі сітчасту структуру — залишки гранулярної ендоплазматичної сітки. Кількість їх у нормі становить 1-5 %. Під впливом пошкоджуючих факторів (отрут, гіпотонічного розчину) оболонка еритроцитів розривається і гемоглобін потрапляє у плазму крові. Таке явище називають гемолізом, кров — гемолізованою, а залишки еритроцитів — тінями.

Лейкоцити (від грец. *leukos* — білий і *cytos* — клітина), або білокрівці — формені елементи, які мають ядро і органели. Вони можуть виходити з судин, утворювати псевдоподії і завдяки їм активно переміщуватися в тканинах, виконуючи захисну функцію. Існують різні види лейкоцитів, які відрізняються як за будовою, так і за функцією. Залежно від наявності в них специфічної зернистості, лейкоцити поділяють на *гранулоцити* (зернисті лейкоцити) і *агранулоцити* (незернисті лейкоцити). Відносно забарвлення зернистості гістологічними барвниками гранулоцити ділять на три групи: нейтрофільні, еозинофільні (ацидофільні) та базофільні. Агранулоцити поділяють на лімфоцити і моноцити.



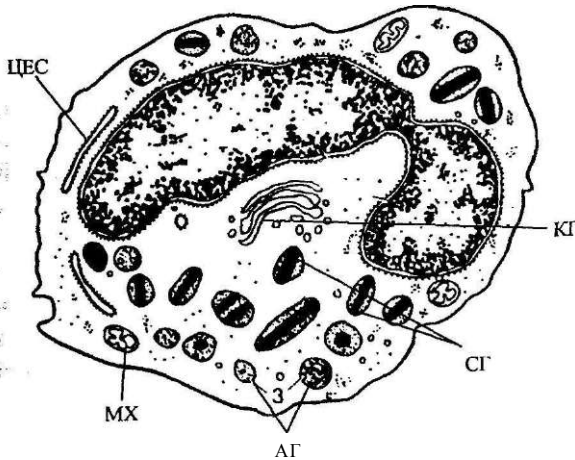
•4 Рис. 4.15. Нейтрофіл (схема).
 Я — сегменти ядра,
 МХ — мітохондрії,
 ЦЕС — цистерни
 ендоплазматичної сітки,
 КГ — комплекс Гольджі,
 АГ — азурофільна гранула,
 СГ — специфічна гранула,
 ППП — первинні
 і мікроросинки,
 ГГ — глікоген.

Нейтрофільні гранулоцити, або нейтрофіли складають 40-75 % від усіх лейкоцитів. У свіжій краплі крові вони мають діаметр 7-9 мкм, в мазку — 12-14 мкм. За формою ядер нейтрофіли поділяють на юні (0,5-1 %), які мають ядра бобоподібної форми; паличкоядерні (1-6 %) — з ядрами у вигляді зігнутої палички і сегментоядерні (39-72 % від усіх лейкоцитів), містять ядра з 3-5 сегментами (рис. 4.15). В цитоплазмі зрілих (сегментоядерних) нейтрофілів є слаборозвинені органи: комплекс Гольджі, мітохондрії, інколи елементи ендоплазматичної сітки. В цитоплазмі знаходиться дрібна зернистість (0,2-0,5 мкм в діаметрі), яка складається з 10-30 % первинних (пероксидазопозитивних), або азурофільних гранул і 70-90 % специфічних вторинних (пероксидазонегативних). Первинні гранули лізосоми містять різноманітні ферменти—гідролази; вторинні (специфічні) гранули не мають лізосомальних ферментів, зате містять лізоцим, лактоферин, фагоцитин, колагеназу, лужну фосфатазу.

Отже, в нейтрофілах знаходиться повний набір речовин для руйнування фагоцитованих мікроорганізмів. Вони мають здатність активно рухатися, поглинати і знешкоджувати чужі тіла у вигляді дрібних частинок. На першому етапі фагоцитозу вони спрямовано мігрують у напрямку об'єкта (звичайно, до мікробів), затим цитоплазматичні гранули (спочатку специфічні, а відтак азурофільні) мігрують до утвореної фагосоми і віддають їй свій вміст.

Сполучні тканини

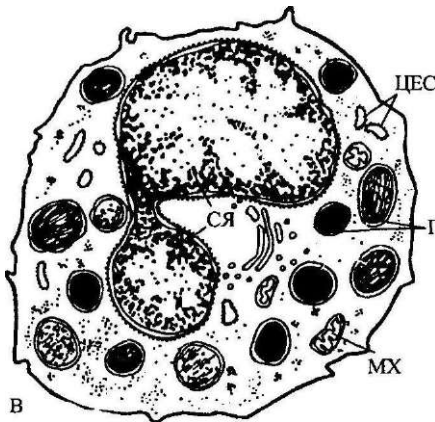
Еозинофільні (ацидофільні) гранулоцити становлять від 0,5 до 6 % від загальної кількості лейкоцитів. Діаметр їх у свіжій краплі крові 9-10 мкм, у мазку—до 16 мкм. Ядро еозинофіла має 2-3 сегменти, органили розвинені слабо. В цитоплазмі еозинофілів міститься специфічна зернистість, в якій дід електронним мікроскопом виявляються кристалоїдні структури пластинчатої будови (рис. 4.16). Гранули містять гідролази і пероксидази, а також Гістаміназу. Фагоцитарна активність еозинофілів слабка. Вони беруть участь у захисних реакціях організму на чужий білок, в алергічних і анафілактичних реакціях. Перетравлювання імунних комплексів — їх основне завдання. Еозинофіли здатні накопичувати та інактивувати гістамін.



•4 Рис. 4.16. Еозинофіл (схема).

Я ч* — сегменти ядра,
ЦЕС — окремі цистерни ендоплазматичної сітки,
МХ — мітохондрії,
КГ — комплекс Гольджі,
АГ — азурофільні гранули (первинні),
СГ — специфічні гранули еозинофіла, що містить кристалоїди.

Базофільні гранулоцити, або базофіли в дорослої людини складають 0,5-1 % від загального числа лейкоцитів. В краплі крові мають діаметр близько 9 мкм, на мазках — 11-16 мкм. Характеризуються наявністю в цитоплазмі гранул, які мають властивість метакромазії, тобто здатності забарвлюватися в тон, відмінний від кольору фарби. Ядро базофілів не має певної форми, воно або слабо посегментоване, бобоподібне, або сферичне, розташоване в центрі клітини (рис. 4.17). В цитоплазмі базофілів знаходяться елементи ендоплазматичної сітки, окремі мітохондрії та гранули різної щільності і розмірів — від 0,5 до 1,2 мкм.



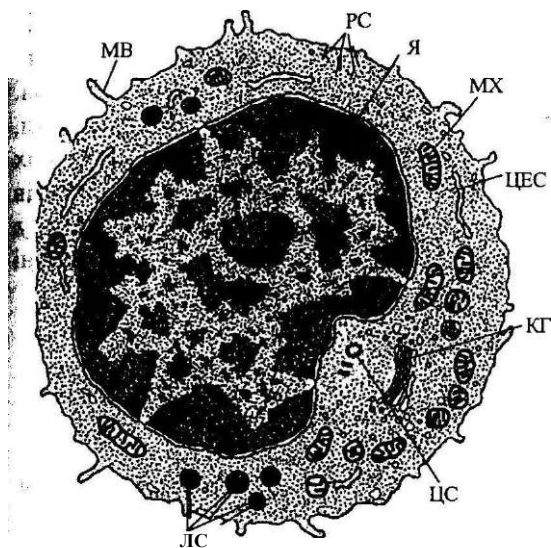
•і Рис. 4.17. Базофіл (схема).

СЯ — сегменти ядра, ЦЕС — цистерни ендоплазматичної сітки, МХ — мітохондрії, Г — гранули різної величини і щільності.

В гранулах базофілів містяться глікозаміноглікани, гепарин, гістамін, серотонін, пероксидаза і кисла фосфатаза. Гепарин є антикоагулянтом, він запобігає згортанню крові, а біогенний амін гістамін—бере участь у регуляції тонуусу гладких м'язів і кровоносних судин. Основна функція базофільних гранулоцитів — участь в імунних реакціях негайного і сповільненого типів — у значній мірі пояснюється наявністю на їх мембранах рецепторів до імуноглобуліну Е (Ід Е). Чужі білки (антигени), діючи на організм, викликають утворення антитіл, при цьому настає дегрануляція базофілів і звільнення гістаміну, який зумовлює різке розширення кровоносних судин і появу набряків. Фагоцитарна активність базофілів низька.

Лімфоцити в крові дорослої людини становлять 19-45 % від усіх білокрівців. Залежно від розмірів, лімфоцити поділяють на три види: малі (діаметром 4,5-7 мкм), становлять 2/3 від всіх лімфоцитів; середні (діаметром 7-10 мкм) — 1/3 всіх лімфоцитів; великі (близько 16 мкм) в крові дорослих не виявляються. Ядро в лімфоцитах кулястої або наближеної до кулястої форми (рис. 4.18). За походженням та імунними функціями лімфоцити поділяють на два основні різновиди: Т- і В-лімфоцити.

Т-лімфоцити (тимус-залежні) утворюються в підгрудинній залозі і відповідають за клітинний імунітет та регулювання гуморального імунітету. Вони становлять 70-80 % усіх лімфоцитів периферійної крові. Серед них розрізняють такі субпопуляції: (1) кілери (клітини-вбивці) забезпечують клітинний імунітет; (2) хелпери розпізнають антиген і посилюють утворення антитіл В-лімфоцитами; (3) супресори пригнічують здатність В-лімфоцитів до



А Рис. 4.18. Лімфоцит (схема).

Я — ядро, РС — рибосоми,
 ЦЕС — цистерна
 ендоплазматичної сітки,
 КГ — комплекс Гольджі,
 ЦС — центросома, МХ —
 мітохондрій, ЛС — лізосоми.

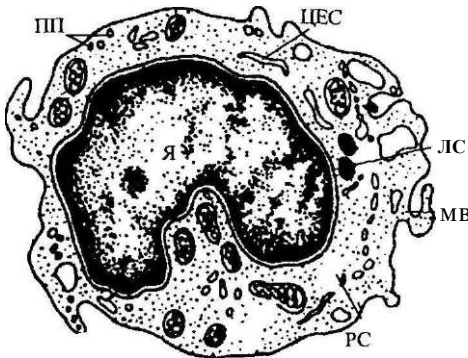
продукції антитіл; (4) Т-клітинна пам'яті — зберігають інформацію про антиген. Дія Т-лімфоцитів на В-лімфоцити здійснюється за допомогою лімфокінів — речовин, які продукуються ними при дії антигенів.

В-лімфоцити (бурса-залежні) названі так тому, що в птахів вони утворюються у фабрицієвій бурсі, а в людини — в червоному кістковому мозку, а можливо в лімфатичних вузлах шлунково-кишкового тракту. В-лімфоцити забезпечують гуморальний імунітет, вони здатні перетворюватися в плазмоцити (лімфохазмоцити), які продукують захисні білки — імуноглобуліни (антитіла). Плазмоцитів у крові людини є близько 1-2 %, відзначаються вони добре розвинутою гранулярною ендоплазматичною сіткою.

Розрізнити Т- і В-лімфоцити за морфологічними показниками дуже важко. У В-лімфоцитах краще розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, тоді як у Т-лімфоцитах більш конденсований хроматин і більше лізосом. В лізосомах Т-лімфоцитів проявляється активність кислій фосфатази, а в В-лімфоцитах — лужної. Розрізняють лімфоцити та їх субпопуляції імунологічними методами.

Моноцити. Кількість моноцитів в крові дорослої людини коливається в межах 2-8 % (за іншими даними 3-11 %) від загального числа лейкоцитів. Моноцити є найбільшими клітинами серед білокрівців, в краплі свіжої крові

діаметр їх 10-12 мкм, в мазку—досягає 20 мкм. Характерною для моноцитів є наявність пальцеподібних виростків (рис. 4.19). Ядра моноцитів мають бобоподібну або підковоподібну форму, містять одне або два ядерця. В цитоплазмі цих клітин присутні короткі каналці ендоплазматичної сітки, дрібні мітохондрії та різна кількість піноцитозних пухирців і фагоцитарних вакуолей. На своїй поверхні містять рецептори до імуноглобулінів і комплементу. Вони рухомі, здатні до піноцитозу та імунного фагоцитозу. Після виходу з капілярів у тканини перетворюються на макрофаги, здатні фагоцитувати до 100 мікробів.

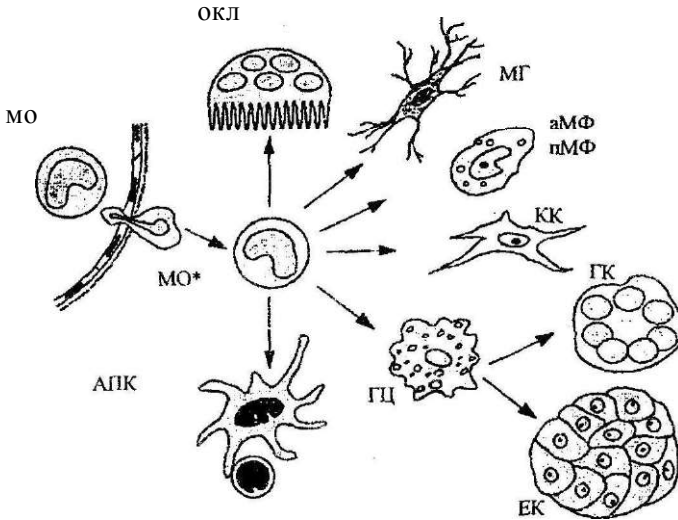


•4 Рис. 4.19. Моноцит (схема).

- Я — ядро, РС — рибосоми,
- МХ — мітохондрії, ЦЕС — цистерни ендоплазматичної сітки.
- ПП — піноцитозні пухирці,
- ЛС — лізосоми,
- МВ — мікрроворсинки і складки.

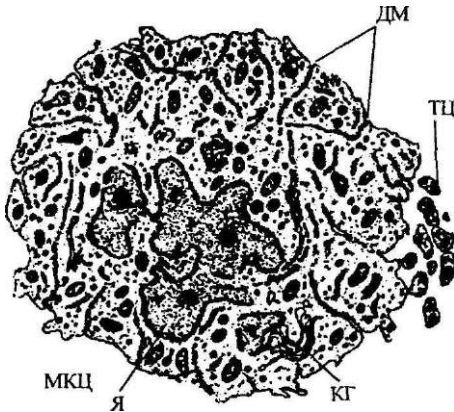
Мігруючи в тканини, моноцити дають початок макрофагам сполучної тканини (гістіоцитам) та ряду інших органоспецифічних макрофагів (в печінці, легенях, кістковому мозку, селезінці, тимусі, лімфатичних вузлах), порожнин тіла (перитонеальних, плевральних, перикардіальних), центральної нервової системи (мікроглії), остеокластам (рис. 4.20). Популяція спеціалізованих макрофагів поповнюється як внаслідок постійного притоку моноцитів з крові, так і шляхом їх поділу в тканинах.

Тромбоцити, або кров'яні пластинки в крові дорослих людей становлять 200000-300000 в 1 мм³ (за іншими даними 150000-400000 в 1 мм³). Тромбоцити являють собою фрагменти цитоплазми (розміром 2-3 мкм) мегакаріоцитів—гігантських клітин кісткового мозку (рис. 4.21). Тромбоцити мають неправильну форму, зовні оточені плазмолемою і складаються з центральної частини — хромомера (грануломера) та периферійної — гіаломера. Кров'яні пластинки не містять ДНК, а мають актинові та міозинові мікрофіламенти і приферійний пучок мікротрубочок, які підтримують їх форму.



• Рис. 4.20. Основні напрямки перетворення моноцитів у різні типи макрофагів і антигенпрезектуючі клітини (АПК).

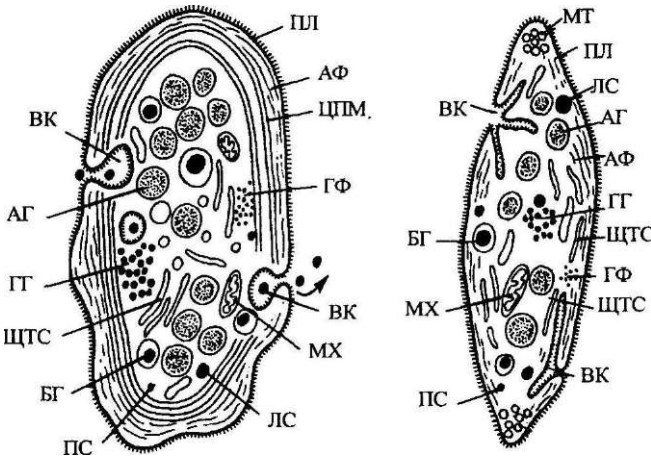
МО — моноцит (у просвіті кровоносної судини і при міграції через її стінку), МО* — моноцит у тканинах, який диференціюється в АПК або один із видів макрофагів (МФ): гістіоцит (ГЦ), клітину Купфера (КК) печінки, альвеолярний макрофаг (аМФ) перитонеальний макрофаг (пМФ), клітину мікроглії (МГ), і остеокласт (ОКЛ). У вогнищі запалення гістіоцити можуть давати гігантські клітини (ГК) або епітеліоїдні клітини (ЕК).



А Рис. 4. 21. Відділення тромбоцитів від мегакаріюцита (МКЦ). Я — ядро, КГ — комплекс Гольджі, ДМ — демаркаційні мембрани, по яких відділяються тромбоцити (ТЦ).

В грануломері знаходяться мітохондрії, два типи гранул (одні з них серотонінові), а також зерна глікогену (рис. 4.22). Відростай (вусики) тромбоцитів мають різні розміри, вони забезпечують зчеплення тромбоцитів і утворення своєрідного каркаса під час зсідання крові. Тромбоцити містять фермент тромбопластин, який бере участь у перетворенні фібриногену в нерозчинний білок фібрин, що сприяє утворенню тромбу. Тромбоцити також виділяють речовини, що викликають звуження кровоносних судин у разі їх пошкодження та зменшення проникливості судинної стінки.

Необхідно зазначити, що в більшості хребетних (за винятком ссавців) тромбоцити є справжніми клітинами, мають ядро, цитоплазму і ряд розвинених органел.



А Рис. 4. 22. Тромбоцит (схема).

І — горизонтальний зріз, II — поперечний зріз, ПЛ — плазмалема з глікокаліксом, ВК — відкриті канали, зв'язані з інвагінаціями плазмалеми, АФ — активні філаменти, ЦПМ — циркулярні пучки мікротубул, МТ — мікротубули на поперечному розрізі, АГ — альфа-гранули, БГ — бета-гранули, ЩТС — щільна тубулярна система, МХ — мітохондрії, ГГ — гранули глікогену, ГФ — гранули феритану, ЛС — лізосоми, ПС — пероксисоми.

Лейкоцитарна формула. Для визначення процентного вмісту різних форм лейкоцитів у крові використовують так звану лейкоцитарну формулу, яка показує співвідношення серед різних видів лейкоцитів (табл. 4.4). При цьому серед нейтрофілів виділяють три різновиди: юні і паличкоядерні, які є від-

щисно молодими формами, та сегментоядерні—зрілі форми. При втраті крові та або захворюваннях з'являється більше юних і паличкоядерних нейтрофілів. і'Таке явище називають зрушенням лейкоцитарної формули ліворуч, ід збільшення зрілих форм — зрушенням праворуч.

Ш.

Таблиця 4.4.

Лейкоцитарна формула дорослої людини в %

Базофіли	Ацидофіли	Нейтрофіли (55-75)			Лімфоцити	Моноцити
		юні	паличко-ядерні	сегментоядерні		
0-1	0,5-5	0,5-1	1-6	47-72	19-37	3-11

ї **Лейкоформула дітей** дещо відрізняється від дорослих. При народженні і відсотковий вміст нейтрофілів і лімфоцитів такий самий, як і в дорослої людини. Далі (1-2 роки) кількість лімфоцитів зростає і сягає 65 % при 25 % ^нейтрофілів. В наступний період (4-5 років життя) відсоткове співвідношення |лімфоцитів і нейтрофілів зрівнюється, відтак знижується відносна кількість лімфоцитів до 14-15 років, коли лейкоцитарна формула стає такою, як у до-
•рослого.

Узагальнені характеристики формених елементів крові дорослої людини

Підсумовуючи морфологічні характеристики формених елементів крові, доцільно привести узагальнені числові дані відносно цих утворів (табл. 4.5).

В таблиці наводиться кількість формених елементів на літр крові, як це прийнято останнім часом у ряді країн. Тут вказується також тривалість розвитку і тривалість життя зрілих формених елементів крові.

Таблиця 4.5.

Зрілі типи формених елементів крові дорослої людини

		%	¹ (iШ.) ш		В®		® *
Типи формених елементів	Еритроцити	Нейтрофіли	Еозинофіли	Базофіли	Лімфоцити	Моноцити	Тромбоцити
Розміри в мазку крові	6,7-7,7 мкм	12-14 мкм	16 мкм	14-16 мкм	4,5-16 мкм	16-20 мкм	2-3 мкм
Кількість на літр крові	3,9-6,5 X 10 ¹²	2,0-7,5 x 10 ⁹	1,3-3,5 x 10 ⁹	0-0,44 x 10 ⁹	0-0,1 x 10 ⁹	0,2-0,8 x 10 ⁹	150-400 X 10 ⁹
Тривалість розвитку	5-7 днів	6-9 днів	6-9 днів	3-7 днів	1-2 дні	2-3 дні	4-5 днів
Тривалість життя зрілих форм	120 днів	6 годин до кількох днів	8-12 днів	12-15 днів	3 доби до тижнів	місяці до років	8-12 днів

Лімфа

Лімфа (від грец. *lymphā*—чиста волога, вода)—тканина у вигляді жовтуватої рідини, яка тече по лімфатичних капілярах і судинах.

Утворення лімфи зв'язане з фільтрацією плазми із кровеносних капілярів в інтерстиціальний простір, у результаті чого утворюється тканинна (інтерстиціальна) рідина. У молодій людині з масою тіла 70 кг в інтерстиціальному просторі міститься близько 10,5 л рідини. Ця рідина частково всмоктується в кров, а частково поступає в лімфатичні капіляри, утворюючи лімфу. Проходить по системі лімфатичних судин через ланцюжок лімфатичних вузлів (в яких очищується і збагачується форменими елементами) і через грудну протоку потрапляє в кров.

Об'єм лімфи в організмі людини складає, в середньому, 1-2 л. Розрізняють периферійну лімфу (що відтікає від тканин), проміжну (яка пройшла через лімфатичні вузли) і центральну лімфу (в грудному протокові).

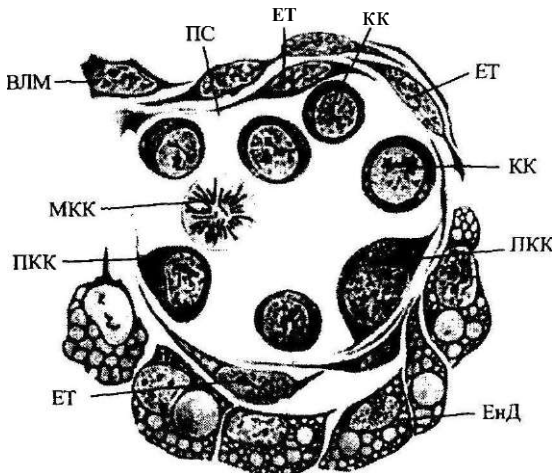
Склад лімфи в різних органах неоднаковий, під час проходження через лімфатичні вузли лімфа збагачується лімфоцитами. Лімфа складається з рідкої частини (плазми) і формених елементів. Плазма лімфи за концентрацією солей близька до плазми крові, має лужну реакцію (рН 7,4-9,2) і містить менше білків, ніж плазма крові. Формені елементи лімфи: 90 % лімфоцитів, 5 % моноцитів, 2 % еозинофілів, 1 % сегментоядерних нейтрофілів і 2 % інших клітин. Концентрація формених елементів лімфи варіабельна і суттєво міняється залежно від різних впливів. Найбільше формених елементів міститься в центральній лімфі і складає до 1 % об'єму. Еритроцити у лімфі звичайно відсутні, але можуть і траплятися. Завдяки наявності тромбоцитів, фібриногену та інших факторів згортання, лімфа здатна згортатися, утворюючи згустки.

Основні функції лімфи—трофічна, захисна, транспортна і гомеостатична. Лімфа, яка відтікає від стінок кишечника, переносить поживні речовини (ліпіди, білки, метаболіти), а також воду та мінеральні солі і виділяє їх у великі вени. Транспортує антитіла, антигени, лімфоцити і макрофаги, лімфа бере участь у захисних реакціях організму. Регулює об'єм і склад інтерстиціальної рідини і таким чином підтримує постійність мікрооточення клітин.

Кровотворення

Кровотворення (гемоцитопоез)—це процес розвитку крові. Розрізняють ембріональний гемоцитопоез (гістогенез крові), який являє собою розвиток крові як тканини, і постембріональний гемоцитопоез — фізіологічну регенерацію крові. Розвиток еритроцитів називають еритроцитопоезом, гранулоцитів — гранулоцитопоезом, тромбоцитів — тромбоцитопоезом, моноцитів — моноцитопоезом, розвиток лімфоцитів і імуноцитів — лімфоцитопоеза та імуноцитопоезом.

Ембріональний гемоцитопоез у людини починається наприкінці другого тижня ембріонального розвитку в мезенхімі стінки жовткового мішка. В кров'яних острівцях відокремлюються стовбурові клітини крові, частина з яких диференціюється в первинні клітини крові (бласти), а відтак — в еритроцити (рис. 4.23). Таке кровотворення, яке відбувається у просвітах кровоносних судин, називається *інтраваскулярним*, або *ангіобластичним*. На 5-му тижні ембріонального життя центром кровотворення стає печінка, в якій розвиток еритроцитів, гранулоцитів та агранулоцитів відбувається *екстраваскулярно* — навколо капілярів. Потім кровотворення здійснюється у підгрудинній залозі (тимусі) і в селезінці, яка на цей час (кінець I-ш місяця ембріогенезу) перетворюється в універсальний кровотворний орган. Після закладання лімфатичних вузлів (на 9-10-му тижні внутрішньоутробного розвитку) еритроцити, гранулоцити і мегакаріоцити, а також лімфоцити утворюються в лімфатичних вузлах. На 12-му тижні розвитку кровотворення переноситься в кістковий мозок.



•4 Рис. 4.23. Поперечний зріз кров'яного острівця 8 1/2 денного зародка кролика.

ПС — порожнина кровоносної судини,
 ЕТ — ендотелій,
 КК — кров'яні клітини (інтраваскулярні),
 ПКК — первинна кров'яна клітина, що формується,
 МКК — мітоз кров'яної клітини,
 Енд — ентодерма,
 ВЛМ — вісцеральний листок мезодерми.

Постембріональний гемоцитопоез — це, по суті, регенерація формених елементів крові в дорослому організмі (клітинне оновлення). Тепер загально визнаною є унітарна теорія кровотворення, згідно з якою всі зрілі формені елементи крові походять із одних загальних родоначальних клітин. У наш час ці уявлення підтверджені численними експериментами, які базуються на нових методах досліджень і дають можливість отримувати улітанні клони (групи клітин, що утворюються з однієї клітини) або кровотворні колонії у селезінці смертельно опромінених мишей.

Експериментами показано, що плюрипотентними (поліпотентними) попередниками всіх клітин крові є *стовбурові клітини крові* (СКК). Вони є популяцією клітин, які самопідтримуються, рідко діляться, за ультраструктурними ознаками дуже близькі до малого темного лімфоцита.

Кожна стовбурова клітина утворює одну колонію. Існує дві лінії диференціювання колоній. Одна лінія дає початок поліпотентній напівстовбуровій Клітині—попередниці еритроцитарного, гранулоцитарного, моноцитарного і мегакаріоцитарного рядів гемопоезу. Друга лінія дає початок напівстовбуровій клітині — попередниці лімфопоезу.

- Гемоцитопоез у дорослому організмі здійснюється в спеціалізованих гемопоетичних тканинах — *мієлоїдній*, де відбувається утворення еритроцитів, гранулоцитів, тромбоцитів, моноцитів, і в *лімфоїдній*, де розмножуються Т- і В-лімфоцити та плазмоцити. Гемопоетичні елементи, які заселяють ретикулярну тканину, розвиваються з плюрипотентних стовбурових Клітин крові (СКК). Останні диференціюються в напівстовбурові.

У *Поліпотентні напівстовбурові клітини* диференціюються в уніпотентні, % яких утворюються бласти для конкретного виду клітин. В мієлоїдній тканині йервоного кісткового мозку відбувається процес мієлопоезу, тобто утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів. Тромбоцити утворюються шляхом фрагментування цитоплазми мегакаріоцитів — гігантських Клітин кісткового мозку (їх розміри 50-100 мкм). Регенерація В-лімфоцитів і утворення плазмоцитів відбувається в лімфоїдній тканині (селезінці і лімфатичних вузлах). Т-лімфоцити утворюються в тимусі, а також у червоному кістковому мозку.

i

| „

Класифікація кровотворних клітин

i На основі здатності до самооновлення, клітинного поділу і утворення ірїяих формених елементів крові згідно з сучасною схемою кровотворення
 ^"Виділяють такі шість класів клітин* (рис. 4.24).

