

**МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ  
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ МЕДИЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

Кафедра: ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ, ЕМБРІОЛОГІЇ ТА ПАТОЛОГІЧНОЇ  
МОРФОЛОГІЇ З КУРСОМ СУДОВОЇ МЕДИЦИНИ

**ЗАТВЕРДЖУЮ**  
Проректор з науково-педагогічної роботи  
**Едуард БУРЯЧКІВСЬКИЙ**  
«7» вересня 2025 р.



**МЕТОДИЧНА РОЗРОБКА  
ДО ЛЕКЦІЙ КУРС І, ФАКУЛЬТЕТ «СТОМАТОЛОГІЧНИЙ»  
НАВЧАЛЬНА ДИСЦИПЛІНА «ГІСТОЛОГІЯ»**

**Затверджено:**  
На засіданні кафедри гістології,  
цитології, ембріології та  
патологічної морфології  
з курсом судової медицини  
Протокол № 1 від «27»  
Зав. каф. АЧ серпня 2025 року  
Варвара СИТНІКОВА

**Одеса 2025**

**МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ  
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ МЕДИЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

Кафедра: ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ, ЕМБРІОЛОГІЇ ТА ПАТОЛОГІЧНОЇ  
МОРФОЛОГІЇ З КУРСОМ СУДОВОЇ МЕДИЦИНИ

**ЗАТВЕРДЖУЮ**

Проректор з науково-педагогічної роботи

\_\_\_\_\_ Едуард БУРЯЧКІВСЬКИЙ

«\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2025 р.

**МЕТОДИЧНА РОЗРОБКА  
ДО ЛЕКЦІЙ З НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ  
ГІСТОЛОГІЯ, ЦИТОЛОГІЯ ТА ЕМБРІОЛОГІЯ**

Факультет, курс: Стоматологічний факультет, 1 курс

**Затверджено:**

Засіданням кафедри гістології, цитології, ембріології та патологічної  
морфології з курсом судової медицини

Одеського національного медичного університету

Протокол № \_\_\_ від «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 20 року

Завідувач кафедри

\_\_\_\_\_ Варвара СИТНІКОВА

Методичні розробки підготовлені:

доктор філософії Phd, доцент Ватан М.М.

Одеський національний медичний університет, кафедра гістології, цитології ембріології та патологічної морфології з курсом судової медицини.

канд.б.наук, доцент Баштан С.О.

канд.б.наук, доцент Кириленко Н.А.

доктор філософії Phd, асистент Журенко О.

канд.б.наук, доцент Русакова М.Ю.

Зміст

1. Введення. Гістологічна техніка. Цитологія.....	4
2. Введення до вчення про тканини. Епітеліальні тканини.....	17
3. Кров, лімфа. Кровотворення.....	27
4. Сполучні тканини. Власне сполучна тканина. Хрящова та кісткова.....	39
5. Тканини спеціального призначення. М'язова і нервова.....	49
6. Нервова система.....	64
7. Органи чуття.....	77
8. Серцево-судинна система.....	88
9. Органи кровотворення та імунологічного захисту.....	98
10. Ендокринна система.....	109
11. Сечовидільна система.....	120
12. Чоловіча і жіноча статеві системи.....	125
13. Медична ембріологія.....	137
14. Органи ротової порожнини. Будова та розвиток зубів.....	147
15. Травна система. Травна трубка.....	167
16. Травні залози, печінка, підшлункова.....	173
17. Дихальна система.....	192

## Лекція № 1.

### **Тема: Введення до курсу гістології, цитології та ембріології. Гістологічна техніка.**

**Мета:** Ознайомити студентів з історією розвитку гістології, цитології та ембріології як окремих наук, їх роллю у формуванні медико-біологічних знань; розкрити сучасні підходи до клітинної теорії; показати взаємозв'язок гістології з іншими науками; ознайомити з основними етапами і методами гістологічної техніки, що є базою для подальшого вивчення мікроскопічної будови органів і тканин.

#### **Основні поняття:**

1. Формування гістології, цитології та ембріології як окремих галузей біологічної науки.
2. Еволюція уявлень про будову клітини та сучасне значення клітинної теорії.
3. Історичні етапи становлення мікроскопічних досліджень тканин і клітин.
4. Внесок українських учених у розвиток морфологічних наук.
5. Актуальні напрями вивчення мікроскопічної організації живих організмів.
6. Роль міждисциплінарних підходів у розвитку гістологічних досліджень.
7. Принципи підготовки біологічного матеріалу для мікроскопічного аналізу.

#### **План лекції:**

1. Вхідний рівень знань.
2. Виникнення гістології, цитології та ембріології як самостійних наук.
3. Основні положення клітинної теорії на сучасному етапі розвитку науки.
4. Розвиток гістології, цитології та ембріології в Україні.
5. Сучасний етап розвитку гістології, цитології та ембріології.
6. Зв'язок гістології з іншими науками медико-біологічного профілю.
7. Гістологічна техніка.

#### **1. Вхідний рівень знань.**

**Цитології, гістології і ембріології** поряд з анатомією, фізіологією, генетикою та біохімією належить важливе місце в науці і практиці, оскільки вони є фундаментом медичної освіти і являють собою не лише важливу передумову в пізнанні загальних біологічних закономірностей, що визначають життя організму людини на всіх етапах його онтогенезу, а й створюють необхідну базу для вивчення клінічних дисциплін - патологічної анатомії, хірургії, терапії, акушерства і гінекології, імунології, інфекційних та паразитарних захворювань тощо.

Для лікаря значення цитології, гістології і ембріології зростає при вирішенні проблем проліферації клітин, які вирощують у штучних умовах, збереженні статевих клітин для штучного запліднення, діагностиці причин ембріональної смертності та трансплантації ембріонів, періодизації розвитку зародка.

Сучасна медико-біологічні науки широко застосовує гістологічні методи під час проведення гематологічних досліджень, біопсії та інших сучасних методів діагностики.

Цитологія та ембріологія є початковими дисциплінами в тому розумінні, що дають основні елементи понять про тонку та найтоншу будову й функціональні прояви життя на субклітинному, клітинному, тканинному і органному рівнях.

Поряд із засвоєнням теоретичного курсу студент зможе навчитися працювати з мікроскопом, оволодіти основними навичками виготовлення гістологічних препаратів та аналізувати їх стосовно специфіки будови клітин, тканин і органів, читати електронні мікрофотографії внутрішньоклітинних та тканинних структур організму людини.

Отже, комплексне вивчення **дисципліни цитологія, гістологія і ембріологія** стане основою набуття студентами сучасних фундаментальних знань щодо закономірностей структурної організації та гістогенезу клітин, тканин, органів не тільки з метою пізнання загальнобіологічних законів, що визначаються життям, але й для творчого управління життєвими процесами організму: обміном речовин, розвитком, ростом, спадковістю, репродукцією. Це особливо важливо на сучасному етапі – для подальшого розвитку теоретичних та практичних досліджень з молекулярної біології, біофізики, генної інженерії.

## **2. Виникнення гістології, цитології та ембріології як самостійних наук.**

Термін «гістологія» (*histos* – тканина, *logos* – вчення) запропонував німецький вчений Р. Майер у 1819 р., назвавши так науку про тканини багатоклітинних тварин та людини. Однак обсяг і знання предмету гістології зараз вийшли за межі дослівного перекладу його назви. Гістологія вивчає не тільки тканини, але і клітини, з яких вони складаються, будова органів і систем організму.

**Завдання сучасної гістології** полягає у формуванні наукового світогляду про єдність органічної природи. Різноманітні методики гістологічних досліджень дають змогу вивчати організм на різних рівнях – субклітинному, клітинному, тканинному, окремих органів та цілісного організму.

Згідно з цим існують такі розділи предмету: **цитологія** (наука про клітину); **загальна гістологія, або власне гістологія** (вивчає тканини); **спеціальна гістологія** (вивчає будову органів і їх систем). Тісно пов'язана з гістологією

також наука про розвиток зародка – **ембріологія**, оскільки структури організму вивчаються у процесі їхнього виникнення і розвитку. Ембріологія, як і цитологія, нині відокремилися від гістології і є самостійною наукою, але в навчальному курсі медичних та стоматологічних факультетів медичних університетів вони об'єднані в один предмет разом з гістологією. Таким чином, повна назва курсу – **«Цитологія, гістологія, ембріологія»**.

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

### **3. Основні положення клітинної теорії на сучасному етапі розвитку науки**

Клітинна теорія, сформульована в середині XIX століття вченими Матіасом Шлейденом, Теодором Шванном та Рудольфом Вірховом, є однією з основоположних теорій біології. Вона стверджує, що всі живі організми складаються з клітин, які є основними структурними та функціональними одиницями живих організмів. Клітинна теорія значно розширила наше розуміння біологічних процесів і стала основою для розвитку сучасних галузей біології, таких як молекулярна біологія, генетика та біохімія.

На сучасному етапі розвитку науки клітинна теорія була доповнена і уточнена з урахуванням новітніх досягнень в області мікроскопії, молекулярної біології та генетики. Ось основні положення клітинної теорії в її сучасному вигляді:

1. **Клітина є основною одиницею живого організму.** Усі організми, від одноклітинних до багатоклітинних, складаються з клітин. Клітина є структурною і функціональною одиницею життя.
2. **Кожна клітина виникає з іншої клітини.** Це положення ґрунтується на принципі, що клітини не виникають спонтанно, а утворюються внаслідок

поділу інших клітин. Це явище, яке вивчається в рамках клітинного поділу (мітозу та мейозу), є основою для росту, розвитку та відновлення тканин.

3. **Клітини мають спільну хімічну та структурну основу.** Незважаючи на велику різноманітність типів клітин, всі вони мають загальні структурні елементи: клітинну мембрану, цитоплазму, органели та генетичний матеріал, що міститься в ядрі або у вигляді нуклеоїда (в одноклітинних організмах).
4. **Клітина є основною одиницею функціонування всіх біологічних процесів.** Всі фізіологічні процеси, включаючи обмін речовин, енергетичні перетворення, синтез білків та інших молекул, здійснюються в межах клітини. Метаболічні шляхи, такі як гліколіз, цикл Кребса, синтез ДНК і РНК, відбуваються в клітинних органелах.

Одеський національний медичний університет, кафедра гістології, цитології ембріології та патологічної морфології з курсом судової медицини.

5. **Інформація для розвитку та функціонування клітини зберігається в генетичному матеріалі.** Сучасні дослідження показали, що ДНК є носієм генетичної інформації, яка передається від клітини до клітини під час поділу і є основою для розвитку організмів.
6. **Міжклітинні взаємодії мають важливе значення для функціонування організмів.** У багатоклітинних організмах клітини не існують ізольовано, а взаємодіють між собою через різноманітні сигнальні шляхи, які регулюють розвиток, функціонування і взаємодію клітин у тканинах та органах.
7. **Спеціалізація клітин та організація тканин.** У багатоклітинних організмах клітини спеціалізуються на виконанні різних функцій. Цей процес є основою для утворення тканин, органів та організмів з їхнім унікальним функціональним розподілом.

Сучасні дослідження у сфері молекулярної біології, генетики, біохімії та нанотехнологій продовжують розвивати клітинну теорію, відкриваючи нові аспекти клітинної біології, зокрема на рівні молекул, органел, а також клітинних взаємодій і регуляційних механізмів. Клітинна теорія на сьогоднішній день є основою для розуміння багатьох біологічних процесів і має великий вплив на медичні науки, біотехнології та інші прикладні науки.

#### **4. Розвиток гістології, цитології та ембріології в Україні.**

Вітчизняна гістологія, цитологія та ембріологія розвивалася в тісному зв'язку із світовою наукою і прогресом мікроскопічної техніки.

Спочатку гістологія викладалася у вигляді курсу в програмі суміжних дисциплін - анатомії та фізіології. У 60-х роках ХІХ ст. були засновані кафедри у Харківському (1864) та Київському (1868) університетах.

Кафедру в Харківському університеті очолив Н. А. Хржонщевський (1836–1917). Йому належать оригінальні роботи про будову наднирників, легень, печінки, кровопостачання нирок тощо.

Кафедру гістології в Київському університеті очолив у 1868 р. П. І. Перемежко (1833–1893). Дослідження гістологів Київської школи були спрямовані на вивчення розвитку зародкових листків ембріона, ока, наднирників, селезінки, м'язової тканини, а також гістологічної будови різних органів – печінки, щитоподібної та підшлункової залоз, кісткового мозку, кровоносних судин тощо.

Серед перших вчених, які зробили вагомий внесок у розвиток цитології, варто відзначити Миколу Бехтерева, який займався вивченням клітин нервової системи. Цитологія набула подальшого розвитку завдяки досягненням мікроскопії, молекулярної біології та генетики. В Україні активно працювали наукові центри, зокрема Київський університет та Інститут клітинної біології, де проводилися дослідження клітинних процесів, таких як апоптоз і клітинний цикл.

Одним з видатних досягнень вітчизняної цитології стало дослідження клітинної патології, зокрема, вивчення впливу токсичних речовин на клітини. Завдяки роботам таких науковців, як Георгій Деркач, були розроблені нові методи вивчення клітин і органел, що стали основою для сучасних підходів у клітинній біології.

### 3. Розвиток ембріології в Україні

Ембріологія в Україні почала розвиватися в кінці XIX — на початку XX століття як частина анатомії. Однак завдяки працям таких вчених, як Іван Пулюй та Володимир Бец, до середини XX століття в Україні сформувалась незалежна галузь ембріології. На той час вчені зосереджували свої дослідження на зародкових процесах у тварин і людині, зокрема вивчаючи диференціацію тканин і органів на ранніх етапах розвитку.

З 1950-х років ембріологія стала невід'ємною частиною медичних та біологічних досліджень, і значний внесок у її розвиток зробили вчені Київського університету, Інституту молекулярної біології та генетики НАН України, а також Інституту зоології НАН України.

### 5. Сучасний етап розвитку гістології, цитології та ембріології.

Сучасний етап розвитку гістології, цитології та ембріології характеризується значними досягненнями завдяки впровадженню новітніх технологій та міждисциплінарному підходу.

**1. Молекулярна біологія та генетика.** Гістологія та цитологія активно використовують методи молекулярної біології, такі як полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР), CRISPR/Cas9 та секвенування наступного покоління (NGS). Вони дозволяють вивчати структуру та функції клітин і тканин на геномному

рівні, що важливо для виявлення генетичних порушень і розробки персоналізованої медицини.

**2. Органоїди та 3D-біодрук.** В ембріології активно розвивається технологія створення органоїдів – тривимірних структур, які імітують функціонування органів людини. Це відкриває нові можливості для вивчення органогенезу, тестування ліків та моделювання захворювань, наприклад, хвороби Альцгеймера чи раку. 3D-біодрук дозволяє створювати складні тканини, що використовуються у трансплантології та регенеративній медицині.

**3. Новітні методи візуалізації.** Сучасні технології, такі як суперрезолюційна мікроскопія (STED, SIM, PALM/STORM), рентгенівська томографія з нанометровою роздільною здатністю та мультимодальна мікроскопія, дозволяють аналізувати тканини та клітини з надзвичайною деталізацією. Такі інструменти допомагають вивчати динамічні процеси в клітинах у реальному часі.

**4. Штучний інтелект.** ШІ активно застосовується для аналізу гістологічних препаратів, виявлення патологічних змін у тканинах і прогнозування результатів лікування. Алгоритми машинного навчання оптимізують діагностику ракових захворювань, аналізуючи сотні тисяч зразків з високою точністю.

**5. Синтетична біологія.** Нові підходи у синтетичній біології дозволяють створювати штучні клітини та тканини. Це забезпечує фундаментальні відкриття в ембріології, такі як створення синтетичних ембріонів, що використовуються для вивчення ранніх стадій розвитку організму.

**6. Вивчення мікробіому.** У дослідженнях тканин і клітин все більше уваги приділяють ролі мікробіому. Його взаємодія з тканинами організму важлива для розуміння таких процесів, як імунна відповідь, регенерація тканин та розвиток хронічних захворювань.

**7. Біоетика та регулювання.** Стрімкий розвиток цих наук викликає важливі етичні питання. Наприклад, дослідження ембріонів і генетичне редагування потребують чітких регуляцій та обговорення етичних меж.

Таким чином, сучасний етап розвитку гістології, цитології та ембріології ґрунтується на досягненнях молекулярної біології, нових методах візуалізації, інтеграції штучного інтелекту та впровадженні міждисциплінарних технологій, які спільно сприяють прогресу у медичній науці.

## **6. Зв'язок гістології з іншими науками медико-біологічного напрямку**

Гістологія, як наука, що вивчає мікроскопічну будову тканин та органів, має тісний зв'язок з багатьма іншими дисциплінами медико-біологічного профілю. Її інтеграція з іншими науками дозволяє розширювати горизонти досліджень і знаходити нові підходи до розв'язання важливих медичних і біологічних проблем.

**1. Анатомія.** Гістологія тісно пов'язана з анатомією, оскільки вона

дозволяє вивчати мікроструктуру органів і тканин, що є основою для розуміння їх макроскопічної будови. Вивчення гістології допомагає детальніше зрозуміти функціонування різних органів, а також дає можливість уточнити діагноз при патологічних змінах.

**2. Фізіологія.** Вивчення гістологічних структур дозволяє краще зрозуміти фізіологічні процеси в організмі. Наприклад, вивчення мікроструктури нервової тканини допомагає зрозуміти механізми передачі нервових імпульсів, а також процеси регенерації тканин у відповідь на ушкодження.

**3. Біохімія.** Біохімія і гістологія тісно взаємодіють через вивчення хімічного складу тканин. Наприклад, гістохімічні методи дозволяють досліджувати локалізацію певних біологічно активних молекул (ферментів, білків, кислот тощо) в клітинах та тканинах, що дає змогу краще зрозуміти метаболічні процеси.

**4. Мікробіологія.** Гістологія використовується для вивчення тканин, уражених інфекціями. Зокрема, вона дозволяє досліджувати зміни, які відбуваються в клітинах і тканинах при інфекційних захворюваннях, таких як бактеріальні або вірусні інфекції, а також визначати механізми розвитку запалення.

**5. Патологія.** Гістологія є важливою складовою патології, оскільки вона дає змогу вивчати морфологічні зміни в тканинах, що виникають внаслідок хвороб. Це включає вивчення пухлин, запальних процесів, дегенеративних змін і порушень кровообігу. Гістологічне дослідження є основою для постановки точного діагнозу та вибору ефективного лікування.

**6. Фармакологія.** Гістологія відіграє важливу роль у фармакології, оскільки дослідження мікроструктури тканин дозволяє оцінити ефекти різних лікарських засобів на органи і тканини. Це включає вивчення токсичних ефектів, а також механізмів дії препаратів на клітинному рівні.

**7. Онкологія.** Гістологія є основною наукою для дослідження ракових пухлин. З допомогою гістологічних методів можна визначити тип пухлини, стадію її розвитку та прогноз захворювання, що має велике значення для вибору лікування.

**8. Молекулярна біологія.** Молекулярна біологія вивчає молекули, які складають організми, зокрема ДНК, РНК, білки та інші біомолекули. Гістологія використовує ці методи для дослідження молекулярних маркерів, що відображають функціональні та структурні зміни в тканинах. Імуногістохімія, протеоміка та геноміка є важливими для вивчення молекулярних аспектів будови тканин та їх змін під час хвороб.

**9. Біотехнологія.** Гістологія активно співпрацює з біотехнологією в дослідженні тканин та органів, особливо в сфері регенеративної медицини та тканинної інженерії. Розробка біосумісних матеріалів для трансплантацій, використання стовбурових клітин для відновлення тканин та органів також

неможливе без глибоких знань про гістологічну структуру органів.

**10. Регенеративна медицина.** Регенеративна медицина, що фокусується на відновленні або заміні ушкоджених органів та тканин, не може обійтися без гістологічних досліджень. Використання стовбурових клітин та інших біологічних підходів для відновлення тканин та органів вимагає детального вивчення тканинної будови та функціональних змін у процесі регенерації.

Отже, гістологія є важливою складовою частиною медико-біологічного дослідження, що тісно взаємодіє з різними науками. Її роль у розвитку медицини, біотехнологій, фармацевтики та багатьох інших дисциплін полягає в тому, щоб забезпечити наукове розуміння структурних та функціональних особливостей органів і тканин, що є основою для діагностики та лікування захворювань.

### **7. Гістологічна техніка.**

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

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

Перший етап під час виготовлення препарату – **одержання матеріалу**. Вже на цьому етапі, як і на всіх наступних, слід уникати зайвого травмування об'єкта. Тому, вирізаючи шматочок органачи тканини, треба брати гострі ножиці або лезо, не стискати тканини пінцетом, шматки беруться невеликих розмірів – близько 1 см<sup>3</sup>. Матеріал повинен бути свіжим, брати його треба якомога швидше після евтаназії експериментальної тварини або смерті людини.

Наступний етап – **фіксація матеріалу**, яка здійснюється шляхом занурення взятого шматочка у фіксувальну рідину. Метою цього етапу є закріплення гістологічних структур і макромолекул у тому місці і стані, у якому вони були в живому об'єкті. Звичайно фіксатори зумовлюють певні зміни прижиттєвого стану структур, але можна добором спеціальних фіксувальних агентів звести ці

зміни до мінімуму. Фіксаторами служить спирт (етиловий, метиловий), розчини формаліну, солі важких металів, кислоти (оцтова, пікринова, осмієва). Частіше застосовуються різні складні фіксувальні суміші, які включають названі компоненти у різних співвідношеннях.

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

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

У гістології існує багато методів **фарбування** препаратів і застосовується багато різних барвників залежно від мети дослідження. **Гістологічні барвники** за походженням поділяють на рослинні, тваринні та синтетичні (анілінові). Прикладом рослинних барвників є гематоксилін, який одержують з кори кампешового дерева, що росте у Центральній Америці, а тваринних – кармін, який отримують з комах – кошенілі. Абсолютна більшість барвників є синтетичними – еозин, фуксин, азур тощо.

Найважливішою є класифікація гістологічних барвників за хімічними властивостями, оскільки на ній ґрунтується низка понять і термінів, які будуть зустрічатися протягом усього курсу. Отже, за хімічними властивостями гістологічні **барвники поділяють на кислі, основні та нейтральні.**

Властивості кислих барвників обумовлюються групами  $-\text{COOH}$ ,  $-\text{HSO}_3$ ,  $-\text{H}_2\text{PO}_3$ , це так звані аніонні барвники. Кислі барвники фарбують цитоплазму клітини, їх називають цитоплазматичними. Прикладом таких барвників можуть бути еозин (дає яскраво-рожевий колір), світлий зелений (дає зелений колір). Гістологічні структури, що здатні зафарбовуватися кислими барвниками, називають оксифільними (ацидофільними, еозинофільними). Це, наприклад, цитоплазматичні гранули еозинофільних лейкоцитів, колагенові волокна тощо.

