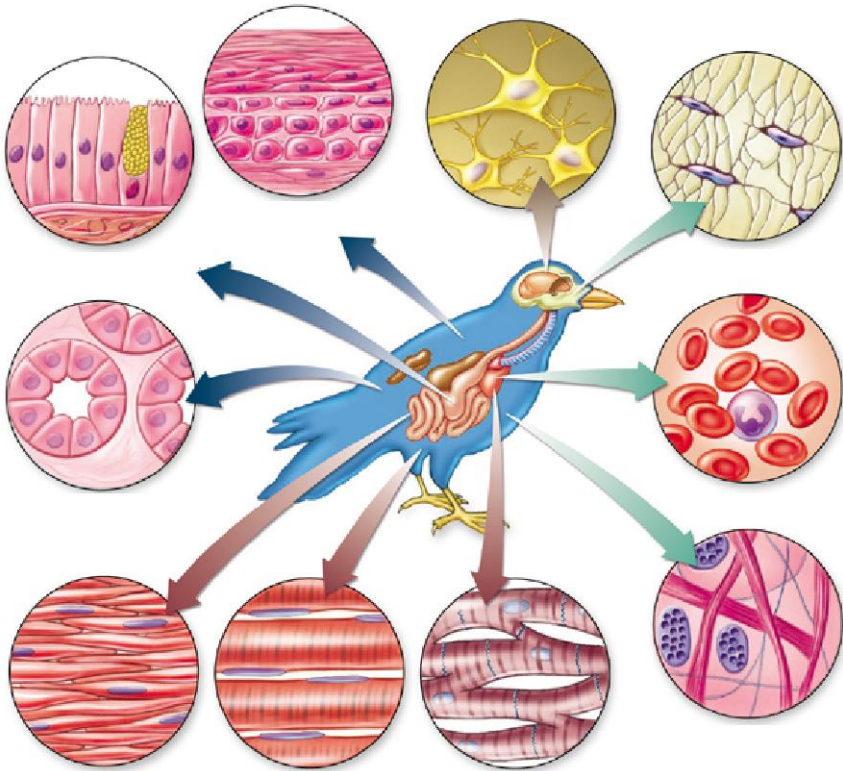


О.І. Худий, Л.М. Васіна

ГІСТОЛОГІЯ



Міністерство освіти і науки України
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича

О.І.Худий, Л.М. Васіна

Гістологія

Навчально-методичний посібник

Чернівці
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича
2019

УДК: 591.8 (075.8)

X98

Друкується за ухвалою Вченої ради
Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича
протокол №11 від 25 листопада 2019 року

Рецензенти:

Веніамін Заморов, кандидат біологічних наук, доцент, декан
біологічного факультету Одеського національного університету
імені І. І. Мечникова,

Олег Маренков, кандидат біологічних наук, доцент, завідувач
кафедри загальної біології та водних біоресурсів Дніпровського
національного університету імені Олеся Гончара.

Худий О.І., Васіна Л.М.

X98 Гістологія: Навчально-методичний посібник / О.І. Худий, Л.М.
Васіна. – Чернівці: Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича, 2019. – 120 с.

Проаналізовано сучасні дані щодо морфофункціональних особливостей клітинних типів та утворених з них тканин, гістогенезу як комплексу координованих у часі і просторі процесів проліферації, диференціації, детермінації, інтеграції клітин, механізмів гомеостазу і тканинної регуляції, вікової динаміки тканин, закономірностей реактивності, адаптивної мінливості, регенерації клітин і тканин за дії несприятливих екологічних факторів і в екстремальних умовах функціонування та розвитку. Дано методичні рекомендації щодо проведення лабораторної роботи, наведено контрольні запитання, завдання, ситуаційні задачі.

Для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

© О.І. Худий, Л.М. Васіна, 2019

ІНСТРУКТИВНО-МЕТОДИЧНА КАРТКА ДО РОБОТИ З НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНИМ ПОСІБНИКОМ

Посібник складений на основі робочої програми нормативного курсу «Гістологія» та навчального плану з урахуванням модульної структури дисципліни.

Метою вивчення дисципліни є забезпечення відповідних до сучасних вимог знань студентів про тканини, загальні закономірності їх виникнення та розвитку, а також сформувати необхідні в майбутній практичній діяльності фахівця уміння і навички.

Завдання курсу «**Гістологія**» – набуття студентами знань та навичок щодо:

- ідентифікації основних типів тканин за мікропрепаратами;
- уміння описати гістологічний препарат;
- виконання завдань викладання біології в середній школі та проведення експериментальних лабораторних досліджень.

Засвоївши курс, студент повинен знати:

- основні ознаки різних типів тканин;
- локалізацію в організмі різних типів тканин;
- механізми гістогенезу окремих тканин.

Студент повинен вміти:

- самостійно визначати тип тканини за мікропрепаратом або «сліпим» малюнком;
- використовувати здобуті знання для здійснення завдань викладання біології в середній школі та проведення експериментальних лабораторних досліджень;
- застосовувати сучасні методи гістологічних досліджень для розв'язання практичних задач.

Під час виконання лабораторної роботи з гістології студент на практиці ознайомлюється з особливостями організації різних типів біологічних тканин. При цьому, розглядаючи мікропрепарати, необхідно звертати увагу на:

- співвідношення кількості клітин та міжклітинної речовини;
- кількість шарів клітин;

- кількість, розміри, форму клітин та особливості розташування субклітинних структур (ядра, цитоскелетних елементів, ендоплазматичної сітки, включень тощо) у різних типах клітин;
- структуру міжклітинної речовини (характер забарвлення, наявність чи відсутність волокон тощо).

Результати спостережень заносяться у протокол лабораторної роботи. Оформлення протоколу передбачає замальовування розглянутих мікропрепаратів. Гістологічний рисунок виконується простим і кольоровими олівцями у визначеному для цього полі у посібнику. Рисунок повинен відображати основні елементи структури біологічної тканини, видимі у світловому мікроскопі. Основну увагу потрібно звернути на структурні компоненти, зазначені у методичних рекомендаціях до відповідних лабораторних робіт, і пронумерувати їх. Необхідно, щоб кольори рисунка відповідали характеру забарвлення мікропрепарату.

Для формування вміння аналізувати теоретичний матеріал та порівнювати особливості організації різних типів тканин та проміжного контролю знань, після виконання й оформлення окремих лабораторних робіт пропонуються завдання для самостійної роботи. Використання значної кількості легкозрозумілого ілюстративного матеріалу (джерелом якого є інтернет-ресурси) полегшить сприйняття студентами теоретичних відомостей.

Для оптимізації розподілу часу студентами на різні види роботи з курсу «Гістологія» наводиться перелік запитань до рубіжних контролів, теми індивідуальних науково-дослідних завдань, список рекомендованої літератури.

Індивідуальні науково-дослідні завдання являють собою подані невеликі теоретичні дослідження з різних галузей гістології, результати яких повинні бути у формі реферату або мультимедійної презентації з подальшим захистом. Даний вид роботи виконується студентом за рахунок годин, виділених на самостійну роботу, при опрацюванні сучасної наукової, зокрема й періодичної літератури.

ЕТАПИ ВИГОТОВЛЕННЯ І КОНТРАСТУВАННЯ ГІСТОЛОГІЧНИХ ПРЕПАРАТІВ

Гістологічні дослідження пов'язані з виготовленням препаратів та їхнім вивченням за допомогою світлової чи електронної мікроскопії.

Гістологічними препаратами (мікропрепаратами) називаються виготовлені з тканин (органів) забарвлені зрізи, плівки, мазки, відбитки, окремі клітини, які помістили на предметне скло, залили тонким шаром прозорої речовини і покрили покривним склом. Вони повинні бути тонкими, прозорими, легко пропускати пучок світла чи електронів.



Рис. 1. Етапи відбору та фіксації гістологічного матеріалу

Основними етапами виготовлення гістологічного препарату є (рис.1):

1) *Відбір матеріалу* з різних органів і тканин здійснюється з урахуванням особливостей їхньої анатомічної і гістологічної будови (біопсія, аутопсія).

2) *Фіксація матеріалу* забезпечує стабілізацію клітинних і неклітинних структур, запобігаючи їх аутолізу. Фіксаторами можуть виступати рідкі хімічні речовини – прості (етанол, метанол, розчин формальдегіду, глутаральдегід, осмієва, пікринова, оцтова кислоти, розчини деяких солей важких металів) і складні, скомпоновані з кількох простих фіксаторів (рідина Карнуа, Буена та ін.). Об'єм фіксатора має перевищувати в 50–100 разів об'єм шматочка. Після цього

матеріал промивають проточною водою протягом 24–48 годин для видалення фіксатора.

Фізичні методи фіксації передбачають швидке заморожування шматочка органу рідким азотом.

3) *Зневоднення матеріалу* здійснюють у розчинах етанолу зростаючої концентрації та ксилолі.

4) *Ущільнення матеріалу* досягається через просочування щільнішою речовиною для запобігання деформації структур досліджуваного об'єкта. Для цього в світловій мікроскопії застосовують розчинений в ароматичних вуглеводнях і розплавлений парафін, спиртовий розчин целоїдину або замороження об'єкта в криостаті.

У електронній мікроскопії ущільнення об'єкта досягається просоченням його епоксидними смолами.

5) Для *виготовлення зрізів* використовують мікротомі (санні, роторні, заморожувальні – рис.2) і ультратомі. Для цього вибирають сталеві мікротомні ножі, виготовлені з високоякісної загартованої сталі. Для отримання ультратонких зрізів – ножі зі спеціального шведського скла або алмазів. Товщина зрізів, призначених для світлової мікроскопії, не повинна перевищувати 4–5 мкм, для електронної – 50–60 нм.

Заморожувальні мікротомі із селеновим випрямлячем працюють за типом біметалевої пластинки, яка нагрівається, а система при цьому охолоджується. На заморожувальному мікротомі найчастіше ріжуть тканини, зафіксовані у формаліні (зразу ж після фіксації та промивання у воді), рідше – після спиртової фіксації (після промивки у воді), а також ті, які заливають у желатину.

До санних мікротомів належать ті, в яких об'єктотримач вільно рухається в санках (готують зрізи з целоїдиновим ущільненням). Основним елементом мікротома є різальна частина леза (рис. 1.).

б) *Контрастування гістологічних зрізів* здійснюється спеціальними барвниками, які поділяються на чотири групи.

• *Основні (лужни)*: гематоксилін, азур, сафранін, основний коричневий, толуїдиновий синій, галоціанін, тіонін, метиловий зелений, метилвіолет. Забарвлені ними структури називають *базофільними*.

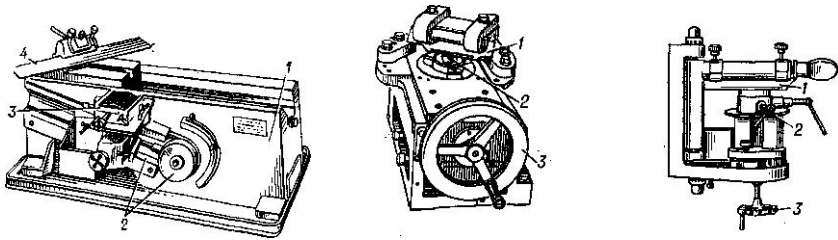


Рис.2. Різні типи мікротомів: *санний, ротаційний, заморожувальний*

- *Кислі*: еозин, еритрозин, кислий фуксин, пікринова кислота, світлий зелений, Конго червоний. Забарвлені ними структури називають *окси(ацидо-, еозино-)фільними*.

- *Нейтральні*: судан III, судан IV, метиленовий синій. Забарвлені ними структури називають *нейтро(поліхромато)фільними*.

- *Спеціальні*: осмієва кислота, азотнокисле срібло, хлорне золото, судани III і IV, орсеїн, муцикармін фарбують тільки певні структури клітин або сполуки в клітинах і міжклітинній речовині (обумовлюють тинкторіальні властивості).



Рис.3. Етапи приготування мазків крові

7) *Забарвлені зрізи* вміщують у воду, гліцерол, гліцерол-желатину (тимчасові мікропрепарати), в бальзам, полістирол, спеціальні смоли (постійні препарати).

Окрім тонких зрізів використовуються інші види гістологічних препаратів – мазки (крові, кісткового мозку, слини тощо – рис.3), відбитки (печінки, тимусу, слизової оболонки сечового міхура), плівки (сполучної тканини, плеври, очеревини, м'якої мозкової оболонки), тотальні препарати (зародки ранніх стадій розвитку, статеві

клітини).

Наприклад, мазки крові роблять на предметному склі за допомогою більш вузького шліфованого предметного скла. Взявши предметне скло за довгі краї, торкаються його поверхнею (відступивши 0,5–1 см від вузького краю) до краплі крові (але не до шкіри). Предметне скло тримають на столі або в лівій руці за вузькі краї. Правою рукою приставляють шліфоване скло вузьким краєм до скла з кров'ю зліва від краплі під кутом 45° і просувають його вправо до зіткнення з кров'ю. Вичікують, поки кров розпливеться по всьому ребру шліфованого скла, і потім легким швидким рухом ведуть його справа наліво доти, доки не буде вичерпана уся крапля. Після приготування мазки швидко сушать на повітрі до зникнення вологого блиску. При повільному висиханні може змінюватися морфологія клітин.

Надалі мазки крові, складені попарно (мазками назовні), опускають пінцетом у посуд для фіксації зі спеціальною рідиною. Як фіксатори використовують: метанол (3–5 хв); метанол і ацетон в еквівалентних кількостях (3–5 хв); суміш Никифорова – етанол і діетиловий ефір порівну (20–30 хв); 1 %-ну осмієву кислоту; етанол (30 хв); денатурований спирт (30 хв); рідину Карнуа (спирту 96 % 60 мл, хлороформу 30 мл, крижаної оцтової кислоти 10 мл) та інші. Після закінчення терміну фіксації препарати виймають пінцетом, сушать на повітрі або обполіскують у банці з нейтралізованою дистильованою водою.

Забарвлення різних елементів клітин у кольори та відтінки здійснюють сумішшю основних (азур II) і кислих (водорозчинний жовтий еозин) барвників – наприклад сумішшю Романовського-Гімза (містить метилен-азур, метиленовий фіолетовий, метиленовий синій і еозин). При цьому фіксовані мазки укладають на місток, заливають високим шаром розведеного барвника. Фарбування триває залежно від температури повітря в приміщенні від 25 до 45 хв. Після закінчення забарвлення фарбу змивають (але не зливають) сильним струменем води і ставлять мазки вертикально в дерев'яний штатив для просушування.

Вітальні (прижиттєві) методи дослідження дають змогу вивчити процеси життєдіяльності клітин або тканин *in vivo*. При цьому використовують методи вітального, суправітального, поствітального фарбування із застосуванням спеціальних, не

токсичних для живих тканин, барвників – трипанового синього, літєвого карміну, нейтрального червоного, янусу зеленого.

Контрольні запитання та завдання

1. Вкажіть етапи виготовлення гістологічних препаратів (зрізів).
2. Як класифікують барвники, які використовують для контрастування гістологічних зрізів?
3. Як приготувати інші види гістологічних препаратів (мазки, відбитки, плівки)?
4. При експериментальному дослідженні виникла необхідність вивчення жирових включень у клітині. Який фіксатор та барвник необхідно використати?

ЕПІТЕЛІАЛЬНА ТКАНИНА

Загальна характеристика епітеліальних тканин

Епітелії чи епітеліальні тканини – прикордонні тканини, що розміщуються на межі з навколишнім середовищем, вкривають поверхні тіла, вистилають його порожнини, слизові оболонки внутрішніх органів і утворюють більшість залоз.

Для епітеліїв характерний ряд особливостей організації: розміщення клітин зімкнутими пластами; мінімальна кількість міжклітинної речовини; наявність розвинених міжклітинних контактів; прикордонне положення; розміщення на базальній мембрані; багатошаровим епітеліям притаманна вертикальна анізоморфія; відсутність судин – живлення епітеліїв здійснюється дифузійною речовин через базальну мембрану із судин сполучної тканини; висока здатність до регенерації, завдяки наявності уніпотентних стовбурових клітин.

Морфологічні особливості епітеліоцитів:

- Кубічна, призматична, плоска форма клітин.
- Ядро відповідає формі клітин, містить багато еухроматину, видно ядереце. У зроговілих епітеліоцитах ядро підлягає каріопікнозу, каріолілізу.
- Органели в цитоплазмі розміщені нерівномірно, в деяких клітинах є органели спеціального призначення.

- Цитоскелет представлений мікротрубочками, мікрофіламентами та проміжними філаментами (тонофіламентами, утвореними білками кератинами, які поділяються на кислі та основні кератини. Зміна нормальної експресії цитокератинів може служити маркером злоякісних перетворень).

- Клітини полярні, при цьому розрізняють латеральну, базальну, апікальну поверхні.

Функції епітелію:

- *бар'єрна* – тканина розташована між внутрішнім середовищем організму та зовнішнім (виняток – мезотелій та ендотелій);

- *захисна* – епітелій захищає від зовнішніх пошкоджувальних впливів (унаслідок утворення товстих, малопроникних пластів, фізично та хімічно стійкого зроговілого шару, секретії слизу, речовин антимікробної дії);

- *транспортна* – тканина забезпечує перенесення речовин через пласти клітин (ендотелій) або по їх поверхні (слиз в'їчастим епітелієм дихальних шляхів або ооцити в маткових трубах) за механізмами дифузії, полегшеної дифузії, везикулярного транспорту;

- *всмоктувальна* – здійснює епітелій кишечника та нирок;

- *секреторна/екскреторна* – зумовлює виділення метаболітів / видалення з організму кінцевих продуктів обміну речовин (із сечею, потом, жовчю);

- *сенсорна* – забезпечує сприйняття сигналів із внутрішнього середовища організму.

Класифікація епітеліїв (найпоширеніша) поділяє усю групу за морфологічними ознаками на 3 підгрупи:

- поверхневий епітелій;

- залозистий епітелій;

- сенсорний епітелій.

При цьому морфологічні ознаки дозволяють класифікувати епітелій за *кількістю шарів* (одно- та багатошаровий) і *формою клітин* (плоский, кубічний, призматичний).

Гістогенетична класифікація розрізняє такі види епітелію:

- епідермальний – походить із ектодерми та прехордальної пластинки (багатошаровий, формує шкірні покриви, забезпечує захист);

- ендодермальний – виникає із кишкової ентодерми (одношаровий, формує оболонку кишки, забезпечує всмоктування та секрецію);
- целонефродермальний починається з целомічної вистилки та нефротому (формує сім'явиносні протоки, мезотелій, маточні труби, здійснює бар'єрну функцію, забезпечує секрецію, екскрецію, всмоктування);
- ангіодермальний походить з ангіобласту, розміщеного між клітинами мезенхіми (утворює ендотелій);
- епендимогліальний вміщує особливі клітини нейрального походження, які виконують опорну, розмежувальну, секреторну функції, беруть участь у виробленні спинномозкової рідини (центральный канал спинного мозку, шлуночок головного мозку).

Поверхневий епітелій

Плоский одношаровий епітелій являє собою суцільний клітинний пласт, розміщений на базальній мембрані, яка відділяє його від нижньої сполучної тканини з кровоносними судинами. Постійна наявність клітинного пласту забезпечується міжклітинними контактами, розміщеними у певному порядку: ближче до поверхні – щільний контакт (ізолювальний), далі – простий, а під ним – десмосома. Прикріплення ж до базальної мембрани забезпечує напівдесмосома (рис.4).

Клітинам властива диплазматична диференціація цитоплазми – біля ядра ендоплазма містить органели, екзоплазма – вільна від органел. На апікальній поверхні епітеліоцитів є невпорядковано розміщені мікрроворсинки, які збільшують її площу.

Деякі клітини можуть мати по два, іноді три ядра. Клітини тонкі, сплюснуті, містять мало цитоплазми, дископодібне ядро розміщене в центрі. Краї клітин нерівні, поверхня подібна до мозаїки.

Плоский епітелій міститься в боуменових капсулах нирок, вистилає альвеоли легень і стінки капілярів, де завдяки своїй тонкості допускає дифузію різноманітних речовин. Крім того, він утворює також гладку вистилку порожнинних структур (кровоносні судини і камери серця), де зменшує тертя протікаючих рідин. Камбій розміщений дифузно.



Рис.4. Плоскі епітеліоцити

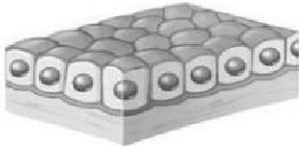


Рис.5. Кубічні епітеліоцити

Кубічний епітелій (низький призматичний) – відрізняється формою клітин, різноманітністю їхніх апікальних (щіткова кайма і війки) та базальних (інвагінація плазмолемі) поверхонь, кількістю та розподілом органел, появою особливих секреторних клітин, що визначається

органною специфікою (рис.5).

Клітини мають кубічну або низьку призматичну форму і містять у центрі ядро. Міжклітинні контакти схожі із плоским.

Вистилає протоки багатьох залоз (слинних, підшлункової), а також збірні трубочки в нирках. Камбій дифузний.

Високий призматичний (циліндричний) однорядний епітелій вистилає внутрішню поверхню більшості порожнистих органів (шлунку, кишечника, жовчного міхура, великих протоків печінки та підшлункової залози, матки, маточних труб), що зумовило велику морфофункціональну

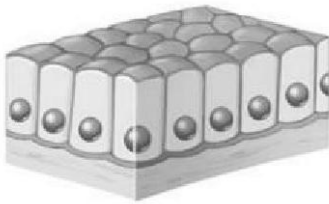


Рис. 6. Високі призматичні епітеліоцити

різноманітність його клітин (мікрворсинчасті, війчасті, не облямовані епітеліоцити, різні типи секреторних клітин).

Клітини характеризуються різко вираженою полярністю, вони високі та вузькі (рис.6). Ядро розміщене біля основи. Серед епітеліоцитів можуть бути розкидані секреторні келихоподібні клітини. Слиз, який вони виділяють, захищає слизову шлунка від впливу кислого вмісту та від перетравлення ферментами, а в кишечнику створює змазку для проходження їжі. Камбій чітко локалізований.

Багаторядний війчастий епітелій вистилає порожнини, в яких відбувається переміщення слизу і частин на її поверхні у певному напрямку (наприклад повітроносні шляхи). Він має складніший клітинний склад самого пласту – клітини різні за формою, величиною, але при цьому усі зберігають зв'язок із базальною мембраною (ознака одношаровості). Особливістю будови війчастих епітеліоцитів є наявність на апікальному полюсі

війок та високе розміщення округлих ядер (рис.7). Різноманітні рівні локалізації ядер формують феномен багатоядерності даного епітелію в гістологічних препаратах. Розрізняють 4 типи клітин: низькі вставні (базальні), високі вставні (проміжні), війчасті, келихоподібні.

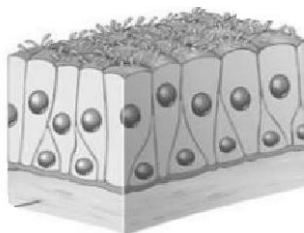


Рис. 7. Багаторядний війчастий епітелій

Багатошаровий епітелій вирізняється тим, що не всі клітини торкаються базальної мембрани.

Клітини утворюються мітозом стовбурових клітин, які лежать у базальному шарі на базальній мембрані. Клітини, виниклі першими, мають кубічну форму, але із просуванням доверху сплющуються (рис.8). Вони можуть залишатися незроговілими, як у рогівці або підлягати зроговінню – в епідермісі.

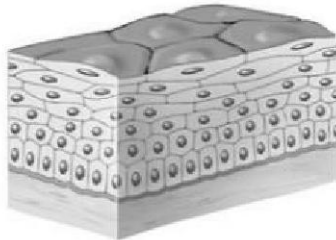


Рис. 8. Багатошаровий епітелій

Форму всього епітеліального пласта оцінюють за формою клітин апікального шару, серед яких розрізняють плоскі, кубічні, призматичні, перехідний епітелії.

У *багатошаровому плоскому незроговілому епітелії* виділяють 3 шари: а) базальний – один ряд призматичних епітеліоцитів, б) шипуватий – широка зона полігональних клітин, у яких тонофіламенти розміщені дифузно, в) поверхневий (плоский) – плоскі епітеліоцити з потовщеною плазмолемою. Покриває рогівку ока, кон'юнктиву, глотку, стравохід, піхву. Процеси проліферації та диференціації регулюються низкою біологічно активних речовин, частина з яких виділяється клітинами сполучної тканини. Десквамація клітин із поверхні епітеліального пласта виконує роль важливого захисного механізму багатошарових епітеліїв, оскільки вона забезпечує постійне видалення прикріплених до них патогенних мікроорганізмів, потенційно здатних потрапити в епітелій та нижчі тканини.

Плоский зроговілий епітелій має найскладнішу будову, позаяк вкриваючи поверхню тіла, він витримує прямий вплив фізико-хімічних факторів довкілля. Утворює епідерміс, деякі ділянки слизової рота.

Для нього характерні: висока звивистість базальної мембрани, значна товщина, неоднорідність будови і забарвлення епітеліального пласта. При розгляді з боку базальної мембрани можна впевнитися, що ця зона має будову, подібну до незроговілого епітелію – чітко диференціюються базальний та шипуватий шари.

Складається з 5 шарів: а) базального, б) шипуватого, в) зернистого, г) блискучого, д) зроговілого.

Базальні клітини з'єднуються з базальною мембраною напівдесмосомами, вони кубічні або призматичні. Для них характерне овальне ядро з 1-2 ядерецями, добре розвинені органели та тонофіламенти. Функції базального шару: утворення клітин (містить камбій), забезпечує прикріплення до сполучної клітини.

Шипуваті клітини – великі, неправильної форми, з'єднані десмосомами (в цитоплазмі багато тонофібрил). У цитоплазмі наявні кератиносоми – гранули з ліпідами й ферментами (кисла фосфатаза). Ці гранули беруть участь у формуванні цементуючого міжклітинного матриксу. Все це забезпечує стійкість та цілісність пласта.

Інші шари відображають етапи специфічної диференціації, яка супроводжувалася вертикальною міграцією епітеліоцитів шипуватого шару.

Зернистий шар – тонкий, на зрізі видно веретеноподібні клітини. Ядро плоске з конденсованим хроматином, цитоплазма містить тонофіламенти та крупні базофільні (кератогіалінові) гранули, збагачені, окрім кератину, ще й філаргіном. У клітинах синтезується кератолінін, який укріплює плазмолему. Починають розпадатись органели.

Блискучий шар виявлений лише в епітелії товстої шкіри долоні та підошви. Тут завершуються процеси зроговіння (синтез речовин, які його забезпечують, розпочинається в шипуватому шарі). При цьому спостерігаються: зміна форми клітин; збирання та стабілізація пучків кератинових філаментів, які утворюють сітку в цитоплазмі; утворення оболонки зроговілої луски внаслідок

упорядкованого вкладання білків (кератолінін); повне ферментативне руйнування інших структур цитоплазми та ядра; дегідратація цитоплазми. Кератогіалінові гранули зливаються і внутрішній бік клітини заповнюється світлозаломлювальною масою із кератинових фібрил, занурених у аморфний матрикс, із наявним у ньому філаргіном.

Верхній зроговілий шар утворений роговими лусками – без'ядерними, заповненими кератиновими фібрилами, ущільненими тільцями – корнеоцитами. Його товщина і густина в різних ділянках шкіри сильно варіює залежно від величини та тривалості механічного впливу (мозоль). Втримуються одна з одною за рахунок збережених десмосом, а також гребінців та борознок. При руйнуванні демосом спостерігається злущування.

Перехідний епітелій – різновид багат шарового незроговілого.

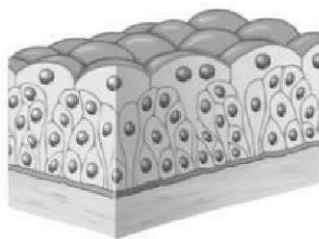


Рис. 9. *Перехідний епітелій*

Характеризується зміною товщини епітеліального пласта і форми епітеліоцитів поверхневого шару залежно від стану стінки органа, яку він вистилає. Не виявляється поступового ущільнення епітеліоцитів. У поверхневому шарі є клітини грушоподібної форми (рис.9).

Складений із 3–4 шарів клітин, однакових за величиною та формою, за винятком більш щільніших клітин, які утворюють вільну поверхню. Поверхневі клітини не злущуються, а зі зміною умов усі клітини здатні змінювати свою форму – сечовий міхур, сечовід, тазова ділянка нирки. Товщина перехідного епітелію перешкоджає проникненню сечі в навколишні тканини.

Залозистий епітелій

Є похідним покривного епітелію і спеціалізується на виробленні та виділенні (у довколишнє середовище) секреторного матеріалу, необхідного для здійснення метаболічних процесів і їхньої регуляції в організмі.

Ядро – велике, з переважанням еухроматину, з кількома ядерцями. Можуть бути окремі секреторні клітини, наприклад,

келихоподібні, або скупчення секреторних клітин, які утворюють багатоклітинну залозу.

Одноклітинні залози розташовані в одношаровому епітелії. Винятком є шлунок, де вони становлять суцільний залозистий покрив.

Прості багатоклітинні залози розміщені в підепітеліальній сполучній тканині. У трубчастій залозі наявний один шар залозистих клітин, натомість в альвеолах замість гландулоцитів – клітини на різних стадіях життєвого циклу.

Складні багатоклітинні залози розміщені, насамперед, у підслизовій основі травного тракту і повітряних шляхів.