I клас — плюрипонентні стовбурові клітини крові (СКК) — попередники всіх формених елементів крові, представлені стовбуровою колонієтвірною одиницею (СКТО). Вона має такі ознаки: (1) поліпотентність, тобто здатність диференціюватися у напрямках всіх видів формених елементів крові; (2) здатність до самопідтримування протягом майже усього життя людини; (3) незважаючи на високу здатність до проліферації, ділиться дуже рідко, перебуваючи в O_0 -фазі клітинного циклу; (4) перебуває в стані постійної та інтенсивної репопуляції, мігрує із одних кровотворних органів в інші через кров і здатна постійно відновлювати гемопоез. Утворюються СКТО під час ембріонального розвитку в стінці жовткового мішка і розселяються у всіх кровотворних органах.

II клас — частково детерміновані полі- чи мультипотентні родоначальні клітини, яких називають також напівстовбуровими клітинами. Розвиваються з СКК, здатні до обмеженого самопідтримування, є поліпотентними, які, однак, пройшли перший етап комітування*, тобто обмеження, і тому можуть давати початок форменим елементам лише кількох (але не всіх) видів. Так, родоначальна клітина лімфопоезу дає початок лімфоцитам, а родоначальна мієлопоезу — гранулоцитам, еритроцитам, моноцитам, мегакаріоцитам.

Родоначальні клітини II і наступного III класів називають також колонієтвірними одиницями (КТО), оскільки в експериментах на летально опроміненних мишах вони здатні давати колонії кровотворних клітин в їх органах.

III клас — уніпотентні родоначальні клітини, які пройшли новий етап комітування і детерміновані в напрямку розвитку тільки одного виду формених елементів. Здатні розвиватися під впливом гормоноподібних речовин — гемопоетинів (у різних гістогенетичних рядах існують різні гемопоетини). Ці клітини не диференціюються морфологічно і зовні схожі з малими лімфоцитами. Вони містять родоначальні клітини: (1) еритроцитів, (2) мегакаріоцитів, (3) нейтрофільних гранулоцитів, (4) базофілів, (5) еозинофілів, (6) родоначальні клітини лімфопоезу (про-В-лімфоцитів) та (7) моноцитів.

IV клас — морфологічно розпізнавальні попередники — бластні форми. Представляють окремі лінії розвитку формених елементів. Проліферативна активність цих клітин обмежена, здатності до самооновлення вони не мають. На відміну від клітин перших трьох класів, які морфологічно не ідентифіковані (існування яких доведено лише експериментальним шляхом), клітини IV класу можна розпізнавати на мазках кісткового мозку за допомогою стандартних гематологічних методів фарбування.

* Комітування — обмеження потенцій клітин і визначення напрямку їх диференціювання.

4.3. Сполучні тканини

V клас — дозріваючі клітини, що диференціюються, утворюючи відповідний вид формених елементів. У процесі диференціювання вони втрачають здатність до поділу (за винятком лімфоцитів і моноцитів), лише зазнають змін, пов'язаних з їх перетворенням у зрілі формені елементи.

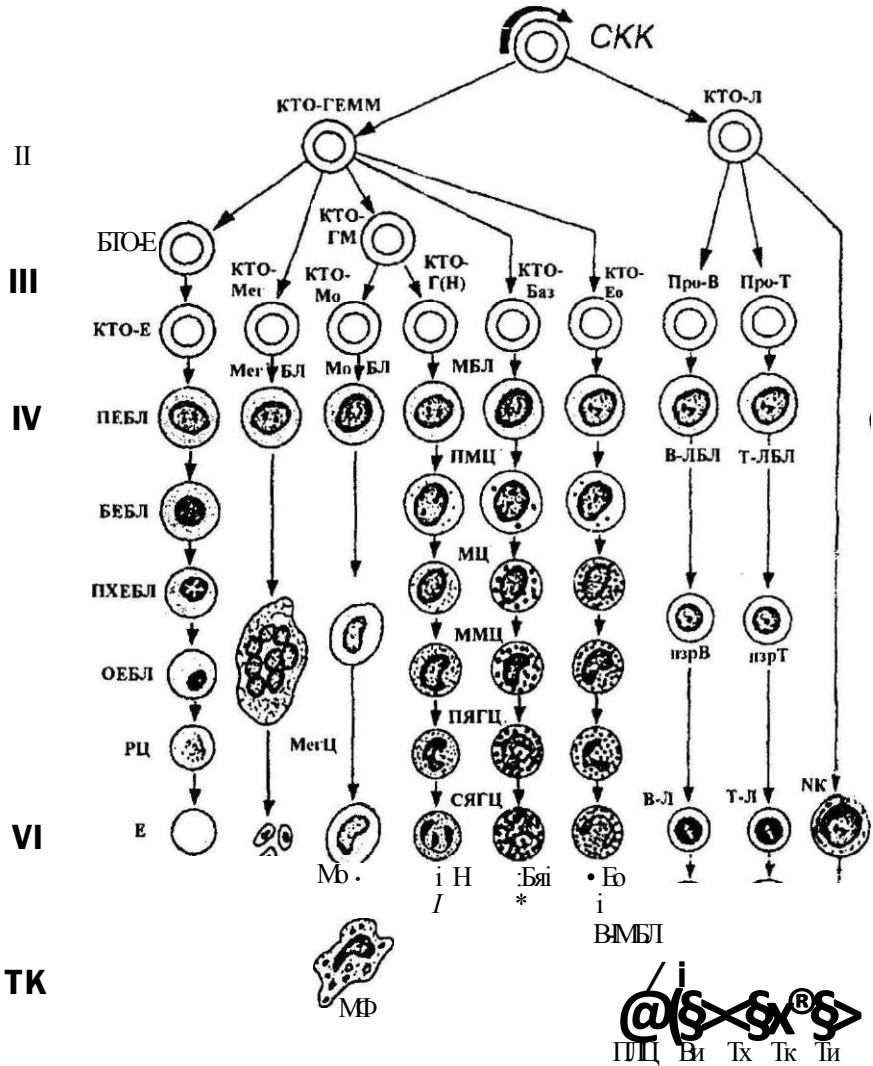
VI клас — зрілі (диференційовані) формені елементи, що циркулюють у крові. Не здатні до поділу (за винятком лімфоцитів і моноцитів).

З позиції молекулярної генетики суть кровотворення полягає в репресії (пригніченні) одних і активації інших генів кровотворних клітин. Процес кровотворення регулюється нейрогуморальною системою організму. Регенерація формених елементів крові може змінюватися під впливом шкідливих факторів (наприклад, іонізуючої радіації), неповноцінного харчування тощо.

Формені елементи в тканинах. Із зрілих формених елементів лише еритроцити і (частково) тромбоцити виконують свої функції в кровотоку, лейкоцити ж реалізують їх після міграції в тканини. Частина клітин при цьому піддається дальшому перетворенням, наприклад, моноцити перетворюються в макрофаги і дендритні антигенпрезентуючі клітини; лімфоцити під дією антигенної стимуляції піддаються дальшому диференціюванню, основна частина В-лімфоцитів диференціюється в плазматичні клітини (ПЛЦ) (див. рис. 4.24).

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Мезенхіма. 2. Кров. 3. Плазма крові. 4. Формені елементи крові. 5. Еритроцити. 6. Лейкоцити. 7. Гранулоцити і агранулоцити. 8. Нейтрофіли. 9. Еозинофіли. 10. Базофіли. 11. Лімфоцити. 12. Моноцити. 13. Тромбоцити. 14. Гемограма. 15. Лейкоцитарна формула. 16. Лімфа. 17. Склад лімфи. 18. Кровотворення. 19. Мієлоїдна і лімфоїдна кровотворні тканини. 20. Стовбурові клітини. 21. Плюрипотентні, поліпотентні, уніпотентні клітини.



А Рис. 4.24. Схема кровоторення (міграція зрілих клітин з крові в периферичні тканини позначена пунктирними стрілками; шляхи рециркуляції лімфоцитів не відзначені). I—IV — класи кровотворних клітин; СКК — стовбутова клітина крові; КТО — колоніствірна одиниця (родоначальна клітина); КТО-ГЕММ — КТО гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів і мегакаріоцитів; КТО-Е — КТО еритроцитів; КТО-Мег — КТО мегакаріоцитів;

КТО-ГМ — КТО гранулоцитів (нейтрофільних) і моноцитів; КТО-Г (Н) — КТО гранулоцитів (нейтрофільних); КТО-Мо — КТО моноцитів; КТО-Баз — КТО базофілів;
 КТО-Ео — КТО еозинофілів; КТО-Л — КТО лімфоцитопоезу; БТО-Е — бурст-твірна одиниця; про-В — про-В-лімфоцит; про-Т — про-Т лімфоцит (протимоцит);
 ПЕБЛ — проеритробласт; БЕБЛ — базофільний еритробласт; ПХЕБЛ — поліхроматофільний еритробласт; ОЕБЛ — оксифільний (ортохроматофільний) еритробласт; РЦ — ретикулоцит;
 Е — еритроцит; МегБЛ — мегакаріобласт; МегЦ — мегакаріоцит; ТЦ — тромбоцити;
 Мобл — моноцитобласт; ПМо — промоноцит; Мо — моноцит; МФ — макрофаг;
 МБЛ — мієлобласти; ПМЦ — промієлоцити; МЦ — мієлоцити; ММЦ — метамієлоцити;
 ПЯГЦ — паличкоядерні гранулоцити; СЯГЦ — сегментоядерні гранулоцити (нейтрофільний — Н, базофільний — Баз, еозинофільний — Ео); В-ЛЕЛ — В-лімфобласт; нзрВ — незрілий В-лімфоцит; В-Л Б-лімфоцит (зрілий); В-ІМБЛ — В-імунобласт;
 ПЛЦ — плазмоцит; Вп — В-клітина пам'яті; Т-ЛБЛ — Т-лімфобласт; нзрТ — незрілий Т-лімфоцит; Т-Л — Т-лімфоцит (зрілий); Т-ІМБЛ — Т-імунобласт; Тх — Т-хелпер; Т-кілер; Тп — Т-клітина пам'яті; МК — МК-клітина (природний кілер, від англ. *killer cell*).

4.3.3. Власне сполучна тканина

Власне сполучна тканина згідно з загальноприйнятою класифікацією поділяється на волокнисту і сполучні тканини зі спеціальними властивостями: ретикулярну, жирову, пігментну і слизову. Волокниста сполучна тканина залежно від вмісту волокон є пухкою і щільною: пухка містить порівняно більше клітин і основної речовини, а щільна багатша на волокнисті структури. Щільні сполучні тканини підрозділяють на оформлені і неформлені.

Пухка сполучна тканина

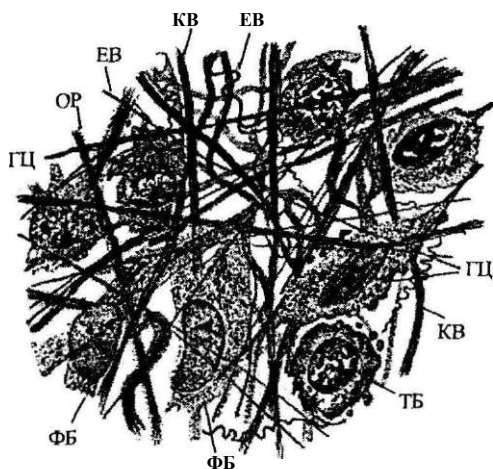
Пухка сполучна тканина міститься майже у всіх внутрішніх органах, утворює прошарки, заповнює проміжки між органами, підстелеє епітелій, супроводжує судини і нерви. Побудована з клітин і міжклітинної речовини. Остання складеться з волокон і основної міжклітинної речовини. Розрізняють колагенові, еластичні і ретикулярні волокна. В пухкій сполучній тканині знаходяться різні типи клітин, які виконують відповідні функції і забезпечують функціонування пухкої сполучної тканини в цілому (рис 4.25).

Клітини пухкої волокнистої сполучної тканини являють собою складну гетерогенну популяцію функціонально різноманітних клітин, які взаємодіють між собою і з компонентами міжклітинної речовини.

^m; Класифікація клітин сполучної тканини

За джерелами розвитку виділяють три групи клітин.

(1) *Клітини лініймеханоцитів*, до яких належать адвентиційні клітини, фібробласти, фіброцити, адипоцити, оскільки вони розвиваються з особливої стовбурової клітини даної клітинної лінії. До механоцитів відносяться також



< Рис. 4.25. Пухка сполучна тканина. Міжклітинна речовина представлена основною речовиною (ОР) і волокнами — колагеновими (КВ) і еластичними (ЕВ). Клітини різні, розкидані в проміжній речовині: ФБ — фібробласти, ГЦ — істіоцити, ТБ — тканинні базофіли (тучні клітини).

ретикулярні клітини (в ретикулярній тканині), хондробласти, хондрокласти, хондроцити, а також остеобласти, остеокласти і остеоцити, які знаходяться відповідно в хрящовій і кістковій тканинах. У скелетних тканинах клітини цієї групи виробляють компоненти, які забезпечують механічні властивості цих тканин і від того вся група клітин отримала назву механоцити.

(2) **Клітини—нащадки стовбурової клітини крові:** макрофаги (гістіоцити), дендритні антиген-презентуючі клітини, плазматичні клітини, мастоцити (лаброцити, тучні клітини, тканинні базофіли), лейкоцити (гранулоцити і агранулоцити). Група має мезенхімне походження і предка — стовбурові клітини крові.

(3) **Клітини нейрального походження** — пігментні клітини, які розвиваються з попередників, що виселилися з нервового гребеня.

За ознакою постійності перебування клітин у складі пухкої волокнистої сполучної тканини розрізняють:

(1) **осілі (фіксовані,резидентні) клітини**, до яких відносяться фібробласти, адвентиційні клітини, фіброцити і адипоцити (жирові клітини);

(2) **блукаючі клітини (імігранти)**—рухомі, вихідці з крові, які включають різні види лейкоцитів.

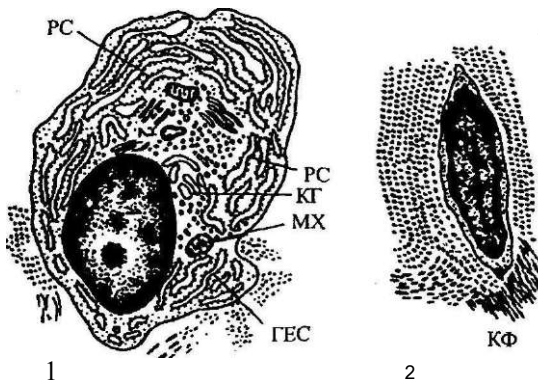
Треба відзначити, що немає стрункої класифікації клітин сполучної тканини, і тому ми дотримуємося найбільш поширеного порядку опису цих клітин.

Фібробласти (фібробластоцити) виступають у різних формах з різним ступенем диференціації; стовбурові, напівстовбурові, малоспеціалізовані та зрілі — фіброцити. Малоспеціалізовані фібробласти — клітини круглої або веретеноподібної форми розміром 20-25 мкм з короткими відростками і великим овальним ядром. Клітинні органели розвинені слабо, за винятком рибосом. Малоспеціалізовані фібробласти здатні до мітотичного поділу. Зрілі фібробласти значно більші, досягають 40-50 мкм, містять добре розвинену ендоплазматичну сітку і комплекс Гольджі (рис. 4.26). В периферійних ділянках цитоплазми цих клітин знаходяться мікрофіламенти товщиною 5-6 мкм, які містять білки — актин і міозин, що зумовлюють здатність до руху.

Функції фібробластів:

(1) утворення проміжної речовини сполучної тканини: синтез колагенових і еластинових білків, глікозаміногліканів та протеогліканів — сполук, необхідних для формування основної речовини і волокон; підтримування структурної організації міжклітинної речовини;

(2) зв'язування клітин з їх оточенням (шляхом виділення глікопротеїну фібронектину), забезпечення переміщення клітин і регулювання їх діяльності.



•4 Рис. 4.26. Схема ультраструктури фібробласта (1) і фіброцита (2). Я — ядро, КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрія, ГЕС, — гранулярна ендоплазматична сітка, РС — рибосоми і полісоми, КФ — колагенові фібрили.

Джерелом розвитку фібробластів в ембріогенезі є мезенхіма. Після народження попередники і похідні фібробластів являють собою диферон — систему клітин, які мають спільного попередника і відрізняються між собою як за будовою, так і функціонально. Основна лінія диферона: стовбурова клітина механоцитів → напівстовбурова клітина-попередник → малодиференційований (юний) фібробласт зрілий (диференційований) фібробласт -4

фіброцит. Крім цього, юні фібробласти можуть диференціюватися в міофібробласти, фіброкласти і адипоцити.

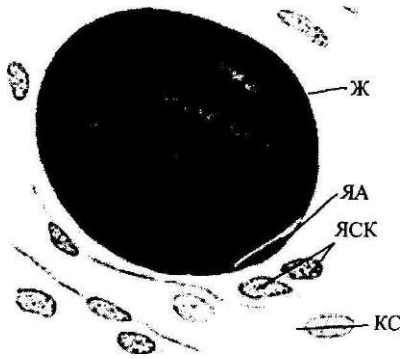
Похідними стовбурових і напівстовбурових клітин є адвентиційні клітини, або перицити. Це мало спеціалізовані клітини, розміщені вздовж кровоносних судин. Мають плоску або веретеноподібну форму. Вважають, що вони можуть диференціюватися в інші клітини, такі як фібробласти, міофібробласти і адипоцити. Існує погляд, що адвентиційні клітини і перицити — це різні клітини, проте різниця між їх будовою і функціями недостатньо чітка.

Дефінітивні (кінцеві) форми розвитку фібробластів—**фіброцити**—мають веретеноподібну форму і відростки. Містять невеликі органели, мало вакуолей і ліпідів (див. рис. 4.26). Синтез колагену та інших речовин в них різко знижений, і виконують вони в основному лише трофічну функцію. Міофібробласти виникають з юних фібробластів, мають добре розвинену ендоплазматичну сітку і функціонально подібні до гладких м'язових клітин. Здатні до синтезу не лише колагенових, але й скоротливих білків. З'являються в матці під час вагітності, а також у гранулярній тканині під час загоювання ран.

До групи механоцитів відносяться і фіброкласти — клітини з фагоцитарною і гідролітичною активністю. Вони містять велику кількість лізосом і беруть участь у лізисі міжклітинної речовини в період інволюції (зворотного розвитку) органів, наприклад, під час інволюції матки після родів.

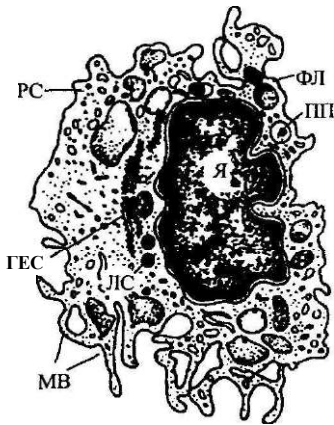
Адипоцити (жирові клітини). Це великі клітини (діаметром до 120 мкм) зі сплющеним і відтиснутим до периферії ядром та великою краплею жиру (рис. 4.27). В основному це нейтральний жир (тригліцериди жирних кислот), але також невелика кількість інших ліпідів: фосфатидів, холестерину. Функція адипоцитів полягає у нагромадженні і депонуванні ліпідів, енергоутворенні та метаболізмі води.

Макрофаги (макрофагоцити) мають ще інші назви: **гістіоцити, клазматоцити** (рис. 4.28). Відносяться вони до лінії нащадків стовбурових клітин крові і є другими за чисельністю (після фібробластів) у пухкій волокнистій сполучній тканині. Утворюються з моноцитів після їх міграції з просвіту кровоносних судин у сполучну тканину (див. рис. 4.20). Гістіоцити можуть мати різноманітні форми (овальну, неправильну чи видовжену), численні псевдоподії, пальцеподібні вирости і складки, можуть перебувати в стані як низької, так і високої функціональної активності.



А Рис. 4.27. Адипоцит у пухкій сполучній тканині.

ЯА — ядро адипоцита з активною ділянкою цитоплазми, Ж — жирова крапля, ЯСК — ядра сполучнотканинних клітин, КС — кровоносна судина.



< Рис. 4.28. Ультраструктура макрофага (схема).

Я — ядро, РС — рибосоми, ЛС — лізосоми, ГЕС — цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, ПП — піноцитозні пухирці, ФЛ — фаголізосоми, МВ — мікроворсинки і складки.

Внаслідок наявності перехідних форм популяція гістіоцитів характеризується вираженим поліморфізмом. Так, відносно молоді гістіоцити (молоді макрофаги) мають овальну форму з випинанням плазмолеми, ядра дещо ввігнуті, в цитоплазмі знаходяться мітохондрії, багато вільних рибосом, різних лізосом, присутні фагосоми. Гранулярна ендоплазматична сітка слабо розвинена. Плазмолема макрофагів містить рецептори до пухлинних клітин, еритроцитів, Т- і В-лімфоцитів, антигенів, імуноглобулінів.

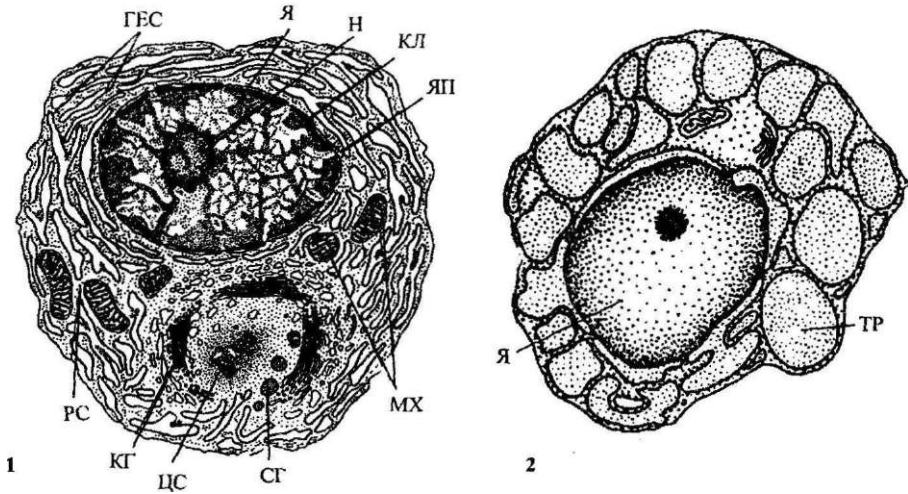
Активні гістіоцити (макрофаги) мають добре розвинений лізосомальний апарат, беруть участь у природному і набутому імунітеті організму шляхом фагоцитозу і синтезу низки активних речовин: фагоцитину, лізоциму,

інтерферону, пірогену, компонентів системи комплементу та інших факторів природного імунітету. Роль макрофагів у набутому імунітеті полягає в передачі антигену імунокомпетентним клітинам (лімфоцитам). Крім того, макрофаги секретують медіатори — монокіни і цитолітичні фактори, які вибірково руйнують пухлинні клітини. На плазмолемі макрофагів знаходяться численні рецептори цитокінів, гормонів, хемоатрактинів, а також адгезивні молекули, які забезпечують контактні взаємодії з іншими клітинами і компонентами міжклітинної речовини.

Активні гістіоцити (макрофаги) прийнято називати також блукаючими клітинами, оскільки вони володіють високою рухливістю завдяки їх активації під дією мікроорганізмів і їх продуктів, а також цитокінів. Додаткові сигнали у вогнищі пошкодження сприяють перетворенню макрофагів в особливі форми — гігантські багатоядерні клітини і епітеліоцдаї клітини. Втрачаючи активність і рухомість та прикріплюючись до колагенових волокон, блукаючі клітини здатні повертатися у стан спокою.

Дендритні антиген-презентуючі клітини (АПК) є постійними клітинами пухкої волокнистої сполучної тканини. Відносяться до похідних стовбурових клітин крові. Функціональною особливістю дендритних АПК є висока активність захоплення, процесинга і подавання антигенів лімфоцитам. Морфологічною ознакою, характерною для цих клітин, є наявність численних цитоплазматичних відростків, що послужило основою для їх назви (від грец. *sciencigon* — дерево). Відростки АПК розгалужуються і можуть вкорочуватися у ході переміщення клітин, проникати між клітинами інших типів і пронизувати значні об'єми тканин. Мають велику сумарну поверхню, якою здатні сприймати антигени. Дендритні АПК розподіляються по всьому організмові, найчисленніші їх популяції знаходяться в слизових оболонках і шкірі (вхідних воротах поступання антигенів), а також в органах імунної системи.

Плазматичні клітини (плазмоцити) — круглі або багатокутні клітини з характерною будовою ядра, хроматин в якому має вигляд циферблата (рис. 4.29). В цитоплазмі плазмоцитів є добре розвинена ендоплазматична сітка, що розташована концентрично і займає більшу частину клітини. Велика кількість рибосом зумовлює базофілію цитоплазми. Плазмоцити походять з В-лімфоцитів і виробляють специфічні білки — антитіла, реагуючи на проникнення в організм антигену. Гранулярна ендоплазматична сітка плазмоцитів продукує імуноглобуліни (антитіла), а частина їх вуглеводного компоненту синтезується в комплексі Гольджі, який також бере участь у секреції

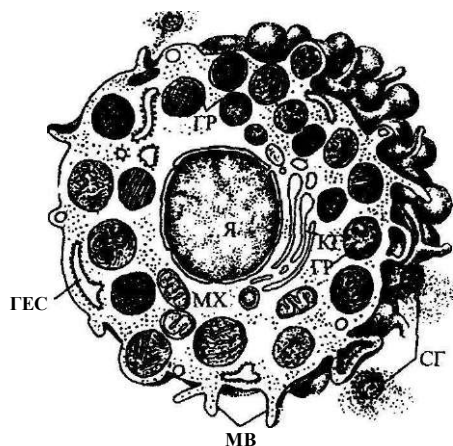


ж Рис. 4.29. Плазматична клітина (схема).

1 — зрілий плазмоцит, 2 — плазмоцит з розширеними цистернами ендоплазматичної сітки.
Я — ядро, **ЯП** — ядерна пора, **Н** — ядерце, **КЛ** — каріолема, **ГЕС** — гранулярна ендоплазматична сітка, **РС** — рибосоми і полісоми, **МХ** — мітохондрій, **КГ** — комплекс Гольджі, **ТР** — тільця Русселя (імуноглобуліни), **СГ** — секреторні гранули.

імуноглобулінів за межі клітини, у лімфу і кров. Таким чином плазмоцити є імунокомпетентними клітинами, відповідальними за утворення гуморального імунітету.

Тканинні базофіли (мастоцити, лаброцити, гепариноцити, тучні клітини). Клітини різної форми часто локалізуються за ходом кровоносних судин мікрої циркуляторного русла. Містять велику кількість іранул, варіабельних за формою і ультраструктурою (рис. 4.30). Кожна з них оточена мембраною і містить матеріал різноманітної щільності, в якому знаходяться: гепарин, гістамін, дофамін, хемотоксичні фактори еозинофілів і нейтрофілів, ховдроїтисульфати, гіалуронова кислота, глікопротеїни і фосфоліпіди, ферменти (кислі протеази, кислі гідролази, катепсин).



- 4 Рис. 4.30. Ультраструктурна організація тканинного базофіла. Я — ядро, КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрії, ГЕС — цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, МВ — мікрроворсинки, ГР — гранули, СГ — секреторні гранули в міжклітинній речовині.

Функції тканинних базофілів проявляються у вигляді дегрануляції з виділенням біологічно активних речовин, які обумовлюють локальні фізіологічні регуляторні реакції, спрямовані на підтримку гомеостазу. Тканинні базофіли також беруть участь у розвитку алергічних (від грец. *aiios* — інші і *egson* — дія) і анафілактичних (від грец. *anaphylaxia*—беззахисність: *ana*—зворотна дія і *pnylixiz* — охорона) реакцій. Вони, як і базофіли крові, здатні: (1) продукувати імуноглобуліни класу Е; (2) виділяти шляхом дегрануляції речовини, як раніше нагромаджені в їх гранулах (гепарин, гістамін, хемотоксичні фактори, ферменти), так і наново синтезовані (простагландини, фактор агрегації тромбоцитів).

Дія гістаміну, виділеного при дегрануляції базофілів, приводить до розширення судин і підвищення їх проникливості, пошкодження тканин (наприклад, епітелію бронхів, кишки). Гістамін стимулює міграцію еозинофілів, активує макрофаги. Гепарин знижує проникність кровоносних судин, запобігає зсіданню крові, має протизапальну дію, є антикоагулянтом, стимулює активність ферменту ліпопротеїніпази, чим сприяє розпаду хіломікронів плазми крові. При швидкому виділенні медіаторів можливий розвиток бронхоспазму, набряку, проносу, свербіння шкіри, падіння кров'яного тиску. Генералізовані реакції викиду медіаторів можуть призвести до анафілактичного шоку.