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

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

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

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

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

Крім описаних тонких зрізів є ще інші види гістологічних препаратів, які використовують значно рідше, лише в окремих випадках. До них належать

мазки (крові, кісткового мозку, слини тощо), відбитки (печінки, тимусу, слизової оболонки сечового міхура), плівки (сполучної тканини, плеври, очеревини, м'якої м'язової оболонки), тотальні препарати (зародки ранніх стадій розвитку, статеві клітини).

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

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

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

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

**Люмінесцентна (або флюоресцентна) мікроскопія** ґрунтується на явищі люмінесценції, тобто властивості живих структур світитися за умови поглинання променів короткохвильової (ультрафіолетової, фіолетової або синьої) частини спектра. У такому разі довжина хвилі флюоресценції завжди більша від довжини хвилі збуджувального світла. Усім живим клітинам властива флюоресценція, яка має назву власної, або первинної. Вона є слабкою, і тому частіше використовують, так звану, вторинну флюоресценцію, коли об'єкти попередньо обробляють спеціальними барвниками – **флюохромами**. З

останніх найчастіше вживають акридин оранжевий. У разі його використання ядра клітин, що містять ДНК, дають яскраво-зелене світіння, а цитоплазма внаслідок наявності РНК – яскраво-червоне.

За останні десятиліття значного поширення набули методи гістохімії, авторадіографії, імуноморфології, цитоспектрофотометрії.

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

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

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

**Цитоспектрофотометрія** – метод кількісного вимірювання вмісту різних речовин у клітині на основ вивчення спектрів поглинання ними світлових променів.

**Метод проточної цитометрії** дає змогу аналізувати характеристики клітин у суспензії, які перетинають сфокусований лазерний промінь. Відповідний прилад має назву цитофлюорографа. За допомогою цього методу можуть визначити розміри і форму клітин, їх життєздатність, розділяти клітини вихідної суспензії на субпопуляції.

Великим кроком уперед у розвитку техніки мікроскопічних досліджень було створення і застосування електронного мікроскопа. В електронному

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

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

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

Роздільна відстань або роздільна здатність мікроскопа – це мінімальна відстань між двома точками на гістологічному препараті, які за допомогою мікроскопа можна розрізнити як дві окремі точки, що не зливаються. Роздільна відстань свідчить про найменші розміри структур, які можна розглянути за допомогою даного мікроскопа. На основі роздільної відстані світлового мікроскопа роблять умовний поділ структур на мікроскопічні, тобто більше ніж  $0,2$  мкм, і субмікроскопічні – менші ніж  $0,2$  мкм.

**Метод скануючої електронної мікроскопії.** Останні можна побачити лише під електронним мікроскопом. Зараз у дослідницькій роботі все ширше використовуються сканувальні (або растрові) електронні мікроскопи, які дають тривимірні (об'ємні) зображення об'єкта. Важливими позитивними якостями цього виду мікроскопії є велика глибина різкості (у  $100 - 1000$  разів більша, ніж у світлового мікроскопа), широкий діапазон зміни збільшення (від  $10$  до десятків тисяч разів) і висока роздільна здатність.

**Поняття про артефакт.** У процесі підготовки об'єкта для дослідження під мікроскопом, не зважаючи на намагання не змінювати прижиттєвого вигляду досліджуваного матеріалу, зміни у ньому, хочу й мінімальні, можуть виникати. Штучний утвір, що з'являється в об'єкті під час підготовки його для дослідження і може бути причиною отримання хибних результатів, одержав назву **артефакту** (від латинського «*artefactum*» – штучно зроблене). Під час

гістологічного дослідження артефакти можуть бути грубими і досить простими, які легко розпізнаються, однак можуть бути і такими, розпізнати які можна лиш досвідчений гістолог. Прикладом простих артефактів є пухирці повітря, що потрапляють у препарат у разі накривання його покривним скельцем, або волокна тканини, якою протирають це скельце перед накриванням. Це може бути також осад барвника у препараті, який хтось помилково вважає ядром, слід від зазубрини мікротомного ножа, тощо. Складнішими артефактами є зміна форми клітини, а також виникнення порожнини, щілин між певними шарами органів у наслідок стискання тканини під час фіксації, обезводненні тощо.

### **Питання для самоконтролю**

1. Що вивчають гістологія, цитологія та ембріологія як самостійні науки?
2. Які основні етапи становлення гістології, цитології та ембріології ви можете назвати?
3. Сформулюйте основні положення клітинної теорії на сучасному етапі розвитку науки.
4. Хто зробив основні внески у розвиток клітинної теорії?
5. Як розвивалися гістологія, цитологія та ембріологія в Україні?
6. Назвіть відомих українських вчених, які зробили вагомий внесок у розвиток гістології, цитології та ембріології.
7. Які особливості сучасного етапу розвитку гістології, цитології та ембріології?
8. У чому полягає значення зв'язку гістології з іншими медико-біологічними науками?
9. Що таке гістологічна техніка? Які її основні етапи?
10. Які методи забарвлення тканин застосовуються в гістології?
11. Які матеріали використовуються для виготовлення гістологічних препаратів?
12. Яке значення має правильна підготовка гістологічного зразка для мікроскопічного дослідження?
13. Чому важливо знати гістологічну техніку для майбутнього лікаря?
14. Які основні методи мікроскопії застосовуються у вивченні тканин і клітин?

### **Лекція № 2**

**Тема: Введення до вчення про тканини. Епітеліальні тканини.**

**Мета заняття і план вивчення теми.**

Після самостійного вивчення теоретичного матеріалу і роботи на практичному занятті студент повинен знати:

1. Поняття про тканини, їх визначення і класифікації.
2. Загальна гістофізіологічна характеристика епітеліальних тканин.
3. Класифікація епітеліїв, типова локалізація, морфологічні і функціональні особливості окремих видів епітелію.
4. Субмікроскопічні особливості епітеліальних клітин, спеціальні органели і похідні епітеліоцитів.
5. Характеристика залозистих епітеліоцитів, особливості їх структури.
6. Класифікації і типові приклади різних видів залоз.
7. Секреторний цикл залозистих епітеліоцитів, його морфофункціональна характеристика і будова різних типів секреторних клітин.

### **Загальні принципи організації тканин. Епітеліальні тканини**

У більшості багатоклітинних тварин клітини та міжклітинна речовина об'єднані в тканини. Вперше використав термін «тканина» Ксав'є Віша, французький анатом у 1802 р.

**Тканина** – філогенетична сформована система гістологічних елементів, об'єднаних спільною структурою, функцією та походженням.

**Гістологічні елементи** – клітини, симпласти, синцитії, похідні клітин (еритроцити, рогові пластинки, волосся, нігті), похідні цитоплазми клітин (тромбоцити), міжклітинна речовина (волокна – колагенові, ретикулярні, еластичні) та основна речовина (в рідкому стані, золь, гель, щільна – мінералізована)

**Класифікація тканин:** генетична, морфофункціональна.

**Морфофункціональні типи тканин:** 1) епітеліальні;

2) внутрішнього середовища організму (кров, кровотворні тканини, сполучні тканини);

3) м'язові;

4) нервова.

## **Гістогенез**

В процесі філогенезу тканини з'являються тільки з появою багатоклітинних організмів, тобто наявність тканин характеризує процес ускладнення живих систем.

Гістогенез – комплекс координованих у часі та просторі процесів проліферації, диференціювання, детермінації, інтеграції та функціональної адаптації клітинних систем.

### **Гістогенез базується на процесах:**

**ДЕТЕРМІНАЦІЇ** - процес стійкого закріплення будови та функції клітин, в ході якого визначається подальший шлях розвитку клітин (шляхом блокування окремих генів і деблокування інших генів). Процес деблокування починається з появи спільних ознак, потім більш вузьких спеціалізованих ознак. Процес детермінації здійснюється квантовано (поступово), це значить, що поява окремих ознак потребує певного часу.

**КОМІТУВАННЯ** – обмеження можливих шляхів розвитку внаслідок детермінації, тісно пов'язано з клітинним поділом (комітуючий мітоз), відбувається поступово. В процесі детермінації і комітування ембріональні зачатки перетворюються в тканини.

**ДИФЕРЕНЦІЮВАННЯ** – процес появи стійких морфологічних змін в клітині, обумовлених активністю її генетичного апарата. Результат диференціювання – вузька функціональна спеціалізація клітини.

**ДИФЕРОН** (гістогенетичний ряд) – сукупність клітинних форм, складаючих ту чи іншу лінію диференціювання:

1. Стовбурава клітина (поліпотентна) – самопідтримуюча популяція клітин, мають високі проліферативні потенції, але діляться рідко.
2. Клітина – попередниця – зменшуються проліферативні потенції, стають комітованими. Приклад: напівстовбурава клітина
3. Зріла клітина – високодиференційована, має високий рівень спеціалізації, втрачає здатність до поділу

Епітеліальна тканина (епітелій) — це шар щільно прилеглих клітин, що покриває поверхні тіла, вистилає порожнини внутрішніх органів та утворює залози. Вона виконує захисну, секреторну, всмоктувальну та видільну функції, утворюючи бар'єр між організмом і зовнішнім середовищем. Епітелій майже не містить міжклітинної речовини, не має кровоносних судин і швидко відновлюється

### **Загальна характеристика епітеліальних тканин.**

1. Епітеліальні тканини лежать на межі організм-зовнішнє середовище;
2. Епітеліальні клітини організовані наступним чином: шар (покровні епітелії), пластинка (гепатоцити), фолікул (щитоподібна залоза), острівцевий (ендокринна частина підшлункової залози), трубочка (потові залози, каналці нефрону), сітка (ретикулоепітеліоцити тимусу);
3. Практично відсутня міжклітинна речовина. Епітеліоцити щільно прилягають одна до одної за допомогою спеціальних контактів – адгезійні (десмосома, напівдесмосома), щільний (замикаючий), комунікаційний (щільний – нексус);
4. Основний та верхівковий полюси клітини відрізняються як структурно, так і функціонально, що детерміновано генетично. Верхівковий полюс може мати мікроворсинки, війки, стереоцилії, в ній накопичується секреторний матеріал. В базальній частині розташовується більшість органел клітини;
5. Всі епітеліоцити (крім гепатоцитів) лежать на основній перетинці (базальній мембрані), яка відокремлює їх від прилеглої нижче пухкої волокнистої сполучної тканини.

**Функції:** підтримання нормальної архітектоники, диференціювання та поляризації епітелія, забезпечення міцного зв'язку зі сполучною тканиною, вибіркова фільтрація поживних речовин, забезпечення та регуляція росту та руху епітелія по сполучній тканині при його розвитку чи репаративній регенерації.

Базальна мембрана складається з трьох шарів:

- світла пластинка – дрібнозернистий шар товщиною 30-50 нм, прилеглий до основної поверхні епітеліоцитів. Від напівдесмосом епітеліоцитів до неї

відходять якірні філаменти. Містить глікопротеїни (ламінін), протеоглікани (гепарансульфат);

- щільна пластинка – шар товщиною 50-60 нм, в який влітаються якірні фібрили, утворені колагеном VII типа, до яких приєднуються колагенові фібрили сполучної тканини. Містить колаген IV типа, ентактін (сульфатований глікопротеїн, який приєднує ламінін до колагену IV типа, гепарансульфат, непостійно - колаген V типа, адгезивний глікопротеїн

фібронектин.

- волокнисто-сітчаста пластинка – складається з колагенових фібрил сполучної тканини, зв'язаних з якірними фібрилами. Більший за товщиною, ніж перші два шари, взяті разом. Містить колаген I та III типів;

6. Відсутність кровоносних судин. В епітеліальних злоякісних пухлинах цілісність базальної мембрани і міжклітинних контактів порушена і кровоносні судини проростають в епітеліальну пухлинну тканину;

7. Мають велику кількість рецепторів;

8. Висока здатність до регенерації. Особливо виражена в поверхневому епітелію. Необхідна умова – наявність стовбурових клітин. В епітеліальних клітин, які розташовані у внутрішньому середовищі. регенераторні здібності значно нижчі або відсутні (наприклад, інсулоцити острівців підшлункової залози);

9. Наявність особливих проміжних філаментів – цитокератинових.

### Генетична класифікація (за походженням).

Зародковий листок	Тип епітелію	Приклад
Ектодерма	епідермальний	Епітелій шкіри, похідні шкіри, сальні, потові, слинні залози

	епендімогліальний	Епітелій спинномозкового каналу та шлуночків головного мозку
Мезодерма	целонефродермальний	Епітелій серозних оболонок, каналців нирок
	ангіодермальний	Ендотелій судин
Ентодерма	ентеродермальний	Епітелій шлунка, кишки, печінки, підшлункової залози

### Морфофункціональна класифікація.

**Види епітелію:** поверхневий, залозистий, сенсорний.

#### Поверхневий епітелій:

- Одношаровий плоский епітелій

- мезотелій – вистилає серозні оболонки (плевра, очеревина, перикард).

Клітини – мезотеліоцити: плоскі, полігональної форми, мають мікрроворсинки, беруть участь у секреції та всмоктуванні серозної рідини;

- ендотелій – вистилає кровоносні та лімфатичні судини, а також

порожнини серця. Клітини – ендотеліоцити (відносно бідні на органели, наявність піноцитозних пухирців);

- альвеолоцити I типу в легенях;

- епітеліоцити тонкої частини петлі Генле в нефронах нирки.

- Одношаровий кубічний епітелій – один шар клітин кубічної форми з великим центральним розташованим ядром.

Приклад: каналці нирок, вивідні протоки та секреторні відділи деяких екзокринних залоз, фолікули щитоподібної залози, жовчовивідні протоки, печінка.

- Одношаровий стовпчастий епітелій – один шар високих клітин з круглим чи овальним ядром. 3 підтипа:

- залозистий – у шлунку, в каналі шийки матки, спрямований на безперервну секрецію слизу.

- з облямівкою – тонка та товста кишка, має мікрворсинки на апікальній поверхні, спрямований на абсорбцію.

- війчастий – вистилає слизову оболонку маткових труб, на апікальній поверхні мають війки.

- Псевдобагатошаровий стовпчастий епітелій – всі клітини контактують з базальною мембраною, але мають різну висоту. Вистилає респіраторний тракт та сім'яносні протоки.

## **5 різновидів клітин респіраторного епітелію:**

1) війчасті

2) келихоподібні

3) короткі та довгі вставні клітини (малодиференційовані)

4) ендокринні

5) основні (камбіальні).

- Багатошаровий плоский незроговілий епітелій – покриває слизову оболонку травного каналу (передній та задній відділи), рогівка, піхва, уретра.

Шари: 1) основний шар; 2) проміжний шар – значна кількість епітеліоцитів шпигуватої форми, активно діляться; 3) поверхневий шар – епітеліоцити плоскі, старіючі, не діляться, поступово злущуються з поверхні. Характерний поліморфізм ядер.

• Багатошаровий плоский зроговілий (епідерміс).

В товстій шкірі 5 шарів кератиноцитів:

- основний – клітини циліндричної форми, синтезують білок кератин, з якого формуються тонофіламенти. Стовбурові клітини диферону кератиноцитів.

- шипуватий – кератиноцити багатокутної форми, з'єднані міцно багаточисельними десмосомами. В цитоплазмі шипуватих кератиноцитів тонофіламенти формують товсті пучки – тонофібрили і з'являються кератиносоми – гранули з ліпідами, які виділяються шляхом екзоцитозу і створюють цементуючу клітини речовину. Містить меланоцити, внутрішньоепідермальні макрофаги та клітини Меркеля – рецепторні, контактують з аферентними нервовими закінченнями.

- зернистий – клітини ромбоподібної форми, тонофібрили розпадаються і утворюється білок у вигляді зерен – кератогіалін, з цього починається процес зроговіння.

- блискучий – клітини сплющуються, втрачають клітинну структуру, кератогіалін перетворюється на елеїдін.

- роговий – має рогові лусочки, заповнені пухирцями повітря, білком кератином.

• Перехідний (уротелій) – вистилає порожнисті органи, які здатні сильно розтягуватися (сечовий міхур, сечовивідні шляхи).

Шари:

- основний – дрібні темні низько призматичні чи кубічні уротеліоцити, малодиференційовані, стовбурові.

- проміжний – великі грушоподібні уротеліоцити, вузькою базальною частиною контактують з основною перетинкою, при розтягненні органу вони зменшуються у висоті і розташовуються серед основних клітин.

- поверхневий – великі куполоподібні поверхневі уротеліоцити, сплющуються при розтягненні.

### **Залозистий епітелій**

**Залози – група клітин (гланулоцитів) або орган, основна функція яких полягає у виробленні речовин, необхідних для нормального функціонування організму**

**Будова.**

Залозистий епітелій має всі ознаки клітин з високою синтетичною активністю. Ядро – велике, переважає еухроматин, має одна чи декілька ядерця, його положення може змінюватися залежно від фази секреторного циклу (при накопиченні секреторних гранул на верхівковому полюсі воно може зміщуватися до основного полюсу).

Цитоплазма – містить розвинутий секреторний апарат, морфофункціональні особливості якого залежать від хімічного складу секрета (серозний, слизовий чи сальний) та багаточисельні мітохондрії.

**Особливості будови залозистих клітин (гланулоцитів):**

- наявність секреторних гранул в цитоплазмі;
- добре розвинутий синтетичний апарат у цитоплазмі клітини; - полярна диференціація;
- великі ядра;
- форма клітин різноманітна і змінюється залежно від фази секреторного циклу.

**Класифікація залоз:**

- екзокринні, ендокринні;
- одноклітинні (келихоподібні клітини), багатоклітинні (мають секреторний відділ, вивідну протоку – тільки для екзокринних залоз);
- Якщо секреторний відділ круглий – ацинозна залоза, у вигляді трубочки – трубчаста залоза;
- Якщо 1 вивідна протока – проста, декілька вивідних проток – складна залоза;
- Якщо 1 секреторний відділ – нерозгалужена, декілька – розгалужена залоза;
- За способом виведення секрету: мерокринові (без порушення структури клітини), апокринові (з виділенням у секрет частини апікальної цитоплазми),

голокринові (з повним руйнуванням клітини з виведенням її фрагментів у секрет);

- За хімічним складом синтезованого секрету: серозні (білкові), слизові, змішані, ліпідні.

### **Поняття про секреторний цикл. 4 фази секреції:**

1. Поглинання речовин – через плазмолему основного полюсу клітини у цитоплазму транспортуються речовини – субстрати синтезу секрету.
2. Утворення секрету – пов'язана з процесами транскрипції, трансляції, діяльністю грЕПС, комплексу Гольджі (для білкового секрету), аЕПС та мітохондрій з тубуло-везикулярними кристами (для стероїдного секрету).
3. Формування секреторних гранул – накопичуються на верхівковому полюсі клітини (для екзокринних залоз), на основному полюсі (для ендокринних залоз).
4. Виділення секрету – шляхом екзоцитозу або дифузії (для тиреоїдних та стероїдних гормонів).

### **Питання для самоконтролю.**

1. Дайте визначення тканин і приведіть їх класифікацію.
2. Охарактеризуйте загальні морфологічні і функціональні ознаки епітеліїв.
3. Охарактеризуйте похідні базальної, латеральної і апікальної частин цитолемі епітеліоцитів.
4. Охарактеризуйте принципи морфофункціональної і гістогенетичної класифікацій епітеліїв.
5. Назвіть типи епітеліїв згідно з морфофункціональною класифікацією.
6. Назвіть типи епітеліїв згідно з гістогенетичною класифікацією.
7. Назвіть різновиди одношарових та багатошарових епітеліїв і типові приклади їх локалізації.
8. Охарактеризуйте шари і клітинний склад багатошарового зроговілого і незроговілого епітеліїв.

9. Охарактеризуйте будову і особливості цитоскелету епітеліальних клітин.
10. Опишіть будову і функції базальної мембрани.
11. Охарактеризуйте особливості фізіологічної регенерації різних типів епітелію.
12. Загальна класифікація залоз.
13. Опишіть загальну будову залозистих епітеліоцитів екзокринних і ендокринних залоз, особливості їх ультраструктури.
14. Опишіть особливості будови залозистих епітеліоцитів, що виділяють слизові, білкові і ліпідні секрети.
15. Наведіть приклади екзокринних залоз з різною будовою і характером секрету.
16. Назвіть і охарактеризуйте фази секреторного циклу.

### Лекція № 3

**Тема:** Кров та лімфа. Кровотворення.

**Мета:** Навчитись інтерпретувати морфофункціональні характеристики, будову та життєвий цикл основних формених елементів крові, процес їх утворення та його регуляцію. Вміти визначати діагностичні значення змін показників крові.

**Основні поняття:** *тканини внутрішнього середовища, формені елементи крові, еритроцити, лейкоцити, тромбоцити, гематопоез.*

#### План

1. Класифікація тканин внутрішнього середовища.
2. Походження, склад та функції крові.
3. Еритроцити: кількість, розмір, форма.
4. Будова еритроцитів при світловій та електронній мікроскопії.
5. Включення гемоглобіну, види.
6. Механізми дихальної функції еритроцитів.
7. Тромбоцити, кількість, розмір, форма, будова при світловій та електронній мікроскопії.
8. Роль тромбоцитів у гемостазі, запаленні, репарації судинної стінки.
9. Поняття про етапи і механізми утворення тромбу.

10. Класифікація лейкоцитів, їх роль у захисних реакціях організму.
11. Лейкоцитарна формула.
12. Гранулоцити та агранулоцити: кількість, розмір, будова, хімічний склад гранул, функції.
13. Діагностичне значення змін показників крові.
14. Вікові особливості гемограми.
15. Поняття про фізіологічну регенерацію крові.
16. Ембріональний та постембріональний гематопоез (гемоцитопоез).
17. Гістогенетичні ряди: еритропоезу, гранулоцитопоезу, моноцитопоезу, тромбоцитопоезу, лімфопоезу.
18. Молекулярні механізми та ключові регулятори різних ліній гематопоезу.