Існує 2 типи секреторних клітин – екзо- та ендокринні. *Екзокринні* виділяють секрет на вільну поверхню епітелію (на поверхню шкіри та слизових оболонок). *Ендокринні* залози синтезують гормони, які надходять у внутрішнє середовище організму (не мають вивідних проток). Як ендо-, так і екзокринні залози бувають одно- та багатоклітинними.

Розвиток залоз відбувається такими етапами:

- унаслідок індукційних взаємодій між клітинами епітелію і сполучною тканиною, яка походить із мезенхіми, епітеліальні клітини посилено розмножуються і утворюють виріст. Він поступово заглиблюється у сполучну тканину;

- клітини у місці верхівки виросту диференціюються у секреторні, а решта формують вивідну протоку залози;

- якщо клітини секреторного відділу втрачають зв'язок з епітеліальним пластом, утворюється ендокринна залоза. Вона складається зі скупчень ендокринних клітин, оточених сполучною тканиною з численними кровоносними капілярами. Є два варіанти організації ендокринної залози: а) острівцеві; б) фолікули.

Екзокринні залози бувають внутрішньо- та зовнішньо-епітеліальними (позаепітеліальними).

Келихоподібна клітина – одноклітинна внутрішньо-епітеліальна екзокринна залоза. Епітеліальний пласт може мати групи екзокринних секреторних клітин. Найчастіше вони відділяються від пласта у формі кінцевого секреторного відділу, зв'язаного з поверхнею епітелію вивідною протокою. Екзокринні залози можуть бути оточені сполучнотканинною капсулою або вміщувати сполучнотканинні перегородки – септи, які поділяють

залозу на частки. Епітеліальні клітини секреторних відділів і вивідних проток – паренхіма залози. Строма залози – це сполучнотканинні елементи, які її оточують та підтримують.

Екзокринні залози складаються з:

- секреторного (кінцевого) відділу. До нього можуть належать секреторні (залозисті) клітини та міоепітеліальні, які утворюють довгі вирости, охоплюючи зовні секреторні відділи. Секреторна (залозиста) клітина синтезує, накопичує, зберігає і виділяє секрет. У клітинах, які виробляють білковий секрет, добре розвинена гЕПС, активно функціонує комплекс Гольджі. Гладка ЕПС добре розвинена в клітинах, які продукують небілкові секрети (наприклад стероїдні гормони);

- вивідної протоки – служить для відтоку секрету із залози. У великих залозах розрізняють внутрішньочасточкові–міжчасточкові–міжчасткові–головні протоки.

Залози класифікують:

- за формою секреторного відділу: а) альвеолярні, б) трубчасті, в) змішані (альвеолярно-трубчасті);

- за галузженням секреторного відділу: а) розгалужені, б) нерозгалужені;

- за формою вивідної протоки: а) прості (протока не галузиться), б) складні (протока галузиться);

- за типом секрету: а) серозні (білкові), б) слизові (мукозні), в) білково-слизисті.

Продукти багатоклітинних екзокринних залоз виводяться на поверхню через протоки (рис.10).

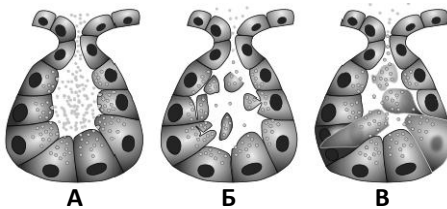


Рис. 10. Типи залоз

В *мерокринних* (А) залозах секрет виводиться безпосередньо через клітинну мембрану на вільну поверхню клітин (екзоцитоз), при цьому жодних втрат цитоплазми не відбувається – келихоподібні клітини, слинні залози, потові залози,

ацинуси підшлункової залози у хребетних. В *апокринних* (Б) залозах при утворенні секрету верхні частини цитоплазми клітини

відриваються (молочні залози). У *голокринних (В)* залозах у процесі секреції руйнується вся клітина і секреторний продукт виштовхується через епітеліальний шар – сальні залози. Іноді одна й та сама клітина може секретувати різні речовини у різноманітний спосіб.

Секреторний цикл включає такі фази:

- фаза поглинання вихідних речовин;
- фаза синтезу секрету, в якій задіяні такі клітинні органели: ЕПС, апарат Гольджі, мітохондрії;
- фаза нагромадження секрету – утворення секреторних гранул;
- фаза виведення секрету екзоцитозом, дифузією.

Лабораторна робота №1 Тема: *Епітеліальна тканина*

Мета: вивчення мікроструктури різних типів епітеліальної тканини; встановлення взаємозв'язку між їхньою мікроскопічною будовою та виконуваними функціями.

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Мезотелій сальника», 2. «Низький призматичний епітелій», 3. «Високий призматичний епітелій», 4. «Миготливий епітелій жабурниці», 5. «Рогівка ока», 6. «Шкіра людини з волосиною», 7. «Шкіра пальця людини», 8. «Перехідний епітелій сечового міхура кроля».

Методичні вказівки до виконання лабораторної роботи

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 1 знайти плоскі клітини мезотелію. За великого збільшення розглянути шар плоских клітин, знайти місце локалізації ядра та міжклітинних контактів.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 2 знайти поперечні зрізи ниркових каналців. За великого збільшення розглянути один шар кубічних клітин, якими вистелена стінка каналців. У центрі кожної клітини розміщене кругле ядро, в окремих ядрах видно тонку структуру. Знайти замикальні пластинки, які виглядають як темні точки між сусідніми клітинами в їх апікальній частині. Звернути увагу на базальну мембрану,

розміщену на межі між епітеліальними клітинами та сполучною тканиною, яка має кровоносні капіляри.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 3 знайти переріз великого збирального каналця нирок. Візуально він відрізняється від попереднього тим, що його діаметр більший, а клітини – світліші. За великого збільшення розглянути епітеліальні клітини із циліндричною формою. Клітини чітко розмежовані, із круглими чи ледь овальними ядрами, зміщеними до базальної частини клітини. Добре видно базальну мембрану та сполучну тканину з капілярами.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 4 знайти поверхню мантиї жабурниці, вкритої миготливим епітелієм. Це одношаровий багаторядний епітелій з клітинами різної довжини, які відрізняються локалізацією ядер. За великого збільшення розглянути епітеліальні клітини, відмітивши їх морфологічні особливості – низькі вставні (базальні), високі вставні (проміжні), в'їчасті, келихоподібні.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 5 знайти чітко розмежовані шари епітелію та сполучної тканини. Над базальною мембраною За великого збільшення видно три шари клітин – базальний, шипуватий, поверхневий. Клітини базального шару мають циліндричну форму. Остисті клітини лежать у кілька шарів і мають більше сплющену полігональну форму. Поверхневий шар клітин складається із плоских клітин. Знайти ядра клітин, які мають круглу (шипуватий шар) чи овальну (плоский шар) форму та темне забарвлення. Ядра базального та шипуватого шарів клітин забарвлені інтенсивніше, ніж ядра поверхневого шару.

На мікропрепараті 6 знайти темнозабарвлений епідерміс та світлозабарвлену дерму. Під малим збільшенням видно, що волосина складається зі стрижня, який виступає над поверхнею шкіри та кореня, зануреного в епідерміс та дерму. У нижній частині корінь розширюється, утворюючи цибулину. За великого збільшення видно, що знизу у волосяну цибулину вростає волосяний сосочок із пухкої сполучної тканини, який забезпечує живлення та іннервацію волосся. Клітини волосяної цибулини, розростаючись поверхнею шкіри, формують внутрішню епітеліальну піхву, яка межує із зовнішньою епітеліальною

піхвою. Епітеліальні піхви волосини оточені сполучнотканинним утвором – волосяною сумкою. Знайти м'яз-підіймач волосини, який прикріплюється до волосяної сумки та сальну залозу.

На мікропрепараті 7 знайти темнозабарвлений епідерміс та світлозабарвлену дерму. Помітно, що сполучна тканина, вдаючись у епідерміс, утворює сосочки. Межа між епідермісом і сполучною тканиною має вигляд темної звивистої лінії. Знайти клітини базального шару (ядра продовгуваті, добре видимі), зернистий шар (з чіткими темними зернами кератогіаліну), який має вигляд темної смуги, світлозабарвлений блискучий шар та широкий роговий шар (видно обриси мертвих клітин та світлі утвори потових залоз).

Розглядаючи мікропрепарат 8 за малого збільшення, знайти внутрішню поверхню сечового міхура, вистелену складчастим перехідним епітелієм. Базальна мембрана виражена слабко. За великого збільшення зауважити, що клітини епітелію розташовані в кілька шарів: базальний – із дрібних кубічних клітин з округлим ядром, грушоподібні клітини утворюють проміжний шар, поверхневий шар складається із великих темних клітин сплющеної форми з двома та більше ядрами (їх апікальна поверхня покрита кутикулою).

Контрольні запитання та завдання

1. Вкажіть особливості клітин епітелію.
2. Які ознаки притаманні епітеліальним тканинам?
3. Які функції здійснюють епітеліальні тканини?
4. Як класифікують епітелій за морфофункціональними та гістогенетичними характеристиками?
5. Проаналізуйте особливості будови та функцій різних типів покривного епітелію.
6. Як класифікують залози? Вкажіть основні типи залоз згідно з певною класифікацією.
7. У культурі висіяні клітини. У першому флаконі – базального, у другому – блискучого шару багатшарового зроговілого епітелію. У якому з флаконів буде спостерігатися проліферація клітин?
8. На двох електроннограмах представлені клітини одношарового стовчатого епітелію яйцеводу і кишечнику.

- За якими морфологічними ознаками можна визначити їх належність до даних органів?
9. Синдром Карганегера супроводжується частими проявами інфекційних захворювань респіраторного тракту, розвитком стерильності у чоловіків, іноді дзеркальним розміщенням внутрішніх органів. У яких генах при цьому виявляють мутації? До складу яких компонентів цитоскелету входять їх білкові продукти?
 10. У клітинах залози при виділенні секрету не спостерігається руйнування апікальної поверхні. До якого типу залоз за способом виведення секрету вона відноситься?

ТКАНИНИ ВНУТРІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Загальна характеристика тканин внутрішнього середовища

Тканини внутрішнього середовища – це група тканин із різноманітними морфофункціональними характеристиками, які ніколи не межують ані з зовнішнім середовищем, ані з порожнинами організму, утворюють внутрішнє середовище організму і підтримують його сталість.

Спільні ознаки:

- розвиваються в ембріогенезі з клітин мезенхіми, які диференціюються у два способи: гемальним утворюються вільноживучі клітини; десмальним – прикріплені клітинні елементи;

- вони характеризуються високим вмістом міжклітинної речовини, яка складається з волокон та міжклітинного матриксу;

- у них значна кількість клітинних типів;

- більшість тканин являє собою популяцію обновлюваних клітин. Їм притаманна велика кількість стовбурових клітин і значний регенеративний потенціал;

- багато типів клітин мають здатність до активного руху: макрофаги, лейкоцити.

Функції тканин – трофічна, дихальна, регуляторна, захисна – імунітет, транспортна, опорна, механічна – формують строми органів, капсул, утворюють скелет.

Кров та лімфа

Кров – рідка тканина, яка циркулює в системі судин і утворює внутрішнє середовище організму. Вона становить 5–9 % маси тіла, що дорівнює 5,0–5,5 л.

Кров складається із *плазми* та *формених елементів*. Об'єм плазми становить 55–60 %, а формених елементів 40–45 %.

Основні функції крові:

- захисна (забезпечення гуморального та клітинного імунітету);
- дихальна (транспорт кисню та вуглекислого газу);
- трофічна (постачання поживних речовин);
- екскреторна (винесення шлаків із органів і тканин);
- гуморальна регуляція (транспорт гормонів та біологічно-активних речовин);
- гомеостатична (підтримка сталості внутрішнього середовища).

Плазма крові – колоїдна система, яка містить 90–93 % води, 7 % білків, 3% органічних і неорганічних сполук, 0,9 % мінеральних речовин. рН плазми крові становить 7,36.

Білки плазми:

- альбуміни (близько 4 %), зв'язують і переносять із кров'ю різні речовини;
- глобуліни (1,1–3,1 %) поділяються на альфа-, бета- і гамаглобуліни (антитіла);
- фібриноген (0,2–0,4 %) бере участь у згортанні крові, перетворюючись на нерозчинний фібрин. Після видалення фібрину плазма називається сироваткою крові – це жовтувата, прозора рідина.

Формені елементи – це еритроцити, тромбоцити і лейкоцити.

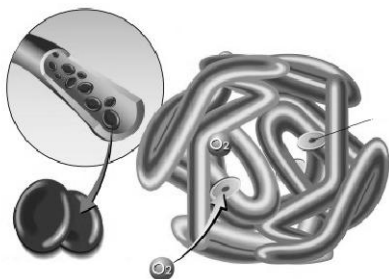


Рис.11. Морфологія еритроцитів

Еритроцити або червонокривці у людини і ссавців нерухомі, високодиференційовані, в процесі розвитку втратили ядро та всі цитоплазматичні органели, містять велику кількість дихального пігменту – гемоглобіну (рис.11), завдяки

якому виконують дихальну функцію, а також транспортують гормони і біологічно активні речовини. Загальна кількість еритроцитів у крові людини становить 25×10^{12} . Загальний об'єм еритроцитів у людини – 2 л. Один літр крові містить у чоловіків від $3,9 \times 10^{12}$ до $6,0 \times 10^{12}$, у жінок – від $3,7 \times 10^{12}$ до $5,5 \times 10^{12}$, у дітей і старших людей – $6,0 \times 10^{12}$. Кількість еритроцитів у майже здорових людей може підвищуватися при фізичних навантаженнях, перебуванні в горах та під впливом чоловічих статевих гормонів. Жіночі статеві гормони гальмують розвиток еритроцитів. Підвищення кількості еритроцитів називається еритроцитоз або поліцитемія, а зниження – еритроцитопенія.

Більшість еритроцитів (80 %) у нормі мають форму двовігнутих дисків – дискоцитів. Проте трапляються плоскі (паноцити), кулясті (сфероцити), шипоподібні (ехіноцити) форми. Якщо кількість різних форм еритроцитів становить до 20 % – це фізіологічний, понад 20% – патологічний пойкилоцитоз. Форму еритроцита підтримує вмонтований у мембрану білок бета-сіалоглікопротеїн і мембранний каркас з білків спектрину і анкерину, який прилягає зсередини до плазмолемі. Сфероцити та ехіноцити – це старіючі форми еритроцитів.

Загальна площа еритроцита дорівнює 125 мкм^2 . Діаметр – 7,1–7,9 мкм, товщина по краю – 2,0–2,5 мкм, у центрі – 1 мкм. У центрі еритроцита є заглибина – це фізіологічна екскавація, яка збільшує площу і прискорює процес насичення киснем. 75 % еритроцитів у нормі мають вищевказані розміри і називаються нормоцитами. 12,5% клітин мають діаметр понад 8 мкм – це макроцити, а решта – діаметром 6 мкм і меншим – мікроцити. Якщо кількість макро- і мікроцитів перевищує 25 %, розвивається анізоцитоз.

Еритроцити фарбуються оксифільно, що обумовлено наявністю гемоглобіну. За допомогою електронного мікроскопа встановлено, що еритроцит покритий плазмолемою завтовшки близько 20 нм. На її зовнішній поверхні розміщені антигенні олігосахариди, які зумовлюють групову належність еритроцита, та фосфоліпіди, сіалова кислота.

Гіалоплазма еритроцита складається з води (60 %) і сухого залишку (40 %). 95 % сухого залишку становить гемоглобін (гранули розміром 4–5 нм). Розрізняють 98 % Hb A (характерного

для дорослих) і 2 % Нв F (характерного для плода). Гемоглобін утворює нестійку сполуку з киснем – оксигемоглобін, частково з вуглекислим газом – карбгемоглобін і дуже стійку сполуку з чадним газом (CO) – карбоксигемоглобін. Останній витісняє кисень і блокує гемоглобін, викликаючи нестачу кисню і смерть.

Еритроцити живуть 120 діб, протягом доби руйнується 200 млн еритроцитів і стільки ж утворюється їм на зміну. Тому в крові можна знайти молоді, функціонально зрілі і старі еритроцити. Молоді еритроцити або ретикулоцити – поліхроматофільні, містять залишки гранулярної ЕПС та вільних рибосом, їх у крові 1–5 % від загальної маси еритроцитів.

Лейкоцити, або білокрівці – це білі клітини, які мають ядро і всі органели, здатні до виходу із судин, активно рухаються, утворюючи псевдоподії. У дорослої людини 1 л крові містить $4,0\text{--}10,0 \times 10^9$ лейкоцитів. Збільшення їхньої кількості позначають терміном «лейкоцитоз», зменшення – «лейкопенія».

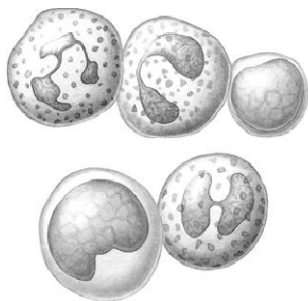


Рис.12. Різноманітність лейкоцитів

Усі лейкоцити залежно від наявності або відсутності специфічної зернистості у їхній цитоплазмі розрізняються як гранулоцити й агранулоцити (рис.12).

Гранулоцити, відповідно до забарвлення зернистості, поділяються на нейтрофільні, ацидофільні та базофільні.

Нейтрофільні гранулоцити – це клітини округлої форми, діаметром 7–9 мкм у свіжій крові і 10–12 мкм – у мазку. В крові їх відносна кількість становить 65–75 % від загальної кількості лейкоцитів. Серед нейтрофілів розрізняють сегментоядерні (зрілі, 60–65 %), паличкоядерні (3–5 %) та юні (0–0,5 %) форми. Ядра зрілих складаються із 2–5 сегментів, зв’язаних перетинками і які містять гетерохроматин. Нейтрофіли жінок мають статевий хроматин (X-хромосома) у вигляді барабанної палички – тільця Барра. В інших нейтрофілів ядро – у вигляді літери S, підкови (паличкоядерні) або бобоподібне (юні). Збільшення кількості юних і паличкоядерних форм на тлі

лейкоцитозу свідчить про посилення запального процесу в організмі.

Поверхневий шар цитоплазми містить гранули глікогену, актинові філаменти та мікротрубочки, які забезпечують утворення псевдоподій для руху клітин. У цитоплазмі клітин слабо розвинені комплекс Гольджі, гранулярний ЕПР, трапляються поодинокі мітохондрії. Лізосоми утворюють первинну неспецифічну (азурофільну) зернистість, в них містяться ферменти гідролази, мієлопероксидаза, лізоцим. Вторинна специфічна зернистість (нейтрофільна) становить 80–90 % і утворена лужною фосфатазою, основними катіонними білками, фагоцитином і лізоцимом. Основна функція нейтрофілів – фагоцитоз мікроорганізмів.

Еозинофільні (оксифільні, ацидофільні) *гранулоцити*. Їх діаметр становить 9–10 мкм, у мазках 12–14 мкм. Кількість у крові від 1 до 5 % від загальної кількості лейкоцитів. Ядра еозинофілів, як правило, мають два сегменти. Їхня цитоплазма слабо базофільна. Специфічна зернистість зaledве оксифільного кольору (фермент гістаміназа), великих розмірів (0,7–1,5 мкм). Органели не дуже розвинені. Функція: участь в реакціях на сторонні білки, в алергічних та анафілактичних реакціях, в інактивації гістаміну. При паразитарних інвазіях вміст еозинофілів зростає майже удвічі.

Базофільні гранулоцити мають діаметр близько 9 мкм у свіжій крові і 11–12 мкм – у мазку. Кількість 0,5–1 % від загальної кількості лейкоцитів. Ядра слабо сегментовані. У цитоплазмі виявляються всі види органел і великі метахроматичні гранули, які містять гепарин, гістамін, серотонін, ензими, а також азурофільні гранули (лізосоми). Функція: метаболізм гістаміну та гепарину, регуляція процесів згортання крові та проникності судин, в імунологічних і зокрема в алергічних реакціях. Вони опосередковують запалення та секретиють еозинофільний хемотаксичний фактор.

Агранулоцити поділяються на лімфоцити і моноцити.

Лімфоцити – кількістю 19–38 %, діаметром – 4,5 – 10 мкм. За розмірами поділяються на малі (діаметр 4,5–6,0 мкм), середні (7,0–10,0 мкм) і великі (понад 10 мкм). Ядро інтенсивно забарвлене, округлої або бобоподібної форми, невеликий об'єм базофільної

цитоплазми, невелика кількість лізосом. За електронною мікроскопією розрізняють 4 типи лімфоцитів:

1. Малі світлі (70–75 %) – світла цитоплазма, мало органел.
2. Малі темні (12–13 %). Вони мають темну, електронно-щільну цитоплазму, багато вільних рибосом.
3. Середні (10–12 %). Хроматин у ядрі пухкий, добре виражене ядрце.
4. Плазмоцити (1–2 %), навколо ядра концентрично розташована ЕПС.

Залежно від шляхів розвитку, диференціації та ролі в імунологічних реакціях усі лімфоцити поділяються на Т- і В-клітини.

Т-лімфоцити (тимусозалежні) утворюються в тимусі і забезпечують реакції клітинного та регуляцію гуморального імунітету. Ці клітини становлять 80 % усіх лімфоцитів і живуть від кількох до кількох десятків років. У їх популяції розрізняють цитотоксичні Т-лімфоцити (кілери, забезпечують протипухлинний і трансплантаційний імунітет); Т-хелпери (помічники) – розпізнають антигени і посилюють утворення антитіл В-лімфоцитами; Т-клітини пам'яті, які зберігають інформацію про антигени. Т- і В-лімфоцити у відповідь на дію антигенів продукують лімфокіни, які реалізують їхню дію.

В-лімфоцити (бурсозалежні) у людини утворюються в червоному кістковому мозку і, можливо, у лімфатичних вузлах травного каналу. Вони становлять близько 20% усіх лімфоцитів, живуть недовго (тижні, місяці), забезпечують гуморальний імунітет: перетворюються на плазмоцити, які продукують імуноглобуліни (антитіла). У В-лімфоцитах порівняно з Т-лімфоцитами краще розвинена гранулярна ЕПС, вони містять лужну фосфатазу і на своїй поверхні – імуноглобуліни. Т-лімфоцити мають багато лізосом, менші ядра (більше гетерохроматину), кислу фосфатазу, на мембрані – тетаантиген, рецептор для клітин (Е-рецептор для еритроцитів барана).

Моноцити – 3–11 %, найбільші серед усіх клітин крові (їх діаметр – 18–29 мкм на склі і 10–12 мкм – у крові). Цитоплазма має димчасто-сірий відтінок, у ній розміщені усі органели, численні лізосоми. Моноцити крові – це незрілі макрофаги, належать до мононуклеарної фагоцитарної системи. Ядра

моноцитів бобо- чи підковоподібні. У крові живуть до 104 год, а потім мігрують у сполучну тканину і диференціюються на макрофаги.

Тромбоцити (кров'яні пластинки), розміром 2–3 мкм, кількістю в крові $200\text{--}400 \times 10^9$ в 1 л крові, тривалість життя 5–8 діб. Їх зменшення – тромбоцитопенія або збільшення – тромбоцитоз виникає при патології. Функція тромбоцитів – згортання крові: фермент тромбопластин перетворює фібриноген на фібрин, пластинки розщеплюються і виділяють речовини, які звужують судини і викликають утворення згустку крові та його ректракцію (згущення).

Тромбоцити побудовані з грануломера (базофільні зернятка в центрі) та гіаломера (слабооксифільна основа пластинки). У гіаломері є мікротрубочки та мікрофіламенти. Грануломер містить щільні, невідомої природи, α -гранули та серотонінові гранули, а також – зерна глікогену і мітохондрії.

Тромбоцити мають велику кількість відростків, які переплітаються і утворюють каркас при зортанні крові. Щодо забарвлення тромбоцитів за Романовським–Гімзою вони поділяються на п'ять видів:

- юні – базофільний гіаломер з одиничними гранулами;
- зрілі – зі слабооксифільним гіаломером і вираженою азурофільною зернистістю;
- старі, темні з синьо-фіолетовим гіаломером і синьо-фіолетовою зернистістю;
- дегенеративні з сірувато-синім гіаломером і синювато-фіолетовою зернистістю;
- гігантські (форми подразнення, у 2–3 рази більші) з рожево-бузковим гіаломером і фіолетовою зернистістю.

Гемограма – це кількісне співвідношення формених елементів крові. Лейкоцитарна формула – відсоткове співвідношення різних видів лейкоцитів у мазку крові.

Лімфа (лат. *lympha* – волога) – жовтувата рідина білкової природи, яка тече в лімфатичних судинах. Вона складається з лімфоплазми і формених елементів. Лімфоплазма за своїм складом близька до плазми крові, але має менше білка. Вона містить білок альбумін, нейтральні жири, цукри, мінеральні речовини. Формені

елементи представлені переважно лімфоцитами (95–98 %), а також моноцитами.

Лімфа утворюється внаслідок осмотичного та гідростатичного тиску в лімфатичних капілярах. Склад лімфи у різних частинах тіла неоднаковий.

Гемопоетичні тканини

Гемопоез (кровотворення) забезпечує фізіологічну регенерацію клітин крові. У дорослої людини гемопоез відбувається у двох типах гемопоетичної тканини – мієлоїдній і лімфоїдній.

Мієлоїдна – функціонально провідна тканина червоного кісткового мозку, розміщеного у губчастих кістках. У ній формуються еритроцити, гранулоцити, моноцити, тромбоцити, В-лімфоцити, попередники Т-лімфоцитів, НК-клітини, а також попередники деяких клітин сполучної тканини.

Лімфоїдна – локалізована в органах імунної системи: тимусі, селезінці, лімфатичних вузлах, пєсєрових бляшках кишечника, апєндиксі, мигдалинах, лімфоїдних фолікулах. У лімфоїдній тканині формуються В-лімфоцити, Т-лімфоцити, плазматичні клітини.

Усі гемопоетичні тканини складаються з двох компонент:

1. Стромальна компонента.
2. Гемальна компонента.

Строма створює необхідне середовище. Складається із таких тканинних структур:

1) ретикулярні клітини – мають довгі відростки, які сполучаються один з одним за допомогою щільних контактів і утворюють разом із ретикулярними волокнами тривимірну структуру. В комірках цієї сітки розміщені гемопоетичні клітинні елементи. Ретикулярні клітини виробляють гемопоетини, які впливають на швидкість поділу та диференціацію гемопоетичних клітинних елементів. Ретикулярні клітини утворюють основу всіх гемопоетичних та лімфопоетичних органів, окрім тимуса, в якому строма утворена епітеліоретикулоцитами;

2) мережа синусоїдів – розширених кровоносних капілярів. Їх стінки утворені особливим, так званим фєнєстованим ендотелієм,

базальна мембрана якого має отвори, через які молоді клітини крові мігрують у кровотік;

3) жирові клітини переважають у червоному кістковому мозку з віком, унаслідок чого він перетворюється на жовтий кістковий мозок;

4) макрофаги розташовуються безпосередньо біля синусоїдів. Їх довгі відростки проникають між клітинами ендотелію у просвіт судин. Вони активно поглинають мертві клітини, апоптозні тіла тощо. Секретують цитокіни і фактори росту, які безпосередньо регулюють розвиток кровотворних клітин і стимулюють синтез гемопоетинів ретикулярними клітинами. Крім того, макрофаги нагромаджують у своїй цитоплазмі залізо, зв'язують його з білками і виділяють феритин, використовуваний еритробласти для синтезу гемоглобіну.

Періодизація гемопоезу

Ембріональний гемопоез складається з кількох стадій:

- Мегалобластична стадія: у позазародковій мезодермі жовткового мішка протягом 3-го тижня формуються гемальні острівці – скупчення мезенхімних клітин. Клітини, розташовані по периферії такого острівця, утворюють ендотелій судин. У центральній частині острівця формуються первинні еритробласти – великі клітини, які містять ядро та фетальний гемоглобін. Лейкоцитів і тромбоцитів на цій стадії немає. На 12-му тижні кровотворення у жовтковому мішку закінчується.

- Гепатоспленотимічна стадія. Розпочинається на 2-му місяці розвитку, коли стовбурові клітини крові заселяють печінку, селезінку і тимус. У печінці кровотворення розпочинається на 5-6-му тижні. Тут утворюються еритроцити, гранулоцити, тромбоцити. До кінця 5-го місяця інтенсивність гемопоезу в печінці знижується, але продовжується ще кілька тижнів після народження. Гемопоез у селезінці найбільш виражений з 4-го до 8-го місяця внутрішньоутробного розвитку. Тут утворюються еритроцити і невелика кількість гранулоцитів і тромбоцитів. Безпосередньо перед народженням основною функцією селезінки стає утворення лімфоцитів. У тимусі (вилочковій залозі) перші лімфоцити з'являються на 7–8-му тижні.

- Кістково мозкова стадія – упродовж 5-го місяця розвитку гемопоез розпочинається у кістковому мозку, а з 7-го місяця він стає головним органом гемопоезу.

Постнатальний гемопоез – після народження і до настання статевої зрілості кількість гемопоетичних центрів у кістковому мозку знижується, при цьому його кровотворний потенціал повністю зберігається. У дорослих кровотворення обмежується кістковим мозком та лімфоїдною тканиною. В разі неспроможності кісткового мозку задовольнити підвищену тривалу потребу організму в формених елементах крові гемопоетична властивість печінки, селезінки та лімфатичних вузлів може оновитись – екстрамедулярний гемопоез.

