Бойчук Т.М.
Цигикало О.В.
Чернікова Г.М.
Ходоровська А.А.
Семенюк Т.О.
Малик Ю.Ю.
Пентелейчук Н.П.
Петришен О.І.
Столяр Д.Б.
Попова І.С.
Андрущак Л.А.
Галиш І.В.

ГІСТОЛОГІЯ, ЦИТОЛОГІЯ та ЕМБРІОЛОГІЯ

Чернівці - 2024

УДК 645-002

Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.). Гістологія, цитологія та ембріологія – Підручник на електронному носії. Чернівці, 2024. 447 с.

ISBN 978-617-519-152-1

Затверджено та рекомендовано до друку Вченою радою Буковинського державного медичного університету 19.12.2024 р., протокол №5.

РЕЦЕНЗЕНТИ:

1. Завідувач кафедри соціально-гуманітарних та біомедичних дисциплін Харківського інституту медицини та біомедичних наук, д.мед.н., професор Степаненко О.Ю.

2. Завідувач кафедри гістології, цитології та ембріології Івано-Франківського національного університету, к.мед.н., доцент Кулинич Г.Б.

© Буковинський державний медичний університет", 2024

© Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В., 2024

ГІСТОЛОГІЯ, ЦИТОЛОГІЯ ТА ЕМБРІОЛОГІЯ

Розділ 1. Гістологічна техніка

1.1. Мікроскопічна техніка.

1.2. Техніка виготовлення гістологічних препаратів.

Розділ 2. Основи цитології

2.1. Цитологія. Загальна організація клітини. Плазмолема. Міжклітинні контакти.

2.2. Цитологія. Цитоплазма: органели загального та спеціального призначення. Включення.

2.3. Цитологія. Ядро. Репродукція клітин. Життєвий цикл клітини. Диференціювання. Старіння. Смерть клітин. Клітинний цикл. Мітоз.

2.4. Цитологія. Мейоз та відмінність від мітозу. Особливості будови статевих клітин.

Розділ 3. Медична ембріологія.

3.1. Медична ембріологія.

3.2. Запліднення.

3.3. Дроблення.

3.4. Імплантація.

3.5. Гаструляція.

3.6. Диференціація зародкових листків. Критичні періоди ембріонального розвитку людини.

3.7. Провізорні органи.

Розділ 4. Загальна гістологія

4.1. Вчення про тканини. Епітеліальні тканини: покривний та залозистий епітелії.

4.2. Кров: еритроцити, тромбоцити.

4.3. Кров: лейкоцити. Лімфа.

4.4. Кровотворення в ембріональному та постнатальному періодах.

4.5. Сполучні тканини. Пухка сполучна тканина.

4.6. Сполучні тканини. Щільна сполучна тканина. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями.

4.7. Скелетні сполучні тканини: хрящова тканина.

4.8. Скелетні сполучні тканини: кісткова тканина.

4.9. М’язові тканини: гладка м’язова тканина.

4.10. М’язові тканини: посмугована скелетна та серцева м’язові тканини.

4.11. Нервова тканина: нейроцити, нейроглія.

4.12. Нервові волокна. Нервові закінчення.

Розділ 5. Спеціальна гістологія та ембріологія

5.1. Серцево-судинна система.

5.1.1. Артерії, вени, мікроциркуляторне русло.

5.1.2. Серце.

5.2. Органи кровотворення та імунного захисту.

5.2.1. Кістковий мозок.

5.2.2. Тимус.

5.2.3. Лімфатичний вузол.

5.2.4. Селезінка.

5.3. Нервова система.

5.3.1. Спинний мозок.

5.3.2. Спинномозковий вузол.

5.3.3. Великі півкулі головного мозку.

5.3.4. Мозочок.

5.3.5. Вегетативна нервова система.

5.4. Органи чуття.

5.4.1. Орган нюху.

5.4.2. Орган смаку.

5.4.3. Орган зору.

5.4.4. Орган слуху та рівноваги.

5.5. Ендокринна система.

5.5.1. Гіпоталамус.

5.5.2. Гіпофіз.

5.5.3. Епіфіз.

5.5.4. Дисоційована ендокринна система.

5.5.5. Щитоподібна та прищитоподібні залози.

5.5.6. Надниркові залози.

5.6. Шкіра та її похідні.

5.7. Дихальна система.

5.8. Органи травного тракту

5.8.1. Органи ротової порожнини. Губи, щоки, ясна, піднебіння, язик.

5.8.2. Будова та розвиток зубів.

5.8.3. Стравохід.

5.8.4. Шлунок.

5.8.5. Тонка кишка.

5.8.6. Товста кишка.

5.8.7. Великі слинні залози.

5.8.8. Підшлункова залоза.

5.8.9. Печінка та жовчовивідні шляхи.

5.9. Сечовидільна система.

5.9.1. Нирка. Ендокринний апарат нирки.

5.9.2. Сечовидільні шляхи.

5.10. Чоловіча статева система.

5.11. Жіноча статева система.

5.11.1. Яєчник

5.11.2. Яйцеводи.

5.11.3. Матка. Оваріально-менструальний цикл.

5.11.4. Молочна залоза.

Словник

Література

1.1. МІКРОСКОПІЧНА ТЕХНІКА

Мікроскоп – це оптико-механічний прилад для спостереження та вивчення дрібних об'єктів із великим збільшенням та високою роздільною здатністю. Для неозброєного ока такі об'єкти невидимі (наприклад, бактерії, клітини, капіляри тощо). Метод дослідження об'єктів, оснований на використанні збільшувальної оптики, називається мікроскопією.

Біологічний світловий мікроскоп дозволяє отримати збільшене до 20000 разів зображення об'єкта на сітківці ока або на світлочутливій матриці цифрового фотографічного апарата. Подальше збільшення зображення обмежене фізичними явищами (законами оптики): при збільшенні кратності оптичної системи мікроскопа знижується роздільна здатність внаслідок дифракції видимого світла.

Підвищити роздільну здатність мікроскопу теоретично можливо двома шляхами: або збільшенням апертури об'єктива, або зменшенням довжини хвилі світла, яке освітлює препарат. Обидва шляхи мають природні обмеження, тому крім звичайної мікроскопії, під час якої напівпрозорий забарвлений біологічний препарат освітлюється прохідним світлом видимого спектра, вчені винайшли інші методи спостереження дрібних об'єктів з більшою кратністю, ніж та, яку дає звичайний світловий мікроскоп.

Залежно від властивостей об'єкта спостереження, який може бути прозорим чи непрозорим, змінюються фізичні властивості світла: колір (довжина хвилі), яскравість (амплітуда хвилі), фаза, площина та напрямок поширення хвилі, що використовується в мікроскопії.

Будова мікроскопа

Світловий біологічний мікроскоп складається з наступних частин: 1 – оптичної, за допомогою якої отримують збільшене зображення досліджуваного об'єкта; 2 – освітлювальної, яка забезпечує направлення світла на досліджувальний препарат і для регулювання сили освітлення; 3 – механічної частини, яка є оправою для оптичної та освітлювальної частин, а також для переміщення їх відносно об'єкта.

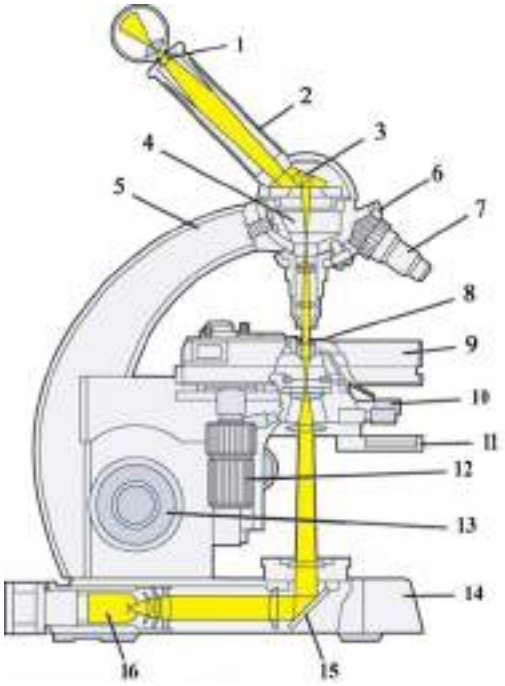

Рис. Будова світлового мікроскопа:
1 – окуляр; 2 – похилий тубус; 3 – призма; 4 – головка тубусотримача; 5 – тубусотримач; 6 – револьвер; 7 – об'єктив; 8 – препарат; 9 – предметний столик; 10 – конденсор; 11 – світлофільтр; 12 – мікрометричний гвинт; 13 – макрометричний гвинт; 14 – підставка (башмак); 15 – дзеркало; 16 – освітлювальна система.

Оптична частина мікроскопа складається з двох систем лінз, вмонтованих у металеву оправу. Система лінз, звернута до об'єкта дослідження, називається *об'єктивом,* а та, що до ока дослідника, - *окуляром.* Об'єктив дає зворотне збільшене зображення, а окуляр збільшує зображення, але робить його уявним і залишає зворотним. Таким чином, мікроскоп дає уявне, збільшене і зворотне зображення.

Збільшення мікроскопу залежить від збільшення (кратності) об'єктива та окуляра. Тому збільшення – це добуток кратності об'єктива та кратності окуляра.

Маркування об'єктивів та окулярів мікроскопу

Маркування окуляра

Окуляри мікроскопів зазвичай змінні, з різним збільшенням, яке позначається «N^x», наприклад, «7^x» означає семикратне збільшення. Найчастіше використовують окуляри зі збільшеннями в 4, 7, 10 та 20 разів.

Маркування об'єктива

Так як об'єктив є більш складною оптичною системою, ніж окуляр, то його маркування складається з кількох (зазвичай п'яти) позначок, наприклад,

Plan (P, Plan Apo, Ph, Ф, F, МИ)
10X/0.25
160/0.17

Перша позначка (літера або абревіатура) вказує на спосіб корекції сферичної та хроматичної аберацій (спотворень) в об'єктиві (планахромат, апохромат, планапохромат), або призначення об'єктиву: Ph – фазовоконтрастний, Ф – фотографічний, Р – поляризаційний, тощо.

Далі позначається лінійне збільшення (наприклад 4, 10, 20, 40, 60, 90). Потім – вказується числова апертура (світлосила) – 0.25, або 1.40 і тому подібне. У нижньому рядку – тубусна відстань (160 мм) – відстань світлових променів від окуляра до об'єктива, та корекція на покривне скло (0.17).

Існує також маркування кольорами, що дозволяє оперативно змінювати об'єктиви. Чорне кільце навколо переднього торця об'єктива означає, що він імерсійний (зазвичай об'єктиви зі збільшенням від 90 до 120), і призначений для занурення в краплю масла або іншої рідини, ака наноситься безпосередньо на препарат. Здебільшого застосовуються в мікробіології.

Найчастіше при гістологічних і ембріологічних дослідженнях використовуються окуляри 7^x, 10^x, 15^x і 20^x, а також об'єктиви 4^x, 8^x (малого збільшення), 20^x і 40^x (великого збільшення) та дуже рідко імерсійний – 90^x. Лінзи об'єктивів поділяються на ахроматичні й апохроматичні. В ахроматичних лінзах має місце забарвлення зображення, або хроматична аберація, внаслідок розкладання світла на складові кольори. Апохроматичні об'єктиви позбавлені цих недоліків. До оптичної системи належить також *тубус*, в якому знаходиться окуляр, і револьвер із загвинченими об'єктивами.

До ***освітлювальної системи*** мікроскопа належить дзеркало, конденсор з ірисовою діафрагмою та відкидна оправа світлофільтра. *Дзеркало* мікроскопа, закріплене у нижній частині штатива може обертатися навколо своєї осі. Воно має дві поверхні – плоску і вгнуту. Дзеркало збирає промені від джерела світла і направляє їх на препарат знизу, вгнута поверхня дає більш інтенсивний пучок світла ніж плоска поверхня. *Конденсор* концентрує промені, що йдуть від джерела світла та розсіює їх на досліджувальний об'єкт. *Діафрагма* складається з тонких серпоподібних пластинок, які заходять одна за одну й утворюють круглий отвір. Діафрагма забезпечує чіткість зображення деталей препарату знімаючи ефект сферичної аберації. До мікроскопа додаються *світло фільтри* з синіми та білими матовими скельцями, які вставляються у спеціальну оправу, закріплену нижче конденсора та діафрагми. Під час роботи з ламповими освітлювачами світлофільтри створюють враження денного освітлення.

Механічна система мікроскопа складається з підставки, колонки штатива (тубусотримача), головки колонки штатива, похилого тубуса з напівсферою в

нижній частині, револьверної системи зміни об’єктивів, макрометричного гвинта, або кремальєри, мікрометричного гвинта, гвинта конденсора, столика, клем та гвинтів руху столика.

Підставка і колонка штатива служать для закріплення на них оптичної та освітлювальної частин і для зручності розташування мікроскопа на робочому місці. На нижній частині тубусотримача розташовані макрометричний гвинт, мікрометричний гвинт та гвинт конденсора. Верхня частина тубусотримача закінчується *головкою*, на якій знаходиться *револьверна система* з гніздами для трьох об’єктивів. *Макрометричний гвинт* використовується для швидкого встановлення зображення на фокус, що забезпечує чітке зображення об’єкта. *Мікрометричним гвинтом* користуються для більш чіткої установки на фокус. *Гвинтом конденсора* регулюється концентрація променів направлених на препарат. На *предметному столику* за допомогою *клем* фіксується препарат. У центрі столика є круглий отвір, крізь який промені світла освітлюють препарат знизу. Предметний столик може переміщатися за допомогою *гвинтів* закріплених на його бічній поверхні.

Основною характеристикою мікроскопа є його *роздільна здатність*. Роздільна відстань або роздільна здатність мікроскопа – це мінімальна відстань між двома точками на гістологічному препараті, які за допомогою мікроскопа можна розрізнити як дві окремі точки, що не зливаються. Роздільна відстань свідчить про найменші розміри структур, які можна розглянути за допомогою даного мікроскопа. На основі роздільної відстані світлового мікроскопа роблять умовний поділ структур на мікроскопічні, тобто більші ніж 0,2 мкм, і субмікроскопічні – менші ніж 0,2 мкм. Останні можна спостерігати лише під електронним мікроскопом.

Роздільна здатність кращих мікроскопів при використанні звичайного освітлення становить 0,2 мкм. Роздільна здатність мікроскопів підвищується, коли між препаратом і об’єктивом вміщують воду, гліцерин або кедрову олію. Показники заломлення світла цих речовин наближаються до таких об’єктива, чим і досягається підвищення його світлосили. Такі об’єктиви називають *імерсійними.*

Освітлення об’єкта (мікропрепарата) під час його вивчення під мікроскопом відіграє важливу роль. Освітлювач Аббе, який використовується майже в усіх біологічних мікроскопах, складається із дзеркала (плоского або увігнутого) і конденсора, завдяки яким потік світла спрямовується до площини об’єкта у вигляді пучка променів, які сходяться. Цим досягається більше освітлення препарата та покращується роздільна здатність мікроскопу. Конденсор складається з кількох лінз. Під час віддалення конденсора від площини об’єкта яскравість освітлення зменшується, але контрастність зображення зростає. Не завжди для мікроскопії є змога використати сонячне світло, тому сучасні мікроскопи мають власний освітлювач штучного світла.

Налаштування штучного освітлення здійснюється за методом Келера. Для цього автономний освітлювач розташовують на такій відстані від дзеркала, щоб в його центр проектувалось джерело світла (нитка розжарювання чи тіло світлодіоду). Однак при роботі з малими збільшеннями мікроскопу метод Келера не забезпечує рівномірне освітлення поля зору, тому застосовують спеціальні конденсори з більшою фокусною відстанню або взагалі його вилучають.

Правила роботи з мікроскопом

Перед початком роботи з мікроскопом його треба поставити тубусотримачем до себе, серветкою протерти оптичну систему та перевірити справність механічних частин мікроскопа. Потім необхідно встановити максимальне освітлення поля зору мікроскопа. Для цього, обертаючи револьвер, треба проти отвору предметного столика поставити об'єктив малого збільшення (при цьому спрацює заскочка) і макрометричним гвинтом наблизити його до предметного столика на відстань 1 см. Гвинтом конденсора піднести конденсор максимально вгору і відкрити діафрагму. Потім, дивлячись в окуляр мікроскопа, вгнутим дзеркалом наводять світло так, щоб поле зору мікроскопа було рівномірно і яскраво освітлено. Коли потік світла надзвичайно сильний і в окуляр важко дивитися, то використовують розміщене під діафрагмою матове скло. Перед вивченням препарату його протирають серветкою, розглядають візуально і визначають, в якому місці під покривним скельцем розміщується об'єкт. Далі препарат кладуть на предметний столик так, щоб об'єкт дослідження розміщувався в центрі отвору предметного столика, і закріплюють препарат клемами, або затискачами. Наближають об'єктив до препарату за допомогою макрометричного гвинта на відстань 4—5 мм і лише потім, дивлячись в окуляр і обертаючи макрометричний гвинт до себе, піднімають повільно об'єктив доти, поки препарат не буде у фокусі. Якщо об'єктив піднімався швидко і зображення з'явилось у полі зору мікроскопа, а потім зникло, то всю операцію повторюють знову у тій самій послідовності. При вивченні препарату з малим збільшенням його обережно і повільно пересувають руками по предметному столику.

Якщо препарат вивчають при великому збільшенні, в центр поля зору мікроскопа дуже точно ставлять ділянку препарату або деталь, яку вивчають, і лише потім трохи піднімають макрометричним гвинтом тубус мікроскопа вгору і ставлять, обертаючи револьвер, об'єктив великого збільшення на його місце. У цьому випадку повинна спрацювати заскочка. Потім опускають макрометричним гвинтом об'єктив великого збільшення на покривне скельце, щоб лінза об'єктива злегка торкнулась його, і лише тоді, дивлячись в окуляр, надзвичайно повільно підносять угору об'єктив за допомогою макрометричного

гвинта, який обертають до себе доти, поки не з’явиться зображення. Далі за допомогою мікрометричного гвинта добиваються чіткого зображення. Якщо об’єктив великого збільшення піднімався швидко і зображення промайнуло в полі зору, то всю операцію повторюють знову у тій самій послідовності.
При вивченні препарату за допомогою імерсійного об’єктива треба при великому збільшенні мікроскопа дуже точно поставити в центр поля зору мікроскопа структуру препарату, яку необхідно вивчити. Потім макрометричним гвинтом трохи піднімають тубус мікроскопа вгору і наносять піпеткою на покривне скельце, під яким розміщується об’єкт, краплю імерсійної олії. Обертаючи револьвер, ставлять імерсійний об’єктив на його місце і при цьому спрацює заскочка. Інші операції здійснюють так само, як і при фокусуванні зображення при великому збільшенні мікроскопа. При великих збільшеннях мікроскопа препарат рухають тільки за допомогою гвинтів руху столика. Після вивчення препарату, повертаючи револьвер, встановлюють об’єктив малого збільшення, знімають препарат і витирають серветкою імерсійну олію з покривного скельця препарату й імерсійного об’єктива. Для дослідження об’єкта в променях прохідного світла треба, щоб він був тонким, прозорим і контрастним.

Класифікація методів світлової мікроскопії.

До спеціальних методів світлової мікроскопії відносять: метод темнопольової, люмінесцентної, поляризаційної, електронної мікроскопій, авторадіографічний, імуногістохімічний методи, метод фазового контрасту, цитоспектрофотометрія.

Темнопольова мікроскопія – метод спостереження прозорих об’єктів (наприклад живих клітин) на темному фоні. Для цього використовують спеціальний темнопольний конденсор, який підводить світло до об’єкта під кутом. У результаті на темному тлі видно сріблясті контури об’єктів.

Метод фазового контрасту. Фазово-контрастна та амплітудно-контрастна мікроскопія – метод дослідження, під час якого промінь світла підлягає дифракції в залежності від особливостей об’єкта. При цьому змінюються довжина та фаза хвилі світла. Метод дозволяє вивчати також живі клітини без їх фіксації та забарвлення. Метод забезпечує необхідну контрастність досліджуваних незафарбованих структур за рахунок спеціальної кільцевої діафрагми, що вміщується у конденсор, і так званої фазової пластинки, що міститься в об’єктиві. Така конструкція оптики світлового мікроскопа дає змогу перетворювати фазові зміни світла, що проходить через об’єкт, в амплітудні, які помічає око як зміни яскравості. У результаті можна розрізнити структури, що мають різні показники заломлення.

Люмінісцентна мікроскопія – оптичне дослідження мікрооб’єктів, засноване на використанні власної (первинної) або наведеної (вторинної) фотолюмінесценції мікроскопічних об'єктів. Мікропрепарат забарвлюють спеціальними флюорохромами, що випускають свічення при дії ультрафіолетовими променями. Для люмінесцентної мікроскопії застосовуються спеціальні мікроскопи оптичні пристрої, основною частиною яких є джерело ультрафіолетових променів і система фільтрів до нього. Флюорохроми, як правило, флуоресціюють по-різному в залежності від хімічного складу структур, з якими вони взаємодіють. Деякі з них мають спорідненість до певних клітинних структур. Наприклад, акридиновый помаранчевий барвник забарвлює нуклеопротеїни клітини, аурамін – воскоподібна речовина, що міститься в мікобактеріях. Деякі мікрооб'єкти не вимагають попередньої забарвлення флюорохромами і вивчаються з допомогою люмінесцентної мікроскопії без фарбування.

Люмінесцентний мікроскоп у принципі – це звичайний біологічний мікроскоп, оснащений двома світлофільтрами: один пропускає тільки збуджувальні синьо- або ультрафіолетові промені (його розміщують перед джерелом світла), а інший поглинає ці промені та пропускає тільки більш довгохвильове світло люмінесценції препарату (його встановлюють у тубусі або на окулярі мікроскопа). При цьому випускаються світлові хвилі, які довші за хвилі, що викликали світіння.

Перший (синій) фільтр затримує світло перед зразком і пропускає світло довжини хвилі, яке збуджує флюоресценцію зразка. Другий (жовтий) фільтр затримує синє світло, але пропускає жовте, червоне, зелене світло, що випромінюється флюоресціюючим об’єктом і сприймається оком. Зазвичай досліджувані мікроорганізми фарбують безпосередньо або за допомогою антитіл або лектинів, помічених флюорохромом. Препарати взаємодіють з антиглобулінами або іншими структурами об’єкта, які зв'язують ліганд. Люмінесцентна мікроскопія знайшла широке застосування для візуалізації результатів імунохімічних реакцій, заснованих на специфічній взаємодії мічених флюоресціюючими барвниками антитіл з ентигеном досліджуваного об’єкта.

Іншими словами, флюоресціюючі об’єкти поглинають світло однієї довжини хвилі та випромінюють в іншій ділянці спектру. Наприклад, якщо индукуюче випромінювання синє, то утворюється світіння, яке може бути червоним або жовтим. Джерелами світла слугують ртутно-кварцові лампи надвисокого тиску або лампи розжарювання точкового типу. Яскраве кольорове світіння об'єктів на темному фоні забезпечує високий контраст. Оптико-механічна промисловість випускає спеціальні люмінесцентні мікроскопи і окремі освітлювачі.

Лише деякі біологічно активні речовини мають виражену власну люмінесценцію у видимому діапазоні спектру. До них відносяться деякі пігменти (хлорофіл, порфірини, ліпохроми), вітаміни А і В2, алкалоїди (берберин, хінін тощо), антибіотики (тетрациклін), хіміотерапевтичні та токсичні речовини. Проникнення цих речовин в органи і клітини, їх розподіл і перетворення може бути простежене за допомогою прижиттєвої люмінесцентної мікроскопії. Частіше в люмінесцентної мікроскопії використовують люмінесцентне «забарвлення» спеціальними речовинами (флюорохромами), вибірково додають тонким структур клітини і тканин здатність люмінесціювати (люмінесцентна цитохимия). Так, наприклад, флюорохром акридиновый помаранчевий застосовують для контрастування ядерних структур, виявлення нуклеїнових кислот, мукополісахаридів, для виявлення мікробів і великих вірусів, для цитодіагностіки, в тому числі розпізнавання в мазках ракових клітин; аурамін 00 служить для виявлення кислотостійких бактерій (туберкульозу, прокази), рикетсій і деяких вірусів; примулин – для флюорохромирования елементарних тілець вірусів і розрізнення живих і мертвих клітин; фосфін ЗК, нільський блакитний і бензпірен – для локалізації ліпідів у клітинах.

Поляризаційна мікроскопія дозволяє отримувати зображення нефарбованих анізотропних структур (наприклад, колагенових волокон, міофібрил, клітин мікроорганізмів). Принцип методу заснований на вивченні об’єкта в світлі, утвореному двома променями, поляризованими у взаємно перпендикулярних площинах. У поляризаційному мікроскопі на об’єкт направляється поляризований промінь світла, який проходить крізь аналізатор, розташований між об’єктивом і окуляром. Таким чином визначається відхилення площини поляризації світла. Це дає можливість виявляти просторове розташування молекул.

Інтерференційна мікроскопія об’єднує принципи фазово-контрастної та поляризаційної мікроскопії. Метод застосовують для отримання контрастного тривимірного зображення нефарбованих об’єктів. Принцип методу заснований на роздвоєнні світлового потоку в мікроскопі; один промінь проходить через об’єкт, інший – повз нього. Обидва промені з’єднуються в окулярі і інтерферують між собою.

Авторадіографічний метод заснований на використанні радіоактивних ізотопів і мічених ними сполук. Такі сполуки вводять в організм піддослідної тварини, а потім радіоактивні речовини виявляють у гістологічних зрізах за допомогою фотоемульсії, якою покривають препарат і проявляють. У тих місцях, де фотоемульсія контактує з радіоактивною речовиною, залишаються

засвічені ділянки – треки. Цим методом можна досліджувати обмін йоду в щитоподібній залозі, утворення нуклеїнових кислот, білків тощо.

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

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

Електронна мікроскопія – метод дослідження мікроскопічних об'єктів, під час якого замість світла використовують пучок швидких електронів, а замість оптичних лінз – електричні та магнітні поля певної конфігурації. Завдяки цьому роздільна відстань, яка становить 1/3 довжини хвилі, за якої проводять мікроскопію, для світлового мікроскопа дорівнює 0,2 мкм, тоді як для у кращих електронних мікроскопах роздільна відстань становить 0,1-0,7 нм.

Електронний мікроскоп завдяки високій роздільній здатності (більш ніж на два порядки вище у порівнянні зі світловим мікроскопом) дозволяє спостерігати тонкі особливості і деталі структури мікрооб'єктів на атомно-молекулярному ріні. Ці прилади за своїм призначенням розділяють на трансмісійні та сканувальні електронні мікроскопи.

Трансмісійний електронний мікроскоп (англ. Transmission Electron Microscope, TEM) використовують для дослідження дуже тонких плівок (менше ніж 100 нм), роздільна здатність електронного променя є високою (до 0,3 нм). В такій мікроскопії найважчим є приготування ультратонких плівок.

Сканувальна електронна мікроскопія (англ. Scanning Electron Microscopy, SEM) – метод дослідження поверхневої структури мікрооб'єкта шляхом аналізу відбитого «електронного зображення», що дозволяє отримувати зображення поверхні зразка з роздільною здатністю до кількох

нанометрів. Зображення, які отримують у сканувальному електронному мікроскопі, виглядає тривимірним і зручними для вивчення структури поверхні.

Підготовка тканин для електронномікроскопічних досліджень на трансмісійному мікроскопі складається з таких послідовних етапів:

1. *Взяття гістологічного матеріалу* (забираються шматочки тканини розмірами 1-2 мм).

2. *Фіксація* (проводиться глутаральдегідом з додатковою фіксацією осмієм, який одночасно профарбовує клітинні структури).

3. *Заливка* (в якості заливочного середовища використовуються епоксидні смоли).

4. *Приготування зрізів* (зрізи завтовшки 30-50 нм виготовляють скляними або алмазними ножами на спеціальних приборах – ультратомах).

5. *Забарвлення* (проводиться за допомогою солей важких металів, які надають стуктурам різної електронної щільності).

Обробка матеріалу для досліджень у сканувальному електронному мікроскопі включає фіксацію, просушування та напилення на його поверхню металів.

1.2. Техніка виготовлення гістологічних препаратів

Найчастіше лаборант-гістолог має справу із виготовленням фіксованого забарвленого мікропрепарату. Цьому передує велика та клопітка робота лікарів або співробітників лабораторій. Основними етапами виготовлення гістологічних препаратів є:

1 – забір матеріалу; 2 – фіксація; 3 – промивання; 4 – зневоднення та ущільнення; 5 – просочування та заливка; 6 – виготовлення зрізів; 7 – забарвлення та заключення.

1. Забір матеріалу

Забір матеріалу (органів) для виготовленя гістологічних препаратів здійснюють у трьох основних випадках:

- При виконанні наукової роботи доцільно забирати органи експериментальних тварин, що дає досліднику можливість вивчати морфологічні зміни структури органів в умовах штучно викликаної патології, досліджувати вплив лікарських речовин, вивчати корегувальну дію нових препаратів.
- Під час оперативного втручання або при діагностичних дослідженнях (ендоскопія) в деяких випадках у хворого відсікають частину ушкодженої тканини (біопсія). Завдяки цьому стає можливим підтвердження або спростування попереднього діагнозу.
- При необхідності з’ясувати причину смерті людини. Тоді доводиться вивчати трупний матеріал.

Слід враховувати, що цілісність тканини, яка забирається для гістологічного дослідження знаходиться у прямій залежності від часу, що пройшов з моменту смерті, оскільки в органах дуже швидко проходить руйнація прижиттєвої структури. Робота з трупним матеріалом унеможливлює скорочення строків забору органів. В інших випадках необхідно намагатися максимально скоротити термін забору.

Головними вимогами до взяття гістологічного матеріалу є: мінімальний термін забору, запобігання травмування тканин, створення оптимальних умов для фіксації, обов’язкова етикетировка.

Відсікаючи тканину необхідно враховувати мікроскопічну будову органів. Наприклад, нирки та надниркові залози забирають з таким розрахунком, щоб можна досліджувати як кіркову, так і мозкову речовини. На поперечних зрізах порожнистих органів повинні зберігатися всі оболонки. Патологічно змінені тканини бажано вирізати разом з неушкодженими ділянками, або виготовляти два окремих препарати.

Забраний матеріал кладуть у мішечки, окремі ємності або спеціальні касети. Необхідною умовою є надійне маркування (підписування) забраного

органа чи його шматочка для уникнення помилок щодо ідентифікації матеріалу, а також уникнення його деформування.

2. Фіксація матеріалу

Фіксація матеріалу є наступним дуже важливим етапом у гістологічній техніці. З успіхом проведена фіксація тканини є першою умовою виготовлення якісних мікропрепаратів. Фіксація застосовується для збереження тканин і органів в такому вигляді, в якому вони були в живому організмі до моменту смерті чи взяття біопсії. Враховуючи те, що позбавлені живлення тканини, які вилучені з організму, дуже швидко починають незворотньо змінюватися, їх необхідно розмістити у спеціальні фіксуючі рідини, які запобігають втраті прижиттєвих структур.

Фіксуюча рідина повинна відповідати двом основним вимогам: достатньо швидко проникати у тканини; діяти м'яко, не викликати грубих пошкоджень структур, які формують орган.

Для успішного здійснення процесу фіксації, необхідно дотримуватися певних правил:

- Неприпустимо промивання органів водою. У випадках, коли необхідно звільнити слизову оболонку органів травної системи від хімусу, доцільно використовувати ізотонічний розчин натрію хлориду.
- Розмір досліджуваних шматочків повинен бути таким, щоб відбулося повне його просочення в оптимальні для даного фіксатора терміни. У середньому для більшості фіксаторів беруть шматочки товщиною 5-10 мм.
- Кількість фіксуючої рідини повинна не менше ніж у 20 разів перевищувати об'єм досліджуваного матеріалу, інакше кількість її буде недостатньою для здійснення процесу фіксації, а вода, яка входить до складу тканин, може змінити властивості фіксатора.
- Об'єкт, який фіксують, необхідно розмістити таким чином, щоб забезпечити його просочування з усіх боків. Для цього шматочки поміщають на дно банки, вкрите гофрованим фільтрувальним папером, або підвішують, прошивши ниткою.
- Необхідно суворо дотримуватися часу фіксації, тривалість якої визначається властивостями досліджуваного матеріалу і товщиною взятого шматочка.
- Якщо фіксатор забруднюється кров'ю, його необхідно терміново замінити.
- Неприпустимо використовувати фіксуючу речовину вдруге.

У більшості випадків фіксація проводиться при кімнатній температурі.

Фіксатори, які використовуються, поділяють на дві основні групи:

- Прості фіксатори (фіксувальні речовини): формалін, етиловий спирт, ацетон, метиловий спирт.

- Складні фіксатори (фіксувальні суміші): рідини Буена, Карнуа, Ценкера.

Формалін (формол) є найбільш дешевим і розповсюдженим фіксатором. У чистому вигляді представляє собою світлу, з різким запахом рідину, яка складається з 40% водного розчину формальдегіду. Застосовується переважно у вигляді 10-20% водного розчину, для чого до одної частини нерозведеного формаліну додають 9 або 4 частини води. Виготовляють розчин обов'язково на водогінній воді, оскільки дистильована викликає набряк тканин. Широкого застосування формалін отримав завдяки своїм позитивним властивостям:

- Високий ступінь дифузії;
- Здатність добре зберігати форму, забарвлення і структуру об'єкта, який досліджується.
- Забезпечує тривалу фіксуючу дію (декілька років), суттєво не змінює при цьому якість матеріалу.
- Добре зберігає жири і ліпоїди.

Термін фіксації тканин у формаліні – 24-48 годин.

Нейтралізація формаліну. Домішки мурашиної кислоти у формаліні надають розчину слабкокислого характеру, що виключає можливість використання деяких методів дослідження. Метод нейтралізації формаліну простий: у банку засипають кальцій вуглекислий (або магнезію вуглекислу) у такій кількості, щоб на дні утворився шар завтовшки 1,5-2 см. Потім наливають формалін, декілька разів енергійно перемішують і залишають на 24-48 годин. Протягом цього часу відбувається нейтралізація розчину.

Тривале перебування органів у концентрованому розчині формаліну надає тканинам надмірної щільності. Звільнення від цього можливе шляхом розміщення матеріалу на 2 тижні у 1% розчині азотнокислого срібла або в 10% розчині лимонної кислоти.

Етиловий спирт. У порівнянні з формаліном, спирт проявляє меншу здатність просочувати тканини, тому, використовуючи цей фіксатор, можна брати шматочки товщина яких не перевищує 0,3 – 0,5 см. Етиловий спирт застосовується у вигляді 96° і абсолютного спирту. Краще використовувати абсолютний спирт, оскільки він проявляє більш виражену коагулювальну дію, внаслідок чого менше деформуються клітини. Не зважаючи на ряд негативних властивостей спирту (розчинення й екстракція жирів і гемоглобіну), він як фіксатор знаходить широке застосування у мікроскопічній техніці, оскільки проявляє цілий ряд переваг:

- Крім фіксації, у спиртах відбувається одночасно зневоднення об'єктів, що значно скорочує процес заливки органів у щільне середовище;
- Спиртова фіксація дозволяє використання заморожуючих мікротомів.

Слід пам'ятати, що спирт легший за воду, остання, екстрагуючись з тканин, опускається на дно. Тому під органи, що проходять етап фіксації,

необхідно обов’язково підкласти товстий шар вати або гофрований фільтрувальний папір.

Ацетон використовують у тих випадках, коли необхідно провести термінове дослідження, а використання заморожуючого мікротома неможливе. При цьому слід враховувати, що ацетон сильно деформує тканини, що ускладнює мікроскопічне дослідження.

Метиловий спирт (метанол). У мікроскопічній техніці застосовується у вигляді абсолютного, для фіксації мазків крові.

Інші фіксувальні речовини: сулема, солі важких металів (ртуть, кобальт, платина, уран) і кислоти (оцтова, трихлороцтова, пікринова, осмієва, хромова). У чистому вигляді ці речовини застосовуються зрідка, але входять до складу багатьох фіксувальних сумішей.

Рідина Буена. Це найкращий складний фіксатор. Відносно швидко проникає у тканини, викликає незначне (на 2,5%) їх ущільнення. Дуже добре забарвлює структури тканин. Застосовується для виготовлення оглядових препаратів, тонких досліджень, а також для фіксації ембріонів.

Склад та спосіб застосування:

- Насичений розчин пікринової кислоти – 75 мл;
- Формалін – 25 мл;
- Льодяна оцтова кислота – 5 мл.

Перераховані рідини зливають, безпосередньо перед фіксацією. Пікринова кислота погано розчиняється у воді, тому її насичений розчин необхідно готувати заздалегідь. У хімічний стакан насипають 25-30 г кристалічної кислоти і заливають 1 л гарячої дистильованої води. Надлишок кислоти при охолодженні випадає в осад і може бути використаний для приготування нового розчину. Розчин може зберігатися необмежено довго.

Тривалість фіксації матеріалу 2-24 години залежно від розмірів об’єкта.

Після фіксації матеріал переносять у 70°-80° спирт (для видалення пікринової кислоти), який змінюють 2-3 рази.

Рідина Карнуа. Добрий фіксатор як для гістологічних досліджень, так і для багатьох гістохімічних методик (виявлення нуклеїнових кислот, білків, полісахаридів). Раціонально використовувати цю методику в разі термінових досліджень.

Склад та спосіб вживання:

- Абсолютний етиловий спирт – 60 мл;
- Хлороформ – 30 мл;
- Льодяна оцтова кислота – 10 мл.

Рідину Карнуа виготовляють перед фіксацією. Шматочки товщиною до 5мм фіксують протягом 1-5 годин (залежно від товщини об’єкта). Після фіксації шматочки відразу переносять в абсолютний спирт і заливають у щільне середовище.

Рідина Ценкера. Один з найкращих фіксаторів для тонких гістологічних досліджень.

Склад та спосіб вживання:

Рідина Мюллера:

- Калій двохромовокислий – 2,5 г.
- Натрій сірчанокислий – 1 г.
- Дистильована вода – 100 мл.
- Сулема ($HgCl_2$) – 5 г;
- Льодяна оцтова кислота – 5 мл.

Товщина шматочків, які фіксуються, не повинна перевищувати 5 мм. Час фіксації становить 1-24 години, залежно від товщини і властивостей об'єкта. Використання цього фіксатора вимагає подальшого звільнення тканин від сулеми. Тому органи після фіксації необхідно спочатку промити у проточній воді (20-24 год), а потім у декількох порціях йодованого спирту, який змінюють кожних 24 години. Йодований спирт готують на основі 70° спирту до якого додають декілька краплин розчину, який містить у 100 мл 90°спирту 2 г йоду і 3 г калію йодиду.

3. Промивання

Цей етап виготовлення гістологічних препаратів необхідний для того, щоб забезпечити звільнення об'єкта, який досліджується, від надлишку фіксатора.

Спосіб промивання залежить від методики фіксації. Наприклад, після фіксувальних сумішей, які містять пікринову кислоту, сулему, трихлороцтову кислоту, застосовують етиловий спирт різної концентрації. Після фіксації у формаліні промивають в рідинах, які містять хром, осмієву кислоту, використовують воду. У більшості випадків промивання шматочків тканин проводять проточною водою. Для проведення цього етапу органи переносять з фіксуючої рідини у хімічний стакан. Стакан накривають марлею, яку закріплюють по краях гумовою стрічкою. Посуд з органами залишають під проточною водою. Марля забезпечує вільний доступ води і водночас затримує органи у стакані. Для промивання можна використовувати спеціально пристосовані колби (рис. 1.6). Час промивання 20-24 години.

4. Зневоднення та ущільнення

Після відповідного промивання фіксований матеріал підлягає зневодненню і ущільненню. Чим ретельніше буде проведений цей етап виготовлення гістологічних препаратів, тим легше і швидше пройдуть наступні етапи обробки матеріалу, зокрема заливка в парафін та целоїдин.

Для проведення зневоднення (дегідратації) використовують батарею спиртів зростаючої концентрації, що включає в себе необхідну кількість банок з притертими кришками, які підписують (у випадку «ручної» проводки

матеріалу) і заливають спиртами: 50°, 60°, 70°, 80°, 90°, 100° (дві банки). У великих лабораторіях зневоднення і заливку проводять в автоматі для гістологічної обробки тканин – гістопроцесорі (рис. 1). Спирти необхідної концентрації готують згідно таблиці розведення (табл. 1).

Таблиця 1

Приготування спиртів різної концентрації

Для отримання 100 мл спирту		**40°**	**45°**	**50°**	**60°**	**70°**	**80°**	**90°**
96° спирт	**Необхідно взяти мілілітрів**	42	47	52	63	73	83	94
H_2O		58	53	48	37	27	17	6
90° спирт		44	50	56	67	78	89	-
H_2O		56	50	44	33	22	11	-
80° спирт		50	56	63	75	88	-	-
H_2O		50	44	37	25	12	-	-
70° спирт		57	64	71	86	-	-	-
H_2O		43	36	29	14	-	-	-

Звичайний спирт-ректифікат містить 96% чистого спирту і 4% води. Для того, щоб отримати абсолютний спирт, необхідно звільнити спирт від води. Одним із методів для цього є зневоднення спирту за допомогою прожареного мідного купоросу, який приєднує молекули води, що супроводжується зміною його кольору (прожарена сірчанокисла мідь сірувато-біла при приєднанні води, мідний купорос змінює свій колір на блакитний).

Якщо препарат промивали у воді, тоді зневоднення починають з 50° спирту, якщо у спиртах – доцільно починати проводку у 70-80° спиртах, при тонких цитологічних дослідженнях зневоднення починають з 10-20° спирту. Час перебування шматочків в окремих спиртах визначається їх товщиною і властивостями. Об’єкти товщиною 5 мм достатньо витримувати у спиртах по 2-4 години, органи розміром 1 $см^3$ – від 12 до 24 годин. Більші за об’ємом шматочки вимагають тривалішого часу.

5. Просочування та заливка

Цей етап виготовлення гістологічних препаратів здійснюється у спеціальних середовищах, що швидко застигають (парафін, целоїдин, желатин), що дає можливість у подальшому виготовлення тонких гістологічних зрізів.

Метод заливки у парафін найпоширеніший у гістологічних лабораторіях, тому що він має низку *переваг:*

- Швидкість заливки (протягом кількох годин після зневоднення).
- Можливість виготовлення серійних зрізів.
- Можливість виготовлення тонких зрізів (2-3мкм).
- Зручність збереження блоків і незабарвлених зрізів (практично необмежений час).

До *недоліків* методу слід віднести:

- Значне ущільнення матеріалу, який досліджується (до 20%), що обумовлено впливом високої температури у процесі просочування парафіном.
- Необхідність видалення парафіну зі зрізів перед їх забарвленням (депарафінизація).

Парафін при кімнатній температурі – це тверда гомогенна речовина. Існує декілька сортів парафіну: м'які (температура плавлення 45-54°С) і тверді (температура плавлення 58-60°С). Зазвичай для заливки застосовують парафін з температурою плавлення 54°і 56°С.

Заливка в парафін вимагає ретельно дотримуватися двох основних вимог: орган має бути повністю зневодненим і не повинен містити спирту.

Перша умова забезпечується у процесі зневоднення й ущільнення в батареї спиртів зростаючої концентрації. Для видалення спирту і підготовки до просочування парафіном матеріал обробляють одним з розчинників парафіну, зокрема хлороформом або ксилолом. Для якісного проведення етапу заміщення спирту беруть дві склянки з хлороформом. Залежно від розміру і щільності органа, об'єкти витримують по 20-40 хв. у кожній склянці. Іноді перед парафіновою заливкою тканини проводять через парафінові каші. Для цього в перший хімічний стакан наливають хлороформ кімнатної температури, в другий – хлороформ і парафін підігріті до 37-40°С у співвідношенні 2:1. У третій – хлороформ і парафін у співвідношенні 1:1. У четвертий – у співвідношенні 1:2. Другу третю і четверту склянки ставлять у теплий термостат для збереження температури. У кожному з цих розчинів органи витримують від 10 до 60 хв., для того, щоб тканини повільно звільнялися від хлороформу і просочувалися рідким парафіном. Зайве перебування об'єкта у розтопленому хлороформ-парафіні знижує якість різання.

Для повного звільнення об'єкта від хлороформу шматочки проводять послідовно крізь 2 порції розплавленого парафіну. Цей етап проходить у

термостаті, в якому підтримують температуру 58°С. Заздалегідь готують два хімічні стакани з парафіном, які обов'язково підписують, чашку Петрі або спеціальні формочки для заливки, а також ножиці і пінцети. Всі маніпуляції треба проводити швидко тому, що при відкритих дверцятах температура в термостаті падає, що може призвести до застигання парафіну. Органи на 10-20 хв. переносять у «парафін І», де тканина поступово звільняється від хлороформу і просочується парафіном, потім теплим пінцетом перекладають на 10-20 хв. у «парафін ІІ», де тканина остаточно звільняється від хлороформу. Потім теплими ножицями органи звільняють від марлевих мішечків і пришитих до них бірок. Об'єкти обережно викладають у формочки або чашку Петрі на такій відстані один від одного, щоб легко можна було вирізати блоки. Біля органів фіксують відповідні бірки-позначки. Після заливки форми з органами обережно виймають з термостату і швидко охолоджують у великій чашці з водою.

У процесі застигання поверхня блоку кратероподібно стягується, що необхідно враховувати вибираючи форму для заливки. Якщо форма недостатньо висока, або залита неповністю, і парафін лише тонким шаром вкриває об'єкт, то, застигаючи, верхня частина шматочка буде виступати з блоку.

Після застигання парафіну, скальпелем вирізають блоки таким чином, щоб органи з усіх боків були захищені парафіном, але товщина парафінового шару над об'єктом була мінімальною, що полегшить етап виготовлення гістологічних зрізів. Гарячий скальпель вставляють між основою парафінового блока і дерев'яною колодкою заздалегідь просоченою парафіном. Коли парафін почне розплавлятися, скальпель виймають, а блок притискають до колодки. Слід підбирати колодки з таким розрахунком, щоб блоки не виступали за краї колодок.

6. Виготовлення зрізів

На наступному етапі проводять виготовлення гістологічних зрізів (мікротомію). Для здійснення цієї операції необхідно використовувати мікротом. **Мікротом –** спеціальний механічний пристрій, призначений для приготування із парафінових або целоїдинових блоків гістологічних зрізів необхідної товщини. Найбільш поширеними є санні мікротоми.

Основні частини санного мікротома *(мікротом МС-2)*: станина, мікрометричний гвинт, затискач для блоків, ножові саночки з ножотримачем, механізм мікроподачі.

Станина – масивна чавунна основа, на якій монтується решта вузлів У верхній частині є паз для переміщення ножових саночок, що несуть ножотримач. На бічній поверхні розташовані нахилені направляючі для переміщення саночок з механізмом підйому.

Мікрометричний гвинт – сталевий стрижень з тонкою нарізкою, який забезпечує подачу блока під ніж і визначає робочу точність пристрою.

Затискач для блоків (рамочний) складається з внутрішньої і зовнішньої рамок. Система рукояток і гвинтів дозволяє змінювати положення рамок у поздовжньому і поперечному напрямках. Від основи затискача відходить штифт, за допомогою якого затискач для блоків вставляють у спеціальне гніздо, що є в тригранній призмі. Фіксування на певному рівні проводять спеціальною рукояткою.

Ножові саночки – масивні стійкі саночки, що мають ручку для переміщення і ножотримач, який укріплюють на саночках спеціальною ручкою, що дозволяє міняти горизонтальний кут розташування ножа. Затискач має рухому циліндричну втулку, переміщення якої за допомогою ричажка змінює кут нахилу ножа.

Механізм мікроподачі – найбільш складна частина мікротома. Він складається із стрижня, який міцно з'єднаний з тягою (що несе на своєму кінці собачку), храповика та мікрогвинта.

На кожній зворотній ході ножа ножові саночки штовхають стрижень мікроподачі та переміщують його. Це, у свою чергу, викликає переміщення тяги, яка за допомогою собачки повертає храповик. Обертання його через конічні шестерні передасться мікрогвинту, який через роз'єднувальну гайку переміщує по нахилених направляючих знизу вверх затискач для блока.

Система тяги – стрижень, який кожний раз за допомогою спеціальних пружин повертається в попередній стан. Відповідно, чим більше стрижень мікроподачі висунутий назустріч ножовим саночкам, тим більше буде його крок, тим вище переміститься блок і товстішим буде зріз. Завдяки тому, що стрижень має метричну шкалу і спеціальний затискач, який дозволяє міняти його положення, можна точно регулювати ступінь подачі блока. Так як з кожним разом блок піднімається все вище, то періодично треба від'єднувати мікрогвинт від від'єднувальної гайки і спускати саночки з механізмом подачі в крайнє нижнє положення.

Виготовлення гістологічних зрізів на мікротомі проводять за допомогою *мікротомних ножів.* Існує кілька видів багаторазових мікротомних ножів, які класифікують залежно від форми леза. Ножі типу А мають одну поверхню ввігнуту, а другу рівну. У ножів типу В ввігнутість менша. Ножі типу С мають рівну поверхню з обох сторін.

Ножі типу А виготовляють з відносно "м'якої" сталі, застосовують під час різки невеликих об'єктів, залитих у целоїдин. Такими ножами ріжуть тканини малої та середньої щільності.

Ножі типу В точать з більш твердої сталі і використовують для виготовлення целоїдинових та целоїдин-парафінових зрізів.

Ножі типу С потрібні для різки найбільш щільного матеріалу залитого в різні середовища.

Ріжучий край мікротомних ножів має фасетковий шліф – певний кут заточки. Отримати якісні зрізи можна тільки за наявності правильно заточеного дуже гострого мікротомного ножа. Однією з умов правильної заточки є збереження такого положення ножа, коли ріжучий край і площина леза знаходяться під кутом один до одного. Для цього перед заточкою на спинку ножа одягається спеціальний металічний обушок до якого прикріплюється ручка.

Спочатку мікротомний ніж гострять на камені, попередньо змоченому машинною олією, слідкуючи щоб вся ріжуча поверхня контактувала з каменем. А потім правлять на ремені з натуральної шкіри.

Приготуваннння парафінових зрізів. Парафіновий блок закріплюють у затискачі мікротома, встановлюють необхідний кут різання та правильний кут нахилу ножа і фіксують його гвинтовими затискачами над блоком. За допомогою гвинтів механізму подачі блок встановлюють таким чином, щоб його верхня поверхня знаходилася під ножем на відстані 0,5-1 мм. Після цього регулюють мікрометричну шкалу на необхідну товщину зрізу і починають виготовлення зрізів. Санки з ножем слід переміщувати рівномірно, без зайвих зусиль.

Правильно залиті органи ріжуться добре і зріз лягає на ніж у розправленому вигляді. Під час різки великих блоків або щільної тканини зрізи можуть закручуватись. Цього можна запобігти притримують зріз пензликом. Готові зрізи знімають з ножа вологим пензликом і переносять у чашку Петрі, заповнену теплою (35–40°С) дистильованою водою. Зрізи у теплій воді повністю розправляються, після чого їх натягають на предметне скло. Під час виготовлення серійних зрізів важливо стежити за послідовним і впорядкованим їх розташуванням на склі.

Зрізи бажано розташовувати ексцентрично, щоб один кінець предметного скла був більш вільним. Це дасть економію реактивів під час подальшої роботи.

Наклеювання зрізів.

Для якісного наклеювання зрізів можна використовувати білок з гліцерином. До білка курячого яйця додають хімічно чистий гліцерин у співвідношенні 1:1. Суміш добре змішують, після чого фільтрують крізь вологий гофрований паперовий фільтр у чистий флакон. З метою тривалого збереження додають тимол або формалін (1:100). Цим розчином тонким шаром змащують предметне скло. Після підсихання поверхні скла на неї можна натягувати зрізи. Наклеєні зрізи підсушують у термостаті, або промокають фільтрувальним папером.

Для закріплення зрізу на предметному склі можна використовувати фторові похідні металів. Готують суміш з наступних складових:

 Спирт етиловий 96° – 5 мл.
 Оцтова кислота – 25 мл.
 Вода дистильована – 70 мл.
 Натрію фторид – 10 г.

Сумішшю протирають скло і підсушують. Гістологічні препарати виготовлені таким методом відзначаються підвищеною прозорістю. Методика застосування фторових похідних металів дозволяє використовувати нове скло без додаткового очищення.

У практичній роботі гістохімлабораторії не завжди доцільно використовувати парафіновий або целоїдиновий методи заливки.

Метод заморожених зрізів. Методика виготовлення препаратів із замороженої тканини застосовується для термінових досліджень (інтраопераційної діагностики). Для цього використовують спеціальні прилади – **кріостати**. Чисте знежирене сухе предметне скло кімнатної температури вносять у камеру та обережно наближають до зрізу. Завдяки різниці температури зріз прилипає до скла. Скло зі зрізом підсушують при кімнатній температурі, після чого воно готове для подальшої роботи.

При деяких дослідженнях доцільно використовувати **заморожувальний мікротом**. На ньому можна різати матеріал, фіксований у формаліні або спирті, а також залитий у желатину. Охолодження ножа та препарату проводиться вуглекислотою. Зрізи зі свіжозамороженої тканини можна виготовляти з використанням термоелектричного охолоджуючого столика – спеціального пристрою до заморожувального мікротома. Охолодження поверхні столика забезпечують напівпровідникові елементи.

Отримані за допомогою заморожувального мікротома зрізи обробляють вільноплаваючими. Але, за необхідності, їх можна наклеїти на предметне скло. Для цього їх переносять у 30º спирт, а потім натягують на предметне скло попередньо змащене білком із гліцерином, розправляють та притискають фільтрувальним папером, змоченим 30° спиртом. Після чого зрізи переносять у 50 мл 50º спирту та 7,5 мл формаліну на 1 хв., промивають дистильованою водою і фарбують.

7. Забарвлення та заключення зрізів

Завершальним етапом у виготовленні гістологічних препаратів є забарвлення зрізів і їх заключення у бальзамувальне середовище. Для того, щоб чітко бачити під мікроскопом структурні компоненти клітин, тканин та органів, мікротомний зріз необхідно пофарбувати.

Перед забарвленням парафінові зрізи слід депарафінізувати, тобто звільнити від парафіну, який заважає забарвленню. Для цього зрізи проводять через розчинник парафіну (хлороформ, толуол, ксилол), спирт та воду. Целоїдинові зрізи можна фарбувати без їх звільнення від целоїдину.

Барвники, які використовуються в гістологічній практиці можна розділити на три групи: основні, кислі та нейтральні.

Основні барвники – це луги або їх солі, які профарбовують клітинні структури кислої природи, наприклад, хроматин ядра, що містить у своєму складі ДНК і РНК. Для визначення тканинних компонентів, які фарбуються основними барвниками (гематоксилін, тіонін, метиловий зелений) використовується термін "базофілія".

Кислі барвники – представляють собою кислоти, або їх солі, які здатні профарбувати складові клітини лужної природи. Звідси і термін "оксифілія" для тканинних елементів, що фарбуються кислими барвниками. До цієї групи барвників належать еозин, кислий фуксин, конго червоний та ін.

Нейтральні барвники утворюються при з'єднанні водних розчинів кислого та основного барвників. До цієї групи барвників входять судан III, еозиновокислий метиленовий синій та ін. Термін "нейтрофілія" характеризує не властивості барвників, а рівновагу між кислими та лужними властивостями елементів, що фарбуються.

Усі методи гістологічного забарвлення можна розділити на дві основні групи:

- Оглядові, які дають загальне уявлення про тканини, що вивчаються.

- Спеціальні, застосування яких дозволяє фарбувати саме ті тканини та клітинні елементи, які цікавлять дослідника.

Найбільш поширений в гістологічній практиці метод забарвлення – *гематоксилін-еозиновий,* оскільки він дозволяє отримати загальну уяву про стан органів і тканин, які досліджуються.

Гематоксилін – природний барвник рослинного походження, який розчиняється у воді, спирті та гліцерині.

У розчині гематоксилін проявляє основні властивості, завдяки чому, добре виявляє структурні компоненти ядра, які містять нуклеїнові кислоти.

Еозин – штучний барвник, що розчиняється у воді та спиртах, профарбовує цитоплазму клітин у рожевий колір.

Для приготування гематоксиліну Ерліха, треба у 100 мл 96° спирту розчинити 2 г гематоксиліну, додати 100 мл дистильованої води, потім 100 мл гліцерину, 3 г хімічно чистих калійних галунів і 10 мл льодяної оцтової кислоти, перемішати і залишити на світлі «дозрівати» протягом 14 діб.

Приготування еозину: розчиняють 0,1 г барвника у 100 мл дистильованої води.

Методика забарвлення гематоксилін – еозином:

- Гематоксилін – 2 хв.

- Дистильована вода – прополоскати.

- Солянокислий спирт – 1-2 с.

- Водогінна вода – тримати до відновлення синього забарвлення.
- Еозин – 0,5 хв.
- Спирт I 96° – прополоскати.
- Спирт II 96° – прополоскати.

Існують *спеціальні барвники*, які використовують для виявлення певних речовин або структур. Наприклад, судан III фарбує жири в оранжевий колір, осмієва кислота – у чорний, осеїн фарбує еластичні волокна у бурий колір. При вивченні нервової тканини та клітинних контактів використовують імпрегнацію срібла – це випадання в осад на певних структурах частинок відновленого срібла. Деякі з цих барвників використовують для **гістохімічного методу дослідження**, який дає можливість визначити локалізацію тих чи інших хімічних речовин у різних структурних компонентах клітин і тканин.

Під час гістохімічних досліджень речовини, що входять до складу клітин, реагують з хімічними реактивами й утворюють зафарбовані продукти реакції, за якими можна визначити як локалізацію, так і кількісний вміст речовин у певних структурах.

Виявлення жиру суданом III.

Розчин барвника: у 100 мл гарячого 70° спирту засипають 0,2 – 0,3 г порошку судану III, перемішують і ставлять у термостат при t – 58º С на декілька годин після чого охолоджують і фільтрують.

Методика:

- Заморожені зрізи на кілька хвилин перенести з води в 50° спирт.
- Перенести у спиртовий розчин барвника на 15 – 30 хв.
- Прополоскати у 50º спирті.
- Промити у дистильованій воді.
- Підфарбувати ядра кислим гемалауном.
- Промити і заключити.

Наслідки: включення жиру – оранжевого кольору, ядра та цитоплазма – сині.

Виявлення РНК за методом Браше.

Розчин А: злити 17,5 мл 5% водного піроніну, 10 мл 2% водного розчину метилового зеленого, 250 мл дистильованої води.

Розчин Б: 0,5 М ацетатний буфер з pH 4,8.

Перед вживанням зливають рівні об’єми розчинів А і Б.

Методика:

- Зрізи перенести у розчин метилового зеленого – на 100 хв.– 20 годин.
- Промити у дистильованій воді – кілька секунд.
- Просушити фільтрувальним папером.
- Перенести в абсолютний ацетон – кілька секунд.
- Перенести в ацетон-ксилол 1:1 – кілька секунд.
- Перенести у 10% розчин ацетону у ксилолі – кілька секунд.

- Провести просвітлення у ксилолі.

- Заключити в бальзам.

Наслідки: РНК ядерець і цитоплазми яскраво-червоного кольору, хроматин ядер зелений, або блакитно-зелений.

Виявлення ДНК за методом Фельгена.

Реактив Шиффа: 1 г основного фуксину розчиняють у 200 мл дистильованої води і кип'ятять протягом 5 хв. Охолоджують до 50°С, фільтрують, додають 20 мл 1 N розчину HCl і охолоджують до 25ºС, після чого додають 1 г натрію метабісульфіт. Залишають у темряві. Через 18 – 24 години у розчин всипають 2 г активованого вугілля, струшують 1 хв, відфільтровують і зберігають в темному місці при 0-4°С.

Однонормальний розчин соляної кислоти: до 10 мл концентрованої соляної кислоти додати 90 мл дистильованої води.

Сірчанокисла вода: до 5мл 10% калію бісульфіту додати 5 мл 1 N розчину HCl і долити дистильованою водою до 100 мл.

Методика:

- Зрізи перенести у холодний 1 N розчин HCl – кілька секунд.

- Перенести в 1 N розчин HCl при 60°С – 6 хвилин.

- Перенести зрізи в холодний 1 N розчин HCl – кілька секунд.

- Перенести зрізи у дистильовану воду- кілька секунд.

- Перенести зрізи в реактив Шиффа – 40 – 60 хв.

- Просушити фільтрувальним папером.

- Прополоскати в 3 порціях сірчанокислої води.

- Промити водогінною водою 10 хв.

- Зневоднити, просвітлити, заключити.

Наслідки: ділянки ядер, що містять ДНК забарвлюються в червоно-пурпуровий колір. Цитоплазма світло-зелена.

Виявлення глікогену за методом Беста.

Основний розчин карміну: розчиняють у 60 мл дистильованої води 2 г карміну, 1 г калію вуглекислого і 5 г калію хлориду, отриманий розчин кип'ятять 5 хв, охолоджують і фільтрують. До фільтрату додають 20 мл 28% розчину аміаку, зберігають у холодильнику.

Розчин карміну для забарвлення: зливають 8 мл основного розчину, 12,5 мл аміаку, 24 мл метанолу.

Розчин Беста для диференціації: до 8 мл абсолютного спирту додають 4 мл метанолу і 10 мл дистильованої води.

Методика:

- Довести зрізи до абсолютного спирту.

- Перенести в 1 % розчин целоїдину на 2-5 хв.

- Висушити на повітрі.

- Провести через спирти до води.
- Фарбувати гемалауном-Ерліха – 5 хв.
- Прополоскати у воді.
- Прополоскати в 1% підкисленому спирті.
- Прополоскати у дистильованій воді.
- Перенести в карміновий розчин на 15-30 хв.
- Перенести в розчин Беста від 5 с – до кількох хвилин.
- Промити у 80^0 спирті.
- Зневоднити, просвітлити, заключити.

Наслідки: ядра темно-сині, глікоген яскраво-червоний.

Забарвлення препаратів за методом Гоморі. Виявлення кислої фосфатази.

Розчин А: розчинити 1,36 г натрію ацетату в 200 мл дистильованої води.

Розчин Б: до 1,5 мл льодяної оцтової кислоти долити дистильованої води до 500 мл.

Для отримання 50 мл ацетатного буфера pH 5,0 злити 15 мл розчину А і 35 мл розчину Б.

Інкубаційне середовище: 1г натрію □□□гліцерофосфату розчинити в 50 мл ацетатного буфера і додати 660 мг свинцю азотнокислого. Отриману суміш відфільтрувати.

Сульфід амонію: пропустити сірководень через 200 мл концентрованого NH_4OH до припинення поглинання газу. Додати 200 мл концентрованого NH_4OH і долити воду до 1л.

Методика:

□ Перенести зрізи в інкубаційне середовище, яке тримати в термостаті при t 37ºС – 30 хв. – 6 год.

□ Прополоскати у дистильованій воді.

□ Обробити сульфідом амонію – 0,5 – 1 хв.

□ Прополоскати у дистильованій воді.

□ Заключити.

Наслідки: Чорно – коричневий осад сульфіду свинцю вказує на наявність у тканинах ферменту.

Виявлення лужної фосфатази.

Інкубаційне середовище: до 10 мл 3% натрію □-гліцерофосфату додати 10 мл 2% розчину мединалу натрію, 20 мл 2% розчину кальцію хлориду, 1мл 5% розчину магнію сульфату і 5 мл дистильованої води. Відфільтрувати. Отриманий розчин повинен мати pH 9,4. Зберігати у холодильнику.

Методика:

□ Перенести зрізи в інкубаційне середовище, яке необхідно тримати в термостаті при t – 37°С – 30 хв. – 4 год.

□ Промити водогінною водою 3 – 5 хв.

 Обробити 2% розчином кобальту хлориду.
 Прополоскати у дистильованій воді.
 Обробити амонію сульфідом до появи чорного забарвлення.
 Прополоскати у дистильованій воді.
 Зневоднити, просвітлити, заключити.

Наслідки: жирові включення інтенсив но оранжевого кольору, ядра – сині.

Наступним етапом виготовлення гістологічних препаратів є їх **просвітлення та заключення.** Просвітлення проводять 20 хв. у карбол – ксилолі, толуолі або бензолі. Для заключення найкраще використовувати канадський бальзам. Для заключення на просвітлений препарат наносять краплю канадського бальзаму і за допомогою препарувальної голки обережно накривають його чистим покривним скельцем. Після чого препарати залишають на 24 години у горизонтальному положенні для підсихання. Добре висушені препарати доцільно зберігати у спеціальних коробках із зубчастими рейками.

Контрольні питання:

1. Організація робочого місця лаборанта-гістолога.
2. Характеристика основних видів лабораторного посуду та інструментів, які використовують у гістологічних лабораторіях.
3. Правила техніки безпеки працівників лабораторій.
4. Основні етапи виготовлення гістологічних препаратів.
5. Методи забою лабораторних тварин. Основні вимоги до взяття гістологічного матеріалу.
6. Фіксація матеріалу для дослідження. Класифікація фіксаторів.
7. Характеристика зневоднення та ущільнення матеріалу.
8. Методика парафінової заливки.
9. Переваги та недоліки заливки у целоїдин.
10. Приготування тонких зрізів. Будова мікротомів та принципи їх роботи.
11. Характеристика та класифікація мікротомних ножів.
12. Особливості приготування зрізів на кріостаті та заморожувальному мікротомі.
13. Методика фарбування гістологічних препаратів. Класифікація барвників.

1. Оформлення протоколу дослідження.
2. Будова світлового біологічного мікроскопа.
3. Правила роботи з мікроскопом.
4. Спеціальні методи світлової мікроскопії.

5. Особливості підготовки тканин для електронно-мікроскопічних досліджень.

Ситуаційні задачі:

1.1. Лаборанту необхідно приготувати барвник для гістохімічних досліджень. Яким лабораторним посудом слід скористатися для приготування розчинів, у яких важливо зберегти точні пропорції?

A. Градуйованими піпетками.

B. Колбами.

C. Хімічними стаканами.

D. Мірними циліндрами.

E. Бюксами.

1.2. З метою проведення морфологічних досліджень лаборанту необхідно забрати підшлункову залозу і печінку в десяти забитих тварин. Як забезпечити ідентифікацію органів під час видачі готових препаратів?

A. Забирати органи різних розмірів.

B. Надавати вилученим шматочкам різної форми.

C. Зробити на органах різнокольорові позначки.

D. Провести етикетировку.

E. Зробити на органах насічки.

1.3. Лабораторна тварина загинула в умовах іммобілізаційного стресу. Для того, щоб взяти міокард на гістологічне дослідження необхідно провести розтин грудної клітки. Як правильно це зробити?

A. Одним розрізом через груднину знизу до верху.

B. Одним розрізом через груднину зверху до низу.

C. Двома розрізами від шиї до низу.

D. Розрізом з лівого боку.

E. Двома розрізами через реберні хрящі по обидва боки від груднини знизу до верху.

1.4. У процесі виготовлення гістологічного препарату в формалін поклали шматочок тканини діаметром 10 мм. Коли процес фіксації буде завершений?

A. Через 5 – 10 хвилин.

B. Через 20 – 30 хвилин.

C. Через 1 – 2 години.

D. Через 5 – 10 годин.

E. Через 24 – 48 годин.

1.5. Для фіксації експериментального матеріалу використали етиловий спирт. Діаметр шматочка 4 мм. Скільки часу потрібно для фіксації?

A. 5 – 10 хвилин.

B. 20 – 30 хвилин.

C. 2 – 4 години.

D. 5 – 10 годин.

E. 24 – 48 годин.

1.6. У лабораторію завезли бутиль з кислим формолом. Яку хімічну речовину можна використати для проведення нейтралізації формаліну?

A. Натрій гідроксид.

B. Калій гідроксид.

C. Кальцію гідроксид.

D. Кальцію вуглекислого.

E. Натрій гідрокарбонат.

1.7. Необхідно отримати якісні гістологічні препарати для вивчення розвитку наднирників. Яку фіксувальну суміш доцільно використовувати для фіксації ембріонів?

A. Рідину Карнуа.

B. Рідину Ценкера.

C. Рідину Буена.

D. Формалін.

E. Спирт.

1.8. Під час роботи у студентському науковому гуртку студент підготував розчин для фіксації органів. У скільки разів має переважати об'єм фіксатора над об'ємом органів, щоб процес фіксації пройшов з успіхом?

A. 2 рази.

B. 5 разів.

A. 10 разів.

B. 15 разів.

C. 20 разів.

1.9. Готуючи батарею спиртів лаборант заздалегідь не підписав і тому переплутав банки зі спиртом. Як можна виправити ситуацію?

A. Перевірити концентрацію спиртів спиртометром.

B. Виміряти об'єм рідини в банках.

C. Визначити концентрацію спиртів на смак.

D. Додати фенолфталеїн для визначення концентрації.

E. Виміряти температуру розчину.

1.10. У лабораторії були використані всі запаси стандартного целоїдину. З якого матеріалу можна виготовити целоїдинові блоки?

A. Магнітофонної плівки.

B. Рентгеноплівки.

C. Целофану.

D. Етилену.

E. Ацетилену.

1.11. Під час роботи в лаборанта гістохімлабораторії виникла необхідність перевірити, чи містяться в ефірі домішки води. Яку речовину треба додати у пробірку з ефіром, щоб переконатися, що він безводний?

A. Стеаринову кислоту.

B. Ізопрен.

C. Сірковуглець.

D. Натрію хлорид.

E. Калію карбонат.

1.12. У процесі просочування в целоїдині з'явилися пухирці повітря. Яким чином можна усунути цей недолік?

A. Видалити пухирці скальпелем.

B. На поверхню целоїдину налити безводний спирт-ефір.

C. Підігріти у термостаті.

D. Додати свіжу порцію целоїдину.

E. Перемішати целоїдин.

1.13. Готуючись до парафінової заливки, лаборант дістав з сушильної шафи чисту чашку Петрі, налив в неї парафін і поставив у термостат. Після заливки він почав вирізати блоки. Блоки вирізалися погано тому що:

A. Дно чашки Петрі не було змащене білком.

B. Дно чашки Петрі не було заздалегідь підігріте.

C. На дні чашки Петрі не було води.

D. Дно чашки Петрі не було змащене гліцерином.

E. На дні чашки Петрі не було шару вати.

1.14. Лаборантка якісно виконала парафінову заливку, але коли вона переносила чашку Петрі з маркірованими органами, чашка Петрі з рідким парафіном нахилилася. Які наслідки такої необачності?

A. Бірки з підписами переміститься відносно органів.

B. Відбудеться злипання органів.

C. У парафіні з'являться міхурці повітря.

D. Поверхня парафіну стане нерівною.

E. Зміниться консистенція парафіну.

1.15. Після підсушування парафінові зрізи нанесені на чисте скло відклеїлися. Що можна запропонувати для надійної фіксації парафінових зрізів на предметному склі?

A. Провести попередню обробку поверхні скла лугом.

B. Провести попередню обробку поверхні скла фторовими похідними металів.

C. Провести попередню обробку поверхні скла кислотою.

D. Провести попередню обробку поверхні скла парафіном.

E. Провести попередню обробку поверхні скла целоїдином.

1.16. Досвідчений лаборант, спостерігаючи за роботою практиканта, помітив, що той натягає зрізи на центр предметного скла і порадив молодому спеціалісту розташовувати зрізи ексцентрично. Чому?

A. Краще буде зберігатися маркіровка скла.

B. Такий зріз легше заключати.

C. Покращиться естетичний вигляд препарату.

D. Це дасть економію реактивів під час подальшої роботи.

A. Такий препарат легше зберігати.

1.17. Лікарю терміново необхідно з'ясувати стан слизової оболонки тонкої кишки вилученої під час операції. Які методи виготовлення гістологічних зрізів доцільно використати у цій ситуації?

A. Целоїдиновий метод.

B. Парафіновий метод.

C. Целоїдин – парафіновий метод.

D. Желатиновий метод.

E. Виготовлення зрізів на кріостаті або заморожувальному мікротомі.

1.18. Під час наукового експерименту досліднику необхідно провести гістохімічне виявлення ферментів. Якими методиками виготовлення зрізів йому слід скористатись?

A. Використати зрізи виготовлені на кріостаті або заморожувальному мікротомі.

B. Виготовити зрізи за допомогою целоїдинового методу.

C. Виготовити зрізи за допомогою парафінового методу.

D. Виготовити зрізи за допомогою целоїдин – парафінового методу.

E. Виготовити зрізи за допомогою желатинового методу.

1.19. Перед забарвленням зрізів їх необхідно звільнити від парафіну. Яку речовину можна використати для депарафінізації?

A. Спирт.

B. Хлороформ.

C. Соляну кислоту.

D. Вуглекислоту.

E. Воду.

1.20. Для підвищення якості препаратів їх необхідно просвітлити. Які речовини доцільно використовувати для просвітлення гістологічних препаратів?

A. Хлороформ.

B. Воду.

C. Ксилол.

D. Соляну кислоту.

E. Спирт.

1.21. Тканинні компоненти фарбуються різними барвниками. Яким терміном позначається здатність тканини фарбуватися кислими барвниками?

A. Базофілія.

B. Гідрофілія.

C. Нейтрофілія.

D. Аргірофілія.

E. Ацидофілія.

1.22. Виникла необхідність пофарбувати включення жиру, локалізовані у клітинах кіркової речовини надниpника. Яку методику доцільно використати у цьому випадку?

A. Методику забарвлення суданом III.

B. Гематоксилін-еозиновий метод.

C. Імпрегнацію сріблом.

D. Імпрегнацію осмієм.

E. Метод Беста.

1.23. З метою вивчення активності остеобластів препарат кісткової тканини пофарбували сульфідом кобальту. В який колір фарбується лужна фосфатаза?

A. Жовтий.

B. Синій.

C. Червоний.

D. Чорний.

E. Зелений.

1.24. На препараті жирові включення інтенсивно оранжевого кольору, ядра – сині. Яку методику використовували для забарвлення клітин?

A. Метод Гоморі.

B. Методику забарвлення суданом III.

C. Метод Фельгена.

D. Метод Беста.

E. Метод Браше.

1.25. З метою вивчення вуглеводного обміну в лабораторії виготовлено препарат печінки. Яким методом було пофарбовано препарат, якщо ядра гепатоцитів темно-сині, глікоген яскраво-червоний?

A. Методом Беста.

B. Методом Гоморі.

C. Методом Фельгена.

D. Гематоксилін-еозиновим методом.

E. Методом Браше.

1.26. Вивчаючи особливості життєвого циклу клітин фібробластичного ряду, науковець вирішив пофарбувати гістологічний препарат за методикою Фельгена. Коли доцільно використовувати цю методику?

A. Для виявлення кислої фосфатази.

B. Для виявлення лужної фосфатази.

C. Для виявлення ДНК.

D. Для виявлення жиру.

E. Для виявлення глікогену.

2.1. Цитологія. Загальна організація клітини. Плазмолема. Міжклітинні контакти.

Цитологія – це наука про клітину та про загальні закономірності, які характерні для клітинного рівня організації. У процесі еволюції живих істот спочатку виникли доклітинні форми життя (віруси та ін.), потім – клітинні форми (одноклітинні, найпростіші та багатоклітинні організми). При подальшому розвитку окремі частини організмів почали спеціалізуватися на виконанні певних функцій, внаслідок чого організм пристосовувався до умов свого існування. Таким чином, із клітинних та неклітинних структур почали виникати тканини, органи і, нарешті, комплекси органів – системи, які складають людський організм. Основою будови всіх еукаріотичних організмів (організм, який побудований з клітин, що містять ядро) є клітина.

Клітина – це обмежена активною мембраною, структурно впорядкована система біополімерів, які утворюють ядро та цитоплазму, беруть участь в єдиній сукупності процесів метаболізму та забезпечують підтримання і відтворення системи в цілому.

Клітина являє собою унікальну структуру живої матерії, яка є не тільки одиницею структури та функції живого, але і відокремлює його від неживого. Клітину можна розглядати як самостійний організм, часто досить спеціалізований, що складається з багатьох елементів, сукупність яких має певне значення для організму як цілого. Якщо механічним чи будь-яким іншим чином порушити організацію клітин, то зазнає також змін її функція, хоча деякі ознаки живого можуть при цьому зберегтися, клітина як організована одиниця втрачає свої властивості та гине.

Організм дорослої людини складається приблизно з 10^{13} клітин, які поділяються більш ніж на 200 типів, суттєво відрізняються одна від одної своїми структурними та функціональними особливостями. Клітини різних органів і тканин дуже різноманітні за формою, розмірами, будовою, хімічним складом і характером обміну речовин. Форма клітин може бути плоскою, кубічною, призматичною, циліндричною, поліедральною, кулястою, веретеноподібною, пірамідною, зірчастою (рис. 2.1). Форма клітини знаходиться у неподільному зв’язку з функцією, яку вона виконує. Так, нервові клітини, які передають імпульси, мають відростки, м’язові клітини, які здатні скорочуватися, веретеноподібної форми. Іншим фактором, від якого залежить форма клітин, є механічна дія сусідніх клітин або навколишнього середовища. Прикладом є гепатоцити, яким притаманна поліедральна форма, тому що клітини зі всіх боків тиснуть одна на одну.

В організмі людини є нерухомі клітини, що мають постійну типову форму. Це клітини, які, контактуючи між собою, утворюють пласти. Окрім того, існують клітини, які здатні активно рухатись, змінюючи при цьому форму. Прикладом

нерухомих клітин є клітини різних видів покривного епітелію, прикладом рухомих клітин є лейкоцити крові.

Розміри клітин коливаються в широких межах – від 4-5 до 130-150 мкм. Прикладом найменших клітин є малі лімфоцити (клітини крові) та клітини-зерна мозочка. Найбільшими є яйцеклітина (жіноча статева клітина) та гігантські пірамідні клітини кори півкуль головного мозку (клітини Беца).

Незважаючи на значну різноманітність, усі клітини складаються з трьох основних компонентів: клітинної оболонки (плазмолеми), цитоплазми та ядра. Цитоплазма відмежована від середовища, що оточує клітину, і від сусідніх клітин плазмолемою – клітинною оболонкою. Цитоплазма містить гіалоплазму, органели та включення.

Клітинна оболонка

Клітинна оболонка (плазмолема, цитолема, плазматична мембрана) займає в клітині межове положення та відіграє роль напівпроникного бар'єру, який, з однієї сторони, відділяє цитоплазму від середовища, що оточує клітину, а з другої – забезпечує її зв'язок з цим середовищем. Вона є клітинною мембраною товщиною 7,5-11 нм (1 нм – 10^{-9} м). У складі плазмолеми (клітинної оболонки) розрізняють три компоненти: елементарну біологічну мембрану, надмембранний шар (глікокалікс) та підмембранний шар (кортикальний шар) (рис. 2.2).

Біологічну мембрану складає ліпопротеїновий комплекс, що містить ліпідний бішар, в який занурені та пов'язані молекули білків. Особливістю ліпідів мембрани є розділення їх молекул на дві функціонально різноманітні частини: гідрофобні неполярні, які не несуть зарядів "хвостики", що складаються з жирних кислот та гідрофільні, заряджені полярні "голівки". Ця особливість будови і визначає можливість ліпідів вільно утворювати біліпідні (двошарові) мембранні структури.

Мембранні білки складають понад 50% маси мембрани й утримуються в біліпідному шарі за рахунок гідрофобних взаємодій з молекулами ліпідів. За положенням та функціями у мембрані виділяють два види білків: периферійні та інтегральні. Периферійні білки нетісно зв'язані з поверхнею мембрани і знаходяться поза біліпідним шаром. Інтегральні білки або повністю (власне інтегральні білки) або частково (напівінтегральні білки) занурені у ліпідний бішар. Серед білків, які беруть участь у формуванні плазмолеми, є структурні, ферментативні, транспортні та рецепторні.

Надмембранний шар – глікокалікс складається переважно з олігосахаридів, більша частина яких контактує з бімолекулярним ліпідним шаром плазмолеми, формуючи гліколіпіди. Інша частина олігосахаридів контактує із мембранними білками, утворюючи глікопротеїни, що забезпечує

міцний зв'язок глікокаліксу та розміщеною під ним біологічною мембраною. Вуглеводи глікокаліксу утворюють довгі, розгалужені ланцюжки полісахаридів, які служать своєрідною "візитною карткою" клітини. За їхньою участю здійснюється взаєморозпізнавання клітин (наприклад, "пізнавання чужих клітин" при пересаджуванні органів) та взаємодія з мікрооточенням.

З боку внутрішнього вмісту клітини з мембраною контактує *кортикальний під мембранний шар* плазмолеми. Це найбільш в'язка частина цитоплазми, яка формує своєрідну сітку з мікрофіламентів та мікротрубочок, що забезпечують міцність та здатність до скорочення плазмолеми.

Така особливість будови клітинної оболонки забезпечує виконання наступних функцій:

- бар'єрна та захисна – розмежування внутрішнього вмісту клітини від її мікрооточення, захист від випадкового проникнення речовин у клітину;
- транспортна – транспорт метаболітів, у тому числі забезпечення асиметрії концентрації іонів натрію, та калію в клітині та за її межами;
- рецепторна – рецепція сигналів з боку зовнішнього середовища та забезпечення розпізнавання клітин;
- взаємодія клітин з утворенням міжклітинних контактів різного ступеня складності.

Транспортна функція. Через клітинну оболонку здійснюється транспорт речовин, який іде у двох напрямках: у клітину (ендоцитоз) і з неї (екзоцитоз). Поглинання матеріалу клітиною здійснюється шляхом обволікання його ділянкою плазмолеми з наступним втягненням утвореного мішечка (ендосоми) всередину цитоплазми. Процес поглинання твердих частин називається ***фагоцитозом***, поглинання частинок рідини – ***піноцитозом***.

Екзоцитоз поділяється на різновиди: ***секрецію*** – виділення клітиною продуктів її синтетичної діяльності, які необхідні для нормального функціонування органів та систем організму; ***екскрецію*** – виділення токсичних або шкідливих продуктів метаболізму, які підлягають виведенню за межі організму*;* ***рекрецію*** – видалення з клітин речовин, які не змінюють своєї хімічної структури в процесі внутрішньоклітинного метаболізму (вода, мінеральні солі); ***клазматоз*** – видалення за межі клітини окремих її структурних компонентів.

Плазмолема виконує пасивний та активний транспорт речовин. Клітинна оболонка забезпечує пасивне перенесення речовин, наприклад, води, іонів, деяких низькомолекулярних сполук без затрат енергії. Інші речовини проникають через мембрану шляхом активного перенесення проти градієнта концентрації із затратою енергії за рахунок розщеплення АТФ. Так транспортуються органічні молекули (цукри, амінокислоти).

Рецепторна функція сприяє сприйманню клітиною хімічних сигналів з її мікрооточення. Здійснюється вона переважно за участі складних рецепторних

білків плазмолеми, які містять вуглеводний компонент. Рецепторна функція плазмолеми визначає взаємовідносини клітин із сусідніми клітинами за допомогою рецепторів, що визначають можливість специфічних реакцій з різноманітними агентами. Рецепторна функція лежить в основі таких явищ, як запліднення, переміщення клітин, відповідь на гормональні впливи.

Міжклітинні контакти. Плазмолема також бере активну участь в утворенні спеціальних структур – міжклітинних контактів, що забезпечують міжклітинну взаємодію. У процесі еволюційного розвитку багатоклітинних систем значно ускладнилися форми та види міжклітинних контактів, що зумовило, як зростання їхньої міцності, так і забезпечило виконання ряду специфічних функцій. Один з можливих шляхів зміцнення міжклітинних контактів - збільшення площі контактуючих ділянок двох сусідніх клітин. При цьому пальцеподібні вирости плазмолеми і цитоплазми однієї клітини занурюються у відповідні заглибини плазмолеми сусідньої клітини. Такий тип контакту носить назву пальцеподібного, або ***контакту за типом замка***.

Подальше зміцнення зв'язку між клітинами досягається шляхом знерухомлення поверхні сусідніх ділянок плазмолеми контактуючих клітин (утворення так званих пластинок прикріплення). Такий тип зв'язку між клітинами має назву ***десмосоми*** і зустрічається там, де необхідно досягти максимальної міцності міжклітинних зв'язків, наприклад, у складі епітеліальної тканини епідермісу шкіри.

Наступна група контактів – з утворенням щільних замикаючих пластин – або ***щільний замикаючий контакт***. У ділянці такого контакту відбувається максимальне зближення та злиття плазматичних мембран сусідніх клітин (зовнішні гідрофільні шари та глікокалікс суміжних плазмолем ніби зливаються в один суцільний шар), а невеличкий проміжок шириною 2-3 нм між клітинами ущільнюється за рахунок фібрил та іонів Ca^{2+}. Цей контакт характерний для клітин, що вистеляють травний канал. Внаслідок утворення замикаючих пластинок досягається повне відмежування міжклітинного простору від зовнішнього середовища.

Щілинний контакт, або нексус, забезпечує безпосередній обмін речовин між сусідніми клітинами. Клітини можуть вільно обмінюватися малими молекулами (неорганічними іонами, цукрами, амінокислотами, вітамінами). Цей контакт здійснюється за допомогою особливих часточок – конексон, які пронизують сусідні плазмолеми та забезпечують хімічний зв'язок цитоплазм сусідніх клітин. Щілинними контактами зв'язані, зокрема, м'язові клітини міокарда, овоцити та фолікулярні клітини яєчника.

Синапс – спеціалізований контакт між нервовими клітинами, який забезпечує однобічну передачу інформації від клітини до клітини за допомогою медіатора.

Отже, розрізняють наступні види міжклітинних контактів: ***адгезивні***

(зв’язуючі), ***ізолюючі*** та ***комунікаційні***. До адгезивних контактів належать: простий адгезивний контакт, контакт за типом замка та десмосомний контакт. До групи ізолюючих контактів належить щільний замикаючий контакт. Щілинний контакт (нексус) та синаптичний контакт (синапс) належать до комунікаційних міжклітинних контактів.

2.2. Цитологія. Цитоплазма: органели загального та спеціального призначення. Включення.

Цитоплазма – матеріал, який оточує ядро та відмежований клітинною оболонкою від оточуючого середовища. Цитоплазма є метаболічним, робочим апаратом клітини. У ній відбуваються основні метаболічні процеси. Вона включає в себе гіалоплазму, органели та включення.

Гіалоплазма (цитоплазматичний матрикс) – внутрішнє середовище клітини, де відбуваються реакції проміжного обміну. Це рідка частина цитоплазми, в якій містяться органели і включення, на неї приходиться до 55% від загального об'єму цитоплазми. Вона являє собою складну прозору колоїдну систему, яка містить цитозоль (вода з розчиненими у ній неорганічними та органічними речовинами) і цитоматрикс (трабекулярну сітку волокон білкової природи). Мікрофібрилярна сітка гіалоплазми утворює зв'язок з опорно-руховою системою клітини (мікротрубочки, мікрофіламенти) і разом з нею бере участь в переміщенні і функціонуванні внутрішньоклітинних структур. Гіалоплазма – це організована, впорядкована багатокомпонентна система, яка здатна до формування складних структур. Ця система здатна переходити із золю (рідкого стану) в гель (в'язкий стан). У гіалоплазмі знаходяться всі компоненти, необхідні для утворення мембран, мікрофіламентів, мікротубул, гранул. До складу гіалоплазми входять структурні і ферментні білки, різні метаболіти, іони, АТФ. У ній є ферменти, які беруть участь у синтезі амінокислот, нуклеотидів, жирних кислот, біосинтезу цукрів. В гіалоплазмі відбуваються процеси гліколізу, модифікація ферментів, починається ряд біосинтетичних процесів, які продовжуються у внутрішньоклітинних системах.

Органели – це постійні та обов'язкові структури клітини, які мають характерну будову, і виконують певну функцію в клітині. Органели, які видимі під світловим мікроскопом, називають мікроскопічними; органели, які можна побачити лише за допомогою електронного мікроскопа, називають субмікроскопічними.

Органели поділяють на два типи: загального та спеціального призначення (рис 1). До органел загального призначення належать: ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми, мітохондрії, рибосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти, клітинний центр.

Рис. 1. Схема загального плану будови клітини.

1 – клітинний центр; 2 – рибосома; 3 – мікротрубочка; 4 – ендоплазматична сітка; 5 – мітохондрія; 6 – лізосома; 7 – мікрофіламенти; 8 – комплекс Гольджі.

Ці органели є у всіх видах клітин. Органели спеціального призначення є лише в деяких клітинах, вони забезпечують виконання ними спеціалізованих функцій. До них належать: тонофібрили, міофібрили, нейрофібрили, джгутики, війки, мікроворсинки, щіточкова облямівка та базальна посмугованість. Органели спеціального призначення поділяються на фібрилярні (тонофібрили, міофібрили, нейрофібрили) та клітинної поверхні (джгутики, війки, мікроворсинки, щіточкова облямівка та базальна посмугованість).

За наявністю у складі органел загального призначення біологічних мембран, їх поділяють на мембранні та немембранні. До мембранних органел належать: мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми. Немембранними органелами є рибосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти, клітинний центр. Мембранні органели, в свою чергу, поділяються на одномембранні і двомембранні. Всі мембранні органели є одномембранні, тільки мітохондрія двомембранна.

Органели загального призначення можна віднести (відповідно до виконання ними функцій) до наступних апаратів клітини: синтетичного, енергетичного, внутрішньоклітинного травлення, цитоскелета. До синтетичного апарату клітини належать органели, що беруть участь у синтезі різноманітних речовин, які в подальшому можуть використовуватися самою клітиною або виділятися нею у позаклітинний простір. Це такі органели, як рибосоми, ендоплазматична сітка і комплекс Гольджі. Енергетичним апаратом клітини є мітохондрії, основна функція яких полягає в утворенні необхідної для життєдіяльності клітини енергії. Апарат внутрішньоклітинного травлення представлений системою особливих органел – мембранних пухирців з вмістом ферментів – лізосом та пероксисом, які забезпечують катаболічні процеси в цитоплазмі клітини. Функція апарату внутрішньоклітинного травлення полягає у регулюванні розщеплення макромолекул позаклітинного та внутрішньоклітинного походження. Цитоскелет являє собою складну систему мікротрубочок, мікрофіламентів і проміжних філаментів, основні функції якого полягають у підтриманні та зміні форми клітини, транспорті речовин у клітину і з неї, утворенні міжклітинних контактів.

Ендоплазматична сітка – субмікроскопічна мембранна органела загального призначення. Вона має вигляд замкненої порожнистої системи у вигляді сукупності канальців, сплющених цистерн і пухирців, утворених суцільною безперервною мембраною (перетинкою) та заповнена матриксом. Елементи ендоплазматичної сітки зв’язуються між собою і утворюють у гіалоплазмі трьохвимірну мембранну сітку.

Мембрана ендоплазматичної сітки безпосередньо контактує з плазмолемою клітини і з зовнішньою мембраною ядра, яка дає її початок. Розрізняють гранулярну ендоплазматичну сітку, до зовнішньої поверхні мембран якої прикріплені рибосоми, та гладку ендоплазматичну сітку, позбавлену рибосом (рис. 2).

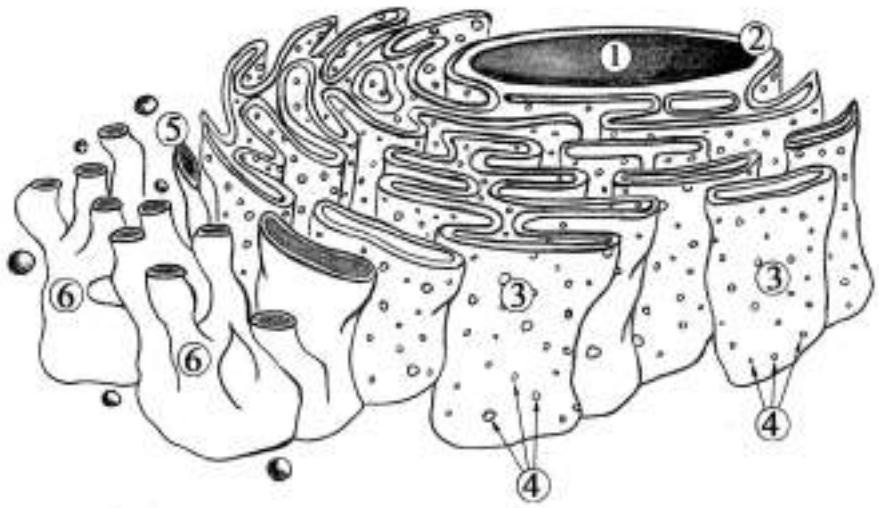

Рис. 2. Схема будови ендоплазматичної сітки.
1 – ядро; 2 – зовнішня ядерна мембрана; 3 – цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки; 4 – рибосоми зв'язані з мембранами цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки; 5 – перехідна ендоплазматична сітка; 6 – цистерни гладкої ендоплазматичної сітки.

Ділянка, де гранулярна ендоплазматична сітка переходить в гладку ендоплазматичну сітку називається перехідною ендоплазматичною сіткою (транзиторною). Однією із основних функцій ендоплазматичної сітки є синтез речовин.

Гранулярна ендоплазматична сітка (рис. 3) синтезує білки як для потреб самої клітини (мембранні білки, білки-ферменти), так і для виведення у зовнішнє середовище (екзоцитоза).

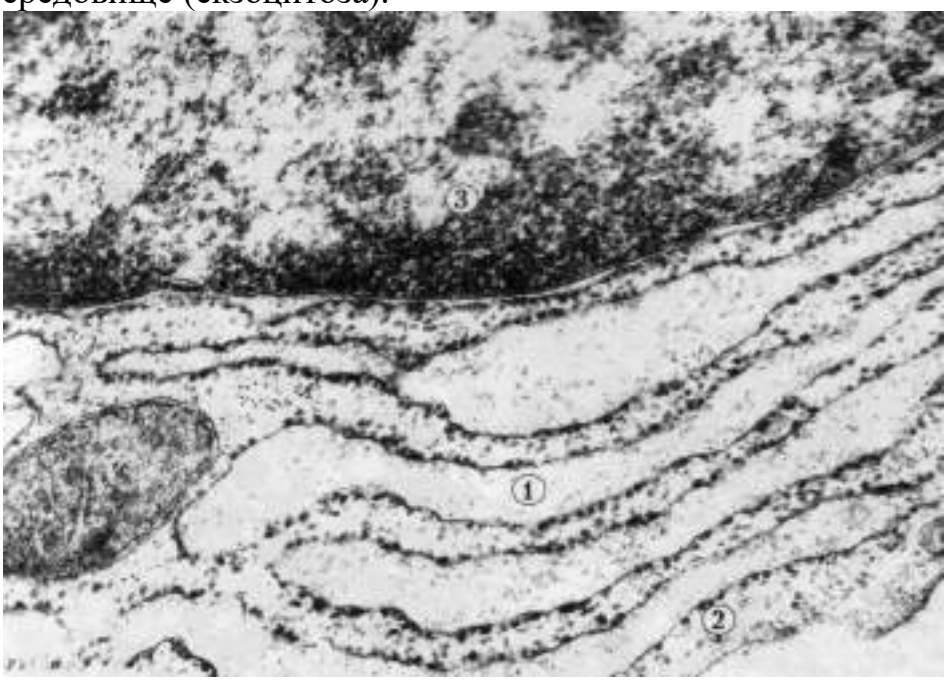

Рис. 3.Гранулярна ендоплазматична сітка.
1 – канальці; 2 – рибосоми; 3 – фрагмент ядра х 71 000

Мембрани гранулярної ендоплазматичної сітки містять особливі інтегральні

рецепторні білки (рибофорини), які зв'язуються з рибосомами та забезпечують потовщення цистерн. У порожнині гранулярної ендоплазматичної сітки локалізується матеріал – матрикс помірної щільності (продукти синтезу). У гранулярній ендоплазматичній сітці відбувається глікозування, сульфаткування та фосфорилювання білка. Ширина і кількість канальців та цистерн сітки залежить від функціонального стану клітин. Найменша ширина канальців гранулярної ендоплазматичної сітки 20 нм, але може досягати до 1000 нм. Гранулярна ендоплазматична сітка присутня у всіх клітинах, особливо добре вона розвинута в клітинах, які спеціалізуються на синтезі білка, наприклад, в фібробластах (синтез колагену), плазмоцитах (синтез імуноглобулінів), епітеліальних залозистих клітинах підшлункової залози (виробляння травних ферментів). Для цих клітин характерна виражена базофілія цитоплазми. У сперматозоїдах гранулярна ендоплазматична сітка відсутня. Синтез білка в гранулярній ендоплазматичній сітці відбувається на рибосомах і полірибосомах, а її канальці та цистерни являються сховищем та транспортними магістралями для переміщення білка в комплекс Гольджі.

Гладка ендоплазматична сітка утворюється в результаті формування виростів гранулярної ендоплазматичної сітки, мембрани якої втратили рибосоми. Діаметр канальців і пухирців зазвичай 50-100 нм. Гладка ендоплазматична сітка бере участь у синтезі і розщепленні глікогену, метаболізмі ліпідів (зокрема, синтез стероїдних гормонів у клітинах надниркових залоз і сім'яниках), детоксикації ендогенних і екзогенних речовин (знешкодження гормонів, лікарських препаратів, канцерогенів у печінці), накопиченні іонів Ca^{2+} в цистернах гладкої ендоплазматичної сітки м'язових клітин.

Ендоплазматична сітка – єдина органела, в якій відбувається утворення нових мембранних структур клітини.

Комплекс Гольджі – мікроскопічна мембранна органела загального призначення. Він представлений трьома видами структур: цистернами, пухирцями та різних розмірів вакуоль (рис. 4, рис. 5).

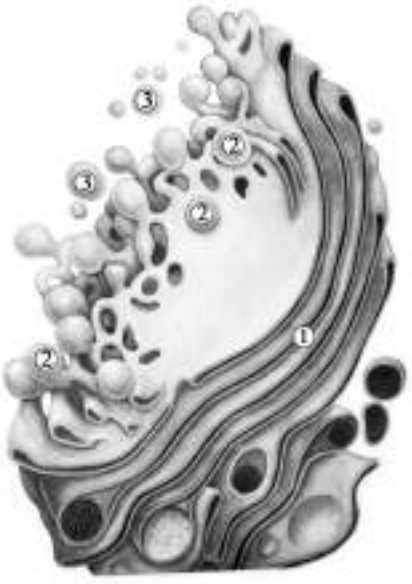

Рис. 4. Субмікроскопічна будова комплексу Гольджі.
1 – цистерни; 2 – пухирці; 3 – вакуолі.

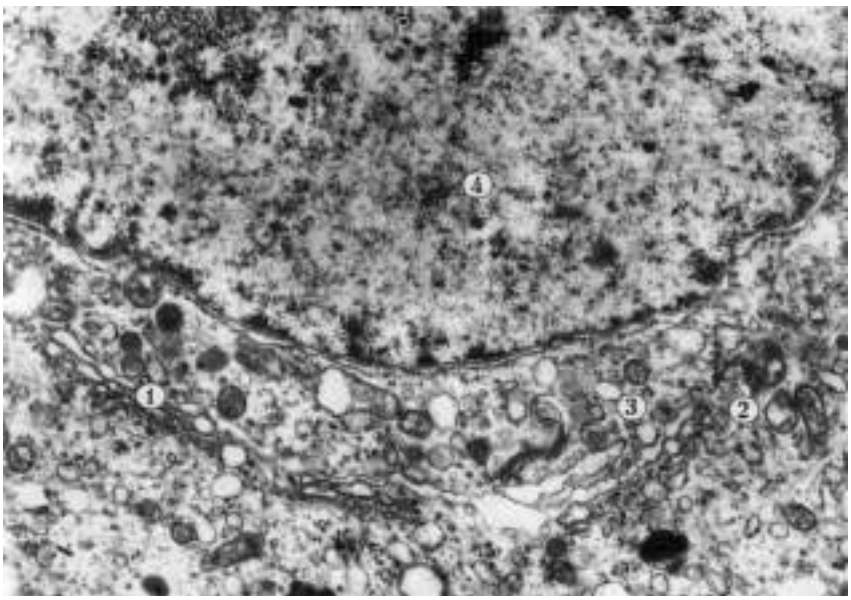

Рис. 5. Комплекс Гольджі.
1 – цистерни; 2 – пухирці; 3 – вакуолі; 4 – фрагмент ядра. х 24 000

Комплекс цих структур називається диктіосома. Таких структур у клітині може бути декілька, відокремлених одна від одної прошарками гіалоплазми. Цистерни мають вигляд вигнутих дисків діаметром 0,5-5мкм, сплющених у центральній частині (25 нм) та розширених на периферії – ампули (ширина непостійна). Вони утворюють стовпчик із 3-30 елементів, що розділені простором 15-30 нм. Цистерни мають дві поверхні: випуклу, яка обернена до ядра – формувальну (цис-поверхня) та увігнуту, яка обернена до плазмолеми – функціональну (транс-поверхня). Навколо цистерн у складі органели розташовані дрібні пухирці (40-80 нм), що утворюються шляхом відщеплення від цистерн та великі вакуолі (0,2-1 мкм), що відшнуровуються від цистерн на зрілій поверхні комплексу Гольджі і містять сформовані, готові до виведення з клітини секреторні продукти.

Комплекс Гольджі представляє собою поляризовану структуру, в якій виділяють дві поверхні: проксимальну – направлену до ядра, і дистальну – до поверхні клітини. У клітині окремі диктіосоми можуть бути зв’язані між собою системою дрібних незрілих пухирців проксимальної поверхні комплекса Гольджі та зрілих вакуоль в дистальній поверхні комплекса Гольджі, утворюючи трьохмірну сітку. Розташовується комплекс Гольджі в аполярних клітинах навколо ядра (рис. 6), а в секреторних – займає місце між ядром і апікальним полюсом.

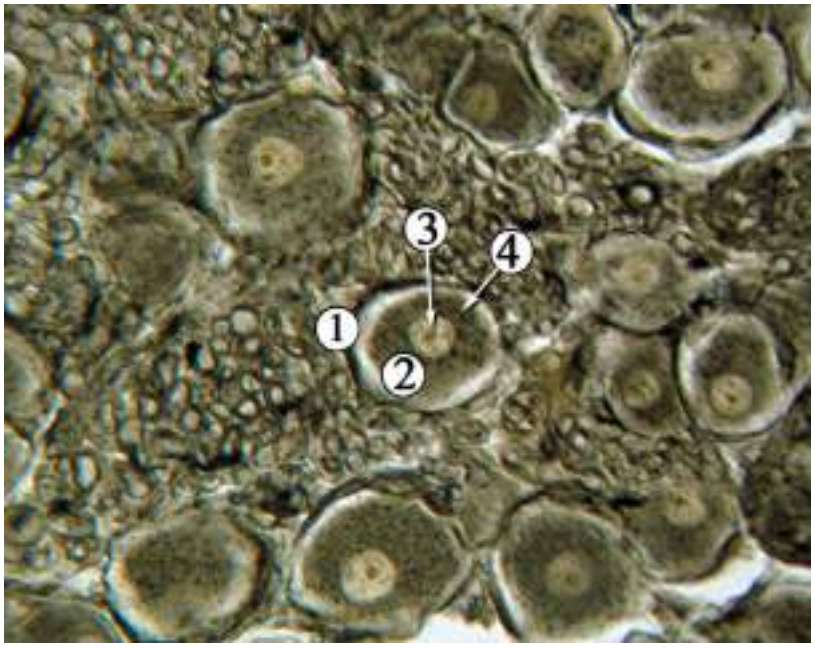

Рис. 6. Комплекс Гольджі в нервових клітинах спинномозкового вузла.
Забарвлення імпрегнація осмієм. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – клітинна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – комплекс Гольджі.

Комплекс Гольджі бере участь в нагромадженні продуктів, синтезованих у ендоплазматичній сітці; в ньому завершується процес формування продуктів синтетичної діяльності клітин, здійснюється їх кінцеве глікозування, упаковка, конденсація, сортування та виведення білкових секретів; формуються первинні лізосоми.

Мембрани (перетинки) комплекса Гольджі утворюються шляхом відщеплення дрібних пухирців від ендоплазматичної сітки. Ці пухирці прямують до проксимальної поверхні комплекса Гольджі і зливаються з його мембранами. Речовини у комплексі Гольджі переходять від цистерн цис-поверхні до цистерн транс-поверхні за допомогою дрібних пухирців, де відбувається їх остаточне дозрівання та сортування. На внутрішній поверхні мембран цистерн розміщуються білки рецептори, які поділяють білки на дві групи: секеторні та білки-лізосом. Таким чином, від транс-поверхні диктіосоми відщеплюється два типи вакуоль: вакуолі з гідролазою – первинні лізосоми, та вакуолі, які містять секреторні білки призначені для екзоцитозу.

Лізосоми – субмікроскопічні мембранні органели загального призначення. Основна функція лізосом – розщеплення біополімерів різного хімічного складу (так зване клітинне травлення). Вони мають вигляд пухирців діаметром 0,2-0,5 мкм відмежованих від гіалоплазми лізосомальною мембраною (перетинкою), заповнених гідролітичними ферментами (протеази, нуклеази, ліпази, їх понад 60) (рис. 7), які необхідні для внутрішньоклітинного ферментативного розщеплення як екзогенних речовин (які потрапили до клітини внаслідок ендоцитозу), так і ендогенних – видаленні органел під час нормального оновлення або у відповідь на патологічні зміни. Маркерним ферментом лізосом є кисла фосфатаза.

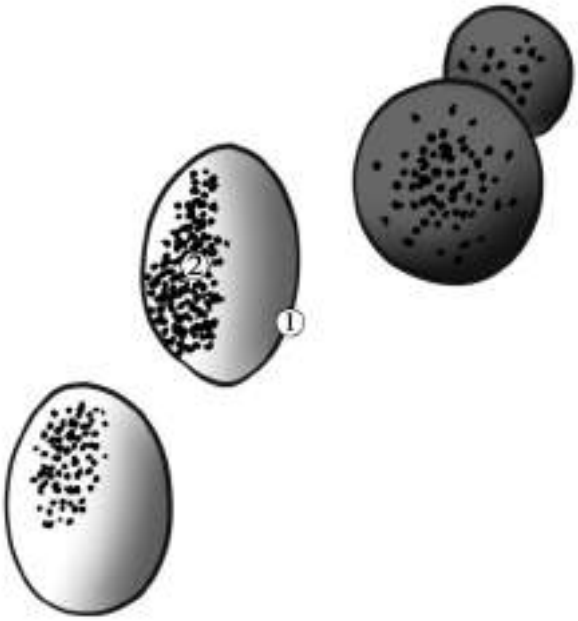

Рис. 7. Схема будови лізосом.
1 – лізосомальна мембрана; 2 – гідролітичні ферменти.

Серед лізосом виділяють три основних типи: первинні лізосоми, вторинні лізосоми (фаголізосоми) та залишкові тільця (рис. 8).

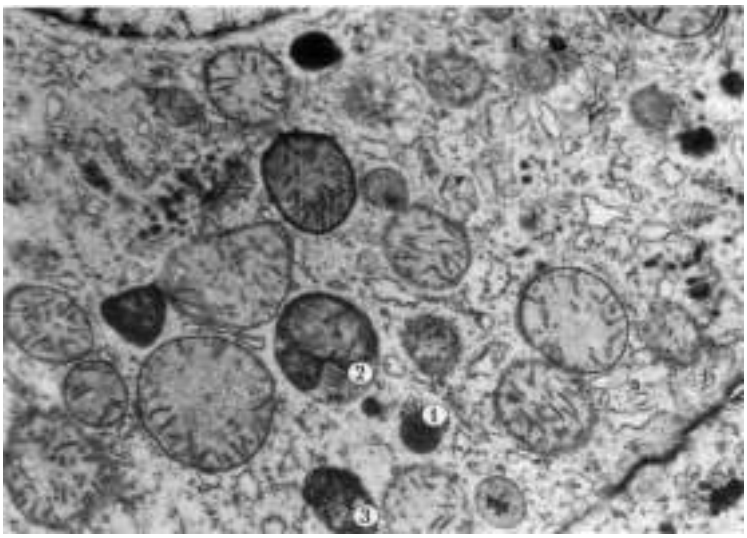

Рис. 8. Лізосоми.
1 – первинна лізосома; 2 – вторинна лізосома; 3 – залишкове тільце. х 27 000

Первинні лізосоми – це маленькі, округлі, оточені мембраною тільця, що містять ферменти в неактивному стані. Вони є резервом гідролітичних ферментів, які ще не взяли участі в перетравленні. Вторинні лізосоми (фаголізосоми) утворюються в результаті злиття первинної лізосоми з фагоцитованими або піноцитованими вакуолями. При цьому гідролітичні ферменти первинної лізосоми отримують доступ до субстрата, який вони починають розщеплювати.

У вторинній лізосомі речовини розщеплюються до мономерів, які транспортуються через мембрану лізосоми в гіалоплазму, де вони включаються в різні обмінні процеси. Однак розщеплення, перетравлення біогенних

макромолекул у лізосомах може відбуватися не до кінця, у результаті чого виникають залишкові тільця (телолізосоми), заповнені рештками неперетравленого матеріалу; вони здатні зливатися й утворювати великі конгломерати. Прикладом залишкових тілець в організмі людини є ліпофусцинові гранули (пігмент старіння), які з'являються з віком у клітинах мозку, печінки, м'язових волокнах.

Недостатність того чи іншого лізосомального ферменту призводить до нагромадження у клітинах аномальних біополімерів, що зумовлює розвиток так званих лізосомальних хвороб накопичення (тезауристомозів).

Лізосоми можуть брати участь у перетравленні поглинутих клітиною частинок – (гетерофаголізосоми), так і в розщепленні власних макромолекулярних комплексів клітини – (аутофаголізосоми). Вони виконують функцію видалення уражених компонентів самої клітини. Органела, яка призначена для видалення, оточується мембраною, і з утвореною аутофагічною вакуолею зливається первинна лізосома. Значно збільшується кількість аутофаголізосом при пошкодженнях клітини: в цьому випадку автофагоцитозу можуть підлягати цілі зони в клітині.

Пероксисоми – субмікроскопічні мембранні органели загального призначення – за будовою нагадують лізосоми, але не містять гідролітичних ферментів. Мають вигляд мембранного пухирця діаметром 0,2-1,5 мкм, заповненого пероксисомним матриксом, у якому локалізована щільна серцевина (кристалоїд), утворена фібрилами і трубочками (рис. 9, рис. 10).

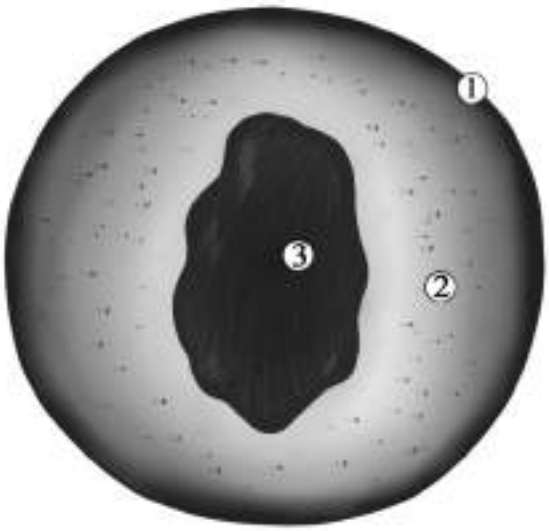

Рис. 9. Схема субмікроскопічної будови пероксисоми.
1 – пероксисомна мембрана; 2 – пероксисомний матрикс; 3 – щільна серцевина (кристалоїд).

Рис. 10. Пероксисома.
1 – пероксисомна мембрана; 2 – пероксисомний матрикс; 3 – щільна серцевина (кристалоїд). х 47 000

Пероксисомний матрикс містить до 15 ферментів, склад яких може змінюватися, основні з них – пероксидаза і каталаза (40%). Каталаза пероксисом відіграє захисну роль, руйнує пероксид водню, що є токсичним для клітин, який утворюється в результаті окислення амінокислот, вуглеводів та інших сполук. Пероксисомам належить вирішальна роль у процесах внутрішньоклітинної детоксикації (позбавлення її від дії токсичних продуктів обміну речовин). Вони розщеплюють етиловий спирт (у клітинах печінки розщеплюється до 50% поглинутого етилового спирту), сечову кислоту, регулюють обмін ліпідів. Оновлення пероксисом відбувається кожних 5-6 днів.

Мітохондрії – мікроскопічні мембранні органели загального призначення. Основна функція мітохондрій – утворення необхідної для життєдіяльності клітини енергії та нагромадження її у складі молекул аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ). Крім того, мітохондрії беруть участь у регуляції обміну води, депонуванні іонів кальцію, продукції попередників стероїдних гормонів, окисленні жирних кислот і синтезі нуклеїнових кислот. У світловому мікроскопі вони мають вигляд коротких паличок і ниточок товщиною 0,5 мкм, довжиною 1-10 мкм. В багатьох випадках мітохондрії можуть мати гігантські розміри і представляти собою розгалужену сітку – мітохондріальний ретикулум (у м'язових волокнах, клітинах проксимального відділу нефрона). Кількість мітохондрій у клітинах різних типів буває різною та залежить від енергетичних потреб клітини. Так, у гепатоцитах налічується до 500 дрібних мітохондрій, тоді як у малих лімфоцитах крові їх всього декілька. Вони можуть бути розсіяні по всій цитоплазмі клітини або зосереджені в ділянках, де виникає найбільша потреба в АТФ. Часто мітохондрії розміщені рівномірно по цитоплазмі, хоча у посмугованих м'язах вони розташовані уздовж міофібрил, у хвості сперматозоїда – біля його основи, у звивистих канальцях нирки – в складках плазмолеми на базальному полюсі клітин.

На ультрамікроскопічному рівні оболонка мітохондрії складається із

зовнішньої та внутрішньої мембран (перетинок) товщиною 7 нм, між якими знаходиться міжмембранний простір (міжперетинковий простір) (товщиною 10-20 нм), в якому знаходиться невелика кількість ферментів (рис. 11, рис. 12).

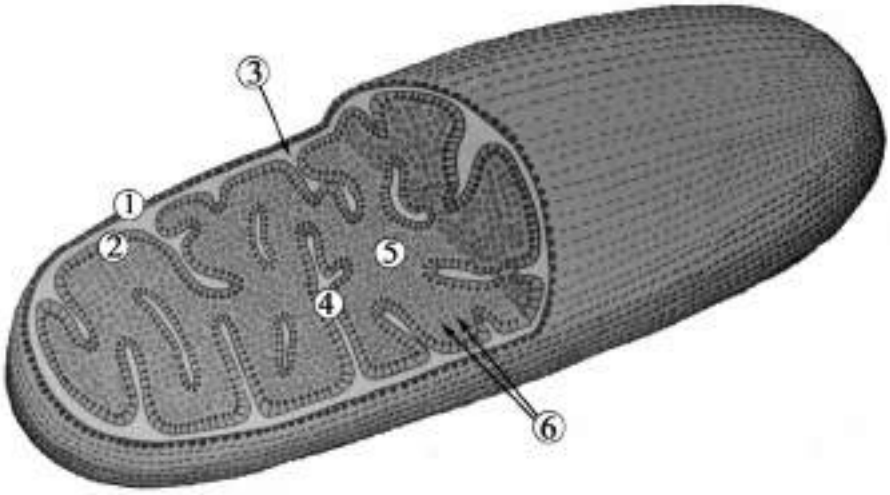

Рис. 11. Схема ультрамікроскопічної будови мітохондрії.
1 – зовнішня мембрана; 2 – внутрішня мембрана; 3 – міжмембранний простір; 4 – кристи; 5 – мітохондріальний матрикс; 6 – мітохондріальні рибосоми.

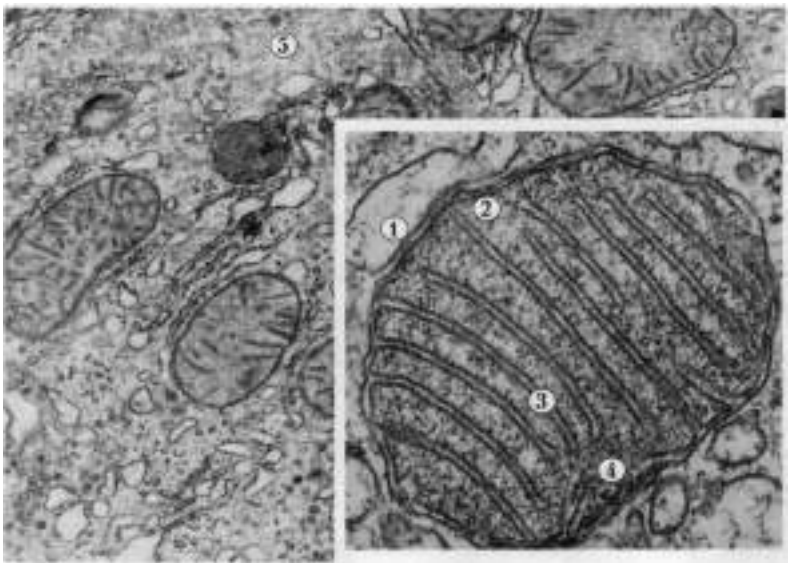

Рис. 12. Мітохондрія.
1 – зовнішня мембрана; 2 – внутрішня мембрана; 3 – кристи; 4 – мітохондріальний матрикс; 5 – гіалоплазма. А – х 27 000; Б – х 120 000

Зовнішня мітохондріальна мембрана відмежовує їх від гіалоплазми, замкнута та має рівні контури, схожа з плазмолемою і володіє високою проникливістю; містить велику кількість транспортних білків і рецепторів.

Площа внутрішньої мітохондріальної мемрани збільшена за рахунок утворених нею крист (мітохондріальних гребенів), які мають форму пластинок, а іноді – трубочок. Кількість крист у мітохондріях пов’язана з енергетичними потребами клітини, зокрема, у м’язових клітинах мітохондрії містять велику кількість крист. На кристах знаходяться мітохондріальні рибосоми, білки-ферменти, грибоподібні частинки (оксисоми), на головці яких відбувається синтез АТФ шляхом окислюваного фосфорилювання адинозиндифосфату (АДФ).

Простір мітохондрії, обмежений внутрішньою мембраною, заповнений електоронно-щільною речовиною – мітохондріальним матриксом, в якому є ферменти циклу Кребса, ферменти, каталізуючі окислення жирних кислот, ферменти синтезу мітохондріальних рибосом, ферменти, які беруть участь у синтезі рибонуклеопротеїнової кислоти (РНК) і дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК). В матриксі мітохондрій локалізуються молекули власної ДНК у вигляді ниток товщиною 2-3 нм та мітохондріальні рибосоми у вигляді гранул діаметром 15-20 нм. Молекула ДНК мітохондрій не зв'язана з гістоновими білками, чим вона схожа на молекулу ДНК бактерій: має вигляд кільця (кільцева нитка). Мітохондріальні рибосоми синтезують мітохондріальний білок, який не кодується ядром. Малі розміри молекул мітохондріальних ДНК не можуть визначити синтез усіх білків мітохондрій, більша частина їх знаходиться під генетичним контролем ядра клітини і синтезується в цитоплазмі, тому автономію мітохондрії можна вважати відносною.

Мітохондрії належать до органел, здатних до розмноження шляхом брунькування. Їх оновлення відбувається протягом всього клітинного циклу. Наприклад, у клітинах печінки вони замінюються новими через 10 днів.

Рибосома – субмікроскопічна немембранна органела загального призначення, функція якої полягає у синтезі білка, шляхом з'єднання амінокислот в поліпептидний ланцюг. Діаметр функціонуючої рибосоми – близько 20 нм. Кожна рибосома складається із двох субодиниць – великої та малої (рис. 13).

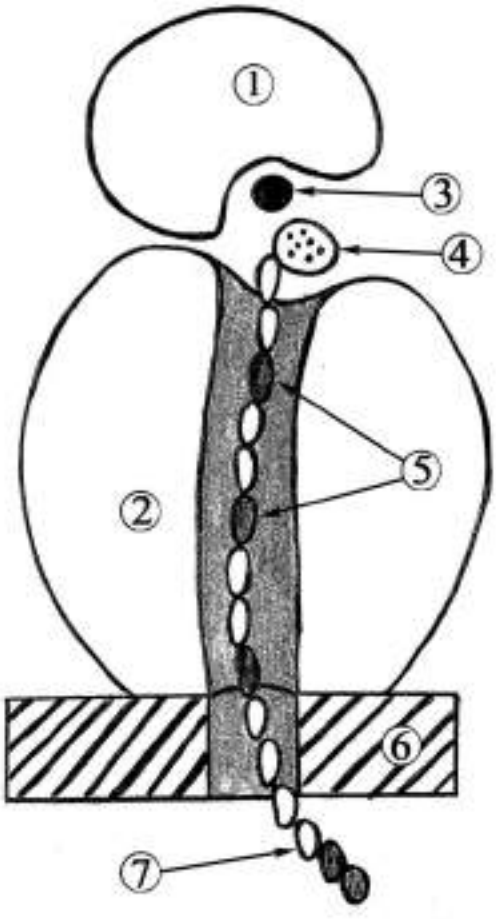

Рис. 13. Схема будови рибосоми.

1 – мала субодиниця; 2 – велика субодиниця; 3 – і-РНК; 4 – т-РНК; 5 –

амінокислота; 6 – мембрана гранулярної ендоплазматичної сітки; 7 – поліпептидний ланцюг.

Їх сполучення утворює структуру, яка за формою нагадує гриб. Мала субодиниця рибосоми зв'язується з інформаційною РНК (і-РНК), а велика субодиниця каталізує утворення поліпептидних ланцюгів. За формою мала субодиниця нагадує шапочку гриба, велика – ніжку гриба. Субодиниці рибосом утворені рибосомальною РНК (р-РНК) і білком у співвідношенні 1:1.

Компоненти рибосом утворюються в різних ділянках клітини: р-РНК синтезується у ядерці; рибосомальні білки в цитоплазмі. Останні транспортуються в ядро і зв'язуються з р-РНК, потім готові субодиниці через ядерні пори прямують з ядра в цитоплазму, де з'єднуються між собою і беруть участь у синтезі білка. При дії пошкоджуючих факторів спостерігається розпад рибосоми на дві субодиниці, при цьому органела втрачає свою активність.

Зазвичай, білок синтезується не на одній, а одночасно на групі рибосом – полірибосомі (полісомі), що зв'язані молекулою і-РНК (рис. 14). Рибосоми та полірибосоми можуть бути вільними в цитоплазмі та продукувати білки для потреб самої клітини або фіксованими на мембранах ендоплазматичної сітки та синтезувати білки, що виводяться з клітини.

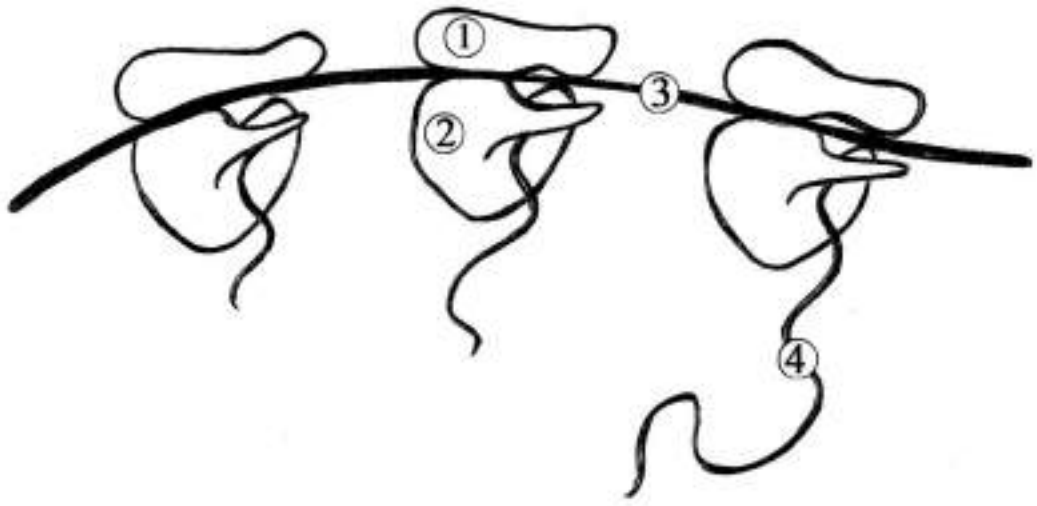

Рис. 14. Схема будови полірибосоми.
1 – мала субодиниця; 2 – велика субодиниця; 3 – молекула і-РНК; 4 – поліпептидний ланцюг.

Кількість рибосом залежить від метаболічної активності клітини. Особливо багато полірибосом є в клітинах, які швидко діляться, та в таких, що продукують велику кількість білків на експорт. Кількість рибосом у таких клітинах може досягти 50 тисяч, що становить близько 25% маси всієї клітини (наприклад, у гепатоцитах).

Мікротрубочки – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення (рис. 15). У клітинах мікротрубочки беруть участь у формуванні тимчасових (цитоскелет інтерфазних клітин, веретено поділу) або постійних (центріолі, війки, джгутики) структур.

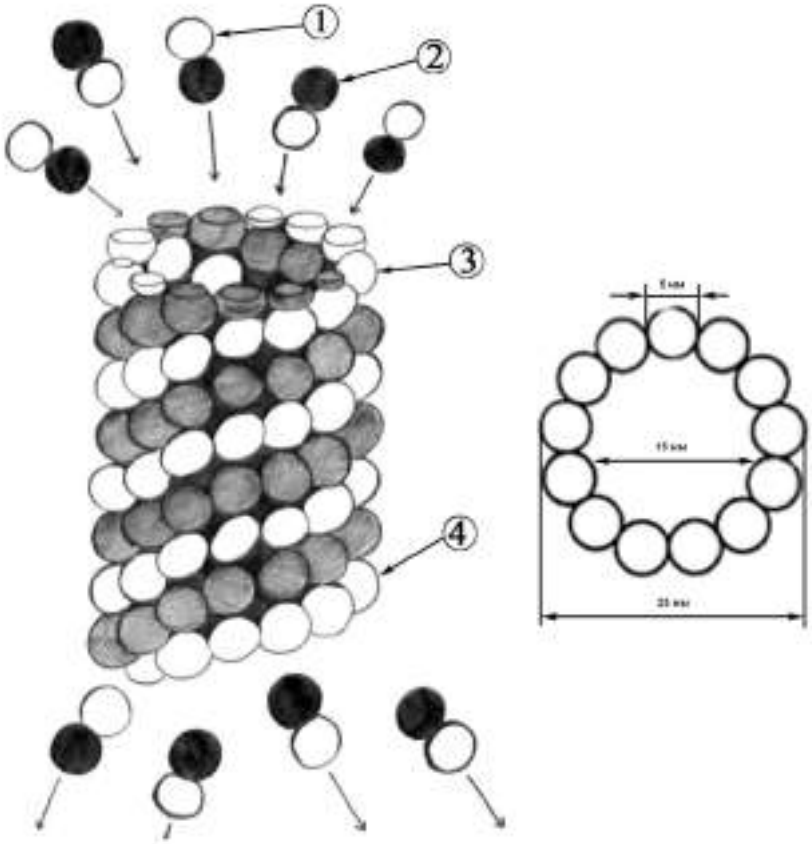

Рис. 15. Схема будови мікротрубочки.
1 – альфа-тубулін; 2 – бета-тубулін; 3 – плюс-кінець; 4 – мінус-кінець.

У цитоплазмі органели можуть знаходитись у вигляді окремих елементів, що розкидані по всій цитоплазмі, пучками або частково зливаються одна з одною, формують дуплети або триплети. За допомогою мікротрубочок підтримується форма та полярність клітини. Вони мають вигляд порожнистих циліндрів, які мають форму трубочок. Їх зовнішній діаметр біля 25 нм, внутрішній просвіт шириною 15 нм, а товщина стінки – 5 нм. Стінка мікротрубочки побудована із полімеризованих щільно розташованих молекул білка тубуліна діаметром 5 нм, який складається з двох субодиниць – альфа- і бета-тубуліна. При полімеризації альфа-субодиниця одного з'єднується з бета-субодиницею наступного. Так формуються окремі протофіламенти, які об'єднуються по 13 штук і в стінці мікротрубочки мають спіральний хід.

Кожна мікротрубочка має мінус-кінець (закріплений) і плюс-кінець (вільний), який бере участь у збільшенні їх довжини і деполімеризації. Структури, які забезпечують утворення мікротрубочок, називаються сателіти (супутник центріолі), вони локалізовані в базальних тільцях війки і клітинного центру. Часткова деполімеризація мікротрубочок призводить до їх вкорочення, повна – до розпаду на окремі молекули тубулінів. Мікротрубочки цитоскелета беруть участь в транспорті органел, секреторних пухирців і вакуоль (в аксонах нервових клітин).

Мікрофіламенти – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення, які виконують функцію скоротливого апарату клітини. Вони беруть участь у процесах ендо- та екзоцитозу, переміщенні клітин та її органел,

підтримуванні форми клітини та забезпеченні її змін. Мікрофіламенти являють собою тонкі білкові нитки діаметром 5-7 нм, побудовані з білків актину (тонкі філаменти), міозину (товсті філаменти), тропоміозину або альфа-актиніну. Вони розміщені в кортикальному шарі та цитоплазмі клітини поодиноко, у вигляді сітки або впорядкованими пучками. Їхня функція – скоротливо-рухова. Проміжні філаменти зустрічаються в тканинах різних тканин і розміщуються у вигляді трьохмірної сітки в різних ділянках цитоплазми, оточують ядро, входять до складу міжклітинних контактів. Проміжні філаменти утворені білковими молекулами у вигляді ниток, що переплітаються між собою, їх товщина 10 нм. Білок, з якого побудовані проміжні філаменти, є суто специфічною ознакою клітин того чи іншого типу. В епітелію до складу проміжних філаментів входить кератин. Пучки кератинових проміжних філаментів в епітеліальних клітинах утворюють тонофібрили, що підходять до десмосом. В склад проміжних філаментів клітин сполучної тканини входить білок – вімептин, м'язових клітин – десмін, нервової тканини – білок нейрофіламентів і гліальний фібрилярний білок. Проміжні філаменти в основному відповідають за збереження клітиною своєї форми. У складі спеціалізованих клітин вони можуть утворювати своєрідні пучки складнішої будови (тонофібрили епітеліальних клітин, міофібрили м'язів, нейрофібрили нервових клітин), що належать до органел спеціального призначення відповідних видів клітин.

Центросома (клітинний центр) – мікроскопічна немембранна органела загального призначення, яка забезпечує розходження хромосом при поділі клітини. Органела утворена *двома* центріолями (диплосома) – порожнистими циліндрами, що лежать під прямим кутом один до одного (рис. 16).

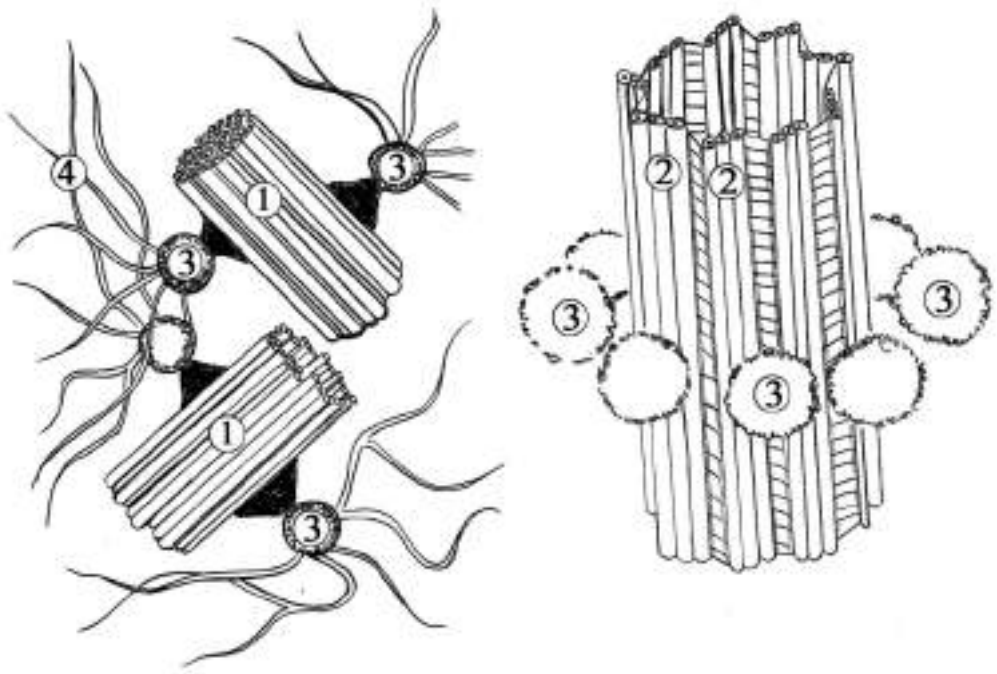

Рис. 16. Схема будови центросоми.
1 – центріолі; 2 – триплети мікротрубочок; 3 – супутники центріолі; 4 – мікротрубочки.

Стінка кожної центріолі складається з дев'яти триплетів мікротрубочок (А, В,

С), які зв’язані поперечними білковими мостиками (динеїновими ручками). У центральній частині центріолі мікротрубочки відсутні. Систему мікротрубочок центріолі можна описати формулою (9х3)+0. Кожний триплет центріолі зв’язаний зі сферичними тільцями – супутниками центріолі (сателітами), від яких відходять мікротрубочки у центросферу (матрикс центросоми). Вона оточує центріолі і являє собою позбавлену органел гіалоплазму, яку в радіальному напрямку пронизують фібрили та мікротрубочки.

Серед центріолей виділяють материнську і дочірню, кінець дочірньої центріолі направлений до поверхні материнської центріолі.

У клітині поза поділом виявляється одна пара центріолей, яка розміщена поблизу ядра. Перед поділом в S-періді інтерфази відбувається подвоєння центріолей. Під час мітозу пари центріолей розходяться до полюсів і беруть участь у формуванні веретена поділу. Основна функція центросом – стимулювання полімеризації молекул білка тубуліну, що зумовлюють ріст наявних та утворення нових мікротрубочок.

Війки та *джгутики* – мікротубулярні органели спеціального призначення, які беруть участь в процесах руху. Вони представляють собою вирости цитоплазми (рис. 17), основу яких складає каркас із мікротрубочок, що називається осьовою ниткою, або аксонемою. Довжина війки 2-10 мкм, а довжина джгутика 50-70 мкм, діаметр обох цих структур однаковий, складає 300 нм. Кількість війок на поверхні однієї війчастої клітини може досягати декількох сотень, хоча сперматозоїд людини має лише один джгутик.

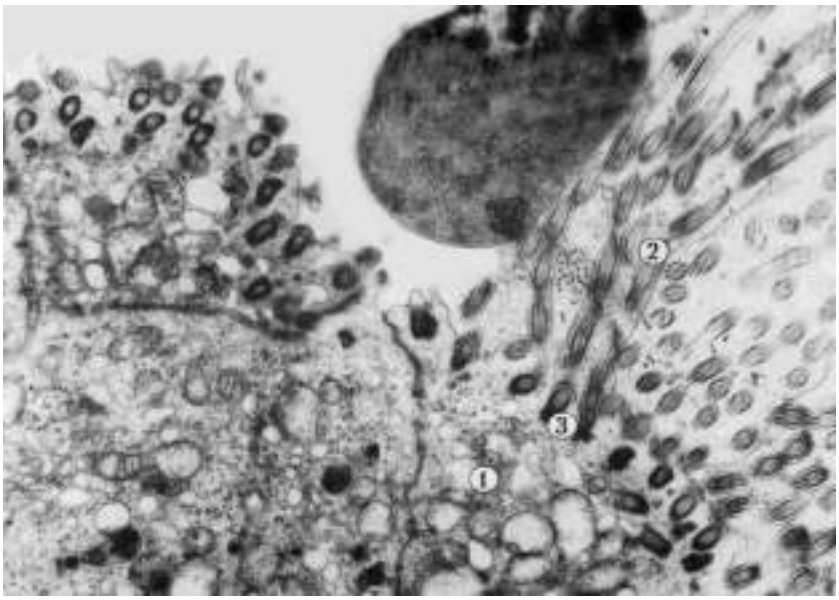

Рис. 17. Війки (апікальна поверхня війчастих клітин епітеліальної пластинки слизової оболонки носової порожнини).
1 – апікальний полюс клітини; 2 – війки; 3 – базальне тільце. х 23 000

Аксонема утворена 9-ма периферійними парами мікротрубочок і однією центрально розміщеною парою (рис. 18).

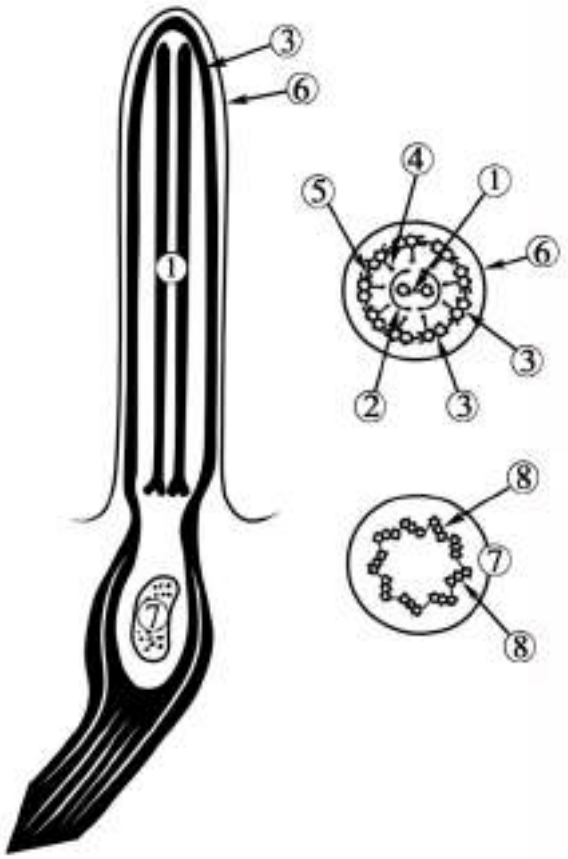

Рис. 18. Схема будови війки.
1 – центральна пара мікротрубочок; 2 – центральна оболонка; 3 – периферійні дуплети мікротрубочок; 4 – радіальні спиці; 5 – денеїнові ручки; 6 – плазмолема; 7 – базальне тільце; 8 – триплети мікротрубочок.

Систему мікротрубочок війки та джгутика можна описати формулою (9x2)+2. За рахунок часткового злипання мікротрубочок в дуплеті, одна з них – суцільна трубочка (А), утворена 13-ма субодиницями молекул білка тубуліна, а друга не суцільна трубочка (В), утворена 11-ма субодиницями молекул білка тубуліна. Центральна пара трубочок оточена центральною оболонкою, від якої до периферійних дуплетів розходяться радіальні спиці. Периферійні дуплети зв'язані між собою мостиками нексина, а від мікротрубочки А до мікротрубочки В сусіднього дуплета відходять «ручки» із білка динеїна, який має АТФ-азну активність, і якому належить вирішальна роль у механізмах реакції рухових функцій. Рух війок і джгутика зумовлений ковзанням сусідніх дуплетів в аксонемі, які опосередковуються рухом динеїнових ручок, в результаті чого виникає хвилеподібний рух аксонами.

В основі кожної війки або джгутика лежить базальне тільце, яке за будовою подібне до центріолі та складається з 9 триплетів мікротрубочок. Досить часто в основі війок лежить пара базальних тілець, які розміщуються під прямим кутом. На рівні апікального кінця базального тільця мікротрубочка С триплету закінчується, а дві мікротрубочки (А і В) з кожного триплету базального тільця продовжуються у відповідні мікротрубочки дуплетів аксонами.

Фіксовані клітини з війками на апікальній поверхні рухом цих війок можуть транспортувати повітря, рідину або окремі частинки (наприклад, війчасті клітини дихальних шляхів та маткових труб). Вільні клітини, що мають

війки та джгутики, можуть переміщуватися в просторі (наприклад, сперматозоїди).

Міроворсинки – пальцеподібні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і довжиною 1 мкм, утворені актиновими мікрофіламентами. Каркас кожної мікроворсинки утворений пучком мікрофіламентів (в кількості 30-40 штук) (рис 19).