*Класифікація тканин внутрішнього середовища:*

1. Кров
2. Лімфа
3. Власне сполучні тканини
4. Спеціалізовані сполучні тканини
5. Скелетні сполучні тканини

*Загальні структурні властивості тканин внутрішнього середовища:*

1. Є клітини та міжклітинна речовина
2. Об'єм міжклітинної речовини переважає над клітинами
3. Клітини характеризуються: аполярністю; відсутністю постійних міжклітинних контактів; приналежністю до різних дифферонів мезенхімного походження; різним ступенем диференційованості.
4. Міжклітинна речовина характеризується: наявністю волокон (у крові при згортанні); наявністю аморфного матриксу (у крові це плазма).
5. Висока здатність до регенерації.

*Загальні функції тканин внутрішнього середовища:*

1. Трофічна.
2. Захисна
3. Транспортна
4. Депонуюча
5. Гомеостатична
6. Опорно-мобільна

*Кров* – це рідка тканина внутрішнього середовища, може знаходитись у циркулюючому та депонованому стані:

- Середній об'єм крові у дорослої людини – 4,5–5 л.
- Гістологічне вивчення крові на світлооптичному рівні здійснюється на мазках. Для фарбування мазка крові часто використовується стандартна фарба, що

складається з суміші лужного та кислого барвників азур/еозин (за Романівським-Гімзою).

- Джерело ембріонального походження крові: позародкова мезенхіма жовткового мішка → СКК (стволова клітина крові) → клітини-попередники, що диференціюються → ФЕК (формні елементи крові).

- Основний склад крові:

1. Формені елементи (40 % від загального об'єму крові)

- клітини: лейкоцити ( $4,5-9,5 \times 10^9/\text{л}$ );
- постклітинні структури: еритроцити ( $4,0-5,5 \times 10^{12}/\text{л}$ ), тромбоцити ( $200-400 \times 10^9/\text{л}$ )

2. Плазма (60 % від загального об'єму крові):

- вода – 90 %;
- органічні речовини – 9 % (серед них: білки – альбуміни,  $\gamma$ -глобуліни,  $\alpha$ - і  $\beta$ -аглютиніни, фібриноген, протромбін, ферменти; ліпіди, вуглеводи, гормони, вітаміни);
- неорганічні речовини – 1 % (серед них: буферні системи – рН 7,4; електроліти, мікроелементи).

- Основні функції крові пов'язані із забезпеченням життєдіяльності організму:

1. Транспортна (перенесення води, електролітів, газів, поживних речовин, БАР; виведення екскретів, токсинів, антигенів).

2. Газообмінна («дихальна»,  $\text{O}_2 \leftrightarrow \text{CO}_2$ ).

3. Трофічна (доставка до тканин поживних речовин).

4. Захисна (бактерицидна, імунологічна).

5. Ангіопротекторна (захист та стимуляція відновлення стінки судин).

6. Терморегуляторна.

7. Гомеостатична (підтримка сталості констант організму).

#### *Формені елементи крові*

*Еритроцити* – кінцеві постклітинні структури еритроцитарного ряду гематогенного диферону. Молоді форми еритроцитів (1% у крові) – ретикулоцити, що містять мітохондрії та залишки інших органел. Кількість еритроцитів 1 л крові у чоловіків становить  $4,0-5,5 \times 10^{12}$ , у жінок –  $3,7-4,9 \times 10^{12}/\text{л}$ . Збільшення кількості еритроцитів – еритроцитоз, зменшення – еритропенія. Еритроцити функціонують у циркулюючій крові. Вони не мають самостійну рухливість – пересування здійснюється пасивно із струмом крові. В оточуючих тканинах еритроцити можуть виявитися тільки при патології (збільшення судинної проникності, розриви судин та ін.). Життя еритроциту в крові – 120 днів, старі форми руйнуються у селезінці та печінці макрофагами, на добу знищується 1 % еритроцитів.

Еритроцити насичені *гемоглобіном* (33 % від маси) – дихальним пігментом, який складається з білкової частини – глобіну та залізовмісної

частини – гема. Синтезується у клітинах-попередниках еритроцитарного ряду. Участь гемоглобіну еритроцитів у газовому обміні: приєднує кисень повітря в легенях (оксигемоглобін) → віддає його тканинам → з'єднується з вуглекислим газом (карбогемоглобін) → здійснює обмін вуглекислого газу на кисень у легенях.

*Типи гемоглобіну:* HbA (дефінітивний гемоглобін) – 98 % (легко зв'язує та віддає кисень), HbF (фетальний гемоглобін) – 2 % (утворює міцні сполуки із киснем).

*Структура еритроцитів:*

- Ядро: відсутнє (втрачається у клітин-попередників).
- Цитоплазма: оксифільна; наногранули гемоглобіну ( $d = 4$  нм) – заповнюють всю цитоплазму; елементи цитоскелета, інші органели відсутні.
- Плазмолема: товщина 20 нм (найтовстіша з біомембран клітин людини); багато інтегральних білків-переносників газів; у складі глікоколіксу аглютиногени А та В (групова приналежність еритроцитів) та резус-аглютиногени (у 86 % людей); потужний мережевий кортекс (забезпечує збереження форми) еритроциту та його еластичності, сприяє проходженню еритроцитів через дрібні капіляри).

*Морфологічні класифікації еритроцитів*

1. За формою:

- типові (85 %): дискоцити (двоякогнуті);
- атипові: сфероцити (кулясті), планоцити (плоські), ехіноцити (гольчасті), стоматоцити (куполіподібні), серпоподібні.

2. За розмірами:

- нормоцити ( $d = 7,5$  мкм) – 75 %
- макроцити ( $d > 7,5$  мкм) – 12,5 %
- мікроцити ( $d < 7,5$  мкм) – 12,5 %

*Функції еритроцитів:*

1. Газообмінна («дихальна») – обмін  $O_2/CO_2$  між атмосферним повітрям та тканинами.
2. Транспортна (гази, амінокислоти, гормони, антитіла, ліки, токсини).
3. Регуляція кровотворення – забезпечення залізом процесів гемоглобіноутворення в червоному кістковому мозку при еритроцитопоезі. Залізо виділяється при руйнуванні старих еритроцитів.
4. Захисна – перенесення на плазмолемі імуноглобулінів – факторів імунних реакцій.

*Тромбоцити* – постклітинні форми тромбоцитарного ряду гематогенного дифферону. Входять до складу системи згортання крові. Є фрагментами цитоплазми мегакаріоцитів – клітин-попередниць, які перебувають у червоному кістковому мозку. Виявляють функціональну активність у крові за наявності

кальцію. Самостійної рухливості не мають – пересування здійснюють пасивно зі струмом крові. Кількість тромбоцитів в 1 л крові складає  $200\text{--}400 \times 10^9$ . Збільшення кількості еритроцитів – тромбоцитоз, зменшення – тромбоцитопенія. Життя тромбоциту в крові – 5–10 днів, старі форми руйнуються у селезінці макрофагами, за добу знищується 15 % тромбоцитів.

#### *Структура тромбоцитів*

1. Форма – овальна чи дископодібна. При функціонуванні утворюються відростки.
2. Розмір 2-4 мкм.
3. Ядро відсутнє.
4. Потужний цитоскелет.
5. Наявність двох частин цитоплазми: гіаломір (периферична частина тромбоциту з елементами цитоскелету) та грануломір (центральна зерниста частина тромбоциту, містить органели та включення, в т. ч. мітохондрії, рибосоми, ЕПС, лізосоми, пероксисоми, секреторні гранули з фібриногеном).
6. Плазмолема з інвагінаціями, добре розвинений кортекс.
7. Товстий шар глікокаліксу.
8. Мембранні рецептори адгезії (прилипання тромбоцитів до місця пошкодження стінки судини) та агрегації (злипання тромбоцитів).

#### *Функції тромбоцитів:*

1. Нагляд за цілісністю судинної стінки.
2. Тромбоутворення та формування гемостатичної пробки.
3. Стимуляція згортання крові та спазму судинної стінки.
4. Гуморальна регуляція проникності стінки капілярів.
5. Стимуляція регенерації судин та участь у загоєнні ран.
6. Транспорт антитіл, БАР (в т.ч. серотоніну).

*Лейкоцити* – дефінітивні диференційовані клітинні форми лейкоцитарних рядів гематогенного диферону. Форма округла. Містять ядра різної конфігурації. Мають усі органели загального значення у модифікаціях. Вільно розташовані у плазмі (не утворюють конгломератів). У кровоносному руслі переносяться пасивно з кровотоком. Виходять через стінки капілярів у навколишні тканини. В оточуючих тканинах (частіше РВСТ) активно рухливі, виконують свої функції переважно захисного характеру. У периферичній крові не функціонують та не діляться. Кількість лейкоцитів  $4,5\text{--}9,5 \times 10^9/\text{л}$ .

#### *Лейкоцитарна формула дорослої людини*

Характеристика	Нейтрофіли		Еозинофіли	Базофіли	Лімфоцити	Моноцити
	паличко-ядерні	сегментоядерні				
Кількість, %	1–6	47–72	0,5–5	0,1	19–37	3–11
Абс. число, 10 <sup>6</sup> /л	40–300	2000–5500	20–300	0–65	1200–3000	90–600

*Тривалість життя лейкоцитів*

- нейтрофіли – у крові 6-8 годин, у тканинах до 8 діб;
- еозинофіли – у крові 6-8 годин, у тканинах до 10 діб;
- базофіли – у крові до 1 доби, у тканинах кілька діб;
- лімфоцити – у крові та тканинах від кількох годин до кількох років;
- моноцити – у крові 2-4 доби, у тканинах від доби до кількох років.

*Зернисті лейкоцити (гранулоцити)*

*Базофіли*

*Особливості будови:* форма – округла, у мазку крові  $d = 12$  мкм; ядро – дольчасте (форма «кленового листа»); цитоплазма заповнена великими специфічними базофільними гранулами (містять: гепарин, гістамін, серотонін), дрібними неспецифічними азурофільними гранулами (містять: протеолітичні ферменти, є лізосомами); плазмолемма – рецептори утримання імуноглобулінів.

*Функції:*

1. Регуляторна: скоротливість міоцитів; проникність капілярів; тонус кровоносних судин; згортання крові; секреція залоз.
2. Секреторна: секреція гепарину, гістаміну, серотоніну, БАР; залучення еозинофілів (хемотаксис).
3. Мікрофагоцитарна.
4. Активізація алергічних реакцій.
5. Участь в імунних та запальних реакціях.

*Еозинофіли*

*Особливості будови:* форма – округла, у мазку крові  $d = 14$  мкм; ядро – дольчасте (форма «кленового листа»); цитоплазма заповнена: великими специфічними еозинофільними гранулами (містять: антитоксичні, антиалергічні, антипаразитарні, антибластоматозні агенти) та дрібними неспецифічними азурофільними гранулами (містять: протеолітичні ферменти, є лізосомами); плазмолемма – рецептори зв'язування та нейтралізації гістаміну.

*Функції:*

1. Антитоксична.
2. Антиалергічна.
3. Антипаразитарна.
4. Антибластоматозна.
5. Мікрофагоцитарна.

6. Регуляторна: скоротливість міоцитів; проникність капілярів; тонус кровоносних судин.
7. Участь в імунних та запальних реакціях.
8. Секреція БАР: інактивації позаклітинних гепарину, гістаміну, серотоніну; активізація тромбоцитів; позитивний хемотаксису та активізації нейтрофілів.

#### *Нейтрофіли*

*Особливості будови:* форма – округла, у мазку крові  $d = 11$  мкм; ядро різної форми (відбиває зрілість клітини; бобоподібне у юних нейтрофілів; S-подібне у паличкоядерних; сегментоване у сегментоядерних); цитоплазма заповнена: дрібними специфічними нейтрофільними гранулами (містять: лізоцим, пірогени, цитокіни, колагеназу) та дрібними неспецифічними азурофільними гранулами (містять: протеолітичні ферменти, є лізосомами); плазмолема – рецептори продуктів (медіаторів) запалення → їх роздратування активізує функцію нейтрофілу

#### *Функції:*

1. Мікрофагоцитарна (фагоцитоз мікроорганізмів, нейтрофіли найактивніші макрофаги з усіх гранулоцитів).
2. Пирогенна (секреція пірогенів – БАР, що підвищують місцеву температуру).
3. Залучення та активізація макрофагів.
4. Загострення запальних реакцій.
5. Бактерицидна (позаклітинне знищення бактерій ліричними ферментами лізосом).
6. Альтеруюча (пошкодження власних структур у ході запальних реакцій).

#### *Агранулоцити (незернисті лейкоцити)*

#### *Лімфоцити*

*Особливості будови:* форма – округла; різновиди:  $d = 4,5-6,0$  мкм (90 % – малі диференційовані);  $d = 6,0-10,0$  мкм (середні малодиференційовані);  $d = 10,0-18,0$  (великі малодиференційовані, у крові плода та новонародженого); ядро велике округле або бобоподібне; цитоплазма: базофільна, розташована вузьким обідком на периферії, зернистість відсутня, добре розвинені; лізосоми, рибосоми, грЕПС, комплекс Гольджі, мітохондрії; плазмолема містить імунорецептори (рецепторні білки, комплементарні антигенам).

*Загальні функції:* всі функції пов'язані з перетворенням лімфоцитів на свої ефекторні форми

1. Нагляд за генетичним гомеостазом.
2. Участь у імунних реакціях.
3. Секреторна (секреція БАР в ході імуногенезу).
4. Транспортна (перенесення імуноглобулінів та БАР).

#### *Моноцити*

*Особливості будови:* форма – округла, овальна, у мазку крові  $d = 18-20$  мкм; ядро велике бобоподібне або овальне; цитоплазма: слабо базофільна,

специфічна зернистість відсутня, але є залишкові тільця, піно- та фагосоми; добре розвинені: цитоскелет, мітохондрії, лізосоми, рибосоми, ЕПС, піроксосоми; пальцеподібні зовнішні вирости та мікропсевдоподії; плазмолемма – рецептори медіаторів імуногенезу, запалення та некрозу. Їхнє роздратування викликає активізацію функції.

*Функції:* пов'язані з їх перетворенням на ефекторну форму – макрофаг, клітину сполучної тканини

1. Макрофагоцитарна (фагоцитоз та знищення відживаючих та пошкоджених тканин власного організму).
2. Участь в імунних реакціях.
3. Транспортна (перенесення антигенних матриць, БАР).
4. Секреторна (БАР пірогенного, бактерицидного, імунноіндукуючого, гістолітичної дії).

#### *Різновиди імунокомпетентних клітин та їх функції*

- Т-лімфоцити неактивовані (вергільні) представлені нечисленною популяцією Т-лімфоцитів, яка здійснює «першу зустріч» з антигеном та розпізнавання його за принципом «свій–чужий».
- Т-кілери («вбивці») мають цитотоксичну дію по відношенню до генетично чужорідних клітин (частіше до мутантів власного організму), забезпечуючи знищення антигену на заключному етапі реакцій клітинного імунітету.
- Т-хелпери («помічники») передають інформацію про антиген В-лімфоцитів, що активізують реакції гуморального імунітету.
- Т-супресори («пригнічувачі») пригнічують гуморальну реакцію імунітету.
- Т-пам'яті – десятки років зберігають інформацію про антиген.
- Плазмоцити – клітини РВСТ є ефекторними «нащадками» В-лімфоцитів, синтезують антитіла, забезпечуючи знищення антигену на заключному етапі реакцій гуморального імунітету.
- В-пам'яті – зберігають інформацію про антиген, який викликав їх поява.
- НК-лімфоцити (натуральні кілери) – великі гранулярні ембріональні лімфоцити – забезпечують протимутантний захист у ембріогенезі, мають цитотоксичний ефект.
- Макрофаги – клітини РВСТ є «нащадками» моноцитів крові. Вони забезпечують первинне (неспецифічне) знищення антигенів «маркованих» вергільними лімфоцитами, виробляють фактори бласттрансформації, можуть надавати інформацію про антигени лімфоцитів.
- Антигенпредставляючі клітини (АПК) – клітини РВСТ, які захоплюють антигени, переробляють їх (переводять «корпускулярну» форму антигену в молекулярну) і представляють їх лімфоцитів. Це служить індуктором початку імунних реакцій. АПК є модифікованими спеціалізованими макрофагами.

#### *Вікові особливості крові*

#### *Еритроцити*

- У новонародженого (перший місяць життя) відзначається підвищений вміст ( $6,0-8,0 \times 10^{12}/\text{л}$ ) еритроцитів (фізіологічний еритроцитоз), багато фетального гемоглобіну, ретикулоцитів до 8–12%, збільшена кількість ( $> 25\%$ ) мікро- та макроцитів (фізіологічний анізоцитоз).
- До кінця першого місяця концентрація еритроцитів ( $4,5-5,5 \times 10^{12}/\text{л}$ ). З другого місяця показники «червоної крові» поступово починають наближатися до норми дорослої людини. процес закінчується до 12–15 років.

#### *Лейкоцити*

- У новонародженого відзначається фізіологічний лейкоцитоз ( $20,0-22,0 \times 10^9/\text{л}$ ).
- До кінця першого місяця концентрація лейкоцитів знижується ( $9,0-15,0 \times 10^9/\text{л}$ ), а з другого місяця поступово починає наближатися до норми дорослої людини. Процес закінчується до 12–15 років.
- У дитини, що народилася, в лейкоцитарній формулі співвідношення нейтрофілів (60–65%) та лімфоцитів (25–30%) аналогічно показникам дорослої людини. Однак, серед нейтрофілів багато паличкоядерних, а серед лімфоцитів – великих та середніх.
- У 5 днів та 5 років співвідношення нейтрофілів та лімфоцитів приблизно становить 40–45% (перший та другий фізіологічні перекресії). У 5місяців спостерігається «парадоксальна» розбіжність співвідношень (нейтрофілів – 25 %, лімфоцитів – 65 %). З 5 років показники лейкоцитарної формули поступово починає наближатися до норми дорослої людини. Процес закінчується до 12–15 років.

#### *Тромбоцити*

- У новонародженого відзначається широкий спектр коливань кількості тромбоцитів ( $140-420 \times 10^9/\text{л}$ ). У віці 5–7 днів їх кількість знижується, а потім поступово підвищується до норми дорослої людини. Характерний анізоцитоз (відмінність розмірів).

#### *Лімфа*

##### *Основний склад:*

- Лімфоплазма: за хімічним складом близька до плазми крові, але містить менше білків
- Формені елементи: від 2 до  $20 \times 10^9/\text{л}$  (лімфоцити (до 98%), моноцити, гранулоцити, еритроцити (у нормі немає))

##### *Функції:*

1. Дренажна (відтік остаточних продуктів метаболізму, води, електролітів, біологічно активних речовин від тканин та органів).
2. Захисна (участь в імунних та запальних реакціях).
3. Транспортна (транспорт продуктів травлення ліпідів із тонкого кишечника у кров).
4. Участь у рециркуляції лімфоцитів.

*Кровотворення (гемоцитопоез)*

*Гемоцитопоез* – утворення та розвиток формених елементів крові у кровотворних органах.

*Еритроцитопоез* – розвиток еритроцитів, еритроцитарний ряд гематогенного диферону.

*Тромбоцитопоез* – розвиток тромбоцитів, тромбоцитарний ряд гематогенного диферону.

*Гранулоцитопоез* – розвиток гранулоцитів, гранулоцитарний ряд гематогенного диферону.

*Лімфоцитопоез* – розвиток лімфоцитів, лімфоцитарний ряд гематогенного диферону.

*Моноцитопоез* – розвиток моноцитів, моноцитарний ряд гематогенного диферону.

*Пренатальне (внутрішньоутробне) кровотворення* – утворення формених елементів у процесі ембріо- та фетогенезу.

*Постнатальне кровотворення* – утворення формених елементів після народження та впродовж усього життя людини.

*Інтравакулярне кровотворення* – утворення формених елементів всередині судини (зустрічається тільки в ембріональному періоді).

*Екстравакулярне кровотворення* – утворення формених елементів біля судини у кровотворній тканині.

*Мієлоїдна кровотворна тканина* – тканина червоного кісткового мозку, якою здійснюється мієлоїдне кровотворення. Ця тканина представляє собою комплекс ретикулярної тканини (спеціалізована сполучна тканина) і кровотворних клітин мієлоїдного ряду ( еритро-, тромбо-, грануло-, моноцитопоез).

*Лімфоїдна кровотворна тканина* – тканина лімфоїдних органів, яких здійснюється лімфоїдне кровотворення. Ця тканина представляє собою комплекс ретикулярної тканини (спеціалізована сполучна тканина) і кровотворних клітин лімфоїдного ряду (лімфоїмуноцитопоезу).

*Пренатальне кровотворення*

- Основний біологічний зміст – утворення крові як тканини.
- Складається з послідовних етапів кровотворення, що визначаються міграцією стовбурових клітин (СКК) та утворенням ними колоній кровотворних клітин.

*Жовткове кровотворення (мегалобластичне):*

- здійснюється інтравакулярно в мезенхімі стінки жовткового мішка з 3-їй по 9-12-й тиждень;
- з мезенхіми походить початкове утворення стовбурових клітин крові (СКК) «один раз і на все життя»;

- більшість СКК мігрують по судинах, що розвиваються, в інші органи, які стають кровотворними та визначають подальші етапи пренатального кровотворення;
- СКК, що залишилися в жовтковому мішку, перетворюються на ембріональні ядровмісні еритроцити – мегалоцити та ембріональні гранулоцити.

*Гепато-сплено-тимічне кровотворення:*

- починається на 2-му місяці внутрішньоутробного розвитку людини після заселення печінки, селезінки та тимусу стовбуровими клітинами крові (СКК);
- у печінці утворюються еритроцити, гранулоцити та тромбоцити. До кінця 5-го місяця печінкове кровотворення згасає, але незначною мірою може продовжуватись у новонародженого;
- у селезінці на початкових етапах утворюються еритроцити, гранулоцити, тромбоцити та лімфоцити. До народження селезінка стає виключно лімфоїдним органом;
- у тимусі утворюються Т-лімфоцити (вергільні). Кровотворення в тимусі продовжуватиметься і після народження.

*Костномозкове кровотворення*

- починається на 5-му місяці внутрішньоутробного розвитку людини;
- до 7-го місяця і до кінця життя стає головним органом мієлоїдного кровотворення.

*Постнатальне кровотворення (гемопоез):*

процес утворення клітин крові після народження, який відбувається в гемопоетичних органах, головним чином – у червоному кістковому мозку. Біологічний сенс – фізіологічна регенерація крові в процесі життєдіяльності організму.