Гемопоетичні елементи червоного кісткового мозку є сукупністю морфологічно різноманітних вільних клітинних елементів, які перебувають на різних стадіях розвитку. Всі вони є нащадками поліпотентної стовбурової кровотворної клітини (СКК):

- за своєю будовою подібні до малих лімфоцитів, а тому морфологічно не розпізнаються. Їх можна ідентифікувати за набором антигенів на клітинній мембрані специфічними імунохімічними методами,

- локалізуються переважно у червоному кістковому мозку, де на 2000 гемопоетичних клітин припадає 1 СКК,

- стійкі до дії пошкоджувальних факторів,

- поділяються дуже рідко. Їхнє розмноження стимулюється фактором стовбурових клітин (ФСК), який виробляється ретикулоцитами стромы. На основі здатності до самооновлення, проліферативної активності, диференціації, ступеня зрілості та за морфологічними характеристиками усі гемопоетичні клітини поділяють на 6 класів:

1 клас – *плюрипотентні* стовбурові клітини – мають необмежену здатність до самопідтримки; їхні нащадки утворюють всі кровотворні диферони;

2 клас – напівстовбурові, *олігопотентні* родоначальні частково детерміновані клітини. Це найближчі нащадки СКК. Ця категорія клітин спроможна до обмеженої самопідтримки. Після першого етапу комітування вони дають початок кільком, але не всім кровотворним диферонам. До цього класу належать

родоначальна клітина лімфопоеза – КУО-Л (колонієутворювальні одиниці лімфоцитів) і родоначальна клітина мієлопоеза – КУО-ГЕММ (колонієутворюючі одиниці гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів, мегакаріоцитів);

3 клас – *уніпотентні* родоначальні клітини, які пройшли новий етап комікування. Вони здатні розвиватися лише в одному напрямку кровотворної диференціації. Характеризуються високою проліферативною активністю і низькою здатністю до самопідтримки. До них належать: родоначальні клітини еритроцитів – БУО-Е (бурстутворююча одиниця еритроцитів) і КУО-Е (колонієутворювальні одиниці еритроцитів), КУО-Мгц (колонієутворювальні одиниці мегакаріоцитів), КУО-М (колонієутворюючі одиниці моноцитів), КУО-Г (колонієутворюючі одиниці гранулоцитів), а також комітовані родоначальні клітини лімфопоеза – про-В-лімфоцити і про-Т-лімфоцити (протимоцити);

4 клас – морфологічно розпізнавані *попередники*, бластні форми окремих ліній розвитку елементів крові. Їхні популяції не мають здатності до самопідтримки. Їхня проліферативна активність дуже обмежена. Це досить великі клітини з базофільною цитоплазмою і світлим ядром. Починають формуватися специфічні структури (гемоглобін, гранули тощо);

5 клас – *дозріваючі диференційовані* клітини, втрачають проліферативні потенції (за винятком моноцитів і лімфоцитів). Продовжується активний синтез специфічних компонентів, відбувається конденсація хроматину і збільшення об'єму цитоплазми. Ці клітини мають чіткі морфологічні ознаки функціональної диференціації, характерної для зрілих клітин.

6 клас – *зрілі диференційовані* формені елементи циркулюючої крові, не здатні до поділу (крім моноцитів і лімфоцитів).

Гемопоетичні диферони – це лінії послідовно змінюваних одна одною стадій клітинної диференціації, які починають родовід від СКК, проходять через серію проміжних стадій диференціації і закінчуються зрілими форменими елементами крові. Розрізняють сім гемопоетичних диферонів: еритроїдний, моноцитідно-макрофагальний, лімфоїдний, тромбоцитарний і три гранулоцитарні: нейтрофільний, еозинофільний, базофільний.

Лабораторна робота № 2

Тема: *Кров, лімфа та гемопоетична тканина*

Мета: вивчення морфології різних типів клітин крові та їх функціонального значення; вивчення мікроструктури мієлоїдної та лімфоїдної гемопоетичних тканин.

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Кров людини. Мазок», 2. «Кров жаби. Мазок», 3. «Червоний кістковий мозок. Мазок», 4. «Селезінка кішки», 5. «Лімфатичний вузол кішки»

Методичні вказівки до виконання лабораторної роботи

За малого збільшення мікропрепарату 1 знайти ділянку із клітинами крові. Макрогвинтом відрегулювати чіткість. Перевести зображення на велике збільшення. Все поле огляду заповнене переважно забарвленими у рожевий колір еритроцитами. Звернути увагу на форму еритроцитів, наявність ядра, кількість. Серед еритроцитів помітні і лейкоцити (1–5). Найчастіше трапляються сегментоядерні нейтрофіли, які мають темно-фіолетове сегментоване ядро і майже прозору (слабо-рожеву) цитоплазму із дуже дрібною слабо помітною зернистістю. Еозинофільні гранулоцити мають дво- (зрідка трисегментне) ядро; цитоплазма заповнена крупними майже рівними за розмірами рожевими гранулами. Базофіли на мазках крові бувають зрідка. Для них характерні блідо забарвлені, часто несегментовані ядра і крупні фіолетові гранули різного розміру. Лімфоцитам притаманне велике ядро (фіолетового кольору) та вузький ободок цитоплазми навколо нього. Моноцити характеризуються широкою зоною цитоплазми блакитного кольору і великим бобоподібним або неправильної форми ядром. Їх можна знайти на периферії мазка. Тромбоцити – кров'яні пластинки – мають дрібні розміри (втричі менші, ніж еритроцити), розміщуються у полі огляду невеликими групами між клітинами та мають блідо-фіолетове забарвлення.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 2 знайти ділянку із клітинами крові. Перевести зображення на велике збільшення. Все поле заповнене, переважно, забарвленими у рожевий колір еритроцитами. Звернути увагу на форму еритроцитів, наявність ядра, розміри та кількість. Зробити порівняльний аналіз будови еритроцитів крові людини та жаби.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 3 помітні численні синусоїдні капіляри, заповнені еритроцитами, які надають їм оранжевого забарвлення. Знайти розріз синусоїдного капіляра, і, перевівши зображення на велике збільшення мікроскопа, детальніше розглянути та замалювати. Навколо синусоїдних капілярів у ретикулярній тканині розміщені гнізда гемопоетичних елементів. Серед кров'яних елементів помітні: мегакаріоцити – «гігантські» клітини із кільцеподібними або сегментованими ядрами; гемоцитобласти – крупні клітини; нормобласти – дрібні клітини з маленьким круглуватим ядром; молоді гранулоцити із паличкоподібним ядром. Ретикулярний синцитій побачити на даному препараті важко, лише місцями помітні ядра клітин або невеликі ділянки його сіточки. В ретикулярній тканині кісткового мозку трапляються й адипоцити, проте ліпіди в них екстраговані, тому клітини на препаратах мають вигляд круглуватих порожнин.

Мікропрепарат 4 розглядається за малого збільшення мікроскопа. На червоному тлі зрізу позначити округлі фіолетові скупчення – мальпігіїві тільця, сукупність яких становить білу пульпу. Решта паренхіми селезінки визначається як червона пульпа. Розмістити препарат в полі огляду так, щоб захопити край зрізу та мальпігіїві тільця. Знайти капсулу селезінки, утворену зі щільної сполучної тканини. Від капсули в глиб зрізу відходять перекладини – трабекули, утворені тією ж тканиною, що і капсула. По всій пульпі селезінки розкидані мальпігіїві тільця, які являють собою шароподібні скупчення лімфоцитів у ретикулярній тканині селезінки. В центрі мальпігіїєвих тілець у вигляді світлих ділянок виділяються реактивні центри (центри розмноження). Простір між капсулою, трабекулами і мальпігіїєвими тільцями заповнює червона пульпа. Вона утворена ретикулярною тканиною, в якій проходить сітка венозних синусоїдних капілярів, заповнених кров'ю. У червоній пульпі помітно лише масу еритроцитів, деталі ж її будови розглянути на даному препараті неможливо.

Розглядати та замалювати мікропрепарат 5 необхідно за малого збільшення мікроскопа, переводячи на велике збільшення для з'ясування деталей. На периферії зрізу помітна капсула рожевого кольору, утворена пухкою сполучною тканиною. Зовні від неї розміщена жирова тканина. В капсулі трапляються перерізи

приносних лімфатичних судин. Від капсули в середину вузла відходять сполучнотканинні трабекули. Під капсулою розглянути коркову речовину вузла, складену з вторинних лімфатичних вузликів. Кожен з них являє собою округлі скупчення лімфоцитів у ретикулярній тканині. Нерідко вторинні вузлики зливаються в загальні маси невизначеної форми. В центрі деяких вторинних вузликів помітні світлі ділянки – реактивні центри. Центральну частину лімфатичного вузла займає мозкова речовина, утворена м'якушними тяжами синього кольору, які відходять від коркової речовини. Перевівши зображення на велике збільшення мікроскопа, помітно, що вони являють собою скупчення малих лімфоцитів. Між скупченнями лімфоцитів є простори, заповнені ретикулярною тканиною і незначною кількістю лімфоцитів – синуси.

Контрольні запитання та завдання

1. Які спільні ознаки притаманні тканинам внутрішнього середовища?
2. Охарактеризуйте склад плазми крові.
3. Вкажіть структурно-функціональні відмінності формених елементів крові.
4. Що таке лейкоцитарна формула? Як зміниться співвідношення її показників під час запального процесу?
5. Які білки та формені елементи є у лімфі?
6. Які тканинні структури утворюють строму гемопоетичних тканин?
7. Проаналізуйте стадії ембріонального та постнатального гемопоезу.
8. Методом центрифугування формені елементи відокремили від плазми крові, а потім їх розділили на еритроцити, гранулоцити, лімфоцити, тромбоцити і висіяли в поживні середовища. Які з них і чому дадуть колоніальний ріст?
9. Є результати аналізу крові. Дані першого аналізу показують абсолютний вміст еритроцитів, лейкоцитів і тромбоцитів в 1мм^3 , а дані другого аналізу – процентне співвідношення лейкоцитів у крові. Як називається перша і друга формули?

10. В умовному експерименті з нейтрофіла видалили лізосоми. Як це позначиться на його функції?
11. Під дією токсину порушений синтез фібриногену. Яка функція крові при цьому зміниться?
12. Під час аналізу крові виявлено знижений вміст гемоглобіну. Яка функція крові порушена?
13. У експерименті тварині ввели у вену гіпотонічний розчин. Які зміни можуть відбуватися з еритроцитами крові?
14. У ранньому неонатальному періоді експериментально інгібували функцію тимусу у мишей. Який вид гемопоєзу при цьому порушиться?
15. У дитини діагностована наявність гельмінтів. Яких змін лейкоцитарної формули слід очікувати?
16. За даними судмедекспертизи встановлено, що злочин здійснено жінкою. Аналіз яких клітин крові дав підстави для такого твердження? Яка морфологічна ознака цих клітинах дозволила ідентифікувати стать людини?

ВЛАСНЕ СПОЛУЧНА ТКАНИНА

Загальна характеристика власне сполучної тканини

Сполучні тканини складаються з клітин, які лежать у великому об'ємі продукованої ними міжклітинної речовини. Міжклітинна речовина складається з міцних волокон, занурених в гелеподібний матрикс. Співвідношення клітин, волокон і матриксу змінюється в різних видах сполучних тканин, локалізованих у різних частинах організму. На цих властивостях, а також упорядкованості організації міжклітинної речовини основана класифікація волокнистих сполучних тканин.

Матрикс (основна речовина, або аморфний компонент) – це безбарвна, прозора речовина, яка має консистенцію високогідратованого гелю, яка заповнює весь простір між клітинами і волокнами сполучної тканини. Основні компоненти матриксу – це глікозаміноглікани, протеоглікани і глікопротеїни. Їх молекули міцно пов'язані з волокнами і взаємодіють з клітинами сполучної тканини.

Глікозаміноглікани – основні полісахариди матриксу, негативно заряджені (кислі) сполуки. Їх крупні молекули є довгими лінійними полімерами, побудованими з повторюваних дисахаридних субодиниць. Розрізняють п'ять різновидів глікозаміногліканів:

1) хондроїтинсульфат – сильносульфатовані молекули, у великій кількості присутні в кістці, хрящі, шкірі і рогівці ока;

2) кератансульфат і 3) дерматансульфат – різного ступеня сульфатовані молекули, які містяться у сухожиллях, стінці кровоносних судин, сполучній тканині легенів;

4) гепарансульфат входить до складу базальних мембран, споріднений йому гепаринсульфат (гепарин) – сильний природний антикоагулянт;

5) гіалуронова кислота – на відміну від інших глікозаміногліканів, не містить сульфатних груп. Ці дуже довгі молекули вміщують до 5000 дисахаридних субодиниць і досягають 2,5 мкм завдовжки. Гіалуронова кислота не утворює ковалентних зв'язків із білками, переважає в пухкій сполучній тканині, шкірі, хрящі і склоподібному тілі.

Найважливіша властивість глікозаміногліканів – це здатність зв'язувати велику кількість молекул води й іонів, що забезпечує в'язкість матриксу. Гелеподібна структура основної речовини не перешкоджає вільній дифузії метаболітів, але є неабиякою перешкодою для поширення бактерій, які потрапили в тканину. Деякі бактерії здатні долати цю перешкоду. Вони синтезують фермент гіалуронідазу, який деполімеризує гіалуронову кислоту, яка полегшує їх розповсюдження.

Протеоглікани – крупні макромолекулярні комплекси, основу яких становить білкова матриця. З білковим стрижнем ковалентно пов'язані сульфатовані глікозаміноглікани. Протеоглікани, нековалентно зв'язані з гіалуроновою кислотою, формують тривимірну молекулярну основу матриксу (рис.13).

Глікопротеїни – третя найважливіша група молекул основної речовини сполучної тканини, до якої належать фібронектин, тромбоспондин, ламінін тощо. Глікопротеїни забезпечують зв'язок між клітинами і компонентами позаклітинного матриксу, волокнами та глікозаміногліканами.

Розрізняють три види волокон сполучної тканини: колагенові, еластичні та ретикулярні.

Колагенові волокна – переважний тип волокон, дуже міцних і малорозтяжних. Вони виконують опорну функцію, утворюючи волокнисту основу тканини. У пухкій сполучній тканині ці волокна орієнтовані випадковим способом. У воді вони набухають, їх товщина збільшується, а довжина скорочується. За тривалого нагрівання у воді і органічних розчинниках колаген (грецьк. kolla – клей) перетвориться на клейку речовину – желатин.

Колагенові волокна мають досить складну будову. Виділяють кілька рівнів їхньої організації (рис.14):

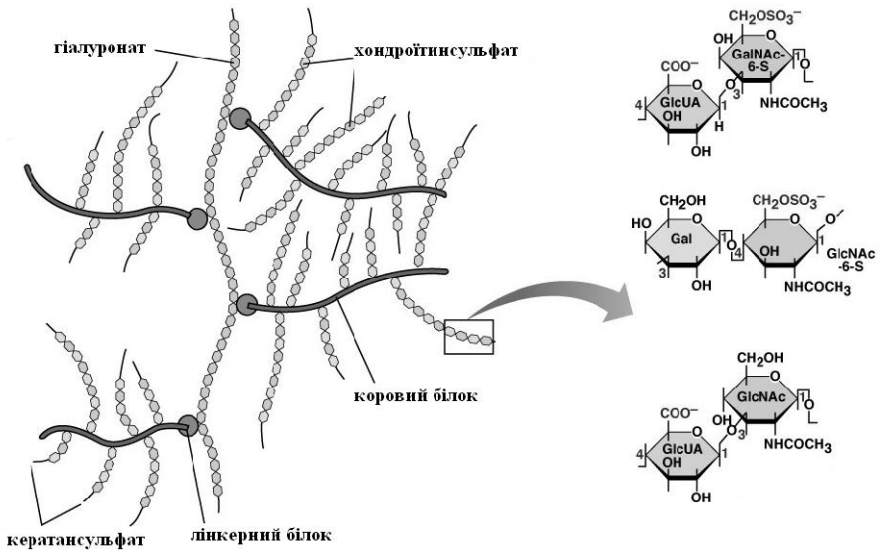


Рис. 13. Структура протеоглікану

- молекулярний рівень – молекули проколагену (280 нм завдовжки і 1,4 нм в діаметрі) утворюють колагенсинтезуючі клітини тканин внутрішнього середовища (фібробласти, хондробласти, остеобласти і гладком'язові клітини). Кожна молекула проколагену побудована з трьох поліпептидних ланцюгів (два α -1-ланцюги і один α -2-ланцюг);

- вони утворюють потрібну правозакручену спіраль. Синтез α -ланцюгів здійснюється в гранулярному ЕПР, їхня модифікація і

збирання молекул проколагену завершуються в апараті Гольджі. Молекули проколагену накопичуються в секреторних гранулах і виділяються в позаклітинний матрикс. У позаклітинному середовищі фермент проколагенова пептидаза відщеплює кінцеві ділянки від молекул проколагену і перетворює їх на молекули тропоколагену;

- надмолекулярний рівень – мікрОВОлокна колагену утворюється збиранням субодиноць, якими є молекули тропоколагену. Субодиноці шикуються лінійно один за одним так, що головний кінець кожної молекули тропоколагену приєднується до хвостового кінця попередньої молекули. При цьому між ними залишаються короткі інтервали. П'ять-шість зібраних у такий спосіб довгих ланцюжків за допомогою бічних водневих зв'язків об'єднуються в невеликі пучки – мікрОВОлокна. Під час збирання поперечні зв'язки утворюються так, що кожна молекула тропоколагену одного ланцюга зміщена щодо молекули тропоколагену сусіднього ланцюга на чверть її довжини. Інтервали між молекулами тропоколагену в зовнішньому шарі будуть помітні на електронних мікрофотографіях у вигляді темних поперечних смуг, які повторюються через кожні 64 нм. Середній діаметр мікрОВОлокон становить 5 нм,

- фібрилярний рівень – це третій рівень організації колагенового волокна. МікрОВОлокна, пов'язані один з одним глікозаміногліканами, формують колагенову фібрилу. Їх товщина становить в середньому 50–90 нм,

- колагенові волокна (діаметр 1–10 мкм) утворюються в результаті агрегації колагенових фібрил. У цьому процесі беруть участь глікозаміноглікани. Кількість фібрил в одному волокні варіює від кількох одиниць до кількох десятків. Колагенові волокна можуть збиратися в пучки, товщина яких досягає 150 мкм.

На даний час відомо більш як двадцять типів колагену, які відрізняються амінокислотним складом, структурою і тканинною належністю. Типи I, II, III і V трапляються особливо часто.

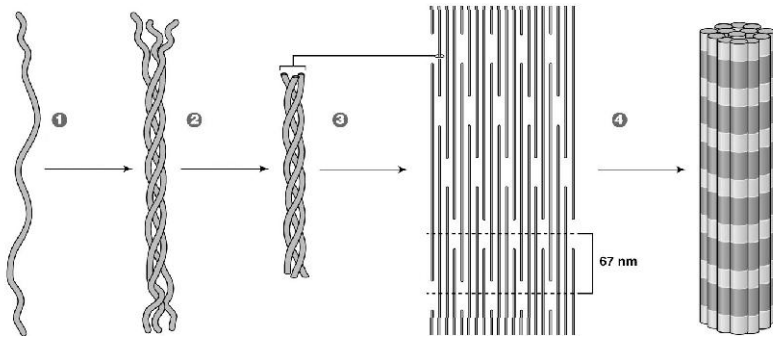


Рис. 14. Рівні організації колагену

Ретикулярні волокна – це тонкі нитки, діаметр яких 0,5–2 мкм. Вони утворюють тривимірну сітку, завдяки чому й отримали свою назву. Ретикулярні волокна складаються із колагену III типу, пов’язаного з протеогліканами і глікопротеїнами. Компоненти ретикулярних волокон синтезують ретикулярні клітини строми гемопоетичних органів, а також гладком’язові клітини. Ретикулярні волокна виявляються не тільки в кровотворних органах. У печінці вони утворюють тонкий підтримувальний каркас для секреторних клітин. Крім того, розташовуються у пухкій сполучній тканині, що асоціюється з капілярами, нервовими і м’язовими волокнами.

Еластичні волокна забезпечують еластичність сполучної тканини. Вони легко розтягуються, але поступаються колагеновим волокнам за міцністю. Еластичні волокна влаштовані досить складно. Вони складаються з двох компонентів:

- еластину – речовини, яка має властивості гуми і створює внутрішню частину волокна, його серцевину (кор);
- фібриліну – створює периферійний каркас еластичного волокна.

Еластин утворюється внаслідок полімеризації попередника – преластину – глобулярного білку масою 70 кДа.

Субодиниці преластину і фібриліну синтезують і секретують у позаклітинне середовище фібробласти і гладкі міоцити. Полімеризація преластину відбувається екстрацелюлярно (у матриці). Молекули фібриліну збираються у довгу волокнину і обгортають еластиновий кор зовні. Еластичні волокна розтягуються, збільшуючи при цьому свою довжину в півтора

разу, і швидко повертаються до первинної довжини, коли напруга зменшується. Якщо еластичне волокно розривається, його кінці швидко скорочуються і згущуються кільцем. Найбільшу кількість еластичних волокон містить сполучна тканина органів, яка зазнає внутрішні і зовнішні навантаження, наприклад альвеолярні септи легенів. У великій кількості еластичні волокна входять до складу оболонки кровоносних судин. Еластин формує тонкі мембранні листи, еластичні мембрани, які є обов'язковим компонентом оболонки артеріальних судин. У стінках великих артерій (артерій еластичного типу) містяться комплекси еластичних вікончастих мембран. Стінка аорти, найкрупнішої судини, розтягується при кожному скороченні (систолі) шлуночків і повертається у початкове положення під час діастолі. Її еластичність забезпечують еластичні мембрани. Їхня кількість у середній оболонці аорти величезна: вони утворюють до 50–70 циркулярних шарів.

Клітини сполучної тканини

Функціонально та морфологічно різноманітні клітини волокнистої сполучної тканини утворюють складну систему. Їх можна поділити на дві категорії:

1. **Фіксовані** (осілі) клітини, або резиденти – це відносно стабільні популяції довгоживучих клітин, до них належать:

- *фібробласти* (клітини, які створюють, підтримують і зберігають волокнисті структури і матрикс сполучної тканини);

- *адипоцити* (жирові клітини), які акумулюють жир або повертають його в кров, залежно від енергетичних потреб організму;

- периваскулярні *адвентиціальні* клітини прилягаючі до зовнішньої стінки венул, імовірно, особливий мезенхімний резерв недиференційованих клітин, які за певних умов розвиваються і дають початок іншим клітинам сполучної тканини.

2. **Вільні** (блукаючі) клітини, або іммігранти, надходять із крові, постійно змінюються, рухомі в матриксі сполучної тканини клітини. Багато з них – відносно короткоживучі. Вони безперервно поповнюються з великого пулу циркулюючих у крові клітин. Всі ці клітини (еозинофіли, нейтрофіли, лімфоцити, макрофаги, плазматичні клітини і лаброцити) є нащадками СКК і виконують в організмі захисні функції. Деякі автори вважають макрофаги

(гістіоцити), плазматичні клітини і лаброцити осілими елементами сполучної тканини на тій підставі, що вони є у ній постійно і зберігають здатність до поділу.

За джерелами походження та розвитку клітини волокнистої сполучної тканини поділяють на три групи:

1. Лінія механоцитів, клітин, які продукують компоненти міжклітинної речовини, котрі забезпечують механічні властивості відповідних тканин. До них належать фібробласти, адипоцити, адвентиціальні клітини. Вони розвиваються з особливої стовбурової клітини механоцитів, яка має мезенхімне походження. Ця клітинна лінія містить не тільки клітини пухкої волокнистої сполучної тканини, але і клітини інших тканин внутрішнього середовища, котрі забезпечують їх опорні функції: ретикулярні клітини ретикулярної тканини, хондроцити й остецити скелетних тканин.

2. Клітини-нащадки СКК – це також мезенхімна лінія, до неї належать макрофаги (гістіоцити), плазмоцити, лаброцити та лейкоцити, які мігрували з крові.

3. Клітини нейрального походження – це пігментні клітини, які ведуть родовід від попередників, виселених з нервового гребеня.

Фібробласти (від лат. *fibra* – волокно і грецьк. *blastos* – паросток) – це найчисленніший і функціонально провідний клітинний вид, відповідальний за підтримку структурної цілісності волокнистої сполучної тканини. Вони синтезують різні речовини:

- ◆ компоненти міжклітинної речовини (колаген, еластин, фібриліни, глікопротеїди, протеоглікани тощо);

- ◆ цитокіни як-от колоніестимулювальний фактор гранулоцитів і макрофагів (КСФ-ГМ), колоніестимулювальний фактор гранулоцитів (КСФ-Г), колоніестимулювальний фактор макрофагів (КСФ-М), інтерлейкіни ІЛ-3 і ІЛ-7;

- ◆ колагенази – ферменти, які руйнують колаген під час перебудови і новоутворення сполучної тканини.

За патологічних станів фібробласти беруть участь у загоєнні ран, формуванні рубцевої тканини і сполучнотканинної капсули навколо стороннього тіла.

На звичайних гістологічних препаратах *фібробласти* виглядають як подовжені клітини з відростками. Їхня форма та

розміри варіюють залежно від ступеня зрілості, функціонального стану та локалізації. Фібробласти пролягають уздовж пучків колагенових волокон. Вони мають крупне світле овальне ядро з одним або двома чітко окресленими ядерецями. Довгі тонкі мітохондрії розташовуються, в основному, в перинуклеарному шарі цитоплазми. Ендоплазматичний ретикулум незначно виражений у неактивних фібробластах, але інтенсивно розвинений у сполучній тканині, яка росте. Апарат Гольджі розвинений слабо і розміщений біля ядра поряд із клітинним центром, від якого радіально розходяться мікротрубочки, котрі проникають у відростки. Всі органели цитоплазми концентруються в її навколо ядерної частини, яка набула назви «ендоплазма». Периферійна ділянка цитоплазми, яка утворює відростки, називається ектоплазмою. Об'єм ектоплазматичної частини незначний у молодих фібробластів і збільшується у зрілих формах.

Під сукупним терміном «фібробласт» зазвичай розуміють ряд клітин фібробластичної диференціації, яка починається камбіальними, стовбуровими елементами і закінчується зрілими формами з максимально розвиненою ектоплазмою.

Фіброцити – веретеноподібні клітини з ущільненим ядром. Нечисленні органели цитоплазми відповідають зниженому рівню білкового синтезу: розсіяні цистерни гранулярного ЕПР, нечисленні мітохондрії, слабо виражений апарат Гольджі. У щільній оформленій волокнистій сполучній тканині фіброцити затиснуті між пучками колагенових волокон, розміщених паралельно. Вони відіграють важливу роль в підтриманні тканинної структури, забезпечуючи повільне, але безперервне оновлення компонентів матриксу та волокон. Під час ранової регенерації щільної сполучної тканини фіброцити активуються, набувають ознак будови фібробластів і переходять до активного білкового синтезу.

Ембріональним джерелом фібробластичної лінії клітинного диференціювання є мезенхіма. Постнатальне джерело розвитку фібробластів остаточно не з'ясоване. Чимало дослідників вважає адвентиціальні клітини, або перицити, камбіальними елементами фібробластного диферона. Відомі експериментальні дані про здатність СКК створювати фібробластичну лінію диференціації.

Міофібробласти – скоротливі клітини, з ознаками подібності до фіброblastів і гладком'язових клітин.

Жирові клітини (*адипоцити*, ліпоцити) – фіксовані клітини сполучної тканини, які синтезують і запасують велику кількість ліпідів. Є два види жирової тканини, відмінних за морфологією, метаболічною активністю, кровопостачанням і розподілом в організмі (рис.15).

Один з них – добре відома біла жирова тканина, достатньо, але нерівномірно поширена в організмі, вона акумулює основну масу жиру. Біла жирова тканина розміщена під шкірою (підшкірна жирова клітковина або гіподерма), в сальнику, брижі, утворює м'які пружні прошарки між внутрішніми органами. Зрілі клітини білої жирової тканини містять крупну одиночну краплю жиру і описані як унілокулярні (від лат. unus – один, *loculus* – маленька порожнина, камера) адипоцити. Вони утворюються з веретеноподібних клітин із відростками, в цитоплазмі яких спочатку формується кілька ізольованих крапель ліпідів. Потім кількість ліпідних крапель поступово збільшується. Вони з'єднуються в крупніші краплі та зливаються в одну велику ліпідну краплю. У міру накопичення жиру ці клітини змінюють форму – стають округлими. Їхнє ядро ущільнюється і зміщується на периферію клітини. Цитоплазма у формі тонкого обідка оточує гігантську одиночну ліпідну краплю. Розміри цих клітин досягають 120 мкм у діаметрі.

Жирові клітини можуть бути або поодинокими, або розташованими невеликими групами у будь-якій ділянці пухкої сполучної тканини. Вони мають тенденцію збиратися уздовж дрібних кровоносних судин. У певних зонах жирові клітини концентруються великою кількістю, стають переважним клітинним типом і утворюють жирову тканину, спеціалізовану для депонування жиру. Жирова тканина ділиться тонкими прошарками пухкої сполучної тканини (септами) на часточки різних розмірів. Септи мають численні кровоносні та лімфатичні капіляри. Усередині часточок жирові клітини щільно прилягають одна до одної. Кожна гігантська жирова клітина підтримується тонкою мережею волокон ретикулів.