Лейкоцити (гранулоцити і агранулоцити) є нормальними клітинними компонентами пухкої волокнистої сполучної тканини. Вони потрапляють у тканину з дрібних кровоносних судин через непошкоджену їх стінку (шляхом *dianedezu*, від грец. (*liapecieziz* — проникнення).

Вміст лейкоцитів у пухкій волокнистій сполучній тканині невеликий. Виділяючи цитокіни, ці клітини можуть проявляти регуляторні впливи на клітини як в самій тканині, так і в сусідній. Лімфоцити, на відміну від інших видів лейкоцитів, здатні через лімфатичні судини потрапляти в кров (рециркуляція). Локальне збільшення лейкоцитів крові в пухкій волокнистій сполучній тканині проявляється при запаленні. При гострому запаленні у таких скупченнях (інфільтратах) переважають нейтрофільні гранулоцити, при хронічних — збираються переважно лімфоцити, плазматичні клітини і моноцити, які перетворюються в макрофаги.

Пігментоцити (пігментні клітини, меланоцити) нагромаджують чорний пігмент—меланін. Походять з нервових гребінців. Мають короткі відростки, їх цитоплазма містить велику кількість меланосом (гранул пігменту меланіну). Функція меланоцитів — захист від надмірного попадання ультрафіолетових променів через шкіру. Біологічно активні аміни пігментних клітин можуть брати участь у регулюванні тонуусу стінок судин.

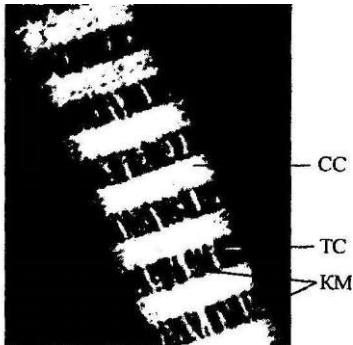
Міжклітинна речовина сполучної тканини

Міжклітинна речовина сполучної тканини складається з основної речовини і волокон: колагенових, ретикулярних та еластичних (див. рис. 4.25). Міжклітинна речовина як в ембріональний період, так і в дорослому організмі утворюється з одного боку сполучнотканинними клітинами, а з другого — за рахунок плазми крові, що поступає в міжклітинні простори.

Функції міжклітинної речовини пухкої сполучної тканини: опорна, трофічна та інтеграційна. Зокрема, міжклітинна речовина забезпечує механічні і фізико-хімічні властивості та архітектоніку тканини. Об'єднує в цілісну систему всі клітини, створює оптимальні умови для існування та функції клітин сполучної тканини (рухомості, диференціації, синтетичної і секреторної діяльності), проліферації тканини.

Волокна міжклітинної речовини пухкої волокнистої сполучної тканини забезпечують високі механічні властивості, визначають архітектоніку сполучної тканини, забезпечують взаємодію між клітинами і міжклітинною речовиною, впливають на проліферацію, диференціацію, міграцію та функціональну активність різних клітин. Є три види волокон у сполучних тканинах: колагенові, ретикулярні та еластичні.

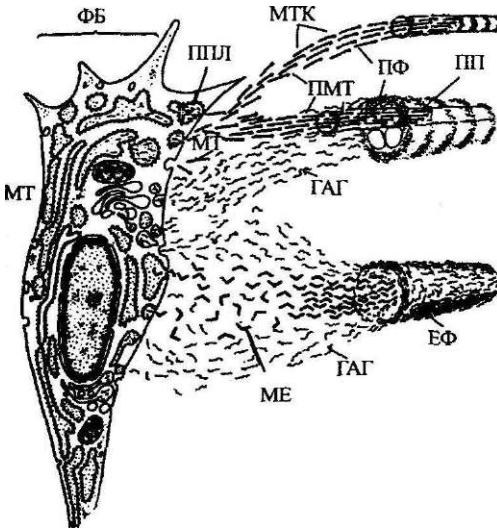
У пухкій сполучній тканині **колагенові волокна** мають вигляд тяжів товщиною від 1 до 10 мкм невизначеної довжини, організовані в пучки (до 150 мкм товщини), що проходять у різних напрямках. Колагенові волокна представляють собою пучки фібрил, побудованих з фібрилярного білка колагену фібрилярних типів, зцементованих глікопротеїдами і глікозаміногліканами. Колагенові фібрили мають характерну поперечну посмугованість у вигляді світлих і темних смуг, які чергуються між собою з періодом повторюваності 64 нм (рис. 4.31). Фібрили складаються з мікрофібрил, а останні — з протофібрнл.



Ч Рис. 4.31. Електронна мікрофотографія колагенового волокна.
Негативний контраст.
CC — світла смуга,
TC — темна смуга, KM — колагенові мікрофібрили.

Колагени — найбільш розповсюджені білки в міжклітинній речовині сполучних тканин і в усьому організмі людини (складають 25-30 % від загальної кількості). Вони механічно зміцнюють тканини і впливають на ріст, міграцію, диференціацію, секреторну та синтетичну активність різних клітин. Молекули колагену здатні збиратися в філаменти, фібрили товщиною 50-100 нм або утворювати сітки, які взаємодіють з іншими білками міжклітинної речовини. Молекули колагенів складаються з трьох скручених спірально поліпептидних ланцюгів, в яких переважають амінокислоти гліцин, пролін, лізин. Виявлено десятки типів колагену, що відрізняються молекулярною організацією, залежно від органів і тканин. До цього часу виявлено 19 типів колагену (від I до XIX), з яких найбільше значення мають перші п'ять. Вони розрізняються амінокислотним складом їх α -ланцюгів, порядком чергування амінокислот, молекулярною масою і розподілом у тканинах. Колагени I, II і III типів називаються **фібрилярними** або **інтерстиціальними**, оскільки вони утворюють фібрили в усіх типах сполучних тканин. Колаген IV типу названо аморфним, бо він формує плоскі сітки в цих тканинах.

Продукують колаген у волокнистій сполучній тканині в основному фібробласти. В інших тканинах синтезувати колаген можуть також остеобласти, хондробласти, ретикулярні, епітеліальні клітини. Утворення колагенових волокон складається з двох етапів: внутрішньоклітинного і позаклітинного (рис. 4.32). На першому внутрішньоклітинному етапі відбувається синтез молекул проколагену і виведення його з клітин шляхом екзоцитозу. На другому етапі, вже поза клітинами, відбувається збирання молекул проколагену з утворенням нерозчинного тропоколагену, його полімеризація за участю протеогліканів і структурних гаїкопротеїнів, які секретуються фібробlastами.



•4 Рис. 4.32. Утворення міжклітинної речовини фібробlastом.

ФБ — фібробlast,
 ППЛ — поліпептидні ланцюжки,
 МТК — молекули тропоколагену,
 ГАГ — глікозаміноглікани,
 ПМТ — полімеризація молекул тропоколагену,
 ПФ — протофібрила,
 ПП — пучок протофібрил (колагенова фібрила),
 МЕ — молекула еластину,
 ЕФ — еластична фібрила.

Ретикулярні волокна за своїм хімічним складом дуже близькі до колагенових, але відрізняються від них меншою товщиною і своєю розгалуженістю. Мають більшу кількість вуглеводів, які синтезуються ретикулярними клітинами. Ці волокна утворюють розтяжні сітчасті структури — остов для ретикулярної тканини, звідки походить їх назва (від лат. *гейсійум* — сітка). Утворені колагеном III типу, як і колагенові волокна, проте не виявляються на гістопрепаратах, забарвлених гематоксилином і еозином. Здатні імпрегнуватися солями срібла, від чого їх ще називають аргірофільними (від грец. *αγρυζος* — срібло і *φιλία* — любов). У склад ретикулярного волокна входить пучок мікрофібрил товщиною 20-40 нм, який володіє поперечною поємугованістю з періодичністю 64-68 нм. Волокна поміщені

в оболонки з шікопротеїнів і протеогліканів, завдяки яким проявляється здатність до аргірофільії та реакції з йодом.

Функція ретикулярних волокон — опорна. Зустрічаються вони в пухкій волокнистій сполучній тканині, а також в інших видах сполучної тканини. В кровотворних тканинах формують своєрідний каркас, входять до складу базальних мембран, оточують капіляри і нервові волокна.

Еластичні волокна тонші за колагенові (0,2-1 мкм, інколи до 10 мкм), на поперечному розрізі мають круглу або сплюснену форму, не утворюють пучків, але розгалужуються і анастомозують між собою. На гістологічних препаратах добре фарбуються орсеїном.

У склад еластичних волокон входять два компоненти: центральний аморфний, побудований з білка еластину, і периферійний мікрофібрилярний, утворений з волоконцець глікопротеїну — фібрину. Еластин становить понад 90 % маси волокон, має вид глобул, що з'єднуються між собою, утворюючи еластинові протофіламенти. Останні оточені глікопротеїном (фібриліном), формують протофібрили, які в свою чергу утворюють волокна. На відміну від колагенових, еластичні волокна не мають поперечної посмугованості і їхня міцність набагато менша, ніж колагенових волокон, зате їм властива висока еластичність.

Аморфна міжклітинна речовина (аморфний компонент) сполучної тканини в організмі становить близько 20 % маси тіла. За хімічним складом основна речовина містить воду, білки, ліпіди, полісахариди і мінеральні речовини. До полісахаридів належать глікозаміноглікани: сульфатовані (хондроїтинсульфати), які містять залишок сірчаної кислоти, та нессульфатовані (гіалуронова кислота).

Глікозаміноглікани — це полісахариди, молекула яких складається з двох частин: повторювальних дисахаридів, кожен з яких складається з гексуронової кислоти і аміноцукру (гексозаміну). Сульфатовані глікозаміноглікани також неоднорідні. Вони містять гепарин, гепаринсульфат, хондроїтинсульфат і дерматансульфат. Сульфатовані глішзаміноглікани містять тканинну рідину і тим самим забезпечують дифузію речовин, а також можуть виконувати опорну функцію, оскільки деякі з них являють собою дуже тверді гелі.

Сульфатовані глікозамінглікани зв'язані з білками в комплекси і називаються протеогліканами. Останні характерні тим, що завжди містять дисахаридні одиниці, які правильно повторюються. В основній речовині, крім протеогліканів, є ще глікопротеїди, також сполуки білка з вуглеводами, проте останні побудовані з декількох різних моносахаридів, які не так закономірно повторюються, як у протеогліканів. Глікозаміноглікани зумовлюють

консистенцію аморфної речовини та її функціональні властивості, які, в свою чергу, залежать від фізико-хімічного стану основної речовини. У щільній речовині більше виражена механічна функція, у рідшій — трофічна. Крім цього, основна речовина створює передумови для пересування клітин, удатних до руху, а також є шляхом транспорту поживних речовин і продуктів метаболізму.

І Протеоглікани синтезуються в гранулярній ендоплазматичній сітці та комплексі Гольджі фібробластів, шляхом екзоцитозу виводяться в міжклітинний простір і об'єднуються у великі протеогліканові агрегати. Можуть зв'язувати велику кількість води. Протеоглікани виконують цілий ряд важливих функцій: (1) впливають на утворення колагенових волокон і їх ріст у товщину; (2) забезпечують зв'язок між поверхнею клітин і компонентами міжклітинної речовини; (3) беруть участь у транспорті електролітів і води; (4) зв'язують, нагромаджують і виділяють фактори росту.

Щільна сполучна тканина

Щільна волокниста сполучна тканина характерна тим, що містить переважну кількість волокон, в першу чергу колагенових, і основної аморфної речовини між ними. Все це забезпечує високі механічні властивості тканини. Залежно від розміщення колагенових волокон розрізняють щільну волокнисту неоформлену і оформлену сполучні тканини.

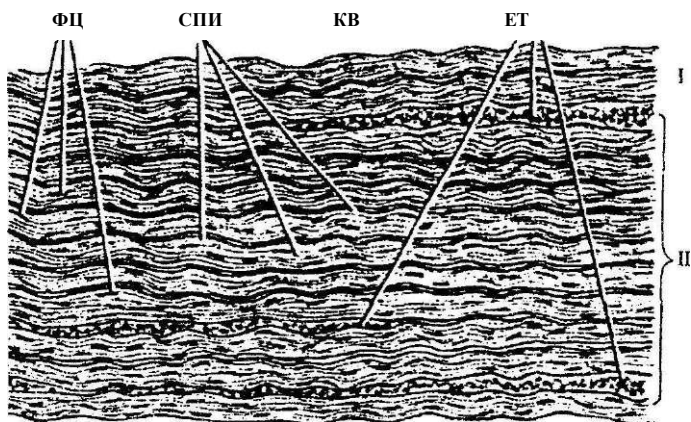
Прикладом *неоформленої щільної волокнистої сполучної тканини* є сітчастий шар основи шкіри (рис. 4.33). Товсті пучки колагенових волокон проходять у різних напрямках, що забезпечує міцність тканини. Між пучками колагенових волокон розміщені прошарки пухкої сполучної тканини, клітини фібробласти і макрофаги а також основна міжклітинна речовина.



Рис. 4.33. Щільна неоформлена волокниста сполучна тканина з сітчастого шару шкіри.

ФБ — фібробласт,
МК — недиференційовані клітини, КВ — товсті пучки колагенових волокон,
ЕВ — еластичні волокна,
КС — кровоносна судина.

Оформлена щільна волокниста сполучна тканина утворює зв'язки, сухожилки, фіброзні мембрани. Характерним для цієї тканини є паралельне розміщення волокон (рис. 4.34). Між окремими пучками волокон сухожилків знаходяться **фіброцити (сухожилкові клітини)**, відмежовуючи пучки першого порядку. Пучки першого порядку збираються і формують пучки другого порядку. Останні розділені прошарками пухкої сполучної тканини, що носять назву ендотенонію, тоді як сухожилкові пучки третього порядку оточені більш товстими пластинками пухкої сполучної тканини — перитенонієм.



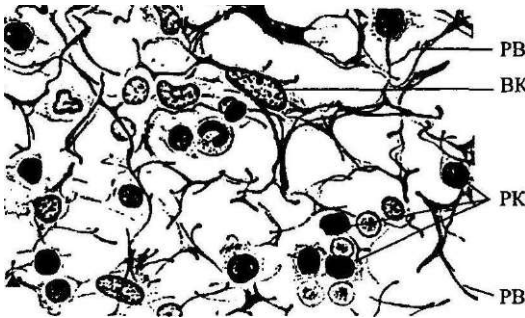
А Рис. 4.34. Сухожилок на поздовжньому зрізі.

I — сухожилкові пучки першого порядку (I. СПП) складаються з колагенових волокон (КВ) і відділені сухожилковими клітинами (фіброцитами — ФЦ). Сухожилкові пучки другого порядку (II) оточені сполучнотканинними пластинками — ендотенонієм (ЕТ).

Крім колагенових зв'язок існують ще **еластичні зв'язки**, пучки яких побудовані з **еластичних волокон** і нечітко розділені. Еластичні волокна макроскопічно мають жовтий колір, і тому такі зв'язки називають жовтими.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями. Залежно від переважаючої наявності того чи іншого різновиду клітин, ця група тканин включає ретикулярну, жирову, пігментну та драглисту тканини. Ці тканини споріднені з волокнистими сполучними тканинами. Їх клітини за походженням, будовою і функціями близькі до фібробластів, здатні утворювати проміжну речовину, яка має в своєму складі волокна. Клітини, які чисельно переважають в окремих видах названих тканин, наприклад, жирові чи пігментні, в невеликій кількості зустрічаються в пухкій волокнистій тканині.

Ретикулярна **тканина** знаходиться в кровотворних органах (червоний кістковий мозок, лімфатичні вузли, селезінка) та в лімфатичних вузликах. Складається з **ретикулярних клітин** і **проміжної речовини** з ретикулярними волокнами (рис. 4.35). До складу клітин ретикулярної тканини входять ретикулярні клітини з відростками, що контактують між собою, а також фібробластоподібні клітини, моноцити та малодиференційовані клітини. Розрізняють два види ретикулярної тканини: мієлоїдну, яка знаходиться в червоному кістковому мозку, та лімфоїдну — в селезінці, лімфатичних вузлах та вузликах. Ретикулярна тканина створює мікрооточення для клітин крові, що в ній дозрівають.

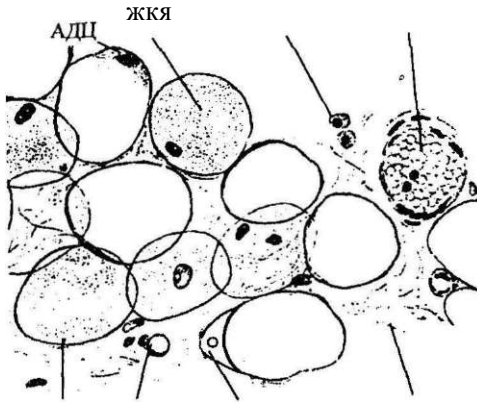


*4 Рис. 4.35. Зріз через ретикулярну тканину селезінки, з якої "витрясли" частину клітин.

PK — ретикулярні клітини,
BK — вільні клітини,
RB — ретикулярні волокна.

Жирова тканина характеризується переважним розвитком жирових клітин—**адипоцитів** (від лат. *айерз*—жир і *суіов*—клітина). Розповсюджена по всьому організмові, але переважно розміщена на передній черевній стінці, в підшкірній клітковині, очеревині (рис. 4.36). В нормі складає у чоловіків близько 15-20 % маси тіла і 20-25 % — у жінок. Абсолютна маса жирової тканини в дорослої людини 10-20 кг, при ожирінні досягає 40-100 кг, тоді як при голодуванні може знижуватись до 3 % нормального рівня. Адипоцити в тканині утворюють часточки різних розмірів і форми. Між жировими часточками знаходяться прошарки пухкої сполучної тканини з кровоносними і лімфатичними капілярами.

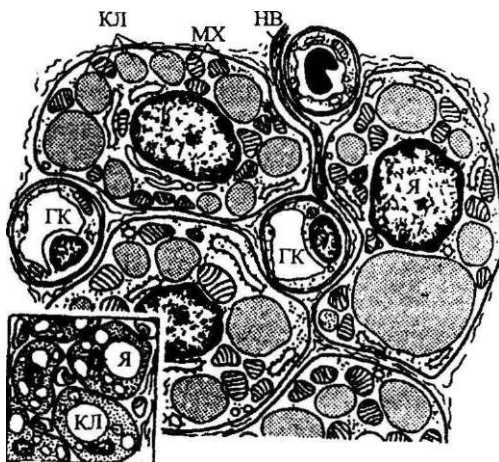
Функції жирової тканини: (1) енергетична (трофічна), (2) опірна, захисна і пластична, (3) теплоізолююча, (4) теплопродукуюча, (5) регуляторна (змінюючи свого об'єму впливає на тиск в кістковомозкових порожнинах і тим регулює швидкість міграції зрілих формених елементів крові), (6) депонуюча — нагромадження жиророзчинних вітамінів (А, В, Е, К), (7) ендокринна —



А Рис. 4.36. Ділянка жирової тканини з підшкірної клітковини (схема).

ЖК — жирові клітини,
ЖКЯ — жирові клітини, ядра яких потрапили в зріз, АДЦ — активна ділянка цитоплазми з ядром,
ГЦ — гранулоцити,
КС — кровоносна судина з форменими елементами крові,
КК — кровоносний капіляр,
ВСТ — волокна сполучної тканини.

синтезує естрогени і гормон, що регулює споживання їжі (лептин). Розрізняють білу і бурю жирові тканини. Біла жирова тканина побудована з адипоцитів, які містять одну велику краплю жиру (див. рис. 4.36). У цитоплазмі клітин бурої жирової тканини є значна кількість мітохондрій, цитохромів (рис. 4.37). Ці адипоцити мають високу окисну здатність, що забезпечує вивільнення тепла, яке зігріває кров у численних капілярах між клітинами. Таким чином буре жирова тканина здійснює терморегуляторну функцію.



•4 Рис. 4.37. Будова бурої жирової тканини (схема).

Я — ядро жирової клітини,
КЛ — краплі ліпідів,
МХ — мітохондрії,
ГК — гемокапіляри,
НВ — нервові волокна.

Жирова тканина має високу динамічну здатність, запаси її ліпідів безперервно оновлюються. Підтримування постійної маси цієї тканини забезпечує івновагу між процесами відкладання жирів (ліпогенезу) та їх мобілізації (ліполізу).

- *Ліпогенез*—відкладання жирів у жировій тканині. Ліпіди жирових клітин являють собою переважно (на 90-99 %) тригліцериди, тобто ефіри триатомного спирту—гліцерину і жирних кислот. Мають декілька джерел оновлення: (1) хіломікрони (від грец. *σκυλλος* — сік і *μικρός*—дрібний), утворені в епітелії, що вистеляє кишечник; (2) ліпопротеїни — сполуки дуже низької щільності, "кі синтезуються клітинами печінки (гепатоцитами); (3) тригліцериди, що синтезуються з вуглеводів самими адипоцитами. З попередників в адипоцитах воруються ліпіди, які формують жирову краплю.

Ліполіз — це мобілізація ліпідів у жировій тканині, розщеплення жирів на гліцерин і жирні кислоти з виділенням їх у кров. Під час розпаду жирів виділяється значна енергія і вивільнюється велика кількість води. Таким чином жирова тканина поряд з депонуванням жирів як енергетичних матеріалів виконує роль депо води в організмі.

В пігментній тканині переважають клітини *пігментоцити* (меланоцити і меланофори). В ній також є інші клітини сполучної тканини: фібробласти і фіброцити, гістіоцити, тучні клітини і лейкоцити. Меланоцити мають добре розвинений синтетичний апарат і містять гранули (меланосоми), заповнені темним пігментом — меланіном. Меланофори є лише носіями пігменту. На думку деяких авторів, у сполучній тканині розміщені переважно меланофори, тоді як меланоцити присутні здебільшого в епітелії. Міжклітинна речовина включає основну аморфну речовину, а також численні колагенові, ретикулярні та еластичні волокна, які формують сітку. Пігментна тканина знаходиться в судинній оболонці ока, в ділянках шкіри навколо сосків, анального отвору, в калитці.

До сполучних тканин зі спеціальними властивостями відносять ще й т. зв. слизову (драглисту) тканину. Вона знаходиться в пупковому канатику і забезпечує $t > r_{шр}$ (пружність) тканин — попереджує затискання судин. Це видозмінена пухка волокниста сполучна тканина з різкою перевагою міжклітинної речовини, в якій волокнистий компонент розвинений дуже слабо. Клітини слизової тканини схожі на фібробласти, містять значну кількість глікогену. В тканині присутні також макрофаги і лімфоцити.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Власне сполучна тканина. 2. Пухка сполучна тканина. 3. Фібробласти. 4. Фіброцити. 5. Макрофаги. 6. Адвентиційні клітини. 7. Плазмоцити. 8. Адипоцити. 9. Пігментоцити. 10. Ендотеліоцити. 11. Проміжна речовина сполучної тканини. 12. Волокна і основна речовина сполучної тканини. 13. Щільна неоформлена сполучна тканина. 14. Щільна оформлена сполучна тканина. 15. Ретикулярна тканина. 16. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями. 17. Ретикулярна тканина. 18. Пігментна тканина. 19. Слизова тканина.

4.3.4. Скелетні тканини

Скелетні тканини характеризуються тим, що завдяки своїй щільності виконують головним чином опорну функцію, беруть участь в утворенні скелета, а також формують дентин і цемент зубів. Крім опорної функції вони мають значення для водно-солевого обміну. Розвиваються скелетні тканини зі спільного ембріонального зачатка — мезенхіми. Як і для інших видів сполучної тканини, для скелетних тканин хряща і кістки характерна наявність клітин і великої кількості міжклітинної речовини, яка в свою чергу складається з волокон і основної речовини.

Розрізняють **три типи клітин скелетних сполучних тканин**.

(1) Молоді, здатні до проліферації, з високою синтетичною активністю клітини, які забезпечують гістогенез скелетних тканин—"**бласти**" (від грец. *βίασιος* — росток). В хрящах вони мають назву **хондробласти** (від грец. — *σχοηήζος* — хрящ), в кістці — **остеобласти** (від лат. *оз* — кістка). Вони забезпечують розвиток відповідних тканин, а в зрілих є їх камбіальними елементами, утворюють міжклітинну речовину.

(2) Основний вид клітин, які підтримують структурну організацію скелетних тканин, але володіють низькою синтетичною активністю—"**цити**" (від грец. *κυίος* — клітина): в хрящовій тканині — це **хондроцити** (від грец. *σχοηήζος* — хрящ), в кістковій — **остеоцити** (від грец. *οζίεον* — кістка), в цементі зуба — **цементоцити**.

3) Клітини, які активно руйнують скелетні тканини, мають у своїй назві другу частину "**класти**" (від грец. *Μαζίς* —руйнування). В кістковій тканині **остеокласти** завжди присутні, тоді як **хондрокласти** в хрящовій тканині з'являються лише при її дегенеративному руйнуванні.

Міжклітинна речовина, або **матрикс** скелетних сполучних тканин, володіє високою механічною міцністю. В її склад входять волокна і основна

4.3. Сполучні тканини

Бечовина; серед волокон основними є колагенові, побудовані з колагену I типу, Ђв гіаліновому хрящі ще й колагену II типу, в еластичному хрящі наявні ракож еластичні волокна. Основна речовина скелетних тканин містить протеоглікопрати і глікопротеїни. В кістковій тканині міжклітинна речовина мінералізована (звапніпа), містить здебільшого кристали гідрооксипатиту.

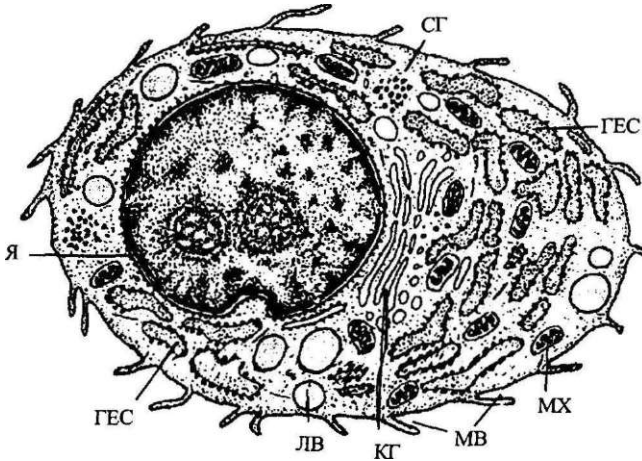
Хрящові тканини

ї Хрящові тканини входять до складу ряду органів дихальної системи, суглобів, міжхребцевих дисків. Складається хрящова тканина з клітин I і великої кількості міжклітинної речовини, що забезпечує пружність та еластичність, з чим пов'язана її опорна функція. У свіжій хрящовій тканині міститься близько **70-80 %** води, **10-15 %** органічних речовин і **4-7 %** солей. В сухій речовині хряща **50-70 %** займає колаген. Хоч хрящова тканина відноситься до сполучних тканин, проте вона має певні особливості, характерні лише для цього виду тканин. Зокрема, хрящова тканина — це **брадитрофна тканина** (від грец. *βραδεία* — повільний і *τροφή* — їжа, живлення), яка не вимагає інтенсивного живлення, і тому в тканині хряща відсутні кровоносні судини, або їх дуже мало, а трофіка хряща здійснюється шляхом дифузії з охрястя. Другою особливістю хряща є утворення переважно більшістю хрящових клітин (хондроцитів) **ізогенних груп клітин** (від грец. *ίσο* — однаковий і *γενεσις* — розвиток), тобто таких, що утворилися шляхом поділу однієї клітини і не "розійшлися" внаслідок щільності проміжної речовини. Характерною особливістю хряща є також формування навколо клітин та ізогенних груп перичелюлярних пластинок, побудованих з волокнистого каркаса, просоченого аморфною речовиною. У хрящі чітко виділяються поверхневий шар — охрястя і тканина власне хряща.

Охрястя (перихондр) зверху вкриває хрящ у вигляді оболонки, яка складається з зовнішнього волокнистого і внутрішнього клітинного (камбіального, хондрогенного) шарів. Поверхневий шар охрястя містить кровоносні судини, що забезпечують трофіку хряща, у глибокому шарі знаходяться клітини хондробласти, здатні до проліферації та синтезу міжклітинної речовини хряща (колагену I і III типів).

Клітини хряща в процесі ембріонального розвитку складають диферон, тобто сукупність клітин мезенхімного походження, що послідовно утворилася від стовбурових клітин, через прехондробласти до хондробластів і хондроцитів. **Хондробласти** — сплющені клітини, які містять добре розвинену гранулярну та гладку ендоплазматичну сітку і комплекс Гольд*!