Основне місце кровотворення – червоний кістковий мозок, який локалізовано у плоских кістках (грудина, ребра, тазові кістки, хребці); у епіфізах довгих кісток (у дітей – більше, у дорослих – локальні ділянки). Мікроскопічна будова: гемопоетична строма (ретикулярна тканина з ретикулярними клітинами; макрофаги, адипоцити, капіляри; паренхіма, яка містить клітини кровотворення: поліпотентні стовбурові клітини (дають початок усім форменим елементам); уніпотентні клітини-попередники (для кожної лінії кровотворення); мітотично активні клітини-попередники (мієлобласти, еритробласти, мегакаріобласти); зрілі клітини, що виходять у кров.

*Типи кровотворення (лінії диференціювання)*

*Еритропоез (червоні кров'яні тільця):*

- етапи: про-еритробласт → базофільний → поліхроматофільний → ортохроматофільний еритробласт → ретикулоцит → еритроцит;

- функції макрофагів – поглинання ядра еритробластів при утворенні еритроцитів.

*Гранулоцитопоез* (нейтрофіли, еозинофіли, базофіли):

- починається з мієлобластів, проходить через про-мієлоцити, мієлоцити, метамієлоцити до зрілих форм.

*Агранулоцитопоез* (лімфоцити, моноцити):

- лімфопоез може частково продовжуватись у лімфатичних органах (лімфатичні вузли, селезінка, мигдалики, тимус);
- моноцити формуються в кістковому мозку і дозрівають у тканинах → макрофаги.

*Тромбопоез:*

Мегакаріобласт → мегакаріоцит, з якого «відшнуровуються» тромбоцити.

*Гістологічна характеристика червоного кісткового мозку:*

Компонент	Характеристика
Ретикулярна строма	«Скелет» для кровотворних клітин
Судини	Синусоїдні капіляри з пористими стінками
Гемопоетичні клітини	Різні стадії диференціації клітин крові
Жирові клітини	У жовтому кістковому мозку (з віком заміщає червоний)

*Вікові особливості:*

у новонароджених – весь кістковий мозок червоний, активно кровотворний; з віком частина його заміщується на жовтий кістковий мозок (жировий), неактивний;

у разі потреби (втрата крові, патологія) жовтий мозок може знову стати кровотворним.

Постнатальне кровотворення – динамічний процес утворення клітин крові у червоному кістковому мозку, що має чітку гістологічну організацію. Його регуляція залежить від потреб організму, гормонів (наприклад, еритропоєтину) та загального стану кровотворної тканини.

### **Питання для самоконтролю:**

1. Загальна характеристика тканин внутрішнього середовища.
2. Кров і лімфа як тканини – їх структурний склад та функції.
3. Стовбурова клітина крові (СКК), її морфологія та участь у кровотворенні.
4. Еритроцити. Класифікація, будова, кількість, функції.
5. Лейкоцити. Класифікація.
6. Будова та функції різних видів лейкоцитів.
7. Тромбоцити. Будова, кількість, функції.
8. Гемограма та лейкоцитарна формула здорової людини.

9. Морфологія імуногенезу. Реакція імунітету. Імунокомпетентні клітини та їх функції.

10. Що називається кровотворенням, його фізіологічне значення?

11. Мієлоїдна та лімфоїдна кровотворні тканини.

12. Пренатальне та постнатальне кровотворення.

13. У чому полягає біологічний зміст унітарної теорії кровотворення?

14. Стовбурова клітина крові, місце її початкової освіти, шлях міграції та напрями диференціювання.

15. Мієлоїдний та лімфоїдний постнатальний кровотворення

16. Колонеутворюючі одиниці.

12. Антигензалежне та антигеннезалежне диференціювання лімфоцитів.

13. У які клітини диференціюються СКК, ПСК та КПК?

14. Загальна характеристика баластних клітин кровотворення (бластів).

15. Загальні характеристики клітин, що дозрівають, під час кровотворення.

## Лекція № 4

**Тема:** Сполучні тканини. Власне сполучна тканина. Хрящова та кісткова.

**Мета:** Засвоїти загальні морфофункціональні характеристики сполучних тканин. Вивчити основні різновиди сполучних тканин, їх локалізацію, структурний склад, функціональне значення, джерела утворення. Ознайомитися з принципами організації міжклітинної речовини: структура, хімічний склад та функціональне значення її елементів.

**Основні поняття:** *сполучні тканини, морфофункціональна характеристика, функціональне значення.*

### План

1. Пухка і щільна волокнисті сполучні тканини.
2. Сполучна тканина з спеціальними властивостями. Будова і функції ретикулярної, жирової, слизової і пігментної тканини.
3. Структура міжклітинної речовини.
4. Взаємодія клітин крові та сполучної тканини при запаленні.

Сполучна тканина – одна з найпоширеніших тканин тваринного організму. Вона виконує опорну, трофічну, захисну функції, у зв'язку з чим її часто називають опорно-трофічною тканиною. Сполучну тканину поділяють на

сполучну тканину внутрішнього середовища, власне сполучну тканину і скелетну тканину (рис. 1). Для кожного різновиду сполучної тканини характерний певний клітинний склад. Їхня міжклітинна речовина має неоднакову будову, хімічний склад і фізичні властивості. Незважаючи на такі відмінності, ці тканини об'єднані у єдиний тканинний тип. Підставою для цього є спільність їхнього походження, будови та функції.



**Рис. 1.** Класифікація сполучних тканин

Усі різновиди сполучної тканини розвиваються з мезенхіми. *Мезенхіма* – це первинна сполучна тканина, що існує лише на ранніх стадіях ембріонального розвитку. Вона розвивається з мезодерми і складається з клітин та міжклітинної речовини. Клітини мезенхіми мають зірчасту або веретеноподібну форму і контактують між собою відростками, через що тканина має вигляд сітки. У петлях сітки знаходиться міжклітинна речовина. Вона утворена лише основною (аморфною) речовиною желеподібної консистенції, щільність якої змінюється зі змінами обміну речовин. Клітини мезенхіми активно діляться шляхом мітозу і диференціюються в клітини різновидів сполучної тканини.

Спільність будови різновидів сполучної тканини полягає в тому, що до їх складу крім клітин входить міжклітинна речовина, яка в кількісному відношенні переважає над клітинами.

Різновиди сполучної тканини виконують численні функції, які об'єднують у три групи – опорну, трофічну та захисну.

### **1. Пухка і щільна волокнисті сполучні тканини**

Власне сполучну тканину поділяють на волокнисту і сполучну тканину зі спеціальними властивостями.

**Волокниста сполучна тканина**, як й інші різновиди сполучної тканини, складається з клітин та міжклітинної речовини, об'єм якої значно перевищує об'єм клітин. Міжклітинна речовина утворена основною речовиною та волокнами. Залежно від співвідношення основної речовини й волокон волокнисту сполучну тканину поділяють на пухку і щільну.

**Пухка сполучна тканина** – одна з найпоширеніших тканин організму. Вона супроводжує кровоносні й лімфатичні судини, нерви, формує сполучнотканинну строму багатьох органів. Основна речовина в міжклітинній речовині цієї тканини займає значно більший об'єм, ніж волокна. Пухка сполучна тканина виконує три основні функції – трофічну, опорну та захисну.

До клітин пухкої сполучної тканини належать фібробласти, гістіоцити, адвентиційні клітини, плазмоцити, тканинні базофіли, адипоцити, пігментні клітини, а також лейкоцити, що мігрують з крові.

**Фібробласти** – найчисленніші клітини цієї тканини. Вони синтезують і виділяють складові частини міжклітинної речовини (фібрилярні білки та глікозаміноглікани). В ембріогенезі фібробласти розвиваються з мезенхіми, пізніше – з адвентиційних клітин та лімфоцитоподібних стовбурових клітин. Зрілі фібробласти – це великі (30-40 мкм), плоскі клітини з відростками. Периферична частина їхньої цитоплазми слабо забарвлюється барвниками і не має чітких меж. У цитоплазмі є всі органели загального призначення, особливо добре розвинені ендоплазматична сітка і комплекс Гольджі. Кінцевою формою розвитку фібробластів є фіброцити. Це веретеноподібні, не здатні до поділу клітини, з різко зниженою синтетичною активністю, які оточені волокнами міжклітинної речовини.

**Гістіоцити** – макрофаги пухкої сполучної тканини, що диференціюються з моноцитів крові. У неактивному стані вони мають веретеноподібну чи овальну форму. З органел у їхній цитоплазмі є багато лізосом. У разі проникнення в сполучну тканину сторонніх речовин (мікроорганізми, продукти запалення та ін.), гістіоцити активізуються. При цьому змінюється їхня форма. Вони утворюють псевдоподії і стають здатними до амебоїдних рухів і фагоцитозу. В їхній цитоплазмі з'являються фагосоми – пухирці з фагоцитованими речовинами, які з'єднані з лізосомами. Таким чином гістіоцити забезпечують захисну функцію пухкої сполучної тканини.

**Адвентиційні клітини** (періцити) розміщені біля кровоносних судин. Це видовжені клітини з відростками та овальним ядром. Вони здатні до поділу і диференціації в інші клітини (фібробласти, тканинні базофіли, адипоцити).

**Плазмоцити** є ефекторними клітинами В-лімфоцитів. Вони мають невеликі розміри, округлу або багатокутну форму. В їхньому ядрі міститься переважно концентрований хроматин, грудочки якого утворюють характерний малюнок – колеса зі спицями або цифри на циферблаті годинника. В цитоплазмі плазмоцитів добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, що розміщена

концентрично і займає більшу частину клітини, та комплекс Гольджі. Плазмоцити продукують імуноглобуліни, які через лімфу потрапляють у кров і забезпечують гуморальний імунітет.

*Тканинні базофіли* – великі клітини, в цитоплазмі яких є багато гранул, що забарвлюються основними барвниками. У гранулах містяться такі речовини, як гепарин і гістамін, що зумовлюють функції тканинних базофілів. Гепарин має протизапальну дію, а гістамін бере участь у розвитку імунних реакцій на зразок алергії.

*Адиipoцити* – це клітини, здатні накопичувати в своїй цитоплазмі резервний жир. Вони мають кулясту форму, і їхні розміри залежать від кількості накопиченого жиру. Незрілі адиipoцити містять округле, центрально розміщене ядро, всі органели загального призначення, особливо добре розвинену агранулярну ендоплазматичну сітку та включення жиру у вигляді маленьких крапель. Зрілі адиipoцити містять одну велику краплю жиру, яка розтягує клітини, зміщуючи при цьому ядро й цитоплазму до плазмолемі.

*Пігментні клітини* (пігментоцити) – це клітини, які містять у своїй цитоплазмі пігмент меланін. Вони згруповані переважно в судинній оболонці очного яблука та окремих ділянках шкіри (мошонка), де утворюють пігментну тканину. Пігментні клітини мають зірчасту або веретеноподібну форму. Одні з цих клітин здатні синтезувати й накопичувати пігмент, інші – лише накопичувати його.

*Лейкоцити* різних видів – виходять із кровоносних судин і виконують у сполучній тканині захисні функції.

*Міжклітинна речовина* пухкої сполучної тканини складається з основної речовини і волокон. *Основна речовина* має желеподібну консистенцію, нестали в'язкість та хімічний склад. Вона містить неорганічні та органічні речовини, які утворюють складні комплекси. Через основну речовину здійснюється транспорт поживних речовин і продуктів обміну, а також переміщення клітин, здатних до руху. *Волокна* міжклітинної речовини поділяють на колагенові, еластичні та ретикулярні.

*Колагенові волокна* мають вигляд хвилястих, спірально покручених або плоских тяжів завтовшки 1-0 мкм, які утворюють пучки. Вони не розгалужуються і не анастомозують між собою. Волокна побудовані з фібрил, що мають під електронним мікроскопом поперечну смугастість і, в свою чергу, утворені мікрофібрилами. Останні побудовані з білка колагену. Колагенові волокна дуже міцні й зумовлюють міцність структур, які вони утворюють. Вони здатні притягувати воду, а при виварюванні утворюють клей.

*Еластичні волокна* тонкі (1-3 мкм), розгалужуються і анастомозують між собою. Вони розміщені поодиноці, не мають поперечної смугастості й побудовані з білка еластину. Еластичні волокна мають значно меншу міцність, ніж колагенові, однак їм властива висока еластичність – здатність відновлювати

свою форму і розміри після розтягування. Вони стійкі до кип'ятіння, дії лугів і кислот.

*Ретикулярні волокна* за своєю будовою та хімічним складом подібні до колагенових, однак відрізняються від них тим, що не мають поперечної смугастості, не утворюють пучків, анастомозують між собою і розгалужуються. Ретикулярні волокна утворюють строму більшості органів кровотворення, вони знаходяться в базальних мембранах, навколо кровоносних судин, м'язових і нервових волокон. У пухкій сполучній тканині вони трапляються лише в ділянках, де є ретикулярні клітини, що їх продукують.

**Щільна сполучна тканина** характеризується тим, що в її міжклітинній речовині міститься дуже мало основної речовини і вона утворена переважно колагеновими або еластичними волокнами, які щільно прилягають один до одного. Завдяки цьому тканина зумовлює міцність та еластичність сформованих нею структур. Щільна сполучна тканина має мало клітин, які представлені переважно фіброцитами – кінцевими формами фібробластів. Фіброцити розміщені між волокнами, не здатні до поділу і характеризуються низькою синтетичною активністю. Між пучками волокон щільної сполучної тканини є прошарки пухкої сполучної тканини, яка супроводжує кровоносні судини і нерви. За рахунок клітинних елементів останньої відбувається ріст і регенерація щільної сполучної тканини. Залежно від орієнтації волокнистих структур щільну сполучну тканину поділяють на оформлену і неформлену.

*Щільна неформлена сполучна тканина* утворює сітчастий шар шкіри, знаходиться в окісті, охрясті та інших місцях. Пучки колагенових волокон цієї тканини мають різні напрямки й утворюють тривимірні сітчасті системи. Крім колагенових ця тканина містить еластичні волокна.

*Щільна оформлена сполучна тканина* залежно від природи волокон поділяється на колагенову і еластичну.

Щільна оформлена колагенова сполучна тканина утворена пучками паралельно розташованих колагенових волокон, які розмежовані рядами фіброцитів. Окремі колагенові волокна, обмежені фіброцитами, називають пучками I порядку. Пучки I порядку об'єднуються прошарками пухкої сполучної тканини в пучки II порядку. Останні утворюють пучки III і навіть IV порядку.

З щільної оформленої колагенової сполучної тканини побудовані сухожилки, фіброзні мембрани, більшість зв'язок.

Щільна оформлена еластична сполучна тканина утворена щільно розміщеними еластичними волокнами і незначною кількістю колагенових волокон. Еластичні волокна не утворюють пучків і анастомозують між собою. Вони розділені фіброцитами й тонкими прошарками пухкої сполучної тканини. З цієї тканини побудовані каркова зв'язка, голосові зв'язки, вона міститься також у стінках артерій еластичного типу.

## 2. Сполучна тканина зі спеціальними властивостями

Сполучна тканина зі спеціальними властивостями відрізняється від волокнистої сполучної тканини тим, що для неї характерний переважний розвиток окремих клітинних елементів, а також деякі особливості міжклітинної речовини. Залежно від цього її поділяють на жирову, ретикулярну, пігментну і слизову.

*Жирова тканина* складається зі скупчень адипоцитів, що утворюють часточки, які розділені тонкими прошарками пухкої сполучної тканини. В останній розміщені кровоносні судини і нерви. Жирова тканина є депо жиру й води, виконує захисну та терморегуляторну функції. Вона накопичується в підшкірній основі, між пучками м'язових волокон скелетних м'язів, у більшому й меншому сальниках, біля нирок та в інших місцях. Розрізняють білу (звичайну) і буру жирові тканини. Бура жирова тканина розміщена в певних місцях у новонароджених. Адипоцити цієї тканини мають центрально розміщене ядро, в їхній цитоплазмі є багато дрібних жирових крапель та мітохондрії. Останні містять транспортні білки – цитохроми, які надають тканині бурого кольору. В адипоцитах активно відбуваються окисні реакції з виділенням енергії, що використовується на утворення не АТФ, а теплоти. Таким чином, бура жирова тканина виконує терморегуляторну функцію.

Ретикулярна тканина є різновидом сполучної тканини, яка має сіткоподібну будову та складається з ретикулярних клітин і ретикулярних (аргірофільних) волокон.

Ретикулярні клітини великим світлим ядром і відростчастою цитоплазмою. З'єднують-чись своїми відростками, вони утворюють сітку.

Існує кілька видів ретикулярних клітин:

- ретикулярні фібробластоподібні клітини;
- фагоцитуючі клітини моноцитарного походження;
- малодиференційовані клітини.

Ретикулярні волокна є похідними ретикулярних клітин. Виявляються ретикулярні волокна при імпрегнації солями срібла, тому дістали назву аргірофільних. За своїм хімічним складом ретикулярні волокна близькі до колагенових, але відрізняються від них меншою товщиною, розгалуженістю та анастомозами.

Розрізняють власне ретикулярні волокна та преколагенові волокна.

Власне ретикулярні волокна – дефінітивні, остаточні утворення, що містять колаген III типу.

Преколагенові волокна – це початкова форма утворення колагенових волокон в ембріогенезі та при регенерації.

Ретикулярні волокна відрізняються від колагенових високим вмістом сірки, ліпідів і вуглеводів. Під електронним мікроскопом фібрили

ретикулярних волокон мають не завжди чітко виражену посмугованість.

Ретикулярні волокна стійкі до дії слабких кислот і лугів, не перетравлюються трипсином.

Ретикулярна тканина утворює строму кровотворних органів і мікрооточення клітин крові, які в них розвиваються.

Жирова тканина – це скупчення жирових клітин, що зустрічається в багатьох органах, її специфічною функцією є накопичення та обмін ліпідів.

Розрізняють два різновиди жирової тканини: білу та буру.

Біла жирова тканина складається з однокрапельних жирових клітин (адипоцитів), розташовується під шкірою, в сальнику брижі, ретроперитонеально та в інших жирових депо.

Адипоцити містять ущільнене ядро, розташоване на периферії. Цитоплазма утворює тонкий обідок, решту займає одна велика крапля жиру.

Поблизу ядра розташовується комплекс Гольджі, в обідку цитоплазми трапляються поодинокі мітохондрії, невелика кількість гранулярної ендоплазматичної сітки, нечисленні рибосоми. Біла жирова тканина утворює частки, розділені прошарками волокнистої сполучної тканини. Кожна жирова клітина в частці оточена сіткою ретикулярних волокон, а також сіткою кровоносних і лімфатичних капілярів. Між жировими клітинами розміщуються фібробласти й тучні клітини.

Бура жирова тканина утворена адипоцитами з великою кількістю краплин, густо обплетених гемокапілярами, виявляється у новонароджених на шії, поблизу лопаток, за грудиною, вздовж хребта, під шкірою та між м'язами.

Багатокрапельний адипоцит – це клітина, значно менша за білий адипоцит. Вона має полігональну форму, містить округле ядро, розташоване ексцентрично. Цитоплазма заповнена численними дрібними краплями жиру, містить комплекс Гольджі, численні сферичні мітохондрії з добре розвиненими кристами.

Основною функцією бурої жирової тканини є теплопродукція, її окислювальна здатність приблизно в 20 раз вища, ніж білої.

Слизова (драглиста) сполучна тканина являє собою ембріональну форму пухкої сполучної тканини.

У період внутрішньоутробного розвитку вона виявляється в багатьох органах, особливо під шкірою. Класичним об'єктом для її вивчення є пупковий канатик плода.

Слизова тканина складається з великих, блідо забарвлених відростчастих клітин і желеподібної міжклітинної речовини, яка в свою чергу складається з аморфної речовини, багатої на гіалуронову кислоту, і нечисленних тонких колагенових фібрил.

Кількість колагенових фібрил у драглистій тканині тіла плода поступово збільшується, драглиста тканина заміщається на волокнисту сполучну тканину, властиву дорослому організму.

Пігментна сполучна тканина – це пухка волокниста сполучна тканина, клітини якої містять велику кількість пігменту меланіну. Тому клітини цієї

тканини називаються меланоцитами. Прикладом такої тканини є тканини райдужної та судинної оболонки ока.

### 3. Структура міжклітинної речовини

*Міжклітинна речовина* сполучної тканини складається з основної (аморфної) речовини і *волокон*.

Основна речовина – це драглеподібне гідрофільне середовище, що містить вуглеводні сполуки глікозаміноглікани, такі як гіалуронова кислота й хондроїтинсульфати. Вони зумовлюють консистенцію та функцію нальні особливості основної речовини. Окрім зазначених компонентів, до складу основної речовини входять ліпіди, альбуміни та глобуліни крові, мінеральні речовини.

Кількість основної речовини у різних ділянках сполучної тканини неоднакова. Поблизу капілярів і дрібних судин у ділянках, що містять жирові прошарки, основної речовини мало, а на межі з тканинами іншого походження, наприклад, з епітелієм, її багато. В дитячому віці основної речовини більше, ніж у зрілому та літньому.

Аморфний компонент міжклітинної речовини бере участь у метаболізмі води, регулюванні іонного складу, зв'язуванні клітин і волокон, адгезії тощо.

Фізико-хімічний стан міжклітинної речовини значною мірою визначає функціональні особливості сполучної тканини. Чим щільніша міжклітинна речовина, тим сильніше виражені механічна й опорна функції. Трофічна функція, навпаки, краще забезпечується міжклітинною речовиною напіврідкої консистенції, завдяки протеогліканам аморфного компоненту, яким властива гідрофільність.

Волокна міжклітинної речовини поділяються на колагенові та еластичні.

Колагенові волокна визначають міцність сполучної тканини. Внутрішня структура колагенового волокна визначається фібрилярним білком – колагеном. Молекула колагену складається з трьох поліпептидних ланцюгів, скручених у спіраль. За хімічним складом розрізняють 12 типів колагену.

Колаген I типу характерний для сполучної тканини шкіри, кісток, рогівки ока, склери, стінок артерій.

Колаген II типу характерний для гіалінового та фіброзного хрящів, скловидного тіла ока.

Колаген III типу характерний для дерми шкіри плода, стінок великих кровоносних судин, ретикулярних волокон.

Колаген IV типу міститься в базальних мембранах, у капсулі

кришталика.

Колаген V типу міститься навколо синтезуючих його клітин фібробластів, ендотеліальних і гладких м'язових клітин у вигляді екзоцитоскелета.

Колаген VI–XII типів вивчений недостатньо.

Колагенові волокна бувають трьох видів: власне колагенові, ретикулярні та преколагенові.

Власне колагенові волокна мають високу міцність та малу розтяжність. Вони складаються з колагену I типу, під електронним мікроскопом помітна поперечна посмугованість.