Жирова тканина акумулює жир під час всмоктування їжі і забезпечує вихід жирних кислот в кров під час голодування. Тобто

жирова тканина регулює постачання організму енергетичними ресурсами. Під час голодування біла жирова тканина швидко втрачає запаси жиру, при цьому адипоцити набувають зірчастої або веретеноподібної форми. При окисленні жирів виділяється не тільки енергія, але вивільняється і велика кількість води. Тому жирова тканина відіграє роль депо води. У морських ссавців товстий шар підшкірної жирової тканини виконує також теплоізоляційну функцію. Наприклад, китовий жир різко знижує втрати тепла в холодній воді, в якій мешкають ці тварини.

Інший вид – бура жирова тканина – є у людини і більшості ссавців. Цей вид жирової тканини добре виражений у ранньому постнатальному онтогенезі й у дорослих ссавців, які впадають у зимову сплячку. Регуляція температури тіла є основною функцією брурої жирової тканини.

Бура жирова тканина складається з мультилокулярних, або багатокрапельних, адипоцитів, які містять численні краплі жиру та величезну кількість мітохондрій. Характерний бурий колір клітинам додають залізовмісні ферменти мітохондрій. Окислювальна здатність мультилокулярних клітин приблизно в 20 разів вища, ніж унілокулярних клітин білої жирової тканини. Кровоносні капіляри утворюють густу мережу навколо кожного адипоцита. Зі зниженням температури навколишнього середовища підвищується активність окислювальних процесів у клітинах брурої жирової тканини. За рахунок теплової енергії, яка виділяється при цьому, підвищується температура крові, яка тече численними капілярами брурої жирової тканини. З потоком крові тепло поширюється по всьому тілу. Терморегуляторну функцію цієї тканини контролює симпатична нервова система й ендокринна система (адреналін, норадреналін).

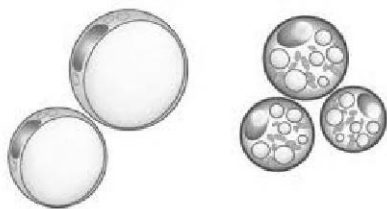


Рис. 15. Відмінності адипоцитів білої та брурої жирової тканини

У новонароджених дітей бура жирова тканина становить 2% маси тіла і розташовується у місці ший, лопаток, за грудиною, уздовж хребта і між м'язами. У дорослих людей обмежені ділянки брурої жирової тканини розміщені в середостінні, уздовж аорти, комірах нирок, задньому

трикутнику шиї, внутрішньочеревно уздовж хребта. Бура жирова тканина людини зберігає мультилокулярну структуру клітин тільки у новонароджених і маленьких дітей. Під час подальшого розвитку та росту організму в клітинах бурої жирової тканини дрібні ліпідні краплі з'єднуються. Згодом утворюється одна велика крапля. Внаслідок цього клітини стають нерозрізненими від унілокулярних клітин білої жирової тканини. При голодуванні бура жирова тканина змінюється значно менше, ніж біла.

Гістогенез жирової тканини вивчений недостатньо. Відомо, що жирові клітини розвиваються з попередників – ліпобластів, які диференціюються з клітин мезенхіми. Розвиток жирової тканини в певних зонах і її відсутність в інших залежать від різної кількості попередників. Припускають, що мезенхімні клітини в ембріогенезі утворюють два типи ліпобластів. Один з них дає лінію унілокулярних клітин білої жирової тканини, інший – лінію мультилокулярних клітин бурої жирової тканини. На певному етапі онтогенезу клітини цих двох ліній диференціації стають морфологічно нерозрізненими, але за патологічних процесів вони поведуться по-різному. Наприклад з виснаженням організму, дистрофії і в пухлинах клітини бурої жирової тканини відновлюють свою початкову мультилокулярну структуру.

Макрофаги (гістіоцити, від грецьк. makros – великий і phagos – пожирач) – активно фагоцитуючі клітини, велика кількість яких повсюди є у сполучній тканині.

Вони беруть участь в підтримці нормального стану сполучної тканини, фагоцитують загиблі клітини, тканинні уламки, денатуровані білки і різного походження чужорідний матеріал. Макрофаги здатні переміщуватися в організмі. Вони утворюються внаслідок диференціації моноцитів, мігруючих у тканини з кровоносного русла. У неактивному стані макрофаги мають веретеноподібну або зірчасту форму. Своїми відростками вони прикріплюються до колагенової фібрили. Активовані макрофаги набувають рухливості й помітних ознак фагоцитозу – утворюються численні фагосоми.

Макрофаги відрізняються від фібробластів меншими розмірами і темнішим забарвленням ядра. Ядра макрофагів мають бобоподібну, округлу або неправильну форми. Звичайне ядро макрофага має характерне заглиблення. Цитоплазма містить

лізосоми, мітохондрії, апарат Гольджі, гЕПС, вільні рибосоми та різні мембранні везикули. В активованих макрофагах об'єм гЕПР і кількість лізосом збільшуються, чітко виділяється примембранний простір (клітинна периферія), який забезпечує клітині здатність до фагоцитозу, екзоцитозу і амебоїдного руху. Безпосередньо під плазматичною мембраною розміщена мережа актинових мікрофіламентів і мікротрубочок. Активна поверхня клітини утворює різної форми псевдоподії і мікровирости.

На поверхні плазматичної мембрани макрофагів є різні рецептори до імуноглобулінів, комплементу, антигенів, гормонів, різних регуляторних факторів (фактор хемотаксису макрофагів, фактор активації макрофагів, фактор, який інгібує міграцію макрофагів, фактори, виділені бактеріями тощо). Як описано вище, макрофаги беруть участь в імунних і запальних реакціях, процесах регенерації тканин, регуляції гемопоеза і функціональній активності клітин крові. Активовані макрофаги синтезують і виділяють у позаклітинне середовище понад шістдесят різних регуляторних факторів, як-от медіатори запалення; фактор активації тромбоцитів; α -інтерферон, який блокує розмноження вірусів; різні цитокіни, фактор росту фібробластів; ферменти, що руйнують позаклітинний матрикс, необхідні для реорганізації сполучної тканини і процесу загоєння ран.

Фагоцитоз є основною, але не єдиною функцією макрофагів. Розрізняють неспецифічний і специфічний фагоцитоз. Неспецифічний фагоцитоз характерний для альвеолярних (легеневих) макрофагів, які захоплюють частинки пилу, сажу і т.д. Специфічний фагоцитоз здійснюється за участю системи комплементу. Імуноглобуліни і білки комплементу, розчинені в плазмі крові і тканинній рідині, оточують бактерії, які пенетрували в тканини й роблять їх доступними для фагоцитозу (опсонізація). Макрофаги на своїй поверхні містять рецептори до цих білків. Макрофаг захоплює опсонізовані бактерії і утворює фагосоми. Лізосоми макрофагів містять лізоцим, який руйнує бактерієву стінку, і гідролітичні ферменти, які забезпечують повне внутрішньоклітинне перетравлення бактерій. У інфікованих зонах макрофаги проявляють бактерицидну активність, секретуючи вміст лізосом. Крім цього, вони мають протипухлинну дію,

виділяючи фактор некрозу пухлин (ФНО) і створюючи пряму цитотоксичну дію на трансформовані клітини.

І.І. Мечников обґрунтував доцільність об'єднання фагоцитів в єдину систему, яку він назвав макрофагічною. Нині широко використовується назва – система мононуклеарних фагоцитів (СМФ), яка охоплює макрофаги кровотворних органів, печінки (Купферовські клітини), черевної і плевральної порожнин (перитонеальні і плевральні макрофаги), стінок альвеол (легеневі макрофаги); клітини Лангерганса (внутрішньоєпідермальні макрофаги); клітини Хофбауера (макрофаги ворсин плаценти); остеокласти кісткової тканини і гігантські клітини сторонніх тіл. Два останні види макрофагів СМФ – це багатоядерні клітини, у зв'язку з цим термін «система мононуклеарних фагоцитів» є недостатньо точний.

Для об'єднання клітин хребетних тварин і людини, здатних до фагоцитозу, використовують також поняття ретикуло-ендотеліальна система (РЕС). До РЕС, крім макрофагів – нащадків СКК, також належать ретикулярні клітини й ендотелій синусоїдів.

Лаброцити (мастоцити) – найбільші клітини сполучної тканини. Вони досягають 20–30 мкм у діаметрі. На забарвлених толуїдиновим синім препаратах лаброцити легко ідентифікуються завдяки наявності в цитоплазмі базофільних гранул, які інтенсивно забарвлюються та нерідко екранують ядра.

Термін «лаброцити» ввів у 1877 році німецький учений Пауль Ерліх, спостерігаючи прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини клітини, цитоплазма яких була буквально забита гранулами (рис.16). Якийсь час дослідник помилково вважав, що гранули лаброцитів містять запаси поживних речовин. Тому виникла й інша назва цих клітин – лаброцити (від грецьк. *labros* – жадібний).

Лаброцити містять велике, округлої форми ядро з хроматином, який слабо

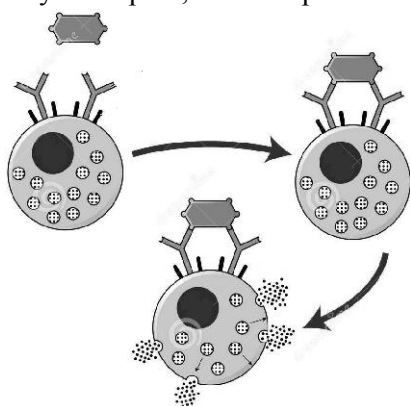


Рис.16. Дегрануляція лаброцитів

конденсує. На електронних мікрофотографіях у їх цитоплазмі, крім гранул, видно короткі профілі гранулярного ЕПР, окремі мітохондрії та кілька невеликих цистерн апарата Гольджі. Гранули цитоплазми лаброцитів людини різної структури та щільності іноді містять циліндрові включення, схожі на завиток. На поперечному зрізі видно їх пластинчасту структуру. Причому в цих гранулах товщина концентричних пластинок рівна ширині ліпідного бішару. У інших гранулах цитоплазми щільний матрикс оточує світлішу центральну ділянку, яка має паралельно покреслену структуру. Значення цих морфологічних відмінностей наразі Лаброцити синтезують і накопичують у своїх гранулах різноманітні біологічно активні речовини, медіатори і ферменти.

Інтенсивне метакроматичне забарвлення гранул обумовлене високим вмістом гепарину, який становить 30 %. Іншим важливим і обов'язковим компонентом гранул лаброцитів є гістамін – 10 % їхнього вмісту. Лаброцити служать основним сховищем гепарину і гістаміну в тканинах. Окрім цих речовин, вони синтезують і накопичують у гранулах фактор хемотаксису еозинофілів і нейтрофілів, нейтральні ферменти, які беруть участь у розщеплюванні компонентів позаклітинного матриксу, наприклад, триптазу і хімазу.

Лаброцити розміщуються в сполучній тканині біля дрібних кровоносних судин, у зонах можливого проникнення антигенів з кров'яного русла. Особливо багато їх у сполучній тканині під епітелієм дихальних шляхів, шлунково-кишкового тракту, в матці і молочній залозі.

Основна функція лаброцитів – участь у запальних і алергічних реакціях. Ці клітини виконують роль вартових, які розпізнають сторонні білки і швидко ініціюють локальну імунну відповідь. Унаслідок активації лаброцити швидко викидають в позаклітинне середовище накопичені в їхніх гранулах медіатори запалення. Після цього вивільняються цитокіни, які привертають до участі в захисній реакції інші клітини (нейтрофіли, еозинофіли).

Екзоцитоз гранул лаброцитів відбувається незвичайним способом. При цьому немає злиття мембран індивідуальних гранул з плазмолемою. Декілька гранул ланцюжком зливаються один з одним, а з плазмолемою зливається мембрана найближчої гранули з цієї групи. Так, усередині клітини

утворюються обмежені мембраною канали, забезпечуюючи масове виведення продуктів у позаклітинне середовище. Цей процес набув назви «складний екзоцитоз».

Активация лаброцитів і швидка подальша дегрануляція (викид у позаклітинне середовище вмісту гранул) відбуваються при взаємодії їх поверхневих рецепторів з імуноглобулінами класу IgE. IgE утворюються в організмі у відповідь на проникнення алергенів. «Розвантажені» лаброцити, звільнившись від накопичених продуктів, через деякий час відновлюють свої гранули. Лаброцити є нащадками СКК. Їхні попередники утворюються в червоному кістковому мозку. Остаточну диференціацію вони здійснюють у сполучній тканині. Процеси мітотичного поділу лаброцитів у тканинах спостерігаються зрідка.

Лаброцити також називають тканинними базофілами, проте ця назва наряд чи вдала. Лаброцити дійсно мають морфологічну схожість із базофілами крові, але відрізняються від останніх функціонально.

Плазматичні клітини (*плазмоцити*) утворюються внаслідок антигенозалежної диференціації В-лімфоцитів і є основними продуцентами антитіл (імуноглобулінів). Залежно від молекулярної структури і здійснюваних функцій, виділяють п'ять класів імуноглобулінів:

- IgA – клас імуноглобулінів, характерний для різних секретів. Антитіла класу IgA містяться в слині, травних соках, слізній рідині, молоці, слизистих секретах. Вони забезпечують першу лінію захисту від сторонніх речовин. IgA не зв'язують комплемент і не мають бактерицидної активності, але вони відіграють важливу роль в нейтралізації бактеріальних токсинів і особливо активні проти вірусів. IgA міститься в молозиві, забезпечуючи імунітет немовлят;

- IgD – численний клас імуноглобулінів, біологічна роль якого поки що не встановлена, можливо, його функції пов'язані з регуляцією імунної відповіді;

- IgE специфічно взаємодіють із поверхневими рецепторами лаброцитів і базофілів крові, служать посередниками під час алергічних реакцій

- IgG – переважаючий клас антитіл, становить 75 % загальної кількості імуноглобулінів. Антитіла цього класу відносно

довгоживучі. Вони захищають організм від бактерій, вірусів і токсинів, беруть участь у відторгненні трансплантатів і протипухлинному захисті. Тільки імуноглобуліни цього класу здатні проникати через плацентарний бар'єр і забезпечувати передачу пасивного імунітету від матері до плоду.

- IgM з'являються першими в процесі гуморальної імунної відповіді. Вони беруть участь у фіксації комплементу, служать посередниками в цитотоксичних реакціях. Антитіла цього класу першими виявляються у філо- й онтогенезі.

Плазматичні клітини широко розповсюджені в сполучній тканині.

Нейтрофіли, еозинофіли, лімфоцити в значній кількості є у нормальній пухкій сполучній тканині.

Перицити (периваскулярні клітини) вперше описані наприкінці XIX століття Феліксом Маршаном, він дав їм назву *адвентиціальні* клітини (від лат. *adventicius* – зовнішній), оскільки вони прилягають зовні до дрібних кровоносних судин. Деяко згодом Олександр Максимов висловив припущення, що в постнатальному онтогенезі в організмі зберігаються недиференційовані мезенхімні клітини, тісно пов'язані з капілярами і здатні розвиватися в клітини тканин внутрішнього середовища, клітини ендотелію кровоносних капілярів і гладкі м'язові клітини. Нині ця думка вважається найприйнятнішою. Перицити мають округле ядро з невеликими заглибленнями і звичайний набір органел цитоплазми, характерний для недиференційованих клітин. Чимало вчених вважають перицити й адвентиціальні клітини двома самостійними клітинними популяціями.

Волокниста сполучна тканина

Пухка волокниста сполучна тканина – гістологічний тип сполучних тканин, у міжклітинній речовині яких помірна кількість волокон вільно переплітаються. Цьому типу тканин властивий численний і різноманітний клітинний склад.

Щільна волокниста сполучна тканина відрізняється переважанням у міжклітинній речовині щільно упакованих волокон у відносно невеликому об'ємі матриксу, нечисленним і одноманітним клітинним складом.

Залежно від характеру розташування волокон і їх просторової орієнтації цей тип тканин поділяється на дві групи: оформлену та неформлену щільну волокнисту сполучну тканину. Якщо волокна щільно упаковані в паралельні пучки, як у сухожиллях, або переплітаються в одній площині, утворюючи механічно міцну пластинку, як в апоневрозах, така тканина називається *щільною оформленою* волокнистою сполучною тканиною. Апоневроз – широка сухожильна пластинка, за допомогою якої широкі м'язи прикріплюються до кісток або інших тканин. Апоневрозами також називаються фасції, розташовані під шкірою долонь, підшов, волосистої частини голови. Якщо ж волокна щільно переплетені й орієнтовані у випадковий спосіб, як у сітчастому шарі дерми шкіри, така тканина називається *щільною неформленою* волокнистою сполучною тканиною.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

Окрім волокнистих сполучних тканин, є також сполучні тканини зі спеціальними властивостями:

- ретикулярна тканина, яка формує строму кровотворних органів;
- жирова тканина депонує жир як запасний енергетичний субстрат;
- пігментна сполучна тканина, котра містить велику кількість пігментних клітин, кровоносних судин і локалізована в радужній і судинній оболонці ока;
- слизиста тканина з різким переважанням міжклітинної речовини, яка заповнює пупковий канатик плоду, відома під назвою вартонового холодцю, завдяки своїй високій гігроскопічності забезпечує високий тургорний тиск, перешкоджаючи затисненню крупних кровоносних судин, які проходять по пупковому канатику.

Ембріональна сполучна тканина, мезенхіма, є онтогенетичним джерелом всіх клітин тканин внутрішнього середовища. Мезенхімні клітини мають неправильну форму. Вони з'єднуються одна з одною довгими відростками та формують рихлу переплетену мережу, порожнини якої заповнені аморфною міжклітинною речовиною і волокнами ретикулів.

Лабораторна робота №3
Тема: Волокниста сполучна тканина

Мета: вивчення мікроструктури різних типів волокнистої сполучної тканини; встановлення взаємозв'язку між їхньою мікроскопічною будовою та виконуваними функціями.

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Пухка сполучна тканина», 2. «Сухожилок теляти в поздовжньому перерізі», 3. «Сухожилок теляти в поперечному перерізі», 4. «Еластична зв'язка бика», 5. «Щільна неоформлена сполучна тканина шкіри пальця людини».

Методичні вказівки до виконання лабораторної роботи

При вивченні мікропрепарату 1 звернути увагу на те, що на тлі прозорої аморфної речовини видно клітини та волокна, які пролягають у різних напрямках. Перевести мікроскоп на велике збільшення та детально розглянути препарат. Знайти товсті, нерозгалужені, слабо звивисті колагенові волокна і тонкі, прямі, розгалужені – еластичні (характеризуються подвійним заломленням світла, тому на мікропрепаратах здаються блискучими). Між волокнами розташовані клітини, форму яких на даному мікропрепараті встановити неможливо.

Під час вивчення мікропрепарату 2 звернути увагу на велику кількість та щільне впорядковане розташування волокон – ознака щільної оформленої сполучної тканини. Часто колагенові волокна на мікропрепаратах мають хвилястий вигляд – наслідок зморщування їх при виготовленні зрізу. У місці огляду помітні пучки паралельно розміщених волокон (блідорожевого кольору), розмежовані ендотенонієм – прошарками пухкої сполучної тканини, в яких пролягають кровоносні судини та нерви. Ендотеноній візуалізується темним забарвленням, це зумовлено великою кількістю клітин, ядра яких забарвлюються в темний колір. Перевести зображення на велике збільшення. Знайти окремі колагенові волокна, між якими затиснені фіброцити – сухожилльні клітини. На мікропрепараті можна побачити лише темно-забарвлені ядра фіброцитів, розміщені поздовжніми рядами.

На мікропрепараті 3 помітні ті ж структури, що і на попередньому, тільки в поперечному розрізі. За малого збільшення

мікроскопа вибрати ділянку препарату із дрібними сухожильними пучками, для того, щоб у ділянку огляду потрапило кілька пучків. Позначити ендотеноній, який оточує окремі сухожильні пучки. Знайти сухожильні клітини – фіброцити, розміщені між окремими сухожильними волокнами. Звернути увагу на зірчасту форму фіброцита: в центрі зрізу клітини помітне ядро, від якого в боки відходить кілька відростків, котрі проникають між колагеновими волокнами.

За малого збільшення мікроскопа знайти ділянки на мікропрепараті 4 із поздовжньо зрізаними волокнами. Звернути увагу на щільне та впорядковане їхнє розміщення. Детальніше розглянути та замалювати препарат за великого збільшення. Знайти товсті волокна жовтого або оранжевого кольорів, які не мають поздовжньої смугастості – еластинові волокна. Між ними помітні прошарки з тонких рожевих колагенових волокон, між якими розміщені фіброцити. На даному препараті важко розрізнити форму останніх, видно переважно тільки їхні ядра.

За малого збільшення мікроскопа на мікропрепараті 5 знайти сітчастий шар дерми шкіри (нижче епідермісу та сосочкового шару дерми). За великого збільшення в місці огляду помітна велика кількість товстих колагенових волокон, зрізаних у різних напрямках, що свідчить про їхню орієнтацію в різних площинах – ознака щільної неоформленої сполучної тканини. Серед волокон помітні ядра фіброцитів (форму клітин на даному препараті визначити неможливо).

Контрольні запитання та завдання

1. Вкажіть загальні особливості власнесполучних тканин.
2. Охарактеризуйте гетерополісахариди, які переважають у екстрацелюлярному матриксі сполучних тканин.
3. Які молекули називаються протеогліканами? Чим вони відрізняються від глікопротеїнів?
4. Дайте структурно-функціональну характеристику колагенових волокон.
5. Які особливості організації властиві для еластинових волокон?
6. Які клітини сполучної тканини належать до фіксованих, а які до вільних?

7. Як поділяють клітини сполучної тканини за джерелом походження та розвитку?
8. Проаналізуйте відмінності білої та бурої жирових тканин.
9. Які клітини сполучної тканини здатні до фагоцитозу? Хто вперше описав цей процес?
10. Вкажіть особливості складного екзоцитозу. Які клітини його здійснюють?
11. Охарактеризуйте плазмоцити як основні продуценти антитіл.
12. Чим пухка волокниста сполучна тканина відрізняється від щільної?
13. Два препарати оброблені спеціальним барвником (судан III) для виявлення ліпідів. На одному – забарвилася уся цитоплазма, на іншому – спостерігають значну кількість жирових включень різної величини. Які різновиди тканини виявлені на даних препаратах?
14. Поясніть причини розвитку набряків після укусу кровососних комах.

СКЕЛЕТНІ СПОЛУЧНІ ТКАНИНИ

Загальна характеристика скелетних сполучних тканин

До скелетних сполучних тканин належать хрящові та кісткові тканини, яким притаманний ряд спільних ознак: здійснення опорної функції, походження з мезенхіми, схожість структурної організації – наявність клітинних елементів трьох типів (...бластів – клітин з високою синтетичною активністю, ...цитів – клітин, що підтримують структурну організацію зрілих скелетних тканин,кlastів – клітин, що руйнують скелетні тканини), значна механічна стійкість міжклітинної речовини.

Хрящові тканини

Хрящові тканини – це щільні та пружні тканини, здатні витримувати значні навантаження, проте менші, ніж кістка.

Твердість і пружність хрящової тканини забезпечена в'язкістю й еластичністю матриксу. Ці властивості зберігаються і

під час швидкого росту хряща, що робить його ідеальним скелетним матеріалом у період ембріонального розвитку. У ранньому онтогенезі велика частина скелета спочатку формується з хрящової тканини. Хрящові зачатки майбутніх кісток ростуть у довжину і ширину. Потім починається процес окостеніння. Спочатку закладає центральна частина, діафіз (від грецьк. *diaphysis* – яка розділює (щось), росте між (чимось)) – це центральна циліндрова частина довгої трубчастої кістки, розвиненої з первинного діафізарного центру окостеніння кістки, пізніше до цього процесу залучаються епіфізи (від грецьк. *epi* – над, *physis* – зростання, нарід) – розширені кінці трубчастих кісток. Епіфіз розвивається з окремого місця, епіфізарного центру закостеніння.

Вже у ранньому постнатальному періоді хрящ має обмежений розподіл в організмі. Між діафізами й епіфізами трубчастих кісток залишаються поперечні диски – епіфізарні хрящові пластинки, які є тривалий час – доти, доки повністю не завершиться постнатальний ріст кісток у довжину. У дорослому організмі після припинення росту кісток локалізація хрящової тканини обмежена окремими скелетними та позаскелетними структурами. До скелетних структур належить суглобовий хрящ, який покриває суглобові поверхні кісток, вентральні хрящові кінці ребер, міжхребетні диски та симфізи (симфізи (від грецьк. *syn* – разом і *physis* – ріст, тобто які ростуть разом), так називаються напіврухомі з'єднання в яких окремі кістки утримуються разом за допомогою їх хрящових верхівок і достатньої кількості волокнистого хряща між ними. Завдяки пластичності волокнистого хряща такі з'єднання мають обмежену рухливість. Хрящові структури позаскелетної локалізації містяться в стінці трахеї, крупних бронхів, евстахієвої труби, до них також належать хрящі носа, гортані і вушної раковини.

Хрящова тканина складається з клітин хондроцитів, розподілених у твердому гелеподібному матриксі. Хондроцити вміщені у маленькі порожнини – лакуни (від лат. *lacuna* – западина, поглиблення). Живлення клітин здійснюється дифузно через рідку фазу матриксу з капілярів сполучної тканини, які ніколи не проникають усередину речовини хряща.

На основі структурних особливостей матриксу, відносного вмісту в нім колагену й еластину розрізняють три типи хрящової тканини: гіалінова, еластична і волокниста хрящова.

Гіаліновий хрящ – переважний тип хряща, широко представлений в організмі. Еластичну та волокнисту хрящові тканини іноді вважають варіантами гіалінової зі специфічними властивостями і структурою, адаптованою до спеціальних локальних функцій.

Гіалінова хрящова тканина

Ембріональним джерелом гіалінової тканини є мезенхіма. У зонах формування хряща мезенхімні клітини втрачають свої відростки, інтенсивно діляться і утворюють щільні агрегати – хондрогенні центри (від грецьк. *chondros* – хрящ і *genesis* – походження, виникнення). Спочатку ці центри містять *хондрогенні* стовбурові клітини, які диференціюються в *хондробласти*. У подальшому розвитку хондробласти проліферують і збільшуються в розмірах. У їх цитоплазмі розвивається гранулярний ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі. Починається синтез і секреція білків хрящового матриксу. Важливо, що в хондрогенних центрах немає кровоносних капілярів. Загалом, хрящ – це несудинна тканина.

Клітини мезенхіми, які оточують хондрогенні островці, диференціюються і формують щільну оболонку з веретеноподібних клітин і колагенових волокон. Ця оболонка покриває хрящ зовні і називається перихондрій, або охрястя. Зовнішній шар охрястя називається волокнистим і має звичайну для пухкої сполучної тканини будову. Він містить фібробласти, які синтезують колаген, і численні кровоносні капіляри, які забезпечують живлення хряща. Внутрішній шар охрястя називається хондрогенним, або камбіальним, і містить прехондробласти.

Унаслідок інтенсивної проліферації та диференціації прехондробластів у хондробласти, а потім у *хондроцити* відбувається нашарування, додавання нових масивів хрящовій тканині на периферії хряща, який росте. Такий процес набув назви *аппозиційного* росту (від лати. *appositus* – приєднання, накладення). Хондробласти, опинившись у глибині хряща,

поступово перетворюються на хондроцити і продовжують вже з меншою швидкістю секретувати навколо себе гіаліновий матрикс, який оточує їх з усіх боків, віддаляючи один від одного. Кожна відособлена клітина лежить у своїй лакуні (рис.17). На початку постнатального періоду клітини молодого хрящової тканини зберігають обмежені проліферативні можливості. Усередині первинної лакуни вони здійснюють один-два поділи. Матрикс молодого хряща достатньо пластичний і розтягується під час поділу і росту хондроцитів у лакуні, які при цьому розширюються. Дочірні клітини залишаються усередині своєї лакуни, збільшуються в розмірах і секретують білки. Один від одного вони відокремлені лише невеликим прошарком міжклітинної речовини. Описаний процес забезпечує внутрішнє, *інтерстиціальне* нарощення хряща. Інтерстиціальне нарощення – швидкоплинний процес. Після кількох мітозів клітини припиняють поділ і надалі зберігають стан мітотичного спокою.

У глибоких шарах зрілого хряща хондроцити перебувають ізольованими групами по 2, 4 або, рідше, 8 клітин. Їх називають ізогенними групами клітин, оскільки вони є клоном, потомством одного хондробласта. Іноді маленьку порожнину, утворену навколо кожної індивідуальної клітини ізогенної групи, називають вторинною лакуною. Матрикс, який безпосередньо оточує кожен клітину всередині ізогенної групи, інтенсивно забарвлюється основними фарбниками і називається «територіальний матрикс». Хрящовий матрикс, розташований між первинними лакунами, менш базофільний і називається міжтериторіальним матриксом.

Матрикс гіалінової хрящової тканини, як і матрикс волокнистої сполучної тканини, складається з колагенових волокон, занурених в аморфну речовину, багату протеогліканами. Вміст колагену досягає 40 % сухої ваги хряща. На гістологічних зрізах колагенових волокон не видно, оскільки вони мають приблизно такий же коефіцієнт заломлення, як і основна речовина.