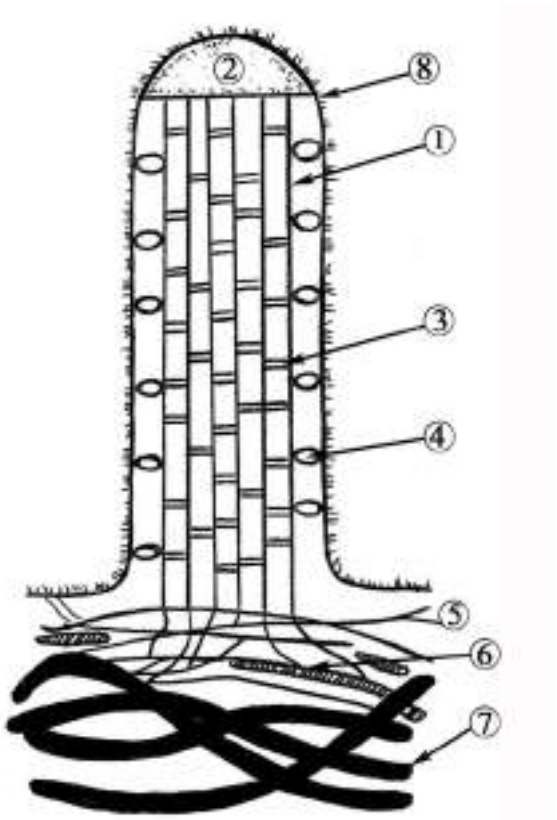

Рис. 19. Схема будови мікроворсинки апікальної поверхні клітини.
1 – актинові мікрофіламенти; 2 – аморфна речовина; 3 – фібрин і вілін; 4 – білкові мостики (молекули мініміозина); 5 – термінальна сітка актинових мікрофіламентів; 6 – міозиновові філаменти; 7 – проміжні філаменти; 8 – глікокалікс.

В апікальній частині мікроворсинки пучок закріплений в аморфну речовину. У основі мікроворсинки мікрофіламенти пучка вплітаються в термінальну сітку і взаємодіють з міозиновими філаментами, забезпечуючи тонус і конфігурацію мікроворсинки. Із середини пучок прикріплюється до плазмолеми мікроворсинки особливими білками мостиками (молекулами мініміозина). Жорсткість мікроворсинки зумовлена за рахунок того, що актинові мікрофіламенти в пучку зв'язуються поперечно розташованими білковими молекулами фібрину і віліну.

Мікроворсинки збільшують площу апікальної поверхні клітин. Вони максимально розвинуті і багаточисленні (до декількох тисяч) в епітеліоцитах, які приймають участь в процесах всмоктування (наприклад, в тонкій кишці або в канальцях проксимального відділу нефрона), де їх сукупність називається *щіточковою облямівкою (мікроворсинчаста облямівка)* (рис. 20).

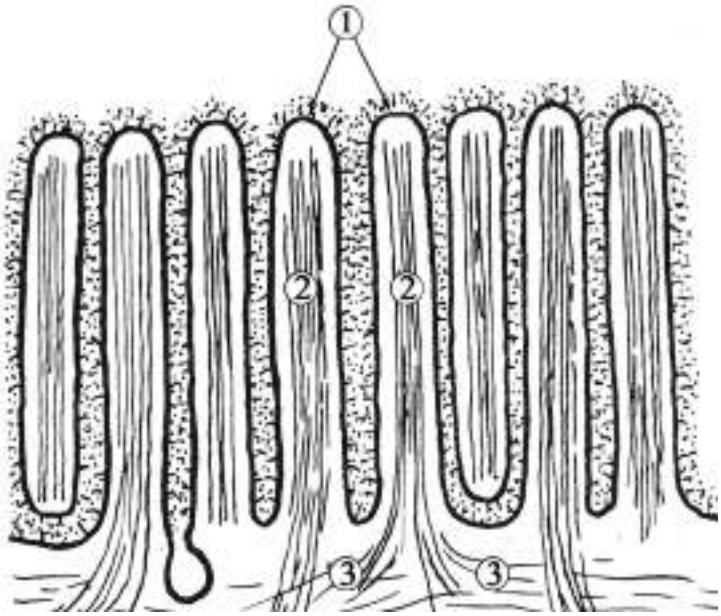

Рис. 20. Схема будови щіточкової облямівки облямівки апікальної поверхні клітини.
1 – мікроворсинки; 2 – актинові мікрофіламенти; 3 – термінальна сітка актинових мікрофіламентів.

Базальна посмугованість (основний лабіринт або базальний лабіринт). Базальна частина плазмолеми деяких епітеліальних клітин (наприклад, в канальцях нирки, вивідних протоках слинних залоз) може утворювати глибокі інвагінації (базальні відростки), які переплітаються між собою і з відростками інших клітин (рис. 21).

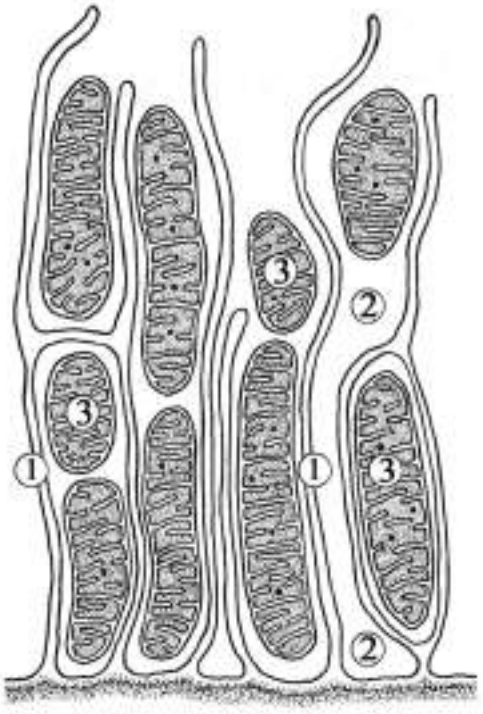

Рис. 21. Схема будови базального лабіринта.
1 – інвагінація плазмолеми; 2 – цитоплазма; 3 – мітохондрії.

Цитоплазма таких відростків містить велику кількість мітохондрій, які лежать

перпендикулярно до базальної мембрани та виробляють велику кількість енергії, що використовується іонними насосами в їх плазмолемі. Функція базальної посмугованості пов'язана зі зміною іонного складу рідини (сеча, слина) в просвіті канальців нирки та вивідних проток слинних залоз.

Тонофібрили – органели спеціального призначення епітеліальних клітин, побудовані з пучків тонофіламентів, які утворені білком кератином. Тонофібрили підтримують форму клітин та є складовими елементами міжклітинних контактів епітеліоцитів (рис. 22).

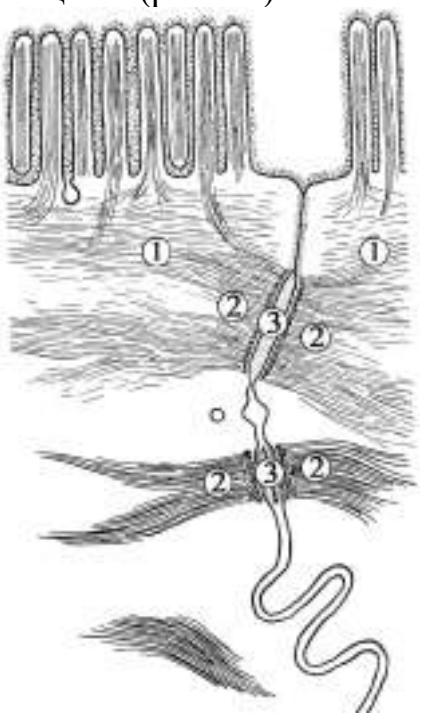

Рис. 22. Схема будови тонофібрил.
1 – цитоплазма епітеліоцитів; 2 – пучки тонофіламентів; 3 – міжклітинний контакт.

Міофібрили – органели спеціального призначення поперечнопосмугованої м'язової тканини (рис. 23).

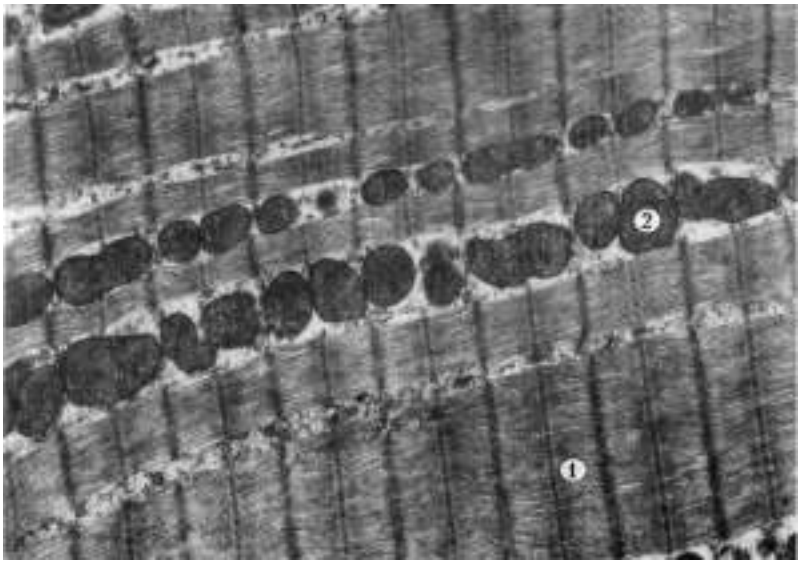

Рис. 23. Міофібрили в цитоплазмі м'язової клітини (кардіоміоцит).
1 – міофіламенти в складі міофібрил; 2 – мітохондрії. х 27 000

Основу їх складають актинові і міозинові філаменти, які своєю взаємодією забезпечують процес скорочення м’язів. Міофібрили розташовуються вздовж м’язового волокна, їх довжина збігається з довжиною м’язового волокна, товщина становить 1-2 мкм. Вони мають певну посмугованість (чергування світлих (І диск) і темних (А диск) смуг), що зумовлена особливістю їхньої структури та оптичними властивостями. Структурною одиницею міофібрили є саркомер, який побудований з тонких актинових мікрофіламентів (які побудовані з білка актину, тропоміозину і тропоніну) і товстих міозинових мікрофіламентів (побудованих з білка міозину) при взаємодії яких відбувається скорочення.

Нейрофібрили – органели спеціального призначення нервових клітин. Вони мають вигляд тонких ниток діаметром 0,3-0,5 мкм, утворюють щільну сітку в тілі нервової клітини і мають паралельну орієнтацію у складі відростків (рис. 24, рис. 25).

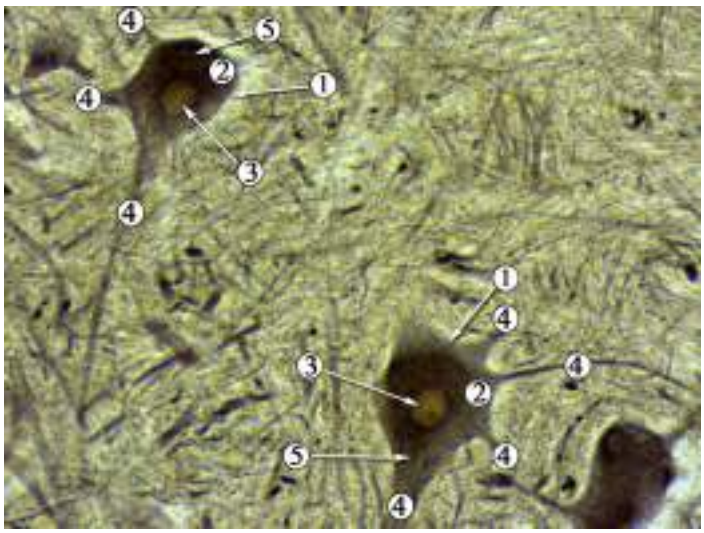

Рис. 24. Нейрофібрили в мультиполярних нейроцитах спинного мозку.
Забарвлення імпрегнацією срібла. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – нейроцит; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – відростки; 5 – нейрофібрили.

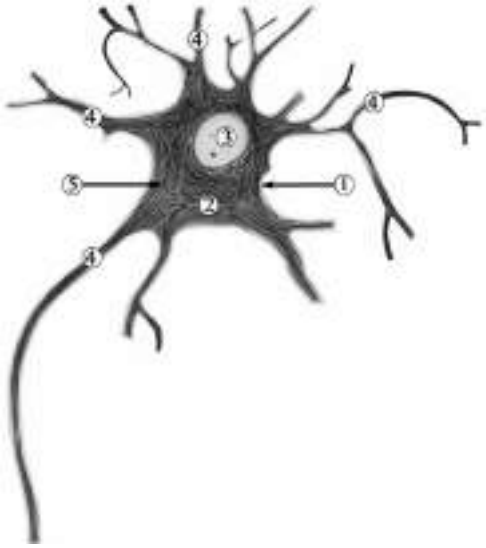

Рис. 25. Схема будови нейрофібрил в мультиполярних нейроцитах спинного мозку.
1 – нейроцит; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – відростки; 5 – нейрофібрили.

Нейрофібрили утворені пучками нейрофіламентів та нейротубулами. Вони беруть участь у підтриманні форми клітин, рості відростків і аксональному транспорті.

Включення – непостійні компоненти клітини, що є продуктом її життєдіяльності, виникають і зникають залежно від функціонального стану клітини. Вони можуть складатись із хімічних речовин різноманітної природи: ліпідів, вуглеводів, білків, вітамінів. Включення поділяють на обмінні та випадкові. Обмінні, в свою чергу, поділяються на трофічні, секреторні, екскреторні, пігментні, вітаміни та мікроелементи.

Трофічні включення можуть бути ліпідні (рис. 26), вуглеводні (рис. 27), білкові. Із вуглеводних трофічних включень найбільш розповсюдженими є гранули полісахариду глікогену в печінці. Ліпідні включення мають вигляд крапель, які можуть зливатися в жирових клітинах сполучної тканини. Білкові включення (віментин у яйцеклітинах) нагромаджуються у цитоплазмі у вигляді гранул.

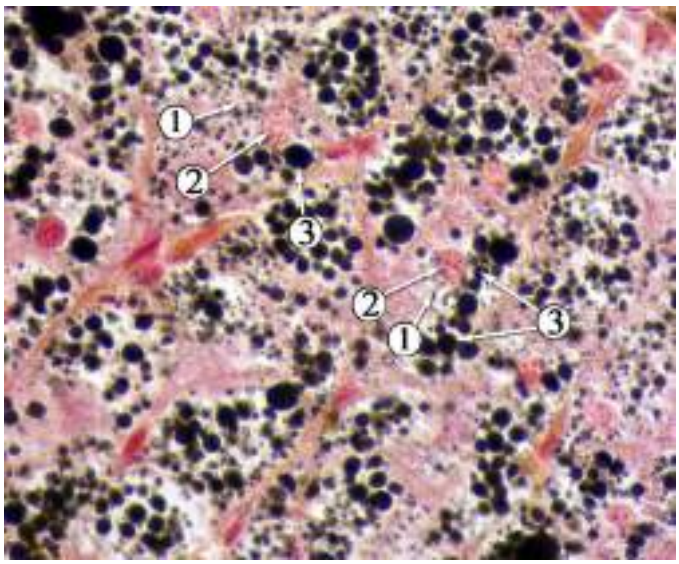

Рис. 26. Жирові включення в клітинах печінки.
Забарвлення осмієвою кислотою. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – цитоплазма; 2 – ядро; 3 – жирові включення.

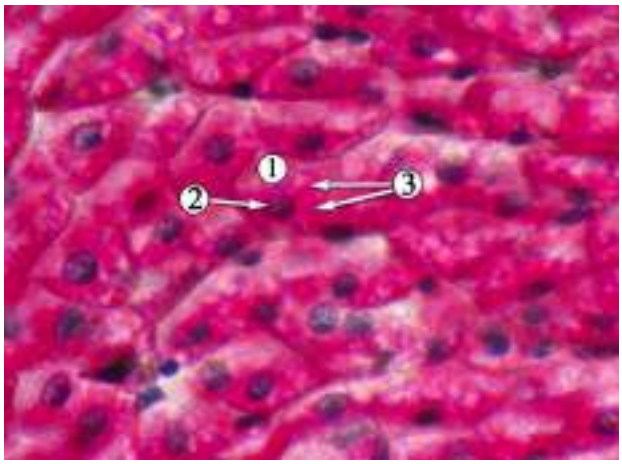

Рис. 27. Включення глікогену в клітинах печінки.
Забарвлення ШИК – реакція. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – цитоплазма; 2 – ядро; 3 – гранули глікогену.

Секреторні включення утворюються у клітинах в процесі синтетичної діяльності та мають вигляд пухирців, в яких збираються ферменти, наприклад, крапельки слини в клітинах слинних залоз, гранули зимогену в клітинах підшлункової залози (рис. 28).

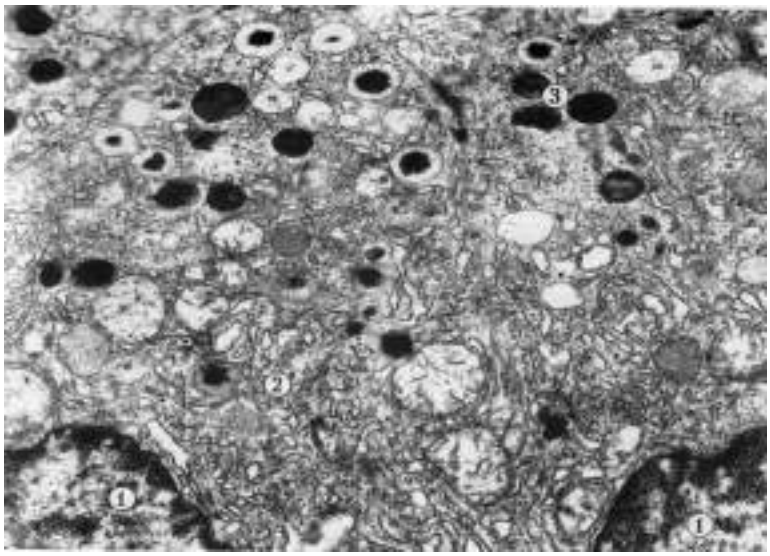

Рис. 28. Секреторні включення в панкреатоцитах (підшлункова залоза).
1 – ядро; 2 – цитоплазма; 3 – секреторні включення в апікальному полюсі клітини. х 25 000

Екскреторні включення містять непотрібні продукти метаболізму, які підлягають видаленню з клітини, наприклад, сечова кислота в клітинах нирки, або жовчні пігменти в гепатоцитах.

Пігментними включеннями є гемоглобін (червоний пігмент) в еритроцитах, меланін (чорний пігмент) – синтезується та нагромаджується в меланоцитах шкіри (рис. 29), ліпофусцин (жовто-коричневий пігмент старіння) – збирається у вигляді мембранних гранул у нервових клітинах.

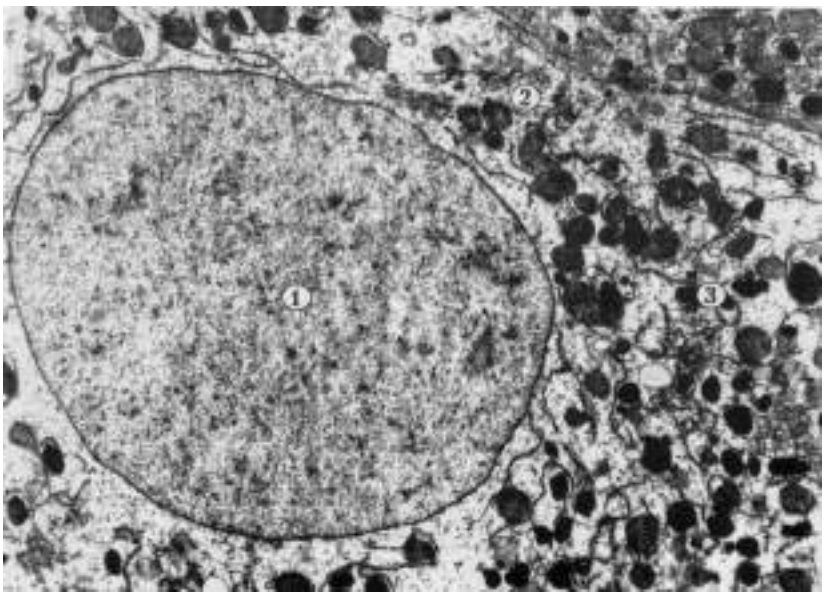

Рис. 29. Пігментні включення в меланоциті.
1 – ядро; 2 – цитоплазма; 3 – конгломерати пігменту х 14 000

Вітаміни, які синтезуються у організмі людини, наприклад: вітамін С у сітчастому шарі кори надниркових залоз, вітамін D у епідермісі шкіри, вітамін А у сітківці ока.

Мікроелементи входять до складу клітин та міжклітинної речовини. Особливо велика кількість мікроелементів (30) знаходиться в кістковій тканині.

Випадкові (неспецифічні) включення невластиві живій нормальній клітині. Вони поділяються на промислові, побутові, лікарські препарати.

Промисловими можуть бути включення вугілля, оксиду заліза, кремнію в клітинах шкіри та легень шахтарів, гірників.

Побутові – частинки туші при татуюванні, включення в клітинах легень курців.

Лікарські препарати – антибіотики в клітинах печінки.

2.3. Цитологія. Ядро. Репродукція клітин. Життєвий цикл клітини. Диференціювання. Старіння. Смерть клітин. Клітинний цикл. Мітоз.

Ядро – це обов'язковий найважливіший компонент клітини, який містить її генетичний апарат.

До функцій ядра відносяться:

- зберігання генетичної інформації (в молекулах ДНК);
- реалізація генетичної інформації, яка контролює здійснення різноманітних процесів у клітині – від синтетичних до запрограмованої загибелі (апоптозу);
- відтворення і передача генетичної інформації (під час поділу клітини).

Усі клітини людського організму містять ядро, крім еритроцитів, які втратили його в процесі свого розвитку. Найчастіше клітини містять одне ядро, хоча зустрічаються двоядерні клітини (20 % клітин печінки є двоядерними) та багатоядерні клітини (наприклад, остеокласти – клітини кісткової тканини).

Найчастіше ядро сферичної форми, але зустрічаються клітини з овальним, бобоподібним, паличкоподібним та сегментованим ядром. Форма ядра залежить від форми клітини, від розташування органел та кількості включень у цитоплазмі. Наприклад, гладкі міоцити веретеноподібної форми містять видовжене паличкоподібне ядро, форма ядра моноцита підковоподібна завдяки розташуванню в місці його заглибини клітинного центра, а ядро жирової клітини набуває сплющеної форми через вплив великої жирової краплі, яка займає майже всю клітину.

Розміри ядра залежать від типу клітин та їх функціонального стану: вони можуть зростати при посиленні функціональної активності клітини та зменшуватися при її пригніченні.

Розташовування ядра варіює в різних клітинах, найчастіше воно локалізується по центру (в клітинах округлої, кубічної, плоскої форм). Хоча, зустрічається його локалізація на базальному полюсі клітини (в клітинах призматичної форми) або на периферії (в адипоцитах білої жирової тканини).

Кожен тип клітини має своє постійне співвідношення між об'ємом ядра і цитоплазми. Ця величина називається індексом Гертвіга. Згідно значень цього індекса клітини поділяються на ядерні, в яких об'єм ядра переважає над об'ємом цитоплазми (великий індекс Гертвіга) та цитоплазматичні, в яких об'єм цитоплазми переважає над об'ємом ядра (малий індекс Гертвіга).

Ядро може бути в двох станах – мітотичному (під час поділу) та

інтерфазному (в період між поділами). Інтерфазні ядра – звичайні ядра функціональних клітин, що не діляться. Інтерфазне ядро називають також метаболічним, що підкреслює його функціональний стан.

У живій клітині інтерфазне ядро виглядає оптично порожнім, спостерігається лише ядерце. Структури ядра у вигляді зерняток, ниточок у живій клітині можна спостерігати лише під час дії на неї пошкоджуючих факторів, коли клітина переходить у стан на межі життя і смерті (паранекроз). 3 цього стану клітина може або загинути, або повернутися до нормальної життєдіяльності. Морфологічно розрізняють такі зміни ядра у разі загибелі клітини: каріопікноз (ущільнення), каріорексис (розпад) та каріолізис (розчинення).

У ядрі інтерфазної клітини виявляють каріолему (ядерну оболонку), каріоплазму (ядерний сік), хроматин та ядерце.

Каріолема (ядерна оболонка) на світлооптичному рівні практично не визначається; під електронним мікроскопом виявляється її структура, яка складається з двох ядерних мембран – зовнішньої та внутрішньої, розділених щілиноподібною порожниною шириною 15-40 нм (перинуклеарним простором) і які змикаються в ділянці ядерних пор. Зовнішня мембрана ядерної оболонки містить на поверхні невелику кількість рибосом і має зв'язок з канальцями гранулярної ендоплазматичної сітки. Зі сторони цитоплазми зовнішня ядерна мембрана оточена пухкою сіткою проміжних (віментинових) філаментів. Внутрішня ядерна мембрана гладка, її інтегральні білки пов'язані з ядерною пластинкою – ламіною – шаром товщиною 80-300 нм, який складається з переплетених проміжних філаментів (ламінів), які утворюють каріоскелет. Ламіна відіграє важливу роль у: 1) підтриманні форми ядра; 2) впорядкованій упаковці хроматину; 3) структурній організації порових комплексів; 4) формуванні каріолеми при поділі клітин. Ламіна пов'язана з хромосомним матеріалом ядра. Ядерна оболонка не є суцільною. Її характерними структурами є ядерні пори. Ядерні пори утворюються за рахунок злиття двох ядерних мембран з формуванням округлих наскрізних отворів діаметром 80-90 нм, які заповнені складно організованими глобулярними та фібрилярними структурами. Сукупність цих структур разом з мембранними отворами утворюють складно побудований поровий комплекс. Такий комплекс пори має октагональну симетрію. На межі округлого отвору в ядерній оболонці розташовані три ряди гранул по вісім штук у кожному ряді: один ряд лежить з боку ядра, другий – зі сторони цитоплазми, третій розташовується у центральній частині пори. Діаметр

гранул біля 25 нм. Від цих гранул до центру відходять фібрилярні білкові структури, які утворюють перегородку (діафрагму) товщиною біля 5 нм, в середині якої лежить центральна гранула. Розмір ядерних пор для кожного виду клітин є величиною сталою. Ядерні пори виконують регулюючу функцію між каріо- та цитоплазмою. В ядро з цитоплазми через них поступають синтезовані білки, в зворотньому напрямку переносяться молекули РНК та субодиниці рибосом.

Кількість пор на одиницю поверхні ядра може змінюватися залежно від функціонального стану клітини: чим він вищий, тим більша густина пор. В ядерних оболонках повністю зрілих сперматозоїдів пори не виявляються. В середньому ядерна оболонка в клітинах людини містить до 2000-4000 порових комплексів.

Ядерна оболонка виконує розмежувальну та бар'єрну функції, які полягають у відокремленні вмісту ядра від цитоплазми, обмеженні вільного доступу до ядра великих агрегатів біополімерів, регуляції транспорту макромолекул між ядром і цитоплазмою.

Каріоплазма (ядерний сік) - рідкий компонент ядра, що формує мікрооточення для ядерця та хроматину. Вона є аналогом гіалоплазми у цитоплазматичній частині клітини. Містить воду і ряд розчинених і зважених в ній речовин: РНК, глікопротеїни, іони, ферменти, метаболіти. Деякі автори розділяють поняття каріоплазми і ядерного матриксу; до останнього крім каріоплазми відносять також і каріоскелет, що складається з ламіни і фібрилярної мережі, що пронизує ядро.

Хроматин (від грецького «chroma» - колір, фарба) – дрібні зернятка і грудочки матеріалу, які виявляються в ядрі клітин і забарвлюються основними барвниками. Хроматин - це основна структура інтерфазного ядра, яка зумовлює специфічний для кожного типу клітин хроматиновий малюнок ядра. Хроматин складається з молекул ДНК і білку. Крім того, у хроматині виявлено невелику кількість РНК - продуктів процесу транскрипції. Співвідношення вказаних хімічних компонентів у хроматині ДНК: білок: РНК = 1: 1,3: 0,2. Хроматин відповідає хромосомам, які можна бачити лише під час мітозу, а в інтерфазному ядрі представлені довгими, перекрученими нитками і які не сприймаються як індивідуальні структури. Виразність спіралізації кожної з хромосом неоднакова по їх довжині. Розрізняють два типи хроматину: еухроматин та гетерохроматин.

Еухроматин (робочий, функціонально активний) відповідає сегментам хромосом, які деспіралізовані (неконденсовані) і відкриті для транскрипції. Ці

сегменти погано фарбуються і їх не видно у світловий мікроскоп.

Гетерохроматин (функціонально неактивний) відповідає конденсованим, щільно скрученим сегментам хромосом (що робить їх недоступними для транскрипції), які добре забарвлюються основними барвниками і в світловому мікроскопі мають вигляд гранул. Гетерохроматин поділяється на структурний та факультативний. Структурний гетерохроматин – це ділянки хромосом, що постійно конденсовані. Факультативний гетерохроматин за необхідності може деконденсуватись і переходити в еухроматин. Під час мітозу весь еухроматин конденсується і входить до складу хромосом.

В окремих випадках ціла хромосома в період інтерфази може залишатися у конденсованому (тобто гегерохроматинізованому) стані, мати вигляд грудочки гетерохроматину. Наприклад, одна з Х-хромосом у соматичних клітинах жіночого організму підлягає гетерохроматинізації на початкових стадіях ембріогенезу (під час дроблення) і не функціонує. Вперше цей хроматин був описаний М. Барром і Л. Бертрамом у 1949 р. і отримав назву статевого хроматину, або тілець Барра. У різних клітинах статевий хроматин має різний вигляд: у нейтрофільних лейкоцитах він виглядає як барабанна паличка, що виступає на поверхні одного із сегментів ядра; в епітеліальних клітинах слизової оболонки ротової порожнини статевий хроматин виглядає; як добре помітна напівсферична грудочка гетерохроматину, прикріплена до внутрішньої ядерної мембрани. Те, що статевий хроматин є не що інше як гетерохроматинізована одна з Х-хромосом, встановила вперше англійська дослідниця М. Лайон, на честь якої процес переходу Х-хромосоми у стан гетерохроматину було названо лайонізацією. Визначення статевого хроматину використовується для встановлення генетичної статі організму (в судовій медицині, акушерстві), а також для встановлення кількості Х-хромосом у каріотипі індивіда (вона дорівнює кількості тілець статевого хроматину +1).

Таким чином, за морфологічними ознаками ядра (співвідношенню вмісту еу- та гетерохроматину) можно оцінити активність процесів транскрипції, а отже, синтетичної функції клітини. При її підвищенні це співвідношення змінюється в бік еухроматину, при зниженні – збільшується вміст гетерохроматину. При повному пригніченні функції ядра (наприклад, в пошкоджених клітинах, або клітинах, що гинуть при зроговінні епітеліальних клітин епідермісу - кератиноцитів, при утворенні ретикулоцитів крові) воно зменшується у розмірах, містить тільки гетерохроматин і фарбується основними барвниками інтенсивно і рівномірно. Таке явище називається каріопікнозом.

Розподіл гетерохроматину (топографія його частинок у ядрі) і співвідношення вмісту еу- та гетерохроматину *мають характерні ознаки для клітин кожного типу, що дає можливість здійснювати їх ідентифікацію.* Разом з тим, є певні загальні *закономірності розподілу гетерохроматину* у ядрі: його скупчення розташовуються під каріолемою, перериваючись в ділянці пор (що зумовлено його зв'язком з ламіною) і навколо ядерця *(перинуклеолярний гетерохроматин),* більш дрібні грудочки розкидані по всьому ядру.

Упаковка хроматину в ядрі. У деконденсованому стані довжина однієї молекули (подвійної спіралі) ДНК, яка утворює кожну хромосому, дорівнює в середньому, близько 5 см, а загальна довжина молекул ДНК всіх хромосом в ядрі (діаметром близько 10 мкм) складає більше 2 м (що можна порівняти з укладанням нитки довжиною 20 км у тенісний м'ячик діаметром близько 10 см), а в S-період інтерфази - більше 4 м. Конкретні механізми, що перешкоджають сплутуванню цих ниток під час транскрипції і реплікації, залишаються нерозкритими, однак очевидна необхідність компактної упаковки молекул ДНК. У клітинному ядрі це здійснюється завдяки їх зв'язку зі спеціальними основними (гістоновими) білками. Компактна упаковка ДНК в ядрі забезпечує:

(1) впорядковане розташування дуже довгих молекул ДНК в невеликому обсязі ядра;

(2) функціональний контроль активності генів (внаслідок впливу характеру упаковки на активність окремих ділянок геному.

Рівні упаковки ДНК. Перший рівень упаковки ДНК - нуклеосомний., що забезпечує утворення нуклеосомної нитки діаметром 10-13 нм. Обумовлений намоткою подвійної нитки ДНК (діаметром 2 нм) на блоки дисковидної форми з 8 гістонових молекул з утворенням нуклеосом. Нуклеосоми розділені короткими ділянками вільної ДНК.–

Цей рівень організації хроматину забезпечується чотирма видами гістонів: H2A, H2B, H3, H4. Вісім молекул (по дві молекули кожного виду гістонів) утворюють октомерні білкові тіла – кори - структури дисковидної форми, що нагадують за формою шайбу. На них намотується подвійна спіраль ДНК та утворює близько двох витків. При цьому в контакті з кожним кором виявляється ділянка ДНК, що складається з 146 пар нуклеотидів. Вільні від контакту з білковими тілами ділянки ДНК називаються зв'язуючими або лінкерними. Вони включають від 15 до 100 пар нуклеотидів (в середньому 60 пар нуклеотидів) в залежності від типу клітини. Відрізок молекули ДНК довжиною близько 200 пар нуклеотидів разом з білковим кором становить нуклеосому. Утворена таким

чином нуклеосомна нитка має діаметр 10 - 13 нм. Довжина молекули ДНК зменшується в 5 - 7 разів.

Другий рівень упаковки також обумовлений гістонами і призводить до скручування нуклеосомної нитки з формуванням хроматинової фібрили. Другий рівень упаковки ДНК називають нуклеомерним (супернуклеосомним або соленоїдним). Компактизація нуклеосомної нитки забезпечується гістоном Н1, який, з'єднуючись з лінкерною ДНК і двома сусідніми білковими тілами, зближує їх один до одного. В результаті утворюється більш компактна структура, побудована за типом соленоїда. Така хроматинова фібрила називається «елементарною» і має діаметр близько 30 нм. Один виток спіралі містить 6 - 10 нуклеосом. Цим досягається скорочення нитки ще в 6 раз. Перший і другий рівні упаковки хроматину відповідають хроматину в інтерфазному ядрі.

Третій рівень упаковки ДНК - хроматидний (петлевий або хромомерний). Відбувається укладання хроматинової фібрили в петлі (петельні домени). В їх утворенні беруть участь негістонові білки. Вони впізнають специфічні нуклеотидні послідовності ДНК, віддалені один від одного на відстань в декілька тисяч пар нуклеотидів. Ці білки зближують зазначені ділянки з утворенням петель з розташованими між ними фрагментами хроматинової фібрили. Ця ділянка ДНК, що відповідає одній петлі, містить від 20 000 до 80 000 пар нуклеотидів. Вважають, що кожна петля є функціональною одиницею генома. Діаметр петель близько 300 нм. Нитка коротшає в 10 - 20 разів і відповідає профазній хромосомі.

Четвертий рівень упаковки ДНК - рівень метафазної хромосоми (хромонемний). Згідно з деякими уявленням цей рівень упаковки утворений шляхом спірального укладання хромомерної сруктури. Хромонемний рівень відповідає максимальному ступеню компактизації хроматину – метафазній хромосомі.

Хромосоми — це щільні паличко- або ниткоподібні структури діаметром 0,2-2 мкм і довжиною у людини від 1,5 до 10 мкм, які добре забарвлюються основними барвниками і які помітні в ядрі клітини під час мітотичного поділу. Поява хромосом – найяскравіша ознака поділу клітини.

Метафазна хромосома складається з двох хроматид, з'єднаних одна з одною в ділянці первинної перетяжки (центромери). Центромера ділить тіло хромосоми на два плеча.

Рис. Будова метафазної хромосоми:

1 – центромера (первинна перетяжка);

2 – теломерна ділянка хромосоми;
3– коротке плече хромосоми;
4– довге плече хромосоми.

Залежно від розташування центромери розрізняють наступні типи хромосом:

- Метацентричні – центромера розташована посередині, і плечі приблизно однакової довжини.
- Субметацентичні – центромера зміщена від середини хромосоми і плечі мають різну довжину.
- Акроцентричні – центромера, розташована майже на кінці і вона відокремлює коротеньке, часто малопомітне плече.

Ділянка кожного плеча поблизу центромери називається проксимальною, віддаленая від неї – дистальною. Кінцеві відділи дистальних ділянок називаються теломерами. Теломери перешкоджають з'єднанню кінцевих ділянок хромосом. При втраті цих ділянок спостерігаються хромосомні перебудови.

В місці центромери локалізується кінетохор. До кінетохору прикріплюються мікротрубочки веретена поділу.

Інша характерна ознака хромосом - наявність вторинних перетяжок (ніжок), що відокремлюють від тіла хромосоми кінцеву ділянку, який називається супутником. Супутник (сателіт) присутній в акроцентричних хромосомах людини (13, 14, 15, 21 і 22 пари). Деякі вторинні перетяжки тісно пов'язані з утворенням ядерця, тому їх називають ядерцевими організаторами.

Каріотип - сукупність числа, розмірів та особливостей будови хромосом. Нормальний каріотип людини представлений 46 хромосомами – 22 парами аутосом і двома статевими хромосомами - гоносомами (XY у чоловіків і XX у жінок).

Кількість хромосомних наборів у клітині позначають терміном плоїдність і літерою n. Соматичні клітини мають подвійний (диплоїдний) набір хромосом (2n), статеві клітини – одинарний гаплоїдний (n) набір. Якщо клітина має 3n набір хромосом, то вона триплоїдна, якщо 4n – тетраплоїдна тощо. Велика кількість хромосомних наборів позначається терміном поліплоїдія.

Функція зберігання генетичної інформації в ядрі в незміненому вигляді має виключно важливе значення для нормальної життєдіяльності клітини і всього організму. Підраховано, що при реплікації ДНК і в результаті її ушкоджень зовнішніми факторами в кожній клітині людини щорічно відбуваються зміни 6 нуклеотидів. Пошкодження молекул ДНК, які виникають, можуть виправлятися

в результаті процесу репарації або шляхом заміщення після розпізнавання і маркування відповідної ділянки.

У разі неможливості репарації ДНК при занадто значних пошкодженнях включається механізм запрограмованої загибелі клітини. У цій ситуації "поведінку" клітини можна оцінити як свого роду "альтруїстичне самогубство": ціною своєї загибелі вона рятує організм від можливих негативних наслідків реплікації і ампліфікації пошкодженого генетичного матеріалу.

Здатність до репарації ДНК у дорослої людини знижується приблизно на 1% з кожним роком. Це зниження може частково пояснити, чому старіння є фактором ризику розвитку злоякісних захворювань. Порушення процесів репарації ДНК характерно для ряду спадкових хвороб, при яких різко підвищені як чутливість до ушкоджуючих чинників, так і частота розвитку злоякісних новоутворень.

Функція реалізації генетичної інформації в інтерфазному ядрі здійснюється безперервно завдяки процесам транскрипції. Геном ссавців містить близько $3x10^9$ нуклеотидів, проте не більше 1% його обсягу кодує важливі білки і бере участь в регуляції їх синтезу. Функції основної некодуючої частини генома не відомі.

При транскрипції ДНК утворюється дуже велика молекула РНК (первинний транскрипт), яка зв'язується з ядерними білками з утворенням рибонуклепротеінів (РНП). У первинному РНК-транскрипті (як і в матричній ДНК) є дискретні значущі послідовності нуклеотидів (екзони), розділені довгими некодуючими вставками (інтронами). Процесинг РНК-транскрипту включає відщеплення інтронів і стикування екзонів – сплайсинг (від англ. splicing - зрощення). При цьому дуже велика молекула РНК перетворюється в досить дрібні молекули іРНК, які відокремлюються від пов'язаних з ними білків при перенесенні в цитоплазму.

Каріотипування - діагностичне дослідження з метою оцінки каріотипу (набору хромосом) проводиться шляхом вивчення хромосом в метафазній пластинці. Для каріотипування отримують культуру клітин, в яку вводять колхіцин - речовину, що блокує формування мітотичного веретена. З таких клітин витягують хромосоми, які далі фарбують і ідентифікують.

Каріотипування дозволяє діагностувати ряд захворювань, пов'язаних з хромосомними аномаліями, зокрема, синдроми Дауна (трисомія 21-ї хромосоми), Едвардса (трисомія 18-ї хромосоми), Патау (трисомія 13-й хромосоми), а також ряд синдромів, пов'язаних з аномаліями статевих хромосом - синдром Клайнфельтера (генотип - XXY), Тернера (генотип – X0) і ін.

Ядерце – це найщільніша, округла, добре забарвлена структура ядра, яка є похідною хромосом. Ядерце не має оболонки, його контури нерівні. За хімічним складом ядерце містить РНК і білки, зокрема багато кислих білків. В ядерці виявлені фосфати та іони Ca, K, Mg, Fe, Zn.

Ядерце утворено спеціалізованими ділянками (петлями) хромосом, які називаються ядерцевими організаторами. У людини такі ділянки є в п'яти хромосомах – 13-й, 14-й, 15-й. 21-й і 22-й, де розташовуються численні копії генів, що кодують рибосомальні РНК (рРНК). Ядерце зникає в профазі мітозу, коли ядерцеві організатори "розтаскуються" в ході конденсації відповідних хромосом, знову формуючись в телофазі.

Функції ядерця полягають в синтезі рРНК і її складанні в попередники рибосомних субодиниць.

При транскрипції генів ядерцевих організаторів початково формується дуже велика молекула попередника рРНК. яка зв'язується з білками, синтезованими в цитоплазмі і імпортованими в ядро з утворенням РНП. Далі попередник розщеплюється на 3 види РНК, які виявляються в рибосомах. Два з них з'єднуються з додатковими білковими молекулами, утворюючи попередники великої субодиниці рибосоми, третій формує попередник малої субодиниці. Попередники рибосомних субодиниць далі окремо транспортуються через ядерні пори в цитоплазму, де остаточно дозрівають.

Ядерце виявляється в інтерфазному ядрі на світлооптичному рівні як дрібна щільна гранула діаметром 1-3 мкм, інтенсивно фарбуються основними барвниками. Воно розташовується в центрі ядра або ексцентрично, містить високі концентрації РНП. Розміри і число ядерець збільшуються при підвищенні функціональної активності клітини. Кількість ядерець, як правило, відповідає кількості хромосомних наборів. Тому в диплоїдних клітинах їх буває два на ядро. Особливо великі ядерця характерні для ембріональних і активно синтезуючих білки клітин, а також клітин швидкоростучих злоякісних пухлин.

Під електронним мікроскопом в ядерці виявляють три компоненти - фібрилярний, гранулярний і аморфний.

1. Фібрилярний компонент складається із безлічі тонких (діаметром 5-8 нм) ниток і розташовується переважно у внутрішній частині ядерця. Він представлений переважно сукупністю первинних транскриптів рРНК.

2. Гранулярний компонент утворений скупченням щільних частинок діаметром 10-20 нм, які відповідають найбільш зрілим попередникам субодиниць рибосом.

3. Аморфний компонент, на відміну від перших двох, забарвлюється блідо. Він містить ділянки розташування ядерцевих організаторів (за деякими даними, вони зосереджені в фибриллярному компоненті) зі специфічними РНК-зв'язуючими білками і великими петлями ДНК, які активно беруть участь в транскрипції рибосомальної РНК.

Фібрилярний і гранулярііій компоненти ядерець утворюють так звану ядерцеву нитку (нуклеолонему) товщиною 60-80 нм, яка в межах ядерця формує широкопетлисту сітку, що виділяється більшою щільністю на тлі менш щільного матриксу.

Ядерце оточене перінуклеолярним хроматином, невелика кількість хроматину проникає з периферії всередину ядерця (інтрануклеолярний хроматин).

КЛІТИННИЙ ЦИКЛ

Клітини в людському організмі постійно перебувають під впливом найрізноманітніших факторів. Ці чинники можуть викликати ушкодження однієї або декількох клітинних структур, що, в свою чергу, призводить до функціональних розладів. Залежно від інтенсивності уражень, доля клітини може бути різноманітною. Змінені в результаті пошкодження клітини адаптуються до пошкоджучого чинника, можуть відновитися після припинення дії цих чинників або загинути внаслідок незворотних змін. Здатність до самовідтворення є характерною особливістю живого. Розмноження клітин у багатоклітинному організмі відбувається шляхом поділу материнської клітини.

Функція відтворення і передачі генетичної інформації забезпечується в ході клітинного циклу.

Клітинний цикл – сукупність явищ між двома послідовними поділами клітини або між її утворенням і загибеллю. Клітини органів і тканин мають різну здатність до поділу і, таким чином, різний клітинний цикл. Клітинний цикл включає власне мітотичний поділ і інтерфазу – проміжок між поділами. Поділу клітини передує подвоєння хромосомного набору, яке відбувається в інтерфазі. Лише після цього починається поділ клітини, який буває двох видів: непрямий (мітоз) і прямий (амітоз). Різновидом мітозу є мейоз.

Інтерфаза значно триваліша, ніж мітоз (зазвичай займає не менше 90% всього часу клітинного циклу) і підрозділяється на три періоди: пресинтетичний або постмітотичний (G1), синтетичний (S) і постсинтетичний або премітотичний (G2).

1. Пресинтетичний або постмітотичний (G1) період (від англ. gap - проміжок) настає одразу ж після мітотичного поділу клітини і характеризується активним ростом клітини і синтезом білка і РНК, завдяки чому клітина досягає нормальних розмірів і відновлює необхідний набір органел. G1-період триває від декількох годин до декількох днів. Протягом цього періоду синтезуються особливі "запускаючі" білки (trigger proteins), або активатори S-періоду. Вони забезпечують досягнення клітиною певного порогу (точки R - рестрикції або обмеження), після якого вона вступає в S-період.

Контроль, здійснюваний на рівні точки R (при переході з G1 в S), обмежує можливість нерегульованого розмноження клітин. Проходячи цю точку, клітина переключається на подальшу регуляцію внутрішніми факторами клітинного циклу, яка забезпечує закономірне завершення її поділу.

Якщо клітина не досягає точки R, вона виходить з циклу і вступає в період репродуктивного спокою (G0) для того, щоб (в залежності від причин зупинки): (1) диференціюватися і виконувати свої специфічної функції, (2) вижити в умовах недостатності поживних речовин або факторів зростання, (3) здійснити репарацію пошкодженої ДНК. Клітини одних тканин при відповідній стимуляції знову здатні повертатися з періоду G0 в клітинний цикл, інші - втрачають цю здатність у міру диференціювання.

Існує кілька типів клітин G0-періоду. До першого типу належать стовбурові клітини різних тканин (наприклад, кровотворні). Це малодиференційовані клітини, які, зберігаючи здатність до поділу, на довгий час виходять з циклу, вступаючи в S-період.

До другого типу належать клітини, які, втрачаючи здатність до поділу, спеціалізуються, проходять диференціацію. Серед клітин цього типу можна розрізнити два підтипи. Одні клітини, ставши на шлях диференціації, назавжди втрачають здатність до поділу, деякий час функціонують і потім гинуть. Прикладом таких клітин можуть бути зрілі клітини крові, клітини епідермісу тощо. Клітини другого підтипу після диференціації не втрачають здатності до поділу і, коли потрібно, можуть повертатися у цикл. Наприклад, клітини печінки при видаленні частини органа починають синтезувати ДНК і вступають у мітоз.

Третій тип клітин G_0-періоду – це високодиференційовані клітини, які у дорослому організмі незворотньо втрачають здатність до поділу і мають термін життя, який дорівнює термінові життя цілого організму. Це, наприклад, нервові клітини.

2. Синтетичний (S) період характеризується подвоєнням вмісту

(реплікацією) ДНК і синтезом білків, зокрема, гістонів. які надходять в ядро з цитоплазми і забезпечують нуклеосомну упаковку знову синтезованої ДНК. В результаті відбувається подвоєння числа хромосом. Одночасно подвоюється число центріолей. S-період триває у більшості клітин 8-12 годин.

3. Постсинтетичний або премітотичний G2-період йде після S-періоду і триває аж до мітозу. Протягом цього періоду клітина здійснює безпосередню підготовку до поділу. Відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезуються РНК і білки (зокрема, тубулін), необхідні для процесу поділу. Тривалість G2-періоду становить від 0,5 до 3 годин. Можливість виходу клітини з G2-періоду в Go-період з подальшим поверненням в G2 період в даний час більшістю авторів заперечується.

Контроль вступу клітини в мітоз здійснюється двома спеціальними факторами з протилежно спрямованими ефектами: мітоз гальмується до моменту завершення реплікації ДНК М-затримуючим фактором і індукується М-стимулюючим фактором. Дія останнього проявляється лише в присутності інших білків - циклонів (синтезуються протягом усього циклу і розкладаються в середині мітозу).

Поділ клітин

Мітоз (позначається буквою М), який також називають каріокінезом, або непрямим поділом клітин, є універсальним механізмом поділу клітин. Мітоз йде за G2-періодом і завершує клітинний цикл. Він триває 1-3 години і забезпечує рівномірний розподіл генетичного матеріалу в дочірні клітини. Мітоз включає 4 основні фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу.

Профаза починається з конденсації хромосом, при цьому зникає хроматиновий малюнок ядра, а на його місці в центрі клітини з’являються хромосоми. Хромосоми, які мали вигляд хроматину, потовщуються і вкорочуються та стають видимими у світловому мікроскопі як ниткоподібні структури спочатку у формі щільного клубка (рання профаза), а пізніше пухкого клубка (пізня профаза). Кожна хромосома складається з двох паралельно лежачих сестринських хроматид, пов’язаних в ділянці центромери. Ядро і ядерна оболонка до кінця фази зникають (остання розпадається на мембранні пухирці, схожі з елементами ендоплазматичної сітки, а поровий комплекс і ламіна дисоціюють на субодиниці. Каріоплазма перемішується з цитоплазмою. У профазі відбувається формування веретена поділу: процес починається тоді, коли одна пара центріолей (материнська з дочірньою) мігрують до протилежних полюсів клітини і дають початок ниткам мітотичного (ахроматинового) веретена.

В ділянці центромери утворюються особливі білкові комплекси – кінетохори, до яких прикріплюються деякі мікротрубочки веретена (кінетохорні мікротрубочки); показано, що кінетохори самі здатні індукувати складання мікротрубочок і тому можуть служити центрами організації мікротрубочок. Решта мікротрубочок веретена називаються полюсними, так як вони протягаються від одного полюса клітини до іншого; мікротрубочки, що лежать поза веретеном і розходяться радіально від клітинних цетрів до плазмолеми, отримали назву астральних або мікротрубочок (ниток) сяйва.

Метафаза відповідає максимальному рівню конденсації хромосом, які починають спрямовуватися до екватора клітини. Цей процес називається метакінезом. У середині метафази хромосоми, які шикуються в ділянці екватора мітотичного веретена, утворюють картину екваторіальної (метафазної) пластинки (вигляд збоку) або материнської зірки (вигляд з полюсів). При тому центромерні ділянки хромосом звернені до центру, а їх плечі – до периферії. Хромосоми утримуються в екваторіальній площині завдяки збалансованому натягу кінетохорних микротрубочек. Наприкінці метафази сестринські хроматиди розділяються щілиною, залишаючись з'єднаними лише в ділянці центромери.

Анафаза починається з синхронного розщеплення всіх хромосом на сестринські хроматиди (в ділянці центромер) і синхронного руху дочірніх хромосом до протилежних полюсів клітини, яке відбувається уздовж мікротрубочок веретена зі швидкістю 0,2 – 0,5 мкм / хв. Сигналом до початку анафази є різке підвищення концентрації Ca^{2+} в гіалоплазмі, який виділяється мембранними пухирцями, що утворюють скупчення біля полюсів веретена. Механізм руху хромосом в анафазі остаточно не з'ясований, однак встановлено, що в ділянці веретена крім актину є такі білки як міозин і динеїн, а також ряд регуляторних білків і Ca^{2+}-АТФаза. За деякими спостереженнями, він обумовлений вкороченням (розбиранням) мікротрубочок, прикріплених до кінетохор. Анафаза характеризується подовженням мітотичного веретена за рахунок деякого розходження полюсів клітини. Вона завершується скупченням на полюсах клітини двох ідентичних наборів хромосом, які утворюють картини зірок (стадія дочірніх зірок). В кінці анафази завдяки скороченню актинових мікрофіламентів, що концентруються по колу клітини (скоротливе кільце), починає утворюватися клітинна перетяжка, яка поглиблюючись, в наступній фазі призведе до цитотомії.

Телофаза - кінцева стадія мітозу, протягом якої реконструюються ядра

дочірніх клітин і завершується поділом вихідної клітини на дві дочірні.. Навколо конденсованих хромосом дочірніх клітин з мембранних пухирців (за іншими даними, з агранулярної ендоплазматичної сітки) відновлюється каріолема, з якою пов'язується ламіна, яка формується, знову з'являються ядерця, які утворюються з ділянок відповідних хромосом. Ядра клітин поступово збільшуються, а хромосоми прогресивно деспіралізуються і зникають. Одночасно відбувається поглиблення клітинної перетяжки, і клітини протягом деякого часу залишаються пов'язаними вузьким цитоплазматичним містком, що містить пучок мікротрубочок (серединне тільце). У телофазі відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами. Телофаза, відповідно і мітоз, завершується цитотомією - поділом материнської клітини на дві дочірні.

Атипові мітози виникають при пошкодженні мітотичного апарату і характеризуються нерівномірним розподілом генетичного матеріалу між клітинами - анеуплоідії; у багатьох випадках цитотомія відсутня, в результаті чого формуються гігантські клітини. Атипові мітози характерні для злоякісних пухлин і опромінених тканин. Чим вище їх частота і чим значніше ступінь анеуплоідії, тим більш злоякісною є пухлина.

Порушення нормальною мітотичного поділу клітин може обумовлюватися аномаліями хромосом, які називають хромосомними аберациями. Варіантами хромосомних аберації служать злипання хромосом, їх розрив на фрагменти, випадання фрагменту, обмін фрагментами, подвоєння окремих ділянок хромосом і ін. Хромосомні аберації можуть виникати спонтанно, але частіше розвиваються внаслідок дії на клітини мутагенів і іонізуючого опромінення.

Ендомітоз і поліплоідизація. Ендомітоз – варіант мітозу, при якому відбувається подвоєння числа хромосом всередині ядерної оболонки без її руйнування і утворення веретена поділу. При повторних ендомітозах число хромосом в ядрі може значно збільшуватися при відповідному кратному двом наростанні вмісту в ньому ДНК – поліплоїдії і збільшенні об'єму ядра. Поліплоідія може бути також результатом незакінчених звичайних мітозів. Основний сенс розвитку поліплоідії полягає в посиленні функціональної активності клітини.

Подібний результат досягається при утворенні двоядерних клітин внаслідок мітотичного поділу, який не супроводжується цитотомією. При подальшому мітотичному поділі такої двуядерної клітини хромосомні набори ядер об'єднуються в мезафазі, і призводять до утворення двох дочірніх поліплоїдних клітин. Наявність поліплоїдних - тетра (4n) і октаплоїдних (8n) клітин –

нормальне явище в печінці, епітелії сечового міхура, клітинах кінцевих відділів підшлункової залози і слинних залоз. Мегакаріоцити (гігантські клітини кісткового мозку) починають формувати кров'яні пластинки лише досягнувши певного рівня поліплоідії (16-32n) в результаті декількох ендомітозів.

Амітоз – прямий поділ клітини, в якому ядро знаходиться в інтерфазному стані. При цьому не відбувається конденсації хромосом і не утворюється веретено поділу. Амітоз призводить до поділу ядра і появи двох- або багатоядерних клітин. Рідше відбувається поділ цитоплазми клітини. Амітоз спостерігається у всіх тканинах живого організму.

Мейоз – своєрідна форма клітинного відтворення, яка характерна для процесу утворення статевих клітин. При мейозі відбувається два послідовних поділи генетичного матеріалу, внаслідок чого в ядрі статевої клітини залишається гаплоїдний набір хромосом.

СТАРІННЯ ТА СМЕРТЬ КЛІТИН

Після функціонування протягом певного періоду часу клітина гине, причому її загибелі часто передує період старіння. У соматичних клітин є запрограмована межа можливості поділу, причому їх проліферативний потенціал обернено пропорційний віку організму і прямо пропорційний максимальній тривалості життя індивідуумів даного виду. Тривалість життя клітин у різних тканинах дорослого організму людини неоднакова. Клітини деяких тканин живуть не тривало – від декількох хвилин (лейкоцити) до декількох діб (клітини кишкового епітелію), чи багатьох років (кардіоміоцити і нейрони). При старінні клітина втрачає здатність до реплікації ДНК і затримується в G1-фазі клітинного циклу, переходячи в G0-фазу; на відміну від нормальної клітини, що спочиває, на неї не діють мітогени. Механізми і сенс клітинного старіння, як явища, залишаються предметом дискусії. Згідно з однією гіпотезою, клітинне старіння – результат катастрофічного накопичення помилок біосинтетичних механізмів клітини, згідно з іншою – воно є способом захисту організму від раку шляхом обмеження можливостей зростання клітин. Можливо, старіння клітин служить механізмом стабілізації розмірів дорослого організму.

Морфологічні ознаки старіння і наближення смерті клітини включають зменшення її об'єму, редукцію більшості органел, збільшення вмісту великих лізосом (нерідко і елементів цитоскелету), накопичення пігментних і жирових включень, наростання проникності клітинних мембран, вакуолізація цитоплазми і ядра.

Смерть клітин може настати як у нормі, так і при патології. Гинуть клітини вже під час ембріонального розвитку при формуванні тканин і органів. У ранньому онтогенезі настає масова загибель певних груп клітин, які не досягли стану остаточної зрілості, наприклад, нейробласти.

Число клітин в організмі, органах і тканинах регулюється гомеостатичними механізмами і визначається динамічною рівновагою між утворенням клітин шляхом проліферації і їх загибеллю. Тому загибель клітин, поряд з їх розмноженням і диференціюванням, є одним з ключових процесів і факторів у забезпеченні нормальної життєдіяльності різних тканин. При смерті клітин можуть спостерігатися два види морфологічних змін, які відповідають різним механізмам її розвитку – некроз і апоптоз.

Некроз – загибель у результаті незворотного пошкодження клітин або ділянки тканини, органа. Загибель клітин настає внаслідок дії різко виражених шкідливих факторів: перегрівання (гіпертермії), переохолодження (гіпотермії), нестачі кисню (гіпоксії), порушення кровопостачання (ішемії), дії метаболічних отрут, хімічних препаратів, механічної травми тощо. Некроз є "смертю в результаті нещасного випадку" і часто охоплює різні за чисельністю групи клітин.

На початкових етапах некрозу відбувається набряк цитоплазми та окремих органел, особливо мітохондрій, відзначається дисперсія рибосом, розширення цистерн ендоплазматичної сітки. Ці морфологічні зміни обумовлені порушенням вибіркової проникності плазмолеми і розвиваються у відповідь на припинення діяльності мембранних іонних насосів (через безпосереднє пошкодження мембрани або внаслідок відсутності необхідної енергії). Підвищення концентрації Ca^{2+} в гіалоплазмі викликає активацію пов’язаних з мембраною фосфоліпаз, які руйнують мембранні фосфоліпіди і викликають великі пошкодження мембран. Руйнування клітинних структур різко прискорюється на пізніх стадіях некрозу після виділення гідролаз і інших ферментів з пошкоджених лізосом.

Зміни ядра при некрозі пов’язані з розщепленням ядерної ДНК лізосомальною ДНК-азою на фрагменти різної довжини (без будь-якої закономірності). Спочатку гетерохроматин конденсується у вигляді великих грудочок під каріолемою, однак він не утворює чітко окреслених скупчень півмісяцевої форми, які характерні для ядер клітин, які піддаються апоптозу. Надалі ядро зменшується та ущільнюється (каріопікноз), розпадається на частини (каріорексис). Завершуються зміни в ядрі каріолізисом, що є остаточним

зруйнуванням ядра – його розчиненням. У подальшому в процесі некрозу розриваються мембрани клітини і вона розпадається. Продукти розпаду потрапляють у міжклітинний простір і фагоцитуються лейкоцитами та макрофагами. Остаточне зруйнування клітини супроводжується запальним процесом, викликаним продуктами розпаду клітини.

Апоптоз. За фізіологічних умов старіння клітин закінчується запрограмованою смертю – апоптозом. Апоптоз – «смерть клітини, в результаті самогубства» (самознищення) - це активний, генетично контрольований процес загибелі клітин, який регулюється внутрішньоклітинною програмою, а запускається зовнішніми факторами. Розвиток апоптозу індукується особливими генами (кілерними генами), які забезпечують синтез ряду речовин, що обумовлюють руйнування клітини. Виявлено також «гени-рятівники», експресія яких протидіє розгортанню програми апоптозу (найбільш вивченим інгібітором апоптозу служить ген bcl-2).

Апоптоз є енергоємним процесом і супроводжується активацією сигнальних систем в клітині. Він зазвичай відбувається асинхронно в окремих клітинах або дрібних клітинних групах, розділених чисельно переважаючими життєздатними клітинами. Апоптоз спостерігається в різних клітинах людини і тварин в нормі, при патології, як у дорослих людей, так і під час ембріонального розвитку.

Сигнали, що запускають генетичну програму апоптозу володіють специфічністю для клітин різних тканин. До найбільш загальних индукуючих сигналів відносяться:

1. Порушення балансу регуляторних впливів, що підтримують нормальне диференціювання і функціональну активність клітин, наприклад, внаслідок дефіциту стимулюючих факторів (гормонів, факторів росту, деяких цитокінів), втрати контакту з іншими клітинами або компонентами міжклітинної речовини та ін. До цієї ж категорії сигналів, ймовірно, відносяться і ті, що виникають в клітині при її природному старінні;
2. Вплив фізіологічних активаторів (індукторів) апоптозу - ФНП (фактора некрозу пухлин), ІФН (інтерферону-г), ТФРв (трансформуючого фактора росту-в), молекули Fas, глюкокортикоїдів, деяких інтерлейкинів. Цей ефект тканиноспецифічний: деякі із зазначених речовин в клітинах одних тканин індукують апоптоз, тоді як в інших є його інгібіторами (факторами виживання);
3. Вплив різноманітних ушкоджуючих фізичних і хімічних факторів (гіпертермії, гіпоксії, оксидантів, токсинів, ішемії, опромінення) помірні за інтенсивністю, які при більшій інтенсивності призводять до розвитку некрозу. Причиною апоптозу

зазвичай служать неусувні пошкодження ДНК або різкі метаболічні зрушення, що викликаються дією зазначених факторів;
4. Деякі інфекції, особливо, вірусні.

Структурно-функціональні зміни клітин при апоптозі

На найбільш ранніх етапах розвитку апоптозу до виникнення структурних змін в клітинах в їх цитоплазмі протягом латентного періоду тривалістю до 12 год. відбувається синтез ферментів, які необхідні для здійснення загибелі клітини. Цю стадію, однак, проходить більша кількість клітин, ніж гине в кінцевому підсумку, так як частина з них виживає завдяки «порятунку» в результаті активації особливих «генів-рятівників» і дії специфічних трофічних факторів.

Найбільш раннім морфологічним проявом апоптозу, що виявляються на електронно-мікроскопічному рівні, служить втрата клітинами спеціалізованих структур на їх поверхні (наприклад, мікроворсинок і міжклітинних зв'язків), їх відділення від сусідніх. Розвиток апоптозу морфологічно на світлооптичному рівні також проявляється ущільненням ядра (в якому накопичуються великі грудочки хроматину), конденсацією цитоплазми, яка ущільнюється, зморщується і зменшується в розмірах (від чого апоптоз був названий також «зморщуючим некрозом» - shrinkage necrosis в англо- мовній літературі). Ущільнення цитоплазми призводить до все більш компактного розташування органел, які при апоптозі, на відміну від некроза, зберігають свою цілісність.

Зміни в ядрі при апоптозі обумовлені активацією ендогенної Ca^{2+}/Mg^{2+} - залежної ендонуклеази, що призводить до впорядкованого розщеплення геномної ДНК в межнуклеосомних ділянках на окремі нуклеосомні сегменти. Хроматин укладається в ядрі у вигляді великих півмісяців, після чого ядро розпадається на фрагменти, оточені мембраною. Таким чином, на відміну від некрозу, зміни ядра при апоптозі включають тільки каріопікноз і своєрідний каріорексис (без руйнування каріолеми); каріолізис відсутній.

При прогресуванні апоптозу наростаюча конденсація цитоплазми поєднується зі зміною форми клітини - вона утворює численні великі здуття і випинання (поверхня клітини при цьому як би «закипає»), а також «кратери» (мабуть, в ділянках злиття з плазмолемою бульбашок, що утворюються з цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки).

Утворення і видалення апоптозних тіл. Випинання, які містять життєздатні органели, а також фрагменти ядра, відшнуровуються, формуючи великі оточені мембраною фрагменти округлої або овальної форми –апоптозні

тільця. Утворення апоптозних тіл пов'язано з перетвореннями цитоскелету: зокрема, перешнуровка цитоплазми відбувається за участю пучків актинових мікрофіламентів, руйнування яких блокує хід апоптозу. Число і розміри клітинних фрагментів (апоптозних тіл), що утворюються варіюють в широких межах і зазвичай тим значніше, чим більше клітина, що руйнується. У деяких випадках клітина зморщується цілком, перетворюючись в одне сферичне апоптозне тіло. Апоптозні тіла швидко захоплюються сусідніми клітинами за допомогою фагоцитозу і перетравлюються ними. Деякі тіла можуть руйнуватися позаклітинно. Нейтрофіли в фагоцитозі апоптозних тіл не беруть участь, запальна реакція відсутня.

Процес апоптозу розвивається порівняно швидко і зазвичай триває від декількох хвилин до декількох годин (в середньому, його стадії, що морфологічно реєструються - від початку конденсації хроматину до повного перетравлення апоптозних тіл, займають 1-3 години).

Біохімічні процеси при апоптозі. Сигнал, що запускає апоптоз, ініціює внутрішньоклітинну каталітичну реакцію, яка включає ряд етапів:

(1) передачу сигналу в клітинне ядро (забезпечується різними механізмами, опосередкованими іонами Ca^{2+}, фосфоліпазой, тирозинкіназою, протеїнкіназами А і С, цАМФ, сфінгомієліном / церамідом і ін. молекулами);

(2) активацію «летальних», або «кілерних» генів, відповідальних за розгортання програми апоптозу,

(3) включення процесів транскрипції і трансляції (в результаті яких здійснюється синтез апоптоз-специфічних білків),

(4) активацію ряду ферментних систем, що викликають незворотні зміни в ядрі і цитоплазмі клітини.

Значення апоптозу в розвитку тканин і механізмах тканинного гомеостазу у людини

Апоптоз - один з фундаментальних і універсальних біологічних механізмів тканинного гомеостазу, тому він в тій чи іншій мірі пов'язаний з усіма проявами життєдіяльності тканин в нормі і патології. Особливо значима роль апоптозу в наступних процесах: 1) ембріональний розвиток; 2) видаленні старіючих клітин в зрілих тканинах; 3) інволюції зрілих тканин; 4) імунних реакціях; 5) реакціях тканин на дію факторів; 6) розвитку ряду дегенеративних і інфекційних захворювань; 7) пухлинному рості.

1) апоптоз в ембріональному розвитку. Внутрішньоутробний розвиток супроводжується надмірним утворенням величезної кількості клітин, які

своєчасно знищуються шляхом апоптозу. Найбільш активно цей процес відбувається в нервовій системі, де механізмом апоптозу гине до 40-85% нейронів різних ділянок ЦНС. Найважливіші процеси гісто- і органогенезу тісно пов'язані з індукцією апоптозу, що розвивається відповідно до генетично визначеною просторової і тимчасової програмою. Апоптоз охоплює клітини в чітко визначених ділянках зачатків і органів, що формуються на конкретних етапах їх розвитку.

Проявами апоптозу в ході розвитку є регресія частин ембріональних зачатків і закладок органів, зміни їх форми, процеси утворення просвіту в трубчастих органах, інволюція провізорних органів, розрив плодових оболонок і ін. Одним з механізмів дії тератогенів – речовин, що обумовлюють розвиток потворності, як припускають, служить зміна розташування зон, в яких в нормі відбувається загибель клітин механізмом апоптозу (порушення програми апоптозу);

(2) апоптоз старіючих клітин в зрілих тканинах. Тривалість життя клітин в різних тканинах варіює в дуже широких межах - від декількох годин (для лейкоцитів) або декількох діб (для клітин кишкового епітелію) до багатьох років (для кардіоміоцитів і нейронів). Вона визначена генетично і пов'язана з характером популяції, до яких належать ці клітини. Старіння клітин, незалежно від швидкості, з якою воно відбувається, в фізіологічних умовах завершується апоптозом. Розвиток апоптозу індукується, мабуть, внаслідок накопичення генетичних помилок і (або) зниження чутливості клітини до стимулюючих ростових сигналам (в результаті порушень рецепторного апарату).

Зазвичай старіючі клітини, що піддаються апоптозу, розташовуються в тканинах і органах дифузно; в деяких органах із закономірною міграцією клітин вони накопичуються в ділянці завершення міграції (наприклад, в сітчастій зоні кіркової речовини наднирника). Апоптоз клітин при їх природній смерті в результаті старіння важко прослідковується в тканинах через нечисленність клітин, що гинуть. Значно більш масова загибель характерна для тканин, які піддаються інволюції, особливо, після попередньої гіперплазії;

(3) апоптоз при інволюції зрілих тканин особливо виражений в гормонально-залежних органах після припинення гормональної стимуляції. Він характерний для органів статевих систем, що атрофуються (передміхурової залози, придатка яєчка, матки) після видалення гонад, для постлактаційної інволюції молочної залози, післяпологової інволюції матки, атрофії периферичних ендокринних залоз (щитоподібної залози, кіркової речовини

надниркових залоз), гонад після видалення гіпофіза;

(4) апоптоз в клітинах імунної системи забезпечує розвиток і перебіг найважливіших імунних реакцій. Механізмом апоптозу гине велика частина лімфоцитів в центральних органах імуногенезу, які не пройшли процеси селекції (не володіють набором рецепторів, необхідних для здійснення їх нормальної функції). Цим же механізмом гинуть і В-лімфоцити з низькоафінними рецепторами в гермінативному центрі периферичних органів імуногенезу; він лежить в основі цитотоксичної дії Т-кілерів і NK-клітин на клітини-мішені, а також вікової і акцидентальной інволюції тимуса і інших органів імунної системи.

Очевидно, що розробка методів управління процесами апоптозу може сприяти корекції імунних порушень (імунодефіцитів, аутоімунних і алергічних захворювань та ін.);

(5) апоптоз в реакції тканин на дію пошкоджуючих факторів. Як вже зазначалося вище, апоптоз розвивається при помірному пошкодженні клітини різноманітними факторами, які при більш потужному ушкоджучому впливі викликають розвиток некрозу. Прикладом такого роду процесів служить розвиток апоптозу при інфаркті міокарда - гостре захворювання, яке розвивається внаслідок порушення кровопостачання ділянки серцевого м'яза. Хоча значна частина клітин в осередку ушкодження піддається некрозу, в тканині, прилеглій до некротичного вогнища, багато помірно пошкоджених клітин гинуть механізмом апоптозу, тим самим розширюючи ділянку ушкодження. Вона може ще більше збільшитися в пізні терміни внаслідок токсичної дії речовин, що виділяються загиблими клітинами і клітинами, які беруть участь у формуванні запального інфільтрату навколо зони некрозу. Схожа картина спостерігається при інсульті - загибелі ділянки головного мозку. Очевидно, що ефект шкідливої дії ішемії, різних токсинів і інших чинників на тканини може бути зменшений при впливах, що обумовлюють гальмування розвитку апоптозу в клітинах, які не отримали незворотних ушкоджень.

(6) апоптоз в розвитку ряду дегенеративних і інфекційних захворювань. Патологічна активація процесу апоптозу в нейронах, як припускають, може відігравати важливу роль у розвитку таких захворювань нервової системи, як хвороба Альцгеймера, паркінсонізм, хвороба Гентінгтона, бічний аміотрофічний склероз (хвороба Лу-Геріга) і ін., які характеризуються різким зменшенням кількості нейронів в визначених ділянках ЦНС. Терапія цих захворювань повинна бути спрямована на блокування процесів, що призводять до розвитку

апоптозу в клітинах нервової тканини.

Апоптоз може запускатися в клітинах людини при їх інфікуванні бактеріями і вірусами. Зокрема, зараження вірусом імунодефіциту людини (ВІЛ) призводить до руйнування клітин імунної та нервової систем, клітин крові, що розвиваються і клітин інших тканин і органів механізмом апоптозу. Навпаки, деякі віруси при зараженні клітин блокують їх програму апоптозу. Так, вірус Епштейна-Барра (викликає мононуклеоз, лімфоми та ін.) продукує інгібітор апоптозу, подібний до продукта гена bcl-2, а вірус папіломи (що викликає рак шийки матки) інактивує ген p53. Зазначені особливості необхідно враховувати при розробці нових методів лікування цих захворювань;

(7) апоптоз в пухлинному рості. Апоптоз відіграє важливу роль у механізмах розвитку пухлин (канцерогенезі) і дії протипухлинних препаратів.

Пригнічення апоптоза може служити одним з механізмів канцерогенезу. Це припущення засноване на тому, що в пухлинних клітинах часто інактивовані регуляторні фактори, які контролюють їх стан і запускають програму апоптозу.

Індукція апоптозу цитотоксичних лімфоцитів пухлинними клітинами служить механізмом захисту деяких пухлин від руйнування імунної системою. Цей ефект обумовлений тим, що клітини деяких пухлин експресують на своїй поверхні особливий ліганд FasL, взаємодія якого з відповідним рецептором (білком Fas) на поверхні цитотоксичних лімфоцитів викликає загибель останніх механізмом апоптозу. При цьому клітини як би міняються своїми ролями: цитотоксичні лімфоцити замість того, щоб знищувати пухлинні клітини шляхом індуції в них апоптозу, самі виявляються їх жертвою, піддаючись апоптозу.

Індукція апоптозу як метод лікування пухлин. Встановлено, що лікувальний ефект при хіміотерапії і радіотерапії новоутворень обумовлений не розвитком тяжких незворотних порушень геному пухлинних клітин (як вважали раніше), а відносно невеликими ушкодженнями ДНК, які, однак, достатні для запуску програми апоптозу в пухлинних клітинах. Одним з перспективних напрямків генної терапії пухлин може служити внесення в їх клітини незміненого гена p53 з метою індукції їх апоптозу.

2.4. Цитологія. Мейоз та відмінність від мітозу. Особливості будови статевих клітин.

Сперматогенез проходить у звивистих канальцях сім'яника, де розрізняють дві популяції клітин: опорні - **сустентоцити** або **клітини Сертолі** та **сперматогенні** клітини.

Сперматогенні клітини представлені сперматогоніями, сперматоцитами та сперматозоїдами.

Клітини Сертолі забезпечують оптимальне мікросередовище для розвитку статевих клітин і входять до складу гемато-тестикулярного бар'єру. На бічних поверхнях опорних клітин утворюються численні відростки, найважливішими з яких є базальні, оскільки формують контакти **«Сертолі-Сертолі».** Ці замикаючі контакти ділять порожнину звивистих канальців на дві зони: **базальну** та **адлюменальну**.

У базальній зоні візуалізуються **сперматогонії**, які діляться мітозом і зберігають диплоїдний набір хромосом. Живлення цих клітин здійснюється безпосередньо через базальну мембрану з судин, які оточують звивистий каналець.

Клітини з гаплоїдним набором хромосом переміщаються в адлюменальну зону, де вони будуть надійно захищені від імунокомпетентних клітин, антигенів і навіть від низькомолекулярних токсинів. Тому живлення сперматоцитів першого і другого порядку, сперматид і сперматозоїдів здійснюється виключно за рахунок клітин Сертолі.

Сперматогенез складається з чотирьох етапів: **розмноження**, **росту**, **дозрівання** і **формування**.

Розмноження здійснюється у базальній зоні звивистого канальця. Сперматогонії мітотично діляться за рахунок чого збільшується популяція чоловічих статевих клітин. Перед мітозом у клітинах налічується 46D хромосом, після поділу відповідно 46S хромосом.

Під впливом фолікулостимулюючого гормону гіпофіза більшість сперматогоній продовжує проліферацію. А частина клітин під впливом тестостерону вступає у фазу **росту**, під час якого перетворюється на сперматоцити першого порядку.

В цей час клітина готується до мейозу, тому інтерфаза між поділами триває довше в основному за рахунок збільшення G1 періоду. Відповідно розміри сперматоцитів першого порядку більші за розміри сперматогоній. У S-періоді інтерфази відбувається редуплікація хромосом, тому сперматоцит першого порядку, який вступає в мейоз має 46D хромосом.

Мейоз складається з двох поділів: **редукційного** та **екваційного**. В кожному з цих поділів розрізняють **профазу, метафазу, анафазу і телофазу**.

Профаза редукційного поділу досить тривала і включає в себе 5 стадій: **лептотену**, **зиготену**, **пахітену**, **диплотену** та **діакінез**.

У **лептотені** кожна хромосома складається з двох сестринських хроматид, які переходять у конденсовану форму, утворюючи довге тонке волокно з білковою осьовою ниткою. Кожна хромосома обома кінцями прикріплена до внутрішньої мембрани ядерної оболонки. В цей час налічується 46D хромосом.

На стадії **зиготени** гомологічні хромосоми розташовуються парами за рахунок чого формується 23 тетради. Білкові фібрили хромосом наближаються одна до одної, утворюючи синаптонемальні комплекси. Гомологи коньюгують, кожен ген контактує з гомологічним геном другої хромосоми.

Під час **пахітени** хромосоми потовщуються, в щілинах синаптонемальних комплексів з'являються крупні рекомбінаційні вузлики і здійснюється обмін генетичної інформації між гомологічними хромосомами. В таких обмінах приймає участь тільки одна з хроматид спарених хромосом.

У **диплотені** синаптонемальні комплекси розпадаються і хромосоми починають відштовхуватися одна від одної. Але вони ще зв'язані кількома хіазмами (ділянками де відбувся кросинговер).

Під час **діакінезу** хромосоми ще більше потовщуються, відокремлюються від ядерної оболонки і відходять одна від одної. Кожна тетрада сформована з 4 хроматид. При цьому кожна пара сестринських хроматид з'єднана центромерою, а несестринські – хіазмами.

Після закінчення профази сперматоцит першого порядку переходить у наступну фазу сперматогенезу і вступає в метафазу.

Під час **метафази** редукційного поділу на екваторі клітини вишиковується 23 тетради хромосом.

Протягом **анафази** до полюсів розходяться по 23 діади.

На завершення **телофази** утворюється два сперматоцити II порядку, кожен з яких отримує 23D хромосоми.

Перед другим поділом дозрівання редуплікації хромосом не відбувається, тому у **екваційний** поділ вступають сперматоцити II порядку з гаплоїдним набором хромосом. У **метафазі** II поділу на екваторі клітин візуалізуються 23 діади. В **анафазі** до полюсів переміщається по 23 монади і на завершення поділу утворюються сперматиди, кожна з яких отримує 23S хромосоми.

На четвертому етапі, **формування,** сперматиди перетворюються у сперматозоїди.

В процесі формування головки хромосоми максимально спіралізуються, ядро значно ущільнюється, ядерні пори закриваються. (Це пояснюється тим що у сперматозоїда немає потреби в реалізації спадкової інформації закодованої в ядрі. Оскільки основна функція сперматозоїда полягає у перенесенні генетичної інформації до зиготи.)

Комплекс Гольджі, у якому нагромаджувались гідролітичні ферменти, трансформується у **акросому** – спеціалізовану органелу сперматозоїда, що забезпечує руйнування оболонок жіночої статевої клітини.

На мембрані головки утворюються рецептори до ZP3, які є складовою блискучої оболонки жіночої статевої клітини і сприяють руху сперматозоїдів до овоцита другого порядку під час запліднення.

Центріолі переміщаються на протилежний від акросоми полюс і формують шийку. Проксимальна центріоля залишається біля ядра, а дистальна ініціює полімеризацію мікротрубочок аксонеми хвоста і контролює локалізацію мітохондрій у проміжному відділі джутика.

Таким чином, на завершення розвитку чоловіча статева клітина **сперматозоїд** складається з головки, у якій візуалізується надзвичайно щільне гаплоїдне ядро, акросома і рецептори до жіночої статевої клітини і хвоста, морфо-функціональна організація якого обумовлює рух спермія до овоцита.

Хвіст складається з шийки, проміжної частини, головного та кінцевого відділів. У шийці зосереджені центріолі, у проміжному і головному відділах у центрі проходить аксонема до складу якої входить дев’ять пар периферійних і одна пара центральних мікротрубочок. У проміжному відділі аксонема оточена мітохондріями локалізованими по спіралі, які формують мітохондріальну піхву і забезпечують сперматозоїд енергією необхідною для руху. У кінцевій частині хвоста є лише поодинокі скоротливі мікрофіламенти.

Надзвичайно цікавою особливістю сперматогенезу є той факт, що в адлюменальній зоні чоловічі статеві клітини розвиваються у складі синцитіїв, тобто практично до завершення диференціації сперміїв між клітинами зберігається зв’язок на рівні цитоплазматичних місточків.

По-перше, це дає можливість контролювати диференціацію сперміїв продуктами диплоїдного геному. (У людини під час мейозу одні сперматозоїди отримують Х-хромосому, другі У-хромосому. Оскільки Х-хромосома містить багато важливих генів, які відсутні у У-хросомі то без передачі продуктів недостаючих хромосом по цитоплазматичним місточкам сперматозоїди з У-хромосомами не змогли би завершити свій розвиток і діти чоловічої статі не народились би.)

По-друге наявність контактів між клітинами синхронізує розвиток чоловічих статевих клітин.

Овогенез

Овогенез включає три етапи: розмноження, ріст і дозрівання. Четверта стадія - формування – відсутня.

Розмноження проходить у яєчнику плода. Овогонії проявляють високу мітотичну активність і на завершення першого етапу виявляється близько 7

міліонів овогоній. Кожна з них зберігає диплоїдний набір хромосом. Внаслідок жорстокої селекції більшість овогоній гине і тільки 300-400 тисяч перетворюється на овоцити першого порядку і продовжують розвиток.

Період росту починається з третього місяця ембріонального розвитку і складається з двох етапів **малого росту** і **великого росту**.

До статевого дозрівання можливий тільки малий ріст. З початком синтезу гонадотропних гормонів гіпофізом, що є ознакою статевого дозрівання, кожні 28 днів кілька овоцитів вступають у стадію великого росту, всі останні продовжують малий ріст.

Малий ріст починається з моменту перетворення овогоній у овоцити першого порядку. Овоцити вступають у профазу першого (редукційного) мейотичного поділу, проходять стадії лептотени, зиготени, пахітени і диплотени. Після чого мейоз блокується і овоцит надовго переходить у стадію диктіотени, яка може тривати до менопаузи за умови, що клітина не вступить у стадію великого росту.

З настанням статевої зрілості овоцит першого порядку може вступати у стадію **великого росту**. Такі клітини виявляються у ростучих фолікулах. Овоцити оточені фолікулярними клітинами, які в цей час починають активно ділитися і диференціюватися. Навколо фолікулів формується густа сітка кровоносних капілярів, що значно підсилює трофіку фолікулярних клітин, а через них інтенсифікується живлення овоцита першого порядку. Тому під час великого росту розміри овоцита першого порядку значно збільшуються, підсилюються метаболічні процеси у клітині.

Ядро овоцита першого порядку містить у два рази більше ДНК для транскрипції ніж звичайна соматична клітина у G1 періоді клітинного циклу. Це дає їй можливість серйозно підготуватись до розгортання програми розвитку: у ядрі йде процес накопичення додаткової ДНК – утворюються численні копії окремих генів, які у циклічній формі виносяться у цитоплазму і забезпечують додаткові можливості для транскрипції. У результаті активної ампліфікації генів рибосомної РНК зростає кількість ядерець. За рахунок цього кількість інформаційної РНК і рибосом у цитоплазмі дуже велика, що значно підсилює трансляційні можливості клітини.

Під час великого росту у ***цитоплазмі*** овоцита першого порядку надзвичайно розвинуті ЕПС і комплекс Гольджі, що дозволяє клітині нагромаджувати трофічні жовткові включення. На етапі завершення великого росту комплекс Гольджі розпадається на маленькі кортикальні гранули, ферменти яких приймуть участь у кортикальній реакції, що унеможливлює полістермію.

Оволемма овоцита першого порядку має складний рельєф – вона утворює численні мікроворсинки і контакти з фолікулярними клітинами, що значно прискорює транспортні процеси і трофіку.

Над оволемою візуалізується оксифільна двошарова структура – прозора зона або ***zona pellucida*** – Zp. До складу цієї оболонки входять глікопротеїни, глікозаміноглікани, гіалуронова, сіалова, хондроїтинсірчана кислоти та інші складні сполуки. Найважливішими серед них є фракції Zp2 - яка запобігає полістермії та Zp3 - яка виконує роль рецепторів для сперматозоїдів.

Над блискучою оболонкою розташовуються фолікулярні клітини ***променистого вінця***. Під час великого росту ці клітини формують численні контакти з оволеммою статевої клітини, що сприяє інтенсивному живленню овоцита першого порядку, а також утворюють багато контактів між собою, що забезпечує їхню узгоджену роботу. Перед овуляцією фолікулярні клітини втрачають більшість контактів із жіночою клітиною (овоцитом другого порядку) і між собою, що сприятиме пенетрації цієї оболонки сперматозоїдами.

Стадія дозрівання починається перед овуляцією. Овоцити першого порядку поновлюють мейоз. Проходять стадію метафази під час якої на екваторі вишиковується 23 тетради хромосом. Під час анафази до полюсів розходяться по 23 діади. Протягом телофази продовжується розподіл генетичної інформації та цитоплазми між клітинами. На завершеня телофази утворюється дві різні клітини: овоцит другого порядку, який отримав 23D хромосоми, і захопив практично всю цитоплазму і маленьке полярне тільце (полоцит I) яке забрало 23 D хромосоми.

Овоцит другого порядку одразу після утворення разом з полоцитом I покидає яєчник і в ампулярній частині маткової труби починає другий поділ дозрівання. Але і цей поділ блокується на стадії метафази і може завершитись лише при заплідненні.

Отже, запліднюватись буде овоцит другого порядку. У ядрі цієї клітини налічується 23D хромосоми, які розташовані на екваторі; у цитоплазмі рівномірно розміщенні численні трофічні жовткові включення, по периферії під оволеммою візуалізується велика кількість кортикальних гранул. Оволемма має складний рельєф, що обумовлює її велику площу. Над оволемоою розташовується блискуча оболонка, в якій містяться рецептори до сперматозоїдів Zp3. Над блискучою оболонкою знаходяться фолікулярні клітини, які втратили більшість контактів і набули форми краплі.

Таким чином у процесі філо- і онтогенезу статеві клітини набувають морфо-функціональних ознак, які максимально сприяють процесу злиття і утворенню зиготи, оскільки тільки за умов запліднення продовжується життя. Якщо статевим клітинам не вдається утворити зиготу, вони приречені на смерть.

3.1. Медична ембріологія.

Ембріологія – вивчає закони утворення зародка та процеси його розвитку.

Онтогенез, або індивідуальний розвиток організму складається з двох етапів: пренатального онтогенезу, який починається із запліднення і триває близько 280 діб (9 місяців) до народження дитини; і постнатального онтогенезу, який починається з моменту народження дитини і закінчується зі смертю організму.

Онтогенезові передує **прогенез** або **гаметогенез -** процес розвитку чоловічих та жіночих статевих клітин, які необхідні для утворення зиготи і виникнення нового організму.

Ембріональний розвиток людини

У ході **ембріонального розвитку людини** можна визначити три основні періоди:

- **Початковий** (1-й тиждень ембріогенезу).
- **Зародковий** (2-й – 8-й тиждень ембріогенезу).
- **Плодовий** (триває з 9-го тижня до народження дитини).

Протягом першого тижня розвитку проходить запліднення, дроблення, підготовка зародка до першого етапу гаструляції та до інвазії в ендометрій матки.

Під час зародкового періоду здійснюється закладка основних ембріональних зачатків тканин і органів, зародок набуває основних рис, властивих для людини.

Починаючи з 9-го тижня і до народження в органах продовжується гістогенез та диференціація клітин.

3.2. Запліднення.

Заплідненням називають процес злиття чоловічої та жіночої статевих клітин, внаслідок чого утворюється зигота. У результаті запліднення здійснюється відновлення диплоїдного набору хромосом.

Розрізняють 3 етапи запліднення:

- дистантної взаємодії,
- контактної взаємодії,
- проникнення сперматозоїда в жіночу статеву клітину і злиття пронуклеусів.

Під час **дистантної взаємодії** спостерігається капацитація та міграція сперміїв до овоцита.

Капацитація – це процес хімічної модифікації поверхні сперматозоїдів і сімяної рідини у жіночих статевих шляхах. (У людини цей процес триває приблизно сім годин). Глікопротеїнове покриття і білки сімяної рідини видаляються з плазматичної мембрани акросомної ділянки сперматозоїда і на головці чоловічої статевої клітини активуються рецептори до ZP3. Це супроводжується активацією метаболізму в сперматозоїдах та підвищенням швидкості биття джгутиків.

Крім того руху сперматозоїдів сприяють реотаксис та хемотаксис.

Реотаксис – це рух сперматозоїдів проти течії секрету, що виробляються залозами маткових труб та матки.

Хемотаксис регулюється гормонами, продуктами секреції залоз маткових труб і матки та низькомолекулярними речовинами небілкової природи – гамонами. Жіночі статеві клітини продукують гіногамони I, які активують рух сперміїв.

Сближенню також сприяють **протилежні заряди** статевих клітин. Овоцит має негативний заряд, сперматозоїд – позитивний.

Під час **контактної фази** запліднення визначають: пенетрацію променистого вінця та пенетрацію прозорої зони.

Лише 300-500 з 200-300 мільйонів сперматозоїдів, які вносяться у жіночі статеві шляхи при сім'явипорскуванні досягають місця запліднення. Тільки один із них запліднює жіночу статеву клітину, інші допомагають йому в проникненні крізь бар'єри, що оточують ооцит.

Сперматозоїди легко проходять крізь клітини променистого вінця, оскільки перед і під час овуляції фолікулярні клітини втрачають більшість контактів.

Прозора оболонка або **zona pellucida** є суттєвим бар`єром на шляху сперматозоїдів. Її компоненти забезпечують зв'язування сперматозоїдів, а також індукують **акросомну реакцію**. Зв`язування опосередковується лігандом ZP3 і рецепторами сперматозоїда. Під час акросомної реакції плазмолема головки сперматозоїда зливається із зовнішньою акросомною мембраною і вивільняються акросомні ферменти. Суть цієї реакції полягає у звільненні ензимів акрозину та трипсиноподібних речовин, необхідних для пенетрації прозорої зони. Сперматозоїди проникають крізь прозору оболонку, і тільки один вступає в контакт з плазматичною мембраною ооцита.

Це є сигналом для початку **кортикальної реакції**, під час якої проходить активація цілого каскаду біохімічних реакцій, що унеможливлюють поліспермію:

- Відбувається зміна заряду жіночої статевої клітини (на оволемі активно працює фермент Na-K-АТФ-аза, який випомповує натрій за межі клітини. Під час злиття мембран чоловічої та жіночої гамет, натрій за градієнтом концентрації проходить у клітину і міняє її заряд на позитивний). З цього моменту позитивно заряджені сперматозоїди будуть відштовхуватись від овоцита.

- З цистерн агранулярної ендоплазматичної сітки виходять іони Ca^{2+}, що супроводжується підвищенням їх вмісту в цитоплазмі. Це сприяє наближенню кортикальних гранул до плазмолеми. Їх мембрани зливаються з мембраною жіночої статевої клітини, що збільшує її площу у 3-4 рази. Завдяки цьому оволемма відокремлюється від прозорої оболонки в яку занурені «зайві» сперматозоїди. Утворюється перивітеліновий простір.

- Після взаємодії головки сперматозоїда з поверхнею ооцита змінюється проникність прозорої зони. Ферменти кортикальних гранул викликають зміну властивостей прозорої зони (зона-реакція), ензими кортикальних гранул інактивують видоспецифічні сайти рецепторів сперматозоїдів на поверхні прозорої зони, що запобігає пенетрації інших спермотозоїдів.

- У перивітеліновий простір надходить вода, яка перемішується з вивільненим назовні вмістом кортикальних гранул та компонентами блискучої оболонки – формується оболонка запліднення.

Третя фаза запліднення починається із злиття клітинних оболонок ооцита і сперматозоїда. Первинна адгезія сперматозоїда з ооцитом частково опосередковується взаємодією інтегринів поверхні ооцита та їхніх лігандів на сперматозоїді. За адгезією відбувається злиття плазматичних мембран сперматозоїда та жіночої статевої клітини. Оскільки плазматична мембрана акросомної ділянки сперматозоїда зникає в результаті акросомної реакції, власне зливаються мембрана ооцита і мембрана задньої частини головки сперматозоїда. У людини в цитоплазму ооцита входять ядро з головки і центріолі з шийки сперматозоїда, тоді як хвіст дегенерує, тому мітохондрії передаються тільки за жіночою лінією.

Злиття мембран жіночої та чоловічої гамет є сигналом для завершення другого мейотичного поділу. Ядро жіночої статевої клітини набухає і перетворюється на жіночий пронуклеус. Головка сперматозоїда розвертається на 180^0, хроматин ядра розрихляється і формується чоловічий пронуклеус. Пронуклеуси зближаються, при цьому в них відбувається реплікація ДНК, хромосоми спіралізуються, ядерні оболонки зникають, утворюється метафазна пластинка з двох гаплоїдних пронуклеусів, батьківські та материнські хромосоми утворюють **синкаріон.**

Біологічне значення запліднення полягає у відновленні диплоїдного набору хромосом (23D+23D=46D). Зигота отримує генетичну інформацію від обох батьків. Статеві хромосоми визначають стать нового організму. Сперматозоїд детермінує генетичну стать нового організму і заносить сигнальний білок дроблення. Активується синтез АТФ, посилюються обмінні

процеси, протеази розщеплюють жовткові включення, починає реалізуватись програма розвитку нового організму.

3.3. Дроблення.

Дроблення – це послідовний мітотичний поділ зиготи на бластомери без відновлення розмірів материнської клітини. Під час дроблення між поділами інтерфаза дуже коротка. В S-періоді відбувається редуплікація хромосом, але G_1-період практично відсутній тому розміри бластомерів з кожним поділом зменшуються. Дроблення триває до відновлення ядерно-цитоплазматичного співвідношення характерного для соматичних клітин. Біологічне значення дроблення полягає в тому, що одноклітиний організм (зигота) перетворюється в багатоклітинний (**бластулу**). Тип дроблення залежить, перш за, все від кількості жовтка у жіночій статевій клітині. Оскільки у людини яйцеклітина вторинно ізолецитальна, дроблення буде повним, нерівномірним, асинхронним.

Через 30 годин після запліднення проходить перший поділ зиготи і утворюється два бластомери: темний і світлий. Через 40 годин світлий бластомер ділиться знову на світлий і темний. Трохи згодом темний також ділиться на світлий і темний. Незважаючи на деякі морфологічні розбіжності між бластомерами, на ранніх стадіях вони **тотипотентні**. Тобто, у разі відокремлення бластомерів, у любому співвідношенні один від одного і створенні належних умов для подальшого розвитку можна очікувати формування кількох самостійних організмів. Максимальна кількість однояйцевих близнюків дорівнює восьми.

Наприкинці 8-и бластомерної стадії проходить **компактизація**. Продукується білок адгезії клітин - увоморулін. Між темними бластомерами зосередженими всередині **морули** формуються щілинні контакти (нексуси). Саме з цих клітин в подальшому буде розвиватись ембріон. Периферійні світлі клітини морули з'єднуються щільними контактами, вони утворюють бар'єр, який відокремлює внутрішнє середовище морули. В подальшому з них формується трофобласт. Утворення міжклітинних контактів унеможливлює самостійний розвиток відокремленних бластомерів.

На 4-ту добу після запліднення проходить **кавітація** і утворюється **бластоциста**. Світлі бластомери трофобласта продукують рідину, яка накопичується у міжклітинних просторах ембріобласту. Поступово міжклітинні простори зливаються і формується бластоцель. Зародок у цей час набуває вигляду пухирця у якому клітини ембріобласта локалізовані на одному полюсі, клітини трофобласта стають плоскими і формують стінку бластоцисти, порожнина (бластоцель) заповнена рідиною.

На 5-ту добу зародок складається з 107 бластомерів і виходить у порожнину матки. Протягом двох днів (з 5-ої до 7-ої доби) він перебуває у стадії вільної бластоцисти. Живлення здійснюється за рахунок жовткових включень овоцита та секрету залоз маткових труб та матки і називається **вітелотрофним**. За ці дві доби ембріобласт трансформується з вузлика на диск. У клітинах трофобласта формується потужний лізосомальний апарат.

3.4. Імплантація.

Сьома доба це один з найвідповідальніших періодів ембріогенезу. У цей час відбуваються кардинальні якісні зміни у структурі зародка. На 7-у добу починається **імплантація** – занурення зародка в слизову оболонку матки. Розрізняють дві фази імплантації: **адгезію** (прилипання) та **інвазію** (проникнення). Під час адгезії компоненти маткового секрету руйнують оболонку запліднення. Між клітинами трофобласта і епітеліоцитами еднометрію матки формуються адгезивні контакти. Епітеліоцити ендометрію експресують ламінін та фібронектин, а клітини трофобласта виділяють інтегрини. Інтегринові рецептори для ламініну обумовлюють адгезію, а рецептори для фібронектину сприяють міграції. Бластоциста «котиться» по поверхні ендометрію доки не знайде оптимальне місце – «вікно імплантації», - багате на фактори росту.

Починається **інвазія.** Гідролітичні ферменти лізосом трофобласта руйнують десмосоми між епітеліальними клітинами ендометрію, внаслідок чого відбувається апоптоз епітеліоцитів.

Трофобласт пенетрує епітеліальний шар. В цей час трофобласт розшаровується на цито- і симпластотрофобласт. Починають формуватися первинні ворсинки хоріона, які вростають у сполучну тканину. Руйнується сполучна тканина та перфоруються стінки судин ендометрію. Утворюється **імплантаційна ямка** в яку занурюється зародок. Дефект ендометрію у місці інвазії усувається шляхом епітелізації поверхні. Живлення зародка в цей період здійснюється за рахунок компонентів зруйнованих тканин ендометрію. Таким чином з сьомої доби (початок імплантації) до кінця 4-го тижня, коли поживні речовини і кисень почнуть надходити у трофобласт з материнської крові здійснюється **гістотрофний** тип живлення. **Гематотрофний** період триватиме з другого місяця до народження дитини.

3.5. Гаструляція.

7-ма доба є одним із найбільш складних та важливих критичних періодів ембріогенезу. В цей час кардинально змінюється тип живлення та структура трофобласта. Але найбільш важливою подією є перша фаза гаструляції. **Гаструляція** – це складний процес хімічних та морфогенетичних змін, що супроводжуються розмноженням, ростом, направленою міграцією та диференціацією клітин, в наслідок чого формуються зародкові листки. У людини гаструляція здійснюється у дві фази. Під час першої утворюється два зародкових листки – **ектодерма**, та **ентодерма**. Друга завершується формуванням третього зародкового листка – **мезодерми**. Перша фаза триває з 7 по 14 добу. У цей час здійснюється **делямінація**, внаслідок чого клітини ембріобласта розщеплюються на зовнішній листок **епібласт** та внутрішній листок **гіпобласт**.

Епібласт включає матеріал майбутнього зародка, позазародкову екто- та мезодерму. З **гіпобласта** буде утворюватись позазародкова ендодерма.

На 8-у добу починає формуватися **амніотичний пухирець**. Кавітація (утворення порожнини) здійснюється за рахунок нагромадження рідини у центрі епібласта.

На 9-у – 11-у добу краї гіпобласта підвертаються вниз, зростаються і формують жовтковий пухирець.

Паралельно з каудальної частини епібласта в порожнину бластоцисти виселяються клітини позазародкової мезодерми. Мезодерма обростає стінки обох пухирців, завдяки чому згодом сформується сполучнотканинна основа амніона та жовткового мішка, і росте до трофобласта. Клітини позазародкової мезодерми утворюють **амніотичну ніжку**, вростають у первинні ворсинки хоріона і перетворюють їх у вторинні.

На поверхні хоріона, оберненій до порожнини матки, ворсинки згодом редукуються – формується гладкий хоріон. З протилежного боку здійснюється розвиток ворсинчастого хоріона. З 15 доби у вторинні ворсинки ворсинчастого хоріона вростають кровоносні капіляри, обумовлюючи розвиток третинних ворсинок. В подальшому ворсинчастий хоріон ввійде у склад плаценти.

Таким чином, на завершення другого тижня ембріогенезу досить добре розвинуті три провізорні органи: хоріон, амніон та жовтковий мішок. Амніотичний та жовтковий мішки прилягають один до одного і збоку амніона кріпляться до хоріона за допомогою амніотичної ніжки.

До складу цих структур входять три позазародкові листки:

- **позазародкова мезодерма**, яка увійшла до складу хоріона, сформувала амніотичну ніжку та оточила епітелій жовткового та амніотичних мішків.

- **позазародкова ектодерма**, що вистеляє весь амніон, крім дна.
- **позазародкова ендодерма**, яка утворює внутрішній шар всього жовткового мішка окрім даха.

І є лише два зародкових листки:

- **зародкова ектодерма** розташована на дні амніона.
- **зародкова ендодерма** розташована на даху жовткового мішка.

Разом вони формують **зародковий щиток**.

Така організація зародку створює умови для другої фази гаструляції, під час якої формується зародкова мезодерма.

З 14-ї до 17-ї доби клітини епібласта інтенсивно діляться і мігрують двома потоками клітин з краніального у каудальний кінець зародка. На задньому полюсі епібласта обидва потоки зустрічаються, зливаються у центрі і продовжують переміщатися вперед. У результаті такої імміграції посередині епібласта формується потовщення – **первинна смужка**, яка у головному кінці закінчується **первинним (гензенівським) вузликом**.

Клітини первинного вузлика утворюють передню частину первинної кишки та **нотохорд**, який визначає розміщення майбутнього хребтового стовпа.

Клітини первинної смужки через первинну борозенку виселяються у проміжок між екто- та ендодермою і розростаються в латеральному напрямку у вигляді **мезодермальних** крил.

Таким чином на завершення пізньої гаструляції у зародку візуалізуються усі три зародкові листки: **екто-**, **ендо- та мезодерма**.

З 15-ї до 17-ї доби утворюється ще один провізорний орган. Із задньої частини кишкової ендодерми в амніотичну ніжку вростає пальцеподібний вирість– **алантоїс**.

З 17-ї до 20-ї доби під час так званого **пресомітного періоду** спостерігається формування **осьового комплексу зачатків** – починається закладка органів і систем організму.

Надзвичайно важливою подією для подальшого розвитку є формування **тулубових складок**, які починаючи з 20-ї доби інвагінують під тіло зародка, згортаючи його в трубку і відокремлюючи зародкові листки від позазародкового матеріалу. З цього моменту чітко визначається межа між зародковою ектодермою, що вкриває зародок і позазародковою ектодермою, яка вистеляє амніон; між зародковою ендодермою, що занурюється в тіло зародка у вигляді первинної кишки і позазародковою ендодермою яка вистеляє жовтковий мішок, а також між зародковою мезодермою, що розташовується між зародковими ектодермою і ендодермою та позазародковою мезодермою, яка оточує ектодерму амніона, ендодерму жовткового мішка, формує амніотичну ніжку і візуалізується під цитотрофобластом хоріона.

3.6. Диференціація зародкових листків.

Диференціація **зародкової ектодерми** обумовлює формування нейроектодерми і шкірної ектодерми. У результаті первинної (нейтральної) індукції на дорзальній частині зародка формується потовщення – нервова пластинка, центральна частина якої поступово інвагінує, у наслідок чого утворюється **нервова борозна**. Краї нервової пластинки потовщуються, піднімаються і формують **нервові валики**, злиття яких обумовлює змикання нервової борозни у **нервову трубку**. Ектодерма над нервовою трубкою змикається. Між ектодермою і нервовою трубкою, у зоні взаємодії нервових валиків утворюється **нервовий гребінь**.

З матеріалу **нервової трубки** формуються центральні відділи нервової системи (головний та спинний мозок) а також сітківка ока.

У краніальному відділі нервової трубки спочатку утворюються три **мозкові пухирі**: передній, середній та задній. Пізніше перший і третій пухирі поділяються і виникає п’ять мозкових пухирів, з яких в подальшому сформується п’ять відділів головного мозку. Латеральні стінки другого мозкового пухиря інвагінують до ектодерми у вигляді очних пухирів, з яких згодом розвинуться клітини нервової тканини сітківки ока. Тулубовий відділ нервової трубки диференціюється у нейроцити і гліальні клітини спинного мозку.

Крім того, на краніальній частині зародка формуються потовщення нейроектодерми **– плакоди**. Плакоди головного відділу є джерелом розвитку гангліїв голови, а також органів слуху та рівноваги.

Матеріал **нервового гребеня** частково мігрує у шкіру, де диференціюється у пігментні клітини. З цього ж джерела виселяються клітини мозкової речовини наднирників та вегетативних гангліїв. Частина клітин нервового гребеня, що локалізовані латерально від нервової трубки формує гангліозні пластинки, які сегментуються у зачатки спинномозкових гангліїв.

Шкірна ектодерма поступово трансформується у епідерміс шкіри, а також приймає участь у розвитку похідних шкіри – волосся, нігтів та залоз.

Позазародкова ектодерма під час ембріонального розвитку людини перетворюється на одношаровий амніотичний епітелій, який вистеляє амніон і поступово вкриває пуповину.

Диференціація ектодерми і формування нервової тканини індукує розвиток мезодерми. **Зародкова мезодерма**, яка прилягає до нервової трубки сегментується на **соміти**. Процес сегментації здійснюється поступово, в напрямку від голови до хвоста зародка. За кількістю сомітів можна визначити термін розвитку зародка. Соміти з’являються на 20-ту добу ембріонального розвитку. На 22-гу добу в зародка візуалізується сім пар сегментів. На 35-ту

добу налічується 43–44 пар сомітів. У соміті визначають три зони: **дерматом**, **міотом** і **склеротом**. З матеріалу дерматома диференціюється щільна неоформлена сполучна тканина дерми шкіри, з міотома – скелетні мязи, з склеротома кісткова та хрящова тканини.

Латеральніше сомітів проміжна мезодерма сегментується на **сомітні ніжки** або **нефрогонотоми**. Під час розвитку переднирки (пронефроса) сомітні ніжки послідовно зливаються формуючи мезонефральну протоку, яка згодом розщеплюється на мезо- і парамезонефральні протоки. Мезонефральна протока обомувлює розвиток статевих органів у чоловіків. Парамезонефральні протоки забезпечують формування матки і маткових труб у жінок. Таким чином, нефрогонотом є джерелом розвитку сечовидільної і статевої систем.

Латеральна мезодерма не сегментується, а розщеплюється на **парієтальний** (дорзальний) та **вісцеральний** (вентральний) **листки спланхнотома**. З мезодерми парієтального листка утворюється перикард, а також серозні оболонки, що вистилають грудну і черевну порожнини. У складі вісцерального листка диференціюється міоепікардіальна пластинка, яка є джерелом розвитку міокарда та епікарда.

З целомічного епітелію формується мезотелій, кіркова речовина наднирників а також опорні клітини сім'яника та яєчника.

Позазародкова мезодерма перетворюється на сполучну тканину і судини хоріона та вартонові драглі і крупні судини (дві артерії та вену) пуповини.

Зародкова ендодерма представлена у зародка первинною кишкою. Її краніальна частина (пренотохордальна пластинка) виселяється з матеріалу первинного вузлика і забезпечує розвиток епітелію органів ротової порожнини, глотки, стравоходу а також органів дихальної системи. Ендодерма первинної кишки, що сформувалась з криші жовткового мішка диференціюється у епітелій шлунка, тонкої та товстої кишки, формує паренхіму печінки та підшлункової залози.

Позазародкова ендодерма трансформується у епітеліальну висилку провізорних органів – жовткового мішка та алантоїса.

Аналіз органогенезу і диференціації зародкових та позазародкових листків дозволить нам зрозуміти, що на завершення зародкового періоду відбулася закладка зачатків всіх органів і систем органів організму дитини.

Плідний період ембріонального розвитку людини

З 9-го тижня починається **плідний період** онтогенезу. В якому проходить гістогенез і диференціювання клітин, що супроводжується зміною розмірів, форми і локалізації органів.

Критичні періоди ембріонального розвитку людини

Оскільки морфогенез різних структур організму відбувається у визначені терміни, в онтогенезі можна визначити найбільш важливі моменти розвитку – **критичні періоди**.

У критичні періоди виявляється підвищення чутливості організму до пошкоджуючи чинників внутрішнього та зовнішнього середовища. Це визначається переходом зародка від одного морфо-функціонального стану до наступного, якісно відмінного від попереднього (здійснюється перехід кількості у нову якість).

Такими періодами є:

- гаметогенез (усі соматичні клітини організму зберігають диплоїдний набір хромосом, а статеві клітини під час сперматo- і овогенезу отримують гаплоїдний набір хромосом);
- запліднення (в процесі злиття жіночої статевої клітини зі сперматозоїдом відновлюється диплоїний набір хромосом);
- імплантація (на 7-му – 8 -му добу ембріогенезу спостерігається одразу декілька якісних змін: перехід на новий гістіотрофний тип живлення, розщеплення трофобласту на цито- і симпластотрофобласт та делямінація ембріобласту з утворенням епі- і гіпобласту);
- розвиток осьових зачатків органів і формування плаценти (3-й – 8-й тиждень розвитку);
- стадія підсиленого росту головного мозку (15-й – 20-й тиждень);
- формування основних систем організму і диференціація статевого апарату (20-й – 24-й тиждень);
- народження дитини (припиняється трофіка плода за рахунок поживних речовин материнської крові, яка здійснювалася через провізорні органи – плаценту та пуповину; унеможливлюється постачання кисню у плід через судини пуповини; дитина виходить з більш комфортного водного середовища амніона у повітряне середовище).
- період новонародженості (до 1-го року);
- статеве дозрівання, початок гаметогенезу (10 - 16 років).

3.7. Провізорні органи

У процесі ембріонального розвитку хордових тварин поза тілом зародка формуються тимчасові, або провізорні органи, які виконують численні функції, забезпечуючи ріст і розвиток зародка.

Під час філогенезу спостерігалося поступове збільшення кількості провізорних органів та удосконалення їх структури.

У хордових тварин позазародкові органи вперше з'явилися у риб. У цих тварин розвивається лише один провізорний орган - жовтковий мішок, який депонує поживні речовини необхідні зародку у процесі розвитку.

Його формування починається на стадії ранньої гаструли, коли у внутрішньому листі можна виділити розташовану в центрі зародкову ентодерму і периферійно локалізовану позазародкову ентодерму. Ентодерма поступово обростає жовток.

Після виникнення хордомезодермального зачатка між екто- та ентодермою вростають парієтальний та вісцеральний листки мезодерми. Таким чином, жовток обростає чотирма листками: ентодермою, вісцеральним листком спланхнотома, парієтальним листком спланхнотома та ектодермою.

Під час формування тулубової складки зародок піднімається над диском і відокремлюється від жовтка. Зародкова ентодерма згортається у кишкову трубку. Зв'язок між зародком і жовтковим мішком забезпечується за допомогою жовткової стеблинки.

Основна функція жовткового мішка у риб – трофічна. Крім того, мезодерма його стінок забезпечує утворення клітин крові.

Із виходом тварин на сушу та удосконаленням процесу розвитку зародків, над зиготою формується захисна шкаралупа, під якою поступово з'являються нові провізорні органи: амніон, алантоїс та серозна оболонка.

Під час розвитку птаха ектодерма та ентодерма поступово наповзають на жовток.

Впродовж ранньої гаструляції між цими зародковими листками виселяється мезодерма, яка згодом на дорсальному полюсі сегментується на соміти і сомітні ніжки, а на вентральному розщеплюється на парієтальний та вісцеральний листки спланхнотома. Так само як у риб, жовток поступово оточується чотирма листками: ентодермою, вісцеральним листком спланхнотома, парієтальним листком спланхнотома та ектодермою. Так само формування тулубової складки підкреслить межу між зародковими та позазародковими листками.

Але, на відміну від риб, назустріч тулубовим складкам, які охоплюють усі чотири листки, в напрямку до дорсальної поверхні зародка піднімаються

амніотичні складки, до складу яких входять тільки ектодерма та парієтальні листки спланхнотома.

Амніотичні складки наростають на зародок і згодом змикаються над ним. Ектодерма правої і лівої половини зливаються. Так само з'єднується мезодерма парієтальних листків. Таким чином утворюються дві оболонки – амніотична, обернена до зародка, і зовнішня - серозна.

Амніон у птахів розвинений погано, але, тим не менш, рідке середовище цього провізорного органа створює умови для розвитку зародка, а також забезпечує амортизацію.

Крім амніона і серозної оболонки, у птахів розвивається ще один провізорний орган – алантоїс. Його розвиток починається у каудальному відділі зародка у вигляді виросту вентральної стінки задньої кишки, сформованого ентодермою та вісцеральним листком мезодерми. Дистальна частина алантоїса вростає у щілину між амніоном то серозною оболонкою. Алантоїс, на відміну від амніона, у птахів досягає суттєвого розвитку, його об'єм може складати дві третини від об'єму яйця. У мезодермі алантоїса поступово формуються судини, за рахунок чого цей провізорний орган виконує у птахів газообмінну та видільну функції.

У ссавців повізорні органи розвинуті найкраще. Зародкам цих тварин допомагають розвиватися амніон, жовтковий мішок, алантоїс, пуповина та хоріон, який входить до складу плаценти.

У зародка людини, на відміну від більш примітивно організованих тварин, спостерігається ранній розвиток провізорних органів.

Вже на другому тижні ембріонального розвитку формуються **амніон**, **жовтковий мішок** та **хоріон**.

На сьому добу ембріогенезу з зародкового щитка у порожнину бластоцисти виселяються клітини позазародкової мезодерми.

До одинадцятої доби позазародкова мезодерма заповнює порожнину бластоцисти, підростає до трофобласту і, занурюючись у нього, формує первинні ворсинки хоріона.

Позазародкова мезодерма оточує епібласт, сприяє його кавітації, внаслідок чого формується амніон. Таким чином, зсередини цей орган вистелений ектодермою яку оточує позазародкова мезодерма.

Вздовж позазародкової мезодерми загортаються краї гіпобласту, що обумовлює утворення жовткового мішка. У людини цей орган практично не містить жовткових включень. Його порожнина заповнюється серозною рідиною.

На початку третього тижня ембріонального розвитку зародок людини має наступну будову: трофобласт з позазародковою мезодермою утворюють

хоріон; позазародкова мезодерма формує амніотичну ніжку за допомогою якої до хоріона прикріплюється амніотичний та прилеглий до нього жовтковий пухирці.

Обидва пухирці вкриті позазародковою мезодермою. Амніон зсередини вистелений ектодермою. Дно сформовано зародковою ектодермою, остання частина представлена позазародковою ектодермою. Дах жовткового пухирця утворює зародкова ентодерма, яка разом із зародковою ектодермою амніона входить до складу зародкового щитка. Стінка жовткового мішка поза щитком сформована позазародковою ентодермою.

Таким чином, у людини на другому тижні ембріогенезу добре розвинуті три провізорні органи: хоріон, амніон та жовтковий мішок.

На п'ятнадцяту добу утворюється ще один провізорний орган – **алантоїс**. Він формується як пальцеподібний виріст ентодерми каудальної частини первинної кишки, який вростає у позазародкову мезодерму амніотичної ніжки. У людини цей орган, на відміну від птаха, розвинутий погано. Але він сприяє забезпеченню зародка киснем та поживними речовинами, оскільки визначає формування судин пуповини та хоріона. Алантоїс редукується на другому місяці розвитку зародка і візуалізується у вигляді одношарового епітелію у складі пуповини.

В основі **пуповини** формується багата на гіалуровану кислоту і тому дуже пружна сполучна тканина, яка отримала назву «вартонові драглі». Ця тканина диференціюється з позазародкової мезодерми амніотичної ніжки. З цієї ж мезодерми утворюються стінки судин, які проходять у пуповині. Це три крупні судини – дві пупкові артерії і одна вена. На поперечному зрізі пуповини, зробленому біля тіла плода, у центрі можна побачити рештки редукованого алантоїсу а також знайти одношаровий епітелій жовткового мішка, який після інволюції занурюється у сполучну тканину пуповини. Поверхня пуповини вкрита амніотичним епітелієм, який під час розвитку цього провізорного органу поступово наповзає на мезодерму амніотичної ніжки.

Пуповина забезпечує зв'язок між материнським організмом та плодом, що обумовлює стабільний обмін речовин та надійний механізм трофіки і газообміну необхідний для нормального розвитку дитини.

Жовтковий мішок у людини після формування тулубової складки швидко редукується, і живлення зародка за рахунок поживних речовин цього органу припиняється. Більш важливою функцією жовткового мішка є кровотворення, яке спостерігається у цьому провізорному органі до 7 – 8 тижня. Крім того, у стінці жовткового мішка людини перед міграцією у гонади розвиваються первинні статеві клітини - гонобласти.

На відміну від жовткового мішка **амніон** у людини досягає суттєвого розвитку. Він швидко збільшується у розмірах і до сьомого тижня сполучна тканина його стінки зливається зі сполучною тканиною хоріона, епітелій поступово наповзає на амніотичну ніжку а згодом на пуповину. На ранніх етапах клітини одношарового плоского амніотичного епітелію активно діляться. Починаючи з третього місяця ембріонального розвитку спостерігається диференціація епітеліальних клітин. Позаплацентарний епітелій набуває кубічної форми, а епітелій плацентарного диска проявляє більш складну організацію. Тут спостерігаються одношаровий однорядний циліндричний епітелій, а в окремих ділянках навіть багаторядний епітелій. Цитоплазма клітин містить включення глікозаміногліканів, глікогену та жирів, на апікальному полюсі формуються мікроворсинки. Такий високий ступінь диференціації клітин плацентарного диска обумовлює синтез компонентів навколоплідних вод. Епітелій позаплацентарного амніона забезпечує резорбцію амніотичної рідини.

Амніон забезпечує підтримання відповідної концентрації органічних та мінеральних сполук навколоплідних вод необхідних для розвитку зародка. Водне середовище амніона також запобігає впливу шкідливих чинників на організм дитини та оберігає його від механічних пошкоджень.

Плацента людини забезпечує тісний зв'язок зародка із материнським організмом. Розвиток цього провізорного органу починається на третьому тижні ембріогенезу. У цей час у вторинних ворсинах хоріона формуються кровоносні судини внаслідок чого вторинні ворсини перетворюються на третинні. Вони продовжують розростатися і розгалужуватися. Лізосомальні ферменти цито- та трофобластів продовжують руйнувати ендометрій матки, утворюючи лакуни, які заповнюються материнською кров'ю. Ворсинки вільно звисають у лакуни і забезпечують поглинання з материнської крові усіх необхідних речовин для розвитку зародка. Відбувається перехід від гістіотрофного типу живлення на гематотрофний.

На завершення третього місяця ембріогенезу ***плодова частина плаценти*** представлена розгалуженою хоріальною пластинкою в основі якої диференціюється сполучна тканина. Ворсини хоріона зовні вкриті цито- та симпластотрофобластом і сильно розгалужуються тільки з боку оберненого до міометрію матки. Тут вони глибоко занурюються у базальну частину зруйнованого ендометрію.

Материнська частина плаценти представлена базальною пластинкою та сполучнотканинними септами, що відокремлюють котиледони один від одного. Між септами формуються лакуни, які заповнюються материнською кров'ю. Кров у лакунах постійно оновлюється.

Вона постачається по артеріях які проростають сюди із м’язової оболонки матки. Відтік материнської крові йде по венах які відкриваються у лакуни крупними отворами. Кров плода та матері не змішується. У базальному шарі ендометрію під час формування плаценти утворюються децидуальні клітини.

Формування плаценти завершується до четвертого місяця ембріогенезу. Це обумовлює інтенсивний розвиток зачатків органів плода. Плацента виконує трофічну та екскреторну функції; здійснює ендокринну регуляцію гісто- і органогенезу синтезуючи цілий ряд гормонів таких як хоріальний гонадотропін, прогестерон, естрогени та інші; забезпечує захисну функцію у тому числі і імунний захист.

Але крізь плаценту з материнської крові легко проникають імуноглобуліни, гормони а також деякі токсини: нікотин, алкоголь, лікарські препарати.

4.1. Вчення про тканини. Епітеліальні тканини: покривний та залозистий епітелії.

Епітеліальна тканина знаходиться на поверхні, на межі із зовнішнім середовищем. Вона вкриває тіло (епідерміс шкіри) і вистеляє слизові оболонки внутрішніх органів, а також утворює більшість залоз. Епітеліальну тканину поділяють на три великі групи: покривний епітелій, залозистий епітелій та рецепторний епітелій.

Незважаючи на різноманітність функцій, для епітеліальних тканин характерний ряд ***морфологічних особливостей***:

- побудовані лише з клітин – епітеліоцитів і практично не містять міжклітинної речовини;
- клітини з'єднані між собою за допомогою десмосомального контакту, й утворюють суцільний шар;
- епітеліальні клітини лежать на базальній мембрані, яка відмежовує епітелій від пухкої сполучної тканини, що завжди знаходиться під ним. З базальною мембраною епітеліоцити з'єднані за допомогою напівдесмосом;
- завдяки своєму межовому розташуванню, епітеліальні клітини мають два полюси: апікальний та базальний. Ця характерна ознака носить назву полярної диференціації. Полюс клітини, який прилягає до базальної мембрани, називається базальним і в ньому найчастіше розташовуються ядро та мітохондрії. Полюс протилежний базальному, - апікальний, він обернений до зовнішнього середовища і на ньому часто розташовуються війки та мікроворсинки;
- епітеліальні тканини не містять судин, і саме через базальну мембрану здійснюється їх живлення за рахунок судин пухкої сполучної тканини;
- епітеліальні тканини мають високу регенераційну здатність (здатність до відновлення). Протягом усього життя організму в тканинах відбувається зношування та відмирання клітин і неклітинних елементів і заміна їх новими (фізіологічна регенерація). Відновлення тканин після ушкодження називається репаративною регенерацією.

Покривний епітелій

Покривний епітелій займає в організмі бар'єрне положення і виконує такі функції:

- розмежувальну (лежить на межі із зовнішнім середовищем і тканинами, що розташовані під ним);
- захисну (забезпечує захист від механічних, фізичних, хімічних, інфекційних факторів);

 транспортну (бере участь в обміні речовин, їх всмоктуванні та виділенні);

 рецепторну (епітеліальні клітини сприймають різні подразнення та сигнали із зовнішнього середовища).

Існують різні класифікації покривного епітелію, які базуються на певних ознаках: походженні, будові та функціях. Із них найбільш поширеною є морфологічна класифікація, яка враховує відношення епітеліоцитів до базальної мембрани та їх форму. Згідно цієї класифікації розрізняють дві основні групи епітелію: ***одношаровий та багатошаровий*** (рис. 3.1).

В одношаровому епітелії всі клітини лежать на базальній мембрані, а у багатошаровому епітелію на базальній мембрані міститься лише нижній базальний шар епітеліоцитів. Клітини, що розташовані вище, втрачають контакт із нею.

Одношаровий епітелій поділяють на *однорядний та багаторядний*, а однорядний, в свою чергу за формою клітин буває *плоским, кубічним* та *призматичним*. В однорядному епітелії всі клітини мають однакову форму і розмір, а їхні ядра розташовуються на одному рівні. У багаторядному епітелії внаслідок різних видів, розмірів і форм клітин, їх ядра лежать на різних рівнях, але всі епітеліоцити контактують з базальною мембраною.

Багатошаровий епітелій залежно від особливостей будови верхнього шару епітеліоцитів поділяється на *плоский незроговілий, плоский зроговілий* та *перехідний*. Знання будови епітелію в значній мірі дозволяє судити про його функції, і, навпаки.

Епітелії, які виконують захисну функцію, стійкі до дії механічних, хімічних факторів, зазвичай мають значну товщину і тому є багатошаровими. У тих ділянках, де на тканину діють особливо різкі механічні навантаження, епітелій зроговіває. Епітелій який забезпечує функцію активного всмоктування навпаки, як правило, одношаровий. Наявність мікроворсинок у складі щіткової облямівки на апікальному полюсі епітеліоцитів зумовлено виконанням функції транспорту та всмоктування.

Одношаровий плоский епітелій

Одношаровий плоский епітелій складається з шару плоских клітин, які лежать на базальній мембрані, мають полігональну форму і нерівні краї. На апікальній поверхні епітеліоцитів є поодинокі мікроворсинки. Така будова характерна для ендотелію судин. Та мезотелію, який вистилає листки плеври, перикард та інші серозні оболонки.

Одношаровий кубічний епітелій

Одношаровий кубічний епітелій утворений клітинами кубічної, а в площині – квадратної форми. Висота та ширина епітеліоцитів однакова. Він

вистилає окремі канальці та збірні трубочки нирки, утворює стінки фолікулів щитоподібної залози, жовчних проток, печінки.

Одношаровий призматичний епітелій

Одношаровий призматичний (циліндричний) епітелій вистеляє слизові оболонки стінки шлунка, тонкої та товстої кишок, матки, яйцеводів. Розрізняють такі види цього епітелію: каймистий (з облямівкою), миготливий, залозистий. Для одношарового призматичного епітелію з облямівкою характерна наявність на апікальній поверхні епітеліоцитів численних мікроворсинок. Такий тип епітелію виконує функцію всмоктування і вистеляє внутрішню поверхню кишки. Клітини миготливого епітелію містять війки, які сприяють просуванню яйцеклітини по яйцеводах. Епітеліоцити залозистого епітелію здатні продукувати слизоподібний секрет і розташовуються в епітеліальному пласті в шлунку.

Одношаровий багаторядний призматичний війчастий епітелій

Одношаровий багаторядний (псевдобагатошаровий) призматичний війчастий епітелій вистеляє повітроносні шляхи, маткові труби і сім'явиносні протоки. У ньому є різні типи клітин (війчасті, базальні, келихоподібні, тощо). Всі вони лежать на базальній мембрані, проте не всі епітеліоцити досягають поверхні, що створює враження його багатошаровості.

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій найбільш характерний для слизових оболонок ротової порожнини, стравоходу, зовнішнього шару рогівки, покриває також частину надгортанника, вистеляє піхву. Він складається з трьох шарів епітеліоцитів: базального, шипуватого (остистого) та шару плоских клітин. Базальний шар утворений призматичними епітеліоцитами, які лежать на базальній мембрані. Шпичкоподібний шар складається з клітин полігональної форми, які по мірі наближення до поверхневого шару сплощуються та формують шар плоских клітин.

Багатошаровий плоский зроговілий епітелій

Багатошаровий плоский зроговілий епітелій покриває поверхню шкіри, утворює епідерміс. Характерною особливістю цього епітелію є наявність п'яти шарів: базального, шипуватого (остистого), зернистого, блискучого, зроговілого. Зовнішній роговий шар складається зі зроговілих лусочок, які утворюються в процесі кератинізації епідермоцитів (відкладання в цитоплазмі клітин рогової речовини – кератину).

Перехідний епітелій

Перехідний епітелій вистеляє сечовивідні шляхи (ниркові миски, чашечки, сечоводи, сечовий міхур), тобто органи, які здатні розтягуватися (при наповненні) і скорочуватися (при випорожненні). За різних морфофункціональних станів органа змінюється форма і товщина епітеліального пласта – особливо поверхневого шару епітеліоцитів.

Залозистий епітелій

Залозистий епітелій складається із залозистих клітин – гландулоцитів. Це спеціалізовані клітини, що пристосовані до синтезу, накопичення і виведення секрету, тому в їхній цитоплазмі добре розвинений синтетичний апарат. Більшість залоз є похідними залозистого епітелію.

За кількістю клітин усі залози організму поділяють на *одноклітинні та багатоклітинні*. Останніх в організмі є велика кількість. Прикладом одноклітинної залози є келихоподібна клітина.

За розташуванням відносно епітеліального пласта розрізняють *ендоепітеліальні та екзоепітеліальні залози*, тобто ті, які лежать у межах епітелію або поза ним. Більшість залоз є екзоепітеліальними. Прикладом ендоепітеліальної залози є келихоподібна клітина (рис. 3.2).

За напрямком виведення секрету залози розрізняють на *ендокринні (*залози внутрішньої секреції) *та екзокринні (*залози зовнішньої секреції).

Ендокринні та екзокринні залози побудовані з гландулоцитів, які відповідно поділяють на ендокриноцити та екзокриноцити. Екзокринні залози містять кінцевий секреторний відділ, який складають залозисті клітини, що продукують секрет, та вивідну протоку, через яку свій вміст (секрет) вони виділяють на поверхню шкіри або в порожнини органів, які вистелені епітелієм.

Ендокринні залози становлять ендокринну систему, яка разом із нервовою системою регулює і координує роботу органів усього організму. Характерним для них є те, що свій вміст (гормони) виділяють безпосередньо в кров, вивідна протока у них відсутня. До таких залоз належать гіпофіз, епіфіз, щитоподібна і прищитоподібні залози, надниркові залози, ендокринні відділи підшлункової та статевих залоз.

За механізмом виведення секрету розрізняють *мерокринові, апокринові та голокринові залози* (рис. 3.3). Для мерокринових залоз характерним є виведення секрету з клітини без порушення її цілісності. До мерокринових залоз належать: слинні залози, підшлункова залоза, більша частина потових залоз. При апокриновому типі секреції апікальна частина клітини руйнується і виводиться разом з секретом назовні. Прикладом апокринових залоз є молочні та потові залози пахвових ділянок. У голокринових залозах після накопичення секрету відбувається повне зруйнування клітини і її частини виводяться разом із секретом. Прикладом голокринової залози є сальна залоза шкіри.

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

За будовою та формою вивідних проток і кінцевих секреторних відділів розрізняють декілька видів екзокринних залоз: *прості та складні; розгалужені та нерозгалужені; трубчасті, альвеолярні та трубчасто-альвеолярні* (рис. 3.4).

Проста залоза має одну вивідну протоку. Цим вона відрізняється від складної залози, вивідних проток в якої багато. Для того, щоб розрізнити розгалужену і нерозгалужену залози, необхідно звернути увагу на їх секреторний відділ. Розгалужена залоза завжди має декілька кінцевих відділів. За формою кінцевих секреторних відділів залози є трубчасті, альвеолярні та трубчасто-альвеолярні.

Основна функція залоз – *секреція* – складний процес накопичення, синтезу та виведення секрету, який має чотири фази:

- Фаза поглинання гландулоцитами речовин з крові.
- Фаза синтезу секрету та накопичення синтезованого продукту, яка відбувається в ендоплазматичній сітці та комплексі Гольджі. В екзокринних залозах гранули з секретом накопичуються переважно на апікальному полюсі клітин, у гландулоцитах ендокринних залоз – на базальному полюсі.
- Фаза виведення секрету здійснюється екзокринними гландулоцитами залежно від типу секреції: мерокринового, апокринового чи голокринового. Гормони з ендокриноцитів виділяються шляхом дифузії.
- Фаза відновлення клітини після секреції.

Рецепторний епітелій

Рецепторний (сенсорний) епітелій входить до складу органів чуття і сприймає різноманітні подразники (механічні, хімічні, електричні, смакові), що надходять із зовнішнього середовища.

Виконання рецепторної функції забезпечується за допомогою специфічно організованих епітеліальних клітин, які здатні сприймати подразнення та передавати його на закінчення нервових клітин.

Детальна будова та функції рецепторних епітеліоцитів розглядається в розділі “Органи чуття”.

4.2. Кров: еритроцити, тромбоцити.

Кров і лімфа є тканинами, що формують внутрішнє середовище організму (разом із різними видами сполучної тканини). Ці тканини взаємопов'язані, в них відбувається постійний обмін клітинами крові, а також речовинами, що знаходяться в плазмі.

Кров – це рідка тканина організму, яка циркулює в системі замкнутих трубочок – кровоносних судин та походить із мезенхіми. Вона становить 5–9% маси тіла людини, тобто близько 5–5,5 літрів.

Як тканина, кров складається з двох основних компонентів: клітин (формених елементів крові) та міжклітинної речовини (плазми). Плазма становить 55–60% об'єму крові, а формені елементи – 40–45%. Співвідношення формених елементів до плазми крові називається гематокритом.

Основними функціями крові є:

- транспортна (дихальна) – кров переносить кисень та двооксид вуглецю, транспортує вітаміни, іони, гормони, антигени, антитіла, продукти обміну та ін.;
- дихальна – еритроцити крові переносять кисень з легень до всіх органів та двооксид вуглецю із органів до легень;
- трофічна – кров постачає до органів поживні речовини, гормони, вітаміни, іони, тощо;
- захисна – забезпечує гуморальний та клітинний імунітет;
- гомеостатична – підтримує сталість внутрішнього середовища організму, регулює температуру тіла, осмотичну рівновагу, кислотно-лужний баланс;
- гемокоагуляційна – тромбоцити беруть участь у процесах згортання крові. Ця функція проявляється при порушенні цілісності судинної стінки.

Плазма крові

Плазма – це колоїдний розчин, який містить від 90 до 93 % води і 7-10 % сухого залишку. В останньому близько 7 % білків та 3 % органічних і мінеральних речовин. У плазмі також містяться кінцеві продукти обміну – сечовина, сечова кислота, креатинін та ін., які потрапляють у кров із тканин і з течією крові транспортуються до нирок і частково – до шкіри.

До білків плазми належать: альбуміни, глобуліни і фібриноген, склад і кількість яких у крові є постійними. Більшість білків плазми виробляють клітини печінки за виключенням γ-глобулінів плазми крові, які синтезуються плазмоцитами – ефекторними клітинами гуморального імунітету. Фібриноген займає особливе місце серед білків крові, оскільки він має здатність ставати нерозчинним за певних умов і набувати при цьому волокнистої структури,

переходити у фібрин. Цей процес називається згортанням крові. Плазма крові, з якої вилучений фібриноген, називається сироваткою крові.

У плазмі містяться такі мінеральні речовини, як натрій, калій, кальцій, магній, хлор, фосфор, йод, цинк та ін., які переважно є зв'язаними з білком або з іншими органічними сполуками. Їх у крові міститься 0,9 %. Розчин, в якому міститься 0,9% мінеральних речовин, називається ізотонічним розчином.

РН плазми крові становить 7,36.

Формені елементи крові

До формених елементів крові належать еритроцити, лейкоцити та тромбоцити. З них лише лейкоцити є справжніми клітинами. Еритроцити та тромбоцити – це постклітинні структури живої матерії.

Еритроцити

Еритроцити – червоні кров'яні тільця – найбільш чисельні нерухомі формені елементи крові, які в процесі свого розвитку втратили ядро і всі органели. Еритроцити утворюються в червоному кістковому мозку, період їхнього життя становить 100-120 діб. Вони знищуються макрофагами селезінки і печінки.

Функції еритроцитів здійснюються в судинному руслі. До них належать:

- дихальна функція – транспорт кисню та двооксиду вуглецю, яку забезпечує дихальний пігмент – гемоглобін;
- транспортна функція – еритроцити адсорбують на поверхні плазмолеми біологічно активні речовини (амінокислоти, імуноглобуліни, імунні комплекси, деякі ліки, тощо).
- рецептортна функція – еритроцитам характерна специфічність глікокаліксу (наявность трансмембранних глікопротеінів – глікофоринів), що забезпечують індивідуальні для кожної людини антигенні характеристики еритроцитів.

Загальна кількість еритроцитів у крові: у чоловіків – 4,0-5,0 х 10^{12}/л, у жінок – 3,9-4,7 х 10^{12}/л. Збільшення кількості еритроцитів в одиниці об'єму визначається терміном еритроцитоз, а зменшення – еритропенія.

У нормі більша частина (80 %) еритроцитів має форму двовігнутого диска. Їх називають дискоцитами. Форма еритроцита у вигляді двояковігнутого диска забезпечена наявністю у цитоплазмі безпосередньо під мембраною білка спектрина. До трансмембранного білка (білок смужки 3) плазмолеми спектриновий комплекс фіксується за допомогою білка анкірина. Властивості плазмолеми дозволяють еритроциту без пошкоджень проходити через капіляри, діаметр яких менше за діаметр самого еритроцита. Зустрічаються еритроцити нетипових форм (пойкілоцити): сферичної форми (сфероцити), з плоскою

поверхнею (планоцити) та клітини з остям (ехіноцити). Така різноманітність форм позначається терміном пойкілоцитоз. Коли в периферичній крові зустрічається до 20 % різноманітних форм еритроцитів, говорять про фізіологічний пойкілоцитоз. Коли їх кількість перевищує даний показник – про патологічний пойкілоцитоз. Білок смужки 3 – глюкопротеїд, що забезпечує транспорт кисню та двооксиду вуглецю через плазмолему еритроцита.

Середній діаметр еритроцита складає 7,1-7,9 мкм, товщина по краю 2,0-2,5 мкм, по центру до 1 мкм. Це визначає світліше забарвлення їх центральної частини, порівняно з периферійною. Еритроцит, що має такі розміри називають ***нормоцитом***. У міру старіння розміри еритроцитів дещо зменшуються. Окремі еритроцити можуть мати діаметр 6 мкм і менше (мікроцити) і, навпаки, коли діаметр перевищує 8 мкм, еритроцити називаються макроцитами. Коли в периферичній крові нормоцити складають 75 %, а макро-та мікроцити – 25 %, говорять про фізіологічний анізоцитоз Якщо кількість макро- і мікроцитів перевищує 25 %, це явище має назву патологічного анізоцитозу.

Натуральний колір еритроцитів жовто-зелений. Під світловим мікроскопом у мазках крові, забарвлених за методом Романовського, еритроцити забарвлюються оксифільно і мають вигляд безструктурних округлих дисків. Оксифілія зумовлена наявністю в цитоплазмі еритроцитів гемоглобіну, який надає крові червоного кольору.

Гемоглобін становить 1/3 загальної маси еритроцитів, це складний білок, який побудований з білкової частини – глобіну та небілкової частини – гему, що містить залізо. Гемоглобін зв’язує кисень у легенях, при цьому утворюється оксигемоглобін, який транспортується до всіх органів і тканин. Двооксид вуглецю, який виділяється тканинами, поступає в еритроцити і з’єднується з гемоглобіном, утворює карбамінгемоглобін. В разі зв’язування гемоглобіну з чадним газом утворюється стійка сполука карбоксігемоглобін, що знижує здатність до переносу кисню. При руйнуванні старих еритроцитів (це явище називається гемолізом), гемоглобін розпадається, а залізо, яке звільняється з гема, використовується для утворення нових еритроцитів. У людини розрізняють два типи гемоглобіну: Hb F (2%), Hb A (98%). При народженні у немовлят переважає Hb F (фетальний гемоглобін). Загальна кількість гемоглобіну в крові: у чоловіків – 130-160 г/л, у жінок 120-140 г/л.

У крові можна зустріти молоді форми еритроцитів – ретикулоцити. Вони не повністю насичені гемоглобіном, у цитоплазмі містять невелику кількість рибосом. У нормі число ретикулоцитів становить 0,2 – 1% від загального числа еритроцитів. Збільшення їх кількості є діагностичною ознакою посиленого кровотворення.

Тромбоцити

Тромбоцити (кров'яні пластинки) – це постклітинні структури, які утворилися внаслідок фрагментації цитоплазми гігантських поліплоідних клітин кісткового мозку – мегакаріоцитів. Це найменші формені елементи крові, які виконують функції як всередині судинного русла, так і поза ним. Тромбоцити беруть участь у процесі згортання крові, утворюють тромб, який закриває просвіт пошкодженої судини. Вони виділяють речовини, які звужують судини при їх пошкодженні. Період життя тромбоцитів складає 5-8 діб.

Загальна кількість тромбоцитів становить 180-320 х 10^9/л. Збільшення кількості тромбоцитів в одиниці об'єму визначається терміном тромбоцитоз, а зменшення – тромбоцитопенія.