Ретикулярні волокна трапляються в ретикулярній тканині, а також утворюють опорний каркас залозистих і м'язових клітин. Вони складаються з колагену III типу, здатні реагувати з сіллю срібла, тому дістали також назву аргірофільних.

Преколагенові волокна – незрілі колагенові волокна, які складаються з попередника колагену – проколагену.

Еластичні волокна надають тканинам еластичності, здатності розтягуватися і повертатися до початкової довжини. За своєю міцністю еластичні волокна поступаються колагеновим.

Основним хімічним компонентом еластичних волокон є глобулярний білок еластин, який синтезується фібробластами. Найбільш зрілі еластичні волокна містять близько 90% білка еластину. Крім зрілих еластичних волокон, розрізняють незрілі елаунінові та окситаланові волокна.

#### **4. Взаємодія клітин крові та сполучної тканини при запаленні**

Система мононуклеарних макрофагів включає низку одноядерних клітин (за винятком остеокластів), здатних фагоцитувати в організмі все чужерідне (пил, барвники, мікроорганізми, клітинний детрит, тощо). Всі макрофаги об'єднує те, що вони розвиваються з моноцитів крові, здатні до активного руху, в їх цитоплазмі є багато лізосом і фагосом (фагоцитованих частинок).

Макрофаги виконують численні функції, які в першу чергу направлені на захист організму. Вони фагоцитують все чужерідне, звільняють вогнище запалення від збудників і продуктів запалення, стимулюють утворення грануляційної тканини, приймають участь у розвитку імунних реакцій та кровотворення.

До системи мононуклеарних макрофагів відносять гістіоцити (макрофаги волокнистої сполучної тканини), клітини Купфера (макрофаги печінки), альвеолярні макрофаги (макрофаги альвеол легень), мікрогліоцити (макрофаги нервової тканини), остеобласти (макрофаги кісткової тканини) тощо.

**Питання для самоконтролю:**

1. Сполучні тканини. Загальна характеристика. Класифікація.
2. Морфофункціональна характеристика пухкої волокнистої сполучної тканини.
3. Клітини пухкої сполучної тканини. Будова та функції:
  - а) фібробластів, фіброцитів, фіброклстів;
  - б) макрофагів;
  - в) тканинних базофілів;
  - г) плазматичних клітин;
  - д) адипоцитів;
  - е) пігментоцитів;
  - ж) адвентиційних клітин.
4. Поняття про макрофагічну систему.
5. Взаємозв'язок клітин пухкої волокнистої сполучної тканини та крові.
6. Морфофункціональна характеристика колагенових волокон. Рівні організації колагену.
7. Еластичні волокна. Будова, хімічний склад. Функціональне значення.
8. Ретикулярні волокна. Будова. Функціональне значення.
9. Хімічний склад, функціональне значення та походження основного аморфного компонента.
10. Морфофункціональна характеристика різних видів щільної волокнистої сполучної тканини.
11. Ретикулярна тканина. Особливості будови, локалізація в організмі, функції.
12. Порівняльна структурно-функціональна характеристика білої та бурої жирової тканини.
13. Слизова тканина, локалізація, особливості будови, хімічний склад міжклітинної речовини, функції.
14. Пігментна тканина. Структурно-функціональна характеристика, локалізація.

**Лекція № 5.**

**Тема: Тканини спеціального призначення. М'язові тканини.  
Нервова тканина.**

**Мета:** Ознайомити студентів із особливостями будови, класифікації, розвитком і функціями тканин спеціального призначення – м'язових і нервової. Розглянути структурні та функціональні характеристики гладкої, посмугової та серцевої м'язових тканин, їхню роль у забезпеченні рухової активності організму. Вивчити загальні властивості нервової тканини, гістогенез, основні

види клітин і будову нервових волокон, сформувавши цілісне уявлення про структурну організацію нервової системи на клітинному рівні.

**Основні поняття:**

1. **І.М'язова тканина** -тканина, яка забезпечує активне скорочення клітин, що лежить в основі руху, підтримки пози і функціонування внутрішніх органів.
2. Поділ м'язових тканин на гладку, скелетну (посмуговану) та серцеву за будовою і функціями; формуються переважно з мезодермального шару зародка.
3. **Гладка м'язова тканина** - тип м'язової тканини з веретеноподібними клітинами без поперечної посмугованості, яка скорочується повільно та мимовільно, бере участь у функціонуванні внутрішніх органів і судин.
4. **Посмугована м'язова тканина** - тканина, що складається з довгих багатоядерних волокон із характерною посмугованістю; забезпечує довільні рухи скелета.
5. **М'яз** – це орган, утворений пучками м'язових волокон, сполучною тканиною, судинами й нервами, що разом забезпечують його функціонування та живлення.
6. **Серцева м'язова тканина** - особливий тип м'язової тканини з посмуговою структурою та властивістю автоматичного скорочення, характерний для міокарда.
7. **Нервова тканина** – спеціалізована тканина, що складається з нейронів і нейроглії та забезпечує сприйняття подразнень, їх проведення, аналіз і відповідні реакції.
8. **Гістогенез нервової тканини** – процес розвитку нервової тканини з нервової пластинки ектодермального походження, що включає стадії проліферації, міграції та диференціювання клітин.
9. **Клітини нервової тканини:**
  - 1) **Нейрони** – основні функціональні одиниці, що передають нервові імпульси.
  - 2) **Нейроглія** – допоміжні клітини, які забезпечують підтримку, захист і метаболічну активність нейронів.
10. **Нервові волокна** – довгі відростки нейронів (аксони), оточені оболонками (мієліновими або безмієліновими), що забезпечують швидке проведення нервових імпульсів.

**План лекції**

1. М'язова тканина: загальна характеристика.

2. Класифікація та розвиток м'язової тканини
3. Гладка м'язова тканина.
4. Посмугована м'язова тканина.
5. Будова м'яза як органа.
6. Серцева м'язова тканина.
7. Нервова тканина.
8. Гістогенез нервової тканини.
9. Клітини нервової тканини.
10. Нервові волокна.

### **1. М'язова тканина (*lat. textus muscularis*).**

В організмі людини існує кілька різновидів м'язової тканини, але **характерною особливістю для всіх є те що, їхні основні структурні елементи здатні до скорочення**. Процес скорочення в м'язових тканинах забезпечують **органели спеціального призначення – міофібрили**, основу яких складають **актинові та міозинові міофіламенти**. Взаємодія міофіламентів забезпечує скорочення міофібрил і структур м'язових тканин. Це лежить в основі виконання рухових процесів – переміщення організму людини у просторі і його частин, крово- і лімфообігу, перистальтика кишечника тощо.

### **2. Класифікація та розвиток м'язової тканини.**

Існують дві класифікації м'язової тканини – **морфофункціональна та гістогенетична**.

Згідно з **морфофункціональною класифікацією** м'язової тканини за особливостями будови та функції поділяють на гладку та посмуговану. Остання, у свою чергу, поділяється на скелетну і серцеву. У зв'язку з тим, що скелетна м'язова тканина представлена також у нутрощах (як-от посмуговані м'язи стравоходу, зовнішній та внутрішній сфінктери сечівника), у найновішій редакції Міжнародної гістологічної термінології скелетна м'язова тканина отримала назву посмугованої несерцевої м'язової тканини.

Згідно з гістогенетичною класифікацією, яку запропонував Н. Г. Хлопін, м'язові тканини за їхнім походженням поділяються на п'ять типів:

- 1) соматичний тип (походить із міотомів мезодерми) – це скелетна м'язова тканина;
- 2) целомічний тип (походить із вентральної мезодерми) це серцева м'язова тканина;
- 3) вісцеральний тип (походить із мезенхіми) – це гладка м'язова тканина внутрішніх органів;
- 4) невральний тип (походить із нервової трубки) – до цього типу належать гладкі міоцити райдужної оболонки ока;

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

**3. Гладка м'язова тканина** (*lat. textus muscularis levis*) є різновидом м'язової тканини, що входить до складу стінок порожнистих внутрішніх органів (травний тракт, повітроносні, сечовивідні, статеві шляхи, судини), у шкірі, капсулах та стромі селезінки, лімфатичних вузлів тощо.

**Джерелом розвитку** гладкої м'язової тканини слугує **мезенхіма**, тобто цей різновид м'язової тканини має спільне походження з тканинами внутрішнього середовища, до яких належить і гістогенетично.

Структурною і функціональною одиницею гладкої м'язової тканини є гладкий **міоцит**, або **лейоміоцит** – клітина веретеноподібної форми, розміри якої залежать від її функціонального стану і коливаються в межах 20-10мем (довжина ) та 3-20 мкм (діаметр). В ендокарді, аорті, сечовому міхурі, матці м'язової клітини набувають відростчастої форми.

Мікроскопічна будова гладких міоцитів має особливості. На поздовжніх зрізах ядра клітин видовжені, паличкоподібної форми; вони лежать у центральній, потовщеній частині цитоплазми клітин і забарвлюються помірно базофільно. Цитоплазма клітин забарвлюється оксифільно. При скороченні міоцита ядро вигинається і навіть закручується у формі спіралі.

Електронно мікроскопічно у в гладких міоцитах чітко контуруються видовжені ядра, каріоплазма яких містить переважно еухроматин та невеликі грудочки гетерохроматину, наявні невеликі ядерця. У цитоплазмі виявляються органели загального призначення. невеликі мітохондрії розташовуються групами переважно біля полюсів ядра. Ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі розвинені слабо, наявні лізосоми, вільні рибосоми та полірибосоми, вуглеводні та невеликі жирові включення.

Плазматична мембрана нерівна, утворює численні вгинання – **кавеоли**; при відокремленні кавеол від плазмолемі утворюються **піноцитозні везикули**. З їхньою допомогою здійснюється ендоцитоз і в цитоплазму гладких міоцитів надходять, зокрема, іони кальцію.

Більшу частину лейоміоцитів займають **тонкі актинові та товсті міозинові філаменти**, які мають переважно поздовжню орієнтацію та лежать невпорядковано. Внаслідок цього у гладких міоцитах відсутня посмугованість. Актинових міофіламентів міститься більше і вони, крім поздовжнього напрямку, орієнтовані під кутом до осі клітин, утворюючи сітку. Окрім актинових та міозинових філаментів, у гладких міоцитах присутні також **проміжні філаменти**.

Актинові міофіламенти фіксуються до цитолемі або одна до одної за допомогою щільних тілець, які побудовані з білка альфа-актину.

Міжмолекулярна взаємодія з міозиновими філаментами забезпечує пересування актинових філаментів назустріч один одному. Тяга передається на плазмолему, внаслідок чого міоцит скорочується. У механізмі скорочення гладких міоцитів значну роль відіграє процес фосфорилування міозину, який залежить від концентрації іонів кальцію. У свою чергу, регуляція концентрації цих іонів реалізується за участю спеціального білка, що зв'язує кальцій, – кальмодуліну. Кальмодулін у комплексі з кальцієм активує фермент, що фосфорилує міозин. У фосфорильованому стані міозин здатний до взаємодії з актином.

Клітинна оболонка кожного міоцита оточена тонкою базальною мембраною. Базальна мембрана має отвори, в ділянці яких клітини контактують одна з одною за участю **щільних контактів – нексусів**. Тонкі прошарки пухкої сполучної тканини навколо м'язових клітин, що включають еластичні, тонкі колагенові та ретикулярні волокна, утворюють **ендомізій**, який поєднує сусідні міоцити. Групи з 10-12 м'язових клітин об'єднуються у м'язові пласти, між якими лежить пухка сполучна тканина з кровоносними судинами та нервами.

Скорочується гладка м'язова тканина ритмічно, повільно, але здатна тривалий час перебувати в такому стані, не виснажуючись. Такий тип її скорочень зумовлений повільним циклом взаємодії актинових і міозинових мікрофіламентів. Гладкі м'язи здатні до значної сили скорочень (наприклад, м'зова оболонка матки вагітних жінок під час пологів). Тип скорочення, властивий гладким м'язам, має назву тонічного; він є мимовільним, тобто не піддається контролю свідомості. Крім скоротливої функції кишки, гладкі міоцити беруть участь у синтезі компонентів колагенових та еластичних волокон.

**4. Посмугована м'язова тканина** (*лат. textus muscularis striatus*) включає скелетну (несерцеву) та серцеву м'язові тканини.

**Скелетна (несерцева) посмугована м'язова тканина** (*лат. textus muscularis striatus non cardiacus*) є різновидом м'язової.

У людини скелетні м'язи становлять: у новонародженої — 20 %, у дорослої — 42–44 і у старої — 25–30 % маси тіла. Є статеві відмінності в ступені розвитку м'язів. У чоловіка середньої статури маса м'язів становить 42 %, жінки — 36 % маси тіла.

В ембріогенезі джерелом розвитку скелетної посмугової м'язової тканини служать міобласти міотомів дорзальної міодерми. Диференціація міобластів відбувається у двох напрямках. Частина клітин зливається з утворенням м'язових трубочок, з яких відтак формуються дефінітивні структури – **міосимпласти**. Друга частина міобластів диференціюється у **міосателітоцити**.

***Структурно-функціональною одиницею скелетної м'язової тканини є м'язове волокно, яке складається з міосимпласта і міосателіоцитів, оточених базальною мембраною.***

М'язові волокна мають циліндричну форму. Довжина м'язових волокон коливається у значних межах: залежить від розмірів м'яза і часто дорівнює його довжині.

Кожен міосимпласт оточений сарколемою ( грец. саркос – м'ясо, лема – оболонка), а все волокно – базальною мембраною, яка зв'язана з тонкими колагеновими та ретикулярними волокнами пухкої сполучної тканини, що оточує м'язове волокно. Плазмалема міосимпласта бере участь у проведенні імпульсів, які стимулюють м'яз.

До складу міосимпласта входять численні ядра та цитоплазма, яка отримала назву **саркоплазми**. Ядра локалізуються переважно під плазмалемою, мають видовжину, овальну форму. В каріоплазмі наявні грудочки гетерохроматину та ядерця. Саркоплазма містить органели спеціального призначення – міофібрили, загальні органели, а також вуглеводні та жирові включення. Загальні органели розташовані у саркоплазмі переважно біля ядер, а численні мітохондрії – ще й між міофібрилами. Канальці гранулярної ендоплазматичної сітки мають незначний розвиток, проте гладка ендоплазматична сітка (**саркоплазматична сітка, або ретикулум**) розвинена добре.

Між базальною мембраною плазмалемою міопласта розташовані однадерні клітини – міосателіоцити. Це стовбурові (камбіальні) елементи м'язового волокна, за рахунок яких здійснюються процеси росту і регенерації. Ядра міосателіоцитів дрібніші та кругліші, ніж ядра симпласта, і забарвлюються світліше. Цитоплазма цих клітин включає органели загального призначення і не містить спеціальних органел.

**Міофібрили** – спеціальні органели скелетних м'язових волокон, побудовані з паралельно орієнтованих актинових і міозинових філаментів, взаємне зміщення яких лежить в основі механізму м'язових скорочень. Міофібрили мають у саркоплазмі поздовжню орієнтацію; їхня довжина співпадає з довжиною м'язового волокна, а товщина становить 1-2 мкм. Характерною особливістю будови міофібрил є поперечна посмугованість – чергування світлих і темних смуг. Це зумовлено впорядкованим розташуванням актинових і міозинових філаментів, що надає ділянкам міофібрил різні оптичні властивості. Світлі та темні смуги всіх міофібрил окремо взятого м'язового волокна лежать на одному рівні, тому й волокно в цілому під світлом і електронним мікроскопом набуває характерної поперечної посмугованості.

У міофібрилі послідовно розташовані темні **анізотропні диски (диски А)** і **світлі ізотропні (диск І)**. анізотропні диски забарвлюються інтенсивніше, ніж ізотропні. У поляризованому світлі диски А мають подвійне

променезаломлення, тобто є анізотропними; світлі смуги є однопроменезаломлювальними- ізотропними. В середині кожного I-диска міститься тонка темна лінія, яка має назву **телофрагми (Т)**, або **лінії Z**. У центрі диску А можна спостерігати світлішу ділянку – **Н-зону**, або **смужку Гензена**, всередині якої локалізується темна **лінія М**, або **мезофрагма**.

Ділянка між двома телофрагмами є структурно-функціональною одиницею міофібрили і отримала назву **саркомера** (грец. саркос – м'ясо, мерос – частина). У складі телофрагм міститься багато глікозаміногліканів, тому при мацерації (вимочуванні в розчинах кислот) міофібрили мають здатність розпадатися на окремі саркомери. Довжина саркомера становить 2-3 мкм. Структуру саркомера можна описати наступним чином:  $T (Z) + \frac{1}{2} I + \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} H + M + \frac{1}{2} H + \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} I + T (Z)$ .

**Саркомери** – це елементарні скоротливі одиниці міофібрил поперечнопосмугованих м'язових волокон. При скороченні вони можуть зменшувати свою довжину приблизно удвічі. Механізм цього процесу пов'язаний з особливістю ультраструктурної організації саркомерів. Електронномікроскопічно у складі саркомера розрізняють поздовжньо орієнтовані філаменти (від лат. *filum* – нитка) двох типів – тонкі і товсті.

**Товсті філаменти** розташовані у середній частині саркомера, вони побудовані з білка **міозину**. **Тонкі філаменти** розташовані в I-смугі та частково заходять у проміжки між товстими філаментами, досягаючи зони Н. Одним кінцем вони прикріплюються до телофрагми, а другий їх кінець вільний; у товстих філаментів вільні обидва кінці. Тонкі філаменти побудовані з білка **актину**, вони поєднані з **тропоміозин-тропоніновими** комплексами, стабілізовані білком **небуліном**. Діаметр тонких актинових філаментів – 5 нм. Товсті міозинові філаменти мають діаметр 10-12 нм і довжину 1,5 мкм; вони стабілізовані у просторі білком **тітином**.

Кількісне співвідношення міозинових філаментів до актинових становить 1:2 (тобто на один міозиновий філамент припадає два актинових), а взаємне просторове розміщення їх гексагональне: на поперечному розрізі тонкі філаменти утворюють шестикутник, у центрі якого розташований товстий філамент. Саркомер у стані релаксації (росслаблення) включає добре виражені темні частини- зони перекриття, тобто ті частини диска А, в яких присутні товсті й тонкі філаменти. Зона Н видається світлішою, тому що складається лише з товстих (міозинових) філаментів. При скороченні саркомера актинові філаменти заглиблюються у проміжки між міозиновими, а при повному скороченні – їхні вільні кінці майже сходяться біля серединної лінії М.

Z-зона служить не лише зоною розмежування суміжних саркомерів, але також є місцем стабілізації у просторі як положення актинових міофіламентів у межах саркомера, так і міофібрил у складі м'язового волокна. Поперечна «зшивка» актинових міофіламентів забезпечується білком **альфа-актиніном**.

Функцію поперечного зв'язування міофібрил та їхньої фіксації до сарколеми виконують побудовані з білка **десміну** проміжні філаменти, які формують щось на зразок сітки. Просторова стабілізація десмінових філаментів забезпечується білком **плектином**; ділянки прикріплення десмінових філаментів до сарколеми отримали назву **костамерів**.

**Саркоплазматична сітка (саркоплазматичний ретикулум)** – це система трубочок та сплосчених цистерн, оточують міофібрилиту утворюють навколо саркомера своєрідну манжету. Вона сполучається з порожнинами манжет того ж рівня навколо сусідніх міофібрил. Тому на будь-якому рівні м'язового волокна усі саркомери міофібрил оточені єдиною системою манжетів саркоплазматичної сітки.

Кожну манжету складають три компоненти:

- 1) Термінальні цистерни (плоскі утвори по краях манжети);
- 2) Саркотубули (трубочки, що відходять від термінальних цистерн і йдуть назустріч одна одній);
- 3) Центральна частина, у якій саркотубули утворюють численні анастомози, що нагадують мереживо.
- 4) Така ультраструктурна організація саркоплазматичної сітки надає їй вигляд мереживної манжети. У ссавців термінальні цистерни проходять на межі А- і І-дисків саркомерів, і тому в одному саркомері розташований один цілий елемент (манжета) на рівні диска А і половини двох сусідніх. Таким чином, елементи саркоплазматичної сітки, що оточують А-диски, чергуються з елементами, що оточують І-диски. Елементи навколо І-диска охоплюють кінцеві ділянки суміжних саркомерів.

Між двома суміжними термінальними цистернами саркоплазматичної сітки розташована поперечна трубочка (лат. *tubulus transversus*) – **Т-трубочка**, або Т-система. Т-трубочки утворюють систему вузьких каналців, які відходять від сарколеми углиб м'язового волокна (як її інвагінації) у поперечному напрямку на приблизно рівних відстанях. В середині м'язового волокна т-трубочки розгалужуються. У м'язах гілки двох Т-трубочок оточують кожний саркомер на межі між А- та І-дисками і контактують, як уже було згадано, з двома термінальними цистернами саркоплазматичної сітки. Утворюючи при цьому так звану **тріаду**. Остання включає одну трубочку і дві цистерни саркоплазматичної сітки.

По Т-системі нервові імпульси від сарколеми проникають углиб м'язового волокна, охоплюючи усі міофібрили. Нервовий імпульс (у вигляді хвилі деполяризації мембрани) викликає зміну проникності мембран саркоплазматичної сітки і вихід внаслідок цього іонів кальцію в саркоплазму, де вони ініціюють скорочення міофібрил. Під час релаксації (розслаблення) м'яза за участі ферменту АТФ-ази та білка кальсеквестрину іони кальцію депонуються у саркоплазматичній сітці.

**Червоні та білі м'язові волокна.** У саркоплазмі м'язових волокон міститься розчинний пігментний білок міоглобін. За своєю хімічною будовою цей білок дуже близький до гемоглобіну крові і теж здатний зв'язувати кисень та віддавати його при необхідності. Міоглобін забарвлює м'язові волокна у червоний колір. Залежно від вмісту міоглобіну, товщини і ферментного складу, м'язові волокна традиційно поділяють на червоні та білі.

Червоні волокна мають невелику товщину, значний вміст міоглобіну в саркоплазмі, численні мітохондрії, багаті на цитохроми. Білі волокна товстіші, вони містять менше міоглобіну та мітохондрій. М'язи, у яких багато червоних волокон, здатні до тривалішої неперервної активності, аніж м'язи, в яких переважають білі волокна, оскільки їхня саркоплазма добре пристосована до забезпечення енергетичних потреб. Білі волокна здатні скорочуватися швидше від червоних, але вони й швидше втомлюються, тому що не можуть тривалий час отримувати достатню кількість енергії.