проколаген, глікозаміноглікани і проеластин. Синтезовані колагени виводяться на поверхню хондробласта і в міжклітинній речовині хряща перетворюються в мікрофібрили і волокна. Похідні хондробластів — **хондроцити** — бувають трьох типів. **Хондроцити першого типу** переважають в молодому хрящі, вони здатні до поділу і утворення ізогенних груп клітин. **Другий тип хондроцитів** синтезує глікозаміноглікани і протеоглікани міжклітинної речовини (рис. 4.38). **Хондроцити третього типу** зберігають здатність до утворення білка, але в них знижена здатність до синтезу глікозаміногліканів. Хондроцити можуть розмішуватися в порожнинах (лакунах) поодинокі (в периферійних ділянках хряща) або у вигляді ізогенних груп. Число клітин в групах у глибоких шарах хряща досягає 8-12.



- Рис. 4.38. Ультраструктурна організація хондроцита (схема). МВ — мікроворсинки, Я — ядро, ГЕС — цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрії, ЛВ — ліпідні включення, СГ — скупчення глікогену.

Міжклітинна речовина хряща, або **хрящовий матрикс**, включає три основні компоненти.

(і) Колаген II типу, який формує волокнистий каркас. Він утворює тонкі (10-20 нм) фібрили, що збираються у волокна, орієнтовані відповідно до сил, які діють на хрящ. Забезпечує міцність і пружність хрящовій тканині.

(2) Протеоглікани, що формують агрегати, які заповнюють петлі колагенового каркаса і взаємодіють з ним. Протеоглікани хрящового матрикса складають основну масу аморфної речовини. Вони містять 10-20 % білків і 80-90 % глікозаміногліканів. Останні включають більше хондрітинсульфату і менше кератинсульфату. Протеоглікани містять основний білок у зв'язку з хондрітинсульфатом і кератинсульфатом.

(3) Вода (до 75 %) зв'язана з протеогліканами, дає можливість речовинам із судин охрястя дифундувати в матрикс і здійснювати живлення хондроцитів. Кількість води, зв'язаної з протеогліканами, визначає пружність хрящової тканини.

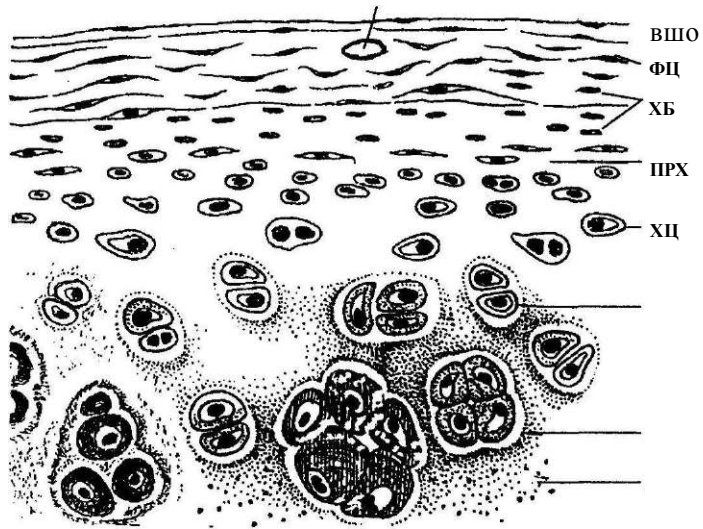
Адгезивні білки зв'язують компоненти матриксу між собою і з поверхнею хондроцитів.

Класифікація **хрящової тканини**. Є три види хрящової тканини: гіалінова, еластична і волокниста.

Гіаліновий хрящ отримав назву в зв'язку з його зовнішньою схожістю з матовим склом на макропрепараті (від грец. *Hyaiosz* — скло). Він є найбільш поширеним у тваринному світі і в організмі людини. В ембріональному періоді з гіалінового хряща у ссавців утворюється провізорний (тимчасовий) скелет, який з віком замінюється кістковою тканиною. В дорослому організмі гіаліновий хрящ утворює кільця трахеї, грудинні кінці ребер, вкриває суглобові поверхні кісток. На гістологічних препаратах матрикс хряща здається однорідним, оскільки колагенові волокна в ньому невидні, бо маскуються основною речовиною, що має схожий коефіцієнт заломлення.

Гіаліновий хрящ складається з клітин і основної речовини, яка містить *хондринові (колагенові)* волокна, побудовані з білка колагену. *Основна речовина* хряща має в своєму складі білки і глікозаміноглікани. Більш диференційована міжклітинна речовина базофільна, молода—оксифільна. Хрящові клітини (хондроцити) в глибших шарах хряща формують *ізогенні групи*, в периферійних ділянках зустрічаються поодинокі хондроцити (рис. 4.39).

На гістологічних препаратах видно, що клітини та їх ізогенні групи оточені оксифільним шаром. Колагенові волокна орієнтовані на поверхні клітинних груп. Хрящові клітини або їх ізогенні групи разом з оксифільними пластинками складають *навколклітинні поля* (*клітинні території*). Між клітинними територіями міститься *інтертериторіальний матрикс*, який відповідає найстаршим ділянкам міжклітинної речовини і характеризується слабобазофільним або оксифільним забарвленням. Колагенові волокна в ньому орієнтовані вздовж напрямку дії механічних сил на хрящ.



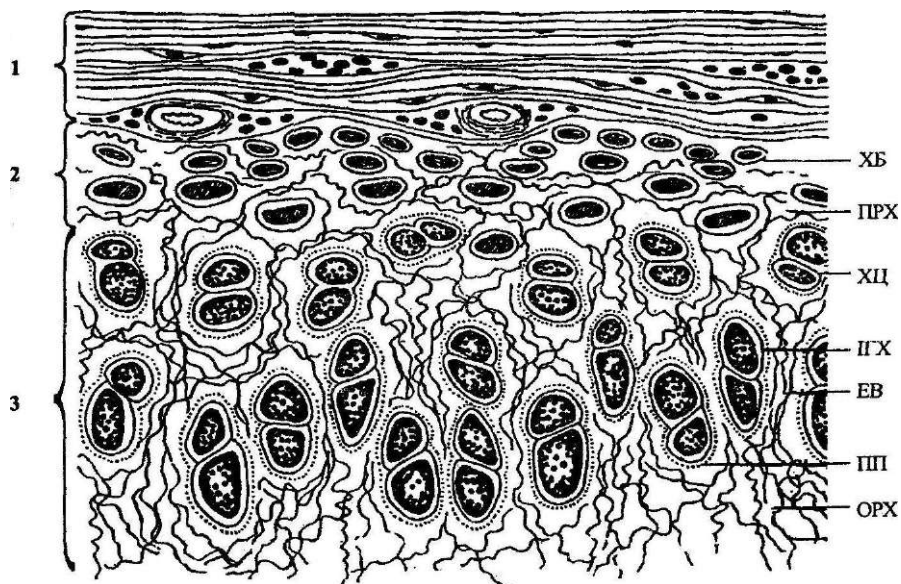
А Рис. 4.39. Гіаліновий хрящ (схема).

1 — охрястя (перихондр), 2 — зона молодого хрящової тканини, 3 — зона високодиференційованої хрящової тканини, ВШО — волокнистий шар охрястя, КК — кровоносний капіляр, ФЦ — фіброцит, ХБ — хондробласти, ХЦ — хондроцит, ІГХ — ізогенні групи хондроцитів, ПП — перичелюлярні пластинки, ПРХ — проміжна речовина хряща.

Основна речовина хряща в процесі розвитку міняє своє відношення до фарб. Спочатку вона оксифільна, відтак — різко базофільна і, нарешті, знов стає слабо оксифільною. Так після повної диференціації навколоклітинне поле складається з оксифільної хрящової зони, прилеглої до неї базофільної частини поля і оксифільної периферійної зони — інтертериторії.

Еластичний **хрящ** міститься у вухній мушлі, слуховій трубці, надгортаннику, рижкоподібних і клиноподібних хрящах гортані, хрящових пластинках середніх бронхів. Мікроскопічно він має жовтувате забарвлення. Особливістю цього хряща є те, що в ньому поряд з колагеновими знаходяться еластичні волокна, побудовані з білка еластину, які розгалужуються і утворюють у матриці щільну сітку (рис. 4.40). Еластичні і менш чисельні колагенові волокна влітаються в охрястя. Хондроцити містяться в лакунах як поодинокі, так

І у вигадці невеликих ізогенних груп у складі до 4 клітин. Крім колагену Я типу і сульфатованих глікозаміногліканів, хондроцити еластичного хряща продукують еластин і специфічні глікопротеїни.

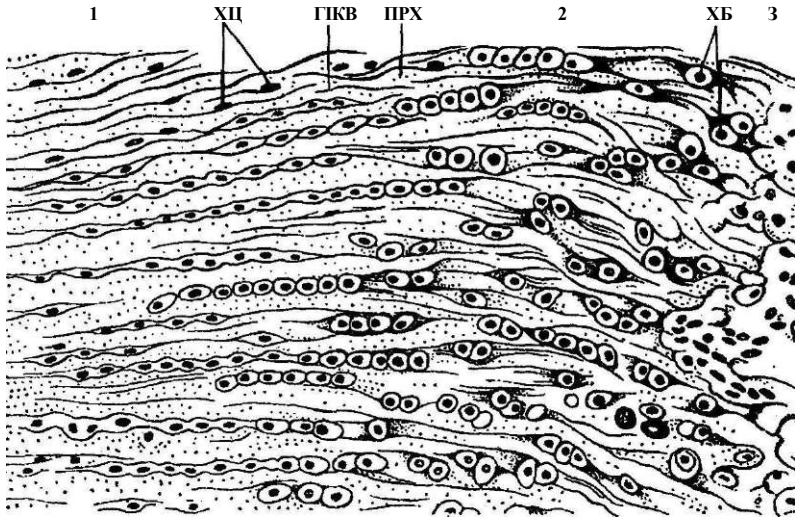


А Рис. 4.40. Еластичний хрящ (схема).

І — охрястя (перихондр), 2 — зона молодого хрящової тканини, 3 — зона високодиференційованої хрящової тканини, ХБ — хондробласт, ХЦ — хондроцити ІГХ — ізогенні групи хондроцитів, ПП — перичелюлярна пластинка, ЕВ — еластичні волокна, ОРХ — основна речовина хряща.

Волокнистий хрящ найменш поширений в організмі, він формує міжхребцеві диски і знаходиться в місцях переходу сухожилка в гіаліновий хрящ (рис. 4.41). Хондроцити у волокнистому хрящі формують невеликі (до 4 клітин) ізогенні групи або розташовуються у вигляді клітинних стовпчиків. Вони продукують колаген II типу, компоненти основної речовини хряща, а також значну кількість колагену I типу. У напрямку від гіалінового хряща до сухожилка волокнистий хрящ стає все більш схожим на сухожилок. Міжклітинна речовина волокнистої хрящової тканин утворена в основному

(на 90%) колагеном I типу і містить мало (до 10%) колагену II типу. Колагенові волокна формують товсті пучки, які упорядковано, часто паралельними тяжами розташовуються відповідно до вектора дії механічних сил.



- Рис. 4.4 і. Перехід щільної оформленої волокнистої сполучної тканини (1) у волокнисту хрящову (2), а останньої — у гіаліновий хрящ (3).

ФЦ — фіброцит, ХЦ — хондроцити, ПРХ — проміжна речовина хряща, ПКВ — пучки колагенових волокон.

Гистогенез і регенерація хрящової тканини. В ембріональний період хрящова тканина розвивається з мезенхіми. Починається розвиток хряща з утворення хондрогенних острівців — угруповань стовбурових клітин, які диференціюються у хондробласти — клітини, багаті вільними рибосомами і гранулярною ендоплазматичною сіткою. Хондробласти перетворюються в хондроцити першого типу, синтезують і секретують фібрилярний білок (колаген). На стадії диференціювання хрящової тканини хондроцити першого типу перетворюються в хондроцити другого типу, які інтенсивно синтезують протеоглікани. В периферійних ділянках хрящової закладки формується охрястя з кровоносними судинами, від яких хрящ, що росте, отримує живлення. Є два способи росту хряща — внутрішній (інтерстиційний) і шляхом накладання (апозиційний).

Інтерстиційний ріст (від лат. *Interstitium* — проміжний або внутрішній простір) — тобто ріст "зсередини" відбувається шляхом мітотичного поділу молодих хрящових клітин (хондроцитів). Внаслідок нагромадження хондроцитами міжклітинної речовини, вони "замуровуються" в матриксі і деякий час продовжують ділитися і нарощувати розміри. Скупчення хондроцитів, утворених у результаті поділу однієї вихідної клітини і розміщених в одній лакуні, формують ізогенні групи. Інтерстиційний ріст відбувається в ембріогенезі, молодому віці та під час регенерації хряща.

Апозиційний ріст (від лат. *appozitio* — нашарування) здійснюється шляхом накладання хрящової тканини "зовні" за рахунок проліферації хондробластів і продукування ними міжклітинної речовини. Внаслідок цього на поверхні хряща відкладаються все нові маси клітин і матриксу, який вони продукують. Регенерація хряща здійснюється від охрястя, де є камбіальні малодиференційовані клітини, здатні продукувати хрящ.

Кісткова тканина

Кісткова тканина зустрічається лише у хребетних, володіє міцністю і здійснює опорно-механічну функцію, захищає життєво важливі органи від механічних пошкоджень, забезпечує опору і переміщення тіла у просторі, а також є вмістищем для кісткового мозку. Крім цього, кісткова тканина бере участь у мінеральному обміні, відіграє роль депо кальцію і фосфору в організмі (97 % кальцію організму знаходиться в кістках). У кістковій тканині є клітини (остеобласти, остеоцити і остеокласти) та міжклітинна речовина (осеїнові волокна і осеомукоїд). Осеомукоїд містить глікопротеїни (сюди входить і специфічний білок кісткової тканини остеонектин) і протеоглікани. Серед неорганічних сполук найбільше є солей кальцію у вигляді кристаликів гідрооксиапатиту— $[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$ і фосфатів— $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. Крім цього кістка містить натрій, магній, калій, фтор, карбонати і цитрати. Розрізняють грубоволокнисту і пластинчасту кісткові тканини.

Грубоволокниста кістка зустрічається в скелеті зародка, а в дорослому організмі — лише в місцях прикріплення сухожилків до кісток та в ділянці швів черепа. Зверху кістка вкрита окістям, яке складається з поверхневого волокнистого шару і глибокого остеогенного. Окістя містить кровоносні судини і клітини остеобласти. Для грубоволокнистої кісткової тканини характерне різнонаправлене розміщення пучків осеїнових (різновид колагенових) волокон, оточених звапнілим осеомукоїдом. В товщі кістки знаходяться лакуни, в яких залягають остеоцити (рис. 4.42).

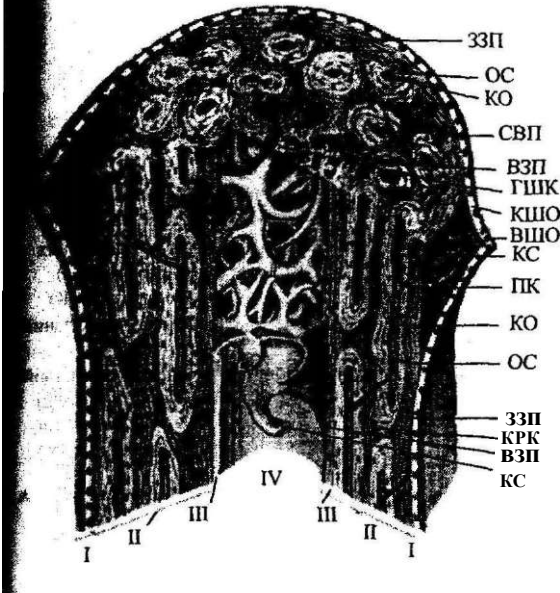


Рис. 4.43. Схема будови трубчастої кістки.

I — окістя (періост),
 II — власне кісткова тканина,
 III — едост, IV — порожнина кістки.
 ВШО — волокнистий шар окістя, КШО — камбіальний шар окістя, КС — кровоносна судина окістя,
 КРК — компактна речовина кістки, ЗЗП — зовнішні загальні пластинки, ОС — остеон, КО — канал остеона, ПК — проривний канал, СВП — система вставних пластинок, ВЗП — шар внутрішніх загальних пластинок, ГШК — губчастий шар кістки.

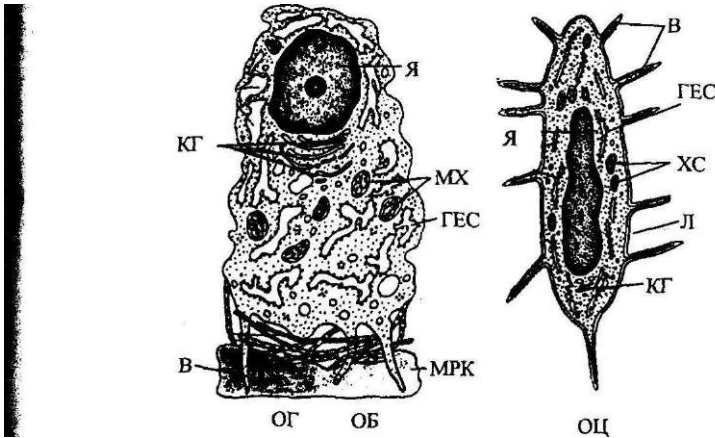
тинками, внутрішню — внутрішніми загальними (генеральними) пластинками, і середню, до складу якої входять гаверсові системи (остеони) і вставні пластинки (див. рис. 4.43). Між кістковими пластинками в кісткових лакунах знаходяться остецити, від яких відходять відростки, розміщені у кісткових каналцях. Відростки остеоцитів контактують між собою. Від кровоносних судин окістя відходять відгалуження, які вступають в гаверсів канал, що проходить по центру остеонів.

Остеон — це кісткова трубка діаметром від 20 до 300 мкм, побудована з 5-20 концентрично розміщених кісткових пластинок. Кожна пластинка має товщину від 4 до 15 мкм і містить колагенові (осеїнові) волокна, що проходять паралельно. Пластинки вставлені одна в одну, але напрямок колагенових волокон у сусідніх пластинках не співпадає, а перетинається під кутом, що сприяє зміцненню остеона як структурного компонента кістки (рис. 4.44). Волокна в пластинках, як і пластинки між собою, склеєні основною речовиною і пронизані кристаликами гідрооксиапатиту, упорядковано розміщеними стосовно фібрил органічного матриксу кістки. В кістці є також аморфний фосфат кальцію. Між кістковими пластинками в кісткових лакунах містяться клітини остеоцити, від яких відходять відростки, розміщені в кісткових каналцях.

Рис. 4.44. Схема остеона. Нашарування циліндричних кісткових пластинок (КП) з гаверсовим каналом (ГК) у центрі. Праворуч показаний напрямок волокон (НВ) в окремих пластинках, в лівій половині рисунка зображені кісткові порожнини (лакуни, КЛ) і кісткові каналці (КК),

Клітини **кістки**. В процесі ембріонального розвитку в кістці формується два диферони: (1) гістогенетичний ряд клітин, куди входять стовбурові клітини та їх похідні — остеобласти і остецити; (2) диферон гематогенного походження, який починається стовбуровою кровотворною клітиною і дає остеокласт — клітину макрофагального типу.

Остеобласти (остеобластоцити) можуть мати кубічну, пірамідальну або полігональну форму, розміром 15-20 мкм. Ядро круглої або овальної форми, часто розміщене ексцентрично, містить одне або кілька ядерець. В цитоплазмі остеобластів добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, мітохондрії та комплекс Гольджі (рис. 4.45). Остеобласти знаходяться в глибоких шарах окістя і в місцях регенерації кісткової тканини. Основна функція остеобластів полягає в синтезі органічного матрикса кістки — глікопротеїнів і протеогліканів осеомукоїду та волокон.



А Рис. 4.45. Ультраструктурна організація остеобласта (ОБ) і остеоцита (ОЦ).

Остеобласт гтродукє міжклітинну речовину кістки (МПК) і забезпечує її мінералізацію.

Я — ядро, МВ — мікроторсинки, В — відростки, ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка. КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрії. Тіло остеоцита знаходиться в лакуні (Л), оточене колагеновими фібрилами. Відростки остеоцита (ВО) проходять у кістковій каналці (КК). До остеобласта прилягас незвапніла міжклітинна речовина кістки, в завапнілій міжклітинній речовині знаходяться остеоцити.

Остеоцити—це похідні остеобластів, знаходяться в кісткових порожнинах (лакунах). Це однадерні клітини витягнутої форми, довжиною 15-20 мкм, мають слабо розвинені органели, що свідчить про зниження рівня синтетичних процесів порівняно з остеобластами (див. рис. 4.45). Довгі відростки остеоцитів проходять в кісткових каналцях. Останні заповнені тканинною і рідиною, анастомозують між собою і з периваскулярним простором судин, що знаходяться в каналах кістки і в окісті.

Остеокласти (остеокластоцити) — це клітини гематогенної природи, здатні до резорбції (розсмоктування) кісткової тканини і звапнілого хряща. Форма цих клітин наближена до овальної, довжина 90 мкм і більше (рис. 4.46). Остеокласти містять від трьох до кількох десятків ядер, мають значну кількість лізосом і мітохондрій. На місці прилягання до резорбованої кістки остеокласти формують гофровану ділянку, батату цитоплазматичними виростами, яка є зоною секреції гідролітичних ферментів клітиною і адсорбції Нею продуктів гідролізу. Описана ділянка обмежена з обох боків замикальними зонами, які ізолюють місце розсмоктування кістки від тканин, що його

оточують. Остеокласти здатні руйнувати кістку при її перебудові, вони виділяють гідролітичні ферменти і сприяють розчиненню солей кальцію та резорбції органічного матриксу кістки.

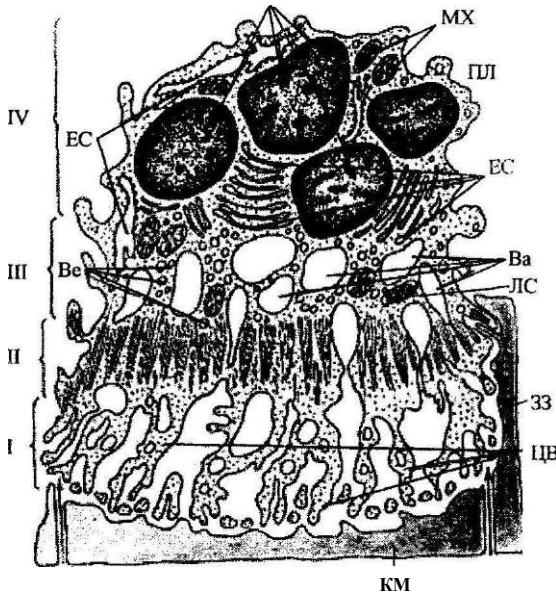


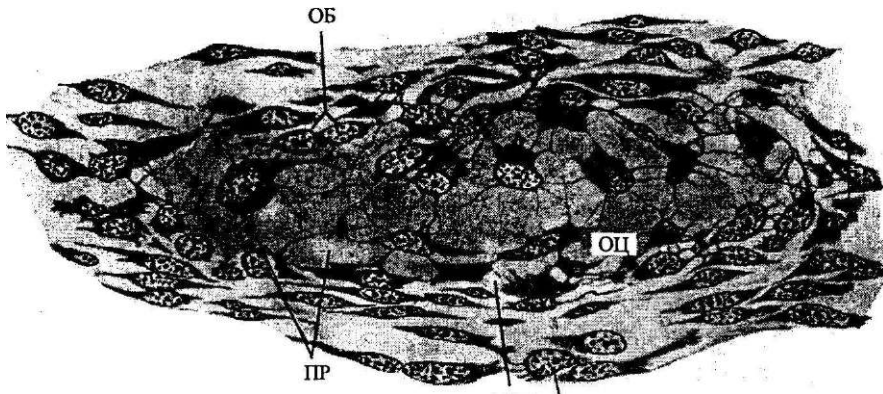
Рис. 4.46. Остеокласт (схема).

I — гофрована облямівка,
 II — світла зона (мікротрубочки і мікрофіламенти),
 III — вакулярна зона,
 IV — базальна зона.
 КМ — кістковий матрикс,
 ЗЗ — замикальна зона,
 Я — ядра,
 ШІ — плазмолема,
 МХ — мітохондрії,
 ЕС — ендоплазматична сітка, ЛС — лізосоми,
 Ва — вакуолі,
 Ве — везикули,
 ЦВ — цитоплазматичні вирости.

Живлення кістки здійснюється системою кровоносних судин. Від кровоносних судин окістя по фолькманівських каналах йдуть проривні судини, а їх відгалуження вступають у гаверсові канали, які проходять по центру остеонів. Крім того, існують ще канали-анастомози, які з'єднують між собою гаверсові канали. По каналах кістки проходять кровоносні судини, забезпечуючі живлення кістки, яке здійснюється через систему каналців, що анастомозують між собою і з'єднуються з кістковими лакунами.

Розвиток (гістогенез) кісткової тканини. Розрізняють ембріональний і постембріональний *остеогістогенез*. В ембріональний період утворюється кістка як тканина, в постнатальний період здійснюється ектопічний остеогістогенез і регенерація кісткової тканини при її пошкодженні. Розрізняють два способи розвитку кістки: безпосередньо з мезенхіми (прямий остеогістогенез) і розвиток з мезенхіми на місці хряща (непрямий остеогістогенез). В перші тижні ембріонального розвитку кісткова тканина утворюється безпосередньо з мезенхіми, а в більш пізні періоди та після народження кістка розвивається шляхом непрямого остеогістогенезу.

У випадку розвитку кістки **прямим способом** на перших порах з мезенхіми формуються остеогенні зачатки з остеогенними клітинами, які виділяють колаген (рис. 4.47). З колагену утворюються осейнові волокна. Одночасно виникає і основна речовина (з пікопротеїнів, протеогліканів осеомукоїду). На наступному етапі відкладаються солі кальцію і в такий спосіб формується грубоволокниста кістка, яка надалі замінюється на пластинчасту.



А Рис. 4.47. Утворення грубоволокнистої кісткової тканини безпосередньо з мезенхіми.
ОМ — остеогенна ділянка мезенхіми, ГКТ — ділянка новоутвореної грубоволокнистої кісткової тканини, ОБ — остеобласти, ОЦ — молоді остеоцити, ПР — проміжна речовина кісткової тканини.

Непрямий остеогенез проходить дещо інакше. Спочатку в мезенхімі утворюється хрящова модель майбутньої кістки (з гіалінового хряща). З охрястя виселяються клітини осгеогенного ряду, які під охрястям відкладають кісткову тканину у вигляді кісткової манжетки (перихондральне окостеніння). Від охрястя (тепер воно називається окістям) через товщу кісткової манжетки в хрящ проникає скелетогенна брунька з кровоносними судинами, остеогенними клітинами і хондрокластами (остеокластами), які руйнують основну речовину хряща (рис. 4.48). На його місці утворюються кісткові пластинки і формуються остеони (енхондральне окостеніння). Так процес окостеніння з діафіза просувається до епіфізів (рис. 4.49).

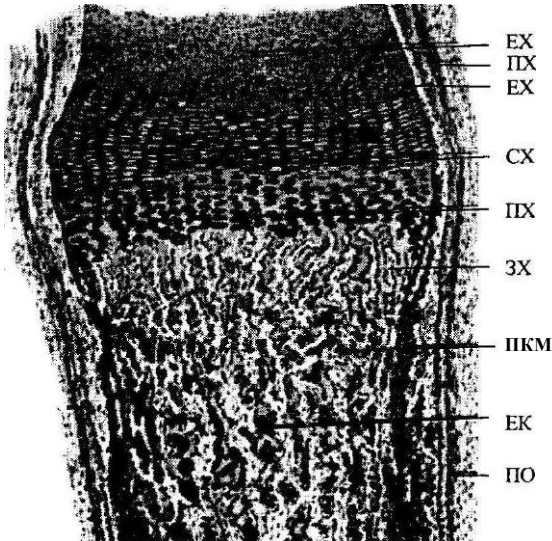
На наступному етапі в епіфізарну частину хрящової моделі вростає скелетогенна брунька, і там виникає епіфізарний центр окостеніння. Між

"ШТкл - ЧФ, Ш >

Ч

ПР ОБ ХТ ОБ

- А Рис. 4.48. Утворення грубоволокнистої кісткової тканини на місці хряща, що розпадається. ХТ — залишок хряща, що руйнується, ОБ — остеобласти, ОЦ — остецит (молодий), ПР — проміжна речовина кісткової тканини, ОК — остеокласт.



- 4 Рис. 4.49. Розвиток кістки: перихондральне і ендохдральне окостеніння.
 ЕХ — епіфізарний гіаліновий хрящ, ПХ — перихондр, СХ — шар стовпчастого хряща, ШПХ — шар пухирчастого хряща, ПКМ — перихондральна кісткова манжетка, ЕК — ендохдральна кістка, ЗХ — залишок хрящової тканини, ПО — періост (окістя).