Кожна пластинка (тромбоцит) оточена плазмолемою і складається з двох частин: периферійної – гіаломера та центральної – грануломера. Гіаломер забарвлюється у світло-голубий колір. Він представлений мікрофіламентами циркулярно розміщеними пучками мікротрубочок, завдяки яким підтримується форма клітини. Окрім цього виявляються дві системи канальців та трубочок. Перша – відкрита система каналів, що пов'язана із інвагінаціями плазмолеми та слугує для вивільнення вмісту гранул, які розташовуються в грануломері. Друга – щільна тубулярна система, яка має подібність до гладкої ендоплазматичної сітки та утворюється комплексом Гольджі. Дана система слугує резервуаром для іонів кальцію та місцем синтезу циклоксигенази та простагландинів. Грануломер має вигляд базофільних зерняток у центрі пластинки, в ньому знаходяться органели: рибосоми, комплекс Гольджі, ендоплазматична сітка, включення глікогену. У складі грануломеру за їх вмістом розрізняють три види гранул: альфа-гранули (α-гранули), дельта-гранули (δ-гранули) та лямбда-гранули (λ-гранули). α-гранули містять тромбоцитарні фактори росту, фактори згортання крові, фібриноген. δ-гранули містять іони кальцію, АДФ, АТФ, гістамін, серотонін. λ-гранули містять гідролітичні ферменти та вважаються лізосомами.

Плазмолема тромбоцита утворює випинання (вусики), якими вони склеюються один з одним. Так виникають конгломерати. Цей процес відбувається при згортанні крові.

У популяції кров'яних пластинок розрізняють п'ять видів: юні (1-5 %), зрілі (88 %), старі (4 %), дегенеративно змінені (до 2 %) та гігантські (2 %).

4.3. Кров: лейкоцити. Лімфа.

Лейкоцити

Лейкоцити (білі кров'яні тільця) складає група морфологічно та функціонально різноманітних формених елементів, що циркулюють у крові. Всі лейкоцити є ядерними клітинами сферичної форми, в яких добре розвинуті всі органели загального призначення. Вони мають здатність активно рухатися, що відбувається за допомогою псевдоподій (виростів цитоплазми), при цьому їх форма може змінюватись. Через стінку судин вони проникають у пухку сполучну тканину органів, де виконують важливу роль у захисті організму від мікроорганізмів і чужорідних тіл, що проникають у тканини. Якщо чужорідне тіло малих розмірів, то лейкоцити фагоцитують його і перетравлюють, розщеплюючи ферментами. Крім того, лейкоцити беруть участь в утворенні антитіл.

Загальна кількість лейкоцитів у крові – 4,0 – 9,0 х 10^9/л. Збільшення кількості лейкоцитів в одиниці об'єму визначається терміном лейкоцитоз, а зменшення – лейкопенія.

Лейкоцити залежно від присутності або відсутності в їх цитоплазмі специфічної зернистості поділяються на гранулоцити та агранулоцити.

Гранулоцити характеризуються наявністю в їх цитоплазмі специфічної зернистості, що має різне забарвлення і це дозволяє виділяти нейтрофільні, базофільні та еозинофільні гранулоцити. Еозинофільні лейкоцити – клітини, в яких гранули забарвлюються еозином у червоний колір; базофільні лейкоцити – клітини, в яких специфічна зернистість забарвлюється азуром у синій колір; у нейтрофільних лейкоцитів гранули специфічної зернистості сприймають як еозин, так і азур.

У гранулоцитах є й інший тип зернистості – неспецифічної, або азурофільної (забарвлюється азуром). Гранули неспецифічної зернистості є лізосомами, що містять гідролази, та білки з бактерицидними властивостями.

Ядра гранулоцитів сегментовані, менш зрілі їх види, що циркулюють у крові, мають паличкоподібне або бобоподібне ядро.

Нейтрофіли (нейтрофільні гранулоцити) – найбільш поширена форма лейкоцитів, які становлять 48 – 78% від загальної кількості лейкоцитів. Вони потрапляють у кров із червоного кісткового мозку, циркулюють у ній 6-10 годин, потім мігрують у тканини, де функціонують протягом 1-2 діб. Їх діаметр у мазку крові 10-12 мкм, а у свіжій краплі крові – 7-9 мкм.

Функції нейтрофілів полягають у знищенні мікроорганізмів, їх фагоцитозі та перетравленні. Вони здатні активно рухатись і мігрувати у вогнище запалення. Тому І.І. Мечніков назвав ці клітини мікрофагами.

Цитоплазма нейтрофілів забарвлюється ніжно оксифільно, в ній містяться слабко розвинені органели: є небагато мітохондрій, невеликий комплекс

Гольджі, іноді зустрічаються елементи ендоплазматичної сітки. Характерною ознакою є наявність дрібної специфічної зернистості (80% – 90% від усієї зернистості), її погано видно на забарвлених гістологічних препаратах. При забарвленні за методом Романовського вона набуває рожево-фіолетового кольору. Кількість специфічних гранул збільшується в міру дозрівання клітини. У складі специфічних гранул виявляються: лужна фосфатаза, колагеназа, лізоцим та адгезивний білок-лактоферин. Неспецифічна зернистість (лізосоми) містить мієлопероксидазу, лізоцим, кислу фосфотазу, дефензини, бактеріоцидний білок. Гранули неспецифічної зернистості більші за розмір ніж гранули специфічної зернистості. У цитоплазмі спостерігаються включення глікогену та ліпідів.

Ядро нейтрофільних гранулоцитів неоднакової форми в клітинах різного ступеня зрілості. Юні нейтрофіли мають бобоподібне ядро. Кількість таких клітин невелика і становить 0-0,5%. Ядра паличкоядерних нейтрофілів мають вигляд зігнутої палички або букви S. Їх вміст – 1-6%. Ядра зрілих нейтрофілів складаються з 2-5 сегментів, що зв'язані ниткоподібними перетинками (сегментоядерний нейтрофіл). Їх кількість – 47-72%. У нейтрофілах жінок від одного із сегментів ядра може відходити невеликий виріст, що має форму барабанної палички – це тільце статевого хроматину (тільце Барра).

Базофіли (базофільні гранулоцити) – найменш численні серед лейкоцитів і становлять 0,3 – 1% від загальної кількості лейкоцитів. Вони потрапляють у кров з червоного кісткового мозку, циркулюють у ній від 6 год до 1 доби, після чого мігрують у тканини. Базофіли менш рухливі порівняно з нейтрофілами, вони майже не здатні до фагоцитозу. Функція базофільних гранулоцитів полягає у синтезі та секреції біологічно активних речовин, таких як гепарин та гістамін, завдяки цьому вони беруть участь у регуляції процесу згортання крові, в алергічних реакціях та в ділянках запалення.

Їх розміри у мазку крові 11-12 мкм, а у свіжій краплі крові біля 9 мкм.

Цитоплазма базофільних гранулоцитів забарвлюється слабко оксифільно. Специфічна зернистість велика, різноманітної (часто сферичної) форми, забарвлюється метахроматично у темний пурпурово-фіолетовий колір та містить: гепарин, гістамін, серотонін, пероксидазу. Неспецифічна зернистість у порівнянні з нейтрофільними гранулоцитами – малочисельна.

Ядро базофільного гранулоцита слабосегментоване або S-подібне, розташоване в центрі клітини, але світліше (бідне на гетерохроматин), ніж у нейтрофілів та еозинофілів. Його нерідко важко розрізнити, оскільки маскується яскраво забарвленими цитоплазматичними гранулами специфічної зернистості.

Еозинофіли (еозинофільні гранулоцити) містяться в крові у невеликій кількості, становлять 0,5-5% від загальної кількості лейкоцитів. Вони утворюються у червоному кістковому мозку, звідки потрапляють у кров і

циркулюють у ній 3-8 год. Після цього покидають кровоносне русло і розміщуються в тканинах (переважно в шкірі, слизових оболонках дихального, травного і статевого трактів), де і функціонують. Еозинофіли рухомі, здатні до фагоцитозу, проте фагоцитарна активність у них менша, ніж у нейтрофілів. Вони беруть участь у захисних реакціях організму на чужорідний білок, в алергічних та анафілактичних реакціях, у знешкодженні паразитів (гельмінти і найпростіші). Також еозинофільні гранулоцити зв'язують комплекси «антиген-антитіло», таким чином, є антиген презентуючими клітинами.

Їх діаметр у мазку крові 12-14 мкм, а у свіжій краплі крові – 9-10 мкм.

Цитоплазма еозинофілів забарвлюється ніжно базофільно, містить слабко розвинені органели, включення глікогену. Специфічна зернистість великих розмірів, округлої форми, забарвлюється в яскраво-рожевий колір. Гранули специфічної зернистості містять щільні кристалоїдні структури, які містять головний лужний білок, що багатий на аргінін, функцією якого вважається знешкодження гельмінтів. Також містять гідролітичні ферменти, гістаміназу, пероксидазу. Ядра еозинофільних гранулоцитів частіше сегментовані та складаються з 2-х або 3-х сегментів.

Агранулоцити не містять у цитоплазмі специфічної зернистості, лише окремі клітини мають неспецифічні (азурофільні) гранули. Їх ядро несегментоване, має звичайно округлу або бобоподібну форму. До агранулоцитів належать моноцити і лімфоцити.

Моноцити – найбільші за розмірами серед лейкоцитів клітини (їх діаметр у мазку крові коливається від 16 до 20 мкм), становлять 3 – 11% від загальної кількості лейкоцитів. Вони утворюються у червоному кістковому мозку, звідки потрапляють у кров, де знаходяться від 36 год. до 3-4 діб і є ще незрілими клітинами. У тканинах під впливом мікрооточення та стимулюючих факторів моноцити перетворюються у різноманітні види макрофагів і належать до макрофагічної системи організму.

Функції моноцитів значною мірою пов'язані з їх перетворенням у макрофаги після міграції із судин у тканини, хоча частково вони можуть реалізуватися і самими моноцитами ще до цього перетворення. До них належать:

- внутрішньоклітинне перетравлення різних загиблих клітин, в тому числі формених елементів крові, а також їх фрагментів;
- забезпечення реакцій неспецифічного захисту організму проти мікроорганізмів, пухлинних і заражених вірусами клітин;
- участь у специфічних (імунних) захисних реакціях.

Цитоплазма моноцитів займає велику частину клітини, забарвлюється слабко базофільно в димчасто-сірий колір. У цитоплазмі видно багато дрібних гранул неспецифічної зернистості – лізосом, фагоцитарних вакуолей та

піноцитозних пухирців, дрібних мітохондрій, але невелика кількість гранулярної ендоплазматичної сітки та полірибосом. Ядро моноцита досить велике, розташоване ексцентрично, підковоподібної форми, світле, з одним або двома дрібними ядерцями.

Лімфоцити – один із основних видів лейкоцитів, становлять 19 – 37% від загальної кількості лейкоцитів. Вони зустрічаються не лише у крові, їх особливо багато в лімфі. Джерелом розвитку лімфоцитів є червоний кістковий мозок і лімфоїдні органи, із яких вони потрапляють у кров і лімфу. Тривалість життя різних субпопуляцій лімфоцитів суттєво відрізняється і може бути від декількох годин до багатьох років.

Лімфоцити виконують наступні функції:

- забезпечують реакції імунітету – специфічний захист від чужорідних і змінених власних антигенів;
- регулюють діяльність різноманітних клітин в імунних реакціях, процесах росту та регенерації тканин.

Розміри лімфоцитів коливаються в широких межах, тому їх поділяють на три групи, які відрізняються за морфологічними і функціональними особливостями: малі (діаметр 4,5-6 мкм), середні (7-10 мкм) і великі лімфоцити (10 мкм і більше).

Малі лімфоцити складають найчисельнішу групу. Їх вважають зрілими клітинами. Вони містять округле або овальне ядро, яке займає до 90 % площі клітини і розташовується в центрі клітини або ексцентрично. Цитоплазма, що оточує ядро у вигляді вузького обідка або півмісяця, забарвлюється базофільно. Вона містить слабко розвинені органели: рибосоми, гранулярну ендоплазматичну сітку, мітохондрії.

Середні лімфоцити в крові людини складають близько 10% усіх лімфоцитів. Морфологічно вони подібні до малих лімфоцитів, проте їх ядро світліше (містить менше гетерохроматину), цитоплазма займає відносно більший об’єм у клітині.

Великі лімфоцити у значній кількості зустрічаються лише у лімфоїдній тканині і в крові відсутні.

Лімфоцити поділяють на Т-лімфоцити, В-лімфоцити, натуральні кілери (NK-клітини) та нульові лімфоцити. *Т-лімфоцити* (CD 3) становлять 70-80 % від загальної кількості лімфоцитів, є тимус-залежними і утворюються в тимусі, забезпечують реакції клітинного та регуляцію гуморального імунітетів, вони є “довгожителями” (живуть від декількох місяців до десятків років). Серед популяції Т-лімфоцитів розрізняють такі субпопуляції: Т-кілери, Т-хелпери, Т-супресори і Т-клітини пам’яті.

- Т-кілери (CD 8) – забезпечують протипухлинний та трансплантаційний імунітет;

 Т-хелпери (CD 4) – розпізнають антиген і посилюють утворення антитіл В-лімфоцитами;

 Т-супресори – пригнічують можливість В-лімфоцитів продукувати антитіла;

 Т-клітини пам’яті – лімфоцити, які довгий час зберігають інформацію про антиген.

В–лімфоцити (CD 20) – становлять 10-20 % від загальної кількості лімфоцитів, є бурса-залежними і утворюються в червоному кістковому мозку, забезпечують реакції гуморального імунітету, вони живуть недовго (від декількох тижнів до місяців). При дії антигенів за участю Т-хелперів В-лімфоцити бласттрансформуються, діляться та диференціюються у плазмоцити, які синтезують γ-імуноглобуліни (антитіла). Також з деяких зберігаються В-лімфоцити пам’яті.

Натуральні кілери – становлять 10-15 % від загальної кількості лімфоцитів. Вони атакують інфіковані вірусами, ракові та трансплантовані клітини без попередньої стимуляції.

Нульові лімфоцити – становлять 5-10 % не містять маркерних рецепторів, притаманних для Т- та В-лімфоцитів. Їх розцінюють як резервну популяцію недиференційованих лімфоцитів.

Гемограма

Гемограма (формула крові) – кількісне співвідношення формених елементів крові. Вона включає в себе ряд показників:

 Гематокрит: 45:55

 Кількість еритроцитів: у чоловіків – 4,0-5,0 х 10^{12}/л, у жінок – 3,9-4,7 х 10^{12}/л

 Кількість гемоглобіну: у чоловіків 130-160 г/л, у жінок 120-140 г/л

 Кольоровий показник: 0,85-1,0

 Швидкість осідання еритроцитів: 6-12 мм/год

 Кількість ретикулоцитів: 0,2-1 %

 Кількість лейкоцитів: 4,0-9,0 х 10^{9}/л

 Кількість тромбоцитів: 180-320 х 10^{9}/л

Лейкоцитарна формула

Лейкоцитарна формула – відсоткове співвідношення всіх форм лейкоцитів у мазку периферичної крові людини.

Зміни показників гемограми та лейкоцитарної формули використовують у медицині для діагностики різноманітних захворювань. Збільшення кількості незрілих (молодих) форм лейкоцитів називається зсувом лейкоцитарної формули вліво і зустрічається при інфекційних захворюваннях та при запальних

процесах. Збільшення кількості зрілих форм лейкоцитів називається зсувом лейкоцитарної формули вправо.

Гранулоцити	Нейтрофільні	юні	0-0,5 %
		паличкоядерні	1-6 %
		сегментоядерні	47-72 %
	Базофільні		0,3-1 %
	Еозинофільні		0,5-5 %
Агранулоцити	Моноцити		3-11 %
	Лімфоцити		19-37 %

Лімфа

Лімфа – це жовтуватого кольору рідина, що протікає по лімфатичних капілярах і судинах. Вона складається з лімфоплазми і формених елементів. За хімічним складом лімфоплазма близька до плазми крові, але містить менше білка. Серед фракцій білка альбуміни переважають над глобулінами. Лімфоплазма містить також нейтральні жири, прості цукри і розчини мінеральних солей NaCl, Na_2CO_3 та різні сполуки, до складу яких входить кальцій, магній, залізо.

До формених елементів лімфи належать лімфоцити (98 %), моноцити та незначна кількість інших видів лейкоцитів. Еритроцити зустрічаються зрідка.

Лімфа утворюється в лімфатичних капілярах тканин і органів шляхом всмоктування тканинної рідини в лімфатичні капіляри. За добу в людини виробляється близько 1,5 л лімфи. Із капілярів лімфа тече у периферійні лімфатичні судини, далі – у лімфатичні вузли, потім у великі лімфатичні протоки і вливається у венозну кров. Розрізняють *периферійну лімфу* (до лімфатичних вузлів), *проміжну* (після проходження через лімфатичні вузли) і *центральну* (лімфа грудної та правої лімфатичної проток).

4.4. Кровотворення в ембріональному та постнатальному періодах.

Кровотворенням (гемоцитопоезом) називають процес утворення формених елементів крові.

Розрізняють:

1) ембріональний гемоцитопоез, який призводить до розвитку крові як тканини;

2) постембріональний гемоцитопоез, який являє собою процес фізіологічної регенерації крові, тобто компенсує втрату клітин у результаті їх старіння або зруйнування. Протягом 2-3 місяців відновлюється весь склад крові.

Органи, в яких відбувається кровотворення, мають назву кровотворних.

В ембріональному періоді це: жовтковий мішок, печінка, кістковий мозок, тимус, селезінка, лімфатичні вузли.

У постембріональному періоді: червоний кістковий мозок плоских та епіфізів довгих трубчастих кісток, селезінка, лімфатичні вузли, тимус.

Ембріональний гемоцитопоез

У розвитку крові як тканини можна виділити етапи, які послідовно змінюють один одного:

1 Мезобластичний – розвиток клітин крові відбувається в стінці жовткового мішка, і починається на 2-3 тижні ембріонального розвитку людини. У процесі цього з'являються стовбурові кровотворні клітини (СКК), які в подальшому диференціюються в первинні клітини крові (бласти) і дають початок первинним еритроцитам (мегалоцитам). Розвиток еритроцитів у стінці жовткового мішка відбувається всередині первинних кровоносних судин, тобто інтраваскулярно. Частина СКК залишається недиференційованою і розносяться кров'ю в органи зародка, в яких розпочинається процес кровотворення;

2 Печінковий – починається з 5-6 тижня ембріонального розвитку і завершується перед народженням. Цей процес відбувається в печінці, яка стає головним центром кровотворення. Тут утворюються еритроцити, гранулоцити (в основному, нейтрофіли та еозинофіли), мегакаріоцити. Кровотворення в печінці відбувається екстраваскулярно, вздовж ходу кровоносних капілярів;

3 Наступними органами, в яких здійснюється процес кровотворення стають тимус, селезінка та лімфатичні вузли. У тимусі на початку другого місяця внутрішньоутробного розвитку виникають перші Т-лімфоцити. У селезінці на третьому місяці екстраваскулярно утворюються еритроцити, тромбоцити

та гранулоцити. Після народження в ній розвиваються лише лімфоцити.

4 Кістковомозковий – починається на другому місяці внутрішньоутробного розвитку і відбувається екстраваскулярно в червоному кістковому мозку. Тут утворюються гранулоцити, еритроцити, тромбоцити, моноцити та В-лімфоцити. Кістковий мозок після народження стає центральним кровотворним органом, в якому відбувається універсальний гемоцитопоез, тобто утворення всіх формених елементів крові.

Постембріональний гемоцитопоез

Постембріональний гемоцитопоез проходить в мієлоїдній тканині червоного кісткового мозку і лімфоїдній тканині селезінки, лімфатичних вузлів і тимуса. У мієлоїдній тканині відбувається утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів, а утворення лімфоцитів відбувається в лімфоїдній тканині.

Усі зрілі елементи крові походять з єдиної вихідної клітини, яку називають *стовбуровою кровотворною клітиною (СКК)*. Стовбурова кровотворна клітина є поліпотентним попередником усіх клітин крові (здатна диференціюватись у різних напрямках всіх видів формених елементів крові) і відноситься до самопідтримуючої популяції клітин. У дорослих ссавців стовбурові клітини скупчені головним чином у червоному кістковому мозку. Загальна їх кількість у людини становить приблизно $5x10^{10}$. Виникають СКК в ембріональному періоді у жовтковому мішку і потім розселяються по всій кровотворній системі. Їм характерні наступні властивості:

– зазнають поділу протягом всього життя організму;

– диференціюються під впливом гемопоетичних факторів;

– можуть перетворюватися в будь-який клас клітин крові;

– мігрують з кісткового мозку в кров і далі в інші кровотворні органи;

– морфологічно не ідентифікуються.

Із кожної *стовбурової кровотворної клітини* утворюються *напівстовбурові клітини-попередники* мієлопоезу або лімфопоезу (мієлоїдна та лімфоїдна мультипотентні клітини), які мають частково обмежені можливості, а в подальшій диференціації з них можуть утворюватися вже не всі види формених елементів крові. З мієлоїдної мультипотентної клітини відбувається формування еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів, а утворення лімфоцитів - з лімфоїдної мультипотентної клітини. У процесі подальшого перетворення з напівстовбурових клітин виникають *уніпотентні клітини-попередники*, які можуть розвиватися лише в напрямку будь-якого гістогенетичного ряду. Ця диференціація відбувається під впливом гемопоетичних факторів (гемопоетинів): еритропоетинів (при утворенні еритроцитів), гранулопоетинів

(при утворенні гранулоцитів), лімфопоетинів (при утворенні лімфоцитів) та тромбопоетинів (при утворенні тромбоцитів). Наступною стадією розвитку клітин крові є поява клітин-попередників, які морфологічно розпізнаються в мазках червоного кісткового мозку (*бласти*). У подальшому шляхом мітотичного поділу з них виникають групи клітин, що дозрівають, які зазнають морфологічних змін і перетворюються в зрілі формені елементи крові.

Існують такі види гемоцитопоезу (гістогенетичні ряди): еритропоез, гранулоцитопоез, лімфопоез, моноцитопоез, тромбоцитопоез.

Еритропоез

Еритропоез – розвиток еритроцитів. Джерелом розвитку є СКК, яка під впливом мікрооточення червоного кісткового мозку диференціюється в клітину-попередницю мієлопоезу. Наступна стадія розвитку еритроцитів – утворення уніпотентного попередника еритроцитів – відбувається під впливом гормону еритропоетину, який стимулює розвиток і розмноження клітин даного гістогенетичного ряду на наступних стадіях. Подальша диференціація клітин веде до утворення бластних форм, які морфологічно ідентифікуються в мазку червоного кісткового мозку: проеритробласти → базофільні еритробласти → поліхроматофільні еритробласти → оксифільні еритробласти. Наступна стадія розвитку – утворення молодої клітини – ретикулоцита, який в подальшому перетворюється у зрілий еритроцит. Еритропоез триває 6-8 днів.

У процесі розвитку еритроцитів від проеритробласта до зрілої клітини проходять такі основні зміни: 1) розміри клітин зменшуються; 2) базофілія цитоплазми, яка зумовлена наявністю РНК у рибосомах, змінюється на поліхроматофілію, а згодом на оксифілію внаслідок збільшення кількості гемоглобіну та зменшення кількості РНК; 3) зникають всі органели; 4) ядро ущільнюється, зазнає пікнозу та виштовхується з клітини.

Гранулоцитопоез

Гранулоцитопоез – розвиток гранулоцитів (нейтрофілів, еозинофілів, базофілів). Першими клітинами гранулоцитопоезу є СКК і клітина-попередниця мієлопоезу. Наступним етапом є утворення уніпотентної клітини-попередниці гранулоцитів, з якої під впливом гормону гранулопоетину утворюються уніпотентні клітини-попередниці базофілів, еозинофілів та нейтрофілів. У подальшому розвиваються бластні форми клітин – мієлобласти, які шляхом мітотичного поділу та подальшого розвитку перетворюються в промієлоцити → мієлоцити → метамієлоцити (група клітин, що дозрівають). Існує три види метамієлоцитів: базофільні, еозинофільні та нейтрофільні – залежно від характеру специфічної зернистості. Шляхом зміни форми ядра з паличкоядерного на сегментоядерне клітини стають зрілими.

При утворенні гранулоцитів у клітинах відбуваються такі морфологічні зміни:
1) клітини зменшуються в розмірах; 2) знижується базофілія цитоплазми; 3) ядерно-цитоплазматичне співвідношення змінюється в бік збільшення кількості цитоплазми; 4) ядро ущільнюється та змінює форму; 5) накопичується специфічна зернистість.

Тромбоцитопоез

Тромбоцитопоез – розвиток кров'яних пластинок (тромбоцитів). Джерелом розвитку тромбоцитів є СКК та клітина-попередниця мієлопоезу. Наступним етапом є утворення уніпотентної клітини-попередниці тромбоцитів, з якої під впливом гормону тромбопоетину утворюється мегакаріобласт, який є наймолодшою морфологічно розпізнаваною клітиною тромбоцитопоезу. У подальшій диференціації з неї утворюється промегакаріоцит → мегакаріоцит. Тромбоцити утворюються шляхом відщеплення частини цитоплазми від мегакаріоцита. Тромбоцитопоез триває 10 днів.

Моноцитопоез

Моноцитопоез – розвиток моноцитів – відбувається із СКК та клітин-попередниць мієлопоезу. Наступним етапом є утворення уніпотентної клітини-попередниці моноцитів. Першою морфологічно розпізнаваною клітиною є моноцитобласт, який диференціюється в промоноцит, а він перетворюється в моноцит. При цьому з клітиною відбуваються такі зміни: 1) збільшується кількість цитоплазми і зменшується її базофілія; 2) ядро набуває бобоподібної форми.

Лімфопоез

Лімфопоез – розвиток Т- і В-лімфоцитів. Джерелом розвитку лімфоцитів є СКК, з якої утворюється клітина-попередниця лімфопоезу. Далі розвиток іде в двох напрямках відповідно до двох різновидів лімфоцитів. Виникають уніпотентні клітини-попередниці Т-лімфоцитів і уніпотентні клітини-попередниці В-лімфоцитів, з яких утворюються Т-лімфобласти та В-лімфобласти. Т-лімфобласт мігрує в тимус і під впливом мікрооточення та гормону лімфопоетину перетворюється в Т-лімфоцит. В-лімфобласт залишається в червоному кістковому мозку і перетворюється в В-лімфоцит.

Особливістю лімфопоезу є можливість лімфоцитів диференціюватись у бластні форми. Із стимульованих Т-лімфоцитів через Т-лімфобласти утворюються Т-кіллери, Т-хелпери, Т-супресори та Т-клітини пам'яті. Стимульовані В-лімфоцити через В-лімфобласти перетворюються у плазмоцити. Така форма диференціації називається антигензалежним, оскільки зрілі форми клітин переходять у бластні форми під впливом антигенів.

4.5. Сполучні тканини. Пухка сполучна тканина.

Сполучна тканина займає в організмі особливе місце, оскільки вона головним чином регулює трофіку тканинних структур, бере участь в обміні речовин і підтриманні гомеостазу організму.

Сполучна тканина відноситься до тканин загального призначення, разом із кров'ю та лімфою вони утворюють тканини внутрішнього середовища.

Сполучна тканина об’єднує велику групу тканин, які розвиваються із мезенхіми. Морфологічно вона характеризується різноманітністю клітин і добре розвиненою міжклітинною речовиною, яка складається з волокнистих структур (колагенові, еластичні, ретикулярні волокна) та основної (аморфної) речовини. Фізико-хімічні властивості міжклітинної речовини та її будова значною мірою визначають функціональне значення різновидів сполучної тканини. Сполучна тканина містить кровоносні судини і виконує низку важливих функцій:

- трофічну, яка пов’язана з регуляцією живлення клітин та їх участю в обміні речовин;
- механічну (опорну), яка полягає у формуванні капсули та строми багатьох органів, входить до складу зв’язок, сухожилок, хрящів, кісток;
- захисну, що здійснюється шляхом механічного захисту від нефізіологічних речовин, фагоцитозу та вироблення імунних тіл;
- пластичну, що виражається в активній участі в процесах регенерації, загоєнні ран;
- гомеостатичну, яка проявляється підтриманням сталості внутрішнього середовища організму.

Сполучна тканина поділяється на власне сполучні тканини та скелетні тканини. Власне сполучні тканини в свою чергу поділяються на волокнисту сполучну тканину та сполучну тканину із спеціальними властивостями. Волокниста сполучна тканина, залежно від вмісту в ній волокнистих структур, поділяється на пухку і щільну. Пухка сполучна тканина містить порівняно більше клітин і основної речовини, і мало волокнистих структур міжклітинної речовини. Щільна сполучна тканина містить дуже багато волокон, мало клітин і аморфного компоненту міжклітинної речовини.

Щільну волокнисту сполучну тканину, відповідно до розташування волокнистих структур, поділяють на оформлену і неоформлену: в оформленій тканині волокна розташовані паралельно, а в неоформленій тканині вони йдуть у різних напрямках.

Волокниста сполучна тканина

Пухка волокниста сполучна тканина

Пухка волокниста сполучна тканина супроводжує кровоносні і лімфатичні судини та утворює строму внутрішніх органів. У її складі багато різноманітних клітин, аморфного компоненту міжклітинної речовини та мало волокон.

Міжклітинна речовина — продукт синтетичної діяльності і секреції клітин. *Основна (аморфна) речовина*, в яку занурені клітини і волокна сполучної тканини, – це гель певної в'язкості та хімічного складу. Вона складається з води, білків, ліпідів, полісахаридів, мінеральних речовин. Вміст і склад основної речовини неоднаковий у різних видах сполучної тканини. В утворенні основної речовини провідну роль відіграють фібробласти. *Волокнисті структури* міжклітинної речовини представлені колагеновими, еластичними та ретикулярними волокнами. *Колагенові волокна* мають вигляд хвилястих, спірально покручених тяжів. Вони не розгалужуються, можуть утворювати пучки і не анастомозують між собою. В основі цих волокон лежить білок колаген, який надає колагеновим волокнам міцності, тому вони забезпечують механічні властивості сполучної тканини. До складу колагенових волокон входять фібрилярні білки **колагену** і **еластину**, а вуглеводно-білкові комплекси, **протеоглікани**, утворюють **основну міжклітинну речовину**. Вуглеводними складовими протеогліканів є **глікозаміноглікани**. У гістологічних препаратах колагенові волокна забарвлюються оксифільно, при імпрегнації сріблом набувають бурувато-жовтого кольору.

Еластичні волокна завжди розташовані поодиноко, розгалужуються та анастомозують між собою. Вони побудовані із білка еластину. Ці структури надають тканині пружності, тобто можливості розтягуватись, а потім повертатися до попередніх розмірів. У гістологічних препаратах еластичні волокна виявляють за допомогою барвника орсеїну.

Ретикулярні волокна за складом подібні до колагенових, але відрізняються меншою товщиною і розгалуженістю. Вони виконують опірну функцію, разом з ретикулярними клітинами утворюють сітчасті структури, які добре розвинуті в кровотворних органах.

Вміст волокнистих структур, основної речовини й води неоднаковий у різних видах сполучної тканини. У середньому частка основної міжклітинної речовини в організмі складає 20 % маси тіла, а вся сполучна тканина – близько 50 % маси тіла. З віком у сполучній тканині зменшується вміст води і глікозаміногліканів, а зростає вміст колагену; одночасно змінюються

фізико-хімічні властивості волокон. Макромолекули, із яких побудовані волокнисті структури, і основна речовина сполучної тканини, синтезуються в клітинах (фібробластах, хондробластах тощо). Після виходу із клітин в міжклітинний простір окремі макромолекули внаслідок міжмолекулярної взаємодії утворюють складніші структури (комплекси протеогліканів, волокна, агрегати протеогліканів, глікопротеїнів і волокнистих елементів). Існують 4 рівні організації **колагенових волокон:**

1) молекулярний - синтез тропоколагену (молекула колагену, яка побудована з трьох альфа - поліпептидних ланцюгів) в клітинах фібробластів;

2) надмолекулярний - секреція тропоколагену в міжклітинне середовище і перші етапи формування колагенових волокон в безпосередній близькості від клітинної поверхні при цьому утворюються протофібрили;

3) фібрилярний - при участі глікозаміногліканів, зростання колагенових фібрил з осіданням тропоколагену у паралельних рядах де кожна молекула колагену зміщена на чверть довжини одна по відношенню до іншої, що є причиною чергування темних і світлих смужок;

4) волокнистий - утворення колагенових волокон шляхом агрегації колагенових фібрил.

Серед клітин пухкої сполучної тканини розрізняють: *фібробласти, макрофаги, плазмоцити, тканинні базофіли, пігментні, адвентиційні, жирові та ретикулярні клітини*, а також *лейкоцити*, які мігрують із крові (рис.). Всі ці клітини можна поділити на три групи:

1. Клітини фібробластичного ряду, до яких відносяться фібробласти різного ступеня зрілості.

2. Клітини-мігранти, тобто клітини, які мігрують з крові та лімфи: макрофаги, тканинні базофіли, плазмоцити та лейкоцити крові.

3. Група непостійних (необов'язкових) клітин: жирові, пігментні та адвентиційні клітини.

Клітини фібробластичного ряду

Фібробласти (рис.) – клітини, які синтезують сполуки, що формують волокна і основну (аморфну) речовину сполучної тканини. Це найбільш поширені і функціонально основні клітини пухкої сполучної тканини. Зрілі фібробласти довгастої форми з невеликою кількістю товстих відростків. Для них характерне світле ядро, багате на еухроматин. Цитоплазма базофільна, неоднорідна, поділяється на внутрішню, більш щільну частину, що оточує ядро, – ендоплазму і периферичну, порівняно світлішу – ектоплазму. У цитоплазмі зрілого фібробласта добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка і комплекс Гольджі; мітохондрії та лізосоми розвинуті

помірно. Зрілі клітини інтенсивно продукують колаген. Фібробластам властива рухливість та зміна форми. За ступенем диференціювання і функціональної активності фібробласти поділяють на: малоспеціалізовані (юні), спеціалізовані (зрілі) та фіброцити. Групи клітин на різних стадіях диференціації складають диферон. Завдяки діяльності цих клітин зумовлене загоювання ран, розвиток рубця, утворення капсули навколо стороннього тіла тощо.

Малоспеціалізовані, або юні, фібробласти округлої або веретеноподібної форми з базофільною цитоплазмою містять велику кількість вільних рибосом. Інші органели (ендоплазматична сітка, мітохондрії, комплекс Гольджі) розвинені слабо. Здатні до мітотичного поділу.

Тіло фібробласта поділено на дві зони – внутрішню ендоплазму, яка забарвлюється інтенсивніше, і зовнішню ектоплазму, забарвлення якої значно слабше; вона не має чітких меж і зливається з оточуючою міжклітинною речовиною. Цитоплазма фібробласта містить усі загальні органели, серед яких особливо добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, в ній відбувається синтез проколагену, еластину. Добре розвинений також і комплекс Гольджі, який має вигляд цистерн і пухирців, розкиданих по всій клітині; тут синтезуються глікозаміноглікани. Останні, як і фібрилярні білки, секретуються у міжклітинну речовину і входять до складу волокон і аморфної речовини. Фібробласти також синтезують фібрилярний глікопротеїн позаклітинного матриксу – фібронектин, який забезпечує зв'язування клітин з їхнім мікрооточенням і регулює пересування клітин. Мітохондрії великі, кількість їх помірна, як і лізосом.

У периферійному шарі цитоплазми розташовані мікрофіламенти товщиною 5-6 нм, які містять скоротливі білки типу актину і міозину та зумовлюють здатність цих клітин до руху.

Фіброцити – кінцеві (старі) форми розвитку фібробластів – клітини веретеноподібної форми, мають щільне невелике ядро і мало органел. Синтез колагену та інших речовин у цих клітинах різко знижений.

До фібробластів належить численна група клітин, різних за ступенем диференціації, які утворюють так званий фібробластичний ряд: стовбурові клітини — напівстовбурові клітини-попередники — малоспеціалізовані фібробласти, зрілі фібробласти — фіброцити. Крім того, до цього ж ряду належать міофібробласти та фіброкласти.

Міофібробласти — це вид клітин, попередникми яких можуть бути фібробласти. Функціонально подібні до гладких м'язових клітин, але, на відміну від останніх, мають добре розвинену ендоплазматичну сітку.

Міофібробласти е у стінці матки і під час вагітності, а також у грануляційній тканині (при загоюванні ран).

Фіброкласти — ще один вид клітин, похідних фібробластів. Мають високу фагоцитарну активність, містять значну кількість лізосом. Беруть участь у лізисі міжклітинної речовини: їх можна знайти в стінці матки після закінчення вагітності.

Клітини-мігранти

Макрофаги (гістіоцити) – другі за чисельністю (після фібробластів) клітини пухкої волокнистої сполучної тканини. Вони утворюються з моноцитів крові після їх міграції у сполучну тканину з просвіту кровоносних судин. Це невеликі клітини (розміром 10-15 мкм), округлої неправильної форми з нерівними краями. Ядро невеликих розмірів, містить гетерохроматину, виглядає щільним, забарвлюється досить інтенсивно. Цитоплазма макрофагів базофільна, неоднорідна, плямиста. Для макрофагів характерною морфологічною ознакою є велика кількість лізосом, фагосом, піноцитозних пухирців. Інші органели (мітохондрії, гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі) розвинені помірно.

Плазмолема макрофагів утворює численні глибокі довгі складки (псевдоподії) і мікроворсинки, за допомогою яких ці клітини захоплюють сторонні частинки. Функція макрофагів полягає у захопленні чужорідних тіл (фагоцитоз) і участі в реакціях природного і набутого імунітету. Фагоцитований матеріал всередині клітини піддається ферментативному розщепленню в лізосомному апараті. Таким чином, ліквідуються шкідливі для організму агенти, які виникають місцево чи попадають із зовні.

Макрофагічна система — міцний захисний апарат, який бере участь як у загальних, так і місцевих захисних реакціях організму. У цілісному організмі макрофагічна система регулюється місцевими механізмами, а також нервовою та ендокринною системами. До макрофагічної системи належить сукупність усіх клітин, які здатні захоплювати сторонні частинки, загиблі клітини та неклітинні структури, бактерії тощо. До таких клітин належать гістіоцити-макрофаги пухкої сполучної тканини, вільні та фіксовані макрофаги кровотворних органів, зірчасті клітини синусоїдних, судин печінки, альвеолярні макрофаги легень, гліальні макрофаги нервової тканини (мікроглія), остеокласти, гігантські клітини сторонніх тіл. Ці клітини здатні до активного фагоцитозу, мають на поверхні рецептори до імуноглобулінів (завдяки чому здатні до імунного фагоцитозу), походять з промоноцитів червоного кісткового мозку і моноцитів крові.

Тканинні базофіли (тучні клітини, мастоцити, лаброцити) – це клітини, що синтезують, накопичують низку біологічно активних речовин: гепарин,

серотонін, гістамін, дофамін тощо. Тканинні базофіли часто локалізуються за ходом кровоносних судин мікроциркуляторного русла, утворюючи периваскулярні піхви. Форма тканинних базофілів різноманітна так само, як і розміри. Вони бувають круглі, овальні, з широкими відростками. Розміри коливаються від 10-20 до 35 і навіть до 100 мкм. Вони бувають округлі, овальні, з широкими відростками, що зумовлено їхньою можливістю до амебоїдних рухів. Ядра порівняно невеликі, круглі, звичайної будови. Цитоплазма містить велику кількість мітохондрій, мало гранулярної та агранулярної ендоплазматичної сітки, комплекс Гольджі розвинутий добре. Для морфології тучних клітин характерним є наявність у їх цитоплазмі специфічної зернистості, розмірами 0,2-0,8 мкм, кожна з яких оточена мембраною. Зернистість за будовою і хімічним складом подібна до гранул базофілів крові.

Гранули містять біологічно активні речовини: гепарин, який зумовлює їх базофілію і метахромазію; гістамін, хондроїтинсульфат, гіалуронову кислоту, у деяких тварин знайдено також серотонін, але у людини його немає.

Гепарин запобігає зсіданню крові. Виявлено, що тканинні базофіли синтезують гепарин у комплексі Гольджі, Вони можуть втрачати свої гранули (процес дегрануляції), і тоді гепарин виділяється у міжклітинну речовину. Гепарин знижує її проникливість, мас протизапальну дію, є антикоагулянтом. Крім того, гепарин стимулює активність ферменту ліпопротеїпліпази і, таким чином, сприяє розпаду хіломікронів плазми.

Гістамін сприяє виходу плазми з венул і капілярів за рахунок розширення і підвищення проникливості їх стінки. Внаслідок виходу плазми у пухкій сполучній тканині під епідермісом утворюються пухирці, які е ознакою алергічної реакції.

Плазмоцити походять з В-лімфоцитів крові, мають розміри 7-10 мкм, вони забезпечують гуморальний імунітет, виробляють антитіла (гамма-глобуліни). Плазмоцит – невелика клітина округлої форми, має невелике ядро, яке розташоване ексцентрично, (оскільки добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка займає більшу частину клітини) і в якому грудочки конденсованого хроматину утворюють характерний малюнок коліс зі спицями. Цитоплазма клітин забарвлюється інтенсивно базофільно, біля ядра відмічається перинуклеарна зона “світле подвір’я” із слабко базофільним забарвленням. У ділянці «світлого подвір'я» локалізовані центріолі, оточені цистернами комплексу Гольджі. В цитоплазмі клітини знходиться велика кількість добре розвиненої гранулярної ендоплазматичної сітки. Велика кількість рибосом (РНК) зумовлює базофілію цитоплазми. У канальцях

гранулярної ендоплазматичної сітки плазмоцитів відбувається синтез імуноглобулінів (антитіл).

Таким чином, плазмоцити забезпечують гуморальний імунітет, тобто вироблення специфічних білків-антитіл, реагуючи на проникнення в організм антигену, який ними буде знешкоджуватись.

Непостійні клітини

Жирові клітини (адипоцити) здатні до накопичення в цитоплазмі резервного жиру, який забезпечує трофіку, енергоутворення та метаболізм води. Накопичуючись у великій кількості, адипоцити утворюють жирову тканину.

Форма поодинокого адипоцита куляста, а коли їх багато, вони тиснуть один на одного і набувають багатокутної форми. Зріла жирова клітина містить одну велику краплю жиру, яка займае майже весь об"ем клітини, так що цитоплазма лише тонким шаром оточує жир. Органели розташовані головним чином навколо ядра, де більше цитоплазми. У жировій клітині є вільні рибосоми, гранулярна та агранулярна ендоплазматичні сітки, комплекс Ґольджі та мітохондрії. Ядро змінює свою форму, стає сплющеним. Діаметр жирової клітини може досягати 120 мкм. На поперечному зрізі форма клітини подібна до персня з печаткою: ядро — це печатка, а перстень — тонкий шар цитоплазми, що оточує жир. Ліпіди добре забарвлюються суданом III в оранжевий колір, при забарвленні гематоксиліном-еозином жирові клітини не фарбуються .

Пігментні клітини (пігментоцити, меланоцити) походять з клітин нервового гребеня. Пігментні клітини мають відростки, в цитоплазмі клітини містять пігмент меланін, який відповідае за колір очей, шкіри та волосся. Меланин накопичуеться в тілі клітини у меланосомах, які переміщуються у відростки. Із відростків меланосоми із пігментом потрапляють в кератиноцити епідерміса шкіри, де захищають ядро клітини від пошкодження ультрафіолетовими променями, в подальшому руйнуються лізосомами. Виділення меланіну пігментними клітинами – це захисна реакція організму на ультрафіолетове опромінення.

Пігментні клітини поділяються на: меланоцити — виробляють пігмент, і меланофори, які можуть лише накопичувати його в цитоплазмі.

Адвентиційні клітини – це невеликі, веретеноподібної форми, малодиференційовані клітини, що супроводжують дрібні кровоносні судини. У процесі диференціювання ці клітини можуть перетворюватися у фібробласти й адипоцити.

Лейкоцити крові (гранулоцити, агранулоцити) мігрують із кровоносних судин і виконують у сполучній тканині захисні функції. Лімфоцити, на відміну від інших лейкоцитів, можуть із сполучної тканини через лімфу, що відтікає, знову потрапляти до крові.

4.6. Сполучні тканини. Щільна сполучна тканина. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями.

Щільна волокниста сполучна тканина

Щільна волокниста сполучна тканина характеризується високим вмістом волокон (переважно колагенових) та низькою кількістю клітин і вмістом аморфного компонента у складі міжклітинної речовини. Серед незначної кількості клітин переважають фіброцити. Колагенові волокна забезпечують високу механічну міцність тканини. Залежно від орієнтації волокон, розрізняють оформлену та неоформлену щільну волокнисту сполучну тканину.

Оформлена щільна волокниста сполучна тканина знаходиться у складі фіброзних мембран, зв'язок, сухожилок. Останні з'єднують м'язи з кістками, зазнають дії вектора сили переважно в одному напрямку. Вказаний фактор є причиною чітко паралельної орієнтації пучків колагенових волокон у просторі.

Неоформлена щільна волокниста сполучна тканина. Прикладом може слугувати сітчастий шар дерми шкіри. У його складі товсті пучки колагенових волокон ідуть у різних напрямках, що забезпечує резистентність шкіри при різноманітних напрямках дії механічних факторів.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

Сполучна тканина зі спеціальними властивостями поділяється на ретикулярну, жирову, пігментну та слизову. Для тканин цієї групи характерним є переважний розвиток різновиду клітин, а також певні особливості міжклітинної речовини.

Ретикулярна тканина

Ретикулярна тканина утворює строму органів кровотворення (кісткового мозку, селезінки, лімфатичного вузла) і складає мікрооточення для формених елементів. Вона побудована з ретикулярних клітин і волокон, які переплітаються між собою й утворюють мережу, в петлях якої розміщуються формені елементи крові.

Жирова тканина

Жирова тканина представлена клітинами – адипоцитами. Розрізняють білу та буру жирову тканини (рис. 3.24). *Біла жирова тканина* розташована під шкірою, у сальнику, а також в інших жирових депо. Значна частина жиру з білої жирової тканини легко мобілізується при голодуванні, використовується для покриття енергетичних затрат організму і виконує амортизаційну функцію. Біла жирова тканина побудована з адипоцитів, які містять одну велику краплю жиру, що відтискає ядро на периферію. *Бура жирова тканина* побудована з адипоцитів, що містять у цитоплазмі велику кількість дрібних жирових включень, ядро в клітині займає центральне положення. Бура жирова тканина

зустрічається у новонароджених. Її функція – участь у терморегуляції. Розташована вона між лопатками, на задній поверхні шиї, у пахвових ямках.

Пігментна тканина

Пігментна тканина складається зі скупчення пігментних клітин – меланоцитів. Вона представлена ділянками шкіри навколо сосків, у судинній та райдужній оболонках ока, пігментних плямах. У зв'язку з високим вмістом меланіну, який може поглинати ультрафіолетові промені, пігментні клітини відіграють захисну роль щодо пошкоджувальної дії сонячної радіації.

Слизова тканина

Слизова тканина є видозміненою пухкою сполучною тканиною з різним кількісним вмістом міжклітинної речовини, в якій практично немає волокнистих структур. Слизова тканина драглистої консистенції, не містить кровоносних і лімфатичних судин, нервів. Вона знаходиться у плода в складі пупкового канатика, де має назву "вартонових драглів" і завдяки високій пружності запобігає стисканню пупкових судин. У дорослих подібну будову має тканина, що утворює склисте тіло очного яблука.

Джерелом виникнення клітин усіх сполучних тканин є ембріональна сполучна тканина – *мезенхіма*. Мезенхімальні клітини неправильної (зірчастої чи веретеноподібної) форми з розгалуженими відростками, що формують сітку. Драглистий позаклітинний матеріал складається майже виключно з основної речовини і мінімальної кількості ретикулярних волокон.

4.7. Скелетні сполучні тканини: хрящова тканина.

Скелетні сполучні тканини включають хрящову та кісткову тканини. Вони виконують опорну, захисну, механічну функції, а також беруть участь у мінеральному й водно-сольовому обміні організму.

Ці тканини складаються з клітин і міжклітинної речовини, яка переважає за об'ємом. Міжклітинна речовина має значну пружність і механічну міцність, яку забезпечують волокна (хондринові, осеїнові) та аморфний компонент (глікопротеїни, протеоглікани, неорганічні сполуки).

Хрящова тканина

Хрящова тканина містить клітинні елементи – хондробласти і хондроцити та міжклітинну речовину, в якій розміщені хондринові волокна – колагенові або еластичні. Особливістю основної міжклітинної речовини (хондромукоїд) є досить високий вміст води (75 %), органічних речовин (10-15 %) та неорганічних солей (5-8 %). Органічний компонент хондромукоїда представлений білками, ліпідами, глікозаміногліканами та протеогліканами і забезпечує пружність (тургор) міжклітинної речовини. Хрящова тканина не містить судин, тому за рахунок значної проникності міжклітинної речовини забезпечується дифузне розповсюдження поживних речовин. Охрястя, яке оточує хрящ, має кровоносні судини і здійснює живлення тканини.

Хондроцити – основний тип клітин, який виробляє сполуки для побудови та оновлення міжклітинної речовини хрящової тканини. Вони округлої або полігональної форми, розташовані поодиноко або групами з двох-чотирьох клітин (ізогенні групи) в своєрідних порожнинах міжклітинної речовини – лакунах. Базофільна цитоплазма хондроцитів містить елементи гранулярної ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі.

Хондробласти – молоді малодиференційовані клітини видовженої форми, які здатні розмножуватися та синтезувати міжклітинну речовину. Вони розташовуються поодиноко у глибокому шарі охрястя і забезпечують апозиційний ріст хряща. Цитоплазма багата на гранулярну ендоплазматичну сітку, елементи комплексу Гольджі, вільні рибосоми, що свідчить про інтенсивний перебіг синтетичних процесів.

Існує три види хрящової тканини, які відрізняються один від одного в основному за будовою міжклітинної речовини: 1) гіаліновий хрящ; 2) еластичний хрящ; 3) волокнистий хрящ.

Гіаліновий хрящ

Гіаліновий хрящ – найбільш поширений в організмі вид хрящової тканини. Він є у складі ембріона, в місцях з'єднання ребер з грудниною, у стінці бронхів, трахеї, у хрящах носа, в метаепіфізарних пластинках росту кісток і покриває поверхні суглобів. Візуально гіаліновий хрящ біло-голубого кольору і виглядає прозорим. У складі хряща розрізняють охрястя та власне хрящ.

Охрястя має поверхневий волокнистий шар із судинами, що забезпечують трофіку хряща та глибокий клітинний шар з хондробластами, за рахунок яких відбувається фізіологічна регенерація хряща. Власне хрящ побудований з поодиноких хондроцитів біля охрястя та ізогенних груп у товщі хряща, що оточені хондромукоїдом та хондриновими волокнами, які побудовані з колагену. Волокна щільно розташовуються навколо ізогенних груп хондроцитів, утворюють своєрідну капсулу, яка забарвлюється базофільно. Гіаліновий хрящ з віком здатний до звапнення (накопичувати солі кальцію), втрачається його пружність, збільшується ламкість.

Еластичний хрящ

Еластичний хрящ – зустрічається в складі вушної раковини, зовнішнього слухового ходу, хрящів гортані. Він має жовтий колір і здатний розтягуватись. За загальним планом будови цей хрящ подібний до гіалінового. Еластичному хрящу властива еластичність, тому що хондринові волокна являють собою велику кількість еластичних волокон, які формують капсулу навколо хондроцитів і вплітаються в охрястя. На відміну від гіалінового хряща, еластичний хрящ ніколи не звапнується.

Волокнистий хрящ

Волокнистий хрящ формує міжхребцеві диски, він розташований в місцях прикріплення сухожилок і зв’язок до кісток та переходу їх у гіаліновий хрящ. Хондроцити розміщені у вигляді клітинних стовпчиків, а колагенові волокна лежать паралельно товстими пучками.

Існує два способи росту хряща: інтерстиційний та апозиційний. *Інтерстиційний* (внутрішній) здійснюється за рахунок розмноження молодих хондроцитів і новоутворення ізогенних груп клітин. *Апозиційний* (шляхом накладання) відбувається за рахунок охрястя – хондробласти глибокого шару охрястя перетворюються у хондроцити.

4.8. Скелетні сполучні тканини: кісткова тканина.

Кісткова тканина – це спеціалізований вид скелетної сполучної тканини, особливістю якої є високий ступінь мінералізації міжклітинної речовини, яка містить до 70% неорганічних сполук, серед яких найбільше солей кальцію – гідрооксіапатитів. На відміну від хрящової тканини, в кістковій тканині присутні кровоносні судини. Кісткова тканина формує скелет організму, який відіграє роль опори та переміщення тіла в просторі; завдяки значній міцності кісток скелета забезпечується захист внутрішніх органів і тканин від пошкоджень. Кісткова тканина є депо мінеральних речовин (кальцію, фосфору) в організмі.

Кісткову тканину складають клітини (остеобласти, остеоцити, остеокласти) і міжклітинна речовина (осеїнові волокна, осеомукоїд).

Остеобласти – молоді, малодиференційовані клітини, за рахунок яких відбувається утворення кісткової тканини. Вони розташовуються в місцях новоутворення тканини, а в дорослому організмі – в окісті та в місцях регенерації кістки. Остеобласти неправильної полігональної форми, їх цитоплазма базофільна, оскільки має добре розвинуту гранулярну ендоплазматичну сітку та комплекс Гольджі, що активно синтезують глікопротеїни та протеоглікани осеомукоїду; ядро в клітині розташоване асиметрично.

Остеоцити (рис. 3.28) – це основні клітини кісткової тканини, що розвиваються з остеобластів. Вони мають подовгувату форму, лежать у кісткових порожнинах (лакунах), що повторюють форму клітини. Від тіл клітин відходять розгалужені відростки, пронизують міжклітинну речовину й анастомозують з відростками сусідніх клітин. Рівень синтетичних процесів в остеоцитах нижчий порівняно з остеобластами. Їх основна функція полягає у забезпеченні обміну води, білків та іонів у кістковій тканині.

Остеокласти – це великі багатоядерні клітини неправильної округлої форми з мікроворсинками у вигляді гофрованої облямівки. Вони беруть участь у зруйнуванні і розсмоктуванні (резорбції) кісткової тканини з утворенням навколо них кісткових порожнин. Остеокласт є спеціалізованим макрофагом, попередником якого може бути моноцит крові, тому його цитоплазма містить численні лізосоми. Велика кількість мітохондрій є показником активності остеокластів.

Процес резорбції здійснюється наступним чином: остеокласт виділяє двооксид вуглецю (CO_2), воду (H_2O) та фермент карбоангідразу, за допомогою якого з води та вуглекислого газу утворюється вуглекислота (H_2CO_3), яка розчиняє солі кальцію.

Залежно від структурної організації осеїнових (колагенових) волокон та фізичних властивостей міжклітинної речовини кісткову тканину поділяють на два види: грубоволокнисту та пластинчасту.

Грубоволокниста кісткова тканина

Грубоволокниста кісткова тканина має невпорядковане (під кутом) розташування міцних пучків осеїнових волокон, оточених збідненим на мінеральні солі звапнованим осеомукоїдом, у лакунах якого щільно залягають остеоцити без певної орієнтації по відношенню до волокон. Ця тканина зустрічається здебільшого в скелеті зародка, а у дорослому організмі – в ділянці швів черепа та в місцях прикріплення сухожилок до кісток.

Пластинчаста кісткова тканина

Пластинчаста кісткова тканина характеризується паралельним розташуванням пучків колагенових волокон з формуванням кісткових пластинок, які в свою чергу утворюють паралельні концентричні шари – остеони. Залежно від орієнтації пластинок у просторі, виділяють компактну і губчасту кісткові тканини. Компактна кісткова тканина є в складі діафізів трубчастих кісток, а губчаста – в плоских кістках та епіфізах трубчастих кісток. Фактично з пластинчастої кісткової тканини побудована переважна більшість кісток організму.

Будова трубчастої кістки

Трубчаста кістка як орган, складається з центральної частини – діафіза та периферійної – епіфіза. **Діафіз** побудований з компактної кісткової тканини, в ньому розрізняють наступні шари: окістя, шар зовнішніх генеральних пластинок, остеонний шар, шар внутрішніх генеральних пластинок, ендост (рис. 3.29).

Окістя зверху вкриває кістку в її центральній частині і складається з поверхневого волокнистого шару, який утворений пучками колагенових волокон, та глибокого остеогенного шару, в якому розміщені остеобласти та остеокласти, які забезпечують ріст кістки у товщину, її фізіологічну та репаративну регенерацію. За рахунок окістя здійснюється живлення кісткової тканини, оскільки воно містить кровоносні судини.

Між окістям і остеонним шаром розташований *шар зовнішніх генеральних пластинок*, який містить живильні канальці, по яких із окістя всередину кістки проходять судини.

Остеонний шар складає основну товщу стінки кістки і побудований з остеонів – структурно-функціональноих одиниць компактної частини діафіза трубчастої кістки (рис. 3.30). Кожен остеон — це кісткова трубка у вигляді циліндра, який складається з кісткових пластинок, що концентрично нашаровуються навколо центральної живильної кровоносної судини, яка розташована всередині центрального каналу (Гаверса каналу). У кісткових пластинках строго паралельно під кутом розташовані колагенові волокна, між

кістковими пластинками у кісткових лакунах містяться тіла остеоцитів, які анастомозують своїми відростками. Між остеонами залягають вставні пластинки.

Шар внутрішніх генеральних пластинок відмежовує остеонний шар від ендосту.

Ендост – це тоненьковолокниста сполучна тканина, збагачена на остеобласти і остеокласти, яка покриває кістку зі сторони кістково-мозкової порожнини.

Епіфіз утворений губчастою кістковою тканиною. Поверхнево він вкритий окістям, під яким розміщений шар генеральних пластинок і остеонів. Кісткові пластинки в товщі епіфіза формують систему розміщених під кутом одна до одної трабекул, порожнини між якими заповнені ретикулярною тканиною і гемопоетичними клітинами.

Ріст кісток – процес тривалий, він починається ще на початкових стадіях ембріонального розвитку людини і закінчується у 20 –25 років. Протягом всього часу кістка росте в ширину і в довжину. Ріст трубчастої кістки в ширину здійснюється за рахунок окістя, а ріст у довжину забезпечується наявністю метаепіфізарної пластинки росту, яка формується між епіфізарним та діафізарним центрами окостеніння. При злитті центрів скостеніння метаепіфізарна пластинка зникає і ріст кістки у довжину припиняється.

4.9. М’язові тканини: гладка м’язова тканина.

М’язи становлять основний об’єм тіла і більшу частину його маси. Їм властива збудливість, провідність, здатність скорочуватися та розслаблятися, повертатися до попереднього стану.

М’язова тканина – це група тканин спеціального призначення, яка побудована зі структурних елементів, здатних до скорочення. Тому основною функцією цієї тканини є виконання всіх рухових процесів (переміщення організму і його частин у просторі, робота серця, просування їжі по травній трубці, повітря по дихальних шляхах, крово- і лімфообіг). Для м’язових тканин притаманна видовжена форма їх структурних компонентів, наявність органел спеціального призначення – міофібрил, які забезпечують скоротливість тканини, а також присутність у цитоплазмі великої кількості мітохондрій, включень глікогену, ліпідів і міоглобіну.

Існує дві класифікаці м’язової тканини:

І. Гістогенетична класифікація:

– соматичний тип м’язової тканини (походить з міотомів мезодерми – це скелетна м'язова тканина);

– целомічний тип м’язової тканини (походить з вентральної мезодреми – це серцева м'язова тканина);

– вісцеральний тип м’язової тканини (розвивається із мезенхіми – це гладка м'язова тканина стінок внутрішніх органів);

– невральний тип м’язової тканини (походить з нервової трубки – це гладкі міоцити м'язів райдужної оболонки ока);

– епідермальний тип м’язової тканини – зі шкірної ектодерми, містить міоепітеліальні кошикоподібні клітини потових, сальних, молочних, слинних та слізних залоз.

ІІ. Морфофункціональна класифікація м’язової тканини:

– гладка (непосмуговану);

– посмугована, яка в свою чергу залежно від локалізації в організмі поділяється на скелетну та серцеву.

Гладка м’язова тканина

Гладка м’язова тканина розташовується у стінках судин і більшості порожнистих внутрішніх органах – стравоході, шлунку, кишках, сечовому міхурі, матці та ін. Морфологічна особливість гладкої м’язової тканини полягає у її клітинній будові і наявності скоротливого апарату у вигляді міофіламентів (ри.1)

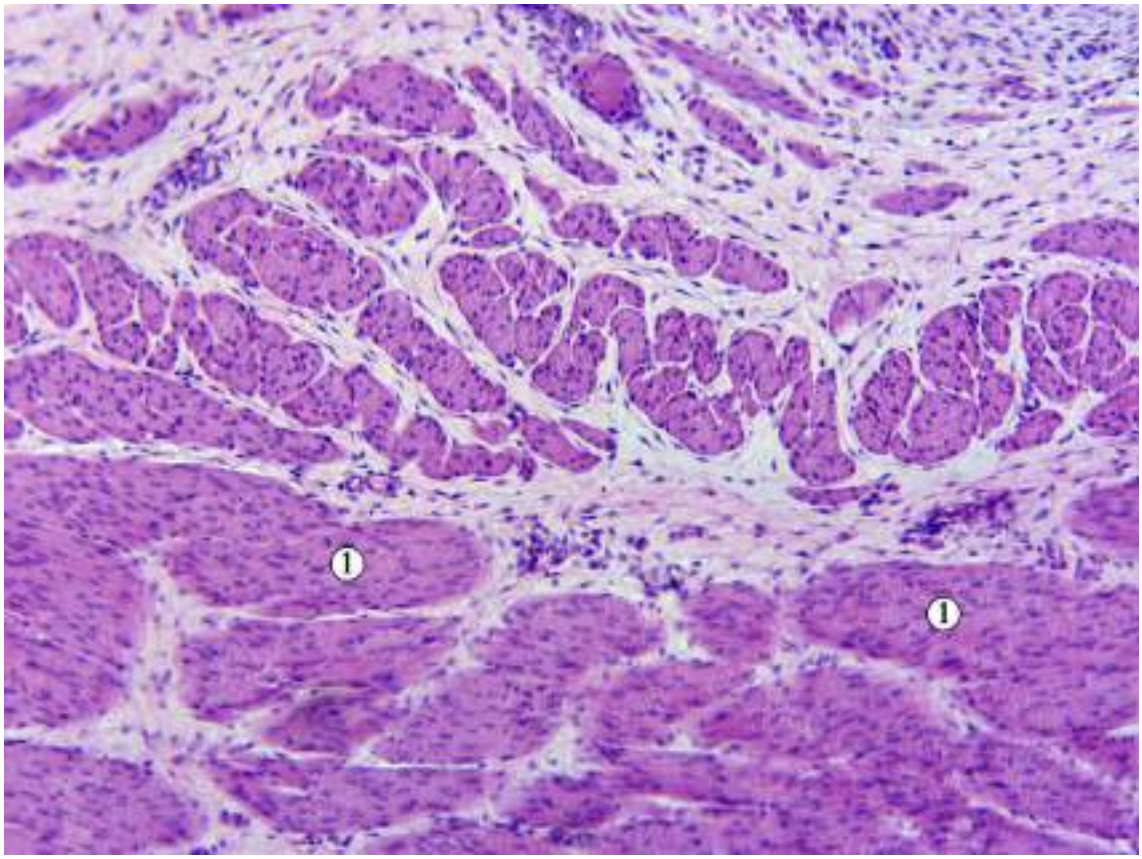

Рис.1

1 - гладка м’ язова тканина в стінці сечового міхура

1 - smooth muscles tissue in the bladder wall

Структурно-функціональною одиницею гладкої м’язової тканини є *гладкий міоцит*. Він витягнутої веретеноподібної форми із загостреними кінцями. Цитоплазма забарвлюється оксифільно з базофільним відтінком, містить добре розвинуті гранулярну ендоплазматичну сітку, комплекс Гольджі та мітохондрії, які розташовуються по полюсах клітини. Цитоцентр знаходиться біля однієї з поверхонь ядра. В цитоплазмі міоцитів містяться гранули глікогену – енергетичного резерву клітини.

Ядро клітини витягнутої еліпсоподібної форми, містить невелику кількість гетерохроматину і звичайно розміщується у центрі клітини. В ядрі добре помітні одне або два ядерця. При скороченні клітини форма ядра значно змінюється, особливо при перистальтичних скороченнях стінок кишечнику: у скороченій клітині витягнуті в довжину ядра вигинаються і скручуються; при розслабленні клітини, ядра знову набувають еліпсоподібної форми. Вздовж всієї клітини в цитоплазмі гладкого міоцита розташовані міофіламенти, які орієнтовані впорядковано. Розрізняють тонкі актинові та товсті міозинові міофіламенти, які кріпляться до плазмолеми клітини зсередини за допомогою електронно-щільних тілець, що складаються із білка а-актину. Міофіламенти складаються з скорочувальних білків. Актинових міофіламентів міститься більше, до їх складу, крім білка актину, входять – тропоміозин, кальдесмон та

кальпонін. Вони, крім поздовжнього напрямку, йдуть під кутом до осі клітини, утворюючи об'ємну сітку. Завдяки міжмолекулярним взаємодіям з міозином актинові міофіламенти пересуваються назустріч одна одній, тяга передається на цитолему і клітина скорочується. У механізмі скорочення гладких міоцитів велику роль відіграє процес фосфорилювання міозину, який залежить від концентрації іонів кальцію. В свою чергу, регуляція концентрації цих іонів відбувається за допомогою спеціального білка, що зв'язує кальцій — кальмодулін, який у комплексі з кальцієм активізує фермент, що фосфорилює міозин. У фосфорильованому стані міозин здатний взаємодіяти з актином.

Плазмолема утворює численні впинання, які переходять у дрібні пухирці (піноцитозні везикули й кавеоли). Ці везикули та кавеоли, а також цистерни глЕПС депонують іони кальцію, необхідні для функціонування скорочувального апарата.

Плазмолема кожного міоцита оточена базальною мембраною, в якій є отвори, в яких м’язові клітини контактують одна з одною за допомогою щілинних контактів (нексусів). Навколо м’язових клітин колагенові, еластичні та ретикулярні волокна утворюють сітку – ендомізій, який поєднує сусідні міоцити. Міоцити об’єднуються в пучки, між якими знаходиться пухка сполучна тканина з кровоносними судинами та нервами.

Із функціонального боку гладка м’язова тканина характеризується повільним ритмічним скороченням і здатністю протягом тривалого часу перебувати у стані скорочення. При цьому вона витрачає відносно невелику кількість енергії і, відповідно, не так швидко втомлюється. Такий тип скоротливої активності прийнято називати тонічним. Гладка м’язова тканина здатна до великої сили скорочень (наприклад, м’язова оболонка вагітної матки при пологах). Вісцеральна мускулатура іннервується вегетативною нервовою системою і тому не підпорядкована нашій волі, хоча перебуває під контролем кори великих півкуль, як і всі інші види скоротливих тканин.

Фізіологічна регенерація гладкої м’язової тканини відбувається шляхом оновлення клітинних елементів на клітинному рівні мітотичним поділом гладких міоцитів. Можливість повноцінного заміщення тканини визначається об’ємом пошкодження. При достатньо великих зонах пошкодження на місці гладкої м’язової тканини, розвивається волокниста сполучна тканина, в якій поступово збільшується вміст колагенових волокон, внаслідок чого вона з пухкої волокнистої перетворюється у щільну (рубцеву).

4.10. М’язові тканини: посмугована скелетна та серцева м’язові тканини.

Для структурних елементів посмугованої м’язової тканини характерною ознакою є наявність смугастих міофібрил, скорочення яких залежить від нашої волі.

Розрізняють посмуговану скелетну м’язову тканину та посмуговану серцеву м’язову тканину.

Посмугована скелетна м’язова тканина (рис.) лежить в основі скелетних м’язів людського організму**.** Скелетна м’язова тканина не має клітинної будови. Структурно-функціональною одиницею скелетної м’язової тканини є м’язове волокно, яке утворене міосимпластом та міосателітоцитами. М’язове волокно має форму циліндра, його довжина часто співпадає з довжиною м’яза. Волокна можуть досягати довжини до 13 см (в залежності від довжини м’яза) і мати товщину до 100-150 мкм (9 мкм у новонароджених, 40-80 – у дорослих, 150 мкм у тренованої людини). Волокно оточене сарколемою, яка складається із зовнішньої базальної мембрани та плазмолеми міосимпласта. Між базальною мембраною і плазмолемою розташовані міосателітоцити – клітини, які є камбіальними елементами, за рахунок них відбувається ріст і репаративна регенерація скелетної м’язової тканини. Міосателітоцити містять одне ядро і загальні органели клітини.

Цитоплазма міосимпласта (саркоплазма) містить велику кількість видовжених ядер, які лежать безпосередньо під плазмолемою (від кількох десятків до кількох сотень, в залежності від довжини волокна). У саркоплазмі містяться органели загального призначення – багато мітохондрій, або *саркосом*, комплекс Гольджі, гранулярна ендоплазматична сітка, добре розвинутий агранулярний ретикулум, що має назву *саркоплазматичної сітки. В саркоплазмі знаходяться і органели спеціального призначення – міофібрили.* Саркоплазма м’язових волокон містить також різноманітні включення (жирові, вуглеводні, пігментні – *міоглобін*).

Ці структури формують декілька функціональних апаратів: скоротливий, опорний, енергетичний, синтетичний, лізосомальний та апарат передачі збудження.

Скоротливий апарат м’язового волокна представлений смугастими міофібрилами – спеціальними органелами, які мають вигляд ниток і впорядковано проходять уздовж волокон. Основу феномена смугастості міофібрил складає чергування світлих та темних ділянок (ізотропних та анізотропних дисків відповідно) з різноманітними фізико-хімічними та оптичними властивостями.

Структурно-функціональною одиницею міофібрили є саркомер – елементарна скоротлива структура поперечно-смугастої м'язової тканини. Кожна міофібрила складається з світлих і темних ділянок, які регулярно повторюються, тому волокно є поперечносмугастим. Діаметр міофібрили дорівнює 1-2 мкм, а довжина співпадає з довжиною м'язового волокна. Світлі ділянки міофібрили є *ізотропними* і позначаються як *І-диск*, а темні – *анізотропні*, і позначаються як *А-диск*. Саркомер являє собою ділянку між двома Z-лініями (телофрагмами), між якими знаходяться товсті та тонкі міофіламенти і які утворюєть *І-диск, А-диск, Н-зону. У саркомері до* Z-лініій одним кінцем кріпляться тонкі актинові міофіламенти, які розміщуються паралельно одна одній. Між тонкими міофіламентами знаходяться товсті міофіламенти, які не прикріплені своїми кінцями до Z-лініій. Темний анізотропний диск (А-диск), у свою чергу, в центрі має світлу ділянку (Н-зону або зону Гензена), посеред якої проходить вузенька темна *мезофрагма – М-лінія*. Один саркомер містить 1/2 *І-диску*, інша 1/2 *І-диску знаходиться в сусідньому саркомері.* До *І-диску входять лише активної міофіламенти, А-диск містить не лише актинові, а й міозинові міофіламенти (зона перикриття).* Якщо саркомер у нескороченому стані, найбільш темними його ділянками є ті частини диска А, в яких одночасно розташовані тонкі та товсті міофіламенти. Це так звані зони перекриття. На один міозиновий філамент припадає два актинових (рис.1).

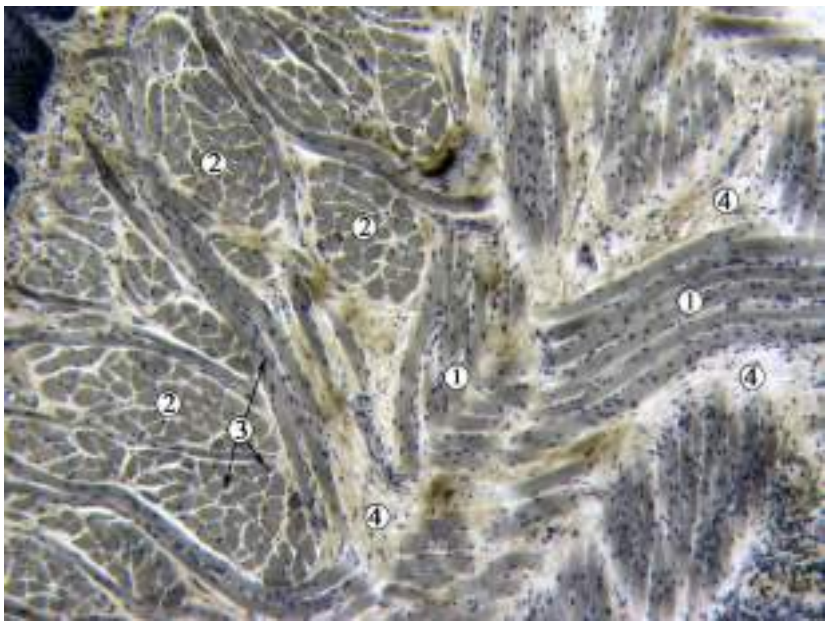

Рис.1

1 - повздовжній переріз м язового волокна

2 - поперечний переріз м язового волокна

3 - ядра м язових волокон поперечно-посмугованого скелетного

4 - сполучна тканина

Структурну формулу саркомера можна записати як: Z+1/2 І+А+1/2 І+Z. В розслабленому стані довжина саркомеру 2-3 мкм.

При скороченні м'язового волокна зменшується довжина саркомера, оскільки тонкі актинові міофіламенти І-смуги при ковзанні між товстими міозиновими філаментами А-смуги рухаються до лінії М. Зона перекриття товстих і тонких ниток зростає, Z-лінії зближуються, довжина саркомера (а отже, і всього м'язового волокна) зменшується.

Основними компонентами міофібрили є білкові ниточки – міофіламенти, які бувають двох типів: товсті (діаметром 10-15 нм), побудовані з білка *міозину*, і тонкі (діаметром 5-7 нм), побудовані з трьох білків: з глобулярного білка актину, глобулярного білка тропоніну та фібрилярного білка тропоміозину.

Молекула міозину поділяется на дві головки, шийку та хвіст. Головки міозину володіють АТФ-азною активністю, тобто вони можуть розщеплювти 1 молекулу АТФ, в результаті чого виділяється енергія.

Молекула глобулярного актину має активний актиновий центр до якого може приеднуватися головка білка міозину. Молекули актину утворюють два ланцюжка. Ланцюжки закручені один навколо одного. З двох сторін закручених актинових лнцюжків є два рівочка, в яких залягає фібрилярний білок тропоміозин. В місцях з'єднання молекул тропоміозину між собою знаходиться глобулярний білок тропонін. Тропонін містить три субодиниці, одна із яких може приєднувати до себе іони кальцію.

В розслабленому стані активний центр актину закривае тропонін-тропоміозиновий комплекс. При скорочені іони кальцію з з'єднануються з однією із субодиниць тропоніну і активний центр актину відкривається і до нього може приєднатися головкаа міозину. Між ними утворюється поперечний місток, який існує поки не розщепиться 1 молекула АТФ. Ця енергія потрібна для згинання шийки молекули міозину та її просування.

При скороченні саркомера актинові філаменти проникають у проміжки між міозиновими; просуваючись між товстими філаментами, вони тягнуть за собою телофрагми, до яких прикріплені одним кінцем, тим самим зближують кінці всіх саркомерів. При повному скороченні вільні кінці актинових філаментів майже стикаються всередині саркомера, Н-зона та І-диски саркомера зникають, і весь саркомер перетворюється на зону перекриття. При цьому волокно скорочується у два рази.

Тип скоротливої активності поперечносмугастої скелетної тканини тетанічний: скорочення сильні, швидкі, не тривалі. Тканина іннервується соматичною нервовою системою, і тому скорочення залежать від свідомості

людини. Смугасті м’язи дуже швидко втомлюються і не можуть перебувати довго в стані скорочення.

Опорний апарат м’язового волокна включає елементи цитоскелета, які забезпечують впорядковане розташування міофіламентів і міофібрил всередині волокна, а також зв'язану з ними сарколему та базальну мембрану.

Енергетичний апарат м’язового волокна представлений видовженими мітохондріями, які розташовані у вигляді ланцюжків під сарколемою та між міофібрилами. Мітохондрії виробляють енергію, яка необхідна для виконання м’язової роботи.

Синтетичний апарат м’язового волокна представлений вільними рибосомами та полісомами, цистернами гранулярної ендоплазматичної сітки та комплексом Гольджі, елементи якого розсіяні по саркоплазмі міосимпласта.

Лізосомальний апарат м’язового волокна включає лізосоми, що забезпечують перебіг процесу оновлення структурних компонентів м’язового волокна.

Апарат передачі збудження необхідний для роботи скоротливого апарата міофібрил. У м’язовому волокні зв’язок між збудженням і скороченням виконують дві спеціалізовані мембранні системи: саркоплазматична мережа та поперечні Т-трубочки, які утворюють функціонально єдину саркотубулярну систему.

Саркоплазматична мережа являє собою систему компонентів агранулярного ендоплазматичного ретикулома різної форми – від трубочок до сплощених цистерн, які оточують міофібрили. Цистерни агранулярного ендоплазматичного ретикулома служать джерелом іонів кальцію.

Поперечні Т-трубочки представляють собою вп’ячування сарколеми. По обидві сторони від Т-трубочки знаходяться перпендикулярно розміщені до напрямку міофібрили цистерни саркоплазмтичного ретикулуму, які називаються термінальними цистернами. Одна Т-трубочка та дві термінальні цистерни називаються *тріадами.* Значення Т-системи полягає в тому, що по ній нервовий імпульс плазмолеми проникає в глибину м’язового волокна, викликає зміну проникливості мембран цистерн саркоплазматичної мережі та вихід внаслідок цього іонів кальцію в саркоплазму, де вони необхідні для ініціації скорочення міофібрил (збудження йде по плазма лемі, потім по мембранах Т-трубочок, це вивільняє спеціальні регуляторні речовини, що діють на ЕПС, вивільняючи кальцій, в результаті – спрацьовує актин-міозиновий комплекс, відбувається скорочення волокна).

Повноцінна регенерація м’язових волокон можлива при їх незначних дефектах і відбувається вона за рахунок міосателітоцитів. Повноцінній

регенерації ушкодженої ділянки м’яза перешкоджає розростання сполучної тканини (з утворенням рубця). Функція м’яза при цьому порушується.

Слід зазначити, що м’язові волокна функонально неоднорідні. Розрізняють червоні (I тип), білі (II тип) і перехідні. Червоні волокна містять багато міоглобіну, менше глікогену, в них АТФ-фосфотаза повільного типу, переважає аеробне окислення. Вони довго не втомлюються, можуть скорочуватися швидко і повільно. Білі волокна містять більше глікогену, мало міоглобіну і мітохондрій, АТФ-фосфатазу швидкого типу. Вони швидко скорочуються, але швидко втомлюються.

Посмугована серцева м’язова тканина

Посмугована серцева м’язова тканина (рис.) представлена серцевим м’язом (міокардом), що є основним елементом серця як органа, здатного до спонтанних ритмічних скорочень.

Структурно-функціональною одиницею серцевої м’язової тканини є кардіоміоцит довжиною 100-150 мкм. Кардіоміоцити – клітини майже прямокутної форми, у їх центральній частині розміщується 1-2 ядра овальної або видовженої форми. В клітині містяться добре розвинені мітохондрії, гірше – комплекс Гольджі та саркоплазматична сітка. Смугастих упорядковано розташованих міофібрил є невелика кількість і займають вони периферійну частину цитоплазми. Міофібрили також побудовані з анізотропних та ізотропних дисків, чим і обумовлена їх посмугованість. Вони оточені елементами саркоплазматичної сітки, але тут відсутні тріади. Для кардіоміоцитів храктерні діади (одна термінальна цистерна та одна Т-трубочка). Кардіоміоцити вкриті сарколемою. На рівні Z-ліній вона інвагінує всередину цитоплазми, утворюючи поперечні трубочки (Т-систему). Ці Т-трубочки вдвічі більшого діаметру, ніж у скелетній м’язовій тканині. Характерною морфологічною ознакою серцевого м’яза є контакти двох сусідніх міоцитів. Вони з’єднані за допомогою *вставних дисків (*аналоги Z-ліній), які являють собою міжклітинні контакти двох видів: *десмосом*, що забезпечують міцне з’єднання клітин між собою та *нексусів*, які зумовлюють електричний зв'язок сусідніх кардіоміоцитів. Для серцевої м’язової тканини характерна велика кількість мітохондрій, що лежать рядами між міофібрилами, біля полюсів ядер і під сарколемою. З цим пов’язана здатність серця до безперервної діяльності, оскільки мітохондрії – носії великої кількості ферментів, що беруть участь в окисно-відновних процесах.

Кардіоміоцити розташовані ланцюжком і формують серцеві волокна, які анастомозують між собою, й утворюють сітку. Між волокнами розміщена пухка сполучна тканина з кровоносними судинами та нервами (рис.2).

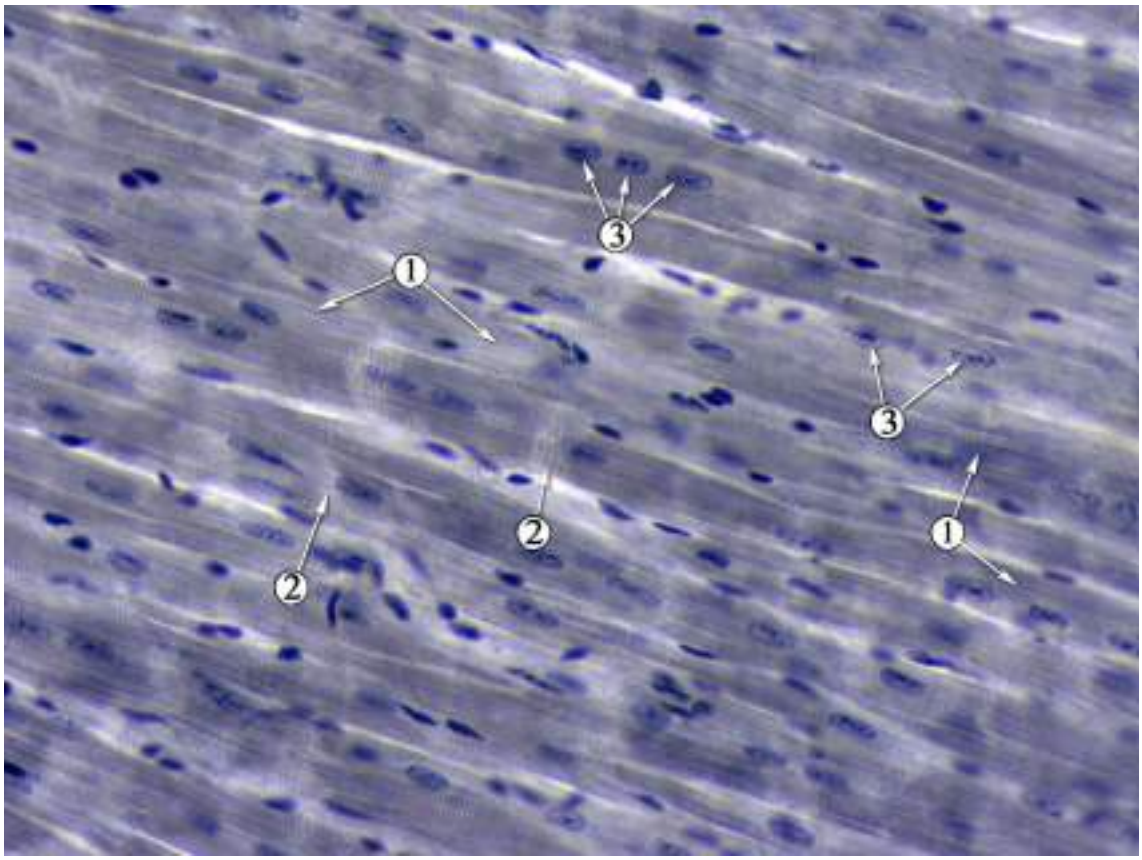

Рис.2

1 - поперечна посмугованість в волокнах міокарда

2 - вставні диски

3 - ядра кардіоміоцитів

Фізіологічна регенерація серцевої м’язової тканини відбувається на внутрішньоклітинному рівні з високою інтенсивністю, тому що для кардіоміоцитів характерне швидке їх зношування. Активність цього процесу посилюється при підвищеному навантаженні на серцеву м’язову тканину. У вказаних умовах відбувається різко виражена гіпертрофія кардіоміоцитів із збільшенням їх діаметра в два рази. Репаративна регенерація на тканинному і клітинному рівнях у дорослої людини не відбувається. При значних пошкодженнях цієї тканини (наприклад, при інфаркті міокарда, що розвивається внаслідок припинення кровопостачання певної його ділянки) кардіоміоцити гинуть, а на їхньому місці в подальшому розростається сполучна тканина, що формує рубець.

4.11. Нервова тканина: нейроцити, нейроглія.

Розвиток. Нервова тканина в ембріональному періоді розвивається з ектодерми. З початку 3-го тижня внутрішньоутробного розвитку ектодерма має форму диска, який в головному кінці ширший, ніж в каудальному. Поява хорди індукує потовщення вищерозміщеної ектодерми і таким чином утворюється нервова пластинка. В кінці 3-го тижня нервова пластинка прогинається, перетворюючись в нервовий жолобок. Трохи підняті краї нервового жолобка є нервовими валиками. На 22-й день починається замикання нервового жолобка в нервову трубку і подальше відокремлення її від ектодерми. Замикання нервової трубки починається в шийному відділі в ділянці появи перших сомітів, поширюючись надалі краніально і каудально. Приблизно на 25-ту добу відбувається повне замикання нервової трубки, за винятком двох відкритих отворів: переднього і заднього невропор. Вони заростають через 5-6 діб. Розширений краніальний відділ нервової трубки дає початок трьом первинним мозковим пухирям (передній (prosencephalon), середній (mesencephalon) і задній мозок (rhombencephalon)), а пізніше 5 мозковим пухирям (передній ділиться на кінцевий мозок (telencephalon) і проміжний мозок (diencephalon); середній не ділиться; задній ділиться на власне задній мозок (metencephalon) і довгастий (myelencephalon) - формується головний мозок. З решти її частини утворюється спинний мозок.

В основі морфогенезу нервової тканини лежать: розмноження клітин (проліферація); детермінація і диференціювання; адресна міграція клітин; адресне зростання відростків нервових клітин; утворення міжклітинних контактів (синапсів); апоптоз.

Стінка нервової трубки на ранніх стадіях розвитку складається з 1-го шару клітин призматичної форми, які інтенсивно діляться і мігрують від її просвіту, в результаті чого на 3-4 тижні в стінці нервової трубки можна виділити 3 шари:

1. Внутрішній вентрикулярний (матричний, епендимний) шар – містить камбіальні елементи і клітини, що мітотично діляться. Частина клітин внутрішньої вистилки нервової трубки дає початок епендімній глії;
2. Мантійний (плащовий) шар утворюється за рахунок клітин з епендимного шару, що диференціюються в нейробласти (дають початок нейронам) і спонгіобласти (гліобласти), які дають початок астроцитам і олігодендроглиоцитам.
3. Крайова вуаль - містить відростки клітин, розташованих в 2-х більш глибших шарах, дає початок білій речовині органів ЦНС.

Нейробласти спочатку не мають відростків (аполярні нейробласти). Потім на протилежних кінцях їхніх тіл формуються відростки і клітини перетворюються в біполярні нейробласти. Один з відростків має зворотний

розвиток і клітини перетворюються в уніполярні нейробласти. Надалі на місці втраченого відростка з'являються кілька нових (дендритів), а нейробласти перетворюються на мультиполярні, поступово диференціюючись в зрілі, які втрачають здатність до поділу. Диференціювання нейробласта характеризується накопиченням в цитоплазмі гранулярної ендоплазматичної сітки, збільшенням об'єму комплекса Гольджі, нагромадженням елементів цитоскелету. Ріст аксона відбувається зі швидкістю 1 мм на добу і спрямований в бік органу-мішені в результаті тропізму до речовин, що виробляє орган-мішень.

Похідними **нервової трубки** є нейрони і макроглія органів центральної нервової системи (головного та спинного мозку), нейрони і нейроглія сітківки ока і органа нюху.

Нервовий гребінь. При змиканні нервової трубки в ділянці нервових валиків між нею і шкірною ектодермою з обох сторін виділяються скупчення клітин, що утворюють нервовий гребінь, званий також гангліозною пластинкою. Похідними нервового гребеня є нейрони і глія спінальних, вегетативних гангліїв і деяких черепномозкових нервів, леммоцити периферичних нервів, клітини мозкової речовини надниркових залоз, клітини дифузної ендокринної системи, пігментні клітини (меланоцити), клітини павутинної і м'якої мозкових оболонок.

Плакоди - потовщені ділянки ектодерми в краініальній частині зародка по краях від нервової трубки, клітини яких володіють нейральною детерминацією, але не беруть участі в утворенні нервової трубки і нервового гребеня. Похідними плакод є епітеліальні елементи органу слуху і рівноваги.

Нервова тканина

Нервова тканина є однією з найбільш високодиференційованих, спеціалізованих тканин організму людини. Вона забезпечує регуляцію діяльності всіх тканин і органів, організма в цілому, а також забезпечує зв'язок організма з навколишнім середовищем. Нервова тканина є функціонально провідною тканиною нервової системи.

Нервова тканина складається з нервових клітин (нейроцитів, нейронів), які мають здатність до вироблення та проведення нервового імпульсу і клітин нейроглії, що виконують допоміжні функції (опорну, трофічну, бар'єрну, захисну та ін. функції) і забезпечують умови для нормальної життєдіяльності нейронів.

Нейрони (нейроцити, власне нервові клітини) є морфологічними і функціональними одиницями нервової тканини. Розміри перикаріону нейронів дуже різноманітні – від 5-8 мкм (клітини-зерна мозочка) до 120 мкм (гігантські пірамідні нейрони кори головного мозку). Їх загальна кількість у нервовій системі людини перевищує 100 млрд. До народження нейрони втрачають

здатність до поділу, тому протягом постнатального життя їх кількість поступово знижується. Мають довгий життєвий цикл, термін їхнього життя співпадає із терміном життя індивіду.

Кожен нейрон оточений клітинною оболонкою і складається з тіла (перікаріона) і відростків (аксон і дендрити), що забезпечують проведення нервових імпульсів.

Тіло нейрона (перікаріон) містить ядро і цитоплазму (нейроплазму), що його оточує. Перікаріон містить синтетичний апарат нейрона, а його плазмолема виконує рецепторні функції, так як на ній знаходяться численні нервові закінчення (синапси), що несуть збудливі і гальмівні сигнали від інших нейронів.

Клітинна оболонка (плазмолема) стандартної будови і має здатність до проведення нервового імпульсу (розповсюдженню деполяризації) внаслідок локального току Na+ в цитоплазму і K+ з неї через потенціал-залежні мембранні іонні канали. Плазмолема містить Na+-K+ насоси, які підтримують необхідні градієнти іонів.

Ядро нейрона зазвичай одне, велике, округле, світле, з переважанням еухроматину, з одним, інколи 2-3 великими ядерцями. Ці особливості відображають високу активність процесів транскрипції, тобто високу функціональну активність нейрона. У нейронах деяких гангліїв вегетативної нервової системи налічується до 15 ядер. Біля ядерця в нейронах у осіб жіночої статі часто зустрічається тільце Бара - велика грудочка хроматину, що містить конденсовану Х-хромосому.

Цитоплазма нервової клітини складається з гіалоплазми, органел і включень.

Органели:

Гранулярна ендоплазматична сітка добре розвинена, її цистерни часто утворюють окремі комплекси з паралельним розташуванням сплющених анастомозуючих елементів, які на світлооптичному рівні при забарвленні аніліновими барвниками мають вигляд базофільних грудочок, що в сукупності отримали назву хроматофільної субстанції (речовини). Хроматофільна речовина отримала назву на честь вченого Ф. Нісля, який вперше її описав у 1889 р. (субстанція Нісля). У 1845 р. Й. Леношек дав їй назву тигроїд. Хроматофільну субстанцію також називають базофільною речовиною. Характер розподілу і розміри комплексів цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки варіює в окремих типах нейронів і залежить від функціонального стану. При довготривалому подразненні або пошкодженні нейрони комплекси цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки розпадаються на окремі елементи, що на світлооптичному рівні проявляється зникненням субстанції Нісля (так званий хроматоліз, або тигроліз), а потім може відновлюватися. Субстанція Нісля локалізується у перікаріоні і дендритах

нейронів і ніколи не виявляється в аксонах і аксональних горбках.

Комплекс Гольджі добре розвинений, складається з безлічі диктіосом і розташовується навколо ядра. Вперше комплекс Гольджі був описаний саме в нервових клітинах.

Мітохондрії - дуже численні і забезпечують високі енергетичні потреби нейрона, пов'язані зі значною активністю синтетичних процесів, проведенням нервових імпульсів, діяльністю іонних насосів. Характеризуються швидким зношуванням і оновленням.

Лізосомальний апарат має високу активність. Інтенсивні процеси аутофагії забезпечують постійне оновлення компонентів цитоплазми нейронів. При дефекті деяких лізосомальних ферментів в цитоплазмі нейрона накопичуються неперетравлені продукти, що порушує їх функції і викликає хвороби накопичення, наприклад гангліозидоз (хвороба Тея-Сакса).

Цитоскелет нейронів добре розвинений і представлений всіма елементами: мікротрубочками (нейротрубочками), мікрофиламентами та проміжними филаментами (нейрофіламентами). Вони утворюють тривимірну підримуюче-скоротливу сітку, яка відіграє важливу роль у підтриманні форми нейронів і відростків. Численні нейрофіламенти пов'язані один з одним і з нейротрубочками поперечними містками; при фіксації вони склеюються в пучки, які забарвлюються солями срібла. Такі утворення (які фактично є артефактами) на світлооптичному рівні описані під назвою нейрофібрил – ниток товщиною 0,5 – 3 мкм, утворюючих сітку в перикаріоні і які мають поздовжню паралельну орієнтацію у відростках.

Включення представлені вуглеводами (глікоген), ліпідними краплями, пігментом старіння або зношування (ліпофусцином), пігментом меланіном (в нейронах substantia nigra) та різноманітними секретами (у нейросекреторних клітинах).

Дендрити представляють собою істинні вип'ячування тіла нейрона. Вони містять ті самі органели, що і тіло нейрона. Дендрити в більшості короткі відростки, які деревоподібно галузяться (назва їх походить від грецького «дендрон» - дерево); основи дендритів мають конічне розширення. Нервовий імпульс ці відростки передають у напрямку до тіла клітини, отримуючи імпульси від інших нейронів через багаточисельні міжнейронні контакти (аксо-дендритичні синапси). Мають бокові цитоплазматичні вип'ячування, або вирости (дендритні шипики), які збільшують їх поверхню і є місцями контактів з іншими нейронами. За рахунок дендритів рецепторна поверхня нейрона збільшується в 1000 разів і більше. У нейрона буває один або декілька дендритів. В більшості випадків дендрити багаточисельні, мають відносно невелику довжину і сильно галузяться поблизу тіла нейрона. Великі стовбурові дендрити містять всі види органел, зі звуженням їх діаметру зникають елементи комплексу Гольджі, а цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки

зберігаються. Нейротрубочки і нейрофіламенти чисельні і розташовуються паралельними пучками; вони забезпечують дендритний транспорт, який відбувається з тіла клітини вздовж дендритів зі швидкістю біля 3 мм на годину (70 мм на добу). Тривимірна ділянка, в якій галузяться дендрити одного нейрона, називається дендритним полем.

Аксон (нейрит) - це довгий відросток, довжина якого може сягати від 1 мм до 1,5 м, по якому нервові імпульси передаються від тіла нейрона на інші нейрони або на клітини робочих органів (м'язів, залози). Назва його походить віл грецького «аксіс» - вісь. Він завжди у клітині лише один. Аксон починається від потовщенної ділянки тіла нейрона - аксонного горбика. Аксонний горбик – ділянка перікаріона, що не містить гранулярної ендоплазматичної сітки і рибосом, містить багато мікротрубочок і нейрофіламентів, місце, де генерується нервовий імпульс. Це найбільш збудлива частина клітини. Центральна частина цитоплазми аксона (аксоплазми), містить пучки нейрофіламентів, які орієнтуються вздовж його довжини, ближче до периферії розташовуються пучки мікротрубочок, цистерни агранулярної ендоплазматичної сітки, елементи комплексу Гольджі, мітохондрії, мембранні пухирці, складна сітка мікрофіламентів. Речовина Ніcля в аксоні відсутня. Діаметр аксону по всій довжині є незмінним, він не галузиться, але може давати колатералі, які відходять від нього під прямим кутом. Закінчується аксон спеціалізованими терміналями (нервовими закінченнями) на інших нейронах або клітинах робочих органів. Один аксон може контактувати з 5000 клітин.

Аксонний транспорт – переміщення по аксону різних речовин і органел. Поділяється на антероградний транспорт (прямий - з тіла нейрона по аксону) і ретроградний (зворотній - з аксона в тіло нейрона). Речовини переносяться в цистернах гладкої ендоплазматичної сітки і пухирцях, які переміщуються вздовж аксона завдяки взаємодії з елементами цитоскелету (головним чином з мікротрубочками за допомогою пов'язанних з ними скоротливих білків – кінезіну і динеїну). Процес транспорту є Ca^{2+} залежним.

Антероградний аксонний транспорт включає повільний (швидкість – 1-5 мм/добу), який забезпечує ток аксоплазми (переміщення ферментів та елементів цитоскелету), і швидкий (100-500 мм/добу), який здійснює перенесення різних речовин, мітохондрій, пухирців, що містять нейромедіатори.

Ретроградний аксонний транспорт (100-200 мм/добу) сприяє видаленню речовин з ділянки терміналей, поверненню пухирців, мітохондрій.

Вважається, що за рахунок аксонного транспорту нейротропні віруси, що проникають в нейрон можуть розповсюджуватися по нейронам.

Нейротубули – органели, що відповідають за швидкий транспорт. Коли нейротубули зруйновані, швидкий транспорт зупиняється. Дефект нейротубул

може бути причиною деяких неврологічних захворювань у людини.

Аксональний транспорт є свідченням єдності нейронів. Завдячуючи йому підтримується постійний зв'язок між тілом клітини (трофічним центром) і відростками. З його допомогою тіло клітини поінформоване про метаболічні потребах і умови дистальних частин. При поглинанні екстрацелюлярних речовин, таких як фактор росту нервів з наступним ретроградним транспортом, тіло клітини може «оцінювати» навколишнє середовище. Однак ретроградний транспорт має негативну властивість. З ним нейротропні віруси (віруси герпесу, сказу, поліомієліту) доставляються в центральну нервову систему.

Класифікують нейрони за трьома ознаками: морфологічними, функціональними і біохімічними.

Морфологічна класифікація нейронів враховує кількість їх відростків. **За кількістю відростків нейрони поділяють на:**

1. Уніполярні нейрони – мають один відросток - аксон. У дорослої людини не зустрічаються. В ембріональному періоді першим зростає аксон. Деякі автори до таких нейронів відносять амакринні нейрони сітківки ока).
2. Біполярні нейрони – мають два відростка - 1 аксон і 1 дендрит. Зазвичай відростки відходять від протилежних полюсів клітини. До них відносять біполярні нервові клітини органів чуття (сітківки ока, спіральниого і вестибулярного гангліїв внутрішнього вуха).
3. Псевдоуніполярні нейрони – різновид біполярних нейронів в яких обидва відростка (аксон і дендрит) відходять від тіла клітини у вигляді одного загального відростку, який потім Т-подібно ділиться (на аксон і дендрит). Зустрічається в спинномозкових і краніальних гангліях.
3. Мультиполярні нейрони – мають один аксон і два та більше дендритів. Таких нейронів більшість. Описано до 80 варіантів таких клітин: веретеноподібні, зірчасті, грушоподібні (кори мозочка), пірамідні (клітини кори півкуль головного мозку), кошикоподібні та інші.

Функціональна класифікація нейронів поділяє їх по характеру функції, що вони виконують (у відповідності з їх місцем у рефлекторній дузі) на три типа:

1. Чутливі (аферентні, рецепторні) нейрони - генерують нервові імпульси під впливом змін зовнішнього або внутрішнього середовища.
2. Рухові (еферентні, моторні) нейрони - передають нервовий імпульс на робочі органи (скелетні м'язи, залози, кровоносні судини).
3. Асоціативні (вставні, інтернейрони) нейрони - здійснюють зв'язок між нейронами. Кількісно переважають.

Біохімічна класифікація нейронів заснована на хімічних особливостях нейромедіаторів, які використовують нейрони у синаптичній передачі нервових імпульсів. Більшість нейромедіаторів – амінокислоти та їх похідні. Одні

нейрони модифікують амінокислоти з утворенням амінів (норадреналін, серотонін, ацетилхолін), інші - нейромедіатори пептидної природи (ендорфіни, енкефаліни). Нейрони можуть синтезувати більше одного нейромедіатора. Виділяють багато різноманітних груп нейронів, зокрема, 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 – субстанція Р, енкефаліни, ендорфіни, вазоактивний інтестинальний пептид, холецистокінін, нейротензин, бомбезин і інші нейропептиди). У деяких нейронах терміналі містять одночасно два типи нейронів. Розподіл нейронів, що використовують різні медіатори, в нервовій системі нерівномірний. Порушення вироблення деяких медіаторів в окремих структурах мозку пов'язують з патогенезом ряду нервово-психічних захворювань. Так, вміст дофаміну знижений при паркінсонізмі і підвищенний при шизофренії, зниження рівню норадреналіну і серотоніну характерно для депресивних станів, а їх підвищення – для маніакальних.

Здатністю синтезувати і секретувати біологічно-активні речовини, зокрема медіатори (ацетилхолін, норадреналін, серотонін, гамма-аміномасляна кислота тощо) властива всім нейронам. Однак існують нейрони, які спеціалізуються на виконанні цієї функції - **секреторні нейрони,** наприклад секреторні нейрони гіпоталамуса. У цитоплазмі нейронів і в аксонах знаходяться різної величини гранули нейросекрету. Вони виводяться в кров або мозкову рідину. Нейросекрети виконують роль нейрорегуляторів, які беруть участь у взаємодії нервової та гуморальної систем.

Нейроглія – велика гетерогенна група елементів нервової тканини, що забезпечує діяльність нейронів і виконує опорну, трофічну, розмежувальну, бар'єрну, секреторну і захисну функції.

Походження терміна нейроглії (від грец. neuron - нерв і glia - клей) пов'язане з початковим уявленням про наявність якоїсь речовини, що заповнює простір між нейронами і нервовими волокнами і зв'язує їх воєдино на зразок клею.

У мозку людини вміст гліоцитів у 5-10 разів перевищує число нейронів і займають половину його об'єму. На відміну від нейронів, гліоцити дорослої людини здатні до поділу. У пошкоджених ділянках мозку вони розмножуються і заповнюють дефекти і утворюють гліальні рубці (гліоз); пухлини з клітин глії складають 50% внутрішньочерепних новоутворень.

Нейроглія підрозділяється на макроглію та мікроглію. Макроглія має нервове походження і поділяється на: астроцитарну глію (астроглію), олігодендроглію і епендимну глію.

Астроглія представлена астроцитами, які є найбільшими з гліальних клітин і зустрічаються в усіх відділах нервової системи. Астроцити

характеризуються овальним світлим ядром, цитоплазмой з помірно розвинутими органелами, чисельними гранулами глікогену і проміжними філаментами. Останні з тіла клітини проникають у відростки і містять особливий гліальний фібрилярний кислий білок (ГФКБ), який є маркером астроцитів. На кінцях відростків є пластинчасті розширення (ніжки), які, поєднуючись друг з другом, у вигляді мембран оточують судини і нерви. Астроцити утворюють щілинні з'єднання між собою, а також з клітинами олігодендроглії і епендимної глії. Астроцити поділяються на 2 групи:

1. Протоплазматичні (плазматичні) астроцити - зустрічаються переважно в сірій речовині ЦНС; для них характерна наявність численних розгалужених коротких порівняно товстих відростків, невисокий вміст гліального фібрилярного кислого білка (ГФКБ).

2. Волокнисті (фіброзні) астроцити - розташовуються, в основному в білій речовині ЦНС. Від їх тіл відходять довгі тонкі незначно розгалужені відростки, характеризуються високим вмістом ГФКБ.

Функції астроцитів:

I. Опорна - формування опорного каркаса ЦНС, всередині якого розташовуються інші клітини і волокна. В ембріональному періоді служать опорними і спрямовуючими елементами, уздовж яких відбувається міграція нейронів, що ровиваються.

II. Розмежувальна, транспортна та бар'єрна - спрямовані на забезпечення оптимального мікрооточення нейронів:

1. Утворення периваскулярних пограничних мембран пластинчастими розширеними кінцевими ділянками відростків (ніжками), які повністю охоплюють ззовні капіляри і формують основу гемато-енцефалічного бар'єру (ГЕБ).

ГЕБ відокремлює нейрони ЦНС від крові і тканин внутрішнього середовища і включає:

1) ендотелій капіляра, клітини якого зв'язані щільними міжклітинними контактами;

2) базальна мембрана капіляра;

3) периваскулярна мембрана, утворена сплощеними відростками астроцитів.

2. Утворення астроцитами (спільно з іншими елементами глії) поверхневої пограничної гліальної мембрани (крайової глії) мозку, розташованої під м'якою мозковою оболонкою, а також утворення пограничної гліальної мембрани під шаром епендими, яка бере участь в утворенні нейроліквороного бар'єру, який відмежовує нейрони від спинномозкової рідини (СМР) або ліквору, і утворений епендимною глією і відростками астроцитів.

3. Утворення перинейрональних оболонок, що оточують тіла нейронів і ділянки синапсів (забезпечення оптимального мікрооточення нейронів).

III. Метаболічна і регуляторна функції астроцитів, спрямовані на

підтримку певних концентрацій іонів К+ і медіаторів в мікрооточенні нейронів. Астроцити спільно з клітинами олігодендроглії беруть участь у метаболізмі медіаторів (катехоламінів, ГАМК, пептидів, амінокислот) активно захоплюючи їх з синаптичної щілини після здійснення синаптичної передачі і далі передають їх нейрону.

IV. Захисна (фагоцитарна, імунна і репаративна) – участь в різноманітних захисних реакціях при пошкодженні нервової тканини. Астроцити, як і клітини мікроглії характеризуються вираженою фагоцитарної активністю, а також володіють ознаками антиген-презентуючих клітин (АПК). На завершаючи етапах запальних реакцій в ЦНС астроцити, розростаючись, формують на місті пошкодження тканини гліальний рубець.

Епендимна глія, або епендима утворена клітинами кубічної або циліндричної форми (епендимоцитами), одношарові пласти яких вистилають порожнини шлуночків головного мозку і центральний канал спинного мозку. Ядро епендимоцитів містить щільний хроматин, органели помірно розвинені. Апікальна поверхня частини епендимоцитів містить війки, які своїми рухами переміщують спинномозкову рідину. Від базального полюса деяких клітин відходить довгий відросток, що простягається до поверхні мозку і входить до складу поверхневої пограничної гліальної мембрани (крайової глії). Епендимоцити з'єднані щілинними міжклітинними контактами і поясками зчеплення. Щільні міжклітинні контакти відсутні, тому церебро-спінальна рідина може проникати між ними в нервову тканину. В окремих ділянках епендимоцити мають характерні структурно-функціональні особливості, до таких клітин, зокрема, відносять хороїдні епендимоцити і таніцити.

Хороїдні епендимоцити – епендимоцити в ділянці судинних сплетень - ділянок утворення спинномозкової рідини. Вони мають кубічну форму і вкривають вип'ячування м'якої мозкової оболонки, які вдаються в просвіт шлуночків головного мозку (дах III і IV шлуночків, ділянки стінки бокових шлуночків). На їх апікальній поверхні є численні мікроворсинки, латеральні поверхні зв'язані за допомогою міжклітинних контактів, а базальні поверхні утворюють випинання (ніжки), які переплітаючись між собою утворюють базальний лабіринт. Шар епендимоцитів розташовується на базальній мембрані, яка відокремлює їх від пухкої волокнистої сполучної тканини м'якої мозкової оболонки, в якій знаходиться сітка фенестрованих капілярів. Епендимоцити судинних сплетінь входять до складу гемато-ліквoрного бар'єру (між кров'ю та спинномозковою рідиною), через який відбувається ультрафільтрація крові з утворенням спинномозкової рідини (біля 500 мл/добу).

Спинно-мозкова рідина циркулює в субарахноїдальному просторі, шлуночках головного мозку і центральному каналі спинного мозку; її загальний об'єм у дорослої людини складає біля 140 мл. Вона повністю оновлюється кожні 4-7 годин і по складу відрізняється від сироватки крові зниженим

вмістом білку і збільшеними концентраціями натрію, калію і хлору. Спинномозкова рідина містить окремі лімфоцити (не більше 5 клітин/мл).

Гемато-ліквoрний бар'єр включає: 1) цитоплазму фенестрованих ендотеліальних клітин; 2) базальну мембрану ендотелію; 3) пухку волокнисту сполучну тканину; 4) базальну мембрану епендими; 5) шар епендимних клітин.

Таніціти – спеціалізовані клітини епендими в латеральних ділянках стінки III шлуночка, *інфундибулярної кишені*, серединного підвищення. Мають кубічну або циліндричну форму, на апікальній поверхні є мікроворсинки і окремі війки, а від базальної поверхні відходить довгий відросток, який закінчується пластинчастим розширенням на кровоносному капілярі. Таніцити поглинають речовини з спинномозкової рідини і транспортують їх по своєму відростку у просвіт судин і забезпечують зв'язок між спинномозковою рідиною шлуночків мозку і кров'ю.

Функції епендимної глії:

1. Опорна - забезпечується базальними відростками;
2. Утворення нейро-ліквoрного і гемато-ліквoрного бар'єрів;
3. Ультрафільтрація компонентів спинномозкової рідини.

Олігодендроглія – велика група дрібних клітин (олігодендроцитів) з малою кількістю коротких відростків, що оточують тіла нейронів, входять до складу нервових волокон і нервових закінчень. Локалізуються як у центральній (сірій та білій речовині), так і периферійній нервовій системі. Олігодендроцити характеризуються темним ядром, щільною цитоплазмою з добре розвинутим синтетичним апаратом, високим вмістом мітохондрій, лізосом і гранул глікогену.

Клітини-сателіти - мантійні клітини - оточують тіла нейронів в спінальних, черепномозкових і вегетативних гангліях. Мають сплощену форму, дрібне округле або овальне ядро. Забезпечують бар'єрну функцію, регулюють метаболізм нейронів, захоплюють нейромедіатори.

Лемоцити (клітини Швана) в ПНС і олігодендроцити в ЦНС беруть участь в утворенні нервових волокон, ізолюючи відростки нейронів. Мають здатність до вироблення мієлінової оболонки.

Мікроглія – сукупність дрібних подовжених зірчастих клітин (мікрогліоцитів) з порівняно короткими відростками, що галузяться і розташовуються переважно вздовж капілярів в ЦНС. На відміну від клітин макроглії, має мезенхімне походження, розвивається безпосередньо з моноцитів і відноситься до макрофагічно-моноцитарної системи. Для них характерні ядра с переважанням гетерохроматину і високий вміст лізосом в цитоплазмі. Функція мікроглії – захисна (в тому числі імунна). Клітини мікроглії розглядають як спеціалізовані макрофаги ЦНС - вони володіють значною рухливістю, активуючись і збільшуючись у кількості при запальних і дегенеративних захворюваннях нервової системи, коли вони втрачають

відростки, округлюються і фагоцитують залишки загиблих клітин (детрит). Активовані клітини мікроглії виконують в ЦНС функцію дендритних антигенпрезентуючих клітин, секретить ряд цитокінів. Ці клітини відіграють дуже важливу роль у розвитку вражень нервової системи при СНІДі. Їм приписують роль «троянського коня», який розносить (спільно з гематогенними моноцитами і макрофагами) ВІЛ по ЦНС. З підвищенням активності клітин мікроглії, виділяючи значні кількості цитокінів і токсичних радикалів, пов’язують посилену загибель нейронів при СНІДі механізмом апоптоза, який індукується у них внаслідок порушення нормального балансу цитокінів.

4.12. Нервові волокна. Нервові закінчення.

Нервові волокна представляють собою відростки нейронів, вкриті гліальними оболонками. Розрізняють два види нервових волокон: безмієлінові і мієлінові. Обидва види складаються з центрально розташованого відростка нейрона (осьового циліндру), оточеного оболонкою з клітин олігодендроглії (в ПНС вони називаються лемоцитами або клітинами Швана).

Безмієлінові нервові волокна розташовуються переважно у складі вегетативної нервової системи і характеризуються порівняно низькою швидкістю проведення нервових імпульсів (0,5 – 2 м/с). Вони утворюються шляхом занурення осьового циліндра (аксона) в цитоплазму лемоцитів, які розташовуються у вигляді тяжів. При цьому плазмолема лемоцита прогинається, щільно оточує осьовий циліндр і, зімкнувшись над ним утворює дуплікатуру - мезаксон. Нерідко в цитоплазмі одного лемоцита можуть знаходитись до 10-20 осьових циліндрів. Таке волокно нагадує електричний кабель і тому називається волокном кабельного типу. Поверхня волокна вкрита базальною мембраною.

Мієлінові нервові волокна трапляються в ЦНС і ПНС і характеризуються високою швидкістю проведення нервових імпульсів (5-120 м/с). Мієлінові волокна зазвичай товстіше безмієлінових і осьові циліндри більшого діаметру. В мієліновому волокні осьовий циліндр безпосередньо оточений особливою мієліновою оболонкою, навколо якої розташовуються тонкий шар, який включає цитоплазму і ядро лемоцита – нейролема. Ззовні волокно також вкрито базальною мембраною. Мієлінова оболонка містить високі концентрації ліпідів і інтенсивно забарвлюється осмієвою кислотою і під світловим мікроскопом має вигляд однорідного шару, однак під електронним мікроскопом виявляється, що вона виникає в результаті злиття численних (до 300) мембранних витків (пластин).

Утворення мієлінової оболонки відбувається при взаємодії осьового циліндру і клітин олігодендроглії з деякими відмінностями в ПНС і ЦНС.

Утворення мієлінової оболонки у ПНС: при зануренні осьового циліндра в лемоцит формується довгий мезаксон, який починає обертатися навколо аксона, утворюючи перші пухко розташовані витки мієлінової оболонки. Зі збільшенням кількості витків у процесі дозрівання мієліну вони розташовуються більш щільніше і частково зливаються; проміжки між ними, заповнені цитоплазмою лемоцита, зберігаються лиш в окремих ділянках, які не забарвлюються осмієм - мієлінові насічки Шмідта-Лантермана. При формуванні мієлінової оболонки цитоплазма і ядро лемоцита відтісняються до периферії волокна, утворюючи нейролему. По довжині волокна мієлінова оболонка має переривчастий хід.

Вузлові перетяжки Ранв’є - ділянки на межі сусідніх лемоцитів, в яких

мієлінова оболонка відсутня, а аксон прикритий тільки інтердигітуючими відростками сусідніх лемоцитів. Вузлові перетяжки повторюються по ходу мієлінового волокна з інтервалом, який дорівнює, в середньому, 1-2 мм. В ділянці вузлової перетяжки аксон часто розширюється, а в його плазмолемі присутні численні натрієві канали (які відсутні поза перехватами під мієліновою оболонкою).

Розповсюдження деполяризації у мієліновому волокні здійснюється стрибками від перехвату до перехвату (сальтаторно). Деполяризація в ділянці однієї вузлової перетяжки супроводжується її швидким пасивним розповсюдженням по аксону до наступної перетяжки, так як витік току в міжвузловому сегменті мінімальний (завдяки високим ізолюючим властивостям мієліну). В ділянці наступної перетяжки імпульс викликає включення іонних каналів і виникає нова ділянка локальної деполяризації.

Утворення мієлінової оболонки у ЦНС: осьовий циліндр не занурюється в цитоплазму олігодендроцитів, а охоплюється його плоским відростком, який в подальшому обертається навколо нього, втрачаючи цитоплазму, причому його витки перетворюються в пластинки мієлінової оболонки. На відміну від клітин Швана, один олігодендроцит ЦНС своїми відростками може брати участь у мієлінізації багатьох (до 40-50) нервових волокон. Ділянки аксона в ділянці перетяжок Ранв'є в ЦНС не прикриті цитоплазмою олігодендроцитів.

Порушення утворення і пошкодження утворення мієліну лежать в основі низки тяжких захворювань нервової системи. Мієлін в ЦНС може стати мішенню для аутоімунного ураження Т-лімфоцитами і макрофагами з його руйнацією (демієлінізацією). Цей процес активно перебігає при розсіяному склерозі – важкому захворюванні нез'ясованої етіології, пов'язаному з розладами різних функцій, розвитком паралічей, втратою чутливості. Характер неврологічних порушень визначається топографією і розмірами пошкоджених ділянок. При деяких метаболічних розладах виникають порушення утворення мієліну – лейкодистрофія, які проявляються в дитинстві важкими ураженнями нервової системи.

Класифікація нервових волокон заснована на різниці їх будови і функції (швидкості проведення нервових імпульсів). Виділяють три основних типи нервових волокон:

- Волокна типу А – товсті, мієлінові, з великою відстанню між вузловими перетяжками. Проводять імпульси з високою швидкістю (15-20 м/с); поділяються на 4 підтипи (α, β, γ, δ) з діаметром і швидкістю проведення імпульса, що зменшується.
- Волокна типу В – середньої товщини, мієлінові, меншого діаметру, ніж волокна типу А, з більш тонкою мієліновою оболонкою і більш низькою

швидкістю проведення нервових імпульсів (5-15 м/с).

- Волокна типу С – тонкі, безмієлінові, проводять імпульси порівняно малої швидкості (0,5 – 2 м/с).

Регенерація нервових волокон

Реактивні зміни нервового волокна після перерізки

Протягом першого тижня після перерізки нервововового волокна розвивається висхідна дегенерація проксимальної частини аксона, на кінці якої утворюється розширення (ретракційна колба). Мієлінова оболонка в ділянці ушкодження розпадається, тіло нейрона набухає, ядро зміщується на периферію, хроматофільна субстанція розчиняється. В дистальній частині нервового волокна після його перерізки відмічається низхідна дегенерація з повною руйнацією аксона, розпадом мієліна з наступним фагоцитозом детрита макрофагами і глією.

Структурна перебудова при регенерації нервового волокна.

Через 4-6 тижнів структура і функція нейрона відновлюється, Від ретракційної колби в дистальному напряму починають відростати тонкі гілочки - конуси росту. В результаті проліферації клітин Швана в проксимальній частини утворюються стрічки Бюнгнера, розташовані паралельно ходу волокна. Процес відновлення йде одночасно в дистальному і проксимальному відділах. Стрічки, що утворилися в дистальній частині з'єднуються з аналогічними утворами проксимальної частини.

Аксон, що регенерує, росте в дистальному напрямку зі швидкістю 3-4 мм на добу, вздовж стрічок Бюнгнера, які відіграють підтримуючу і направляючу роль; клітини Швана утворюють нову мієлінову оболонку. Колатералі і терміналі аксона відновлюються протягом декількох місяців.

Умовами для регенерації є: відсутність пошкодження тіла нейрона, невелика відстань між частинами нервового волокна, відсутність сполучної тканини, яка може заповнити проміжок між частинами волокна.

При виникненні перешкоди на шляху аксона, що регенерує, формується травматична (ампутаційна) неврома, яка складається з аксону, що розростається і клітин Швана, які впаюються в сполучну тканину.

Регенерація нервових волокон в ЦНС відсутня, внаслідок несприятливого впливу мікрооточення.

Нервові закінчення

Нервові закінчення - кінцеві апарати нервових волокон. За функціями вони поділяються на 3 групи:

1. Міжнейронні контакти (синапси) - забезпечують функціональний зв'язок між нейронами;

2. Еферентні (ефекторні) закінчення - передають сигнали з нервової системи на виконавчі органи (м'язи, залози); є на аксонах.
3. Рецепторні (чутливі) закінчення - сприймають подразнення із зовнішнього і внутрішнього середовища; є на дендритах.

Синапси поділяються на електричні та хімічні

Електричні синапси у ссавців зустрічаються рідко. Мають будову щілинного контакту (нексуса), в яких мембрани синаптично зв'язаних клітин (пре- і постсинаптична) розділені проміжком, шириною 2 нм, який пронизаний конексонами. Останні представляють собою трубочки, утворені білковими молекулами і слугують водними каналами, через які дрібнв молекули і іони можуть транспортуватися з однієї клітини до іншої. Коли потенціал дії, який розповсюджується по мембрані однієї клітини, досягає ділянки щілинного контакту, електричний струм пасивно протікає через щілину від однієї клітини. Імпульс здатний передаватися в обох напрямках і без затримки.

Хімічні синапси - найбільш розповсюджений тип у ссавців. Дія заснована на перетворенні електричного сигналу в хімічний, який потім знову перетворюється в електричний. Складається з трьох компонентів: пресинаптичної частини, постсинаптичної частини і синаптичної щілини. Передача імпульсу відбувається за допомогою спеціальних біологічно активних речовин - нейромедіаторів. Нейромедіатор міститься в пресинаптичній частині і під дією нервового імпульсу виділяється в синаптичну щілину, де зв'язуючись з рецепторами в постсинаптичній частині, викликає зміни іонної проникності її мембрани, що призводить до її деполяризації (в синапсах, що збуджуються) або гіперполяризації (в гальмівних синапсах).

- *Пресинаптична частини* - це розширена кінцева частина аксона. У ній містяться мітохондрії, аЕПС, нейрофіламенти, нейротрубочки і синаптичні пухирці діаметром 20-65 нм, в яких знаходиться нейромедіатор. Нейромедіатор виробляється в тілі нейрона і механізмом швидкого транспорту переноситься в закінчення аксона, де депонується. На пресинаптичній мембрані (внутрішній стороні плазмолеми нейрона, оберненої до синаптичної щілини) є пресинаптичне ущільнення, утворене фібрилярною білковою сіткою, комірки якої сприяють рівномірному розподілу синаптичних пухирців на поверхні мембрани.
- Постсинаптична частина представлена постсинаптичною мембраною, яка містить особливі комплекси інтегральних білків - синаптичні рецептори, що зв'язуються з нейромедіатором. Мембрана має постсинаптическое ущільнення. Залежно від того чи є постсинаптичною частиною

міжнейронного синапсу дендрит, тіло нейрона або (рідше) аксон, синапси поділяють на аксо-дендритичні, аксо-соматичні, аксо-аксональні відповідно.

- Синаптична щілина шириною 20-30 нм інколи містить поперечно розташовані глікопротеїнові інтрасинаптичні філаменти, які є елементами спеціалізованого глікокалікса, що забезпечують адгезивні зв'язки пре- і постсинаптичні частин, а також спрямовану дифузію нейромедіатора.

Хімічні синапси відрізняються від електричних одностороннім проведенням імпульсу, затримкою їх передачі (синаптична затримка тривалістю 0,2 – 0,5 мс) забезпечення як збудження, так і гальмування постсинаптичного нейрона.

Механізм передачі нервового імпульса в хімічному синапсі.

Під впливом нервового імпульса відбувається активація потенціал-залежних кальцієвих каналів пресинаптичної мембрани; Ca^{2+}спрямовується в аксон, мембрани синаптичних пухирців в присутності Ca^{2+} зливаються з пресинаптичною мембраною, а їх вміст (медіатор) виділяється в синаптичну щілину механізмом екзоцитозу. Впливаючи на рецептори постсинаптичної мембрани, медіатор викликає або її деполяризацію, виникнення постсинаптичного потенціалу дії і утворення нервового імпульса, або гіперполяризацію, зумовлюючи реакцію гальмування. Медіаторами, які опосередковують збудження, наприклад, служать ацетилхолін і глутамат, а гальмування опосередковується ГАМК і гліцином.

Після припинення взаємодії медіатора з рецепторами постсинаптичної мембрани більша частина її ендоцитозом захоплюється пресинаптичною частиною, менша розсіюється в просторі і захоплюється гліальними клітинами.

За відсутності нервового імпульса пресинаптична частина виділяє окремі невеликі порції медіатора, викликаючи у постсинаптичній мембрані спонтанні мініатюрні потенціали**.**

ЕФЕРЕНТНІ (ефекторні) НЕРВОВІ ЗАКІНЧЕННЯ

Еферентні (ефекторні) нервові закінчення в залежності від природи інервуючого органу поділяються на рухові і секреторні. Рухові закінчення є в поперечно-посмугованих і гладких м'язах, секреторні - в залозах.

Нервово-м'язове закінчення (нервово-м'язовий синапс, моторна бляшка) - рухове закінчення аксона мотонейрона на волокнах поперечно-посмугованих соматичних м'язів - складається з кінцевого розгалуження аксона, що утворює пресинаптичну частину, спеціалізованої ділянки на м'язовому волокні, що відповідає постсинаптичній частині, і синаптичної щілини, що їх розділяє.

У великих м'язах, розвиваючих значну силу, один аксон розгалужуючись, інервує велику кількість (сотні і тисячі) м'язових волокон. Навпаки, в дрібних м'язах, які здійснюють тонкі рухи (наприклад, зовнішніх м'язах ока), кожне волокно або їх невелика група інервується окремим аксоном. Один мотонейрон в

сукупності з м’язовими волокнами, що він інервує, утворює рухову одиницю.

Пресинаптична частина. Поблизу м’язового волокна аксон втрачає мієлінову оболонку і дає кілька гілочок, які зверху покриті сплощеними леммоцитами і базальною мембраною, що переходить з м’язового волокна. У терміналях аксона є мітохондрії та синаптичні пухирці, що містять ацетилхолін.

Синаптична щілина шириною близько 50 нм розташовується між плазмолемою розгалужень аксона і м’язового волокна; вона містить матеріал базальної мембрани і відростки гліальних клітин, які поділяють сусідні активні зони одного закінчення.

Постсинаптична частина представлена мембраною м’язового волокна (сарколемою), що утворює численні складки (вторинні синаптичні щілини), які збільшують загальну площу щілини і заповнені матеріалом, що є продовженням базальної мембрани. В ділянці нервово-м’язового закінчення м’язове волокно не має смугастість, містить численні мітохондрії, цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, рибосоми і скупчення ядер.

Механізм передачі нервового імпульсу на м’язове волокно в нервово-м’язовому синапсі схожий з таким у хімічному міжнейронному синапсі. При деполяризації пресинаптичної мембрани відбувається виділення ацетилхоліну в синаптичну щілину; його зв’язування з холінорецепторами в постсинаптичній мембрані викликає її деполяризацію і подальше скорочення м’язового волокна. Медіатор відщеплюється від рецептора і швидко руйнується ферментом ацетилхолінестеразою, який міститься в синаптичній щілини.

Розуміння механізмів передачі збудження в нервово-м’язових закінченнях має істотне клінічне значення. Дія деяких отрут (наприклад, кураре) пов’язана з блокуванням цієї передачі, викликаним їх міцним зв’язуванням з холінорецепторами. Отримано аналоги таких речовин (міорелаксанти), які використовують в хірургії для розслаблення м’язів при порожнинних операціях, що проводяться в умовах штучного дихання (оскільки порушується діяльність дихальних м’язів). При міастенії - захворюванні, яке характеризується прогресуючою м’язовою слабкістю, в сарколемі знижується вміст рецепторів ацетилхоліну (мабуть, внаслідок аутоімунного процесу).

Рухові нервові закінчення в серцевому і гладких м’язах мають вигляд варикозно розширених (до 0.5-2 мкм) ділянок тонких (0.1-0.5 мкм) гілочок аксонів, які містять численні синаптичні пухирці і мітохондрії. Зазвичай вони відокремлені від м’язових клітин широкою (близько 100 нм) щілиною. Як правило, інервовані лише окремі клітини, збудження з яких передається на сусідні за допомогою щілинних з’єднань.

Секреторні нервові закінчення являють собою кінцеві ділянки тонких

аксонних гілочок. Одні з них, втрачаючи оболонку з лемоцитів, проникають крізь базальну мембрану і розташовуються між секреторними клітинами, закінчуючись термінальними варикозними розширеннями, що містять пухирці і мітохондрії (гіполемальний нейроефекторний контакт). Інші не проникають крізь базальну мембрану, утворюючи варикозні розширення поблизу секреторних клітин (епілемальний нейроефекторний контакт). Секреторні нервові закінчення надають декілька видів впливу на залозисті клітини: гідрокінетичний (мобілізація води), протеокінетичний (секреція білка), синтетичний (посилення синтезу) і трофічний (підтримання нормальної структури і функції).

РЕЦЕПТОРНІ (ЧУТЛИВІ, АФЕРЕНТНІ) НЕРВОВІ ЗАКІНЧЕННЯ

Рецепторні (чутливі) нервові закінчення сприймають сигнали із зовнішнього середовища (екстерорецептори) і внутрішніх органів (інтерорецептори). Залежно від природи подразнення, яке сприймає рецептор, вони поділяються відповідно до фізіологічної класифікації, на механорецептори, хеморецептори, терморецептори і больові рецептори (ноцицептори). У спеціалізованих органах чуття (орган смаку, нюху, зору, рівноваги і слуху) є особливі рецепторні клітини, які сприймають відповідні подразнення.

Морфологічна класифікація чутливих нервових закінчень заснована на особливостях їх структурної організації. Відповідно до цієї класифікації розрізняють вільні і невільні чутливі нервові закінчення; останні включають інкапсульовані і неінкапсульовані закінчення.

Вільні чутливі нервові закінчення складаються тільки з термінальних розгалужень дендрита чутливого нейрона. Вони зустрічаються в епітелії, а також в сполучній тканині. Проникаючи в епітеліальний пласт, нервові волокна втрачають мієлінову оболонку і нейролему, а базальна мембрана їх лемоцитів зливається з епітеліальною. Вільні нервові закінчення забезпечують сприйняття температурних (теплових і холодових), механічних і больових сигналів.

Невільні чутливі нервові закінчення містять всі компоненти нервового волокна. Вони поділяються на інкапсульовані (що мають особливу сполучнотканинну капсулу) і неінкапсульовані.

Невільні неінкапсульовані нервові закінчення складаються з розгалужень дендритів, оточених леммоцитами. Вони зустрічаються в сполучній тканині шкіри (дермі), а також власній пластинці слизових оболонок.

Невільні інкапсульовані нервові закінчення вельми різноманітні, але мають єдиний загальний план будови: їх основу складають розгалуження дендрита, які безпосередньо оточені лемоцитами і зовні покриті особливою сполучнотканинною капсулою. До цього виду нервових закінчень відносять пластинчасті тільця (Фатер-Пачіні), дотикові тільця (Мейснера), тільця Руфіні, колби Краузе,

нервово-м’язові веретена і нервово-суложильні веретена (сухожильні органи Гольджі).

Пластинчасті тільця (Фатер-Пачіні) зустрічаються в сполучній тканині внутрішніх органів і шкіри. Вони мають вигляд округлих утворень діаметром 1-5 мм, сприймають тиск і вібрацію. Структурними компонентами тільця є:
1) внутрішня колба (цибулина), утворена видозміненими сплощеними лемоцитами, в яку проникають одне або кілька нервових волокон, що мають прямий хід;
2) зовнішня колба - шарувата сполучнотканинна капсула, що складається з фібробластів і колагенових волокон, що утворюють 10-60 концентричних пластин, між якими є рідина.

При деформації пластин капсули тиск передається на нервове закінчення, що викликає деполяризацію його мембрани.

Дотикові тільця (Мейснера) розташовані переважно в сосочковому шарі дерми, мають еліпсоїдну форму і невеликі розміри (близько 50-120 мкм). Їх внутрішня колба складається з плоских гліальних клітин, що лежать перпендикулярно довгій осі тільця, між якими розташовуються гілочки дендритів. Між гліальними клітинами проникають колагенові фібрили, пов’язані з базальним шаром епітелію. Капсула тонка, переходить в периневрій.

Тільця Руфіні лежать в сполучнотканинній частини шкіри і капсулах суглобів; вони сприймають тиск і мають вигляд веретеноподіббних структур довжиною до 1-2 мм. Внутрішню колбу утворюють гліальні клітини, між якими розташовуються численні розгалужені термінали дендритів з розширеннями на кінцях. Капсула добре виражена, утворена колагеновими волокнами.

Колби Краузе - дрібні (40-150 мкм) округлі тільця, які є механорецепторами і, можливо, холодовим рецепторами. Вони розташовані в сполучній тканині сосочкового шару дерми і власній пластинці слизової оболонки порожнини рота, надгортанника, в кон’юнктиві ока. Внутрішня колба утворена сплощеними гліальними клітинами, між якими тонкі гілочки дендрита утворюють сплетіння у вигляді клубочка. Капсула складається з плоских клітин, що є продовженням периневрія.

Нервово-м’язові веретена - рецептори розтягування волокон поперечносмугастих м’язів - складні інкапсульовані нервові закінчення, що володіють як чутливою, так і руховою інервацією. Число веретен в м’язі залежить від його функції і тим вище, чим більш точними рухами він володіє. Нервово-м’язове веретено має довжину 0,5-7 мм і розташовується паралельно ходу волокон м’яза, які називаються екстрафузальними (від лат. extra - поза і fuso - веретено, тобто розташованими за межами веретена). Веретено покрите тонкою сполучнотканинною капсулою (продовженням периневрієя), всередині якої

знаходяться тонкі поперечносмугасті інтрафузальні м’язові волокна двох видів:
- волокна з ядерною сумкою - в розширеній центральній частині яких містяться скупчення ядер (1-4 валокна / веретено);
- волокна з ядерним ланцюжком - більш тонкі з розташуванням ядер у вигляді ланцюжка в центральній частині (до 10 волокон / веретено).

Чутливі нервові волокна утворюють кольцеспіральні закінчення на центральній частині інтрафузальних волокон обох типів і гроновидні закінчення у країв волокон з ядерним ланцюжком.

Рухові нервові волокна - тонкі, утворюють дрібні нервово-м’язові синапси але краях інтрафузальних волокон, забезпечуючи їх тонус.

Нервово-м’язові веретена (сухожильні органи Гольджі) - рецептори розтягування - веретеноподібні інкапсульовані структури довжиною близько 0,5-1 мм, що розташовуються в області з’єднання волокон поперечно-смугастих м’язів з колагеновими волокнами сухожиль. Кожне веретено утворено капсулою з плоских фіброцитів (продовження периневрія), яка охоплює групу сухожильних пучків, обплетених численними термінальними гілочками нервових волокон, частково покритих леммоцитами. Збудження рецепторів виникає при розтягуванні сухожилля під час м’язового скорочення.

5.1. Серцево-судинна система.

Серцево-судинна система являє собою систему замкнутих трубок різного діаметра (судин) та скоротливого органа – серця, які забезпечують транспорт крові та лімфи до всіх органів, регулюють їх кровопостачання, обмін речовин між кров'ю та навколишніми тканинами. Таким чином, до складу серцево-судинної системи входить серце, кровоносні та лімфатичні судини.

Розвиток. Перші кровоносні судини розвиваються з мезенхіми стінки жовткового мішка на 2-3-му тижні ембріогенезу у вигляді кров'яних острівців. Частина мезенхімних клітин по периферії острівка втрачає зв'язок з клітинами розміщеними у центральній частині і претворюється на ендотеліальні клітини первинних кровоносних судин. Клітини центральної частини острівка диференціюються і перетворюються у клітини крові. Мезенхіма, яка оточує острівки, пізніше диференціюється на гладкі міоцити, перицити, адвентаційні клітини судин та фібробласти. Наприкінці 3-го тижня ембріогенезу судини тіла зародка з'єднуються із судинами позазародкових органів.

У людини серцево-судинна система складається з двох кіл кровообігу, зв'язаних між собою серцем як перерозподільним насосом. У кожному колі кровообігу виділяють: транспортне, або макроциркуляторне русло, по якому кров рухається від серця до органів і повертається до серця, та метаболічне, або мікроциркуляторне русло, розташоване в органах, що забезпечує обмін речовин між кров'ю та навколишніми тканинами.

Макроциркуляторне русло складається з артеріального відділу (артеріальні судини), що виносить кров з серця, та венозного відділу (венозні судини), що приносить кров до серця. Мікроциркуляторне русло включає в себе гемокапіляри, артеріоли, венули та артеріоло-венулярні анастомози, за допомогою яких відбувається взаємозв'язок між артеріями та венами.

Виконання кровоносними судинами загальної транспортної функції проявляється у подібному плані будови судин макроциркуляторного русла. Стінка судини складається з трьох оболонок: внутрішньої, середньої та зовнішньої (рис. 1).

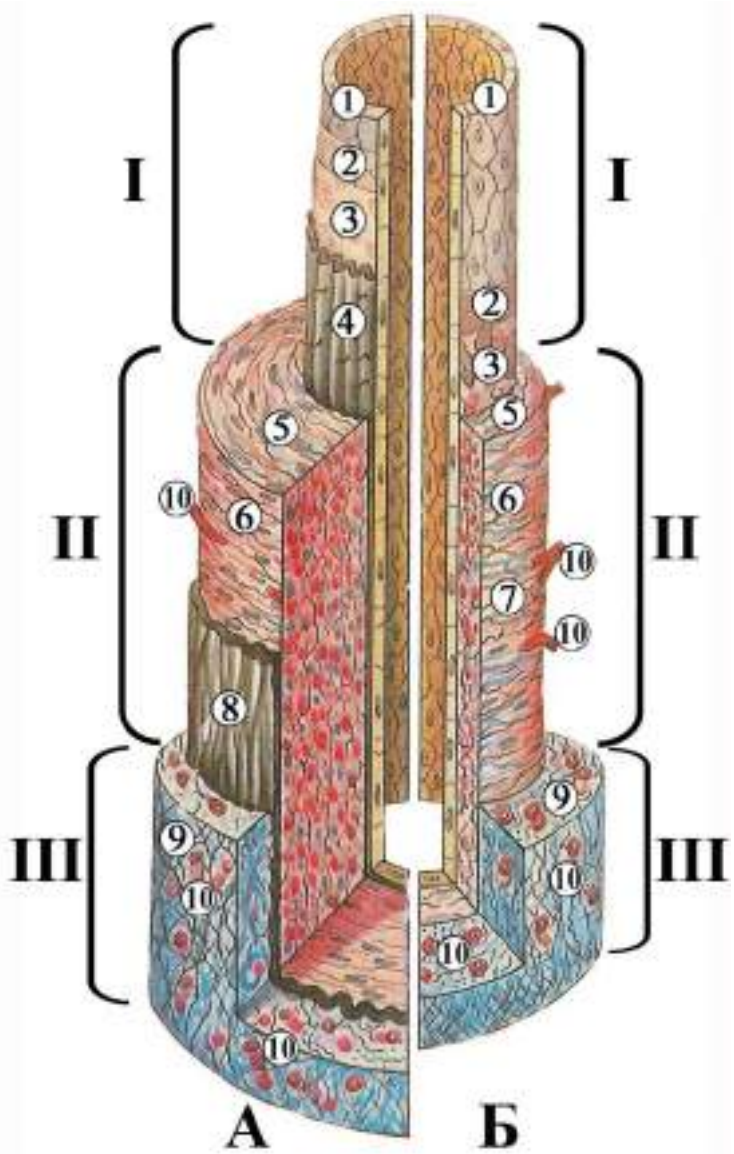

Рис. 1. Схема будови артерії (А) та вени (Б) середнього калібру.
I – внутрішня оболонка: 1 – ендотелій; 2 – базальна мембрана; 3 – підендотеліальний шар; 4 – внутрішня еластична мембрана. II – середня оболонка: 5 – гладкі міоцити; 6 – еластичні волокна; 7 – колагенові волокна; 8 – зовнішня еластична мембрана. III – зовнішня оболонка: 9 – пухка волокниста сполучна тканина; 10 – судини судин.

Внутрішня оболонка представлена ендотелієм, який побудований з витягнутих ендотеліоцитів, розташованих на базальній мембрані, та підендотеліального шару, в основі якого лежить пухка волокниста сполучна тканина.

Середня оболонка складається переважно з циркулярних пучків гладких міоцитів із прошарками еластичних волокон.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить дуже багато власних кровоносних судин та нервових волокон.

Будова стінки судини залежить від гемодинамічних умов: швидкості кровотоку, об’єму та тиску крові. Для артерій, розташованих близько до серця (аорта, легенева вена), характерно переважання еластичних елементів, які здатні протидіяти високим гемодинамічним показникам. По мірі віддалення від серця гемодинамічні величини знижуються, зменшується калібр судин у їх стінках, збільшується кількість м’язових елементів, які здатні створювати додаткову силу для проштовхування крові в сітку найбільш дрібних судин.

5.1.1. Артерії, вени, мікроциркуляторне русло.