Функціональні особливості посмугованої несерцевої м'язової тканини

Із цього різновиду м'язової тканини побудовані довільні м'язи скелета, скорочення яких залежить від свідомості, на відміну від мимовільного скорочення гладких м'язів. Скелетним м'язам властивий тетанічний тип скорочення, для якого характерні такі ознаки: скорочення сильні, швидкі (скорочення м'язових волокон у 10-25 разів швидші, ніж гладких міоцитів), нетривалі. Посмуговані скелетні м'язи швидше втомлюються і не можуть перебувати у стані скорочення так довго, як гладкі.

**5. Будова м'яза як органа.** В організмі тварини окремі посмуговані скелетні м'язові волокна поєднуються зі сполучною тканиною і утворюють орган, який називається **м'язом**. Тонкі прошарки пухкої сполучної тканини між м'язовими волокнами отримали назву **ендомізію**. Колагенові та ретикулярні волокна ендомізію поєднуються з волокнами сарколеми. Пучки м'язових волокон розмежовані прошарками сполучної тканини – **перимізієм**, зовні м'яз оточує **епімізія**.

На кінці кожного м'язового волокна сарколема утворює вузькі глибокі інвагінації, в які проникають колагенові та ретикулярні волокна. Вони пронизують базальну мембрану й утворюють петлю, яка фіксується до сарколеми саме в тому місці, де з нею контактують актинові нитки саркомерів. Після виходу за межі базальної мембрани ретикулярні волокна переплітаються з колагеновими, останні переходять у сухожилля.

Кожне м'язове волокно оточене сіткою гемокапілярів і має самостійну інервацію. Комплекс м'язових волокон, які іннервуються одним нервовим волокном, із прилеглими до них елементами пухкої сполучної тканини є структурно-функціональною одиницею скелетного м'яза і має назву **міона**.

**6. Серцева м'язова тканина** (*lat. textus muscularis striatus cardiacus*) побудована з клітин циліндричної форми – **кардіоміоцитів**, які є її структурно-

функціональними одиницями. Кардіоміоцити мають циліндричну форму (довжина 50-150 мкм, товщина 15-20 мкм); іззовні їхню плазмолему оточує базальна мембрана. Овальне ядро кардіоміоцита розташоване в центральній частині клітини. У сарколемі містяться органели спеціального призначення – міофібрили, між якими упорядковано лежать мітохондрії, що мають численні кристи. У перинуклеарних ділянках саркоплазми локалізуються також комплекс Гольджі, включення глікогену та ліпідів.

Кардіоміоцити сполучаються між собою «кінець в кінець» ділянками плазматичної мембрани з утворенням вставних дисків, внаслідок чого формуються м'язові волокна міокарда. Вставні диски мають звивисту конфігурацію: у їхніх поперечних ділянках суміжні кардіоміоцити контактують з утворенням демосом і смужок злипання, у поздовжніх ділянках – формують щільні контакти (нексуси).

Структурна організація міофібрил і саркомерів кардіоміоцитів та скелетних м'язових волокон в цілому подібна, однак існують певні відмінності:

- 1) Т-трубочки і короткі відрізки саркоплазматичної сітки формують діади (на відміну від триад у скелетному м'язовому волокні);
- 2) діади локалізуються на рівні лінії Z, а не на рівні сполучення дисків А і І.

Механізм скорочення кардіоміоцитів аналогічний такому у скелетних м'язових волокнах.

У процесі філогенезу кардіоміоцити, крім скоротливої функції, набули ще двох важливих морфофункціональних особливостей:

- здатності до генерації та проведення електричних імпульсів – такі клітини отримали назву **збуджувальних (пейсмейкерних) та провідних кардіоміоцитів (волокон Пуркінє)**;
- здатності до синтезу і секреції біологічно активних речовин гормональної природи – так звані **секреторні кардіоміоцити передсердь**. Детальніше ці аспекти будови серцевої м'язової тканини буде розглянуто у розділі «Серцево-судинна система».

**7.Нервова тканина (textus nervosus)** – це **тканина спеціального призначення**, з якої побудовані органи нервової системи, що здійснює регуляцію діяльності тканин і органів, їх взаємодію і зв'язок з навколишнім середовищем, кореляцію функцій, інтеграцію й адаптацію організму. Нервова тканина складається з **нервових клітин (нейроцитів, нейронів)** і пов'язаних з ними **клітин нейроглії**.

**Гістогенез нервової тканини.** Нервова тканина розвивається з дорсального потовщення **ектодерми** – нервової пластинки. Нервова пластинка послідовно перетворюється на нервовий жолобок, а після цього – на нервову трубку.

**Клітини нервової тканини (нейроцити, нейрони)**, (neurocytus, neuronum) – це морфологічні та функціональні одиниці нервової тканини,

здатні сприймати подразнення, переходити до стану збудження, генерувати та передавати імпульс.

Вважають, що нейрони не здатні до поділу і термін життя більшості із них дорівнює такому тварин. Разом з цим, останнім часом з'явилися повідомлення, що нейрони окремих ділянок кори півкуль великого мозку можуть ділитися.

В нейроциті розрізняють *тіло*, або *перикаріон* і *відростки*. Поперечник перикаріона коливається від 4 до 130 мкм, а довжина відростків – від 2 – 3 мкм до 1,5 м. ***Наявність відростків – це найхарактерніша ознака нервових клітин.*** Вони забезпечують проведення нервового імпульсу і формування рефлекторної дуги. Відростки поділяють на *аксони*, або *нейрити* (*axon, neuritum*) і *дендрити* (*dendritum*).

Аксон лише один відросток, що проводить нервові імпульси від тіла нервової клітини, довжиною – до 1,5 м.

Дендрити – короткі розгалужені відростки, що сприймають подразник, генерують нервовий імпульс і проводять його до тіла нервової клітини. В нейроні може бути один або багато дендритів.

Нейрони переважно мають одне велике ядро округлої чи овальної форми, яке розміщене в перикаріоні. В ядрі мало гетерохроматину і може бути одне або два ядерця. У цитоплазмі нейронів є органели та включення (вуглеводи, пігменти, секреторні тощо). Органели загального призначення представлені ендоплазматичною сіткою, комплексом Гольджі, клітинним центром, мітохондріями, рибосомами, лізосомами, мікротрубочками і мікрофіламентами. Частина із них (комплекс Гольджі, клітинний центр) розташовані тільки в перикаріоні. Гранулярна ендоплазматична сітка і мітохондрії добре розвинені.

Скупчення цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки утворюють субстанцію, яка інтенсивно забарвлюється основними барвниками, через що її називають хроматофільною (***тигроїдна речовина, речовина Нісля***). Хроматофільна субстанція належить до органел спеціального призначення. В аксонах її немає. У зв'язку з тим, що в аксонах немає органел, які синтезують білок, останній постійно транспортується до них від перикаріону з током цитоплазми.

До складу органел спеціального призначення належать також і нейрофібрили.

**Нейрофібрили** (*neurofibrilla*) – це органели спеціального призначення які є в нейронах. Нейрофібрили утворені мікротрубочками і мікрофіламентами. Вони утворюють скелет нейронів і беруть участь у внутрішньоклітинному транспорті. Нейрофібрили можна виявити у цитоплазмі при імпрегнації сріблом. Вони мають вигляд тонких ниток діаметром 0,3 – 0,5 мкм, утворюють щільну сітку в перикаріоні і мають паралельну орієнтацію у складі дендритів і нейритів, включаючи їх найтонші кінцеві розгалуження.

Існує дві класифікації нейроцитів: морфологічна і функціональна.

**Морфологічна класифікація** нейронів базується на кількості відростків.

За цією ознакою нервові клітини поділяють на такі різновиди:

- 1) **уніполярні** мають єдиний відросток, який є аксоном. Один відросток властивий попередникам нейронів – нейробластам;
- 2) **біполярні** (мають два відростки – аксон і дендрит). Прикладами таких клітин є нейрони сітківки очного яблука);
- 3) **псевдоуніполярні** (мають один відросток), який на певній відстані від тіла клітини поділяється на аксон і дендрит, так що фактично клітина має два відростки, як і біполярна. Такі нейрони містяться в спинномозкових вузлах);
- 4) **мультиполярні** (мають багато відростків), один з яких є аксоном, а всі інші дендритами. Ці нейрони містяться у сірій речовині головного і спинного мозку).

За формою перикаріонів нейрони ділять на округлі, веретеноподібні, зірчасті, пірамідні і грушоподібні.

**Функціональна класифікація** нейронів базується на положенні нервової клітини у складі рефлекторної дуги. Згідно з цією класифікацією розрізняють такі види нейронів:

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

Окремі нейрони або їх групи здатні синтезувати, крім нейромедіаторів, гормони. Такі нейрони називають **нейросекреторними**.

**Синапси** – це контакти нервових клітин, які забезпечують передачу нервового імпульсу тільки в одному напрямку.

**Синапси поділяють на:**

*аксо-дендритні* – аксон одного нейрона контактує з дендритом другого нейрона;

*аксо-соматичні* – аксон одного нейрона контактує з перикаріоном другого нейрона;

*аксо-аксонні* – контактують аксони нейронів;

*дендро-дендритні* – контактують дендрити нейронів;

*дендро-соматичні* – дендрит одного нейрона контактує з перикаріоном другого.

Синапси ділять на хімічні і електричні.

**Хімічні (пухирцеві)** синапси – для них характерна наявність у пресинаптичному полюсі пресинаптичних пухирців, заповнених медіатором – речовиною, яка бере участь у передачі імпульсу на постсинаптичний полюс. Такими медіаторами в адренергічних синапсах є норадреналін, в холінергічних

– ацетилхолін. У хімічному синапсі розрізняють три частини: пресинаптичну, постсинаптичну та синаптичну щілину.

На відміну від *хімічного синапсу*, синаптична щілина в *електричному синапсі* є надзвичайно вузькою (3,5 нм). Через синаптичну щілину електричного синапсу проходять просторово впорядковані гідрофільні протеїнові тунелі, котрі перфорують пре- та постсинаптичну мембрану і називаються конексонами.

**Нейроглія** (neuroglia) – це середовище в якому знаходяться нейрони. Вона представлена клітинами – гліоцитами. Нейроглія виконує опорну, розмежувальну, трофічну і захисну функції. Нейроглію ділять на: гліоцити (макроглія), гліальні макрофаги (мікроглія).

**Гліоцити** (gliocyti) – це група клітин, які розвиваються з елементів нервової трубки. Серед гліоцитів розрізняють три види клітин: епендимоцити, астроцити, олігодендроцити.

**Епендимоцити** (ependymocyti) – це клітини, які утворюють щільний шар, мають або циліндричну форму що вистеляють спинномозковий канал і всі шлуночки мозку (рис. 85). В процесі гістогенезу нервової тканини епендимоцити диференціюються першими із гліобластів нервової трубки, виконуючи на цій стадії розвитку розмежувальну й опорну функції.

**Астроцити** (astrocyti) виконують опорну і розмежувальну функції в центральній нервовій системі. Це невеликі клітини, зірчастої форми, які мають численні відростки, що закінчуються на судинах, тілах нейронів, базальній мембрані, яка відокремлює речовину мозку від м'якої мозкової оболонки. У всіх випадках кінцева ділянка відростків розширюється на кінці і прилягає до поверхні капіляра або нейрона, вкриваючи значну її частину й утворюючи так звану астроцитарну ніжку. Ніжки астроцитів контактують між собою і формують майже повну обгортку навколо капіляра або нейрона (лишаються вільними лише синаптичні контакти).

Розрізняють протоплазматичні та волокнисті (фібрилярні) астроцити, існують також і перехідні форми астроцитів (волокнисто-протоплазматичні). Протоплазматичні астроцити локалізовані переважно у сірій речовині мозку. Їх відростки короткі і товсті, сильно розгалужені. Волокнисті астроцити переважно розташовані у білій речовині мозку. Відростки їх довгі, прямі, слабо або зовсім не розгалужені, на поперечному розрізі круглої або овальної форми.

**Олігодендроцити** (oligodendrocyti) – це найчисленніша група гліоцитів. Мають багатокутну або овальну форму, невеликих розмірів, короткі тонкі відростки й оточують перикаріони та відростки нейронів. Локалізовані вони, як у центральній, так і периферійній нервовій системі. Щільність цитоплазми клітин олігодендроцитів при електронній мікроскопії наближається до цього показника нервових клітин. Вони виконують трофічну та розмежувальну функції, беруть участь у водно-солевому обміні, процесах дегенерації та

регенерації нервових волокон. Олігодендроцити, які утворюють оболонки навколо відростків нервових клітин, мають назву нейролемоцитів (шванівських клітин).

**Мікроглія** (microglia) – це сукупність маленьких клітин (мікрогліоцитів) з нечисленними розгалуженими відростками, які при подразненні нервової тканини (запалення, рани) збільшуються в об'ємі, стають кулястими і рухливими та фагоцитують усе чужорідне. Подібно до інших макрофагів мікрогліоцити наповнюються фагоцитованим матеріалом. Останнім часом показана здатність мікроглії брати участь у синтезі білків-імуноглобулінів (антитіл).

**Нервові волокна** (neurofibr) – це відростки нервових клітин вкриті оболонкою. Оболонка сформована одним шаром нейролемоцитів (олігодендроцитів), які розміщені ланцюжком уздовж осьових циліндрів. Відростки нейронів у нервових волокнах називають осьовими циліндрами. Нервові волокна поділяють на мієлінові (м'якушеві) та безмієлінові (безм'якушеві). Нервові волокна формують у центральній нервовій системі провідні шляхи, а в периферичній – нервові стовбури та нерви. За межами центральної нервової системи нервові волокна мають базальну мембрану.

**Безмієлінові нервові волокна** (neurofibr amyelinata) – це волокна діаметром 1–4 мкм, які входять переважно до складу автономної нервової системи. Безмієлінові нервові волокна складаються з нейролеми, осьових циліндрів та базальної мембрани. Товщина цих нервових волокон коливається від 1 до 5 мкм, швидкість проведення нервових імпульсів сягає 0,2 – 2 м/с. Осьові циліндри цих волокон можуть переходити з одного волокна в інше.

**Мієлінові нервові волокна** (neurofibr myelinata) – це товсті волокна, що складаються з осьового циліндра і мієлінової оболонки. Осьовий циліндр – це відросток нервової клітини, яким частіше буває аксон, але може бути і дендрит. Оболонка мієлінових волокон має два шари: внутрішній (мієліновий) – ділянка цитоплазми нейролемоцитів, що містить мієлін, і зовнішній (нейролема) – ділянка цитоплазми нейролемоцитів, яка містить ядро і не має мієліну. Такі волокна знаходяться в головному і спинному мозку та нервах і вузлах. Товщина мієлінових нервових волокон (1 – 20 мкм) і швидкість проведення нервового імпульсу (5 – 120 м/с) більші, ніж безмієлінових волокон.

**Нерви** (nervus) – утворюють нервові волокна, об'єднані пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій розміщені кровоносні судини. Прошарки пухкої волокнистої сполучної тканини, які оточують окремі нервові волокна, називають ендоневрієм, їх пучки – периневрієм і нерви – епіневрієм.

Нерви поділяють на **чутливі** – утворені дендритами чутливих нейронів; **ефекторні** – утворені аксонами відповідних нейронів і мішані – утворені відростками різних за функцією нейронів.

**Нервові закінчення** (*terminationes nervorum*) – це кінцеві апарати нервових волокон. За своїм функціональним призначенням вони поділяються на три групи:

- ефекторні нервові закінчення (ефектори);
- чутливі нервові закінчення (рецептори, або афекторні);
- міжнейронні синапси (кінцеві апарати).

**Рефлекторна дуга** – це ланцюжок нейронів, який передає нервовий імпульс від чутливого нервового закінчення до ефекторного, що розташоване в робочому органі. До її складу входять чутливий нейрон, один або кілька асоціативних і ефекторний нейрон. Є рефлекторні дуги без асоціативних нейронів.

**Ефекторні нервові закінчення** – це кінцеві апарати аксонів ефекторних клітин соматичної чи автономної нервової системи. Вони бувають двох типів: рухові (моторні) та секреторні. Рухові нервові закінчення – це кінцеві апарати аксонів рухових клітин соматичної чи автономної нервової системи, за допомогою яких нервовий імпульс передається на тканини робочих органів. Вони притаманні м'язовій тканині. Секреторні-нервові закінчення – це кінцеві потовщення або розширення волокна з синаптичними пухирцями, які містять переважно ацетилхолін, притаманні залозистій епітеліальній тканині.

**Чутливі нервові закінчення (рецептори)** – це кінцеві апарати дендритів чутливих нейроцитів. За функціональними ознаками їх поділяють на дві групи: *екстерорецептори* (сприймають подразнення із зовнішнього середовища) та *інтерорецептори* (сприймають подразнення від тканин органів). Різновидом інтерорецепторів є *пропріорецептори*, які сприймають подразнення від м'язів і сухожилків, що беруть участь у регуляції рухів і положення тіла в просторі. Залежно від природи подразників, які сприймають рецептори, їх поділяють на механо-, термо-, хемо-, фото-, баро- та інші рецептори.

Рецептори мають різну будову, що дало можливість класифікувати їх на *вільні та невільні* нервові закінчення. Перші складаються тільки з термінальних гілок дендрита чутливої клітини (найчастіше вони знаходяться в епітеліальній тканині і сприймають подразнення різної природи). У базальному шарі багатошарового епітелію містяться поодинокі чутливі епітеліоцити – клітини Меркеля, до яких прилягають чутливі нервові закінчення. Разом вони утворюють дотикові меніски – механорецептори. *Невільні* нервові закінчення містять в своєму складі клітини глії. Залежно від наявності сполучнотканинної капсули їх поділяють на капсульовані й некапсульовані. Багато таких закінчень міститься у волокнистій сполучній тканині. До них належать дотикові тільця Мейснера, пластинчасті тільця Фатер-Пачіні – барорецептори, кінцеві колби Краузе – терморецептори та ін.

**Нервово-сухожильні веретена** – це чутливі нервові закінчення сухожилків. Вони представлені мієліновими волокнами, які поблизу колагенових волокон сухожилля гублять оболонку і розгалужуються.

**Нервово-м'язові веретена** – це чутливі нервові закінчення скелетної м'язової тканини, які сприймають зміну довжини м'язових волокон.

### **Питання для самоконтролю**

1. Перерахуйте джерела розвитку м'язових тканин.
2. Які функції виконує м'язова тканина і чим вони зумовлені?
3. Приведіть класифікацію м'язових тканин.
4. Назвіть структурні одиниці кожного виду м'язової тканини.
5. Назвіть особливості структури міоцита.
6. Назвіть способи міжклітинних контактів у гладкому м'язі.
7. Охарактеризуйте механізм скорочення скелетного м'язового волокна.
8. Охарактеризуйте механізм скорочення міоцита.
9. Будова м'яза як органа.
10. Які гістофізіологічні особливості серцевої м'язової тканини?
11. Опишіть структуру скорочувальних кардіоміоцитів.
12. Якими особливостями будови володіють провідні кардіоміоцити?
13. Назвіть основні етапи гістогенеза скелетної м'язової тканини.
14. Опишіть гістогенез серцевої м'язової тканини.
15. Яке значення нервової тканини?
16. Назвіть складові елементи нервової тканини.
17. Будова і функції нейронів.
18. Назвіть особливості будови ядра, загальних і спеціальних органел нейрона, особливості будови відростків.
19. Приведіть функціональну класифікацію нейроцитів.
20. Назвіть нейроцити по морфологічній класифікації.
21. Приведіть класифікацію нервових закінчень.
22. Приведіть морфологічну і функціональну класифікації рецепторів.
23. Укажіть функцію рецепторів.
24. Яку функцію виконують ефекторні нервові закінчення?
25. Назвіть типи міжнейронних синапсів.
26. Укажіть функції синапсів і механізм передачі нервового імпульсу.
27. Особливості будови електричного синапса.
28. Яке будова і функції різних видів нервових закінчень.
29. Назвіть ембріональні джерела розвитку нервової тканини.
30. Опишіть особливості гістогенеза нервової тканини.

## **Лекція № 6**

### **Тема: Нервова система.**

**Мета лекції:** Сформувати у студентів уявлення про мікроскопічну будову нервової тканини, структурну організацію центральної та периферичної нервової системи, а також органів чуття; розкрити взаємозв'язок між морфологією та функцією нервової системи й сенсорних структур; закласти основи для розуміння гістофізіологічних механізмів передачі, обробки та сприйняття сенсорної інформації.

#### **Основні поняття лекції:**

1. **Нейрон** – основна структурно-функціональна одиниця нервової системи, здатна генерувати та проводити нервовий імпульс.
2. **Нейроглія (гліальні клітини)** – допоміжні клітини нервової тканини, що виконують опорну, трофічну, захисну та ізоляційну функції.
3. **Синапс** – спеціалізоване утворення для передачі імпульсу між нейронами або між нейроном і ефекторною клітиною.
4. **Центральна нервова система (ЦНС)** – головний і спинний мозок; центри обробки інформації.
5. **Периферична нервова система (ПНС)** – нерви, ганглії та рецептори, що з'єднують ЦНС із органами та тканинами.
6. **Рецептор** – спеціалізована структура, що сприймає подразнення та перетворює його на нервовий імпульс.
7. **Аналізатор** – функціональна система, яка включає рецептор, провідниковий шлях і центральну (коркову) частину.
8. **Органи чуття** – високоспеціалізовані структури, що забезпечують сприйняття зовнішніх і внутрішніх подразників (зору, слуху, нюху, смаку, рівноваги).
9. **Сітківка ока** – внутрішній шар очного яблука, що містить фоторецептори (палички й колбочки), нейрони та гліальні клітини.
10. **Спіральний (кортіів) орган** – рецепторний апарат слухового аналізатора, розташований у завитці внутрішнього вуха.
11. **Смакова цибулина** – рецепторний орган смаку, розташований у смакових сосочках язика.

#### **План лекції:**

1. **Вступ**
  - Актуальність вивчення гістології нервової системи та органів чуття.
  - Функціональне значення.
2. **Центральна нервова система**

- Гістологічна будова спинного мозку: сіра й біла речовина.
- Гістологічна будова головного мозку:
  - Кора великих півкуль (шари неокортексу).
  - Кора мозочка (молекулярний, гангліонарний, зернистий шари).

### 3. Периферична нервова система

- Спинномозкові вузли.
- Вегетативні ганглії.
- Периферичні нерви: структура та особливості мієлінових і безмієлінових волокон.

### 4. Органи чуття (аналітична система)

- Загальна будова аналізатора: рецептор – провідниковий шлях – центральна частина.
- Орган зору.
- Орган слуху та рівноваги.