У матриксі гіалінової хрящової тканини переважає колаген II типу, який формує покреслені волокна 15–45 нм у діаметрі, зібрані в крупні пучки. Менші волокна формують рихлу тривимірну мережу, яка пронизує матрикс. У гіаліновому хрящі виявлено небагато колагену IX і XI типів. Вони стабілізують мережу колагенової фібрили II типу. Колаген X типу також іноді

трапляється в гіаліновому матриксі. Він забезпечує здатність деяких хрящів до звапнування (відкладенню солей кальцію). Хрящі, які не звапнуються, наприклад у стінці трахеї, не містять колагену X типу.

Протеоглікани у великій концентрації містяться в хрящовому матриксі. Вони утворюють макромолекулярні агрегати, які зв'язують воду. Незважаючи на твердість, матрикс живого хряща містить величезну кількість води, до 75–80 % своєї ваги. Структурована вода забезпечує пружність хрящової тканини і дифузію, яка є єдиним способом постачання поживних речовин, гормонів, газообміну і видалення метаболітів для хондроцитів.

Стрижнем структури макромолекули протеоглікана служить гігантська молекула гіалуронової кислоти, яка приєднує до 100 молекул центрального білка. Від кожної молекули центрального білка радіально відходять численні молекули глікозаміногліканів: утворюється структура, схожа на йоршик для пляшок. Найтипівішими для хряща глікозаміногліканами є хондроїтинсульфат і кератансульфат. У старому хрящі структура молекул протеогліканів порушується і вони зв'язують меншу кількість води. З цієї причини хрящовий матрикс у літніх людей стає менш пружним.

Значення макромолекулярних агрегатів протеогліканів не обмежується структуризацією води. Вони взаємодіють із певними ділянками поперечнопосмугованих колагенових волокон і об'єднують окремі компоненти хрящового матриксу в єдину систему.

Важливу роль в організації хрящового матриксу відіграє

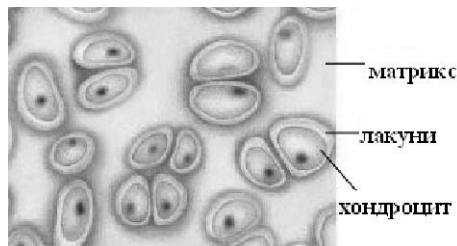


Рис. 17. Розміщення хондроцитів у лакунах

хондронектин, крупні молекули якого зв'язують хондроцити з колагеном II типу і контролюють консистенцію навколишнього матриксу.

На гістологічних зрізах хряща лакуни, розташовані біля перихондрію, мають еліптичну форму. Їх довга вісь паралельна до поверхні

хряща. Лакуни, які містять ізогенні групи і розміщені глибше в матриксі, мають форму напівкуль або неправильних овалів. У живому хрящі хондроцити повторюють форму лакуни, оскільки повністю заповнюють її, це видно на електронних мікрофотографіях. У процесі приготування препаратів для світлової мікроскопії клітини стискаються і відстають від стінок лакун, набуваючи зірчастої форми. Хондроцити мають добре виражене ядро, розвинений гранулярний ендоплазматичний ретикулум і апарат Гольджі. Мітохондрії нечисленні, оскільки утворення АТФ у хондроцитах здійснюється, в основному, за рахунок анаеробного гліколізу.

Хондроцити синтезують і секретують усі компоненти матриксу, який оточує їх. Крім того, вони здатні деполімеризувати і видаляти сусідній матрикс при розширенні лакун. Це виразно видно на ранній стадії заміщення хрящової тканини кісткою в процесі ендохондрального закріплення.

Хондроцити збільшуються розмірами, відтісняючи матрикс, який їх оточує і редукується до тонкої пластинки між збільшеними лакунами. У цьому матриксі відкладаються фосфати кальцію.

У кальцинованому хрящі дифузія речовин припиняється. Хондроцити дегенерують. У їх лакуни проростають кровоносні судини з перихондрію. Остеогенні клітини, які супроводжують судини, диференціюються в остеобласти – клітини, які формують кістку. Надалі дегенеруючий хрящ заміщується кістковою тканиною.

Хрящова тканина забезпечує ріст трубчастих кісток у довжину. У епіфізарних пластинках проліферуючі хондроцити шикуються в довгі паралельні колонки, орієнтовані вздовж довгої осі кістки, яка росте. Подовження кісток залежить від постійного поділу хондроцитів дистальних кінців епіфізарних пластинок. Надалі хондроцити дозрівають, гіпертрофують і дегенерують, заміщуючись кістковою тканиною на протилежній, діафізарній стороні пластинки. У людини до 20–30 років процеси поділу хондробластів припиняються. До цього часу епіфізи досягають своїх остаточних розмірів, а епіфізарні хрящові пластинки повністю залякають. Клітини суглобових хрящів у дорослому організмі також не поділяються. Це довгоживучі клітини, які продукують і підтримують хрящовий матрикс.

Вільна поверхня суглобового хряща, обернена до іншого суглобового хряща, не має охрястя. Вона є голим хрящовим матриксом.

Обмін речовин між хондроцитами і кров'ю здійснюється шляхом дифузії за рахунок численних кровоносних капілярів кісткової тканини і синовіальної рідини.

Хондроцити старіють разом із організмом. З віком їх органели, пов'язані з синтезом білка, зменшуються за кількістю і за розмірами, а в цитоплазмі накопичуються ліпіди та глікоген. Кількість міжклітинної речовини зменшується.

У літніх людей у хрящовій тканині відбуваються дегенеративні зміни: звапнування матриксу, гіпертрофія і загибель хондроцитів глибоких шарів. Регенерація гіалінової хрящової тканини в постнатальному онтогенезі незначна. Вона спостерігається в ранньому дитячому віці. Пошкоджений суглобовий хрящ у дорослої людини не відновлюється, якщо пошкодження не зачіпає кістку, яка лежить під ним. Якщо ж при переломі пошкоджені і суглобовий хрящ, і кісткова пластинка – загоєння відбувається. Але не за рахунок поділу хондроцитів. Регенерація здійснюється за рахунок проліферації малодиференційованих остеогенних клітин, розміщених у зоні кровоносних капілярів кісткової тканини, і подальшої їх диференціації в двох напрямках: у кісткові і хрящові клітини. Тобто утворюється нова ділянка кістки і новий хрящ над ним. Проте описані репаративні процеси не забезпечують утворення гладкої поверхні хряща. Нині є спеціальні методики відновлення пошкодженого суглобового хряща. Ця проблема має величезне медичне значення, привертає пильну увагу дослідників і активно висвітлюється в спеціальній літературі.

Еластична хрящова тканина

Цей вид хрящової тканини відрізняється великою еластичністю завдяки наявності численних еластичних волокон, які розгалужуються і пронизують міжклітинну речовину у всіх напрямках.

В організмі людини еластична хрящова тканина бере участь в утворенні вухної раковини, стінки зовнішнього слухового

каналу, евстахієвої труби, надгортанника, ріжкових і клиноподібних хрящів гортані.

Еластична хрящова тканина має схожу гістологічну будову з гіаліною. Хондроцити цих двох видів хрящової тканини морфологічно не відрізняються. Вони розташовані в лакунах поодинокі або ізогенними групами. Зовні еластичний хрящ покритий охрястям. Еластичні волокна периферійних ділянок хряща утворюють пухку мережу і проникають в охрястя. У глибших шарах фібрили еластину настільки щільно упаковані, що аморфний матрикс не видно.

Особливістю міжклітинної речовини еластичної хрящової тканини є знижений вміст ліпідів, глікогену і хондротинсульфату. Крім цього, еластичний хрящ не вапнується і менше схильний до вікових дегенеративних змін.

Волокниста хрящова тканина

Хрящова тканина цього типу в організмі людини розміщена в міжхребетних дисках, лобковому симфізі, меніску колінного суглоба, з'єднанні між ключицею та грудиною, з'єднанні між скроневою і нижньощелепною кістками, місцях переходу зв'язок і сухожилля у кістку або гіаліновий хрящ. Волокнистий хрящ зазнає значних механічних навантажень при стисненні або розтягуванні.

У організмі волокниста хрящова тканина часто має прикордонне положення між сухожиллям і гіаліновим хрящем, поєднуючи в своїй будові ознаки обох структур. Міжклітинна речовина волокнистої хрящової тканини містить велику кількість паралельно укладених колагенових волокон, які з одного боку поступово розпушуються і переходять у гіалінову хрящову тканину. Хондроцити затиснуті між паралельними пучками колагенової волокнини і укладені в ланцюжки (ізогенні групи). З протилежного боку волокнистий хрящ стає дедалі більше схожим на сухожилля. Хрящові клітини без певної межі переходять у сухожилльні клітини щільної оформленої сполучної тканини. Волокнистий хрящ не має охрястя. Він більше, ніж інші види хряща, схильний до вікових змін.

Кісткові тканини

Кісткова тканина складається з клітин, колагенових волокон і твердого, кальцинованого матриксу. Порівняно з хрящовою тканиною, в кістці є невелика кількість води. Мінералізація матриксу робить кісткову тканину ідеально зручним матеріалом для побудови скелета. З усіх видів тканин внутрішнього середовища кістка має найбільш виражену механічну функцію. Кістки виконують роль опори і важеля для прикріплених до них скелетних м'язів. Кістки захищають і підтримують життєво важливі органи черепної і грудної порожнин. Вони містять мобільний резерв кальцію (до 99 % всього кальцію в організмі). Кальцій може бути витягнутий з кісткової тканини або, навпаки, депонуватися в ній в процесі регуляції його концентрації в крові і тканинній рідині. Попри на високий ступінь мінералізації, кісткова тканина постійно оновлюється й адаптується до мінливих умов зовнішнього та внутрішнього середовища організму.

Функціональний стан кісткової тканини залежить від віку, живлення, м'язової активності, нервової й ендокринної регуляції. Існує два основні типи кісткової тканини:

1) грубоволокниста (ретикулофіброзна) – первинна або незріла, кісткова тканина, характеризується нерегулярним розташуванням колагенових волокон у матриксі. У дорослої людини вона зберігається тільки в швах черепа і ділянках прикріплення деяких сухожилів до кісток.

2) пластинчаста – вторинна, або зріла, кісткова тканина, в ході нормального розвитку і при регенерації кістки заміщує грубоволокнисту. У дорослої людини утворює майже весь кістковий скелет. Тканини цих двох типів розрізняються мікроскопічною будовою.

Кістковий матрикс становить приблизно половину сухої ваги кістки і містить неорганічні речовини (50 %), органічні речовини (25 %) і воду (25 %). Серед неорганічних речовин переважають сполуки двох хімічних елементів – кальцію і фосфору. Основний неорганічний компонент матриксу кістки – гідроксиапатит $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$. Його подовженої форми кристали (40x1,5x3 нм) за допомогою білка остеонектина прикріплюються до молекул колагену поздовж через кожні 60–70 нм. Крім того, кістковий матрикс містить цитрати і карбонати. Іони і молекули води

утворюють гідратовану оболонку навколо кожного кристала гідроксиапатиту. Можливо, це полегшує обмін іонами кальцію між кристалами та рідинами внутрішнього середовища організму.

У кістці виявлено до 30 хімічних елементів, зокрема мідь, фтор, магній, калій, натрій, марганець, цинк, барій, стронцій тощо. Усі вони відіграють важливу роль у життєдіяльності організму.

Органічний компонент кісткового матриксу утворений колагеном I і IV типів (до 90 % усіх органічних речовин), неколагеновими білками (остеонектин, остеокальцин, остеопонтин), протеогліканами та глікозаміногліканами.

У період закладання первинної кістки волокна колагену розміщені безладно, але в зрілій пластинчастій кістці вони орієнтовані паралельно. Протеоглікани в кістковому матриксі утворюють коротшу серцевину, ніж у хрящі, їхні бічні ланцюги також коротші. До складу глікозамінгліканів входить велика кількість хондроїтинсульфату і кератансульфату. Специфічні неколагенові білки кісткової тканини, такі як остеокальцин і остеопонтин, забезпечують зв'язування кісткових клітин із компонентами матриксу.

У кістці постійно функціонують дві клітинні лінії: 1) клітини остеогенної (від грецьк. *osteon* – кістка) диференціації, які утворюють кістку, і 2) клітини гематогенної диференціації, котрі руйнують речовину кістки. Завдяки їхній спільній діяльності в живому організмі постійно відбувається процес перебудови кістки.

Остеогенний ряд клітинної диференціації містить: остеогенні клітини => остеобласти => остецити (рис.18).

Остеогенні клітини в ембріогенезі утворюються з мезенхіми і зберігаються як камбіальний резерв в оболонках кістки (періості і ендості) та в навколосудинній сполучній тканині усередині зрілої кістки.

Остеогенні клітини – це інертні попередники, які активуються, діляться і диференціюються в остеобласти в період розвитку, росту і перебудови кістки. Під час регенерації пошкодженої кістки остеогенні клітини теж активуються і перетворюються або на остеобласти, або на хондробласти. У виборі шляху їх розвитку визначальну роль відіграє кисень. При високому pO_2 в позаклітинному середовищі остеогенні клітини диференціюються в остеобласти, а при низькому pO_2 – в

хондробласти. Морфологічно остеогенні клітини не ідентифікуються.

Остеобласти – продуктивна стадія кісткової диференціації, під час якої клітини утворюють кісткову тканину. Вони активно синтезують і секретують всі компоненти кісткового матрикса: колаген I типу, глікопротеїни, глікозаміноглікани і мінорні білки. На початку цієї фази розвитку остеобласти зберігають здатність до проліферації. Молоді остеобласти мають кубічну форму, округле крупне ядро з одним або кількома ядерцями і значною кількістю еухроматину. Цитоплазма остеобластів складається зі звичайного набору органел, характерних для клітин, які активно синтезують білки: добре розвиненої, об'ємної гЕПС, вільних рибосом, численних мітохондрій, апарата Гольджі і безлічі асоційованих з ним дрібних міхурців. Мембранні везикули містять аморфний матеріал.

Під час формування первинної кістки остеобласти шикуються на поверхні кісткового закладання, але не утворюють типовий епітеліоподібний пласт. Вони розташовуються на деякій відстані один від одного і випинають тонкі бічні відростки. Кінці таких відростків сусідніх клітин зустрічаються і з'єднуються один з одним за допомогою щільних контактів. Ядра остеобластів розміщені ексцентрично на дальшому, від кістки, округлому кінці клітин. Остеобласти активно секретують органічні компоненти нового кісткового матриксу. Ділянка секреції не обмежується тільки базальним полем клітин. Деякі остеобласти починають виділяти продукти через всю клітинну поверхню. Вони поступово оточують себе своїми ж секретами й опиняються в лакунах, стінки яких побудовані новоутвореним матриксом, що ще не містить мінеральних солей – остеїдом. Остеїд у міру дозрівання і занурення всередину кістки поступово мінералізується.

У зрілій кістці остеобласти є тільки у внутрішньому шарі окістя і в місцях регенерації травмованої кісткової тканини. Вони мають поверхневі рецептори до деяких гормонів, вітамінів і цитокінів, які впливають на їхню активність. Остеобласти втрачають здатність до поділу ще на початку цієї стадії розвитку. Зрілі остеобласти помітно знижують свою синтетичну активність. Вони змінюють форму, стають плоскими, розплющеними і трансформуються на остеоцити.

Остеоцити – це кінцева стадія остеогенного диферону. Синтез білків в остеоцитах незначний, тож у цитоплазмі органели розвинені слабо. Ядро компактне, овальне, з вищим вмістом гетерохроматину, ніж у остеобластах. Основна функція остеоцитів полягає в збереженні і підтримці матриксу, а не в синтезі його компонентів.

Остеоцити розташовані в лакунах усередині кальцинованого матриксу. Їхнє тіло досить розплющене. Від нього радіально відходять численні відростки, за допомогою яких сусідні клітини з'єднані одна з одною. Контури лакуни відповідають формі клітин. Відростки остеоцитів також оточені матриксом і лежать усередині тонких каналців, які зв'язують сусідні лакуни. Усередині каналців відростки сусідніх клітин, з'єднуючись, утворюють щільні контакти. Отже, на відміну від хондроцитів, остеоцити не ізольовані, а навпаки, взаємодіють один з одним. Міжклітинні комунікації забезпечують потоки іонів і малих молекул від клітини до клітини, дифузію поживних речовин через кальцинований матрикс. Обмін метаболітами між клітинами і кров'ю здійснюється через тканинну рідину, яка заповнює тісний простір між клітинами й стінками лакун і каналців. Крім того, в лакунарній порожнині між стінкою лакуни і плазматичною мембраною остеоцита розташований тонкий шар немінералізованого матриксу. Сукупність лакун і каналців утворює систему порожнин, з'єднаних собою. Усередині неї циркулює тканинна рідина. Лакунарно-каналцева рідина за своїм складом відрізняється від плазми крові і позаклітинної рідини

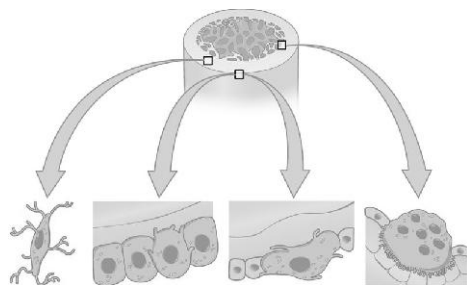


Рис.18. Клітини кістки (остеобласт, остеоцит, остеогенна клітина, остеокласт)

інших тканин. Концентрація Ca^{2+} і PO_4^{3-} в ній перевищує критичний рівень спонтанного осаджування солей. Проте осадження не спостерігається завдяки наявності інгібіторів, які контролюють процес мінералізації. Інгібітори осадження, як і всі інші білки матриксу, синтезують і секретують остеобласти й

остеоцити.

На початку свого життєвого циклу молоді остеоцити зберігають здатність синтезувати і секретувати компоненти матриксу. Надалі їхня ультраструктура змінюється, зменшується кількість органел. На наступному етапі зрілі остеоцити знижують свою активність. У їхній цитоплазмі ЕПС обмежена кількома ізольованими цистернами. Проте лізосом накопичується значна кількість. Завершивши свій життєвий цикл, кісткові клітини гинуть. При цьому в навколишнє середовище потрапляють лізосомальні ферменти, під дією яких відбувається часткове руйнування кісткової речовини. Розміри спустошених лакун збільшуються. Отже остеоцити виконують такі функції, як:

1) підтримка функціонального стану органічного матриксу, це остеогенні клітини починають здійснювати на стадії остеобластів і продовжують на стадії остеоцитів;

2) підтримка та стабілізація мінерального складу кісткового матриксу через секрецію спеціальних ферментів у лакунарно-каналцеву рідину;

3) остеоцити відіграють певну роль в підтримці цілісності кісткової структури, оскільки кістка без остеоцитів резорбується остеокластами.

Остеокласти (від грецьк. *osteon* і *klaster* – той, хто руйнує) – гігантські багатоядерні кісткові макрофаги, які утворюються внаслідок злиття моноцитів. Вони містять від двох до півсотні ядер і досягають 90 мкм діаметром. Ці клітини забезпечують резорбцію кісткової тканини, необхідну для процесів перебудови і новоутворення кістки.

Остеокласти розміщені на поверхні кістки в невеликих заглибленнях – лакунах Хоушипа (ніші резорбції). Остеокласти секретують на поверхню кістки ферменти, що викликають резорбцію кісткової речовини. Остеокласти – поляризовані клітини, в їхній цитоплазмі виділяються чотири нерізно розмежовані зони (рис.19).

До ніші резорбції прилягає спеціалізована зона остеокласта, яка називається гофрованою облямівкою. Це глибоке впинання плазматичної мембрани, яке розрізає край цитоплазми на величезну кількість тонких складок.

Складки гофрованої облямівки щільно межують одна з одною, а їхні кінчики проникають безпосередньо до поверхні руйнованої кістки і іноді заглиблені в неї. Вузькі простори між ними та поверхнею резорбуючої кістки наповнені розчинами ферментів, які виділяють в лакуну остеокласти. Складки мають різноманітну форму, переважно листоподібну або булавоподібну.

Кінематографічне вивчення живих остеокластів показало, що поверхня гофрованої облямівки дуже рухома, відростки постійно змінюють свою довжину. Вони то подовжуються, то втягуються.

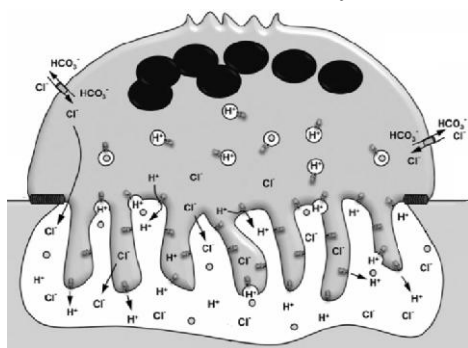


Рис. 19. Полярність остеокластів

Гофрована облямівка остеокластів відрізняється будовою та поверхневою спеціалізацією від стабільної і впорядкованої щіткоподібної облямівки деяких епітеліїв. Гофрована облямівка повністю заглиблена в лакуну Хоушипа.

Прилегла до гофрованої облямівки зона цитоплази остеокласта, яка майже не має жодних органел, окрім

цитоскелетних, називається світлою зоною.

По її краю гладка плазмолема остеокласта щільно прилягає до належної кістки і утворює кільце, котре замикає лакуну Хоушипа. Кортикальний шар цитоплази у цьому місці має багато актинових мікрофіламентів, які беруть участь в утворенні контактів між остеокластом і належною кісткою. Для назви цієї спеціалізованої конструкції іноді використовується термін «зона запечатування», яка позначає її функції – герметизацію ніші резорбції й обмеження ділянки дії ферментів.

Ще одна частина цитоплази остеокласта – зона везикули. Тут містяться численні дрібні мембранні везикули і крупніші вакуолі, які потрапляють в цю частину клітини з наступної, базальної ділянки, накопичуються і переміщуються у напрямку до лакуни Хоушипа для подальшого екзоцитозу.

Базальна зона – протилежна робочій поверхні частина остеокласта. У ній розташовані ядра, пара центріолей і численні

органели, які складають білоксинтезуючий і секреторний апарати клітини, а саме: значна кількість рибосом і полірибосом, кілька профілів гЕПС, добре розвинений апарат Гольджі, численні транспортні везикули, мітохондрії та лізосоми. Особливо багато в базальній зоні стосиків Гольджі. Синтезовані продукти накопичуються в цистернах апарата Гольджі, потім відбруньковуються у вигляді мембранних міхурців і переміщуються в ділянку везикули. Серед цих міхурців чітко виділяються два типи:

- секреторні бульбашки, призначені для виведення з них ферментів у нішу резорбції,
- лізосоми, які залишаються в клітині.

Отже, базальна частина відповідає за утворення цитоплазми та її компонентів для трьох інших ділянок остеокласта. Численні її мітохондрії генерують енергію, більшість якої використовується в синтетичних процесах, які протікають тут, а менша кількість – забезпечує енергетичні потреби інших зон. Остеокласти секретують протони в належну лауну, забезпечуючи кисле середовище, оптимальне для розчинення солей кальцію в кістковій тканині. Вони також продукують гідролітичні ферменти для розщеплення неколагенових органічних речовин матриксу, які зв'язують неорганічний матеріал. Ці процеси зумовлюють фрагментацію колагенового матриксу. Його остаточне руйнування забирає достатньо часу і здійснюється в криптах гофрованої облямівки за наявності ферменту колагенази, який також секретують остеокласти.

Тривалий час остеокласти вважалися єдиними агентами кісткової резорбції. Вони ефективні, тільки якщо щільно межують із мінералізованим матриксом. Під час формування та перебудови кістки кальцинований матрикс вкритий тонким шаром остеоїда (немінералізованого матриксу). Помічено, що цей шар руйнується під дією ферментів, які секретують остеобласти. Мінералізований матрикс оголюється і стає доступним для резорбції остеокластами. Остеокласти чутливі до дії гормону парацитоподібних залоз – паратиреоїдного гормону, який збільшує кількість остеокластів і стимулює їх активність, тим самим посилюючи резорбцію кістки. Гормон щитоподібної залози кальцитонін, навпаки, уповільнює

резорбцію кісткової тканини. Експериментально доведено, що він зменшує протяжність гофрованої облямівки остеокластів.

Організація пластинчастої кістки

Компактна кістка складається, в основному, зі щільно упакованих циліндрових субодиниць – гаверсових систем, або остеонів. Кожен остеон є 4–15 концентричними пластинками мінералізованого матриксу, які оточують центральний канал, усередині якого розташовані дрібні кровоносні судини, що живлять клітини остеона. Кісткові пластинки є шарами кісткової тканини, обмежені з обох боків рядами остеоцитів. Товщу пластинки пронизують каналці з відростками кісткових клітин.

Розрізняють концентричні та периферичні кісткові пластинки. Концентричні кісткові пластинки утворюють остеони, оточуючи їх центральні канали. Усередині кожної такої пластинки пучки колагенових волокон спрямовані по спіралі уздовж довжини остеона і зорієнтовані паралельно один до одного. Нахил спіралі в подальших пластинках змінюється. Периферичні кісткові пластинки оточують речовину кістки зовні, утворюючи кілька безперервних паралельних шарів безпосередньо під periosteum (зовнішні периферичні пластинки), або розташовуються з боку кістковомозкової порожнини між ендостом і щільно упакованими остеонами компактної кістки (внутрішні паралельні пластинки). Периферичні кісткові пластинки часто називають загальними, або генеральними. Вони утворюються за рахунок діяльності остеобластів окістя або ендоста.

Центральний канал остеона заповнений пухкою сполучною тканиною, яка супроводжує дрібні кровоносні судини і нерви. Тут локалізовані остеогенні клітини, які разом із судиною, яка росте, мігрують у зону формування нових остеонів, де діляться, диференціюються в остеобласти і формують концентричні пластинки. Центральні канали остеонів сполучаються один з одним, а також із судинами, нервами окістя і з кістковомозковою порожниною всередині кістки через систему тонких косих каналців, які перетинають кола пластинок і називаються перфораційними, або каналцями Волькмана. Вони не оточені концентричними пластинами.

На поперечних зрізах компактної кістки між гаверсовими системами можна спостерігати невеликі трикутні купки паралельних пластинок, які називаються вставними кістковими пластинками. Це залишки раніше наявних гаверсових систем, зруйнованих остеокластами під час безперервної перебудови кістки.

Тобто, на поперечному зрізі компактна пластинчаста кістка є мозаїчною структурою, складеною зі щільно упакованих остеонів і вставних кісткових пластинок, які з двох боків оточені кількома рядами паралельних пластинок і покриті зовні периостом, а зсередини – ендостом. Між собою остеони та вставні пластинки сполучені за допомогою тонких прошарків цементуючої речовини. Окістя міцно прикріплене до належної кісткової тканини за допомогою пучків колагенових волокон (шарпеевських волокон), які проникають через зовнішні паралельні пластинки і на невелику відстань заглиблюються в кістку.

У побудові скелета дорослої людини бере участь також губчаста кісткова речовина, яка формує внутрішню частину епіфізів трубчастих кісток і внутрішню частину плоских кісток.

Губчаста кісткова речовина складається з тонких кісткових пластин, які переплітаються. Між ними залишається значна кількість порожнин, заповнених червоним кістковим мозком. Пластини губчастої речовини зорієнтовані у напрямі найбільших навантажень і становлять його міцний внутрішній каркас.

Грубоволокниста (незріла) кісткова тканина трапляється переважно у зародків. Майже вся незріла кістка в процесі ембріогенезу заміщається зрілою, пластинчастою кістковою тканиною. У дорослих людей невеликі ділянки грубоволокнистої кістки зберігаються поблизу черепних швів, в зубних альвеолах, кістковому лабіринті внутрішнього вуха і в місцях прикріплення сухожиль і зв'язок. Проте у всіх цих місцях грубоволокниста тканина чергується зі зрілою кістковою тканиною. Крім того, незріла кістка утворюється постнатально у кісткових пухлинах і під час загоєння переломів, з подальшим заміщенням компактною кісткою. Головними особливостями гістологічної будови грубоволокнистої кісткової тканини є хаотичне розташування товстих пучків колагенових волокон і низький зміст мінеральних солей у матриксі. Крім того, матрикс незрілої кістки містить

більшу кількість глікопротеїнів і протеогліканів, ніж зріла кістка. Численні остецити лежать в овальних лакунах, сполучених один з одним каналцями. Поверхня грубоволокнистої кістки також покрита окістям.

Розвиток кісткової тканини (остеогенез)

Для позначення цього процесу використовується й інший термін – окостеніння (осифікація), оскільки кісткова тканина утворюється на місці іншої тканини, заміщуючи попередню.

Остеогенез в організмі відбувається в двох ділянках:

1) на місці ембріональної мезенхіми (інтрамембранне окостеніння);

2) на місці хрящового зачатка (ендохондральне окостеніння).

В обох випадках спочатку закладається первинна губчаста кісткова тканина, яка згодом заміщується компактною кісткою.