Артерії – це судини, які несуть кров від серця до органів та регулюють їх кровопостачання. Гемодинамічні умови в артеріях характеризуються великою швидкістю кровотоку і високим кров'яним тиском. Тому за особливостями будови їх стінки розрізняють: артерії еластичного типу, артерії м'язово-еластичного типу (артерії змішаного типу), та артерії м'язового типу. За діаметром розрізняють: артерії великого, артерії середнього та артерії малого калібру. Великі артерії розташовані ближче до серця, а по мірі віддалення від серця діаметр судин зменшується, і в цих судинах кров тече під великим тиском. Товщина, тканинний склад і функціональні особливості неоднакові в артеріях різних типів.

Артерії еластичного типу

До них відносять артерії великого калібру (аорта, легенева артерія), в них кров тече з високим тиском (100-120 мм рт.ст.) і швидкістю (0,5-1,3 м/с). Артерії великого калібру в основному виконують транспортну функцію. Їх стінки побудовані з трьох оболонок: внутрішньої, середньої та зовнішньої (рис. 1).

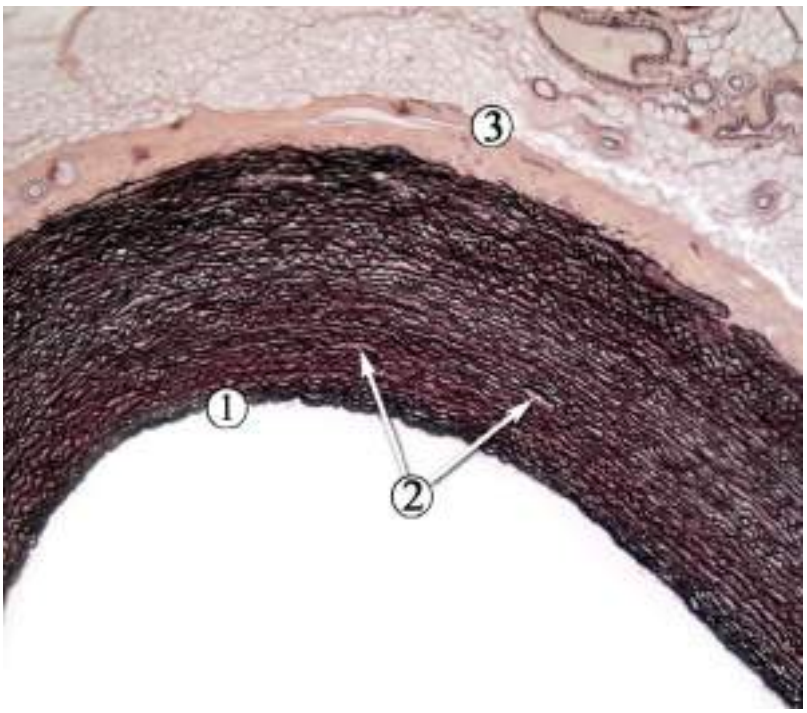

Рис. 1. Артерія еластичного типу (аорта).
Забарвлення орсеїном. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – ендотелій; 2 – еластичні вікончасті мембрани; 3 – адвентиція.

Внутрішня оболонка аорти побудована з ендотеліального, підендотеліального шару та сплетення еластичних волокон. Ендотеліальний шар побудований з одного шару клітин полігональної форми – ендотеліоцитів, розташованих на базальній мембрані. У клітинах у більшості випадків

локалізується одне ядро, але можуть зустрічатися багатоядерні ендотеліоцити. В ендотеліальних клітинах слабо розвинута гранулярна ендоплазматична сітка, багато мітохондрій та мікрофіламентів. В основі підендотеліального шару лежить пухка волокниста сполучна тканина з великою кількістю малоспеціалізованих зірчастих клітин, в цитоплазмі яких містяться піноцитозні пухирці, мікрофіламенти та гранулярна ендоплазматична сітка. Також у підентотелальному шарі трапляються поодинокі, поздовжньо направлені гладкі міоцити. Глибше підендотеліального шару розміщується сплетення еластичних волокон, в якому розрізняють внутрішній циркулярний та зовнішній поздовжній шари. У міжклітинній речовині внутрішньої оболонки аорти міститься велика кількість глікозаміногліканів, фосфоліпідів, у людей зрілого віку виявляється холестерин і жирні кислоти.

Всю товщу середньої оболонки займають еластичні вікончасті мембрани (перетинки) (50-70 штук), зв'язані між собою еластичними і колагеновими волокнами, що утворюють еластичний каркас разом із еластичними елементами інших оболонок. Еластичні волокна з однієї сторони вплітаються у еластичні вікончасті мембрани, а з іншої сторони контактують з гладкими міоцитами, утворюючи навкруги них своєрідні капсули із поздовжньо розташованих еластичних волокон. М'язових клітин у середній оболонці відносно мало, вони орієнтовані косо відносно еластичних волокон. В їх цитоплазмі локалізується велика кількість проміжних філаментів, утворених білком віментином. Гладкі міоцити в аорті крім скоротливої функції виконують ще й секреторну функцію – беруть участь у синтезі колагену, еластину та глікозаміногліканів. Така будова забезпечує високу еластичність судин для пом'якшення поштовхів крові при сильному кровотоці.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить дуже багато власних кровоносних судин та нервових волокон.

У стінці артерій еластичного типу відсутні внутрішня та зовнішня еластичні мембрани (перетинки).

Артерії м'язово-еластичного типу (артерії змішаного типу)

Артерії м'язово-еластичного типу представлені артеріями середнього калібру (сонна та підключична артерії). Їх внутрішня оболонка утворена з ендотелію та підендотеліального шару. Ендотелій утворений пластом плоских полігональної форми, витягнутих у довжину клітин з нерівними хвилястими краями, які лежать на базальній мембрані. Підендотеліальний шар утворений пухкою неоформленою волокнистою сполучною тканиною, в якій знаходяться тонкі еластичні, колагенові волокна та малодиференційовані сполучнотканинні клітини зірчастої форми.

На межі внутрішньої та середньої оболонок лежить внутрішня еластична мембрана, яка під світловим мікроскопом має вигляд хвилястої блискучої стрічки.

Середня оболонка складається з двох компонентів: гладких м'язових спірально орієнтованих клітин та еластичних вікончастих мембран, співвідношення яких у середній оболонці становить приблизно 1:1. У цій оболонці міститься невелика кількість фібробластів, колагенових та ретикулярних волокон. На межі середньої і зовнішньої оболонок розташована зовнішня еластична мембрана, аналогічна за будовою як внутрішня еластична мембрана. Вона перешкоджає спаданню судин і, таким чином, зумовлює безперервність кровотоку.

Зовнішня оболонка складається з пухкої неоформленої волокнистої сполучної тканини. У зовнішній оболонці артерій м'язово-еластичного типу виділяється два шари: внутрішній, який містить окремі пучки гладких міоцитів та зовнішній – утворений поздовжньо і косо розташованими еластичними і колагеновими волокнами. У ній присутні нервові волокна та судини судин, які забезпечують трофічну функцію.

Артерії м'язового типу

До артерій цього типу відносяться переважно артерії середнього та малого калібру (артерії тіла, внутрішніх органів та кінцівок). Із зменшенням калібру артерій змінюється будова їхньої стінки. Основні зміни стосуються середньої оболонки: зменшується вміст еластичних волокон і збільшується кількість гладких міоцитів, що зумовлено змінами гемодинамічних умов. По мірі зменшення діаметра артерій м'язового типу витончується їх три оболонки (рис. 2).

Рис. 2. Артерія м'язового типу.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – внутрішня оболонка; 2 – середня м'язова оболонка; 3 – зовнішня сполучнотканинна оболонка (адвентиція).

Ендотеліальні клітини внутрішної оболонки видовженої форми, лежать на базальній мембрані вздовж поздовжньої осі судин. Підендотеліальний шар утворений колагеновими, еластичними волокнами та малодиференційованими сполучнотканинними клітинами. У деяких артеріях у внутрішній оболонці спостерігаються поздовжньо розташовані гладкі міоцити. Між внутрішньою і середньою оболонками локалізована внутрішня еластична мембрана, яка складається із товстих поздовжньо розташованих еластичних волокон.

Середня оболонка складається з гладких міоцитів, розташованих у вигляді похилої спіралі, між якими знаходяться колагенові та еластичні волокна. Колагенові волокна утворюють опорний каркас для гладких міоцитів, які своїми скороченнями підтримують кров'яний тиск, регулюють приток крові в судини мікроциркуляторного русла органів. Зовнішня еластична мембрана, яка лежить на межі середньої і внутрішньої оболонок, не у всіх артеріях добре виражена.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною і містить кровоносні судини і нервові волокна.

Вени – судини, які несуть кров від органів до серця та забезпечують її депонування та дренаж. Розрізняють поверхневі та глибокі вени, причому останні в подвійній кількості супроводжують артерії. Вени широко анастомозують, утворюють в органах сплетення. У зв'язку з цим, венозний відділ судинної системи містить в 3-4 рази більше крові, ніж артеріальний.

Загальний план будови стінки вен такий, як і артерій, але має відмінності внаслідок інших гемодинамічних умов: низький кров'яний тиск (15-20 мм рт.ст.) та незначну швидкість (10 м/с) кровотоку.

Будова венозної стінки має наступні особливості:

- Стінка вени тонша, ніж у відповідної артерії.
- У венах переважають колагенові волокна, а в артеріях еластичні волокна.
- Відсутня зовнішня еластична мембрана і слабко розвинута (або відсутня) внутрішня еластична мембрана.
- Внаслідок того, що у венозній стінці відсутні зовнішня та внутрішня еластичні мембрани, просвіт вени на гістологічному препараті частіше неправильної форми на відміну від округлої форми в артерії, у стінці якої присутні дані мембрани.
- У венах добре розвинута зовнішня оболонка, а в артеріях середня оболонка.
- У венах є клапани (приблизно у 50% вен), які присутні головним чином у підшкірних венах і венах кінцівок, що сприяє однонаправленості течії крові до серця.

В основу класифікацій вен покладено калібр судин, наявність м’язових елементів у стінці та ступінь їх розвитку. За будовою стінки розрізняють: вени волокнистого типу (вени безм’язового типу) та вени м’язового типу. Вени м’язового типу в свою чергу поділяються на вени із сильним розвитком м’язових елементів, вени із середнім розвитком м’язових елементів і вени із слабким розвитком м’язових елементів. За калібром судин розрізняють: вени великого, середнього та дрібного калібру.

Вени волокнистого типу

До них належать вени мозкових оболонок, сітківки ока, селезінки, кісток та плаценти. Ендотеліальні клітини цих вен мають більш хвилясті краї, ніж в артеріях. Особливістю цих вен є відсутність середньої оболонки. Зовнішня оболонка зрощена зі сполучнотканинними прошарками органів, в яких вони знаходяться. Просвіт вен при цьому не спадається і відтік крові по них здійснюється легко під дією власної сили тяжіння.

Вени м’язового типу із сильним розвитком м’язових елементів

До них відносять великі вени нижньої половини тулуба (нижня порожниста вена, вени нижньої частини тіла та вени нижніх кінцівок).

Їх внутрішня оболонка складається з ендотелію, розташованого на базальній мембрані та підендотеліального шару, утвореного пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій поздовжньо розташовані пучки гладких міоцитів (рис. 3).

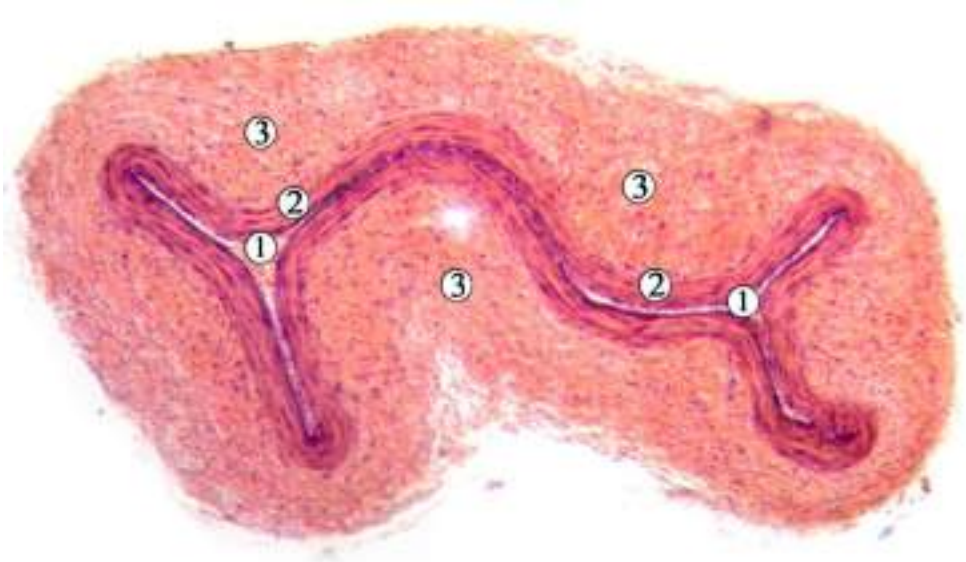

Рис. 3. Вена м’язового типу.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – внутрішня оболонка; 2 – середня оболонка; 3 – адвентиція.

Внутрішня еластична мембрана в них відсутня, на її місці спостерігається скупчення еластичних волокон. Характерною особливістю цих вен є наявність клапанів. Клапани утворені дуплікатурою внутрішньої оболонки і побудовані з волокнистої сполучної тканини.

Середня оболонка складається з гладких м’язових клітин, які розташовані циркулярно та оточені колагеновими і еластичними волокнами.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить добре розвинуті пучки поздовжньо розташованих гладких міоцитів. У ній багато кровоносних судин та нервових волокон.

Вени м’язового типу із середнім розвитком м’язових елементів

До них відносять вени середнього діаметра, які складають найбільшу групу венозних судин тіла та верхніх кінцівок (верхня порожниста та плечова вени).

До складу внутрішньої оболонки входить ендотелій та підендотеліальний шар, в якому окремо розташовані гладкі міоцити, поздовжньо орієнтовані колагенові волокна та незначна кількість еластичних волокон. Внутрішня еластична мембрана в них відсутня, між внутрішньою і зовнішньою оболонкою є тільки сітка еластичних волокон. Внутрішня оболонка цих судин формує клапанний апарат.

Середня оболонка утворена циркулярно розташованими пучками гладких міоцитів, розділених прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить еластичні та колагенові волокна, а також невеликі групи гладком’язових клітин, які розташовані поздовжньо.

Вени м’язового типу із слабким розвитком м’язових елементів

Ці вени розташовані у верхній частині тулуба та у верхніх кінцівках (вени шиї і вени плечового поясу), по діаметру вони можуть бути середніми та дрібними. Вени із слабким розвитком м’язових елементів мають слабко виражений підендотеліальний шар у внутрішній оболонці. У середній оболонці міститься невелика кількість пучків гладких м’язових клітин. У зовнішній оболонці вен дрібного калібру зустрічаються поодинокі поздовжньо направлені гладком’язові клітини.

Судини мікроциркуляторного русла

До судин мікроциркуляторного русла відносять: артеріоли, гемокапіляри, венули та артеріоло-венулярні анастомози (рис. 4).

Цей функціональний комплекс кровоносних судин оточений лімфатичними судинами і разом із сполучною тканиною забезпечує регуляцію кровонаповнення органів, транскапілярний обмін і дренажно-депонувальну функцію.

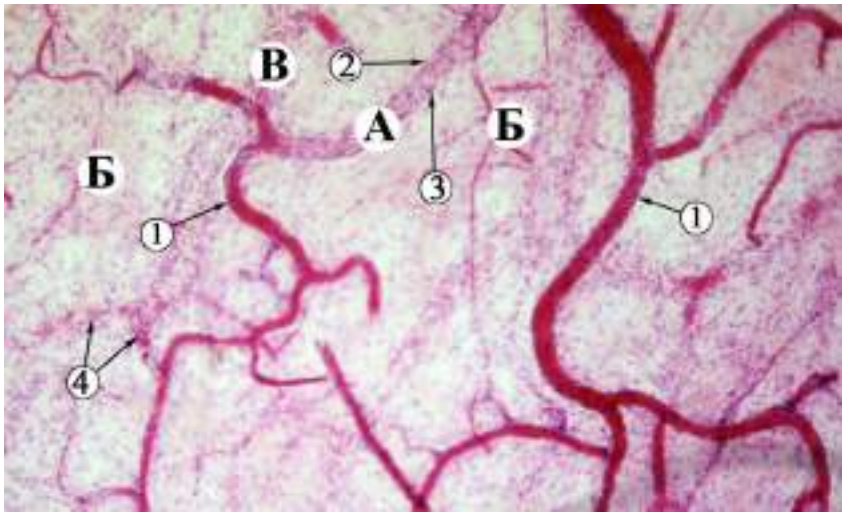

Рис. 4. Судини мікроциркуляторного русла.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
А – артеріола; Б – капіляр; В – венула: 1 – ядро ендотеліоцита; 2 – ядро гладкого міоцита; 3 – ядро адвентиційної клітини; 4 – формені елементи крові.

Артеріоли – це дрібні артеріальні судини, які з однієї сторони зв'язані з артеріями, а з іншої – поступово переходять у капіляри, їх діаметр не перевищує 50-100 мкм. За будовою стінки подібні до артерій, в них зберігаються три оболонки, однак виражені вони дуже слабо (рис. 5).

Рис. 5. Артеріола.
1 – ендотеліоцит; 2 – базальна мембрана; 3 – гладка м'язова клітина; 4 – адвентиція; 5 – просвіт судини. Х 6 000

До складу внутрішньої оболонки входять ендотелій, підендотеліальний шар та внутрішня еластична мембрана, яка дуже тоненька.

Середня оболонка утворена 1-2 шарами циркулярно розташованих гладких міоцитів, за допомогою яких відбувається регуляція відтоку крові. Між м'язовими клітинами артеріол спостерігається невелика кількість еластичних волокон. В артеріолах спостерігаються перфорації в базальній мембрані і у внутрішній еластичній мембрані, завдяки чому відбувається безпосередній контакт ендотеліоцитів з гладкими міоцитами. Такі контакти створюють умови для передачі інформації від ендотелію до гладков'язових клітин. У артеріол зовнішня еластична мембрана відсутня.

Зовнішня оболонка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

У функціональному відношенні артеріоли є, за виразом І. М. Сеченова, «кранами серцево-судинної системи», які регулюють приток крові до органів завдяки скороченню гладких міоцитів.

Гемокапіляри є найбільш чисельними і тонкостінними судинами, що забезпечують обмін речовин між кров'ю та тканинами, відіграють роль гістогематичного бар'єра, а також забезпечують мікроциркуляцію. Це найтонші судини організму людини, просвіт їх іноді менший, ніж діаметр еритроцитів, однак є і великі гемокапіляри діаметром понад 20-30 мкм. Довжина всіх гемокапілярів у людини дорівнює приблизно 10000 км. Кількість гемокапілярів у різних органах неоднакова. Наприклад, на поперечному зрізі у м'язовому волокні людини на 1 мм^2 нараховується від 1400 до 2000 гемокапілярів, на тій самій ділянці в шкірі – 40 гемокапілярів.

Здебільшого гемокапіляри утворюють сітку, але можуть формувати і петлі (в сосочках шкіри, ворсинках кишки), а також клубочки (в нирці) та чудесні сітки (в гіпофізі, печінці).

В гемокапілярах, які утворюють сітку, виділяють артеріальний і венозний відділ. Ширина артеріального відділу в середньому дорівнює діаметру еритроцита, а венозного дещо більша.

У стінці гемокапіляра розрізняють три шари: внутрішній, середній і зовнішній.

Внутрішній шар складається з ендотеліальних клітин полігональної форми, які зв'язані між собою щільними та щілинними контактами. Товщина клітин неоднакова в різних її ділянках, у зв'язку з чим в ендотеліоцитах розрізняють такі зони: ядерну зону, зону органел, периферійну зону. В ядерній зоні міститься видовжено-овальної форми ядро, інколи у клітині їх може бути 2-3. Ядерна зона як правило випинається в просвіт гемокапіляра і може розташовуватися у шахматному порядку (I тип) або проти один одної (II тип). При скороченні ендотеліоцити, ядра яких розташовуються напроти один одного, можуть закрити простір гемокапілярів.

Люменальна поверхня ендотеліальних клітин покрита шаром глікопротеїнів, з якими зв'язана атромбогенна і бар'єрна функції ендотелію, а

також ендотеліоцити беруть участь в регуляції судинного тонусу. Зона органел містить органели та включення. Периферійна зона ендотеліоцитів дуже тонка, вона може бути суцільною або містити пори, які затягнуті діафрагмою (фенестри), що являють собою витончення цитоплазми ендотеліоцита при збереженій цілісності базальної мембрани. Уздовж внутрішньої поверхні клітин розташовані піноцитозні пухирці та кавеоли; у венозному відділі гемокапіляра їх більше, ніж у артеріальному. Це свідчить про активний трансендотеліальний транспорт різних речовин. Ендотеліоцити можуть мати окремі мікроворсинки, а також утворювати клапаноподібні структури, які збільшують поверхню ендотелію і змінюють свої розміри залежно від активності трансендотеліального транспорту. Пласт ендотеліальних клітин лежить на базальній мембрані, яка відіграє важливу роль у транспорті речовин через гемокапілярну сітку. Вона також забезпечує фіксацію ендотеліальних клітин і створює зовнішню опору для їхнього цитоскелета. Базальна мембрана може бути суцільною або несуцільною (перериватись).

Середній шар утворюють окремі клітини – перицити, які розташовуються в розщепленнях базальної мембрани ендотелію, мають відростчасту форму, регулюють зміну просвіту гемокапіляра та забезпечують фізіологічну регенерацію і утворення нових гемокапілярів.

Зовнішній шар представлений малодиференційованими адвентиційними клітинами, тонкими колагеновими волокнами, які оточені аморфною речовиною. Адвентаційні клітини є камбіальними поліпотентними попередниками фібробластів та адипоцитів.

Залежно від будови ендотелію, базальної мембрани, а також від діаметра просвіту капіляри поділяють на: гемокапіляри соматичного типу, гемокапіляри вісцерального типу та гемокапіляри синусоїдного типу (рис. 6).

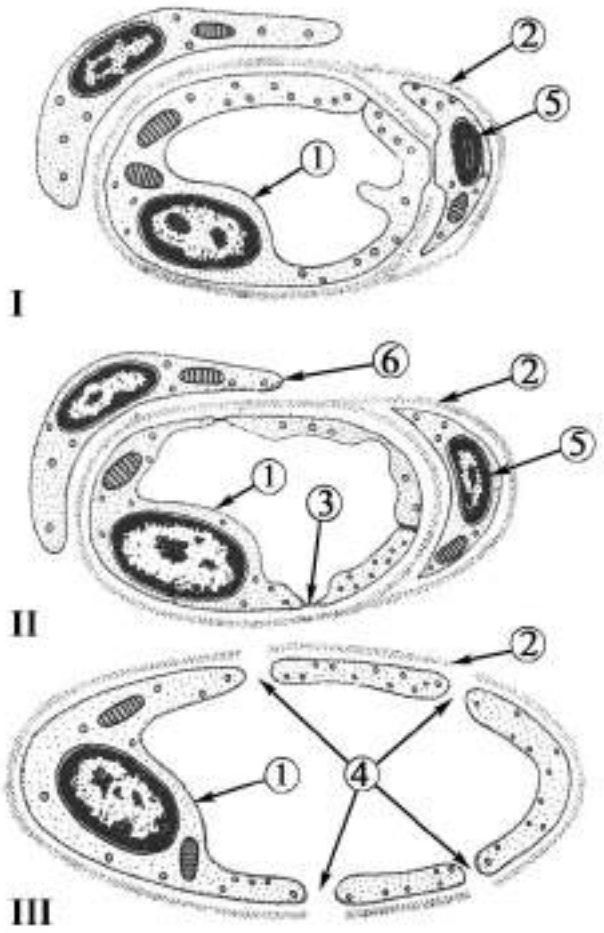

Рис. 6. Схема будови типів капілярів.
I – гемокапіляр соматичного типу; II – гемокапіляр вісцерального типу; III – гемокапіляр синусоїдного типу: 1 – ендотеліоцит; 2 – базальна мембрана; 3 – фенестри; 4 – пори; 5 – перицит; 6 – адвентиційна клітина.

Гемокапіляри соматичного типу діаметром до 10 мкм. Їх стінка має нефенестрований ендотелій та суцільну базальну мембрану (рис. 7). Такі капіляри локалізуються в шкірі, серці, головному мозку, м'язовій тканині.

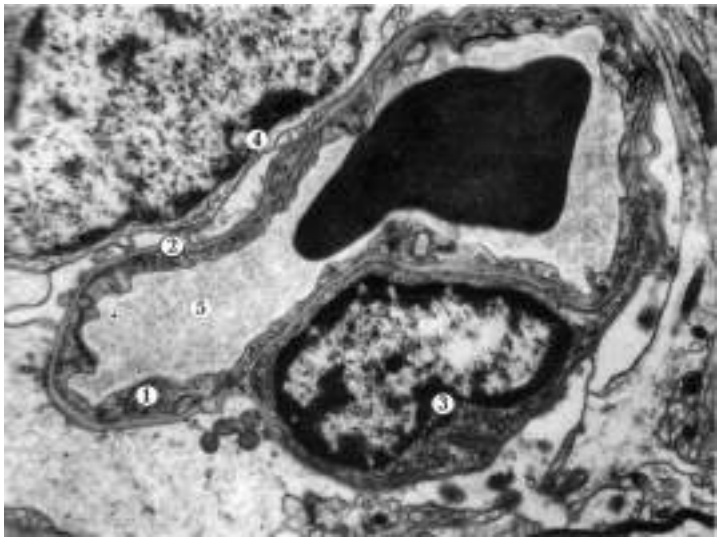

Рис. 7. Гемокапіляр соматичного типу. Кора півкуль головного мозку.

1 – ендотелій; 2 – базальна мембрана; 3 – перицит; 4 – протоплазматичний астроцит; 5 – просвіт капіляра. Х 5 000

Гемокапіляри вісцерального типу (фенестровані капіляри діаметром до 20 мкм), на відміну від гемокапілярів соматичного типу містять фенестрований ендотелій та суцільну базальну мембрану (рис. 8). Розташовані вони у ворсинках тонкої кишки, де забезпечують всмоктування високомолекулярних речовин, залозах внутрішньої секреції, а також у клубочках нирки, де здійснюється процес фільтрації.

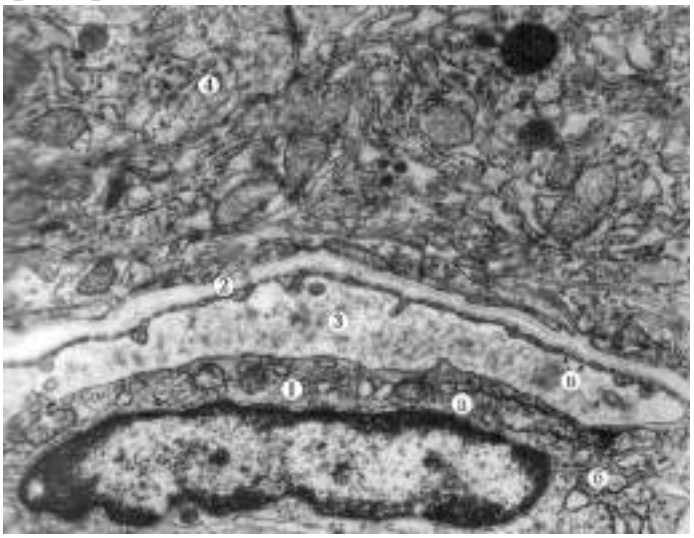

Рис. 8. Гемокапіляр вісцерального типу. Щитоподібна залоза.
1 – ендотеліоцит: а – ядерна зона, б – зона органел, в – фенестри в цитоплазматичній зоні; 2 – базальна мембрана; 3 – просвіт капіляра; 4 – тироцит. Х 25 000

Гемокапіляри синусоїдного типу (перфоровані капіляри діаметром до 50 мкм) відрізняються тим, що їх стінка пронизана наскрізними отворами в ендотелії та базальній мембрані. Розташовані такі капіляри в кровотворних органах та печінці, де забезпечують проникнення клітин крові із паренхіми в кровоносне русло, а також в ендокринних залозах, де сприяють проникненню високомолекулярних речовин.

Венули є продовженням гемокапілярів, їх діаметр коливається від 8 до 100 мкм. Серед них розрізняють*:* посткапілярні венули (закапілярні), які відходять безпосередньо від гемокапілярів, збірні венули (збиральні) та м’язові венули, які в подальшому переходять у вени. Стінка венул утворена ендотелієм, який лежить на базальній мембрані, перицитами, гладкими міоцитами та адвентиційними клітинами. Посткапілярні венули за будовою нагадують венозний відділ гемокапілярів, але в їх стінці спостерігається більша кількість перицитів, ніж у гемокапілярах. У збірних венулах з’являються поодинокі гладкі міоцити та більш чітко виражена адвентиція. М’язові венули складаються з одного-двох шарів гладких міоцитів розташованих у середній оболонці та порівняно добре розвинутої зовнішньої оболонки.

Венозний відділ мікроциркуляторного русла разом із лімфатичними капілярами виконує дренажну функцію, регулює гемато-лімфатичну рівновагу. Через стінки венул, як і через стінки гемокапілярів, мігрують лейкоцити. Повільний кровотік, низький кров'яний тиск і здатність вен розтягуватися, створюють умови для депонування крові.

Артеріоло-венулярні анастомози (АВА) – це з'єднання судин, які несуть артеріальну кров у вени в обхід капілярного русла та відіграють важливу роль у компенсаторних реакціях організму. Вони є майже в усіх органах, їх діаметр коливається в межах від 30 до 500 мкм, а довжина може досягати 4 мкм. Об'єм кровотоку в АВА приблизно в 10000 разів більший, ніж у гемокапілярах, у них значно збільшена і швидкість кровотоку. Так, якщо через гемокапіляр 1 мл крові проходить протягом 6 годин, то така ж кількість крові через анастомоз проходить за 2 секунди.

Розрізняють дві групи анастомозів: справжні анастомози (шунти), по яких скидається чисто артеріальна кров та атипові анастомози (напівшунти), по яких тече змішана кров. Справжні шунти поділяються на дві підгрупи: прості (АВА) та АВА з спеціальними скоротливими структурами.

Справжні прості анастомози містять межу переходу артеріоли у венулу, яка відповідає ділянці, де закінчується середня оболонка артеріоли. Регуляція кровотоку здійснюється м'язовими клітинами середньої оболонки самої артеріоли без спеціальних скоротливих апаратів.

Справжні анастомози з спеціальними скоротливими структурами можуть мати спеціальні скоротливі пристрої у вигляді валиків або подушок в підендотеліальному шарі, що утворені поздовжньо розташованими гладком'язовими клітинами. Скорочення м'язових подушок, що випинаються у просвіт анастомоза, припиняють кровоток. До цієї ж підгрупи належать АВА епітеліоїдного типу (прості та складні).

Прості АВА епітеліоїдного типу в середній оболонці містять внутрішній поздовжній і зовнішній циркулярний шари гладких міоцитів, які при наближенні до венозного кінця заміщуються на короткі овальні світлі клітини (Е-клітини), подібні до епітеліальних. Середня оболонка цих шунтів містить незначну кількість циркулярно розташованих гладких міоцитів у вигляді поясків. Зовнішня оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Складні АВА епітеліоїдного типу відрізняються від простих тим, що в них приносна артеріола поділяється на 2-4 гілки, які переходять у венозний сегмент. Ці гілки оточені однією спільною сполучнотканинною оболонкою.

Атипові анастомози представляють собою сполучення артеріол і венул по яких кров протікає через короткий, але широкий гемокапіляр (діаметром 30 мкм). Тому кров, яка скидається у венозне русло, не є цілковито артеріальною.

Лімфатичні судини – це частина лімфатичної системи, до якої належать також лімфатичні вузли. Лімфатичні судини у функціональному відношенні тісно пов'язані з судинами мікроциркуляторного русла. Саме тут утворюється тканинна рідина і звідси вона надходить у лімфатичне русло. Лімфатичні судини поділяють на лімфатичні капіляри, інтра- та екстра органні лімфатичні судини, які відводять лімфу від органів, та головні лімфатичні стовбури тіла, до яких належить грудна протока та права лімфатична протока, які впадають у великі вени шиї. Лімфатичні судини залежно від будови стінки поділяють на судини безм'язевого та м'язевого типів.

Лімфатичні капіляри – це початковий відділ лімфатичної системи, в який із тканин надходить тканинна рідина разом із продуктами обміну речовин. Лімфатичні капіляри представляють собою систему замкнутих ендотеліальних трубочок, які анастозомують між собою і пронизують органи. Їх діаметр в декілька разів більший ніж діаметр гемокапіляр. Існує система резервних капілярів, які наповнюються тільки при посиленому лімфопоезі.

Стінка лімфатичних капілярів складається із ендотеліальних клітин, які в 3-4 рази більші від клітин гемокапілярів та базальної мембрани, перецити в них відсутні. Ендотеліальна вистилка лімфатичного капіляра тісно зв'язана з оточуючою сполучною тканиною за допомогою фіксуючих філаментів, які вплітаються в колагенові волокна, що розміщені здовж капілярів (рис. 9).

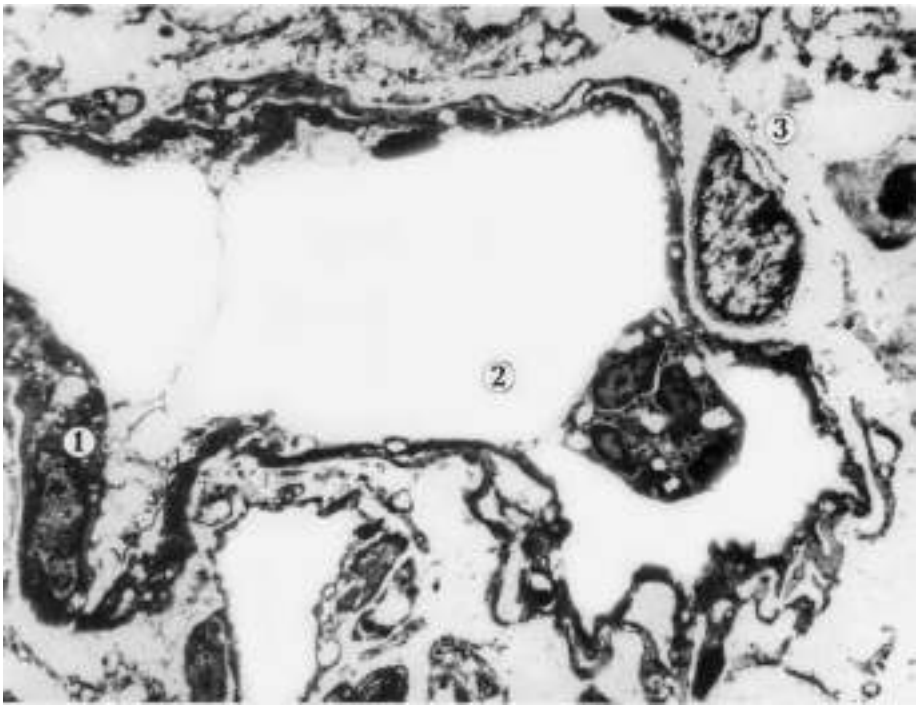

Рис. 9. Лімфатичний капіляр. Власна пластинка слизової оболонки тонкої кишки.

1 – ендотеліоцит; 2 – просвіт капіляра; 3 – пухка волокниста сполучна тканина. Х 3 000

Відвідні лімфатичні судини. Основною відмінною рисою у будові лімфатичних судин є наявність у них клапанів і добре розвинутої зовнішньої оболонки. У місцях розміщення клапанів лімфатичних судин спостерігаються колбоподібні розширення. Стінка лімфатичних судин за будовою схожа з венами, тому що в цих судинах схожі лімфо- і гемодинамічні умови: наявність низького тиску і направленість току рідини від органів до серця.

Лімфатичні судини в залежності від діаметра поділяються на дрібні, середні та великі. Так само, як вени, за своєю будовою вони можуть бути м'язового і безм'язового типу. Дрібні судини мають діаметр 30-40 мкм, і є головним чином внурішньоорганними лімфатичними судинами. Їх стінка складається із ендотелію і сполучнотканинної оболонки (крім клапанів), м'язові елементи в них відсутні.

Середні і великі судини мають 3 добре розвинуті оболонки: внутрішню середню та зовнішню. У внутрішній оболонці покриті ендотелієм знаходяться поздовжньо і косо направлені колагенові та еластичні волокна. Дублікатура внутрішньої оболонки утворює багаточисленні клапани. Ділянки розміщені між двома клапанами називаються клапанним сегментом або лімфангіном. В лімфангіні виділяють м'язову манжетку, стінку клапанного синуса і ділянку прикріплення клапана. Клапани складаються із сполучнотканинної пластинки покритої ендотелієм, в якій містяться пучки гладких міоцитів, під ендотелієм стулки клапана розташовується зовнішня еластична мембрана. На границі між внутрішньою і середньою оболонкою лежить не завжди чітко виражена внутрішня еластична мембрана.

Середня оболонка слабо розвинута у судинах голови, верхній частині тулуба та верхніх кінцівках. У нижній частині тулуба вона виражена досить добре. У стінці цих судин знаходяться пучки гладких міоцитів, які мають косий і циркулярний напрямок. Великого розвитку досягає м'язовий шар в середній оболонці колекторів поздовжнього лімфатичного сплетення, навколо аортальних лімфатичних судин, шийних та яремних. Еластичні волокна в середній оболонці можуть відрізнятися по кількості, товщині та напрямку.

Зовнішня оболонка лімфатичних судин утворена пухкою неоформленою волокнистою сполучною тканиною, яка без чітких границь переходить в оточуючу сполучну тканину. Інколи в зовнішній оболонці зустрічаються окремі поздовжньо направлені гладкі міоцити.

До великих лімфатичних судин належить грудна лімфатична протока. Її стінка має різну будову на різних рівнях; найкраще вона розвинута на рівні діафрагми: в стінці судини на цьому рівні чітко виділяються 3 оболонки. Внутрішня і середня оболонка виражені відносно слабо. Цитоплазма ендотеліальних клітин багата піноцитозними пухирцями, базальна частина клітин нерівна. Відсутня суцільна базальна мембрана. Під ендотелієм пухко залягають пучки колагенових волокон, дещо нижче гладкі міоцити, у

внутрішній оболонці вони розташовані поздовжньо, у середній косо і циркулярно направлено. На границі між внутрішньою і середньою оболонкою зустрічаються сплетення еластичних волокон, які порівнюють з внутрішньою еластичною мембраною.

У середній оболонці локалізуються еластичні волокна, їх напрямок співпадає з циркулярним і косим розміщенням гладких міоцитів.

Зовнішня оболонка досить товста і містить поздовжньо направлені пучки гладких міоцитів, що розділені прошарками сполучної тканини. Товщина м'язових шарів у зовнішній оболонці зменшується в напрямку току лімфи.

Стінка лімфатичної протоки в гирлах у 2-3 рази тонша ніж нарівні діафрагми. Уздовж грудної протоки спостерігається до 9 півмісяцевих клапанів, побудованих із інтими, в стулках яких локалізуються поодинокі поперечно орієнтовані гладкі міоцити.

5.1.2. Серце.

Серце – м'язовий орган серцево-судинної системи, який ритмічно скорочується, виконує функцію насоса та забезпечує приведення крові у рух. Секреторними кардіоміоцитами його стінки продукується гормон – натрійуретичний фактор. Центральна волокниста частина серця, волокнистий (фіброзний) скелет, слугує в якості основи клапанів. Стінка серця утворена трьома оболонками: внутрішньою – ендокардом, середньою – міокардом, зовнішньою – епікардом. Серце розташовується у серозній сумці – перикарді, яка складається з двох листків вісцерального (йому відповідає епікард) та парієтального. Між листками міститься невелика кількість рідини, що полегшує рухи серця.

Розвиток серця. Закладка серця починається на 3-му тижні пренатального онтогенезу. У задній частині головного відділу зародкового щитка по бокам від середньої лінії під вісцеральним листком спланхнотома з'являються парні скупчення мезенхімних клітин із яких утворюються парні мезенхімні трубки. Саме вони є зачатком ендокарда. Мезенхімні трубки ростуть, ділянки вісцерального листка спланхнотому, оточуючи їх, потовщуються та дають початок міоепікардіальним пластинкам. По мірі змикання кишкової трубки обидві закладки серця наближуються одна до одної та зростаються. На даний момент стінка серцевої трубки є двошаровою. З внутрішнього шару мезенхімної трубки буде розвиватися ендокард, а з зовнішнього – міокард та епікард.

Первинна серцева трубка швидко подовжується та набуває S-подібну форму. На цьому етапі розрізняються наступні відділи серця: венозний синус та передсердя. Із середньої вигнутої частини серцевої трубки розвивається шлуночок серця. Шлуночкова петля згинається у каудальному напрямку, що переміщує майбутній шлуночок у кінцеве положення. Між передсердям та шлуночком є отвір – передсердно-шлуночковий канал. Звужена ділянка шлуночка при його переході в артеріальний стовбур – конус.

Розділення серця на праву та ліву половини починається впродовж 2-го місяця внутрішньоутробного розвитку. Але закінчується цей процес, коли потоки крові цілком відокремлюються, лише після народження. Всередині серця послідовно розвиваються три перегородки: в передсерді, в артеріальному стовбурі та в шлуночку. У процесі розділення первинного загального передсердя беруть участь дві перегородки. Вони називаються в порядку їх утворення: первинна та вторинна. З появою первинної міжпередсердної перегородки також відбувається розділення передсердно-шлуночкового каналу на правий та лівий. У стінках каналів з'являються ендокардіальні подушки, які дають початок передсердно-шлуночковим клапанам серця. Розділення первинного шлуночка на правий та лівий починається одночасно з появою

первинної міжпередсердної перегородки. Міжшлуночкова перегородка росте із стінки первинного шлуночка в напрямку від верхівки до передсердя. в артеріальному стовбурі з'являється друга перегородка, яка розділяє його на дві судини – аорту (висхідну) та легеневий стовбур. Даний розподіл відбувається завдяки його ендокардіальним гребеням, що ростуть назустріч один одному та зростаються в подальшому. Частина заднього гребеня у вигляді «відростка» бере участь у відокремленні самого артеріального стовбура від шлуночка. Починаючи з 6-го тижня внутрішньоутробного розвитку в аорті та легеневому стовбурі спостерігаються епітеліально-мезенхімні пухирці, які є похідними мезенхіми основи ендокардіальних гребенів. Дані структури нагадують ендокардіальні подушки передсердно-шлуночкового каналу. Саме їх вважають початком розвитку півмісяцевих заслінок клапанів великих судин.

До кінця другого місяця внутрішньоутробного розвитку всі структурні елементи серця вже закладені. Чітко сформовані чотири камери серця: праве передсердя і правий шлуночок, ліве передсердя і лівий шлуночок, які сполучаються між собою, відповідно, тристулковим та двостулковим клапанами серця. Аорта та легеневий стовбур також вже розділені, та в їх складі наявні клапани, що регулюють рух крові в одному напрямку під час систоли лівого та правого шлуночків.

Ендокард вистилає зсередини камери серця, вкриває папілярні м'язи та клапани серця. Ендокард складається з *ендотелію*, який розташований на товстій базальній мембрані; *підендотеліального шару*, який утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною без кровоносних судин; *м'язово-еластичного шару*, в якому еластичні волокна переплітаються з гладкими міоцитами та *зовнішнього сполучнотканинного шару*, який розташований на межі з міокардом, утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною з кровоносними судинами. Живлення ендокарда здійснюється переважно за рахунок крові з камер серця.

Міокард (серцевий м'яз) складається з посмугованої серцевої м'язової тканини та прошарків пухкої сполучної тканини з кровоносними судинами і нервами. Серцевий м'яз побудований з клітин, які представлені типовими (скоротливими), атиповими (провідними) кардіоміоцитами та секреторними кардіоміоцитами.

Типові кардіоміоцити – це клітини, які у розрізі мають прямокутну форму, містять одне ядро по центру. У цитоплазмі серцевих міоцитів добре розвинуті саркоплазматична сітка (агранулярна ендоплазматична сітка), мітохондрії і міофібрили. Бічні поверхні кардіоміоцитів сполучаються між собою за допомогою вставних дисків, утворюють робочі м'язові волокна. До складу вставного диска входять: десмосомний контакт, який забезпечує міцне механічне з'єднання клітин, і щілинний контакт, який забезпечує швидке проведення імпульсів від клітини до клітини.

Серед *атипових кардіоміоцитів* за морфологічними та функціональними особливостями можна виділити три типи клітин: Р-клітини (пейсмекерні клітини), перехідні клітини та клітини волокон Пуркіньє.

Атипові кардіоміоцити складають ***провідну систему серця***, яка представлена наступними анатомічними структурами: синусно-передсердним вузлом, передсердно-шлуночковим вузлом, передсердно-шлуночковим пучком Гіса та його розгалуженнями (волокнами Пуркіньє).

Синусно-передсердний вузол є головним водієм ритму та генерує 60-90 імпульсів за хвилину, представлений клітинами І-го типу – водіями ритму або Р-клітинами, які здатні генерувати імпульси. Вони розташовані в центральній частині вузла. Клітини мають невеликі розмірі, багатокутну форму. Саркоплазматичний ретикулум розвинутий слабко, Т-система відсутня, вздовж клітинної оболонки спостерігається велика кількість піноцитозних пухирців та кавеол. Міофібрили в невеликій кількості та неупорядковані. Високий вміст вільного кальцію у цитоплазмі при слабкому розвитку саркоплазматичного ретикулуму зумовлює здатність даних клітини генерувати імпульси для скорочення. По периферії вузла розташовані клітини ІІ-го типу – перехідні клітини, які забезпечують передачу збудження від Р-клітин до клітин пучка Гіса і скоротливих клітин міокарда. Дані клітини є тонкими та видовженими, міофібрили краще розвинуті, орієнтовані паралельно друг до друга, але не завжди. Окремі клітини можуть містити коротенькі Т-трубочки.

Передсердно-шлуночковий вузол представлений в основному клітинами ІІ-го типу, а також містить Р-клітини в невеликій кількості, що здатні забезпечувати генерацію нервово імпульсу – 40-50 за хвилину.

Пучок Гіса та його розгалуження утворений перехідними клітинами, які закінчуються *волокнами Пуркіньє*. Для клітин пучка Гіса характерні більш великі розміри, майже повна відсутність Т-трубочок, тонкі міофібрили, які розташовуються по периферії цитоплазми клітини. Ядро, як правило, розташоване ексцентрично. Волокна Пуркіньє розташовані на межі між ендокардом та міокардом. Досягаючи шлуночків, вони стають внутрішньоміокардіальними. Таке розташування дуже важливе, оскільки воно дозволяє імпульсу досягати найбільш глибоких шарів міокарду шлуночків. Клітини великі за розмірами, округлої форми, їх ядра розташовані ексцентрично, в цитоплазмі спостерігається велика кількість мітохондрій, глікогену та мала кількість міофібрил, що більше сконцентровані по периферії цитоплазми.

Секреторні кардіоміоцити (ендокринні) розташовуються у передсердях. Дані клітини неправильної форми із відростками, не містять міофібрил, але мають добре розвинутий синтетичний апарат. У цитоплазмі локалізуються щільні секреторні гранули, що містять гормон – передсердний натрійуретичний фактор. Потрапляючи у кров, гормон прямує до органів-мішеней: нирки,

надниркові залози. Натрійуретичний фактор викликає: стимуляцію діурезу, натрійурезу, розширення судин, зниження артеріального тиску, пригнічення виділення альдостерону, вазопресину, кортизолу.

Епікард – вісцеральний листок перикарда, який утворений тонкою пластинкою сполучної тканини, поверхня якої зрощена з міокардом і вкрита мезотелієм.

Скелет серця – відіграє роль опорної структури: до нього кріпиться більшість м'язових волокон та клапани серця. Він утворений щільною сполучною тканиною. Його основні структурні компоненти: перетинчаста перегородка, фіброзний трикутник та фіброзні кільця.

Серцеві клапани. Розрізняють: передсердно-шлуночкові клапани (мітральний та тристулковий), клапани аорти та легеневого стовбура. Передсердно-шлуночкові клапани представляють собою волокнисті пластинки, а клапани аорти та легеневого стовбура мають вигляд кишень. Поверхні передсердно-шлуночкових клапанів мають відмінності, а саме: передсердна поверхня є гладкою, а шлуночкова є нерівною, внаслідок прикріплення сухожилкових струн, що відходять від соскоподібних м'язів.

Вони з обох боків вкриті ендотелієм. У дорослих людей мають тришарову будову. У їх складі розрізняють пухку, щільну оформлену та щільну неоформлену сполучні тканин. Саме вони і зумовлюють тришарову будову.

5.2. Органи кровотворення та імунного захисту.

Систему органів кровотворення та імунного захисту складає сукупність органів, які забезпечують реакції клітинного та гуморального імунітету (захист організму від генетично чужорідних мікробів і вірусів чи генетично змінених клітин власного організму) і підтримують морфологічний склад крові. До органів кровотворення та імунного захисту відносять: кістковий мозок, тимус, лімфатичні вузли, селезінку, лімфатичні вузлики шлунково-кишкового тракту та дихальних шляхів. Регуляція діяльності цих органів здійснюється під впливом гуморальних і нервових факторів, а також внутрішньоорганних впливів, які зумовлені мікрооточенням. Наприклад, нейропептиди нейросекреторних клітин впливають на активність імунокомпетентних клітин, а біологічно активні речовини імунокомпетентних клітин впливають на клітини і тканини, викликають ефекти, схожі з ефектами гормонів ендокриноцитів і пептидів нейронів.

Органи кровотворення поділяються на центральні та периферійні. До *центральних органів* відносять червоний кістковий мозок та тимус. У червоному кістковому мозку із стовбурових кровотворних клітин утворюються еритроцити, гранулоцити, моноцити і тромбоцити. Тимус – центральний орган лімфопоезу. У ньому відбувається антигеннезалежна проліферація (розмноження) та диференціація Т-лімфоцитів. *Периферійними органами* кровотворення є лімфатичні вузли, селезінка та лімфатичні вузлики шлунково-кишкового тракту і дихальних шляхів. У лімфоїдній тканині цих органів відбувається антигензалежна проліферація і диференціація Т- і В-лімфоцитів, які потрапляють сюди із центральних органів кровотворення та їх перетворення в ефекторні клітини. Крім того, в них гинуть клітини, які завершили свій життєвий цикл. Органи кровотворення разом з кров'ю і лімфою утворюють єдину в функціональному відношенні систему, яка забезпечує підтримання процесів кровотворення та імунного захисту.

Незважаючи на різноманітну спеціалізацію, органи кровотворення та імунного захисту мають спільні морфофункціональні ознаки:

- наявність ретикулярної строми, що формує специфічне мікрооточення, в якому створюються оптимальні умови для розмноження, дозрівання, функціонування та знищення гемопоетичних клітин та лімфоцитів.
- присутність великої кількості макрофагоцитів та імуннокомпетентних клітин, які виконують захисну функцію та беруть участь в очищенні крові та лімфи від чужорідних бактерій, вірусів, фрагментів клітин, що загинули.
- у них добре розвинуті гемокапіляри синусоїдного типу. Особлива будова стінки капілярів забезпечує міграцію та ізоляцію клітин, що

проліферують, сповільнення внутрішньоорганної циркуляції крові та лімфи, їх депонування.

5.2.1. Кістковий мозок.

Кістковий мозок – центральний кровотворний орган, в якому знаходиться популяція самопідтримуючих стовбурових кровотворних клітин, що беруть участь в утворенні форменних елементів крові. В ньому утворюються: еритроцити, тромбоцити, гранулоцити, моноцити, В-лімфоцити та попередники Т-лімфоцитів. В організмі дорослої людини розрізняють червоний та жовтий кістковий мозок**.**

Розвиток. Формування червоного кісткового мозку починається на 2-му місяці ембріонального розвитку в ключиці ембріона, на 3-му місяці він утворюється в плоских кістках: лопатках, тазових кістках, ребрах, а на 4-му місяці в трубчастих кістках кінцівок. До 11-го тижня кістковий мозок виконує остеогенну функцію, в цей період він нагромаджує стовбурові клітини, а клітини строми утворюють мікрооточення, яке необхідне для диференціації стовбурових кровотворних клітин. На 12-14-му тижні ембріогенезу навколо судин починають розвиватися і диференціюватися гемопоетичні клітини. На 5-7-му місяці ембріогенезу червоний кістковий мозок функціонує як основний орган кровотворення. У ньому відбувається реабсорбція кісткових трабекул остеобластами, в результаті чого утворюється кістковомозковий канал і червоний кістковий мозок росте в напрямку до епіфізів, а в червоному кістковому мозку діафіза спостерігаються адипоцити. Одночасно з'являються вогнища кровотворення в епіфізах.

Червоний кістковий мозок має напіврідку консистенцію, на вигляд він темно-червоного кольору, розташований в епіфізах трубчастих кісток і в губчастій речовині плоских кісток. У дорослому організмі складає в середньому 4-5% маси тіла.

Кісткові пластинки (трабекули) у товщі епіфізів трубчастих кісток та в товщі плоских кісток формують грубу строму, яка є каркасом для ретикулярної строми (ніжної строми), яка в свою чергу служить каркасом для стовбурових кровотворних клітин, диференціюючих клітин мієлоїдного і лімфоїдного рядів. Ретикулярна строма має вигляд трьохмірної сітки, яка складається із ретикулярних клітин з великою кількістю довгих відростків та ретикулярних волокон, які беруть участь у формуванні мікрооточення для кровотворних клітин. До елементів мікрооточення також відносяться остеогенні, жирові, адвентиційні, ендотеліальні клітини та макрофаги. Джерелом розвитку стромальних клітин кісткового мозку є стромальна стовбурова клітина. Строма кісткового мозку містить колаген II, III, IV типів, глікопротеїни, протеоглікани, фібронектин та ламінін. Фібронектин, ламінін та гемонектин взаємодіє з клітинними рецепторами, зв'язуючи гемопоетичні клітини зі стромою.

Ретикулярна тканина виконує механічну функцію і синтезує компоненти міжклітинної речовини – преколаген, глікозоаміноглікани, проеластин,

мікрофібрилярний білок. Бере участь в дозріванні кровотворного мікрооточення, виділяє ростові фактори.

До остеогенних клітин належать остеобласти та їх попередники, які входять до складу ендоста. Остеогенні клітини також виробляють ростові фактори, які індукують родоначальні гемопоетичні клітини до проліферації та диференціації. Найінтенсивніше кровотворення проходить поблизу ендоста, де концентрація стовбурових клітин приблизно в 3 рази більша, ніж в центрі кістковомозкової порожнини.

Адипоцити є постійними клітинами червоного кісткового мозку, вони служать джерелом живлення для гемопоетичних клітин, а також допомагають виходити зрілим форменним елементам в кров'яне русло.

Адвентаційні клітини розташовуються по ходу кровоносних судин, які пронизують строму червоного кісткового мозку. В основному це гемокапіляри синусоїдного типу діаметром близько 30 мкм. Адвентаційні клітини здатні скорочуватися під дією гемопоетинів, зокрема, еритропоетину, а це сприяє міграції клітин в кров'яне русло.

Ендотеліальні клітини вистилають зсередини кровоносні судини червоного кісткового мозку. У гемокапілярах синусоїдного типу вони безпосередньо контактують з гемопоетичними і стромальними клітинами завдяки не суцільній базальній мембрані. Вони також здатні скорочуватися і проштовхувати гемопоетичні клітини в гемокапіляри. Ендотеліальні клітини беруть участь в утворенні строми і кровотворенні, синтезують колаген IV типу, гемопоетини виділяють колонієстимулюючий фактор та білок фібронектин, який забезпечує прилипання клітин одна до одної і до субстрату.

Макрофагоцити у своєму складі містять велику кількість лізосом і фагосом. Деякі із популяцій макрофагів виділяють: еритропоетин, клонієстимулюючий фактор, інтерликіни, інтерферон, простогландини. Макрофагоцити своїми відростками проникають у просвіт синусоїдних гемокапілярів і забирають з них трансферин і передають дозріваючим еритроцитам для побудови гемінової частини гемоглобіну.

Вихід зрілих форменних елементів крові із червоного кісткового мозку регулюється факторами виділення, які виробляються у відповідь на потребу організму.

За фізіологічних умов із кісткового мозку в судинне русло потрапляють лише зрілі еритроцити та лейкоцити, а також незначна кількість стовбурових попередників, здатних переселятися в інші кровотворні органи, зокрема в тимус. Поява незрілих клітин у циркулюючій периферійній крові є показником патологічного процесу.

Гемопоетичні клітини гістогенетичних рядів утворюють паренхіму червоного кісткового мозку та розташовуються у вигляді острівців у петлях ретикулярної тканини (рис.1).

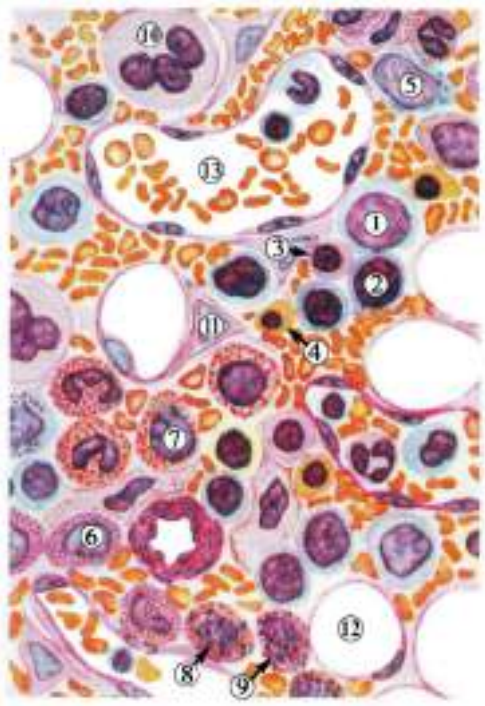

Рис. 1. Схема будови червоного кісткового мозку (за Л.П. Бобовой).
1 – проеритробласт; 2 – базофільний еритробласт; 3 – поліхроматофільний еритробласт; 4 – оксифільний еритробласт; 5 – промієлоцит; 6 – нейтрофільний мієлоцит; 7 – еозинофільний мієлоцит; 8 – базофільний мієлоцит; 9 – метамієлоцит; 10 – мегакаріоцит; 11 – ретикулярна клітина; 12 – адипоцит; 13 – синусоїдний гемокапіляр.

Еритробластичний острівець складається із макрофага та навколо розташованих клітин еритроцитарного ряду: проеритробласт, базофільний, поліхроматофільний та оксифільний еритробласт, які контактують з ним сіалоадгезивними рецепторами. Макрофагоцити контролюють розвиток еритроцитів і забезпечують їх всім необхідним: еритропоетинами, вітаміном кровотворення (D_3), молекулами феритину; фагоцитують ядра дозріваючих еритроцитів.

Клітини гранулоцитарного ряду: нейтрофільні, еозинофільні, базофільні промієлоцити, мієлоцити та метамієлоцити також утворюють острівці, які в основному локалізовані по периферії кістковомозкової порожнини. Незрілі клітини гранулоцитарного ряду оточені протеогліканами.

Серед клітин тромбоцитарного ряду виділяються мегакаріобласти та мегакаріоцити. Вони, як правило, розміщуються у контакті зі стінкою синусоїдних гемокапілярів, їх відростки проникають у просвіт судин через пори, що забезпечує надходження тромбоцитів безпосередньо у кров'яне русло.

Клітини моноцитарного та лімфоцитарного гістогенетичних рядів зустрічаються у невеликій кількості навколо стінок кровоносних судин.

Синусоїдні капіляри червоного кісткового мозку забезпечують вибіркову міграцію зрілих форменних елементів крові в судинне русло.

У дитячому віці червоний кістковий мозок заповнює епіфізи та діафізи трубчастих кісток, плоскі кістки. У віці 12-18 років червоний кістковий мозок у діафізах трубчастих кісток заміщається на жовтий кістковий мозок.

До складу *жовтого кісткового мозку* входить велика кількість адипоцитів, в цитоплазмі яких містяться пігмент ліпохром, що надає кістковому мозку жовтого кольору. У нормі жовтий кістковий мозок не виконує функцію гемопоезу. Однак, при значній крововтраті в ньому можуть з'являтися центри мієлопоезу за рахунок диференціації стовбурових і напівстовбурових клітин, які потрапляють з крові.

З віком червоний та жовтий кістковий мозок набувають драглистої консистенції і називаються *желатинозним кістковим мозком*.

5.2.2. Тимус.

Тимус (виличкова залоза) – центральний орган кровотворення та імунного захисту, в якому відбувається розмноження та антигеннезалежна диференціація Т-лімфоцитів. Останні забезпечують реакції клітинного імунітету і беруть участь в регуляції гуморального імунітету, що відбувається не в тимусі, а в периферійних органах кровотворення та імунного захисту. У тимусі виробляється близько 20 біологічно активних речовин, таких, як інсуліноподібний фактор (знижує рівень цукру в крові), кальцитоніноподібний фактор (знижує рівень кальцію в крові), фактор росту (забезпечує ріст тіла), а також регуляторні пептиди (тимозин, тимулін, тимопоетин), які забезпечують розмноження і дозрівання Т-лімфоцитів у центральних та периферійних органах кровотворення.

Розвиток. Тимус закладається на початку 2-го місяця ембріогенезу із епітелію глоткової кишки у вигляді тяжів багатошарового епітелію в ділянці III і IV з'яберних кишень. Дистальна частина зачатка потовщується і утворює тіло тимуса, а проксимальна витягується. Пізніше він відокремлюється від з'яберних кишень і його правий і лівий зачатки зростаються. На 7-му тижні ембріонального розвитку в епітеліальній стромі тимуса з'являються перші лімфоцити. На 8-11-му тижні в нього вростає мезенхіма з кровоносними судинами, поділяючи його на часточки, в яких на 3-му місяці відбувається диференціація кіркової і мозкової речовин. У стромі останньої з'являються епітеліальні тільця (тільця Гассаля).

Формування тимуса завершується до 6-го місяця, коли епітеліоцити органа починають секрецію гормонів, а поза межами нього з'являються диференційовані форми – Т-кілерів, Т-супресорів, Т-хелперів.

Зовні тимус вкритий сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять перегородки (груба строма), що поділяють орган на часточки (рис. 1).

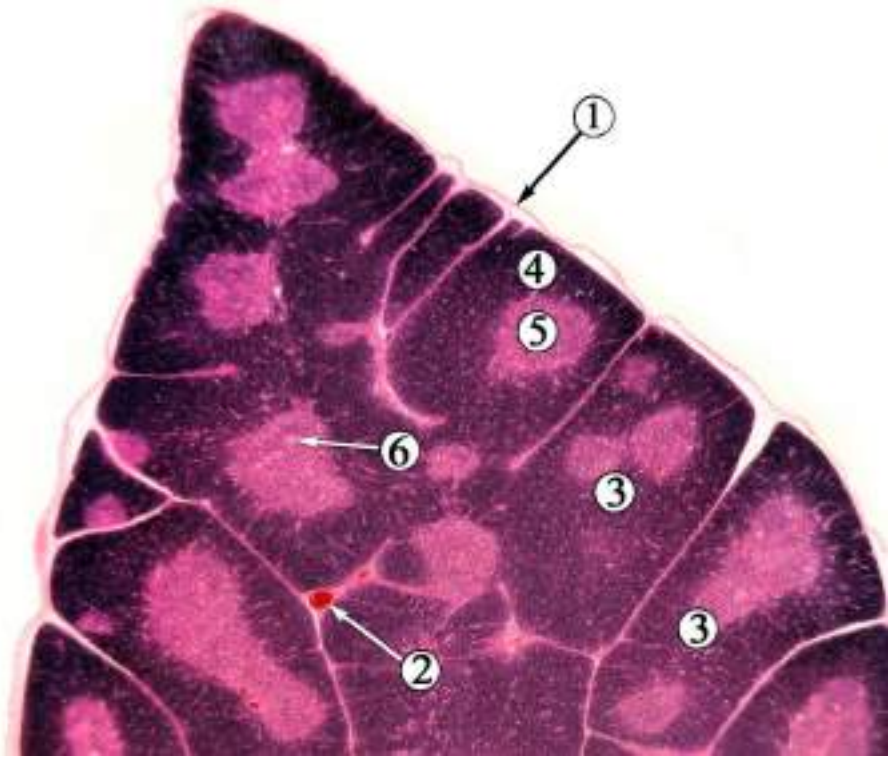

Рис. 1. Тимус (Виличкова залоза).
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
1 – капсула; 2 – сполучнотканинні перегородки з кровоносними судинами; 3 – часточка; 4 – кіркова речовина; 5 – мозкова речовина; 6 – тільця Гассаля.

Часточка є структурною і функціональною одиницею тимуса. У часточці тимуса розрізняють периферійну ділянку, яка на гістологічних препаратах забарвлюється темніше – кіркову речовину та центральну ділянку, яка на препаратах забарвлюється світліше – мозкову речовину (рис. 2).

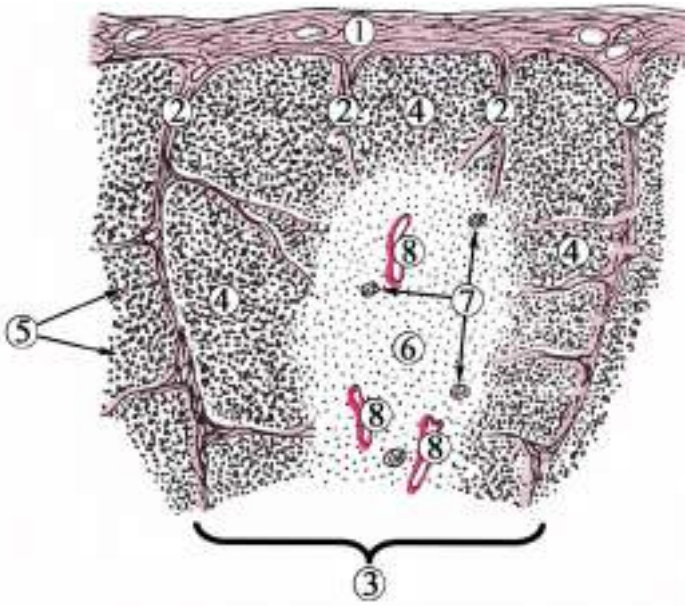

Рис. 2. Схема будови часточки тимуса.
1 – капсула; 2 – сполучнотканинні перегородки; 3 – часточка; 4 – кіркова речовина; 5 – лімфоцити; 6 – мозкова речовина; 7 – тільця Гассаля; 8 – кровоносні судини.

Основа часточки (ніжна строма) утворена каркасом з епітеліальних клітин зірчастої форми – епітеліоретикулоцитів, які лежать на базальній мембрані, містять у цитоплазмі тонофіламенти, білок кератин; контактують відростками десмосомними контактами та утворюють сітчасту структуру. Проміжки між епітеліоретикулоцитами заповнені переважно Т-лімфоцитами, у меншій мірі – макрофагами.

У часточці тимуса епітеліоретикулоцити залежно від будови і локалізації поділяються на секреторні, несекреторні (опорні), периваскулярні та тільця Гассаля.

Секреторні клітини розташовуються в кірковій і мозковій речовині часточки тимуса. Цитоплазма клітин містить округле світле ядро, велику кількість вакуоль і секреторних включень. Вони продукують регуляторні пептиди: тимозин, тимулін, тимопоетин, які забезпечують розмноження і дозрівання Т-лімфоцитів.

Епітеліоретикулоцити підкапсулярної зони і кіркової речовини мають глибокі інвагінації, в яких розмічуються лімфоцити. Епітеліоретикулоцити мозкової речовини мають у цитоплазмі гроноподібні вакуолі і систему внутрішньоклітинних канальців, поверхня яких утворює мікроворсинки.

Несекреторні (опорні) епітеліоретикулоцити також розташовуються в кірковій і мозковій речовині часточки тимуса. На відміну від секреторних клітин, їх цитоплазма не містить вакуоль і секреторних включень, проте в ній локалізована велика кількість тонофіламентів, які виконують механічну функцію. Тому основна функція цих клітин опорно-розмежувальна.

Периваскулярні епітеліоретикулоцити розташовуються в кірковій речовині часточки тимуса, обмежують перикапілярний простір і входять до складу гематотимусного бар'єру.

Тільця Гассаля розташовуються в мозковій речовині часточки тимуса, утворюються в результаті концентричного нашарування епітеліоретикулоцитів (рис. 3). Цитоплазма клітин містить великі вакуолі, гранули кератину і пучки фібрил. Функція тілець не з'ясована.

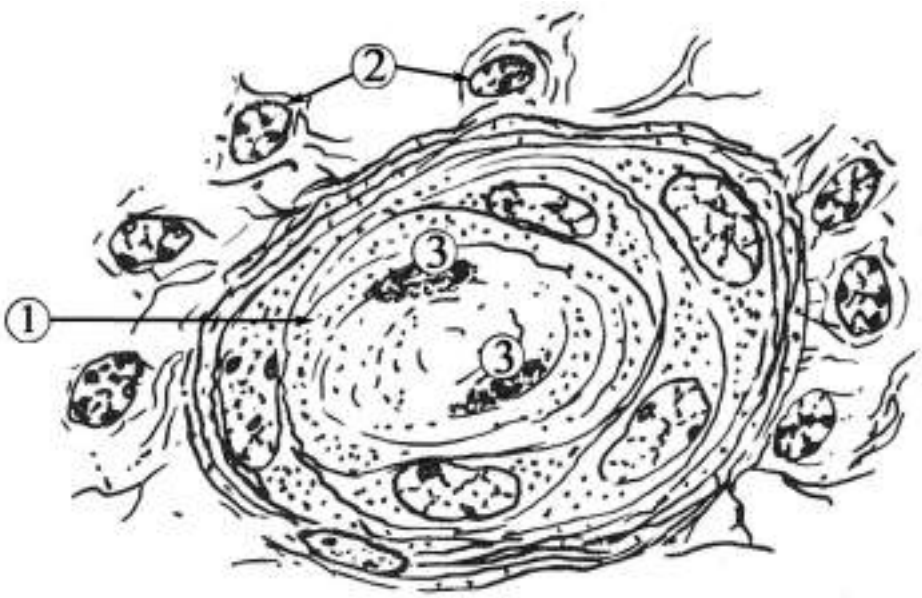

Рис. 3. Схема будови тільця Гасалля.
1 – тільце Гассаля; 2 – епітеліоритикулоцити; 3 – гранули кератину в цитоплазмі епітеліоритикулоцитів.

Кіркова речовина часточки тимуса містить компактно розміщені малі та середні лімфоцити, оточені епітеліоретикулоцитами, макрофагоцитами та дендритними клітинами, які називають тимусними клітинами-няньками, оскільки вони утворюють мікрооточення та необхідні умови для дозрівання Т-лімфоцитів (рис. 4).

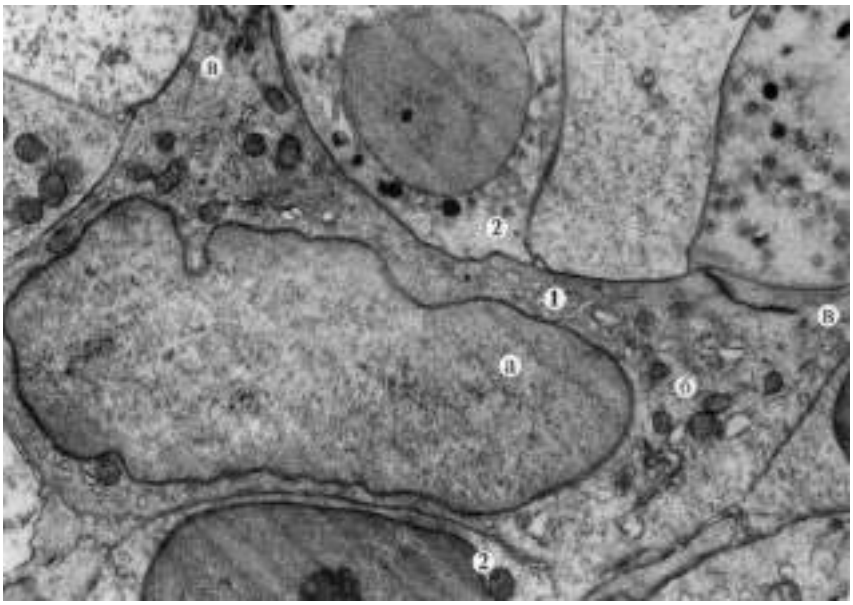

Рис. 4. Кіркова речовина часточки тимуса.
1 – епітеліоретикулярна клітина: а – ядро, б – цитоплазма, в – відросток; 2 – Т-лімфоцит. Х 7 000

Під капсулою органа розташовані великі Т-лімфобласти – попередники Т-лімфоцитів, які мігрують у кіркову речовину тимуса з червоного кісткового мозку. Під впливом тимозину, який виробляється епітеліоретикулоцитами,

відбувається їх розмноження та диференціація. Нова генерація лімфоцитів з'являється у тимусі кожних 6-9 годин. Відібрані (нефагоцитовані) антигенреактивні Т-лімфоцити набувають рецепторів строго визначених антигенів. Вони виходять із тимуса, не потрапляючи в мозкову речовину та заселяють тимусзалежні зони лімфатичних вузлів і селезінки. Тут, в периферійних органах імуногенезу, відбувається їх дозрівання в Т-кілери, Т-супресори, Т-хелпери, після чого вони здатні до рециркуляції, клонування (проліферації), утворення клітин пам'яті. Невідібрані Т-лімфоцити (приблизно 95% клітин) перетворюються в автоімуннокомпетентні клітини, реактивні до автоантигенів. Вони руйнуються шляхом апоптозу і фагоцитуються макрофагоцитами.

Процес спеціалізації Т-лімфоцитів у кірковій речовині часточки тимуса відбувається в умовах, які захищають від надлишку дії на них антигенів. Це забезпечується за рахунок гематотимусного бар'єру, який утворений ендотеліальними клітинами гемокапілярів з базальною мембраною, перекапілярним простором з поодинокими лімфоцитами, макрофагами та міжклітинною речовиною, а також суцільним пластом епітеліоретикулоцитів, які обмежують перикапілярний простір і лежать на базальній мембрані. Гематотимусний бар'єр запобігає доступу надлишкової кількості антигенів із судинного русла до лімфоцитів кіркової речовини. Він непроникливий для тих лімфоцитів, які мають циторецептори до власних антигенів організму, що запобігає розвитку аутоімунних реакцій (пошкодження власних клітин і тканин організму). Кіркова речовина тимуса має самостійне мікроциркуляторне русло.

У тимусі артерії галузяться на міжчасточкові та внутрішньочасточкові, які утворюють дугові гілки. Від них під прямим кутом відходять гемокапіляри, більша частина яких переходить безпосередньо у підкапсулярні вени. Менша частина гемокапілярів переходить у мозкову речовину і на кордоні з кірковою речовиною переходить у посткапілярні венули.

Мозкова речовина часточки тимуса утворена невеликою кількістю малих, середніх та великих Т-лімфоцитів і Т-лімфобластів, які оточені епітеліоретикулоцитами та макрофагами. Диференційовані Т-лімфоцити мозкової речовини часточки тимуса на своїй мембрані експресують рецептори CD4 (хелпери/індуктори) або CD8 (кілери/супресори), а також рецептори Т-клітин (TCR). Зрілі Т-лімфоцити мозкової речовини можуть виходити у периферійний кровообіг і повертатися назад в тимус через посткапілярні венули, тому що капілярна сітка в мозковій речовині тимуса не виконує бар'єрну роль.

У середній частині мозкової речовини розташовані тільця Гассаля – концентричні нашарування епітеліоретикулоцитів, що є характерною морфологічною ознакою тимуса (рис. 5). На гістологічних препаратах тільця зафарбовуються оксифільно. Кількість тілець Гассаля у людини збільшується до періоду статевого дозрівання, потім їх кількість зменшується.

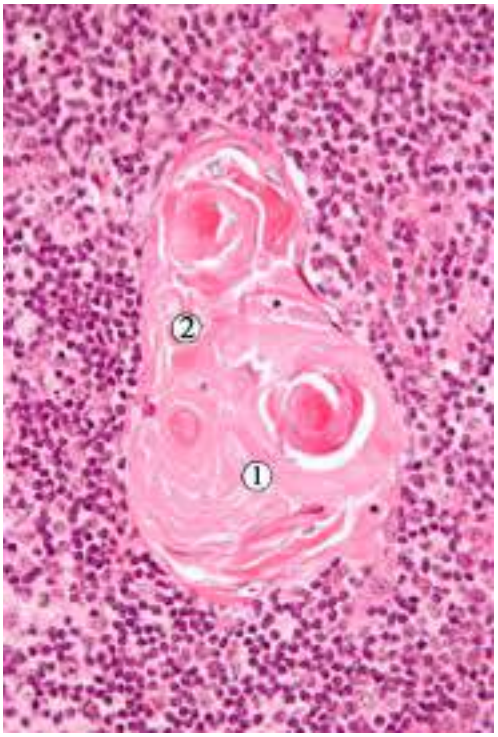

Рис. 5. Тільце Гасалля.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^{x}:
1 – тільце Гассаля; 2 – концентричне нашарування епітеліоритикулоцитів.

Після 20 років в тимусі відбувається вікова інволюція, яка проявляється зменшенням кількості лімфоцитів, особливо в кірковій речовині, збільшенням кількості тілець Гассаля в мозковій речовині, появою жирових клітин. У старечому віці тимус цілковито заміщується жировою тканиною, перетворюється у жирове тіло. Ці зміни контролюються гормонами пучкової зони кори надниркових залоз – глюкокортикоїдами. Відсутність вікової інволюції тимуса – це прояв тяжкої патології, яку називають тиміко-лімфатичним статусом. Вона супроводжується дефіцитом глюкокортикоїдів кори надниркових залоз і проявляється зниженням опірності організму до інфекцій та інтоксикацій, особливо збільшується ризик виникнення злоякісних новоутворень впродовж життя людини.

Акцидентальна інволюція тимуса може виникати під впливом несприятливих чинників – травм, голоду, інтоксикацій. При стрес-реакції відбувається викид Т-лімфоцитів у кров, особливо кіркової речовини, набряк епітеліоретикулоцитів та масова загибель лімфоцитів. Внаслідок цього зникає різниця між кірковою та мозковою речовинами. Ця реакція тимуса є морфологічним проявом захисних реакцій організму.

5.2.3. Лімфатичний вузол.

Лімфатичний вузол – периферійний орган кровотворення та імунного захисту, в якому відбувається антигензалежне розмноження та диференціація В-лімфоцитів і Т-лімфоцитів, очищення та депонування лімфи, яка через нього протікає. Розміщуючись на шляхах циркуляції лімфи, лімфатичні вузли є бар'єрно-фільтруючими органами, в яких затримуються і зазнають фагоцитозу мікроорганізми, чужорідні частки, руйнуються клітини. Клінічне значення лімфатичних вузлів обумовлено не тільки їх безпосередньою роллю в імунних реакціях, але можливістю виникнення в них вогнищ інфекції (яка розповсюджується лімфогенно), а також метастазів злоякісних пухлин. Множинне збільшення лімфатичних вузлів характерно для пухлин лімфоїдної тканини.

Загальна кількість лімфатичних вузлів досягає 1000, що складає 1% маси тіла.

Розвиток. Поява лімфатичних вузлів відзначена у кінці другого місяця ембріонального розвитку у вигляді зон локальних скупчень клітин мезенхіми навколо лімфатичних судин. Із зовнішнього шару мезенхіми формуються капсула і трабекули, з внутрішнього – ретикулярна строма вузлів. Виселення лімфобластів і лімфоцитів з кісткового мозку забезпечує формування у кінці четвертого місяця ембріогенезу мозкових тяжів і лімфатичних фолікулів. Дещо пізніше заселяється тимусзалежна паракортикальна зона і лімфатичні вузли збагачуються макрофагами. У кінці п'ятого місяця лімфатичні вузли набувають морфологічних ознак, характерних для дорослого організму. Своє формування вони завершують протягом перших трьох років життя дитини. Реактивні центри у фолікулах з'являються при імунізації організму в процесі життєдіяльності та становлення його захисних функцій. У старечому віці кількість реактивних центрів у фолікулах лімфовузлів зменшується, падає фагоцитарна активність макрофагів, частина вузлів атрофується і відбувається їхнє заміщення жировою тканиною.

Лімфатичні вузли округлої, овальної, частіше бобоподібної форми, розташовуються по ходу лімфатичних судин на шляху течії лімфи з тканин у грудну лімфатичну протоку. Мають розміри від 0,5 до 1 см. До випуклої поверхні підходять приносні лімфатичні судини, а з протилежної увігнутої поверхні, яку називають воротами, виходять виносні лімфатичні судини. Крім того в ворота входять артерії і нерви і виходять вени.

Лімфатичний вузол вкритий сполучнотканинною капсулою, що містить багато колагенових волокон, у ділянці воріт наявні гладкі міоцити. Від капсули у глибину вузла відходять трабекули – тонкі перегородки з сполучної тканини, які анастомозуючи між собою утворюють каркас вузла. На відміну від тимуса трабекули не поділяють паренхіму лімфатичного вузла на часточки**.** Строму органа

формує ретикулярна тканина, яка утворена тривимірною сіткою ретикулярних клітин і волокон.

Паренхіма вузла утворена В- і Т-лімфоцитами та вільними макрофагами. Лімфоцити у вузлі розподілені нерівномірно: більш густо по периферії, менше – у центрі. У зв'язку з цим, на гістологічних препаратах периферійна частина вузла виглядає більш темнішою, і її називають кіркова речовина, центральна, більш світлою – мозкова речовина. На межі між кірковою та мозковою речовиною розташована паракортикальна тимусзалежна зона, в якій відбувається проліферація Т-лімфоцитів і їх антигензалежна диференціація в ефекторні клітини (Т-кілери, Т-хелпери, Т-супресори і Т-клітини пам'яті).

Кіркова речовина утворена розміщеними під капсулою лімфатичними фолікулами (вузликами) які формують В-залежні зони та особливими лімфатичними судинами – синусами, які розташовуються під капсулою і по ходу трабекул.

Лімфатичні фолікули (лімфатичні вузлики) представляють собою кулястої форми скупчення лімфоїдної тканини діаметром 0,5-1 мм, які вкриті ретикулоендотеліцитами. Ретикулоендотеліоцити – клітини, які поєднують будову ретикулярних клітин з функцією ендотелію, оскільки вони вистеляють синуси лімфатичних вузлів. Серед ретикулоендотеліоцитів є значна кількість фіксованих макрофагів – берегових клітин, які разом з типовими макрофагами фагоцитують сторонні частки, що з лімфою проходять через систему синусів лімфатичного вузла. До складу фолікула входять В-лімфоцити на різних стадіях антигенної диференціації, типові макрофаги та особливий їх різновид – дендритні клітини, які здатні фіксувати на своїй поверхні комплекси антитіл з антигенами.

Кожний фолікул містить світлий реактивний центр (гермінативний центр або центр розмноження) та периферійну зону, або корону.

Реактивний центр розвивається тільки під впливом антигенної стимуляції організму внаслідок Т-залежного процесу. У ньому відбувається проліферація та диференціація В-клітин в незрілі плазматичні клітини і В-клітини пам'яті в результаті їх взаємодії з антигеном, дендритними клітинами, Т-лімфоцитами (хелперами і супресорами). У реактивному центрі розміщуються переважно В-лімфобласти, типові макрофаги, які здатні фагоцитувати продукти розпаду лімфоцитів та антигенпрезентуючі дендритні клітини. В-лімфобласти – великі клітини з великими світлими ядрами, які звичайно знаходяться на різних стадіях поділу, внаслідок чого цю зону називають центром розмноження і вона виглядає більш світлою. Типові макрофаги перетворюють корпускулярний антиген в молекулярний і концентрують його до кількості, яка здатна спонукати до проліферації і диференціювання розташовані поряд В-лімфоцити за участю

Т-хелперів. Як наслідок, утворюються Т- та В-клітини пам'яті і плазмобласти. Дендритні відростчаті клітини реактивних центрів є різновидом макрофагів, здатних за допомогою рецепторів цитолеми до фіксації імуноглобулінів, а через них і антигенів, які викликали імунну відповідь організму. Антигени, що нагромаджуються на їх поверхні, активують і втягують в імунну реакцію В-лімфоцити, що з ними контактують. Довготривала затримка антигенів на поверхні дендритних клітин і наявність клітин пам'яті забезпечують більш швидку імунну відповідь при повторній зустрічі с тим же антигеном.

Корона – скупчення малих та середніх лімфоцитів на периферії фолікула, півмісяцевої форми на субкапсулярному полюсі і стоншений до декількох клітин на протилежному. Містить В-лімфоцити рециркулюючого пула і В-клітини пам'яті, а також незрілі плазматичні клітини, які мігрують до мозкових тяжів.

Збільшення кількості та розмірів реактивних центрів фолікулів лімфатичного вузла свідчить про антигенну стимуляцію організму.

Будова лімфатичних вузликів може змінюватися від фізіологічного стану організму. Розрізняють 4 стадії, що відображають процеси, що в них відбуваються:

У I стадії – формування центру розмноження – в лімфатичному вузлику є невеликий центр, який складається переважно з малодиференційованих клітин лімфоцитопоетичного ряду; деякі з них можуть бути у стані мітотичного поділу.

У II стадії у лімфатичних вузликах центри більші, виглядають світлими і містять велику кількість клітин лімфоцитопоетичного ряду, що мітотично діляться (більше 10 на зрізах).

У III стадії навколо світлих центрів з'являється корона з малих лімфоцитів. Зменшуються число клітин, що мітотично діляться і кількість молодих клітин лімфоцитопоетичного ряду.

У IV стадії в центрі вузлика фігури мітозів і макрофаги одиничні. Навколо вузлика корона з малих лімфоцитів складається переважно з клітин В-пам'яті. Це стадія відносного спокою. Виникнення і зникнення центрів відбувається протягом 2-3 діб.

Паракортикальна зона – Т-залежна зона лімфатичного вузла. У ній відбувається дозрівання Т-клітин, що поступили з тимуса, а також їх антиген-залежна проліферація і диференціація з утворенням різних субпопуляцій. Утворена дифузною лімфоїдною тканиною, представленою Т-лімфоцитами, які лежать у петлях ретикулярної тканини і взаємодіють з особливим видом антиген-презентуючих інтердигітуючих клітин. Також трапляються типові макрофаги та плазматичні клітини, які мігрують з фолікулів до мозкових тяжів. Інтердигітуючі клітини є різновидом макрофагів, які втратили здатність до фагоцитозу, містять чисельні пальцеподібні відростки, виробляють речовини, що

стимулюють проліферацію лімфоцитів. Глікопротеїди примембранних шарів інтердигітуючих клітин здатні сорбувати і зберігати антиген на цитоплазматичних мембранах і індукувати проліферацію Т-лімфоцитів.

Мозкова речовина утворена стрічкоподібної форми тяжами лімфоїдної тканини, анастомозуючими між собою, між якими розташовуються сполучнотканинні трабекули і мозкові лімфатичні синуси. Мозкові тяжі є В-залежною зоною. У їх основі лежить ретикулярна тканина, між волокнами якої розташовані чисельні плазмоцити, що тут дозрівають, і у меншій кількості В-лімфоцити і типові макрофаги. Зовні мозкові тяжі, так само як і фолікули кіркової речовини, вкриті ретикулоендотеліоцитами. Плазматичні клітини можуть довготривало знаходитись у тяжах і активно секретувати антитіла в лімфу, або поступати в неї і далі у кровоток. Більша частина імуноглобулінів, що синтезується тут плазмоцитами, відноситься до імуноглобулінів класу G. Таким чином, кіркова і мозкова речовини є бурсазалежними зонами, а паракортикальна зона – тимусзалежною зоною лімфатичного вузла.

Циркуляція лімфи в лімфатичному вузлі – один із головних факторів функціонування цього органа. Шляхами течії лімфи у вузлі є *лімфатичні синуси* – структури, які забезпечують повільну її течію через вузол, у процесі якого лімфа очищується (приблизно на 99%) від сторонніх часток, збагачується імунокомпетентними Т- та В-лімфоцитами, клітинами пам'яті та імуноглобулінами (антитілами), які поступають в неї з лімфатичних вузликів, паракортикальної зони і мозкових тяжів. Синуси представляють собою простори, які містять ретикулярну тканину і відмежовані капсулою і трабекулами з однієї сторони і вузликами і мозковими тяжами – з іншої.

Розрізняють наступні синуси лімфатичного вузла:

- крайовий (підкапсулярний, маргінальний) синус – розміщений між капсулою і лімфатичними фолікулами кіркової речовини;
- проміжні кіркові (навколофолікулярні) синуси – розташовані між лімфатичними фолікулами кіркової речовини і трабекулами;
- проміжні мозкові синуси – локалізуються між мозковими тяжами і трабекулами;
- ворітний синус – знаходяться у ділянці увігнутої частини воріт лімфатичного вузла.

Циркуляція лімфи здійснюється від крайового синуса, куди впадають приносні лімфатичні судини, через проміжні синуси у напрямку до ворітного синуса, звідки лімфа відтікає системою виносних лімфатичних судин.

Стінки синусів вкриті ретикулоендотеліоцитами, їх просвіти заповнені ретикулярними клітинами та волокнами, які сповільнюють рух лімфи, активними

макрофагами, лімфоцитами та плазмоцитами. Завдяки великій кількості макрофагів у синусах затримується і поглинається велика кількість антигенів, що потрапляють у лімфатичний вузол.

Кровопосточання. Кровоносні судини проникають в лімфатичний вузол через ворота. Після входження в вузол одна частина артерій розпадається на капіляри в капсулі і трабекулах, інша закінчується в вузликах паракортикальної зони і мозкових тяжах. Деякі артерії проходять крізь вузол не розгалужуючись (транзитні артерії).

У вузликах розрізняють дві гемокапілярні сітки – поверхневу і глибоку. Від гемокапілярів починається венозна система вузла, що здійснює зворотній хід, переважно окремо від артерій. Ендотелій посткапілярних вен більш високий, ніж в звичайних капілярах, між ендотеліальними клітинами є пори. Особливості будови ендотелію відіграють роль в процесах рециркуляції лімфоцитів з кровоточу в вузол і назад. У звичайних фізіологічних умовах кров із судин не вливається в його синуси. Однак при запальних процесах в синусах регіональних лімфатичних вузлів виявляються еритроцити.

Інервація. Лімфатичні судини мають аферентну і еферентну адренергічну і холінергічну інервацію. У капсулі виявлені інтрамуральні нервові вузли. Рецепторний апарат добре виражений у капсулі, трабекулах, судинах, кірковій і мозковій речовинах. Наявні вільні і невільні нервові закінчення. Всередені вузликів нервові закінчення не виявлені.

Вікові зміни. Протягом перших трьох років після народження у дитини відбувається кінцеве формування лімфатичних вузлів. Впродовж першого року життя з’являються центри розмноження в лімфатичних вузликах, збільшується кількість В-лімфоцитів і плазмоцидів. У віці від 4 до 6 років продовжується новоутворення вузликів, мозкових тяжів, трабекул. Диференціювання структур лімфатичних вузлів в основному закінчується к 12 рокам. З періоду статевого дозрівання починається вікова інволюція, яка виражаєтьсяу потовщенні сполучнотканинних перегородок, збільшенні кількості жирових клітин, зменшенні кіркової і мозкової речовини, зменшенні кількості вузликів в корі з центрами розмноження.

В старечому віці центри розмноження зникають, капсула вузлів потовщується, кількість трабекул збільшується, фагоцитарна активність макрофагів послаблюється. Деякі вузли атрофуються і заміщуються жировою тканиною.

Гемолімфатичні вузли

Крім звичайних лімфатичних вузлів у деяких ссавців та рідко у людини трапляються гемолімфатичні вузли, синуси яких містять кров. У людини вони

звичайно локалізуються в навколонирковій клітковині, або по ходу черевної аорти, рідше у задньому середостінні.

Розмірами гемолімфатичні вузли значно менші лімфатичних вузлів. Зовні вкриті сполучно-тканинною капсулою. Кіркова речовина меншого об’єму, містить небагато лімфатичних вузликів. Мозкові тяжі тонші і в меншій кількості. Синуси гемолімфатичних вузлів, особливо мозкові, відносно широкі. За рахунок наявності в них крові їх важко відрізнити від вен, які проходять в мозкових тяжах. Диференційним критерієм є наявність ретикулярних клітин і волокон в просвіті. Виконують функцію як лімфоїдного, так і мієлоїдного кровотворення.

З віком відбувається інволюція гемолімфатичних вузлів: кіркова і мозкова речовини заміщуються жировою тканиною або пухкою волокнистою сполучною тканиною.

5.2.4. Селезінка.

Селезінка є периферійним органом лімфоїдного кровотворення та імунного захисту, основними функціями якого є:

- елімінація (знищення, зруйнування) еритроцитів і тромбоцитів, які завершили свій життєвий цикл;
- депонування крові та заліза;
- розмноження і антигензалежна диференціація лімфоцитів та утворення антитіл;
- вироблення біологічно активних речовин, які пригнічують еритропоез в червоному кістковому мозку;
- в ембріональному періоді селезінка є універсальним кровотворним органом, в якому утворюються всі формені елементи крові.

Розвиток селезінки. У людини закладка селезінки відбувається на 5-му тижні ембріогенезу утворенням щільного скупчення мезенхіми, клітини якої розвиваються у ретикулярну тканину. У закладку органа проростають кровоносні капіляри разом із якими сюди мігрують стовбурові клітини крові. На 7-8 тижні розвитку у селезінці з'являються макрофаги. На 12-му тижні у селезінці виявляються В-лімфоцити. А на 5-му місяці ембріогенезу у селезінці мають місце активні процеси мієлопоезу, які до народження поступово зменшуються та повністю зникають. Процеси лімфопоезу, навпаки, до народження зростають. Біла пульпа візуалізується починаючи з 3-го місяця ембріогенезу. Червона пульпа морфологічно ідентифікується на 6-му місяці внутрішньоутробного розвитку.

Будова строми. Селезінка зовні вкрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять трабекули, що утворюють своєрідний сітчастий каркас. Капсула і трабекули утворюють опорно-скоротливий апарат селезінки. Вони складаються із щільної волокнистої сполучної тканини, в якій переважають еластичні волокна, що дають змогу селезінці змінювати її розміри і витримувати значне збільшення в об'ємі. Капсула та трабекули містять також пучки гладких міоцитів, скорочення яких сприяє виштовхуванню депонованої крові у кров'яне русло.

У проміжках між трабекулами розташовується строма селезінки, яка представлена ретикулярною тканиною, а в її петлях знаходяться клітини паренхіми. Паренхіма (пульпа) включає два відділи з різними функціями: білу пульпу та червону пульпу.

Біла пульпа селезінки утворена лімфоїдною тканиною та представлена ліматичними вузликами (фолікулами) та лімфатичними періартеріальними піхвами.

Лімфатичні фолікули є В-залежними зонами, які утворені кулястими скупченнями лімфоцитів, плазмоцитів, макрофагів, дендритних та ретикулярних клітин. Вони оточені капсулою, яка утворена ретикуендотеліальними клітинами. У лімфатичних фолікулах білої пульпи селезінки розрізняють наступні зони: періартеріальну, світлий реактивний центр, мантійну та крайову зони.

Періартеріальна зона являє собою скупчення Т-лімфоцитів навколо ексцентрично розташованої центральної артерії лімфатичного фолікула. Окрім Т-лімфоцитів в ній містяться макрофаги, ретикулярні клітини та інтердигітуючі клітини, під впливом яких відбувається розмноження та диференціація Т-лімфоцитів на Т-кілери, Т-хелпери, Т-супресори і Т-клітини пам'яті. Ця зона є аналогом тимусзалежної паракортикальної зони лімфатичного вузла.

Світлий (реактивний, герминативний) центр у структурному та функціональному відношенні ідентичний реактивному центру лімфатичного вузла. До його складу входять В-лімфобласти, типові макрофаги, ретикулярні клітини та дендритні клітини. Будова світлого центру відображає функціональний стан органа і може значно змінюватися при інфекційних захворюваннях та інтоксикаціях. Поява реактивних центрів у фолікулах є реакцією на антигенну стимуляцію.

Мантійна зона оточує періартеріальну зону та світлий реактивний центр. Вона складається з компактно розташованих малих та середніх В-лімфоцитів і невеликої кількості Т-лімфоцитів, плазмоцитів і макрофагів та ретикулярних клітин.

Крайова (маргінальна) зона являє собою місце переходу білої пульпи у червону. Вона утворена переважно Т- і В- лімфоцитами, ретикулярними клітинами та поодинокими макрофагами. Ця зона оточена гемокапілярами синусоїдного типу.

Лімфатичні періартеріальні піхви представляють собою видовженої форми скупчення лімфоцитів, які у вигляді муфт охоплюють артерії лімфатичного фолікула білої пульпи. У центральній частині піхви розташовуються В-лімфоцити та плазмоцити, по периферії – малі Т-лімфоцити.

Червона пульпа селезінки займає простір між білою пульпою і сполучнотканинними трабекулами. Вона складається з формених елементів крові, які розміщені серед ретикулярної строми. Червона пульпа включає в себе венозні синуси та селезінкові тяжі (тяжі Більрота) з термінальними синусоїдними гемокапілярами.

Венозні синуси є початком венозної системи селезінки. На поверхні їх стінки залягають ретикулярні волокна. При вході в синус і в місці їх переходу у вени, присутні сфінктери, які допомагають крові вільно проходити по синусах у вени. Скорочення венозного сфінктера призводить до скупчення крові в синусі.

Селезінкові (пульпарні) тяжі – це ділянки червоної пульпи селезінки, які локалізовані між венозними синусами. Вони утворені ретикулярними

клітинами, лімфоцитами, які перетворюються у плазматичні клітини та макрофагів, які здійснюють фагоцитоз пошкоджених еритроцитів і беруть участь в обміні заліза в організмі. Також в них трапляються еритроцити, тромбоцити та гранулоцити. Внаслідок розщеплення гемоглобіну еритроцитів утворюється білірубін і трансферин, які виділяються в кров'яне русло. Білірубін переноситься в печінку і використовується для синтезу жовчі, а трансферин у червоному кістковому мозку постачає залізом молоді еритроцити.

Кровопостачання селезінки

Кровообіг у селезінці дає змогу зрозуміти складність її структурно-функціонального значення в організмі. У ворота селезінки входить *селезінкова артерія*, яка розгалужується на *трабекулярні артерії*, що далі поділяються на *пульпарні артерії*. Ті частини пульпарної артерії, які проходять через лімфатичні фолікули мають назву *центральних артерій*. Останні при виході із лімфатичного фолікула в червоній пульпі розпадаються на *китичкові артеріоли*, які закінчуються *еліпсоїдними (гільзовими) артеріолами*. Ці судини оточені своєрідними гільзами – муфтами зі скупчень ретикулярних клітин і ретикулярних волокон, які відіграють роль артеріальних сфінктерів селезінки. Через систему синусоїдних гемокапілярів частина еліпсоїдних артеріол сполучаються з венозними синусами селезінки, формуючи систему закритого кровообігу. Частина капілярів може відкриватися безпосередньо у червону пульпу селезінки, формуючи систему відкритого кровообігу. З *венозних синусів* кров впадає у *трабекулярні вени*, а з останніх – у *селезінкову вену*.

Співвідношення об'єму крові, яка направляється у відкриту і закриту системи кровообігу селезінки залежить від функціонального стану органа. Закрите (швидке) кровопостачання забезпечує транспорт крові та насичення тканин киснем.

5.3. Нервова система.

Усі життєво важливі процеси в організмі проходять під контролем нервової системи. Органи нервової системи сприймають зовнішні та внутрішні подразники, аналізують, переробляють та зберігають інформацію, і, відповідно, регулюють та координують функції організму.

Анатомічно у нервовій системі можна виділити два відділи: *центральний,* до якого належать спинний та головний мозок *і периферійний*, який об'єднує нервові закінчення, стовбури (нерви), нервові вузли. За фізіологічними особливостями визначають *соматичний* відділ нервової системи, що забезпечує іннервацію всього тіла крім внутрішніх органів, судин та залоз і *вегетативний*, який регулює вісцеральні функції. Класифікації є дещо умовними, оскільки в основі функціонування нервової системи лежать рефлекторні дуги, до складу яких входять ланки розташовані як у центральних, так і периферійних її відділах.

Усі органи нервової системи сформовані переважно нервовою тканиною, яка складається з нейроцитів і нейроглії. Скупчення нейронів у центральній та периферійній нервовій системі, між якими здійснюється синаптична передача, називаються *нервовими центрами*. У них проходять процеси конвергенції та дивергенції нервового збудження, функціонують механізми зворотного зв’язку. За характером морфофункціональної організації розрізняють:

- нервові центри ядерного типу, в яких нейрони розташовуються без чіткої впорядкованості (ядра спинного та головного мозку, вегетативні нервові ганглії);

- нервові центри екранного типу, в яких нейрони, що виконують подібні функції і мають однакові морфологічні ознаки формують шари (кора мозочка, кора Ё великих півкуль головного мозку, сітківка ока).

Периферійний відділ нервової системи
Периферійний відділ нервової системи включає в себе нервові закінчення, нервові стовбури та нервові вузли.

Центральний відділ нервової системи
Центральна нервова система включає спинний і головний мозок. До головного мозку відносять *мозковий стовбур*, що є продовженням спинного мозку і в якому розрізняють довгастий, задній, середній, проміжний мозок, а також *праву і ліву півкулі великого мозку і мозочок*.

4.1.1.1. Нервові закінчення

Всі нервові волокна закінчуються кінцевими апаратами, які називаються нервовими закінченнями. Детальна будова та функції нервових закінчень розглядається в розділі “Нервова тканина”.

4.1.1.2. Нервовий стовбур

Нервові стовбури (периферійні нерви) зв’язують нервові центри головного і спинного мозку з рецепторами і робочими органами. Вони складаються з мієлінових і безмієлінових волокон та сполучнотканинних оболонок. У складі периферичного нерва знаходяться як аферентні (чутливі), так і еферентні (рухові) нервові волокна, іноді в ньому зустрічаються тіла нейронів, або дрібні ганглії.

Окремі нервові волокна оточені тонкими прошарками пухкої сполучної тканини – *ендоневрієм***,** який зв’язує їх у пучки. Кожен пучок зовні оточений *периневрієм,* що складається з тонких колагенових і еластичних волокон, орієнтованих вздовж нерва та розташованих між ними щільних шарів сплощених клітин. Зовні стовбур периферійного нерва вкритий *епіневрієм,* утворений щільною сполучною тканиною з високим вмістом фібробластів, макрофагів та ліпоцитів. Сполучнотканинні оболонки нервів містять численні кровоносні та лімфатичні судини.

5.3.1. Спинний мозок.

Спинний мозок – це частина центральної нервової системи, яка у вигляді тяжа довжиною 40-45 см розміщується у хребтовому каналі. Спинний мозок починається на рівні I шийного хребця і закінчується у дорослої людини між першим і другим поперековими хребцями. Ширина і форма спинного мозку у різних відділах суттєво відрізняється. На рівні п'ятого-сьомого шийних і третього-п'ятого поперекових хребців спинний мозок утворює два потовщення – шийне і поперекове.

На поперечному розрізі спинного мозку видно, що передня серединна щілина і задня серединна перетинка ділять спинний мозок на дві симетричні половини. Центральна його частина утворена сірою речовиною, яка за формою нагадує метелика, або літеру Н, на периферії розміщена біла речовина. У центрі спинного мозку пролягає спинномозковий канал, в якому циркулює спинномозкова рідина (ліквор).

У кожній половині спинного мозку **сіра речовина** утворює парні вирости у вигляді задніх, бічних і передніх рогів. Передні роги об'ємні та широкі, задні – вузькі і видовжені. Сіру речовину формують тіла та відростки мультиполярних нервових клітин і глія. Переважна кількість нейронів зібрана в ядра: у задніх рогах знаходяться *власне* та *грудне* ядра; у бічних рогах розташоване *латеральне* ядро; у проміжній зоні сірої речовини розміщене *присереднє* ядро; у передніх рогах локалізовані *моторні* ядра. Невелика кількість нервових клітин розміщується дифузно, це внутрішні (вставні) нейрони.

Залежно від топографії аксонів серед мультиполярних нейроцитів сірої речовини спинного мозку розрізняють: *корінцеві нейрони* – клітини, аксони яких виходять за межі сірої речовини у складі передніх корінців (тіла цих клітин локалізовані в моторних та латеральних ядрах); *пучкові нейрони* – клітини, аксони яких формують висхідні шляхи (тіла цих клітин зібрані у власному, грудному та медіальному ядрах) та *внутрішні нейрони* – (вставні клітини, які не входять до складу ядер, їх аксони закінчуються синапсами в сірій речовині спинного мозку. **Білу речовину** формують відростки нейроцитів (переважно мієлінові нервові волокна) і клітини нейроглії. Передніми і задніми корінцями біла речовина ділиться на три пари канатиків: передні, бічні та задні. У них проходять провідні шляхи, які забезпечують зв'язок між різними відділами нервової системи.

Серед провідних шляхів виділяють короткі та довгі. До *коротких* належать: *задній, передній та бічний основні пучки*. Вони забезпечують передачу імпульсів у межах сусідніх сегментів спинного мозку в обох

напрямках. *Довгі* шляхи діляться на *висхідні та низхідні*. Висхідні розташовані в задніх та латеральній частинах бічних канатиків. Серед них розрізняють:

- ніжний пучок (Голля);
- клиноподібний пучок (Бурдаха);
- спинно-мозочковий задній;
- спинно-мозочковий передній;
- спинно-таламічний бічний.

Пучки **Голля** та **Бурдаха** утворені аксонами псевдоуніполярних клітин спинномозкового ганглію, які в складі заднього канатика досягають довгастого мозоку і передають імпульс на нейрони ядер Голля та Бурдаха. Це провідні шляхи пропріоцептивної та тактильної чутливості. По **задньому спинно-мозочковому** тракту піднімаються до мозочка аксони клітин грудного ядра, які передають інформацію про всі аферентні сигнали глибокої чутливості та зміни м'язового тонусу, що необхіно для координації рухів. Нейрони власного ядра заднього рогу формують **спинно-мозочковий передній** – проекційний аферентний пропріоцептивний шлях, який прямує у верхню ніжку мозочка протилежної половини. **Спинно-таламічний бічний шлях** – проекційний аферентний шлях, проходить через стовбур мозку і завершується в ядрах таламуса. Це головний шлях проведення больової та температурної чутливості.

Нисхідні шляхи займають передні канатики та медіальну частину бічних канатиків. Серед них розрізняють: *пірамідні* (кортико-спінальні), які сформовані аксонами пірамідних клітин кори великих півкуль, та *екстрапірамідні*, утворені аксонами клітин ядер головного мозку. До них відносять:

- кортико-спінальний бічний;
- кортико-спінальний передній;
- руброспінальний;
- вестибулоспінальний;
- тектоспінальний.

Кортико-спінальний бічний та **кортико-спінальний передній** шляхи сформовані аксонами нейронів розташованих у руховій зоні кори. **Руброспінальний** – нисхідний проекційний шлях екстрапірамідної системи, починається від червоного ядра, проходить у складі бічного канатика і завершуються в передніх рогах. **Вестибулоспінальний** починається від

латерального вестибулярного ядра (Дейтерса) і спускається до грудного відділу спинного мозку. **Тектоспінальний** починається у верхніх горбиках даху середнього мозку, проходить через стовбур мозку та передній канатик спинного мозку, завершуються у передніх рогах.

5.3.2. Спинномозковий вузол.

Спинномозковий вузол (спінальний ганглій) вкритий сполучнотканинною капсулою, від якої в середину органа відходять перегородки. Він утворений чутливими псевдоуніполярними нейроцитами, тіла яких розташовуються групами переважно по периферії органа, а їх відростки локалізуються в центральній частині вузла. Дендрити псевдоуніполярних нервових клітин йдуть у складі змішаних спинномозкових нервів на периферію і завершуються там рецепторами. Аксони клітин формують задні корінці, по яких нервові імпульси передаються на клітини сірої речовини спинного мозку, або по задньому канатику проходять до ядер довгастого мозку. Тіло кожного нейрона оточене клітинами нейроглії – олігодендрогліоцитами (клітинами-сателітами), які тут носять назву мантійних гліоцитів.

5.3.3. Великі півкулі головного мозку.

Головний мозок

Головний мозок представляє собою матеріальний субстрат вищої нервової діяльності. У його складі, як і в спинному мозку, чітко визначаються біла речовина, сформована відростками нейроцитів та глією, і сіра речовина, до складу якої, крім того, входять тіла нейронів. Але розподіл цих складових значно складніший. Менша частина сірої речовини формує ядра стовбура мозку, які візуалізуються в довгастому мозку, мості, центральній частині мозочка, а також у середньому та проміжному мозку; більша частина розташовується на поверхні великих півкуль та мозочка, формують кору, якій притаманні всі ознаки нервових центрів екранного типу (пошарове розташування поліморфних клітин, наявність аферентних та еферентних волокон).

Кора великих півкуль головного мозку

Кору великих півкуль мозку людини утворюють близько 10 – 15 мільярдів нервових клітин. За морфологічними ознаками мультиполярні нейрони кори поділяються на два типи: пірамідні та непірамідні клітини.

Пірамідні нейрони – це клітини конічної форми з добре вираженим апікальним дендритом, який відходить від верхівки клітини і піднімається вертикально до м'якої мозкової оболонки кори. По ходу цього відростка формуються численні бічні гілочки. Апікальні дендрити групи нейронів можуть об'єднуватись у дендритичні пучки. Від основи клітини відходять базальні дендрити, на які передаються імпульси від великої кількості аферентів. Аксон пірамідної клітини починається від основи тіла аксонним горбиком, далі йде сегмент не вкритий мієліном з численними аксо-аксонними синапсами. На шляху до білої речовини від аксонів відходять горизонтальні та вертикальні колатералі, які формують ¾ усіх синапсів кори.

Непірамідні нейрони об'єднуються в групу клітин, які відрізняються між собою за формою, розмірами, будовою відростків та функцією. У цій групі нейроцитів визначають ряд різновидів: кошикові, шипикові, зірчасті, павукоподібні, веретеноподібні, нейрони з аксонною китичкою, з подвійним букетом дендритів, клітини-канделябри та аксо-аксонні нейрони. Тіла та відростки пірамідних та непірамідних нейронів формують нечітко розділені шари. Таке взаємоузгоджене розташування нейроцитів називається *цитоархітектонікою*, а нервових волокон – *мієлоархітектонікою*.

Серед шарів кори півкуль головного мозку розрізняють (рис. 4.3):

- молекулярний;
- зовнішній зернистий;

- пірамідний;
- внутрішний зернистий;
- гангліонарний;
- шар поліморфних клітин.

Молекулярний шар розміщений безпосередньо під м'якою мозковою оболонкою, від якої він відмежований гліальною мембраною. Його складають переважно малі веретеноподібні клітини з довгими горизонтальними аксонами, що утворюють колатералі тангенційного сплетення нервових волокон молекулярного шару. Основну масу волокон цього шару формують дендрити клітин, що розташовуються у нижчих шарах.

Зовнішній зернистий шар утворений дрібними клітинами, що мають округлу, полігональну, зірчасту та пірамідну форми. Їх розміри не перевищують 10 мкм. Дендрити цих клітин піднімаються у молекулярний шар, а аксони або досягають тангенційного сплетення першого шару, або прямують у білу речовину.

Пірамідний шар має найбільшу товщину. Його утворюють клітини пірамідної форми, розмірами від 10 до 40 мкм. Верхівки пірамідних нейроцитів завжди спрямовані до поверхні кори, основа – до білої речовини. Від верхівки пірамідної клітини відходить дендрит, який піднімається у молекулярний шар, бічні дендрити утворюють численні синапси з сусідніми клітинами в межах пірамідного шару. Аксони, що виходять з основи середніх пірамідних клітин залишаються у межах кори, а нейрити великих пірамідних нейроцитів йдуть у білу речовину, де формують мієлінові асоціативні, або комісуральні нервові волокна.

Внутрішній зернистий шар утворений дрібними нейроцитами зірчастої форми. У цьому шарі, так само як і в молекулярному, сильно виражене тангенційне сплетення нервових волокон.

Гангліонарний шар кори містить гігантські пірамідні нейрони, розміри тіла яких 120 х 80 мкм. Ці клітини вперше описані у 1874 р. київським морфологом В.О.Бецом, і з того часу носять його ім'я. Морфологія цих клітин нагадує будову клітин пірамідного шару. Аксони клітин Беца у складі пірамідних шляхів йдуть до моторних ядер спинного мозку, утворюють значну кількість колатералей до стовбура мозку та мозочка.

Шар поліморфних клітин сформований нейроцитами різноманітної форми. Дендрити клітин цього шару прямують у молекулярний шар, а аксони у білій речовині утворюють еферентні шляхи головного мозку.

Клітинні шари мають певну функціональну спеціалізацію у межах кори великого мозку. Зернисті шари утворені чутливими, а пірамідний та гангліонарний – руховими нейронами. У різних ділянках кори окремі клітинні шари можуть мати більший або менший розвиток. Так, у моторних центрах

кори, добре розвинуті пірамідний, гангліонарний та поліморфноклітинний шари та слабко виражені зовнішній та внутрішній зернисті. Кора з такою будовою має назву *агранулярної.* У чутливих кіркових центрах максимального розвитку досягають зернисті шари, тоді як шари, які містять пірамідні нейроцити, розвинуті слабко. Такий тип кори називається *гранулярним*.

Аналіз цитоархітектоніки дозволяє переконатися в тому, що в кожному з шарів кори півкуль головного мозку, клітинам притаманні певні морфофункціональні ознаки. Що стосується мієлоархітектоніки цього нервового центру екранного типу, то можна визначити три групи нервових волокон: асоціативні, комісуральні та проекційні (еферентні та аферентні). *Асоціативні волокна* передають імпульс у сусідню ділянку кори тієї ж півкулі. Зв'язок з протилежною півкулею головного мозку забезпечується за допомогою *комісуральних волокон. Еферентні* волокна зв’язують кору з підкірковими центрами (кортико-спінальні та кортико-нуклеарні шляхи). *Аферентні* волокна несуть інформацію у кору від ядер нижчих відділів центральної нервової системи (таламокортикальні волокна).

5.3.4. Мозочок.

Мозочок є вищим центром рівноваги і координації рухів тіла. Невелика частина сірої речовини знаходиться глибоко в білій речовині у вигляді ядер. Переважна більшість сірої речовини мозочка розташовується на поверхні і формує його кору, яка складається з трьох шарів: молекулярного, гангліонарного та зернистого. На відміну від кори великих півкуль, ці шари чітко визначаються на гістологічних препаратах.

Молекулярний шар найбільш поверхневий, утворений тілами та відростками гальмівних зірчастих і кошикових клітин, а також відростками клітин глибших шарів.

Серед зірчастих клітин молекулярного шару розрізняють малі та великі. *Малі зірчасті* нейроцити мають тонкі короткі дендрити та слабко розгалужені аксони. Відростки цих клітин у молекулярному шарі контактують з дендритами великих грушоподібних клітин, які піднімаються з гангліонарного шару. Малі зірчасті нейроцити передають гальмівний вплив на відростки грушоподібних клітин. *Великі зірчасті* клітини гальмують грушоподібні клітини на рівні їх перикаріонів. Гілки довгих аксонів більшості цих нейроцитів досягають тіл грушоподібних клітин у гангліонарному шарі.

Кошикові клітини називаються так через те, що їхні аксони, які розташовуються горизонтально над гангліонарним шаром формують численні відростки до клітин гангліонарного шару, навколо перикаріонів яких утворюють, так звані, кошики. Завдяки такій організаціїї можливе гальмування цілої низки грушоподібних клітин.

Другий, **гангліонарний**, шар мозочка утворений одним рядом тіл великих нейронів грушоподібної форми, так званих гангліонарних клітин Пуркіньє. Дендрити *грушоподібних нейроцитів* сильно розгалужуються в молекулярному шарі, на них формуються численні синапси, що забезпечує збір імпульсів з різних клітин мозочка. Аксони цих клітин виходять у білу речовину і формують *еферентні* шляхи мозочка. У межах зернистого шару від аксонів клітин Пуркіньє відходять численні колатералі, які повертаються у гангліонарний шар і утворюють синапси з сусідніми грушоподібними нейронами.

Зернистий шар багатий на нейроцити і містить кілька їх різновидів: клітини-зерна, зірчасті нейроцити з короткими аксонами, зірчасті нейроцити з довгими аксонами, горизонтальні веретеноподібні клітини. *Клітини-зерна* мають короткі дендрити, які закінчуються у цьому шарі характерними розгалуженнями, що за формою нагадують лапки птаха. Вони утворюють

синапси з мохоподібними волокнами, які прийшли в мозочок і формують характерні структури – клубочки мозочка. Аксони клітин-зерен проходять у молекулярний шар в якому Т-подібно діляться на дві гілки орієнтовані паралельно поверхні закруток мозочка. Ці волокна досить довгі, завдяки чому формуються численні синапси з різними клітинами, відростки яких розташовуються у молекулярному шарі. Клітини-зерна передають збудження з аферентних мохоподібних волокон на грушоподібні клітини та інші нейрони, відростки яких знаходяться в молекулярному шарі. *Зірчасті клітини з короткими аксонами* лежать біля гангліонарного шару і виконують гальмівну функцію. Їх довгі дендрити розгалужуються в молекулярному шарі, де утворюють синапси з аксонами клітин-зерен. Аксони залишаються у зернистому шарі і завершуються синапсами на термінальних гілках клітин-зерен проксимальніше синапсів мохоподібних волокон. Збудження зірчастих клітин може блокувати імпульси, що надходять по мохоподібних волокнах. *Зірчасті клітини з довгими аксонами* розташовують свої сильно розгалужені дендрити у зернистому шарі, а їх аксони прямують у білу речовину. Вважають, що ці гальмівні клітини забезпечують зв'язок між різними ділянками кори мозочка. *Горизонтальні веретеноподібні клітини* зустрічаються між зернистим і гангліонарним шарами, мають невелике витягнуте тіло, від якого в обидва боки відходять довгі горизонтальні дендрити, що завершуються у зернистому і гангліонарному шарах. Аксони цих клітин дають колатералі у зернистому шарі та йдуть у білу речовину.

У кору мозочка по системі висхідних шляхів надходять збуджувальні нервові імпульси, які поступають по мохоподібних та ліаноподібних волокнах, що йдуть у складі оливомозочкового, мостомозочкового, спинномозочкового та вестибуломозочкового шляхів. Ліаноподібні волокна передають збудження на грушоподібні клітини безпосередньо, а мохоподібні опосередковано через клітини-зерна.

У нейронах кори мозочка отримана інформація обробляється. Важливу роль у цьому процесі відіграють асоціативні зв'язки між нервовими клітинами різних шарів мозочка. Завдяки цим зв'язкам усі імпульси проходять до грушоподібних клітин, оскільки їх аксони формують систему низхідних провідних шляхів, що виносять гальмівні імпульси за межі кори.

Порівнюючи організацію кори великих півкуль і кори мозочка легко провести аналогію їх морфофункціональних особливостей. В обох випадках можна простежити пошарову поліморфну локалізацію клітин. Еферентні шляхи формують найбільші клітини (пірамідні у великих півкулях і грушоподібні у мозочку). Збудження в неокортекс передається через кортикокортикальні і

таламокортикальні аферентні волокна, а до кори мозочка збуджувальні аферентні впливи надходять по мохоподібних і ліаноподібних волокнах.

5.3.5. Вегетативна нервова система.

Вегетативний відділ нервової системи – це частина нервової системи, яка контролює функції внутрішніх органів, судин та залоз. Вона регулює такі вісцеральні функції організму, як моторику та секрецію органів травної системи, кров'яний тиск, потовиділення, температуру тіла та виконує адаптаційно – трофічну функцію. В основі цієї функції лежить транспорт аксоплазми – процес безперервного руху (1 мм/с) різноманітних речовин від тіла нейрона по відростках до нервових закінчень і подальша дифузія їх у тканину. Одні з цих речовин (білки, нуклеотиди) самі включаються в обмін речовин, інші активують обмін речовин, покращують трофіку тканин і органів. Адаптаційно-трофічна функція вегетативної нервової системи здійснюється гуморальним шляхом.

На основі фізіологічних особливостей та морфологічних ознак виділяють *симпатичний відділ* вегетативної нервової системи та *парасимпатичний відділ* вегетативної нервової системи, які відрізняються локалізацією центрів та характером впливу на внутрішні органи.

Як симпатичний, так і парасимпатичний відділи нервової системи складаються з **центральної та периферійної частин**. Центральна частина представлена ядрами, які локалізуються в стовбурі головного мозку та в бічних рогах спинного мозку. До складу периферійної частини симпатичного та парасимпатичпого відділів нервової системи входять вегетативні вузли (гангліі), нервові волокна (прегангліонарні, постгангліонарні), еферентні нервові закінчення.

До симпатичного відділу вегетативної нервової системи відносяться вегетативні ядра бічних рогів грудного та верхньопоперекового відділів спинного мозку, до парасимпатичної – вегетативні ядра III, VII, IX та X пар черепних нервів і вегетативні ядра крижового відділу спинного мозку.

Вегетативні вузли

Вегетативні (автономні) вузли (гангліі) можуть розташовуватися вздовж хребта, а також у стінці органів або поблизу їх поверхні. У зв'язку з цим розрізняють вегетативні вузли I, II і III порядків. Гангліі I порядку (паравертебральні, біляхребтові) лежать по боках від хребта і в сукупності утворюють симпатичні ланцюжки. Гангліі II порядку (превертебральні) розміщені спереду хребта у складі передхребтових сплетень. Гангліі III порядку (органні) зосереджені в товщі органів (інтраорганні) або поблизу від них (екстраорганні). Вузли I і II порядку прийнято відносити до симпатичної частини вегетативної нервової системи. Вузли III порядку містять як симпатичні, так і парасимпатичні нейрони з переважанням останніх.

Вегетативний вузол вкритий сполучнотканинною капсулою, і містить тіла мультиполярних нейроцитів, які розміщуються дифузно або групами. Тіло кожного нейрона має власну тонку капсулу, зовнішній шар якої утворений сполучною тканиною, а внутрішній – плоскими ендотеліальними клітинами. Навколо тіл та відростків нейроцитів розміщені клітини – сателіти (мантійні гліоцити), які є різновидом клітин нейроглії та по відношенню до нейроцитів виконують опорну, захисну та трофічну функції.

Нейрони вегетативних гангліїв поділяються на три основних типи:

- *еферентні нейрони (клітини Догеля I типу)* – мають довгий аксон і короткі розгалужені дендрити;

- *аферентні нейрони (клітини Догеля II типу)* – клітини з довгим тонким нерозгалуженим аксоном, який виходить за межі ганглія, і довгими нерозгалуженими дендритами;

- *асоціативні нейрони (клітини Догеля III типу)* мають короткі дендрити, які не виходять за межі ганглію та аксони, що направляються в інші вузли.

Волокна вегетативної нервової системи

Аферентні нервові волокна вегетативної нервової системи утворюють: 1) нейрони спинномозкових вузлів; 2) нейрони чутливих вузлів черепних нервів; 3) власні чутливі нейрони вегетативної нервової системи (клітини Догеля II типу). Аферентні волокна які походять з нейронів спинномозкових вузлів і чутливих вузлів черепних нервів, мають добре виражену мієлінову оболонку, швидкість проведення нервового імпульсу – 12-120 м/с, а аферентні волокна, які утворені відростками клітин Догеля II типу, не мають мієлінової оболонки, швидкість проведення імпульсу 1-2 м/с.

Еферентні нервові волокна поділяються на прегангліонарні (передвузлові) і постгангліонарні (післявузлові).

Прегангліонарні волокна утворені відростками нейронів вегетативних ядер бічних рогів спинного мозку і вегетативних ядер черепномозкових нервів. Вони мають мієлінову оболонку. Швидкість проведення збудження в симпатичних прегангліонарних волокнах 1,5 – 4 м/с, у парасимпатичних – 10-20 м/с.

Постгангліонарні волокна є відростками (аксонами) еферентних нейронів вегетативних вузлів. Вони безмієлінові і відповідно мають низьку (1 м/с) швидкість проведення збудження.

Симпатична та парасимпатична частини вегетативної нервової системи

Нервова система об’єднує (інтегрує) частини організму в єдине ціле. Її вегетативний та соматичний відділи діють узгоджено, забезпечують пристосування реакцій до умов зовнішнього та внутрішнього середовищ.

Симпатичний та парасимпатичний відділи вегетативної нервової системи відрізняються між собою за будовою (табл. 4.1) та характером впливу на внутрішні органи (рис. 4.5).

Вегетативна нервова система відрізняється від соматичної наступними ознаками*:*

- повсюдним розміщенням;
- груповим розташуванням вегетативних центрів у головному та спинному мозку;
- наявністю численних вузлів у складі периферійної частини;
- локалізацією третього нейрона рефлекторної дуги поза центральною нервовою системою;
- наявністю власних чутливих нейронів (нервові клітини Догеля II типу) і як наслідок цього замиканням місцевих рефлекторних дуг ;
- відсутністю чіткої сегментарної будови.

Вплив симпатичного відділу вегетативної нервової системи на організм людини проявляється:

- війковий м'яз ока розслабляється; кришталик фокусується на віддалені об'єкти; зіниця розширюється;
- слинні залози продукують густий секрет;
- трахея розширюється;
- бронхи розширюються;
- судини легень розширюються;
- частота і сила серцевих скорочень зростають;
- надниркові залози продукують гормони стресу;
- печінка вивільняє глюкозу;
- нирки зменшують виділення сечі;
- у шлунку гальмується секреція травних ферментів;
- скорочення кишок сповільнюються;
- сфінктер сечового міхура скорочується;
- шкіра: кровоносні судини звужуються, волосся піднімається, зменшується секреція потових залоз;
- кровоносні судини розширюються, внаслідок чого підіймається кров’яний тиск.

Вплив парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи на організм людини проявляється:

- війковий м'яз ока скорочується; кришталик фокусується на близькі об'єкти; зіниця звужується, слізні залози виділяють сльози;
- залози носа утворюють слиз;
- слинні залози виділяють у великій кількості рідкий секрет;
- м'язи трахеї та бронхів скорочуються;
- частота і сила серцевих скорочень зменшується;

- печінка накопичує глюкозу;
- шлунок продукує травні ферменти;
- підшлункова залоза виділяє інсулін і ферменти;
- рухи кишок зростають;
- сфінктер сечового міхура розслабляється;
- статеві органи стимулюються: посилюють виділення у жінок, ерекція статевого члена та клітора.

Функція вегетативної нервової системи координувати діяльність внутрішніх органів проявляється у вигляді *вісцеро-вісцеральних рефлексів*. Так, подразнення кишечнику сповільнює скорочення серця; підвищує тиск у дузі аорти супроводжується змінами частоти та глибини дихання і т.д.

Подразнення внутрішніх органів відбивається на стані соматичної нервової системи та на структурах, які вона іннервує. Це так звані *вісцеросоматичні рефлекси.* Наприклад, тривале подразнення органів черевної порожнини (в експерименті або внаслідок захворювання) супроводжується зростанням тонусу м'язів черевного пресу та зміною чутливості окремих ділянок шкіри. Ригідність скелетної мускулатури і поява «відображених болів» при захворюваннях внутрішніх органів – не тільки приклади взаємодії вегетативного та анімального відділів нервової системи але і важливі діагностичні ознаки в практичній роботі лікаря.

Взаємодія вегетативного та соматичного відділів нервової системи здійснюється за типом *соматовісцеральних рефлексів*, які проявляються змінами діяльності внутрішніх органів при подразненні соматичних структур. Так, збудження шкірних рецепторів викликає зміни артеріального тиску, серцевої діяльності, дихання і т.д.

Вегетативні функції знаходяться в сфері впливу кори головного мозку. Підтвердженням цьому є умовно-рефлекторні зміни дихання, серцебиття та інших вегетативних функцій. Відомо, що в основі розвитку багатьох захворювань (виразкова хвороба шлунка та дванадцятипалої кишки, гіпертонічна хвороба та ін.) лежать порушення кіркових функцій внаслідок надзвичайних переживань (емоційний стрес).

Вегетативна нервова система організована за ієрархічним принципом: чим вище положення вегетативного центру в ієрархії, тим ширша сфера його впливу і, навпаки. Так, вищі вегетативні центри координують вегетативні й анімальні функції. Сегментарні вегетативні центри керують окремими вегетативними функціями (дихання, кровопостачання та ін.), або функціями окремих внутрішніх органів. Ще вужча сфера впливу місцевих вегетативних центрів. Вищі вегетативні центри впливають на органи не прямо а через нижчі вегетативні центри. Тим самим забезпечується багатоступеневий контроль за діяльністю внутрішніх органів.

Реакції, які викликаються вегетативною нервовою системою, носять дифузний характер: вони охоплюють значну частину органа або залучають в дію цілу систему органів. Це зумовлено дивергенцією (розходженням) збудження від вегетативного центру на значну територію іннервації, що можна уявити собі у вигляді лійки, зверненої вузькою частиною до нервового центру, а широкою – до органа, який іннервується. Збудження з одного прегангліонарного волокна передається у вегетативних вузлах на десятки, або на сотні нейронів. Відростки останніх багаторазово розгалужуючись, досягають субстрату, який іннервується, охоплюють його значну площу. Поширеність відповідної реакції пояснюється ще й тим, що передача нервового імпульсу з постгангліонарного волокна до клітин – мішеней робочого органа здійснюється медіаторами, які здатні розповсюджуватися на значні відстані. В окремих випадках вегетативна нервова система здатна забезпечити точну і швидку відповідну реакцію (наприклад, звуження і розширення зіниці).

5.4. Органи чуття.

Органи чуття – це спеціалізовані органи, за допомогою яких нервова система отримує подразнення із зовнішнього середовища, а також від органів власне тіла та сприймає ці подразнення у вигляді відчуття, забезпечуючи адаптацію організму до певних умов.

Органи чуття є периферичними частинами аналізаторів. Вони зумовлюють такі основні види чутливості: нюх, смак, зір, слух, рівновагу, дотик і положення тіла в просторі.

Аналізатор – це складна нейродинамічна система, за допомогою якої подразнення сприймаються, перетворюються в нервові імпульси, передаються по провідних шляхах у центральний відділ нервової системи, де відбувається формування відповідного відчуття. Кожен аналізатор складається з 3-4 частин: периферійної (рецепторної), проміжної (провідної), та центральної (кіркової).

Периферійна частина – це органи чуття, в яких знаходяться спеціалізовані рецепторні клітини, що сприймають сигнали із зовнішнього або внутрішнього середовища та перетворюють їх у нервовий імпульс.

Проміжна частина являє собою ланцюжок вставних нейронів, що здійснюють передачу інформації від рецепторних клітин до кіркових центрів. На цьому шляху можуть бути проміжні, підкіркові центри, де відбувається обробка аферентної інформації і переключення її на еферентні центри.

Центральна частина аналізатора представлена окремими зонам кори великих півкуль головного мозку, в яких відбувається аналіз та синтез отриманої інформації, вища нервова діяльність.

Класифікація органів чуття. Залежно від будови та функції рецепторних клітин органи чуття поділяються на три основні типи:

Первинночутливі – органи, в яких рецепторами є спеціалізовані нервові клітини (нейросенсорні), які сприймають подразнення своїми відростками та перетворюють внутрішню енергію в нервовий імпульс. До них відносяться орган зору та нюху.

Вторинночутливі – органи, в яких рецепторами є спеціалізовані епітеліальні клітини (сенсоепітеліальні), які передають трансформоване подразнення на відростки чутливих нейронів, у яких виникає нервовий імпульс. До них відносяться орган смаку, слуху та рівноваги.

Третинночутливі – органи без вираженої анатомічно-органної будови. До них відносяться різноманітні капсульовані та некапсульовані нервові закінчення.

5.4.1. Орган нюху.

Орган нюху являється хеморецептором, який сприймає запахи речовин. Система нюхових рецепторів, нюхових нервів і центрів нюху становить аналізатор нюху. Нюховий аналізатор представлений двома системами: основною і вомероназальною, кожна з яких складається з трьох частин: периферійної, проміжної та центральної.

Розвиток. Основний орган нюху має нейроектодермальне походження. Він починає формуватися на 5-му тижні ембріогенезу у вигляді потовщених ділянок ектодерми – нюхових плакод в ділянці передньої частини голови. Пізніше носові плакоди інвагінують у підлеглу мезенхіму, в результаті чого потовщений епітелій на 6-му тижні ембріогенезу зародка стає дном нюхової ямки, яка по мірі розвитку заглиблюється назад і вниз у напрямку до ротової порожнини. На 4-му місяці розвитку із елементів стінки нюхових ямок утворюються нейросенсорні нюхові клітини, підтримуючі (опорні) та базальні епітеліоцити. Аксони нюхових клітин об'єднуються між собою, утворюють пучки, які у вигляді ниток нюхового нерва проходять через отвір хрящової закладки майбутньої решітчастої кістки до нюхової цибулини головного мозку. Деякі ділянки ембріональної нюхової вистилки занурюються у підлеглу сполучну тканину, даючи початок нюховим залозам.

Вомероназальний (якобсоновий) орган формується на 6-му тижні ембріогенезу у вигляді парної закладки із епітелію нижньої перегородки носа. До 7-го тижня ембріогенезу завершується формування порожнини вомероназального органа та з'єднання вомероназального нерва з додатковою нюховою цибулиною. У вомероназальному органі плода 21-ої неділі починають диференціюватися підтримуючі та нейросенсорні клітини.

Основний орган нюху, який є периферійною частиною нюхового аналізатора, представлений обмеженою ділянкою слизової оболонки носа, що розташована в даху носової порожнини, у верхній третині носової перегородки та верхньої носової раковини. Загальна площа її становить 240-500 мкм^2. Нюхова ділянка візуально відрізняється від респіраторної ділянки слизової оболонки жовтуватим відтінком. Слизова оболонка нюхової ділянки складається з одношарового багаторядного призматичного епітелію та власної пластинки слизової оболонки (рис. 1), яка нерухомо зрощена з кістковою та хрящовою тканинами носової порожнини.

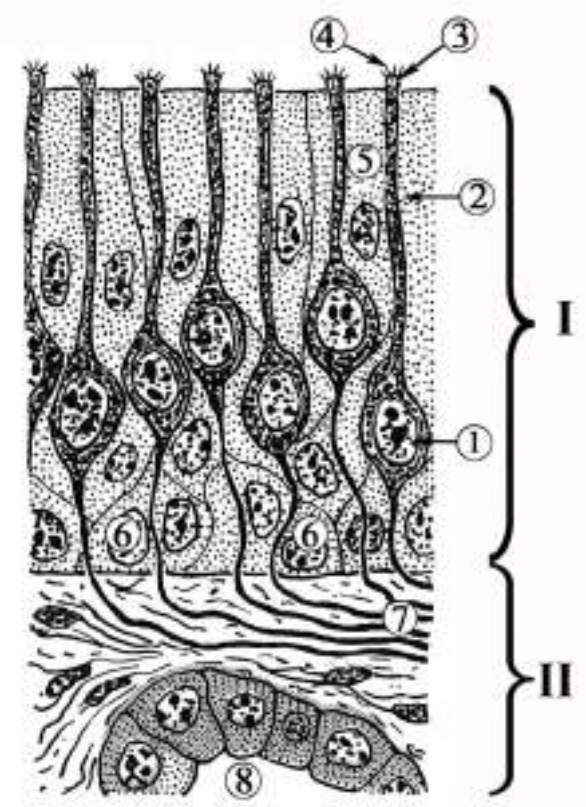

Рис. 1. Схема будови периферійного відділу нюхового аналізатора.
I – нюховий епітелій: 1 – рецепторна нюхова клітина; 2 – дендрит нюхової клітини; 3 – дендритна цибулина; 4 – нюхові війки; 5 – підтримуюча клітина; 6 – базальна клітина. II – власна пластинка слизової оболонки: 7 – аксони нюхових клітин; 8 – кінцевий секреторний відділ боуменової залози.

Висота епітеліального пласту 60-90 мкм, в ньому розрізняють 3 види клітин: рецепторні нюхові клітини або нюхові нейросенсорні клітини, підтримуючі та базальні. Від підлеглої сполучної тканини рецепторна ділянка нюхового аналізатора відмежована базальною мембраною.

Рецепторні або нюхові нейросенсорні клітини (рис. 2) розміщуються між підтримуючими клітинами.

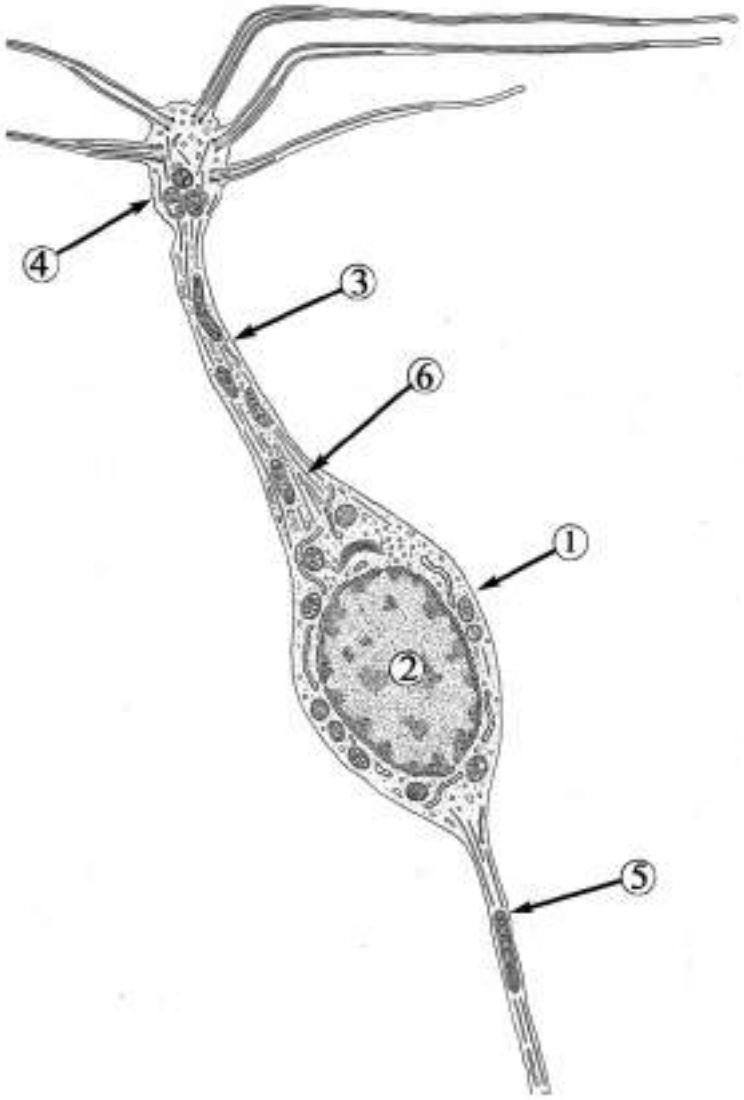

Рис. 2. Схема будови рецепторної або нюхової нейросенсорної клітини.
1 – тіло клітини; 2 – ядро; 3 – периферійний відросток (дендрит); 4 – дендритна цибулина з рухомими нюховими війками; 5 – центральний відросток (аксон); 6 – нейрофібрили.

У людини їх близько 40 млн, а в собак у багато разів більше (близько 225 млн). Цим пояснюється висока здатність собак вловлювати запахи. За своєю природою вони є біполярними нервовими клітинами. Вони мають веретеноподібну форму з двома відростками. Від розширеної частини клітини – тіла – відходить короткий периферійний відросток – дендрит і довгий центральний – аксон. Периферійний відросток рецепторної клітини довжиною 15-20 мкм закінчується потовщенням – дендритною цибулиною (булавою). Дендритна цибулина клітин на своїй округлій поверхні містить до 10-12 рухомих нюхових війок, довжина яких досягає 2-3 мкм. Війки складаються із 9-ти периферійних та двох центральних пар мікротрубочок, які відходять від базального тільця. Ці війки як своєрідні антени виступають у порожнину носа і беруть участь у процесі хемосприйняття: у їх плазмолему вбудовані

хеморецепторні молекули, які специфічно зв'язуються з молекулами пахучих речовин. Встановлено, що нюхові нейросенсорні епітеліоцити людини реєструють 25-35 первинних запахів. Їх комбінації утворюють багато мільйонів запахів, що сприймаються. Цитоплазма периферійного відростка містить велику кількість мітохондрій, елементи гранулярної ендоплазматичної сітки та нейрофібрили, які лежать вздовж осі відростка. Ядерні ділянки нейросенсорних клітин займають, як правило, середнє положення в товщі епітеліального пласта. Ядра клітин світлі, з одним або двома великими ядерцями. Біля ядра локалізується добре виражена гранулярна ендоплазматична сітка, полісоми, комплекс Гольджі та незначна кількість лізосом. Базальна частина клітини переходить у вузький аксон, який проходить між підтримуючими клітинами. У сполучній тканині власної пластинки слизової оболонки центральні відростки нейросенсорних клітин утворюють пучки безмієлінового нюхового нерва, що об'єднуються в 20-40 нюхових ниток, які крізь отвори решітчастої пластинки проходять у порожнину черепа і закінчуються у нюховій цибулині головного мозку.