### 5. Вікові та функціональні особливості

- Регресивні та адаптивні зміни в структурі нервової тканини.

**Нервова система** (*systema nervosum*) – утворена органами, які побудовані з нервової тканини. Остання забезпечує зв'язок організму з зовнішнім середовищем, регуляцію всіх життєвих процесів, координацію й інтеграцію діяльності усіх його систем і апаратів органів як єдиного цілого.

Анатомічно нервову систему поділяють на **центральну та периферичну**.

До **центральної нервової системи** належить:

- головний
- спинний мозок.

До **периферичної** –

- периферичні нервові вузли,
- стовбури
- нервові закінчення.

З **фізіологічної** точки зору, нервову систему поділяють на:

- **соматичну**, яка іннервує все тіло, крім внутрішніх органів, судин і залоз, і
- **автономну, або вегетативну**, яка регулює діяльність вищенаведених органів.

Нервова система функціонує за рефлексорним принципом, **морфологічним субстратом якого є рефлексорна дуга**.

**Основна морфологічна одиниця нервової системи – це нейрон.**

Ланка послідовно зв'язаних нейронів забезпечує сприйняття нервовою системою різних подразнень, що надходять із зовні чи з самого організму, та її відповідь на ці подразнення.

***Нервова система розвивається із нервової трубки, гангліозної пластинки і нейрогенних плакод.***

- Із краніальної частини нервової трубки диференціюються головний мозок і окремі органи чуття, а із тулубового її відділу утворюється спинний мозок.
- Із гангліозної пластинки розвиваються нервові вузли, хромафінна система, меланоцити, клітини м'якої і павутинної мозкових оболонок, нейролемоцити тощо.
- Нейрогенні плакоди беруть участь у формуванні вузлів 5, 7, 9 і 10 пар черепних нервів.

**Головний мозок** (encephalon) розташований у черепній порожнині. Він складається з правої і лівої півкуль, стовбурової частини, яка включає проміжний, середній і задній мозок (міст, мозочок), а також довгастий мозок.

Головний мозок вкритий трьома **оболонками**:

- ***твердою,***
- ***павутинною,***
- ***м'якою.***

**М'яка мозкова оболонка** безпосередньо прилягає до мозку і утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, у якій є значна кількість кровоносних судин і нервових закінчень. Її часто називають **судинною оболонкою**. Зовні вкрита шаром плоских клітин, які подібні ендотеліоцитам.

**Павутинна оболонка** також побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини. З обох поверхонь вона вкрита шаром плоских клітин.

**Тверда мозкова оболонка** утворена щільною волокнистою сполучною тканиною. Вона бідна на кровоносні судини і з внутрішньої поверхні вкрита шаром плоских клітин.

Головний мозок ділять на великий (cerebrum) і ромбоподібний (rhombencephalon). До складу великого мозку входять середній (mesencephalon), проміжний (diencephalon) і кінцевий мозок (telencephalon), а до ромбоподібного (rhombencephalon) – задній (metencephalon) і довгастий мозок (medulla oblongata). Задній мозок представлений мозочком (cerebellum) і мозковим мостом (pons cerebri).

**Порожнини у головному мозку є такі:** у кінцевому мозку – це бічні шлуночки, у проміжному мозку – третій мозковий шлуночок, у середньому мозку – мозковий водопровід і в ромбоподібному – четвертий мозковий шлуночок.

Головний мозок утворений сірою і білою речовинами. Сіра речовина (substantia grisea) побудована з нейронів, нервових волокон і нейроглії, а біла – з нервових волокон і нейроглії. У формуванні сірої речовини головного мозку беруть участь мультиполярні нейрони.

Функціонально нейрони ділять на рухові, чутливі та асоціативні. Біла речовина (substantia alba) головного мозку утворює провідні шляхи, які з'єднують окремі частини головного мозку і головний мозок із спинним.

**Рухові нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра рухових і змішаних черепних нервів. Тобто аксони нейронів цих ядер формують рухові черепні нерви і беруть участь у формуванні змішаних.

**Чутливі нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра чутливих і змішаних черепних нервів. З нейронами цих ядер контактують аксони нейронів, які утворюють спинномозкові нервові вузли, чутливі нервові вузли голови (колінчастий, трійчастий, яремний, присінковий, завитковий тощо). Дендрити нейронів чутливих нервових вузлів голови утворюють окремі чутливі черепні нерви і беруть участь у формуванні змішаних.

**Асоціативні нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра, які є центрами передачі нервових імпульсів від спинного мозку і стовбурової частини головного мозку до кори півкуль великого мозку та навпаки.

**Ретикулярна формація** (formatio reticularis) – це координаційний апарат головного мозку. Вона утворена сіткою нервових волокон, між якими знаходяться групи нейронів і є складним рефлекторним центром. Ретикулярна формація розташована в довгастому, середньому і проміжному мозку.

**Кінцевий мозок** (telencephalon) складається з двох півкуль великого мозку (hemisphaeria cerebri). У кожній півкулі виділяють нюховий мозок (rhinencéphalon) і плащ (pallium). У нюховий мозок вступає перша пара черепних нервів. Плащ знаходиться дорсально від нюхового мозку. Його сіра речовина розташована поверхнево і утворює кору півкуль великого мозку.

**Кора півкуль великого мозку** (cortex hemisphaerium cerebri) утворена шістьма шарами нейронів: молекулярним, зовнішнім зернистим, пірамідним, внутрішнім зернистим, гангліонарним і шаром поліморфних клітин.

Нейрони шарів кори півкуль великого мозку мають неоднакові функціональні особливості.

Нейрони молекулярного і поліморфного шарів асоціативні, зернистих – чутливі, а пірамідного і гангліонарного – рухові (моторні).

Нейрони кори півкуль великого мозку ділять на пірамідні та непірамідні.

Біла речовина півкуль великого мозку розташована під корою. Вона утворює провідні шляхи. Серед них розрізняють асоціативні, що зв'язують окремі ділянки кори у межах однієї півкулі, комісуральні, що зв'язують кору

різних півкуль і проєкційні, які зв'язують кору з іншими відділами головного мозку та спинним мозком.

**Молекулярний шар** (*lamina molecularis*) **клітин великого мозку** розміщений поверхнево під м'якою мозковою оболонкою, від якої відмежований гліальною мембраною. Утворений веретеноподібними нейронами з довгими горизонтальними дендритами і низхідними аксонами, що утворюють горизонтальні колатералі. У зв'язку з тим, що цей шар містить мало нейронів він на гістологічних препаратах має вигляд світлої смужки.

**Зовнішній зернистий шар** (*lamina granularis externa*) **клітин великого мозку**. У ньому – зосереджені дрібні нервові клітини діаметром близько 10 мкм, перикаріон яких має форму піраміди, конуса чи зірки. Дендрити цих нейронів спрямовані в молекулярний шар, а аксони частково входять до білої речовини, а також сплетень нервових волокон молекулярного шару.

**Пірамідний шар** (*lamina pyramidalis*) **клітин великого мозку** найтовщий. Утворений пірамідної форми нейронами, висота яких поступово зростає у глибину шару. Верхівки цих нейронів завжди спрямовані до поверхні кори, а основа – до білої речовини. Аксони великих пірамідних нейронів формують мієлінові нервові волокна, що прямують у білу речовину.

**Внутрішній зернистий шар** (*lamina granularis interna*) **клітин великого мозку**. До його складу входять дрібні зірчасті і пірамідні нейрони, а також нервові волокна, що мають горизонтальну орієнтацію. Найкраще цей шар розвинений у зоровій ділянці кори.

**Гангліонарний шар** (*lamina ganglionaris*) **клітин великого мозку** утворений гігантськими пірамідними нейронами (клітини Беца). Висота перикаріона цих клітин може досягати 120 мкм, а ширина основи 80 мкм. У цитоплазмі цих клітин є багато базофільної зернистості, що свідчить про високий рівень синтезу білків, необхідних для підтримання певної маси цитоплазми їх довгих аксонів, які формують кортикоспінальні шляхи.

**Поліморфний шар** (*lamina multiformis*) **клітин великого мозку**. Його клітини мають різну форму та розміри. Клітини великих розмірів сконцентровані у зовнішній зоні цього шару, їх відростки довгі. Аксони нейронів входять до складу білої речовини еферентних (ефекторних) шляхів головного мозку, а дендрити досягають молекулярного шару кори.

**Середній мозок** (*mesencephalon*) складається з пластинки покрівлі середнього мозку, покриву ніжок, ніжок великого мозку та мозкового водопроводу. В середньому мозку знаходяться ядра, які утворені асоціативними нейронами, ядра 3 і 4 пар черепних нервів і частина ядра 5 пари.

**Проміжний мозок** (*diensephalon*) складається з трьох відділів: зорового горбового (таламус), надзорового горбового (епіталамус), підзорового горбового (гіпоталамус) і третього мозкового шлуночка. Містить багато ядер, розмежованих білою речовиною. Вони утворені переважно

асоціативними нейронами. У гіпоталамусі розташовані центри регуляції температури тіла, тиску крові, обмінів води, мінеральних речовин та ліпідів, а також ядра, які сформовані нейросекреторними нейронами. В проміжний мозок вступає 2 пара черепних нервів.

**Мозочок** (*cerebellum*) є центром рівноваги і координації рухів тіла, забезпечує підтримання тону м'язів. Він складається з двох півкуль. Їх сіра речовина розташована на периферії і утворює кору мозочка, а біла – під нею. Біла речовина мозочка утворює його провідні шляхи. У ній є ядра мозочка (зубчасте, кулясте, ядро шатра тощо), які утворені асоціативними нейронами. З останніми контактують аксони грушоподібних клітин.

Кора мозочка має тришарову будову.

*Молекулярний шар* (*stratum moleculare*) – найбільш поверхневий, утворений кошковими і зірчастими (асоціативними) нейронами. Вони здійснюють гальмівний вплив на клітини гангліонарного шару. Кошкові нейрони мають невеликі розміри перикаріонів (10–25 мкм). Їх численні тонкі дендрити спрямовані до поверхні мозочка, а аксони утворюють синапси у вигляді „кошиків” з тілами грушоподібних нейронів гангліонарного шару. Аксони зірчастих нейронів (великих і малих) формують синапси з дендритами і перикаріонами грушоподібних нейронів.

*Гангліонарний шар* (шар грушоподібних нейронів, *stratum neuronum piriformium*) мозочка утворений одним рядом великих грушоподібних нейронів, або клітин Пуркін'є (еферентних). Від перикаріонів цих клітин відходять 2–3 дендрити, які кущоподібно галузяться у молекулярному шарі. Аксони грушоподібних нейронів контактують з нейронами підкоркових ядер мозочка і сусідніх грушоподібних клітин.

*Зернистий шар* (*stratum granulosum*) мозочка є найглибшим шаром кори мозочка, який безпосередньо прилягає до білої речовини. Цей шар складається з великої кількості нейронів – зерен і двох видів зірчастих клітин Гольджі (з короткими і довгими аксонами). Аксони клітин-зерен утворюють контакти з дендритами грушоподібних, зірчастих і кошкових нейронів, а їх дендрити – з мохоподібними волокнами. Клітини Гольджі з короткими відростками утворюють контакти із клітинами-зернами. З ними же контактують і дендрити клітин Гольджі з довгими відростками. Аксони останніх клітин переходять у білу речовину мозочка.

**Мозковий міст** (*pons cerebri*) утворений переважно білою речовиною, у якій містяться ретикулярна формація, власні ядра моста, що утворені асоціативними нейронами і частина ядра 5 пари черепних нервів.

**Довгастий мозок** (*medulla oblongata*) – містить ядра черепних нервів: ядра рухових (6, 11 і 12 пари), чутливого (8 пара) і змішаних (7, 9 і 10 пари) черепних нервів, ретикулярну формацію, яка тут є не тільки координуючим утвором, а й центром дихання і серцево-судинної системи та ядра, які є

центрами передачі нервових імпульсів на інші відділи головного мозку (оливи). Біла речовина довгастого мозку переважно знаходиться вентролатерально.

**Спинний мозок** (*medulla spinalis*) – розміщений у хребетному каналі, займаючи приблизно 2/3 його об'єму. Спинний мозок, як і головний мозок, оточений трьома оболонками: твердою, павутинною і м'якою. Будова оболонок спинного мозку така як і оболонок головного мозку, але тверда оболонка не зростається з окістям хребців. Між нею і хребцями є епідуральний простір, який заповнений пухкою волокнистою сполучною і жировою тканинами.

Спинний мозок складається з сірої (*substantia grisea*) і білої (*substantia alba*) речовини. Сіра речовина спинного мозку на поперечному розрізі має вигляд метелика з розпрямленими крилами і представлена парними задніми і передніми рогами (стовпами), які з'єднані сірою спайкою. У центрі останньої розташований спинномозковий канал (*canalis centralis*). Між дорсальними і вентральними рогами є проміжна зона.

Сіра речовина спинного мозку утворена мультиполярними нейронами, мієліновими і безмієліновими нервовими волокнами та нейроглією. Нейрони сірої речовини спинного мозку ділять на: корінцеві – аксони цих нейронів виходять за межі спинного мозку і утворюють передній корінець спинномозкових нервів; внутрішні вставні – аксони останніх утворюють синапси з нейронами сірої речовини спинного мозку; пучкові нейрони – їх аксони формують у білій речовині особливі пучки, які проводять нервові імпульси від певних ядер спинного мозку в його інші сегменти, або у відділи головного мозку, утворюючи провідні шляхи центральної нервової системи.

У проміжній зоні сірої речовини обох половинок спинного мозку розміщені проміжні медіальне і латеральне ядра.

Біла речовина спинного мозку, як і біла речовина головного мозку, утворена нервовими волокнами і нейроглією. Остання утворює провідні шляхи, які з'єднують окремі сегменти спинного мозку, головний мозок із спинним і формують власне провідниковий апарат цього мозку.

**Спинномозковий вузол** (*ganglion spinale*) – розташований на дорсальному корінці спинномозкового нерва, поблизу його з'єднання з вентральним корінцем. Він вкритий сполучнотканинною капсулою. Від останньої відходять перегородки, між якими знаходяться скупчення нейронів. Їх перикаріони розташовані поблизу капсули, а відростки – переважно у середній частині вузла. Нейрони спинномозкового вузла псевдоуніполярні та чутливі. Для них характерні великий округлий перикаріон і пухирчасте ядро з центральною локалізацією. Аксони цих нейронів утворюють дорсальний корінець спинномозкового нерва, а дендрити входять до складу спинномозкового нерва. Перикаріони нейронів оточені клітинами нейроглії, які формують своєрідну мантию. Зовні від неї містяться ніжні прошарки волокнистої сполучної тканини.

**Інтрамуральні вузли** – це вузли, які знаходяться в складі інтрамуральних нервових сплетень стінки органів. На відміну від інших вузлів їх нейрони оточені не тільки клітинами нейроглії, а й нервовими волокнами. В складі цих вузлів є чутливі, асоціативні та ефекторні нейрони.

**Рефлекс** – це відповідь (реакція) організму на подразнення рецепторів (нервових закінчень), розміщених у тілі тварини, яка здійснюється через центральну нервову систему.

**Рефлекторна дуга** – це шлях (ланцюг нейронів), який забезпечує проведення нервового імпульсу від рецептора чутливого нейрона до ефекторного закінчення в робочому органі. Рефлекторна дуга соматичної нервової системи може бути простою чи складною. Проста рефлекторна дуга включає в себе чутливий нейрон спинномозкового вузла і мотонейрон спинного мозку. Складна рефлекторна дуга, крім чутливого й ефекторного нейронів, включає ще й асоціативні.

### **Органи чуття.**

#### **Загальна будова аналізатора:**

Кожен аналізатор (сенсорна система) складається з трьох основних частин:

- **Рецепторна (периферична) частина** – спеціалізовані клітини або структури, що сприймають зовнішні або внутрішні подразники (механічні, хімічні, світлові тощо).
- **Провідникова частина** – нервові волокна (аферентні), які передають сенсорну інформацію від рецепторів до центральної нервової системи.
- **Центральна (коркова) частина** – ділянки кори головного мозку, де відбувається остаточна обробка, аналіз і усвідомлення сенсорної інформації.

**Орган зору.** Око є складним органом, спеціалізованим для сприйняття світла, і поділяється на три основні оболонки та камери.

**Волокниста оболонка очного яблука (*tunica fibrosa bulbi*):** Зовнішній шар, що складається зі **склери (*sclera*)** (волокниста колагенова оболонка) та **рогівки (*cornea*)** (передня прозора частина, утворена з багат шарового плоского незроговілого епітелію, боуменової мембрани (*membrana Bowman*), власної речовини рогівки (*substantia propria cornealium*) з кератоцитами, десцеметової мембрани (*membrana Descemet*) та одношарового полігонального ендотелію). Лімб рогівки (*limbus corneae*) є перехідною зоною.

**Судинна оболонка очного яблука (*tunica vasculosa bulbi, uvea*):** Середній шар, васкуляризований та пігментований, поділяється на **власне судинну оболонку (*choroidea*)** (з надсудинною пластинкою (*lamina suprachoroidea*), стромою судинної оболонки (*stroma choroideum*), хоріокапілярною пластинкою (*lamina choriocapillaris*) та мембраною Бруха (*membrana Bruchii*)), **війкове тіло (*corpus ciliare*)** (з війковим м'язом (*musculi ciliares*) та війковими відростками

(processus ciliares), пігментованим та непігментованим війковим епітелієм (epithelium ciliare pigmentatum et non-pigmentatum)) та **райдужку (iris)** (з передньою межевою мембраною (membrana limitans anterior), стромою райдужки (stroma iridis) з меланоцитами та фібробластами, м'язом-звужувачем зіниці (musculus sphincter pupillae) та м'язом-розширювачем зіниці (musculus dilatator pupillae) з заднього епітелію райдужки (epithelium posterius iridis)).

**Внутрішня оболонка очного яблука (tunica interna bulbi, retina):** Внутрішній нейросенсорний шар, похідний від очного келиха, що містить **пігментний епітелій сітківки (epithelium pigmentosum retinae)** та **нейросенсорну сітківку (retina neurosensorialis)**. Нейросенсорна сітківка складається з фоторецепторів (**паличок (bacilli)** та **колбочок (coni)** із зовнішніми та внутрішніми сегментами), зовнішньої пограничної мембрани (membrana limitans externa) (утвореної адгезивними контактами клітин Мюллера), зовнішнього ядерного шару (stratum nucleare externum) (ядра фоторецепторів), зовнішнього сітчастого шару (stratum plexiforme externum) (синапси фоторецепторів, біполярних нейронів та горизонтальних клітин), внутрішнього ядерного шару (stratum nucleare internum) (ядра біполярних нейронів, горизонтальних клітин, амакринових клітин, інтерплексиформних клітин та клітин Мюллера), внутрішнього сітчастого шару (stratum plexiforme internum) (синапси біполярних нейронів, амакринових клітин та гангліонарних клітин), гангліонарного шару (stratum ganglionare) (тіла гангліонарних клітин), шару волокон зорового нерва (stratum fibrae nervi optici) (аксони гангліонарних клітин) та внутрішньої пограничної мембрани (membrana limitans interna) (базальна мембрана клітин Мюллера). У сітківці розрізняють **диск зорового нерва (discus opticus)** (сліпа пляма, macula caeca) та **жовту пляму (macula lutea)** з **центральною ямкою (fovea centralis)** (ділянка максимальної гостроти зору).

**Камери ока (camerae oculi):**

- **Передня камера (camera anterior):** Між рогівкою та райдужкою.
- **Задня камера (camera posterior):** Між райдужкою та кришталиком.
- **Склоподібна камера (camera vitrea):** Позаду кришталика, займає великий простір, містить склоподібне тіло (corpus vitreum) (скловидне тіло, гіалоцити, колагенові волокна).

**Кришталик (lens):** Двоопукла прозора структура, що складається з капсули кришталика (capsula lentis) (колаген IV типу), підкапсульного епітелію (epithelium subcapsulare) та волокон кришталика (fibrae lentis) (кришталикові білки, crystallinae). Кришталик підвішений за допомогою війкового пояса (zonula ciliaris) (фібрили фібрину) до війкового тіла.

**Допоміжні органи ока (organa accessoria oculi):**

**Сполучна оболонка (conjunctiva):** Слизова оболонка багат шарового стовпчастого епітелію з келихоподібними клітинами, поділяється на

кон'юнктиву повік (*conjunctiva palpebrarum*) та кон'юнктиву очного яблука (*conjunctiva bulbi*).

**Повіки (*palpebrae superiores et inferiores*):** Захисні шкірні складки, що складаються зі шкіри (*cutis*), кругового м'яза ока (*musculus orbicularis oculi*) (скелетний м'яз), хрящової пластинки (*tarsus*) (щільна волокнисто-еластична тканина) та кон'юнктиви. Містять тарзальні (мейбомієві) залози (*glandulae tarsales* (Meibomian)), залози Цейса (*glandulae Zeis*), залози Молля (*glandulae Moll*), залози Краузе (*glandulae Krause*) та залози Вольфрінга (*glandulae Wolfring*).

**Сльозові залози (*glandulae lacrimales*):** Основна слезова залоза (*glandula lacrimalis principalis*) та допоміжні залози (Краузе та Вольфрінга) продукують слези (*lacrimae*) (серозна рідина), які через слезові каналці (*ductus lacrimales superior et inferior*), слезовий мішок (*saccus lacrimalis*) та носослізний канал (*ductus nasolacrimalis*) дрениуються в носову порожнину (*cavum nasi*). Слезові каналці вистелені багатошаровим плоским епітелієм, слезовий мішок та носослізний канал – псевдобагатошаровим війчастим циліндричним епітелієм.

**Будова органу слуху та рівноваги. Орган слуху** є складною структурою, що відповідає за слух та рівновагу, і традиційно поділяється на три основні частини: зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо.

**Зовнішнє вухо:** Цей відділ включає **вушну раковину** та **зовнішній слуховий прохід**. Вушна раковина утворена еластичним хрящем, що забезпечує її гнучкість та пружність, і вкрита шкірою. Зовнішній слуховий прохід – це канал, вистелений шкірою. У підшкірній тканині проходу розташовані **церумінозні залози**, які є модифікованими сальними залозами та секретують вушну сірку. Зовнішні дві третини слухового проходу підтримуються еластичним хрящем, що є продовженням хряща вушної раковини, тоді як внутрішня третина оточена кістковою тканиною скроневої кістки черепа.