еліфізарним і діафізарним центрами окостеніння залишається хрящова тканина (метаепіфізарна пластинка), яка продовжує розростатися і за рахунок її клітин відбувається ріст кістки в довжину. З віком, коли метаепіфізарний хрящ тоншає, а потім і зникає, обидва центри окостеніння зливаються і ріст

кістки припиняється (у людини на 20-25 році життя). Протягом усього життя відбувається фізіологічна регенерація кістки шляхом заміни старих кісткових пластинок новоутвореними. Частина нерезорбованих остеонів попередніх поколінь залишаються у вигляді вставних пластинок. Постійна перебудова кісткової тканини здійснюється завдяки діяльності остеокластів і остеобластів.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Особливості структури і функції скелетних тканин.
2. Хрящова тканина.
3. Гіаліновий хрящ.
4. Охрястя.
5. Хондробласт.
6. Хондроцит.
7. Хондрокласт.
8. Ізогенні групи хрящових клітин.
9. Проміжна речовина хряща.
10. Еластичний хрящ.
11. Волокнистий хрящ.
12. Розвиток і ріст хряща.
13. Особливості кісткової тканини.
14. Окістя.
15. Класифікація кісткової тканини.
16. Клітини кістки.
17. Будова грубоволокнистої кістки.
18. Будова кісткової пластинки і системи пластинок.
19. Кісткові канали і каналці.
20. Будова трубчастих кісток.
21. Розвиток кістки: прямий і непрямий.

4.4. М'ЯЗОВІ ТКАНИНИ

М'язові тканини становлять близько **45 %** маси тіла дорослої людини. Це група тканин різних за походженням і будовою, але об'єднаних здатністю до вираженої скоротливості, завдяки якій вони можуть здійснювати свою основну функцію — виконування рухових процесів як всередині організму (кровообіг, пересування їжі в травному тракті, робота серця тощо), так і переміщення організму або його частин у просторі. Структурні одиниці м'язів (гладкі міоцити, м'язові волокна, кардіоміоцити) містять спеціальні органели— міофібрили, які забезпечують процес скорочення, завдяки чому і відбувається рух.

4.4.1. Загальна морфофункціональна характеристика м'язових тканин

(1) Структурні одиниці м'язових тканин мають видовжену форму. В попереочно-посмугованій скелетній м'язовій тканині вони являють собою багатоядерні симпласти (співклітиння), які прийнято називати м'язовими волокнами*, або міосимпластами, в серцевій м'язовій тканині структурними

* Слід чітко розрізняти волокна сполучної тканини, що знаходяться в міжклітинній речовині і не є клітинами, і м'язові волокна, які лише за своєю формою нагадують волокна, а насправді є злиттям багатьох клітин (симпластом) з ядрами і органелами.

одинацями є клітини—кардіоміцити, або серцеві міоцити, в гладкій м'язовій тканині — клітини міоцити.

(2) Наявні в міоцитах і міосимпластах скоротливі елементи—міофібрили, побудовані з високовпорядкованих білкових м'язових ізоформ актину і міозиму, забезпечують оптимальні умови для їх діяльності.

(3) Саркотубулярна система м'язових одиниць, яка являє собою оптимальне поєднання гладкої ендоплазматичної (саркоштазматичної) сітки з особливими впинаннями оболонки м'язового волокна (Т-трубочками), служить для нагромадження і виділення Ca^{2+} , необхідного для забезпечення швидкого розповсюдження нервового збудження в міосимпласті і кардіоміциті.

(4) Для інтенсивного енергетичного забезпечення скорочень у м'язовому волокні наявні: велика кількість мітохондрій, макроергічних сполук (АТФ), а також трофічні включення (глікоген, ліпіди).

(5) Синхронізація скорочень м'язових тканин, необхідна при потужній роботі м'яза, забезпечується іннервацією з одного джерела — розгалужень аксона одного нейрона, а також здійснюється численними щільними з'єднаннями (для транспорту іонів).

Класифікація м'язових тканин

Найбільш часто вживаною є **морфофункціональна класифікація** м'язових тканин, згідно з якою виділяються поперечно-посмуговані і гладкі м'язові тканини (табл. 4.6).

Поперечно-посмугованими (поперечно-смугастими) називаються тканини, клітини чи волокна яких володіють поперечною посмугованістю внаслідок особливо впорядкованого розміщення тонких волоконць (протофіламентів) — актинових і міозинових. Такі тканини скорочуються значно швидше, ніж гладкі. До цієї групи відносять скелетну (соматичну) і серцеву м'язову тканини.

Гладкі м'язові тканини (непосмуговані) характерні тим, що їх міофібрили не мають поперечної посмугованості. На гістологічних препаратах по всій довжині містяться однаково забарвлені міофібрили. Гладка м'язова тканина входить до складу стінок різних органів (шлунка, кишечника, матки, сечового міхура, бронхів і судин).

Відповідно до гістогенетичного принципу класифікації, залежно від джерел розвитку (ембріональних зачатків), м'язові тканини поділяють на 5 типів: мезенхімні, епідермальні, нейральні, целомічні та соматичні. Перші три типи відносяться до гладких м'язових тканин, а два останніх — до підгрупи поперечно-посмугованих.

Найважливіші ознаки відмінностей трьох видів м'язової тканини

	Гладка м'язова тканина	Скелетна м'язова тканина	Серцева м'язова тканина
Елементи будови	Клітина (міоцит)	М'язове <i>волокно</i> (міосимпласт)	Клітина (кардіоміцит)
Довжина	20-200 мкм (до 600 мкм)	1-130 мм	100-150 мкм
Товщина	2—200 мкм	9-150 мкм	15-20 мкм
Положення ядра	центральне	периферичне	центральне
Кількість ядер	частіше 1	багато	частіше 1
Саркоплазматичний ретикулум	мало	сильно розвинений	сильно розвинений
Т-система	немає	добре розвинена	добре розвинена
Міофібрили	рівномірні	поперечно-посмуговані	поперечно-посмуговані
Оболонка	сарколема	сарколема	сарколема
Забезпечення капілярами	низьке	сильне	сильне
Іннервація	вегетативна (мимовільна)	соматична (залежна від волі)	автономна (мимовільна)
Скорочення	тонічне (ритмічне, повільне, сильне, тривале)	титанічні (сильні, швидкі, нетривалі, швидка втомлюваність)	швидкі, короткотривалі ритмічні скорочення і розслаблення

М'язова тканина соматичного типу розвивається з міотомів сомітів і утворює скелетну поперечно-посмуговану мускулатуру. Целомічна м'язова тканина виникає з міоепікардіальної пластинки вісцерального листка

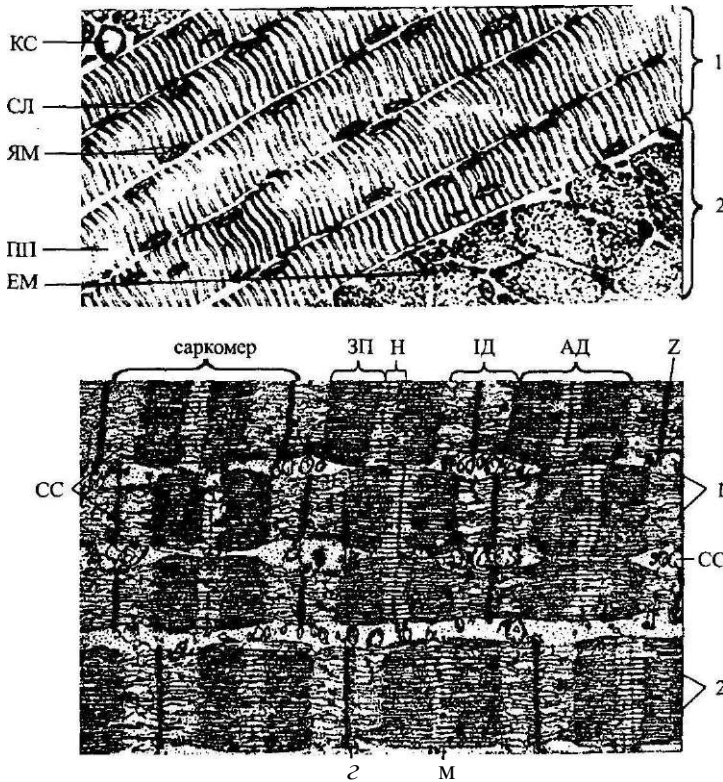
спланхнотом (шийної частини) і утворює серцеву поперечно-посмуговану м'язову тканину (міокард). Основна маса гладкої м'язової тканини походить з мезенхіми і утворює мускулатуру внутрішніх органів і судин. Епідермальне походження мають міоепітеліальні клітини, які є видозміненими епітеліоцитами деяких залоз, що виникають з ектодерми і прехордальної пластинки. З нервової трубки розвиваються нейральні міоцити, що утворюють м'язи райдужної оболонки ока.

4.4.2. Поперечно-посмугована м'язова тканина

Поперечно-посмугована скелетна м'язова тканина становить 42 % маси тіла людини. Оскільки більшість поперечно-посмугованих м'язів хоч би одним кінцем прикріплена до будь-якої частини скелета, цей вид м'язової тканини прийнято називати скелетною. Під час розвитку м'язової тканини з міотомів сомітів (частини мезодерми) виникають одноядерні клітини — міобласти, які зливаються в багатоядерні симпласти (міотуби). Останні швидко розростаються і остаточно формують м'язові волокна.

М'язове волокно (міосимпласт) є структурною одиницею скелетних м'язів (рис. 4.50). Має вигляд циліндра діаметром 9-150 мкм і довжиною від 1 до 130 мм. М'язове волокно оточене оболонкою—сарколемою, яка складається з внутрішнього шару—плазмолемі міосимпласта, і зовнішнього—базальної мембрани, з'єднаної тонкими ретикулярними і колагеновими волокнами зі сполучною тканиною, що оточує м'язове волокно. Між плазмолемою симпласта і базальною мембраною знаходяться *міосателітоцити* — одноядерні клітини, які є камбієм для росту і регенерації м'язових волокон. Цитоплазма м'язового волокна називається саркоплазмою. В ній (переважно під сарколемою) знаходяться видовженої форми ядра, загальні органели. Центральну частину м'язового волокна займають спеціальні органели (міофібрили). М'язові волокна мають включення (жирові, вуглеводні, пігментні). Гранулярна ендоплазматична сітка слабо розвинена, агранулярна розвинена добре і має назву саркоплазматичної сітки (рідше саркоплазматичного ретикулума). Мітохондрії тут називають саркососомами.

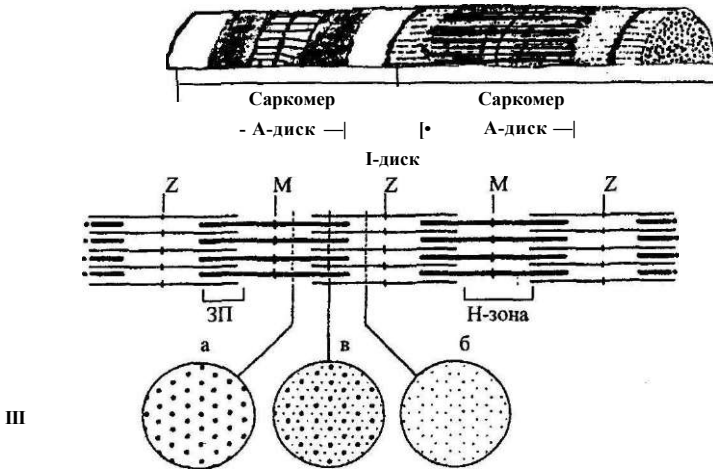
Будова міофібрил. Міофібрили поперечно-посмугованого м'язового волокна — це волокнисті утвори, довжина яких співпадає з довжиною м'язового волокна, ширина— 1-2 мкм. Вони мають поперечну смугастість, яка зумовлена різною структурою, оптичними властивостями та здатністю до забарвлення окремих ділянок міофібрил. Під мікроскопом темні і світлі ділянки всіх міофібрил м'язового волокна співпадають, і тому все волокно є поперечно-посмугованим (рис. 4.51). Темні смужки в поляризованому світлі володіють здатністю до подвійного заломлення світлових променів і називаються



А Рис. 4.50. Поперечно-посмугована м'язова тканина.

Верхній рисунок — під світловим мікроскопом, 1 — поздовжній переріз м'язових волокон, 2 — поперечний переріз м'язових волокон. ЯМ — ядра міосимпласта, ПП — поперечна посмугованість, СЛ — сарколема, МФ — міофібрили (поперечний переріз), ЕМ — ендомізій, КС — кровоносні судини. Внизу — ділянка м'язового волокна під трансмісійним електронним мікроскопом. 1 — тонкі міофіламенти (протофібрили), 2 — товсті міофіламенти, ІД — ізотропний диск, АД — анізотропний диск, 2 — смужка 2, М — смужка М (мезофрагма), Н — зона Н, ЗП — зона перекриття, СС — саркосоми (мітохондрії м'язового волокна).

ваються анізотропними дисками, або дисками А. Світлі смуги є однозаломлювальними і називаються ізотропними дисками (диски І). В середині кожного світлого диска (І) є темна лінія (пластина) — телофрагма (пластина Т, або 2). Середня частина темного (А) диска дещо світліша і називається Н-зоною (зона Гензена), посередині якої є тонка темна лінія — мезофрагма (лінія М).



III

Рис. 4.51. Розміщення міофіламентів міофібрил в саркомері (схема).

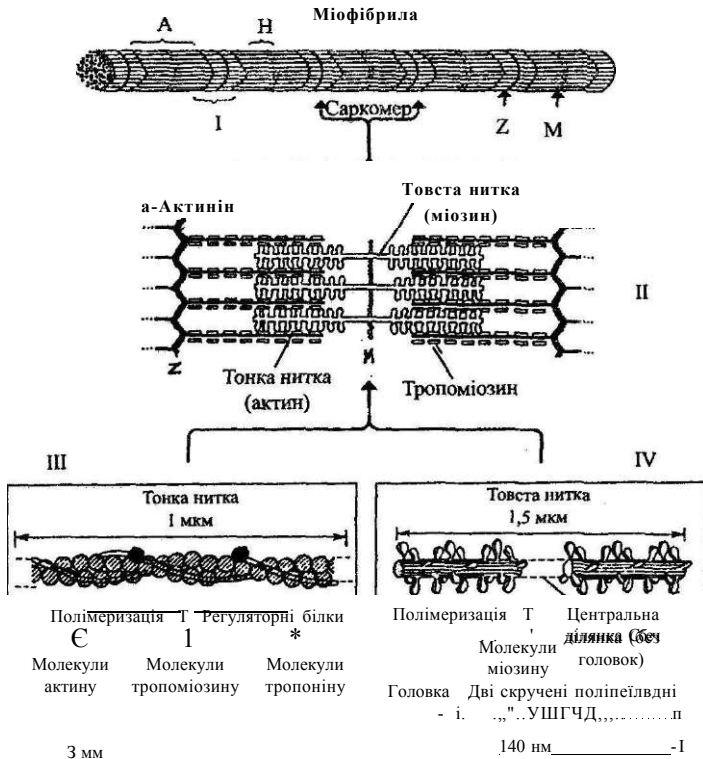
I — фрагмент міофібрили: 1 — у світловому мікроскопі, 2 — в електронному мікроскопі, II — поздовжній переріз міофібрил, III — поперечні перерізи міофібрили: а — товсті міофіламенти в Н-зоні, б — тонкі міофіламенти в І-диску, в — розміщення міофіламентів у зоні перекриття (ЗП).

Відрізок міофібрили, обмежений двома пластинками Z (який включає половину диска I, диск A і половину наступного диска I), є основною «друктурно-функціональною одиницею міофібрили і отримав назву *саркомер*, або *міомер*. В розслабленому м'язі довжина саркомера складає 2-3 мкм. Міофібрила типового м'язового волокна людини довжиною близько 5 см налічує приблизно 20 тисяч послідовно розміщених саркомерів. За допомогою електронного мікроскопа вивчена тонка будова міофібрили. Вона складається з міофіламентів або протофібрил (ниток) — тонких і товстих.

Тонкі міофіламенти довжиною близько 1 мкм і діаметром 5 нм побудовані з білків актину, тропоміозину і тропоніну. Товсті міозинові протофібрили мають довжину 1,5 мкм і діаметр 12 нм, розміщені в А-диску. Тонкі міофіламенти прикріплені до Z-пластинки, що знаходиться посередині I-диска, а вільними кінцями заходять в А-диски поміж товстими міофіламентами. Ділянка А-диска, в якій знаходяться товсті і тонкі міофіламенти, називається зоною перекриття. В ній виявлені коротенькі нитки, які утворюють поперечні

містки, що з'єднують між собою актиноні і міозинові міофіламенти. В зоні перекриття кількісне відношення міозинових міофіламентів до актинових як $1 : 2$, а їх взаємне розміщення гексагональне, тобто навколо товстої протофібрили знаходиться 6 тонких, а між двома товстими міститься два тонкі міофіламенти. На поперечному перерізі міофібрили, який проходить через І-диск, видні лише тонкі філаменти, в зоні Н — лише товсті, а в зоні перекриття — як товсті, так і тонкі (див. рис, 4.53).

Товсті нитки (міофіламенти) утворені впорядковано упакованими молекулами фібрилярного білка міозину (рис. 4.52). Кожна молекула має вигляд нитки довжиною 150 нм і товщиною 2 нм. На одному кінці молекули



А Рис. 4.52. Молекулярна організація міофібрил поперечно-посмугової м'язової тканини. I — будова поодинокі міофібрили, II — будова одного саркомера, III — будова тонких ниток (міофіламентів), IV — будова товстих ниток (міофіламентів).

містяться дві круглі головки, решта складає стержневу частину, або хвіст молекули. Стержневі частини молекули міозину збираються в пучки (до 200 і більше) і з'єднуються зеркально між собою в ділянці М-лінії. Так формується міозинова протофібрила, яка на периферійних ділянках містить міозинові головки, що володіють АТФ-азною активністю (здатністю гідролізувати АТФ з виділенням енергії).

Актинові нитки (міофіламенти) містять швидкопливний білок актин, на який припадає близько 20 % білків міофібрили і два регуляторні білки—тропонін і тропоміозин. Актин побудований з глобулярних субодиноць, які агрегують у фібрилярний актин, молекула останнього має вигляд скручених подвійних ниток товщиною 7 нм. Тропоміозин має нитковидну структуру і залягає в борозенки актину. Тропонінові молекули глобулярної форми залягають на тропоміозиновій молекулі близько до її кінця. Тропонін має три субодиноці: одна з них зв'язує кальцій, друга кріпиться до тропоміозину, третя інгібує зв'язування міозину з актином.

Опорний апарат м'язового волокна — це система особливих елементів цитоскелета, яка включає структури, розміщені зовні міосимпласта, і внутрішній опорний апарат, що знаходиться в середині м'язового волокна. До зовнішньої частини опорного апарата відноситься базальна мембрана, що прилягає до плазмолемі міосимпласта і разом з нею формує сарколему. Сюди ж належить і зв'язана з сарколемою сполучнотканинна оболонка м'язового волокна, а також колагеновий чохол, що зв'язує кінці м'язового волокна з сухожилком. *Внутрішній опорний апарат* міосимпласта складають структури, які умовно можна поділити на дві групи. До однієї групи відносяться елементи цитоскелета, які підтримують упорядковане взаємне розташування елементів саркомерів. Зокрема, телофрагма (2-лінія)—ділянка прикріплення тонких міофіламентів двох сусідніх саркомерів. Пластинка шириною 30-100 нм складається з тонких 2,-філаментів, які формують складну сітку, що зв'язує тонкі нитки двох сусідніх саркомерів. Мезофрагма (М-лінія) — щільна лінія шириною 75-85 нм, розташована в центрі А-диска, утворена центральними ділянками міозинових філаментів, з'єднаних між собою системою мостиків. Сюди ж можна віднести і проміжні філаменти (десмінові), які підтримують упорядковане взаємне розташування саркомерів сусідніх міофібрил та інших компонентів м'язового волокна.

Другу групу внутрішніх опорних утворів складають ниткоподібні білки. Один з них титин (конектин) — білок, волокна якого з'єднують М- і 2-лінії та, володіючи еластичністю, не допускають перерозтягання м'яза. Крім того, вони підтримують упорядковане взаємне розміщення системи товстих

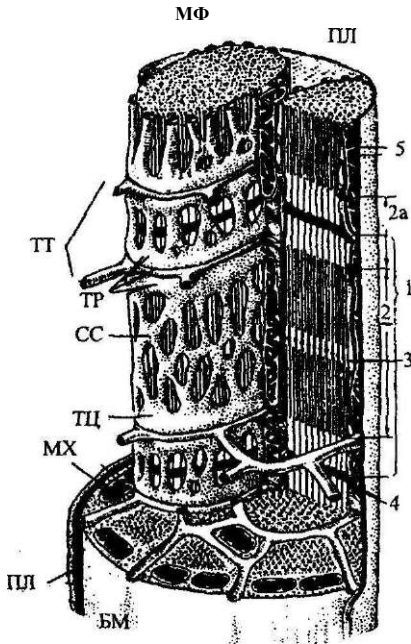
І тонких міофіламентів. Небулін — ниткоподібний білок — проходить паралельно до тонких міофіламентів по всій ширині І-диска. Гадають, що він відповідає за підтримування тонких філаментів, а можливо, й забезпечує їх механічну стабільність.

Існують ще особливі структури, які прикріплюють міофіламенти до базальної мембрани і за допомогою білків-інтегринів через сарколему зв'язують міофібрили з компонентами міжклітинної речовини. Так зусилля, що виникають всередині м'язового волокна, передаються на елементи міжклітинної речовини.

Саркотубулярна система. У м'язовому волокні зв'язок між збудженням і скороченням виконують дві спеціалізовані мембранні системи — саркоплазматична сітка і поперечні трубочки (Т-трубочки, від лат. ігатуепш — поперечний), які разом формують саркотубулярну систему передачі збудження (рис. 4.53). Кожна міофібрила оточена петлями агранулярної ендоплазматичної (саркоплазматичної) сітки і поперечними трубочками (трубочками Т-системи), які є впинаннями плазмолем м'язового волокна в його товщу. Саркотубулярна система передачі збудження необхідна для того, щоб хвиля деполаризації, яка розповсюджується по саркоплазмі, могла викликати спрацювання скоротливого апарату міофібрил.

Отже, *саркоплазматична сітка (ретікулум)* є системою трубочок і цистерн, які оточують міофібрили і формують навколо них своєрідні манжети. Сусідні манжети з'єднуються між собою і утворюють систему манжет, так що всі саркомери на відповідному рівні м'язового волокна оточені єдиною системою манжет саркоплазматичної сітки. Кожна манжета закінчується термінальними цистернами, які знаходяться на межі між А- та І-дисками. Від термінальних цистерн відходять саркотубули, йдуть назустріч одні до одних і в центральній частині анастомозують, утворюючи своєрідне мереживо, яке знаходиться на рівні Н-зони.

Саркоплазматична сітка володіє вираженою здатністю депонувати і виділяти іони кальцію. Її мембрана містить високі концентрації інтегральних білків, що є кальцієвими помпами, а на внутрішній поверхні знаходиться білок кальсеквестрин, який зв'язує іони Ca^{2+} . Від Т-трубочки по саркоплазматичній сітці проходять нервові імпульси і викликають зміну проникливості мембран сітки та вихід з неї іонів кальцію в саркоплазму, де вони необхідні для скорочення міофібрил.



< Рис. 4.53. Фрагмент скелетного поперечно-посмугового м'язового волокна.

Взаємне розташування саркотубулярної системи і міофібрил. Праворуч показана структура міофібрили, ліворуч — елементи саркотубулярної системи.

БМ — базальна мембрана, ПЛ — плазмолема міосимпласта, МХ — мітохондрій, МФ — міофібрили. В міофібрили показані:

1 — саркомер, 2 — анізотропний диск, 2а — ізотропний диск, 3 — лінія М (мезофрагма), 4 — лінія 2 (телофрагма).

Саркотубулярна система складається з двох частин: ендоплазматичної (саркошіазматичної) сітки (СС) і поперечних трубочок (ТТ), які є впинаннями цитоплазми міосимпласта. Термінальні цистерни (ТЦ) двох суміжних саркоплазматичних сіток і поперечна трубочка (ТТ) складають триаду (ТР).

Поперечні трубочки (Т-трубочки) являють собою впинання сарколеми, які відходять від неї під прямим кутом до осі волокна і розташовуються в ссавців поблизу межі І- та А-дисків. Гілки сусідніх Т-трубочок оперізують кожен саркомер і анастомозують одна з одною. Кінцеві ділянки Т-трубочок проникають у проміжок між двома сусідніми термінальними цистернами саркоплазматичної сітки, формуючи разом з ними триади (див. рис. 4.53). В ділянці триади між паралельно розміщеними мембранами Т-трубочки і термінальних цистерн, розділеними вузькою щілиною, є спеціалізований контакт, утворений рядами щільних частинок (ніжок).

Слід відзначити, що не виявлено прямого переходу порожнин саркоплазматичної сітки в Т-трубочки, які з'єднуються з міжклітинним простором. Проте вважають, що в ділянці триад (місці прилягання термінальних цистерн і Т-трубочок) передаються імпульси для скорочення від Т-трубочок до саркоплазматичної сітки. Таким чином здійснюється зв'язок внутрішньої мембранної системи через Т-трубочки із саркоплазмою, що забезпечує швидке розповсюдження скоротливого збудження у волокні.

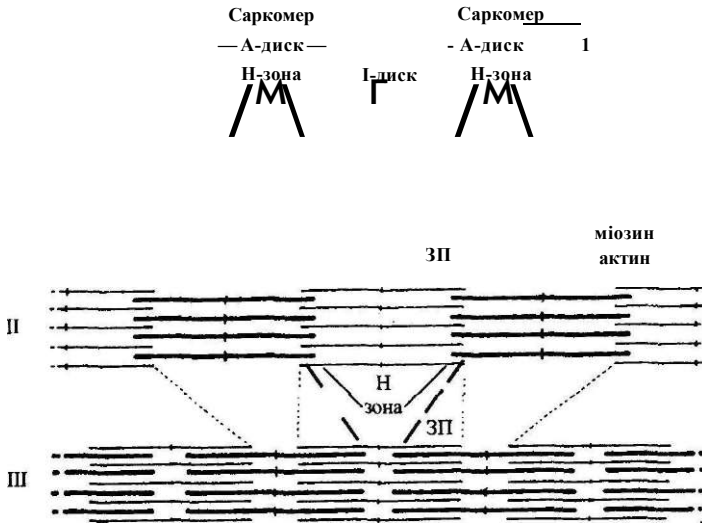
• Процес скорочення м'язового волокна. Дослідженнями виявлено, що довжина анізотропного диска міофібрили не змінюється в скороченому і розслабленому саркомері, тоді як довжина ізотропного диска міняється пропорційно скороченню м'яза. На підставі тих та інших електронномікроскопічних досліджень була висунута теорія "сковзаючих ниток", згідно з якою скорочення міофібрили здійснюється в результаті взаємовкладання (сковзання) актинових і міозинових міофіламентів назустріч одні одному. Таким чином вкорочується саркомер, а якщо врахувати, що міофібрила складається з великої кількості саркомерів (на 1 см міофібрили припадає 4500 саркомерів), то в цілому досягається значне скорочення м'язового волокна.

М'язове скорочення починається з нервового збудження в ділянці аксом'язового синапсу і веде до деполяризації сарколеми. Хвиля деполяризації через Т-трубочки, які є впинаннями сарколеми, досягає термінальних цистерн саркоплазматичної сітки і тим самим передається на всю сітку, викликаючи зміну проникливості її мембран і вивільнення акумульованих у ній іонів кальцію. Це приводить до гідролізу АТФ з виділенням енергії, необхідної для скорочення саркомера (взаємодії актинових і міозинових протофібрил).

Отже, скорочення м'язів відбувається за участю енергії АТФ. Головки молекул міозину здатні зв'язувати молекули АТФ, бо мають *АТФ-азну активність*. Енергія, яка при цьому вивільнюється, використовується для просування тонких актинових міофіламентів поміж міозинові. Для цього необхідна присутність іонів кальцію, які під час скорочення викидаються в саркоплазму з саркоплазматичної сітки. *Іони кальцію* взаємодіють з регуляторними білками — тропоніном і тропоміозином, після чого тонкі і товсті міофіламенти мають можливість взаємодіяти і переміщатися. У разі просування актинових міофіламентів в бік Н-зони остання звужується, саркомери скорочуються і тому все волокно стає коротшим.

Розслаблення м'язового волокна — це повернення тонких міофіламентів у попереднє положення, розширення Н-зони і видовження міофібрили і всього м'язового волокна (рис. 4.54). У стані розслаблення м'язового волокна довжина саркомера дорівнює 2,5 мкм; в момент скорочення, коли актинові протофіламенти втягуються поміж міозинові, саркомер вкорочується приблизно в два рази.

У спокої (при дуже низькій концентрації іонів Ca^{2+}) в міофібрилі розслабленого м'язового волокна товсті й тонкі міофіламенти не притуляються. Міозинові головки (з якими зв'язані молекули АТФ) не можуть взаємодіяти з активними центрами (ділянками зв'язування міозину) на



А Рис. 4.54. Розміщення міофіламентів міофібрил у саркомері в різні стани м'язового волокна.