Підтримуючі клітини формують багаторядний епітеліальний пласт, в якому локалізуються нюхові клітини. Це високі призматичні клітини на апікальній поверхні яких розташовані численні мікроворсинки довжиною до 4 мкм. В центральній частині клітин локалізується ядро, над яким розташовується комплекс Гольджі. В цитоплазмі підтримуючих клітин добре виражені всі органели загального призначення, особливо ендоплазматична сітка та мітохондрії, які в основному зосереджуються на апікальному полюсі, де є велика кількість гранул та вакуоль. В клітинах міститься жовто-коричнивий пігмент. Підтримуючі клітини виконують опорну та секреторну функції, мають високий рівень метаболізму. Вони виділяють секрет за апокриновим типом, який входить до складу слизу, що знаходиться в нюховій ділянці.

Базальні клітини лежать на базальній мембрані та мають велику кількість цитоплазматичних відростків, якими охоплюють аксони нейросенсорних клітин, утворюючи нюхові пучки. Ці клітини характеризуються невеликим об'ємом цитоплазми навколо ядра, яка заповнена рибосомами; інші органели розвинуті слабо, тонофібрили відсутні. Базальні клітини являються малодиференційованими (камбіальними) клітинами, що служать джерелом для регенерації рецепторних і підтримуючих. Цикл фізіологічної регенерації нейросенсорних клітин 30-35 днів.

Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій розташовується велика кількість кровоносних судин та кінцеві секреторні відділи простих трубчасто-альвеолярних – Боуменових залоз. Кінцеві відділи залоз побудовані з двох типів клітин: зовнішніх кошикоподібних – міоепітеліальних та внутрішніх – секреторних, які виділяють водянистий білковий секрет на поверхню нюхового епітелію за

мерокриновим типом, який розщеплює пахучі речовини, які взаємодіють з рецепторно-трансдукторною системою війок нейросенсорних клітин. Це викликає зміну мембранного потенціалу, який передається через ланцюжок нейронів в центральну ділянку органа нюху.

Проміжна частина основної нюхової сенсорної системи починається нюховими безмієліновими нервовими волокнами, які об'єднуються у 20-40 нюхових пучків і через отвори решітчастої кістки прямують до нюхової цибулини (рис. 3).

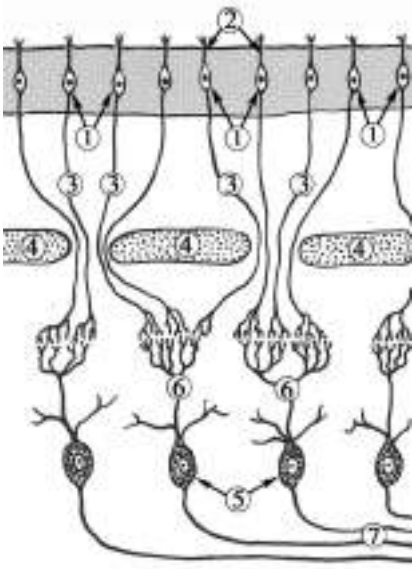

Рис. 3. Схема будови нюхового аналізатора.
1 – рецепторні нюхові клітини; 2 – дендрити нюхових клітин; 3 – аксони нюхових клітин; 4 – решітчаста кістка; 5 – мітральні клітини нюхової цибулини; 6 – дендрити мітральних клітин; 7 – аксони мітральних клітин.

Нюхові цибулини є структурами кінцевого мозку. В них розташовуються складні синаптичні з'єднання з дендритами мітральних, пучкових та зернистих клітин. У нюхових цибулинах знаходяться другі нейрони нюхового аналізатора. Це великі мультиполярні нейрони, які називають мітральними клітинами, вони утворюють декілька тисяч синаптичних контактів з аксонами нейросенсорних клітин одноіменної і частково протилежної сторони. Нюхові цибулини побудовані з 6-ти шарів: 1. Шар нюхових волокон; 2. Клубочковий шар; 3. Зовнішній сітчастий шар; 4. Шар тіл мітральних клітин; 5. Внутрішній сітчастий шар; 6. Зернистий шар (рис. 4).

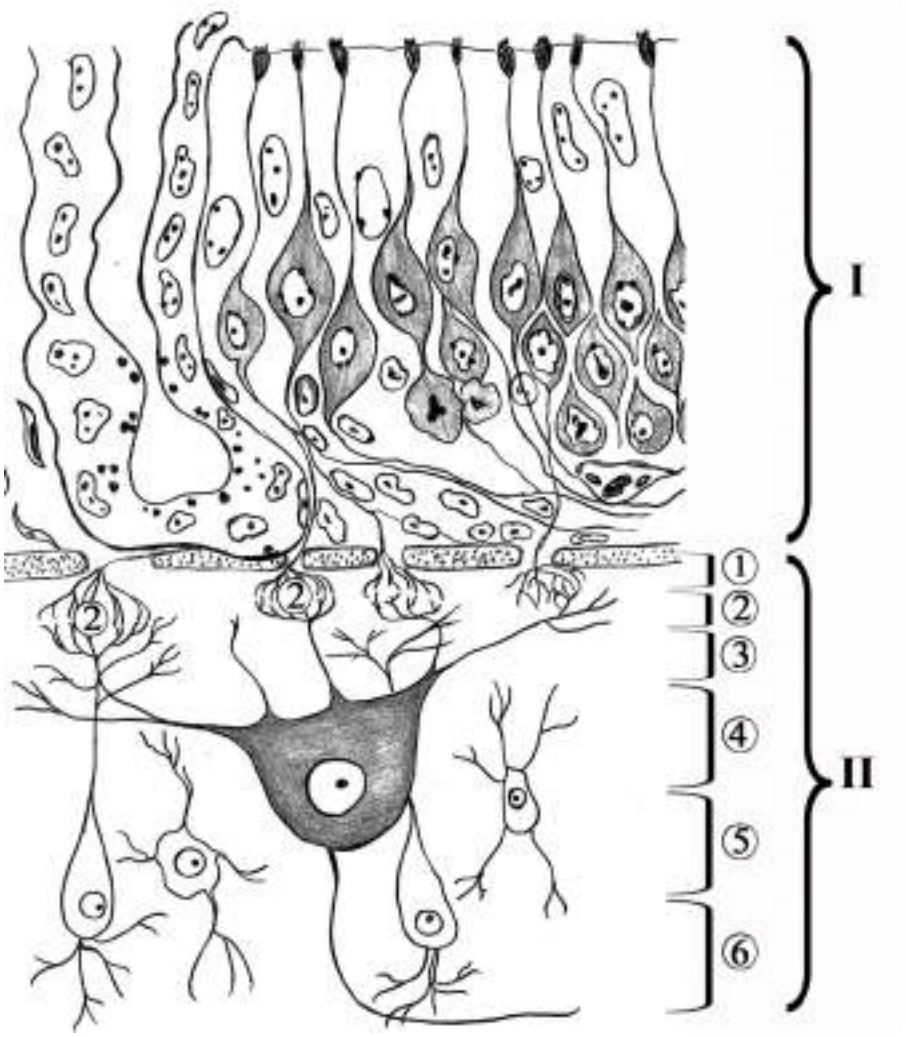

Рис. 4. Схема будови нюхової цибулини.

I – нюхова ділянка слизової оболонки носа. II – нюхова цибулина: 1 – шар нюхових волокон; 2 – клубочковий шар; 3 – зовнішній сітчастий шар; 4 – шар тіл мітральних клітин; 5 – внутрішній сітчастий шар; 6 – зернистий шар.

Шар нюхових волокон утворений пучками аксонів нейросенсорних клітин.

В клубочковому шарі відбувається контакт аксонів нейросенсорних клітин з дендритами мітральних клітин та сумується збудження рецепторних клітин. В цьому ж шарі відбувається взаємодія рецепторних клітини між собою і з малими асоціативними клітинами.

Зовнішній сітчастий ша*р* утворений тілами пучкових клітин та синапсами з додатковими дендритами мітральних клітин, аксонами міжклубочкових клітин та дендро-дендритними синапсами мітральних клітин.

В четвертому шарі (шарі тіл мітральних клітин) локалізовані тіла мультиполярних мітральних клітин.

Внутрішній сітчастий шар утворений аксонами мітральних клітин, які проходять через 4-5-ий шари.

Зернистий шар утворений аксонами і колатералями мітральних клітин, клітинами зернами, які являються гальмівними. Їх дендрити утворюють синапси з колатералями аксонів мітральних клітин.

Таким чином, біполярні нюхові клітини у слизовій оболонці порожнини носа є першими нейронами нюхового шляху, а мітральні та пучкові клітини нюхових цибулин – другими нейронами.

Центральна частина нюхової сенсорної системи представлена структурами лімбічної системи, які розташовані на нижньомедіальній поверхні великих півкуль головного мозку. Куди прямують аксони мітральних клітин та відбувається остаточний аналіз нюхової інформації.

Сенсорна нюхова система через ретикулярну формацію зв'язана з вегетативними центрами, чим пояснюються рефлекси з нюхових рецепторів на травну і дихальну системи.

Периферійною частиною вомероназальної системи є вомероназальний (якобсонов) орган, який розміщений у власній пластинці слизової оболонки у основі передньої третини носової перегородки між хрящовою і кістковою тканиною носа. Він має вигляд парних епітеліальних трубок, які замкнуті з однієї сторони, а іншою стороною відриваються у порожнину носа. Серед епітеліоцитів розріняють: нейросенсорні клітини (рецепторні), підтримуючі та базальні клітини. *Нейросенсорні клітини* вомероназального органа схожі за будовою до нейросенсорних клітин основного органа нюху, відрізняються тільки тим, що дендритні цибулини (булави) рецепторних клітин вомероназального органа мають на своїй поверхні не війки, які здатні активно рухатися, а нерухомі мікроворсинки. *Підтримуючі і базальні клітини* вомероназального органа нічим не відрізняються за будовою від однойменних клітин основного органа нюху.

Проміжна частина вомероназального органа представлена безмієліновими волокнами вомероназального нерва, які об'єднуються у пучки, проходять через отвори решітчастої кістки і з'єднуються з додатковою нюховою цибулиною, яка розміщена в дорсомедіальній частині основної нюхової цибулини і має з нею схожу будову.

Центральна частина вомероназального органа розташована в гіпокампі куди прямують аксони мітральних клітин.

Функції вомероназальної системи пов'язані з функціями статевих органів (регуляція статевих циклів, сексуальної поведінки), це пов'язано з тим, що нейросенсорні клітини вомероназального органа реагують на феромони. Збудження передається в гіпоталамус і активує певні структури лімбічної системи, що зрештою призводить до відповідної сексуальної реакції.

5.4.2. Орган смаку.

Орган смаку

Смак – процес сприйняття смакових властивостей речовини, що потрапляє на рецептори язика порожнини рота. Збудження із смакових рецепторів бруньок передається через волокна язикового нерва в міст і довгастий мозок, а звідти – до зорових горбів і кори великого мозку. Так формується сприйняття у вигляді різних смакових відчуттів. Уся ця система створює аналізатор смаку. Він здійснює аналіз смакових якостей харчових речовин.

Розвиток Смакові бруньки у людини починають закладатися на 7-му тижні ембріогенезу. Джерелом розвитку клітин смакових бруньок є ембріональний багатошаровий епітелій сосочків язика, який диференціюється під дією закінчень нервових волокон язикового, язикоглоткового та блукаючого нервів.

Периферійний відділ смакового аналізатора представлений смаковими бруньками, які розташовані у товщі багатошарового плоского незроговілого епітелію на бічних поверхнях листоподібних (рис. 1), грибоподібних і жолобкуватих сосочків язика. У дітей, а іноді й у дорослих, смакові бруньки зустрічаються на губах, надгортаннику і голосових зв'язках. Загальна кількість смакових бруньок дорівнює 2000, тільки на поверхні кожного жолобкуватого сосочка нараховують до 200-300 бруньок.

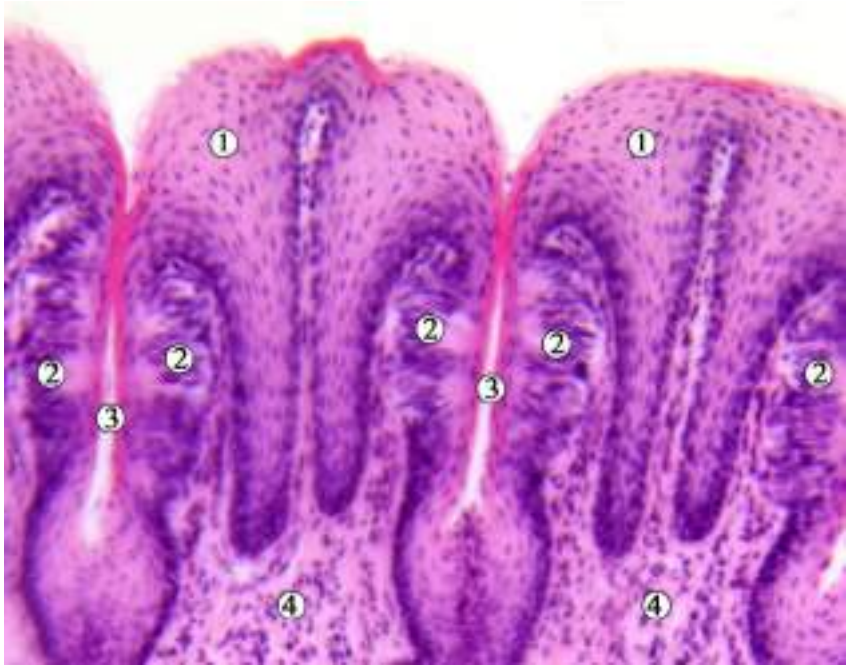

Рис. 1. Листоподібні сосочки язика.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40ˣ:
1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій; 2 – смакові бруньки; 3 – смакова пора; 4 – власна пластинка слизової оболонки.

Смакова брунька еліпсоїдної форми займає усю товщу епітеліального пласта від базальної мембрани до поверхні епітелію, де вона відкривається смаковою порою, яка закінчується досередини заглибленням – смаковою ямкою. Смакова брунька складається з 40-80 клітин, які щільно прилягають одна до одної, серед них розрізняють смакові рецепторні клітини або сенсоепітеліальні, підтримуючі, базальні та периферичні клітини (рис. 2).

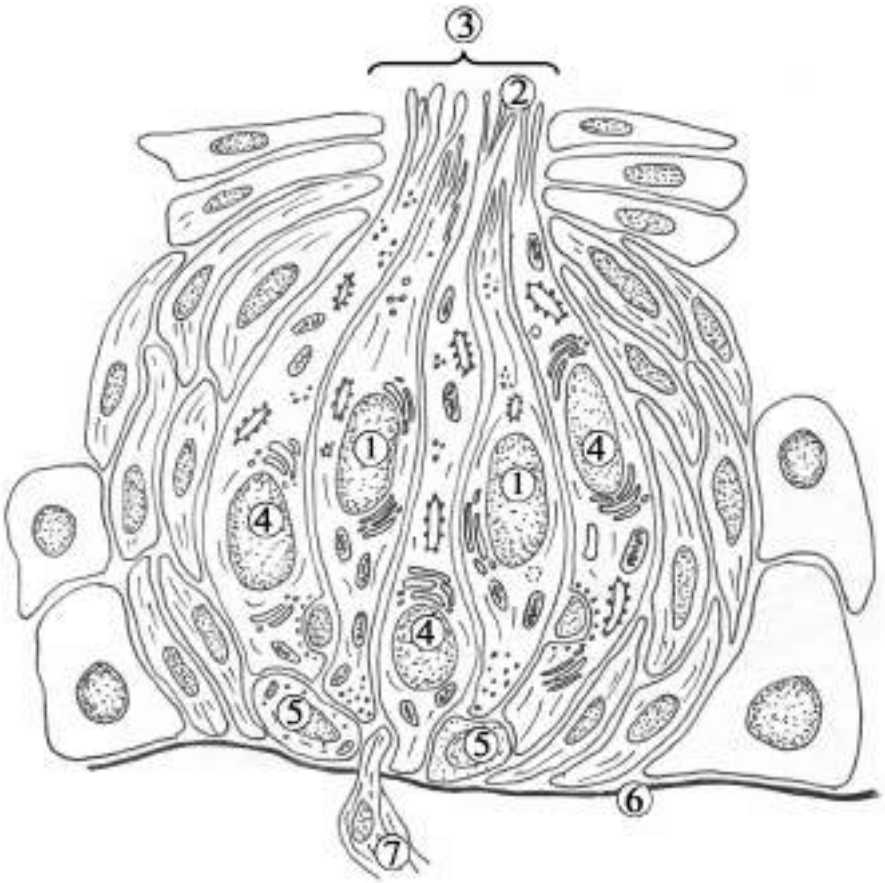

Рис. 2. Схема будови смакової бруньки.
1 – рецепторні смакові клітини (сенсоепітеліальні); 2 – мікроворсинки; 3 – смакова пора; 4 – підтримуючі клітини; 5 – базальні клітини; 6 – базальна мембрана; 7 – нервові волокна.

Серед *смакових клітин (сенсоепітеліальних)* розрізняють світлі вузькі і світлі циліндричні, які не відрізняються будовою. На базальному полюсі клітин розташовуються світле ядро, навколо якого локалізуються мітохондрії, первинні і вторинні лізосоми. Цитоплазма рецепторних клітин багата на РНК і білки, містить добре розвинуту ендоплазматичну сітку та комплекс Гольджі. На апікальній поверхні смакових клітин є багато тонких мікроворсинок, які значно збільшують площу сприймаючої поверхні при взаємодії із смаковими речовинами. Між мікроворсинками у смаковій ямці знаходиться електронно-щільна речовина з високою активністю фосфатаз, рецепторний білок та глікопротеїди, які відіграють роль адсорбента для смакових речовин, що

потрапляють на язик. Енергія зовнішньої дії трансформується у рецепторний потенціал. Під його дією із рецепторних клітин виділяється медіатор, який діє на нервове закінчення сенсорного нейрона, викликає в ньому генерацію нервового імпульсу. Нервовий імпульс передається далі в проміжну частину аналізатора.

На різних ділянках язика рецептори мають неоднакову чутливість до різних смакових речовин. До солодкого найбільш чутливий кінчик язика, до гіркого – корінь, до кислого – краї, до солоного – краї язика і кінчик.

Відчуття смаку виникає під впливом розчинених харчових речовин, молекули яких взаємодіють з рецепторами на мембрані мікроворсинок смакових клітин, причому кожний сенсорний епітеліоцит сприймає декілька видів смакових подразників. Нервовий імпульс, що виникає, передається на нервові волокна, які обплітають рецепторні клітини смакової бруньки, утворюють на них синапси. У сукупності нервові волокна формують нервові сплетення, через які нервовий імпульс провідною частиною смакового аналізатора передається до кори великих півкуль тім'яної ділянки головного мозку.

Підтримуючі клітини – вузькі, високі клітини призматичної форми з великим базофільно забарвленим овальним ядром, локалізованим на базальному полюсі клітини, світлою цитоплазмою, в якій добре розвинуті ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі є вільні рибосоми та багато мітохондрій. На апікальній поверхні є мікроворсинки.

Базальні клітини – невеликі клітини, які лежать на базальній мембрані, не досягають смакової пори і не контактують з нервовими волокнами. Мають велике ядро і незначну кількість цитоплазми з малою кількістю органел. Вони є малодиференційованими клітинами і служать джерелом регенерації для рецепторних та підтримуючих клітин. Цикл фізіологічної регенерації сенсоепітеліальних клітин 10 днів.

Периферійні клітини – серпоподібні клітини з малою кількістю органел, але великою кількість мікротрубочок і нервових закінчень.

Проміжна частина смакового аналізатора. Центральні відростки нейронів, які здійснюють смакову іннервацію, направляються у складі лицевого, язикоглоткового і блукаючого черепних нервів до ядра одиночного шляху, де знаходиться другий нейрон. Тут може відбутися переключення імпульсів на еферентні шляхи до мімічної мускулатури, слинних залоз, м'язів язика. Аксони ядра одиночного шляху досягають таламуса, де знаходиться третій нейрон, аксони якого закінчуються на четвертому нейроні кори великого мозку (нижня частина постцентральної звивини, де знаходиться кірковий відділ смакового аналізатора (*центральна частина смакового аналізатора*)). Тут формуються смакові відчуття.

5.4.3. Орган зору.

Розвиток органу зору. Око утворюється з декількох ембріональних зачатків. Сітківка і зоровий нерв формуються з нервової трубки шляхом утворення спочатку так званих очних пухирців, що зберігають зв'язок з ембріональним мозком за допомогою порожніх очних стебелець. Передня частина очного пухирця вп'ячується всередину його порожнини, завдяки чому він набуває форму двостінного очного келиха. Частина ектодерми, розташована навпроти отвору очного келиха, потовщується, інвагінує і відшнуровується, даючи початок зачатку кришталика. Ектодерма зазнає ці зміни під впливом індукторів диференціювання, що утворюються в очному пухирці. Спочатку кришталик має вигляд полого епітеліального пухирця. Потім клітини епітелію його задньої стінки подовжуються і перетворюються в так звані кришталикові волокна, що заповнюють порожнину пухирця. В процесі розвитку внутрішня стінка очного келиха перетворюється в сітківку, а зовнішня - в пігментний шар сітківки. З нейробластів внутрішньої стінки очного келиха утворюються колбочконесучі і паличконесучі фоторецепторні нейросенсорні клітини та інші нейрони сітківки. Розвиток фоторецепторних елементів тісно пов'язаний з розвитком пігментного шару сітківки. При цьому диски майбутніх колбочконесучих і паличконесучих клітин розвиваються спочатку однаково - шляхом утворення складок плазматичної мембрани і вийок, потім частина ембріональних колбочкових клітин зазнають додаткового диференціювання, що призводить до замикання дисків, відриву їх від плазмолеми і перетворенню у паличконесучі клітини. Утворення дисків індукується вітаміном А. За його відсутності вони не розвиваються, а у дорослих при довготривалій недостатності вітаміну А диски руйнуються.

Стебельце очного келиха пронизується аксонами гангліозних клітин, що утворюються в сітківці. Ці аксони і формують зоровий нерв, який прямує в мозок. З мезенхіми, що оточує очний келих, формується судинна оболонка і склера. У передній частині ока склера переходить у покриту багатошаровим плоским епітелієм прозору рогівку. Судини і мезенхіма, що проникають на ранніх стадіях розвитку всередину очного келиха, спільно з ембріональною сітківкою приймають участь в утворенні склоподібного тіла і райдужної оболонки. М'яз райдужної оболонки, звужувач зіниці, розвивається з крайового потовщення зовнішнього та внутрішнього листків очного келиха, а м'яз - розширювач зіниці, - з зовнішнього листка. Таким чином обидва м'язи райдужної оболонки мають нейральне походження.

Периферична частина зорового аналізатора – око – призначена для відтворення образів навколишнього світу. Орган зору складається з очного яблука та допоміжного апарату ока.

Стінка очного яблука утворена трьома оболонками:

- *Зовнішньою фіброзною*, яка складається із склери та рогівки.
- *Середньою судинною*, яка включає власне судинну оболонку, райдужку та війкове (циліарне) тіло.
- *Внутрішньою* - сітківкою, яка зв'язана з мозком зоровим нервом.

До складу очного яблука входять також кришталик, передня і задня камери ока, заповнені водянистою вологою, та склисте тіло.

Оболонки ока та їх похідні формують три функціональних апарата ока: діоптричний, акомодаційний та фоторецепторний.

Діоптричний (світлозаломлюючий) апарат забезпечує заломлення світлових променів і проекцію спостережуваних предметів на сітківку. До нього відносять: рогівку, кришталик, вологу передньої та задньої камер ока, склисте тіло.

Акомодаційний апарат забезпечує фокусування зображення, змінює силу заломлення кришталика та регулює інтенсивність освітлення сітківки. До нього відносять: війкове тіло, війковий м'яз та райдужку.

Фоторецепторний апарат забезпечує сприйняття і первинну обробку світлових сигналів. Представлений сітківкою.

Фіброзна оболонка

Зовнішня фіброзна оболонка складається з непрозорої *склери* і прозорої *рогівки*.

Склера утворена щільною волокнистою сполучною тканиною, яка містить велику кількість колагенових волокон, між якими розташовані фібробласти та окремі еластичні волокна. Склера виконує захисну і опорну функції, до її зовнішньої поверхні прикріплюються сухожилки очних м'язів. У ділянці лімба склера переходить у рогівку. На внутрішній поверхні лімба розташована система вистелених ендотелієм каналів (трабекулярна сітка), які ведуть у венозний синус склери (шлемов канал) – шлях відтоку водянистої вологи з передньої камери ока. При порушенні відтоку підвищується внутрішньо-очний тиск, що характерно для захворювання глаукоми.

Рогівка – випукла назовні прозора пластинка передньої частини зовнішньої оболонки очного яблука, яка займає 1/6 її площі. У рогівці розрізняють п'ять шарів: передній епітелій, передня пограничная мембрана, власна речовина рогівки, задня пограничная мембрана, задній епітелій.

Передній епітелій утворений багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, клітини якого розташовані у 5-6 рядів. Містить численні нервові

закінчення, які забезпечують високу тактильну чутливість рогівки. Подразнення нервових закінчень викликає рефлекторне моргання, сльозотечу і змикання повік. Поверхня рогівки постійно зволожується секретом слізних залоз, який захищає око від шкідливих фізико-хімічних впливів навколишнього середовища. Для епітелію рогівки характерна висока регенераторна здатність, оновлюється кожні 7 діб. В ділянці лімба переходить в епітелій кон'юнктиви.

Передня пограничнa мембрана (боуменова оболонка) – ущільнений зовнішній шар власної речовини рогівки товщиною 6-9 мкм, розташований під базальною мембраною переднього епітелію рогівки, побудований з сітки колагенових фібрил.

Власна речовина рогівки (строма) складає 90% товщини рогівки. Вона утворена щільною волокнистою сполучною тканиною, яка складається з плоских пучків (пластинок) колагенових волокон, що розміщені під кутом один до одного, між якими розташовуються фіброцити. Клітини та волокна оточені аморфним компонентом міжклітинної речовини, який містить велику кількість глікозаміногліканів (переважно кератинсульфатів), що забезпечують прозорість рогівки. Власна речовина рогівки містить численні нервові закінчення; в ній відсутні кровоносні і лімфатичні судини.

Задня пограничнa мембрана (десцеметова оболонка) представлена колагеновими волокнами в оточенні аморфної речовини. Це скловидна, сильно заломлююча світло мембрана, товщиною 5-10 мкм. Утворена двома шарами: зовнішнього – еластичного, внутрішнього – кутикулярного. Характерними особливостями десцеметової оболонки є міцність, резистентність до хімічних агентів і до розплавляючої дії гнійного ексудату при виразках рогівки При руйнації передніх шарівдесцеметова оболонка вип'ячується у вигляді прозорого пухирця (десцеметоцелє). На периферії вона потовщується і людей похилого віку на цьому місці можуть утворюватися округлі бородавчасті утвори – тільця Гассаля-Генле.

Задній епітелій утворений одношаровим плоским епітелієм, який захищає строму рогівки від впливу вологи передньої камери, приймає участь в обміні рідини та іонів в рогівці. Слабко регенерує.

Живлення рогівки, яка не містить кровоносних судин, відбувається за рахунок дифузії поживних речовин із водянистої вологи передньої камери ока і від кровоносних судин лімба. При пошкодженні рогівки до неї зі сторони лімба вростають судини і порушують її прозорість. Рогівку успішно пересаджують від однієї людини до іншої, тому що не розвивається реакція відторгнення (ймовірно, внаслідок відсутності в ній кровоносних судин).

Судинна оболонка

До складу судинної оболонки входить власне судинна оболонка, райдужка та війкове тіло.

Власне судинна оболонка здійснює живлення пігментного епітелію та фоторецепторних клітин сітківки, регулює тиск і температуру очного яблука. Складається з пухкої волокнистої сполучної тканини з високим вмістом пігментних клітин. Товщина її в задньому відділі 0,22 – 0,3 мкм, а на периферії 0,1 – 0,15 мкм. У ній розрізняють надсудинну, судинну, судиннокапілярну пластинки та базальний комплекс.

Надсудинна пластинка межує зі склерою. Вона містить велику кількість пігментних клітин, фібробластів та колагенових волокон.

Судинна пластинка утворена артеріями та венами, між якими розташована пухка волокниста сполучна тканина, пігментні клітини та окремі пучки гладеньких міоцитів.

Судиннокапілярна пластинка містить густу сітку капілярів різного калібру вісцерального або соматичного типу. Між капілярами розташовуються сплощені фібробласти.

Базальний комплекс (мембрана Бруха) – дуже тонка сполучнотканинна пластинка, яка відмежовує судинну оболонку від пігментного шару сітківки. В ній розрізняють зовнішній колагеновий шар з зоною тонких еластичних волокон; внутрішній колагеновий шар, волокнистий (фіброзний) - більш широкий; базальну мембрану пігментного епітелію – кутикулярний.

Райдужка (райдужна оболонка) - це забарвлений диск з круглим отвором змінної величини (зіниця) у центрі. Величина зіниці змінюється залежно від освітленості. Райдужка виконує роль діафрагми, яка регулює кількість світла, що попадає на сітківку. Райдужка розташована між рогівкою і кришталиком на межі між передньої і задньою камерами ока. Край райдужки, який з’єднує її з війковим тілом називається циліарним краєм. Вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю судин і пігментних клітин, які зумовлюють колір очей. Тут розташовуються гладкі міоцити, які утворюють м’язи звужувач та розширювач зіниці ока. У райдужці розрізняють п’ять шарів: передній епітелій, зовнішній пограничний шар, судинний шар, внутрішній пограничний шар, задній пігментний епітелій.

Передній епітелій (одношаровий плоский епітелій) є продовженням заднього епітелію рогівки.

Зовнішній пограничний шар складається з основної речовини, в якій знаходиться значна кількість фібробластів і пігментних клітин. Розташування і кількість меланоцитів зумовлює колір очей. В альбіносів пігмент відсутній і райдужка має червоний колір у зв’язку з тим, що через її товщу просвічуються

кровоносні судини. У похилому віці спостерігається депігментація райдужки і вона стає більш світлою.

Судинний шар містить численні кровоносні судини, простір між якими заповнений пухкою волокнистою сполучною тканиною з пігментними клітинами.

Внутрішній пограничний шар не відрізняється за будовою від зовнішнього пограничного шару.

Задній пігментний епітелій є продовженням двошарового епітелію сітківки, який вкриває війкове тіло та відростки.

Свою функцію в якості діафрагми ока райдужка здійснює за допомогою двох м'язів: м'яз звужувач та м'яз розширювач зіниці. М'язи райдужки побудовані з гладенької м'язової тканини нейрального походження. Змінюючи діаметр зіниці, вони регулюють кількість світла, що потрапляє на сітківку.

М'яз-звужувач зіниці ока утворений з концентрично розташованих пучків гладких міоцитів, які лежать в ділянці вільного краю райдужки; інервується парасимпатичними нервовими волокнами.

М'яз-розширювач зіниці ока утворений з пучків гладких міоцитів, які йдуть вздовж пігментного епітелію радіально – від вільного краю райдужки до циліарного; інервується симпатичними нервовими волокнами.

Війкове (циліарне) тіло – потовщена передня ділянка судинної оболонки, яка має вигляд м'язово-волокнистого кільця, яке розташоване між краєм райдужки і зубчастою лінією. Бере участь у фіксації кришталика та змінює його кривину, приймаючи участь в акті акомодації, а також продукує водянисту вологу. На меридіональних зрізах через око війкове тіло має вигляд трикутника, котрий своєю основою обернутий до передньої камери ока. Циліарне тіло складається з двох частин: внутрішньої – циліарної корони та зовнішньої – циліарного кільця. Від поверхні корони, в напрямку до кришталика відходять циліарні відростки – складки війкового тіла, в кількості 70-80 виступають у задню камеру ока. Циліарні відростки утворені сполучною тканиною з високим вмістом пігментних клітин і фенестрованими капілярами; вкриті війчастим епітелієм. Війковий епітелій, який вкриває циліарні відростки – двошаровий кубічний, продукує водянисту вологу і приймає участь у формуванні бар'єра між кров'ю і вологою. Від циліарних відростків відходять волокна війкового пояска – радіально розташовані пучки волокон, які вплітаються в капсулу кришталика, та таким чином фіксують кришталик до війкового тіла.

Основну масу війкового тіла утворює циліарний м'яз, представлений пучками гладеньких міоцитів, які розміщуються у трьох напрямках. Розрізняють зовнішні меридіональні м'язові пучки, які лежать безпосередньо під склерою, середні радіальні і циркулярні пучки, які утворюють кільцевий

м’язовий шар. Між м’язовими пучками розташована пухка волокниста сполучна тканина з пігментними клітинами. Скорочення циліарного м’яза розслаблює волокна війкового пояска, внаслідок чого останній перестає натягувати капсулу кришталика, який при цьому завдяки своїй еластичності стає опуклим, а його заломлювальна сила зростає і око фокусується на предмети розташовані на близькій відстані.

Камери ока, які утворюють простори між рогівкою, райдужкою та кришталиком (передня камера ока), і між райдужкою, відростками війкового тіла, війковим пояском та кришталиком (задня камера ока) заповнені водянистою вологою, за допомогою якої підтримується стала величина тиску всередині очного яблука. Водяниста волога продукується війковим тілом і всмоктується у венозному синусі склери.

Передня і задня камери очного яблука сполучаються між собою через з*іницю*.

Регуляція обміну речовин у внутрішньо-очних структурах, зокрема, в оптичних світлозамломлюючих середовищах (водяниста волога, що заповнює його передню і задню камери, кришталик і склоподібне тіло) і підтримка тонусу очного яблука забезпечується циркуляцією внутрішньо-очної рідини в камерах ока, якими заповнена порожнина ока.

Внутрішньо-очна рідина - важливе джерело живлення внутрішніх структур ока. Водяниста волога циркулює переважно в передньому сегменті ока. Вона бере участь в обміні речовин кришталика, рогівки, трабекулярного апарату, склоподібного тіла і грає важливу роль в підтримці певного рівня внутрішньоочного тиску.

Внутрішньоочна рідина безперервно продукується відростками циліарного тіла, накопичується в задній камері, яка представляє собою щілиноподібний простір складної конфігурації, розташований позаду від райдужної оболонки. Потім більша частина вологи відтікає через зіницю, омиваючи кришталик, після чого надходить в передню камеру і проходить через дренажну систему ока, що знаходиться в зоні кута передньої камери – трабекулу (трабекулярну сітку) і шлемов канал (венозний синус склери). З нього внутрішньоочна рідина відтікає через вивідні колектори (випускники) в поверхневі вени склери.

Передня стінка кута передньої камери утворюється в місці переходу рогівки у склеру, задня - утворена райдужною оболонкою, вершиною кута служить передня частина циліарного тіла.

Трабекула (трабекулярна сітка) представляє собою сіткоподібне кільце, утворене сполучнотканинними пластинками, що мають безліч отворів і щілин. Водяниста волога просочується через трабекулярну мережу (сітку) і збирається

у шлемовому каналі (венозному синусі склери), що представляє собою циркулярну щілину з діаметром просвіту близько 0,3-0,5 мм, а потім відтікає через 25-30 тонких канальців (випускників), що впадають в епісклеральні (зовнішні) вени ока, які і є кінцевим пунктом відтоку водянистої вологи.

Трабекулярной апарат являє собою багатошаровий фільтр, який забезпечує односторонній рух рідини з передньої камери в склеральний синус.

Описаний шлях є основним і по ньому відтікає в середньому 85-95% водянистої вологи. Крім переднього шляху відтоку внутрішньоочної рідини, виділяють і додатковий: приблизно 5-15% водянистої вологи йде з ока, просочуючись через циліарне тіло і склеру в вени судинної оболонки і склеральні вени, формуючи, так званий, увеосклеральний шлях відтоку.

Кришталик – прозорий двоопуклий утвір, який сполучається з циліарним тілом за допомогою волокон війкового пояска. В залежності від сили натягнення волокон війкового пояска кришталик змінює свою кривину (опуклість), що призводить до зміни його заломлюючої сили (акомодація) та забезпечує цим здатність фокусувати на сітківці предмети, розташовані на різній відстані від ока. Разом з рогівкою та скловидним тілом кришталик складає основне світлозаломлююче середовище. Радіус кривини кришталика від 6 до 10 мм, показник заломлення 1,42. Кришталик вкритий прозорою капсулою. Передня стінка, яка прилягає до капсули складається із одношарового плоского епітелію. У напрямку до екватора епітеліоцити стають вищими, утворюють росткову зону за рахунок якої протягом життя поновлюються клітини задньої та передньої поверхонь кришталика. Нові епітеліоцити перетворюються у кришталикові волокна. Кожне волокно представляє собою прозору шестикутну призму, в цитоплазмі яких знаходиться білок – кристалін. Волокна склеюються одне з одним особливою речовиною з однаковим коефіцієнтом заломлення. Центрально розташовані волокна втрачають свої ядра, вкорочуються, накладаються одне на одне і утворюють ядро кришталика.

З віком людини акомодація знижується, тому що кришталик втрачає свою еластичність та здатність змінювати форму, що ускладнює вивчення близько розташованих об’єктів (пресбіопія, стареча далекозорість). У деяких людей кришталик втрачає прозорість (катаракта).

Склисте тіло являє собою прозору масу желеподібної консистенції, розташоване в порожнині між кришталиком і сітківкою. Склисте тіло містить білок вітреїн і гіалуронову кислоту. Показник заломлення 1,33. Скрізь скловидне тіло від сосочка сітківки до задньої поверхні кришталика проходить галоїдний канал – залишок ембріональної галоїдної артерії. Скловидне тіло забезпечує проходження світлових променів, збереження положення

кришталика, приймає участь в метаболізмі сітківки, притискає внутрішні шари сітківки до пігментного епітелію.

Сітківка

Сітківка – внутрішня, світлочутлива оболонка ока. Поділяється на зорову частину, яка вкриває більшу частину очного яблука і сліпу частину, яка вкриває війкове тіло і задню поверхню райдужки. Сліпа частина сітківки містить тільки пігментний шар і поділяється на війкову і райдужкову частини. Межею між зоровою частиною сітківки та сліпою частиною сітківки є зубчаста лінія, яка відповідає переходу власної судинної оболонки у війкове тіло:

У задньому відділі сітківки на дні очного яблука є диск зорового нерва, що має невелику заглибину диска – місце виходу з очного яблука зорового нерву, який утворений аксонами гангліонарних клітин. В цій ділянці відсутні фоторецепторні клітини сітківки, вона не сприймає світлових подразнень і називається сліпою плямою.

У центрі сітківки при офтальмоскопії видно жовту пляму, в якій помітна центральна ямка (fovea centralis) та ямочка (foveola), яка є місцем найкращої гостроти зору, де спостерігається найбільше скупчення колбочок. Жовта пляма розташовується на відстані 4 мм віл диска зорового нерва, має овальну форму та розміри 2 на 4 мм; центральна ямка, яка міститься по її центру має діаметр 1-2 мм. У ділянці центральної ямки сітківка стоншена внаслідок зменшення всіх нервових сегментів, окрім нейросенсорних клітин. Посередині центральної ямки є ще менша ямочка, діаметром 0,3 мм, нервовий шар сітківки якої містить тільки колбочки. Ямочка є функціональним центром сітківки з найвищою зоровою здатністю.

Світло входить в око через рогівку, рідину передньої та задньої камер ока, кришталик, склисте тіло, проходить через усі шари сітківки і потрапляє на відростки фоторецепторних нервових клітин, які називаються паличками або колбочками, в зовнішніх сегментах яких починаються фізіологічні процеси збудження, фототрансдукції. Сітківка ока людини відноситься до типу так званих інвертованих органів, тобто таких, в яких фоторецептори направлені не до світла, а від нього, і утворюють найглибші шари сітківки, обернені до шару пігментних клітин.

За даними світлової мікроскопії у сітківці виділяють 10 шарів, які утворені впорядковано розміщеними нейроцитами з їх тілами та відростками, клітинами нейроглії та клітинами пігментного епітелію. Серед нейроцитів сітківки згідно морфофункціональної класифікації розрізняють три типи нейронів: біполярні чутливі; біполярні та мультиполярні асоціативні; мультиполярні гангліонарні.

Сітківка складається з трьох типів радіально розташованих нейронів, зв’язаних синапсами: 1) фоторецепторні (нейросенсорні, фотосенсорні)

біполярні чутливі нейрони; 2) біполярні асоціативні нейрони; 3) гангліонарні мультиполярні нейрони. Окрім цього, є ще два типи нейронів, які здійснюють горизонтальні зв'язки на рівні з'єднання фоторецепторних і біполярних нейронів (горизонтальні мультиполярні нейрони) і на рівні біполярних і гангліонарних нейронів (амакринні клітини).

Серед **біполярних чутливих нейронів** розрізняють паличконесучі (з дендритом у вигляді палички) та колбочконесучі (з дендритом у вигляді колбочки) фоторецепторні клітини. Ці нейрони представляють собою довгі циліндричної форми клітини, які мають декілька відділів: периферичного відростка (дендрита), тіла і центрального відростка (аксона). Їх периферичні відростки (дендрити) складаються із зовнішнього і внутрішнього сегментів, зв'язаних між собою війкою. Зовнішні сегменти вдаються в цитоплазму клітин пігментного епітелію і оточені його відростками. Зовнішні сегменти містять фоторецепторні мембрани, в яких і відбувається поглинання світла і починається зорове збудження. Внутрішні сегменти містять багато мітохондрій і полірибосом, цистерни комплексу Гольджі і невелику кількість елементів гранулярної та агранулярної ендоплазматичної сітки; забезпечують зовнішні сегменти енергією і речовинами, необхідними для фоторецепції. Тіло фоторецепторного нейрону розташовуються проксимальніше від внутрішнього сегменту, містить ядро і переходить в аксон, який формує синапс з дендритами біполярних асоціативних і горизонтальних нейронів.

Паличконесучі фоторецепторні клітини розміщуються в периферійних відділах сітківки, сприймають світлові сигнали низької інтенсивності (сутінковий зір) і відповідають за чорно-білий зір. Загальна кількість цих клітин в сітківці людини дорівнює 120 млн. Зовнішній сегмент палички має циліндричну форму і містить стовпчик з 1000-1500 мембранних дисків (плоских мембранних мішечків), у мембранах якого знаходиться зоровий пігмент родопсин. Фоторецепторний диск має товщину 15 нм, утворений двома фоторецепторними мембранами, з'єднаними по краям, а всередині диска, на всьому його протязі є вузька щілина, шириною 1 нм. По краям диску щілина розширюється, утворюючи петлю, внутрішній діаметр якої дорівнює декілька десятків нанометрів. Відстань між дисками - міждисковий цитоплазматичний простір дорівнює 15 нм. Основним білком фоторецепторної мембрани (до 95-98% інтегральних білків) є зоровий пігмент родопсин, до складу якого входить білок і альдегід вітаміну А. Під впливом світла родопсин розкладається зі зміною іонної проникності мембран і виникненням електричного сигналу внаслідок гіперполяризації рецепторів. Диски постійно оновлюються за рахунок утворення їх в проксимальних відділах зовнішніх сегментів і зміщення в дистальні, де вони фагоцитуються пігментним епітелієм (за добу заміщується

10-15 % зовнішнього сегменту). Вітамін А необхідний для оновлення дисків – за його відсутності вони руйнуються, викликаючи «курячу сліпоту». У внутрішньому сегменті паличок містяться подовжені мітохондрії, центріоль, елементи агранулярної та гранулярної ендоплазматичної сітки, комплекс Гольджі. Діаметр зовнішнього сегменту дорівнює діаметру внутрішнього. Ядро – дрібне, округле, оточено тонким обідком цитоплазми. Центральний відросток (аксон) закінчується колоподібним потовщенням (сферулой) і утворює синапс з біполярним асоціативним нейроном та горизонтальним.

Зоровий пігмент паличок представляє собою хромоглікопротеїд. Це складна молекула містить одну хромофорну групу, два олігосахаридні ланцюжки і водонерозчинний мембранний білок опсин. Хромофорною групою зорових пігментів є ретиналь-1 (альдегід вітаміна А) та ретиналь-2 (альдегід вітаміна А2). Всі зорові пігменти, які містять ретиналь-1 відносяться до родопсинів, а які містять ретиналь-2 – до порфіропсинів. Світлочутлива молекула зорового пігмента при поглинанні одного кванта світла зазнає ряд послідовних перетворень, в результаті яких знебарвлюється. Ретиналь на останніх стадіях фотоліза відщеплюється від білка-опсина і переноситься у пігментний епітелій. Поглинання одного фотона викликає ізомеризацію хромофора. В результаті ізомеризації утворюється конформаційно активна проміжна сполука фотопігмента, яка запускає каскад електричних реакцій, результатом яких є гіперполяризація фоторецепторної клітини.

Колбочконесучі фоторецепторні клітини розміщуються в центральних відділах сітківки і особливо їх багато у центральній ямці, реагують на світло високої інтенсивності, забезпечують денний та кольоровий зір. Загальна кількість їх у сітківці – 6-7 млн. Зовнішній сегмент колбочки конічної форми і містить мембранні напівдиски, внаслідок чого міжмембранний простір сполучаються з міжклітинним простором. В мембранах напівдисків міститься зоровий пігмент йодопсин. У внутрішньому сегменті колбочок знаходиться еліпсоїд, що складається із ліпідної краплі та скупчення мітохондрій, які щільно прилягають одна до одної. Внутрішній сегмент за діаметром значно переважає над зовнішнім. Ядро округле, більше та світліше ніж у паличконесучих фоторецепторних клітин. Центральний відросток закінчується розширенням (ніжкою) трикутної форми. У сітківці людини міститься три функціональні типи колбочконесучих фоторецепторних клітин: нейрони, які чутливі до синього (короткохвильового), зеленого (середньохвильового) та червоного (довгохвильового) кольорів спектру. Відсутність якогось функціонального типу колбочконесучих фоторецепторних клітин обумовлює кольорову сліпоту (дальтонізм).

Колбочконесучі фоторецепторні клітини містять три типи зорових пігментів (колбочковий опсин), відмінність яких визначається структурою опсинової молекули, з максимальною чутливістю до довгохвильової (558), середньохвильової (531) і короткохвильової (420) частини спектру. Один з пігментів – йодопсин чутливий до довгохвильової частини спектру.

Біполярні асоціативні нейрони своїми дендритами контактують з аксонами фоторецепторних клітин, а аксони передають нервові імпульси на дендрити амакринних та гангліонарних клітин.

Серед **мультиполярних асоціативних нейронів** розрізняють горизонтальні та амакринні клітини. *Горизонтальні клітини* сприймають сигнали від рецепторів, і здійснюють латеральні зв'язки, передають їх сусіднім горизонтальним нейронам, фоторецепторним, біполярним та гангліонарним клітинам. Особливістю будови *амакринних клітин* є те, що в них відсутні аксони. Вони здійснюють зв'язки з аксонами біполярних та дендритами гангліонарних клітин.

Гангліонарні клітини є найбільшими нейронами сітківки, в їх цитоплазмі добре виражена хроматофільна субстанція. Вони збирають інформацію зі всіх шарів сітківки і передають її у мозок по своїх аксонах, які формують зоровий нерв. Дендрити гангліонарних клітин контактують з аксонами біполярних асоціативних нейронів та відростками амакринних клітин.

Нейроглія сітківки представлена мюлеровими клітинами (радіальними гліоцитами), астроцитами і мікроглією. *Мюлерові клітини* мають довгі відростки, які проходять по всій товщі сітківки перпендикулярно до її шарів. Ці клітини виконують підтримуючу та трофічну функції.

Серед шарів сітківки розрізняють (мал.):

- пігментний шар;
- фотосенсорний шар;
- зовнішня пограничная мембрана;
- зовнішній ядерний шар;
- зовнішній сітчастий шар;
- внутрішній ядерний шар;
- внутрішній сітчастий шар;
- гангліонарний шар;
- шар нервових волокон;
- внутрішня пограничная мембрана.

Пігментний шар (пігментний епітелій сітківки) утворений кубічними клітинами на периферії та призматичними клітинами в центрі, цитоплазма яких містить гранули меланіну. На апікальній поверхні клітин розташовані короткі та

довгі відростки, які галузяться та проникають у фотосенсорний шар. Клітини пігментного епітелію поглинають світло, яке попадає в око, а також забезпечують трофіку і оптичний захист периферійних відростків фоторецепторних клітин. У темряві пігмент локалізується в тілі епітеліоцитів, а на світлі переміщується в апікальні відростки клітин, що сприяє кращому баченню.

Фотосенсорний шар представлений видозміненими дендритами (паличками і колбочками) фоторецепторних клітин.

Зовнішня пограничная мембрана утворена довгими відростками мюлерових (гліальних) клітин.

Зовнішній ядерний шар складається з щільно розташованих ядровмісних частин фоторецепторних клітин.

Зовнішній сітчастий шар утворений ділянкою синапсів між аксонами фоторецепторних клітин та дендритами біполярних асоціативних та горизонтальних клітин.

Внутрішній ядерний шар складається з ядровмісних частин біполярних асоціативних, амакринних, горизонтальних нейронів і мюлерових клітин.

Внутрішній сітчастий шар утворений ділянкою синапсів між відростками біполярних асоціативних, амакринних та гангліонарних нейроцитів.

Гангліонарний шар містить тіла і ядра великих гангліонарних клітин.

Шар нервових волокон складається з аксонів гангліонарних клітин, які утворюють зоровий нерв. Тут також зустрічаються астроцити нейроглії.

Внутрішня пограничная мембрана утворена відростками мюлерових клітин.

Допоміжний апарат ока

Допоміжний апарат ока включає в себе повіки, м’язи очного яблука та слізний апарат, які забезпечують рух ока та захист його від впливу пошкоджувальних факторів зовнішнього средовища.

Повіки – представляють собою спеціальні рухові складки, які мають передню шкірну поверхню, задню (кон’юнктивальну) поверхню та передній край. Кожна поверхня вкрита шкірою з тонким волоссям та сальними залозами. По краю повіки розташовуються 2-3 ряди вій, які представлені щетинковим волоссям, що змінюється кожних 100-150 діб. В їх фолікули, що глибоко занурені в сполучну тканину повік, відкриваються видозмінені сальні залози та апокринові потові війкові залози. Внутрішня поверхня повіки вистелена кон’юнктивою, що утворена багатошаровим призматичним епітелієм з великою кількістю келихоподібних клітин та тонким шаром сполучної тканини. Кон’юнктива вкриває спереду очне яблуко до рогівки.

Очні м’язи побудовані з поперечно-смугастої скелетної м’язової тканини, своїми сухожилками кріпляться до склери і забезпечують рух очного яблука.
Слізний апарат утворений слізними залозами, слізними протоками, слізним мішком та слізно-носовим каналом. Слізні залози – складні альвеолярно-трубчасті серозні залози, кінцевий секреторний відділ яких містить секреторні та міоепітеліальні клітини. Свій секрет (сльози) залози виділяють у слізні протоки, які з’єднуються зі слізним мішком. Слізний мішок та слізно-носовий канал, який є його продовженням вистелені одношаровим багаторядним війчастим епітелієм, що лежить на сполучнотканинній основі.

Вади очного яблука. До них належать:

- астигматизм – неправильне формування кривини рогівки та кришталика, при цьому зображення викривлене, бо воно проектується у вигляді лінії а не точки;
- короткозорість – подовження очного яблука у передньо-задньому напрямі;
- далекозорість – вкорочення очного яблука у передньо-задньому напрямі;
- катаракта - помутніння кришталика – перешкоджання проходження світлового пучка;
- глаукома – недорозвинутість венозного синуса, білкової оболонки ока та простору райдужково-рогівкового кута, що приводить до підвищення внутрішньоочного тиску, який приводить до атрофії світлочутливих і нервових елементів сітківки.

5.4.4. Орган слуху та рівноваги.

Орган слуху та рівноваги здійснює сприйняття звуків, лінійних, кутових прискорень та земного тяжіння. Орган включає три частини: зовнішнє вухо (вушна мушля, зовнішній слуховий хід, барабанна перетинка); середнє вухо (барабанна порожнина, слухові кісточки та слухова (Євстахієва) труба); внутрішнє вухо (два лабіринти: кістковий та перетинчастий у складі завитки, присінка та півколових каналів).

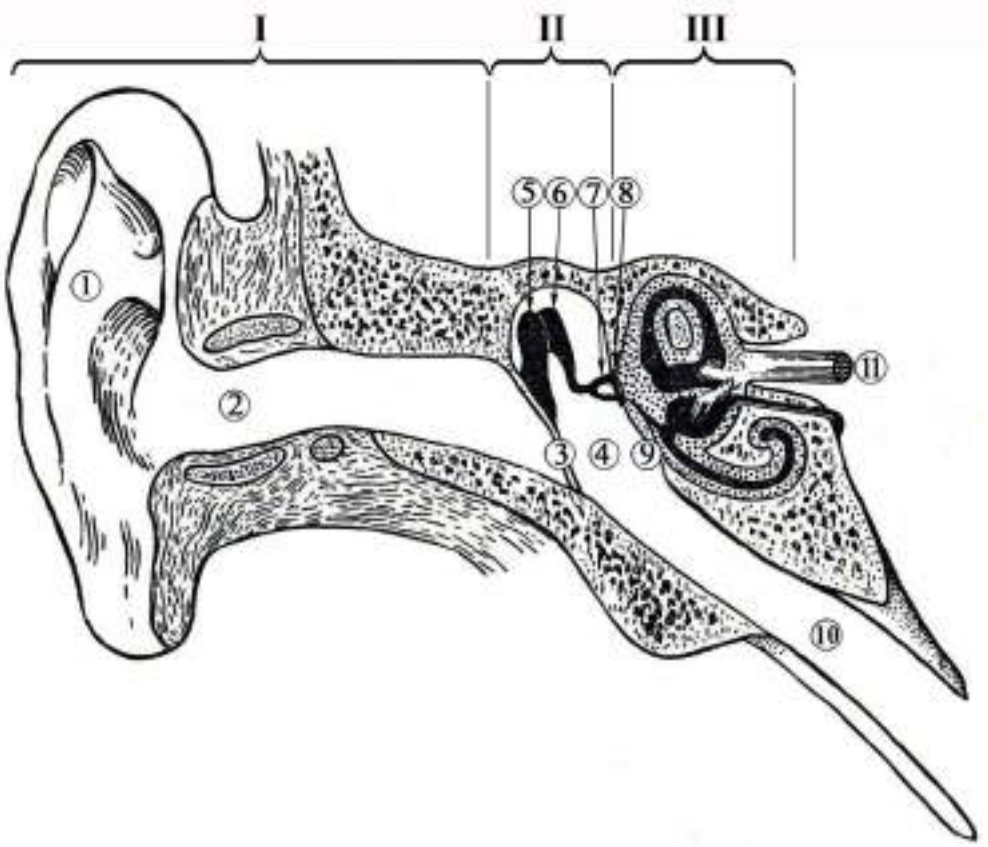

Рис. Схематичне зображення органа слуху та рівноваги: I – зовнішнє вухо; II – середнє вухо; III – внутрішнє вухо; 1 – мушля; 2 – зовнішній слуховий прохід; 3 – барабанна перетинка; 4 – барабанна порожнина; 5 – молоточок; 6 – коваделко; 7 – стремінце; 8 – овальне вікно; 9. – кругле вікно; 10 – слухова труба; 11 – присінково-завитковий нерв.

Розвиток внутрішнього вуха. Перетинчаста частина внутрішнього вуха походить від слухових плакод (парних потовщень ектодерми на рівні заднього мозкового пухирця). На 3-му тижні ембріогенезу відбувається вп’ячування матеріалу слухових плакод у прилягаючу мезенхіму з утворенням слухових ямок. Далі відзначається повне занурення та відшарування від ектодерми з утворенням слухових пухирців. Кожний пухирець має стінку із багаторядного епітелію та порожнину, яка заповнена ендолімфою. Одночасно слуховий пухирець контактує з ембріональним слуховим нервовим вузлом, який в подальшому ділиться на ганглій присінка та ганглій завитки. В подальшому пухирець перетягується на дві частини: вестибулярну (еліптичний мішечок з півколовими каналами) та сферичний мішечок з закладкою протоки завитки.

Пізніше завитка розростається та відокремлюється від сферичного мішечка. Внутрішня вистилка всіх цих утворів має нейроепітеліальне походження. Внаслідок диференціації, починаючи з 7-го тижня ембріогенезу, виникають сенсоепітеліальні клітини та опорні епітеліоцити. Таким чином формуються рецепторні зони. Одночасно утворюються синапси між рецепторними клітинами та периферійними відростками нейронів вестибулярного та спірального гангліїв. Паралельно з гістогенезом епітелію перетинчастого лабіринту змінюється мезенхіма, що оточує даний лабіринт. В ній утворюються перилімфатичні (барабанна та вестибулярна) порожнини. Пізніше мають місце процеси окостеніння та формування кісткового лабіринту завитки та півколових каналів.

Зовнішнє вухо. *Вушна мушля* складається із пластинки еластичного хряща неправильної форми і вкрита з усіх боків шкірою з мало чисельними сальними залозами та волоссям. Стінку *зовнішнього слухового ходу* у зовнішній третині підтримує еластичний хрящ, який продовжується від мушлі, а у внутрішній частині – скронева кістка. Його поверхня вкрита тонкою шкірою з волоссям, сальними та церумінозними залозами, що продукують вушну сірку, яка має бактеріоцидні властивості. Глибокий кінець зовнішнього слухового ходу закриває перетинка овальної форми – барабанна перетинка. Її зовнішня поверхня вкрита тонким шаром епідермісу, а внутрішня поверхня вистелена одношаровим плоским епітелієм. Між двома епітеліями розташовується пружній шар сполучної тканини. У середній частині барабанна перетинка складається з двох шарів, утворених пучками колагенових та еластичних волокон і фібробластами. Волокна зовнішнього шару прямують радіально, а внутрішнього – циркулярно. У верхній частині перетинки кількість колагенових волокон зменшується.

Середнє вухо. *Барабанна порожнина* являє собою простір неправильної форми, вистелений одношаровим плоским епітелієм, що місцями переходить у одношаровий кубічний або призматичний епітелій. На медіальній стінці порожнини спостерігається два вікна: овальне та кругле. Овальне вікно відмежовує порожнину від вестибулярних сходів завитки. До овального вікна фіксується стремінце. Кругле вікно відмежовує барабанні сходи завитки від барабанної порожнини. *Слухові кісточки* (молоточок, коваделко та стремінце) передають механічні вібрації, які утворюються у барабанній перетинці, на внутрішнє вухо. Кісточки утворені пластинчастою кістковою тканиною, вкриті одношаровим плоским епітелієм та з'єднані синовіальними суглобами. *Слухова труба* сполучає середнє вухо з глоткою, вистелена багаторядним війчастим призматичним епітелієм. Хоча стінки слухової труби зазвичай знаходяться у стані спадання, вона відкривається при ковтанні, урівноважуючи тиск повітря у середньому вусі з атмосферним тиском. Зв'язок середнього вуха з глоткою є шляхом розповсюдження інфекції.

Внутрішнє вухо складається з двох лабіринтів: кісткового та перетинчастого. *Кістковий лабіринт* утворює присінок, кісткові півколові канали та завитку. *Перетинчастий лабіринт* утворює маточку та мішечок; перетинчасті півколові канали; протоку завитки. При цьому перетинчастий лабіринт розташовується всередині кісткового повністю повторюючи його хід.
Порожнина кісткового лабіринту завдяки перетинчастому лабіринту поділяється на два поверхи: верхній – *вестибулярні сходи*, нижній – *барабанні сходи*. Сходи з'єднуються між собою на верхівці завитки отвором (гелікотремою) і заповнені перилімфою. Між верхніми та нижніми сходами розташовується *протока завитки*, яка на верхівці завитки закінчується сліпо і заповнена ендолімфою.

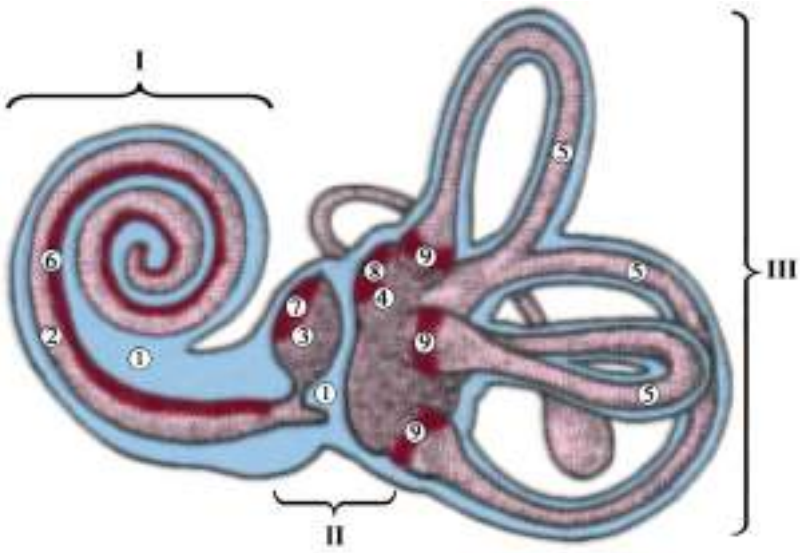

Рис. Схематичне зображення кісткового, перетинчастого лабіринтів та локалізація рецепторних клітин органа слуху та рівноваги: I – завитка; II – присінок; III – півколові канали; 1 – кістковий лабіринт; 2 – протока завитки перетинчастого лабіринту; 3 – мішечок; 4 – маточка; 5 – протоки півколових каналів; 6 – локалізація кортієвого органу; 7 – пляма мішечка; 8 – пляма маточки; 9 – ампулярні гребінці.

Протока завитки на поперечному розрізі має вигляд трикутника із верхньою, зовнішньою та нижньою стінками. *Верхня стінка* (*вестибулярна мембрана, мембрана Рейснера)* представлена тонкою сполучнотканинною пластинкою, яка натягнута між верхнім краєм спіральної зв'язки та основою верхньої губи лімба. Вестибулярна мембрана зі сторони ендолімфи вкрита одношаровим плоским епітелієм, а з боку перилімфи – ендотелієм. Епітелій вестибулярної мембрани переходить в епітелій, який вкриває лімб. З ділянки верхньої губи лімба відходить покривна текторіальна мембрана. *Зовнішня стінка (судинна смужка)* лежить на спіральній зв'язці та утворена одношаровим багаторядним епітелієм. Це єдиний в нашому організмі епітелій, що містить кровоносні судини. Судинна смужка виконує трофічну і секреторну

функції, синтезує компоненти ендолімфи. *Нижня стінка (базилярна пластинка)* натягнута між нижньою губою лімба та виступом спіральної зв'язки. Її основу складають радіально розташовані пучки колагенових волокон, які занурені в аморфний матрикс. Довжина колагенових волокон відрізняється по всій довжині завиткової протоки. Довші волокна розташовуються ближче до верхівки завитки, а коротші – біля її основи. Різна довжина колагенових волокон зумовлює сприйняття звуків різної частоти, зокрема, в основі завитки сприймаються звуки високої частоти, а у верхівці – низької частоти. Зі сторони барабанних сходів базилярна пластинка вистелена одношаровим плоским епітелієм, а з внутрішньої сторони на ній лежить базальна мембрана з епітеліоцитами спірального органа.

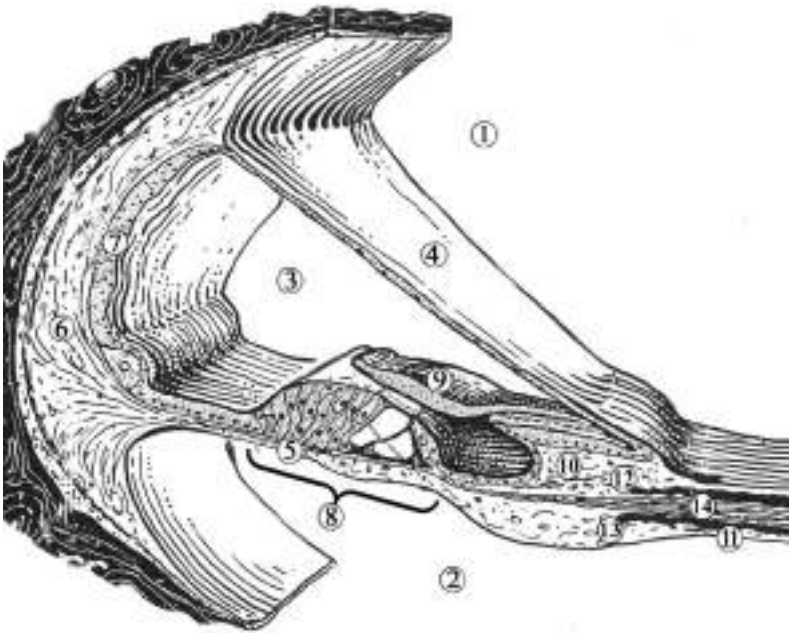

Рис. Схематичне зображення протоки завитки: 1 – вестибулярні сходи; 2 – барабанні сходи; 3 – протока завитки; 4 – вестибулярна мембрана; 5 – базилярна пластинка; 6 – спіральна зв'язка; 7 – судинна смужка; 8 – спіральний (кортієв) орган ; 9. – покривна мембрана; 10 – лімб; 11 – спіральна кісткова пластинка; 12 – вестибулярна губа; 13 – барабанна губа; 14 – нервові волокна.

Спіральний (кортієв) орган представляє собою спеціалізований рецепторний епітелій, який лежить на внутрішній стороні базилярної пластинки протоки завитки. Він складається з двох груп клітин – опорних та сенсоепітеліальних. За своєю топографією клітини цих груп поділяються на зовнішні та внутрішні – межею між ними служить внутрішній тунель. До групи опорних клітин належать: клітини-стовпи (зовнішні та внутрішні), фалангові клітини (зовнішні та внутрішні), зовнішні пограничні клітини та зовнішні підтримуючі клітини. Сенсоепітеліальні клітини включають волоскові клітини (зовнішні та внутрішні). Всі опорні клітини лежать на базальній мембрані, а волоскові – у спеціальних заглибинах на апікальних полюсах фалангових клітин.

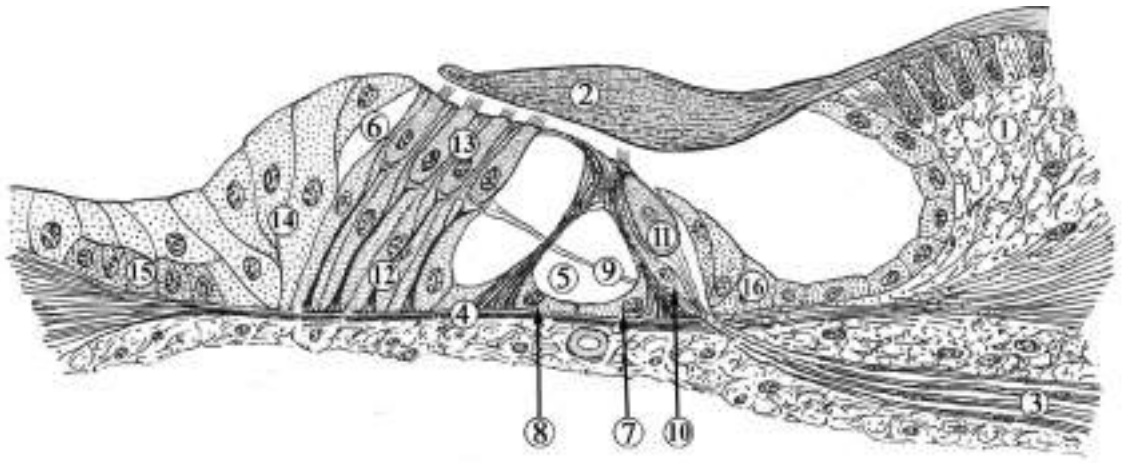

Рис. Схематичне зображення кортієвого органа: 1 – лімб; 2 – покривна мембрана; 3 – слуховий нерв; 4 – базилярна пластинка; 5 – внутрішній тунель; 6 – зовнішній тунель; 7 – внутрішні клітини стовпи; 8 – зовнішні клітини стовпи; 9. – безмієлінові нервові волокна; 10 – внутрішня фалангова клітина; 11 – внутрішня волоскова клітина; 12 – зовнішні фалангові клітини (клітини Дейтерса); 13 – зовнішні волоскові клітини; 14 – зовнішні пограничні клітини (клітини Гензена); 15 – зовнішні підтримуючі клітини (клітини Клаудіуса); 16 – внутрішні пограничні клітини.

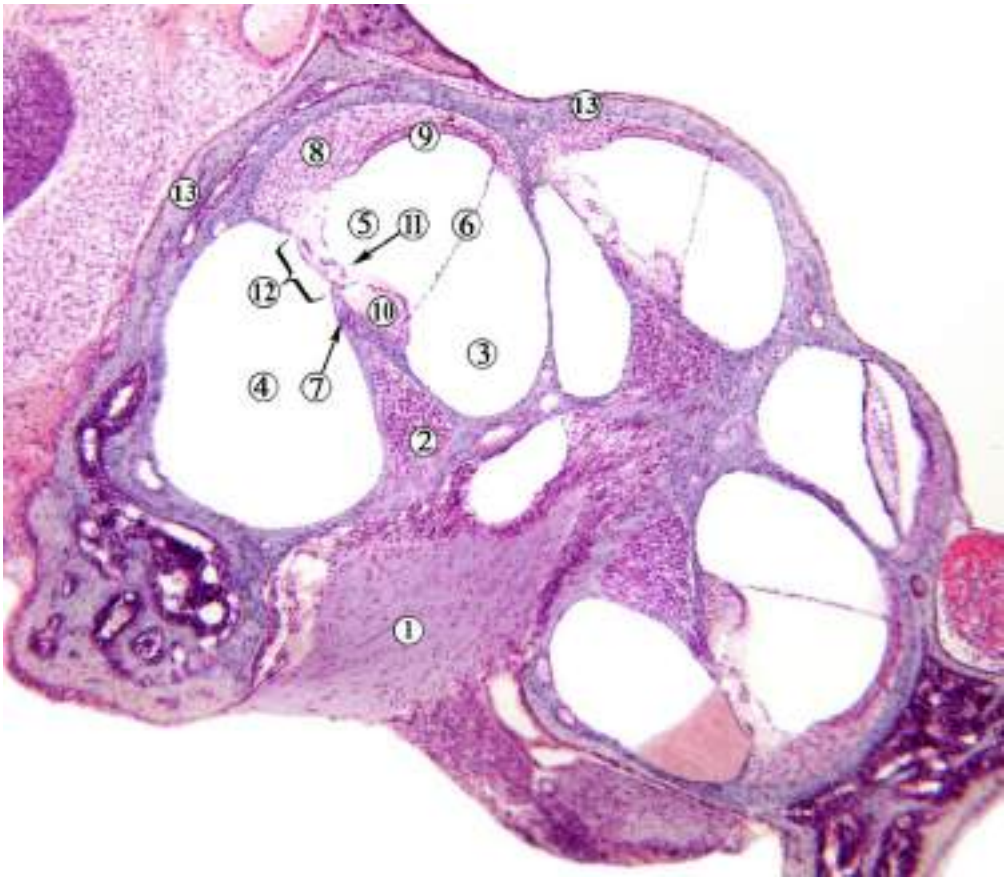

Рис. Аксіальний розріз завитки. Забарвлення гематоксиліном та еозином. Мікрофотографія. Зб. ×: 1 – кістковий стрижень; 2 – спіральний вузол; 3 – вестибулярні сходи; 4 – барабанні сходи; 5 – протока завитки; 6 – вестибулярна мембрана; 7 – базилярна пластинка; 8 – спіральна зв’язка; 9 – судинна смужка; 10 – лімб; 11 – покривна мембрана; 12 – кортів орган; 13 – стінка кісткового лябіринту.

Клітини стовпи мають форму піраміди з видовженим та дещо вигнутим тілом і розширеною основою. Вони розташовуються двома рядами так, що їхні основи розсунуті, а вершини контактують. Між ними утворюється просвіт трикутної форми – внутрішній тунель. Латерально від тунелю лежать групи зовнішніх опорних та зовнішніх волоскових клітин, медіально – групи внутрішніх клітин відповідно.

Назовні від зовнішніх клітин-стовпів розташовані три-п'ять рядів *зовнішніх фалангових клітин (клітини Дейтерса).* Це клітини циліндричної форми, на апікальному полюсі яких є чашоподібні заглибини, де розташовані основи зовнішніх волоскових клітин. Крім того на апікальному полюсі клітин Дейтерса утворюються пальцеподібні відростки (фаланги), які розмежовують між собою та підтримують апікальні частини волоскових клітин.

Зовнішні пограничні клітини (клітини Гензена) лежать латеральніше зовнішніх фалангових клітин. Це клітини циліндричної форми, висота яких поступово зменшується у напрямку до судинної смужки. На вершинах цих епітеліоцитів багато мікроворсинок.

Назовні від зовнішніх пограничних клітин лежать з*овнішні підтримуючі клітини (клітини Клаудіуса)*, які мають кубічну форму і поступово переходять в епітелій судинної смужки.

Між клітинами Клаудіуса та клітинами судинної смужки знаходяться *клітини Беттхера*. Дані клітини є тільки в базальних витках завитки. Припускається, що клітини всмоктують та декретують ендолімфу.

Внутрішні фалангові клітини лежать в один ряд медіальніше внутрішніх клітин-стовпів. Їх фаланги розташовуються між тілами внутрішніх волоскових клітин. У заглибинах їх апікального полюса знаходяться внутрішні волоскові клітини. Внутрішні фалангові клітини поступово переходять в епітелій спіральної борозни між губами лімба.

Волоскові клітини не контактують з базальною мембраною, їх тіла лежать на апікальних полюсах опорних фалангових клітин. Базальний полюс сенсорних епітеліоцитів оплетений аферентними та ефферентними нервовими закінченнями, апікальний полюс вкритий кутикулою, через яку проходять стереоцилії. Над вершинами волоскових клітин по всій довжині спірального органа тягнеться текторіальна мембрана. При її контакті із стереоциліями виникає збудження зовнішніх і внутрішніх волоскових клітин.

Зовнішні волоскові клітини мають циліндричну форму і лежать в 3-5 рядів. Стереоцилії апікального плюса в кількості 100-300 штук розташовуються у вигляді літери V.

Внутрішні волоскові клітини мають форму глечика з розширеною основою і лежать в один ряд. На їх поверхні 50-70 стереоцилій розташовуються лінійно.

Від сполучнотканинного лімбу простягається *покривна* (текторіальна) *мембрана* желеподібної консистенції та утворена радіально спрямованими тонкими колагеновими волокнами між якими знаходяться глікозаміноглікани.

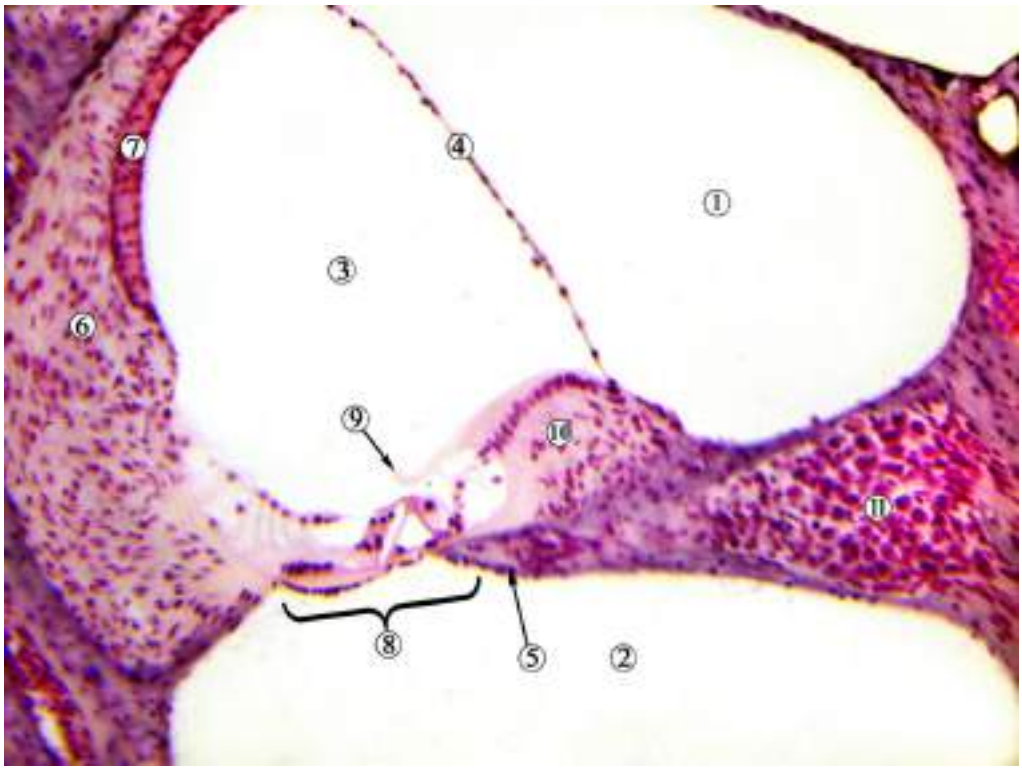

Рис. Кортієв орган у складі перетинчастого лабіринту завитки. Забарвлення гематоксиліном та еозином. Мікрофотографія. Зб. ×: 1 – вестибулярні сходи; 2 – барабанні сходи; 3 – протока завитки; 4 – вестибулярна мембрана; 5 – базилярна пластинка та кортів орган; 6 – спіральна зв'язка; 7 – судинна смужка; 8 – спіральний вузол; 9 – кістковий стрижень.

Гістофізіологія органа слуху

Коливання повітря передаються через зовнішнє вухо на барабанну перетинку і по ланцюжку слухових кісточок середнього вуха досягають основи стремінця, яке передає коливання на перилімфу вестибулярних сходів завитки. Через отвір на вершині завитки коливання переходять на перилімфу барабанних сходів. Хвиля звукового тиску призводить до зміщення всього завиткового каналу в напрямку до барабанних сходів. При цьому текторіальна мембрана не притискається до поверхні кортієвого органа, а зміщується відносно нього (ковзає). Її ковзання призводить до відхилення пучків стереоцилій волоскових клітин від свого початкового положення. Відхилення волосків у бік центральної частини завитки спричинює збудження, відхилення в протилежному напрямку – до гальмування.

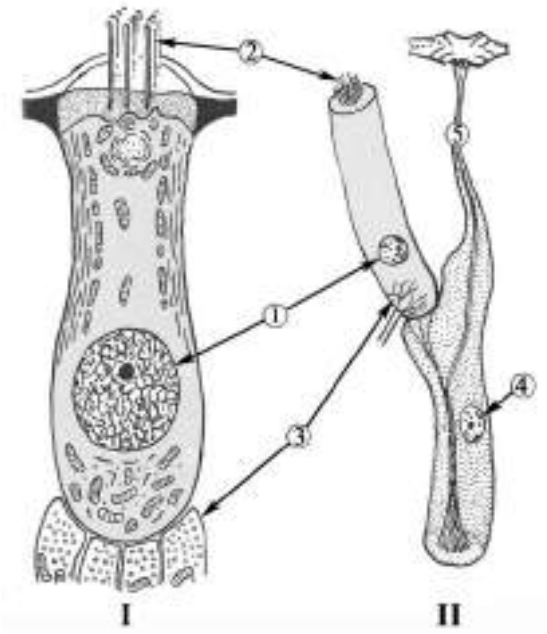

Рис. Схематичне зображення внутрішньої волоскової клітини (А) та зовнішніх волоскової і фалангової клітин (Б) кортієвого органа: 1 – ядро волоскової клітини; 2 – стереоцилії; 3 – нервові закінчення; 4 – ядро фалангової клітини; 5 – фаланга.

Орган рівноваги

Орган рівноваги – вестибулярний апарат – у кожному вусі складається з трьох півколових каналів та двох отолітових органів, які у відповідності до їх форми називають *еліптичний пухирець (мішечок)* та *сферичний пухирець (маточка)*.

Функція вестибулярного апарату полягає у сприйнятті величини та напрямку кутових і лінійних прискорень, що дає змогу організму аналізувати рух і положення голови в просторі, орієнтуватись і підтримувати рівновагу, координувати активність різних груп м'язів, і, перш за все, окорухових. Сприйняття відчуттів здійснюється рецепторними клітинами певних ділянок стінки вестибулярної частини перетинчастого лабіринту, який вкритий одношаровим плоским епітелієм. Розрізняють п'ять рецепторних ділянок: пляма мішечка, пляма маточки та три ампульних гребінці.

Пляма (макула) мішечка та маточки представлена епітелієм, який лежить на базальній мембрані і складається із сенсорних (волоскових) і підтримуючих клітин. Поверхня епітелію вкрита отолітовою мембраною.

Сенсорні волоскові клітини є двох типів: грушоподібні та призматичні. На своїй апікальній поверхні клітини містять кутикулу, від якої відходять чутливі волоски: стереоцилії та по одній кіноцилії. На одну рухому кіноцилію припадає до 60-80 нерухомих стереоцилій. Стереоцилії циліндричних клітин товстіші та довші, ніж у грушоподібних клітинах. До базальної поверхні волоскових клітин прилягають аферентні та еферентні нервові закінчення. Пляма мішечка містить біля 33 000 рецепторних клітин, пляма маточки – 18 000 клітин.

Підтримуючі клітини розташовуються безпосередньо на базальній мембрані між сенсорними волосковими клітинами, характеризується темними овальними ядрами та великою кількістю мітохондрій. На їх апікальній поверхні є велика кількість мікроворсинок, які беруть участь в утворенні отолітової мембрани.

Пляма мішечка є рецептором лінійних прискорень і гравітації, а пляма маточки – гравітації та вібрації.

Отолітова мембрана – являє собою драглисту речовину, що вкриває макули і в яку занурені стереоцилії та кіноцилії волоскових клітин. На її поверхні розташовані отоліти (статоконії), які побудовані з кристаликів карбонату кальцію.

При відповідних рухах голови і тіла отолітова мембрана, подібно плоскому каменю, намагається ковзнути відносно плями і тягне волоски сенсорних клітин, що призводить до виникнення нервових імпульсів.

Рис. Зображення органу рівноваги внутрішнього вуха: 1 – просвіт ампули протоки півколових каналів; 2 – желатиноподібний купол; 3 – сенсорний епітелій; 4 – аферентні нервові волокна; 5 – просвіт маточки; 6 – отолітова мембрана; 7 – перетинчастий лабіринт.

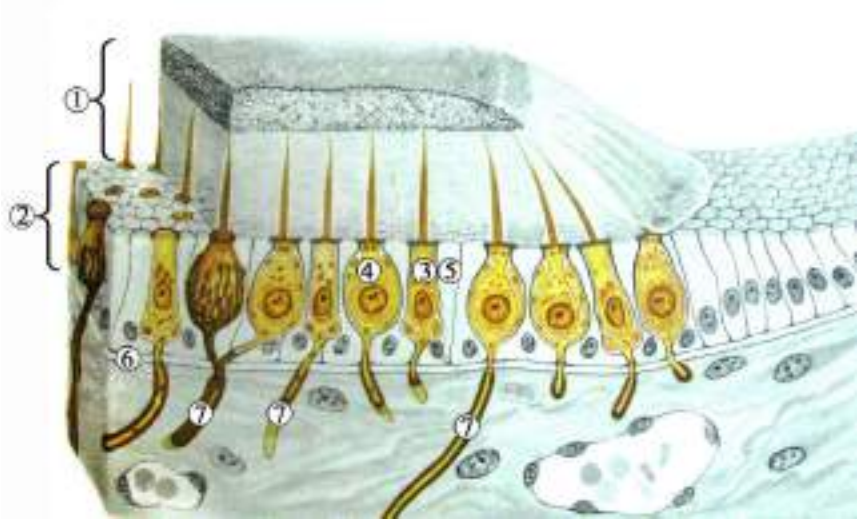

Рис. Схематичне зображення плями маточки органу рівноваги внутрішнього вуха: 1 – отолітова мембрана; 2 – сенсорний епітелій; 3 – волоскова клітина I типу; 4 – волоскова клітина II типу; 5 – підтримуюча клітина; 6 – базальна мембрана; 7 – нервові волокна.

Ампульні гребінці розташовуються в ампулах півколових каналів кісткового лабіринту і вистелені одношаровим призматичним епітелієм. Він містить сенсорні волоскові та підтримуючі клітини, які за будовою подібні до клітин макули. Апікальна поверхня цих епітеліоцитів вкрита прозорим желатиноподібним куполом, який має форму дзвона. Ампульні гребінці є рецепторами кутових прискорень. При рухах голови або прискореному обертанні всього тіла купол легко змінює своє положення під впливом руху ендолімфи. Відхилення купола подразнює волоскові клітини.

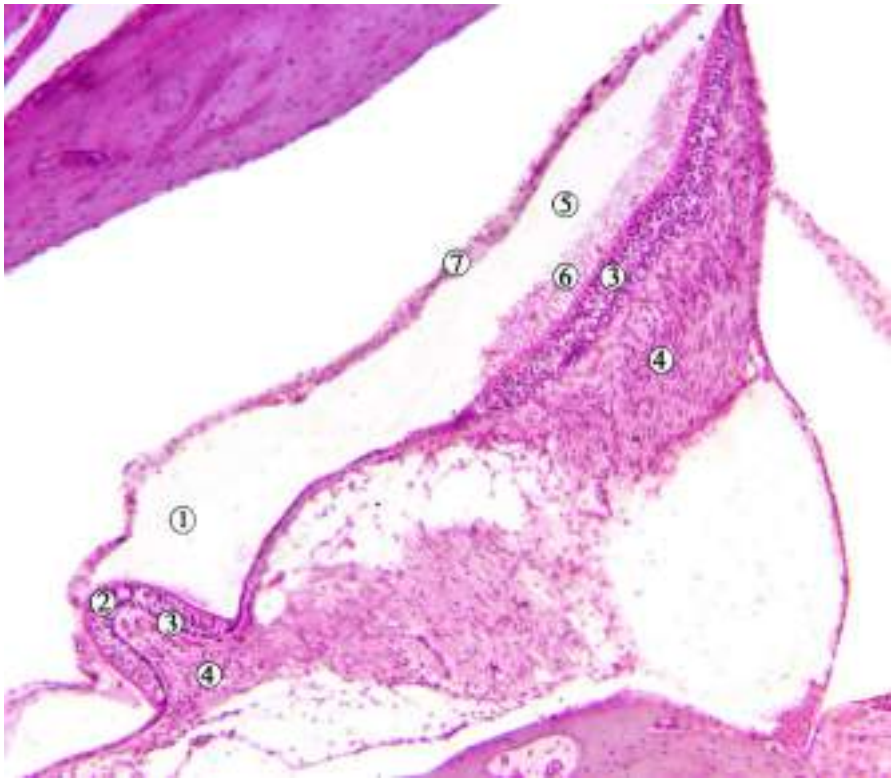

Рис. Ампулярний гребінець протоки півколових каналів та пляма маточки органу рівноваги . Забарвлення гематоксиліном та еозином. Мікрофотографія. Зб. ×: 1 – просвіт ампули протоки півколових каналів; 2 – желатиноподібний купол; 3 – сенсорний епітелій; 4 – аферентні нервові волокна; 5 – просвіт маточки; 6 – отолітова мембрана; 7 – перетинчастий лабіринт.

Рис. Схематичне зображення ампулярного гребінця протоки півколових каналів органу рівноваги внутрішнього вуха: 1 – желатиноподібний купол; 2 – сенсорний епітелій; 3 – волоскова клітина I типу; 4 – волоскова клітина II типу; 5 – підтримуюча клітина; 6 – базальна мембрана; 7 – нервові волокна.

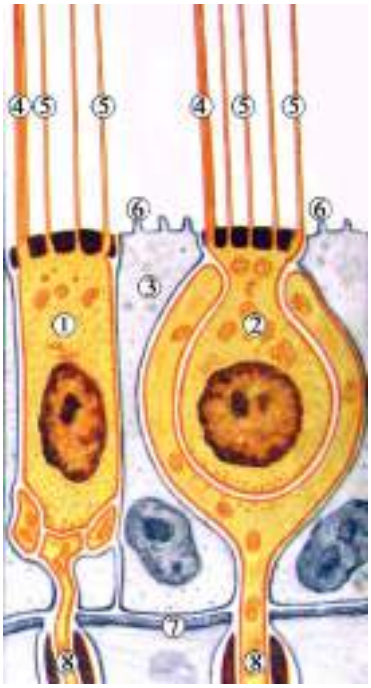

Рис. Схематичне зображення сенсорного епітелію органу рівноваги внутрішнього вуха: 1 – волоскова сенсорна клітина I типу; 2 – волоскова сенсорна клітина II типу; 3 – підтримуюча клітина; 4 – кіноцілія; 5 – стереоцилії; 6 – мікроворсинки підтримуючих клітин; 7 – базальна мембрана; 8 – нервові волокна.

5.5. Ендокринна система.

Ендокринна система людини разом з нервовою регулює такі функції: як адаптація організму до змін навколишнього середовища, узгодження діяльності всіх систем органів, підтримання гомеостазу організму. Ці системи регуляції пов'язані в єдине ціле за рахунок з'єднання гіпоталамуса проміжного мозку та гіпофіза ендокринної системи в єдину гіпоталамо-гіпофізарну систему та утворення нервово-гуморального механізму регуляції. Головна функція нервової системи – реагувати та адаптувати організм до змін зовнішнього середовища рефлекторно за електро-хімічним механізмом. А регуляція ендокринної системи здійснюється за допомогою біологічно активних речовин – гормонів, що циркулюють в рідинах організму таких як кров, лімфа та цереброспінальна рідина. Загальним для нервових та ендокринних клітин є синтез регулюючих факторів. Ендокринні клітини синтезують гормони, а нервові клітини синтезують нейромедіатори.

Ендокринна система це сукупність ендокринних залоз та окремих клітин органів, а також спеціалізованих структур, що розташовані в центральній нервовій системі, які секретують в кров, лімфу та цереброспінальну рідину – гормони. Гормони - це високоактивні регуляторні фактори, які стимулюючи або пригнічуючи впливають на основні функції організму: обмін речовин, соматичний ріст, репродуктивні функції.

В ендокринній системі виділяють основні групи залоз ендокринної системи:

I. Центральна група ендокринних залоз:

1. Гіпоталамус (нейросекреторні ядра)
2. Гіпофіз (аденогіпофіз та нейрогіпофіз)
3. Епіфіз

II. Периферійна група ендокринних залоз:

1.Гіпофіззалежні залози:

a. Щитоподібна залоза (окрім С-клітин)
b. Наднирникові залози
c. (пучкова зона кіркової речовини)
d. Гонади (сім'яники та яєчники)

2.Гіпофізнезалежні залози:

a. С-клітини (щитоподібної залози)
b. Прищитоподібна залоза
c. Наднирникові залози
d. (клубочкова зона та мозкова речовина)
e. Підшлункова залоза

III. Органи, які об’єднують ендокринні та не ендокринні функції:

1. Гонади (сім’яники та яєчники)
2. Плацента
3. Підшлункова залоза
4. Нирка

IV. Поодинокі гормонпродукуючі клітини:

1. Нейроендокринні клітини групи не ендокринних органів – APUD – серії
2. Поодинокі ендокринні клітини, які продукують стероїдні та інші гормони

5.5.1. Гіпоталамус.

Гіпоталамус – вищий центр ендокринної системи, який координує всі вісцеральні функції та об'єднує ендокринні механізми регуляції з нервовими.

Ембріональний розвиток. Гіпоталамус починає формуватися на 4-5 тижні ембріогенезу в базальній частині проміжного пухиря головного мозку. До якого безпосередньо прилягає до гіпоталамічної області гіпофіз а його задня частка (нейрогіпофіз) утворюється з гіпоталамуса в процесі ембріонального розвитку.

Анатомічно у ньому виділяють передній, середній (медіобазальний) та задній гіпоталамус, які побудовані з нервової тканини. Нейроцити гіпоталамуса розташовуються групами, утворюють ядра, їх називають нейросекреторними клітинами, оскільки мають здатність виробляти та секретувати в кров нейрогормони. Нейросекреторні клітини є мультиполярними, вони мають довгі відростки, які можуть виходити за межі гіпоталамуса; в їх базофільній цитоплазмі міститься велике ядро неправильної форми, що свідчить про високу функціональну активність клітин; добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі.

У передньому гіпоталамусі локалізуються парні супраоптичне та паравентрикулярне ядра, які побудовані з великих нейросекреторних клітин. Аксони цих клітин залишають гіпоталамус і через гіпофізарну ніжку проникають у задню частку гіпофіза, де закінчуються характерними розширеннями на кровоносних капілярах тільцями Херінга). Нейросекреторні клітини супраоптичного ядра продукують гормон вазопресин (антидіуретичний гормон – АДГ), який викликає посилення тонусу гладеньких м'язових клітин судинної стінки, а також зменшує сечовиділення завдяки посиленню реабсорбції води в нирках. Нейросекреторні клітини паравентрикулярного ядра продукують гормон окситоцин, який викликає координовані скорочення м'язової оболонки матки під час пологів, а також скорочення міоепітеліальних клітин кінцевих секреторних відділів молочної залози, що призводить до виведення ними молока.

У середньому гіпоталамусі локалізуються *аркуатне, дорсомедіальне, вентромедіальне* та *супрахіазматичне* ядра, які побудовані з дрібних нейросекреторних клітин. Ці клітини продукують дві групи біологічно активних речовин (*рилізинг-фактори*): *ліберини* та *статини*, за допомогою яких гіпоталамус контролює гормонутворювальну діяльність аденогіпофіза. Ліберини стимулюють секрецію гормонів клітинами передньої частки гіпофіза. Статини є антагоністами ліберинів, тому, вони пригнічують функцію клітин передньої частки гіпофіза. Рилізинг-фактори доносяться до гіпофіза системою його ворітної вени.

У задньому гіпоталамусі ядра утворені звичайними нейроцитами, які генерують нервові імпульси та здійснюють регуляторний вплив на периферійні залози без участі гіпофіза.

Вплив гіпоталамуса на ендокринні органи здійснюється двома шляхами: *трансаденогіпофізарний шлях* – гіпоталамічні ліберини активують клітини передньої частки гіпофіза до продукції відповідних гормонів, які впливатимуть на органи-мішені. Залози, які регулюються трансгіпофізарним шляхом називають гіпофіззалежними. До цієї групи залоз відносяться: щитоподібна залоза, сім'яники, яєчники, кіркова речовина надниркових залоз. *Парагіпофізарний шлях* – гіпоталамус надсилає свої еферентні нервові імпульси до периферійних ендокринних залоз безпосередньо по симпатичних та парасимпатичних нервах без участі гіпофіза. Залози, які регулюються парагіпофізарним шляхом називають гіпофізнезалежними. До цієї групи залоз відносяться: прищитоподібні залози, мозкова речовина надниркових залоз, підшлункова залоза.

5.5.2. Гіпофіз.

Ембріональний розвиток гіпофіза починається на 4-5 тижні ембріогенезу в результаті із ектодермального епітелію, який вистилає ротову ямку зародка вип'ячується гіпофізарний карман - карман Ратке, який дає початок аденогіпофізу. Диференціація кармана Ратке починається після дотику з протилежної сторони вип'ячування проміжного пухирця головного мозку в подальшому утворюючи порожнину шлуночка мозку. Саме диференціація передньої стінки карману Ратке дає початок передній і туберальній частки аденогіпофізу, а задня стінка його проміжній частці та гіпофізарній щілині. Нейроглія дистальної частини порожнини шлуночка мозку розростається та дає початок задній частці - нейрогіпофізу.

Гіпофіз – центральний ендокринний орган, який регулює функції всіх периферійних гіпофіззалежних залоз. Він вкритий сполучнотканинною капсулою і складається з *аденогіпофіза* (*передня*, *проміжна* та *туберальна частки*) та н*ейрогіпофіза* (задня частка).

Передня частка гіпофіза утворена епітеліальними тяжами (трабекулами) із залозистих клітин – аденоцитів, які розташовуються навколо синусоїдних гемокапілярів. Кожна трабекула утворена двома різновидами ендокриноцитів, які на основі особливостей забарвлення їх цитоплазми, поділяються на *хромофільні* та *хромофобні* аденоцити.

Хромофільні аденоцити — великі за розмірами клітинами, які розташовуються по периферії трабекул, їх цитоплазма інтенсивно забарвлюється гістологічними барвниками. Серед них розрізняють два типи клітин: *ацидофільні* та *базофільні*.

Ацидофільні аденоцити в цитоплазмі містять великі щільні гранули, які забарвлюються кислими барвниками. Форма цих клітин кругла або овальна. Ядра розташовуються по центру клітини, в їх цитоплазмі добре розвинута ендоплазматична сітка. Відносна кількість цих клітин у нормі складає від 30 до 35 % загальної кількості аденоцитів передньої частки. Залежно від гормонів, які вони виробляють, їх поділяють на два типи: *соматотропоцити* (соматотропні клітини) та *мамотропоцити* (мамотропні клітини).

Соматотропоцити – клітини неправильної округлої форми, в ацидофільній цитоплазмі яких міститься велика кількість дрібних (300-400 нм) секреторних гранул. Клітини виробляють соматотропін (соматотропний гормон – СТГ), який регулює процеси росту як всього організму, так і окремих його органів. Гіперсекреція соматотропіну в ранньому віці призводить до гігантизму, що проявляється пропорційним ростом тканин та органів. Гіперфункція соматотропоцитів після статевого дозрівання викликає непропорційне розростання окремих тканин та органів, зокрема кінцівок, кісток особливо лицьового черепа, язика – акромегалія. Гіпофункція соматотропоцитів

призводить до карликовості, що проявляється пропорційним зниженням росту людини.

Мамотропоцити – клітини неправильної округлої форми, в ацидофільній цитоплазмі містять найбільші (500–600 нм) серед всіх аденоцитів секреторні гранули. Вони продукують лактотропін (лактотропний гормон – ЛТГ), який стимулює діяльність молочних залоз, активує вироблення молока, посилює функцію жовтого тіла в яєчнику.

Базофільні аденоцити в цитоплазмі містять гранули, які забарвлюються основними барвниками. Відносна кількість цих клітин у нормі складає від 4 до 10 % загальної кількості аденоцитів передньої частки. Серед них розрізняють: *тиротропоцити* (тиротропні клітини), гонадотропоцити (гонадотропні клітини) та *кортикотропоцити* (кортикотропні клітини).

Тиротропоцити – клітини неправильної полігональної форми, базофільна цитоплазма яких густо заповнена дуже мілкими (80 – 150 нм) гранулами. Клітини виробляють тиротропін (тиротропний гормон – ТТГ), який стимулює секрецію гормонів щитоподібної залози.

Гонадотропоцити – клітини округлої або овальної форми з ексцентрично розташованим ядром, поруч з яким є світла пляма – макула (місце локалізації комплексу Гольджі). Базофільна цитоплазма клітин містить невеликі (200 – 300 нм) секреторні гранули, ендоплазматичну сітку, яка представлена пухирцями та велику кількість дрібних мітохондрій. Серед гонадотропоцитів розрізняють *фолітропоцити* та *лютропоцити*. Фолітропоцити продукують фолітропін (фолікулостимулюючий гормон – ФСГ), який активує дозрівання фолікулів яєчника і стимулює сперматогенез у сім'яниках. Лютропоцити виробляють лютропін (лютеїнізуючий гормон – ЛГ), який стимулює овуляцію, утворення жовтого тіла в яєчнику, стимулює секрецію жіночих та чоловічих статевих гормонів.

Кортикотропоцити – клітини неправильної форми, цитоплазма яких по периферії містить дрібні (200 – 250 нм) гранули у вигляді пухирців зі щільною серцевиною, оточеною світлим обідком. Ці клітини продукують кортикотропін (адренокортикотропний гормон – АКТГ), який стимулює активність клітин кіркової речовини надниркових залоз.

Хромофобні аденоцити – невеликі за розмірами клітини, які займають середину трабекул, їх цитоплазма слабко забарвлюється і є прозорою, в ній відсутні гранули. Це малодиференційовані клітини, які служать джерелом регенерації для аденоцитів. Хромофобні аденоцити складають біля 60% клітин передньої частки гіпофіза.

Проміжна частка гіпофіза утворена епітелієм, що складається з двох різновидів клітин: *меланотропоцитів* (меланотропних клітин) та *ліпотропоцитів* (ліпотропних клітин), які формують стінку фолікулів проміжної частки гіпофіза. Порожнина фолікулів заповнена колоїдом з білковим секретом.

Меланотропоцити секретують меланотропін (меланотропний гормон), який впливає на пігментний обмін. *Ліпотропоцити* секретують ліпотропін (ліпотропний гормон), який стимулює обмін ліпідів в організмі.

Туберальна частка гіпофіза утворена тяжами кубічних або низькопризматичних епітеліоцитів з помірно базофільною цитоплазмою, функція яких не визначена.

Задня частка гіпофіза (*нейрогіпофіз*) складається з гліальних клітин – *пітуїцитів*, аксонів нейросекреторних клітин супраоптичного та паравентрикулярного ядер гіпоталамуса, які закінчуються розширеннями на гемокапілярах (*тільця Херінга*). По нервових відростках з переднього гіпоталамуса транспортуються гормони окситоцин та вазопресин, які накопичуються у тільцях Херінга та з яких виділяються у кров.

Ембріональний розвиток щитоподібної залози відбувається на четвертому тижні у вигляді виросту епітелію стінки глотки між першою і другою парою зяберних кишень. На рівні третьої та четвертої пари зяберних кишень відбувається роздвоєння епітеліального тяжа, даючи початок часткам щитовидної залози. На ранніх етапах ембріонального розвику залоза має трабекулярну будову з нагромадженням колоїду всередині трабекул, які потім перетворюються у фолікули. Під час диференціації гістологічних елементів фолікулів фолікулярні клітини (тироцити) розвиваються з епітелію глоткової кишки, а парафолікулярні (кальцитоніноцити) знейробластів нервового гребня.

5.5.3. Епіфіз.

Ембріональний розвиток шишкоподібної залози відбувається на 5 – 6 ому тижні розвитку у вигляді випячування з нейроектодерми у вигляді виросту (кишені) в ділянці майбутнього даху третього шлуночка. Після народження дитини епіфіз втрачає аферентні й еферентні зв'язки з мозком. Максимального розвитку він досягає на 7 році життя, після чого спостерігається його вікова інволюція**.** Частина пінеалоцитів атрофується, а стромальні компоненти розростаються

Шишкоподібна залоза (епіфіз) є нейроендокринним органом, який забезпечує регуляцію фотоперіодичності роботи органів і систем організму, регулює діяльність статевої системи та відіграє важливу роль у регуляції процесів росту та розмноження.

Зовні шишкоподібна залоза вкрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять трабекули, що поділяють паренхіму органа на часточки. Паренхіма епіфіза утворена клітинами двох видів: пінеалоцитами та нейрогліоцитами.

Пінеалоцити представляють собою залозисті клітини досить великих розмірів, багатокутної форми з розгалуженими відростками, які залягають в центрі часточок. Залежно від функціонального стану цих клітин розрізняють головні пінеалоцити, для яких характерна світла цитоплазма збіднена на секреторні включення та темні пінеалоцити, у цитоплазмі яких нагромаджуються ацидофільні або базофільні гранули. Пінеалоцити продукують біологічно активні аміни: мелатонін і серотонін. Мелатонін контролює пігментний обмін, статеві функції, добові та сезонні ритми, процеси поділу та диференціації клітин, проявляє антипухлинну активність. Синтез і секреція цього гормону піддається вираженим добовим коливанням: вночі рівень гормону в крові в 10 разів вищий, ніж удень. Серотонін є метаболічним попередником мелатоніну. Його виділення відбувається інтенсивно у денні години та сповільнюється, коли світла бракує. Недостатність серотоніну в тканині мозку є причиною виникнення депресії, а підвищення його концентрації зумовлює емоційний підйом.

Нейрогліоцити знаходяться по периферії часточок. Цитоплазма цих клітин збіднена на органели, їх відростки проникають до міжчасточкових перегородок, утворює крайову облямівку часточки. Гліальні клітини є видозміненими астроцитами і виконують опорну функцію.

5.5.4. Дисоційована ендокринна система.

Дисоційована ендокринна система – сукупність одиноких гормонопродукуючих клітин. Серед яких розрізняють дві групи: I – нейроендокринні клітини APUD – серії (нервового походження); II – клітини не нервового походження.

До першої групи відносять секркеторні нейроцити, які утворюються з нейробластів нервового гребня, які мають здатність синтезувати нейроаміни та гормони. Клітини APUD – серії утворюються з усіх зародкових листків та присутні в усіх типах тканин:

1.Похідні нейроектодерми (нейроендокринні клітини нейросекркторних ядер гіпоталамуса, епіфіза, мозкової речовини наднирників, пептидергічні нейрони центральної та периферійної нервової системи).

2.Похідні шкірної ектодерми (клітини APUD – серії аденогіпофіза, клітини Меркеля в епідермісі.

3. Похідні кишкової ентодерми (ентероцити – клітини гастеро-ентеропанкреатичної (ГЕП)системи.

4. Похідні мезодерми (секреторні кадіоміоцити, які утворюються з міоепікардіальної пластинки).

5. Похідні мезенхіми (тучні клітин).

Для клітин APUD – серії характерні наступні ознаки:наявність специфічних гранул;присутність амінів (катехоламін або серотонін); поглинання амінокислот;наявність фермента.

Загальною топографічною ознакою цих клітин є розташування їх біля кровоносних судин, серед клітин, які входять до складу епітелію та полярна диференціація, яка відповідає виділенню секрета в судини До першої групи відносятьмікроциркуляторного русла.

До другої групи відносять одинокі грмонопродукуючи клітини, які утворюються з інших джерел розвитку не нервового. До них належать різні клітини ендокринних та неендокринних органів, які продукують стероїдні гормони. Це В-клітини (инсулін), А – клітини (глюкагон), L – клітин (ентероглюкагон), D_1- клітини, К – клітини (пептиди), S – клітини (секретин), клітини Лейдига (тестостерон).

5.5.5. Щитоподібна та прищитоподібні залози.

Ембріональний розвиток щитоподібної залози відбувається на 4-5-му тижні ембріонального розвитку людини, як вип'ячування зі стінки глотки між I та II парами зябрових кишень, які розташовані вздовж глоткової кишки у вигляді епітеліального тяжу. Цей тяж на рівні III-IV пар зябрових кишень починає ділитися на праву та ліву частку щитоподібної залози. Згодом цей тяж атрофується залишаючи тільки ділянку з'єднань правої та лівої частки у вигляді перешейку. Поступово зачатки часток щитоподібної залози починають утворювати епітеліальні тяжі, які формують фолікули з тироцитами між якими відбувається розростання сполучної тканини у вигляді прошарків які носять назву трабекул. У складі фолікулів є клітини, які утворюються з нейробластів, які мігрують та дають парафолікулярні клітини або кальцитониноцити.

Щитоподібна залоза – периферійний гіпофіззалежний орган ендокринної системи, який регулює основний обмін і забезпечує кальцієвий гомеостаз крові. Зовні щитоподібна залоза покрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять перегородки, що ділять її на часточки. Строму часточок складає пухка волокниста сполучна тканина, в якій міститься густа сітка гемокапілярів синусоїдного типу. Паренхіму часточок складають ендокринні клітини двох типів: фолікулярні та інтерфолікулярні. Перші клітини утворюють фолікули – структурно-функціональні одиниці щитоподібної залози, другі – невеликі острівці епітелію, що лежать між фолікулами. Фолікул представляє собою утвір округлої форми, стінка якого утворена одним шаром клітин-тироцитів, що лежать на базальній мембрані, порожнина фолікула заповнена колоїдом. Тироцити – фолікулярні ендокриниципити, форма яких змінюється залежно від функціонального стану щитоподібної залози: в нормі ці клітини кубічної форми, при гіпофункції – вони зплощуються, а при гіперфункції – видовжується і стають циліндричними. Ядра за формою відповідають клітинам: у кубічних епітеліоцитах вони сферичні, в плоских мають вигляд сплощеного еліпсоїда, який лежить паралельно базальній мембрані, в циліндричних – еліпсоїд, який розташований перпендикулярно базальній мембрані і дещо зміщений в сторону. У цитоплазмі тироцитів знаходиться добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, вільні рибосоми та полісоми. Апікальна поверхня клітин вкрита короткими мікроворсинками, кількість і висота яких залежить від функціональної активності залози. При гіпофункції кількість мікроворсинок та їх висота зменшуються, при гіперфункції – збільшується.

Функція тироцитів полягає у синтезі, накопиченні та виділенні тиреоїдних гормонів – трийодтироніну (T_3) та тетрайодтироніну (T_4, тироксин). Ці гормони беруть участь у регуляції метаболічних реакцій, прискорюють

обмінні процеси, впливають на ріст, диференціацію тканин та розвиток нервової системи.

У складі стінки фолікула щитоподібної залози розташовується ще один тип клітин – кальцитоніноцити (С-клітини). Вони можуть лежати поодиноко чи між базальною мембраною та базальним полюсом тироцитів (парафолікулярне розташування), чи між тироцитами (інтрафолікулярне розташування). На гістологічних препаратах, які забарвлені гематоксиліном-еозином, кальцитоніноцити важко відрізнити від тироцитів. Для їх ідентифікації використовується імпрегнація сріблом. Це клітини неправильної округлої чи полігональної форми, цитоплазма яких містить добре розвинуті гранулярну ендоплазматичну сітку та комплекс Гольджі, велику кількість секреторних гранул. С-клітини продукують гормони кальцитонін – знижує рівень кальцію в крові та соматостатин, який пригнічує білковий синтез і є антагоністом соматотропіну. Колоїд – гомогенна оксифільна маса, яка складається з білка тироглобуліну. Густина колоїду залежить від функціонального стану щитоподібної залози: посилення функціональної активності супроводжується його зрідженням, а зниження – згущенням колоїду.

Інтерфолікулярні клітини розташовуються між фолікулами у вигляді компактних скупчень – міжфолікулярних острівців. Ці клітини є малодиференційованими і служать джерелом утворення нових фолікулів щитоподібної залози.

ПРИЩИТОПОДІБНІ ЗАЛОЗИ

Ембріональний розвиток прищитоподібної залози відбувається на 5 ому тижні ембріонального розвитку людини у вигляді виростів епітелію III та IV пар зябрових кишень. Поступово ці вирости відокремлюються і кожен з них перетворюється у самостійну прищитоподібну залозу.

Прищитоподібні залози розташовані на задній поверхні щитоподібної залози під спільною сполучнотканинною капсулою. У людина є чотири прщитоподібних залози. Паренхіма залози представлена різної форми епітеліальними тяжами (трабекулами) та скупченнями клітин – паратироцитів, між якими розташовані гемокапіляри. Паратироцити – залозисті клітини, які залежно від функціонального стану залози поділяються на головні та ацидофільні паратироцити.

Головні (базофільні) паратироцити утворюють основну частину паренхіми залози. Це дрібні клітини полігональної форми з базофільною цитоплазмою, по периферії якої розсіяні скупчення вільних рибосом, добре розвинута гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, що свідчить про високу інтенсивність білкового синтезу. Серед головних паратироцитів розрізняють світлі та темні клітини, які віддзеркалюють стани функціональної активності прищитоподібних залоз. Темні клітини – активно функціонуючі

клітини, цитоплазма яких містить добре розвинутий синтетичний апарат; світлі клітини – неактивні клітини, в їх цитоплазмі багато лізосом та гранул глікогену. Співвідношення неактивних і активних головних паратироцитів зміщене у бік перших і складає 3-5:1.

Головні клітини виробляють паратирин (паратгормон), який впливає на кісткову тканину, збільшує відносну кількість остеокластів і підвищує їх активність. Внаслідок цього посилюється виведення кальцію з кісток у кров, де рівень його вмісту підвищується. Паратирин є антагоністом кальцитоніну, їх взаємодія забезпечує гомеостаз кальцію в крові.

Ацидофільні паратироцити рівномірно розподілені в паренхімі залози і розташовуються серед головних клітин. У цитоплазмі цих клітин містяться великі мітохондрії, слабко розвинутий комплекс Гольджі, помірно розвинута ендоплазматична сітка, секреторні гранули відсутні. З віком кількість цих клітин збільшується.

5.5.6. Надниркові залози.

Ембріональний розвиток надниркової залози відбувається на 5-му тижні ембріонального розвитку людини з двох ембріональних зачатків: мозкова речовина утворюється з парааортальних гангліїв, а кіркова – з розростань целомічного епітелію, який формує так зване інтерреналове тіло. Великі ацидофільні клітини інтерреналового тіла є джерелом утворення первинної (фетальної) кори майбутніх надниркових залоз. На 10-му тижні ембріонального розвитку первинна кора обростає дрібними базофільними клітинами, що походять із целомічного епітелію кореня брижі, з яких утворюється дефінітивна кора. Максимального розвитку залоза набуває у віці 20-25 років, коли співвідношення ширини її зон наближається до 1:9:3.

Надниркова залоза – парний ендокринний орган, який розташовується над верхнім полюсом нирок. Зовні залоза вкрита сполучнотканиною капсулою, в якій містяться жирові клітини та кровоносні судини. Надниркова залоза складається з двох частин: поверхневої кіркової речовини та центральної мозкової речовини, які відрізняються за будовою, походженням і функцією.

Кіркова речовина надниркової залози включає три зони: поверхневу клубочкову, серединну пучкову та глибоку сітчасту. Кожна зона утворена тяжами епітеліальних клітин – кіркових ендокриноцитів з їх характерним розташуванням, проміжки між якими заповнені прошарками сполучної тканини. Ендокриноцити кіркової речовини виділяють кортикостероїди (мінералокортикоїди, глюкокортикоїди, статеві стероїди) – групу гормонів, які впливають на різноманітні види обміну, імунну систему та перебіг запальних процесів.

Клубочкова зона прилягає до капсули залози і утворена невеликими клітинами призматичної форми, які формують округлі скупчення у вигляді клубочків в оточенні гемокапілярів. У цитоплазмі епітеліоцитів помірно розвинуті комплекс Гольджі та агранулярна ендоплазматична сітка. Зустрічаються мітохондрії двох видів: видовжені з пластинчастими кристами та округлі з тубулярними кристами. Цитоплазма містить мало ліпідних включень.

Ендокриноцити клубочкової зони кори надниркових залоз секретують мінералокортикоїди, основним з яких є гормон альдостерон, який посилює реабсорбцію натрію в дистальних канальцях нефрона, збільшує об’єм крові та підвищує артеріальний тиск. Альдостерон також має властивість посилювати запальні процеси.

Пучкова зона є найбільшою та розташовується у середній частині кори надниркових залоз. Вона утворена великими клітинами кубічної чи циліндричної форми, які формують радіально орієнтовані тяжі (пучки), що йдуть паралельними рядами перпендикулярно до поверхні кори. В оксифільній цитоплазмі ендокриноцитів пучкової зони міститься добре розвинута

агранулярна ендоплазматична сітка, мітохондрії з тубулярними кристами та велика кількість ліпідних включень.

Ендокриноцити пучкової зони кори надниркової залози секретують глюкокортикоїдні гормони: кортизон, гідрокортизон, кортикостерон, які регулюють обмін вуглеводів, білків та ліпідів, стимулюють енергетичний обмін, забезпечують резистентність до стресу, а також пригнічують запальні та алергічні реакції в організмі.

Сітчаста зона прилягає до мозкової речовини надниркових залоз, складається з невпорядковано розташованих епітеліальних тяжів, що утворюють сітку. Ендокриноцити в більшості кубічної форми та невеликих розмірів. У їх цитоплазмі добре розвинута агранулярна ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі, мітохондрії з тубулярними кристами, вміст ліпідних включень зменшується.

Ендокриноцити сітчастої зони кори надниркових залоз виробляють статеві стероїди, в першу чергу андрогени, а також у невеликій кількості естроген та прогестерон. Фізіологічна дія андрогенстероїдного гормону аналогічна дії тестостерону сім'яника. Пухлини кори надниркових залоз у жінок призводять до розвитку вторинних статевих ознак чоловічої статі, зокрема появи бороди та вусів.

Між трьома зонами кіркової речовини трапляються скупчення малодиференційованих клітин, які є джерелом фізіологічної регенерації відповідної частини надниркової залози. Перший прошарок таких клітин локалізований між капсулою та клубочковою зоною. Другий прошарок – суданофобна зона – знаходиться між клубочковою та пучковою зонами. У цитоплазмі клітин цієї зони майже відсутні ліпідні включення, що не дає епітеліоцитам зафарбовуватись суданом. На межі сітчастої зони та мозкової речовини надниркових залоз виявляється *Х-зона*, яка представляє собою залишки клітин ембріональної кори надниркових залоз.

Мозкова речовина надниркових залоз відмежована від кіркової речовини тоненьким прошарком сполучної тканини. Паренхіму залози складають хромафіноцити – великі клітини округлої або полігональної форми, цитоплазма яких містить велике ексцентрично розташоване ядро, дрібні видовжені мітохондрії, численні вільні рибосоми та цистерни ендоплазматичної сітки. Хромафінні клітини розташовані у вигляді тяжів, які контактують з широкою сіткою гемокапілярів. За характером синтезованих ними речовин розрізняють епінефроцити та норепінефроцити. Епінефроцити (світлі ендокриноцити) мають світлу, заповнену секреторними гранулами цитоплазму. Норепінефроцити (темні ендокриноцити) містять темну вакуолізовану цитоплазму, яка після обробки розчином калію біхромату набуває бурого кольору.

Ендокриноцити мозкової речовини надниркових залоз продукують катехоламіни (адреналін та норадреналін) – гормони, які змінюють діяльність

серцево-судинної та нервової систем, процеси вуглеводневого обміну. Адреналін синтезується в епінефроцитах, норадреналін в норепінефроцитах.

5.6. Шкіра та її похідні.

Шкіра є важливим і складним органом, оскільки функціонально пов'язана із внутрішніми органами і віддзеркалює їх стан як у нормі, так і при різноманітних патологічних станах. Вона є широким рецепторним полем, яке дозволяє центральній нервовій системі отримувати інформацію про зміни в самій шкірі та характер подразника. При цьому активні ділянки шкіри пов'язані з певними ділянками мозку і через них з кістками, м'язами та внутрішніми органами. Цей зв'язок лежить в основі голкорефлексотерапії. Шкіра складається з багатьох структурних елементів, які виконують трофічну, терморегуляторну та імунну функції, а також забезпечують зовнішній захист організму. Шкіра є одним з найбільших органів, який здатний до самовідтворення.

Шкіра – складний орган, який функціонально пов’язаний із внутрішніми органами, відображає їх стан як у нормі, так і при патології. Шкіра утворює зовнішній покрив організму людини, складається з різноманітних структурних елементів, які взаємодіють між собою і виконують наступні функції:

- захисну – шкіра захищає тканини внутрішнього середовища від пошкоджувальної дії механічних, хімічних, термічних факторів та ультрафіолетових променів; роговий шар епідермісу перешкоджає проникненню в шкіру мікроорганізмів;
- імунну – кератиноцити синтезують низку речовин, які стимулюють диференціювання Т-лімфоцитів у шкірі з послідуючим транспортом антигенів і розвитком імунної реакції;
- участь у водно-сольовому та тепловому обмінах – через шкірну поверхню разом із потом виводяться різноманітні солі, вода та продукти азотистого обміну; за рахунок випромінення тепла і виділення поту здійснюється терморегуляторна функція шкіри;
- ендокринну та метаболічну – в шкірі під впливом ультрафіолетових променів синтезується вітамін D; шкіра містить ферменти, які необхідні для метаболізму багатьох гормонів, отрут і канцерогенів;
- депонування крові – в шкірі добре розвинута судинна сітка (судини дерми у випадку їх розширення можуть вмістити до 1 л крові);
- рецепторну – шкіра є великим рецепторним полем з численними нервовими закінченнями (тактильні, температурні та больові рецептори), які дозволяють органам центральної нервової системи отримувати інформацію як про зміни в самій шкірі, так і про характер подразника (цей зв’язок лежить в основі голкорефлексотерапії).

Шкіра побудована із трьох шарів: епідермісу (надшкір'я), дерми (власне шкіри) та гіподерми (підшкірної жирової клітковини). Загальна площа поверхні шкіри дорослої людини становить близько 1,5-2 м^2. Товщина шкіри у різних частинах тіла коливається від 0,5 до 5,0 мм, тому розрізняють тонку та товсту шкіру. Товста шкіра покриває ділянки тіла, що зазнають постійного механічного навантаження (долоні рук, стопи ніг), тонка шкіра покриває обличчя, волосяну частину голови, шию тощо (рис. 1).

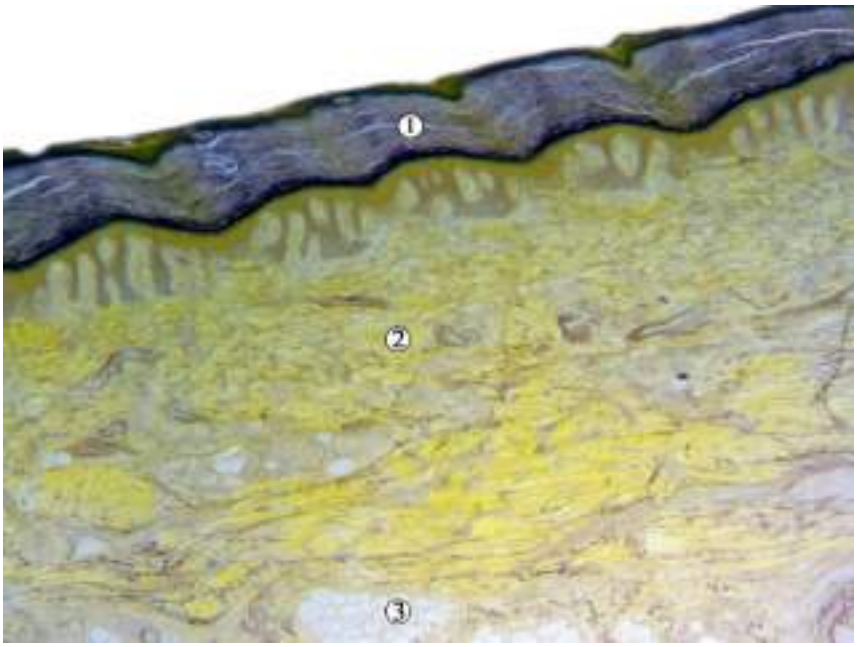

Рис.1
1 - епідерміс шкіри
2 – дерма шкіри
3 - гіподерма шкіри

Епідерміс

Епідерміс представлений багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, в якому розрізняють п’ять шарів: базальний, остистий, зернистий, блискучий та роговий. В епідермісі товстої шкіри присутні всі названі шари, в епідермісі тонкої шкіри є лише чотири шари — відсутній блискучий шар.

Базальний шар утворений шаром розміщених на базальній мембрані епітеліальних клітин – базальних епідермоцитів, серед яких лежать пігментні клітини (меланоцити), внутрішньоепідермальні макрофаги (клітини Лангерганса) та клітини Меркеля. Базальні епідермоцити – клітини кубічної або призматичної форми з базофільною цитоплазмою, яка містить добре розвинуті органели загального призначення, а також численні кератинові філаменти (тонофіламенти). Останні в примембранних зонах формують пучки, за участю яких утворюються десмосомні контакти між

епідермоцитами. З базальною мембраною епідермоцити з'єднуються за допомогою напівдесмосом. Ці клітини відіграють роль камбіальних елементів епітелію.

Меланоцити – клітини з відростками, які галузяться у напрямку поверхневих шарів епідермісу і досягають зернистого шару. Вони не зв'язані десмосомами з сусідніми клітинами. В їх цитоплазмі відсутні тонофіламенти, але багато рибосом і особливих структур – меланосом, в яких відбувається синтез меланіну. Меланін – пігмент чорно-коричневого або жовто-червоного кольору, що синтезується і накопичується в тілі клітин, а потім у складі меланосом транспортується до відростків меланоцитів, а з них надходить до кератиноцитів зернистого шару. Меланін поглинає ультрафіолетове випромінювання і захищає тканини організму від пошкоджувальної дії. Під впливом ультрафіолетових променів відбувається посилення пігментації шкіри – „засмаг". Посилення пігментації пов'язане лише зі збільшенням кількості активно функціонуючих клітин, в яких посилюється процес меланогенезу. При цьому кількість меланоцитів не змінюється. На гістологічних препаратах меланоцити виявляються при імпрегнації сріблом. Колір шкіри у людей залежить від кількості меланосом і розташування меланоцитів в епідермісі: у темношкірих людей в меланоцитах всіх шарів епідермісу містяться великі меланосоми з великою кількістю меланіну; у світлошкірих людей – при такій самій кількості меланоцитів, які розташовані лише у базальному шарі епідермісу, меланосоми нечисленні та менші за розмірами. У альбіносів теж є меланоцити, проте у них немає меланосом, оскільки порушений процес синтезу меланіну.

Клітини Лангерганса (внутрішньоепідермальні макрофаги) – клітини, що мають моноцитарне походження. Їх цитоплазма містить значну кількість лізосом, фагоцитовані гранули меланіну, а також особливі мембранні аргентофільні гранули Бірбека, що мають вигляд тенісної ракетки. Клітини Лангерганса утворюють відростки, якими вони об'єднують сусідні клітини, утворюючи проліферативні одиниці епідермісу.

Клітини Лангерганса першими зі всіх клітин контактують з антигенами зовнішнього середовища, які проникають в епідерміс. Вони захоплюють антигени та передають їх Т-хелперам лімфатичних вузлів, сприяють розвитку імунної реакції. Клітини Лангерганса беруть участь у протипухлинних реакціях організму, а також забезпечують місцеві захисні реакції епідермісу.

Клітини Меркеля – клітини, які розташовані поодинці або групами, особливо у великій кількості на сенсорних ділянках шкіри (пальці, кінчик носа тощо). Тіла цих клітин лежать у базальному шарі, а відростки пов'язані десмосомами з епідермоцитами базального та шипуватого шарів. До

базальної частини клітин підходять аферентні нервові волокна, які разом з клітинами утворюють в епідермісі тактильні механорецептори, що реагують на дотик, цим самим здійснюють рецепторну функцію.

Шипуватий (остистий) шар епідермісу утворений п'ятьма-десятьма шарами клітин характерної крилатої (остистої) форми, які накладаються один на одного, утворюють щільний епітеліальний пласт. Серед епідермоцитів цього шару зустрічаються одиничні клітини Лангерганса. У цитоплазмі клітин шипуватого (остистого) шару збільшується кількість тонофіламентів, посилюється синтез кератину та формуються нові структури – кератиносоми, або ламелярні гранули. Кератиносоми представляють собою обмежені мембраною скупчення пластин, які містять ліпіди та гідролітичні ферменти.
Базальні епідермоцити та клітини нижніх рядів шипуватого (остистого) шару утворюють так звану росткову (гермінативну) зону епідермісу. Остання містить малодиференційовані стовбурові клітини, які протягом усього життя організму зберігають здатність до проліферації.

Зернистий шар утворений трьома-чотирма шарами кератиноцитів овальної форми. Свою назву цей шар отримав завдяки кератогіаліновим гранулам, які розташовані в цитоплазмі клітин цього шару. Гранули кератогіаліну під світловим мікроскопом виявляються у вигляді великих, не обмежених мембраною, базофільно забарвлених структур, які заповнюють цитоплазму, надають її зернистого вигляду. Кератогіалінові гранули містять білок філагрин, який сприяє агрегації та стабілізації тонофіламентів. Поява в клітинах гранул кератогіаліну свідчить про початок процесу зроговіння клітин епідермісу. Всі клітини епідермісу, що в процесі свого життєвого циклу проходять стадію зроговіння, об'єднують під спільною назвою кератиноцити. Крім білка філагрину, в епідермоцитах зернистого шару синтезуються також білки інволюкрин та кератолінін, які утворюють білковий шар під плазмолемою і захищають її від дії гідролітичних ферментів кератиносом і лізосом.

Блискучий шар утворений одним-двома рядами плоских оксифільних клітин, в яких повністю руйнуються ядра та органели, розчиняються кератогіалінові гранули, утворюють матрикс, в який занурюються тонофіламенти. У цитоплазмі кератиноцитів нагромаджується білок елеїдин, який є подальшою стадією перетворення кератогіаліну. Між клітинами починають зникати десмосоми. На гістологічних препаратах блискучий шар виглядає як світла, яскрава оксифільна однорідна стрічка.

Роговий шар побудований з десятків рядів сплющених клітин, які в напрямку до поверхні епідермісу поступово відмирають і перетворюються в рогові лусочки. Останні набувають форми тетрадекаедра –

чотирнадцятигранника, що забезпечує найбільш „економічне” розташування лусочок стовпчиками, цим самим сприяють підвищеній захисній функції епідермісу. Між роговими лусочками розташовується міжклітинний цемент, який складається із суміші ліпідів, в якій переважають цераміди. Ці ліпіди забезпечують водонепроникність рогового шару епідермісу. У складі лусочок за участі білка філагрину здійснюється подальша агрегація проміжних філаментів. У результаті цього в цитоплазмі нагромаджується білок кератин. У процесі життєдіяльності поверхневі лусочки злущуються. У механізмі злущення важливу роль відіграють кератиносоми – видозмінені лізосоми кератиноцитів, які розчиняють десмосоми і забезпечують втрату контактів між лусочками.

В епідермісі існує чітка динамічна рівновага між кількістю зроговілих лусочок та базальних епідермоцитів. Експериментально доведено, що ця рівновага залежить від внутрішніх і зовнішніх факторів. Так, при посиленні тертя або при видаленні рогового шару, збільшується проліферативна активність базальних клітин. Оновлення (регенерація) епідермісу забезпечує бар’єрну функцію завдяки постійній заміні зовнішніх шарів, які можуть пошкоджуватися та містити мікроорганізми на своїй поверхні. Період відновлення складає 20-29 діб, залежно від ділянки тіла та віку.

Дерма

У складі дерми (сполучнотканинної основи шкіри) розрізняють два шари: поверхневий сосочковий та глибокий сітчастий.

Сосочковий шар утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка у вигляді сосочків неправильної конусоподібної форми вростає в епідерміс. У сосочковому шарі проходить багато судин мікроциркуляторного русла, за рахунок яких дифузно через базальну мембрану здійснюється живлення епідермісу. Рельєф сосочків дерми є індивідуальним для кожної людини і зумовлює характерне чергування виступів і заглиблин на поверхні епідермісу, який чітко повторює контури цих сосочків, що видно неозброєним оком на подушечках шкіри пальців долонь.

Сполучна тканина сосочкового шару складається з тонких колагенових, еластичних і ретикулярних волокон, а також із клітин, серед яких найбільш часто зустрічаються фібробласти, макрофаги, тканинні базофіли. Тут також зустрічаються гладенькі міоцити, місцями зібрані в пучки та зв’язані з коренем волосся - це м’яз-підіймач волосся. Найбільше м’язових пучків у шкірі голови, щік, лоба та тильної поверхні кінцівок.

Сітчастий шар утворений щільною неоформленою волокнистою сполучною тканиною, яка містить мережу товстих пучків колагенових

волокон, що взаємодіє із мережею еластичних волокон. Товсті пучки колагенових волокон забезпечують міцність шкіри та її тісний зв'язок з підшкірною жировою клітковиною. Еластичні волокна повторюють хід колагенових, їх кількість у ділянці суглобів і на обличчі значно більша. У більшості ділянок шкіри людини в її сітчастому шарі розташовуються корені волосся, а також залози шкіри: ближче до сосочкового шару – сальні, ближче до підшкірної жирової клітковини – потові. Капілярів у цьому шарі дерми значно менше, ніж у сітчастому.

Підшкірна жирова клітковина

Підшкірна жирова клітковина утворена часточками білої жирової тканини з прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини. Вона відіграє роль теплоізолятора, депо поживних речовин і гормонів, пом'якшує дію на шкіру різноманітних механічних чинників, а також забезпечує деяку рухомість шкіри по відношенню до розташованих глибше частин, що у значній мірі захищає її від розривів.

Похідні шкіри

До похідних шкіри відносять сальні, потові, молочні залози, волосся та нігті.

Сальні залози

Сальні залози – прості альвеолярні розгалужені залози з голокриновим типом секрету. Вони розташовуються по всьому тілу, лише крім шкіри долонь та підошов. Особливо багато залоз на волосяній частині голови, лобі та обличчі (до 400-900 залоз на 1 см2, що в 10-20 разів більше, ніж в інших ділянках шкіри).

Більша частина кінцевих секреторних відділів залоз розміщується біля кореня волосся на межі сітчастого і сосочкового шарів дерми, а їх вивідні протоки відкриваються на дні волосяних лійок або безпосередньо на поверхню епітелію.

Кінцеві секреторні відділи сальних залоз утворені альвеолами, які складаються із клітин двох типів:

- базальних себоцитів – клітин, які лежать на базальній мембрані і за будовою та функціональними значеннями нагадують базальні клітини епідермісу;
- зрілих себоцитів – великих клітин полігональної форми, в яких інтенсивно синтезуються ліпіди. По мірі нагромадження в цитоплазмі жирових включень, себоцити переміщуються в напрямку до вивідних проток, при цьому відбувається розпад і зруйнування ядра. Поступово себоцити утворюють у скупчення оточених плазмолемою ліпідних крапель. Секрет клітин – шкірне сало – покриває поверхню шкіри, пом'якшує її бар'єрні і

антимікробні властивості, а також захищає від висихання, мацерації водою та вологим повітрям.

Вивідна протока сальної залози – широка і коротка, вона з'єднує декілька мішечків з устям волосяного фолікула. Вона утворена багатошаровим плоским епітелієм, який біля кінцевого секреторного відділу стає одношаровим кубічним і зливається з зовнішнім шаром клітин секреторного відділу. Виділення секрету сальних залоз відбувається при скороченні м'яза-підіймача волосся.

Потові залози

Потові залози – прості трубчасті нерозгалужені залози з мерокриновим та апокриновим типом секрету. За добу потові залози виділяють близько 500 мл поту. Залози беруть участь в терморегуляції (біля 20% тепла віддається організмом шляхом випаровування поту), а також в екскреції продуктів обміну, солей, ліків, важких металів.

Мерокринові потові залози зустрічаються в шкірі всіх ділянок тіла, особливо їх багато на долонях, підошвах, лобі. Вони секретують прозорий гіпотонічний піт із низьким вмістом органічних компонентів.

Апокринові потові залози розміщені лише в окремих ділянках тіла людини: під пахвами, навколо відхідника, у шкірі лоба. Вони починають функціонувати в період статевого дозрівання. Ці залози секретують піт з високим вмістом білкових речовин, які, розкладаючись на поверхні шкіри, зумовлюють характерний запах поту.

Кінцеві секреторні відділи потових залоз лежать у глибоких шарах дерми та підшкірної жирової клітковини. Вони мають вигляд згорнутої у клубок трубочки з мішкоподібними розширеннями і широким просвітом.

У складі потових залоз із мерокриновим типом секрету в кінцевих секреторних відділах розрізняють клітини трьох типів:

- світлі секреторні – великі клітини із слабкобазофільною цитоплазмою, функція яких повязана з секрецією води та мінеральних солей;
- темні секреторні – малі клітини, функція яких пов'язана з секрецією органічних макромолекул;
- міоепітеліальні – сплощені клітини з відростками, які розміщуються зовні від секреторних клітин і своїм скороченням сприяють виведенню секрету.

В складі потових залоз із апокриновим типом секрету кінцеві секреторні відділи значно більші. Вони побудовані із наступних клітин:

секреторних – клітин кубічної або призматичної форми, в оксифільній цитоплазмі яких накопичення секреторного матеріалу відбувається в апікальній частині;

міоепітеліальних клітин.

Вивідні протоки потових залоз у вигляді спіралі проходять через сітчастий та сосочковий шари дерми, пронизують всі шари епідермісу і відкриваються на поверхні шкіри потовою порою. Частина вивідних проток (апокринові потові залози) не утворює пор, а впадає разом з протоками сальних залоз у волосяну лійку над вивідною протокою сальної залози. Їх стінка утворена двошаровим кубічним епітелієм.

Молочні залози

Молочні залози – складні альвеолярні залози з апокриновим типом секрету. Кількість, форма, розміри та розташування молочних залоз дуже різняться в різних ссавців. Детальна будова та функціональне значення молочної залози розглядається у розділі „Жіноча статева система".

Волосся

Поверхня тіла людини вкрита волоссям, за винятком долонь, підошов, тильної поверхні нігтьових фаланг пальців рук і ніг, червоної кайми губ, сосків. До моменту народження утворюється біля 2 млн волосяних фолікулів, з них 10000-125000 локалізуються в шкірі голови. Довжина волосся коливається від декількох міліметрів до 2 метрів, а товщина від 0,005 до 0,6 мм. Довжина кожної волосини обумовлена генетично і залежить від швидкості росту, яка в свою чергу залежить від дії різноманітних гормонів. Наприклад, андрогени пришвидшують ріст і діаметр волосся бороди та вусів. В той же час, стрижка та гоління волосся ніяк не впливають на кількість, діаметр та швидкість росту волосся. Кожен день волосся видовжується на 0,3-0,4 мм.

Розрізняють три види волосся: довге, до якого відноситься волосся голови, бороди, вусів та волосся, яке локалізується під пахвами та на лобку; щетинкове – волосся брів і вій, волосся, яке росте у зовнішньому слуховому ході та в присінку носової порожнини; пушкове волосся, яке покриває решту ділянок тіла людини. Також зустрічаються інші типи волосся: пряме в азіатів, хвилясте у європейців та шерстисте у представників негроїдної раси.

Кожна волосина побудована з двох частин: стрижня та кореня. Стрижень волосини виступає над поверхнею шкіри, корінь втоплений в епідерміс і дерму. Стрижень довгого та щетинкового волосся складається з внутрішньої мозкової речовини, середньої кіркової речовини та поверхневої кутикули; стрижень пушкового волосся складається лише з кіркової речовини та кутикули. Мозкова речовина утворена клітинами полігональної форми, які лежать одна на одній, утворюють монетні стовпчики. Цитоплазма клітин містить гранули трихогіаліну, пігменту меланіну та пухирці газу. По мірі того, як клітини мозкової речовини пересуваються до поверхні,

здійснюються процеси зроговіння: трихогіалін перетворюється в кератин. Процес кератинізації у мозковій речовині відбувається повільно. Хоча, з віком процеси зроговіння в цій речовині посилюються, а кількість пігменту в клітинах зменшується – волосся сивіє. Кіркова речовина складає основну масу волосся. Вона утворена плоскими зроговілими лусочками, цитоплазма яких містить твердий кератин. Процеси зроговіння в цій речовині протікають дуже інтенсивно. Чим краще у волоссі розвинута кіркова речовина, тим воно міцніше та еластичніше. Кутикула безпосередньо прилягає до кіркової речовини. Вона представлена одним шаром циліндричних клітин, які перетворюються у рогові лусочки, що нашаровуються одна на одну у вигляді черепиці. Ці лусочки містять твердий кератин і в їх цитоплазмі повністю відсутній пігмент.

Корінь волосся складається із епітеліоцитів, які знаходяться на різних стадіях формування кіркової, мозкової речовин і кутикули волосся. Корінь волосся розташований у волосяному мішечку, стінка якого складається із внутрішньої та зовнішньої епітеліальних кореневих піхв. Разом ці структури утворюють волосяний фолікул, який оточений сполучнотканинною піхвою – волосяною сумкою (рис.2).