Ендохондральний остеогенез відбувається в хрящовому зачатку майбутньої довгої трубчастої кістки (хрящовій моделі). У такий спосіб, наприклад, формуються плечові та стегнові кістки. Спочатку з'являється центр ендохондрального окостеніння. Локально збільшуються хондроцити, розташовані в центрі хрящової моделі. У міру збільшення їх лакун матрикс значною мірою редукується і зменшується до тонких прошарків. Через деякий час гіпертрофовані хондроцити гинуть, а усередині залишків зредукованих пластинок хрящового матриксу відкладаються кристали фосфатів кальцію. Іншими словами, хрящ кальцинується. Водночас з описаними усередині хряща змінами остеогенні клітини в перихондрії активуються, починають проліферувати і утворюють тонкий остеогенний шар, який оточує центральну частину хрящової моделі, так звану periosteal манжету. Кровоносні капіляри охрястя ростуть і опановують простір, який займали загиблі хондроцити. Остеогенні клітини, супутні кровоносним судинам, диференціюються в остеобласти. Остеобласти збираються на поверхні решток кальцинованого хряща і починають відкладати поверх нього органічний матрикс. В результаті утворюються первинні кісткові балки, які містять хрящові серцевини, зовні одягнені кісткою.

Ця стадія розвитку скелета, зазвичай, розгортається на третьому місяці ембріогенезу. Діафіз довгої кістки, яка росте, має

внутрішній регіон ендохондрального окостеніння, який складається з крихкої мережі кісткових балок і оточений зоною періостального окостеніння. Внаслідок періостального окостеніння утворюються зовнішні паралельні пластинки. Строго кажучи, термін «первинний центр окостеніння» стосується цих обох регіонів осифікації діафіза.

На відміну від первинних, вторинні центри окостеніння виникають дещо пізніше в епіфізах. Їх поява пов'язана із ростом періостальної манжети. Остеокласти кістки резорбують кальцинований хрящ і звільняють шляхи, за якими кровоносні судини й асоційовані з ними остеогенні клітини проникають у епіфізи й утворюють вторинні центри окостеніння. Подальший процес осифікації відбувається аналогічно.

Інтрамембранна осифікація відбувається на місці мезенхіми і призводить до утворення плоских кісток черепа. Мезенхімні клітини локально збільшуються розмірами, концентруються біля кровоносних капілярів і утворюють вогнище первинних остеогенних клітин – первинний центр окостеніння. Ці клітини надалі диференціюються в остеобласти і починають виробляти органічний матрикс. Вони оточують себе колагеновими волокнами, протеогліканами і глікопротеїнами. Так формується органічна матриця кістки. Частина клітин виявляється усередині матриксу. Вони зберігають зв'язки одна з одною за допомогою своїх відростків. Утворюється лакунарно-каналцева система. Кісткові клітини, замуrowані в лакуни, перетворюються на остецити. Остеогенні клітини, які діляться, з навколишньої мезенхіми постійно поповнюють популяцію поверхневих остеобластів, які забезпечують аппозиційний ріст кістки. Через деякий час починається кальцинування органічного матриксу. Процес інтрамембранного остеогенезу охоплює значну ділянку мезенхіми. Численні первинні кісткові балки зорієнтовані в різних напрямках. Простори між ними заповнені пухкою волокнистою сполучною тканиною з кровоносними судинами. Інтрамембранний остеогенез завершується утворенням окістя по периферії кісткового зачатка.

Іноді в організмі відбувається ектопічна осифікація (від грецьк. *ektoros* – зміщений). При хронічних патологічних процесах кістка утворюється в якому-небудь незвичайному місці,

переважно у м'яких тканинах. У людини ектопічні кістки утворюються зрідка. Цей процес може відбуватися в стінках кровоносних судин при атеросклерозі, старих операційних рубцях, у нирках при деяких хронічних захворюваннях. Проте відомий один приклад нормальної ектопічної осифікації – утворення так званого мозкового піску в епіфізі. Це невеликі (0,4–5 мм) шаруваті структури, які складаються з кристалів фосфатів і карбонатів кальцію, заглиблених в органічний матрикс. Мозковий пісок утворюється у дорослих людей, його кількість збільшується з віком.

Лабораторна робота №4 Тема: *Скелетні сполучні тканини*

Мета: вивчення мікроструктури скелетних тканин і встановлення взаємозв'язку між їх мікроскопічною будовою та виконуваними функціями; характеристика інтрамембранного й ендохондрального остеогенезу

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Гіаліновий хрящ ребра кролика», 2. «Еластичний хрящ вушиної раковини свині», 3. «Волокнистий хрящ. Міжхребцевий диск теляти», 4. «Кісткові клітини зябрової кришки оселедця», 5. «Гомілквова кістка у поперечному зрізі», 6. «Гомілквова кістка у поздовжньому зрізі», 7. «Розвиток кістки на місці хряща. Трубочаста кістка зародка свині».

Розглядаючи мікропрепарат 1 за малого збільшення мікроскопа, знайти три зони хряща: охрястя, зону молодого хряща та зону зрілого хряща. Перевести мікропрепарат на велике збільшення мікроскопа та детальніше розглянути кожну з них. Периферійна зона охрястя – волокнистий шар – містить колагенові волокна та кровоносні судини. Глибше розміщений хондрогенний шар, в якому можна побачити клітини охрястя – хондробласти. Нижче – зона молодого хряща, в якій видно хрящові клітини веретеноподібної форми – молоді хондроцити. В зоні зрілого хряща, яка заповнює центральний шар гістологічного зрізу, хондроцити округлюються і розташовуються по 2–4 (зрідка 8) клітин у лакунах – ізогенними групами. Міжклітинна речовина навколо ізогенних груп – територіальний матрикс – є більш

базофільною (забарвлюється в фіолетовий колір). Міжклітинна речовина між окремими ізогенними групами клітин – інтертериторіальний матрикс – більш оксифільна (блідо-фіолетового кольору). Звернути увагу на те, що в зонах молодого та зрілого хрящів непомітні волокнисті структури (видно їх лише в зоні надхряща). Це пов'язано з тим, що колагенові волокна цих зон мають такий же коефіцієнт заломлення світла, що і аморфний матрикс, який їх склеює.

За малого збільшення мікроскопа для мікропрепарату 2 переконатися, що загальний план будови еластичного хряща такий же, як і гіалінового. Перевести мікроскоп на велике збільшення та детально розглянути всі три зони хряща. Звернути увагу на те, що хондроцити в ізогенних групах розміщуються стовпчиками. Територіальний матрикс не виражений. У міжклітинній речовині помітні еластинові волокна червоно-коричневого кольору.

При вивченні мікропрепарату 3 звернути увагу, що волокнистий хрящ являє собою перехід від колагенової сполучної тканини до типового гіалінового хряща й поєднує структурні ознаки їх обох. За малого збільшення мікроскопа видно, що на препараті наявні ділянки як гіалінового, так і волокнистого хряща. Перевести зображення на велике збільшення. В міжклітинній речовині хряща помітні товсті пучки колагенових волокон (блідо-рожевого кольору), між пучками волокон поздовжніми рядами розміщуються клітини. В глибоких шарах трапляються ізогенні групи хондроцитів, оточені територіальним матриксом, не видно волокон. У цій ділянці будова хряща схожа на гіаліновий. У поверхневому шарі волокнистий хрящ змінюється: з'являється більше колагенових волокон, вони затискають клітини і хрящ наближається за будовою до оформленої сполучної тканини.

За малого збільшення мікропрепарату 4 знайти ділянку із добре помітними кістковими клітинами. Розглянути та замалювати препарат за великого збільшення. Кісткові клітини мають веретеноподібну, частіше зірчасту форму з численними відростками, які анастомозують між собою.

За малого збільшення мікропрепарату 5 знайти окістя жовтого чи коричневато-жовтого кольору. Під окістям, паралельно до нього, розміщені зовнішні загальні кісткові пластинки. Нижче розташована система концентричних пластинок – остеонів. У

центрі кожного з них пролягає центральний канал, в якому розміщуються кровonosні судини та нерви. Остеони відмежовані спайною лінією. Між окремими остеонами розміщені вставні пластинки. З внутрішнього боку кістки є внутрішні загальні пластинки. Перевести мікроскоп на велике збільшення та розглянути будову окремого остеона. В кожній кістковій пластинці можна побачити кісткові клітини – остецити, численні відростки яких пролягають у кісткових каналцях, перпендикулярно до напрямку пластинки.

За малого збільшення мікропрепарату 6 вибрати ділянку зрізу із поздовжньоозрізаними гаверсовими каналами. Системи гаверсових пластинок тут виділяються менш виразно, ніж на поперечному зрізі кістки. Знайти добре помітні перфораційні канали, які з'єднують гаверсові канали в анастомозуючу систему. Знайти кісткові порожнини (а відповідно, і кісткові клітини).

За малого збільшення мікропрепарату 7 розглянути на препараті хрящовий зачаток кістки у напрямку від епіфіза до діафіза. Звернути увагу на зони хряща: крайня частина епіфіза – *зона незміненого хряща*, що має звичайну будову, притаманну для гіалінового хряща і охоплює більшу частину епіфіза; *зона хрящових колонок* (зона проліферації) – хрящові клітини розміщуються у вигляді колонок або стовпчиків; *зона вакуолізованих хрящових клітин*, де вони мають вигляд прозорих міхурців; *зона резорбції хряща*, яка межує з діафізом (зwapнований хрящ руйнується і заміщується кістковою тканиною). Відмітити зwapновані ділянки хряща, які виділяються у вигляді базофільних прошарків, забарвлених на препараті в темно-фіолетовий колір.

Контрольні запитання та завдання

1. Вкажіть органи, які містять хрящову тканину.
2. Які три типи хрящових тканин Вам відомі?
3. Які клітини складають диферон хрящової тканини?
4. Проаналізуйте особливості гіалінової, волокнистої, еластичної хрящової тканин.
5. Які вікові дегенеративні зміни виявляють у хрящовій тканині?
6. Які компоненти утворюють матрикс кісткової тканини?
7. Які дві тканинні лінії постійно функціонують у кістці?

8. Проаналізуйте структурно-функціональні особливості остеобластів.
9. Які властивості остеокластів дають їм змогу здійснювати резорбцію кістки?
10. За якими ознаками на препаратах можна розрізнити гіаліновий та еластичний хрящі?
11. На гістологічному препараті хрящової тканини видно численні грубі пучки колагенових волокон. До якого виду належить дана хрящова тканина?
12. Інформаційну РНК, виділену з хондробластів, ввели в овоцити жаби. Який новий білок може тепер синтезуватися в овоцитах?
13. У експерименті хрящова тканина підлягає дії колагеназ. Як зміниться міцність хряща?
14. На мікропрепараті представлена одна з опорних тканин, у якій немає мікросудин. Що це за тканина?
15. У кістковій тканині виявлені клітини з численними лізосомами. Як називаються ці клітини?
16. Відомо, що аскорбінова кислота необхідна для функції остеобластів. Як зміняться властивості кісткової тканини за недостатнього її надходження в організм?
17. Щури протягом місяця перебували в умовах космічного польоту. Як зміниться вміст солей кальцію в кістковій тканині?
18. Щури протягом місяця підлягали фізичному навантаженню (біг у спеціальному апараті). Як зміниться міцність кісткової тканини кінцівок?

М'ЯЗОВА ТКАНИНА

Загальна характеристика м'язових тканин

Характерні властивості тканин – збудливість, провідність і скоротливість. У всіх скоротливих елементах м'язових тканин функціонує актиноміозиновий хемомеханічний комплекс.

Морфофункціональні особливості м'язових тканин:

- структурним елементам (клітинам, волокнам) притаманна видовжена форма;

- в елементах м'язових тканин скоротливі структури розміщуються повздовж;
- зі скоротливими структурами пов'язані елементи цитоскелета та плазмолеми, які виконують опорну функцію;
- внаслідок значних потреб енергії та Ca^{2+} в елементах м'язових тканин містяться велика кількість мітохондрій, трофічні включення, міоглобін, добре розвинені структури, які нагромаджують і виділяють Ca^{2+} ;
- для синхронного скорочення іннервація здійснюється з одного джерела або наявні чисельні щілинні контакти.

Класифікація м'язових тканин

Для класифікації м'язових тканин використовують два підходи – морфофункціональний і гістогенетичний.

Морфофункціональна класифікація поділяє тканини на:

- *посмуговану м'язову тканину*, яка містить діагонально посмуговану, характерну для шкірно-м'язового мішка деяких безхребетних, та поперечносмугасту, котра також поділяється на скелетну та серцеву;
- *гладку м'язову тканину*.

Гістогенетична класифікація розрізняє:

- м'язову тканину соматичного типу, яка розвивається з міотомів сомітів;
- м'язову тканину целомічного типу, яка розвивається з міоепікардіальної пластинки вісцерального листка спланхнотому;
- м'язову тканину мезенхімного типу.

Скелетна м'язова тканина

Поперечносмугаста (поперечнопосмугована) скелетна м'язова тканина є структурно-функціональною основою скелетних м'язів. Волокна скелетної м'язової тканини – міосимпласти – великих розмірів, мають форму циліндра із загостреними кінцями. Залежно від місця локалізації вони досягають завдовжки 40–50 мм при діаметрі від 40 до 100 мкм. Їх численні ядра витіснені на периферію, а центральну частину заповнюють міофібрили, які утворюють скоротливий апарат, інші компоненти цитоплазми.

Ембріональне джерело поперечносмугастої м'язової тканини – міотомі. З цих ембріональних структур міогенні клітини

мігрують у місця закладання майбутніх м'язів, диференціюються в міобласти, з ними відбувається низка мітотичних поділів. На цій стадії свого розвитку вони називаються мітотичними міобластами, або G1-міобластами. Завершивши останній мітоз, вони перетворюються на так звані постмітотичні, або Go-міобласти, та починають синтезувати скоротливі білки. Go-міобласти шикуються в ланцюжок і зливаються, утворюючи симпласти – м'язові трубочки. Їх ядра займають характерне центральне положення. У м'язових трубочках відбувається завершальний етап міогенної диференціації. У міру розвитку цитоплазми органел і збирання міофібрил (скоротливих елементів м'язової клітини), які поступово заповнюють внутрішню частину симпласта, ядра мігрують на периферію і розташовуються безпосередньо під плазматичною мембраною. Міогенез завершується утворенням поперечносмугастих м'язових волокон, міосимпластів.

Плазматична мембрана скелетного м'язового волокна називається сарколемою. Зовні її оточує базальна мембрана, яка відокремлює м'язове волокно від ендомізію (сполучнотканинних прошарків). Між сарколемою і базальною пластинкою розміщуються клітини-сателіти, або міосателітоцити. Сарколема разом із закінченням аксона утворює спеціалізовані нервово-м'язові контакти – синапси. Під час проходження нервового імпульсу до закінчення аксона в синаптичну щілину вивільняється нейромедіатор ацетилхолін, який взаємодіє з рецепторами на постсинаптичній ділянці сарколеми. Відбувається деполяризація цієї ділянки сарколеми, виникає потенціал дії, який швидко розповсюджується по всій її поверхні.

Сарколема утворює велику кількість тонких трубчастих впинань усередину клітини, які називаються Т-трубочками і відіграють важливу роль в ініціації м'язового скорочення.

Цитоплазма скелетного м'язового волокна, саркоплазма, містить саркоплазматичний ретикулум, численні мітохондрії, скоротливий апарат – міофібрили і включення – гранули глікогену. У матриксі саркоплазми розчинений залізовмісний білок міоглобін, здатний депонувати кисень і віддавати його у міру використання в мітохондріях. Забарвлення м'язів залежить від кількості міоглобіну в них:

■ червоні м'язові волокна (повільні, тонічні, стійкі до стомлення, окислювальні, з невеликою силою скорочень) – тонші, містять більшу кількість міоглобіну, численні мітохондрії; здатні до триваліших безперервних навантажень; червоні волокна зараховують до волокон окислювального типу утворення АТФ, в них глюкоза окислюється повністю до утворення H_2O і CO_2 , вони інтенсивно кровопостачаються;

■ білі м'язові волокна (швидкі, тетанічні, швидко стомлюються, гліколітичні, з великою силою скорочень) – довші, більшого діаметру, характеризуються відносно низьким вмістом міоглобіну і мітохондрій, високим вмістом глікогену, більшою силою і швидкістю скорочень, швидкою стомлюваністю; білим волокнам властивий анаеробний тип метаболізму (розщеплювання глюкози до молочної кислоти).

У м'язах, зазвичай, наявні різні типи м'язових волокон. Тип м'яза визначають з урахуванням переважання в ньому певного типу волокон.

Саркоплазматичний ретикулум – аналог гладкого ЕПР інших клітин. Це складна система цистерн і каналів, зв'язаних між собою в єдину мережу. Навколо міофібрил саркоплазматичний ретикулум утворює структури типу манжет, які регулярно повторюються. Порожнини манжет сусідніх міофібрил сполучаються між собою. Цистерни саркоплазматичного ретикулума кожної манжети разом із Т-трубочками сарколеми утворюють тріади, в яких Т-трубочки розташовані посередині, а плоскі цистерни ретикулума – з боків.

Саркоплазматичний ретикулум депонує іони Ca^{2+} і контролює вміст Ca^{2+} у саркоплазмі. У складі його мембран – спеціалізовані білкові комплекси, які в стані спокою перекачують Ca^{2+} із цитозолу всередину порожнин ЕПР, і кальцієві канали, які відкриваються, коли хвиля деполяризації досягає Т-трубочок. При цьому Ca^{2+} виходить у цитозоль і запускається процес м'язового скорочення.

Мітохондрії численні, для м'язових скорочень необхідна величезна кількість АТФ. У поперечносмугастих м'язових волокнах гігантські розгалужені мітохондрії, з'єднуючись одна з одною спеціалізованими міжмітохондріальними контактами, утворюють тривимірну просторову мережу, яка пронизує весь

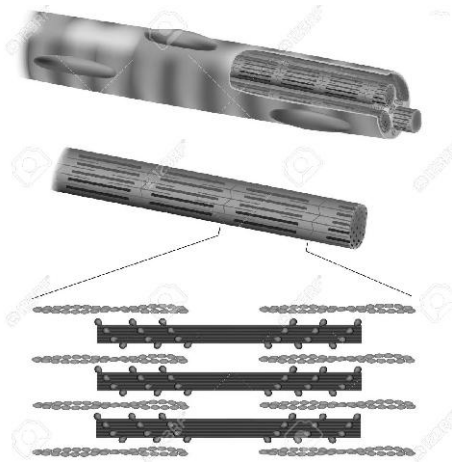


Рис. 20. Будова поперечносмугастих м'язових волокон

об'єм міосимпласта і називається мітохондріальним ретикулумом. У площині Z-смужок щільність розгалужень мітохондрій особливо велика.

Скоротливий апарат скелетних м'язових волокон – це пучки міофібрил – циліндрових ниток завтовшки 1–2 мкм, які йдуть від одного кінця клітини до іншого. Міофібрили мають характерну поперечно-смугасту покресленість, обумовлену регулярним

чергуванням темних (анізотропних) ділянок, або А-дисків, і світлих (ізотропних) ділянок, або І-дисків. Темні і світлі ділянки сусідніх міофібрил розташовуються одна під одною, забезпечуючи поперечну посмугованість всієї м'язової клітини. Центр І-диска перетинає темна смуга, названа Z-лінією, у її складі містяться білки α -актинін, десмін і віментин (рис.20).

Частина міофібрили, обмежена сусідніми Z-лініями, називається саркомером, це структурно-функціональна одиниця міофібрили. Кожен саркомер містить А-диск і дві половини І-дисків. Формулу саркомера можна записати як: $\frac{1}{2} I + A + \frac{1}{2} I$. Структура саркомера розшифрована в 1953 р. завдяки серії електронномікроскопічних досліджень, а в 1954 р. англійський біолог Х'ю Хакслі запропонував модель ковзних ниток, яка пояснила механізм м'язового скорочення.

Кожен саркомер складається з безлічі паралельних білкових ниток (філаментів) двох типів:

1) товсті філаменти (завдовжки близько 1,6 мкм і завтовшки 15 нм), котрі складаються з міозину, розміщені в центральній частині саркомера, вони переважають у темних А-дисках;

2) тонкі філаменти (завдовжки близько 1 мкм і завтовшки 8 нм), складені із актину, формують I-диск; вони одним кінцем прикріплені до Z-лінії, а інший їх кінець спрямований до середини саркомера і частково проникає між товстими міозиновими волокнами.

Вивчення поперечних зрізів м'яза показало, що А-диски містять тонкі і товсті філаменти, розташовані у вигляді регулярної гексагональної системи: кожен товстий філамент оточений шістьма тонкими, також розташованими регулярно.

Центральна частина А-диска (смуга Н) містить товсті філаменти. По центру Н-смуги пролягає темна М-лінія, її утворюють білки міомезин (М-білок), сполучаючи середні ділянки сусідніх товстих філаментів, і креатинфосфокіназа, яка сприяє швидкому відновленню АТФ при скороченні м'язів.

Кожен товстий філамент складається з 300–400 молекул міозину і мінорних білків, один з них С-білок.

Міозин скелетних м'язів – гексамер, який містить два важкі ланцюги і чотири легкі. Важкі ланцюги – це два довгі, спіральньо закручені поліпептидні ланцюги, які мають на кінцях глобулярні головки, кожна з яких пов'язана з двома легкими ланцюгами. Головки міозину за участю АТФ утворюють з філаментами актину здатний до скорочення актиноміозиновий комплекс. Кожен гексамер має дві шарнірні ділянки, які дають змогу молекулі змінювати свою конформацію. За участю С-білка молекули міозину збираються в товсті нитки «хвіст у хвіст». Причому фібрилярні хвости цих молекул утворюють стрижень товстого філамента, а головки міозину розташовуються спіральньо на його поверхні.

Основу тонких філаментів поперечно-смугастих м'язів становлять два спіральні закручені ланцюги F-актину (фібрилярного актину), кожен з яких складається з глобулярних субодиниць G-актину (глобулярного актину). Окрім актину, тонкі філаменти містять тропоміозин і тропонінові комплекси. Полярні молекули тропоміозину укладені одна за одною в жолобку між ланцюжками F-актину. Між молекулами тропоміозину на рівній відстані (40 нм) розташовуються комплекси з трьох субодиниць тропоніну:

1) тропонін-Т має ділянки зв'язування з тропоміозином,

- 2) тропонін-С – Ca^{2+} -зв'язувальний білок,
- 3) тропонін-І – перешкоджає взаємодії актину з міозином.

Комплекс тропонінів і молекула тропоміозину діють спільно як молекулярний замикальний пристрій, який блокує взаємодію актину та міозину під час розслаблення м'язового волокна. «Ключ» до цього пристрою – іони Ca^{2+} , які під час нервової стимуляції м'язового волокна виходять у цитоплазму з порожнин саркоплазматичного ретикулума.

Іони Ca^{2+} приєднуються до тропоніну-С і викликають конформаційні зміни тропоміозину, що зумовлює розблокування міозинозв'язувальних ділянок актину. Головки міозину приєднуються до цих ділянок і змінюють свою конформацію: головка міозину в шарнірній ділянці робить рух, подібний до руху весла. Внаслідок її вигину створюється тягуче зусилля, яке примушує тонкі філаменти ковзати уздовж товстих. Z-лінії зближуються; саркомери синхронно коротшають приблизно на 1/5 довжини – вкорочується все м'язове волокно.

У дорослому організмі збільшення та регенерація скелетної м'язової тканини відбуваються за рахунок популяції клітин-сателітів. Ці клітини розташовуються між сарколемою міосимпласта і базальною мембраною, яка оточує кожне м'язове волокно. Клітини-сателіти відособлюються на стадії G1-міобластів ембріонального міогенезу і впродовж всього життєвого циклу організму зберігають здатність до міогенної диференціації.

У постнатальному онтогенезі людини м'язові волокна пропорційно до росту скелета подовжуються, товщають, але їх кількість майже не збільшується. Потовщення поперечно-смугастих м'язових волокон відбувається за рахунок збільшення в них кількості міофібрил і інших органел. М'язові волокна можуть також подовжуватися внаслідок злиття з клітинами-сателітами. При пошкодженні поперечносмугастого м'яза клітини-сателіти активуються, мітотично діляться, зливаються і формують нові міосимпласти. Тобто повторюється послідовність подій ембріонального міогенезу.

Процеси регенерації в поперечносмугастих м'язах відбуваються поволі, тому значні дефекти скелетної м'язової тканини заміщуються сполучнотканинними рубцями. Нині у медичній практиці при остеомієліті, травмах і інших

захворюваннях використовується метод трансплантації м'язів. На місце пошкодженої м'язової тканини пересаджують шматочок найширшого м'яза спини разом із власними судинами і нервом.

У скелетних м'язах волокна оточені базальною мембраною (або базальною пластинкою), яка відокремлює клітини м'язів від сполучнотканинних оболонок – ендомізії. Ними до всіх частин м'яза проникають нерви, кровonosні і лімфатичні судини. Ці тонкі прошарки пухкої сполучної тканини (ендомізій) утворюють перегородки між усіма м'язовими волокнами. Групи м'язових волокон формують пучки, оточені перимізієм. Численні пучки м'язових волокон, оточені чохлам зі щільної сполучної тканини – епімізієм, утворюють м'яз. На кінцях м'яза її сполучнотканинні оболонки переходять у сухожилля. Сухожилля за допомогою колагенових волокон, названих шарпеевськими, прикріплюють м'яз до кістки або хряща.

Серцева м'язова тканина

Серцева м'язова тканина, як і скелетна, має поперечносмугасту прокресленість. Вона утворена кардіоміоцитами (серцевими міоцитами), основною функціональною властивістю яких є ритмічні скорочення, регульовані автономною нервовою системою, і чутливість до дії гормонів.

Ембріональне джерело кардіоміоцитів – клітини спланхноплеври, внутрішнього листка бічної пластинки мезодерми. Після серії мітотичних поділів кардіоміобласти припиняють поділ, починають синтезувати білки скоротливого апарата і диференціюються в кардіоміоцити. Всі кардіоміоцити в ранньому постнатальному онтогенезі втрачають здатність до повного мітотичного поділу. Водночас у кардіоміоцитах шлуночків протягом 8–12 років відбуваються процеси поліплоїдизації. Імовірно, внаслідок незавершеного мітозу деякі з цих клітин стають двоядерними.

За своєю будовою кардіоміоцити дорослого організму – це подовжені клітини з центрально розташованим ядром. Ці клітини шикуються в довгі ланцюжки і поєднані між собою кінець із кінцем за допомогою вставних дисків, які забезпечують міцність такого функціонального ланцюжка. Вставні диски добре помітні

під мікроскопом, це щільні зигзагоподібні структури, розташовані на межі двох сусідніх клітин.

Вони мають ступінчасту форму: складаються з поперечних і поздовжніх ділянок, які чергуються. Виступ частини вставного диска з боку однієї клітини щільно входить у заглиблення з боку сусідньої. У зоні вставних дисків зосереджені міжклітинні контакти трьох типів:

1) десмосоми розташовуються на поперечних ділянках вставних дисків і міцно скріплюють сусідні клітини. В утворенні десмосом беруть участь проміжні філаменти;

2) адгезивні контакти також розміщені на поперечних ділянках вставних дисків. Вони призначені для прикріплення актинових філаментів двох сусідніх саркомерів, розташованих у суміжних клітинах і виконують роль Z-ліній у цих саркомерах. Завдяки таким контактам міофібрили сусідніх кардіоміоцитів щільно з'єднані одна з одною і скорочуються як єдине ціле;

3) щілинні контакти розташовані на поздовжніх ділянках вставних дисків і забезпечують швидку передачу збудження по всьому функціональному ланцюжку кардіоміоцитів, а також синхронність скорочень такого ланцюжка, який називається серцевим м'язовим волокном. Щілинні контакти у даному разі виконують роль електричних синапсів.

Скоротливий апарат кардіоміоцитів становлять міофібрили зі саркомерів, за структурою і функціями аналогічні до міосимпластів скелетних м'язів. Проте внутрішня будова кардіоміоцитів, взаємозв'язки їх органел і скоротливого апарата мають чимало особливостей (рис.21):

- саркоплазматичний ретикулум у клітинах серцевого м'яза так само, як і в скелетних м'язових волокнах, депонує Ca^{2+} і контролює його вміст у цитоплазмі, але розвинений значно слабше. Він утворює нерегулярну систему вузьких трубчастих цистерн;

- кардіоміоцити пронизані численними і ширшими, ніж у скелетних м'язах, трубчастими впинаннями плазматичної мембрани (Т-трубочками), які проходять на рівні Z-ліній міофібрил і контактують тільки з однією цистерною саркоплазматичного ретикулума;

- у клітинах серцевого м'яза утворюються діади, а не тріади, як у скелетних м'язових волокнах;

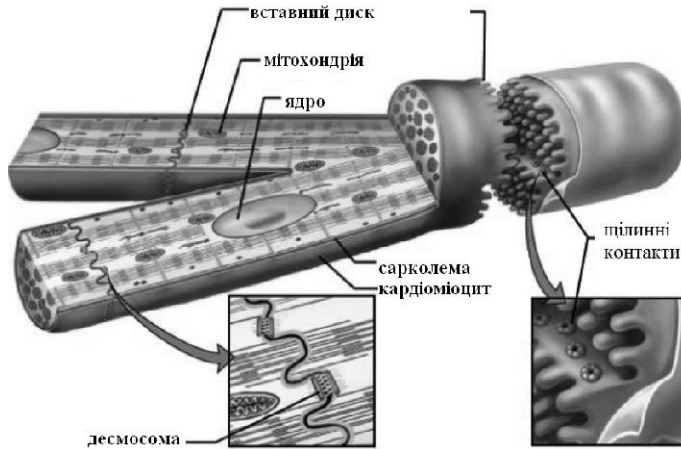


Рис. 21. Особливості організації кардіоміоцитів

- величезна кількість мітохондрій у кардіоміоцитах заповнюють до 35–40 % об'єму саркоплазми, що значно більше, ніж у скелетних м'язових волокнах. Розміщуються паралельними рядами між міофібрилами, утворюють скупчення навколо ядер і на рівні І-дисків. Численні дослідження мітохондрій кардіоміоцитів ссавців показали, що безліч овальних невеликих мітохондрій об'єднуються в одну гігантську тривимірну мережу за допомогою 7 міжмітохондріальних контактів. Така структура хондріому (сукупності всіх мітохондрій клітини) призначена для поєднання і координації їхніх функцій;

- саркоплазма містить численні гранули глікогену. Крім того, у саркоплазмі зустрічаються включення ліпідів і пігменту ліпофусцину, вміст яких збільшується у літніх людей;

- поверх сарколеми розташовується базальна мембрана. У кардіоміоцитів вона проникає всередину Т-трубочок.