I — схема двох саркомерів в міофібрилі, II — міофібрила в розслабленому стані, III — міофібрила в скороченому стані. Відповідно до теорії "сковязуючих ниток" вкорочення саркомерів при скороченні (III) в порівнянні з їх станом у спокої (II) відбується завдяки тому, що тонкі (актинові) міофіламенти входять у проміжки між товстими без зміни їх довжини. При скороченні H-зона, в якій знаходяться лише товсті міофіламенти, звужується, а зона перекриття (ЗП), яка містить тонкі і товсті міофіламенти, розширюється.

молекулі актину, тому що останні прикриті тропонін-тропомиозиновим комплексом. Товсті і тонкі філаменти безперешкодно сквзять один відносно одного, при цьому м'язові волокна майже не чинять опору пасивному розтягнанню. Такий стан властивий розгинальному м'язові під час скорочення відповідного *згинача*.

Особливістю функціонування поперечно-посмугованих скелетних м'язів є так звані титанічні скорочення: сильні, швидкі, нетривалі. Ці м'язи швидко втомлюються і не можуть довго перебувати в стані скорочення. Вони іннервуються *соматичними нервами*, і тому їх робота залежить від свідомості, волі людини чи тварини (див. табл. 4.6).

Типи м'язових волокон. У зв'язку зі специфічністю функціональних (біомеханічних) умов діяльності різні м'язові волокна мають неоднакову силу, швидкість і тривалість скорочення та втомлюваність і тому відрізняються за

4. 4. М'язові тканини 22^

будовою. Під світловим мікроскопом розрізняють два основні типи волокон: червоні (I тип) і білі (II тип), а також перехідні форми. Ці типи відрізняються особливостями ультраструктури і метаболізму. Зокрема, існують відмінності в кількості мітохондрій, ступеня розвитку саркоплазматичної сітки, а також вмістом міоглобіну, глікогену та ліпідів.

Відрізняються ці волокна й активністю ферментів. Волокна I типу містять аденозинтрифосфатазу повільного типу і проявляють високу активність сукцинатдегідрогенази (фермент аеробного окислення), а також містять багато міоглобіну і глікогену. У волокнах II типу виявлено аденозинтрифосфатазу м'язину швидкого типу, низьку активність сукцинатдегідрогенази, більше глікогену і менше міоглобіну.

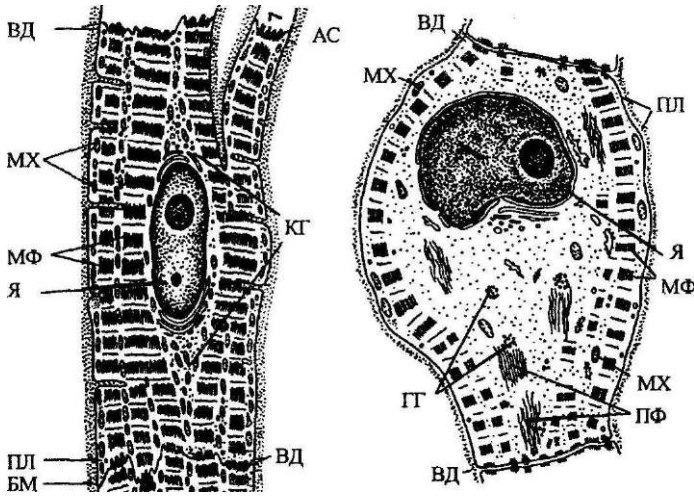
Будова м'яза як органа. М'яз складається з багатьох м'язових волокон, об'єднаних сполучною тканиною. М'язові волокна оточені тонкими прошарками сполучної тканини, які називаються *ендомізієм* і містять кровоносні капіляри і нерви. Пучки м'язових волокон розділені товстими пластинками сполучної тканини — *перимізієм*, а м'яз в цілому вкритий оболонкою, яка має назву *епімізієм*. Закінчується м'яз *сухожилком*. На кінцях м'язових волокон плазмолема, вкрита базальною мембраною, утворює численні глибокі вгинання, в які вдаються колагенові волокна сухожилка. Вони вплітаються в базальну мембрану і міцно зв'язують сухожилок з м'язовими волокнами.

4.4.3. Серцева м'язова тканина

Серцева поперечно-позмугована м'язова тканина розвивається з міоепікардіальної пластинки—частини вісцерального листка спланхнотомата в ділянці головного целома. У процесі гістогенезу з клітин-попередників диференціюються скоротливі і провідні кардіоміоцити — клітини серцевого м'яза. В серцевому м'язі скоротливі, або типові серцеві міоцити складають робочу мускулатуру серця, а провідні, або атипові кардіоміоцити формують провідну систему серця.

Скоротливі кардіоміоцити мають видовжену форму (100-150 мкм довжини, 15-20 мкм ширини), з'єднуються між собою кінцями і складають ланцюжок — так звані функціональні волокна. Ці кардіоміоцити мають по 1-2 ядра, часто поліплоїдні, розташовані в центрі клітини, містять багато саркоплазми, мітохондрій, а відносно менше міофібрил, ніж скелетні м'язи. Саркоплазматична сітка в них слабше розвинена і не утворює термінальних цистерн. У місці контактів клітин формуються вставні диски, які забезпечують зв'язок між клітинами. Вставні диски часто мають вигляд сідців з пальцепо-

дібними з'єднаннями (*інтердигітації*) з десмосомами, щілинними контактами (*нексусами*) і щільними зонами (рис. 4.55). Серцеві міоцити можуть з'єднуватися своїми бічними поверхнями. На цих поверхнях є також багато великих нексусів, які забезпечують електричний зв'язок сусідніх клітин. Механізм скорочення кардіоміоцитів такий самий, як і скелетних м'язових волокон. Особливістю їх активності є швидкі ритмічні скорочення і розслаблення. Кардіоміоцит не може довго перебувати в скороченому стані.



А Рис 4.55. Ультраструктура кардіоміоцитів (схема).

1 — типовий, 2 — атипичний кардіоміоцит.

ПЛ — плазмолема, БМ — базальна мембрана, СЛ — сарколема, Я — ядро, КГ — комплекс Гольджі, МХ — мітохондрії, МФ — міофібрили, ПФ — пучки філаментів, ГГ — гранули глікогену, АС — анастомоз, ДС — десмосома, ВД — вставні диски.

Другий тип клітин серцевої м'язової тканини — це *провідні кардіоміоцити*, які передають імпульси на скоротливі м'язові клітини. Провідні кардіоміоцити відрізняються від скоротливих більшим вмістом глікогену, меншою кількістю міофібрил з менш упорядкованою орієнтацією (див. рис. 4.55). Особливістю провідних кардіоміоцитів, які часто називають волокнами Пуркінє, є здатність до періодичного вироблення і проведення скоротливих збуджень, що розповсюджуються по всьому м'язові серця. Ці кардіоміоцити формують провідну систему серця, яка складається з ряду

4.4. М'язові тканини 22^

вузлів і пучків. Останні генерують імпульси до скорочення і передають їх на скоротливі серцеві міоцити. Провідна система серця забезпечує автоматизм цього органа.

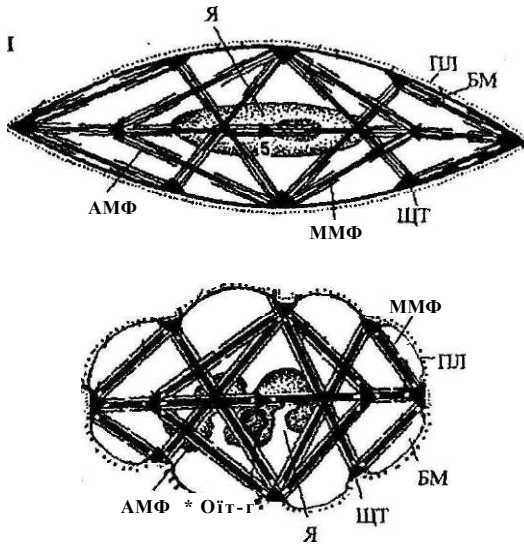
Серцевий м'яз. Кардіоміоцити анастомозують (з'єднуються) між собою, утворюючи серцевий м'яз. Волокна, складені з провідних кардіоміоцитів, розгалужуються між скоротливими і постачають їм збудливі імпульси. Між м'язовими елементами серця розміщені прошарки пухкої сполучної тканини з судинами і нервами. Тісні контакти у вигляді інгердигтацій та десмосом забезпечують розвиток єдиного зусилля при скороченні багатьох сусідніх клітин, а нексуси здійснюють їх іонні та хімічні взаємодії і таким чином сприяють синхронізації скорочення кардіоміоцитів.

4.4.4. Гладка м'язова тканина

Гладка м'язова тканина знаходиться в стінках порожнистих органів (травний тракт, сечовивідні, статеві шляхи) і кровоносних судин. Розвивається з мезенхіми і побудована з клітин — **міоцитів**. Останні мають веретеноподібну форму, довжину від 20 до 100 (600) мкм, діаметр 2-20 мкм. Ядра міоцитів паличкоподібної форми, під час скорочення клітини — закручені. У матці, ендокарді, аорті, сечовому міхурі трапляються міоцити з відростками. В цитоплазмі міоцита знаходяться органели загального значення, включення жиру, вуглеводів і пігментів, численні вгинання і пухирці, за допомогою яких у цитоплазму надходять іони кальцію.

В цитоплазмі міоцитів є міофібрили (рис. 4.56), які не мають поперечної посмугованості. Складаються міофібрили з тонких міофіламентів, побудованих з білка актину, і товстих міозинових міофіламентів. Актинових філаментів більше, вони розміщені переважно вздовж клітини або під кутом, з'єднуючись між собою і з шіазолемою за допомогою електронно-щільних тілець, побудованих з білка α -актиніну. Міозинові міофіламенти розташовуються в клітині поздовжньо. Завдяки міжмолекулярній взаємодії між міозиновими і актиновими філаментами вони переміщуються напроти одні одним, і конфігурація клітини міняється — вона вкорочується і потовщується. У процесі взаємодії протофібрил велику роль відіграє фосфорилування міозина, яке залежить від концентрації іонів кальцію і здійснюється спеціальними ферментами. Фосфорильований міозин здатний до взаємодії з актином, при цьому, як вже відзначалося, відбувається скорочення міоцита.

Кожен міоцит огорнутий базальною мембраною, до якої прикріплюються волокна сполучної тканини, що утворюють *ендомізій*. У базальній мембрані є отвори, в ділянці яких м'язові клітини контактують між собою за допомогою



А Рис. 4.56. Будова клітини гладкої м'язової тканини (міоцита).

I — при розслабленні,
II — при найбільшому скороченні.

БМ — базальна мембрана,
ПЛ — плазмалема,
ЦТ — щільні тільця,
Я — ядро,
МХ — мітохондрії,
АМФ — активні міофіламенти (тонкі),
ММФ — міозинові міофіламенти (товсті).

нексусів (щілинних контактів). Група клітин, *оточена* сполучною тканиною (з судинами і нервами), формує м'язові пласти. Скорочення гладкої м'язової тканини ритмічне, повільне, великої сили. Тканина може довго перебувати в скороченому стані. Такий тип скорочення називають *тонічним*. Гладка м'язова тканина іннервується вегетативними нервами і тому її скорочення є мимовільними, тобто не піддаються контролю свідомості (див. табл. 4.6.).

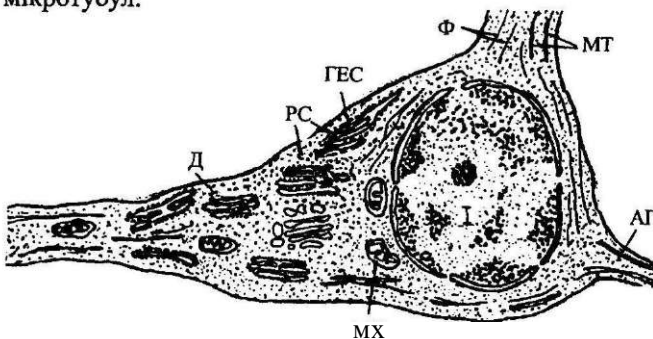
Терміни і поняття для запам'ятовування

1. М'язова тканина. 2. Класифікації м'язових тканин. 3. Поперечно-посмугована м'язова тканина. 4. М'язове волокно. 5. Міофібрила. 6. Міофіламенти. 7. Саркомер. 8. Саркогубулярна система. 9. Скорочення м'яза. 10. Будова м'яза як органа. 11. Серцева м'язова тканина. 12. Кардіоміцит. 13. Вставні диски. 14. Гладка м'язова тканина.

а потім відновлюватися. В нейроплазмі перикаріона добре розвинений комплекс Гольджі (вперше описаний саме в нейронах) з великою кількістю диктіосом, розташованих зазвичай навколо ядра. Численні мітохондрії забезпечують високі енергетичні потреби нейрона, зв'язані з посиленними синтетичними процесами, проведенням нервових імпульсів та роботою іонних pomp. Мають короткий життєвий цикл, але швидко оновлюються. *Лізосомальний апарат* володіє високою активністю, аутофагією, забезпечує постійне оновлення компонентів цитоплазми нейрона. В нейроплазмі можуть бути включення вуглеводів (глікоген), пігменти (ліпофусцин, меланін) та секретори (в нейросекреторних клітинах).

Плазмолема нейрона володіє здатністю генерувати і проводити нервовий імпульс. Її інтегральні білки функціонують як іонно-вибіркові канали і як рецепторні білки, що викликають реакції нейронів на специфічні стимули. Іонні канали можуть бути відкритими, закритими або інактивованими. Перехід каналів із закритого стану у відкритий регулюється мембранним потенціалом, зумовленим вибірковою проникністю для різних іонів (K^+ , Na^+).

Цитоскелет нейронів добре розвинений і представлений всіма елементами — мікротубулами (нейротубулами) діаметром 20-30 нм, мікрофіламентами і проміжними філаментами (нейрофіламентами) товщиною 6-8 нм. Утворений ними опорно-скоротливий апарат відіграє важливу роль у підтримуванні форми клітин та їх відростків. При імпрегнації солями срібла структури цитоскелета мають вигляд тонких ниток і отримали назву нейрофібрил. В перикаріоні цитоскелет формує щільну сітку, а у відростках — розміщується поздовжньо. Присутня у всіх нейронах центросома забезпечує збирання мікротубул.



• Рис. 4.57. Схематичне зображення ультраструктури перикаріона нейрона.

Я — ядро, Д — дендрит, АГ — аксонний горбик, ГЕС — гранулярна ендоплазматична сітка.
МХ — мітохондрії, РС — рибосоми, МТ — мікротубочки, Ф — філаменти.

Відростки нейронів. Є два види відростків нейрона: дендрити і аксон (нейрит). *Дендритів* (від грец. *sciensigon* — дерево) у нейрона буває один або декілька і відходять вони від перикаріона конічними розширеннями. Здебільшого мають невелику довжину і сильно розгалужуються поблизу тіла нейрона. Крупні дендрити містять всі види органел, стаючи тоншими, поступово втрачають елемента комплексу Гольджі, тоді як цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки залишаються численними і розміщуються паралельними пучками. Нейротубули і нейрофіламенти забезпечують дендритний транспорт від тіла нейрона вздовж дендрита.

Дендрити проводять імпульси до тіла нейрона, отримуючи сигнали від інших нейронів через численні міжнейронні контакти (аксо-дендритні синапси), розташовані на них в ділянці особливих випинань—дендритових шипиків. Шипики часто містять по 3-4 плоскі цистерни, розділені ділянками щільної речовини. Вони є лабільними структурами, можуть руйнуватися і утворюватися наново. Їх число падає під час зниження функціональної активності нейронів, особливо у випадку старіння організму.

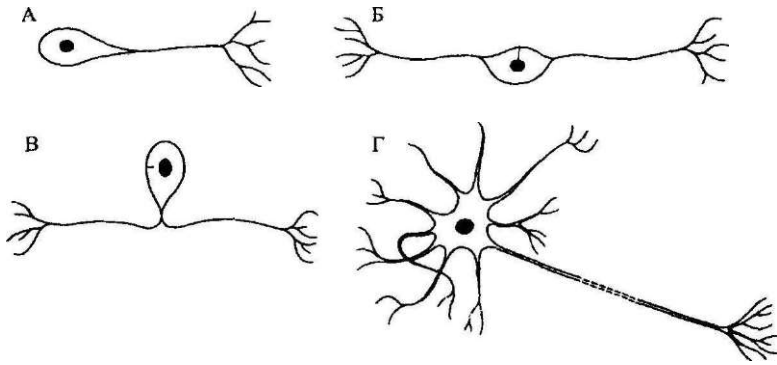
Аксон (від грецького *axiz* — вісь) — це довгий відросток, у клітині буває завжди один, має однаковий діаметр по всій довжині, не галузиться, але може давати бічні відгалуження — колатералі. Закінчується аксон терміналіями (кінцевими апаратами) на іншому нейроні або на структурі робочого органа. Аксон проводить нервовий імпульс від перикаріона. В аксонах відбувається постійний потік цитоплазми (аксоплазми).

Аксонний транспорт—переміщення по аксону різних речовин і органел. Речовини переносяться в цистернах ендоплазматичної сітки і пухирцях, які переміщуються по аксону завдяки взаємодії з елементами цитоскелета, головним чином з мікротубулами (за посередництвом зв'язаних з ними скоротливих білків — кінезина і динеїна). Процес транспортування є Ca^{2+} -залежним. Аксонний транспорт є *антероградний*—прямий від тіла нейрона по аксону і *ретроградний* — обернений — з аксона до тіла нейрона. Антероградний транспорт здійснює перенесення різних речовин, елементів цитоскелета, цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки, мітохондрій, пухирців з нейромедіаторами. Ретроградний аксонний транспорт сприяє видаленню речовин з *терміналі*, поверненню ряду компонентів цитоплазми (пухирців, мітохондрій) у перикаріон. Антероградні та ретроградні транспортні системи присутні як у дендритах, так і в аксонах.

Класифікація нейронів. Існує три класифікації нейронів: функціональна, морфологічна і хімічна. *Функціональна класифікація* базується на місці

нейрона у складі рефлекторної дуги. *Рецепторні* (аферентні, чутливі) нейрони сприймають подразнення і трансформують їх у нервові імпульси; *асоціативні* (вставні, проміжні) передають імпульси від попереднього нейрона до наступного; *ефекторні*, або *еферентні* (рухові і секреторні) забезпечують передачу нервового імпульсу на робочу структуру.

Основою морфологічної класифікації нейронів є кількість відростків. За цією ознакою нейрони поділяються на: (1) *уніполярні* — з одним відростком — аксоном — це нейробласти, які зустрічаються лише в ембріональному періоді; (2) *біполярні* — з двома відростками — дендритом і аксоном — знаходяться в сітківці ока і спіральному ганглії внутрішнього вуха; (3) *псевдоуніполярні* — фактично двовідросткові клітини, в яких дендрит і нейрит відходять спільним стовбурцем, а потім роз'єднуються — це нейрони спинномозкових і краніальних вузлів (так звані Т-, або У-клітини); (4) *мультиполярні* нейрони мають багато дендритів і один нейрит — найбільш розповсюджена група нейронів у тварин і людини, наприклад, нейрони рухових ядер спинного мозку (рис. 4.58).



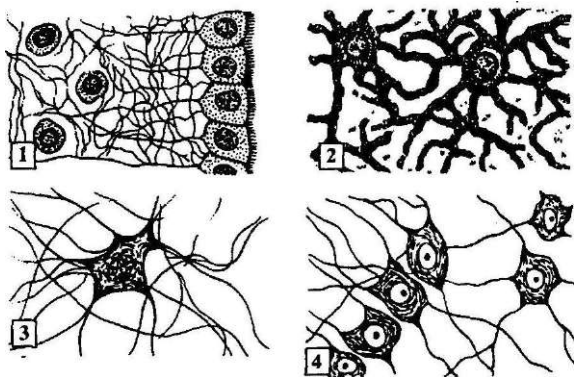
• Рис. 4.58. Типи нейронів:
уніполярний (А), біполярний (Б), псевдоуніполярний (В), мультиполярний (Г).

Існує інша морфологічна класифікація нейронів, за якою в дорослому організмі виділяють лише два їх види: біполярні та мультиполярні. Підставою для такого поділу є те, що уніполярні нейрони існують лише в ембріональний період, а псевдоуніполярні по суті є біполярними з тою особливістю, що від перикаріона ці два відростки відходять разом, а відтак роз'єднуються.

Біохімічна класифікація нейронів базується на хімічних особливостях нейромедіаторів, що використовуються в синаптичній передачі нервових імпульсів. Виділяють такі групи медіаторів: холінергічні (медіатор ацетилхолін), адренергічні (медіатор — норадреналін), серотонінергічні (медіатор — серотонін), дофамінергічні (медіатор — дофамін), ГАМК-ергічні (медіатор — гама-аміномасляна кислота), пуринергічні (медіатор — АТФ і його похідні), пептидергічні (медіатори — енкефаліни, ендорфіни, холецистокінін та інші нейропептиди). В деяких нейронах терміналі містять одночасно два типи нейромедіатора.

4.5.2. Нейроглія

Нейроглія виконує в нервовій тканині опорну, розмежувальну, трофічну, секреторну і захисну функції. Походження терміна нейроглія (від грец. *neuron* — нерв і *glaia* — клей) пов'язане з колишнім уявленням про наявність якоїсь речовини (на зразок клею), що заповнює простори між нейронами і нервовими волокнами. Нейроглія і нейрони існують у тісному генетичному і функціональному взаємозв'язку. За *генетичною класифікацією* клітини нейролії поділяють на клітини макроглії та мікроглії (гаіальні макрофаги). Серед клітин макроглії (макрогліоцитів) розрізняють епендимну глію (епендимоцити), астроциту (астроцити) і олігодендроглію (олігодендроцити) (рис. 4.59).



4 Рис. 4.59. Схематичне зображення різних видів нейроглії.

- 1 — епендимоцити,
- 2 — протоплазматичні астроцити,
- 3 — волокнистий астроцит,
- 4 — олігодендроцити,
- 5 — клітини мікроглії.

Епендимоцити утворюють щільний шар клітин, який подібно епітелію вистеляє спинномозковий канал і шлуночки головного мозку. В ембріональний період на поверхні, зверненій у порожнини мозку, епендимоцити містять війки, які після народження зникають, залишаючись лише в окремих ділянках. У дорослому організмі ці клітини виконують лише функції вистелення порожнин мозку. Від протилежних кінців клітин відходять довгі відростай, які, розгалужуючись, пронизують всю нервову трубку і на зовнішній поверхні мозку беруть участь у формуванні поверхневої гліальної пограничної мембрани. Деякі епендимоцити виділяють різні активні речовини в порожнини мозкових шлуночків або в кров.

Існують різновиди епендимоцитів, розміщених в окремих ділянках мозку. Так, *хороїдні епендимоцити* (від грец. *σκοροϊσlea*, або *σκοριοШа* — тканина, яка містить судини) знаходяться в ділянках судинних сплетінь, де утворюється спинномозкова рідина (ліквор). Вони вкривають випинання м'якої мозкової оболонки, яка вдається в просвіт шлуночків головного мозку. На апікальній поверхні мають численні мікроворсинки, а на базальній — ніжки, які переплітаються, формуючи базальний лабіринт. Разом з фенестрованими капілярами судинних сплетень, базальною мембраною ендотелію й іншими елементами нейроглії епендимні клітини утворюють гемато-лікворний бар'єр (бар'єр між кров'ю і спинномозковою рідиною), через який відбувається ультрафільтрація крові з утворенням спинномозкової рідини.

Спинномозкова рідина (СМР, ліквор) циркулює в субарахноїдальному просторі (під павутинною оболонкою головного мозку), шлуночках головного мозку і центральному каналі спинного мозку. В дорослої людини об'єм СМР становить близько 140 мл і відрізняється від сироватки крові нижчим вмістом білка і підвищеними концентраціями натрію, калію і хлору. Містить лише окремі лімфоцити.

Таніцити — спеціалізовані клітини епендими в деяких ділянках головного мозку, наприклад, латеральних стінках Ш шлуночка. Відросток від базальної поверхні клітини закінчується розширенням на кровоносному капілярі. Таніцити поглинають речовини зі СМР і транспортують їх по своєму відростку в просвіт судини, забезпечуючи тим самим зв'язок між СМР у шлуночках мозку і кров'ю.

Астроцити формують опорний апарат центральної нервової системи. Це невеликі клітини зірчастої форми з численними відростками. Розрізняють протоплазматичні і волокнисті (фібрилярні) астроцити, а також перехідні форми. *Протоплазматичні астроцити* мають товсті короткі розгалужені

відростки. Знаходяться переважно в сірій речовині мозку. Волокнисті астроцити віддають довгі прямі відростки, в цитоплазмі містять численні фібрили. Лежать в основному в білій речовині мозку. Відростки астроцитів формують щільну сітку — підтримувальний апарат мозку, здійснюють формування мембран навколо кровонесних судин, периваскулярних (навколосудинних) гліальних граничних мембран, а також обгортку нейронів. Основна їх функція — опора та ізоляція нейронів від зовнішніх впливів.

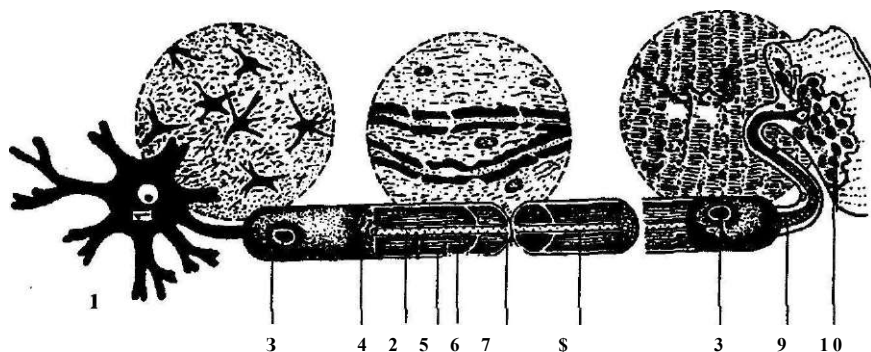
Олігодендроцити (клітини олігодендроцитів) — найчисленніша група клітин нейроглії. Це невеликі клітини з короткими дуже тонкими відростками, знаходяться як в центральній, так і в периферійній нервовій системі. Олігодендроцити оточують тіла нейронів та їх відростки. Розрізняють декілька видів олігодендроцитів, серед них світлі, проміжні і темні. Світлі існують лише в ранньому постнатальному періоді, вони швидко перетворюються в проміжні, а ті — в темні клітини, які знаходяться в сірій і білій речовині мозку. Один вид олігодендроцитів — шванівські клітини (нейролемоцити) беруть участь в утворенні нервових волокон, формуючи їх оболонки. Функції олігодендроцитів дуже різноманітні: трофічна, ізоляційна, участь у водно-сольовому обміні, процесах дегенерації та регенерації нервових волокон.

Мікроглія, або мезоглія (клітини Гортгеа) розвивається зі стовбурових кровотворних клітин. Відноситься до системи мононуклеарних фагоцитів, знаходиться як у сірій, так і в білій речовині центральної нервової системи. Клітини типової (спокійної, гіллястої) сформованої нейрології невеликі, з тілами овальної або трикутної форми, продовгуватими ядрами, багатими хроматином, і короткими розгалуженими відростками. Мікрогліоцити здатні активізуватися при запаленнях і травмах нервової тканини, виконувати амебоїдні рухи і фагоцит/вати частинки.

Під час ембріонального розвитку ссавців у мозку зустрічається тимчасова форма нейроглії — амебоїдна мікроглія з клітинами, що формують філоподії і складки плазмолемми та містять лізосоми з високою ферментативною активністю. Вважається, що амебоїдна мікроглія в ембріональному періоді видаляє обломки клітин, виниклі в процесі апоптозу під час диференціації нервової системи. В ранньому постнатальному періоді вона активно фагоцитуює речовини, що потрапляють з крові в мозок при недостатньо розвиненому гематоенцефалічному бар'єрі. При травмах центральної нервової системи появляється реактивна мікроглія, яка має багато спільного з амебоїдною мікроглією. Вважають, що вона формується зі спокійних мікрогліоцитів.

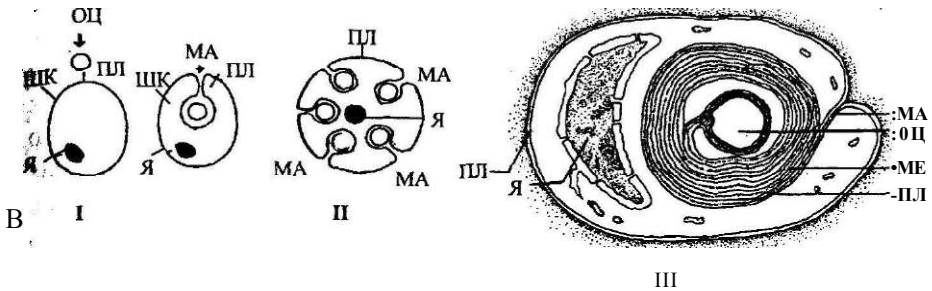
4.5.3. Нервові волокна

Нервові волокна — це відростки нервових клітин, вкриті оболонками. Нервове волокно, таким чином, складається з відростка нервової клітини, який лежить у центрі нервового волокна і називається осьовим циліндром, і оболонки, утвореної клітинами олігодендроцитів, які тут називаються нейролемоцитами (шванівськими клітинами). Залежно від будови оболонки нервові волокна поділяють на дві основні групи—мієлінові (від грец. *meioz*—мозок) та безмієлінові (рис. 4.60).