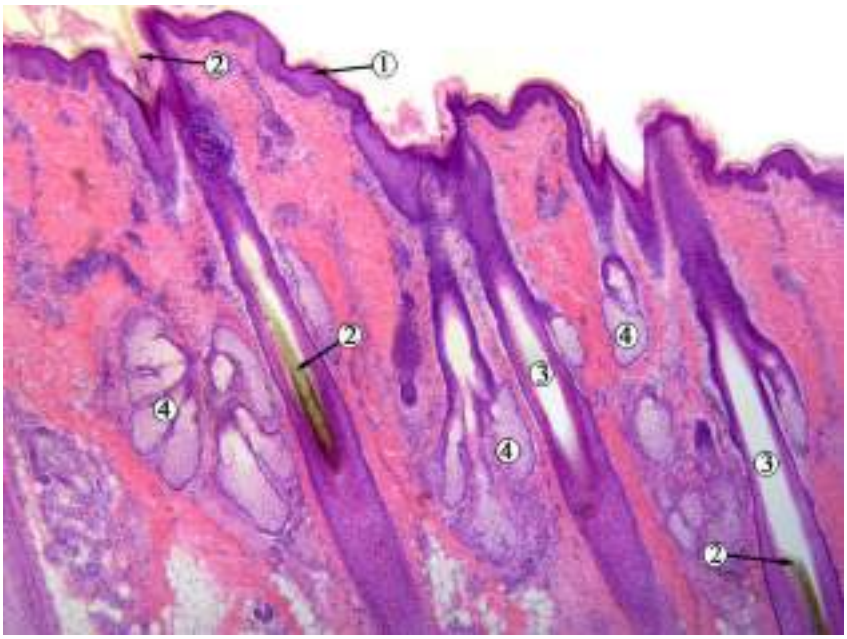

Рис. 2
1 - епідерміс шкіри
2 - волосина
3 - волосяний фолікул

Корінь волосся закінчується розширенням – волосяною цибулиною, яка, як правило розміщена на межі сітчастого шару дерми з підшкірною

жировою клітковиною. Волосяна цибулина побудована з епітеліоцитів, які здатні до розмноження. Саме за рахунок поділу цих клітин відбувається їх проліферація та ріст волосся. З волосяною цибулиною зливаються дві епітеліальні кореневі піхви фолікула. Знизу у волосяну цибулину вростає пухка волокниста сполучна тканина – волосяний сосочок, в якому розміщені судини мікроциркуляторного русла, що забезпечують живлення волосся. У місці переходу кореня волосся у стрижень, епідерміс утворює заглибину – волосяну лійку, пройшовши через яку, волосся з'являється над поверхнею шкіри. На цьому рівні закінчується внутрішня епітеліальна кореневa піхва, а базальний та остистий шари епідермісу лійки переходять у зовнішню епітеліальну кореневу піхву. У волосяну лійку відкриваються протоки однієї або декількох сальних залоз (рис.3). Нижче сальних залоз у косому напрямку проходить м'яз-підіймач волосся. При його скороченні корінь волосся, що лежить косо, приймає більш вертикальне положення, а шкіра в ділянці прикріплення м'яза втягується - з'являється так звана „гусяча шкіра".

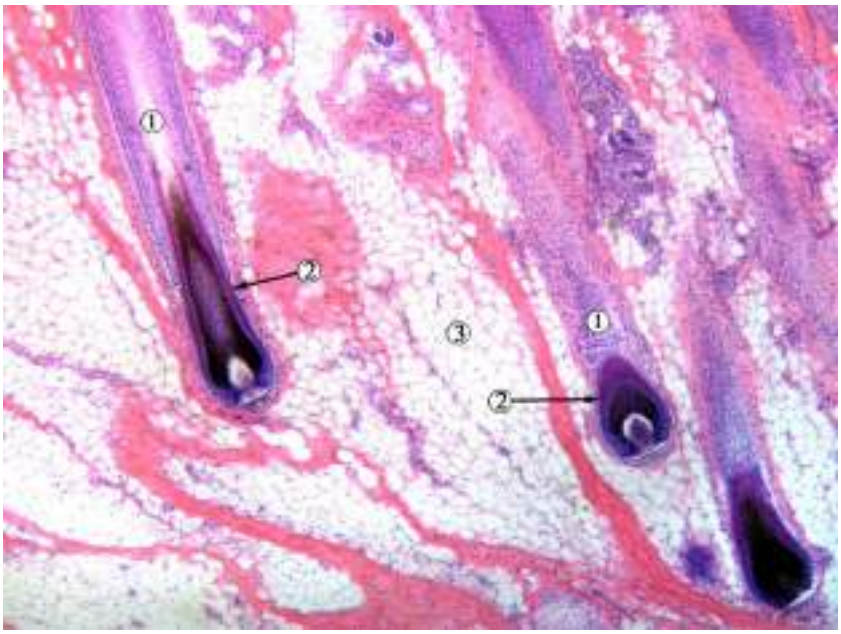

Рис. 3
1 - волосяний фолікул
2 - волосяна цибуліна
3 - жирова тканина

Ніготь

Ніготь являє собою утворення у вигляді пластинки, яке лежить на дорсальній поверхні дистальної фаланги пальців. Його форма, будова та ріст мають вікові та статеві ознаки, а також відображають стан здоров'я людини.

Ніготь – це рогова пластинка, що складається із нігтьової пластинки (власне ніготь) та нігтьового ложа.

Нігтьова пластинка утворена шарами зроговілих лусочок, які щільно прилягають одна до одної та містять у своєму складі твердий кератин. Вона лежить на нігтьовому ложі та з трьох боків оточена складками шкіри – нігтьовими валиками (латеральними та заднім). Між нігтьовим ложем і нігтьовими валиками є латеральні та задня нігтьові щілини, в які нігтьова пластинка заходить своїми краями. Нігтьова пластинка чотирикутної форми. Її зовнішня поверхня гладенька, злегка опуклої форми, внутрішня – нерівна. Нігтьова пластинка напівпрозора, рожевий колір зумовлений кровонаповненням капілярів, які лежать у дермі. У нігтьовій пластинці виділяють три зони: корінь (задня частина нігтьової пластинки) тіло (видима частина нігтьової пластинки) та край нігтя. Корінь нігтя входить у задню нігтьову щілину, зверху він вкритий нігтьовим валиком та епоніхієм (надшкір'я нігтя), за винятком невеликої світлої ділянки півмісяцевої форми – луночки нігтя. Ця ділянка біла, оскільки в ній товстий роговий шар, через який не просвічуються капіляри. Між нігтьовою луночкою та вільним краєм знаходиться тіло нігтьової пластинки, яке латерально обмежене двома нігтьовими валиками. Дистально нігтьова пластинка закінчується вільним краєм, який виходить за межі нігтьового ложа.

Нігтьове ложе складається із епітеліальної та сполучнотканинної частин. Епітеліальна частина нігтьового ложа (піднігтьова пластинка) утворена ростковою зоною епідермісу, а власне ніготь – роговим шаром епідермісу. Корінь нігтя лежить на піднігтьовій пластинці, в ділянці якої постійно відбуваються процеси проліферації і зроговіння клітин. Зроговілі лусочки, що утворюються при цьому, входять до основи кореня нігтьової пластинки і забезпечують ріст нігтя у довжину. На руках нігті ростуть швидше, ніж на ногах, на середніх пальцях – швидше, ніж на великому та мізинці. У чоловіків нігті ростуть швидше, ніж у жінок. З віком швидкість росту нігтя зменшується. Сполучнотканинна частина нігтьового ложа містить багато колагенових та еластичних волокон, які досягають кістки кінцевої фаланги пальця та з'єднуються з її окістям.

Стан здоров'я людини в деякій мірі віддзеркалюється на зовнішньому вигляді нігтя. Так, наприклад, поява на нігтьових пластинках білих плям, поздовжніх смужок може свідчити про захворювання шлунково-кишкового тракту.

5.7. Дихальна система.

Дихальна система у людини – це відкрита система організму, яка забезпечує газообмін, формування гомеостазу в трахеобронхіальних шляхах, очищення повітря, яке вдихається, від чужорідних часток і мікроорганізмів, а також аналіз пахучих речовин в атмосферному середовищі.

У дихальній системі розрізняють наступні анатомо-фізіологічні відділи: повітроносні шляхи та респіраторний відділ. Повітроносні шляхи забезпечують виконання нереспіраторних функції, які включають: проведення повітря, його зволоження, зігрівання або охолодження, очищення від пилу та мікроорганізмів, забезпечують голосоутворення, нюх, імунний захист, терморегуляцію, депонування крові, беруть участь у регуляції згортання крові, водно-сольовому та ліпідному обмінах, виконують ендокринну функцію. Дихальна функція, яка полягає в обміні газами між кров'ю та повітрям, що вдихається, здійснюється в альвеолах респіраторного відділу легень.

Ембріональний розвиток дихальної системи починається на 4-му тижні внутрішньоутробного розвитку з утворення бруньки на передній стінці первинної кишки. Цей зачаток пізніше утворює випин – трахеопульмональний дивертикул, який потім починає вистелятися епітелієм. Починаючи з 5-го тижня, трахеопульмональний дивертикул збільшується в розмірах та вростає у прилеглу мезенхіму. З часом він відокремлюється від зачатка глотки, який являє собою краніальну частину передньої кишки, і утворює два трахеостравохідних гребеня. Згодом ці гребені об'єднуються і утворюють трахеостравохідну перегородку. Остання ділить передню кишку на передню частину (зачаток глотки і трахеї) і задню частину (зачаток стравоход). З прилеглої мезенхіми трахеопульмонального дивертикула розвивається сполучна тканина, м'язи і хрящі гортані, трахеї та легень. Диференціація мезенхіми трахеї та легень відбувається у двох напрямках: один супроводжується формуванням клітин та волокнистих структур, а інший – формуванням волокнисто-хрящової оболонки

До повітроносних шляхів дихальної системи відноситься система трубок, які деревоподібно галузяться, починаються з трахеї. У людини вона складається з 16 генерацій бронхів, які дихотомічно діляться і закінчуються термінальною бронхіолою.

Повітроносні шляхи поділяються на позалегеневі та внутрішньолегеневі. До *позалегеневих повітроносних шляхів* відносять: носову порожнину, носоглотку, гортань, трахею та позалегеневі бронхи (головні бронхи, великі бронхи); до *внутрішньолегеневих повітроносних шляхів* відносять: середні бронхи, малі бронхи та термінальні бронхіоли.

Стінка повітроносних шляхів складається із чотирьох оболонок: слизової, підслизової, фіброзно-хрящової та адвентиційної. *Слизова оболонка*, яка вкриває внутрішню поверхню повітроносних шляхів вкрита епітелієм, під яким лежить власна пластинка слизової оболонки та м'язова пластинка слизової оболонки. Клітинний склад епітеліальної вистилки та кількість гладеньких міоцитів у слизовій оболонці залежить від відділу повітроносних шляхів. *Підслизова оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю кровоносних судин. *Фіброзно-хрящова оболонка* утворена хрящовою тканиною та може бути представлена гіаліновим або еластичним хрящем, що створює жосткий та міцний каркас, який дає змогу підтримувати відкритим просвіт повітроносних шляхів для виконання їх основної функції – просування повітря. *Адвентиційна оболонка* побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини.

Носова порожнина складається з присінка та власне носової порожнини, в якій є дихальна та нюхова ділянки.

Присінок носової порожнини вистелений багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, який є продовженням епітеліального покриву шкіри. Щитинкове волосся, яке розташовується на шкірі, першим затримує найбільш великі частинки, які потрапляють у повітроносні шляхи.

Дихальна ділянка власне носової порожнини вистелена слизовою оболонкою, яка представлена одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм та власною пластинкою слизової оболонки.

В епітелії розрізняють наступні типи клітин: війчасті, келихоподібні, базальні та мікроворсинчасті. *Війчасті клітини* на апікальній поверхні мають до 250 війок, які здатні коливатися у напрямку, протилежному повітрю, що вдихається. *Келихоподібні клітини* – це одноклітинні залози, що продукують слизовий секрет для зволоження вільної поверхні епітелію. *Базальні клітини* є малоспеціалізованими камбіальними клітинами, які здатні до мітотичного поділу і шляхом диференціації з них утворюються нові війчасті та слизові клітини. *Мікроворсинчасті клітини* розташовуються між війчастими клітинами, на своїй апікальній поверхні вони містять короткі ворсинки.

Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій розташовуються кінцеві відділи слизових залоз та добре розвинуті судини мікроциркуляторного русла, особливо його венозної ланки. Ці судини розташовані поверхнево, безпосередньо під епітелієм, що сприяє швидкому зігріванню повітря, яке вдихається. Секрет залоз разом із секретом келихоподібних клітин зволожують слизову оболонку і затримують частки пилу, які потім видаляються рухами війок. Власна

пластинка зростається з окістям і охрястям кісток і хряща стінки носової порожнини.

Нюхова ділянка власне носової порожнини виконує функцію периферійного відділу нюхового аналізатора. Детальна будова та функції нюхового аналізатора розглядається у розділі „Орган нюху".

Гортань – відділ повітроносних шляхів, який сполучає глотку із трахеєю, забезпечує проведення повітря та звукоутворення. Вхід у гортань обмежений спереду надгортанником, з боків – надгортанними складками, позаду – черпакуватими хрящами. Середній відділ гортані знизу обмежений голосовими зв'язками.

Стінка гортані має у своєму складі три оболонки: слизову, фіброзно-хрящову та адвентиційну. *Слизова оболонка* за винятком голосових зв'язок вкрита одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм з великою кількістю келихоподібних клітин. Поверхня надгортанника та голосові складки вкриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. Під епітелієм розташовується власна пластинка слизової оболонки, яка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій містяться трубчасто-альвеолярні залози, що продукують серозний, слизовий та змішаний секрет. Біля основи надгортанного хряща знаходяться скупчення лімфатичних вузликів, які називаються гортанним мигдаликом. *Фіброзно-хрящова оболонка* складається із гіалінового та еластичного хрящів, які оточені щільною волокнистою сполучною тканиною. *Адвентиційна оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Трахея – трубчастий орган, який є продовженням повітроносних шляхів і з'єднує гортань з бронхами. Стінка трахеї утворена слизовою, підслизовою, фіброзно-хрящовою та адвентиційною оболонками.

Слизова оболонка вкрита одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм, до складу якого крім війчастих, келихоподібних і базальних клітин, входять ендокриноцити – клітини пірамідної форми, в базальній частині яких містяться секреторні гранули. Вони належать до дисоційованої ендокринної системи організму. Гормони, що продукуються цими клітинами, забезпечують скорочення гладенької мускулатури дихальних шляхів. Під базальною мембраною епітелію розташовується власна пластинка слизової оболонки, яка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини. У ній містяться лімфатичні вузлики, велика кількість еластичних волокон, які розміщені поздовжньо та окремо циркулярно розташовані пучки гладеньких продукують слизовий секрет для зволоження вільної поверхні епітелію. *Базальні клітини* є малоспеціалізованими камбіальними клітинами, які здатні до мітотичного поділу і шляхом диференціації з них утворюються

нові війчасті та слизові клітини. *Мікроворсинчасті клітини* розташовуються між війчастими клітинами, на своїй апікальній поверхні вони містять короткі ворсинки.

Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій розташовуються кінцеві відділи слизових залоз та добре розвинуті судини мікроциркуляторного русла, особливо його венозної ланки. Ці судини розташовані поверхнево, безпосередньо під епітелієм, що сприяє швидкому зігріванню повітря, яке вдихається. Секрет залоз разом із секретом келихоподібних клітин зволожують слизову оболонку і затримують частки пилу, які потім видаляються рухами війок. Власна пластинка зростається з окістям і охрястям кісток і хряща стінки носової порожнини.

Гортань – відділ повітроносних шляхів, який сполучає глотку із трахеєю, забезпечує проведення повітря та звукоутворення. Вхід у гортань обмежений спереду надгортанником, з боків – надгортанними складками, позаду – черпакоподібними хрящами. Середній відділ гортані знизу обмежений голосовими зв'язками.

Стінка гортані має у своєму складі три оболонки: слизову, фіброзно-хрящову та адвентиційну. *Слизова оболонка* за винятком голосових зв'язок вкрита одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм з великою кількістю келихоподібних клітин. Поверхня надгортанника та голосові складки вкриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. Під епітелієм розташовується власна пластинка слизової оболонки, яка представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій містяться трубчасто-альвеолярні залози, що продукують серозний, слизовий та змішаний секрет. Біля основи надгортанного хряща знаходяться скупчення лімфатичних вузликів, які називаються гортанним мигдаликом. *Фіброзно-хрящова оболонка* складається із гіалінового та еластичного хрящів, які оточені щільною волокнистою сполучною тканиною. *Адвентиційна оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Трахея – трубчастий орган, який є продовженням повітроносних шляхів і з'єднує гортань з бронхами. Стінка трахеї утворена слизовою, підслизовою, фіброзно-хрящовою та адвентиційною оболонками.

Слизова оболонка вкрита одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм, до складу якого крім війчастих, келихоподібних і базальних клітин, входять ендокриноцити – клітини пірамідної форми, в базальній частині яких містяться секреторні гранули. Вони належать до дисоційованої ендокринної системи організму. Гормони, що продукуються цими клітинами, забезпечують скорочення гладенької мускулатури дихальних

шляхів. Під базальною мембраною епітелію розташовується власна пластинка слизової оболонки, яка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини. У ній містяться лімфатичні вузлики, велика кількість еластичних волокон, які розміщені поздовжньо та окремо циркулярно розташовані пучки гладеньких міоцитів. *Підслизова оболонка* трахеї утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій знаходяться кінцеві відділи слизово-білкових залоз. *Фіброзно-хрящова оболонка* представлена 16-20 гіаліновими хрящовими півкільцями, які на задній стінці незімкнені, а з'єднані пучками гладеньких міоцитів. Завдяки такій будові задня стінка трахеї є м'якою, вона розтягується і не перешкоджає проходженню їжі по стравоходу, який прилягає до трахеї позаду.

Адвентиційна оболонка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини і з'єднує трахею з іншими органами середостіння.

Бронхіальне дерево складається з двох *головних бронхів*, які входять у ворота та йдуть відповідно до правої та лівої легень, позалегеневі *часточкові бронхи, зональні бронхи,* внутрішньолегеневі *сегментні бронхи, субсегментні бронхи, малі бронхи* та *термінальні бронхіоли.*

Стінка бронхів складається з чотирьох оболонок: слизової, підслизової, фіброзно-хрящової та адвентиційної, які мають відмінні особливості в кожному з відділів бронхіального дерева. Залежно від будови стінки та діаметра бронхи поділяються на головні, великі, середні, малі та термінальні бронхіоли.

Головні бронхи мають діаметр близько 15 мм. Їх *слизова оболонка* не утворює складок та вкрита високим одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм, в якому знаходяться війчасті, келихоподібні, базальні та ендокринні клітини. Існує закономірність: чим менший діаметр бронхів, тим відносно знижується висота епітеліоцитів і зменшується кількість келихоподібних клітин. Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. Під власною пластинкою у складі слизової оболонки з'являється м'язова пластинка, яка побудована із двох шарів гладеньких міоцитів, і відмежовує слизову оболонку головних бронхів від підслизової основи. Характерно, чим менший діаметр бронхів, тим відносно краще розвинута м'язова пластинка слизової оболонки. *Підслизова оболонка* утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. *Фіброзно-хрящова* оболонка побудована із суцільних замкнених кілець гіалінового хряща. *Адвентиційна оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка переходить у міжчасткову та міжчасточкову сполучну тканину паренхіми легень.

Великі бронхи мають діаметр від 15 до 5 мм. Їх *слизова оболонка* утворює складки та вкрита дещо нижчим у порівнянні з головними бронхами одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм, в якому міститься значна кількість келихоподібних клітин. Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю еластичних волокон, які забезпечують розтягнення бронхів при вдиху та повернення їх у висхідне положення при видиху. В ній досить часто зустрічаються лімфатичні вузлики. М'язова пластинка слизової оболонки великих бронхів краще розвинута, ніж у головних бронхах. Гладенькі міоцити мають косоциркулярний напрямок, їх скорочення забезпечує утворення рухомих складок слизової оболонки великих бронхів. *Підслизова оболонка* містить значну кількість білково-слизових залоз. *Фіброзно-хрящова оболонка* утворена окремими пластинками гіалінового хряща. *Адвентиційна оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Середні бронхи мають діаметр від 5 до 2 мм. Їх стінка характеризується зменшенням товщини *слизової оболонки*, зниженням висоти епітеліоцитів та зменшенням кількості келихоподібних клітин. У дистальних відділах бронхіального дерева серед епітеліальних клітин з'являються секреторні (клітини Клара), безвійчасті та мікроворсинчасті клітини. С*екреторні клітини* виробляють ферменти, які необхідні для розщеплення сурфактанту, який виробляється альвеолоцитами респіраторного відділу. Б*езвійчасті* клітини на своїй апікальній поверхні накопичують секретоподібні гранули, функція яких до кінця не з'ясована. *Мікроворсинчасті* клітини на апікальній поверхні містять короткі мікроворсинки, за допомогою яких виконують функцію хеморецепторів. М'язова пластинка слизової оболонки середніх бронхів розвинута добре. *Підслизова оболонка* в своєму складі містить залози. *Фіброзно-хрящова оболонка* утворена острівцями гіалінового хряща, місцями еластичного хряща. *Адвентиційна оболонка* утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Малі бронхи діаметр від 2 до 0,5 мм. Їх епітелій стає дворядним, але залишається війчастим, з поодиноко розташованими келихоподібними клітинами. Важливою особливістю є сильний розвиток циркулярних пучків гладеньких міоцитів у складі м'язової пластинки слизової оболонки по відношенню до товщини всієї стінки бронха. Залози та хрящі відсутні. Адвентиційна оболонка побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини.

Термінальні бронхіоли діаметр біля 0,5 мм. Їх слизова оболонка вистелена одношаровим кубічним війчастим епітелієм, в якому відсутні келихоподібні клітини, локалізуються секреторні, безвійчасті та мікроворсинчасті клітини. Власна пластинка слизової оболонки має

поздовжньо спрямовані еластичні волокна, між якими залягають окремі пучки гладеньких міозитів. Це дає змогу бронхіолам легко розтягуватися при вдиху та повертатися у висхідне положення при видиху. *Адвентиційна оболонка* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Респіраторний відділ виконує функцію газообміну. Його структурно-функціональною одиницею є ацинус – ділянка розгалуження однієї термінальної бронхіоли. Ацинуси розділені тонкими прошарками сполучної тканини; 12-18 ацинусів утворюють легеневу часточку. Ацинус складається з трьох частин: альвеолярних (респіраторних) бронхіол трьох порядків (I, II, III), альвеолярних (респіраторних) ходів та альвеолярних мішечків.

***Альвеолярні бронхіоли** I порядку* довжиною до 1200 мкм, утворюються в результаті дихотомічного поділу термінальних бронхіол. Їх стінка побудована так само, як і в термінальних бронхіолах, але одношаровий кубічний епітелій, який вистеляє їх слизову оболонку, містить клітини Клара та одиночні війчасті клітини. Особливістю будови стінки бронхіол також є те, що місцями кубічний епітелій зникає і його місце на базальній мембрані займає альвеола – округлий утвір, який вистелений плоскими клітинами. *Альвеолярні бронхіоли II порядку* мають меншу довжину (до 800 мкм), утворюються в результаті дихотомічного поділу бронхіоли I порядку, їх стінка містить більшу кількість альвеол. *Альвеолярні бронхіоли III порядку* ще коротші (до 500 мкм), їх стінка має ще більше альвеол. Кожна альвеолярна бронхіола III порядку утворюється в результаті дихотомічного поділу бронхіоли II порядку.

Власна пластинка слизової оболонки альвеолярних бронхіол представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною. М'язова пластинка слизової оболонки утворена окремими циркулярно направленими пучками гладеньких міоцитів. Адвентиційна оболонка представлена сполучною тканиною, волокна якої переходять в інтерстиційну сполучну тканину легень.

Альвеолярні ходи відгалужуються від альвеолярних бронхіол; їх стінка утворена десятками альвеол, між якими поодиноко розташовуються пучки гладеньких міоцитів.

Альвеолярні мішечки представлені скупченням альвеол на дистальному кінці альвеолярного ходу, які не мають власної стінки і побудовані з кількох альвеол, що розташовані одна біля одної. *Альвеола* – це пухирець діаметром 200-300 мкм заповнений повітрям, через стінку якого відбувається газообмін. Альвеоли оточені густою капілярною сіткою. У легенях дорослої людини налічується біля 250 мільйонів альвеол, їх поверхня при максимальному вдиху може досягати 140 м^2.

Епітеліальну вистилку альвеол утворюють клітини трьох типів – респіраторні (альвеолоцити I типу), секреторні (альвеолоцити II типу) та альвеолярні макрофаги. *Респіраторні альвеолоцити* — це сплощені клітини з широкими цитоплазматичними відростками, які лежать на базальній мембрані. Вони вкривають до 97% всієї альвеолярної поверхні та входять до складу аерогематичного бар'єру, виконують функцію газообміну. *Секреторні альвеолоцити* вкривають лише 3% поверхні альвеол, вони є великими за розмірами клітинами, кубічної форми, в їх цитоплазмі знаходяться секреторні осміофільні гранули. Вміст гранул виділяється, з формуванням на поверхні альвеолярного епітелію шару активної речовини ліпопротеїнової природи – сурфактант. Сурфактант – це тонка плівка, яка вкриває альвеоли зсередини і контактує з повітрям, він запобігає злипанню альвеол під час видиху та має бактерицидну дію. *Альвеолярні макрофаги* – клітини, що належать до макрофагічної системи організму, вони є високоактивними вільними фагоцитами, які рухаються по поверхні альвеолярної вистилки і очищують її від пилу та мікроорганізмів. Ці клітини здатні фагоцитувати і еритроцити, якщо ті з'являються у порожнині альвеол, що має місце при серцевій недостатності. У цьому випадку макрофаги наповнюються залізовмісним пігментом – гемосидерином, який виникає при руйнуванні гемоглобіну. В патології вони називаються клітинами серцевої недостатності. Активність альвеолярних макрофагів знижується при палінні, голодуванні та переохолодженні.

Зовні до базальної мембрани альвеолоцитів прилягають кровоносні капіляри, які проходять по міжальвеолярних перегородках, а також мережі еластичних волокон, які обплітають альвеоли. Через те, що альвеоли тісно прилягають одна до одної, кожний капіляр межує одночасно з кількома альвеолами базальною мембраною. Це забезпечує найкращі умови для газообміну між кров'ю, що тече в капілярах, і повітрям, яке заповнює порожнини альвеол. У більш товстих ділянках міжальвеолярних перегородок кожен епітелій має свою базальну мембрану, а сполучнотканинні елементи та капіляри утворюють інтерстицій, в якому зустрічаються колагенові та еластичні волокна, фібробласти, фіброцити, макрофаги, тканинні базофіли, лімфоцити та гранулоцити крові.

Аерогематичний бар'єр – це бар'єр між повітрям, яке циркулює в респіраторному відділі, та кров'ю, яка циркулює по кровоносних судинах легень. Система структур, яка його утворює, забезпечує обмін газів, а саме кисню та вуглекислого газу. *Аерогематичний бар'єр* включає наступні компоненти: шар сурфактанту, який вистелає внутрішню поверхню альвеоли;

без’ядерну ділянку респіраторного альвеолоцита; базальні мембрани альвеоли та гемокапіляра; без’ядерну ділянку ендотеліоцита.

Проходження газів через аерогематичний бар’єр пов’язано з фізичними законами дифузії, що залежить від площі поверхні обміну між кров’ю та альвеолярним повітрям, товщини бар’єру повітря-кров, розчинності газів і парціального тиску кисню та вуглекислого газу. Товщина аерогематичного бар’єру в людини дорівнює всього 0,36-2,5 нм. Навіть дуже незначне його збільшення при патології може призвести до зниження проникливості та значних порушень газообміну.

Плевра – це серозна оболонка легень, що зовні вкриває легені і складається з двох листків – вісцерального та парієтального, які з’єднуються один з одним у ділянці воріт легень. Вісцеральна плевра щільно зростається з легенями, її еластичні та колагенові волокна переходять в інтерстиційну тканину. Вона містить гладенькі міоцити. Парієтальна плевра вкриває зовнішню стінку плевральної порожнини; в ній є незначна кількість еластичних волокон та гладеньких м’язових клітин. Кожний листок вкритий одношаровим плоским епітелієм (мезотелієм), який лежить на базальній мембрані, та під яким розміщується тонкий шар сполучної тканини з колагеновими і еластичними волокнами. Між листками є вузький щілинний простір, заповнений рідиною, що забезпечує взаємне ковзання листків.

5.8. Органи травного тракту

Травна система людини включає травну трубку і розміщені за її межами залози (великі слинні залози, печінку та підшлункову залозу), секрет яких надходить до травного каналу і бере участь у процесі травлення. *Травлення* – це процес механічної та хімічної обробки їжі, який здійснюються поступово в різних відділах травного тракту. Довжина травної трубки у людини складає 8 – 10 метрів, а тривалість процесу травлення 1 – 2 доби.

У фізіологічному та морфологічному відношенні травний тракт поділяється на три відділи: передній, середній і задній. *Передній відділ* представлений ротовою порожниною, глоткою і стравоходом. Основна функція цього відділу полягає у механічній та початковій хімічній обробці їжі (подрібненні, зволоженні та перетворенні їжі у прості речовини). *Середній відділ* травного тракту включає шлунок, тонку та частину товстої кишок до її каудальної частини. Основними функціями середнього відділу є хімічна обробка їжі, а саме її перетравлення; тут здійснюється процес всмоктування поживних речовин у кровоносне та лімфатичне русло; формуються калові маси з неперетравлених залишків їжі. *Задній відділ* травного тракту представлений каудальною частиною прямої кишки, що забезпечує виведення неперетравлених залишків їжі за межі травного каналу.

Загальний план будови травної трубки

Стінка травної трубки утворена чотирма оболонками: слизовою, підслизовою, м’язовою та зовнішньою оболонкою, яка представлена або серозною, або адвентиційною оболонкою.

Слизова оболонка включає епітеліальну пластинку, власну пластинку слизової оболонки та м’язову пластинку слизової оболонки. *Епітеліальна пластинка* утворює бар’єр із вибірковою проникністю на межі зовнішнього та внутрішнього середовищ. Вона має ряд особливостей у передньому, середньому та задньому відділах травної трубки. Слизова оболонка у ротовій порожнині, глотці та стравоході вкрита багатошаровим плоским незроговілим, або частково зроговілим епітелієм; у середньому відділі, починаючи зі шлунка, епітелій стає одношаровим призматичним; задній відділ подібно до переднього вистелений багатошаровим плоским незроговілим епітелієм.

На поверхню епітелію виділяються секрети залоз, кінцеві секреторні відділи яких розташовуються у стінці травної трубки. Залози можуть розміщуватися в межах епітеліального пласта (одноклітинні залози – келихоподібні клітини), або поза його межами у власній пластинці слизової оболонки (кардіальні залози стравоходу, власні, кардіальні та пілоричні залози шлунка), а також у підслизовій оболонці (власні залози стравоходу, дуоденальні залози), або за межами травного каналу (великі слинні залози, печінка,

підшлункова залоза). *Власна пластинка слизової оболонки* розміщується під епітелієм, відмежована від нього базальною мембраною та представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій проходять кровоносні та лімфатичні судини, знаходяться скупчення лімфоїдної тканини. *М'язова пластинка слизової оболонки* лежить на межі з підслизовою оболонкою та утворена 1-3 шарами гладеньких м'язових клітин. Її скорочення сприяє зміні рельєфу слизової оболонки. У деяких відділах травної трубки, а саме в ротовій порожнині, м'язова пластинка слизової оболонки відсутня.

Слизова оболонка формує рельєф, який по довжині всього травного каналу неоднорідний: поверхня слизової оболонки на губах і щоках гладенька; на верхній поверхні язика слизова оболонка утворює сосочки, у шлунку вона формує ямки, а у кишечнику крипти та ворсинки; у всіх відділах травної трубки слизова оболонка має рельєф у вигляді складок.

Підслизова оболонка травної трубки складається з пухкої волокнистої сполучної тканини, яка містить у стравоході та дванадцятипалій кишці кінцеві секреторні відділи екзокринних залоз, у всіх відділах травного каналу скупчення лімфоїдних фолікулів, кровоносні та лімфатичні судини, а також судинно-нервові сплетення, зовнішнє нервове сплетення Мейснера та внутрішнє нервове сплетення Шабадаша у шлунку. Присутність підслизової оболонки забезпечує рухомість слизової оболонки та формування складок.

М'язова оболонка утворена, як правило, двома шарами м'язових елементів – зовнішнім повздовжнім і внутрішнім циркулярним, між якими в прошарках пухкої волокнистої сполучної тканини стравоходу, шлунка та кишки розташовуються міжм'язові нервові сплетення. Більша частина травної трубки, а саме її середній відділ, утворений гладенькою м'язовою тканиною. Передній та задній відділи травної трубки утворені поперечно-посмугованою м'язовою тканиною. Скорочення м'язової оболонки забезпечують перемішування та пересування вмісту травної трубки.

Зовнішня оболонка травного каналу в його передньому (до діафрагми) та задньому відділах представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною – *адвентиційною оболонкою,* де вона нерухомо зв'язана з органами, які її оточують. Стравохід під діафрагмою, а також весь середній відділ травної трубки вкриті *серозною оболонкою*, яка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, що вкрита одношаровим плоским епітелієм (мезотелієм). Серозна оболонка забезпечує взаємне вільне переміщення в черевній порожнині органів травної трубки.

5.8.1. Органи ротової порожнини. Губи, щоки, ясна, піднебіння, язик.

Ротова порожнина – це частина переднього відділу травної трубки, де відбувається механічна обробка їжі, дегустація та розпочинається хімічна обробка (ферментативна) полісахаридів, нуклеїнових кислот, нуклеотидів, білків за допомогою слини; в ротовій порожнині здійснюється часткове знешкодження поживних речовин від хвороботворних мікроорганізмів, а також органам ротової порожнини належить важлива роль в актах артикуляції.

Ротова порожнина поділяється на два відділи: присінок та власне порожнину рота. *Присінок ротової порожнини* спереду обмежений губами і щоками, позаду його обмежують ясна та зуби. *Власне порожнина рота* обмежена яснами та зубами, позаду вона переходить у глотку. Ротова порожнина відділена від носової порожнини піднебінням. У ротовій порожнині розміщений язик, сюди впадають вивідні протоки великих і малих слинних залоз. На межі ротової порожнини з носоглоткою розміщені скупчення лімфоїдної тканини – мигдалики, які формують лімфоепітеліальне глоткове кільце Пирогова-Вальдеєра.

Слизова оболонка ротової порожнини має свої особливості будови, пов'язані зі специфічною функцією кожного органа. Вона складається з двох шарів: епітелію і власної пластинки слизової оболонки, оскільки м'язова пластинка в слизовій оболонці порожнини рота відсутня. Епітелій слизової оболонки рота – товстий (200-600 мкм) багатошаровий плоский незроговілий, який на дорзальній поверхні язика, твердому піднебінні та яснах підлягає зроговінню, що пов'язано з механічним навантаженням.

Власна пластинка слизової оболонки порожнини рота утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною; вростаючи в епітелій вона утворює досить високі сосочки. В ній містяться багато лімфоцитів, нервів і дрібних кровоносних судин, які просвічуються через епітелій і надають слизовій оболонці характерний рожевий колір. Власна пластинка без різких границь переходить у підслизову оболону, яка виражена у губах, щоках, нижній поверхні язика, у складі м'якого піднебіння. Вона забезпечує зміщення слизової оболонки щодо тканин, розміщених глибше. У яснах, твердому піднебінні, верхній та бічній поверхні язика підслизова оболонка відсутня, тому тут слизова нерухомо зрощена з окістям (ясна, тверде піднебіння) або м'язовою тканиною (язик).

Слизова оболонка в ділянках локалізації лімфоїдної тканини утворює складки.

За морфологічними властивостями виділяють три типи слизової оболонки: жувальна (тверде піднебіння, ясна); вистильна (щоки, губи, дно порожнини рота, нижня поверхня язика, ротова поверхня м'якого піднебіння);

спеціалізована (дорзальна поверхня язика), пов'язуючи це з різними умовами функціонування та виконанням специфічних функцій.

Жувальна слизова оболонка бере участь у механічній обробці їжі. Вона покрита багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, нерухомо зрощена з кістковою тканиною, володіє високою механічною міцністю і низькою проникливістю.

Вистильна слизова оболонка покрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, рухома, еластична, здатна до розтягування, проникна для різних речовин. Прикріплюються в основному до м'язової тканини, рідше до кістки.

Спеціалізована слизова оболонка покрита багатошаровим плоским незроговілим і зроговілим епітелієм, характеризується наявністю сосочків і смакових рецепторів, прикріплюється до м'язової тканини, нерухома та механічно міцна.

Губи прикривають вхід у ротову порожнину, вони являють собою зону, де епідерміс шкіри переходить на слизову оболонку травної трубки. В основі губ лежить поперечнопосмугована м'язова тканина.

У губі розрізняють три частини: шкірну, проміжну та слизову (рис. 1).

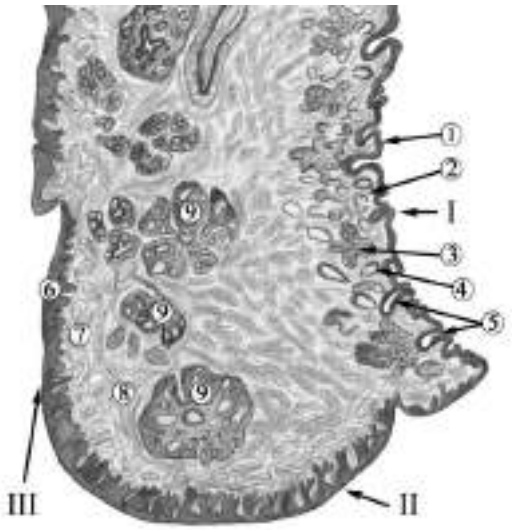

Рис. 1. Схема будови губи.

I – шкірна частина: 1 – епідерміс; 2 – дерма; 3 – сальні залози; 4 – потові залози; 5 – волосяний фолікул; II – проміжна частина: III – слизова частина: 6 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій; 7 – власна пластинка слизової оболонки; 8 – підслизова оболонка; 9 – малі губні слинні залози.

Зовнішня *шкірна частина* має будову тонкої шкіри. Вана вкрита багатошаровим плоским зроговілим епітелієм (епідермісом), який лежить на базальній мембрані. В сполучнотканинній основі шкіри (дермі) залягають волосяні фолікули, кінцеві секреторні відділи сальних і потових залоз. Пухка

волокниста сполучна тканина вростаючи у епітелій утворює високі сосочки. В дерму вплітаються м'язові волокна, забезпечуючи рухомість цього відділу губи.

У ділянці *проміжної частини,* або червоної облямівки губ, епітеліальний пласт стає витонченим, волосся та потові залози зникають, а залишаються сальні залози, велика кількість яких розташовується в ділянці кута рота та на верхній губі. Власна пластинка слизової оболонки утворює високі сполучнотканинні сосочки з великою кількістю кровоносних судин, які проникають майже до самих поверхневих шарів епітеліального пласта, що надає червоного кольору цьому відділу губи. Сосочки містять велику кількість нервових закінчень, тому цей край губи є дуже чутливим. В проміжній частині виділяють дві зони: зовнішню (гладку) та внутрішню (ворсинчасту). Зовнішня зона займає більшу частину червоної облямівки губи; внутрішня зона розміщується в ділянці переходу зроговілого епітелію у незроговілий, у ній відсутні сальні залози. Внутрішня зона у новонароджених покрита епітеліальними сосочками, які називають ворсинками. Ці епітеліальні сосочки з віком стають мало помітними.

Слизова частина вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, який є значно товстішим, ніж у шкірній частині. Власна пластинка слизової оболонки утворює високі і вузькі сосочки, однак вони нижчі ніж у проміжній зоні. М'язова пластинка слизової оболонки відсутня, тому власна пластинка слизової оболонки безпосередньо переходить у підслизовий прошарок, де знаходяться кінцеві секреторні відділи малих губних слинних залоз. Це складні альвеолярно-трубчасті залози, які виділяють білково-слизовий секрет. Підслизова оболонка безпосередньо прилягає до посмугованої м'язової тканини кругового м'яза рота, який знаходиться в товщі губи.

Щоки утворюють бокові стінки ротової порожнини. Зовні вони вкриті тонкою шкірою, а зсередини – слизовою оболонкою, яка за будовою подібна до слизової оболонки губ. Основу щоки складає посмугована м'язова тканина.

На *слизовій поверхні щоки* розрізняють три зони: верхню (максилярну), нижню (мандибулярну) та проміжну, яка розміщується між ними по лінії змикання зубів. Слизова оболонка максилярної та мандибулярної зон вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, під базальною мембраною якого розташовується пухка волокниста сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки, що утворює сосочки різної довжини і форми. Власна пластинка слизової оболонки безпосередньо переходить у підслизову оболонку. Підслизова оболонка містить кінцеві секреторні відділи малих щічних слинних залоз, змішаного типу секрету. Підслизова оболонка безпосередньо прилягає до посмугованої м'язової тканини щічного м'яза, який знаходиться в товщі щоки. Проміжна зона утворюється на місці контакту шкіри і слизової оболонки порожнини рота в результаті зростання двох ембріональних закладок при формуванні ротового отвору. Проміжна зона щоки характеризується тим, що її

слизова оболонка покрита багатошаровим плоским зроговілим епітелієм (можливо, це пов'язано з прикушуванням), в результаті чого вона має світліший колір і називається білою лінією. Проміжна зона утворює великі сполучнотканинні сосочки та не містить слинних залоз, однак тут досить часто зустрічаються редуковані сальні залози, які локалізуються поверхнево (підепітеліально) групами або поодиноко.

Жирове тіло щоки розташовується в проміжку між шкірою і м'язом щоки, добре розвинене в новонароджених і дітей раннього віку. Під час смоктання воно перешкоджає втягуванню щік.

На поверхні слизової оболонки щоки – на рівні других верхніх кутніх зубів – відкриваються вивідні протоки привушних слинних залоз.

Ясна є частиною слизової оболонки ротової порожнини, які вкривають альвеолярні відростки верхньої та нижньої щелеп і прилягають до зубів. Слизова оболонка ясен вистелена багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, який в ділянці прикріплення до зубів втрачає зроговілий шар. Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка утворює дуже високі сосочки, що далеко заходять в епітеліальний пласт, а також великою кількістю товстих пучків колагенових волокон, які міцно з'єднані з окістям альвеолярних кісток. Власна пластинка слизової оболонки містить велику кількість кровоносних судин та нервових закінчень. М'язова пластинка слизової оболонки та підслизова оболонка в яснах відсутні. У яснах розрізняють вільну та прикріплену частини, які розмежовані між собою ясенним жолобком (рис. 2).

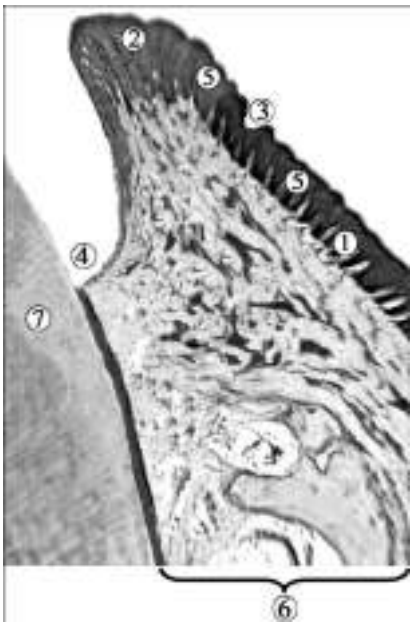

Рис. 2. Схема будови ясен.

1 – прикріплена частина ясен; 2 – вільна частина ясен; 3 – ясенний жолобок; 4 – ясенна борозна; 5 – багатошаровим плоским зроговілий епітелій; 6 – власна пластинка слизової оболонки; 7 – емаль.

Прикріплена частина відповідає ділянці ясен, що зрощені з окістям альвеолярних відростків і поверхнею шийки зуба. *Вільна* прилягає до поверхні зуба, відмежовується від останньої ясенною борозною. На гістологічних зрізах вона виявляється як V-подібне заглиблення. Вважається, що це місце фагоцитарної активності клітин і вхідні ворота для молекул різних речовин, з одного боку, і вихід для лейкоцитів та сироваткового ексудату, багатого на імуноглобуліни, з іншого. Таким чином, ясенна борозна забезпечує захист тканин зуба і ясен від патогенних мікроорганізмів. Частина ясен трикутної форми, що розміщена у проміжках між сусідніми зубами, називається *міжзубний ясенний сосочок*.

Піднебіння – це перегородка між ротовою та носовою порожнинами. Розрізняють тверде та м'яке піднебіння (рис. 3).

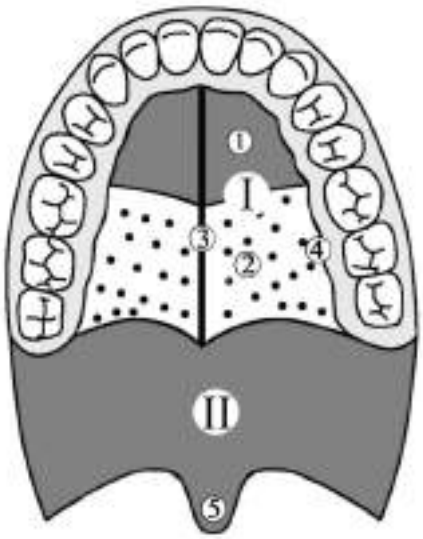

Рис. 3. Схема будови твердого та м'якого піднебіння.
I – тверде піднебіння: 1 – жирова зона; 2 – залозиста зона; 3 – зона піднебінного шва; 4 – крайова зона; II – м'яке піднебіння: 5 – язичок.

Кісткова основа *твердого піднебіння* вкрита слизовою оболонкою, яка нерухомо зрощена з окістям піднебінних кісток. Слизова оболонка вистелена багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, в який вростають високі сполучнотканинні сосочки власної пластинки слизової оболонки. Вона містить велику кількість пучків колагенових волокон, які переплітаються між собою і вплітаються в окістя.

Слизова оболонка піднебіння поділяється на чотири зони: жирову, залозисту, шва і крайову. Жирова зона охоплює передню частину твердого піднебіння: в цій ділянці під слизовою оболонкою міститься жирова тканина. Залозиста зона займає задню частину твердого піднебіння: в ній містяться кінцеві секреторні відділи малих піднебінних слинних залоз. Зона піднебінного

шва тягнеться у вигляді вузької смужки по середній лінії твердого піднебіння. У власній пластиці слизової оболонки цієї зони містяться характерні потовщення у вигляді перлин, які є залишками епітелію, замурованого в сполучну тканину в ембріональному періоді при зрощенні піднебінних відростків. Краєва зона у вигляді дуги охоплює тверде піднебіння і є місцем переходу його слизової оболонки у ясна верхньої щелепи. У зоні піднебінного шва та в місці переходу піднебіння в ясна підслизова оболонка відсутня, що зумовлює нерухомість слизової оболонки.

М'яке піднебіння – це складка слизової оболонки з сухожилково-м'язовою пластинкою; воно відділяє ротову порожнину від глотки та є продовженням задньої частини твердого піднебіння. М'яке піднебіння переходить у язичок. У слизовій оболонці м'якого піднебіння розрізняють рото-глоткову та носо-глоткову поверхні. Рото-глоткова поверхня вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, а носо-глоткова поверхня – одношаровим багаторядним призматичним війчастим епітелієм, який притаманний верхнім дихальним шляхам. Власна пластинка слизової оболонки на передній поверхні м'якого піднебіння утворює високі сполучнотканинні сосочки, а на задній поверхні у ній залягають кінцеві секреторні відділи слизових залоз та скупчення підепітеліальних лімфатичних вузликів, що утворюють піднебінний мигдалик. М'язова пластинка слизової оболонки відсутня. Підслизова оболонка є лише в складі ротової поверхні, де вона містить кінцеві секреторні відділи слизових слинних залоз. У місці переходу слизової оболонки рото-глоткової поверхні піднебіння у носо-глоткову епітелій спочатку стає багатошаровий призматичний, а потім одношаровий багаторядний призматичний війчастий.

Язик – це м'язовий орган, який бере участь у механічній обробці їжі, акті ковтання, смаковому сприйнятті (дегустації) та звукоутворенні (артикуляції). Зовні язик вкритий слизовою оболонкою, його основу складають пучки посмугованої скелетної м'язової тканини, які розташовані в трьох взаємоперпендикулярних площинах. Між пучками посмугованої скелетної м'язової тканини лежить пухка волокниста сполучна тканина, в якій міститься велика кількість адипоцитів і кінцеві відділи слинних залоз язика.

На межі між м'язовим тілом і власною пластинкою слизової оболонки верхньої поверхні язика є добре розвинена сполучнотканинна пластинка, яка складається з пучків колагенових і еластичних волокон. Вона утворює сітчастий шар, який можна назвати апоневрозом язика. У сполучній тканині кореня язика є скупчення лімфоцитів, які утворюють язиковий мигдалик.

М'язове тіло язика розділене щільною сполучнотканинною перегородкою на праву та ліву половини. В ньому розрізняють корінь, тіло та кінчик, а також верхню, бічні та нижню поверхні, які мають свої особливості будови слизової оболонки та підслизової оболонки. Слизова оболонка верхньої і бічних поверхонь язика нерухомо зрощена з його м'язовим тілом і містить особливі

утворення – сосочки. Підслизова оболонка відсутня. Залежно від форми утворень, у людини розрізняють чотири основні види сосочків язика: ниткоподібні, грибоподібні, листоподібні (рис. 4 А і Б) та жолобуваті.

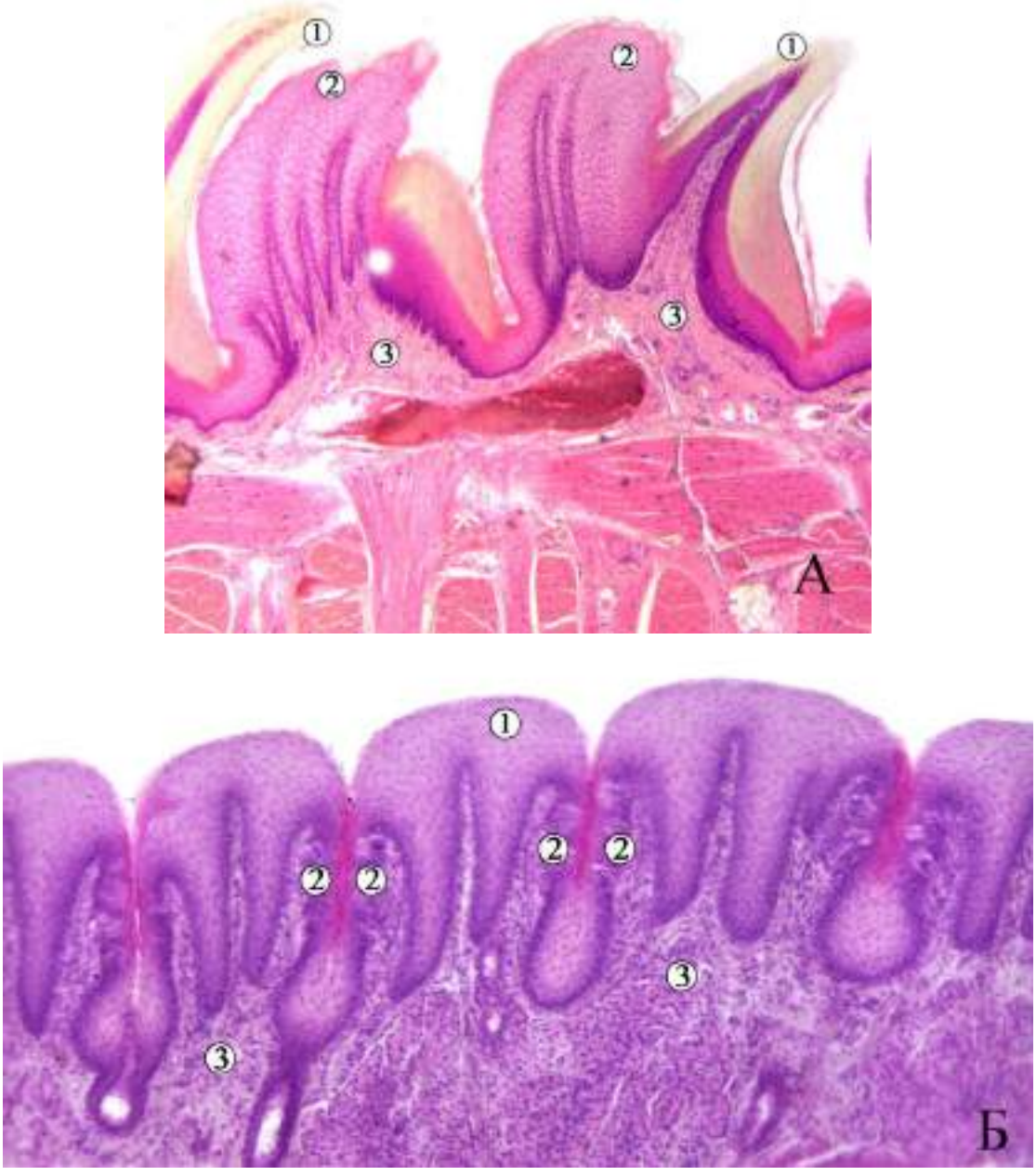

Рис. 4. Сосочки язика.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^x:
А – ниткоподібні та грибоподібні сосочки язика: 1 – багатошаровий плоский зроговілий епітелій ниткоподібних сосочків; 2 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій грибоподібних сосочків; 3 – власна пластинка слизової оболонки язика. **Б – листоподібні сосочки язика:** 1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій; 2 – смакові бруньки; 3 – власна пластинка слизової оболонки язика.

Усі сосочки є похідними слизової оболонки і побудовані за загальним планом. Поверхня сосочків утворена багатошаровим плоским незроговілим або частково

зроговілим епітелієм (ниткоподібні сосочки), який лежить на базальній мембрані. Основу кожного сосочка складає виріст (первинний сосочок) утворений сполучною тканиною власної пластинки слизової оболонки. Від верхівки первинного сосочка відходять від 5 до 20 тонких сполучнотканинних вторинних сосочків, які впинаються у епітелій. Слизова оболонка кореня язика характеризується відсутністю сосочків.

Ниткоподібні сосочки язика є найчисельнішими та найпоширенішими сосочками, які розташовуються по всій спинці язика, але найбільша їх кількість спостерігається в куті термінальної борозни. Вони являють собою невеликі вирости довжиною до 0,3 мм, конусоподібної форми, що мають декілька вершин. Різновидом ниткоподібних сосочків є конічні сосочки. Вони зустрічаються у плодів і новонароджених дітей на передньобічній поверхні язика, мають ширшу основу, дещо вищі від інших. До моменту відлучення від грудей конічні сосочки редукуються. За наявності різних захворювань процеси відшарування зроговілих лусочок з поверхні ниткоподібних сосочків можуть сповільнятися, тоді язик вкриває білий наліт. Ниткоподібні сосочки забезпечують тактильну чутливість та полегшують переміщення харчових речовин у ротовій порожнині.

Грибоподібні сосочки язика лежать поодиноко серед невисоких ниткоподібних сосочків. Кількість грибоподібних сосочків значно менша, ніж ниткоподібних, вони розташовуються асиметрично на спинці язика, переважно біля його кінчика та по краях. Грибоподібні сосочки довжиною 1-2 мм, мають вузьку основу і широку верхівку, покриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. В епітелії верхівки «шляпки» сосочка часто розташовані 3-4 смакові бруньки, хоча в деяких грибоподібних сосочках вони відсутні.

Листоподібні сосочки язика добре розвинуті лише в ранньому дитячому віці, з віком вони зазнають редукції. Листоподібні сосочки розміщуються двома групами по правому і лівому краях язика. Кожна група складається з 4-8 паралельно розташованих сосочків. Вони мають плоску форму, вкриті багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, їх довжина 2-5 мм. В епітелії бічних поверхонь сосочка містяться смакові бруньки, які виконують функцію периферійного відділу смакового аналізатора. У проміжки між листоподібними сосочками відкриваються вивідні протоки серозних малих слинних залоз язика.

Жолобуваті сосочки язика локалізуються на спинці язика, на межі кореня та тіла язика по лінії, що нагадує форму англійської літери V. Всього їх налічується 6-12. Довжина жолобкуватих сосочків 1-3 мм. На відміну від інших сосочків, вони не піднімаються над поверхнею язика, а занурені у його товщу. Як і грибоподібні, вони мають вузьку основу та широку верхівку. Ці сосочки занурені в товщу слизової оболонки язика і оточені жолобком, який відділяє сосочок від валика – потовщення слизової оболонки, що оточує сосочок. У товщі епітелію бічних поверхонь жолобуватих сосочків розміщується велика

кількість смакових бруньок. У сполучній тканині валиків зустрічаються пучки гладких міоцитів. Скорочення цих пучків забезпечує зближення сосочка з валиком, що в свою чергу сприяє зближенню харчових речовин зі смаковими бруньками. Між м'язовими пучками язика, де розміщуються жолобкуваті сосочки, містяться серозні залози, вивідні протоки яких відкриваються на дні жолобків. Водянистий білковий секрет цих залоз промиває жолобки від речовин, які туди потрапляють.

Слизова оболонка нижньої поверхні язика має гладкі контури, сосочки тут відсутні. Вона вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, під яким розташована добре розвинута власна пластинка слизової оболонки, що вростає в епітелій у вигляді невисоких сосочків. Підслизова оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка зрощена з м'язовою тканиною язика. Слизова оболонка нижньої поверхні язика легко зміщується. Нижня поверхня добре васкуляризована, її епітелій має високу проникливість, що забезпечує швидке всмоктування та надходження у кров, зокрема ліків. На нижній поверхні язика в ротову порожнину впадають вивідні протоки під'язикових і підщелепних слинних залоз.

В язиці розташовуються три види залоз: білкові, слизові і змішані. Білкові залози розміщені біля жолобкуватих і листоподібних сосочків. Це прості трубчасті розгалужені залози, кінцеві відділи яких представлені сероцитами конічної форми; їх вивідні протоки відкриваються в жолобок жолобкуватих сосочків або між листоподібними сосочками. Слизові залози розташовані, в основному, у корені язика і вздовж його бічних країв. Це поодинокі прості альвеолярно-трубчасті залози. Їх кінцеві відділи містять слизові клітини – мукоцити. Змішані залози розміщуються в передньому відділі язика і відкриваються своїми вивідними протоками вздовж нижньої поверхні язика, часто на дні крипт язикового мигдалика.

Мигдалики. На межі ротової порожнини і глотки в слизовій оболонці розташовується скупчення великої кількості лімфоїдної тканини, яка формує лімфоепітеліальне глоткове кільце Пирогова-Вальдеєра, що оточує вхід у дихальні і травні шляхи. Воно містить низку лімфоїдних утворів, що мають назву мигдаликів: піднебінний, трубний, глотковий, язиковий та гортанний мигдалики. Піднебінні мигдалики (парні) розташовані між піднебінними дужками, трубні мигдалики (парні) локалізуються в ділянці глоткових отворів слухових труб, глотковий мигдалик розташований на задній поверхні носоглотки. Слизова оболонка кореня язика бере участь в утворенні язикового мигдалика. Мигдалики виконують захисну функцію, яка спрямована на знешкодження мікробів і вірусів, що можуть потрапляти в організм людини з їжею та повітрям, оскільки в слизовій оболонці цих органів знаходяться лімфоцити, які утворюють численні лімфатичні вузлики та макрофаги.

Піднебінні мигдалики мають овальну форму, розміщуються між піднебінними дужками по обидва боки ротової частини глотки (рис. 5).

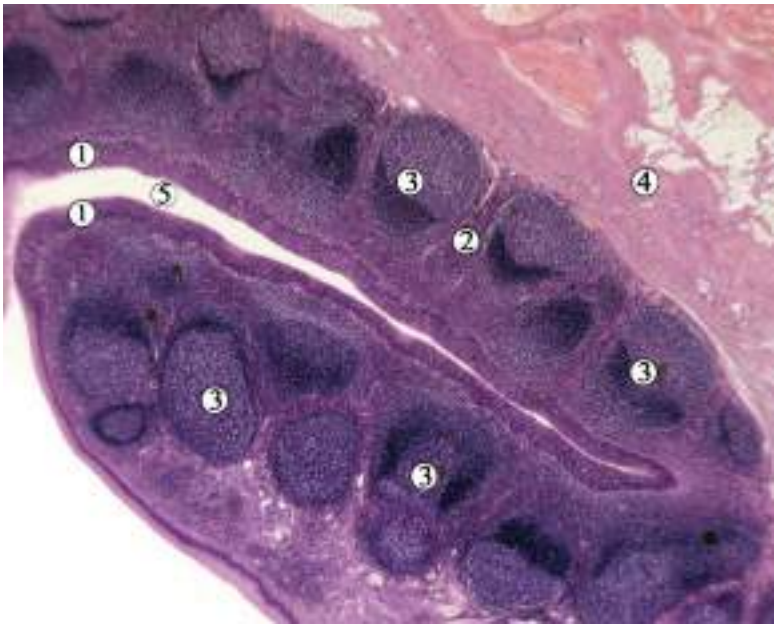

Рис. 5. Піднебінний мигдалик.
Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40ˣ:
1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій; 2 – власна пластинка слизової оболонки; 3 – лімфатичні вузлики; 4 – підслизова оболонка; 5 – крипта.

Кожний мигдалик складається із декількох складок слизової оболонки. Від поверхні мигдалика у його середину відходять 10-20 крипт, які розгалужуються на вторинні крипти. Слизова оболонка мигдалика покрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, який інфільтрований лімфоцитами і зернистими лейкоцитами. Лейкоцити виходять на поверхню епітелію і пересуваються назустріч бактеріям, які з їжею і повітрям проникають у ротову порожнину. Мікроби активно фагоцитуються лейкоцитами, при цьому частина останніх гине. Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка вростає в епітелій, утворюючи сосочки. В ній містяться численні лімфатичні вузлики. Останні відокремлені один від одного прошарками сполучної тканини.

Лімфатичні вузлики мигдаликів мають будову, подібну до кіркової речовини лімфатичного вузла. У їх середині міститься строма з товстих покручених ретикулярних волокон, які мають циркулярний напрямок. У петлях ретикулярних волокон залягають клітини: лімфобласти, лімфоцити, макрофаги, плазмоцити. Центральна частина вузлика виглядає світлою і містить лімфобласти на різних стадіях розвитку, лімфоцити, макрофаги, дендритні клітини. Ця ділянка називається гермінативним центром (центром розмноження, реактивним центром). У периферійній частині вузликів знаходяться малі лімфоцити у вигляді корони.

М’язова пластинка слизової оболонки мигдаликів не виражена. Підслизова оболонка розташовується під лімфатичними вузликами і утворює навколо мигдалика капсулу. У ній зосереджуються основні кровоносні і лімфатичні судини та нерви.

Язиковий мигдалик розташований в слизовій оболонці кореня язика. Він покритий багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, інфільтрованим лімфоцитами та гранулоцитами. На дні його крипт часто відкриваються вивідні протоки малих слинних залоз язика. Їх секрет сприяє промиванню і очищенню крипт.

Глотковий мигдалик знаходиться в ділянці дорсальної стінки глотки між отворами слухових труб. Епітелій, що його покриває, багатошаровий плоский незроговілий, однак у криптах інколи може зустрічатися одношаровий багаторядний війчастий епітелій. Патологічне розростання тканин цього мигдалика при хронічному запаленні називається аденоїдами.

Розвиток мигдаликів. *Піднебінні мигдалики* закладаються на 9-му тижні, *глотковий* – на 4 місяці, *язиковий* – на 5 місяці ембріогенезу.

Закладка піднебінного мигдалика виглядає як заглиблення одношарового багаторядного війчастого епітелію, під яким лежать клітини мезенхіми і кровоносні судини. На 11-12-му тижнях у піднебінному мигдалику формується тонзілярний синус, в якому епітелій перетворюється на багатошаровий плоский незроговілий. Із мезенхіми диференціюється ретикулярна тканина і кровоносні судини. На 14-му тижні орган починає заселятися лімфоцитами, серед яких переважають Т-лімфоцити. На 17-18-му тижні з’являються перші лімфатичні вузлики. До 19-го тижня Т-лімфоцити складають 60%, а В-лімфоцити 3%. Мигдалики досягають свого максимального розвитку в дитинстві. Початок інволюції (зворотнього розвитку) мигдаликів співпадає з періодом статевого дозрівання.

5.8.2. Будова та розвиток зубів.

Зуби – це тверді органи ротової порожнини, що входять до складу жувального апарата. Вони розміщуються у вигляді двох симетричних дуг в ділянці кісток верхньої і нижньої щелеп. Зуби беруть участь у механічній обробці їжі, відіграють значну роль в акті артикуляції, а також виконують певну естетичну функцію.

У людини є дві генерації зубів – тимчасові (молочні) і постійні, зміна яких відбувається у дитячому віці і триває декілька років. Молочні зуби мають менші розміри порівняно з постійними і дещо відрізняються від них фізичними і хімічними властивостями та будовою. Перша генерація так званих молочних зубів налічує 20 зубів. У дорослої людини є 32 постійних зуби: по два медіальні різці, два латеральних різці, двоє ікол, чотири малих кутніх (премоляри), шість великих кутніх (моляри), відповідно зверху і знизу.

Всі зуби мають загальний план будови. Анатомічно в зубі розрізняють коронку, шийку і корінь (рис. 1).

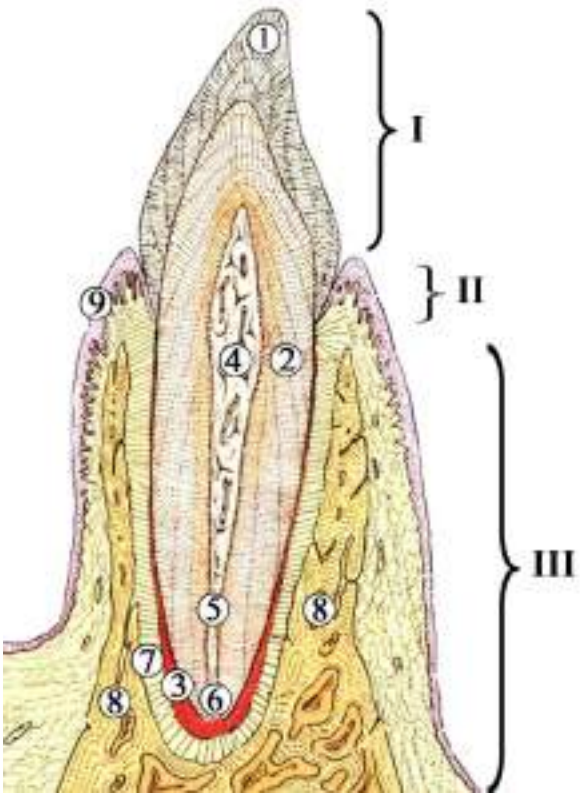

Рис. 1. Схема будови зуба.
I – коронка; II – шийка; III – корінь; 1 – емаль; 2 – дентин; 3 – цемент; 4 – пульпа; 5 – кореневий канал; 6 – апікальний отвір; 7 – періодонт; 8 – альвеолярна кістка; 9 – ясна.

Коронка – частина зуба покрита емаллю, яка виступає над поверхнею ясен. Шийка – це вузька ділянка з'єднання емалі з цементом, де коронка

переходить у корінь. Корінь – частина зуба покрита цементом, втоплена в альвеолярний відросток верхньої або нижньої щелеп.

Зуб побудований з твердих та м'яких тканин. До твердих тканин належать емаль, дентин та цемент; м'якою тканиною є пульпа зуба і періодонт. Дентин – це тверда тканина зуба, що визначає його форму. Він складає основу коронки, шийки та кореня. Дентин у ділянці коронки покритий емаллю, в корені – цементом. Утворює стінки пульпарної камери, в якій локалізується пульпа зуба. Пульпа – пухка волокниста сполучна тканина, яка містить кровоносні судини та нерви. Дентин кореня утворює стінку кореневого каналу, який відкривається на його верхівці одним або декількома апікальними отворами, що зв'язують пульпу з періодонтом. За допомогою зубної зв'язки (періодонту) зуби закріплюються у зубних альвеолах.

Емаль – найтвердіша тканина людського організму, білого або жовтуватого кольору, яка покриває коронку зуба. Колір емалі залежить від товщини і прозорості її шару. Там, де її шар тонкий, зуб виглядає жовтуватим через просвічування наскрізь емалі дентину. За хімічним складом 95% емалі складають неорганічні сполуки фосфорнокислих солей кальцію, які у вигляді кристалів гідроксиапатиту [$Ca_{10}(P0_4)_6(OH)_2$] утворюють тверду основу емалі. Значно менший вміст в емалі карбонату та фториду кальцію. Органічні речовини складають 1,2%: до них належать білки – глікопротеїни, з яких побудований матрикс емалі; 3,8% складає вода, яка може бути вільна або зв'язана з кристалами і органічними компонентами.

Ця тканина не містить клітин і утворена емалевими призмами товщиною 3-5 мкм, які є структурною і функціональною одиницею емалі (рис. 2). Вони мають звивистий хід і проходять радіально через всю товщу емалі.

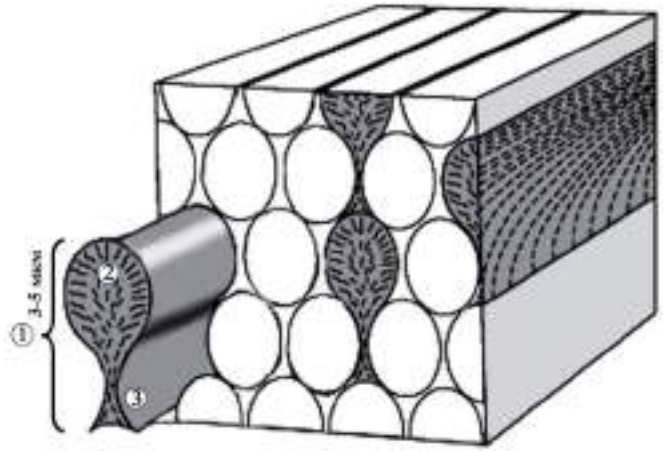

Рис. 2. Схема будови емалі.

1 – емалева призма; 2 – головка; 3 – хвіст.

На поперечних зрізах емалеві призми мають овальну, полігональну або арочну форму: їх діаметр збільшується від дентино-емалевої межі до поверхні емалі приблизно в два рази. У них виділяють головку та хвіст. Вони складаються зі щільно розташованих кристалів гідроксиапатиту, що покриті гідратною оболонкою.

Призма зовні покрита оболонкою призми, яка являє собою найменш мінералізовану частину призми, в якій міститься більше білків, ніж у самій призмі.

Призми розмежовуються міжпризматичною речовиною, яка за будовою ідентична емалевій призмі, однак степінь мінералізації її менша ніж у призмі, але більша ніж у оболонок призм.

У зрілій емалі є ділянки, де відсутні емалеві призми – безпризменна емаль. Вона локалізується на дентино-емалевій межі шаром товщиною 5-15 мкм. та на поверхні емалі. У початковій безпризменній емалі призми відсутні, тому що під час її утворення відростки Томса амелобластів ще не сформувались, а у кінцевій безпризменній емалі вони вже пропадають.

Завдяки S-подібній формі емалевих призм на поздовжньому зрізі (шліфі) емалі одні призми виявляються зрізаними поздовжньо, інші – поперечно. Цим самим створюється чергування світлих і темних ліній (так звані лінії Гунтера-Шрегера) (рис. 3).

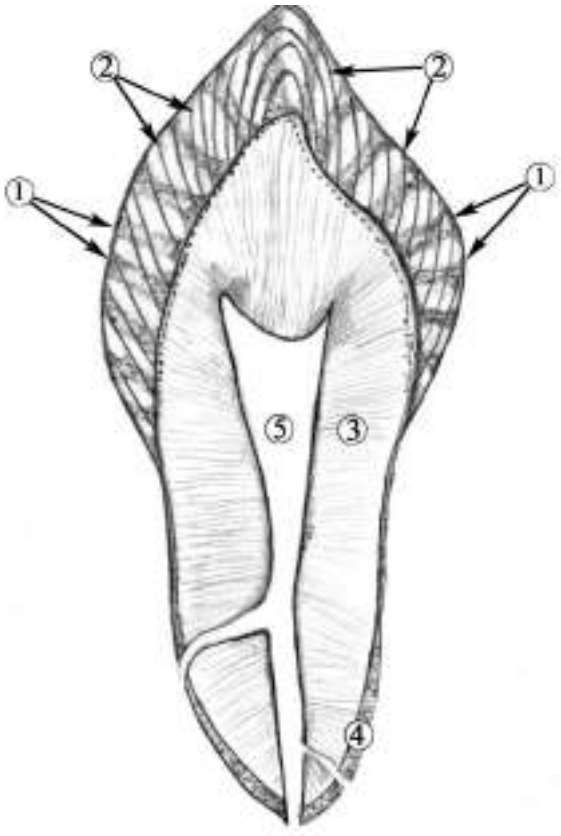

Рис. 3. Схема будови емалі.

1 – лінії Гунтера-Шрегера; 2 – лінії Ретциуса; 3 – дентин; 4 – цемент; 5 – пульпарна камера.

Вони йдуть перпендикулярно до поверхні емалі. Крім вище описаних утворень, на поздовжніх шліфах емалі можна розрізнити другий тип паралельних ліній – Ретциуса. Їх виникнення пов'язане з періодичністю росту і мінералізацією призм. Вони опоясують зуб паралельними рядами перетинаючи лінії Гунтера-Шрегера під прямим кутом.

В емалі зустрічаються ділянки з низьким вмістом неорганічного компоненту, які мають назву емалевих пластин і пучків (рис. 4). Вони являють собою ділянки недостатньо мінералізованих призм і міжпризматичної речовини, в яких міститься велика концентрація білків з високою молекулярною масою.

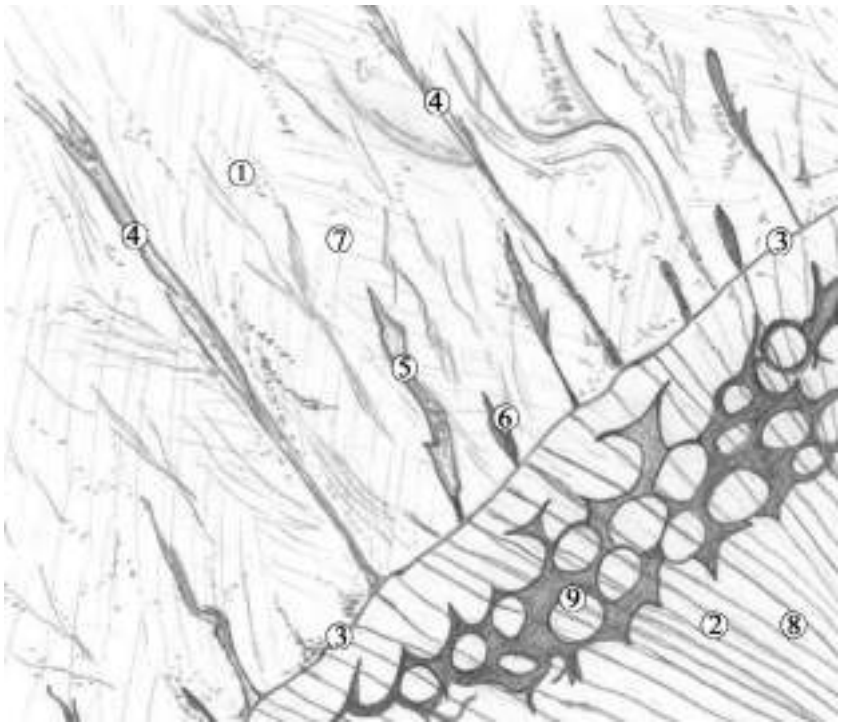

Рис. 4. Схема будови емалевих пластинок, пучків та веретен.
1 – емаль; 2 – дентин; 3 – дентино-емалева межа; 4 – емалеві пластинки; 5 – емалеві пучки; 6 – емалеві веретена; 7 – емалеві призми; 8 – дентинні трубочки; 9 – інтерглобулярний дентин.

Емалеві пластинки – це тонкі листоподібні лінії, які пронизують товщу емалі. Вони тягнуться від поверхні емалі вглиб зуба, можуть досягати дентино-емалевої межі.

Емалеві пучки зустрічаються частіше пластинок. Вони мають вигляд дрібних конусовидних утворень, нагадують пучки трави, розташовуються

біля дентино-емалевої межі у внутрішніх шарах емалі. Пластинки і пучки найчастіше стають місцем проникнення в зуб інфекції і є початковими шляхами для розвитку карієсу.

Емалеві веретена — це веретеноподібні або колбоподібні короткі потовщення на кінцях відростків дентинобластів (Томса), які проникають в емаль перпендикулярно дентино-емалевій межі і поступово стоншуючись, закінчуються між емалевими призмами. Волокна Томса проникають між амелобласти ще до початку утворення емалі і поступово замуровуються в ній.

Зовні поверхня емалі вкрита кутикулою, яка складається з двох шарів: первинної та вторинної кутикули. Первинна кутикула (Насмітова оболонка) має вигляд тонкого гомогенного шару глікопротеїнів, які є останніми синтетичними продуктами амелобластів. Вторинна кутикула – зовнішній більш товстий шар, утворений редукованим епітелієм емалевого органа. Кутикула є надзвичайно стійкою до дії кислот, має здатність стиратися при жуванні на жувальних поверхнях зуба, частково зберігаючись на бічних.

Над кутикулою зуба розміщується органічна плівка — пелікула емалі. Це не вроджена, а набута структура порожнини рота. Вона захищає емаль від підвищеної розчинності в кислому середовищі.

Дентин – тверда тканина зуба, що складає основу коронки, кореня та шийки. За будовою нагадує кісткову тканину, однак на відміну від останньої, не містить власних клітинних елементів і кровоносних судин.

Дентин складається на 70% з неорганічних речовин (фосфорнокислих солей кальцію та магнію, незначної кількості фтористого кальцію), 20% органічних речовин (колагену I типу) та на 10% з води. Він побудований із вапнованої міжклітинної речовини, пронизаної дентинними трубочками, в яких містяться відростки дентинобластів, тіла яких лежать на периферії пульпи.

Міжклітинна речовина дентину утворена пучками колагенових волокон I типу і основною речовиною (протеогліканами), які зв’язані з кристалами гідроксиапатиту.

Дентинні трубочки мають вигляд тонких канальців, що прямують у радіальному напрямку від пульпи зуба до емалі або до цементу (рис. 5).

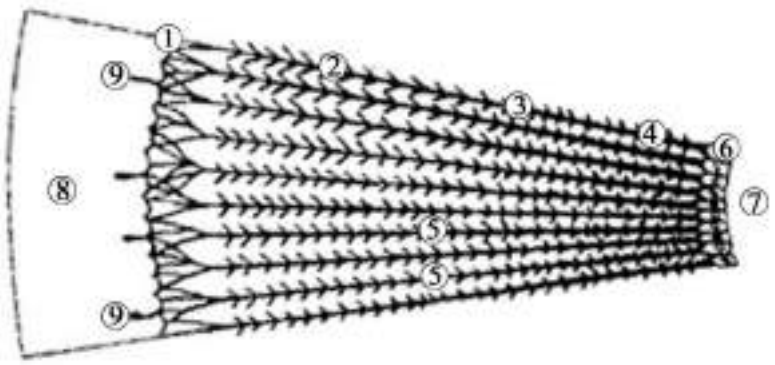

Рис. 5. Схема будови дентину.
1 – дентино-емалева межа; 2 – плащовий дентин; 3 – припульпарний дентин; 4 – преддентин; 5 – дентинні трубочки; 6 – дентинобласти; 7 – пульпа; 8 – емаль; 9 – емалеві веретена.

Вони мають S- подібний хід, але у ділянці верхівок рогів пульпи і апікальній третині кореня зуба вони прямі. У товщі дентину трубочки розгалужуються, утворюючи бічні відростки, якими анастомозують між собою. Діаметр трубочок зменшується в напрямку від пульпи до дентино-емалевої (дентино-цементної) межі. В трубочках містяться апікальні відростки дентинобластів (волокна Томса). Вони тягнуться по всій довжині трубочок і закінчуються на дентино-емалевій (дентино-цементній) межі. Від головного стовбура відростка під прямим кутом, а в кінцевих його частинах під гострим кутом відходять бічні відростки, які контактують з відростками сусідніх дентинобластів. Деякі відростки дентинобластів проникають в емаль, потоншуються і закінчуються між емалевими призмами, інші утворюють колбоподібні потовщення – емалеві веретена. Функція волокон Томса полягає в живленні дентину і постачанні його мінеральними солями. Крім відростків дентинобластів у трубочках можуть траплятися тонкі колагенові волокна та нервові волокна.

Стінка дентинних трубочок утворена навколотрубочковим дентином (перетубулярним аба інтратубулярним дентином), який утворюється в середині трубочок, тому з віком їх просвіт зменшується (рис. 6). Між дентинними трубочками локалізується міжтрубочковий дентин (інтертубулярний дентин), який менш мінералізований, ніж перетубулярний, і утворюється першим під час розвитку зуба.

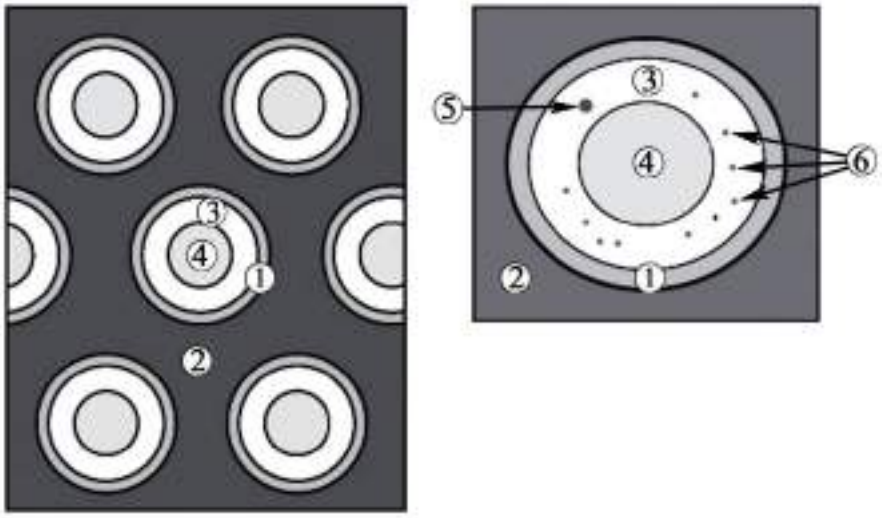

Рис. 6. Схема будови дентину.

1 – навколотрубочковий дентин (перетубулярний аба інтратубулярний дентин); 2 – міжтрубочковий дентин (інтертубулярний дентин); 3 – дентинна трубочка; 4 – волокно Томса; 5 – нервове волокно; 6 – колагенові волокна.

У дентині розрізняють припульпарний та плащовий дентин. Ближче до пульпи зуба розміщений припульпарний дентин, поверхнево – плащовий. Припульпарний дентин складає більшу частину дентину. Він характеризується тангенціальним напрямком волокон (волокна Ебнера). В ньому Волокна Ебнера орієнтовані під прямим кутом до ходу дентинних трубочок. Плащовий дентин покриває припульпарний шаром товщиною 150 мкм. Він утворений волокнами, що прямують у радіальному напрямку (волокна Корфа) паралельно дентинним трубочкам. Його матрикс менш мінералізований у порівнянні з припульпарним дентином і містить меншу кількість волокон.

Мінералізація дентину в зубах відбувається нерівномірно. У результаті цього в зубах дорослої людини залишаються ділянки мало- або зовсім не мінералізованої основної речовини, обмежені характерними кулястими поверхнями. Ці ділянки отримали назву інтерглобулярного дентину та зернистого шару Томса. Від пульпи дентин відділений шаром не мінералізованого дентину – преддентину.

Інтерглобулярний дентин розміщується шарами в коронці зуба поблизу дентино-емалевої границі. Шар Томса розташовується на периферії кореневого дентину, складається зі слабо мінералізованих ділянок (зернят), які широкою смужкою тягнуться вздовж межі з цементом.

Преддентин – внутрішня зона, найближча до пульпи частина припульпарного дентину, яка прилягає безпосередньо до шару дентинобластів. Вона в основному утворена колагеном I типу,

протеогліканами, глікозоаміногліканами, глікопротеїнами та фосфопротеїнами. Ця ділянка є місцем постійного росту дентину, тому спостерігається поступове звуження пульпарної порожнини.

Цемент – тверда тканина, що вкриває дентин кореня та шийки зуба, забезпечує прикріплення до зуба волокон періодонта – щільної сполучної тканини (зв'язки), яка втримує корінь зуба в кістковій альвеолі. Товщина цемента мінімальна в ділянці шийки, а максимальна у верхівці кореня. За будовою і хімічним складом нагадує грубоволокнисту кісткову тканину. Цемент складається з 60% неорганічних речовин (фосфорнокислі та вуглекислі солі кальцію) і 40% органічних речовин (в основному колагену).

Цемент побудований з клітин цементобластів і цементоцитів та мінералізованої міжклітинної речовини (колагенових волокон і основної речовини).

Цемент поділяється на клітинний та без клітинний (рис. 7).

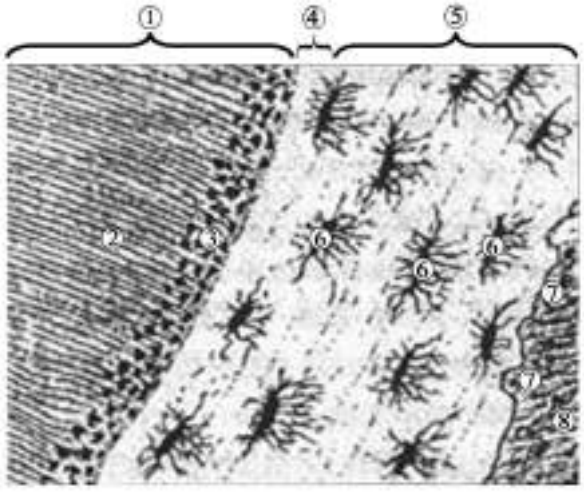

Рис. 7. Схема будови цементу.

1 – дентин; 2 – дентинні трубочки; 3 – зернистий шар Томса; 4 – безклітинний цемен; 5 – клітинний цемент; 6 – цементоцити; 7 – цементобласти; 8 – Шарпеєвські волокна.

Безклітинний (первинний) цемент утворюється першим в процесі розвитку. Він оточує бічні поверхні кореня зуба та покриває шийку. Первинний цемент не містить клітин і складається з мінералізованої міжклітинної речовини, в якій містяться щільно розташовані колагенові волокна. В ньому спостерігається певна посмугованість, перпендикулярна поверхні кореня, яка утворюється за рахунок не звапнованих волокон періодонта, що вплітаються в цемент.

Клітинний цемент (вторинний) розташовується біля верхівки кореня, а в багатокореневих зубах у міжкореневих ділянках. Він розташовується поверх безклітинного цемента, інколи прилягає до дентину. Межа між ними

виражена чітко. Клітинний цемент складається з клітин цементобластів, цементоцитів та мінералізованої міжклітинної речовини.

Цементобласти – це секреторно активні клітини кубічної форми, в яких добре розвинутий синтетичний апарат, який забезпечує ритмічне відкладання нових шарів цементу. При формуванні безклітинного цементу цементобласти відсуваються на периферію від утвореної ними міжклітинної речовини, а при утворенні клітинного цементу – замуровуються в нього.

Цементоцити розташовуються в порожнинах цементу – лакунах і за будовою нагадують остеоцити. Це полігональні клітини з помірно розвинутими органелами і відносно великим ядром. Вони характеризуються наявністю численних відростків, які анастомозують з відростками сусідніх цементоцитів. Відростки знаходяться в канальцях і орієнтовані в бік періодонту.

Основна речовина цементу містить колагенові волокна, розташовані в різних напрямках. Вони поділяються на власні і зовнішні.

Власні волокна утворені клітинами цемента, йдуть паралельно до поверхні кореня зуба. Зовнішні волокна належать до волокон періодонта, орієнтовані перпендикулярно до поверхні кореня. Вони більш товсті, перетинають товщу цементу в радіальному напрямку, проходять через періодонт, вплітаються в окістя альвеоли (відповідають проривним, або Шарпеєвським, волокнам).

Пульпа – м’яка тканина зуба, що забезпечує захист, іннервацію, живлення та регенерацію зуба. Вона займає порожнину зуба в ділянці коронки та кореня. Пульпа побудована з пухкої неоформленої волокнистої сполучної тканини, в якій локалізуються клітини: дентинобласти, фібробласти, макрофаги, дендритні, лімфоцити, плазмоциди, тучні клітини, еозинофіли та міжклітинна речовина.

Дентинобласти відіграють вирішальну роль у розвитку і збереженні дентину. Тіла клітин розташовуються на периферії пульпи, а їх відростки (волокна Томса) напрямляються в дентин (рис. 8).

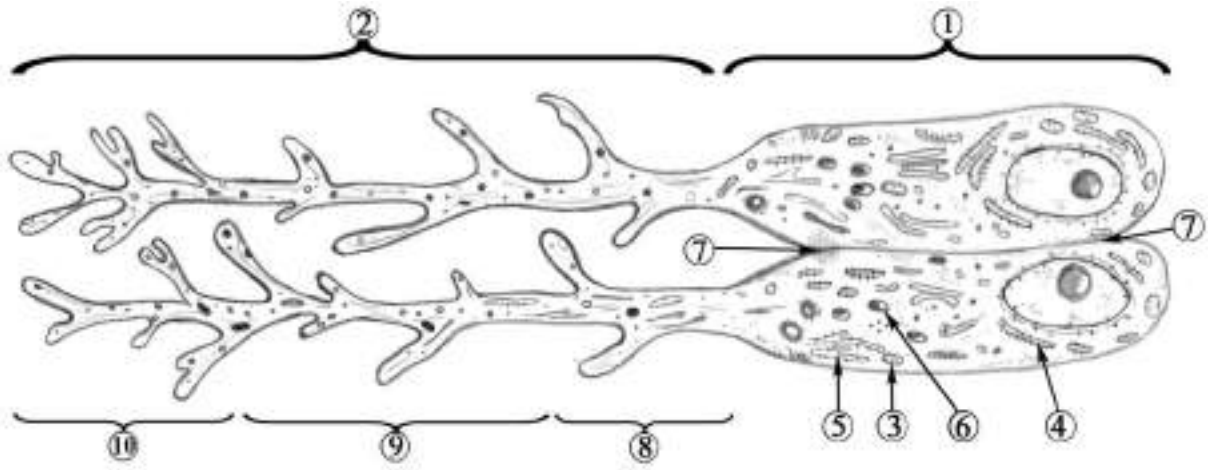

Рис. 8. Схема будови дентинобластів.
1 – тіло дентинобласта; 2 – відросток Томса дентинобласта; 3 – мітохондрії; 4 – гранулярна ендоплазматична сітка; 5 – комплекс Гольджі; 6 – секреторні гранули; 7 – десмосоми; 8 – преддентин; 9 – припульпарний дентин; 10 – плащовий дентин.

Форма клітин може бути різна: призматична, грушеподібна або кубічна. Ядро дентинобласта світле, містить незначну кількість гетерохроматину, який лежить під ядерною оболонкою. У ядрі просвічуються 1-4 великих ядерця. Цитоплазма дентинобластів забарвлюється базофільно, містить добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, великий комплекс Гольджі, мітохондрії, лізосоми, елементи цитоскелету, виявляються гранули глікогену та краплі жиру. Від апікальної поверхні клітини відходить відросток Томса, який прямує у дентинну трубочку. У відростку органели розвинуті слабо, цитоплазма його заповнена секреторними гранулами, окремими пухирцями, мікротрубочками і філаментами. Клітини з'єднуються між собою нексусами, десмосомними та щільними контактами, завдяки чому дентинобласти виконують бар'єрну функцію, регулюють переміщення молекул і іонів між пульпою і періодонтом.

Міжклітинна речовина пульпи містить велику кількість основного аморфного компоненту, в якому в різних напрямках розміщуються колагенові волокна I і III типу.

За місцем розташування розрізняють коронкову і кореневу пульпу.

Коронкова пульпа складається з пухкої волокнистої сполучної тканини, в якій колагенові волокна розміщуються хаотично. Вони дуже тонкі і не утворюють пучків.

Коренева пульпа побудована по типу щільної волокнистої сполучної тканини з перевагою пучків колагенових волокон над клітинними

елементами. Вона менш васкуляризована та інервована, ніж коронкова пульпа.

Розрізняють три відмінних за будовою і функцією шари пульпи: периферійний, проміжний і центральний (рис. 9).

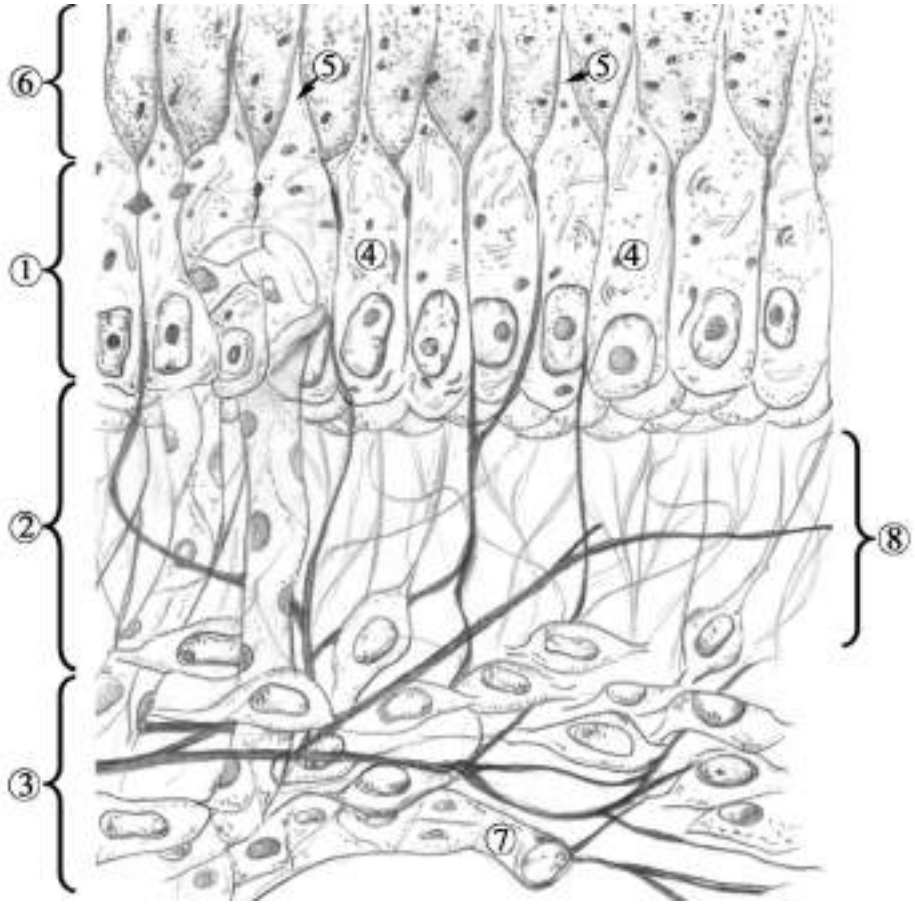

Рис. 9. Схема будови пульпи.

1 – периферійний шар; 2 – проміжній шар; 3 – центральний шар; 4 – дентинобласти (тіла клітин); 5 – відростки дентинобластів; 6 – преддентин; 7 – кровоносний капіляр; 8 – нервове сплетення.

Периферійний шар пульпи утворений щільним шаром дентинобластів товщиною 1-8 клітин, які прилягають до преддентину та незрілими колагеновими волокнами.

Проміжниий шар пульпи розвинутий тільки у коронковій пульпі. В ньому виділяють зовнішню безклітинну зону і внутрішню клітинну в якій міститься велика кількість різноманітних клітин, незрілі колагенові волокна, а також капіляри, мієлінові і безмієлінові волокна.

Центральний шар пульпи складається з клітин і волокон пухкої волокнистої сполучної тканини, кровоносних судин, нервових волокон і закінчень. Серед клітин (пульпоцитів) визначаються: фібробласти,

макрофаги, адипоцити, тканинні базофіли, плазмоцити, адвентиційні клітини, лейкоцити (грануло- і агранулоцити).

Періодонт – зв'язка, яка утримує корінь зуба в кістковій альвеолі. Він розташовується у періодонтальній щілині. ЇЇ розміри неоднакові в різних ділянках і залежать від віку людини і функціонального навантаження на зуб. Форма періодонтальної щілини нагадує пісочний годинник. Таку форму дослідники схильні пояснити мікрорухами зуба в альвеолі. Зуб є важелем першого виду з центром обертання, розміщеним приблизно в середній частині кореня зуба. Велике плече важеля включає коронку і корінь зуба до пункту обертання, менше плече – корінь зуба від його середньої третини до верхівки. Тому розмах руху є більшим у верхній частині альвеоли і, відповідно до цього, періодонтальпа щілина тут ширша, ніж у нижній її частині. Зрозуміло, що біля пункту обертання періодонтальна щілина найвужча.

Волокна періодонта у вигляді товстих колагенових пучків одним кінцем вплітаються в цемент, а другим в альвеолярний відросток, утворюючи декілька груп (рис. 10).

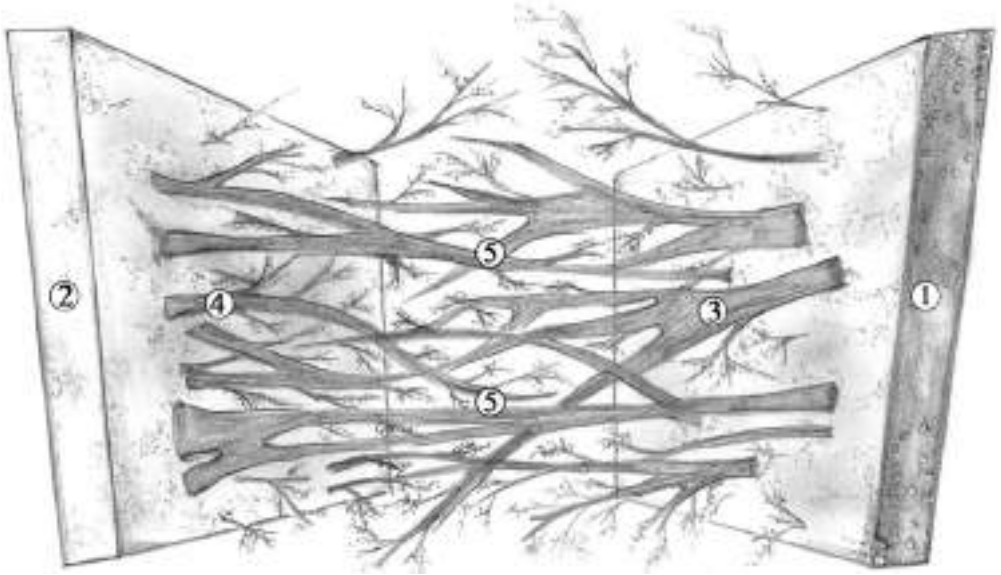

Рис. 10. Схема будови періодонта.
1 – цемент; 2 – зубна альвеола; 3 – зубні волокна; 4 – альвеолярні волокна 5 – проміжне сплетення колагенових волокон.

Їх називають проривними або Шарпеєвськими волокнами. Проміжки між пучками волокон заповнені пухкою волокнистою сполучною тканиною, в

якій містяться клітини: фібробласти, тканинні базофіли, макрофаги, плазмоцити, остеобласти, цементобласти, кровоносні судини та нерви.

Колагенові волокна періодонта мають хвилеподібний хід, в результаті чого вони здатні дещо розтягуватися при навантаженні. Пучки колагенових волокон періодонта представлені двома частинами: одна частина відходить від кістки (альвеолярні волокна), друга від цемента (зубні волокна). Волокна обох частин переплітаються посередині періодонта, утворюючи проміжне сплетення.

Основна речовина періодонту являє собою аморфне середовище, яке заповнює простори між клітинами і волокнами. До його складу входять високомолекулярні глікозаміноглікани, зв'язані з білками та глікопротеїни.

До особливостей сполучної тканини періодонту належить наявність у ній скупчень епітеліальних клітин – залишків епітелію зубного емалевого органу (острівці Малассе).

Розвиток зубів

У процесі розвитку тканин і морфогенезу зуба розрізняють три послідовних етапи: закладка зубних зачатків, диференціація зубних зачатків та гістогенез тканин зуба.

Закладка зубних зачатків. Перші ознаки розвитку зубів з'являються на 6-7-му тижнях ембріогенезу у вигляді потовщення багатошарового плоского епітелію вздовж верхнього і нижнього краю первинної ротової щілини, яке потім вростає вглиб підлягаючої мезенхіми. Це потовщення поділяється на дві пластинки: вестибулярну і розташовану під прямим кутом до неї зубну. Згодом у вестибулярній пластинці утворюється щічно-губна борозна, яка відмежовує власне порожнину рота від присінку. Зубні пластинки починають розростатися і набувають форми дуг в мезенхімі верхньої і нижньої щелеп.

На 8-му тижні ембріогенезу на зовнішній поверхні зубної пластинки, в 10-ти різних ділянках утворюються зубні бруньки – закладки емалевих органів, які оточені мезенхімою.

На 10-му тижні ембріогенезу в кожну зубну бруньку починає вростати мезенхіма і вона стає схожа на шапочку (рис. 11), а згодом на келих, в результаті чого формується епітеліальний емалевий орган.

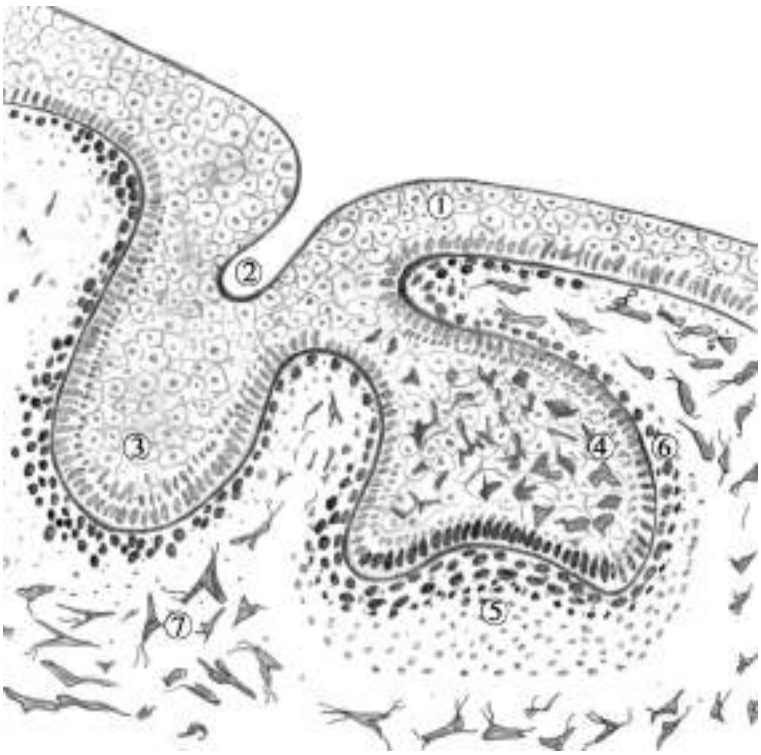

Рис. 11. Схема формування зубного зачатка (стадія шапочки).
1 – багатошаровий плоский епітелій ротової порожнини; 2 – щічно-губна борозна; 3 – вестибулярна пластинка; 4 – зачаток емалевого органа; 5 – зубний сосочок; 6 – зубний мішечок; 7 – мезенхіма.

Мезенхіма, яка вросла в бруньки, дає початок зубним сосочкам, а мезенхіма, яка оточує зубний зачаток, утворює зубний мішечок. У процесі росту емалевий орган поступово відокремлюється від зубної пластинки і з'єднується з нею лише за допомогою тонкого епітеліального тяжа – шийки емалевого органа. На цьому закінчується перший етап розвитку зуба. Емалевий орган, зубний сосочок і зубний мішечок в сукупності утворюють зубний зачаток.

Диференціація зубних зачатків. Спочатку емалевий орган має однорідну будову, всі його клітини однакові і розташовані шарами.

В кінці стадії шапочки і на початку стадії дзвіночка вони починають диференціюватися на зовнішні емалеві клітини, внутрішні емалеві клітини, проміжні та пульпу емалевого органа (рис. 12).

Рис. 12. Рання стадія розвитку зуба (перехід від стадії шапочки до стадії дзвіночка).

Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^{x}:

1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій ротової порожнини; 2 – шийка емалевого органа; 3 – зовнішні клітини емалевого органа; 4 – внутрішні клітини емалевого органа; 5 – проміжний шар емалевого органа; 6 – пульпа емалевого органа; 7 – зубний сосочок; 8 – зубний мішечок.

На стадії дзвіночка зовнішні емалеві клітини, що покривають опуклу частину емалевого органа мають кубічну форму, високе ядерно-цитоплазматичне співвідношення та слабо розвинуті органели (рис 13 I, рис 13 II).

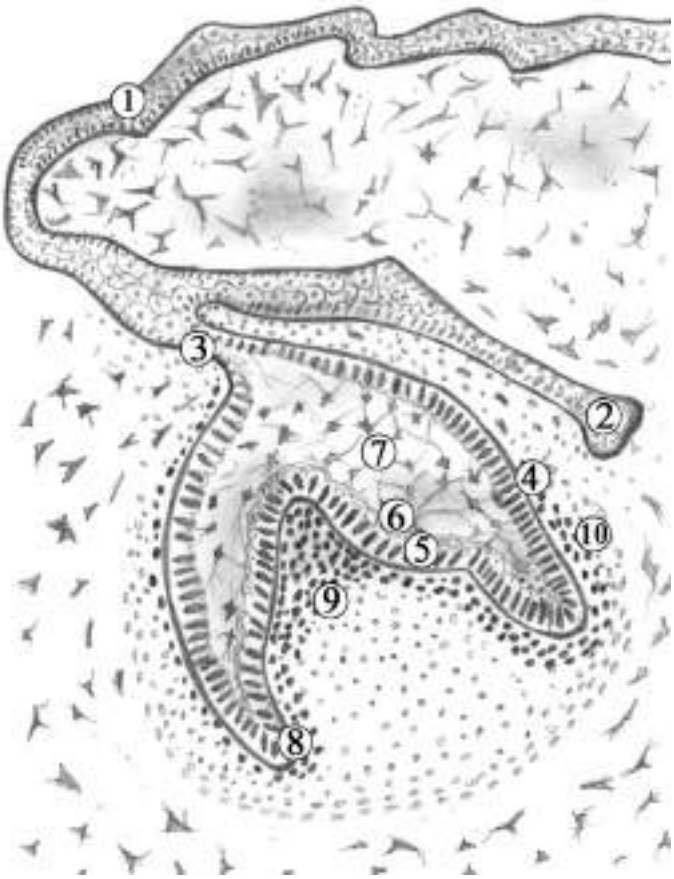

Рис. 13. Схема повністю диференційованого зубного зачатка (стадія дзвіночка) (I).

1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій ротової порожнини; 2 – закладка постійного зуба; 3 – шийка емалевого органа; 4 – зовнішні клітини емалевого органа; 5 – внутрішні клітини емалевого органа; 6 – проміжний шар емалевого органа; 7 – пульпа емалевого органа; 8 – шийкова петля; 9 – зубний сосочок; 10 – зубний мішечок.

13. Рання стадія розвитку зуба (повністю диференційованого зубного зачатка, стадія дзвіночка) (II).

Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^{x}:

1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій ротової порожнини; 2 – закладка постійного зуба; 3 – шийка емалевого органа; 4 – зовнішні клітини емалевого органа; 5 – внутрішні клітини емалевого органа; 6 – проміжний шар емалевого органа; 7 – шийкова петля; 8 – пульпа емалевого органа; 9 – зубний сосочок; 10 – зубний мішечок.

Внутрішні емалеві клітини вистеляють увігнуту поверхню емалевого органа, лежать на базальній мембрані, яка відмежовує їх від зубного сосочка. Спочатку ці клітини мають кубічну форму, а згодом стають призматичні – преамелобласти. Ядро в преамелобластах розташовується по центру; в цитоплазмі є вільні рибосоми, окремі цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки, мітохондрії, комплекс Гольджі, тонофіламенти, включення глікогену. В подальшому ці клітини будуть синтезувати емаль.

Внутрішній емалевий епітелій з’єднується із зовнішнім шаром в ділянці краю емалевого органа. Цю зону називають шийковою петлею, клітини якої після формування коронки зуба дадуть початок епітеліальній кореневій піхві (Гертвіга), яка надає форму кореню зуба.

Проміжний шар утворений пластом плоских клітин (товщиною 3-4 клітин) зі слабким розвитком органел. Ці клітини контактують із

внутрішніми клітинами емалевого органа та пульпи емалевого органа десмосомними контактами.

Пульпа емалевого органа знаходиться в центрі емалевого органа, між зовнішніми і проміжними клітинами. Вона формується в результаті секреції епітеліальних клітин. В центральній частині емалевого органу починає накопичуватись білкова рідина, яка відсуває клітини одну від одної. Між ними залишається зв'язок за допомогою протоплазматичних відростків.

Майже одночасно з диференціацією клітин емалевого органа починається процес диференціації зубного сосочка. Він збільшується в розмірах і ще глибше вростає в емалевий орган. На його поверхні з клітин мезенхіми утворюється декілька рядів тісно розташованих базофільно забарвлених клітин – предентинобластів. Шар предентинобластів безпосередньо прилягає до внутрішніх емалевих клітин і відокремлюється від них лише за допомогою тонкої базальної мембрани. Інші клітини зубного сосочка залишаються порівняно малодиференційованими.

Гістогенез тканин зуба починається на 4-му місяці ембріогенезу і полягає в утворенні тканин зуба. Першим утворюється дентин. Поверхневі клітини мезенхіми зубного сосочка під впливом внутрішніх клітин емалевого органа перетворюються в предентинобласти, а потім в дентинобласти і починають ситезувати дентин. Цей процес починається швидше і активніше протікає на верхівці зубного сосочка, а потім на бічних поверхнях. Секреція і мінералізація дентину проходить не одночасно. Спочатку дентинобласти секретують органічну основу (матрикс), а потім відбувається її звапнування. Тому внутрішній шар дентину (преддентин) завжди залишається незвапнованим.

Першим утворюється плащовий дентин (зовнішній), розміщений безпосередньо під базальною мембраною внутрішніх клітин емалевого органа, а потім під ним припульпарний (рис. 14).

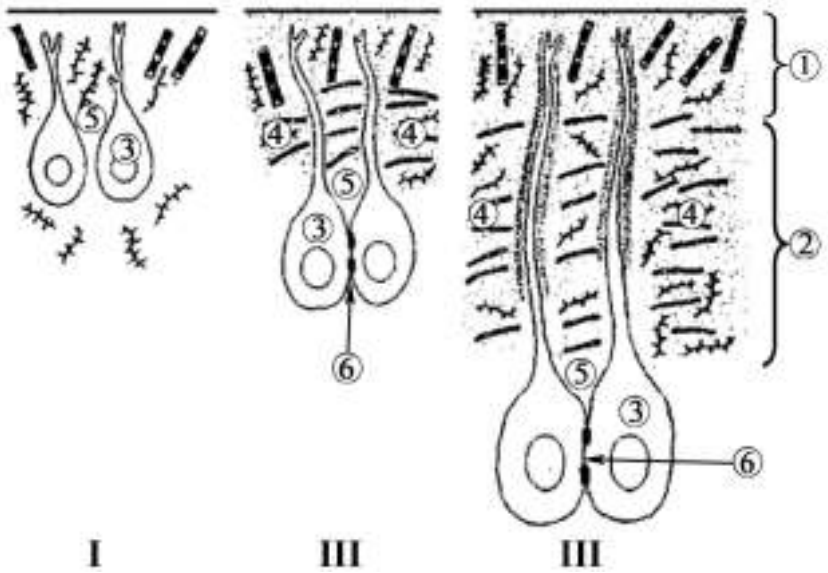

Рис. 14. Схема послідовних стадій дентиногенезу.

I – початкова стадія утворення плащового дентину. II – завершення утворення плащового дентину і початок утворення припульпарного дентину. III – утворення припульпарного дентину. 1 – плащовий дентин; 2 – припульпарний дентин; 3 – дентинобласти; 4 – колагенові волокна; 5 – міжклітинна речовина; 6 – міжклітинні контакти.

Товсті колагенові фібрили в матриксі плащового дентину розміщуються перпендикулярно до базальної мембрани, формуючи радіальні пучки (волокна Корфа), між якими залягають тіла дентинобластів. Відкладання перших колагенових волокон відбувається безпосередньо в аморфну міжклітинну речовину зубного сосочка, тому що між дентинобластами ще відсутні міжклітинні контакти.

Припульпарний дентин утворюється після формування плащового. Колагенові фібрили його тонші, щільно прилягають одна до одної і йдуть перпендикулярно до дентинних трубочок – це так звані тангенціальні волокна Ебнера. Вони відкладаються в аморфну міжклітинну речовину дентину, тому що між тілами дентинобластів формуються міжклітинні контакти.

Мінералізація дентину починається на 5-му місяці внутрішньоутробного розвитку. У плащовому дентині між колагеновими волокнами з’являються матричні пухирці з кристалами гідроксиапатиту. Вони швидко ростуть, розривають мембрани пухирців і зливаються з іншими кристалами. Мінералізація припульпарного дентину відбувається шляхом відкладання кристалів гідроксиапатиту на поверхні та всередині колагенових волокон у вигляді глобул, без матричних пухирців. Глобули зливаються між собою і

утворюють звапновану масу дентину. Між глобулами можуть залишатися ділянки мало або зовсім незвапненого дентину – інтерглобулярний дентин.

В період формування кореня зуба емалевий орган уже піддається регресивним змінам. Поверх шару емалі, коронки зуба, розташовуються залишки емалевого органу. Його клітини редукуються, але в ділянці країв емалевого органу вони зберігають свою активність, проліферують і у вигляді двошарового епітеліального тяжа вростають в мезенхіму між зубним сосочком і зубним мішечком, формуючи епітеліальну кореневу піхву Гертвіга (рис. 15). Вона спускається від емалевого органа до основи сосочка, відокремлюючи ту ділянку, з якої згодом утворюється корінь зуба.

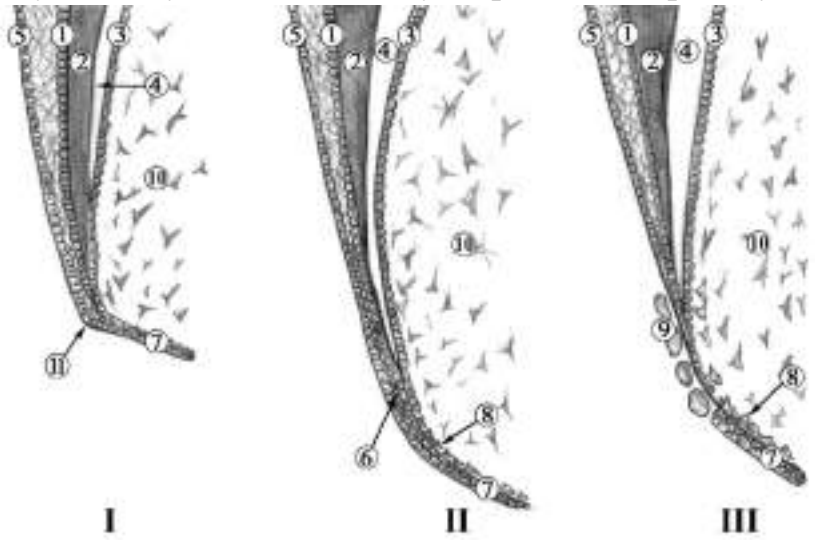

Рис. 15. Схема послідовних стадій утворення кореня зуба.
1 – амелобласти; 2 – емаль; 3 – дентинобласти; 4 – дентин; 5 – зовнішні емалеві клітини; 6 – епітеліальна коренева піхва Гертвіга; 7 – епітеліальна діафрагма; 8 – диференціюючі дентинобласти; 9 – епітеліальні острівці Малассе; 10 – зубний сосочок; 11 – шийкова петля.

Внутрішні клітини піхви не диференціюються в амелобласти та зберігають кубічну форму. Проте вони індукують диференціацію зовнішніх клітин зубного сосочка, які прилягають до Гертвіговської піхви в дентинобласти, що беруть участь в утворенні дентину кореня. Після виникнення шару дентину через Гертвіговську піхву проростають мезенхімні клітини із зубного мішечка, поділяючи її на окремі епітеліальні острівці. Деякі з них формують так звані острівці Малассе (епітеліальні перлини).

Відкладання перших шарів дентину індукує диференціацію внутрішніх клітин емалевого органа, які починають продукувати емаль, що покриває дентин.

Початок амелогенезу характеризується змінами як в амелобластах, так і в інших ділянках емалевого органу. Зовнішні клітини емалевого органу з

кубічних стають плоскими. Зовнішня поверхня емалевого органу стає нерівною і утворює численні складки внаслідок того, що мезенхіма зубного мішечка з великою кількістю кровоносних капілярів вдавлюється в його поверхню. У зв'язку з цим зростає приплив крові до емалевого органу. Зміни пов'язані із посиленням кровопостачання зі сторони зубного мішечка сприяють диференціації амелобластів.

Спостерігається зміна морфологічної і фізіологічної полярності амелобластів, в результаті чого базальний і апікальний полюси міняються місцями. Комплекс Гольджі і центріолі, які були розміщені в амелобласті ближче до проміжного шару клітин (колишнього апікального) переміщуються до протилежного полюсу клітини, який тепер стає апікальним. Мітохондрії локалізуються на базальному полюсі клітин. Можливо, переміщення полюсів амелобластів пов'язане ще й з тим, що новоутворений шар дентину ніби «відрізає» ці клітини від їх попереднього джерела живлення – кровоносних судин зубного сосочка.

Процес утворення емалі, як і розвиток дентину, починається в ділянці ріжучого краю різців або жувальних горбиків кутніх зубів і звідси розповсюджується на бічні поверхні коронки (рис. 16).

Рис. 16. Утворення твердих тканин зуба.

Забарвлення гематоксиліном і еозином. Мікрофотографія. Зб.: 40^{x}:
1 – багатошаровий плоский незроговілий епітелій ротової порожнини; 2 – зубна пластинка; 3 – залишок пульпи і зовнішніх клітин емалевого органа; 4 – амелобласти; 5 – емаль; 6 – дентинобласти; 7 – дентин; 8 – пульпа зуба; 9 – кісткові трабекули.

Амелогенез проходить в три стадії: секреції (первинної мінералізації емалі), дозрівання (вторинної мінералізації), стадії остаточного дозрівання (третинної мінералізації).

1. Протягом першої стадії розвитку кожний амелобласт перетворюється в емалеву призму, яка є структурною одиницею емалі. Цей процес починається з того, що апікальні відділи амелобластів починають виробляти основну речовину, яка має вигляд суцільного шару товщиною 5-15 мкм, в якому досить швидко проходять процеси звапнування в результаті відкладання кристалів гідроксиапатиту (рис. 17).

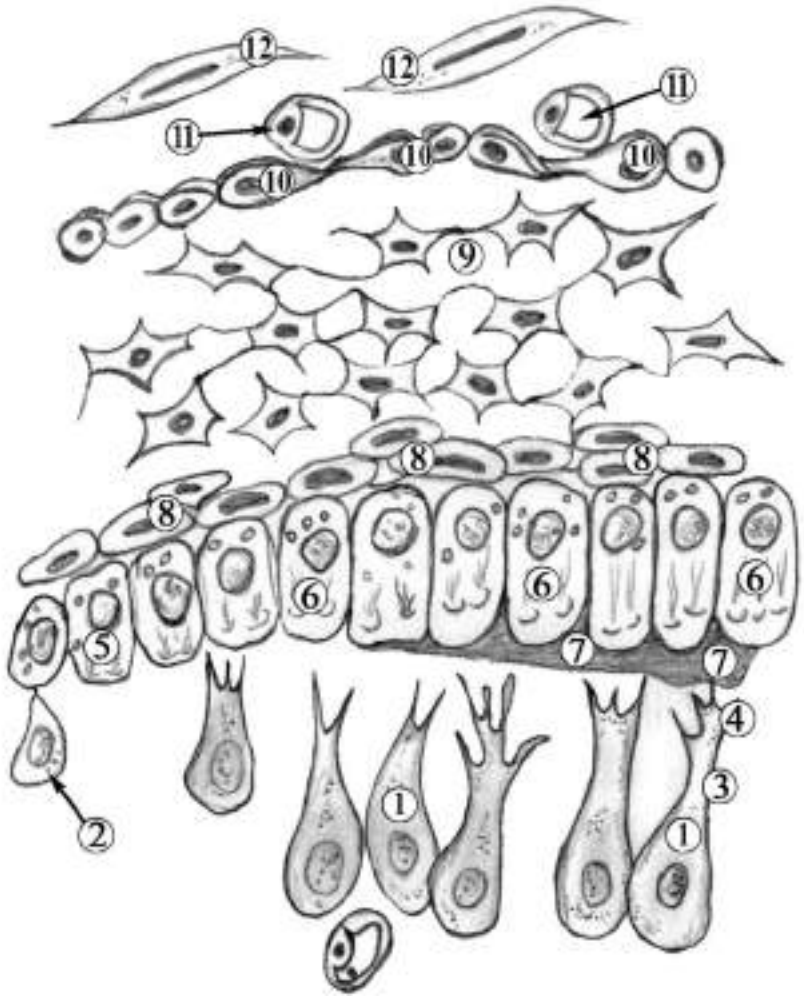

Рис. 17. Схема секреції емалі і дентину.
1 – дентинобласти; 2 – предентинобласти; 3 – предентин; 4 – дентин; 5 – преамелобласти; 6 – амелобласти; 7 – емаль; 8 – проміжний шар емалевого

органа; 9 – пульпа емалевого органа; 10 – зовнішній емалевий епітелій; 11 – капіляр; 12 – зубний мішечок.

Таким чином формується шар початкової емалі. Амелобласти контролюють транспорт неорганічних іонів із капілярів зубного мішечка та синтезують білки (амелогеніни та енамеліни), які відіграють важливу роль у мінералізації емалі. Білки зв'язуються із іонами кальцію, сприяють орієнтації кристалів гідроксиапатиту, формують середовище утворення кристалів і їх щільну укладку в емалі. Після відкладання початкової (безпризменної емалі) амелобласти відсуваються від поверхні дентину і утворюють відросток Томса, що служить ознакою повного завершення їх функціональної диференціації. Секреторно активні амелобласти – високі клітини, призматичної форми, з добре вираженою полярною диференціацією (рис. 18).

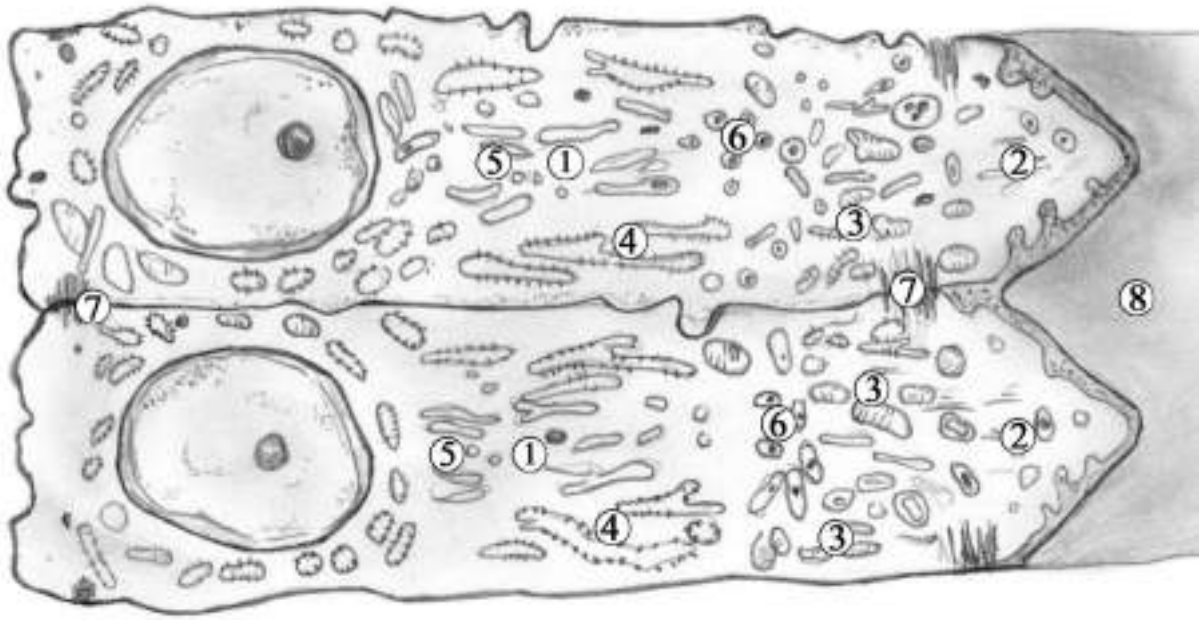

Рис. 18. Схема будови секреторно-активних амелобластів.

1 – тіло амелобласта; 2 – відросток Томса амелобласта; 3 – мітохондрії; 4 – гранулярна ендоплазматична сітка; 5 – комплекс Гольджі; 6 – секреторні гранули; 7 – комплекс міжклітинних контактів; 8 – емаль.

На апікальному полюсі клітин розміщується комплекс Гольджі, цистерни гранулярної ендоплазматичної сітки та міститься відросток Томса з секреторними гранулами і дрібними пухирцями, мітохондрії в основному локалізовані в клітині на базальному полюсі.

Секреторно-активні амелобласти постійно відсуваються новоутвореною емаллю до її периферії, зміщуючись під кутом до дентино-емалевої границі, а їхні відростоки Томса залишається на місці і здавлюється призмами, які ростуть. В процесі амелогенезу найбільш віддалена від тіла

клітини частина відростка безперервно відмирає, а та, яка знаходиться біля тіла клітини – росте.

У формуванні відростків Томса і їх перетворенні в речовину емалевих призм спостерігається визначений ритм, і тому вздовж кожної призми з'являються темні і світлі лінії, які відповідають періодам більш і менш інтенсивного відкладання солей вапна.

Емаль, яка утворилася в результаті першого етапу мінералізації порівняно м'яка і містить велику кількість органічних речовин.

2. В результаті другої стадії мінералізації емаль позбувається органічних речовин і набуває міцності. Емаль, яка утворилася в результаті первинної мінералізації незріла, вона складається з 70% неорганічних речовин і 30% органічних речовин. В процесі дозрівання у первинній емалі вміст мінеральних солей значно збільшується, що призводить її до твердості. Це відбувається завдяки притоку мінеральних солей в емаль і видаленню із неї органічних речовин і води. Вторинна мінералізація відбувається завдяки активній діяльності амелобластів (амелобластів стадії дозрівання), які утворюються в результаті структурно-функціональних перетворень амелобластів стадії секреції, що завершують свою діяльність.

3. Третя стадія мінералізації відбувається після прорізування зуба і характеризується завершенням мінералізації емалі шляхом отримання іонів із слини.

Розвиток цементу. У процесі утворення кореня зуба після розпаду Гертвіговської піхви мезенхімні клітини зубного мішечка стикаються з дентином кореня. При цьому вони диференціюються в цементобласти, які починають синтезувати матрикс цементу, який складається з основної речовини та колагенових волокон. Цемент відкладається на поверхні дентину кореня зуба і навколо пучків волокон, які формують періодонт.

Мінералізація цементу відбувається шляхом відкладання кристалів гідроксиапатиту у матричних пухирцях. Відкладання цементу відбувається ритмічно. Зовнішня частина цементоїда покрита цементобластами. По мірі формування цементу цементобласти зсуваються на периферію або замуровуються в ньому, перетворюючись в цементоцити. Першим формується безклітинний цемент, після прорізування зуба клітинний цемент. Утворення цементу починається в постембріональному періоді безпосередньо перед прорізуванням зуба і відбувається по типу періостального остеогенезу.

З розвитком міжклітинної речовини цементобласти перетворюються в цементоцити. Тіла останніх локалізуються в лакунах, а відростки – в канальцях. Утворення цементу, як і інших твердих тканин зуба, відбувається

ритмічно. У зв’язку з цим у цементі також визначаються лінії росту – аналоги відповідних ліній емалі та дентину.

Пульпа зуба розвивається з ектомезенхіми зубного сосочка. Цей процес починається з його верхівки, де спочатку з’являються не з’єднані між собою клітини з відростками, які перетворюються в дентинобласти. У центральній частині зубного сосочка мезенхіма поступово перетворюється в пухку волокнисту сполучну тканину, багату на фібробласти, які синтезують компоненти міжклітинної речовини. У сполучну тканину пульпи проростають кровоносні судини і нерви.

Утворення періодонту відбувається з мезенхіми зубного мішечка паралельно з утворенням кореня зуба. Клітини зубного мішечка проліферують і диференціюються у фібробласти, які утворюють колагенові волокна і основну речовини. Пучки колагенових волокон періодонту одним кінцем замуровуються в основну речовину цементу, другим переходять до основної речовини альвеолярної кістки. Завдяки цьому корінь щільно прикріплюється до стінки кісткової альвеоли.

5.8.3. Стравохід.

Стравохід – це передній відділ травної трубки, що сполучає глотку зі шлунком і служить для проведення харчових мас. Стінка стравоходу утворена наступними оболонками: слизовою з підслизовою основою, м'язовою та зовнішньою (адвентиційною або серозною) оболонками. Загальна довжина стравоходу досягає 25 см. На гістологічних препаратах просвіт стравоходу має колапсований, розгалужений вигляд з повздовжніми складками. Під час проходження їжі через стравохід його просвіт розширюється без пошкодження слизової оболонки.

У *слизовій оболонці* стравоходу розрізняють три шари: епітеліальний шар, власну пластинку слизової оболонки та м'язову пластинку слизової оболонки. *Епітеліальний шар* утворений багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, який з віком може частково зроговівати. В складі епітеліального пласту розміщуються 20–25 шарів клітин. В клітинах поверхневого епітеліального шару виявляють гранули кератогіаліну. *Власна пластинка слизової оболонки* утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, вростання якої формують сполучнотканинні сосочки, що вростають в епітелій. У ній залягають кінцеві секреторні відділи кардіальних залоз стравоходу, які є простими розгалуженими трубчастими або трубчасто-альвеолярними залозами, що виробляють переважно слиз. Кардіальні залози стравоходу, які отримали таку назву внаслідок подібності до однойменних залоз шлунку, локалізуються в складі слизової оболонки на рівні перстнеподібного хряща, а також в ділянці переходу стравоходу в шлунок та секретують нейтральний слиз. Кінцеві відділи цих залоз утворені кубічними та призматичними епітеліоцитами із зернистою цитоплазмою, в складі якої інколи є муцин. Кардіальні залози стравоходу вміщують велику кількість ендокринних клітин, які розміщуються переважно в кінцевих відділах. Секрет кардіальних залоз, які локалізуються біля стравохідно-шлункового з'єднання, виконує захисну функцію у разі регургітації шлункового вмісту у просвіт стравоходу *М'язова пластинка слизової оболонки* складається із повздовжньо орієнтованих пучків гладеньких міоцитів, які беруть початок на рівні перстнеподібного хряща гортані, оточені сіткою еластичних волокон. Прошарок м'язової пластинки слизової оболонки має найбільшу товщину у проксимальному відділі стравоходу; його скорочення відіграє велику роль у проходженні їжі по стравоходу.

Підслизова основа стравоходу утворена пухкою сполучною тканиною та забезпечує рухомість слизової оболонки по відношенню до м'язової оболонки. В ній розміщуються кінцеві секреторні відділи власних залоз

стравоходу, що за будовою є складними розгалуженими альвеолярно-трубчастими залозами із слизовим типом секрету. Власні залози стравоходу розташовані по всій довжині органу, проте з більшою концентрацією у його верхній третині. Слиз, який продукується власними залозами, володіє незначною кислотністю та служить для зволоження слизової оболонки стравоходу та полегшує проходження харчової грудки. У сполучній тканині підслизового шару також розміщуються кровоносні судини, лімфатичні судини та нервові закінчення. Нервові закінчення у підслизовій основі стравоходу утворюють підслизове нервове сплетення (сплетення Мейснера). Лімфатична тканина у підслизовому шарі зосереджена масивніше переважно у верхній та нижній третинах стравоходу. Слизова оболонка з підслизовою основою утворюють велику кількість глибоких повздовжніх складок стравоходу.

М'язова оболонка стравоходу складається із двох шарів: внутрішнього циркулярного та зовнішнього повздовжнього, які розділені прошарком пухкої волокнистої сполучної тканини. У верхній третині органу ці шари представлені посмугованою скелетною м'язовою тканиною, яка іннервується соматичними мотонейронами блукаючого нерву; в середній третині стравоходу до посмугованих м'язів приєднуються пучки гладеньких міоцитів, які в нижній третині органу утворюють його м'язову оболонку та іннервуються вісцеральними мотонейронам блукаючого нерву. Зміна посмугованої м'язової тканини на гладеньку м'язову тканину здійснюється спочатку в циркулярному, а потім у повздовжньому шарі м'язової оболонки. Між м'язовими шарами в прошарках сполучної тканини розміщується міжм'язове нервове сплетення Ауербаха, яке іннервує зовнішню м'язову оболонку та забезпечує перистальтичну активність.

Зовнішня оболонка стравоходу – адвентиційна – утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною з поздовжньо орієнтованими судинами і нервами. Під діафрагмою стравохід вкриває серозна оболонка, утворена мезотелієм з підлеглою сполучною тканиною.

5.8.4. Шлунок.

Шлунок являє собою розширену частину середнього відділу травної трубки, де відбувається перемішування їжі, її хімічна обробка, а також всмоктування води, солей, цукру, алкоголю та деяких лікарських речовин. Шлунок за рахунок м'язових елементів проштовхує перероблену їжу в дистальні відділи травного тракту, де відбуваються подальші процеси травлення, що має назву *механічної* функції. Найважливіша функція шлунка – *секреторна*, яка полягає у виробленні шлункового соку, компоненти якого (пепсин, хімозин, ліпаза, ренін, соляна кислота) розщеплюють білки та ліпіди. За допомогою пепсину, який виділяється у неактивній формі пепсиногену та за присутності соляної кислоти перетворюється в активну форму – пепсин, в шлунку починається процес перетравлення білків. Ця функція шлунка поєднується із *захисною* функцією, оскільки ферменти шлункового соку проявляють свою активність у кислому середовищі, яке викликає загибель значної частини шкідливих мікроорганізмів, що можуть потрапити у травну трубку. *Екскреторна* функція шлунку здійснюється шляхом виділенні через стінку шлунка в просвіт травної трубки аміаку, сечовини та алкоголю. Також в стінці шлунка утворюється антианемічний фактор, який бере участь у всмоктуванні вітаміну B_{12}. *Ендокринна* функція шлунка включає в себе продукцію ряду біологічно активних речовин: гастрину, гістаміну, серотоніну, серотоніну, мотиліну, ентероглюкагону та інших, які впливають на секреторну функцію шлункових залоз і регулюють моторику шлунка та кишечнику.

У шлунку виділяють чотири відділи: кардіальний відділ, дно, тіло та пілоричний відділ. Власне стінка шлунка утворена наступними оболонками: слизовою з підслизовою основою, м'язовою та серозною, будова яких відрізняється в різних відділах шлунка.

Слизова оболонка має нерівну поверхню, утворює численні складки, поля та ямки, які формують складний рельєф шлунка. *Шлункові складки* утворені слизовою оболонкою з підслизовою основою, вони орієнтовані переважно повздовжньо та стають чіткими, коли шлунок порожній. Складки служать для збільшення об'єму наповнення шлунку. *Шлункові поля* – це обмежені одна від одної ділянки слизової оболонки багатокутної форми, які утворені епітеліальним шаром та власною пластинкою слизової оболонки. Поля формуються за рахунок того, що залози шлунка розташовуються групами, які розділені між собою прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини. *Шлункові ямки* формуються шляхом занурення епітелію в товщу власної пластинки слизової оболонки, число яких сягає декількох мільйонів. Вони зустрічаються по всій поверхні шлунка, але їх глибина та кількість може бути різною: в кардіальному відділі і тілі шлунку глибина ямок становить ¼ товщини слизової оболонки, а в пілоричній частині – половину товщини всієї

слизової оболонки. На дні шлункових ямок відкриваються залози, які лежать у товщі власної пластинки слизової оболонки.

Слизова оболонка вкрита одношаровим призматичним епітелієм, клітини якого синтезують слизовий секрет, що захищає тканин слизової оболонки від механічних пошкоджень та негативного впливу шлункового соку. Епітеліальні клітини характеризуються чіткою полярністю: в базальній частині, яка залягає на базальній мембрані, розміщуються ядро та синтетичний апарат клітини, а в апікальній – зерна мукоїдного секрету, які візуалізують при фарбуванні препарату тулоїдиновим синім. *Власна пластинка слизової оболонки* представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій містяться численні кровоносні та лімфатичні судини, а також залягають залози шлунка. *М'язова пластинка слизової оболонки* утворена внутрішнім і зовнішнім циркулярними та середнім повздовжнім шарами гладенької м'язової тканини. Скорочення м'язового апарату слизової оболонки сприяє виведенню секрету із залоз шлунку та забезпечує рухливість слизової.

Розрізняють три різновиди *залоз шлунку*, які залягають у власній пластинці слизової оболонки: власні залози шлунку, пілоричні та кардіальні. Найчисельніші з них – власні залози шлунка (близько 35 мільйонів) – розташовуються в ділянці тіла та дна шлунка, кардіальні та пілоричні – в однойменних частинах шлунка. За будовою власні залози шлунка – прості трубчасті нерозгалужені, кардіальні та пілоричні – прості трубчасті розгалужені. У кожній залозі розрізняють перешийок, шийку, тіло та дно. Тіло та дно складають кінцевий секреторний відділ залози, а перешийок і шийка є її вивідною протокою.

Власні залози шлунка побудовані з наступних типів клітин: головних екзокриноцитів, парієтальних екзокриноцитів, шийкових мукоцитів, додаткових мукоцитів та ендокриноцитів (аргірофільних кліти).

Головні екзокриноцити розміщуються переважно в ділянці дна та тіла залози. Вони мають циліндричну форму, їх апікальний полюс заповнений оксифільними гранулами білкового секрету, що містить профермент пепсиноген, а на базальному полюсі розміщується велике базофільне ядро, добре розвинуті гранулярна ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі. Головні екзокриноцити секретують пепсиноген та ренін, їх життєвий цикл триває від 60 до 90 днів.

Парієтальні екзокриноцити розміщуються поодиноко, в основному в ділянці тіла та шийки залози. Це великі клітини неправильної округлої форми з вузькою верхівкою, яка обернена до просвіту залози. В оксифільній цитоплазмі парієтальних клітин у центрі лежить одне або два ядра, розміщується значна кількість мітохондрій. Життєвий цикл парієтальних екзокриноцити внайдовший серед інших клітин шлункових залоз – від 150 до 200 днів. Характерною особливістю цих клітин є присутність у цитоплазмі системи внутрішньоклітинних секреторних канальців з

великою кількістю мікроворсинок. Парієтальні клітини продукують H+ та Cl- іони, з яких утворюється соляна кислота, внаслідок чого у шлунку створюється кисле середовище.

Додаткові мукоцити локалізуються у тілі залози. В їх базальній частині розміщується ядро, над ним – комплекс Гольджі, цитоплазма також містить помірно розвинуту гранулярну ендоплазматичну сітку та мітохондрії. В апікальній частині нагромаджуються численні округлі слизові гранули, секрет яких має лужну реакцію, що оберігає стінку шлунка від дії кислоти шлункового соку. Деякі дослідники розглядають додаткові мукоцити як перехідні форми від недиференційованих до головних клітин.

Шийкові мукоцити формують протоки залоз. Вони характеризуються високою мітотичною активністю, у зв'язку з цим їх вважають джерелом оновлення залозистих клітин шлунка та клітин шлункових ямок.

Ендокриноцити локалізуються поодиноко між головними екзокриноцитами переважно в ділянці дна та тіла залози і не досягають її просвіту. Вони належать до дисоційованої ендокринної системи шлунково-кишкового тракту, синтезують біологічно активні речовини, які регулюють синтез і секрецію компонентів шлункового соку, моторику та кровопостачання шлунка. За допомогою електронної мікроскопіїї можна виявити значну кількість малих мембранних секреторних гранул , розсіяних по всій цитоплазмі ендокриноцитів. Трансмійсіна електронна мікроскопія дозволила виділити щонайменш 17 видів ентероендокриноців, базуючись на їхніх розмірах, формі та властивостях секреторних гранул.