Загалом кардіоміоцити – це гетерогенна популяція клітин, усередині якої за структурними та функціональними критеріями можна виділити кілька категорій. Розрізняють:

- робочі кардіоміоцити, які об'єднуючись один з одним міжклітинними контактами, шикуються в довгі ланцюжки, які називаються серцевими м'язовими волокнами. Складові їх клітини

скорочуються синхронно, тому такі структури іноді називають функціональним синцитієм;

- провідні кардіоміоцити; вони утворюють вузли і пучки провідної системи серця, генерують і швидко проводять електричні імпульси, завдяки чому забезпечують ритмічні та координовані скорочення відділів серця. Виділено кілька типів провідних кардіоміоцитів: Р-клітини, перехідні клітини, клітини Пуркінє і ін. Р-клітини – розташовуються в спеціальних ділянках міокарда, які служать головними джерелами електричних імпульсів і регулюють скорочення серцевого м'яза. Їх називають пейсмейкерами, або водіями ритму. Це сукупність спеціалізованих кардіоміоцитів, які утворюють тонкі волокна. Пухка сполучна тканина, яка оточує пейсмейкери, інтенсивно васкуляризована і містить велику кількість закінчень аксонів нейронів автономної нервової системи. Головна властивість водіїв ритму – спонтанна деполяризація сарколеми. Виникле збудження передається волокнами провідної системи серця до робочих кардіоміоцитів. Водіїв ритму в міокарді людини кілька, головний з них – синусно-передсердний вузол – генерує 60–90 імпульсів за хвилину. Інші пейсмейкерні ділянки генерують імпульси меншої частоти;

- перехідні клітини, котрі також утворюють довгі багатоклітинні волокна, головна роль яких – проведення збудження від пейсмейкерів до робочих кардіоміоцитів. У провідній системі серця виділяють пучок Гіса (проводить збудження від водіїв ритму до волокон Пуркінє), волокна Пуркінє (проводять збудження до робочих кардіоміоцитів) і додаткові провідні шляхи. Провідні кардіоміоцити волокон Пуркінє (клітини Пуркінє) – найбільші клітини міокарда. Вони значною мірою втратили здатність скорочуватися і спеціалізовані для швидкого проведення збудження. Ці клітини містять велику кількість мітохондрій, включень глікогену, але міофібрили в них розвинені слабо, сарколема не утворює Т-трубочок, немає вставних дисків. Між собою ці клітини з'єднуються за допомогою десмосом і численних щілинних контактів.

- секреторні (ендокринні) кардіоміоцити розміщені в міокарді передсердя. Для клітин характерні відростки, редукований скоротливий апарат, значно розвинений синтетичний апарат, комплекс Гольджі, з яким асоційовані секреторні гранули,

які містять гормон – передсердний натрійуретичний фактор (пептид) – ПНФ, або ПНП. Цей гормон посилює виведення натрію і води нирками, розширює судини, знижує артеріальний тиск, інгібує секрецію гормонів надниркових залоз (альдостерону, кортизолу) і вазопресину. Відомо, що у хворих на гіпертонічну хворобу і коронарну недостатність секреція ПНФ різко посилюється.

На відміну від скелетних м'язів серцева м'язова тканина не містить клітин, здатних поділятися. Регенерація кардіоміоцитів здійснюється тільки на внутрішньоклітинному рівні. Репаративна регенерація міокарда у дорослої людини на тканинному та клітинному рівнях неможлива. На місці загиблих кардіоміоцитів утворюється сполучнотканинний рубець, унаслідок чого порушується скоротлива здатність серцевого м'яза, його провідність і кровопостачання. При враженні значної частини міокарда розвивається серцева недостатність. У цьому разі одним із компенсаторних механізмів, які пристосовують серце до забезпечення нормального серцевого викиду крові, служить гіпертрофія міокарда (збільшення розмірів кардіоміоцитів), а також додатковий викид у кров гормонів, які мають судинозвужувальний ефект (вазопресина, реніна, ангіотензину).

Гладка м'язова тканина

Розміри гладком'язових клітин (ГМК) варіюють у значних межах. Найменші клітини розташовуються в стінках кровоносних судин (їхня довжина близько 10–20 мкм), а найдовші – в стінці матки (під час вагітності довжина цих клітин досягає 0,5–1 мм). Довжина клітин м'язових оболонок шлунково-кишкового тракту, зазвичай, становить близько 200 мкм.

Дві важливі функціональні особливості відрізняють гладку мускулатуру від поперечносмугастої:

- 1) тривалі періоди скорочення і релаксації, тривалість скорочення може досягати 30 секунд і більше;
- 2) ритмічність роботи.

Мимовільна гладка мускулатура, подібно до серцевої, іннервується автономною нервовою системою і регулюється різними гуморальними чинниками. За характером іннервації

розрізняють два типи м'язової тканини: а) вісцелярна мускулатура; б) мускулатура з індивідуальною іннервацією волокон.

Клітини першого типу широко представлені, вони розташовуються в стінках порожнистих органів (шлунково-кишковий, респіраторний, уrogenітальний тракти, протоки різних залоз) і кровоносних судин. Утворюють пучки, в яких клітини своїми гострими подовженими кінцями проникають одна між одною й утворюють щільно упаковану структуру. Пучки оточені пухкою сполучною тканиною, якою до гладком'язових клітин підходять кровоносні і лімфатичні капіляри й нервові закінчення. Клітини усередині пучків пов'язані один з одним численними щільними контактами. Для цього типу мускулатури характерне те, що нервово-м'язовими синапсами забезпечені лише окремі клітини пучка. Нервові імпульси, які стимулюють скорочення, через щільні контакти передаються від однієї клітини до іншої. Внаслідок синхронно скорочується весь пучок. Між м'язовими пучками немає чітких меж, волокна одного переплітаються з волокнами іншого і функціонують спільно.

Клітини вісцелярної мускулатури здатні до двох видів скорочень – ритмічних хвилеподібних (перистальтика кишечника, сечоводів, яйцепроводів) та підтримання тону (стани тривалого часткового скорочення), необхідного для збереження і регуляції величини просвіту трубчастих структур. Крім того, скорочення вісцелярної гладкої м'язової тканини можуть бути викликані дією гістаміну, гормону окситоцину й інших речовин, для яких гладком'язові клітини мають специфічні рецептори на своїй поверхні.

Другий тип гладких м'язів – м'язи з індивідуальною іннервацією волокон. Вони названі так тому, що кожна індивідуальна гладком'язова клітина отримує руховий стимул від окремого нервового закінчення і відповідає на нього швидким локальним скороченням. М'язи цього типу розміщені в шкірі (м'язи, які піднімають волосся), стінках сім'явидних протоків, до них також належать війкові м'язи і тощо. Індивідуальну іннервацію ще й мають міонейральні клітини райдужної оболонки ока.

Ембріональне джерело гладком'язових клітин – мезенхіма, зародкова сполучна тканина. Вісцелярна мускулатура

розвивається з клітин спланхнотому, гладком'язові клітини кровоносних судин – із мезенхіми, що оточує кров'яні островці. У місцях закладки гладенької м'язової тканини міобласти проліферують, синтезують білки скоротливого апарату, набувають характерної веретеновидної форми і перетворюються на гладком'язові клітини.

У дорослому організмі ГМК знаходяться в G1-періоді клітинного циклу і, на відміну від інших типів м'язових клітин, зберігають здатність до поділу.

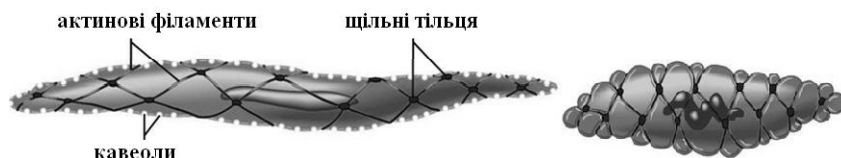


Рис. 22. Особливості організації гладком'язових клітин

Плазматична мембрана гладком'язових клітин утворює численні впинання, подібні за формою на піноцитозні бульбашки. Ряди таких бульбашок, кавеол, усередині клітини прилягають до вузьких трубочок саркоплазматичного ретикулума. Разом з ЕПР, який виконує функцію депонування кальцію, кавеоли регулюють концентрацію іонів Ca^{2+} у цитоплазмі. Кавеоли відкриваються на поверхні м'язової клітини. Їх вважають функціональними аналогами Т-трубочок поперечносмугастих м'язових клітин (рис.22).

На внутрішній поверхні сарколеми розташовані так звані щільні тільця, які містять білки α -актинін і десмін. Щільні тільця служать для прикріплення тонких актинових філаментів і є аналогами Z-лінії поперечносмугастих м'язів.

Скоротливий апарат у гладком'язових клітинах також складається з актиноміозинового комплексу. Він містить як тонкі, так і товсті філаменти, орієнтовані уздовж довгої осі клітини. Проте розташовані вони не так впорядковано, як у клітинах скелетної і серцевої мускулатури, і не утворюють міофібрил. Комплекси скоротливих білків, перетинаючись в цитоплазмі, проходять через всю гладком'язову клітину і приєднуються до щільних тілець сарколемми. Актин і міозин гладком'язових клітин

за деякими параметрами відрізняються від аналогічних білків скелетної і серцевої м'язових тканин.

Для взаємодії актину і міозину в гладких міоцитах також необхідне фосфорилювання міозину, яке регулюється іонами кальцію. Іони Ca^{2+} виходять у цитоплазму з порожнин ендоплазматичного ретикулула і зв'язуються з білком кальмодуліном (кальцієзв'язувальним білком – функціональним аналогом тропоніну скелетної м'язової тканини). Починається взаємодія актинових і міозинових філаментів. Скорочення гладком'язових клітин забезпечує механізм, спільний для всіх типів м'язової тканини: ковзання тонкої і товстої ниток одна щодо іншої. Унаслідок скорочення актиноміозинові ланцюжки коротшають, зменшується відстань між щільними тільцями, на яких вони закорюються. Клітина змінює свою форму – стає округлішою та коротшою.

У цитоплазмі гладком'язових клітин містяться численні мітохондрії, які мають тенденцію локалізуватися уздовж цистерн ЕПР. Рибосоми, апарат Гольджі, нечисленні елементи гранулярного ЕПР і включення зосереджені в наволоядерній зоні, вільній від скоротливих філаментів. Для гладком'язових клітин також характерна секреторна активність. Залежно від місця знаходження вони можуть продукувати колаген, еластин і інші компоненти позаклітинного матриксу, в якому розташовані волокна. Гладкі міоцити, як і клітини інших типів м'язової тканини, оточені зовнішньою базальною пластинкою. Міжклітинний простір заповнений сполучною тканиною.

У дорослому організмі гладком'язові клітини зберігають здатність до фізіологічної і репаративної регенерації. Наприклад, під час вагітності клітини м'язової оболонки матки можуть збільшуватися розмірами (гіпертрофія) і поділятися, нарощуючи кількість (гіперплазія). Кількість ГМК може зростати і за деяких патологічних процесів, наприклад атеросклерозу судин. При порушенні цілісності стінок кровоносних судин гладком'язові клітини утворюються з двох джерел: по-перше – за рахунок активації і поділу самих міоцитів, по-друге – з перичитів пухкої сполучної тканини.

Лабораторна робота №5
Тема: *М'язова тканина*

Мета: вивчення мікроструктури різних типів м'язової тканини; встановлення взаємозв'язку між їхньою мікроскопічною будовою та виконуваними функціями

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Гладкі м'язи в поздовжньому та поперечному перерізі», 2. «Поперечно-смугасті м'язи», 3. «Міокард. Серце коня»

Методичні вказівки до виконання лабораторної роботи

Під час вивчення мікропрепарату 1 потрібно при малому збільшенні мікроскопа знайти групу м'язових клітин в поздовжньому перерізі. Пересунувши препарат, відмітити на ньому ділянку із поперечним перерізом гладких міоцитів. Перевести мікроскоп на велике збільшення та розглянути. Поперечні перерізи гладких м'язових клітин мають вигляд округлих або багатокутних утворень. Діаметр їх може бути різним, залежно від зони зрізу. Найбільший діаметр мають міоцити, перерізані на рівні ядра. В них є округле ядро, розташоване в центрі. Найменший діаметр мають міоцити, перерізані через кінцеву ділянку. Ядер в них не помітно.

Під час вивчення мікропрепарату 2 за малого збільшення мікроскопа встановити групу скелетних м'язових волокон у поздовжньому перерізі. Перевести зображення на велике збільшення та розглянути окремі м'язові волокна. Відмітити видовжену циліндричну форму кожного з них. За великого збільшення добре проглядається поперечна смугастість м'язового волокна, зумовлена неоднорідністю міофібрил, складених із дисків, які по-різному заломлюють промені світла. На периферії волокна розміщені численні ядра з овальною формою, часто в них добре помітні ядерця. М'язові волокна розмежовуються тонкими прошарками сполучної тканини. Ядра клітин сполучної тканини більше витягнуті і темніше забарвлені, ніж ядра м'язових волокон.

При вивченні мікропрепарату 3 за малого збільшення мікроскопа знайти серцеві м'язові волокна у поздовжньому зрізі. Перевести зображення на велике збільшення та розглянути. На препараті добре видно поперечну смугастість, що має таку ж

природу, як і смугастість волокон скелетної м'язової тканини. Звернути увагу на те, що серцеве волокно складається із клітин – кардіоміоцитів. У центрі кожного з них розпізнати овальне ядро. Навколо ядра помітна однорідна саркоплазма. Кардіоміоцити з'єднуються між собою за допомогою вставних дисків, які мають форму тонких ліній, орієнтованих поперек волокна.

Контрольні запитання та завдання

1. Вкажіть морфофункціональні особливості м'язових тканин.
2. Як класифікують м'язові тканини?
3. Що слугує структурно-функціональною одиницею поперечносмугастих скелетних м'язових тканин? Які її основні характеристики?
4. Які типи м'язових волокон Вам відомі?
5. Як організований саркоплазматичний ретикулум? Які його функції?
6. Охарактеризуйте скоротливий апарат скелетних м'язових волокон.
7. Які типи контактів забезпечують зв'язки між кардіоміоцитами?
8. Вкажіть особливості внутрішньоклітинної організації кардіоміоцитів.
9. Які типи клітин охоплює гетерогенна популяція кардіоміоцитів людини?
10. Проаналізуйте особливості структури та функціонування гладком'язових клітин.
11. При забарвленні препарату м'язової тканини залізним гематоксиліном виявлено поперечну смугастість. За якими додатковими морфологічними ознаками можна ідентифікувати серцеву м'язову тканину?

НЕРВОВА ТКАНИНА

Нервова тканина є функціонально провідною тканиною нервової системи. Вона являє собою комплекс взаємопов'язаних клітин, які забезпечують специфічні функції сприйняття подразнення, збудження, продукування імпульсу і його передачі.

У людини нервова тканина має близько 10^{13} нейронів (нейроцити, володіють здатністю виробляти та проводити нервові імпульси), 10^{13} клітин нейроглії (здійснюють опорну, трофічну, бар'єрну, захисну функції), $>10^{13}$ контактів.

Морфофункціональні особливості клітин нервової системи

Нейрон – основний тип клітинних елементів нервової тканини, а також основна структурно-функціональна одиниця нервової системи.

Основні характеристики:

- для клітин притаманна значна кількість відростків, їх розміри варіюють (довжина відростків у людини може сягати до 1 м, у слона – до 3 м);

- тривалість життя клітин дорівнює тривалості життя людини;

- всі нейрони формують численні зв'язки й утворюють єдину мережу.

Тіло нейрона (перикаріон) містить ядро з прилеглою цитоплазмою. Ядро зазвичай одне, у нейронах гангліїв вегетативної нервової системи може бути до 15 ядер.

У ядрі переважає еухроматин і чіткі ядерця. Диплоїдне, лише крупні клітини, такі як клітини Пуркінє, Беца, мотонейрони передніх рогів спинного мозку – поліплоїдні.

Для ядерної оболонки характерна велика кількість інвагінацій і пор, що свідчить про високу транскрипційну активність ядра.

Клітини перебувають у G0 періоді клітинного циклу. У цих клітинах працюють внутрішньоклітинні механізми, які блокують перехід в G1 період, а також антиапоптичні механізми.

Біологічний зміст цього полягає в тому, що заборона поділу нервових клітин зберігає унікальну неврологічну індивідуальність, яка утворюється в процесі розвитку організму як результат стійких біологічних зв'язків нейронів між собою і виконавчими органами.

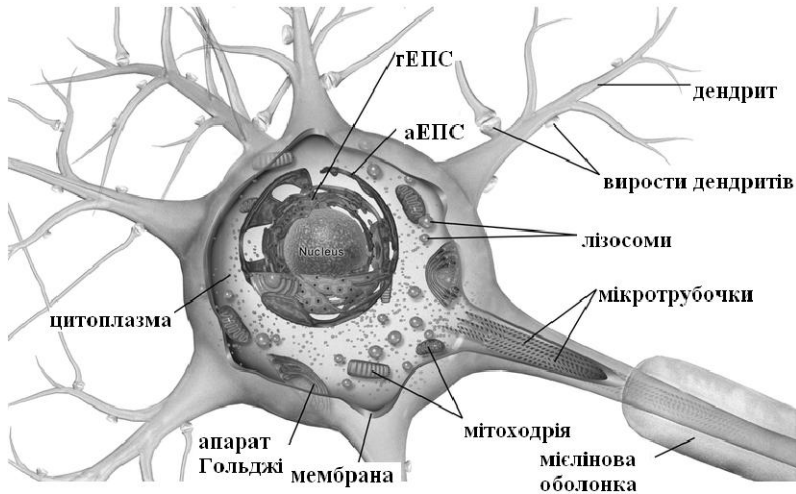


Рис. 23. Будова нейрона

Цитоплазма містить усі притаманні іншим соматичним клітинам органи, але із певними особливостями будови (рис.23):

- цитоскелет добре розвинений, складається із мікротрубочок, проміжних філаментів (нейрофіламентів) та мікрофіламентів. Мікротрубочки полярні – мають «+» і «-» кінці. До «+»-кінців рухаються мітохондрії і секреторні міхурці, а до «-»-кінців – рибосоми, мультिवезикулярні елементи апарата Гольджі. Елементи цитоскелета в тілі нейрона утворюють тривимірну сітку, а в аксоні розташовуються паралельно;
- плазмолема має здатність генерувати і проводити збудження, природа якого – електрохімічна;
- тигроїд (субстанція Нісля) – гранулярна ЕПС. Тут синтезуються білки нейросекретів, інтегральні білки плазмолеми, білки лізосом (літичні ферменти), білки каналів, циторецепторів тощо. Тигроліз – процес розщеплення тигроїду, свідчення глибокої дистрофії;
- вільні рибосоми і полісоми беруть участь у біосинтезі білків цитозолу і неінтегральних білків плазмолеми;
- мітохондрії численні, особливо їх багато в місці аксонального горбика, вузлах галуження дендритів, синапсах. Мітохондрії нейронів мають коротший, ніж в інших типах клітин, життєвий цикл, швидше розмножуються, чутливіші до гіпоксії;

- включення представлені, в основному, колагеном та пігментами. Із пігментів специфічними для нервової тканини є ліпофусцин та нейромеланін. Ліпофусцин – пігмент ліпопротеїдної природи, жовто-коричневого кольору, з віком нагромаджується у нейронах ЦНС, формуючи телолізосоми або залишкові тільця. Ліпофусцин через здатність накопичуватись раніше вважали пігментом старіння, однак його виявлено також і в клітинах новонароджених ссавців. Також висувалися гіпотези щодо причетності даного пігменту до забезпечення механізмів пам'яті. Нейромеланін виявлений у нейронах чорної субстанції середнього мозку. Його утворення пов'язують із метаболізмом дофаміну і серотоніну;

- дендрити – численні, розгалужені відростки, які проводять імпульси до тіла нейрона, отримуючи сигнали від інших нейронів через міжнейронні контакти, розміщені на особливих вип'яченнях цитоплазми – дендритних шипиках;

- аксон (нейрит) – один, зазвичай довгий, нерозгалужений відросток, який проводить імпульс на інші нейрони чи клітини робочих органів (м'язів, залоз). Відходить від кутової ділянки тіла нейрона, який не містить хроматофільної субстанції. Окрім передачі нервового імпульсу в аксонах відбувається ще один своєрідний процес – аксонний транспорт, механізм перенесення мітохондрій, мембранних міхурців з нейромедіаторами, різноманітних білків. Розрізняють два основних типи аксонного транспорту – антероградний та ретроградний.

Антероградний транспорт проходить вздовж аксона від тіла нейрона до синапсу. Він поділяється на два типи: *швидкий* антероградний – 100–1000 мм/доба – транспортуються везикули з нейромедіаторами і мітохондрії, проходить вздовж мікротрубочок за допомогою спеціальних білків – кінезинів; *повільний* антероградний – 1–5 мм/доба – транспортуються білки цитоскелета, білки цитозолу і ферменти.

Ретроградний транспорт відбувається в напрямку до тіла нейрона із швидкістю 200–300 мм/доба, забезпечується моторними білками динеїнами. Від закінчень аксона до тіла нейрона транспортуються відпрацьовані органели, вакуолі з метаболітами нейромедіаторів тощо.

Типи нейронів визначають відповідно до певної класифікаційної системи:

1. За кількістю відростків: а) мультиполярні – багато дендритів і один аксон; б) біполярні – 1 дендрит і 1 аксон – нюхальні рецепторні нейрони, нейрони чутливих гангліїв; с) уніполярні – мають лише аксон – амакринові нейрони сітківки та міжклубочкові нейрони нюхальних цибулин, за іншими версіями у людини не трапляються; d) псевдоуніполярні – аксон і дендрит відходять від соми єдиним виростом – нейрони спинномозкових гангліїв.

2. За довжиною аксона: а) клітини Гольджі першого типу – аксон довгий, виходить далеко за межі соми; б) клітини Гольджі другого типу – аксон короткий, має багаточисленні галуження поблизу тіла нейрона.

3. Функціональна класифікація: а) чутливі (сенсорні); б) вставні (асоціативні, інтернейрони, нейрони-перемикачі); с) рухові (ефекторні, мотонейрони) d) секреторні – в цитоплазмі містять гранули нейросекрету, ядра зазвичай неправильної форми.

4. За напрямком перенесення збудження: а) аферентні (доцентрові); б) еферентні (відцентрові).

5. За електрофізіологічними показниками: а) гальмівні – це, зазвичай, вставні нейрони, які секретують гальмівні нейромедіатори, такі як гамааміномасляну кислоту (ГАМК) і гліцин; б) збуджувальні – секретують збуджувальні нейромедіатори наприклад ацетилхолін, норадреналін, дофамін тощо.

6. За хімічною природою медіатора: а) холінергічні – ацетилхолін; б) адренергічні – норадреналін; с) дофамінергічні – дофамін; d) ГАМК-ергічні – гамааміномасляна кислота; е) гліцинергічні (гліцин); f) пуринергічні – АТФ та його похідні; g) серотонінергічні; h) пептидергічні – енкефаліни, ендорфіни, вазоактивний інтерстеціальний пептид тощо.

7. Морфологічна класифікація базується на таких показниках як форма тіла, малюнок дендритного дерева, характер галуження аксона. При цьому розрізняють близько 80 типів нейронів, наприклад пірамідальні, веретеноподібні, волокна Пуркінє, зернисті тощо.

8. За характером сприйняття сигналу: а) механорецептори; б) фоторецептори; с) нюхальні; д) смакові; е) терморекцептори.

Нейроглії – допоміжні клітини нервової тканини, які забезпечують нейронам живлення, опору та захист.

Нейроглії ЦНС містять дві популяції клітин – макро- і мікроглії (рис.24).

Макроглії мають нейтральне походження – формуються з клітин епендимного шару нервової трубки. *Епендимні глії* характеризуються циліндричною формою, їхні війки з'єднані щільними контактами, щільних контактів немає, гранулярна ЕПС слабо розвинена. Вистилають порожнини шлуночків головного мозку і спинно-мозковий канал. Базальний бік зазвичай плоский, хоча деякі мають довгий відросток, який заходить в глиб НС – це так звані таніцити – ці клітини передають в НС інформацію про стан церебральної рідини.

Епендимні глії беруть участь у формуванні гематоенцефалічного та нейролікворного бар'єрів.

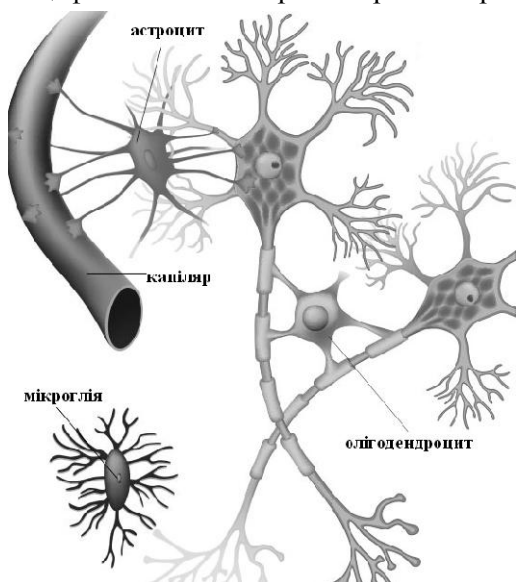


Рис. 24. Клітини нейроглії

Олігодендроглії мають відростки, які формують мієлінові оболонки аксонів нейронів ЦНС. Відростки одного олігодендроцита утворюють оболонки кількох аксонів.

В *астрогліях* велика кількість відростків, їхня цитоплазма бідна на органели. Виконують, в основному, опорну (заповнюють проміжки між нейронами) та розмежувальну (беруть участь у формуванні гематоенцефалічного та

нейролікворного бар'єрів) функції. Протоплазматичні астроцити розміщені у сірій речовині, фібрилярні астроцити – в білій.

Мікроглії мають гемальне походження, їм притаманна фагоцитарна активність. Ядра мікроглії на відміну від інших типів глій витягнутої форми. *Гілляста мікроглія* – сильно розгалужена, із вторинними і навіть третинними галуженнями, низькою фагоцитарною активністю, тому її називають сплячою мікроглією. Трапляється як у сірій, так і в білій речовині. Внаслідок травм або інфекцій гілляста мікроглія втрачає відростки і перетворюється на реактивну мікроглію. У ранній постнатальний період мозок ссавців містить *амебоїдну мікроглію*, якій притаманна висока фагоцитарна активність. Це пов'язано з тим, що гематоенцефалічний бар'єр у них ще не сформувався і клітини крові потрапляють у нервову тканину, де знешкоджуються амебоїдною мікроглією.

Нейроглії периферичної НС походять не із клітин нервової трубки, а з клітин нервового гребеня. Ці глії мають два типи клітин:

- *нейролемоцити* (шванівські клітини), формують оболонки відростків у нервових волокнах периферичної НС;
- *гліоцити* гангліїв, оточують тіла нейронів у периферичних нервових вузлах і беруть участь в обміні речовин.

Відростки нервових клітин, вкриті оболонками, називаються нервовими волокнами. Відросток нейрона у нервовому волокні називають осьовим циліндром, який переважно утворений аксоном (виняток становлять відростки чутливих нервів). У ЦНС оболонки відростків нейронів утворені олігодендроцитами, а в периферичній НС – нейролемоцитами (шванівськими клітинами).

За будовою оболонок розрізняють *мієлінові* (мієлінізовані, м'якушеві) та *безмієлінові* (немієлінізовані, безм'якушеві) нервові волокна.

Немієлінові нервові волокна розміщені найчастіше в складі вегетативної нервової системи. Нейролемоцити оболонок немієлінізованих нервових волокон, щільно розташовуючись, утворюють тяжі, в яких на певній відстані один від одного видно овальні ядра. У нервових волокнах внутрішніх органів у такому тяжі є не один, кілька (10–20) осьових циліндрів, які належать різним нейронам. Вони можуть, покидаючи одне волокно,

переміщуватися в суміжне. Волокна з кількома осьовими циліндрами, називаються волокнами кабельного типу. При електронній мікроскопії немієлінових нервових волокон видно, що в міру занурення осьових циліндрів у тяж нейролемоцитів оболонки останніх прогинаються, щільно охоплюють осьові циліндри і, стулившись над ними, утворюють глибокі складки, на дні яких і розташовуються окремі осьові циліндри. Ділянки оболонки нейролемоцита, зближуючись у місці складки, утворюють здвоєну мембрану – мезаксон, на якій ніби підвішений осьовий циліндр. Оболонки нейролемоцитів дуже тонкі, тому ні мезаксон, ні меж цих клітин під світловим мікроскопом не розрізнити. Оболонка немієлінізованих волокон у цих умовах виявляється як однорідний тяж цитоплазми, яка «одягає» осьові циліндри.