- Рис.4.60. Схематичне зображення мієлінового нервового волокна (мікроскопічна будова).
 1 — тіло нейрона, 2 — осьовий циліндр, 3 — ядро лемоцита, 4 — мієліновий шар,
 5 — поздовжній переріз, 6 — насічки мієліну, 7 — вузлова перетяжка, 8 — поздовжній зріз
 нервового волокна, 9 — нервове волокно, позбавлене мієліну, 10 — нервово-м'язове (рухове)
 закінчення.

Безмієлінові нервові волокна побудовані простіше, ніж мієлінові. Відросток нервової клітини (осьовий циліндр), оточений *аксолемою* (продовження плазмолемати перикаріона), має *нейроплазму* (аксоплазму) з нейрофіламентами, нейротубулами і мітохондріями. Цей відросток занурюється у шванівську клітину, прогинаючи її оболонку. Складка, дуплікатура оболонки шванівської клітини, на якій підвішений осьовий циліндр, називається *мезаксоном*. Шванівські клітини охоплюють осьовий циліндр по всій його довжині, за винятком місця відходження від перикаріона і терміналіїв. Якщо тяж лемоцитів охоплює кілька (10-20) осьових циліндрів, то таке безмієлінове волокно називають *поліаксонним*, або *волокном кабельного типу* (рис. 4.61).



А Рис. 4.61. Схеми утворення нервових волокон.

I — схема будови безмієлінового нервового волокна, II — схема будови нервового волокна кабельного типу, III — схема будови мієлінового нервового волокна. ШК — шванівська клітина (нейролемоцит), Я — ядро шванівської клітини, ПЛ — оболонка (плазмолема) шванівської клітини, МА — мезаксон, МЕ — мезаксон, спіралеподібно накручений на осьовий циліндр, ОЦ — осьовий циліндр.

Мієлінові волокна відрізняються більшою товщиною за рахунок спіралеподібного нашарування дуплікатури оболонки лемоцита — мезаксона. У процесі розвитку мієлінового волокна відросток нервової клітини, так як і при утворенні безмієлінового, занурюється у шванівську клітину з утворенням мезаксона з тою різницею, що шванівська клітина багаторазово обкручується навколо осьового циліндра, дуплікатура плазмолема видовжується і нашаровується. Таким чином, *мієлінова оболонка* утворюється зі щільного накладання завитків мезаксона, які є пластинками мієлінової оболонки. При цьому цитопlasма і ядро шванівських клітин відтісняються на периферію волокна, а плазмолема подвійним шаром ніби забинтовує (до 100 шарів) відросток. Мієлін — це ліпіди, які є складовою частиною мембран шванівських клітин, на гістологічних препаратах забарвлюються осміевою кислотою і в чорний колір.

Оболонку одного мієлінового волокна утворює цілий ряд шванівських клітин, розміщених послідовно одна за одною вздовж волокна. В місці їх контактів з'являються *вузлові перетяжки*. Ділянка волокна між двома сусідніми перетяжками називається міжвузловим сегментом. На препаратах, забарвлених осмієм, видно світлі вузькі скісні лінії — так звані насічки мієліну, які є ділянками розшарування мембран мезаксона. Мієлінова оболонка відсутня в місці відходження відростка від тіла нервової клітини, в ділянці термінальних розгалужень і в місцях вузлових перетяжок. Мієлінова оболонка виконує ізолюючу, бар'єрну, опорну, можливо трофічну і транспортну функції.

Безмієлінові та мієлінові нервові волокна відрізняються своєю товщиною і особливістю проведення нервових імпульсів. Безмієлінові волокна мають діаметр 1-4 мкм, входять до складу вегетативних нервів і проводять нервові імпульси зі швидкістю 1-2 м/с. Мієлінові волокна товстіші, діаметр їх коливається від 1 до 20 мкм, швидкість передачі нервових імпульсів значно вища — 5-120 м/с. Вони зустрічаються переважно у складі периферійних нервів, а в центральній нервовій системі мієлінові волокна мають дещо іншу будову: їхню оболонку утворюють олігодендроцити, в яких відсутні насічки мієліну, а вузлові перетяжки більші за розмірами.

Периферійні нерви, або нервові стовбури складаються з нервових волокон (мієлінових і безмієлінових) і сполучнотканинних оболонок. Між нервовими волокнами в складі нерва знаходяться тонкі сполучнотканинні прошарки — *ендоневрій*. Група нервових волокон утворює *нервовий пучок*, оточений товстішою оболонкою зі сполучної тканини, яка називається *периневрієм*. Нервові пучки об'єднуються в нервовий стовбур, або периферійний нерв, вкритий зверху *епіневрієм* — оболонкою зі сполучної тканини, багатой фібробластами, макрофагами і жировими клітинами. Сполучнотканинні оболонки нерва містять кровоносні і лімфатичні судини та нервові закінчення.

4.5.4. Нервові закінчення

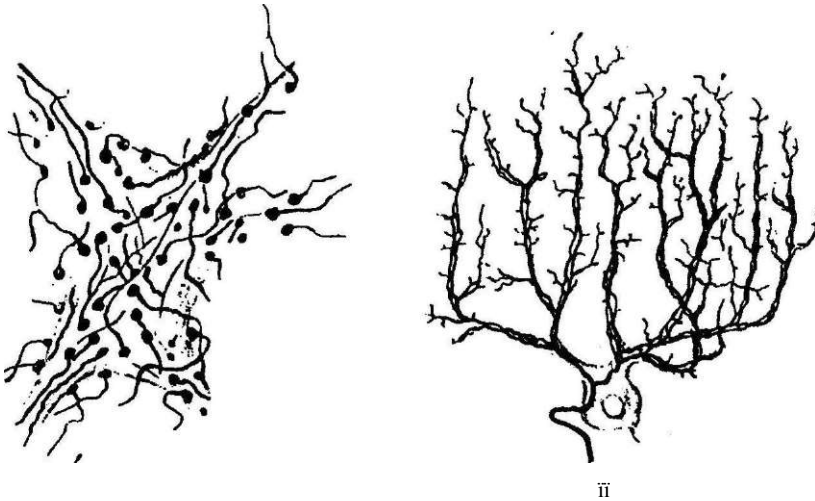
Нервові закінчення, або кінцеві нервові апарати (терміналі) — це кінцеві ділянки нервових волокон, які вступають в контакт з нейронами або тканинами органів. Нервові закінчення поділяються на рецепторні, або рецептори (чутливі), ефекторні, або ефектори (еферентні) та міжнейрональні синапси.

Синапси (від грец. *συναρξίζ* — з'єднання) — це контакти між нейронами або між нейронами і клітинами, які не належать до нервової системи. В синапсах відбувається передавання нервового імпульсу з одного нейрона на інші. У місці синапсу два нейрони контактують між собою оболонками (мембранами) зі щільною між ними.

За структурою та локалізацією синапси поділяють на такі групи: міжнейронні, рецепторно-нейронні та нейро-ефекторні.

Міжнейронні синапси

Міжнейронні контакти, або синапси — це контакти між нейронами, характерні для нервової тканини, які служать для передавання нервових імпульсів з нейрона на нейрон. Один нейрон за посередництвом синапсів може з'єднуватися з 10000 нейронів (рис. 4.62). Міжнейронні синапси підрозділяються на електричні та хімічні.



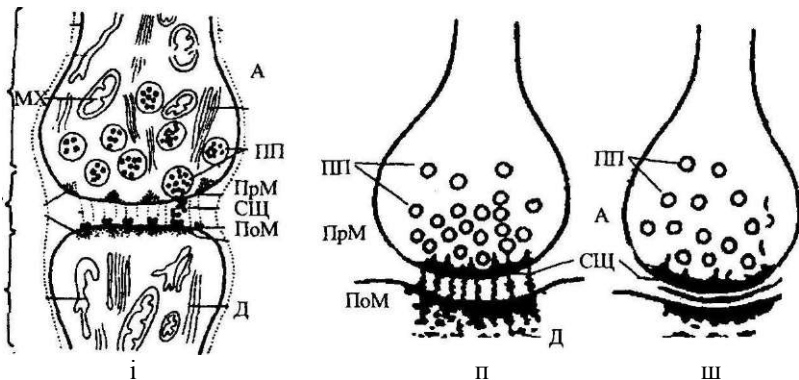
А Рис. 4.62. Варіанти контактів між нейронами (схематичні рисунки).

I — синапси мультиполярної нервової клітини спинного мозку з нервовими волокнами, що підходять і контактують з нею, II — синапс гангліозного нейрона кори мозочка людини з повзучими волокнами.

Хімічні синапси — найбільш поширений тип у ссавців. Дія їх основана на перетворенні електричного сигналу на хімічний, який відтак знов перетворюється в електричний. Хімічний синапс складається з трьох компонентів: пресинаптичної частини, постсинаптичної частини і синаптичної щілини (рис. 4.63). Пресинаптична частина містить (нейро)-медіатор, який під впливом нервового імпульсу виділяється в синаптичну щілину і викликає деполаризацію постсинаптичної мембрани (в збуджуючих синапсах) або її гіперполяризацію (в гальмівних синапсах). Для хімічних синапсів характерне одностороннє проведення нервових імпульсів із затримкою їх передачі (тривалістю 0,2-0,5 мс).

Пресинаптична частина представлена аксоном. У нейрона, що передає нервовий імпульс, в синапсі він утворює розширення, а його мембрана називається *пресинаптичною*. В розширеній частині містяться дрібні мітохондрії, агранулярна ендоплазматична сітка і оточені мембраною пухирці діаметром від 30 до 150 нм, що містять хімічні речовини — *медіатори*. Частіше це ацетилхолін (у холінергічних синапсах) або норадреналін і адреналін (в адренергічних синапсах), рідше серотонін, речовина Р, глутамінова кислота, енкефалін, нейротензин, ангіотензин II, дофамін, гліцин, гамма-аміномасляна кислота (в гальмівних медіаторах) та інші. У пресинаптичній частині знаходяться електроннощільні частинки діаметром 60 нм, пов'язані між собою мікрофіламентами, разом із якими утворюють *пресинаптичну решітку*, комірки якої сприяють рівномірному розподілові синаптичних пухирців на поверхні мембран. Цитоплазматичний бік пресинаптичної мембрани містить також дрібні скупчення матеріалу середньої електронної щільності.

Постсинаптична мембрана — це оболонка нейрона, що сприймає нервовий імпульс. Вона містить значні скупчення електроннощільного матеріалу. Якщо цей матеріал розміщується як у пресинаптичній мембрані (окремими плямами), то такі синапси називають симетричними, якщо їх розташування суцільне — то це асиметричні синапси (рис. 4.63). Постсинаптична мембрана містить особливий білок — рецептор медіатора, яким зумовлена дія останнього на постсинаптичну частину.



• Рис. 4.63. Схема будови міжнейрональних синапсів.

I — хімічний синапс, II — електричний синапс, III — змішаний синапс, А — аксон, Д — дендрит. ПрМ — пресинаптична мембрана. ПП — пресинаптичні пухирці, СЩ — синаптична щілина, ПоМ — постсинаптична мембрана, МХ — мітохондрії.

4. 5. Нервова тканина

Синоптична щілина шириною 20-30 нм заповнена тканинною рідиною. Вона може містити подвійний шар електроннощільного матеріалу, розділеного просвітом шириною 2 нм, або ниткоподібні структури — інтрасинаптичні філаменти, розташовані на поверхні обох синаптичних мембран у вигляді щіточок. Вважають, що ця структура служить для утримання разом пре- і постсинаптичної мембран.

Механізм передачі нервового імпульсу в хімічному синапсі. Під час надходження нервового імпульсу до закінчення пресинаптичного нейрона відбувається активація потенціалзалежних кальцієвих каналів пресинаптичної мембрани. При цьому Ca^{2+} спрямовується в аксон, мембрани синаптичних міхурців зливаються з пресинаптичною мембраною, їхній вміст (медіатор) вливається в синаптичну щілину (шляхом екзоцитозу) і медіатор діє на їостсинаптичний нейрон. Медіатор викликає або деполяризацію постсинаптичної мембрани і виникнення постсинаптичного потенціалу дії та утворення нервового імпульсу, або гіперполяризацію цієї мембрани, обумовлюючи реакцію гальмування.

Після припинення взаємодії медіатора з рецепторами постсинаптичної мембрани більша його частина шляхом ендоцитозу підбирається пресинаптичною мембраною. Постсинаптична мембрана містить фермент, який розщеплює медіатор і робить його неактивним зразу ж після проходження нервового імпульсу. Мембрана самих пухирців використовується повторно. І За умови відсутності нервового імпульсу пресинаптична частина виділяє окремі невеликі порції медіатора, викликаючи в постсинаптичній мембрані [• спонтанні мініатюрні потенціали.

Електричні синапси. На відміну від описаних синапсів, які передають нервові імпульси хімічним шляхом, існують *електричні*, або *закриті* синапси, побудовані у вигляді щілинних з'єднань. Мембрани синаптично зв'язаних клітин (пре- і постсинаптична) розділені проміжком шириною 2 нм, пронизані конексонами. Останні являють собою трубочки, через які дрібні молекули та іони можуть транспортуватися з однієї клітини в іншу. Коли Потенціал дії, розповсюджуючись по мембрані однієї клітини, досягає щілинного з'єднання, електричний струм пасивно протікає через щілину від однієї Клітини до другої. Імпульс здатний передаватися в обох напрямках і практично без затримки. У вищих тварин електричні синапси зустрічаються рідко.

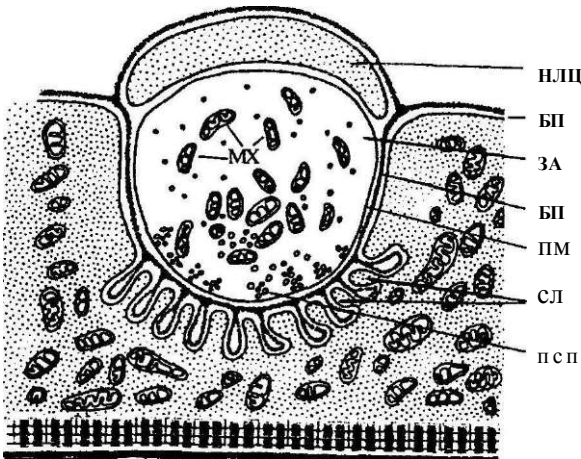
За морфологією розрізняють синапси: *аксодендритні*, коли аксон першого Нейрона передає імпульс на дендрит другого; *аксосоматичні*, в яких аксон першого нейрона передає імпульс на тіло другого; *аксоаксонні (міжаксонні)*,

в яких терміналі" першого нейрона закінчуються на аксоні другого. Два перші типи передають збудливі імпульси, тоді як аксоаксонні синапси вважаються гальмівними. Крім того, між деякими нейронами знайдені дендродендритні, а також дендросоматичні синапси. Отже, будь-яка частина нейрона може утворювати синапс з будь-якою частиною іншого нейрона.

Ефекторні нервові закінчення

Нейроефекторні (аксоефекторні) синапси, як свідчить їх назва, є синапсами між аксоном ефекторного нерва і клітиною м'язової тканини або залози. Частіше такі синапси називають ефекторами. Ефекторні нервові закінчення бувають рухові і секреторні.

Рухові нервово-м'язові закінчення в скелетних м'язах побудовані у вигляді аксо-м'язового синапса, коли осьовий циліндр, втративши мієлінову оболонку, розгалужується і разом з оболонкою міосимпласта втеплюється в м'язовому волокні (рис. 4.64). Між аксолемою, яка тут є пресинаптичною мембраною, і сарколемою м'язового волокна, що відіграє роль постсинаптичної мембрани, формується синаптична щілина (близько 50 нм шириною). В осьовому циліндрі є синаптичні пухирці з ацетилхоліном, який під час збудження аксона переходить через пресинаптичну мембрану і синаптичну щілину та, зв'язуючись з холінорецепторами на поверхні постсинаптичної мембрани, стає хімічним сигналом для збудження м'язового волокна.



< Рис. 4.64. Будова ефекторного нервово-м'язового закінчення (схема).

НЛЦ — нейролемоцит,
ЗА — закінчення осьового циліндра нервового волокна,
ПМ — пресинаптична мембрана, СП — пресинаптичні пухирці,
СЛ — сарколема,
БП — базальна пластинка м'язового волокна,
МХ — мітохондрії,
МФ — міофібрили.

У великих сильних м'язах один аксон розгалужується та іннервує велику кількість (сотні і тисячі) м'язових волокон; у дрібних м'язах, які здійснюють тонкі рухи, кожне волокно або їх невелика група отримує іннервацію від окремого аксона. Рухові нервові закінчення у гладкій м'язовій тканині мають дещо простішу будову, але також формуються з кінцевих розгалужень аксона і оболонки міоцита. Як правило, іннервуються лише окремі клітини, а збудження на сусідні передаються за посередництвом щільних зв'язків.

Секреторні нервові закінчення (ефектори) знаходяться в місцях контакту аксонів з секреторними клітинами. Являють собою кінцеві ділянки аксонних гілочок. Одні з них втрачають оболонку з лемоцитів, проникають крізь базальну мембрану, розташовуються між секреторними клітинами і закінчуються термінальними варикозними розширеннями, що містять пухирці і мітохондрії. Інші аксонні гілочки, які не проникають крізь базальну мембрану, утворюють вузлуваті розширення поблизу секреторних клітин. Секреторні нервові закінчення підтримують нормальну структуру і функцію залоз, посилюють в них синтез і секрецію.

Рецепторні (чутливі) нервові закінчення

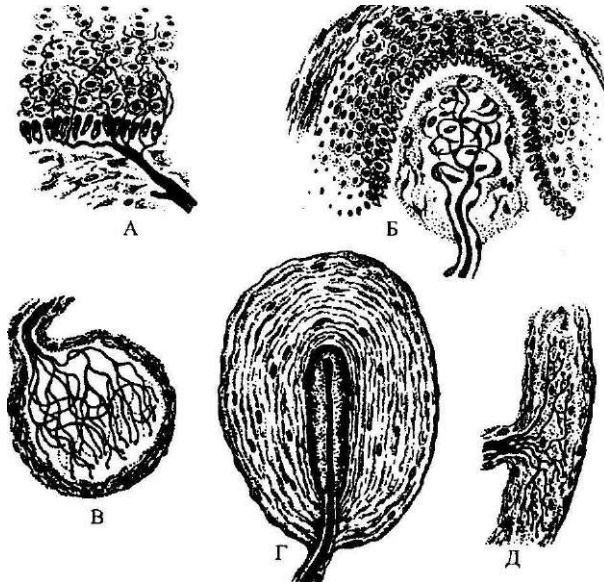
Рецепторно-нейрональні синапси частіше називають просто рецепторами*, або рецепторними (чутливими) нервовими закінченнями. Рецептори (від лат. *gescipio* — приймаю, отримую) — це чутливі закінчення дендритів, пристосовані до сприйняття подразнень, що надходять до організму. Виділяють дві групи рецепторів: *екстерорецептори*, які сприймають подразнення із зовнішнього середовища, та *інтерорецептори*, до яких надходять подразнення від власних тканин організму. Рецептори спеціалізувалися на сприйманні подразнень різної природи і трансформування їх у нервові імпульси. Так, дію хімічних подразників сприймають хеморецептори, механічних — механорецептори, зміни температури — терморецептори, тиску — барорецептори, больові подразнення — ноцицептори і т. ін. У спеціалізованих органах чуття (орган зору, нюху, рівноваги і слуху) є особливі рецепторні клітини, які сприймають відповідні подразнення.

* Слід відрізнити поняття "рецептор", яке використовується в морфології та фізіології від такого ж поняття в біохімії. В першому випадку рецепторами називають чутливі нервові апарати (чутливі нервові закінчення або органи чуття). В біохімії (і в цитології) під поняттям "рецептор" розуміють молекули або молекулярні комплекси на поверхні клітин, здатні розпізнавати специфічні хімічні угруповання, молекули або інші клітини і реагувати на них відповідним чином (наприклад, рецептори до гормонів, медіаторів, токсинів тощо).

Морфологічна класифікація чутливих нервових закінчень базується на особливостях їх структури. Залежно від будови розрізняють вільні і невільні, останні розділяють на некапсульовані та капсульовані.

Вільні рецептори — це терміналі дендритів рецепторних нейронів, які вступають у контакт зі спеціальними рецепторними клітинами. Такі рецептори звичайно знаходяться в епітелії. Проникаючи в епітеліальний пласт, нервові волокна втрачають мієлінову оболонку (неврилему), а базальна мембрана їх лемоцитів зливається з епітеліальною. Функція їх пов'язана зі сприйняттям больових і температурних подразнень.

Невільні нервові закінчення характерні тим, що вони містять в своєму складі всі компоненти нервового волокна, а саме — галуження осьового циліндра і клітини глії. Такі закінчення називають невільними некапсульованими, а якщо вони вкриті сполучнотканинною капсулою, то їх називають невільними капсульованими (рис. 4.65).



- Рис. 4.65. Рецепторні нервові закінчення (схема). В дужках вказана рецепція — сприймання чуттів.

А — вільне нервово закінчення (біль); Б — тільце Мейснера (дотик); В — колба Краузе (холод); Г — тільце Фатср-Пачіні (тиск); Д — тільце Руфіні (тепло).

Невільні некапсульовані нервові закінчення представлені галуженнями дендритів різного ступеня складності, які завжди супроводяться нейролемоцитами. Вони зустрічаються в сполучній тканині шкіри (дермі), а також у власній пластинці слизових оболонок.

Капсульовані рецептори завжди складаються з розгалужень осьового циліндра, гліальних клітин (які формують внутрішню колбу) і сполучнотканинної капсули. Сюди відносяться пластинчасті тільця Фатер-Пачіні, дотикові тільця Мейснера, диски Меркеля, тільця Руфіні, колби Краузе, нервово-м'язові веретена, нервово-сухожилкові веретена (сухожилкові органи Гольджі). Навколо волосяних фолікулів знаходяться рецептори, які сприймають зміщення окремих волосків і таким чином відіграють роль механорецепторів.

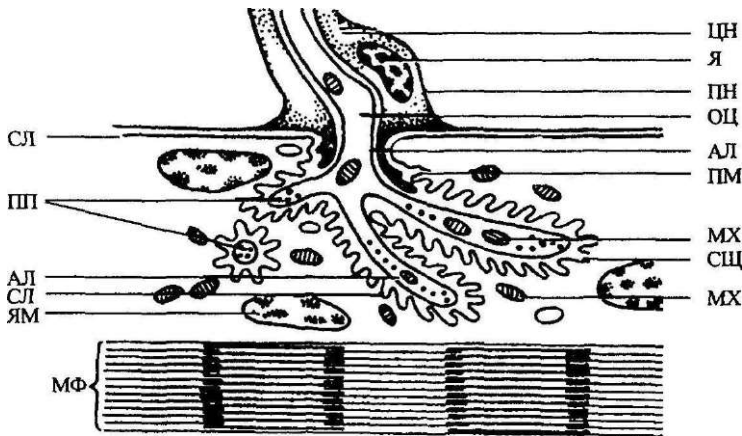
Пластинчасті тільця (Фатер-Пачіні) відносяться до капсульованих рецепторів. Круті або яйцеподібні утвори діаметром близько 0,5-2 мм. В центрі такого рецептора знаходиться *внутрішня колба* (цибулина), утворена видозміненими лемоцитами. В колбі міститься одне або декілька нервових волокон. Зверху колба оточена шаруватою сполучнотканинною *капсулою*, яка складається з фібробластів і спіральню орієнтованих колагенових волокон, що формують 10-60 концентричних пластин, між якими знаходиться рідина. Тільця Фатер-Пачіні містяться в глибоких шарах дерми, брижі та внутрішніх органах. Вважають, що вони сприймають тиск і вібрацію. При деформації пластин капсули тиск передається на внутрішню колбу і нервові закінчення, де виникає деполаризація його мембрани і таким чином генеруються в ньому нервові імпульси.

Дотикові тільця (Мейснера) мають ово'щну форму і розміри 50-150 мкм. Знаходяться у вершинах сосочкового шару шкіри. Їх *внутрішня колба* складається з видозмінених нейролемоцитів—тактильних клітин, що лежать перпендикулярно до довгої осі тільця. Зверху знаходиться тонка *капсула*, яка переходить у периневрій. Мієлінове нервові волокно вступає в тільце знизу, втрачає мієліновий шар і формує гілки між тактильними клітинами. Колагенові фібрили проходять між гліальними клітинами і зв'язують їх з капсулою, а останню—з базальним шаром епідермісу, так що всяке зміщення епідермісу передається на дотикове тільце.

Тільця Руфіні лежать у сполучнотканинній частині шкіри і капсулах суглобів. Мають вигляд веретеноподібних структур довжиною 1-2 мм. *Внутрішня колба* представлена гліальними клітинами, між якими розміщені численні розгалужені терміналі дендритів з розширеннями на кінцях, які

містять скупчення мітохондрій і везикул. Терміналі! вкриті пластинчастими клітинами і відділені базальною мембраною від так званого капсулярного шару, розміщеного між капсулою і внутрішньою колбою. Цей шар заповнений рідиною, що містить фіброblastи, макрофаги і колагенові волокна, які влітають у внутрішню колбу. *Капсула* добре виражена, утворена колагеновими волокнами і 4-5 шарами сплюснених клітин.

Нервово-м'язові веретена—рецептори поперечно-посмугованих м'язів, які являють собою складні інкапсульовані нервові закінчення. Рецептор має довжину 0,5-7 мм і складається з декількох дещо посмугованих м'язових волокон, оточених тонкою сполучнотканинною капсулою, яка є продовженням периневрію. М'язові волокна, заключені в капсулу, називаються *інтрафузальними* (від лат. *intra* — всередині і *fusio* — веретено), тоді як волокна, розташовані навколо капсули, носять назву *екстрафузальних* (від лат. *extra* — поза). Чутливі нервові волокна втрачають мієлінову оболонку і утворюють кільцеспіральні закінчення на центральній частині інтрафузарних волокон і гронovidні терміналі біля країв волокон (рис. 4.66). Крім описаних чутливих нервових закінчень у м'язово-нервовому веретені є ще рухові — тонкі, що утворюють дрібні нервово-м'язові синапси по краях інфузорних волокон, забезпечуючи їх тонус.



А Рис. 4.66. Ультрамікроскопічна будова нервово-м'язового веретена (схема). ЦН — цитоплазма нейролемоцита, Я — ядро нейролемоцита, ПН — плазмалема нейролемоцита, ОЦ — осьовий циліндр нервового волокна, АЛ — аксолема, ПМ — постсинаптична мембрана (сарколема), МХ — мітохондрії, СЩ — синаптична щілина, ПП — пресинаптичні пухирці, СЛ — сарколема, ЯМ — ядро міосимпласта, МФ — міофібрила.

Нервово-сухожилкові веретена (сухожилкові органи Гольджі) розміщені в місці з'єднання м'яза з сухожилком. Інкапсульовані структури довжиною приблизно 0,5-1 мм, утворені капсулою з плоских фіброцитів (продовження периневрія), яка охоплює групу сухожилкових пучків. Товсті мієлінові волокна, наближаючись до сухожилка, втрачають мієлін і, розгалужуючись, обплітають сухожилкові пучки. Вони є *механорецепторами*. Сигнал з нервово-сухожилкових веретен, викликаний напруженням м'язів, збуджує гальмівні нейрони спинного мозку і таким чином запобігається перерозтягання м'язів.

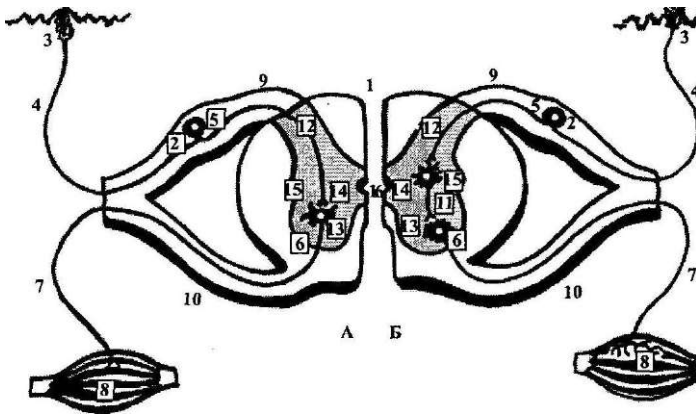
4.5.5. Поняття про рефлекторну дугу

Рефлекторна дуга — це ланцюжок нейронів, з'єднаних між собою синапсами, що забезпечують проведення нервового імпульсу від рецептора чутливого нейрона до ефекторного закінчення в робочому органі. *Найпростіша рефлекторна дуга* складається з двох нейронів: рецепторного (аферентного) і ефекторного (еферентного). Нервовий імпульс, який зароджується на кінці аферентного нейрона, проходить по цьому нейрону і через синапс передається на еферентний нейрон, а по його аксону досягає ефектора в робочому органі. *Складна рефлекторна дуга* включає між цими нейронами ще цілу низку (до 10) асоціативних, або вставних нейронів, розташованих на території спинного мозку.