Кардіальні залози шлунка – прості трубчасті залози, які мають короткі, широко розгалужені кінцеві відділи та широкі просвіти вивідних проток. У їх складі в невеликій кількості знаходяться головні та парієтальні екзокриноцити, а мукоцити та ендокриноцити знаходяться у великій кількості. Вивідна протоки короткі, витселені призматичним клітинами. Мукоцити цих залоз синтезують амінолітичний фермент, що має здатність гідролізувати крохмаль.

Пілоричні залози шлунка – прості, трубчасті залози, що мають короткі, сильно розгалужені кінцеві відділи та довгі широкі вивідні протоки, які відкриваються в глибокі шлункові ямки. Розташовуються пілоричні залози у ділянці переходу шлунка у дванадцятипалу кишку. На відміну від власних залоз, пілоричні залози розташовуються рідше, мають широкий просвіт та у їхньому складі відсутні головні та парієтальні екзокриноцити.

Регуляція секреції шлункового соку здійснюється впливом нервових волокон та ряду гормонів: гастрином, гістаміном, соматостатином та урогастроном.

Підслизова основа утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить велику кількість еластичних волокон. У її товщі проходять кровоносні та

лімфатичні судини, розміщується зовнішнє підслизове нервове сплетення Мейснера.

М’язова оболонка утворена гладенькою м’язовою тканиною, яка неоднаково розвинута в різних відділах шлунка: вона найменш виражена в ділянці дна, добре представлена в тілі, найбільшого розвитку досягає у пілоричній частині шлунка. Пучки гладеньких міоцитів м’язової оболонки утворюють три шари: внутрішній косоповздовжній, середній циркулярний та зовнішній повздовжній. Між ними в прошарках пухкої волокнистої сполучної тканин залягає міжм’язове нервове сплетення Ауербаха та сплетення лімфатичних судин.

Серозна оболонка зовні вкриває шлунок і представлена шаром пухкої волокнистої сполучної тканини, на якій поверхнево розміщений одношаровий плоский епітелій – мезотелій.

5.8.5. Тонка кишка.

Тонка кишка є частиною травної трубки, де відбувається кінцева *хімічна обробка* (перетравлення) поживних речовин – білків, жирів, вуглеводів, а також всмоктування продуктів розщеплення поживних речовин у кров і лімфу. У перетравленні білків беруть участь ферменти панкреатичного соку: трипсин, хімотрипрсин, колагеназа, еластаза і карбоксилаза, а також кишкового соку: амінопептидаза, лейцинамінопептидаза, аланінамінопептидаза, трипептидази, дипептидази та ентерокіназа. Перетравленні вуглеводів здійснюється ферментами підшлункової залози: β-амілаза, аміло-1,6-глюкозидаза, оліго-1,6-глюкозидаза, мальтаза та лактаза. Жири розщеплюються під впливом панкреатичної ліпази та кишкової ліпази. Тонка кишка виконує *моторно-евакуаторну* функцію (проштовхування вмісту кишки – хімуса в каудальному напрямку завдяки перистальтичним рухам м'язової оболонки кишки) та *ендокринну* функцію (вироблення ряду гормонів, які здійснюють місцевий вплив на моторику і всмоктування кишки: серотоніну, гістаміну, мотиліну, секретину, ентероглюкагону, холецистокініну, панкреозиміну, гастрину та ін.).

Тонка кишка складається з трьох відділів: дванадцятипалої, порожньої та клубової кишок, а їх стінка утворена слизовою оболонкою з підслизовою основою, м'язовою і серозною оболонками.

Слизова оболонка вкрита одношаровим циліндричним епітелієм, під яким лежить пухка волокниста сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки, а також пучки гладких міоцитів м'язової пластинки слизової оболонки. Внутрішня поверхня тонкої кишки нерівна, вона має характерний рельєф, який утворений циркулярними складками, ворсинками та криптами. *Циркулярні складки* утворені слизовою оболонкою разом з підслизовою основою. *Кишкові ворсинки* – це пальцеподібні чи листовидні вирости слизової оболонки, які спрямовані у просвіт тонкої кишки. *Кишкові крипти* – це трубчасте вростання епітелію у власну пластинку слизової оболонки кишки, які доходять до м'язової пластинки і відкриваються у просвіт між ворсинками. Комплекс ворсинка-крипта є с**труктурно-функціональною одиницею** слизової оболонки тонкої кишки.

У здорових людей висота ворсинок коливається від 0,5 до 1 мм, а їх кількість дуже різноманітна: від 18 до 40 ворсинок на 1 мм^2. У дистальному напрямку тонкої кишки кількість ворсинок зменшується (на одиницю площі кількість ворсинок у клубовій кишці найменша), вони стають вузькими і видовженими (у голодній кишці висота ворсинок максимальна). Кишкових крипт налічується близько 150 млн, їх загальна площа в тонкій кишці складає

близько 14 м^2. На 1 мм^2 припадає 100 крипт, їх глибина (0,3-0,5 мм) вздовж тонкої кишки практично не змінюється.

Поверхня ворсинок і крипт вистелена одношаровим епітелієм, у складі якого розрізняють наступні види клітин: стовпчасті епітеліоцити з облямівкою, стовпчасті епітеліоцити без облямівки, келихоподібні клітини, ендокриноцити з ацидофільною зернистістю (клітини Панета), ендокринні клітини. Регенерація популяцій вищезазначених клітин відбувається за рахунок стовбурових клітин, які знаходяться на дні кишкових крипт.

Стовпчасті епітеліоцити з облямівкою є найчисленнішими клітинами в складі ворсинок тонкої кишки. Це високі циліндричні клітини з вираженою полярністю. Їх апікальний полюс вкритий великою кількістю мікроворсинок, що утворюють щіточкову облямівку. Кількість мікроворсинок на 1 мкм^2 поверхні клітини складає від 60 до 90, завдяки чому площа всмоктування кишки збільшується у 30-40 разів. Поверхню мікроворсинок вкриває глікокалікс (представлений ліпопротеїдами і глікопротеїнами) з високим вмістом ферментів (фосфатаза, нуклеозиддифосфатаза, амінопептидаза та ін.), які беруть участь у всмоктуванні та розщепленні низки поживних речовин, а також виконує функцію пристінкового та мембранного травлення. В апікальній частині також розташована термінальна сітка з актинових і міозинових мікрофіламентів та з'єднана з міжклітинними контактами на бокових поверхнях апікальних частин ентероцитів. На базальному полюсі клітини знаходиться ядро овальної форми, добре розвинуті гранулярна ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі, лізосоми, мітохондрії, які забезпечують енергією процеси всмоктування та транспорту метаболітів. Продукти розщеплення білків та вуглеводів транспортуються від апікальної до базальної поверхні клітини, а далі через базальну мембрану потрапляють у капіляри сполучнотканинної основи ворсинок. Ліпіди через базальну поверхню плазмолеми потрапляють у лімфатичні капіляри. Стовпчасті епітеліоцити з облямівкою розташовуються також у верхній частині крипт тонкої кишки. У цій ділянці вони є більш низькими, на апікальній поверхні менше мікроворсинок, базофілія цитоплазми більш чітка.

Стовпчасті епітеліоцити без облямівки є малодиференційованими клітинами, які розташовуються лише в глибині крипт тонкої кишки і служать джерелом оновлення кишкового епітелію. За будовою ці клітини нагадують стовпчасті епітеліоцити з облямівкою, однак на їх апікальній поверхні відсутні мікроворсинки. У цих клітинах часто видно фігури мітозу. Повна заміна епітеліоцитів ворсинок відбувається протягом 48 годин.

Келихоподібні клітини – це одноклітинні ендоепітеліальні слизові залози, які знаходяться як у складі ворсинок, так і крипт тонкої кишки. Їх

кількість збільшується у напрямку від дванадцятипалої до клубової кишок. На апікальному полюсі келихоподібні клітини нагромаджують слизові секреторні продукти, а в нижній (базальній) частині клітини розміщуються ядро, комплекс Гольджі, гранулярна ендоплазматична сітка та мітохондрії. Секрет цих клітин, що виділяється на поверхню епітелію, захищає його від механічних пошкоджень і самоперетравлення, а також зволожує поверхню слизової оболонки, сприяє просуванню часток їжі в напрямку до товстої кишки. Після виділення секрету келихоподібна клітина стає вужчою, її ядро зменшується, а цитоплазма звільняється від гранул з секретом.

Клітини Панета розміщуються групами лише на дні крипт тонкої кишки. Це клітини пірамідної форми, вузька апікальна частина яких заповнена великими ацидофільними секреторними гранулами, що містять ферменти: кислу фосфатазу, дегідрогенази та диспептази. У базофільній цитоплазмі базальної частини клітини розташовуються ядро, ендоплазматична сітка і комплекс Гольджі. Вважають, що своїми ферментами клітини Панета розщеплюють дипептиди до амінокислот, нейтралізують кислі компоненти шлункового соку, що потрапляють до тонкої кишки.

Ендокринні клітини розкидані між стовпчастими епітеліоцитами з облямівкою, як у ворсинці, так і у крипті тонкої кишки. Вони відносяться до клітин дисоційованої ендокринної системи, які здійснюють місцевий регуляторний вплив на секрецію кишкового соку, всмоктування і моторику тонкої кишки. Найбільш розповсюдженими є *ЕС-клітини*, які секретують серотонін, мотилін; нечисленні *А-клітини*, які секретують ентероглюкагон; S-клітини розташовуються дифузно в різних частинах кишки та виробляють секретин; І-клітини виробляють холецистокінін та панкреозимін; G-клітини продукують гастрин та D-і D_1-клітини, які продукують активні пептиди (соматостатин і вазоактивний інтестинальний пептид – ВІП). Кількість ендокриноцитів у криптах значно більша, ніж у ворсинках.

Підслизова основа утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю еластичних та ретикулярних волокон. У ній можуть розміщуватися прошарки жирової тканини, лімфатичні вузлики, елементи нервового, венозного та лімфатичних сплетень. У *підслизовій основі* дванадцятипалої кишки залягають кінцеві секреторні відділи дуоденальних залоз. За будовою це складні розгалужені трубчасті залози зі слизово-білковим секретом. Секрет залоз містить слиз, який володіє лужною реакцією, нейтралізує шлунковий сік, захищає слизову оболонку кишки від його шкідливої дії. Ферменти, які є секреторним продуктом дуоденальних залоз, перетворюють трипсиноген у трипсин (ентерокіназа), розщеплюють

дипептиди до амінокислот (дипептидази) та вуглеводи (амілаза). Вивідні протоки дуоденальних залоз відкриваються біля основи крипт або між сусідніми ворсинками.

Скупчення лімфатичної тканини спостерігається на всьому протязі тонкої кишки у вигляді лімфатичних вузликів чи дифузних скупчень та виконують захисну функцію. Солітарні лімфатичні вузлики діаметром 0,5-3 мм проникають в м'язову пластинку слизової оболонки і частково розміщуються в підслизовій основі. Згруповані лімфатичні вузлики (Пейєрові бляшки) розташовуються чисельніше у поперечно-ободовій кишці, в меншій кількості – в голодній та дванадцятипалій кишці. Відомі також *М-клітини* вкривають Пеєрові бляшки та інші лімфатичні вузлики. На апікальному полюсі М-клітин знаходяться мікроскладки та тонкий шар глікокаліксу. М-клітини – це спеціалізовані антиген-транспортуючі клітини, основна функція яких включає направлення мікроорганізмів та інших макромолекул з кишкового посвіту до лімфатичних вузликів.

М'язова оболонка утворена двома шарами гладенької м'язової тканини: внутрішнім циркулярним та зовнішнім повздовжнім, між якими розміщуються прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини з кровоносними та лімфатичними судинами, а також елементами міжм'язового нервового сплетення. В тонкій кишці розрізняють два види м'язових скорочень. Скорочення місцевого характеру здійснюються в основному за рахунок внутрішнього шару м'язової оболонки з ритмом у 12-12 разів на хвилину. В результаті ритмічних перистальтичних скорочень обох шарів м'язової оболонки, які охоплюють всю довжину кишки, відбувається проштовхування продуктів травлення в товсту кишку.

Серозна оболонка утворена шаром мезотелію, під яким лежить пухка волокниста сполучна тканина. Вона вкриває всю тонку кишку, за винятком окремих ділянок дванадцятипалої кишки, які вкриті адвентиційною оболонкою.

5.8.6. Товста кишка.

Товста кишка є частино травної трубки, яка забезпечує формування та виведення калових мас. Окрім того, в ній відбувається всмоктування води, вітамінів групи В і К, продуктів гідролізу клітковини.

Товста кишка складається з чотирьох відділів: сліпої кишки з червоподібним відростком, ободової кишки, сигмоподібної та прямої кишок. Стінка товстої кишки утворена чотирма оболонками: слизовою, підслизовою основою, м'язовою та зовнішньою оболонками (серозною або адвентиційною).

Слизова оболонка вкрита одношаровим циліндричним епітелієм, у складі якого переважають келихоподібні клітини. До складу слизової оболонки входить також власна пластинка, яка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною зі значними скупченнями лімфоцитів, що утворюють великі поодинокі лімфатичні фолікули. М'язова пластинка слизової оболонки утворена внутрішнім циркулярним і зовнішнім косоповздовжнім шарами гладких міоцитів. Поверхня товстої кишки має нерівний рельєф, утворений численними циркулярними складками та криптами. Складки розташовуються впоперек поверхні слизової оболонки кишки та мають форму півмісяця. Крипти товстої кишки добре розвинуті, глибокі і широкі, розташовуються густо, на відміну від крипт тонкої кишки.

У складі крипт розрізняють келихоподібні клітини, стовпчасті епітеліоцити з облямівкою, стовпчасті епітеліоцити без облямівки, ендокриноцити.

Келихоподібні клітини э найчисельнішими; вони продукують слиз, який обволікає поверхню слизової оболонки, змішується з неперетравленими частками їжі, сприяє проходженню калових мас у каудальному напрямку.

Стовпчастих епітеліоцитів з облямівкою в складі крипт товстої кишки значно менше, ніж у тонкій кишці. Ці клітини забезпечують процеси всмоктування. За будовою та функцією вони подібні зі стовпчастими епітеліоцитами тонкої кишки, однак їх щіточкова облямівка розвинута слабше.

Стовпчасті епітеліоцити без облямівки лежать у глибині крипт і є камбіальними елементами епітелію кишки, тобто можуть диференціюватися в келихоподібні клітини, стовпчасті епітеліоцити з облямівкою та ендокриноцити. Оновлення слизової оболонки товстої кишки відбувається протягом 4-6 діб.

Ендокринні клітини представлені переважно 4 типами: ЕС, D, D_1 та L-клітинами, що регулюють секрецію і моторику кишки.

Власна пластинка слизової оболонки містить колагенову сітку, що являє собою товстий шар колагену та протеогліканів, яка лежить під базальною пластикою епітелію та фенестрованими венозними капілярами. Колагенова сітка бере участь у регуляції транспорту води та електролітів з внутрішньоклітинного середовища епітеліоцитів до судин. Біопсійне дослідження будови товстої кишки за допомогою світлової та електронної мікроскопії дало змогу відкрити факт відсутності лімфатичного дренажу у власній пластинці слизової оболонки. Ця гістологічна особливість важлива при морфологічному спостереженні стану товстої кишки при такій патології як виразковий коліт.

Підслизова основа товстої кишки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю еластичних волокон. У ній розміщуються лімфоїдні фолікули та елементи судинно-нервового сплетення.

М'язова оболонка виражена сильніше, ніж у тонкій кишці та утворена двома шарами гладкої м'язової тканини: внутрішнім циркулярним і зовнішнім повздовжнім. Починаючи з ободової кишки, поздовжньо розміщені міоцити формують тяжі – три *стрічки товстої кишки*. Стрічки товстої кишки візуалізуються у сліпій та ободовій кишці і відсутні у прямій кишці та на червоподібному відростку. Між шарами м'язової оболонки розміщується пухка волокниста сполучна тканина з елементами міжм'язового нервового сплетення. *Гаустри товстої кишки* – це видимі випинання між стрічками товстої кишки на зовнішній поверхні сліпої та ободової кишок.

Зовнішня оболонка переважної більшості поверхні товстої кишки – серозна. У каудальній частині прямої кишки серозна оболонка переходить в адвентиційну оболонку.

Червоподібний відросток – це пальцеподібний орган, який прилягає до сліпої кишки та бере участь в імунному захисті організму людини. Він має відносно товсту стінку, в якій є велика кількість лімфатичних вузликів. У зв'язку з високим вмістом лімфоїдних елементів червоподібний відросток ще називають мигдаликом черевної порожнини. Просвіт червоподібного відростку трикутної форми, проте може облітеруватись із віком. Його стінка утворена слизовою оболонкою, підслизовою основою, м'язовою та серозною оболонками.

Слизова оболонка містить неглибокі та нечисленні крипти, розташовані радіально. Вона вкрита одношаровим призматичним епітелієм, в якому переважають клітини Панета та кишкові ендокриноцити. На дні кишкових крипт зустрічаються екзокриноцити із ацидофільними гранулами. Власна пластика слизової оболонки внаслідок слабкого розвитку м'язової пластинки

не має чіткої межі і плавно переходить у підслизову основу. Характерною особливістю червоподібного відростка є наявність у слизовій оболонці дуже щільно розташованих лімфатичних вузликів. *Підслизова основа* утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка інфільтрована великою кількістю лімфоцитів, містить елементи підслизового нервового сплетення. *М'язова оболонка* відповідає загальному плану будови кишки та має два шари: внутрішній циркулярний та зовнішній повздовжній.

Серозна оболонка, яка вкриває червоподібний відросток зверху, формує його власну брижу.

Пряма кишка має аналогічну будову стінки як і в інших відділах товстої кишки. В тазовій частині прямої кишки її слизова оболонка утворює три поперечні складки, утворені підслизовою основою та кільцевим шаром м'язової оболонки. Нижче цих складок розташовуються 8-10 повздовжніх складок. Слизова оболонка прямої кишки складається з епітелію, власної пластинки слизової оболонки та м'язової пластинки. Епітелій прямої кишки варіюється в залежності від ділянки розташування: епітелій у верхньому відділ прямої кишки одношаровий призматичний, у нижньому відділі – багатошаровий кубічний, у проміжній зоні – багатошаровий плоский незроговілий, а у шкірній ділянці – багатошаровий плоский зроговілий. Переходи одного типу епітелій в інший у слизовій оболонці відбуваються поступово, проте перехід від багатошарового кубічного епітелію в багатошаровий плоский відбувається різко у вигляді зигзагоподібної аноректальної лінії. У власній пластинці слизової оболонки залягають одиничні лімфатичні вузлики, судини та сітка тонкостінних кровоносних лакун. М'язова пластинка слизової оболонки складається із двох шарів гладенької м'язової тканини: внутрішнього циркулярного та зовнішнього поздовжнього. Підслизова основа містить судинні та нервові сплетення, а також сплетення гемороїдальних вен. М'язова оболонка складається із двох шарів: внутрішнього – циркулярного та зовнішнього – поздовжнього. Циркулярний шар м'язової оболонки утворює сфінктери. Серозна оболонка вкриває пряму кишку в її верхній частині, а в нижніх відділах пряма кишка має сполучнотканинну оболонку.

5.8.7. Великі слинні залози.

В організмі людини є три пари великих слинних залоз: привушні, підщелепні та під'язикові, які локалізовані за межами слизової оболонки ротової порожнини а їх вивідні протоки впадають у ротову порожнину. Сюди ж потрапляє секрет й малих слинних залоз: губних, щічних, піднебінних та язикових, які лежать в товщі слизової оболонки. За місцем виведення секрету слинні залози поділяються на залози присінка рота (привушні, губні, щічні) і залози власне ротової порожнини (підщелепні, під'язикові, піднебінні, язикові).

Слинні залози виконують екзокринну функцію, що полягає у продукції слини. За добу виробляється близько 1,5 л слини, причому 25% її кількості припадає на привушні залози, 70% на підщелепні та лише 5% – на під'язикові. Вона складається з 99% води, органічних, неорганічних речовин та клітинних елементів (епітеліальні лусочки, лейкоцити).

Слина зволожує їжу, що полегшує процеси жування та ковтання; зволожує слизову оболонку губ та щік чим сприяє акту артикуляції. Ферменти слини здійснюють первинну хімічну обробку їжі, беруть участь у розщепленні полісахаридів (амілаза, мальтоза, гіалуронідаза), нуклеїнових кислот і нуклеотидів (нуклеази, каллікрінін), білків (пепсиноген, трипсиноподібні ферменти). Слина має бактерицидну дію завдяки наявності лізоциму та лейкоцитів. Із слиною виділяються кінцеві продукти обміну речовин: сечова кислота, креатин, залізо, йод. Слинні залози відіграють значну роль у підтриманні водно-сольвого гомеостазу організму. Крім основної екзокринної функції великі слинні залози виконують, ендокринну функцію, що полягає у виділені залозами біологічно активних речовин: інсулін, паротин, фактор росту нервів, фактор росту епітелію, тимоцин-трансферуючий фактор тощо.

Великі слинні залози за будовою є складними розгалуженими альвеолярними або альвеолярно-трубчастими залозами. Вони виробляють білковий або білково-слизовий секрет і секретують за мерокриновим типом. За характером синтезованих речовин секреторні клітини слинних залоз поділяють на сероцити та мукоцити. Сероцити сентезують рідкий секрет переважно білки-ферменти та незначну кількість глікопротеїнів. Мукоцити продукують більш густий секрет переважно слизоподібні білки-муцини та протеоглікани, глікопротеїни у складі яких переважає вугливодний компонент.

Для великих слинних залоз характерні спільні морфологічні ознаки:

- зовні кожна слинна залоза вкрита сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органа відходять трабекули, що ділять залозу на часточки;
- у міжчасточковій сполучній тканині розміщуються кровоносні судини, нерви та міжчасточкові вивідні протоки;

- міжчасточкові прошарки сполучної тканини та внутрішньочасточкова сполучна тканина, яка супроводжує дрібні кровоносні судини та нерви, утворюють строму залози;
- паренхіма залози утворена залозистим епітелієм, що входить до складу кінцевих секреторних відділів (ацинусів) та системи вивідних проток.

Кінцеві секреторні відділи слинних залоз представлені ацинусами, які можуть бути трьох видів: білкові, слизові та змішані.

Система вивідних проток слинних залоз включає декілька проток, по яких вміст кінцевих секреторних відділів виводиться у ротову порожнину: вставні протоки, посмуговані протоки, міжчасточкові протоки, загальна вивідна протока.

Вставні вивідні протоки представляють собою тоненькі трубочки, які вистелені одношаровим плоским або низьким кубічним епітелієм. Вони починаються безпосередньо від кінцевого секреторного відділу. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені міоепітеліальними клітинами та базальною мебраною. Наявність міоепітеліальних клітин у вставних протоках сприяє проштовхуванню секреторних продуктів у напрямку до посмугованих протоків.

Посмуговані вивідні протоки мають значно більший діаметр, в них впадає секрет кількох вставних протоків. Стінка слинних трубок вистелена одношаровим високим призматичним епітелієм, епітеліоцити якого мають ацидофільну цитоплазму з центрально розташованим ядром та оточені базальною мембраною. Апікальний полюс епітеліальних клітин містить мікроворсинки, а цитолема базального полюса утворює складки, в яких перпендикулярно до базальної мембрани розміщуються видовжені мітохондрії, що на світлооптичному рівні створює картину «базальної посмугованості». Такі морфологічні особливості клітин посмугованих проток свідчать про їх участь в активному транспорті води та електролітів між протоковою системою й основою міжклітинною речовиною сполучної строми слинної залози. Зовні від епітеліоцитів між їх базальним полюсом та базальною мембраною розміщується невелика кількість поодиноких міоепітеліальних клітин.

Вставні та посмуговані вивідні протоки розміщуються всередині часточок, тобто є внутрішньочасточковими.

Міжчасточкові вивідні протоки збирають слину з посмугованих проток і вливаються у загальну вивідну протоку. Вони розташовуються в міжчасточковій сполучній тканині. Їх стінка вистелена одношаровим дворядним епітелієм, який по мірі збільшення діаметра проток стає багаторядним.

Загальна вивідна протока вистелена багатошаровим кубічним або плоским епітелієм.

Міжчасточкові та загальна вивідна протоки не супроводжуються міоепітеліальними клітинами.

Привушна слинна залоза

Привушна слинна залоза – складна розгалужена альвеолярна залоза, яка виділяє білковий секрет. Її кінцеві секреторні відділи представлені ***білковими ацинусами,*** які побудовані з 10-15 білкових секреторних клітин – сероцитів. *Сероцити* мають конічну форму, їх вузький апікальний полюс виступає в просвіт кінцевого секреторного відділу та містить ацидофільні секреторні гранули, кількість яких змінюється в залежності від фази секреції. В секреторних гранулах виявляється альфа-амілаза та ДНКаза. Електронно-мікроскопічно розрізняють декілька типів гранул: ШИК-позитивні з електронно-щільним обідком, ШИК-негативні та дрібні гомогенні сферичної форми. У центрі клітин розміщується кругле ядро та добре розвинутий синтетичний апарат клітини комплекс Гольджі та гранулярна ендоплазматична сітка. Цитоплазма клітин забарвлюється базофільно. Між сусідніми клітинами локалізуються міжклітинні канальці, якими виводяться продукти секреторної діяльності серицитів. Частина секрету виходить з клітин через їхню апікальну поверхню.

У складі білкового ацинуса сероцити оточені міоепітеліальними клітинами; зовні ацинус оточений базальною мембраною. *Міоепітеліальні клітини* мають зірчасту форму, своїми тонкими відростками вони охоплюють зовні секреторні клітини, утворюють кошик. Міоепітеліоцити розміщуються між базальним полюсом сероцитів і базальною мембраною. Це видозмінені епітеліальні клітини, які в цитоплазмі містять численні актинові мікрофіламенти. Скорочення відростків міоепітеліоцитів сприяє виведенню секрету із кінцевих секреторних відділів привушної слинної залози.

Внутрішньочасточкові *вставні протоки* привушної залози сильно розгалужені та починаються безпосередньо від кінцевих секреторних відділів. Вистелені одношаровим плоским або низьким кубічним епітелієм. В клітинах виявляються електронно-щільні гранули в яких локалізовані мукополісахариди, також тонофібрили, рибосоми та гранулярна ендоплазматична сітка. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені міоепітеліальними клітинами та базальною мебраною.

Посмуговані вивідні протоки є продовженням вставних проток але їх діаметр значно більший, в них впадає секрет кількох вставних протоків. Вони галузяться і часто утворюють ампулоподібні розширення. Стінка їх вистелена одношаровим високим призматичним епітелієм, епітеліоцити якого мають ацидофільну цитоплазму з центрально розташованим ядром та оточені базальною мембраною. Апікальний полюс епітеліальних клітин містить мікроворсинки та секреторні гранули різної електронної щільності, а цитолема базального полюса утворює складки, в яких перпендикулярно до базальної мембрани розміщуються видовжені мітохондрії. Зовні від епітеліоцитів між їх

базальним полюсом та базальною мембраною розміщується невелика кількість поодиноких міоепітеліальних клітин.

Міжчасточкові вивідні протоки збирають слину з посмугованих проток і вливаються у загальну вивідну протоку. Вони розташовуються в міжчасточковій сполучній тканині. Їх стінка вистелена одношаровим дворядним епітелієм, який по мірі збільшення діаметра проток стає багаторядним.

Загальна вивідна протока вистелена багатошаровим кубічним або плоским епітелієм. Загальна вивідна протока привушної слинної залози починається в її тілі, проходить через щічний м'яз і впадає в присінок ротової порожнини на внутрішній поверхні щоки на рівні верхнього великого кутнього зуба.

Підщелепна слинна залоза

Підщелепна слинна залоза – складна розгалужена альвеолярно-трубчаста залоза, яка виділяє білково-слизовий секрет. Її кінцеві секреторні відділи представлені білковими та змішаними ацинусами. ***Білкові ацинуси*** утворюють переважну більшість паренхіми залози. За будовою вони нагадують аналогічні структурні компоненти привушної слинної залози: у центрі ацинуса знаходяться білкові секреторні клітини – сероцити, а по периферії розміщені міоепітеліальні клітини, зовні ацинус оточений базальною мембраною. Секреторні гранули серицитів мають невисоку електронну щільність, часто в середині гранул міститься електронно-щільна серцевина. Секреторні гранули містять гліколіпіди та глікопротеїни.

Змішані ацинуси більші від білкових, і на відміну від останніх побудовані з двох типів клітин: білкових – сероцитів і слизових – мукоцитів. *Мукоцити* більші за розмірами, ніж сероцити, вони займають центральну частину ацинуса. Це клітини конічної форми з широкою основою, на базальному полюсі яких розміщується плоске ядро та органели синтетичного апарату. Цитоплазма мукоцитів світла, її над'ядерна частина заповнена слизовими гранулами. До основи слизових клітин прилягає невелика кількість сероцитів, які у вигляді ковпачка (білкового півмісяця – Джіануцці) охоплюють мукоцити. Клітини білкових півмісяців відрізняються від мукоцитів формою, базофільним забарвленням цитоплазми, центральним розміщенням ядра. Продуктом секреторної діяльності клітин півмісяців Джіануцці є лізоцим, що має бактеріоцидну дію. Зовні сероцити і мукоцити охоплені відростками міоепітеліальних клітин та оточені базальною мембраною.

Внутрішньочасточкові *вставні протоки* підщелепної залози менше розгалужені та коротші порівняно з привушною залозою. Вистелені одношаровим плоским або низьким кубічним епітелієм. З віком частина клітин вставних проток може перетворюватися на мукоцити. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені міоепітеліальними клітинами та базальною мебраною.

Посмуговані вивідні протоки підщелепної залози дуже добре розвинуті, сильно галузяться і часто утворюють ампулоподібні розширення. Стінка їх

вистелена одношаровим високим призматичним епітелієм, який містить жовтий пігмент. Апікальний полюс епітеліальних клітин містить мікроворсинки а цитолема базального полюса утворює складки, в яких розміщуються мітохондрії. Серед клітин посмугованої протоки розрізняють декілька типів: широкі темні, високі світлі, трикутні малодиференційовані та келихоподібні клітини. Ендокринна функція слинних залоз пов'язана з клітинами посмугованих проток. Зовні від епітеліоцитів між їх базальним полюсом та базальною мембраною розміщується невелика кількість поодиноких міоепітеліальних клітин.

Міжчасточкові вивідні протоки збирають слину з посмугованих проток і вливаються у загальну вивідну протоку. Вони розташовуються в міжчасточковій сполучній тканині. Їх стінка вистелена одношаровим дворядним епітелієм, який по мірі збільшення діаметра проток стає багаторядним.

Загальна вивідна протока підщелепної слинної залози вистелена багатошаровим плоским епітелієм. Загальна вивідна протока залози впадає у ротову порожнину на передньобічній поверхні вуздечки язика.

Під'язикова слинна залоза

Під'язикова слинна залоза – складна розгалужена альвеолярно-трубчаста залоза, яка виділяє слизово-білковий секрет. На відміну від підщелепної та привушної залоз, сполучнотканинна капсула навколо під'язикової слинної залози не чітка, а внутрішньо часточкові та міжчасточкові сполучнотканинні трабекули розвинуті краще. У ній є кінцеві секреторні відділи трьох типів: білкові, змішані та слизові.

Білкові ацинуси під'язикової слинної залози становлять незначну частину її паренхіми і за будовою не відрізняються від аналогічних структур білкових ацинусів привушної та підщелепної слинних залоз.

Змішані ацинуси становлять переважну більшість паренхіми залози. За будовою вони нагадують аналогічні структурні компоненти підщелепної слинної залози: у центрі ацинусів розташовані мукоцити, на периферії – білкові півмісяці в оточенні міоепітеліальних клітин і базальної мембрани. Білкові півмісяці в під'язиковій слинній залозі виражені дуже добре і містять *мукосероцити* – клітини, які крім білкового секрету можуть виробляти слиз. У клітинах сильно розвинута гранулярна ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі. Між сусідніми клітинами локалізуються міжклітинні канальці.

Слизові ацинуси складаються із мукоцитів в яких локалізується хондроітинсульфат В та глікопротеіди. На периферії мукоцитів розміщуються міоепітеліальні клітини. Зовні слизовий ацинус оточений базальною мембраною. У складі під'язикової слинної залози слизових ацинусів менше, ніж змішаних, але більше, ніж білкових.

Вставні протоки під'язикової залози короткі і слабо виражені, тому що в процесі ембріонального розвитку майже повністю їх клітини перетворюються на мукоцити. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені базальною мебраною.

Посмуговані вивідні протоки під'язикової слинної залози дуже короткі а в деяких ділянках зовсім відсутні. Стінка їх вистелена одношаровим кубічним аба призматичним епітелієм, який містить на апікальному полюсі мікроворсинки а базальному полюсі цитолема утворює складки.

Міжчасточкові вивідні протоки вистелені одношаровим дворядним епітелієм, який по мірі збільшення діаметра проток стає багаторядним.

Загальна вивідна протока під'язикової слинної залози вистелена багатошаровим плоским епітелієм. Вона впадає у ротову порожнину біля проток підщелепної слинної залози вздовж лінії дна ротової порожнини.

Розвиток Всі слинні залози мають ектодермальне походження і розвиваються з багатошарового плоского епітелію ротової ямки.

Закладка привушних слинних залоз починається на 8-му тижні ембріонального розвитку з епітелію ротової ямки. В підлеглу мезенхіму врастають епітеліальні тяжі, які напрямляється до вушних отворів. Від цих тяжів відбруньковуються вирости, які спочатку формують вивідні протоки, а потім на 4-6 місяці кінцеві секреторні відділи на 8-9 місяці в них появляються просвіти. Із мезенхіми на 5 місяці диференціюється сполучнотканинна капсула та міжчасточкові трабекули. Спочатку залоза у плодів і дітей до двох років продукує слизовий секрет.

Підщелепна слинна залоза закладається на 6-му тижні ембріонального розвитку. На 8-му тижні в епітеліальних тяжах утворюються просвіти, на16-му тижні формуються кінцеві секреторні відділи. Процес диференціації кінцевих секреторних відділів і внутрішньочасточкових проток на вставні і посмуговані продовжується у постнатальному періоді. У новонароджених кінцеві секреторні відділи побудовані із залозистих клітин кубічної і призматичної форми, що продукують білковий секрет.

Під'язикова слинна залоза закладається на 8-му тижні ембріонального розвитку у вигляді відростків від оральних кінців підщелепних залоз. На 12-му тижні відбувається брунькування і розгалуження епітеліального зачатка.

5.8.8. Підшлункова залоза.

Підшлункова залоза належить до великих травних залоз і є змішаною залозою. Вона складається з двох частин: екзокринної та ендокринної, які відрізняються за будовою та функцією. В екзокринній частині утворюється панкреатичний сік, який містить травні ферменти (трипсин, ліпазу, амілазу), останні по вивідній протоці поступають у дванадцятипалу кишку та беруть участь у перетравленні їжі, розщеплюють білки, жири та вуглеводи. В ендокринній частині синтезуються гормони (інсулін, глюкагон, соматостатин, панкреатичний поліпептид), які надходять безпосередньо в кров і беруть участь у регуляції вуглеводного, білкового та жирового обмінів.

Підшлункова залоза ззовні вкрита тонкою сполучнотканинною капсулою, від якої відходять сполучнотканинні перегородки та ділять паренхіму залози на часточки. У часточках знаходяться як екзокринні, так і ендокринні ділянки підшлункової залози (рис.1).

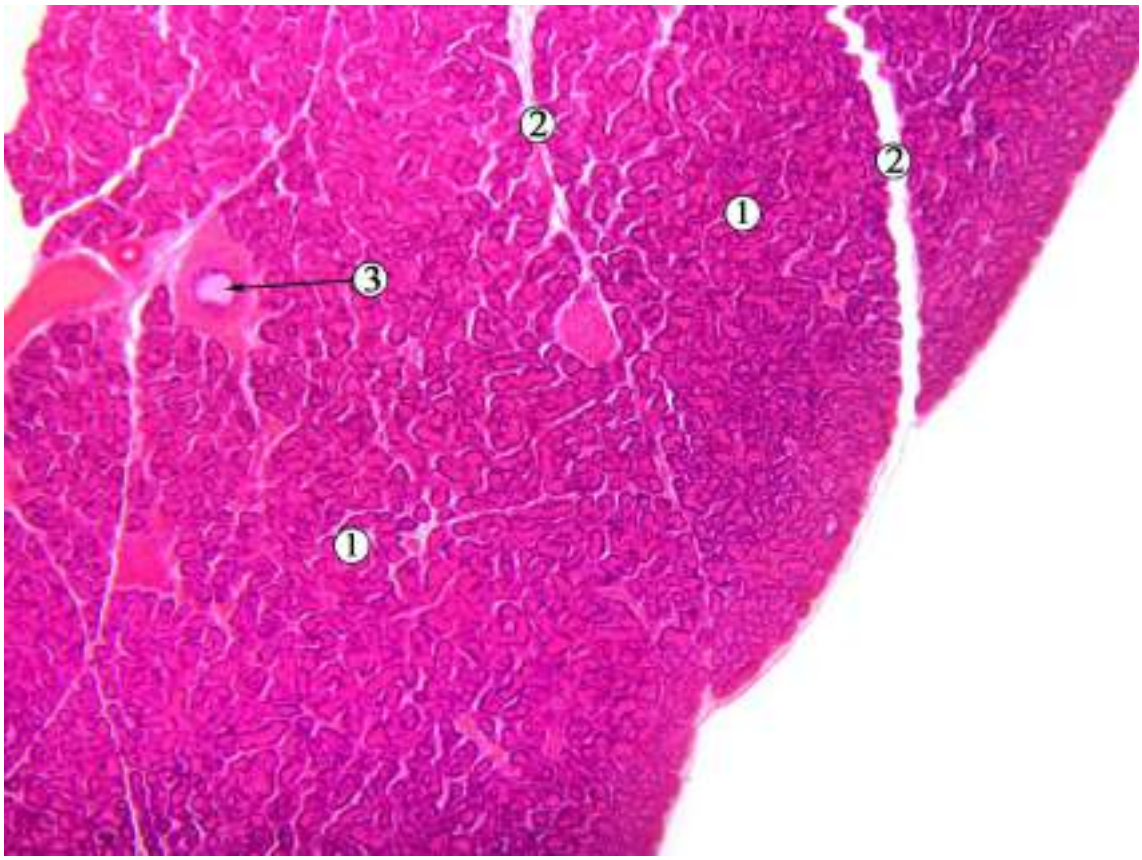

Рис.1

1 - панкреатична часточка

2 - сполучнотканинна трабекула

3 - внутрішньочасточкова протока

Екзокринна частина займає до 97% об'єму часточки підшлункової залози, має складну альвеолярно-трубчасту будову. До її складу входять панкреатичний ацинус, що є структурно-функціональною одиницею екзокринної частини підшлункової залози, вставні протоки, внутрішьочасточкові протоки, міжчасточкові протоки та загальна панкреатична протока, яка проходить через всю залозу від хвоста до головки і разом із загальною жовчною протокою впадає у дванадцятипалу кишку.

Панкреатичний ацинус округлої або видовженої форми і нагадує мішечок. Він включає в себе кінцевий секреторний відділ та вставну вивідну протоку. До складу кінцевого секреторного відділу входять 8-12 великих екзокринних панкреатоцитів (ациноцитів), та декілька центроацинозних клітин.

Екзокринні панкреатоцити – клітини конічної форми із звуженою верхівкою і розширеною основою, яка лежить на базальній мембрані. У будові ациноцитів чітка полярна диференціація, яка віддзеркалює напрямок внутріклітинного секреторного процесу від базального полюса до апікального. Базальний полюс клітин містить ядро, добре розвинуту гранулярну ендоплазматичну сітку, в якій відбувається синтез ферментів панкреатичного соку, комплекс Гольджі, багато мітохондрій. Цей полюс клітин завдяки наявності великої кількості РНК у рибосомах забарвлюється базофільно, і називається гомогенною зоною. Апікальний полюс містить гранули зимогену, які забарвлюються оксифільно, і називається зимогенною зоною. Гранули зимогену містять травні ферменти у неактивній формі. Цитолема на базальній поверхні ациноцитів утворює складки, а на апікальній поверхні – мікроворсинки. Виведення білкового секрету екзокринних панкреатоцитів відбувається за мерокриновим типом.

Центроацинозні клітини – дрібні клітини неправильної плоскої форми, які мають світлу цитоплазму та слабко розвинені органели. У панкреатичному ацинусі вони розташовуються центрально. Біля виходу із ацинуса ці клітини зливаються, утворюють вставну протоку, і є її початковим відділом. Секрет, який виділяється із ацинусів, виводиться системою вивідних проток, які вистелені одношаровим епітелієм. Плоский епітелій вставних проток по мірі збільшення їх діаметра переходить у кубічний, а потім у циліндричний епітелій міжчасточкових та загальної вивідної проток підшлункової залози. Епітелій проток містить келихоподібні клітини, що продукують слиз та ендокринні клітини, які стимулюють секрецію ациноцитів підшлункової залози і виділення жовчі печінкою (рис.2).

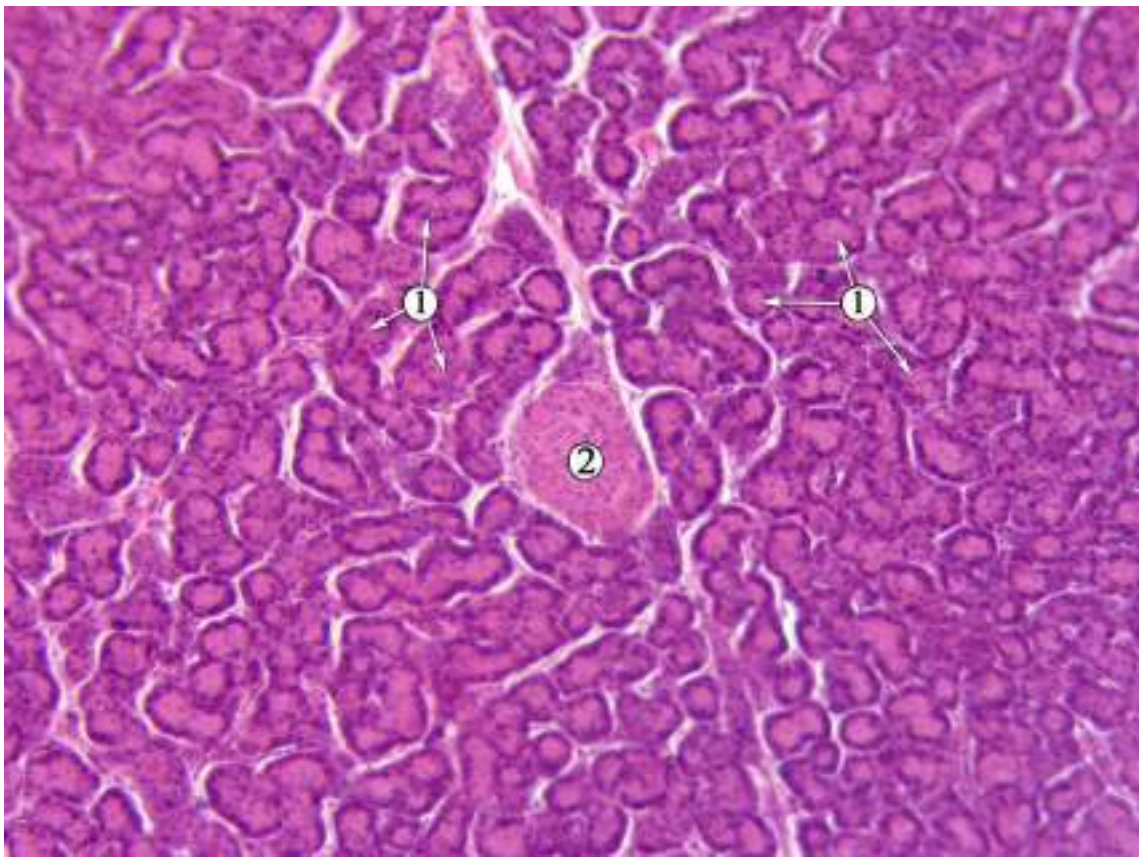

Рис.2

1 - ацинуси

2 - ендокринний острівець

Ендокринна частина становить лише 3% об’єму часточки підшлункової залози, представлена панкреатичними острівцями Лангерганса, які лежать у часточках між панкреатичними ацинусами. Більше всього острівців у хвостовій частині, і менше в головці залози. Форма острівців здебільшого округла або овальна. Вони оточені тонкою сполучнотканинною капсулою та складаються із ендокринних клітин – інсулоцитів. Серед цих клітин розрізняють 5 основних видів: В, А, Д, Д1 та РР-інсулоцити. Топографічне розташування цих клітин в острівцях і кількісне взаємовідношення є важливим показником функціонального стану ендокринної частини підшлункової залози.

В-інсулоцити складають основну масу ендокриноцитів острівців (до 75%). Клітини розташовуються в центральній частині острівця. Вони мають витягнуту пірамідальну форму, їх базофільно забарвлені секреторні гранули концентруються на полюсі, який обернений до капіляра. Ядро овальної форми, гранулярна ендоплазматична сітка розвинута помірно. У гранулах В-інсулоцитів депонується гормон інсулін, який сприяє засвоєнню глюкози крові клітинами тканин. При нестачі інсуліну кількість глюкози в тканинах

знижується, а вміст її в крові різко підвищується, що призводить до розвитку цукрового діабету.

А-інсулоцити складають близько 20% ендокриноцитів і розміщуються по периферії острівців. Розміри їх більші, ніж у В-інсулоцитів, вони мають велике ядро. Їх цитоплазма заповнена оксифільними секреторними гранулами, які містять гормон глюкагон, що є антагоністом інсуліну. Під його впливом відбувається посилене розщеплення глікогену до глюкози, що призводить до підвищення рівня останньої в крові.

Д-інсулоцити складають до 5% кількості інсулоцитів і розміщуються в основному на периферії острівців. Іх цитоплазма заповнена численними рівномірно розподіленими великими круглими секреторними гранулами, які містять гормон соматостатин, що затримує виділення інсуліну та глюкагону, а також пригнічує синтез ферментів ацинозними клітинами підшлункової залози.

Д1-інсулоцити розглядають як різновид попередніх. В острівцях вони розташовуються у невеликій кількості. Їх цитоплазма містить дрібні аргірофільні гранули, до складу яких входить вазоактивний інтестинальний поліпептид (ВІП-гормон), що знижує артеріальний тиск, стимулює виділення панкреатичного соку та гормонів підшлункової залози.

РР-інсулоцити локалізуються також по периферії панкреатичного острівця, поруч із А- та Д-інсулоцитами. Вони зустрічаються порівняно рідко (до 2%) і не у всіх острівцях. За формою вони нагадують Д-інсулоцити, але менших розмірів. Їх легко ідентифікувати по дрібних округлих гранулах, які заповнюють всю цитоплазму клітин. РР-інсулоцити виробляють панкреатичний поліпептид, який стимулює виділення шлункового і панкреатичного соків.

Крім екзокринних і ендокринних клітин у часточках підшлункової залози є ще проміжні (ацинозно-інсулярні клітини). Вони розміщуються групами навколо острівців серед екзокринної паренхіми. Характерною ознакою цих клітин є наявність гранул двох типів – великих зимогенних, які притаманні екзокринним панкреатоцитам і дрібних, які є типовими для інсулоцитів. Вважають, що ці клітини виділяють у кров трипсиноподібні ферменти, які сприяють вивільненню активного інсуліну із проінсуліну.

5.8.9. Печінка та жовчовивідні шляхи.

Печінка

Печінка є найбільшою залозою травного тракту в людини (її вага складає 1,5-2,0 кг), яка поєднує в собі функції як екзокринної, так і ендокринної залози. Вона займає в організмі особливе положення, виконує низку життєво-важливих функцій. Печінка бере участь в обміні білків, жирів та вуглеводів; у ній утворюються білки плазми крові та нагромаджуються вітаміни А, D, К, Е. У печінці відбувається інактивація гормонів, біогенних амінів та деяких лікарських препаратів. Печінка продукує жовч, яка виділяєтья в тонку кишку, а також глікоген, який є головним джерелом підтримання постійного рівня глюкози в крові. В ембріональному періоді (з 2 по 8 місяць внутрішьоутробного розвитку) вона виконує роль кровотворного органа. Печінка виконує також ендокринну функцію — продукує гормони соматомедини, що стимулюють ріст кісток і м'язів і є попередниками соматотропіну.

Печінка вкрита вісцеральним листком очеревини та тонкою сполучно-тканинною капсулою, яка віддає всередину органа перегородки, ділить її паренхіму на часточки. Структурно-функціональною одиницею органа є класична печінкова часточка, хоча розрізняють також портальну печінкову часточку та портальний ацинус.

Класична печінкова часточка має форму шестигранної призми з плоскою основою та опуклою верхівкою. Вона містить залозисту паренхіму, яка розташована навколо центральної вени і прошарки міжчасточкової сполучної тканини, які розташовані по периферії часточки та містять печінкові тріади. Від центральної вени, яка лежить у центрі часточки, радіально розходяться печінкові балки, між якими проходять внутрішньочасточкові синусоїдні гемокапіляри. До складу печінкової тріади входять: міжчасточкова артерія, міжчасточкова вена та міжчасточкова жовчна протока (рис.1).

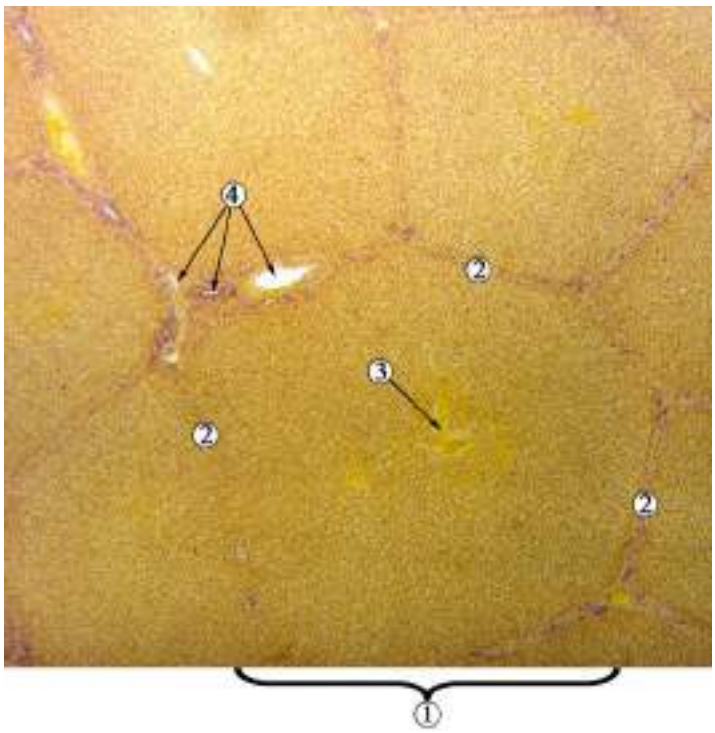

Рис. 1 Печінка свині

1 - класична печінкова часточка

2 – міжчасточкова сполучна тканина

3 - центральна вена

4 – тріада

Печінкові балки побудовані з двох рядів гепатоцитів, між якими проходять жовчні капіляри (рис.2).

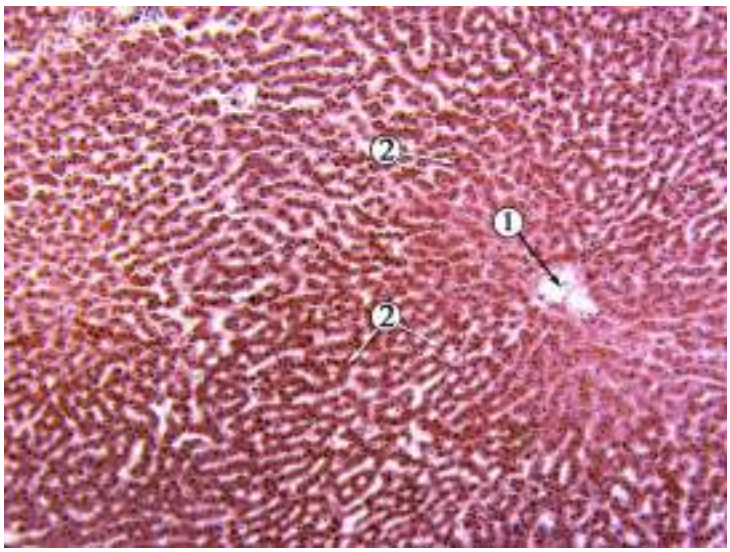

Рис.2

1 - центральна вена

2 - ряди гепатоцитів

Гепатоцити неправильної багатокутної форми, містять великі, круглі, з високим вмістом гетерохроматину ядра. Їх цитоплазма містить добре розвинуті органели загального призначення, а саме агранулярну та гранулярну ендоплазматичні сітки, комплекс Гольджі, мітохондрії та пероксисоми. Гранулярна ендоплазматична сітка бере участь у синтезі білків крові, агранулярна – в метаболізмі вуглеводів. Крім того, ендоплазматична сітка за рахунок ферментів, які в ній утворюються, здійснює дезінтоксикацію шкідливих речовин та інактивацію частини гормонів і ліків. Комплекс Гольджі бере участь у виділенні жовчі, а пероксисоми в обміні жирних кислот. У цитоплазмі гепатоцитів зустрічаються різноманітні включення, основними з яких є глікоген, ліпіди, пігменти, залізо та вітаміни. Кількість включень глікогену зростає після засвоєння їжі, його синтез переважає вночі. Кожен гепатоцит має два полюси: біліарний та васкулярний. Біліарний (апікальний) полюс обернений до просвіту жовчного капіляра, в нього гепатоцити секретують жовч. Васкулярний (базальний) полюс направлений до кровоносного капіляра, через який гепатоцити виділяють глюкозу, сечовину, білки та інші речовини у гемокапіляри. Апікальні поверхні гепатоцитів мають мікроворсинки, які виступають у просвіт жовчних капілярів. Латеральні поверхні гепатоцитів з’єднуються одна з одною десмосомами та нексусами. Міжклітинні контакти гепатоцитів легко пошкоджуються та змінюють свою будову при патологічних станах, що спочатку призводить до порушення жовчоутворення, а потім до розпаду печінкових балок.

Жовчні капіляри не мають власної стінки. Їхня стінка утворена плазмолемою біліарної поверхні двох сусідніх гепатоцитів. Просвіт жовчного капіляра відокремлений від міжклітинного простору замикаючими пластинками, які утворюють мембрани сусідніх гепатоцитів. І тому жовч за нормальних умов не потрапляє у цей простір і далі в кров. Отже, жовчні та кровоносні капіляри між собою не сполучаються. При захворюваннях, пов’язаних із пошкодженням і загибеллю частини гепатоцитів, жовч надходить у гемокапіляри, розноситься по всьому організму і забарвлює тканини у жовтий колір – виникає жовтяниця. Один кінець жовчного капіляра, який обернутий до центральної артерії замкнутий, а другий відкривається в міжчасточкову жовчну протоку. Таким чином, жовч тече від центра часточки до периферії.

Синусоїдні гемокапіляри проходять між печінковими балками та несуть кров від периферії до центру часточки. Їх стінка вистелена ендотеліальними клітинами, у ділянці з’єднання яких є дрібні ситоподібні ділянки – пори. Базальна мембрана в більшій частині капіляра відсутня. Між

ендотеліоцитами розташовуються зірчасті макрофаги (клітини Купфера), які є клітинами моноцитарного походження та належать до макрофагальної системи.

Між синусоїдним гемокапіляром та печінковою балкою, а саме між васкулярним полюсом гепатоцита та стінкою гемокапіляра є перисинусоїдний простір – простір Діссе, в якому крім плазми крові, містяться мікроворсинки гепатоцитів, відростки клітин Купфера та відростки так званих перисинусоїдних ліпоцитів (клітин Ito). Клітини Ito невеликих розмірів, їх цитоплазма містить дрібні ліпідні краплі та вітамін А. Ці клітини синтезують невелику кількість ретикулярних волокон і аморфний компонент міжклітинної речовини.

Зі сторони просвіту синусоїдного капіляра до ендотеліоцитів та зірчастих макрофагів прикріплюються ямочні клітини (pit-клітини), які відносяться до великих гранулярних лімфоцитів. Їм властива природня кілерська активність, яку вони реалізують при знищенні пошкоджених гепатоцитів.

Портальна печінкова часточка – складна геометрична структура, яка має форму трикутника: в його центрі розташовується печінкова тріада, а на верхівках – центральні вени. Кров у портальній часточці тече від центру до периферії, а жовч - від периферії до центру.

Печінковий ацинус – структура, у формі ромба: в його тупих кутах розміщені печінкові тріади, а в гострих – центральні вени. Кров рухається в печінковому ацинусі від центру до периферії, а жовчі – від периферії до центру.

Кровопостачання печінки

Кровоносна система печінки тісно пов’язана з її будовою. Особливістю кровопостачання є те, що вона отримує кров із двох судин, які входять в її ворота: ворітна вена та печінкова артерія. Ворітна вена збирає кров від усіх непарних органів черевної порожнини, печінкова артерія несе кров від аорти. Ці судини розташовані поруч і розгалужуються на більш дрібні судини: часткові, сегментарні, міжчасточкові, навколочасточкові вени та артерії. Міжчасточкові вени та артерії йдуть вздовж бічних граней часточок, а навколочасточкові, що відходять від них, оперізують часточки на різних рівнях. Міжчасточкові та навколочасточкові вени є типом вен із слабкорозвиненою м’язовою оболонкою. І лише в місцях розгалужень у стінці цих судин є скупчення м’язових клітин, які утворюють сфінктери. Відповідні їм артерії належать до судин м’язового типу. Від навколочасточкових вен і артерій починаються гемокапіляри. Венозні та артеріальні гемокапіляри на периферії часточки зливаються, утворюють

синусоїдні капіляри, по яких тече змішана кров у напрямку від периферії до центру часточок. Паренхіма печінки містить велику кількість капілярів, внаслідок чого кров тече у часточках дуже повільно, що сприяє здійсненню обмінних процесів між кров'ю і клітинами печінки. Часточкові синусоїдні гемокапіляри розташовані між печінковими балками і зливаються у центральну вену.

Кров виходить з часточок і впадає в збірні або підчасточкові вени. Підчасточкові вени, як і міжчасточкові розміщені між часточками, але не супроводжуються артеріями. Центральні й підчасточкові вени є судинами безм'язового типу. Підчасточкові вени, зливаючись, утворюють гілки печінкових вен, які в кількості трьох-чотирьох виходять з печінки і впадають у нижню порожнисту вену. Гілки печінкових вен мають добре розвинені сфінктери, за допомогою яких регулюється відтікання крові від часточок і всієї печінки відповідно до хімічного складу і маси крові.

Жовчовивідні шляхи

Жовчовивідні шляхи – це система проток, по яких жовч із печінки направляється у дванадцятипалу кишку. Розрізняють внутрішньопечінкові та позапечінкові жовчні шляхи. Внутрішньопечінкові жовчні шляхи складаються із внутрішньочасточкових і міжчасточкових жовчних шляхів, які представлені жовчними капілярами, термінальними жовчними канальцями Герінга, холангіолами та міжчасточковими жовчними протоками. Позапечінкові жовчні шляхи включають праву та ліву часточкові печінкові протоки, загальну печінкову протоку, міхурову протоку та загальну жовчну протоку.

Стінка жовчовивідних шляхів складається з трьох нечітко виражених оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Слизова оболонка вкрита одношаровим кубічним або циліндричним епітелієм, що лежить на тоненькій власній пластинці слизової оболонки, яка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. Власна пластинка слизової оболонки містить кінцеві секреторні відділи слизових залоз, секрет яких виводиться на поверхню епітелію та виконує захисну роль. Слизова оболонка утворює складки, що сприяють просуванню жовчі. М'язова оболонка складається із спірально розміщених пучків гладких міоцитів із прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини. Вона добре розвинута лише в стінці міхурової протоки при переході її у жовчний міхур і в стінці загальної жовчної протоки при впадінні у дванадцятипалу кишку. У цих місцях пучки гладеньких міоцитів утворюють сфінктери, які регулюють поступлення жовчі в кишку.

Адвентиційна оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

Жовчний міхур

Жовчний міхур – це тонкостінний орган, який вміщає 40-70 мл жовчі. Його стінка побудована із слизової, м’язової та адвентиційної оболонок. Слизова оболонка утворює численні складки та крипти. При розтягненні міхура поверхня його слизової оболонки згладжується. Одношаровий призматичний епітелій з облямівкою, який вкриває слизову оболонку, представлений високими призматичними епітеліоцитами з облямівкою, келихоподібними клітинами та базальними холангіоцитами. У власній пластинці слизової оболонки в ділянці шийки міхура залягають кінцеві секреторні відділи альвеолярно-трубчастих залоз. Епітелій слизової оболонки всмоктує воду та інші речовини із жовчі, тому міхурова жовч має більш густу консистенцію та темніший колір порівняно з тою, що надходить безпосередньо із печінки. М’язова оболонка складається із пучків гладеньких міоцитів, які розташовані у вигляді мережі з переважно циркулярною орієнтацією. У ділянці шийки міхура м’язові елементи утворюють сфінктер. Адвентиційна оболонка побудована зі щільної волокнистої сполучної тканини, в якій міститься багато товстих еластичних волокон. Вона вкриває жовчний міхур у місці прикріплення його до печінки. Зі сторони черевної порожнини жовчний міхур вкритий серозною оболонкою.

5.9. Сечовидільна система.

До складу сечовидільної системи належать нирки, сечоводи, сечовий міхур і сечівник. В ній виділяють два функціонально незалежних відділи: *сечоутворювальний***,** до складу якого входить кіркова та мозкова речовина нирки та *сечовивідний,* до складу якого входять ниркові чашечки, ниркові миски, сечоводи, сечовий міхур і сечівник.

5.9.1. Нирка. Ендокринний апарат нирки.

Нирка — парний орган, в якому безперервно утворюється сеча. Це орган, який звільняє організм від кінцевих продуктів обміну та чужорідних речовин, регулює еритропоез, водно-сольовий обмін та осмотичний тиск крові, бере участь у підтримці кислотно-лужної рівноваги. Та виконує ендокринну функцію.

Ззовні нирка вкрита тонкою фіброзною капсулою, оточена досить товстим шаром жирової тканини, яка необхідна для утримання нирки в правильному анатомічному положенні. Строму нирки утворює пухка волокниста сполучна тканина, багата на ретикулярні та колагенові волокна. Паренхіма органа утворена нирковими тільцями і епітеліальними нирковими канальцями.

На фронтальному розрізі в нирці чітко виділяють два різних за кольором та будовою шари: зовнішній – кіркова речовина і внутрішній – мозкова речовина. *Кіркова речовина* розташовується суцільним шаром під капсулою, жовтувато-бурого кольору. *Мозкова речовина* світлішого забарвлення та знаходиться в центрі органа. Різниця в кольорі зумовлена нерівномірністю циркуляції крові через нирки: близько 90-95% кровотоку припадає на кіркову речовину та лише 5-10% - на мозкову речовину. Мозкова речовина побудована із 8-12 ниркових пірамід, у кожній із яких розрізняють дещо випуклу основу, вона повернута до кіркової речовини та вершину, що направлена в сторону воріт нирки у вигляді сосочка. Верхівки пірамід – ниркові сосочки – вільно виступають у ниркові чашечки. Мозкова речовина вростає у кіркову речовину у вигляді тонких пучків (мозкових променів Ферейна), які відходять від основи мозкових пірамід всередину кіркової речовини і утворені збірними трубочками та прямими канальцями нефрона. Разом з тим, між сусідніми пірамідами кіркова речовина проникає у мозкову речовину у вигляді ниркових стовпів (колонок Бертіні), які утворені нирковими тільцями та звивистими канальцями нефрона.

Ниркова піраміда з прилеглою ділянкою кіркової речовини називається *нирковою часткою*; ділянки кіркової речовини між мозковими променями, заповненні нирковими тільцями і звивистими проксимальними та дистальними канальцями, називаються *кірковим лабіринтом*.

Нефрон

Структурно-функціональною одиницею нирки є *нефрон*. У кожній нирці нараховується близько двох мільйонів нефронів. Нефрон – епітеліальна трубочка, яка являє собою систему звивистих і прямих епітеліальних канальців, що сліпо починаються капсулою від судинного клубочка кожного ниркового тільця, та впадає у збірну трубочку. До складу нефрона входять відділи, які відрізняються морфофункціональними характеристиками: ниркове тільце; проксимальний відділ, в якому розрізняють звивистий та прямий каналець;

петлю нефрона (петлю Генле) з нисхідною та висхідною частинами; дистальний відділ, в якому розрізняють прямий та звивистий канальці.

Ниркове тільце — це структура, яка необхідна для з'єднання канальців нефрона із системою кровообігу, і включає в себе компактний клубочок переплетених капілярних петель – гломерулу та порожнисту капсулу – капсулу клубочка, в яку занурюється клубочок капілярів (рис. 4.66). У нирковому тільці виділяють два полюси: судинний, через який входять і виходять кровоносні судини, та канальцевий, в ділянці якого ниркове тільце з'єднується з канальцями нефрона.

Судинний клубочок (гломерула) є клубочковою капілярною сіткою, яка знаходиться в капсулі ниркового тільця. Вона складається із 50-100 капілярних петель, що утворились в результаті розгалуження приносної артеріоли. Зливаючись між собою, капіляри гломерули утворюють виносну артеріолу, яка покидає ниркове тільце. Внутрішня поверхня капілярів судинного клубочка вистелена ендотеліоцитами фенестрованого типу, цитоплазма яких тонким шаром покриває гломерулярну базальну мембрану. Цитоплазма ендотеліоцита помітно виступає у просвіт судини в тому місці, де розташоване ядро клітини. У цитоплазмі є численні фенестри діаметром до 0,1 мкм, які займають до 30% всієї поверхні ендотеліоцита. Такої кількості фенестр немає в ендотелії кровоносних судин жодного органа. Завдяки такій будові капілярів значно полегшується процес фільтрації плазми крові – перший етап сечоутворення, який відбувається в судинному клубочку.

Капсула клубочка (капсула Шумлянського-Боумена) має вигляд келиха, який складається із подвійного шару епітеліальних клітин, що утворюють парієтальний та вісцеральний листки капсули судинного клубочка. Всередині капсули знаходиться порожнина – сечовий простір (боуменовий простір), в який фільтрується первинна сеча.

Зовнішній (парієтальний) листок капсули клубочка утворений одним шаром клітин плоскої форми, що лежать на базальній мембрані. У ділянці судинного полюса ниркового тільця епітелій зовнішнього листка переходить у вісцеральний листок капсули Шумлянського-Боумена, а в ділянці канальцевого полюса – в епітелій проксимального відділу нефрона.

Внутрішній (вісцеральний) листок капсули нефрона утворений великими епітеліальними клітинами неправильної форми – подоцитами, які оточують ззовні капіляри судинного клубочка. Від базальної поверхні цих клітин відходять декілька широких відростків – цитотрабекул, від яких, у свою чергу, відходять численні дрібні відростки – цитоподії. Цитоподії своїми дещо розширеними основами (підошвами прикріплення) контактують із гломерулярною базальною мембраною, з внутрішньої сторони на якій лежать ендотеліоцити капілярів клубочка. Між цитоподіями є вузькі щілини, які через простір між тілами подоцитів сполучаються з порожниною капсули клубочка.

Гломерулярна базальна мембрана розташовується між капілярами клубочкової мережі та подоцитами вісцерального листка капсули Шумлянського-Боумена. Вона є товстою (до 300 нм) і складається з трьох шарів: світлих (менш щільних) зовнішнього та внутрішнього та темного (більш щільного) середнього шару. Структурна основа базальної мембрани представлена мікрофібрилами, що формують мережу з комірками діаметром до 7нм (щілинні діафрагми), та занурені в протеоглікановий матрикс.

Гломерулярна базальна мембрана разом із ендотелієм капілярів клубочка та подоцитами внутрішнього листка капсули формують *фільтраційний бар'єр* (нирковий фільтр), через який фільтрується кров і утворюється первинна сеча, що збирається в порожнині капсули Шумлянського-Боумена. Нирковий фільтр має вибіркову проникливість: він затримує все, що має розмір більший від діаметра комірок середнього шару базальної мембрани. У нормі через фільтраційний бар'єр не проходять формені елементи крові та білки плазми крові з великою молекулярною масою – імунні тіла, фібриноген та ін. При пошкодженні фільтра в разі захворювання нирок ці компоненти крові можна виявити в сечі хворого, що служить діагностичним критерієм захворювання.

Проксимальний відділ нефрона має діаметр до 60 мкм і складається з довгого *проксимального звивистого канальця*, який починається від канальцевого полюса ниркового тільця, та короткого *проксимального прямого канальця* (низхідна товста частина петлі нефрона), який далі переходить у тонкий каналець петлі нефрона. Стінка проксимального звивистого канальця нефрона утворена одним шаром високих кубічних клітин, що лежать на базальній мембрані. Апікальний полюс цих клітин містить щіткову облямівку, що утворена мікроворсинками, а базальний полюс – базальну посмугованість, що утворена впорядкованим розташуванням паличкоподібних мітохондрій перпендикулярно до базальної мембрани між глибокими інвагінаціями цитолеми базальної частини клітини. Цитоплазма епітеліоцитів цього відділу нефрона оксифільна, непрозора, що обумовлено наявністю різноманітних включень (уратів, жирів, пігментів тощо), містить піноцитозні пухурці та велику кількість лізосом.

У проксимальному відділі нефрона починається процес сечоутворення – реабсорбція, що полягає у звортньому всмоктуванню в кров компонентів первинної сечі, яка утворилася шляхом фільтрації у нирковому тільці. У цій частині звивистого канальця, яка є безпосереднім продовженням капсули ниркового тільця, повної реабсорбції зазнає глюкоза, а також реабсорбується 85% води та натрію хлориду. Активному всмоктуванню підлягають амінокислоти та вітаміни.

Тонкий каналець петлі нефрона (петлі Генле) представляє собою U-подібну трубочку, яка є продовженням проксимального прямого канальця (див. рис. 4.67). У кіркових нефронах тонкий каналець має лише низхідну частину, а

в юкстамедулярних є також довга висхідна частина, яка переходить у прямий дистальний каналець. Діаметр тонкого канальця складає 12-15 мкм. Його стінка утворена одним шаром плоских епітеліальних клітин зі світлою цитоплазмою, невеликою кількістю коротких мікроворсинок і малою кількістю клітинних органел. Ядерні частин клітин виступають у просвіт канальця.

При проходженні первинної сечі по тонкому канальцю, в його нисхідній частині відбувається пасивна реабсорбція води, а у висхідній частині відбувається дифузія NaCl.

Дистальний відділ нефрона має діаметр до 50 мкм і є продовженням тонкого канальця петлі нефрона. Цей відділ складається з *дистального прямого канальця* (висхідна товста частина петлі нефрона) та *дистального звивистого канальця*, який далі переходить у збірні ниркові трубочки.

Канальці дистального відділу нефрона коротші та тонші канальців проксимального відділу. Вони вистелені одношаровим кубічним епітелієм, що лежить на базальній мембрані. У клітинах дистального відділу на апікальній поверхні відсутня щіткова облямівка, тому на поперечному перерізі контур просвіту більш рівні. У базальній частині епітеліоцитів між дуже глибокими складками плазмолеми розміщуються великі мітохондрії видовженої форми. Цитоплазма клітин цього відділу світла, піноцитозних пухирців та лізосом у ній мало.

Дистальний відділ бере участь у вибірковій реабсорбції речовин, активно здійснює транспорт електролітів – іонів Na^+ та Cl^- з сечі в інтерстиційний простір. Реабсорбція відбувається вибірково та регулюється впливом гормонів. Активне переміщення іонів хлору із просвіту канальців у перитубулярний простір відбувається під впливом альдостерону.

Збірні ниркові трубочки не входять до складу нефрона, але тісно пов’язані з ним топографічно і функционально. Збірні ниркові трубочки обслуговують декілька нефронів: в них поступає сеча з дистальних звивистих канальців, яка в подальшому в глибині мозкової речовини проходить у збірні протоки. Збірні ниркові трубочки розташовуються у кірковій речовині у вигляді мозкових тяжів, а в мозковій речовині разом із канальцями петель нефрона складають її основну масу.

У верхній частині кіркової речовини збірні трубочки вистелені одношаровим кубічним, а в нижній – одношаровим циліндричним епітелієм, в складі якого розрізняють світлі та темні клітини. *Світлі клітини* чисельно переважають серед епітеліоцитів, їх цитоплазма бідна на клітинні органели та утворює внутрішні складки. Світлі клітини забезпечують пасивну реабсорбцію води, що відбувається під впливом антидіуретичного гормону переднього гіпоталамуса. *Темні клітини* розташовуються поодинці серед світлих епітеліоцитів, за будовою нагадують парієтальні клітини власних залоз шлунка, що секретують H^+-іони. Апікальна поверхня темних клітин утворює численні

дрібні сплощені вирости, а цитоплазма містить мітохондрії та специфічні гранули, які надають їй темного забарвлення. Темні клітини є епітеліоцитами секреторного типу, вони забезпечують підкислення сечі та беруть участь у регуляції кислотно-лужної рівноваги.

Типи нефронів

Залежно від локалізації, особливостей будови та функції розрізняють наступні типи нефронів: кіркові, кіркові проміжні та навколамозкові.

Кіркові (субкапсулярні, короткі) нефрони складають до 1% від загальної кількості нефронів, їх структурні компоненти повністю розташовані в межах кіркової речовини нирки.

Кіркові проміжні нефрони складають до 20% нефронів. Ниркові тільця цих нефронів локалізуються у зовнішній частині кіркової речовини. Їх петлі Генле короткі, оскільки тонкий каналець має лише низхідну частину, яка закінчується у зовнішньому шарі мозкової речовини. Кіркові проміжні нефрони активно беруть участь у процесі сечоутворення.

Навколамозкові (юкстамедулярні, довгі) нефрони складають до 20% нефронів. Їх ниркові тільця розташовуються поблизу основи мозкових пірамід. У них довгі петлі Генле, переважно за рахунок тонкого канальця з довгою висхідною частиною, яка глибоко проникає у мозкову речовину до вершини пірамід (див. рис. 4.65). Юкстамедулярні нефрони забезпечують гіпертонічне середовище в інтерстиції, яке сприяє концентрації сечі.

Кровопостачання нирки

Кровопостачання нирки характеризується тим, що кров, яка тече через них, використовується не лише для підтримання трофіки органа, але й для сечоутворення. Кровопостачання в нирці проходить дуже інтенсивно: вся кров людського організму проходить через нирки кожні 4-5 хвилин.

Кров надходить у нирку по *нирковій артерії*, яка безпосередньо відходить від черевної аорти. Поблизу воріт ниркова артерія поділяється на декілька гілок, які, ввійшовши в нирку, розпадаються на *міжчасткові артерії,* що проходять у складі ниркових стовпів між пірамідами мозкової речовини. На межі кіркової та мозкової речовин міжчасткові артерії загинаються, поділяються та утворюють *дугові артерії*. Від останніх у свою чергу відходять невеличкі гілочки *міжчасточкових артерій*, що радіально під прямим кутом піднімаються у кіркову речовину, проходять між сусідніми мозковими тяжами. Міжчасточкові артерії галузяться на численні клубочкові *приносні артеріоли*, які, вступають у капсулу ниркового тільця, утворюють *судинний клубочок*, що складається з великої кількості капілярів, що анастомозують. Капіляри судинного клубочка утворюють *первинну капілярну мережу*, особливість формування якої полягає в тому, що капіляри відходять один від одного під прямим кутом. Ця частина кровоносної системи нирки дуже важлива із фізіологічної точки зору, оскільки

забезпечує процес фільтрації плазми крові в клубочках, тому її ще називають чудесною, або функціональною капілярною мережою. Кров із судин клубочка збирається у *виносну артеріолу*, яка пройшовши короткий шлях, знову розпадається на *вторинну капілярну мережу (перитубулярну)*, що оточує канальці кіркових нефронів. Із капілярів кров перитубулярної мережі збирається у верхніх відділах кіркової речовини спочатку в *зірчасті*, а потім у *міжчасточкові вени.* Останні вливаються у *дугові вени*, що з'єднуються з *міжчастковими*, а ті формують *ниркову вену*, яка виходить із воріт нирки. Описана система кровопостачання характерна для кіркових нефронів і називається ***кортикальним кровообігом.***

При ***юкстамедулярному кровообігу***, який характерний для навколамозкових нефронів, виносні артеріоли опускаються в мозкову речовину вздовж петель Генле, де розпадаються на *прямі судини*, що знаходяться в тісному контакті із канальцями мозкової речовини, оскільки від них відходять гілочки для формування *мозкової капілярної перитубулярної мережі*. Прямі судини утворюють петлі на різних рівнях мозкової речовини і повертаються у протилежному напрямку, переходять у вени. Низхідні та висхідні частини цих петель формують *судинний пучок*. Капіляри мозкової речовини збираються у *прямі вени*, які впадають у *дугові вени*.

Гістофізіологія нефрона

Система ниркових канальців і судинні клубочки спеціалізуються на процесі сечоутворення, який відбувається завдяки процесу клубочкової фільтрації, канальцевої реабсорбції та секреції.

Фільтрація є першим етапом сечоутворення, в результаті якого утворюється первинна сеча. Цей процес активно відбувається у кіркових нефронах і пасивно в навколамозкових нефронах.

Фільтрація плазми крові відбувається в нирковому тільці, а саме в судинному клубочку, завдяки високому кров'яному тиску в капілярах, який визначає можливість проходження значної кількості рідкого вмісту капілярів через фільтраційні щілини ниркового фільтру в просвіт капсули Шумлянського-Боумена ниркового тільця. Через фільтраційний бар'єр у нормі проходять плазма крові та білки з низькою молекулярною масою, глюкоза, вода, іони. Виникнення високого гемодинамічного тиску в капілярах клубочка (понад 50 мм рт. ст.) зумовлено різницею діаметрів приносної та виносної артеріол кіркових нефронів (діаметр виносної артеріоли менший за діаметр приносної). У навколамозкових нефронах діаметри приносної та виносної артеріол майже однакові, відсутній високий гемодинамічний тиск, у результаті цього в нефронах процес фільтрації відбувається пасивно.

У результаті процесу фільтрації, який протікає дуже інтенсивно (120 мл/хв.) утворюється близько 180-200 літрів сечі на добу.

Другою фазою сечоутворення є *реабсорбція* – зворотнє всмоктування складових елементів первинної сечі з ниркових канальців у кров, у результаті чого відбуваються якісні та кількісні зміни сечі. В реалізації процесу реабсорбції має значення різниця тиску в просвіті канальців і капілярів вторинної перитубулярної мережі: гемодинамічний тиск у капілярах нижчий від гідростатичного тиску просвіті канальців, що й сприяє оберненому процесу всмоктуванню.

Реабсорбція різних речовин відбувається шляхом активного транспорту, тоді як вода залишає канальці пасивно. У тій частині проксимального звивистого канальця, який є безпосереднім продовженням капсули ниркового тільця, повністю реабсорбується глюкоза, 85% води та натрію хлориду. Активному всмоктуванню піддаються білок, амінокислоти, вітаміни. Реабсорбція та активний мембранний транспорт відбуваються при значній затраті енергії. Механізм цього процесу обумовлений особливостями будови клітин канальців нефрона. При реабсорбції різні речовини із просвіту низхідної частини канальця входять до клітини через апікальну мембрану пасивно, без затрат енергії клітинного обміну. Позитивно заряджені речовини проникають у середину клітини, що має від'ємний заряд по відношенню до внутрішньоклітинної рідини. Речовини рухаються в клітині до її базальної частини, де розміщені різноманітні насоси. У цій частині клітини із винятково розвинутими складками базальної плазматичної мембрани та розміщеними між ними мітохондріями забезпечується активний транспорт речовин із клітин проксимального канальця в інтерстицій та кровоносне русло.

В інших частинах нефрону реабсорбція відбувається вибірково та регулюється впливом гормонів. У канальцях петлі нефрона відбувається активне переміщення іонів хлору із просвіту канальців у перитубулярний просвіт під впливом альдостерону. В цьому відділі нефрона пасивно адсорбується вода. Епітеліоцитами дистального відділу нефрона активно всмоктуються іони натрію.

В результаті реабсорбції із 150-200 літрів первинної сечі залишається лише 1,5 літра вторинної кінцевої сечі.

Заключним етапом сечоутворення є *секреція* – процес концентрування та підкислення сечі, що відбувається в канальцях нефрона та збірних трубочках.

Концентрування сечі пов'язано із перерозподілом солі та води між петлею Генле, інтерстицієм, збірними трубочками та капілярною перитубулярною мережею. У тканинній рідині інтерстицію мозкової речовини підтримується постійна висока концентрація NaCl за рахунок його активної реабсорбції з канальцевої рідини епітеліоцитами висхідної частини петлі Генле. В результаті пасивної дифузії води та секреції іонів епітеліоцитами дистального відділу нефрона концентрація солей та осмолярність сечі збільшується. Внаслідок цього, сеча, яка протікає по збірних трубочках, вже є гіпертонічною.

Реабсорбція води, яка відбувається у світлих клітинах збірних трубочок, залежить від антидіуретичного гормону, що збільшує проникливість стінки збірних трубочок для води, сприяє затриманню води в організмі та зменшенню діурезу.

Ендокринний комплекс нирки

Ендокринний комплекс нирки представлений простагландиновим та реніновим апаратами.

Простагландиновий апарат нирки утворений інтерстиційними клітинами та нефроцитами збірних трубочок. *Інтерстиційні клітини* розташовані в сполучнотканинній стромі мозкових пірамід. Своїми відростками, вони обплітають петлі нефронів і кровоносних капілярів. Інтерстиційні клітини разом із світлими клітинами збірних трубочок секретують у кров один із різновидів простагландинів, який знижує кров'яний тиск.

Реніновий (юкстагломерулярний) апарат є у 10% кіркових нефронів і представлений юкстагломерулярними клітинами, щільною плямою, юкставаскулярними клітинами та мезангіальними клітинами судинних клубочків.

Юкстагломерулярні клітини – розташовані біля судинного полюса клубочка під ендотелієм у стінці приносної, в меншій мірі виносної артеріол. Вони є видозміненими гладенькими міоцитами середньої оболонки судин, у цитоплазмі яких містяться помірно розвинуті загальні органели та великі щільні гранули реніну, що вони секретують у кров. Ренін – гормон, який попадаює у судинне русло, перетворює ангіотензиноген плазми крові в ангіотензин, що збільшує тонус гладеньких міоцитів судин, підвищує кров'яний тиск й інтенсивність фільтрації первинної сечі. Крім того, ренін стимулює секрецію альдостерону клітинами клубочкової зони кори надниркових залоз.

Щільна пляма утворюється петлею дистального звивистого канальця, який розташований між приносною та виносною артеріолами біля судинного полюса ниркового тільця. Складається з 15-40 спеціалізованих високих вузьких циліндричної форми епітеліальних клітин, в яких немає базальної посмугованості та які лежать на переривистій базальній мембрані. Клітини щільної плями виконують роль осморецепторів – уловлюють зміни концентрації Na^+ в сечі та передають інформацію до юкстагломерулярних клітин.

Юкставаскулярні клітини (клітини Гурмагтіга) лежать у трикутному просторі між артеріолами клубочка та щільною плямою. Вони овальної форми і довгі відростки, що контактують з юкстагломерулярними клітинами і клітинами щільної плями. Вважають, що юкставаскулярні клітини разом із мезангіальними клітинами продукують ренін при виснаженні юкстагломерулярних клітин.

Мезангіальні клітини розташовуються в судинних клубочках ниркових тілець у місцях, де між капілярами відсутні подоцити внутрішнього листка

капсули. Вони продукують основну міжклітинну речовину – матрикс, разом із яким утворюється мезангій судинних клубочків. Вважають, що мезангіальні клітини здатні до фагоцитозу: вони очищають базальну мембрану, видаляють з неї макромолекулярні комплекси, тим самим запобігають її пошкодження. Мезангіальні клітини та мезангіальний матрикс служать опорою для подоцитів.

Окрім реніну, юкстагломерулярний апарат нирки продукує еритропоетин – фактор стимуляції еритропоезу в червоному кістковому мозку.

5.9.2. Сечовидільні шляхи.

Сечовивідні шляхи починаються в нирках нирковими чашечками і мисками, далі продовжуються у сечоводи, сечовий міхур і сечовипускний канал. Стінка сечовивідних шляхів, окрім сечівника, складається із слизової, підслизової, м'язової та зовнішньої оболонок.

Ниркові чашечки

Ниркові чашечки представляють собою досить великі широкі трубочки, які охоплюють сосочки нирок. Стінка ниркових чашечок тоненька, але по всій її довжині можна розрізнити три оболонки, які є типовими для сечовивідних шляхів. *Слизова оболонка* вкрита тоненьким перехідним епітелієм, який складається із декількох клітинних шарів. Під епітелієм лежить тонка власна пластинка слизової оболонки, яка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною з великою кількістю еластичних волокон. *М'язова оболонка*, складається із двох тоненьких шарів гладеньких міоцитів, які утворюють помітні потовщення навколо сосочків нирки. *Зовнішня – адвентиційна оболонка* побудована з пухкої волокнистої сполучної тканини, яка об'єднує сусідні чашечки між собою та ниркою.

Ниркові миски

Ниркові миски є продовженням ниркових чашечок. Їх *слизова оболонка* дещо товстіша, вкрита перехідним епітелієм, що складається із 5 шарів клітин. *М'язова оболонка* побудована з трьох нечітко відмежованих шарів гладеньких міоцитів, які оточені прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини. Зовнішній шар міоцитів орієнтований циркулярно, внутрішній – більш товстий шар – поздовжньо. *Адвентиційна оболонка* складається із пухкої волокнистої сполучної тканини і з'єднує лоханку нирки з тканинами фіброзної капсули.

Сечовід

Сечовід представляє собою канал із товстою стінкою та вузьким просвітом зірчастої форми на поперечному розрізі. С*лизова оболонка* складається із товстого шару сполучної тканини, яка вкрита перехідним епітелієм, і формує глибокі поздовжні складки, що забезпечують здатність розтягуватися та розширювати просвіт сечовода. При наповненні сечовода рідиною, клітини перехідного епітелію можуть змінювати свою форму, стають плоскими при сильному розтягненні стінки. *М'язова оболонка* складається із трьох шарів гладеньких міоцитів: внутрішнього та зовнішнього поздовжніх і середнього колоподібного. Зовнішній м'язовий шар є лише в нижній третині, де він тісно контактує із м'язовою оболонкою сечового міхура. *Зовнішня адвентиційна оболонка* побудована із тонкого шару пухкої волокнистої сполучної тканини, яка з'єднує сечівник із пухкою сполучною та жировою тканинами заочеревинного простору.

Сечовий міхур

Сечовий міхур збирає сечу, яка попадає у нього із сечівників. В його порожнині може поміститися до 350 мл рідини. Стінка сечового міхура утворена слизовою, підслизовою, м'язовою та серозною або адвентиційною оболонками. *Слизова оболонка* вкрита перехідним епітелієм типової будови. Епітелій лежить на базальній мембрані, під якою залягає тонкий шар пухкої волокнистої сполучної тканини, де проходять численні кровоносні судини. Слизова оболонка не містить залоз, за винятком ділянки трикутника сечового міхура (трикутника Л'єто), де розміщуються альвеолярно-трубчасті залози зі слизовим типом секрету. Слизова оболонка випорожненого сечового міхура утворює численні складки, які згладжуються при наповненому міхурі. Від підслизової оболонки слизова відділяється пучками гладких міоцитів, які не утворюють суцільного шару. *Підслизова оболонка* об'єднує слизову та м'язову оболонки на всій поверхні за винятком ділянки трикутника. Вона побудована з пухкої волокнистої сполучної тканини, яка разом із кровоносними судинами містить лімфатичні вузлики. *М'язова оболонка* сечового міхура побудована пучками гладенької м'язової тканини, які переплітаються між собою. У ній розрізняють три шари: зовнішній та внутрішній поздовжні і середній колоподібний, які об'єднані прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини з великою кількістю еластичних волокон. Особливу функціональну систему утворює м'язовий комплекс у ділянці трикутника сечового міхура, який регулює стан гирла сечоводів та сечовипускного каналу. Більша частина сечового міхура вкрита очеревиною з типовою будовою *серозної оболонки*. У тих ділянках, де відсутня очеревина, є пухка волокниста сполучна тканина, яка з'єднує стінку сечевого міхура з сусідніми органами.

Сечовипускний канал

Сечовипускний канал (сечівник) виводить сечу з сечового міхура. За будовою сечовипускний канал у чоловіків відрізняється від такого у жінок. Чоловічий сечовипускний канал відноситься як до видільної, так і до статевої системи. Він складається з трьох частин: простатичної, яка проходить всередині передміхурової залози; перетинчастої, яка проходить через сечостатеву діафрагму та печеристої, яка знаходиться в печеристому тілі статевого члена.

Стінка сечовивідного каналу у чоловіків складається із слизової та м'язової оболонок. *Слизова оболонка* простатичної частини вкрита перехідним епітелієм, перетинчастої – багаторядним призматичним, а печериста частина каналу вкрита багатошаровим плоским епітелієм з ознаками зроговіння. Серед епітеліоцитів є багато келихоподібних клітин і зустрічаються поодинокі ендокриноцити. Епітелій підстеляє пухка волокниста сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки, в якій є густа мережа венозних судин і розміщені кінцеві секреторні відділи уретральних слизових залоз, що добре розвинуті в

перетинчастій частині каналу. *М'язова оболонка* сечівника утворена пучками гладеньких міоцитів, які у простатичній частині формують внутрішній поздовжній та зовнішній циркулярний шари. Ця оболонка витончена у перетинчастій частині та повністю зникає в печеристій. Перетинчаста частина сечівника оточена скелетними м'язами, що утворюють зовнішній сфінктер сечового міхура.

Стінка сечовивідного каналу у жінок складається із слизової, м'язової та адвентиційної оболонок. *Слизова оболонка* вкрита перехідним епітелієм поблизу сечового міхура, багаторядним призматичним – вздовж майже всього каналу та багатошаровим плоским незроговілим епітелієм біля зовнішнього отвору. Епітелій розташовується на власній пластинці слизової оболонки, яка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. У ній прослідковуються венозні синуси кавернозної будови та не численні уретральні слизові залози. *М'язова оболонка* сечівника у жінок добре розвинута, побудована з пучків гладеньких міоцитів, які утворюють внутрішній поздовжній та зовнішній циркулярний шари. У ділянці шийки сечового міхура шари м'язової тканини стають більш товстими і утворюють несамовільний сфінктер. У середній частині сечовипускний канал оточений волокнами скелетної м'язової тканини самовільного сфінктера. *Адвентиційна оболонка* утворена тонким шаром пухкої волокнистої сполучної тканини.

5.10. Чоловіча статева система.

З погляду біології важливою функцією організму людини є самовідтворення, а також статевий та материнський інстинкти, які найбільше впливають на нашу поведінку. Здійснення цих функцій відбувається завдяки органам чоловічої та жіночої статевих систем, яким властиві малі параметри порівняно із іншими системами організму, проте висока репродуктивна здатність, що не є характерною для інших систем. До репродукції та самовідтворення організм готується під дією гормонів, які впливають на розвиток сперматозоїдів і яйцеклітин. Під час статевого дозрівання гормональний контроль супроводжується формуванням вторинних статевих ознак, бурхливим ростом, емоційними та психологічними змінами.

У наш час кожна шоста подружня пара звертається по медичну допомогу з приводу неплідності, причинами якої можуть бути як соціальні, так і медичні аспекти. Близько третини випадків неплідность спричиняють порушення жіночої статевої системи, третина зумовлена порушеннями чоловічої статевої системи. Приблизно 50% випадків лікування закінчуються вагітністю.

Статева система — сукупність органів, що забезпечують виконання репродуктивної функції, яка полягає в утворені статевих клітин – сперматозоїдів і яйцеклітин. Одночасно з тим, вона виконує й ендокринну функцію, проявом якої є вироблення статевих гормонів під впливом яких відбувається розвиток органів статевої системи.

Розрізняють чоловічу та жіночу статеві системи. До їх складу входять статеві залози – гонади та додаткові органи статевого тракту, які забезпечують проведення статевих клітин, їх запліднення та розвиток зародка. У чоловіків та жінок органи статевої системи мають морфофункціональні особливості, які визначають вторинні статеві ознаки. Суттєвою особливістю функціонування жіночої статевої системи є циклічність її діяльності і періодичність. При цьому виділення яйцеклітини та зміни інтенсивності секреції жіночих статевих гормонів повторюються регулярно, тоді як чоловіча статева система функціонує безперервно з моменту досягнення статевої зрілості до старості.

Чоловіча статева система

До складу чоловічої статевої системи входять: статеві залози (сім’яники) – головні органи, що виконують репродуктивну та ендокринну функції; сім’явиносні шляхи (прямі канальці яєчка, мережа яєчка, виносні

канальці та протока придатка сім’яника, сім’явиносна протока, сім’явипорскувальна протока, сечівник), які забезпечують транспорт сперматозоїдів, а також додаткові органи статевого тракту (сім’яні пухирці, передміхурова залоза, цибулино-сечівникові залози, прутень), які створюють умови оптимального середовища для дозрівання та транспорту сперматозоїдів.

Сім’яник

Сім’яник (яєчко) - парна статева залоза в якій утворюються чоловічі статеві клітини – сперматозоїди та виробляється чоловічий статевий гормон – тестостерон. Ззовні більша частина яєчка вкрита серозною оболонкою – очеревиною, під якою розташовується щільна сполучнотканинна капсула – білкова оболонка. По задньому краю сім’яника білкова оболонка потовщується і формує середостіння яєчка. Від білкової оболонки всередину органа вростають перегородки (септи), які поділяють паренхіму яєчка на 200-300 конічних часточок, що є структурно-функціональними одиницями залози. Своїми верхівками часточки сходяться в середостінні яєчка. Кожна часточка містить від одного до чотирьох тісно укладених покручених трубок – звивистих сім’яних канальців, які починаються та закінчуються біля середостіння сім’яника. Довжина одного канальця складає до 80 см, а загальна довжина звивистих сім’яних канальців може досягати 250-400 метрів. У верхівці часточки звивисті канальці продовжуються в прямі сім’яні канальці, які, зливаються в товщі середостіння, формують мережу яєчка і є початковим відділом сім’явиносних шляхів (рис.1).

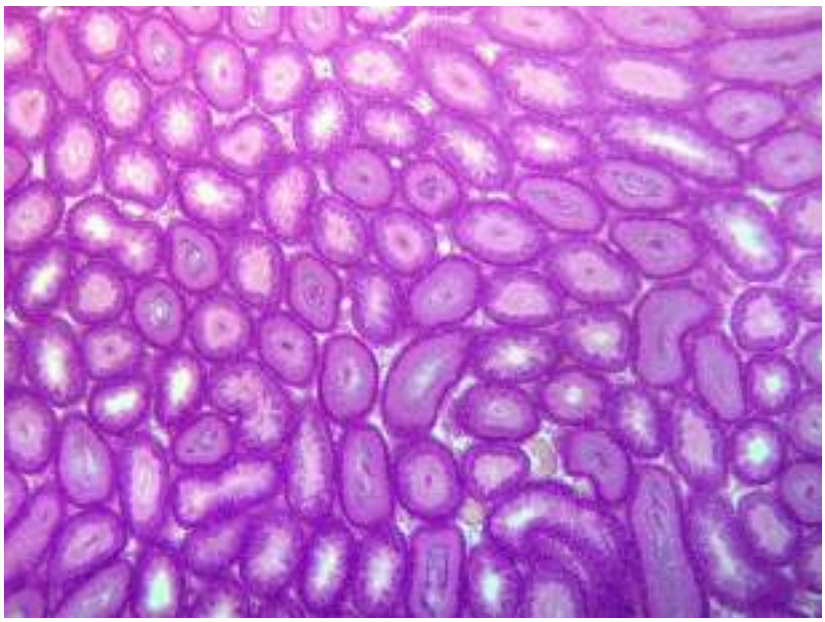

Рис.1
1 - звивисті канальці сім’яника

Стінка звивистого сім'яного канальця вистелена сперматогенним епітелієм, клітини якого в 4-8 шарів лежать на товстій базальній мембрані. До сперматогенного епітелію відносяться дві популяції клітин: сперматогенні – клітини, які знаходяться на різних стадіях розвитку в процесі сперматогенезу (сперматогонії, сперматоцити, сперматиди, сперматозоїди) та підтримуючі клітини, які є опорою для клітин сперматогенного епітелію (сустентоцити або клітини Сертолі).

Сустентоцити (клітини Сертолі) представляють собою високі епітеліальні клітини, які своєю основою лежать на базальній мембрані, а апікальною поверхнею звернуті до просвіту канальця. Вони своєрідної форми – їх цитоплазма утворює багато заглибин та довгих відростків, в яких як у нішах розташовуються сперматогенні клітини на різних стадіях розвитку.

Функції сустентоцитів різноманітні: вони є опорою та підтримуючими елементами для статевих клітин, що дозрівають (опорна функція); створюють мікрооточення, яке є необхідним для нормального розвитку сперматогенних клітин; вони забезпечують живлення статевих клітин, які розвиваються, оберігають їх від впливу шкідливих чинників (трофічна, захисна, бар'єрна функції). Завдяки численним мікрофіламентам сприяють відділенню клітин сперматогенного епітелію від базальної мембрани та їх переміщенню до просвіту канальця (транспортна функція); поглинають і руйнують загиблі та аномальні статеві клітини (функція фагоцитозу); синтезують значну кількість речовин (андрогензв'язу-вальний білок, стимулятор проліферації сперматогоній), які регулюють процеси сперматогенезу.

Сперматогенні клітини (сперматогонії, сперматоцити, сперматиди, сперматозоїди) розташовуються в стінці канальця таким чином, що чим клітина більш зріла, тим ближче до просвіту сім'яного канальця і далі від базальної мембрани вона розташована.

Сперматогонії – дрібні клітини, які лежать на базальній мембрані і мають найбільш периферійне положення в складі сім'яного канальця. Це клітини ядерного типу, неправильної округлої форми, містять світле ядро з диплоїдним набором хромосом. Їх цитоплазма світла, погано забарвлюється, в ній міститься невелика кількість органел, серед яких найбільш розвинені рибосоми та полісоми. Розмноження сперматогоній відбувається шляхом мітозу.

Сперматоцити – клітини, які шляхом мітотичного поділу утворились із сперматогоній, містять гаплоїдний набір хромосом. Ці клітини розташовуються ближче до просвіту звивистого сім'яного канальця порівняно зі сперматогоніями.

Сперматиди – невеликі клітини сперматогенного епітелію, які залежно від стадії свого розвитку можуть бути полігональної, округлої або витягнутої форми. Вони розташовуються біля просвіту звивистого сім'яного канальця. Ядра сперматид щільні, овальної форми, містять гаплоїдний набір хромосом.

Сперматозоїди – зрілі чоловічі статеві клітини з гаплоїдним набором хромосом, які вільно розташовуються в просвіті сім'яних канальців.

Ззовні базальної мембрани, на якій лежать клітини сперматогенного епітелію, розташовується шар сплощених міоїдних клітин, які своїми періодичними скороченнями сприяють просуванню сперматозоїдів зі звивистих сім'яних канальців до мережі яєчка, а також фібробласти та мережа колагенових волокон.

Простір часточки між звивистими сім'яними канальцями (інтерстицій) заповнений пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить кровоносні судини, нерви та інтерстиційні ендокриноцити (клітини Лейдіга). Інтерстиційні ендокриноцити – клітини, що розташовуються групами навколо кровоносних капілярів між сім'яними канальцями. Це клітини округлої або овальної форми, оксифільна цитоплазма яких містить велику кількість видовжених мітохондрій, добре розвинуту агранулярну ендоплазматичну сітку, чисельні пероксисоми та лізосоми. Клітини Лейдіга є ендокринними клітинами. Їх основна функція – синтез і секреція чоловічих статевих гормонів – андрогенів, зокрема тестостерону та гідротестостерону, які є основними андрогенами у людини, що впливають на нормальний хід сперматогенезу, розвиток і функціонування додаткових залоз чоловічої статевої системи, забезпечують розвиток вторинних статевих ознак, визначають лібідо та статеву поведінку чоловіка. Активність інтерстиційних ендокриноцитів регулюється лютеїнізуючим гормоном гіпофіза (рис.2).

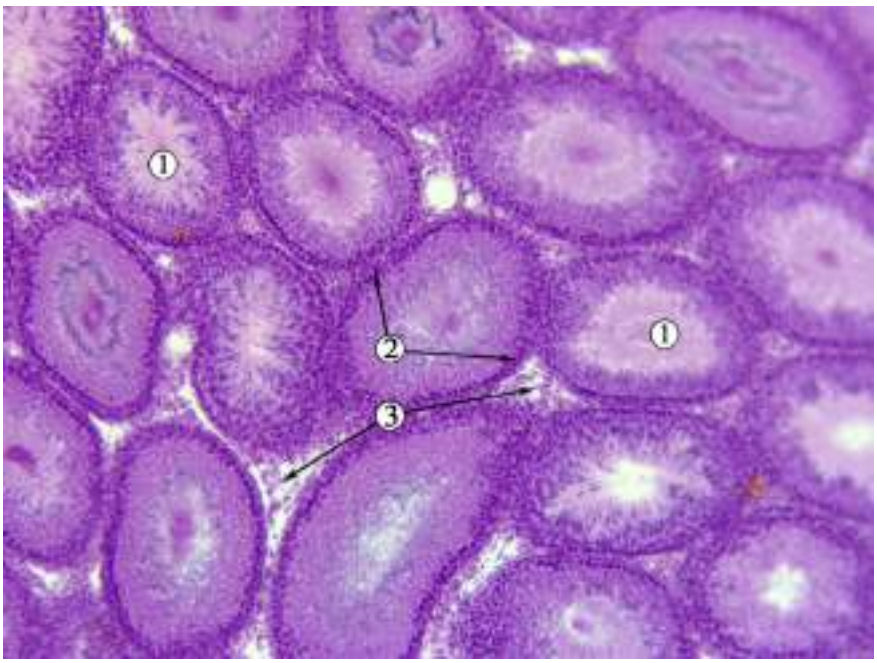

Рис.2

1 - звивистий каналець сім яника

2 - сперматогенний епітелій звивистого канальця

3 - клітини Лейдіга

Сім’явиносні шляхи

До сім’явиносних шляхів відносяться: прямі канальці яєчка, мережа яєчка, виносні канальці, протока придатка яєчка, сім’явиносна протока, сім’явипорскувальна протока та сечівник. Всі вони формують систему канальців, по яких чоловічі статеві клітини транспортуються з місця їх утворення у звивистих сім’яних канальцях до уретри. Частина цих канальців знаходиться у складі гонад (прямі канальці, мережа яєчка та частково, виносні канальці). Інша частина – в складі інших органів статевої системи (частково, виносні канальці і протока придатка – в придатку яєчка; сім’явипорскувальна протока – в передміхуровій залозі). Сім’явиносна протока представлена окремим органом, який не входить в інші структури.

Прямі канальці є продовженням звивистих сім’яних канальців яєчка, які в подальшому переходять у канальці мережі яєчка. Прямі канальці – короткі тонкі трубочки, які в початковому відділі вистелені сустентоцитоподібними епітеліальними клітинами, а в дистальному – одношаровим призматичним епітелієм. На відміну від звивистих сім’яних канальців, у стінці прямих канальців відсутні статеві клітини. Епітеліальні клітини прямих канальців містять нечисленні органели, на їх апікальній поверхні розташовуються мікроворсинки та поодинокі війки. Ззовні від базальної мембрани епітелію розташована невелика кількість

сполучнотканинних клітин і поодинокі гладенькі міоцити. Прямі канальці зливаються і утворюють мережу яєчка в його середостінні.

Мережа яєчка представляє собою систему канальців, що анастомозують. Вони різної форми та розмірів. Ця мережа розташована в добре васкуляризованій сполучній тканині середостіння яєчка. Канальці мережі вистелені одношаровим кубічним епітелієм, клітини якого містять невелику кількість мікроворсинок на апікальній поверхні та по одній війці, що сприяє руху сперматозоїдів.

Виносні канальці в кількості від 12 до 15 виходять із мережі яєчка в ділянці середостіння, розташовуються на невеликій ділянці всередині гонад. Далі вони проникають через білкову оболонку і переходять із яєчка у його придаток, де різко скручуються, утворюють судинні конуси. Розширені основи судинних конусів формують голівку придатка яєчка. Біля основи конусів виносні канальці відкриваються в єдину протоку придатка яєчка (рис.3).

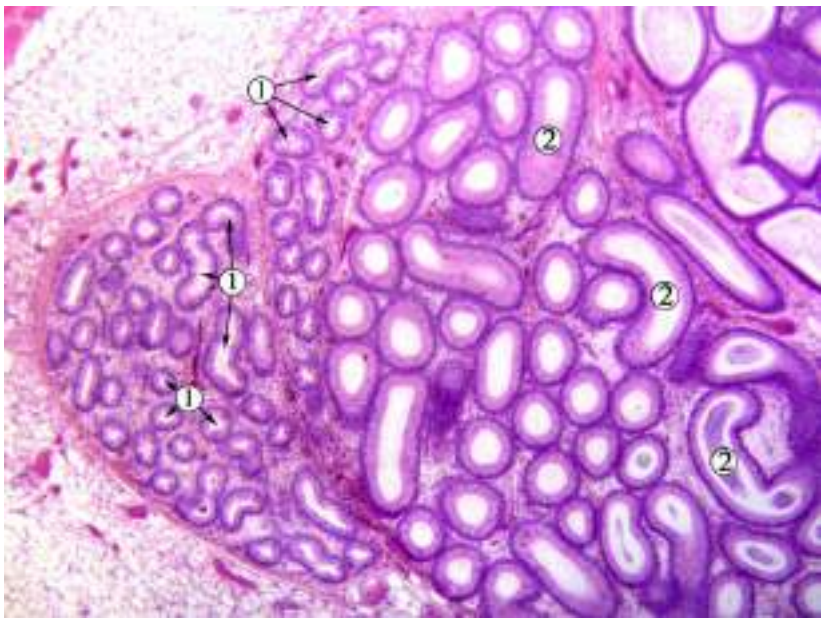

Рис.3
1 - виносні канальці придатка
2 - канальці протоки придатка сім’ яника

Стінка виносних канальців утворена трьома оболонками: слизовою, м’язовою та адвентиційною. Слизова оболонка вкрита одношаровим дворядним призматичним епітелієм, у складі якого розрізняють клітини з облямівкою та базальні клітини. Клітини з облямівкою на апікальній поверхні мають високі атипові мікроворсинки – стереоцилії. М’язова

оболонка складається із декількох циркулярних пучків гладеньких міоцитів, скорочення яких сприяє транспортуванню нткаиною з високою кількістю судин і нервових волокон.

Протока придатка яєчка представлена дуже сильно скрученою трубочкою, яка, будучи оточеною гладенькою м’язовою тканиною та добре васкуляризованою сполучною тканиною, формує компактний орган – придаток яєчка (точніше більшу частину цього органа – тіло та хвіст придатка яєчка). Головка придатка яєчка утворена виносними канальцями. Придаток яєчка – структура витягнутої форми, яка розміщена вздовж заднього краю яєчка та в складі якого анатомічно розрізняють головку, тіло та хвіст.

Стінка протоки придатка яєчка складається із трьох оболонок: слизової, м’язової та адвентиційної. Слизова оболонка вистелена одношаровим багаторядним призматичним епітелієм, в складі якого розрізняють головні та базальні клітини. Головні клітини на апікальній поверхні мають стереоцилії, висота яких по мірі розташування епітеліоцитів в напрямку до хвоста придатка яєчка зменшується. Цитоплазма клітин містить добре розвинений синтетичний апарат клітини. Ззовні від епітелію в стінці протоки розташовується тонка сполучнотканинна власна пластинка слизової оболонки. М’язова оболонка представлена гладенькими міоцитами, які в ділянці головки та тіла придатка проявляють спонтанну ритмічну перистальтичну скоротливу активність, що сприяє просуванню сперматозоїдів по протоці (рис.4). В ділянці хвоста (місце накопичення сперматозоїдів) скоротлива активність незначна. М’язова оболонка в цій ділянці має багато нервових закінчень, при збудженні яких в момент еякуляції відбувається різке скорочення протоки придатка та викид сперміїв у сім'явиносну протоку. Адвентиційна оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною.

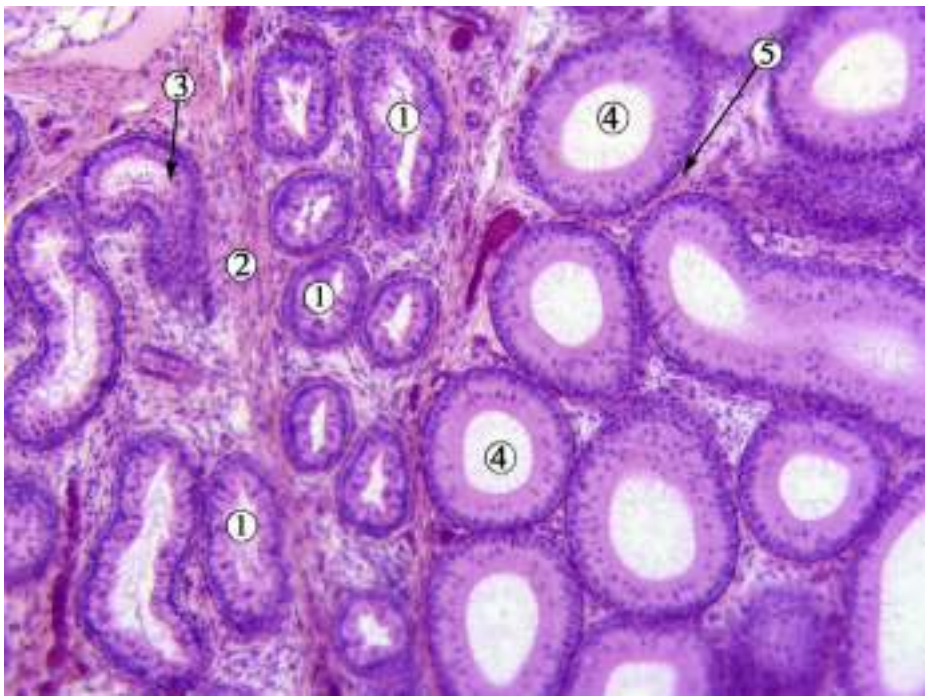

Рис.4

1 - виносні протоки придатка сім яника
2 - сполучна тканина
3 - війки
4 - канальці протоки придатка
5 - шар гладких міоцитів

Сім’явиносна протока є продовженням протоки придатка. В складі сім’яного канатика сім’явиносна протока проходить по паховому каналу в черевну порожнину, розташовуючись біля заднього відділу сечового міхура. Тут вона утворює розширення – ампулу сім’явиносної протоки. Одразу за ампулою в протоку відкривається виносна протока сім’яного міхурця, після чого сім’явиносна протока продовжується у сім’явипорскувальну протоку.

Сім’явиносна протока має вигляд товстостінної трубки з вузьким просвітом і складається із трьох оболонок: слизової, м’язової та адвентиційної. Слизова оболонка утворює поздовжні складки, які вип’ячуються у просвіт протоки, внаслідок чого сім’явиносна протока на поперечному перерізі має неправильну конфігурацію. Слизова оболонка вкрита одношаровим багаторядним призматичним епітелієм, під базальною мембраною якого розташовується власна пластинка слизової оболонки. В складі епітелію розрізняють високі циліндричні клітини із стереоциліями на апікальній поверхні та базальні клітини. М’язова оболонка є самою товстою оболонкою в складі стінки сім’явиносної протоки. Вона представлена трьома шарами гладеньких міоцитів, які розташовані поздовжньо та циркулярно.

Адвентиційна оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій є велика кількість кровоносних судин та нервових закінчень.

Сім’явипорскувальна протока є дистальним продовженням сім’явиносної протоки. Вона проникає у передміхурову залозу, проходить через її товщу та відкривається в простатичну частину сечовипускного каналу. Стінка протоки представлена слизовою оболонкою, власна пластинка якої зростається із оточуючою її волокнисто-м’язовою стромою передміхурової залози. Епітелій, який вкриває слизову оболонку в проксимальній частині протоки – одношаровий призматичний, в дистальній, в місці впадіння протоки в уретру – багатошаровий перехідний. М’язова оболонка відсутня.

Сечівник є трубчастим утвором, що проходить всередині нижнього кавернозного тіла прутня. Детальна будова сечівника розглядається у розділі «Сечовидільна система».

Додаткові органи статевого тракту

До додаткових органів чоловічої статевої системи відносять сім’яні міхурці, передміхурову залозу, цибулино-сечівникові залози та прутень.

Сім’яні міхурці представлені парними мішкоподібними структурами, основу кожного з яких складає сильно скручена трубочка. Останні відкриваються в сім’явиносні протоки одразу за ампулою в ділянці переходу сім’явиносної протоки у сім’явипорскувальну протоку. Стінка трубки сім’яного міхурця складається із трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Слизова оболонка утворює численні складки неправильної форми, між якими розташовані заглибини у вигляді крипт, що відкриваються у просвіт трубки. Слизова оболонка вистелена одношаровим багаторядним призматичним епітелієм, до складу якого входять високі призматичні або кубічні секреторні та базальні клітини. У цитоплазмі секреторних клітин добре розвинуті органели синтетичного апарату. Секрет сім’яних міхурців, який поступає у сім’явипорскувальну протоку під час еякуляції, забезпечує сім’яній рідині необхідну в’язкість, впливає на рухливість сперматозоїдів, а також забезпечує їх поживними речовинами. М’язова оболонка сім’яних міхурців тонша, ніж у сім’явиносній протоці. Вона представлена двома шарами гладеньких міоцитів: внутрішнім циркулярним і зовнішнім поздовжнім. Скорочення цієї оболонки сприяє виведенню секрету. Адвентиційна оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить багато еластичних волокон.

Передміхурова залоза є самою великою із додаткових залоз чоловічої статевої системи. Розташовується під сечовим міхуром, простата оточує початковий відділ сечовипускного каналу – простатичну частину сечівника. Ззовні простата вкрита тонкою сполучнотканинною капсулою, яка містить велику кількість гладеньких м'язових клітин. Гістологічно передміхурова залоза представлена двома компонентами: волокнисто-м'язовою стромою та численними залозами.

Волокнисто-м'язова строма складається із сполучної тканини та гладеньких міоцитів. У стромі розташовані численні кровоносні та лімфатичні судини, добре розвинуті колагенові і еластичні волокна. Строма передміхурової залози оточує секреторні відділи та вивідні протоки простатичних залоз, утворює між ними скоротливі перегородки – волокнисто-м'язові тяжі, які зв'язані з капсулою (рис.5). При еякуляції їх скорочення сприяє викиду секрету простатичних залоз у сечівник, навколо якого гладенька м'язова тканина строми передміхурової залози утворює внутрішній сфінктер сечового міхура.

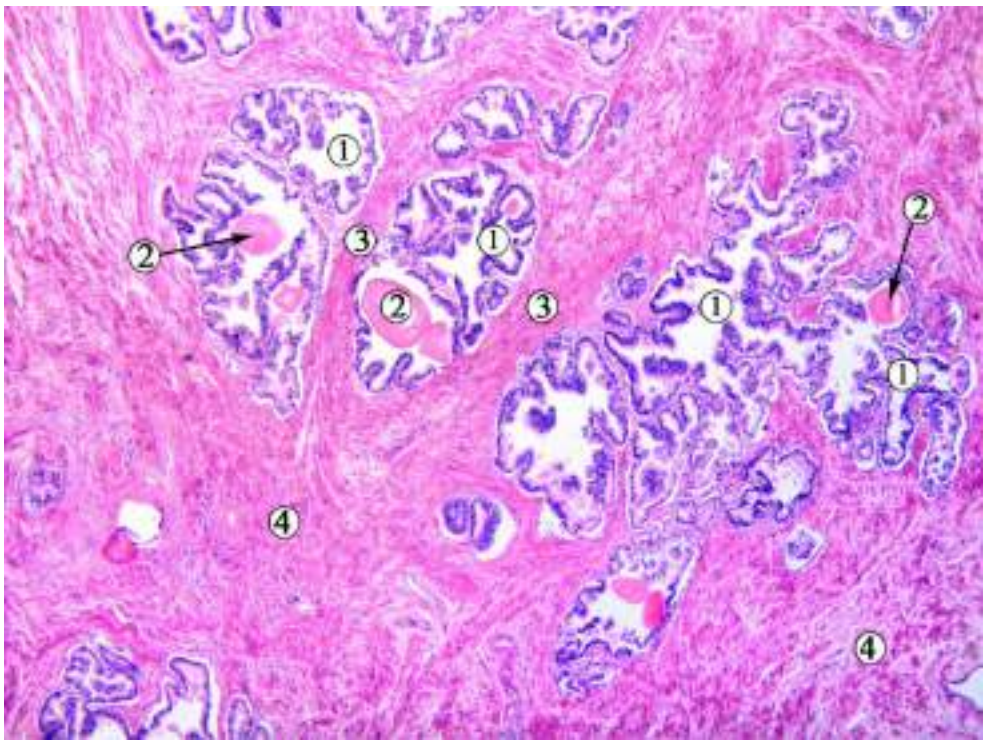

Рис.5

1 - кінцеві відділи простатичних слизових залоз
2 - простатичні конкременти
3 - пучки гладких міоцитів
4 - пухка сполучна тканина

Простатичні залози поділяються на три групи: слизові (періуретральні, або внутрішні), підслизові (проміжні) та головні (простатичні, або зовнішні). Слизові залози – короткі, із розширеними секреторними відділами, вивідні протоки яких відкриваються у різних ділянках простатичної частини сечівника. Підслизові залози оточують простатичну частину сечівника та відкриваються своїми вивідними протоками латеральніше сім'яного горбка. Підслизові залози відділені від головних залоз добре розвинутим прошарком гладенької м'язової тканини. Головні залози – самі великі, в кількості 30-50 залягають в периферійній зоні передміхурової залози. Вони відкриваються у вивідні протоки, що впадають у сечівник латеральніше від сім'яного горбка, але ближче до нього, ніж місце впадіння в сечівник проток підслизових залоз.

Кінцеві відділи простатичних залоз – трубчасто-альвеолярні, вистелені одношаровим однорядним кубічним або високим призматичним епітелієм, місцями – одношаровим багаторядним призматичним епітелієм. Ділянки вивідних проток безпосередньо біля сечівника вистелені багатошаровим перехідним епітелієм (рис.6).

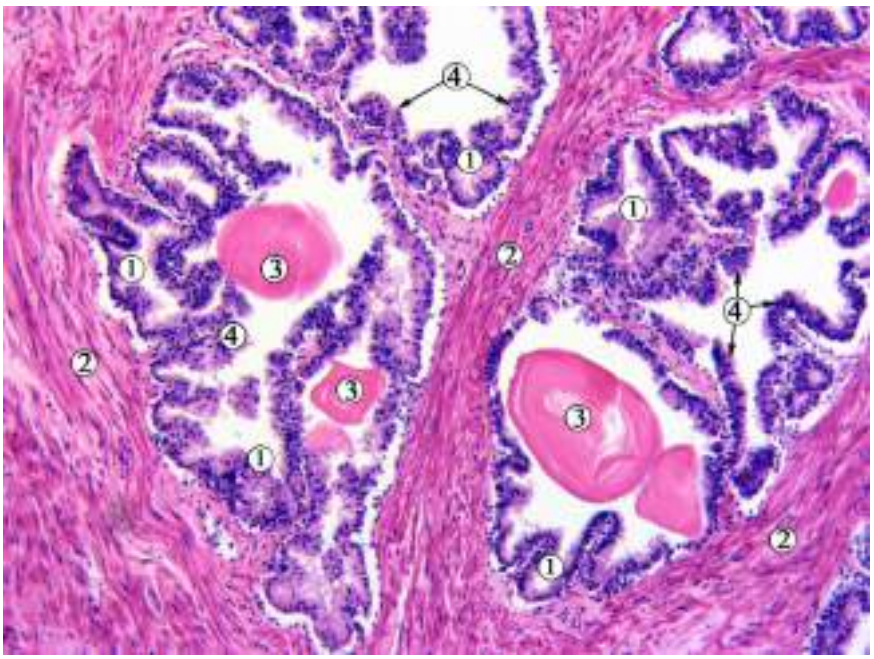

Рис.6

1 – кінцеви відділи простатичних залоз

2 – гладка м'язов тканина

3 – простатичні конкременти

4 – епітелій

4-epithelium

У складі епітелію простатичних залоз зустрічаються три види клітин: головні, базальні та ендокринні. Головні клітини кубічної форми, високі, їх ядра розташовуються в базальній частині клітини, а апікальна частина цитоплазми заповнена секреторними гранулами різних розмірів. Головні клітини виконують основні функції передміхурової залози, виробляють секрет її залоз. Секрет – водяниста непрозора рідина із слабкокислою реакцією (pH 6,5) і низькою концентрацією білка; містить лимонну кислоту, цинк, протеолітичні ферменти, які забезпечують розрідження еякуляту, а також простагландини –гормони, які впливають на скоротливу здатність гладенької мускулатури жіночих статевих шляхів при попаданні туди еякуляту. Базальні клітини – низькі, з темними ядрами та бідною на органели цитоплазмою. Ці клітини розташовуються між основами головних секреторних клітин і служать джерелом оновлення епітелію. Ендокринні клітини простатичних залоз відносяться до дифузної ендокринної системи, їх цитоплазма містить гранули із серотоніном, соматостатином і кальцитоніном, які впливають на скоротливу здатність гладенької м’язової тканини строми простати та секреторну діяльність епітеліальних клітин.

Цибулино-сечівникові залози – складні розгалужені трубчасто-альвеоларні залози, вивідні протоки яких впадають у проксимальний відділ сечівника. Кожна залоза складається із декількох часточок, які відділені одна від одної прошарками сполучної тканини, що містить багато еластичних волокон і гладеньких міоцитів. Кінцеві секреторні відділи цибулино-сечівникових залоз побудовані із плоских, кубічних або призматичних слизових клітин, форма яких залежить від кількості в них секрету та функціональної активності клітин. Епітеліоцити лежать на базальній мембрані, ззовні від якої розташовуються міоепітеліальні клітини. Секрет цибулино-сечівникових залоз представляє собою прозору в’язку рідину, що містить глікозаміноглікани. Значення секрету полягає у розрідженні сперми.

Прутень (статевий член) – копулятивний орган, який забезпечує введення сперми в статеві шляхи жінки, а також служить для сечовиведення. Його основу складають три поздовжньо орієнтовані утвори – два парних печеристих тіла та губчасте тіло. Через губчасте тіло проходить сечівник (губчаста частина). Губчасте тіло довше печеристого, його розширена передня частина утворює голівку прутня. Ззовні статевий член вкритий тонкою шкірою, гіподерма якої не містить жирових клітин, а в ділянці голівки гіподерма взагалі відсутня. Губчасте та печеристі тіла ззовні оточені білковою оболонкою, яка утворена щільною сполучною тканиною, багатою на еластичні волокна та гладенькі міоцити.

Кожне печеристе тіло пронизане мережою тонких сполучнотканинних трабекул, між якими розташовані простори – кавернозні лакуни (синуси), в порожнини яких відкривається мережа капілярів та звивисті артерії, що проходять у стінці трабекул. У центрі кожного печеристого тіла проходить глибока центральна артерія. Кавернозні синуси мають тонку стінку, вистелені ендотелієм. У стані спокою вони звужені, мають щілинний просвіт і практично не заповнені кров'ю. При ерекції кавернозні синуси переповнюються кров'ю та різко збільшуються в об'ємі. Стінка артерій і вен прутня багата на м'язові елементи, скорочення яких перекриває відтік крові до органа, що забезпечує його ригідність під час ерекції.

Губчасте тело має подібну будову, але його білкова оболонка тонша, кавернозні синуси більш мілкі, за винятком головки, де розташовані великі синуси. При ерекції стан ригідності в губчастому тілі не настільки виражений, як у печеристих тілах.

5.11. Жіноча статева система.

Жіноча статева система, як і чоловіча, виконує генеративну функцію, яка полягає в утворенні статевих клітин, та ендокринну — продукція статевих гормонів. Крім того, органи жіночої статевої системи забезпечують внутрішньоутробний розвиток плода та секрецію молока. До органів жіночої статевої системи належать: статеві залози (яєчники) і додаткові органи статевого тракту (яйцеводи, матка, піхва, зовнішні статеві органи, молочні залози). Органи жіночої статевої системи досягають повного розвитку з настанням статевого дозрівання, коли встановлюється їх циклічна діяльність, що контролюється гормональними та нейрональними механізмами.

5.11.1. Яєчник

Яєчник – парна жіноча статева залоза, в якій утворюються жіночі статеві клітини – яйцеклітини та продукуються жіночі статеві гормони – естрогени та прогестерон. Ендокринна функція яєчників починає проявлятися при досягненні жіночим організмом статевої зрілості.

Ззовні яєчник вкритий поверхневим (гермінативним) епітелієм, клітини якого розташовуються одним шаром на тоненькій базальній мембрані. Під епітелієм міститься білкова оболонка, яка складається з колагенових та еластичних волокон і невеликої кількості гладеньких міоцитів. Під білковою оболонкою розташовується кіркова речовина, а глибше, в центрі, – мозкова речовина яєчника.

Кіркова речовина займає периферійну частину яєчника, складається із строми та паренхіми. Строма представлена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка багата на інтерстиційні клітини. Паренхіма характеризується наявністю оваріальних фолікулів різного ступеня зрілості: примордіальних, первинних, вторинних (пухирчастих), третинних (зрілих) фолікулів, жовтих, білуватих і атретичних тіл (рис.1).

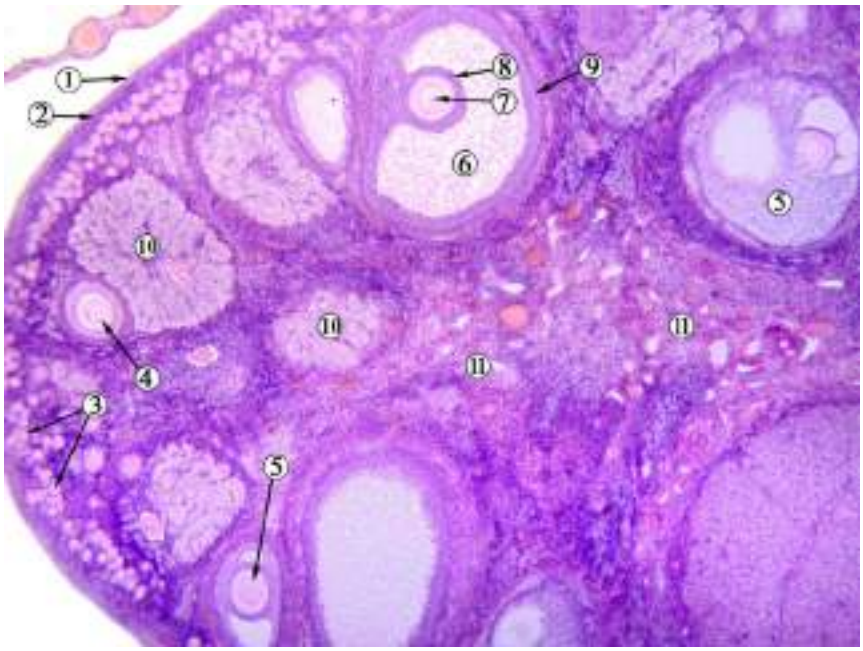

Рис.1
1 - гермінативний епітелій
2 - білочна оболонка
3 - примордіальні фолікули
4 - первинний фолікул
5 - вторинний фолікул
6 - третинний (зрілий) фолікул
7 - яйцеклітина

8 - фолікулярні клітини
9 - тека (зовнішня та внутрішня)
10 - жовте тіло
11 - сполучна тканина

Примордіальні фолікули розташовуються у вигляді скупчень під білковою оболонкою по периферії кіркової речовини яєчника. Примордіальний фолікул кулястої форми, складається з овоцита I порядку, який оточений одним шаром плоских фолікулярних клітин (рис.2). Подальший ріст примордіальних фолікулів супроводжується змінами овоцита, фолікулярних клітин та строми, яка їх оточує. Первинні фолікули переважають за розмірами примордіальні фолікули. Кожен первинний фолікул складається із овоцита I порядку, який оточений одним або декількома шарами кубічних фолікулярних клітин. Між овоцитом та фолікулярними клітинами з'являється прозора оболонка у вигляді безструктурного оксифільного шару.

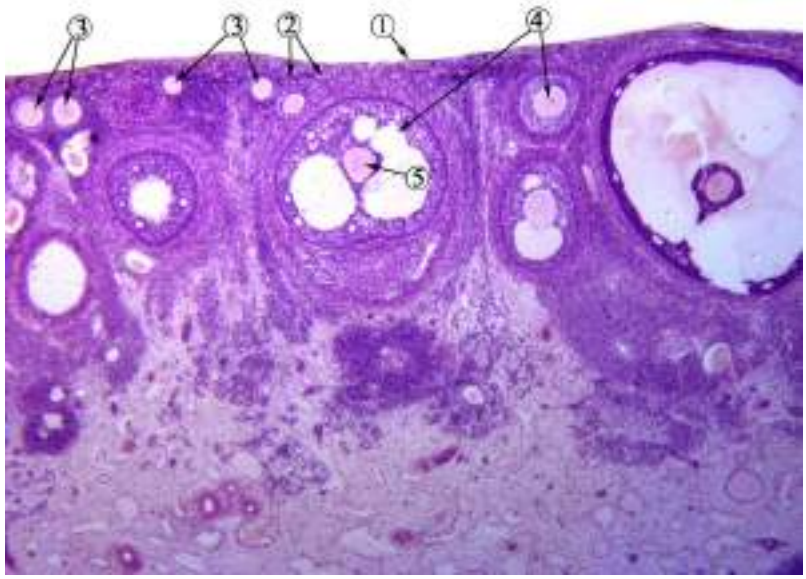

Рис. 2
1 - мезотелій
2 - примордіаальні фолікули
3 - первинні фолікули
4 - вторинні фолікули
5 - овоцит I порядку

Вторинні фолікули складаються із овоцита I порядку, який оточений багатошаровим фолікулярним епітелієм, що синтезує фолікулярну рідину. Фолікулярна рідина заповнює порожнину фолікула (фолікулярну печеру), містить жіночі статеві гормони – естрогени. По мірі накопичення естрогенів овоцит I порядку з потовщеною прозорою оболонкою, що його оточує та радіально розміщеними фолікулярними клітинами, які утворюють променистий

вінець, у вигляді яйценосного горбка зміщуються до одного із полюсів фолікула. Фолікул, що оточений сполучнотканинною оболонкою (тека) має два шари: внутрішній і зовнішній. У внутрішньому шарі теки біля численних кровоносних капілярів знаходяться інтерстиційні клітини. Зовнішній шар теки утворений щільною волокнистою сполучною тканиною.

Третинні фолікули формуються із вторинних фолікулів внаслідок секреції фолікулярними клітинами прозорої в'язкої фолікулярної рідини, яка накопичується у великій порожнині фолікула та займає більшу частину його об'єму. У третинному фолікулі овоцит лежить ексцентрично в складі яйценосного горбика, який виступає в просвіт фолікула. По периферії овоцита радіально розташовуються фолікулярні клітини, які з'єднані із прозорою зоною своїми довгими відростками і утворюють променистий вінець. Внутрішня та зовнішня сполучнотканинні теки характеризуються значним кровонаповненням судин. Третинні фолікули формуються під дією гормону гіпофіза – фолітропіну.

Подальше збільшення об'єму третинного фолікула, який переповнений фолікулярною рідиною, призводить до розтягнення та витончення його зовнішньої і білкової оболонок яєчника в місці прилягання зрілого фолікула з наступним розривом і виходом овоцита I порядку із яєчника. Розрив стінки зрілого фолікула яєчника і вихід овоциту I порядку в черевну порожнину та в подальшому в маткову трубу називається овуляцією.

Після овуляції із залишків зрілого фолікула в яєчнику утворюється тимчасова додаткова ендокринна залоза – жовте тіло (рис.3), яка в процесі свого розвитку проходить декілька стадій: стадія проліферації та васкуляризації – характеризуються активним розмноженням клітин зернистого шару фолікула та теки і проростанням їх густою мережою кровоносних капілярів; стадія залозистого метамарфозу – характеризується скупченням жовтого пігменту лютеїну в клітинах зернистого шару фолікула та перетворенням останніх у залозисті клітини жовтого тіла – зернисті лютеїноцити та перетворенням клітин внутрішньої теки на тека-лютеїноцити; стадія розквіту – характеризується активною функцією лютеїноцитів, що полягає у синтезі жіночого статевого гормону – прогестерону. Під впливом прогестерону відбувається фаза секреції менструального циклу. Цей гормон готує матку до імплантації зародка і сприяє перебігу перших місяців вагітності.

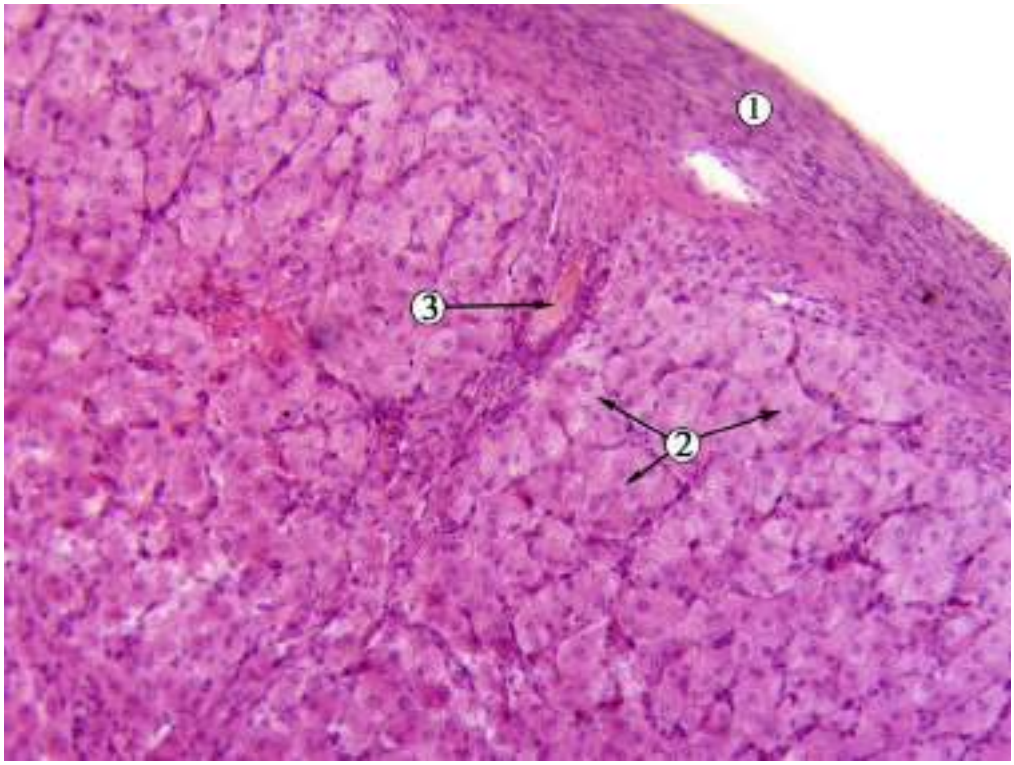

Рис.3
1 - сполучна тканина
2 - лютеїноцити
3 - кровоносні судини

Існує менструальне жовте тіло та жовте тіло вагітності. Різниця між ними полягає лише у тривалості періоду розквіту та розмірах: період розквіту менструального жовтого тіла триває 12-14 днів, його розміри досягають до 2 см; жовте тіло вагітності функціонує протягом 6 місяців вагітності і має розміри до 5 см. Після зупинки функціонування як жовте тіло вагітності, так і менструальне жовте тіло, зазнають інволюції, або стадії зворотнього розвитку - послідовні дегенеративні зміни лютеїноцитів з їх зруйнуванням і заміщенням щільним сполучнотканинним рубцем – білуватим тілом. Останнє зберігається в яєчнику протягом багатьох років, а потім розсмоктується.

Атретичні тіла виникають внаслідок того, що частина фолікулів, які ростуть, зупиняють свій ріст, руйнуються та редукуються. Під час атрезії спочатку гине овоцит, а його прозора оболонка – зморщена та потовщена довгий час залишається в центрі атретичного тіла. Атретичне тіло відрізняється від жовтого тіла тим, що в центрі його міститься сполучнотканинний рубець.

Мозкова речовина розташована в центрі яєчника і не містить фолікулів. Вона утворена сполучнотканинною стромою, містить багато еластичних волокон, великих кровоносних судин і нервових волокон.

5.11.2. Яйцеводи.

Яйцеводи (маткові труби) - парний трубчастий орган, дистальний кінець якого має вигляд лійки, відкритий та контактує з поверхнею яєчника. Проксимальний кінець пронизує стінку матки в ділянці бічної поверхні її дна і з'єднує трубу із порожниною матки. Маткові труби відіграють важливу роль в ранніх процесах ембріонального розвитку, оскільки за їх допомогою захоплюється овоцит при овуляції; відбувається його транспорт у напрямку до порожнини матки; створюються умови для безперешкодного просування сперматозоїдів назустріч овоциту. Маткові труби забезпечують середовище, яке необхідне для запліднення, початкового розвитку зародка та транспорту зародка у порожнину матки.

Стінка маткової труби складається із трьох оболонок: слизової, м'язової та серозної. Слизова оболонка утворює численні високі складки, які в ампульній частині називаються фімбріями. У перешийку ці складки стають коротшими, а в інтерстиційному сегменті перетворюються на короткі гребінці. Слизова оболонка вкрита одношаровим призматичним епітелієм, в складі якого розрізняють війчасті та секреторні клітини. Війчасті клітини на апікальній поверхні містять війки, висота яких змінюється протягом статевого циклу, що вказує на ступінь морфофункціональної зрілості епітелію. Секреторні клітини характеризуються розвиненими органелами та великими ядрами. Вони виробляють речовини, які необхідні для трофіки жіночої статевої клітини.

Власна пластинка слизової оболонки, яка розташовується під базальною мембраною епітелію, утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. крім типових для цієї тканини клітин (фібробласти, макрофаги, тканинні базофіли), містить клітини, які здатні до перетворення в децидуальні. При пошкодженні епітелію слизової оболонки маткової труби власна пластинка слизової оболонки часто реагує утворенням сполучнотканинних рубців, які можуть бути причиною порушення транспорту гамет та зародка і, власне, причиною їх загибелі, або розвитку позаматкової трубної вагітності. М'язова оболонка утворена двома нечітко відмежованими шарами гладеньких міоцитів: товстим внутрішнім циркулярним та тонким зовнішнім поздовжнім. Товщина м'язової оболонки зростає від лійки труби до її перешийка. У ділянці перешийка внутрішній циркулярний шар формує коловий м'яз маткової труби, який у випадку імплантації зародка у стінку труби легко травмується і розривається. Скоротливу активність маткової труби регулюють статеві стероїдні гормони: естрогени підсилюють рухову активність труб, а прогестерон – пригнічує. Серозна оболонка утворена шаром сполучної тканини, який містить судини та нерви, вкрита мезотелієм.

5.11.3. Матка. Оваріально-менструальний цикл.

Матка — порожнистий м’язовий орган сплющеної грушоподібної форми, що призначений для виношування плода. У матці зародок знаходиться протягом всього циклу пренатального розвитку, забезпечується поживними речовинами та необхідним захистом.

Стінка матки складається з трьох оболонок: слизової (ендометрій), м’язової (міометрій) та серозної (периметрій) (рис.1). Ендометрій є найбільш динамічною оболонкою, оскільки часто піддається циклічній морфологічній перебудові, яка супроводжується щомісячними матковими кровотечами. Ендометрій не утворює складок, просвіт матки має вигляд щілини. Складається ендометрій з двох пластинок: епітеліальної та власної. Епітеліальна пластинка утворює трубоподібні вростання у власну пластинку, формує так звані маткові залози або крипти. Вона вкрита високим одношаровим призматичним епітелієм, у складі якого розрізняють війчасті та секреторні клітини. Власна пластинка слизової оболонки (строма ендометрію) утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, містить багато кровоносних судин і клітинних елементів, серед яких переважають децидуальні клітини. Кінцеві секреторні відділи простих трубчастих маткових залоз залягають у глибині цієї пластинки. Їх розміри, об’єм та щільність розташування залежать від фази статевого циклу.