Мієлінові нервові волокна трапляються як у центральній, так і в периферичній нервовій системі. Вони значно товстіші немієлінових нервових волокон. Діаметр їхнього поперечного перерізу коливається від 2 до 20 мкм. Вони також складаються з осьового циліндра, «одягненого» оболонкою з нейролемоцитів (шваннівських клітин), але діаметр осьових циліндрів цього типу волокон значно товстіший, а оболонка складніша.

У сформованому мієліновому волокні вирізняють два шари оболонки:

- внутрішній, товстіший – мієліновий шар;
- зовнішній, тонкий, складений із цитоплазми, ядер нейролемоцитів і нейролеми.

Мієліновий шар містить значну кількість ліпідів, тому при обробці осмієвою кислотою він забарвлюється в темно-коричневий колір.

У мієліновому шарі періодично трапляються вузькі світлі лінії – насічки мієліну, або насічки Шмідта – Лантермана. Через певні інтервали (1–2 мм) помітно ділянки волокна, позбавлені мієлінового шару, – вузлуваті перехоплення або перехоплення Ранв'є.

У процесі розвитку аксон занурюється в жолобок на поверхні нейролемоцита. Краї жолобка стулюються. При цьому утворюється подвійна складка плазмолемі нейролемоцита – мезаксон. Мезаксон подовжується, концентрично нашаровується

на осьовий циліндр і утворює навколо нього щільну зону – мієліновий шар.

Електронні мікрофотографії фіксують головні щільні й інтраперіодальні лінії. Перші утворюються від злиття поверхонь цитоплазми плазмолемі нейролемоцита (або олігодендрогліюцита в центральній нервовій системі), другі – від контакту екстрацелюлярних поверхонь сусідніх шарів плазмолемі нейролемоцита.

Відсутність мієлінового шару в місці вузлових перехоплень пояснюється тим, що в цій ділянці волокна закінчується один нейролемоцит і починається інший. Осьовий циліндр у цьому місці частково прикритий інтердигітуючими відростками нейролемоцитів.

Аксолемі (оболонка аксона) притаманна значна електронна щільність в місці перехоплення. Наявність тут великої кількості мітохондрій свідчить про високу метаболічну активність аксолемі. Галуження аксонів відбувається також в місці перехоплень. Відрізок волокна між суміжними перехопленнями називається міжвузловим сегментом. Довжина міжвузлового сегмента, так само, як і товщина мієлінового шару, залежить від товщини осьового циліндра. Насічка мієліну – це ділянка мієлінового шару, де завитки мезаксона лежать нещільно один до одного, утворюючи спіральний тунель, який веде ззовні всередину і заповнений цитоплазмою нейролемоцита, тобто місце розшарування мієліну. Зовні від нейролемоцита розміщена базальна мембрана.

Мієлінові волокна центральної нервової системи відрізняються тим, що в них мієліновий шар формує один із відростків олігодендрогліюцита. Інші його відростки беруть участь в утворенні мієлінового шару інших мієлінових волокон (кожен у межах одного міжвузлового сегмента). Мієлінові волокна центральної нервової системи не мають насічок мієліну, а нервові волокна не оточені базальними мембранами. Мієлін у центральній нервовій системі містить мієліновий лужний білок і протеоліпідний білок. Кілька демієлінізуючих хвороб центральної нервової системи людини пов'язані з вадами або нестачою одного або обох білків.

Швидкість передачі імпульсу мієліновими волокнами більша, ніж немієліновими. Тонкі волокна, бідні на мієлін, і немієлінові

волокна проводять нервовий імпульс зі швидкістю 1–2 м/с, натомість товсті мієлінові – зі швидкістю 5–120 м/с. У немієліновому волокні хвиля деполяризації мембрани йде по всій аксолемі, не перериваючись, а в мієліновому виникає тільки в місці перехоплення. Отже, для мієлінових волокон характерне сальтаторне проведення збудження, тобто стрибкове. Між перехопленнями рухається електричний струм, швидкість якого вища, ніж проходження хвилі деполяризації аксолемою.

Лабораторна робота №6 Тема: *Нервова тканина*

Мета: вивчення мікроструктури нервової тканини, особливостей будови різних типів нервових волокон та встановлення взаємозв'язку між їхньою мікроскопічною будовою та виконуваними функціями.

Демонстраційні мікропрепарати: 1. «Тигроїд в нервових клітинах спинного мозку», 2. «Нейрофібрили в нервових клітинах спинного мозку собаки», 3. «Немієлінові нервові волокна селезінкового нерва бика», 4. «Мієлінові нервові волокна сідничного нерва жаби», 5. «Поперечний переріз нерва».

Методичні вказівки до виконання лабораторної роботи

За малого збільшення мікропрепарату 1 у сірій речовині спинного мозку видно нейрони. Вибрати одну клітину, помістити її в центр огляду та перевести на велике збільшення. Розглянути хроматофільну субстанцію (тигроїд, тільки Нісля) в цитоплазмі клітини.

На мікропрепараті 2 у сірій речовині мозку за малого збільшення знайти мультиполярні нейрони. За великого збільшення у цитоплазмі видно ниткоподібні нейрофібрили. У тілі клітин вони утворюють мережу з витягнутими петлями, а у відростах розміщені паралельними рядами.

За великого збільшення мікропрепарату 3 знайти тонкі волокна, вкриті оболонкою з шванівських клітин. Їхні ядра мають темне забарвлення та продовгувату форму.

За великого збільшення мікропрепарату 4 розглянути осьовий циліндр, розміщений у центрі волокна, який складається з

нейроплазми та нейрофібрил, паралельних одна до одної. Осьовий циліндр оточений мієліною оболонкою, утвореною нейролемоцитами. На препараті мієлінова оболонка виглядає темним шаром зі світлими вузькими косими лініями – насічками. Знайти перехоплення Ранв'є, де добре помітно блідо забарвлену нейролему.

За малого збільшення мікропрепарату 5 знайти сполучно-тканинну оболонку – епіневрій. Пересуваючи препарат, звернути увагу на те, що пучки нервових волокон мають різну форму та величину. Кожен пучок утворений сполучною тканиною – периневрієм, який є продовженням епіневрія. Кожне нервеве волокно оточене сполучною тканиною – ендоневрієм. Периневрій та епіневрій мають кроносні судини.

Контрольні запитання та завдання

1. Яким органелам нейронів притаманна значна кількість та висока активність?
2. Які є класифікації нейронів?
3. Охарактеризуйте допоміжні клітини нервової тканини.
4. За якими ознаками розрізняють мієлінові та немієлінові нервові волокна?
5. На препараті нейронів, забарвлених метиленовим синім, видно відросток зі згустком темно-синього кольору. Як вони називаються і яку функцію здійснюють?
6. Введення колхіцину викликає дезорганізацію цитоскелета нейронів. До яких структурних та функціональних змін нейронів це призведе?
7. Представлені два препарати нервової тканини: на першому в цитоплазмі нейронів виявлена велика кількість зерен ліпофусцину, на другому – зерен ліпофусцину немає. Представникам якої вікової групи належать препарати?
8. На препаратах представлені три нейрони: псевдоуніполярний, біполярний і мультиполярний. Скільки аксонів можна визначити у кожній із зазначених клітин?

ПРИКЛАДИ ТЕСТОВИХ ЗАВДАНЬ

1. Якою тканиною утворений епідерміс шкіри?

- а) епітеліальною,
- б) сполучною,
- в) жировою,
- г) хрящовою.

2. Малою кількістю міжклітинної речовини характеризуються:

- а) епітеліальна тканина,
- б) тканини внутрішнього середовища,
- в) нервова тканина,
- г) паренхіма.

3. Яка тканина в тваринному організмі має розмежувальне положення?

- а) епітеліальна,
- б) м'язова,
- в) тканини внутрішнього середовища,
- г) нервова.

4. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій в організмі утворює:

- а) епідерміс шкіри,
- б) стінки кровоносних капілярів,
- в) вистилку шлунка,
- г) вистилку сечового міхура.

5. Стінки кровоносних капілярів утворені:

- а) плоским одношаровим епітелієм,
- б) плоским багатошаровим епітелієм,
- в) м'язовими волокнами,
- г) гладенькими міоцитами.

6. Основними гістологічними елементами поперечносмугастої скелетної м'язової тканини є:

- а) кардіоміоцити,
- б) гладенькі міоцити,

- в) м'язові волокна,
- г) міосателітоцити.

7. Кардіоміоцити – це клітини:

- а) серцевої м'язової тканини,
- б) скелетної м'язової тканини,
- в) гладенької м'язової тканини,
- г) усіх типів м'язових тканин.

8. Скоротливий апарат цитологічних елементів поперечносмугастих м'язових тканин представлений:

- а) міофібрилами,
- б) сарколемою,
- в) Т-трубочками,
- г) саркоплазматичним ретикулумом.

9. Регенерація безпосереднім поділом міоцитів притаманна для:

- а) скелетної поперечносмугастої м'язової тканини,
- б) серцевої поперечносмугастої м'язової тканини,
- в) гладкої м'язової тканини,
- г) усіх типів м'язових тканин.

10. Який білок входить до складу товстих міофіламентів міофібрил:

- а) міозин,
- б) тропонін,
- в) міоглобін.
- г) кальмодулін.

11. Який білок входить до складу тонких міофіламентів міофібрил:

- а) актин,
- б) кальмодулін,
- в) міоглобін,
- г) жоден із вказаних білків.

12. Допоміжні клітини у нервовій тканині – це:

- а) нейрони,
- б) нейроглії,
- в) аксони,
- г) дендрити.

13. Тип міжклітинного контакту між двома нейронами – це:

- а) синапс,
- б) аксон,
- в) дендрит,
- г) тигроїд.

14. Сильно розгалужені, зазвичай короткі відростки, які несуть збудження до тіла нейрона – це:

- а) дендрити,
- б) нейроглії,
- в) астроцити,
- г) синапси.

15. Які із зазначених формених елементів крові відповідають за транспорт кисню?

- а) еритроцити,
- б) тромбоцити,
- в) лейкоцити,
- г) моноцити.

16. Яка форма притаманна еритроцитам ссавців у нормі:

- а) куляста,
- б) видовжена,
- в) форма двоввігнутого диска,
- г) непостійна форма.

17. До агранулярних лейкоцитів належать:

- а) базофіли,
- б) еозинофіли,
- в) нейтрофіли,
- г) моноцити.

18. Основним типом клітин у волокнистих сполучних тканинах є:

- а) фібробласти,
- б) остеобласти,
- в) перицити,
- г) адипоцити.

19. В якому із наведених типів тканин клітини перебувають у лакунах:

- а) епітеліальна,
- б) хрящова,
- в) нервова,
- г) м'язова,

20. Основним типом клітин у кістковій тканині є:

- а) остеоцити,
- б) адипоцити,
- в) моноцити,
- г) мастоцити.

21. Які з наведених клітин мають зірчасту форму?

- а) нейрони,
- б) еритроцити,
- в) міоцити,
- г) хондроцити.

22. Розглядаючи під мікроскопом гістологічний препарат, Ви бачите пласт щільно розташованих клітин високої призматичної форми. Яку тканину Ви розглядаєте?

- а) нервову,
- б) пухку сполучну,
- в) епітеліальну,
- г) жирову.

23. Розглядаючи під мікроскопом гістологічний препарат, Ви бачите клітини з довгими та короткими відростками. Яку тканину Ви розглядаєте?

- а) нервову,

- б) пухку сполучну,
- в) епітеліальну,
- г) хрящову.

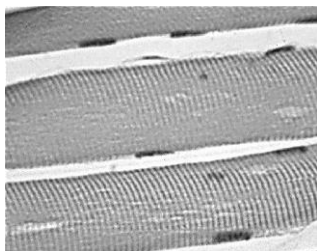
24. Розглядаючи під мікроскопом гістологічний препарат, Ви бачите клітини та хаотично розташовані різної товщини волокна міжклітинної речовини. Яку тканину Ви розглядасте?

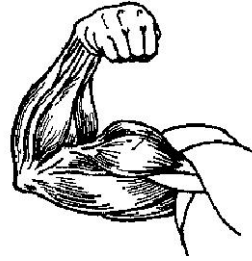
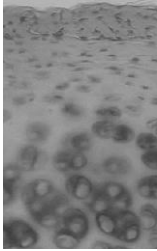
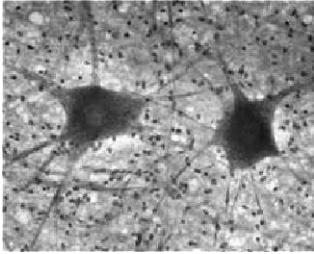
- а) кров,
- б) пухку сполучну,
- в) епітеліальну,
- г) міокард.

25. Якого типу епітелію немає:

- а) одношаровий однорядний,
- б) одношаровий багаторядний,
- в) багатшаровий зроговілий,
- г) багатшаровий багаторядний.

26. За допомогою стрілок з'єднайте мікрофотографії тканин та зображення органів, у яких ці тканини переважають





27. Для тромбоцитів притаманне те, що:

- а) стимулятором їхнього утворення виступає тромбопоетин,
- б) вони утворюються у селезінці,
- в) містять поліпептидний фактор росту, який активує проліферацію багатьох клітин у тканинах внутрішнього середовища,
- г) беруть у частку у формуванні тромбу,
- д) попередник має великі розміри та поліплоїдне ядро.

28. Серед клітин червоного мозку зазначте ті, які в нормі надходять у кров :

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

29. Вкажіть клітини, які секретують гістамін при стимуляції:

- а) нейтрофіли,
- б) еозинофіли,
- в) базофіли,
- г) моноцити,

д) тромбоцити.

30. У сухожилках та зв'язках переважає сполучна тканина:

- а) щільна оформлена,
- б) щільна неоформлена,
- в) пухка волокниста,
- г) ретикулярна.

31. Які функції притаманні основній речовині сполучної тканини?

- а) транспорт метаболітів, механічна, захисна, опорна.
- б) трофічна, секреторна, екскреторна,
- в) захисна, опорна, секреторна,
- г) опорна, видільна, гомеостатична.

32. Що слугує причиною швидкого проникнення яду після укусу бджоли чи змії:

- а) наявність у яді гіалуронідази,
- б) гемоліз еритроцитів,
- в) загибель макрофагів,
- г) порушення процесу лімфоутворення.

33. Які речовини виділяються із гранул тканинного базофілу:

- а) гепарин, гістамін,
- б) гіалуронідаза,
- в) серотонін, аргінін,
- г) гепарин, фібриноген.

34. Де в організмі локалізований гіаліновий хрящ:

- а) вушна раковина, ріжкоподібний хрящ гортані,
- б) міжхребцеві диски і симфіз лобкових кісток,
- в) у місці сполучення ребер з грудиною, в гортані, в повітрянослухових шляхах,
- г) в гортані.

35. Регенерація кісткової тканини при переломах відбувається за рахунок:

- а) остеоцитів,

- б) остеобластів грубоволокнистої кісткової тканини, пластинчастої кісткової тканини,
- в) ретикулярної сполучної тканини,
- г) хондробластів.

36. Клітини хрящової тканини:

- а) хондроцити, хондробласти, хондрокласти,
- б) хондрогенні клітини,
- в) ізогенні групи хондроцитів,
- г) тільки хондробласти.

37. Які гормони стимулюють гістогенез хряща:

- а) тироксин, кортизол, гідрокортизон,
- б) тестостерон, соматотропний, тироксин,
- в) соматотропін, естрадіол,
- г) адренкортикотропний гормон.

38. Як називаються багатоядерні клітини кісткової тканини з численними лізосомами:

- а) остеобласти,
- б) остеокласти,
- в) остеоцити,
- г) остеон.

39. Які структури здійснюють камбіальну функцію у скелетній м'язовій тканині:

- а) міоцити,
- б) ендометрій,
- в) перимізій,
- г) міосателітоцити.

40. Регенерація серцевої м'язової тканини відбувається за рахунок:

- а) розмноження і диференціації камбіальних клітин,
- б) дефект заміщується сполучною тканиною,
- в) кардіоміоцити поділяються шляхом мітозу,
- г) кардіоміоцити диференціюються з міобластів.

41. М'язові тканини містять багато включень:

- а) глікогену, ліпідів, міоглобіну,
- б) фосфоліпідів, вітаміну Е, каротину,
- в) меланіну, глікогену, ліпофусцину,
- г) пігментних.

42. Як називається м'язова тканина, клітини якої мають веретеноподібні клітини з поодиноким ядром:

- а) скелетна,
- б) гладка мезенхімальна,
- в) серцева,
- г) гладка міоепітеліальна.

ЗАПИТАННЯ ДО РУБІЖНИХ КОНТРОЛІВ

Запитання та завдання до модуля 1

1. Дайте визначення тканин і наведіть їх класифікацію.
2. Охарактеризуйте загальні морфологічні та функціональні ознаки епітеліїв.
3. Охарактеризуйте базальну, латеральну й апікальну цитолемі епітеліоцитів.
4. Назвіть типи епітеліїв згідно з морфофункціональною класифікацією та охарактеризуйте їх.
5. Укажіть типи епітеліїв згідно з гістогенетичною класифікацією.
6. Назвіть різновиди одношарових епітеліїв і типові приклади їхньої локалізації.
7. Охарактеризуйте різновиди багатшарових епітеліїв і типові приклади їх локалізації.
8. опишіть клітинний склад шарів багатшарового зроговілого та незроговілого епітеліїв.
9. Охарактеризуйте будову й особливості цитоскелета епітеліальних клітин.
10. опишіть будову та функції базальної мембрани.
11. Охарактеризуйте особливості фізіологічної регенерації різних типів епітелію.
12. Наведіть класифікацію екзокринних епітеліальних залоз.

13. Опишіть загальну будову залозистих епітеліоцитів екзокринних і ендокринних залоз, особливості їхньої ультраструктури.
14. Наведіть приклади екзокринних залоз з різною будовою і характером секрету.
15. Назвіть і охарактеризуйте фази секреторного циклу.
16. Дайте характеристику різним способам виділення секрету залозистими клітинами й особливостям їхньої фізіологічної регенерації.
17. Перерахуйте джерела розвитку м'язових тканин.
18. Наведіть класифікацію м'язових тканин.
19. Охарактеризуйте структурні одиниці кожного виду м'язової тканини.
20. Охарактеризуйте структури, які належать до опорного, трофічного, скоротливого апаратів скелетного м'язового волокна.
21. Перерахуйте структурні складові міофібрили.
22. Які ділянки міофібрили зумовлюють її поперечну смугастість.
23. Опишіть структуру саркомера.
24. Дайте ультрамікроскопічну характеристику А- і І-дискам.
25. Назвіть гістофізіологічні типи скелетних м'язових волокон і охарактеризуйте їхні особливості.
26. Охарактеризуйте структури гладкого міоциту.
27. Охарактеризуйте способи міжклітинних контактів у гладкому м'язі.
28. Охарактеризуйте механізм скорочення скелетного м'язового волокна.
29. Охарактеризуйте механізм скорочення гладкого міоциту.
30. Опишіть структуру скоротливих кардіоміоцитів.
31. Які особливості будови провідних (атипових) кардіоміоцитів?
32. Охарактеризуйте основні етапи гістогенеза скелетної м'язової тканини.
33. Опишіть гістогенез серцевої м'язової тканини.
34. Охарактеризуйте зв'язок м'язів з сухожилками.
35. Охарактеризуйте регенераторні властивості різних типів м'язової тканини.
36. Назвіть ембріональні джерела розвитку нервової тканини.

37. Назвіть нейrocити за морфологічною та функціональною класифікацією.
38. Охарактеризуйте особливості будови ядра, загальних і спеціальних органел нейрона, особливості будови відростків.
39. Охарактеризуйте типи нервових волокон.
40. Охарактеризуйте складові частини мієлінового нервового волокна.
41. Охарактеризуйте складові частини безмієлінового нервового волокна.
42. Якими стадіями розвивається мієлінове нервеве волокно?
43. Охарактеризуйте типи нервових закінчень.
44. Охарактеризуйте типи міжнейронних синапсів.
45. Перерахуйте структурні компоненти синапсів та вкажіть механізм передачі імпульсу.
46. Дайте класифікацію нейроглій і охарактеризуйте їхні функції.
47. Охарактеризуйте різновиди астроцитів, їхню будову та функції.
48. Охарактеризуйте будову та функції олігодендроцитів.
49. Охарактеризуйте будову та функції епендімоцитів.
50. Охарактеризуйте будову та функції мікрогліоцитів.

Запитання та завдання до модуля 2

1. Охарактеризуйте основні етапи ембріонального гемопоезу, терміни найбільшої гемопоетичної активності в кожному органі.
2. Охарактеризуйте особливості ембріонального кровотворення в печінці та селезінці.
3. Охарактеризуйте лімфо-мієлоїдний період ембріонального кровотворення.
4. Опишіть цитофізіологічні особливості стовбурової клітини.
5. Охарактеризуйте основні класи кровотворних клітин: стовбурові, родоначальні, клітини-попередники, зрілі.
6. Дайте характеристику колонієутворювальних одиниць гемопоезу.
7. Опишіть основні цитологічні зміни в ході еритропоезу.
8. Охарактеризуйте особливості поділу стовбурових, клітин-попередників і бластів.

9. Охарактеризуйте зміни кровотворних клітин під час гранулоцитопоезу.
10. Назвіть стадії моноцитопоезу і дайте цитологічну характеристику різних типів клітин.
11. Опишіть цитологічні зміни в ході мегакаріоцитопоезу (тромбоцитопоезу).
12. Охарактеризуйте клітинні елементи лімфоцитарного ряду.
13. В які клітини диференціюються моноцити периферичної крові?
14. Охарактеризуйте складові компоненти пухкої волокнистої сполучної тканини.
15. Охарактеризуйте локалізацію і функції пухкої волокнистої сполучної тканини.
16. Охарактеризуйте клітинні елементи пухкої волокнистої сполучної тканини.
17. Охарактеризуйте складові частини міжклітинної речовини пухкої волокнистої сполучної тканини.
18. Охарактеризуйте види волокон, які входять до складу міжклітинної речовини пухкої волокнистої сполучної тканини, вкажіть їх морфофункціональні особливості.
19. Охарактеризуйте цитологічні особливості і функції фібробласта.
20. Охарактеризуйте цитологічні особливості та функції макрофага.
21. Дайте характеристику макрофагальної системи організму.
22. Охарактеризуйте цитологічні особливості і функції тканинних базофілів.
23. Охарактеризуйте цитологічні особливості адипоцитів.
24. Охарактеризуйте цитологічні особливості пігментоцитів.
25. Охарактеризуйте цитологічні особливості і функції плазмоцитів.
26. Охарактеризуйте клітини і вкажіть складові компоненти міжклітинної речовини ретикулярної тканини.
27. Охарактеризуйте основні функції і локалізацію ретикулярної тканини.
28. Охарактеризуйте будову жирової тканини, її різновиди.
29. Охарактеризуйте особливості будови слизової і пігментної тканин.

30. Охарактеризуйте різновиди щільних сполучних тканин.
31. Вкажіть локалізацію в організмі щільної неоформленої та оформленої сполучної тканини.
32. Охарактеризуйте види хрящової тканини.
33. Назвіть складові компоненти хрящової тканини.
34. Охарактеризуйте шари надхряща, їх тканинний склад і функції.
35. Охарактеризуйте структурні компоненти міжклітинної речовини хрящової тканини.
36. Назвіть хімічний склад основної речовини хрящової тканини.
37. Охарактеризуйте особливості міжклітинної речовини еластичного хряща.
38. Охарактеризуйте особливості міжклітинної речовини волокнистого хряща.
39. Охарактеризуйте процес росту гіалінового хряща.
40. Охарактеризуйте види кісткової тканини.
41. Які типи клітин входять до складу кісткової тканини? Опишіть їхню будову та функції.
42. Охарактеризуйте морфологічні особливості остеоцита, остеобласта, остеокласта.
43. Охарактеризуйте компоненти міжклітинної речовини кісткової тканини.
44. Охарактеризуйте будову остеона.
45. Вкажіть структурні компоненти окістя і ендоста.
46. Назвіть морфологічні особливості будови остеобласта.
47. Вкажіть особливості будови остеокласта.
48. Яку функцію виконують остеоцити, остеобласти й остеокласти?
49. Охарактеризуйте типи окостеніння.
50. Охарактеризуйте гістохімічні зміни в кістковій тканині, яка розвивається.
51. Охарактеризуйте етапи регенерації кісткової тканини після пошкодження.
52. Охарактеризуйте процес перебудови кісткової тканини.
53. Порівняйте структуру кісткової та хрящової тканин.

***Модуль-контроль** формується із завдань проміжних модулів

ПЕРЕЛІК ТЕМ ІНДИВІДУАЛЬНИХ НАУКОВО-ДОСЛІДНИХ ЗАВДАНЬ (ІНДЗ)*

1. Остеогістогенез – вікові особливості.
2. Гістогенез нервової тканини.
3. Гемопоез – вікові особливості.
4. Гістологічна структура органів кишково-шлункового тракту.
5. Гістологічна структура легень в ембріональний та ранній постембріональний періоди.
6. Синапси: типи, будова, функціонування.
7. Стовбурові клітини – перспективи застосування.
8. Філогенез м'язової тканини.
9. Гістологічна структура елементів ендокринної системи.
10. Гістологічні основи імунного захисту.
11. Гістологічна структура ока.
12. Шкіра: гістологічна структура та регенерація.
13. Будова сенсорних епітеліальних клітин.
14. Гістологічна структура підшлункової залози.
15. Особливості гістологічної будови органів видільної системи в різних класах хордових.
16. Механізми регуляція гемопоезу.
17. Еволюція еритроцитів.
18. Сучасні теорії розвитку тканин.
19. Основи гістохімічного аналізу.
20. Імунокомпетентні клітини.
21. Поодинокі гормонопродуруючі клітини.
22. Особливості розвитку, будови та циклічної активності волосяних фолікул.
23. Мієлопоез та його вікові особливості.
24. Запальний процес як комплексна відповідь тканин внутрішнього середовища.

* – наведені лише орієнтовні теми ІНДЗ, а тому за студентом залишається право трансформувати запропоновані або запропонувати власні теми теоретичних досліджень (за умови узгодження з викладачем)

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

Основна

1. Загальна цитологія і гістологія: підручник / М. Е. Держинський, Н. В. Скрипник, Г. В. Островська та ін.; за ред. М. Е. Держинського. – Київ: ВНЦ «Київський університет», 2010. – 575 с.
2. Гістологія з основами гістологічної техніки: підручник/ під ред. В.П. Пішака. – Київ: Кондор, 2008. – 400 с.
3. Гістологія людини / О.Д. Луцик, А.Й. Іванова, К.С. Кабак, Ю.Б. Чайковський. – Київ: Книга плюс, 2003. – 592 с.
4. Трускавецький Є.С., Мельниченко Р.К. Гістологія з основами ембріології. – Житомир: Волинь, 2003. – 184 с.
5. Аносов И.П., Золотова Т.Е. Основы гистологии. – Київ: Твім інтер, 2002. – 316 с.

Додаткова

6. Чайковський Ю.Б., Сокурєнко Л.М. Гістологія, цитологія та ембріологія: атлас для самостійної роботи студентів.– Луцьк: Волинська обл. друк, 2006 – 156 с.
7. Держинський М.Е., Гарматіна С.М., Данілова О.В., Пазюк Л.М. Загальна цитологія та гістологія: навч. посібник до лабораторних занять. – Київ: ВПЦ «Київський університет», 2002. – 288 с.
8. Шуст І. Гістологія з основами ембріології: навч. посібник. – Тернопіль: Навчальна книга – Богдан, 2004. – 272 с.
9. Спеціальна гістологія та ембріологія. Практикум: навч. посібник / В.К. Напханюк, Л.В. Арнаутова, С.П. Заярна. – Одеса: Одес. держ. мед. унів., 2001.– 268 с.
10. Данилов Р.К. Гистология, эмбриология, цитология: учебник для студентов медицинских ВУЗов. – Москва: МИА, 2006. – 456 с.
11. Мяделец О.Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии. – Москва: Медицинская книга, 2002. – 367 с.
12. Юшканцева С.И., Быков В.Л. Гистология, цитология и эмбриология. Краткий атлас: учебное пособие. – Санкт-Петербург: ПИ-2, 2006. – 96 с.

ЗМІСТ

Інструктивно-методична картка до роботи з навчально-методичним посібником.....	3
Етапи виготовлення і контрастування гістологічних препаратів.....	5
Епітеліальна тканина.....	9
Лабораторна робота №1.....	18
Тканини внутрішнього середовища.....	21
Кров та лімфа.....	21
Лабораторна робота №2.....	32
Власне сполучна тканина.....	35
Лабораторна робота №3.....	52
Скелетні сполучні тканини.....	54
Лабораторна робота №4.....	73
М'язова тканина.....	76
Лабораторна робота №5.....	91
Нервова тканина.....	93
Лабораторна робота №6.....	101
Приклади тестових завдань.....	103
Запитання до рубіжних контролів.....	111
Перелік тем індивідуальних науково-дослідних завдань.....	116
Рекомендована література.....	117

Навчальне видання

Олексій Ігорович **Худий**
Лілія Миколаївна **Васіна**

ГІСТОЛОГІЯ

Навчально-методичний посібник
для лабораторних занять та самостійної роботи

Літературний редактор

Валентина Петрівна Ряднова