Нервове збудження по рефлекторній дузі передається лише в одному напрямку, що має назву фізіологічної, або динамічної поляризації нейронів. Ізольований нейрон здатний проводити імпульс у будь-якому напрямку, а однонаправленість передачі імпульсу в межах рефлекторної дуги зумовлена синапсами (рис. 4.67).

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Нервова тканина.
2. Розвиток нервової тканини.
3. Нейрон (нейроцит).
4. Класифікація нейронів (морфологічна і фізіологічна).
5. Синапси.
6. Види синапсів.
7. Будова синапсів.
8. Рецептори.
9. Ефектори.
10. Нейроглія.
11. Класифікація нейроглії.
12. Мікроглія.
13. Астроцитна нейроглія.
14. Епендима.
15. Олігодендрогаія.
16. Нервові волокна.
17. Шванівські клітини.
18. Безмієлінові нервові волокна.
19. Мієлінові нервові волокна.
20. Рефлекторна дуга.



А Рис. 4.67. Схема простішої рефлекторної дуги.

А — двонейронна рефлекторна дуга, Б — тринейронна рефлекторна дуга. 1 — спинний мозок, 2 — чутлива псевдоуніполярна нервова клітина спинномозкового вузла, 3 — рецептор в сосочковому шарі шкіри, 4 — дендрит чутливої клітини, 5 — нейрит чутливої клітини, 6 — рухова нервова клітина, 7 — нейрит рухової нервової клітини, В — рухове нервове закінчення (ефектор) у м'язі, 9 — задній корінець, 10 — передній корінець, 11 — вставний нейрон, 12 — задній ріг спинного мозку, 13 — передній ріг, 14 — проміжна зона, 15 — бічний ріг, 16 — центральний канал спинного мозку.

4.6. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ОРГАНІЗАЦІЇ ТКАНИН

Підсумовуючи вивчення тканин тваринних організмів, слід пам'ятати, що кожна тканина має свою, властиву лише їй, будову, зв'язану з функціями, які вона виконує. Тканина проходить свій шлях розвитку, під час якого диференціюється, однак здебільшого містить тканинні елементи на різних стадіях диференціації, в тому числі і камбіальні.

4.6.1. Детермінація і диференціація

Розвиток кожного виду тканин обумовлений процесами детермінації та диференціації.

Детермінація (від лат. *cieiegmītaīio* — визначення) відбувається у ході ембріонального розвитку тканин і полягає у визначенні напрямку диференціації клітин шляхом ступінчастого обмеження (*рестракції*) їх потенцій (*комітування*). На генетичній основі процес детермінації здійснюється внаслідок

блокування окремих компонентів геному. Оскільки генотип клітин усіх тканин залишається незмінним (за винятком клітин лімфоїдної тканини), то виниклі під час диференціальної експресії генів відмінності називаються епігеномними. Регуляція диференціальної активності генів у тканинах здійснюється різноманітними молекулярно-біохімічними механізмами.

Предметом дискусії залишається питання **зворотності детермінації** (від лат. *ciē*—префікс, що означає рух назад) тканин, тобто спрощення структури клітин. Більшість гістологів вважає, що процес детермінації зрілих тканин необернений, і всі можливі перетворення тканин здійснюються лише в рамках, обмежених гістогенетичними потенціями конкретного тканинного типу. Таке розуміння детермінації заперечує можливість справжньої *метаплазії* (від грец. *metapiazho*—перетворювати), тобто перетворення зрілої тканини одного типу в зрілу тканину іншого типу. Однак досліді з клонуванням тварин вказують на необхідність більш детального опрацювання проблеми детермінації тканин.

Диференціацією (від лат. *<ii#egeniia* — різниця, відмінність) називають процес, у ході якого клітини даної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції. Іншими словами, диференціація — це утворення різних клітин (тканин) з початково однорідних. У процесі диференціації клітини проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних і функціональних властивостей зрілих елементів. Диференціація клітин відбувається як в тих тканинах, що розвиваються, так і в зрілих, характеризується експресією частини геному, визначеної процесом їх детермінації. Тканина звичайно містить клітини з різним рівнем диференціації.

Поняття про клітинну популяцію і диферон

Клітинна популяція (від лат. *populatio* — народ, населення, маса) — група однорідних за певним критерієм клітин, яка характеризується відповідним числом клітин, характером просторового їх розподілу, упорядкованістю структури.

Залежно від рівня оновлення клітин, всі тканини організму поділяють на три типи.

(1) *Стабільні клітинні популяції*, які втратили здатність до поділу. Число клітин в таких популяціях стабілізується при досягненні зрілого віку, а наприкінці життя дещо знижується. Як приклад стабільної популяції приводять нейрони, кардіоміоцити. Останнім часом з'являється думка, що нейрони за певних умов можуть ділитися.

(2) *Зростаючі клітинні популяції* складають клітини-довгожителі, що виконують спеціалізовані функції, здатні не лише до оновлення, але й росту, збільшення маси тканини, поліплоїдизації (наприклад, епітелій печінки, підшлункової залози, щитовидної та передміхурової залоз).

(3) *Оновлювальні клітинні популяції* характеризуються закономірним оновленням клітин: скільки їх гине, стільки з'являється нових за рахунок поділу і спеціалізації слабодиференційованих клітин (епідерміс, формені елементи крові).

Диферон, або **гістогенетичний рад** — сукупність клітин, які послідовно утворюються від одного типу найменш диференційованих до найбільш зрілих спеціалізованих клітин. Існує погляд, що багато тканин містять декілька різних диферонів, які взаємодіють один з одним. Однак це положення розходиться з думкою про те, що кожна тканина утворена неодмінно однотипними (морфологічно і функціонально схожими) клітинами.

Стовбурові клітини — найменш диференційовані клітини даної тканини, які є джерелом розвитку інших її клітин. Вони наявні в усіх тканинах у ході їх ембріонального розвитку і залишаються в багатьох тканинах зрілих організмів. Важливі властивості стовбурових клітин: (1) утворюють популяцію, яка себе підтримує, (2) рідко діляться, (3) стійкі до дії пошкоджуючих факторів, (4) в деяких тканинах плюрипотентні, тобто здатні стати джерелом розвитку декількох видів диференційованих клітин.

Родоначальні, або напівстовбурові клітини виникають безпосередньо внаслідок диференціації стовбурових. Активно розмножуючись, вони поступово перетворюються в клітини-попередники, які дають початок диференційованим зрілим клітинам, що вже забезпечують виконання функцій даної тканини. Іноді терміном "клітини-попередники" позначають всі малодиференційовані нащадки стовбурових клітин.

Камбіальні клітини, або **камбій** (від лат. *campium* — зміна, оновлення) — сукупність малодиференційованих клітин з великим потенціалом до розвитку, які служать джерелом утворення спеціалізованих клітин певної тканини. До камбію відносять стовбурові клітини, родоначальні та клітини-попередники даної тканини, поділ яких підтримує необхідну кількість клітин і поповнює втрату популяції зрілих клітин. За розподілом камбіальних елементів у тканинах виділяють локалізований і дифузний камбій. В окремих випадках камбій може розміщуватися поза тканиною (винесений камбій).

Локалізований камбій завжди зосереджений в конкретних ділянках тканини. Наприклад, у багат шаровому епітелії камбіальні клітини

знаходяться в базальному шарі, в епітелії слизової оболонки кишки—в криптах, в епітелії шлунка — в шийках шлункових залоз, в епітелії слинних залоз камбій локалізований у вставних їх відділах і т. п.

Дифузний камбій характерний тим, що його елементи розсіяні серед більш диференційованих клітин тканини. Такий камбій знаходиться в епітелії щитовидної та парашитовидної залоз, гіпофіза, ендотелії, мезотелії, гладкій м'язовій тканині та ін.

Особливість *винесеного камбію*: його клітини знаходяться поза даною тканиною. І лише активізуючись і диференціюючись, елементи камбію включаються в тканину. Наприклад, в охрясті, яке хоч і входить до складу хряща як органа, але не відноситься до власне хрящової тканини, знаходяться хондробласти, які лише в процесі росту і регенерації служать їй камбієм. Подібна особливість камбіальних елементів спостерігається в частині остеобластів окістя—сполучнотканинної пластинки, яка вкриває щільну кісткову тканину.

Диференційовані зрілі клітини деяких тканин можуть зберігати здатність до поділу за умови відповідної стимуляції (наприклад, гепатоцити, тироцити, макрофаги). Інші зрілі клітини є термінально (необернено) диференційованими, вони остаточно втрачають здатність до поділу (наприклад, нейрони, гранулоцити крові, остецити, каймісті ентероцити, кардіоміоцити).

4.6.3. Внутрішньотканинні та міжтканинні взаємодії

Кожна тканина являє собою систему клітин та їх похідних, що володіють властивостями, які відсутні в окремих компонентах. І лише при відповідній взаємодії клітин між собою та клітин і міжклітинної речовини вся система тканин діє узгоджено як єдина система. Відносна динамічна постійність тканин забезпечується гомеостазом* і здійснюється постійним впливом їх компонентів один на одного (внутрішньотканинні взаємодії) і одних тканин на інші (міжтканинні взаємодії). Характер таких взаємодій є специфічним для кожної тканини і зв'язаний з її топографією, архітектонікою, клітинним складом і метаболічними особливостями.

Внутрішньотканинні взаємодії визначаються особливостями взаєморозміщення і взаємозв'язків їх компонентів, відносним вмістом клітин і міжклітинної речовини. Клітини можуть взаємодіяти між собою шляхом безпосереднього контакту (як в епітеліальній тканині), торкаючися своїми

* Гомеостаз (від грец. *κομοιοχ* — подібний, однаковий і *Λαλις* — стан, непорушність) — здатність біологічних систем протистояти змінам і зберігати динамічну відносну постійність складу і властивостей.

відростками (як у ретикулярній), або ж можуть взаємодіяти через проміжну речовину. Контактуючі ділянки плазмолемі клітин містять клітинні адгезивні (від лат. *айкаезіо* — прилипання) молекули, які забезпечують механічний або хімічний зв'язок між ними. За умови переваги міжклітинної речовини (наприклад, у сполучній тканині), коли клітини знаходяться на певній відстані між собою, взаємодії між клітинами і міжклітинною речовиною забезпечуються як прямими (адгезивними), так і дистантними (від лат. *сіб'яліа* — відстань) хімічними внутрішньотканинними міжклітинними взаємодіями (субстратними адгезивними молекулами).

Специфічні адгезивні взаємодії між клітинами чи між клітинами і компонентами міжклітинної речовини забезпечуються в тканинах адгезивними мембранними рецепторами і відповідними їм лігандами (від лат. %о—зв'язую) на поверхні клітин. Міжклітинним взаємодіям у тканинах з великою кількістю міжклітинної речовини сприяє відросткова форма клітин (фібробласти, остецити, антиген-презентуючі клітини та ін.). Важлива роль у здійсненні міжклітинних взаємодій належить гуморальним факторам.

Гуморальні фактори (від грец. *кітог*—волога, рідина) займають важливе місце серед факторів, які забезпечують взаємодії між клітинами чи клітинами і компонентами міжклітинної речовини. Вони координують фізіологічні та біохімічні процеси в організмі людини і тварин через рідкі середовища (кров, лімфу, тканинну рідину). Сюди відносяться:

(1) Метаболіти (від грец. *теіаболе* — зміна, перетворення) — продукти обміну речовин (метаболізму) в тканинах. Надходячи в кров, більшість метаболітів здійснює специфічний і неспецифічний вплив на хімічні та фізіологічні процеси.

(2) Гормони (від грец. *когтао* — збуджувати), або інкрети — біологічно активні речовини, які продукуються ендокринними залозами і виділяються в кров. Діючи на клітини-мішені (які мають специфічні рецептори), гормони регулюють ріст і діяльність різних тканин, сприяючи підтримувannya тканинного гомеостазу і нормальної тканинної організації.

(3) Цитокіни — регуляторні речовини — глікопротеїди, що проявляють дію на проліферацію, диференціацію і запалення (інтерлейкіни, фактори росту, колонієстимулюючі фактори, фактор некрозу пухлин, інтерферон).

(4) Кейлони (від грец. *скоіао* — послаблювати) — специфічні фактори, які виконують роль місцевих регуляторів чисельності клітинних популяцій шляхом пригнічення поділу камбіальних елементів. Коли за певних причин кількість зрілих клітин зменшується (наприклад, після травми), тоді

послаблюється гальмівна дія кейлонів, посилюється мітотична активність клітин-попередників і відновлюється клітинна популяція.

(5) Нейромедіатори (від лат. *mediator* — посередник) — група високоактивних хімічних речовин, які виділяються в синапсах — міжнейронних контактах або контактах між нервовим волокном і органом-мішенню, забезпечують синаптичну передачу нервового імпульсу (збуджуючого або гальмівного).

Міжтканинні взаємодії. В організмі тканини існують не відокремлено, а знаходяться в постійній взаємодії з іншими тканинами, що сприяє підтриманню їх структури і функціональної організації. В ембріональний період існують міжклітинні індуктивні взаємодії, які зберігаються в зміненому вигляді в дорослому організмі. Так, епітелій стимулює утворення колагену у прилеглий сполучній тканині, тоді як колаген впливає на секреторну функцію залозистого епітелію.

Тканини проявляють одна на одну контактні впливи, а також впливи через локальні та дистантні гуморальні фактори, які включають гормони, цитокіни, метаболіти, нейромедіатори та ін. (описані вище).

4.6.4. Регенерація, гіпертрофія і атрофія тканин

Регенерація (від лат. *regeneratio* — відродження, відновлення) — процес відновлення втрачених або ушкоджених частин тіла, тканин чи клітин. Розрізняють *фізіологічну регенерацію* — утворення структур на заміну втрачених у процесі нормальної життєдіяльності, *тарапаративну* — поповнення утворів, утрачених в результаті часткового їх видалення чи загибелі.

Регенерація тканин. В різних тканинах можливості регенерації різні, вони пов'язані з наявністю стовбурових клітин чи клітин-попередників. За певних умов у деяких тканинах відбувається дедиференціювання клітин і наступає регенерація цих тканин (наприклад, у печінці).

Дедиференціювання (від лат. *ciē*—префікс, що означає зворотний процес і *ЩЦегеШіа*—відмінність) — спрощення структури клітин, пов'язане з тимчасовою втратою ознак їх спеціалізації. Може виникати під впливом різних факторів (хімічних, термічних, фізичних), при культивуванні тканин, при пухлинному переродженні тощо. За сприятливих умов дедиференційовані клітини здатні до прогресивного розвитку.

За умови відсутності стовбурових клітин в деяких тканинах дорослого організму регенерація їх неможлива (нервова тканина). Хоч останнім часом висловлюється думка, що і нервова тканина здатна до регенерації, можливо внаслідок дедиференціації нейронів за певних умов.

Регенерація клітин (клітинна регенерація) здійснюється шляхом їх мітотичного поділу — механізмом проліферації (від лат. *proles* — нащадки і *ego* — несу). Активність проліферації клітин кожної тканини контролюється факторами росту, гормонами, цитокінами, кейлонами, характером функціональних навантажень.

Внутрішньоклітинна регенерація — це процес безперервного оновлення структурних компонентів клітини у фізіологічних умовах або після пошкодження. В нормі, коли анаболічні процеси збалансовані, об'єм клітини і вміст в ній ультраструктурних компонентів залишаються відносно стабільними. Внутрішньоклітинна регенерація універсальна, тобто властива всім тканинам організму.

Гіпертрофія клітин (від грец. *hureg* — над, надмірний і *igorke* — живлення) — збільшення об'єму і функціональної активності клітин при одночасному наростанні вмісту внутрішньоклітинних структур. Розвивається внаслідок посиленої внутрішньоклітинної регенерації (наприклад, при адаптації гладких або серцевих міоцитів до посиленого навантаження або активації секреторних процесів у гормонально залежних залозистих клітинах). Гіпертрофія клітин часто супроводиться їх поліплоїдизацією, яка забезпечує можливість активації процесу транскрипції.

Гіпертрофія тканин — збільшення об'єму, маси і функціональної активності тканин. Може виникати внаслідок: (1) гіпертрофії клітин при незмінній їх кількості або (2) гіперплазії (від грец. *hureg* — над, надмірний і *riaia* — утворення) — збільшенні числа клітин шляхом їх надмірного новоутворення.

Атрофія клітин (від грец. *a* — заперечення і *igorke* — живлення) — зниження їх об'єму, маси, функціональної активності та вмісту внутрішньоклітинних структур унаслідок ослаблення процесів внутрішньоклітинної регенерації та переваги катаболічних процесів над анаболічними. Атрофія клітин може бути результатом їх бездіяльності, гормонального дефіциту, недостатності живлення, вікових змін (старіння), впливу несприятливих фізичних, хімічних та інших факторів.

Атрофія тканини — зниження її об'єму, маси, функціональної активності — може бути наслідком: (1) атрофії її окремих клітин при незмінній їх кількості, (2) зменшення числа їх клітин, (3) поєднання обох процесів.

Тканини і органи

Тканини вступають у взаємозв'язки, утворюючи органи. **Орган** (від грец. *organon* — букв, знаряддя, пристрій) — частина організму, яка виконує одну

або декілька функцій (наприклад, печінка, шлунок, матка тощо). Орган звичайно включає декілька видів тканин, інколи представників усіх чотирьох (епітеліальної, сполучної, м'язової та нервової). При характеристиці органів виділяють поняття морфофункціональних одиниць — дрібних повторювальних структурних утворів, які виконують функції органа (наприклад, нефрон у нирці, фолікул щитовидної залози, альвеола в залозі, печінкова часточка).

Можна виділити два основні види зв'язків між тканинами в складі органів. Одні органи побудовані за типом паренхіматозних, інші—пошарово (частіше це трубчасті органи). В паренхіматозних органах (печінка, підшлункова залоза) одні тканини утворюють строму (остов), інші — паренхіму. Строма — це сполучна тканина, яка забезпечує живлення органа, привносить в орган кровоносні судини, по ній проходять нерви. Паренхіма є робочою ткаїшною, яка безпосередньо виконує функції, характерні для органа (наприклад, секреторну). Трубчасті органи (шлунок, кишечник, матка, сечовий міхур) завжди вистелені епітелієм, під яким знаходиться сполучнотканинна основа з трофічною функцією.

Закономірністю для всіх органів, спрямованих у зовнішнє середовище, є те, що вони, як і ті органи, що вільно розміщені в порожнинах тіла (грудній, черевній), завжди вкриті епітелієм. Рівно ж порожнисті (трубчасті) органи вистелені епітелієм, хоч він може бути різним залежно від функціональних потреб організму.

Звичайно клітини та їх похідні в одних тканинах відділені від інших тканин базальною мембраною, яка є складним вуглеводо-білково-ліпідним комплексом. Складається базальна мембрана з матриксу і колагену IV типу з високим вмістом гідрооксипроліну, гідрооксилізіну і вуглеводів. Базальна мембрана напівпрониклива, виконує бар'єрну і організуючу функції.

Тканини в органах постійно взаємодіють. Узгоджувальну роль у діяльності різних тканин і органів виконують нервова, ендокринна та імунна системи, які називаються інтегративними системами.

Терміни і поняття для запам'ятовування

1. Тканина.
2. Диференціація тканин.
3. Детермінація.
4. Клітина.
5. Синцитій.
6. Симпласт.
7. Клітинна популяція.
8. Диферон.
9. Камбій.
10. Постклітинні структури.
11. Взаємодія клітин.
12. Базальна мембрана.
13. Взаємодія тканин.
14. Регенерація тканини.
15. Регенерація клітин.
16. Атрофія клітин і тканин.
17. Гіпертрофія клітин і тканин.
18. Паренхіматозні органи.
19. Трубчасті органи.
20. Взаємодія тканин в органах.

ЛІТЕРАТУРА

1. Альберте Б., Брей Д., Льюис Дж. и др. Молекулярная биология клетки (1-3 т.). Пер. с англ. — Москва: Мир, 1994.
2. Алмазов И.В., Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. — Москва Медицина, 1978.
3. Антипчук Ю.П. Гистология с основами эмбриологии. — Москва: Просвещение, 1983.
4. Антипчук Ю.П. Практикум з гістології з основами ембріології. — К.: Вища школа, 1978.
5. Артишевский А. А., Леонтьук А.С., Слука Б.А. Гистология с техникой гистологических исследований: Учеб. пособие. — Минск: Высшая школа, 1999.
6. Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А. Гистология. — Москва: Медицина, 1989.
7. Билич Г.Л., Катина Г.С., Назарова Л.В. Цитология. — Санкт-Петербург: Деан, 1999.
8. Бѣков В.Л. Функциональная морфология клетки. — Санкт-Петербург: Изд-во СПбГМУ, 1995.
9. Бѣков В.Л. Цитология и общая гистология. — Санкт-Петербург: Сотис, 1999.
10. Волков К.С., Пасечко Н.В. Ультраструктура клітин і тканин. Атлас: Навчальний посібник. — Тернопіль: Укрмедкнига, 1997.
11. Волкова О.В., Елецкиц Ю.К. Основы гистологии с гистологической техникой. «» Москва: Медицина, 1982.
12. Гилберт С. Биология развития. Т. 1-3. — Москва: Мир, 1993-1995.
13. Гистология: введение в патологию / Под ред. З.Г. Улумбекова и Ю.А. Чельшева, — Москва: ГОЗТАР, 1997.
14. Гистология: Учебное пособие / Под ред. З.Г. Улумбекова, Ю.А. Чельшева. — Москва: ГОЗТАР, 2001.
15. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас: Учеб. пособие / Под ред. О.В. Волковой и Ю.К. Елецкого. — Москва: Медицина, 1996.
16. Гистология, цитология и эмбриология: Учеб. пособие / Под ред. Ю.И. Афанасьева, и Н.А. Юриной. — Москва: Медицина, 2002.
17. Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. — Москва: Мир, 1987.
18. Елисеев Е.Г. Гистология. — Москва: Медицина, 1972.
19. Елисеев Е.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического строения клеток тканей и органов. — Москва: Медицина, 1970.
20. Ембріологія / За ред. О.С. Кузів. — Тернопіль: Укрмедкнига, 1998.
21. Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии. — Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1985.
22. Зарзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии. тт Ленинград: Изд-во ЛГУ-1982.
23. Иванова А.Й., Чайковский Ю.Б., Луцки О.Д. — Міжнародна гістологічна та ембріологічна номенклатура. — Львів: Вид-во Львів, мед. ін-ту, 1993.
24. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Петтзну. Т. 1-2. — Москва: Мир, 1983.
25. Луцки О.Д., Иванова А.Й., Кабак К.С. Гістологічний тлумачний словник. — Львів: Вид-во Львів, мед. ін-ту, 1994.

26. Луцик О.Д., Иванова А.Й., Кабак К.С. Гістологія людини. — Львів: Мир, 1993.
27. Новак В.П., Пилипенко М.Ю., Бичков Ю.П. Цитологія, гістологія, ембріологія: Підручник. — Київ: ВГРА-Р, 2001.
28. Новиков А.И., Светенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. — Москва: Просвѣщение, 1984.
29. Петтзн Б.М. Эмбриология человека. — Москва: Медгиз, 1959.
30. Рябов К.П. Гистология с основами эмбриологии. — Минск: Вмшшая школа, 1981.
31. Станек И, Эмбриология человека. — Братислава: Веда, 1977.
32. Тосин Б.П. Общая эмбриология. — Москва: Высшая школа, 1987.
33. Трускавецький Є.С. Цитологія: Підручник. — Житомир: Волинь, 2002.
34. Трускавецький Є.С., Мельниченко Р.К. Гістологія з основами ембріології: Підручник. — Житомир: Волинь, 2003.
35. Хем А., Кормак Д. Гистология. Т. 1-5. — Москва: Мир, 1982-1983.
36. Ченцов Ю.С. Общая цитология.—Москва: Изд-во Московского университета, 1984.
37. Шуст І.В. Загальна гістологія з основами ембріології: Навчальний посібник. — Тернопіль, 1999.
38. Шуст І., Грубінко В., Страшнюк Н. Цитологія: Посібник. — Тернопіль: Підручники і посібники, 2003.
39. Шуст І., Страшнюк Н. Методичні рекомендації до лабораторних занять з цитології, — Тернопіль, 2000.
40. Сеї ягісигне, іпсііон агкі теїабоііт. Есі Ву Собеп Н. — БопсЗоп: НосМег & 8іои§Біоп, 1991.
41. Оагігер Б.Р., НіаМ ІМ., Зігіт І.М. Сеї Біолоґу апсі Бізіолоґу 2д есі. — ВаШтоге: Науаі РибізіВіп, 1993.
42. Неез Н., 8іпо\уаг Р. Нізіолоґіе. — НеісіеРег^: БеіізсБег Аггіе Регла§, 1992.
43. Іобпзоп К.Е. Ні8Іолоґу апсі сеї Біоіоау. — ВаШтоге: \УіШатз апсі \Уіікіп, 1991.
44. Кагазек М., Раліікоу/зкі М. Аііая ііігазггкішу (капек і паггаскіш, — \Уагга\уа, 1979.
45. КНка Е., Уасек 2. Ні5Іолоґіе. — Праба, 1974.
46. Раїізеп Б.?. Вазіе Нізіоіо^у. — Бопсіоп: Ррегійсе-Наїї Іпіетайопаї Іпс., 1993.
47. Ра\уіко\5кі Т., Кагахск М., Раууіікоткі М. Росірегстнік БІ8ІОЮЄіе. — \Уагз2а\та, 1973.
48. Зібь Р., МоїешіогйЖ, ОоерКлег К. Бєбьісь ііс Нізіолоґіе іпд сіег тікгокрізісБеп Апаіотіе **СМ** МепзсБеп. — Іепа, 1959.
49. Те сеї сусіе. — Віоєззауз, 1995. — V. 17, №6.

ЗМІСТ

Розділ 1. ПРЕДМЕТ, МЕТОДИ І ЗАВДАННЯ ГІСТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ . . .	4
1.1. Короткий нарис розвитку ембріології, гістології та цитології.....	4
1.2. Методи вивчення клітин і тканин.....	14
1.3. Зміст і завдання предмета "Гістологія з основами ембріології".....	27
Розділ 2. ОСНОВИ ЦИТОЛОГІЇ.....	27
2.1. Загальна організація клітини.....	27
2.2. Плазмолема.....	44
2.3. Цитоплазма.....	54
2.4. Клітинне ядро.....	66
2.5. Відтворення клітин.....	75
2.6. Диференціація, старіння і смерть клітин.....	80
Розділ 3. ОСНОВИ ЕМБРІОЛОГІЇ.....	85
3.1. Статева система і розвиток статевих клітин.....	86
3.2. Загальні закономірності ембріонального розвитку тварин.....	101
3.3. Ембріональний розвиток анamnій.....	110
3.4. Ембріональний розвиток амніот.....	116
3.5. Наукові опрацювання в ембріології.....	149
Розділ 4. ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ.....	155
4.1. Загальна характеристика тканин.....	155
4.2. Епітальні тканини.....	158
4.3. Сполучні тканини.....	175
4.4. М'язові тканини.....	227
4.5. Нервова тканина.....	243
4.6. Загальні принципи організації тканин.....	262

Зауважені помилки

Стор.	Рядок	Надруковано	Треба
38	8 знизу	пронуклеусом (від лат. <i>pro-</i> до, перед і <i>nucleus</i> — ядро).	нуклеоїдом (від лат. <i>nucleus</i> — ядро і грец. <i>είσιο.ч</i> — вигляд).
43	Таблиця 2.3.	Нуклелонема	Нуклеолонема
44	Рисунок 2.8.	МП	МХ
56	2 зверху	мікротубул	мікротрабекул
56	5 зверху	Мікротубулярна	Трабекулярна
57	Виноска	(свердберг)	(сведберг)
62	14 зверху	пдрозних	гідролізних
74	14 зверху	(див. рис. 2.13)	(див. рис. 2.23)
91	16 знизу	три з різнонаправлені	три різнонаправлені
98	Підпис під рис. 3.7.	КНЖ — клітини-носії жовтка	ОЯ — оболонка яйцеклітини
142	Рисунок 3.32 (позначення)	МВ	МВП
143	Таблиця 3.5., остання графа	(наприклад, людина, ссавці)	(наприклад, людина, вищі примати)
157	Таблиця 4.1. Сполучні тканини, походження	3 мезенхіми (мезенхіма — з мезодерми)	3 мезенхіми (мезенхіма — з мезодерми, частково з екто- і ентодерми)
218	Рисунок 4.41	ХБ	ХБ — хондробласт
223	Рисунок 4.45	ХС	МХ
226	Рисунок 4.49 Позначення 5-те зверху (під СХ)	ПХ	ШПХ