Рис.1

1 - просвіт матки
2 - ендометрій
3 - маткові залози
4 - міометрій
5 - периметрій

В ендометрії виділяють два шари, які відрізняються за будовою та функціями: базальний і функціональний. Базальний шар ендометрію містить дистальні ділянки маткових залоз, оточені стромою і прямі артерії та проксимальні відділи спіральних артерій. Цей шар є джерелом відновлення функціонального шару в менструальному циклі, а також при пошкодженні його цілісності після абортів і пологів. Функціональний шар набагато товстіший базального. Він містить поверхневий компактний шар із щільно розташованими клітинами строми і глибокий губчастий шар з численними залозами та спіральними артеріями. Наприкінці кожного менструального циклу він руйнується, а в наступному циклі відновлюється.

Міометрій складається із трьох шарів гладеньких м'язових клітин, між якими розташовуються прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини. У зв'язку з тим, що відсутня підслизова оболонка, міометрій нерухомо з'єднаний із базальним шаром власної пластинки слизової оболонки матки. Внутрішній м'язовий шар, який розташований під слизовою оболонкою (підслизовий шар), складається із косо орієнтованих пучків гладеньких міоцитів і є самим крихким шаром; середній має циркулярний напрямок м'язових клітин, а зовнішній - теж косопоздовжній напрямок міоцитів, протилежний внутрішньому шару (рис.2). Між шарами міометрію немає різких меж – групи клітин утворюють анатомічні переходи і складають єдиний м'язовий комплекс, який в процесі пологів розвиває високу, але рівномірну силу скорочення на плід. При вагітності в клітинах міометрію накопичуються глікоген, АТФ, електроліти, вітаміни, серотонін, катехоламіни, необхідні для нормального перебігу пологів. Периметрій вкриває більшу частину поверхні матки. У формуванні периметрію бере участь мезотелій, який лежить на поверхні органа, та пухка волокниста сполучна тканина, яка формує прошарок, що примикає до м'язової оболонки матки. Однак, не на всіх ділянках цей прошарок однаковий. Навколо шийки матки, особливо з боків і спереду, є велике скупчення жирової тканини – параметрію. Через параметрій до стінки матки підходять магістральні судини і нерви.

Рис.2
1 - просвіт матки
2 - ендометрій
3 - маткові залози
4 - міометрій
4.1 - підслизовий шар
4.2 - судинний шар
4.3 - надсудинний шар
5 - периметрій

Піхва

Піхва – нижня частина жіночого репродуктивного тракту, що виконує функцію родового каналу. Це еластична трубка, яка добре розтягується та з'єднує присінок піхви з шийкою матки.

Стінка піхви складається із слизової, м'язової та адвентиційної оболонок. Слизова оболонка вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм, в якому розрізняють базальний, проміжний та поверхневий шари. Останній ще називають функціональним, оскільки він зазнає змін впродовж статевого циклу. Клітини поверхневих шарів містять зерна кератогіаліну та багаті на глікоген. Розпад глікогену під впливом мікрофлори піхви призводить до утворення молочної кислоти, яка володіє бактерицидними властивостями і перешкоджає розвитку патогенних мікроорганізмів. Власна пластинка слизової оболонки складається з пухкої волокнистої сполучної тканини, численні еластичні волокна якої утворюють глибоку та поверхневу мережу. М'язова оболонка утворена поздовжніми пучками гладеньких міоцитів, між якими є невелика кількість циркулярно розташованих м'язових елементів. Адвентиційна

оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, містить венозні сплетення та зв’язує піхву із сусідніми органами.

Зовнішні статеві органи

Зовнішні статеві органи представлені комплексом структур (присінок піхви, малі та великі соромітні губи, клітор), які розташовані навколо зовнішнього отвору піхви і утворюють, так звану, вульву. До початку статевого життя вхід у піхву частково закритий тонкою дівочою перетинкою.

Присінок піхви вистелене багатошаровим плоским епітелієм, в який відкриваються альвеолярно-трубчасті залози – бартолінові залози, які продукують слиз.

Малі соромітні губи –складки слизової оболонки, вкриті багатошаровим епітелієм, що може частково зроговівати та клітини які містять пігмент. Основу малих соромітних губ складає пухка волокниста сполучна тканина, в якій розташовується велика кількість судин, еластичних волокон та кінцевих відділів сальних залоз.

Великі соромітні губи — це складки шкіри з великою кількістю жирової тканини. У них закладені сальні та потові залози. Зовнішня поверхня великих соромітних губ вкрита волоссям.

Клітор за будовою відповідає дорсальній частині чоловічого статевого члена. Він складається з двох еректильних печеристих тіл, які закінчуються голівкою, що вкрита багатошаровим плоским зроговілим епітелієм.

Комплекс зовнішніх статевих органів має добре розвинуту систему різноманітних рецепторів (дотикові нервові тільця, інкапсульовані генітальні тільця, тільця Фатер-Пачіні).

Оваріально-менструальний цикл

У період репродуктивної зрілості (з 13-15 до 40-45 років) організм жінки періодично готується до зачаття та виношування вагітності. Фізіологічно це проявляється щомісячною морфологічною перебудовою органів жіночої статевої системи, які при відсутності запліднення закінчуються матковими (менструальними) кровотечами. Циклічна діяльність жіночої статевої системи – оваріально-менструальний цикл – характеризується регулярністю морфофунціональних змін в яєчниках (оваріальний цикл), матці (менструальний цикл), маткових трубах та піхві. Тривалість оваріально-менструального циклу вираховується від першого дня попередньої менструації до першого дня наступної. У більшості жінок тривалість циклу становить 28 днів.

Умовно оваріально-менструальний цикл поділяють на три фази: менструальну (фаза десквамації), постменструальну (фаза проліферації, фолікулярна фаза) та пременструальну (фаза секреції, лютеїнова фаза).

Менструальна фаза триває 1-4 добу циклу. У цій фазі відбувається відторгнення поверхневого функціонального шару ендометрію разом із невеликою кількістю крові (50-150 мл). У гормональному відношенні менструальну фазу циклу розглядають як стадію спокою, оскільки в цей період жовте тіло не функціонує, а нова популяція вторинних фолікулів ще не почала свій розвиток. Дефіцит прогестерону та відсутність впливу естрогенів призводить до різкого спазму спіральних артерій ендометрію, зменшення надходження крові до функціонального шару (настає його ішемія), що веде до порушення цілісності стінки кровоносних судин і некротичних змін поверхневого шару. Некротизована частина ендометрію відторгається і разом із кров'ю видаляється із порожнини матки. Поверхня ендометрію, яка не вкрита епітелієм носить назву „фізіологічної рани".

Постменструальна фаза охоплює 5-14 добу циклу. У цей період циклу ендометрій представлений лише базальним шаром, в якому залишилися дистальні відділи маткових залоз. Постменструальна фаза починається посиленим ростом чергових фолікулів в яєчниках і продукцією ними естрогенів, які забезпечують процес регенерації функціонального шару ендометрію. На місці фолікула, який розірвався, формується менструальне жовте тіло, яке продукує прогестерон.

За рахунок епітелію дна маткових залоз, які збереглись у базальному шарі ендометрію після відторгнення функціонального шару, відбувається оновлення епітеліального покриву слизової оболонки. Маткові залози ростуть, але залишаються вузькими та прямими і не функціонують. Відбувається формування та ріст спіральних артерій, які мало звивисті у цій фазі. Покривний епітелій із низького перетворюється на високий призматичний.

Пременструальна фаза триває з 15 по 28 добу циклу, в ній завершується підготовка репродуктивної системи до вагітності. До її початку зрілий третинний фолікул зазнає овуляції, формується жовте тіло, клітини якого починають виробляти прогестерон під дією лютропіну гіпофіза. Під впливом цього гормону маткові залози збільшуються в розмірах, набувають характерної звивистої форми. Їх клітини накопичують глікоген, набрякають та починають активно секретувати в порожнину матки густий слиз, який необхідний для імплантації, трофіки та активації розвитку зародка. Артеріальні судини функціонального шару набувають спіральної формиу і скручуються у клубок, артерії в поверхневому шарі ендометрію розпадаються на велику кількість капілярів, які утворюють мережу. У власній пластинці слизової оболонки в

сполучній тканині під впливом прогестерону диференціюються децидуальні клітини, які за морфофункціональними характеристиками подібні до інтерстиційних клітин яєчника. До кінця пременструальної фази товщина ендометрію збільшується у два рази порівняно із початком постменструальної фази.

Якщо відбувається запліднення, то гіпертрофований стан ендометрію підтримується протягом 6-8 тижнів, що сприяє розвитку плаценти. Якщо запліднення не відбулося, не настає вагітність, то жовте тіло зникає, знижується рівень прогестерону, що викликає відторгнення функціонального шару ендометрію та початок чергової менструальної фази, тобто цикл повторюється.

5.11.4. Молочна залоза.

Молочні залози є видозміненими шкірними потовими залозами, які присутні у представників як жіночої, так і чоловічої статі. Їх форма, розміри та структура варіабельні в різні періоди життя, що зумовлено різницею гормонального фону жіночого та чоловічого організмів.

Молочні залози – складно розгалужені трубчасто-альвеолярні залози, що секретують за апокриновим типом. У дорослої жінки кожна молочна залоза складається із 15-20 часток, які розмежовуються тяжами щільної волокнистої сполучної тканини. До складу кожної частки входить декілька часточок, оточених сполучною тканиною та великою кількістю жирової клітковини. Часточки є структурно-функціональними одиницями молочної залози, вони утворені групою альвеолярних кінцевих відділів та системою вивідних протоків, які відкриваються на вершині соска молочними протоками.

Сосок представляє собою потовщення шкіри частини молочної залози конічної або циліндричної форми. Сосок вкритий багатошаровим плоским зроговілим епітелієм, в якому є велика кількість меланоцитів. Відмінною особливістю будови соска є наявність глибоких дермальних інвагінацій в епітеліальний пласт з великою кількістю еластичних волокон, капілярів і нервових закінчень. Велика кількість чутливих рецепторних закінчень пов’язана з тим, що виділення молока зумовлено рефлексом на подразнення цих закінчень актом ковтання.

Система молочних проток включає:

- кінцеву секреторну протоку, що відкривається на верхівці соска молочних залоз;
- молочні синуси, які впадають у кінцеву секреторну протоку та служать резервуарами для накопичення молока;
- молочні протоки, що збирають секрет з молочних синусів;
- альвеолярні молочні ходи, на які розгалужуються молочні синуси.

Молочні ходи до лактації закінчуються сліпо, а з настанням вагітності та лактації дають початок численним альвеолам. Переважна більшість проток вистелена одношаровим епітелієм, решта багатошаровим плоским, які оточені міоепітеліальними клітинами.

Кінцеві секреторні відділи (альвеоли) молочної залози мають вигляд округлих або злегка витягнутих пухирців. Альвеоли побудовані з секреторних клітин – лактоцитів, форма яких залежить від кількості секрету в альвеолах: якщо секрету мало, то клітини високі, якщо багато – низькі. Клітини лежать одним шаром на базальній мембрані та з’єднуються між собою за допомогою

десмосом. У цитоплазмі лактоцитів добре розвинуті гранулярна та агранулярна ендоплазматичні сітки та комплекс Гольджі, велика кількість мітохондрій, лізосом. Назовні від лактоцитів розміщений несуцільний шар зірчастих міоепітеліоцитів, які скороченнями своїх відростків сприяють виведенню секрету.

Секрет молочних залоз – молозиво та молоко – збалансовані суспензії ліпідів у водному розчині білків, вуглеводів і мінеральних солей, що є найоптимальнішим та першочерговим харчуванням новонародженої дитини. Білок (казеїн) синтезується на гранулярній ендоплазматичній сітці, упаковується в мембрани в комплексі Гольджі і виділяється шляхом злиття мембран секреторних гранул з плазмолемою (мерокриновий тип секреції). Значна кількість казеїнових гранул виділяється в міжклітинні канальці. Ліпіди зливаються з утворенням великих крапель, які направляються в апікальну частину клітини, виступають у просвіт кінцевого відділу, виділяються в нього разом з оточуючими їх ділянками апікальної частини цитоплазми (апокриновий тип секреції). Секреція молозива в альвеолах починається у другій половині вагітності, інтенсивна секреція повноцінного молока встановлюється протягом перших днів після народження дитини.

Залежно від функціонального стану розрізнять нелактуючу та лактуючу молочні залози. Нелактуюча молочна залоза (функціонально неактивна) містить слабко розвинутий залозистий компонент, який складається переважно із проток; альвеоли взагалі відсутні або розвинуті слабко (рис.1). Лактуюча молочна залоза (функціонально активна) утворена часточками, які складаються із добре розвинутих альвеол і системи вивідних проток (рис.2).

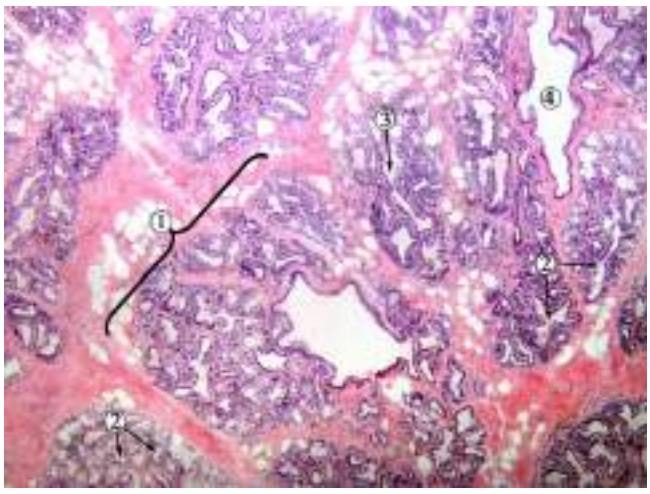

Рис.1

1 - частка залози
2 - альвеолярні ходи
3 - внутрішньочасточкові протоки
4 - міжчасточкова протока

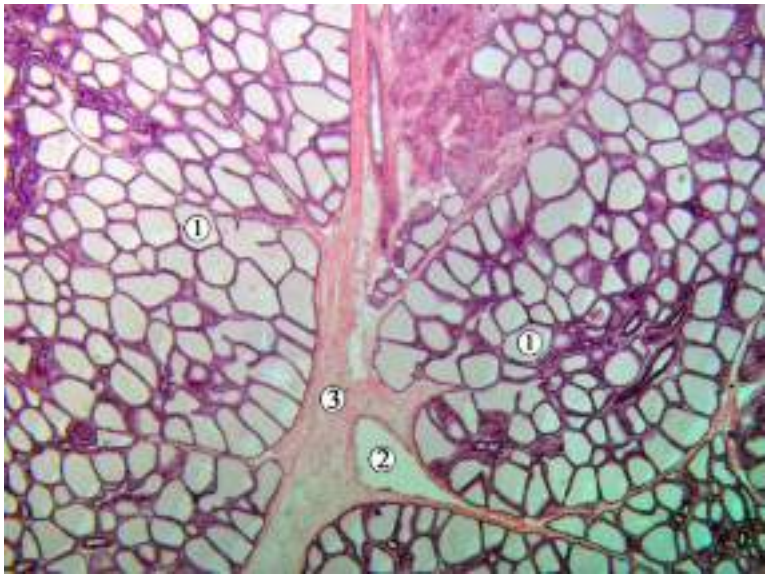

Рис.2

1 - альвеола
2 - міжчасточкова протока
3 - сполучнотканинна перегородка

Регуляція діяльності функціонуючої молочної залози здійснюється двома основними гормонами: пролактином аденогіпофіза та окситоцином гіпоталамуса. Пролактин стимулює залозисті клітини альвеол до синтезу молозива і молока. Під впливом окситоцину міоепітеліальні клітини скорочуються, що призводить до виведення секрету із альвеол і вивідних проток назовні.

ТЛУМАЧНИЙ СЛОВНИК

Агранулоцити – лейкоцити, цитоплазма яких не містить специфічної зернистості. Розрізняють моноцити і лімфоцити.

Агранулоцитоз – зменшення кількості гранулоцитів у периферійній крові.

Адвентиція – волокниста сполучна тканина, яка вкриває судини та деякі внутрішні органи у тих місцях, де немає серозної оболонки.

Аденогіпофіз – залозиста частка дистальної, проміжної та туберальної частини гіпофіза, виробляє і виводить у кров низку гормонів.

Адипоцити – див. **Клітини жирові**.

Адреналін – гормон мозкової речовини надниркових залоз, продукується хромафінними клітинами.

Азур – органічний барвник, використовується для фарбування гістологічних препаратів, головним чином мазків крові; утворюється при обробці метиленової синьки розчинами лугів.

Азурофілія – здатність гістологічних структур забарвлюватися азуром; в результаті продукти реакції набувають яскраво-червоного кольору.

Аксон – довгий відросток, який відходить від тіла нервової клітини і передає нервовий імпульс від тіла клітини до інших нейронів або робочих органів.

Актин – білок, з якого побудовані тонкі міофіламенти міофібрил поперечно-смугастого м'язового волокна; їх взаємодія із товстими міозиновими міофіламентами лежить в основі механізму скорочення м'язів.

Альбуміни – білки плазми крові, що забезпечують підтримання онкотичного тиску, регулюють об’єм крові, що циркулює та інтенсивність утворення сечі, виконують транспортну функцію, мають буферні властивості.

Альвеола залозиста – кінцевий секреторний відділ екзокринної залози (слинної, підшлункової, молочної), що має форму пухирця.

Альвеола зубна – заглибина в кістці верхньої або нижньої щелепи, в якій розміщений корінь зуба.

Альвеола легенева – заповнений повітрям пухирець, що входить до складу ацинуса легені; через стінку альвеоли здійснюється газообмін між кров'ю та повітрям легені.

Альвеола молочна – кінцевий секреторний відділ молочної залози; має форму пухирця, в просвіті якого нагромаджуються секреторні продукти - компоненти молока.

Альвеолоцити – клітини, що вистеляють легеневі альвеоли; розрізняють респіраторні, секреторні та альвеолярні макрофаги.

Альдостерон – стероїдний гормон, який продукується клітинами клубочкової зони кори надниркової залози; затримує виділення натрію з сечею, посилює перебіг запальних процесів в організмі.

Амітоз – прямий поділ клітини, при якому не відбувається конденсації хромосом і не утворюється веретено поділу. Амітоз призводить до поділу ядра і появи дво- або багатоядерних клітин.

Аналізатор – складний нервовий механізм, який складається із рецепторного сприймаючого апарату, провідників нервових імпульсів і мозкового центру, де відбувається аналіз усіх тих подразників, які надходять із зовнішнього середовища і організму людини.

Аналізатор вестибулярний (статичний) відіграє провідну роль у просторовій орієнтації, оскільки сприймає інформацію про прискорення чи сповільнення руху, а також про зміну положення голови у просторі.

Аналізатор зору служить для сприйняття, передачі й аналізу зорової інформації.

Аналізатор слуху служить для сприйняття, передачі й аналізу звукової інформації.

Анафаза – стадія поділу клітини після метафази, під час якої хромосоми розходяться до протилежних полюсів з утворенням дочірніх зірок, переходить у телофазу.

Анізоцитоз – наявність у крові формених елементів крові (переважно еритроцитів), розміри яких виходять за межі їх фізіологічної норми.

Аорта – найбільша судина тіла.

Апарат – сукупність органних або клітинних структур, які забезпечують виконання певної функції.

Апарат вестибуло-кохлеарний – периферійний відділ слухового і вестибулярного аналізаторів; включає розміщені у внутрішньому вусі чутливі елементи (спіральний орган, ампульні гребінці, плями маточки і мішечка), а також структури зовнішнього, середнього і внутрішнього вуха, що передають звукові коливання до спірального органа.
Апарат Гольджі – див. **Комплекс Гольджі**
Апарат нирки ендокринний – сукупність ендокриноцитів нирки; включає юкстагломерулярні клітини, клітини щільної плями, юкставаскулярні та мезангіальні клітини, які продукують ренін, еритропоетин, простагландини.
Апарат ока акомодаційний – структури очного яблука (циліарне тіло, кришталик, райдужна оболонка), які забезпечують фокусування на сітківку зображень предметів, розміщених на різній віддалі від спостерігача.
Апарат ока діоптричний – структури очного яблука (рогівка, кришталик, скловидне тіло, волога передньої камери ока), які забезпечують світлозаломлення в оці.
Апарат ока фотосенсорний – оптична частина сітківки ока, яка містить світлочутливі елементи - палички та колбочки, що забезпечують сприйняття світлових подразнень.
Апарат селезінки опорно-скоротливий – утворений щільною сполучною тканиною та гладенькими міоцитами капсули і трабекул селезінки.
APUD – система – див. **Дисоційована ендокринна система**
Артерії – кровоносні судини, по яких кров рухається від серця на периферію (до тканин).
Артеріоли – судини мікроциркуляторного русла, що знаходяться перед капілярами і регулюють кількість крові, яка протікає через орган. І.М. Сєченов ці судини назвав “кранами кровоносної системи”.
Астроцити – різновид клітин нейроглії зірчастої форми, складають опору для нейроцитів. Розрізнять дві групи: протоплазматичні та волокнисті астроцити.
Аутосоми – усі хромосоми набору, крім статевих; у людини в диплоїдному наборі міститься 44 аутосоми.
Ацидофілія – здатність гістологічних структур забарвлюватися кислими барвниками (еозином, кислим фуксином тощо).
Ациноцити – див. **Екзокриноцити підшлункової залози**.
Ацинус – мікроскопічний утвір, що своєю формою, як правило, нагадує ягоду або китицю винограду.
Ацинус залозистий – кінцевий секреторний відділ екзокринних залоз.
Ацинус легеневий– структурно-функціональна одиниця респіраторного відділу легені, яка складається з альвеолярних бронхіол, альвеолярних ходів і альвеолярних мішечків. У ньому відбувається газообмін.
Ацинус панкреатичний – структурно-функціональна одиниця екзокринної частини підшлункової залози; включає вставну протоку в оточенні 10 - 15 екзокринних панкреатоцитів.
Ацинус печінковий – структурно-функціональна одиниця печінки; є ділянкою паренхіми, що має форму ромба, в гострих кутах якого лежать центральні вени, в тупих - портальні тракти (тріади) печінки.
Базофіли тканинні (тучні клітини) – клітини, що синтезують, накопичують і секретують ряд біологічно активних речовин: гепарин, серотонін, гістамін, дофамін тощо. Для морфології тучних клітин характерна наявність в їх цитоплазмі специфічної зернистості, яка за будовою і складом вмісту гранул подібна до базофілів.
Базофілія – здатність гістологічних структур зафарбовуватись основними барвниками (наприклад, гематоксилін, азуром, тощо).
Барабанна перетинка – фіброзна пластинка, що відмежовує зовнішній слуховий хід від барабанної порожнини середнього вуха.
Барабанні сходи – нижній перилімфатичний простір кісткової завитки, відмежований від протоки завитки базальною мембраною.
Бар'єр – сукупність структур, розміщених між різними середовищами організму (повітрям і кров'ю, кров'ю і сечею, кров'ю і ліквором тощо).

Бар'єр аерогематичний – сукупність структур, розміщених між повітрям та кров'ю в легенях, через які здійснюється газообмін; включає компоненти стінки альвеол і прилеглих гемокапілярів.
Бар'єр гематоенцефалічний – бар'єр між кров'ю і нервовою тканиною або спинномозковою рідиною; утворений ендотелієм гемокапілярів, щільною базальною мембраною, відростками астроцитів та інших клітинних елементів нейроглії.
Бар'єр гематотестикулярний – бар'єр між кров'ю і вмістом сім'яних канальців яєчка.
Бар'єр гематотимусний – бар'єр між кров'ю і лімфоцитами кіркової речовини тимуса; оберігає лімфоцити від контакту з надлишковою кількістю антигенів.
Бар'єр гістогематичний – загальна назва структур, що лежать між кров'ю і тканинами, забезпечують обмін речовин і тканинний гомеостаз.
Бар'єр фільтраційний – сукупність структур, що лежать між кров'ю в капілярах ниркового клубочка та первинною сечею в порожнині капсули нефрона.
Барорецептори – різновид інтерорецепторів, що є чутливими до механічного розтягування стінки порожнистого органа, обумовлене тиском його вмісту.
Біла речовина мозку – частина головного і спинного мозку, побудована із нервових волокон, нейроглії та не містить тіл нейроцитів.
Бронхи – трубчасті органи, що належать до нижніх дихальних шляхів; є розгалуженнями трахеї, розташовані як у складі легень, так і поза ними.
Бронхіоли – трубочки в легенях, якими закінчуються повітроносні шляхи і починаються респіраторні відділи.
Бронхіола дихальна (респіраторна) – є дихотомічним розгалуженням кінцевих (термінальних) бронхіол, яка входить до складу легеневого ацинуса і бере участь у газообміні.
Бронхіола респіраторна – див. **Бронхіола дихальна**.
Брунька смакова – периферійний відділ смакового аналізатора; локалізуються в складі сосочків язика, іноді - в слизовій оболонці м'якого піднебіння, задньої поверхні зіву та надгортанника.
Вазопресин – див. **Гормон антидіуретичний**.
Велика півкуля мозку – парна розширена частина кінцевого мозку, відокремлена повздовжньою борозною від протилежної.
Вена – це кровоносна судина, по якій кров рухається з периферії (від тканин) до серця.
Вена безм'язового типу – венозна судина, в стінці якої відсутні м'язові елементи; до них належать вени оболонок мозку, кісток, сітківки, селезінки, плаценти.
Вена м'язового типу – венозна судина, в стінці якої є пучки гладеньких міоцитів; розрізняють вени м'язового типу з сильним і слабким розвитком м'язових елементів.
Венула – початкова судина венозної системи, яка лежить між гемокапіляром та веною.
Веретено нервово-м'язове – різновид чутливих капсульованих нервових закінчень у скелетній м'язовій тканині.
Веретено нервово-сухожилкове – різновид чутливих капсульованих нервових закінчень у складі сухожилка.
Веретено поділу – структура клітини, що забезпечує розходження хромосом під час мітозу або мейозу; має форму веретена, на кінцях якого розміщені центріолі, а в середній частині - хромосоми; виникає в профазі.
Вестибулярні сходи – верхній перилімфатичний простір кісткової завитки внутрішнього вуха, відмежований від протоки завитки вестибулярною мембраною.
Вестибулярний орган – периферійний відділ вестибулярного аналізатора, який складається з отолітового апарату і трьох півколових каналів. Руйнування вестибулярного органа спричинює втрату відчуття рівноваги.
Війки – спеціальні рухові органели клітини, які розташовані на апікальній поверхні епітеліоцитів повітроносних шляхів, маткових труб, матки, виносних канальців яєчка.
Вікно кругле – отвір у медіальній стінці барабанної порожнини середнього вуха; закритий барабанною перетинкою, яка відмежовує перилімфу барабанних сходів від порожнини середнього вуха.

Вікно овальне – отвір у медіальній стінці барабанної порожнини, закритий основою стремінця, коливання якого передаються перилімфі вестибулярних сходів завитки внутрішнього вуха.
Включення цитоплазми – необов'язкові компоненти клітини, що виникають і зникають залежно від її функціонального стану. Вони можуть складатись із хімічних речовин різноманітної природи: ліпідів, вуглеводів, білків, вітамінів.
Внутрішнє середовище організму – сукупність рідких середовищ (кров, лімфа, тканинна рідина), які беруть безпосередню участь у процесах обміну речовин і забезпеченні гомеостазу в організмі.
Водяниста волога – див. **Волога очних камер.**
Волога очних камер (водяниста волога) – прозора рідина, що заповнює передню і задню камери та навколосудинний простір очного яблука; продукується відростками циліарного тіла.
Волокна – загальна назва ниткоподібних структур різної будови, що входять до складу клітин, тканин і органів, виконуючи певні функції.
Волокна еластичні – різновид волокон сполучної тканини, які побудовані з білка еластину.
Волокна колагенові – різновид волокон сполучної тканини, які побудовані з білка колагену.
Волокна м'язові посмуговані – структурно-функціональні одиниці скелетної м'язової тканини, які побудовані із симпласта та клітин - міосателітоцитів.
Волокна м'язові серцеві – м'язові волокна серця, які побудовані із скоротливих кардіоміоцитів, що лежать ланцюжком і з'єднані між собою вставними дисками.
Волокна нервові – загальна назва відростків нервових клітин, оточених гліальною оболонкою. Розрізняють мієлінові та безмієлінові нервові волокна.
Волокна нервові асоціативні – нервові волокна, що сполучають окремі ділянки кори великого мозку в межах однієї півкулі або клітини ядер спинного мозку в межах однієї половини сірої речовини.
Волокна нервові безмієлінові – різновид нервових волокон, які не мають мієлінової оболонки, характеризуються низькою швидкістю проведення нервових імпульсів; складаються з осьового циліндра, нейролеми і базальної мембрани.
Волокна нервові комісуральні – нервові волокна, що сполучають симетричні ділянки кори півкуль великого мозку або правої і лівої половин сірої речовини спинного мозку.
Волокна нервові ліаноподібні – різновид аферентних волокон мозочка, які надходять з білої речовини в його кору, де закінчуються синапсами на тілах та дендритах грушоподібних клітин.
Волокна нервові мієлінові – різновид нервових волокон, що характеризуються високою швидкістю проведення нервових імпульсів; складаються з осьового циліндра, оточеного шаром мієліну та шванівською оболонкою. Складають переважну більшість нервових волокон.
Волокна нервові мохоподібні – різновид аферентних волокон мозочка, які надходять з білої речовини в його кору, де контактують з дендритами клітин - зерен; входять до складу клубочків мозочка.
Волокна нервові постгангліонарні – еферентні нервові волокна, що відходять від клітин нервових вузлів або сплетень. Розрізняють симпатичні та парасимпатичні нервові волокна.
Волокна нервові прегангліонарні – нервові волокна, що йдуть від симпатичних чи парасимпатичних ядер середнього, довгастого та спинного мозку до відповідних нервових вузлів та сплетень.
Волокна нервові проекційні – нервові волокна, що сполучають клітини кори великого мозку з нейронами нижчих центрів головного та спинного мозку.
Волокна Пуркіньє – волокна провідної системи серця, що охоплюють міокард шлуночків.
Волокна ретикулярні – різновид волокон сполучної тканини, побудовані з колагену; разом з ретикулярними клітинами утворюють ретикулярну тканину.
Волосяна лійка – заглибина епідермісу навколо місця виходу волоса на поверхню шкіри.
Ворота органа – місце входу та виходу його судин і нервів.

Ворсинки кишкові – пальцеподібні вирости слизової оболонки тонкої кишки, які забезпечують пристінкове травлення і всмоктування поживних речовин.
Всмоктування – перехід поживних речовин з порожнини травного тракту у внутрішнє середовище організму – кров і лімфу; головним чином відбувається в травній системі.
Вузол лімфатичний – загальна назва скупчень лімфоїдної тканини різноманітної форми (округлої, овальної, бобоподібної та ін.), який бере участь у захисних реакціях організму і регулює рух лімфи.
Вузол передсердно-шлуночковий – складова частина провідної системи серця; розташований у товщі міжпередсердної перегородки на межі передсердь і шлуночків.
Вузол синусний – скупчення провідних кардіоміоцитів (пейсмекерних клітин), розташований у правому передсерді між гирлами верхньої та нижньої порожнистих вен; генерує збудження, яке є причиною серцевих скорочень із частотою в середньому 60-70 ударів за 1 хвилину.
Вухо – орган слуху та рівноваги.
Вухо внутрішнє – сукупність розміщених у скроневій кістці каналів, в яких локалізовані рецепторні елементи слухового та вестибулярного аналізаторів.
Вухо зовнішнє – частина органа слуху, який служить для встановлення напрямку джерела звуку і проведення звукових коливань до середнього вуха.
Вухо середнє – частина органа слуху, який служить для проведення звуку із зовнішнього вуха до внутрішнього.
Гамма-глобуліни – білки плазми крові, що є антитілами, які виконують захисну функцію і беруть участь у забезпеченні імунітету.
Ганглій автономний – оточене капсулою скупчення мультиполярних нейронів вегетативної нервової системи.
Ганглій спинномозковий – скупчення чутливих псевдоуніполярних нейронів, дендрити яких входять до складу спинномозкового нерва, а з аксонів формуються задні корінці спинного мозку.
Гематокрит – відношення об'єму клітинних елементів до об'єму крові.
Гематоксилін – гістологічний барвник, який отримують з ефірного екстракту кори кампешевого дерева; забарвлює ядра клітин у темно-синій (фіолетовий) колір.
Гемоглобін – речовина червоного кольору, що міститься в еритроцитах, складається з однієї молекули білка глобіну та чотирьох молекул гему. До складу гему входить атом заліза, що має здатність приєднувати та віддавати кисень.
Гемограма – сукупність результатів кількісного та якісного дослідження крові.
Гемокапіляри – судини мікроциркуляторного русла, що сполучають артеріоли з венулами.
Гемоліз – зруйнування еритроцитів з виходом гемоглобіну у плазму крові, при цьому кров набуває вигляду "лакової".
Гемопоез – процес утворення формених елементів крові.
Гемопоетини – група біологічно активних речовин, що утворюються в організмі і стимулюють процеси кровотворення.
Гепарин – природний антикоагулянт, який зменшує проникливість міжклітинної речовини, має протизапальну дію; синтезується переважно тканинними базофілами.
Гепатоцити – залозисті епітеліальні клітини паренхіми печінки; продукують низку білків плазми крові, нагромаджують глікоген.
Гетерохроматин – ділянки хромосом, що залишаються конденсованими в інтерфазному ядрі; зафарбовуються базофільно, утворюють специфічний для різних клітин малюнок ядра.
Гетерохромосома – див. **Хромосома статева.**
Гіаломер – гомогенна слабкозабарвлена периферійна зона тромбоцита.
Гіалоплазма – матрикс цитоплазми, в якій містяться органели та включення і відбуваються обмінні процеси.
Гіпертрофія – збільшення об'єму органа, тканини, клітини або внутрішньоклітинних структур, що супроводжується посиленням їх функції.
Гіпоксія – процес, який виникає внаслідок недостатнього постачання тканин киснем або порушення використання його тканинами.

Гіпоталамус – центральний орган ендокринної системи, який включає близько 30 пар ядер, утворених переважно нейросекреторними клітинами.
Гіпофіз – центральний ендокринний орган, розташований в турецькому сідлі черепа; складається з аденогіпофіза та нейрогіпофіза.
Гістамін – тканинний гормон, що утворюється в стінках шлунка та кишечнику, в скелетних м'язах, у шкірі.
Гістологічна техніка – комплекс методів, які використовуються для виготовлення та вивчення гістологічних препаратів.
Гістологічні барвники – спеціальні барвники, які здатні забарвлювати різні гістологічні структури, завдяки чому останні стають контрастними і розрізняються під мікроскопом.
Гістологічні зрізи – тонкі зрізи спеціально ущільненої тканини, які є прозорими для світлових променів або пучка; їх отримують за допомогою мікротома (використовують у світловій мікроскопії) або ультрамікротома (застосовують в електронній мікроскопії).
Гістологічні препарати – спеціально підготовані для гістологічного дослідження зразки тканин або органів; можуть бути у формі зрізів, мазків, плівок, відбитків органів.
Гістологія – фундаментальний розділ біології і медицини, що вивчає розвиток, мікроскопічну будову і функції органів і тканин людини, тварин.
Гістологія загальна – розділ гістології, що вивчає розвиток, будову та функції тканин.
Гістологія спеціальна – розділ гістології, що вивчає мікроскопічну та субмікроскопічну будову органів.
Гландулоцити – секреторні клітини залоз, які продукують секрет; поділяються на екзокриноцити та ендокриноцити.
Глікокалікс – зовнішній шар клітинної оболонки, утворений олігосахаридними ланцюгами глікопротеїнів і гліколіпідів.
Глія – див.**Нейроглія.**
Глобуліни (альфа-, бета-, гамма-глобуліни) – білки плазми крові.
Глюкокортикоїди – гормони пучкової зони кори надниркових залоз; діють переважно на вуглеводний та білковий обмін, пригнічують перебіг запальних процесів в організмі.
Гомеостаз – постійність внутрішнього середовища організму.
Гормон – фізіологічно активна речовина, яка синтезується спеціалізованими клітинами ендокринних залоз і надходить безпосередньо в кров.
Гормон адренокортикотропний – гормон, що продукується кортикотропними ендокриноцитами аденогіпофіза; стимулює функції клітин кіркової речовини надниркових залоз.
Гормон антидіуретичний – гормон, який продукується нейросекреторними клітинами супраоптичного та паравентрикулярного ядер гіпоталамуса; викликає звуження дрібних судин, посилення реабсорбції води в дистальних звивистих канальцях нефрона та збірних ниркових трубочках, що зумовлює зменшення сечовиділення.
Гормон лактотропний – гормон, що продукується ацидофільними мамотропними клітинами аденогіпофіза; стимулює вироблення молока молочними залозами.
Гормон ліпотропний – гормон середньої частки гіпофіза, який посилює метаболізм ліпідів.
Гормон лютеїнізуючий – гормон, що синтезується базофільними гонадотропними клітинами аденогіпофіза; викликає овуляцію, розвиток жовтого тіла і продукцію ним прогестерону.
Гормон меланотропний – гормон середньої частини гіпофіза, що стимулює продукцію меланіну, регулює процеси пігментації шкіри.
Гормон соматотропний – гормон, що синтезується ацидофільними соматотропними клітинами аденогіпофіза; стимулює синтез білка, впливає на ріст тіла.
Гортань – орган дихання та голосоутворення, розташований між глоткою та трахеєю
Граафів пухирець – див.**Фолікул яєчника третинний.**
Гранули – щільні включення в цитоплазмі клітин, які мають різний хімічний склад і призначення.

Гранули азурофільні – неспецифічна зернистість в цитоплазмі нейтрофільних та еозинофільних гранулоцитів, моноцитів та лімфоцитів; виявляється при обробці азуром (набуває яскраво-червоного кольору), містить лізосомні ферменти.
Гранули базофільні – цитоплазматична зернистість, що забарвлюється основними барвниками у фіолетовий колір.
Гранули зимогенні – гранули секрету в клітинах залоз травного тракту, містять ферменти у неактивному стані.
Гранули кератогіаліну – гранули в цитоплазмі клітин зернистого шару епідермісу, які містять білок кератогіалін.
Гранули нейтрофільні – цитоплазматична зернистість нейтрофільних гранулоцитів, яка забарвлюється одночасно кислими та основними барвниками.
Гранули секреторні – оточені біомембраною пухирці в цитоплазмі секреторних (найчастіше епітеліальних) клітин, у яких нагромаджуються продукти синтетичної діяльності перед виведенням за межі клітини.
Грануломер – базофільна центральна частина тромбоцита, яка містить мітохондрії, зерна глікогену та щільні гранули.
Гранулоцити – лейкоцити, що характеризуються наявністю в їх цитоплазмі специфічних гранул, що мають різне забарвлення (базофільне, оксифільне чи нейтрофільне). Це, в свою чергу, дозволяє поділити гранулоцити на базофільні, оксифільні (еозинофільні) і нейтрофільні.
Гранулоцити ацидофільні – різновид гранулоцитів, що містять у цитоплазмі ацидофільну (еозинофільну) специфічну зернистість**.**
Гранулоцити базофільні – різновид гранулоцитів, цитоплазма яких містить базофільну специфічну зернистість з гепарином та гістаміном. Останні регулюють процес згортання крові та впливають на проникність стінки гемокапілярів.
Гранулоцити еозинофільні – див. **Гранулоцити ацидофільні**.
Гранулоцити нейтрофільні – різновид гранулоцитів, специфічна зернистість яких забарвлюється кислими і основними барвниками.
Гранулоцитоз – збільшення вмісту усіх видів гранулоцитів у периферійній крові.
Гранулоцитопоез – процес утворення гранулоцитів, який після народження відбувається у червоному кістковому мозку.
Дендрит – короткий відросток, який відходить від тіла нервової клітини, має здатність галузитись, проводить нервовий імпульс у напрямку до тіла клітини.
Дентин – тверда тканина зуба, утворена звапнованими колагеновими волокнами та основною речовиною.
Дентинобласти – клітини, які забезпечують формування дентину і обмін речовин у ньому.
Дерево бронхіальне – розгалуження головних бронхів на часткові, сегментарні, часточкові і т.д., яке слугує для проведення повітря при вдиху і видиху.
Дерма – глибокий шар шкіри, побудований з волокнистої сполучної тканини; лежить під епідермісом.
Десмосома – вид міжклітинного контакту, який забезпечує міцний зв'язок між сусідніми клітинами.
Джгутик – спеціальна органела руху клітини.
Диск анізотропний – темна ділянка саркомера міофібрили поперечно-смугастого м'язового волокна; містить міозинові міофіламенти, між якими до зони Н доходять вільні кінці актинових міофіламентів.
Диск вставний – темні поперечні смужки у волокнах серцевого м'яза, що є місцями контакту сусідніх кардіоміоцитів.
Диск ізотропний – світла ділянка саркомера міофібрили поперечно-смугастого м'язового волокна; містить актинові міофіламенти.
Дискоцити – еритроцити, що мають форму двояковигнутого чи ввігнутого диска.
Дисоційована ендокринна система (APUD-система) – сукупність ендокринних клітин, які синтезують біологічно активні речовини; включає бідьш як 20 різновидів ендокриноцитів,

що дифузно розсіяні по цілому організмі - в складі стінки травної трубки, дихальних шляхів, нирки, статевих та деяких ендокринних залоз.
Дистальний – той, що найбільш віддалений від середини тіла чи органа.
Диференціація – виникнення відмінностей між однорідними клітинами в процесі розвитку.
Дихання – сукупність процесів, що забезпечують потреби організму у кисні і виділенні вуглекислого газу.
Діафіз кістки – середня частина трубчастої кістки.
Діафрагма – тонкий, плоский м'яз, який відокремлює грудну порожнину від черевної.
Екзокриноцити – залозисті клітини екзокринних залоз, виділяють секреторні продукти на поверхню епітеліального пласта.
Екзокриноцити головні шлунка – клітини власних залоз шлунка, які розташовані переважно в дні та тілі залози; виробляють пепсиноген, ліпазу, хімозин.
Екзокриноцити підшлункової залози – залозисті клітини ацинусів екзокринної частини підшлункової залози; в їх складі розрізняють зимогенну та гомогенну зони.
Екзоцитоз – транспорт речовин із клітини через клітинну оболонку.
Екскреція – виведення клітиною токсичних або шкідливих продуктів метаболізму, сторонніх речовин, мінеральних та органічних спролук за межі організму.
Екстерорецептори – різновид чутливих нервових закінчень, що несуть інформацію в центральну нервову систему про зміни зовнішнього середовища.
Еластин – білок, з якого побудовані еластичні волокна.
Елеїдин – білок, що нагромаджується в цитоплазмі клітин блискучого шару епідермісу.
Елементи крові формені – загальна назва еритроцитів, тромбоцитів і лейкоцитів.
Емаль – тверда тканина, що вкриває дентин коронки зуба.
Енамелобласти – клітини-продуценти органічних компонентів емалі зуба.
Ендокард – внутрішня оболонка стінки серця, що вистеляє всі його камери й утворює їх клапани.
Ендокриноцити – клітини, що синтезують гормони та виділяють їх у внутрішнє середовище організму.
Ендометрій – слизова оболонка матки.
Ендомітоз – незавершений мітоз, в результаті якого відбувається збільшення числа хромосомних наборів у клітині.
Ендоневрій – прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини, що розмежовує окремі нервові волокна в складі периферійного нерва.
Ендост – збагачена остеобластами та остеокластами сполучна тканина, що обмежовує кістковомозкову порожнину.
Ендотелій – сукупність плоских клітин - ендотеліоцитів, які вистилають кровоносні та лімфатичні судини, камери серця.
Ендотеліоцити – плоскі клітини, які утворюють одношарове вистелення (ендотелій) кровоносних та лімфатичних судин, камер серця.
Ендоцитоз – процес поглинання клітиною речовин із зовнішнього середовища.
Еозин – один з найуживаніших кислих гістологічних барвників, який дає яскраво-червоне забарвлення; часто використовується в комбінації з гематоксиліном (основним барвником).
Еозинофіли – див. **Гранулоцити ацидофільні**.
Еозинофілія – див. **Ацидофілія**.
Епендимоцити – клітини нейроглії, що вистеляють порожнини шлуночків головного мозку і центрального каналу спинного мозку, беруть участь в утворенні спинномозкової рідини.
Епідерміс – поверхневий шар шкіри, що побудований із плоского багатошарового епітелію.
Епікард – зовнішня оболонка стінки серця, являє собою вісцеральний листок навколосерцевої серозної оболонки – перикарда.
Епіневрій – пухка волокниста сполучна тканина, що утворює зовнішню оболонку нерва.
Епінефроцити – клітини мозкової речовини надниркової залози, що продукують адреналін.
Епітелій – тканина, що вкриває поверхню і вистеляє порожнини тіла, відмежовує тканини організму від зовнішнього середовища (покривний епітелій) або забезпечує виділення необхідних для життєдіяльності речовин (залозистий епітелій).

Епітелій багатошаровий – складається з кількох шарів клітин, що лежать один на одному, при цьому лише нижній (базальний) шар контактує із базальною мембраною.
Епітелій багатошаровий плоский зроговілий – покриває поверхню шкіри, утворює її епідерміс. Характерною особливістю цього епітелію є те, що клітини поверхневих шарів підлягають зроговінню і злущенню.
Епітелій багатошаровий плоский незроговілий – найбільш характерний для слизових оболонок ротової порожнини, стравоходу, зовнішнього шару рогівки. Завдяки постійному зволоженню поверхні клітини цього різновиду епітелію не підлягають зроговінню.
Епітелій війчастий – різновид одношарового призматичного епітелію, епітеліоцити якого на апікальній поверхні містять миготливі війки; вистеляє матку, яйцеводи, деякі відділи сімявиносних шляхів.
Епітелій залозистий – складається із залозистих клітин – гландулоцитів, що спеціалізуються на синтезі та секреції необхідних для життєдіяльності організму речовин, входить до складу залоз.
Епітелій одношаровий – утворений одним шаром клітин, що лежать на базальній мембрані.
Епітелій одношаровий багаторядний – див. **Епітелій псевдобагатошаровий.**
Епітелій одношаровий кубічний утворений одним шаром клітин кубічної форми; вистеляє ниркові канальці, секреторні відділи і вивідні протоки багатьох залоз.
Епітелій одношаровий однорядний – різновид одношарового епітелію, утворений клітинами однакової форми, ядра клітин лежать на одному рівні відносно базальної мембрани.
Епітелій одношаровий плоский – складається із одного шару плоских клітин, що мають полігональну форму і нерівні краї. Різновидами є мезотелій (вкриває листки плеври, очеревини і серцевої сумки) та ендотелій (вистеляє просвіт судин і камер серця).
Епітелій одношаровий призматичний утворений одним шаром клітин циліндричної або призматичної форми. Розрізняють: залозистий (вистеляє зсередини стінку шлунка), миготливий (вистеляє канал шийки матки) та з облямівкою (вистилає тонку та товсту кишки).
Епітелій перехідний – характерний для сечовивідних шляхів (ниркові миски, сечоводи, сечовий міхур), тобто органів, які здатні розтягуватися (при наповненні) і скорочуватися (при випорожненні).
Епітелій псевдобагатошаровий – різновид одношарового епітелію, що складається з клітин, різних за формою та функцією. Всі клітини лежать на базальній мембрані, ядра цих клітин розташовані на різних рівнях стосовно базальної мембрани, що створює враження його багатошаровості.
Епітеліоретикулоцити – епітеліальні клітини зірчастої форми у складі часточок тимуса, які, контактують своїми відростками, утворюють мікрооточення для Т-лімфоцитів, що дозрівають.
Епітеліоцити – клітини епітеліальної тканини.
Епіфіз кістки – розширене закінчення трубчастої кістки.
Еритропенія – зниження концентрації еритроцитів у плазмі крові.
Еритропоез – процес утворення еритроцитів, який відбувається у постнатальному періоді в червоному кістковому мозку.
Еритроцити (червоні кров'яні тільця) – формені елементи крові, що являють собою круглі двояковвігнуті без'ядерні клітини, які втратили в процесі розвитку ядро і майже всі органели.
Еритроцитоз – підвищення кількості еритроцитів в одиниці об'єму периферійної крові.
Еритропенія – зменшення кількості еритроцитів в одиниці об'єму периферійної крові.
Еукаріоти – організми, клітини яких мають ядра.
Еухроматин – деконденсовані в інтерфазі ділянки хромосом.
Ефектор – робочий орган; ефекторами можуть бути скелетні та гладенькі м'язи, серцевий м'яз, залози.
Еферентний – спрямований від нервового центра до периферії.
Ехіноцити – еритроцити, плазмолема яких утворює остисті вирости.

Жовч – травний сік, що безперервно утворюється в печінці, до її складу входить вода, жовчні кислоти, жовчні пігменти, холестерин, а також гормони і вітаміни.
Завитка – частина кісткового лабіринту скроневої кістки, в якому локалізований рецепторний аппарат органа слуху.
Закінчення нервові – кінцеві апарати відростків нервових клітин, що забезпечують їх зв'язок з іншими клітинами або тканинними структурами. Розрізняють рецепторні (чутливі) та ефекторні (рухові).
Закінчення нервові вільні – різновид чутливих нервових закінчень, утворених лише розгалуженням дендритів рецепторних нейронів.
Закінчення нервові ефекторні – закінчення аксонів ефекторних нейронів у робочих органах; поділяють на рухові та секреторні.
Закінчення нервові капсульовані – різновид чутливих нервових закінчень, у формуванні яких бере участь сполучнотканинна капсула; до них належать пластинчасті тільця Фатер-Пачіні, дотикові тільця Мейснера, кінцеві колби Краузе, нервово-м'язові та нервово-сухожилкові веретена.
Заключення – один з етапів виготовлення гістологічних препаратів, який полягає у видаленні з пофарбованого зрізу надлишків барвника, його зневодненні і просвітленні з наступним заключенням у канадський бальзам.
Залоза – орган, або окрема клітина, що продукують секрети чи концентрують і виводять з організму кінцеві продукти метаболізму.
Залоза альвеолярна – екзокринна залоза, кінцеві секреторні відділи якої мають форму мішечків.
Залоза апокринова – екзокринна залоза, секреція якої здійснюється з відторгненням апікальних частин гландулоцитів.
Залоза багатоклітинна – залоза утворена сукупністю багатьох гландулоцитів.
Залоза білкова – екзокринна залоза, серед секреторних продуктів якої переважають білки.
Залоза білково-слизова – екзокринна залоза, що продукує змішаний (білково-слизовий) секрет з переважанням слизового компонента.
Залоза вилочкова – див. **Тимус**.
Залоза голокринова – екзокринна залоза, секреція якої здійснюється з повним зруйнуванням залозистих клітин.
Залоза екзоепітеліальна – багатоклітинна залоза, розміщена за межами епітеліального пласта - в складі прилеглої сполучної тканини.
Залоза екзокринна – див. **Залози зовнішньої секреції.**
Залоза ендокринна – див. **Залози внутрішньої секреції.**
Залоза мерокринова – екзокринна залоза, секреція якої здійснюється шляхом екзоцитозу секреторних гранул без зруйнування залозистих клітин чи їх частин.
Залоза молочна – складна альвеолярна розгалужена залоза з апокриновим типом секреції, є видозміненою потовою залозою.
Залоза надниркова – парна ендокринна залоза, яка складається з кіркової та мозкової речовини; регулює водно-електролітний обмін та діяльність статевої системи.
Залоза нерозгалужена – екзокринна залоза, в якої вивідна протока закінчується лише одним кінцевим секреторним відділом.
Залоза одноклітинна – залоза, що складається з однієї клітини; у людини одноклітинною залозою є келихоподібна клітина.
Залоза підшлункова – велика залоза травної системи, функціонально є залозою змішаної (зовнішньої та внутрішньої) секреції.
Залоза підщелепна – складна альвеолярно-трубчаста парна слинна залоза, яка продукує білково-слизовий секрет; розміщена в ділянці піднижньощелепного трикутника шиї.
Залоза під'язикова – складна альвеолярно-трубчаста слинна залоза, яка продукує білково-слизовий секрет; розміщена в сполучній тканині дна ротової порожнини, над діафрагмою рота.
Залоза привушна – складна парна слинна залоза, яка продукує білковий секрет; розміщена в привушно-жувальній ділянці голови.

Залоза проста – екзокринна залоза, що містить одну нерозгалужену вивідну протоку.
Залоза розгалужена – екзокринна залоза, кожна вивідна протока якої закінчується кількома кінцевими секреторними відділами.
Залоза складна – екзокринна залоза, що містить декілька розгалужених вивідних проток.
Залоза слизова – екзокринна залоза, секреторним продуктом якої є слиз.
Залоза трубчаста – екзокринна залоза, кінцеві секреторні відділи якої мають форму трубочок.
Залоза трубчасто-альвеолярна – складна або проста розгалужена екзокринна залоза, що має кінцеві секреторні відділи як у формі трубочок, так і альвеол.
Залоза шишкоподібна (епіфіз мозку) – центральний орган ендокринної системи, що забезпечує регуляцію статевого дозрівання, фотоперіодичність роботи органів і систем органів.
Залоза щитоподібна – ендокринна залоза, яка продукує тироксин, трийодтиронін, кальцитонін та соматостатин.
Залози внутрішньої секреції – залози, які не мають вивідних проток і секрет (гормон) яких надходить безпосередньо у кров або лімфу.
Залози дуоденальні – складні трубчасті розгалужені залози, розміщені в підслизовій основі дванадцятипалої кишки; інколи зустрічаються в пілоричній частині шлунка і верхній частині порожньої кишки; продукують лужний слизовий секрет.
Залози зовнішньої секреції – залози, що виділяють свої продукти на поверхню епітеліального пласта через вивідні протоки.
Залози потові – прості трубчасті залози, розміщені в шкірі і виділяють піт.
Залози сальні – прості альвеолярні розгалужені залози, розміщені в дермі шкіри; виробляють шкірне сало.
Залози стравоходу власні – складні альвеолярно-трубчасті залози, розміщені в підслизовій основі стравоходу; продукують слиз.
Залози стравоходу кардіальні – прості трубчасті або трубчасто-альвеолярні розгалужені залози, що залягають у власній пластинці слизової оболонки стравоходу; продукують слиз , ряд гормонів, H^+ - іонів.
Залози шлунка власні (фундальні) – прості трубчасті нерозгалужені або слабкорозгалужені залози, які розташовані у власній пластинці слизової оболонки дна і тіла шлунка; продукують пепсиноген, H^+ - іони, слиз, гормони.
Залози шлунка пілоричні – прості трубчасті розгалужені залози, розміщені у власній пластинці слизової оболонки пілоричної частини шлунка; продукують слиз, гормони.
Згортання крові – захисна реакція організму, яка попереджує значну втрату крові.
Зимоген – фермент, який міститься в складі гранул ацинозних клітин підшлункової залози.
Зіниця – круглий отвір в центрі райдужної оболонки, через який світло попадає в око.
Зневоднення гістологічного матеріалу – один з етапів виготовлення гістологічних препаратів, який здійснюється шляхом проведення шматочків досліджуваного матеріалу через спиртові розчини висхідної концентрації.
Зона гомогенна екзокринного панкреатоцита – базальна частина ациноцита підшлункової залози, яка містить ядро, мітохондрії, гранулярну ендоплазматичну сітку; зафарбовується базофільно.
Зона гермінативна епідермісу – базальний і нижні ряди клітин остистого шару епідермісу; містить малодиференційовані стовбурові клітини, які служать джерелом фізіологічної регенерації епідермісу.
Зона зимогенна екзокринного панкреатоцита – апікальна частина ациноцита підшлункової залози, яка містить ацидофільні зимогенні гранули, що нагромаджують синтезовані клітинами ферменти.
Зона клубочкова кори наднирника – найбільш поверхневий шар кори надниркової залози, розташований безпосередньо під капсулою; продукує альдостерон.
Зона паракортикальна лімфатичного вузла – скупчення Т-лімфоцитів між кірковою і мозковою речовиною лімфатичного вузла.

Зона периартеріальна селезінки – скупчення Т-лімфоцитів навколо центральнлї артерії селезінки.
Зона пучкова кори наднирника – найширший шар кори надниркової зони, розташований між її клубочковою і сітчастою зонами; продукує кортизон, гідрокортизон, кортикостерон.
Зона сітчаста кори наднирника – шар кори надниркової залози, що прилягає до її мозкової речовини; продукує андрогени, естрогени, прогестерон.
Зона суданофобна кори наднирника – сукупність малодиференційованих клітин, які служать джерелом фізіологічної регенерації наднирника.
Ізогенні групи хондроцитів – група з 2-5 хондроцитів, що лежать в спільній лакуні і є потомками однієї родоначальної клітини.
Імплантація – занурення зародка в слизову оболонки матки, яке відбувається на сьому добу після запліднення.
Імпрегнація – метод виявлення деяких тканинних структур шляхом випадання в осад на певних структурах частинок відновленого срібла.
Імунітет – спосіб захисту організму від живих тіл і речовин, які мають ознаки чужорідної генетичної інформації.
Імунітет гуморальний – ланка імунітету, що опосередковується через імунні антитіла (g-глобуліни), лізоцим, інтерферон, систему комплементу та ін., що знаходяться в крові.
Імунітет клітинний – ланка імунітету, що забезпечується різними типами лімфоцитів: клітинами – кілерами, хелперами і супресорами.
Індекс Гертвіга – співвідношення об'єму ядра клітини до об'єму її цитоплазми.
Інсулін – гормон, який продукується β-клітинами острівців Лангерганса підшлункової залози; зменшує рівень глюкози в крові.
Інтерорецептори – рецептори, які знаходяться у внутрішніх органах та уловлюють найтонші зміни внутрішнього середовища організму.
Інтерфаза – стадія життєвого циклу між двома послідовними мітотичними поділами, під час якого синтезуються речовини, необхідні для існування і наступного поділу клітини.
Ішемія – зменшення кровонаповнення тканини чи органа внаслідок недостатнього притоку до них крові, що супроводжується розвитком гіпоксії.
Кальцитонін – білковий гормон, який продукується парафолікулярними клітинами щитовидної залози; зменшує рівень кальцію в крові.
Камера ока задня – порожнина очного яблука, обмежена спереду райдужною оболонкою, ззаду - кришталиком, циліарним тілом і циліарною зв'язкою.
Камера ока передня – порожнина очного яблука, обмежена спереду рогівкою, ззаду - райдужною оболонкою і кришталиком.
Канадський бальзам – смола, яка використовується для виготовлення постійних гістологічних препаратів, а саме заключення зафарбованих зрізів та склеювання оптичних скелець.
Капсула – сполучнотканинний (інколи з домішкою м'язових елементів) покрив паренхіматозних органів.
Карбгемоглобін ($НвСО_2$) – транспортна форма глобіну та вуглекислого газу. Таким чином глобін переносить вуглекислий газ від тканин до легень.
Карбоксигемоглобін (НвСО) – сполука гемоглобіну з чадним газом. Є значно стійкішою, ніж оксигемоглобін.
Кардіоміоцити – клітини, з яких побудовані м'язові волокна серцевого м'яза. Клітини прямокутної форми, у центральній частині яких розміщується 1-2 ядра овальної або видовженої форми; цитоплазма багата на міофібрили, які займають периферійну частину; між собою кардіоміоцити з'єднані за допомогою вставних дисків.
Каріокінез – поділ ядра клітини, який відбувається одночасно з цитокінезом (поділом цитоплазми).
Каріолема – ядерна оболонка, яка утворена внутрішньою та зовнішньою ядерними мембранами, розмежованими перинуклеарним простором.
Каріолізис – розчинення ядра клітини.
Каріопікноз – процес зморщення ядра.

Каріоплазма – рідкий компонент ядра, в якому розміщені ядерні структури.
Каріорексис – розпад ядра клітини на фрагменти.
Каріотип – сукупність морфологічних ознак хромосомного набору соматичної клітини.
Кишка дванадцятипала – початковий відділ тонкої кишки, який підковоподібно огинає голівку підшлункової залози.
Кишка клубова – брижова частина тонкої кишки, що знаходиться між клубовою та сліпою кишками.
Кишка ободова висхідна – частина товстої кишки, що є продовженням сліпої і переходить у поперечну ободову кишку.
Кишка ободова низхідна – частина товстої кишки, спрямована донизу і на рівні гребеня клубової кістки переходить у сигмоподібну кишку.
Кишка ободова поперечна – частина товстої кишки, що тягнеться від правого згину до нижнього кінця селезінки, де переходить у низхідну ободову кишку.
Кишка ободова сигмоподібна – частина товстої кишки, тягнеться до рівня III крижового хребця, де переходить у пряму кишку.
Кишка порожня – брижова частина тонкої кишки, що знаходиться між дванадцятипалою та клубовою кишками.
Кишка пряма – кінцевий відділ товстої кишки, знаходиться в порожнині малого таза, пронизує тазове дно і закінчується відхідника.
Кишка сліпа – ділянка товстої кишки, яка розташована нижче місця впадання в неї тонкої кишки в правій клубовій ямці.
Кишка товста – частина шлунково-кишкового тракту, яка є безпосереднім продовженням тонкої кишки, починається сліпою та закінчується прямою кишкою.
Кишка тонка – частина шлунково-кишкового тракту, що починається від пілоричного відділу шлунка на рівні I поперекового хребця, утворює на своєму шляху ряд вигинів, закінчується в правій клубовій ямці, де переходить у сліпу кишку.
Кінцевий секреторний відділ – кінцева частина екзокринних залоз, яка забезпечує вироблення секреторних продуктів.
Кісткова речовина губчаста – структурна основа кістки, зазвичай розміщена всередині кістки; в ній кісткові пластинки формують трабекули, що мають різний напрямок та обмежовують комірки, які заповнені червоним кістковим мозком.
Кісткова речовина компактна структурна основа кістки, яка завжди розміщується на її поверхні й утворює товстий шар у діафізах трубчастих кісток та тонкий зовнішній шар в їх епіфізах, а також у губчастих і плоских кістках; остеони в компактній речовині розміщуються впорядковано та орієнтовані відповідно до найбільшого навантаження на кістку.
Клазматоз – видалення за межі клітини окремих її структурних компонентів.
Клапан – перегородка всередині порожнистого органа, яка утворена однією або кількома складками його внутрішньої оболонки; перешкоджає зворотному переміщенню рідини.
Клітина – елементарна жива система, що здатна до самовідтворення, побудована із ядра, цитоплазми та плазмолеми.
Клітина адвентиційна – клітина, яка формує зовнішній шар стінки гемокапіляра, охоплює його своїми відростками; у процесі диференціації ця клітина може перетворюватися у фібробласти й адипоцити.
Клітина ацидофільна – клітина, цитоплазма якої забарвлюється кислими барвниками (містить ацидофільні гранули).
Клітина ацинозна підшлункової залози – див. **Екзокриноцити підшлункової залози.**
Клітина базофільна – клітина, цитоплазма якої забарвлюється основними барвниками внаслідок високого вмісту РНК чи наявності базофільних гранул.
Клітина берегова – різновид фіксованих макрофагів яка разом з ретикулоендотеліоцитом утворює стінку синусів лімфатичного вузла.
Клітина Беца – великий (гігантський) мультиполярний нейрон пірамідної форми; локалізується переважно у гангліонарному шарі кори великих півкуль головного мозку.

Клітина війчаста – клітина епітелію дихальних та сім'явиносних шляхів, матки, маткових труб, апікальна частина якої містить численні війки, що сприяють видаленню часток пилу з повітроносних шляхів, просуванню статевих клітин, зародка по маткових трубах.
Клітина гіпофіза гонадотропна – базофільний ендокриноцит аденогіпофіза, який продукує фолікулостимулюючий та лютеїнізуючий гормони.
Клітина гіпофіза кортикотропна – ендокриноцит аденогіпофіза, який продукує адренокортикотропний гормон.
Клітина гіпофіза ліпотропна – ендокриноцит проміжної частки гіпофіза, який продукує ліпотропін.
Клітина гіпофіза мамотропна – ацидофільний ендокриноцит аденогіпофіза, який продукує мамотропний гормон.
Клітина гіпофіза меланотропна – ендокриноцит проміжної частки гіпофіза, який продукує меланоцитостимулювальний гормон.
Клітина гіпофіза соматотропна – ацидофільний ендокриноцит аденогіпофіза, який продукує гормон росту - соматостатин.
Клітина Гурмагтіга – ендокринна клітина юкстагломерулярного комплексу нирки; лежить біля судинного полюса ниркового тільця, у трикутному просторі, обмеженому приносною, виносною артеріолами і щільною плямою.
Клітина Догеля – різновид нейронів внутрішньоорганних вузлів автономної нервової системи.
Клітина еозинофільна – див. **Клітина ацидофільна**.
Клітина жирова – адипоцит, різновид клітин сполучної тканини, специфічною функцією якої є нагромадження жиру в цитоплазмі.
Клітина з щіточковою облямівкою – епітеліальна клітина, апікальна поверхня якої містить численні мікроворсинки; зустрічається у складі епітеліальної вистелки проксимального відділу нефрона та дихальних шляхів.
Клітина-зерно – дрібний мультиполярний нейрон зернистого шару кори мозочка.
Клітина Ітo (ліпоцит перисинусоїдний) – клітина печінки, яка межує з гепатоцитом і перисинусоїдним простором Діссе, в якому лежать її довгі відростки; у цитоплазмі містить дрібні краплі жиру.
Клітина камбіальна – див. **Клітина стовбурова.**
Клітина келихоподібна – одноклітинна слизова ендоепітеліальна залоза слизової оболонки кишки та повітроносних шляхів, широка апікальна частина якої заповнена слизом, а звужена базальна частина містить ядро, ендоплазматичну сітку та комплекс Гольджі.
Клітина Клаудіуса (підтримуючий зовнішній епітеліоцит) – сенсорна волоскова клітина спірального органа, плям маточки і мішечка, ампульних гребінців внутрішнього вуха; на апікальній поверхні містить видозмінені мікроворсинки - "волоски", що спеціалізовані на сприйняті звукових коливань, лінійних і кутових прискорень тіла, вібраційних і гравітаційних подразнень.
Клітина кошикова – мультиполярний нейрон молекулярного шару кори мозочка.
Клітина крові стовбурова – поліпотентна клітина-попередник усіх формених елементів крові.
Клітина Лейдіга (ендокриноцит інтерстиційний яєчка) – велика одно- або двоядерна клітина округлої або полігональної форми строми яєчка, яка продукує тестостерон.
Клітина міоепітеліальна – див.**Міоепітеліоцити.**
Клітина м'язова гладенька – див. **Міоцити гладенькі.**
Клітина нейросекреторна – нервова клітина, що має здатність синтезувати і виводити у внутрішнє середовище організму гормони; розташовується в ядрах переднього та медіобазального гіпоталамуса.
Клітина нюхова – видозмінений біполярний нейрон у складі нюхової ділянки слизової оболонки носа, який здатний подразнюватися пахучими речовинами.
Клітина Панета – епітеліальна клітина, яка розміщена біля дна крипти тонкої кишки; апікальна частина цитоплазми містить ацидофільні гранули.

Клітина парафолікулярна (кальцитоніноцит)– клітина щитоподібної залози яка розташована між базальною мембраною і основою тироцита або в міжфолікулярній сполучній тканині; продукує кальцитонін і соматостатин.
Клітина парієтальна – клітина власних та кардіальних залоз шлунка, яка продукує H^+ - іони.
Клітина пігментна – меланоцит, цитоплазма містить пігмент меланін; розрізняють два види:меланоцити, які виробляють пігмент і меланофори, які накопичують його в цитоплазмі.
Клітина Пуркіньє – великий грушоподібний нейрон гангліонарного шару кори мозочка.
Клітина слизова – див. **Мукоцит.**
Клітина стовбурова – найменш диференційована клітина кожної тканини, що утворює популяцію, здатну до самовідтворення та диференціації в напрямі зрілих клітин.
Клітина фотосенсорна колбочкова – світлочутлива клітина сітківки ока, видозмінені дендрити якої (колбочки) мають конічну форму, містять зоровий пігмент йодопсин; забезпечують сприйняття кольорових зображень.
Клітина фотосенсорна паличкова – світлочутлива клітина сітківки ока, видозмінені дендрити якої (колбочки) мають циліндричну форму, містять зоровий пігмент родопсин; забезпечують сприйняття чорно-білих зображень.
Клітина хрящова – див. **Хондроцит.**
Клітина цитоплазматичного типу – клітина з низьким індексом Гертвіга, в якої об'єм цитоплазми переважає об'єм ядра.
Клітина юкставаскулярна – див. **Клітина Гурмагтіга.**
Клітина ядерного типу – клітина з високим індексом Гертвіга, в якої об'єм ядра переважає об'єм цитоплазми.
Клітини волоскові – чутливі клітини спірального органа, плям маточки і мішечка, ампульних гребінців внутрішнього вуха, на апікальній поверхні яких містяться видозмінені мікроворсинки "волоски", що спеціалізовані на сприйнятті звукових коливань, лінійних та кутових прискорень тіла, вібраційних та гравітаційних подразнень.
Клітини Гензена (клітини пограничні зовнішні) – різновид підтримуючих клітин спірального органа, що лежать між його зовнішніми фаланговими та зовнішніми підтримуючими клітинами.
Клітини гіпофіза ацидофільні – залозисті клітини дистальної частини гіпофіза, що містять в цитоплазмі ацидофільні гранули; поділяють на соматотропоцити та мамотропоцити.
Клітини гіпофіза базофільні – залозисті клітини дистальної частини гіпофіза, що містять в цитоплазмі базофільні гранули; поділяються на гонадотропоцити та тиротропоцити.
Клітини гіпофіза хромофільні – залозисті клітини аденогіпофіза, які містять в цитоплазмі секреторні гранули з гормонами; поділяються на ацидофільні та базофільні.
Клітини гіпофіза хромофобні – клітини аденогіпофіза, цитоплазма яких слабко сприймає гістологічні барвники і не містить секреторних гранул.
Клітини Дейтерса (фалангові зовнішні епітеліоцити) – різновид фалангових клітин спірального органа; лежать між зовнішніми клітинами-стовпами і зовнішніми пограничними клітинами, утворюють основу для зовнішніх волоскових клітин.
Клітини дендритні – різновид макрофагів органів кровотворення та імунного захисту, які утворюють мікрооточення для лімфоцитів, що дозрівають.
Клітини інтерстиційні – загальна назва ендокринних клітин інтерстиційної сполучної тканини деяких органів.
Клітини нейросенсорні – спеціалізовані чутливі нервові клітини органів чуття, які локалізуються в органах зору (паличкові і колбочкові клітини сітківки) та нюху (нюхові клітини).
Клітини облямовані (стовпчасті кишкові епітеліоцити) – основні клітини епітеліальної вистилки тонкої та товстої кишок, апікальна поверхня яких містить численні мікроворсинки, що забезпечують процеси травлення і всмоктування в травному тракті.
Клітини підтримуючі – клітини спірального органа, плям маточки і мішечка, ампульних гребінців внутрішнього вуха, органів смаку та нюху між якими розташовуються рецепторні клітини; виконують опорну та розмежувальну функції.

Клітини пограничні внутрішні – різновид клітин спірального органа, які розташовані між його внутрішніми фаланговими і внутрішніми підтримуючими клітинами.
Клітини-сателіти (мантійні гліоцити) – олігодендроцити, що лежать навколо тіл нейронів, формують тонку гліальну капсулу.
Клітини соматичні – загальна назва усіх клітин організму, за винятком статевих клітин.
Клітини фалангові – різновид підтримуючих клітин спірального органа, апікальна поверхня яких утворює характерний відросток - фалангу, яка служить опорою для сенсорних епітеліальних волоскових клітин.
Клітини хромафінні – клітини мозкової речовини надниркових залоз, які продукують адреналін та норадреналін.
Клітини щільної плями – високі клітини дистального відділу нефрону, розміщені в ділянці між приносною та виносною артеріолами.
Клітини юкстагломерулярні – ендокринні клітини юкстагломерулярного комплексу нирки, розташовані під ендотелієм приносної і виносної артеріол ниркового клубочка.
Клітинний центр – див. **Центросома.**
Клубочок мозочка – мікроскопічна структура у зернистому шарі кори мозочка;що є місцем синаптичних контактів дендритів клітин-зерен і аксонів зірчастих клітин з аферентними мохоподібними волокнами.
Клубочок нирки – сплетення, побудоване з 50-100 гемокапілярів, що анастомозують, розміщене між приносною і виносною артеріолами в складі кіркової речовини нирки.
Коваделко – одна з трьох слухових кісточок середнього вуха, розташована між молоточком та стріменцем і разом з іншими слуховими кісточками утворює рухомий ланцюжок, що передає звукові коливання від барабанної перетинки до овального вікна.
Колаген – білок сполучної тканини, що виконує пластичні функції і входить до складу колагенових волокон.
Колбочки – видозмінені дендрити фотосенсорних нейронів сітківки ока, побудовані з напівдисків, в яких міститься зоровий пігмент йодопсин, що забезпечує сприйняття кольорових зображень (денний зір).
Колоїд – драглиста речовина, що міститься всередині фолікулів щитоподібної залози.
Коло кровообігу – шлях, по якому кров іде від серця по артеріальних судинах і до серця – по венозних судинах.
Комплекс Гольджі – мікроскопічна мембранна органела загального призначення; на препаратах, оброблених азотнокислим сріблом, виглядає, як скупчення переплетених темних ниток. Забезпечує накопичення, дозрівання та виведення секреторних речовин.
Контакт міжклітинний – загальна назва різних форм зв'язку, що встановлюється між плазмолемами двох сусідніх клітин; розрізняють зв'язуючий, ізолюючий та комунікаційний контакти.
Кон'юнктива – частина зовнішньої оболонки ока, яка побудована з пухкої сполучної тканини, що вкрита багатошаровим плоским незроговілим епітелієм; займає проміжок між очним яблуком і повікою.
Кора головного мозку – утворена скупченням тіл нейронів (сірою речовиною) поверхневого шару півкуль головного мозку, забезпечує вищу нервову діяльність.
Кора мозочка – шар сірої речовини, що вкриває поверхню півкуль і черв'ячка мозочка; включає молекулярний, гангліонарний та зернистий шари.
Корінь волоса – частина волоса, що знаходиться в товщі шкіри, оточена волосяним фолікулом.
Корінь зуба – частина зуба, яка розміщуєть в зубній альвеолі нижче від краю ясен.
Корінь нігтя – задня частина нігтьової пластинки, занурена у задню нігтьову щілину.
Кортикостероїди – група стероїдних гормонів, які продукуються клітинами кіркової речовини надниркової залози.
Кристи мітохондрій – вирости (складки) внутрішньої мембрани мітохондрій, які заходять всередину її матриксу; можуть мати пластинчасту, трубчасту або везикулярну форми.
Кришталик – розміщений за райдужною оболонкою ока; прозорий двоопуклий утвір, зв'язаний з циліарним тілом волокнами війкового пояска.

Кров – тканина внутрішнього середовища організму, що циркулює в системі замкнених трубок – судин; складається з рідкої частини (плазми) та формених елементів крові (еритроцитів, лейкоцитів та тромбоцитів).
Кров "лакова" – кров, у плазмі якої розчинений гемоглобін внаслідок зруйнування еритроцитів.
Кровотворення – див. **Гемопоез.**
Лабіринт – система сполучених між собою каналів і порожнин.
Лактотропоцити – різновид ацидофільних залозистих клітин, які продукують пролактин.
Лакуни – невеличкі заглибини або порожнини в щільних тканинах.
Лейкопенія – зменшення загальної кількості лейкоцитів у крові нижче $4x10^9$/л.
Лейкоцитарна формула – відсоткове співвідношення різних видів лейкоцитів у мазку периферійної крові.
Лейкоцити – білі кров'яні тільця – складають групу морфологічно та функціонально різноманітних формених елементів, що циркулюють у крові і беруть участь у захисних реакціях організму після міграції у сполучну тканину; поділяють на гранулоцити та агранулоцити.
Лейкоцитоз – збільшення кількості лейкоцитів у крові понад $9x10^9$/л.
Лейкоцитопоез – процес утворення лейкоцитів, який відбувається у кровотворних органах.
Лізосома – субмікроскопічна мембранна органела загального призначення – обмежений біологічною мембраною пухирець, що містить гідролітичні ферменти, які необхідні для внутрішньоклітинного травлення.
Ліквор – див. **Рідина спинномозкова**.
Лімфа – жовтувата рідина білкової природи, що протікає у лімфатичних судинах; складається із лімфоплазми і формених елементів, серед яких переважають лімфоцити.
Лімфоїдна тканина – кровотворна тканина, яка розташована в селезінці, лімфатичних вузлах і тимусі, де відбувається розмноження та дозрівання лімфоцитів.
Лімфопоез – процес утворення та диференціації попередників лімфоїдних клітин, внаслідок якого утворюються зрілі Т- та В-лімфоцити.
Лімфоцити – належать до агранулоцитів; мають велике округле ядро, оточене незначним об'ємом цитоплазми; беруть участь у реакціях імунного захисту організму.
Мазок – препарат для мікроскопічного дослідження, виготовлений шляхом нанесення на предметне скельце тонкого шару досліджуваного матеріалу з наступним висушуванням, фіксацією та фарбуванням.
Макроглія – сукупність гліоцитів нервової тканини, до яких належать епендимоцити, астроцити та олігодендроцити.
Макрофаги – клітини моноцитарного походження, здатні до фагоцитозу, містять добре розвинутий лізосомний апарат, синтезують активні речовини, які є основними чинниками природного імунітету.
Макроцити – еритроцити, діаметр яких перевищує 9 мкм.
Матка – непарний порожнистий орган грушоподібної форми жіночої статевої системи, що знаходиться в порожнині малого таза та є місцем внутрішньоутробного розвитку плода.
Маткова труба – парний порожнистий орган жіночої статевої системи, по якому яйцеклітина з поверхні яєчника під час овуляції виводиться в матку.
Матрикс – дрібнозерниста в'язка міжклітинна, внутрішньоклітинна речовина або сукупність клітинних елементів, які забезпечують ріст і фізіологічну регенерацію морфологічних структур.
Мегакаріоцити – найбільші клітини червоного кісткового мозку (клітини тромбоцитопоетичного ряду), які дають початок тромбоцитам.
Медіальний – розміщений ближче до середини тіла.
Медіатори – хімічні речовини, що виділяються під дією нервових імпульсів і беруть участь у їх передачі з нервового закінчення на робочий орган.
Мезаксон – дуплікатура плазмолеми нейролемоцита, що виникає внаслідок обволікання ним осьового циліндра нервової клітини.
Мезотелій – одношаровий плоский епітелій, що вистилає очеревину, плевру, перикард.

Мезофрагма – темна лінія посередині Н-зони в диску А міофібрили поперечно-смугастого м'яза.
Мейоз – своєрідна форма клітинного поділу, яка характерна для процесу утворення статевих клітин; в результаті цього виникають клітини з одинарним (гаплоїдним) набором хромосом (n).
Меланін – пігмент чорного або коричневого кольору, який синтезується меланоцитами і міститься в шкірі, сітківці та судинній оболонці ока.
Меланофори – пігментні клітини, які накопичують пігмент у цитоплазмі.
Меланоцит – див. **Клітина пігментна**.
Мелатонін – гормон епіфіза, який контролює пігментний обмін, статеві функції, добові та сезонні ритми, процеси поділу та диференціації клітин, має протипухлинну активність.
Мембрана базальна – тонкий шар міжклітинної речовини, що відмежовує епітелій від сполучної тканини.
Мембрана біологічна – загальна назва складного макромолекулярного комплексу, що включає бішар ліпідів, в який занурені молекули білків.
Мембрана вестибулярна – верхня стінка протоки завитки внутрішнього вуха, яка являє собою тонку сполучнотканинну пластинку, що з обох боків вкрита шаром плоских клітин.
Мембрана пограничная внутрішня сітківки – див. **Шар сітківки пограничний внутрішній.**
Мембрана пограничная зовнішня сітківки – див. **Шар сітківки пограничний зовнішній.**
Мембрана еластична вікончаста – компонент артерій еластичного типу, який побудований зі сплетення еластичних волокон; на поперечному зрізі стінки судини має вигляд тонкої хвилястої стрічки.
Мембрана еластична внутрішня – еластична мембрана, що лежить між внутрішньою та середньою оболонками судин.
Мембрана еластична зовнішня – еластична мембрана, що лежить між середньою та зовнішньою оболонками судин.
Мембрана текторіальна – спіральна пластинка, яка нависає над верхівками волоскових клітин спірального органа внутрішнього вуха.
Метафаза – наступна фаза поділу клітини після профази, в якій хромосоми збираються на екваторі клітин, формують материнську зірку, переходить у анафазу.
Метахромазія – властивість гістологічних структур змінювати колір барвника, яким вони оброблені.
Метод Беста – метод виявлення глікогену в гістологічних препаратах шляхом їх обробки карміном.
Метод Браше – метод виявлення РНК у гістологічних препаратах шляхом їх фарбування метиловим зеленим-піроніном з використанням рибонуклеази для постановки контролю.
Метод Гоморі – загальна назва гістохімічних методів виявлення ферментів, в основі яких лежать реакції утворення осаду фосфатів кальцію або магнію в місцях локалізації ферментної активності.
Метод Романовського-Гімзи – спосіб обробки гістологічних препаратів сумішшю еозину, азуру і метиленового синього, який широко використовується для фарбування мазків крові.
Метод Фейльгена – гістохімічне визначення ДНК шляхом її гідролізу соляною кислотою з вивільненням альдегідних груп, які виявляють за фіолетовим забарвленням при обробці фуксинсірчанистою кислотою (реактивом Шиффа).
Метод Шморля – виявлення остеоцитів шляхом забарвлення препаратів декальцинованої кісткової тканини тіоніном із пікриновою або фосфорно-вольфрамовою кислотами.
Метгемоглобін (MtHв) – це сполука гемоглобіну з киснем, в якому залізо перетворюється у тривалентне під дією сильних окисників.
Механорецептори – різновид чутливих нервових закінчень, які реагують на тиск та розтягування органа.
Мигдалики – скупчення лімфоцитів у тканинах, які виконують захисну функцію.
Мієлін – ліпопротеїновий комплекс, з якого побудована мієлінова оболонка нервового волокна.

Мієлоархітектоніка – пошарове розміщення тангенціальних пучків нервових волокон у межах кори великих півкуль.
Мієлопоез – процес утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і тромбоцитів у червоному кістковому мозку.
Міжклітинна речовина – компонент сполучної тканини, який складається із волокон та основної аморфної речовини; є продуктом життєдіяльності клітин.
Мікроворсинки – вкриті плазмолемою вирости цитоплазми, за допомогою яких збільшується площа клітинної поверхні, що є важливим при виконанні функції всмоктування, зокрема у кишечнику.
Мікроглія – сукупність гліальних макрофагів, які мають моноцитарне походження і виконують захисну функцію.
Мікроскопічний – об'єкт, який можна побачити лише за допомогою мікроскопа.
Мікроскопія вітальна – мікроскопія живих об'єктів.
Мікроскопія електронна – вид мікроскопії, при якій для отримання зображення об'єкта використовують пучки електронів.
Мікроскопія люмінесцентна – різновид мікроскопії, що ґрунтується на властивості досліджуваних об'єктів світитися під дією променів короткохвильової частини спектру.
Мікроскопія поляризаційна – різновид світлової мікроскопії, при якій об'єкт освітлюють променями поляризованого світла.
Мікроскопія світлова – метод дослідження, що базується на розгляданні збільшених зображень об’єктів, з використанням при цьому світлового мікроскопа.
Мікроскопія суправітальна – мікроскопія біологічних об'єктів, в яких ще не встигли розвинутися значні посмертні зміни.
Мікроскопія темнопольна – дослідження нефарбованих об'єктів, форму і величину яких спостерігають на темному фоні при застосуванні спеціальної оптики.
Мікроскопія фазово-контрастна – спосіб мікроскопії живих нефарбованих об'єктів, при якому збільшення контрасту зображення досягають шляхом використання спеціальної оптики, що перетворює фазові зміни світла, яке пройшло крізь об'єкт, в амплітудні.
Мікротрубочки – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення, які виконують функції цитоскелета, а також транспорту клітинних органел.
Мікрофаги – назва нейтрофільних гранулоцитів, оскільки вони мають здатність активно пересуватись у вогнище запалення та фагоцитувати чужорідні мікроорганізми.
Мікрофіламенти – субмікроскопічні немембранні органели загального призначення, які виконують скоротливо-рухову функцію.
Мікроциркуляторне русло – комплекс дрібних кровоносних судин, що виконують функції регуляції кровопостачання органів, транскапілярного обміну, дренажу, депонування крові.
Мікроцити – еритроцити, діаметр яких становить менше 7 мкм.
Міоепітеліоцити – клітини зірчастої або веретеноподібної форми, які своїми відростками охоплюють кінцеві секреторні відділи потових, молочних і слинних залоз; завдяки присутності у цитоплазмі міофібрил здатні до скорочення, чим сприяють виведенню секрету.
Міозин – білок, з якого побудовані товсті міофіламенти гладеньких міоцитів і міофібрил поперечно-смугастого м'язового волокна; їх взаємодія із тонкими актиновими міофіламентами лежить в основі механізму скорочення м'язів.
Міокард – середня оболонка стінки серця, що складається із серцевої поперечно-смугастої м’язової тканини.
Міометрій – м’язова оболонка матки, утворена гладенькими міоцитами, що формують три шари.
Міосателітоцити – одноядерні малодиференційовані клітини, що лежать по периферії посмугованого м’язового волокна, між його плазмолемою та базальною мембранами.
Міосимпласт – багатоядерна неклітинна структура, що утворюється в результаті злиття багатьох клітин.
Міофібрили – органели спеціального призначення, які мають здатність змінювати свою довжину, чим зумовлюють скорочення м'язів.

Міофіламенти товсті – субмікроскопічні ниткоподібні структури, побудовані з білка міозину; розташовані в ділянці диска А міофібрили.
Міофіламенти тонкі – субмікроскопічні ниткоподібні структури, побудовані в основному з білка актину; розташовані в ділянці диска І міофібрили, заходять у диск А між товстими міофіламентами, досягають зони Н.
Міоцити гладенькі – клітини веретеноподібної форми, що є структурно-функціональними елементами гладенької м'язової тканини.
Міоцити серцеві – м'язові клітини, що входять до складу міокарда; розрізняють скоротливі та провідні міоцити.
Мітоз – основний спосіб розмноження клітин, що забезпечує рівномірний розподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами.
Мітохондрія – мікроскопічна мембранна органела загального призначення, що забезпечує клітину енергією.
Мозок головний – орган центральної нервової системи, який регулює взаємовідношення організму з навколишнім середовищем.
Мозок кістковий – орган, що забезпечує процес кровотворення; розташований у губчастій речовині кісток та кістковомозкових порожнинах трубчастих кісток.
Мозочок – відділ головного мозку, який є вищим центром рівноваги і координації рухів тіла в просторі.
Молоточок – одна з трьох слухових кісточок середнього вуха, яка разом з коваделком і стремінцем утворює ланцюжок, що передає звукові коливання від барабанної перетинки до овального вікна.
Моноцитарно-фагоцитарна система – сукупність макрофагів, які розташовані в різних органах та тканинах організма: сполучній тканині, навколо кровоносних судин, у легенях, у печінці.
Моноцит – різновид агранулоцитів крові, з базофільною цитоплазмою та бобоподібним ядром; найбільша клітина за розмірами серед формених елементів крові; вийшовши за межі судин, перетворюється в макрофаг.
Моноцитопоез – процес утворення моноцитів.
Морфологія – наука про форму, будову і розвиток організму, до складу якої входять анатомія, гістологія, цитологія та ембріологія.
Мукоцит – залозиста клітина, що продукує слизовий секрет.
Набір хромосом гаплоїдний – набір хромосом, що міститься в статевих клітинах і включає половину хромосом (22 аутосоми і одну статеву хромосому); утворюється в результаті мейотичного поділу.
Набір хромосом диплоїдний – набір хромосом, характерний для соматичних клітин і включає 22 пари аутосом і одну пару статевих; утворюється в результаті мітотичного поділу.
Наднирник – див. **Залоза надниркова.**
Насічки мієліну – тонкі світлі проміжки в мієліновій оболонці нервового волокна, що під гострим кутом відходять від осьового циліндра; утворюються в місцях, де завитки мезаксона розсунуті залишками цитоплазми нейролемоцита.
Нейрит – див. **Аксон.**
Нейрогіпофіз – задня частка гіпофіза, утворена аксонами нейросекреторних клітин супраоптичного та паравентрикулярного ядер гіпоталамуса та клітинами епендимної глії - пітуїцитами.
Нейроглія – клітинні елементи нервової тканини, які відіграють трофічну, секреторну та захисну функції; розрізняють макроглію та мікроглію.
Нейролема – оболонка нервових волокон, яка утворена цитоплазматичними частинами і ядрами нейролемоцитів.
Нейролемоцити – різновид клітин нейроглії, що утворюють оболонки навколо відростків нейронів, формують мієлінові та безмієлінові нервові волокна периферійної нервової системи.
Нейрони – див. **Нейроцити.**

Нейрофібрили – органели спеціального призначення, які присутні в цитоплазмі нервових клітин; відповідають за внутрішньоклітинний транспорт та підтримання форми нейронів.
Нейроцити – основні структурно-функціональні елементи нервової тканини, що сприймають подразнення, генерують і передають імпульс.
Некроз – загибель окремих клітин, ділянок тканин, частини органа чи цілого органа в живому організмі.
Нексус – щілинний міжклітинний контакт, що забезпечує метаболічний зв'язок між цитоплазмами клітин.
Нерв – анатомічний утвір, що складається з пучків нервових волокон, оточених сполучнотканинними оболонками.
Нервова система автономна – див. **Система нервова автономна**.
Нервова система анімальна – див. **Система нервова анімальна.**
Нервова система вегетативна – див. **Система нервова автономна**.
Нервова система периферична – див. **Система нервова периферична**.
Нервова система соматична – див. **Система нервова анімальна**.
Нервова система центральна – див. **Система нервова центральна**.
Нервовий центр – сукупність нервових клітин, які розташовані в різних відділах центральної нервової системи і регулюють одну й ту ж функцію організму.
Нервові закінчення – див. **Закінчення нервові.**
Нефрон – структурно-функціональна одиниця нирки, що складається з ниркового тільця, від якого відходить проксимальний відділ нефрону, петля нефрону (петля Генле), дистальний відділ.
Нирка – парний орган, який бере участь в утворенні сечі та регуляції гомеостазу.
Ніготь – рогова пластинка, що є похідним епідермісу і утворює захисне покриття на дорсальній поверхні останніх фаланг пальців рук і ніг.
Норадреналін – гормон мозкового шару надниркових залоз, який продукується норепінефроцитами; зумовлює підвищення тиску крові, стимулює продукцію адренокортикотропного гормону передньою часткою гіпофіза.
Норепінефроцити – клітини мозкової речовини надниркової залози, які продукують норадреналін.
Нормоцити – еритроцити в діаметрі близько 7,5 мкм.
Ноцірецептори – вільні рецепторні нервові закінчення, подразнення яких викликає відчуття болю.
Нюхова ділянка – ділянка слизової оболонки носової порожнини, яка виконує функцію периферійного відділу нюхового аналізатора, забезпечує рецепцію пахучих речовин у повітрі.
Нюхові війки – тонкі довгі вирости нюхової булави рецепторної клітини, які лежать паралельно до поверхні епітелію нюхової ділянки носової порожнини, забезпечує сприйняття запаху.
Об'єктив мікроскопа – лінза, яка служить для отримання збільшеного зображення об'єкта.
Облямівка посмугована – сукупність паралельно орієнтованих мікроворсинок на апікальній поверхні стовпчастих епітеліоцитів слизової оболонки тонкої та товстої кишоки.
Облямівка щіткова – сукупність високих численних мікроворсинок на апікальній поверхні епітеліоцитів проксимального відділу нефрону.
Оболонка адвентиційна – див. **Адвентиція.**
Оболонка білкова – вкрита мезотелієм сполучнотканинна капсула, яка зовні оточує яєчник, яєчко, губчасте та печеристі тіла прутня.
Оболонка клітинна – див. **Плазмолема.**
Оболонка мієлінова – багата ліпідами оболонка, яка утворюється при обгортанні завитків мезаксона навколо осьового циліндра.
Оболонка м'язова – сукупність гладеньких міоцитів, посмугованих м'язових волокон у складі стінки травного каналу, сечостатевих і дихальних шляхів.

Оболонка ока власне судинна – частина судинної оболонки очного яблука, яка розміщена між склерою та зоровою частиною сітківки; включає надсудинну пластинку, судинну пластинку, судинно-капілярну пластинку та базальний комплекс.
Оболонка ока райдужна – частина судинної оболонки ока, що формує непрозору скоротливу діафрагму перед кришталиком; включає в себе передній епітелій, зовнішній пограничний шар, судинний шар, внутрішній пограничний шар та задній пігментний епітелій.
Оболонка ока судинна – середня оболонка очного яблука, яка включає райдужку, циліарне тіло та власне судинну оболонку.
Оболонка ока фіброзна – зовнішня оболонка очного яблука, яка включає прозору склеру та непрозору рогівку.
Оболонка серозна – оболонка, що вистелає порожнини тулуба; утворена пухкою сполучною тканиною, яка вкрита мезотелієм.
Оболонка слизова – внутрішня оболонка порожнистих органів травної, дихальної та сечостатевої систем; включає епітеліальну вистилку, власну та м'язову пластинки.
Оболонка судини внутрішня – внутрішня вистилка кровоносних судин, яка складається з ендотелію, підендотеліального шару та внутрішньої еластичної мембрани.
Оболонка судини зовнішня – зовнішне сполучнотканинне оточення кровоносних судин.
Оболонка судини середня – оболонка, яка лежить між зовнішньою і внутрішньою оболонками, відмежована від них зовнішньою та внутрішньою еластичними мембранами; побудована із пучків гладеньких міоцитів і еластичних волокон.
Оболонка фіброзно-хрящова – одна з оболонок повітроносних шляхів, яка розташована між підслизовою основою та адвентицією; складається з еластичних та колагенових волокон, пучків гладеньких міоцитів та компонентів гіалінового чи еластичного хряща.
Овогенез – процес розвитку жіночих статевих клітин.
Овоцити – жіночі статеві клітини на стадіях росту та дозрівання.
Овуляція – розрив стінки зрілого фолікула яєчника і вихід яйцеклітини у черевну порожнину.
Окістя – покриває зовні кістку (крім суглобових поверхонь), складається з поверхневого волокнистого шару, утвореного пучками колагенових волокон, та глибокого остеогенного шару, в якому розміщені остеобласти і остеокласти.
Оксигемоглобін (HbO_2) – сполука гемоглобіну з киснем, є нестійкою, виконує функцію транспорту кисню в організмі.
Окситоцин – гормон, який продукується нейросекреторними клітинами супраоптичного і паравентрикулярного ядер гіпоталамуса; стимулює скорочення міоепітеліоцитів молочної залози, а також скорочення гладеньких міоцитів під час пологів.
Оксифілія – див. **Ацидофілія.**
Окуляр мікроскопа – лінза, яка служить для збільшення і розглядання створюваного об'єктивом зображення.
Олігодендроцити – різновид клітин нейроглії, які оточують тіла нейронів, входять до складу нервових волокон і нервових закінчень.
Орган зору – периферійний відділ зорового аналізатора, який забезпечує сприйняття світлових подразнень.
Орган нюху – периферійний відділ нюхового аналізатора, який забезпечує сприйняття запахів.
Орган слуху та рівноваги – периферійний відділ слухового та вестибулярного аналізаторів, який забезпечує сприйняття звукових подразнень, лінійних та кутових прискорень, вібраційну та гравітаційну чутливість.
Орган смаку – периферійний відділ смакового аналізатора, який забезпечує сприйняття смакових подразнень.
Орган спіральний – рецепторний апарат слухового аналізатора, який розташований на нижній стінці протоки завитки внутрішнього вуха; складається з волоскових сенсорноепітеліальних і підтримуючих клітин.

Органели – структури цитоплазми, які мають певну будову і виконують спеціалізовану функцію; поділяють на органели загального та спеціального призначення, мікроскопічні та субмікроскопічні, мембранні та немембранні.
Організм – жива біологічна цілісна система, яка має здатність до самовідтворення, саморозвитку і самокерування.
Осеомукоїд – основна міжклітинна речовина кісткової тканини, яка разом з олеїновими волокнами формує остеоїд.
Осморецептори – чутливі нервові закінчення в різних органах та тканинах, які реагують на зміну осмотичного тиску.
Основа підслизова – шар пухкої сполучної тканини, розміщений під слизовою оболонкою порожнистих органів травної, дихальної та сечовидільної систем.
Основна речовина – аморфний компонент сполучної тканин, що створює мікрооточення для клітинних елементів та волокнистих структур.
Остеобласти – молоді клітини кісткової тканини, які синтезують міжклітинну речовину; локалізуються у глибоких шарах окістя.
Остеоїд – немінералізований матрикс кісткової тканини, який продукується остеобластами.
Остеокласти – великі багатоядерні клітини з гофрованою облямівкою, які беруть участь у резорбції кістки.
Остеон – структурно-функціональна одиниця компактної кісткової речовини; утворений концентричними пластинками, що обмежують центральний канал, в якому проходять судини і нерви.
Остеоцити – зрілі клітини кісткової тканини, що утворюються із остеобластів, мають відросткову форму, лежать у кісткових лакунах.
Острівці Лангерганса – див. **Острівці панкреатичні**.
Острівці міжфолікулярні – скупчення тироцитів, що не формують заповненої колоїдом порожнини.
Острівці панкреатичні – скупчення ендокриноцитів підшлункової залози, які розкидані між екзокринними ацинусами; складаються з клітин, які продукують глюкагон, інсулін, соматостатин, вазоінтестинальний поліпептид та панкреатичний поліпептид.
Осьовий циліндр – відросток нервової клітини (найчастіше аксон), який є центральною частиною нервового волокна.
Охрястя – зовнішня оболонка несуглобової поверхні хряща, яка складається з поверхневого волокнистого шару та глибокого клітинного шару.
Палички – видозмінені дендрити фотосенсорних нейронів сітківки ока, які побудовані з мембранних дисків, в яких міститься зоровий пігмент родопсин; служать для сприйняття чорно-білого зображення.
Пранекроз – зворотнє порушення структури та функції клітин під дією пошкоджувальних факторів.
Паратгормон – гормон, який продукується ендокриноцитами прищитоподібних залоз; підвищує рівень кальцію в крові та регулює обмін фосфору в організмі.
Паратироцити – ендокринні клітини прищитоподібної залози.
Парафін – суміш речовин, яку використовують для заливки гістологічного матеріалу.
Паренхіма – сукупність основних функціонуючих клітинних елементів внутрішнього органа, які оточує сполучнотканинна строма і капсула.
Парієтальний – той, що розташований біля стінки порожнини або органа.
Пепсин – основний протеолітичний фермент шлункового соку, який продукується головними клітинами шлункових залоз.
Передсердя – камера серця, яка приймає кров з приносних судин і направляє її у шлуночок.
Перикард – навколосерцева серозна оболонка, що складається із двох шарів: зовнішнього – фіброзного і внутрішнього – серозного.
Перикаріон – тіло нервової клітини, яка включає в себе ядро з прилеглою цитоплазмою.
Перилімфа – рідина, що знаходиться між кістковим і перетинчастим лабіринтами внутрішнього вуха.
Периметрій – серозна оболонка, яка вкриває верхню частину матки.

Периневрій – прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини, які розмежовують окремі пучки нервових волокон у складі нервового стовбура.
Пероксисоми – субмікроскопічні мембранні органели загального призначення, які забезпечують утилізацію атомарного кисню, детоксикацію клітин.
Петля Генле – див. **Петля нефрона**.
Петля нефрона – ділянка нефрона, що лежить між його проксимальним і дистальним прямими канальцями; включає низхідну і висхідну частини.
Півмісяці Джіануцці – див. **Півмісяці серозні.**
Півмісяці серозні – скупчення сероцитів на периферії змішаних кінцевих секреторних відділів підщелепної та підязикової слинних залоз.
Пінеалоцити – загальна назва залозистих клітин епіфіза; розрізняють світлі та темні пінеалоцити.
Піноцитоз – поглинання рідини клітиною за участю плазмолеми.
Пітуїцити – гліальні клітини задньої частки гіпофіза.
Плазма крові – колоїдний розчин, в якому у звішеному стані знаходяться формені елементи крові; містить від 90 до 93 % води і 7-10 % сухої речовини.
Плазмолема – оболонка клітини, яка включає поверхневий шар - глікокалікс, елементарну біологічну мембрану та підмембранний кортикальний шар цитоплазми.
Плазмоцити – клітини сполучної тканини, які утворюються із В-лімфоцитів крові та беруть участь у реакціях гуморального імунітету, виробляють антитіла (імуноглобуліни) проти чужорідних білків, мікроорганізмів і їх токсинів.
Пластинка базилярна – нижня стінка протоки завитки внутрішнього вуха, на якій лежить спіральний орган.
Пластинка кісткова – структурний компонент пластинчастої кісткової тканини, утворений паралельно орієнтованими пучками звапнованих колагенових волокон, між якими лежать остеоцити.
Пластинка кісткова вставна – кісткові пластинки, які заповнюють проміжки між остеонами в складі діафізів трубчастих кісток.
Пластинка метаепіфізарна – пластинка хрящової тканини, що відмежовує діафіз від епіфіза; забезпечує ріст кістки в довжину.
Пластинка слизової оболонки власна – шар пухкої волокнистої сполучної тканини, що лежить під епітелієм у складі слизової оболонки.
Пластинка слизової оболонки м'язова – шар слизової оболонки, утворений гладенькими міоцитами, які відмежовують власну пластинку слизової оболонки від підслизової основи.
Пластинчастий комплекс – див. **Комплекс Гольджі**.
Плевра – серозна оболонка, яка покриває легені з усіх боків і в ділянці кореня переходить на стінки грудної порожнини, утворює навколо легень замкнений плевральний мішок, окремий для кожної легені.
Плоїдність – кількість хромосомних наборів у клітині, позначають літерою n.
Пляма сітківки жовта – найчутливіша ділянка сітківки ока, в якій максимального розвитку набуває фоторецепторний шар.
Пляма сітківки сліпа – місце локалізації в сітківці диска зорового нерва, який не містить світлочутливих елементів і побудований лише з шару нервових волокон сітківки.
Пляма щільна – ділянка стінки дистального відділу нефрону, що лежить біля ниркового тільця між приносною та виносною артеріолами; стимулює секрецію реніну юкстагломерулярними клітинами.
Повітроносні шляхи – відділ дихальної системи, що включає носову порожнину, носоглотку, гортань, трахею та бронхи з їх розгалуженнями до термінальних бронхіол включно; забезпечують проведення повітря до респіраторних відділів легень, його зволоження, зігрівання та очищення.
Поділ клітини – сукупність змін у клітині, які призводять до її розділення на дві дочірні клітини.
Подоцити – клітини внутрішнього листка капсули нефрону, які беруть участь у фільтрації крові та утворенні первинної сечі.

Пойкілоцитоз патологічний – стан при якому кількість різноманітних форм еритроцитів перевищує 20 %.
Пойкілоцитоз фізіологічний – наявність у крові до 20 % різноманітних форм еритроцитів.
Поліхромазія – властивість гістологічних структур зафарбовуватись як основними, так і кислими барвниками.
Пора ядерна – наскрізна перфорація оболонки ядра клітини, яка утворюється за рахунок злиття зовнішньої та внутрішньої ядерної мембран; кількість пор змінюється залежно від функціонального стану клітини.
Пресинаптичні пухирці – пухирці різного розміру в складі пресинаптичної частини синапса, які містять медіатори.
Провідна система серця – система клітин і відростків, які розташовані між кардіоміоцитами та забезпечують почерговість і ритмічність скорочення шлуночків та передсердь.
Провідні шляхи головного та спинного мозку – пучки нервових волокон, що з'єднують між собою різні ділянки нервової системи.
Провідні шляхи головного та спинного мозку асоціативні – пучки нервових волокон, що з'єднують між собою окремі ділянки однієї півкулі головного мозку.
Провідні шляхи головного та спинного мозку висхідні (аферентні) – пучки нервових волокон, що проводять нервові імпульси з периферії до центральної нервової системи.
Провідні шляхи головного та спинного мозку комісуральні – пучки нервових волокон, що з'єднують між собою симетричні ділянки правої та лівої півкуль.
Провідні шляхи головного та спинного мозку низхідні (еферентні) – пучки нервових волокон, що несуть інформацію від розташованих вище нервових центрів на периферію.
Провідні шляхи головного та спинного мозку проекційні – пучки нервових волокон, що з'єднують між собою функціонально однорідні відділи нервової системи, які знаходяться на різних ієрархічних рівнях (від периферії до кори головного мозку).
Проліферація – збільшення кількості клітин у результаті їх розмноження.
Пропріорецептори – рецептори, що несуть інформацію про положення тіла в просторі.
Профаза – перша фаза поділу клітини, в якій спіралізуються хромосоми та зникає ядерна оболонка.
Простір Діссе – див. **Простір перисинусоїдний**.
Простір перинуклеарний – щілинний проміжок між зовнішньою та внутрішньою мембранами оболонки ядра клітини.
Простір перисинусоїдний – простір між васкулярною поверхнею гепатоцитів та стінкою гемокапілярів печінки; забезпечує обмін речовин між кров'ю та клітинними елементами печінки.
Протока внутрішньочасточкова – відділ системи вивідних проток підшлункової та великих слинних залоз, розташована всередині часточок; виводить секреторні продукти у міжчасточкові протоки.
Протока вставна – найдрібніша протока підшлункової та великих слинних залоз, яка безпосередньо прилягає до кінцевого секреторного відділу.
Протока завитки – відділ перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха, що лежить всередині каналу кісткової завитки; має три стінки: вестибулярну мембрану, судинну смужку та базилярну мембрану.
Протока посмугована – відділ протокової системи великих слинних залоз, що сполучає вставні та внутрішньочасточкові протоки.
Профаза – перша фаза поділу клітини, під час якої з'являються хромосоми, зникає ядерце і ядерна оболонка, формується мітотичний апарат.
Пульпа селезінки – м'якоть селезінки, що розташована між трабекулами.
Пучок Гіса – волокна провідної системи серця, що проходять через передсердно-шлуночкову перегородку та йдуть уздовж міжшлуночкової перегородки під назвою правої та лівої ніжок.
Райдужка – див. **Оболонка ока райдужна**.
Реабсорбція – етап сечоутворення, при якому відбувається зворотне всмоктування різних речовин (вода, глюкоза, амінокислоти, солі) із первинної сечі у кров.

Реактив Шиффа – розчин фуксинсірчастої кислоти, який використовується для гістохімічного виявлення ДНК, глікогену та інших вуглеводмістких біополімерів.
Регенерація – відновлення структурних елементів тканини замість пошкоджених або загиблих.
Регенерація репаративна – відновлення організмом пошкоджених у результаті травми або патологічного процесу клітин чи тканин.
Регенерація фізіологічна – відновлення організмом тканинних елементів, що змінюються чи відмирають у процесі нормальної життєдіяльності.
Ренін – фермент, який продукується юкстагломерулярними клітинами нирки; забезпечує регуляцію тиску крові.
Респіраторний відділ легень – сукупність альвеолярних бронхіол, альвеолярних ходів і мішечків, за участю яких здійснюється газообмін між кров'ю та повітрям.
Ретикулоцити – молоді форми еритроцитів, які не повністю насичені гемоглобіном.
Рефлекторна дуга – шлях, по якому проходить збудження при здійсненні рефлексів.
Рецептори – кінцеві апарати дендритів чутливих нейронів, які пристосовані до сприйняття подразнень, що надходять до організму; розрізняють екстерорецептори, які сприймають подразнення із зовнішнього середовища, та інтерорецептори, подразнення до яких надходять від власних тканин організму.
Речовина аморфна – див. **Речовина основна**.
Речовина кіркова – поверхнева частина органа або органної структури.
Речовина міжклітинна – продукт діяльності клітин, структурний компонент сполучних тканин і складається з волокон та основної аморфної речовини.
Речовина мозкова – серединна, менш щільна порівняно з кірковою речовиною, частина органа або органної структури.
Речовина основна – аморфний компонент міжклітинної речовини сполучної тканини, що створює мікрооточення для клітин та волокнистих структур.
Речовина хроматофільна – базофільна зернистість у цитоплазмі нейронів, утворена елементами гранулярної ендоплазматичної сітки.
Рибосома – субмікроскопічна немембранна органела загального призначення, що складається із двох субодиниць – великої та малої; забезпечує синтез білка.
Рідина спинномозкова – рідина, що циркулює у підпавутинному просторі, шлуночках і каналах головного та спинного мозку, є амортизатором для головного та спинного мозку, бере участь у живленні та метаболічних процесах нервової тканини, у захисті від водно-осмотичних зрушень, забезпечує нормальний кровообіг у порожнині черепа.
Ріст апозиційний – збільшення маси тканини за рахунок нашарування нової тканини на поверхню старої, вже існуючої.
Ріст інтерстиційний – ріст тканини зсередини.
Рогівка – передня прозора частина зовнішньої оболонки очного яблука, яка складається з переднього епітелію, передньої пограничної пластинки, власної речовини, задньої пограничної пластинки та заднього епітелію.
Родопсин – світлочутливий пігмент паличок сітківки ока, який забезпечує сприйняття чорно-білих зображень.
Роздільна здатність мікроскопа – мінімальна відстань між двома точками на гістологічному препараті, які можна розрізнити як дві окремі точки, що не зливаються.
Сарколема – оболонка поперечно-смугастого м'язового волокна, яка складається з плазмолеми міосимпласта та базальної мембрани.
Саркомер – структурно-функціональна одиниця міофібрили поперечно-смугастого м'язового волокна, яка розташована між двома телофрагмами.
Саркоплазма – цитоплазма поперечно-смугастого м'язового волокна.
Секрет – продукт синтетичної активності гландулоцитів, який виробляється для потреб організму.
Секреція – виділення клітиною продуктів її синтетичної діяльності, які необхідні для нормального функціонування органів та систем організму. 2. Етап сечоутворення, при якому відбувається виділення речовин із крові через клітини канальців у сечу.

Сероцити – секреторні клітини слинних залоз, які продукують білковий секрет.
Серце – непарний порожнистий м'язовий орган, що розташований у лівій половині грудної клітки в передньому середостінні, діяльність якого забезпечує рух крові по судинах.
Сечовий міхур – непарний порожнистий орган, який є резервуаром для сечі.
Симпласт – багатоядерна неклітинна структура, що складається з великого об'єму цитоплазми з численними ядрами і утворюється внаслідок злиття клітин.
Синапс – спеціалізований контакт між двома нервовими клітинами, нервового волокна з м'язом, який забезпечує одностороннюю передачу нервового імпульсу.
Сироватка – плазма, яка не містить фібрину.
Система ендокринна – сукупність залозистих органів, окремих клітин та їх скупчень, що виділяють у внутрішнє середовище організму гормони і забезпечують гуморальну регуляцію його функцій.
Система жіноча статева – сукупність органів організму жінки, що забезпечують продукцію жіночих статевих клітин, умови для запліднення і виношування плода, а також секрецію молока.
Система макрофагічна – сукупність клітин, що походять з моноцитів крові або кісткового мозку, здатних до фагоцитозу, забезпечують реакції природного та набутого імунітету.
Система нервова – сукупність органів і структур, які забезпечують зв'язок організму із зовнішнім середовищем, нервову регуляцію життєвих процесів, координацію та інтеграцію систем організму.
Система нервова автономна – відділ нервової системи, що іннервує внутрішні органи, гладенькі м'язи, залози, кровоносні та лімфатичні судини.
Система нервова вегетативна – див. **Система нервова автономна.**
Система нервова периферійна – частина нервової системи, що містить нервові вузли, стовбури та закінчення.
Система нервова соматична – відділ нервової системи, що забезпечує іннервацію всього тіла, окрім внутрішніх органів, судин та залоз.
Система нервова центральна – частина нервової системи, що включає головний та спинний мозок.
Система органів дихальна – система, що забезпечує насичення організму киснем і виведення з нього вуглекислоти.
Система органів кровотворення та імунного захисту – сукупність органів, в яких здійснюється фізіологічна регенерація формених елементів крові, зруйнування останніх, які завершили свій життєвий цикл та відбуваються процеси дозрівання Т- та В-лімфоцитів, що забезпечує захист організму від генетично чужорідного матеріалу.
Система органів сечовиділення – сукупність органів, що забезпечують звільнення організму від кінцевих продуктів метаболізму.
Система органів травлення – сукупність органів, що забезпечують надходження в організм поживних речовин.
Система органів чуття – сукупність органів, через які до організму надходять подразнення із зовнішнього та внутрішнього середовищ, що їх нервова система трансформує у відповідні відчуття.
Система серцево-судинна – система кровоносних та лімфатичних судин, по яких циркулює кров і лімфа та серце, скорочення якого забезпечує кровообіг.
Система серця провідна – сукупність провідних серцевих міоцитів, які забезпечують генерацію імпульсів збудження і їх проведення до міокарда передсердь та шлуночків.
Система чоловіча статева – сукупність органів чоловічого організму, які забезпечують дозрівання чоловічих статевих клітин.
Сітка ендоплазматична – субмікроскопічна мембранна органела загального призначення – являє собою систему канальців і сплющених цистерн; розрізняють гранулярну та агранулярну ЕПС.
Сітка саркоплазматична – агранулярна ендоплазматична сітка поперечно-смугастого м'язового волокна.
Сітківка – світлочутлива внутрішня оболонка ока, яка в своєму складі має 10 шарів.

Склера – непрозора оболонка очного яблука, яка разом з рогівкою формує зовнішню фіброзну оболонку ока.
Склисте тіло – прозора драглиста маса, яка розташована в ядрі ока між кришталиком і сітківкою, не містить судин і нервів.
Слухові кісточки – молоточок, коваделко та стремінце – лежать у порожнині середнього вуха, передають звукові коливання від барабанної перетинки на перилімфу внутрішнього вуха.
Соматостатин – гормон, що продукується D-клітинами острівців підшлункової залози, пілоричних залоз шлунка та крипт тонкої кишки; пригнічує вироблення глюкагону та інсуліну інсулоцитами.
Сосочок – сполучнотканинний або епітеліальний виріст, здебільшого, конічної форми.
Сперматогенез – процес розвитку чоловічих статевих клітин.
Сперматозоїди – чоловічі статеві клітини, які розмножуються і дозрівають у звивистих сім'яних канальцях яєчка чоловіка.
Спермії – див. **Сперматозоїди**.
Сплетення Ауербаха – сукупність нервових волокон та гангліїв, що лежать між циркулярним і поздовжнім шарами м'язової оболонки травної трубки.
Сплетення Мейснера – вегетативне нервове сплетення, яке розташоване в підслизовій основі стравоходу, шлунка, тонкої кишки.
Стереоцилії – видозмінені мікроворсинки, які розташовані на апікальній поверхні волоскових клітин рецепторних апаратів органів слуху та рівноваги.
Строма – сполучна тканина, яка покриває орган ззовні і пронизує його в різних напрямках.
Структура мікроскопічна – об'єкт, який можна побачити лише за допомогою світлооптичного мікроскопа.
Структури організму неклітинні – сукупність компонентів органів і тканин, що не мають клітинної будови; розрізняють ядерні (симпласт, синцитій) і без'ядерні (міжклітинна речовина).
Судини кровоносні – артерії, артеріоли, капіляри, венули, вени, по яких рухається кров.
Сурфактант – поверхнево-активна речовина, що продукується альвеолярними клітинами і запобігає спаданню стінок альвеол; вкриває зсередини альвеоли.
Сфероцити – еритроцити кулястої форми.
Тека фолікула яєчника – сполучнотканинна оболонка фолікула яєчника, яка побудована із зовнішньої сполучнотканинної теки та багатої на клітинні елементи та кровоносні судини внутрішньої теки.
Телофаза – заключна фаза мітозу, під час якої формуються дочірні ядра і відбувається поділ клітини.
Телофрагма – темна лінія посередині ізотропного диску міофібрили поперечно-смугастого м'язового волокна, що розмежовує сусідні саркомери.
Терморецептори – чутливі нервові закінчення, які сприймають зміни температури.
Тимус – центральний орган імунної системи, в якому відбувається розмноження та антигензалежна диференціація Т-лімфоцитів.
Тироцити – основні залозисті клітини щитоподібної залози, які формують стінку фолікулів, продукують тироксин.
Тіло атретичне – утворюється в результаті розростання клітин внутрішньої теки після атрезії фолікула яєчника, що росте.
Тіло білувате – розростання інтерстиційної сполучної тканини на місці жовтого тіла яєчника після його зворотнього розвитку.
Тіло війкове – див. **Тіло циліарне**.
Тіло жовте – тимчасова ендокринна залоза, яка періодично формується в яєчнику на місці постовуляторного фолікула; розрізняють жовте тіло вагітності та менструальне жовте тіло.
Тіло циліарне – частина судинної оболонки ока, що лежить між власне судинною оболонкою та райдужкою; містить циліарний м'яз, який за допомогою циліарного пояска зв'язаний з капсулою кришталика.

Тип секреції апокриновий – тип секреції, при якому апікальна частина клітини відривається разом із секретом.
Тип секреції голокриновий – тип секреції, що супроводжується повним зруйнуванням клітин і включенням їх компонентів до складу секрету.
Тип секреції мерокриновий – секреція, при якій залозисті клітини виділяють секрет без пошкодження апікальної ділянки цитоплазми.
Тільце Барра – тільце статевого хроматину – є конденсованою однією з двох Х хромосом, яке характерне для жіночого організму.
Тільце Гассаля – див. **Тільце тимусне.**
Тільце дотикове – див. **Тільце Мейснера.**
Тільце залишкове – вторинна лізосома, в якій нагромаджуються речовини, що не піддаються розщепленню лізосомними ферментами.
Тільце Мальпігі – див. **Тільце ниркове.**
Тільце ниркове – кулястий утвір у кірковій речовині нирки, який включає судинний клубочок і капсулу нефрону; є місцем утворення первинної сечі.
Тільце тимусне – округлий утвір у мозковій речовині часточки вилочкової залози, який утворений концентричними нашаруваннями епітеліоретикулоцитів.
Тільця Мейснера – дотикові рецептори капсульованого типу, які розташовані в сосочках дерми шкіри.
Тільця Руффіні – різновид капсульованих нервових закінчень сполучної тканини дерми шкіри, які виконують функції механорецептора або терморецептора.
Тільця Фатер-Пачіні – різновид капсульованих нервових закінчень сполучної тканини шкіри, який виконує функції барорецептора.
Тільця Херінга – розширені терміналі аксонів нейросекреторних клітин супраоптичного та паравентрикулярного ядер гіпоталамуса, які розташовані в нейрогіпофізі; в них нагромаджуються гормони окситоцин та вазопресин.
Тканина – сформована в процесі філогенезу система організму, що складається із клітин і неклітинних структур, які мають спільне походження, будову та функції.
Тканина епітеліальна – див. **Епітелій.**
Тканина жирова – різновид сполучної тканини із спеціальними властивостями, представлена клітинами – адипоцитами, які, залежно від будови, утворюють білу та буру жирову тканину.
Тканина кісткова – різновид скелетної сполучної тканини, для якої характерний високий ступінь мінералізації міжклітинної речовини, що зумовлює значну міцність; розрізняють грубоволокнисту та пластинчасту її форми.
Тканина м'язова гладенька – різновид м'язової тканини, яка утворена сукупністю гладеньких міоцитів; розташовується у стінках судин і більшості порожнистих внутрішніх органів – стравоходу, шлунка, кишок, сечового міхура, матки.
Тканина м'язова поперечно-смугаста – різновид м'язової тканини, яка побудована з м'язових волокон, у складі яких під світловим мікроскопом можна розрізнити характерну поперечну посмугованість.
Тканина м'язова поперечно-смугаста серцева – різновид поперечно-смугастої м'язової тканини, з якої побудований серцевий м'яз (міокард).
Тканина м'язова смугаста скелетна – різновид поперечно-смугастої м'язової тканини, структурно-функціональною одиницею якої є м'язове волокно; з неї побудовані скелетні м'язи.
Тканина мієлоїдна – гемопоетична тканина червоного кісткового мозку, в якій утворюються еритроцити, гранулоцити, моноцити та тромбоцити.
Тканина нервова – тканина, яка побудована з клітин-нейроцитів, що здатні проводити нервовий імпульс, та допоміжних клітинних елементів – нейроглії.
Тканина ретикулярна – різновид сполучної тканини із спеціальними властивостями, створює мікрооточення для кровотворних елементів в органах кровотворення; складається з ретикулярних клітин і ретикулярних волокон, які переплітаються між собою і утворюють мережу.

Тканина слизова – різновид сполучної тканини із спеціальними властивостями (ембріональна), міжклітинна речовина якої має драглисту консистенцію.
Тканина сполучна волокниста щільна – різновид волокнистої сполучної тканини, що характеризується високим вмістом волокон (переважно колагенових) та низьким вмістом основного аморфного компонента у складі міжклітинної речовини.
Тканина сполучна волокниста щільна неоформлена – тканина у складі якої товсті пучки колагенових волокон ідуть у різних напрямках. Зустрічається в сітчастому шарі дерми шкіри.
Тканина сполучна волокниста щільна оформлена – різновид волокнистої сполучної тканини, в міжклітинній речовині якої волокна лежать паралельними пучками; знаходиться у складі фіброзних мембран, зв'язок, сухожилок.
Тканина сполучна пігментна – різновид сполучної тканини із спеціальними властивостями, що містить пігментні клітини – меланоцити.
Тканина хрящова – різновид скелетної сполучної тканини, яка складається з клітин (хондроцитів, хондробластів), що знаходяться у міжклітинній речовині.
Тканини внутрішнього середовища – різновид сполучної тканини разом із кров'ю та лімфою.
Тканини сполучні – група тканин, для яких характерний високий вміст міжклітинної речовини; до них належать волокнисті сполучні тканини (пухка та щільна), скелетні (хрящова та кісткова) та сполучні тканини із спеціальними властивостями (жирова, пігментна, слизова та ретикулярна).
Тканинні базофіли – клітини сполучної тканини, які містять в цитоплазмі базофільні гранули; продукують гепарин та гістамін, які зумовлюють підвищення проникливості стінки дрібних судин з наступним набряком тканин.
Трабекули – сполучнотканинні перегородки, що ділять орган на часточки.
Травлення – складний фізіологічний процес, під час якого їжа, що потрапила в травний канал, підлягає механічним і хімічним перетворенням, а поживні речовини, які в ній містяться, після деполімеризації всмоктуються в кров і лімфу.
Травлення мембранне (пристінкове) – кінцевий гідроліз речовин у зоні кишкового епітелію за допомогою ферментів, які фіксуються на мікроворсинках кишкового епітелію.
Травлення порожнинне – розщеплення поживних речовин у порожнині шлунково-кишкового тракту.
Травлення пристінкове – див. **Травлення мембранне**.
Трипсин – фермент, що розщеплює білки до пептидів та амінокислот.
Трипсиноген – неактивна форма ферменту трипсину, що виробляється підшлунковою залозою і під впливом ентерокінази переходить у трипсин (активна форма ферменту).
Тріада печінки – включає міжчасточкові артерію, вену та жовчну протоку, які разом лежать у міжчасточковій сполучній тканині.
Тромбоцити – кров'яні пластинки – постклітинні структури, які утворились із фрагменту цитоплазми гігантської клітини кісткового мозку – мегакаріоцита; забезпечують процес згортання крові при порушенні цілісності судинної стінки.
Тромбоцитопенія – зменшення кількості тромбоцитів у крові нижче 180 ·х 10^9/л.
Тромбоцитопоез – процес утворення тромбоцитів, який після народження відбувається у червоному кістковому мозку.
Ультрамікротом – мікротом для отримання ультратонких зрізів, які використовують для електронномікроскопічних досліджень.
Ущільнення гістологічного матеріалу – один з етапів виготовлення гістологічних препаратів, який здійснюється шляхом просочення об'єкта парафіном, целоїдином чи синтетичними смолами.
Фагосома – вакуоля, що утворюється в цитоплазмі макрофага, оточена плазматичною мембраною і містить чужорідне тіло.
Фагоцитоз – поглинання клітиною твердих часток шляхом обволікання їх ділянкою плазмолеми з наступним втягненням всередину цитоплазми.
Фаза – окремий період того чи іншого біологічного чи фізіологічного процесу.
Ферменти протеолітичні – ферменти, що розщеплюють білки до пептидів та амінокислот.

Фібриноген – розчинений білок плазми крові, що бере участь у згортанні крові.
Фібробласти – найбільш поширені і функціонально активні клітини пухкої волокнистої сполучної тканини з базофільною цитоплазмою та добре розвиненою гранулярною ендоплазматичною сіткою, елементами комплексу Гольджі; продукують міжклітинну речовину сполучної тканини.
Фіброцити – високодиференційовані клітини фібробластичного ряду, що втратили здатність до поділу та активної продукції міжклітинної речовини.
Фіксатор – окрема хімічна речовина або суміш кількох речовин, які використовуються для фіксації об'єктів гістологічного дослідження, що забезпечують збереження мікроструктур у тому стані, в якому вони були в живому організмі.
Фіксатор Буена – суміш насиченого водного розчину пікринової кислоти, формаліну та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 15:5:1.
Фіксатор Карнуа – рідина, що складається з абсолютного спирту, хлороформу та льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 6:3:1.
Фіксатор Ценкера – суміш калію біхромату, натрію сульфату, сулеми, льодяної оцтової кислоти та дистильованої води.
Фіксація – етап виготовлення гістологічних препаратів шляхом занурення взятого шматочка органа чи тканини у фіксатор.
Філагрин – білок, який синтезується клітинами рогового шару епідермісу.
Фільтрація – початковий етап сечоутворення, який відбувається у ниркових клубочках і закінчується утворенням первинної сечі.
Фолікул щитоподібної залози – структурно-функціональна одиниця паренхіми щитоподібної залози; пухирець, стінка якого утворена одним шаром тироцитів, а порожнина заповнена колоїдом.
Фолікул яєчника третинний – великий зрілий фолікул яєчника, який готовий до овуляції.
Формені елементи крові – загальна назва еритроцитів (червоні кров'яні тільця), лейкоцитів (білі кров'яні тільця) та тромбоцитів (кров'яні пластинки).
Формула лейкоцитарна – відсоткове співвідношення різних видів лейкоцитів у мазку периферійної крові.
Хеморецептори – різновид чутливих нервових закінчень, які сприймають зміни концентрації хімічних речовин.
Хондробласти – молоді клітини, які можна зустріти у глибокому шарі охрястя; виробляють міжклітинну речовину хряща і перетворюються у хондроцити.
Хондроцит – зріла клітина хрящової тканини, яка разом з іншими хондробластами розташовується ізогенними групами.
Хроматин – структура ядра, яка добре фарбується основними барвниками; розрізняють еухроматин та гетерохроматин.
Хромосома статева – хромосома, що визначає стать особини; розрізнять Х-хромосому (жіночу) та Y-хромосому (чоловічу).
Хромосоми – щільні паличко- чи ниткоподібні тільця, які добре помітні в ядрі клітини під час мітотичного поділу.
Хрящ волокнистий – розташований у складі міжхребцевих дисків; у міжклітинній речовині волокнистого хряща міститься велика кількість колагенових волокон, які лежать товстими пучками.
Хрящ гіаліновий – напівпрозорий, голубувато-білого кольору; зустрічається у ребрових хрящах, хрящах трахеї та бронхів.
Хрящ еластичний – утворює вушну мушлю, деякі хрящі гортані; містить велику кількість еластичних волокон, не звапнюється.
Центросома – мікроскопічна немембранна органела загального призначення, утворена двома центріолями, які являють собою циліндрики, стінка якого складається із дев'яти триплетів мікротрубочок; забезпечують рівномірний розподіл генетичного матеріалу.
Цикл – сукупність послідовних закономірних морфофункціональних змін клітин, тканин, органів та їх систем, що періодично повторюються.
Цитологія – наука про будову, розвиток і функції клітин.

Частка гіпофіза задня – див. **Нейрогіпофіз.**
Частка гіпофіза передня – див. **Аденогіпофіз.**
Часточка печінки портальна – структурно-функціональна одиниця печінки, яка має форму тригранної призми, в центрі якої лежить тріада печінки, а в кутах - центральні вени трьох сусідніх класичних часточок.
Часточка тимуса – структурно-функціональна одиниця тимуса, яка побудована з епітеліоретикулоцитів та лімфоцитів; включає кіркову та мозкову речовину.
Шар дерми сітчастий – глибокий шар дерми, який утворений щільною волокнистою сполучною тканиною.
Шар дерми сосочковий – поверхневий шар дерми, розташований безпосередньо під епідермісом; побудований з пухкої волокнистої сполучної тканини.
Шар ендометрію базальний – глибокий шар власної пластинки слизової оболонки матки з дном маткових залоз, який залишається після зруйнування функціонального шару під час менструації; за рахунок цього шару ендометрій відновлюється в постменструальному періоді.
Шар ендометрію функціональний – внутрішній шар слизової оболонки матки, який відторгається під час менструації.
Шар епідермісу базальний – один ряд клітин, що лежать на базальній мембрані; забезпечує ріст та регенерацію епідермісу.
Шар епідермісу блискучий – 3-4 ряди плоских клітин, які розташовані під роговим шаром епідермісу та містять в своїй цитоплазмі білок елеїдин.
Шар епідермісу зернистий – 3-4 ряди клітин, які розташовані між шипуватим (остистим) та блискучим шарами епідермісу та містять в своїй цитоплазмі гранули кератогіаліну.
Шар епідермісу остистий – 5-10 рядів клітин крилоподібної форми, які розташовані між базальним та зернистим шарами епідермісу; разом з базальним шаром епідермісу формують росткову зону.
Шар епідермісу роговий – поверхневий шар епідермісу, який складається з кератиноцитів, що біля поверхні епідермісу перетворюються у рогові лусочки.
Шар епідермісу ростковий – включає базальний та шипуватий (остистий) шари епідермісу, які містять малодиференційовані клітини, за рахунок поділу яких відбувається ріст і регенерація епідермісу.
Шар кори головного мозку внутрішній зернистий – клітинний шар кори головного мозку, що лежить між пірамідним та гангліонарним шарами; побудований з дрібних зірчастих нейроцитів.
Шар кори головного мозку гангліонарний – шар, що утворений гігантськими мультиполярними пірамідними нейронами (клітинами Беца).
Шар кори головного мозку зовнішній зернистий – клітинний шар кори головного мозку, що лежить між молекулярним та пірамідним шарами; утворений дрібними нейроцитами зірчастої та пірамідної форми.
Шар кори головного мозку молекулярний – поверхневий шар кори головного мозку, який містить горизонтальні нейроцити.
Шар кори головного мозку пірамідний – найширший клітинний шар кори головного мозку, що побудований з малих, середніх та великих пірамідних нейронів.
Шар кори головного мозку поліморфноклітинний – найглибший шар кори півкуль головного мозку, який межує з білою речовиною; побудований переважно з веретеноподібних нейронів.
Шар кори мозочка гангліонарний – середній шар кори мозочка, який побудований з одного ряду великих пірамідних клітин грушоподібної форми (клітин Пуркіньє).
Шар кори мозочка зернистий – найглибший шар кори мозочка, який складається з клітин-зерен, зірчастих, горизонтальних та веретеноподібних нейроцитів.
Шар кори мозочка молекулярний – поверхневий шар кори мозочка, який складається з кошикових та зірчастих клітин.
Шар нервових волокон сітківки – шар сітківки, що складається з аксонів мультиполярних гангліонарних клітин, які, виходять з очного яблука і формують зоровий нерв.

Шар остеонний – середній шар діафіза трубчастої кістки, який побудований з остеонів та вставних пластинок.
Шар підендотеліальний – у складі судинної стінки та ендокарда побудований з пухкої волокнистої сполучної тканини.
Шар плазмолеми кортикальний – периферійний шар цитоплазми, який прилягає до біологічної мембрани, що входить до складу плазмолеми; багатий на філаменти та мікротрубочки, які забезпечують цитоскелетні функції клітини.
Шар сітківки гангліонарний – шар сітківки ока, який побудований з тіл великих мультиполярних гангліонарних клітин.
Шар сітківки пігментний – зовнішній шар, до якого ззовні прилягає власне судинна оболонка, а зсередини – фотосенсорний шар; побудований з одного шару пігментних клітин.
Шар сітківки пограничний внутрішній – внутрішній шар сітківки ока, що відмежовує її від склистого тіла; утворений відростками клітин нейроглії.
Шар сітківки пограничний зовнішній – шар сітківки, що лежить на межі між фотосенсорним та зовнішнім ядерним шарами; утворений відростками клітин нейроглії.
Шар сітківки сітчастий внутрішній – шар сітківки ока, що лежить між внутрішнім ядерним і гангліонарним шарами; утворений відростками біполярних та мультиполярних асоціативних та мультиполярних гангліонарних клітин.
Шар сітківки сітчастий зовнішній – шар сітківки ока, що лежить між зовнішнім і внутрішнім ядерним шарами; утворений відростками біполярних чутливих, біполярних та мультиполярних асоціативних нейронів.
Шар сітківки фотосенсорний – шар сітківки ока, що лежить між пігментним епітелієм і зовнішньою пограничною мембраною; побудований з дендритів біполярних фотосенсорних клітин: паличок та колбочок.
Шар сітківки ядерний внутрішній – шар сітківки ока, що лежить між зовнішнім та внутрішнім сітчастими шарами; побудований з тіл біполярних та мультиполярних асоціативних нейронів, а також тіл клітин нейроглії.
Шар сітківки ядерний зовнішній – шар сітківки ока, що лежить між зовнішньою пограничною мембраною та зовнішнім сітчастими шаром; побудований з тіл біполярних фотосенсорних клітин.
Шкіра – орган, який утворює загальний покрив тіла, який побудований із поверхневого шару - епідермісу та сполучнотканинної основи - дерми.
Шлуночки мозку – порожнини головного та спинного мозку, заповнені спинномозковою рідиною.
Шлуночки серця – камери серця, що забезпечують нагнітання крові в судини.
Шляхи повітроносні – див. **Повітроносні шляхи**.
Шок анафілактичний – це алергічна реакція негайного типу у відповідь на з'єднання антигенів різного походження з антитілами, фіксованими на клітинних мембранах.
Юкстагломерулярний комплекс – сукупність ендокриноцитів нирки, що містяться в складі частини кіркових нефронів; складається з клітин щільної плями, юкстагломерулярних клітин та клітин Гурмагтіга.
Ядерце – найщільніша добре зафарбована на гістологічних препаратах структура ядра, що формує рибосоми.
Ядро – обов'язковий компонент клітини, що містить увесь генетичний матеріал.
Ядро клітини інтерфазне – ядро клітини між поділами; містить хроматин, ядерце, каріоплазму, каріолему.
Ядро клітини мітотичне – ядро клітини під час мітотичного поділу.
Яєчко – парний орган, знаходиться в мошонці; є чоловічою статевою залозою зовнішньої та внутрішньої секреції.
Яєчник – парний орган, що належить до залоз змішаної секреції, виділяє гормони, які впливають на розвиток жіночих статевих клітин.
Язик – м'язовий орган, який бере участь у механічній обробці їжі, ковтанні, артикуляції, містить смакові рецептори.
Яйцеклітина – жіноча статева клітина, яка розвивається в яєчнику.

Ямки шлункові – мікроскопічні заглибини епітелію у власну пластинку слизової оболонки шлунка, які збільшують його поверхню.

ЗАКЛЮЧЕННЯ

Сучасний етап розвитку гістології як науки навчальної дисципліни характеризується ростом фактичного матеріалу, який отримується на основі застосування світлооптичних, електронно-мікроскопічних, гістохімічних та інших методів гістологічних досліджень, що дозволяють вивчати структурно-функціональні властивості та особливості клітин, тканин та органів.

Важливим завданням дисципліни є аналіз, синтез та узагальнення теоретичного матеріалу, вміння використовувати його у навчальному процесі. Нагромадження даних про розвиток, будову і функції тканин, органів та систем необхідні для виявлення стійких, закономірних зв'язків між ними. Знання про взаємодію тканин дозволяють оцінити не лише будову органа, але дають уяву про його вікові особливості та регенераторні можливості. Все це є необхідним для успішного опанування клінічними дисциплінами, уміння визначати і правильно трактувати патологічні зміни тканин і органів, оволодіння диференційованою діагностикою та оцінювання відновлюючої здатності пошкоджених органів і систем.

ЛІТЕРАТУРА

Основна

1. Гістологія. Цитологія. Ембріологія : підручник / О. Д. Луцик, Ю. Б. Чайковський, Р.О. Білий, Ульянов В.О. та співавт. / за ред. О. Д. Луцика, Ю. Б, Чайковського. Вінниця : Нова книга, 2020.– 496 с.
2. Спеціальна гістологія і ембріологія внутрішніх органів. Навчальний посібник. Під ред. Е.Ф.Баринова, Ю.Б.Чайковського. Київ, ВСВ «Медицина», 2013.- 471 с.
3. Волков К.С., Пасєчко Н.В. Ультраструктура клітин і тканин. Атлас. Тернопіль. Укрмедкнига, 1997. 93 с.
4. Луцик О.Д., Іванова А.Й., Кабак К.С., Чайковський Ю.Б., Гістологія людини. Підручник. Київ „Книга-плюс", 2010. – 582 с.
5. Під ред. Е.Ф.Баринова, Ю.Б.Чайковського. Цитологія і загальна ембріологія. Навчальний посібник. Київ, ВСВ «Медицина», 2010.- 216 с.
6. Маруненко І.М. Анатомія, фізіологія, еволюція нервової системи. Навчальний посібник/ І.М. Маруненко, Є.О. Неведомська, Г.І. Волковська. – К.: Центр учбової літератури, 2021. – 184 с.
7. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології / Войцех Павліна, Майкл Г. Росс. – К.: Медицина, 2021. – 480 с.
8. Дєльцова О.І., Чайковський Ю.Б., Геращенко С.Б. Гістологія та ембріогенез органів ротової порожнини. Навчальний посібник. Івано-Франківськ, 1998.- 78 с.
9. Чайковський Ю.Б., Сокуренко Л.М. Гістологія, цитологія та ембріолгія. Атлас для самостійної роботи студентів. Луцьк, 2006.- 152 с.

Додаткова

1. Гістологія, цитологія та ембріологія: альбом для самостійної роботи студентів І та ІІ курсів медичних та стоматологічного факультетів / Упоряд.: О.Ю. Степаненко, Н.І. Мар'єнко. - Харків, ХНМУ, 2021.- 136 с.: 93 іл.

2. Чайковський Ю.Б., Сокуренко Л.М. Гістологія, цитологія та ембріолгія. Атлас для самостійної роботи студентів. Луцьк, 2006.- 152 с.

3. Навчально-методичний посібник «**Гістологія, цитологія та ембріологія в тестах: завдання для підготовки до модульних контролів та єдиного державного кваліфікаційного іспиту (Медицина)»** (укладачі: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:214.

4. Навчально-методичний посібник «**Protocols for practical classes on Histology, Cytology and Embryology» (Протоколи практичних занять з гістології, цитології та ембріології, Медицина)** (автори: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:240.

5. Навчально-методичний посібник «**Гістологія, цитологія та ембріологія в тестах: завдання для підготовки до модульних контролів та єдиного державного кваліфікаційного іспиту (Стоматологія)**» (укладачі: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П.,

Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:214.

6. Навчально-методичний посібник «**Histology, Cytology and Embrylogy in MCQ: collection of MCQ for preparing to Module-control, KROK-1 and IFOM» (Гістологія, цитологія та ембріологія в тестах: завдання для підготовки до модульних контролів та єдиного державного кваліфікаційного іспиту, Медицина)** (укладачі: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:980.

7. Навчально-методичний посібник «**Протоколи практичних занять з гістології, цитології та ембріології (Медицина)**» (автори: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:80.

8. Навчально-методичний посібник «**Протоколи практичних занять з гістології, цитології та ембріології (Стоматологія)**» (автори: Бойчук Т.М., Цигикало О.В., Чернікова Г.М., Ходоровська А.А., Семенюк Т.О., Малик Ю.Ю., Пентелейчук Н.П., Петришен О.І., Столяр Д.Б., Попова І.С., Андрущак Л.А., Галиш І.В. (за редакцією проф. Бойчука Т.М.)) (видання третє, виправлене і доповнене). Чернівці; 2024:84.