**Середнє вухо:** Цей відділ відокремлений від зовнішнього вуха **барабанною перетинкою (тимпанічною мембраною)**. Барабанна перетинка є тонкою тришаровою структурою: зовнішній шар представлений багатошаровим плоским епітелієм, центральний шар складається з волокнистої сполучної тканини з численними еластичними волокнами для забезпечення міцності, а внутрішній шар вистелений низьким кубічним епітелієм, що є продовженням епітелію, який вистилає решту порожнини середнього вуха. Порожнина середнього вуха, також відома як **барабанна порожнина**, вистелена низьким кубічним епітелієм і містить три слухові кісточки: **молоточок, коваделко та стремінце**. Ці кісточки складаються з компактної кісткової тканини, з'єднані між собою синовіальними суглобами та вкриті зовні тим самим низьким кубічним епітелієм. Два невеликі скелетні м'язи – **стремінцевий м'яз (*m. stapedius*)** та **м'яз-натягувач барабанної перетинки (*m. tensor tympani*)** –

прикріплені до слухових кісточок і регулюють їхню рухливість, зменшуючи амплітуду коливань у відповідь на інтенсивні звуки. Порожнина середнього вуха сполучається з заповненими повітрям **соскоподібними пазухами (мастоїдальними синусами)** скроневої кістки, які вистелені низьким кубічним або плоским епітелієм. **Слухова (євстахієва) труба** з'єднує порожнину середнього вуха з носоглоткою та вистелена війчастим епітелієм, подібним до епітелію дихальних шляхів. Її основна функція полягає у вирівнюванні тиску між середнім вухом та атмосферним тиском.

**Внутрішнє вухо:** Цей найскладніший відділ розташований у товщі скроневої кістки та складається з двох основних частин: **кісткового лабіринту** та розташованого всередині нього **перетинчастого лабіринту**. Кістковий лабіринт утворений трьома порожнинами: **присінком, півколовими каналами та завиткою**, які вистелені окістям та заповнені рідиною – **перилімфою**. Перетинчастий лабіринт – це система заповнених ендолімфою мішечків та каналів, стінки яких утворені волокнистою сполучною тканиною, вкритою плоским епітелієм. До складу перетинчастого лабіринту входять **завиткова протока, мішечок, маточка, півколові канали, ендолімфатичний мішок та ендолімфатична протока**. Спеціалізовані епітеліальні та сенсорні клітини в структурах перетинчастого лабіринту відповідають за виявлення звуку та положення тіла.

Ключову роль у сприйнятті звуку та рівноваги відіграють **механорецептори – волоскові клітини**. Ці спеціалізовані епітеліальні клітини мають на своїй апікальній поверхні високоорганізований пучок мікрроворсинок – **стереоцилій**. Відхилення стереоцилій призводить до зміни електричного потенціалу мембрани волоскової клітини, що передається у вигляді нервового імпульсу через аферентні нервові волокна.

Розрізняють три основні локалізації волоскових клітин:

**У вестибулярному апараті (ампули півколових каналів):** тут розташовані **ампулярні гребінці (cristae ampullares)**, що містять волоскові клітини, стереоцилії яких занурені в драглисту масу. Вони реагують на кутове прискорення голови.

**У присінку (плямочки маточки та мішечка – maculae utriculi et sacculi):** ці структури містять волоскові клітини, стереоцилії яких вбудовані в **отолітову мембрану**, вкриту дрібними кристалами карбонату кальцію – **отоконіями (отолітами)**. Вони реагують на лінійне прискорення та гравітацію. Гістологічно кожна плямочка складається з опорних клітин (стовпчастий епітелій з мікрроворсинками) та двох типів волоскових клітин (I та II типи), що відрізняються за формою та іннервацією. Окрім стереоцилій, ці волоскові клітини мають одну справжню війку – **кіноцилію**.

**У завитці (Кортів орган):** розташований у завитковій протоці та є високоспеціалізованою епітеліальною структурою, що містить сенсорні

волоскові клітини (внутрішні та зовнішні волоскові клітини) та опорні клітини. Стереоцилії волоскових клітин контактують з **покровною мембраною (membrana tectoria)**. Коливання базилярної мембрани, спричинені звуковими хвилями, призводять до згинання стереоцилій і генерації нервового імпульсу.

Опорні клітини, що оточують волоскові клітини, з'єднані з ними щільними контактами на апікальній поверхні. Ці контакти підтримують різні іонні концентрації між ендолімфою та позаклітинною рідиною, що є критично важливим для процесу сенсорної трансдукції.

Таким чином, складна будова вуха, з різноманітними гістологічними елементами та їхньою взаємодією, забезпечує виконання двох життєво важливих функцій – слуху та підтримання рівноваги.

### **Питання для самоконтролю**

1. Чому важлива гістологія нервової системи та органів чуття?
2. Яке функціональне значення нервової системи та органів чуття?
3. Опишіть будову сірої речовини спинного мозку.
4. Опишіть будову білої речовини спинного мозку.
5. Чим відрізняється розташування сірої та білої речовини в спинному та головному мозку?
6. Перелічіть шари неокортексу.
7. Назвіть шари кори мозочка.
8. Які клітини містяться в спинномозкових вузлах?
9. Чим особливі вегетативні ганглії?
10. Опишіть будову периферичного нерва.
11. Чим відрізняються мієлінові та безмієлінові волокна?
12. Назвіть компоненти аналізатора.
13. Опишіть будову сітківки.
14. Опишіть будову кортієвого органа.
15. Які вікові зміни відбуваються в нервовій тканині?

### **Лекція № 7**

#### **Тема: Органи чуття.**

**Мета лекції:** Сформувати у студентів уявлення про мікроскопічну будову нервової тканини, структурну організацію центральної та периферичної нервової системи, а також органів чуття; розкрити взаємозв'язок між морфологією та функцією нервової системи й сенсорних структур; закласти основи для

розуміння гістофізіологічних механізмів передачі, обробки та сприйняття сенсорної інформації.

**Основні поняття лекції:**

12. **Нейрон** – основна структурно-функціональна одиниця нервової системи, здатна генерувати та проводити нервовий імпульс.
13. **Нейроглія (гліальні клітини)** – допоміжні клітини нервової тканини, що виконують опорну, трофічну, захисну та ізоляційну функції.
14. **Синапс** – спеціалізоване утворення для передачі імпульсу між нейронами або між нейроном і ефекторною клітиною.
15. **Центральна нервова система (ЦНС)** – головний і спинний мозок; центри обробки інформації.
16. **Периферична нервова система (ПНС)** – нерви, ганглії та рецептори, що з'єднують ЦНС із органами та тканинами.
17. **Рецептор** – спеціалізована структура, що сприймає подразнення та перетворює його на нервовий імпульс.
18. **Аналізатор** – функціональна система, яка включає рецептор, провідниковий шлях і центральну (коркову) частину.
19. **Органи чуття** – високоспеціалізовані структури, що забезпечують сприйняття зовнішніх і внутрішніх подразників (зору, слуху, нюху, смаку, рівноваги).
20. **Сітківка ока** – внутрішній шар очного яблука, що містить фоторецептори (палички й колбочки), нейрони та гліальні клітини.
21. **Спіральний (кортів) орган** – рецепторний апарат слухового аналізатора, розташований у завитці внутрішнього вуха.
22. **Смакова цибулина** – рецепторний орган смаку, розташований у смакових сосочках язика.

**План лекції:**

**1. Вступ**

- Актуальність вивчення гістології нервової системи та органів чуття.
- Функціональне значення.

**2. Центральна нервова система**

- Гістологічна будова спинного мозку: сіра й біла речовина.
- Гістологічна будова головного мозку:
  - Кора великих півкуль (шари неокортексу).
  - Кора мозочка (молекулярний, гангліонарний, зернистий шари).

**3. Периферична нервова система**

- Спинномозкові вузли.
- Вегетативні ганглії.

- Периферичні нерви: структура та особливості мієлінових і безмієлінових волокон.

#### 4. Органи чуття (аналітична система)

- Загальна будова аналізатора: рецептор – провідниковий шлях – центральна частина.
- Орган зору.
- Орган слуху та рівноваги.

#### 5. Вікові та функціональні особливості

- Регресивні та адаптивні зміни в структурі нервової тканини.

**Нервова система** (*systema nervosum*) – утворена органами, які побудовані з нервової тканини. Остання забезпечує зв'язок організму з зовнішнім середовищем, регуляцію всіх життєвих процесів, координацію й інтеграцію діяльності усіх його систем і апаратів органів як єдиного цілого.

Анатомічно нервову систему поділяють на **центральною та периферичною**.

До **центральної нервової системи** належить:

- головний
- спинний мозок.

До **периферичної** –

- периферичні нервові вузли,
- стовбури
- нервові закінчення.

З фізіологічної точки зору, нервову систему поділяють на:

- **соматичну**, яка іннервує все тіло, крім внутрішніх органів, судин і залоз, і
- **автономну, або вегетативну**, яка регулює діяльність вищенаведених органів.

Нервова система функціонує за рефлексорним принципом, **морфологічним субстратом якого є рефлексорна дуга**.

**Основна морфологічна одиниця нервової системи – це нейрон**.

Ланка послідовно зв'язаних нейронів забезпечує сприйняття нервовою системою різних подразнень, що надходять із зовні чи з самого організму, та її відповідь на ці подразнення.

**Нервова система розвивається із нервової трубки, гангліозної пластинки і нейрогенних плакод**.

- Із краніальної частини нервової трубки диференціюються головний мозок і окремі органи чуття, а із тулубового її відділу утворюється спинний мозок.

- Із гангліозної пластинки розвиваються нервові вузли, хромафінна система, меланоцити, клітини м'якої і павутинної мозкових оболонок, нейролемоцити тощо.
- Нейрогенні плакоти беруть участь у формуванні вузлів 5, 7, 9 і 10 пар черепних нервів.

**Головний мозок** (encephalon) розташований у черепній порожнині. Він складається з правої і лівої півкуль, стовбурової частини, яка включає проміжний, середній і задній мозок (міст, мозочок), а також довгастий мозок.

Головний мозок вкритий трьома **оболонками**:

- **твердою,**
- **павутинною,**
- **м'якою.**

**М'яка мозкова оболонка** безпосередньо прилягає до мозку і утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, у якій є значна кількість кровоносних судин і нервових закінчень. Її часто називають **судинною оболонкою**. Зовні вкрита шаром плоских клітин, які подібні ендотеліоцитам.

**Павутинна оболонка** також побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини. З обох поверхонь вона вкрита шаром плоских клітин.

**Тверда мозкова оболонка** утворена щільною волокнистою сполучною тканиною. Вона бідна на кровоносні судини і з внутрішньої поверхні вкрита шаром плоских клітин.

Головний мозок ділять на великий (cerebrum) і ромбоподібний (rhombencephalon). До складу великого мозку входять середній (mesencephalon), проміжний (diencephalon) і кінцевий мозок (telencephalon), а до ромбоподібного (rhombencephalon) – задній (metencephalon) і довгастий мозок (medulla oblongata). Задній мозок представлений мозочком (cerebellum) і мозковим мостом (pons cerebri).

**Порожнини у головному мозку є такі:** у кінцевому мозку – це бічні шлуночки, у проміжному мозку – третій мозковий шлуночок, у середньому мозку – мозковий водопровід і в ромбоподібному – четвертий мозковий шлуночок.

Головний мозок утворений сірою і білою речовинами. Сіра речовина (substantia grisea) побудована з нейронів, нервових волокон і нейроглії, а біла – з нервових волокон і нейроглії. У формуванні сірої речовини головного мозку беруть участь мультиполярні нейрони.

Функціонально нейрони ділять на рухові, чутливі та асоціативні. Біла речовина (substantia alba) головного мозку утворює провідні шляхи, які з'єднують окремі частини головного мозку і головний мозок із спинним.

**Рухові нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра рухових і змішаних черепних нервів. Тобто аксони нейронів цих ядер формують рухові черепні нерви і беруть участь у формуванні змішаних.

**Чутливі нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра чутливих і змішаних черепних нервів. З нейронами цих ядер контактують аксони нейронів, які утворюють спинномозкові нервові вузли, чутливі нервові вузли голови (колінчастий, трійчастий, яремний, присінковий, завитковий тощо). Дендрити нейронів чутливих нервових вузлів голови утворюють окремі чутливі черепні нерви і беруть участь у формуванні змішаних.

**Асоціативні нейрони в стовбуровій частині головного мозку** утворюють ядра, які є центрами передачі нервових імпульсів від спинного мозку і стовбурової частини головного мозку до кори півкуль великого мозку та навпаки.

**Ретикулярна формація** (*formatio reticularis*) – це координаційний апарат головного мозку. Вона утворена сіткою нервових волокон, між якими знаходяться групи нейронів і є складним рефлекторним центром. Ретикулярна формація розташована в довгастому, середньому і проміжному мозку.

**Кінцевий мозок** (*telencephalon*) складається з двох півкуль великого мозку (*hemisphaeria cerebri*). У кожній півкулі виділяють нюховий мозок (*rhinencephalon*) і плащ (*pallium*). У нюховий мозок вступає перша пара черепних нервів. Плащ знаходиться дорсально від нюхового мозку. Його сіра речовина розташована поверхнево і утворює кору півкуль великого мозку.

**Кора півкуль великого мозку** (*cortex hemisphaerium cerebri*) утворена шістьма шарами нейронів: молекулярним, зовнішнім зернистим, пірамідним, внутрішнім зернистим, гангліонарним і шаром поліморфних клітин.

Нейрони шарів кори півкуль великого мозку мають неоднакові функціональні особливості.

Нейрони молекулярного і поліморфного шарів асоціативні, зернистих – чутливі, а пірамідного і гангліонарного – рухові (моторні).

Нейрони кори півкуль великого мозку ділять на пірамідні та непірамідні.

Біла речовина півкуль великого мозку розташована під корою. Вона утворює провідні шляхи. Серед них розрізняють асоціативні, що зв'язують окремі ділянки кори у межах однієї півкулі, комісуральні, що зв'язують кору різних півкуль і проєкційні, які зв'язують кору з іншими відділами головного мозку та спинним мозком.

**Молекулярний шар** (*lamina molecularis*) клітин великого мозку розміщений поверхнево під м'якою мозковою оболонкою, від якої відмежований гліальною мембраною. Утворений веретеноподібними нейронами з довгими горизонтальними дендритами і низхідними аксонами, що утворюють горизонтальні колатералі. У зв'язку з тим, що цей шар містить мало нейронів він на гістологічних препаратах має вигляд світлої смужки.

**Зовнішній зернистий шар** (*lamina granularis externa*) **клітин великого мозку**. У ньому – зосереджені дрібні нервові клітини діаметром близько 10 мкм, перикаріон яких має форму піраміди, конуса чи зірки. Дендрити цих нейронів спрямовані в молекулярний шар, а аксони частково входять до білої речовини, а також сплетень нервових волокон молекулярного шару.

**Пірамідний шар** (*lamina pyramidalis*) **клітин великого мозку** найтовщий. Утворений пірамідної форми нейронами, висота яких поступово зростає у глибину шару. Верхівки цих нейронів завжди спрямовані до поверхні кори, а основа – до білої речовини. Аксони великих пірамідних нейронів формують мієлінові нервові волокна, що прямують у білу речовину.

**Внутрішній зернистий шар** (*lamina granularis interna*) **клітин великого мозку**. До його складу входять дрібні зірчасті і пірамідні нейрони, а також нервові волокна, що мають горизонтальну орієнтацію. Найкраще цей шар розвинений у зоровій ділянці кори.

**Гангліонарний шар** (*lamina ganglionaris*) **клітин великого мозку** утворений гігантськими пірамідними нейронами (клітини Беца). Висота перикаріона цих клітин може досягати 120 мкм, а ширина основи 80 мкм. У цитоплазмі цих клітин є багато базофільної зернистості, що свідчить про високий рівень синтезу білків, необхідних для підтримання певної маси цитоплазми їх довгих аксонів, які формують кортикоспінальні шляхи.

**Поліморфний шар** (*lamina multiformis*) **клітин великого мозку**. Його клітини мають різну форму та розміри. Клітини великих розмірів сконцентровані у зовнішній зоні цього шару, їх відростки довгі. Аксони нейронів входять до складу білої речовини еферентних (ефекторних) шляхів головного мозку, а дендрити досягають молекулярного шару кори.

**Середній мозок** (*mesencephalon*) складається з пластинки покрівлі середнього мозку, покриву ніжок, ніжок великого мозку та мозкового водопроводу. В середньому мозку знаходяться ядра, які утворені асоціативними нейронами, ядра 3 і 4 пар черепних нервів і частина ядра 5 пари.

**Проміжний мозок** (*diencephalon*) складається з трьох відділів: зорового горбового (таламус), надзорового горбового (епіталамус), підзорового горбового (гіпоталамус) і третього мозкового шлуночка. Містить багато ядер, розмежованих білою речовиною. Вони утворені переважно асоціативними нейронами. У гіпоталамусі розташовані центри регуляції температури тіла, тиску крові, обмінів води, мінеральних речовин та ліпідів, а також ядра, які сформовані нейросекреторними нейронами. В проміжний мозок вступає 2 пара черепних нервів.

**Мозочок** (*cerebellum*) є центром рівноваги і координації рухів тіла, забезпечує підтримання тону м'язів. Він складається з двох півкуль. Їх сіра речовина розташована на периферії і утворює кору мозочка, а біла – під нею. Біла речовина мозочка утворює його провідні шляхи. У ній є ядра мозочка

(зубчасте, кулясте, ядро шатра тощо), які утворені асоціативними нейронами. З останніми контактують аксони грушоподібних клітин.

Кора мозочка має тришарову будову.

*Молекулярний шар* (stratum moleculare) – найбільш поверхневий, утворений кошковими і зірчастими (асоціативними) нейронами. Вони здійснюють гальмівний вплив на клітини гангліонарного шару. Кошкові нейрони мають невеликі розміри перикаріонів (10–25 мкм). Їх численні тонкі дендрити спрямовані до поверхні мозочка, а аксони утворюють синапси у вигляді „кошиків” з тілами грушоподібних нейронів гангліонарного шару. Аксони зірчастих нейронів (великих і малих) формують синапси з дендритами і перикаріонами грушоподібних нейронів.

*Гангліонарний шар* (шар грушоподібних нейронів, stratum neuronum piriformium) мозочка утворений одним рядом великих грушоподібних нейронів, або клітин Пуркінь'є (еферентних). Від перикаріонів цих клітин відходять 2–3 дендрити, які кушоподібно галузяться у молекулярному шарі. Аксони грушоподібних нейронів контактують з нейронами підкоркових ядер мозочка і сусідніх грушоподібних клітин.

*Зернистий шар* (stratum granulosum) мозочка є найглибшим шаром кори мозочка, який безпосередньо прилягає до білої речовини. Цей шар складається з великої кількості нейронів – зерен і двох видів зірчастих клітин Гольджі (з короткими і довгими аксонами). Аксони клітин-зерен утворюють контакти з дендритами грушоподібних, зірчастих і кошкових нейронів, а їх дендрити – з мохоподібними волокнами. Клітини Гольджі з короткими відростками утворюють контакти із клітинами-зернами. З ними же контактують і дендрити клітин Гольджі з довгими відростками. Аксони останніх клітин переходять у білу речовину мозочка.

**Мозковий міст** (pons cerebri) утворений переважно білою речовиною, у якій містяться ретикулярна формація, власні ядра моста, що утворені асоціативними нейронами і частина ядра 5 пари черепних нервів.

**Довгастий мозок** (medulla oblongata) – містить ядра черепних нервів: ядра рухових (6, 11 і 12 пари), чутливого (8 пара) і змішаних (7, 9 і 10 пари) черепних нервів, ретикулярну формацію, яка тут є не тільки координуючим утвором, а й центром дихання і серцево-судинної системи та ядра, які є центрами передачі нервових імпульсів на інші відділи головного мозку (оливи). Біла речовина довгастого мозку переважно знаходиться вентролатерально.

**Спинний мозок** (medulla spinalis) – розміщений у хребетному каналі, займаючи приблизно 2/3 його об'єму. Спинний мозок, як і головний мозок, оточений трьома оболонками: твердою, павутинною і м'якою. Будова оболонки спинного мозку така як і оболонки головного мозку, але тверда оболонка не зростається з окістям хребців. Між нею і хребцями є епідуральний простір, який заповнений пухкою волокнистою сполучною і жировою тканинами.

Спинний мозок складається з сірої (*substantia grisea*) і білої (*substantia alba*) речовини. Сіра речовина спинного мозку на поперечному розрізі має вигляд метелика з розпрямленими крилами і представлена парними задніми і передніми рогами (стовпами), які з'єднані сірою спайкою. У центрі останньої розташований спинномозковий канал (*canalis centralis*). Між дорсальними і вентральними рогами є проміжна зона.

Сіра речовина спинного мозку утворена мультиполярними нейронами, мієліновими і безмієліновими нервовими волокнами та нейроглією. Нейрони сірої речовини спинного мозку ділять на: корінцеві – аксони цих нейронів виходять за межі спинного мозку і утворюють передній корінець спинномозкових нервів; внутрішні вставні – аксони останніх утворюють синапси з нейронами сірої речовини спинного мозку; пучкові нейрони – їх аксони формують у білій речовині особливі пучки, які проводять нервові імпульси від певних ядер спинного мозку в його інші сегменти, або у відділи головного мозку, утворюючи провідні шляхи центральної нервової системи.

У проміжній зоні сірої речовини обох половинок спинного мозку розміщені проміжні медіальне і латеральне ядра.

Біла речовина спинного мозку, як і біла речовина головного мозку, утворена нервовими волокнами і нейроглією. Остання утворює провідні шляхи, які з'єднують окремі сегменти спинного мозку, головний мозок із спинним і формують власне провідниковий апарат цього мозку.

**Спинномозковий вузол** (*ganglion spinale*) – розташований на дорсальному корінці спинномозкового нерва, поблизу його з'єднання з вентральним корінцем. Він вкритий сполучнотканинною капсулою. Від останньої відходять перегородки, між якими знаходяться скупчення нейронів. Їх перикаріони розташовані поблизу капсули, а відростки – переважно у середній частині вузла. Нейрони спинномозкового вузла псевдоуніполярні та чутливі. Для них характерні великий округлий перикаріон і пухирчасте ядро з центральною локалізацією. Аксони цих нейронів утворюють дорсальний корінець спинномозкового нерва, а дендрити входять до складу спинномозкового нерва. Перикаріони нейронів оточені клітинами нейроглії, які формують своєрідну мантию. Зовні від неї містяться ніжні прошарки волокнистої сполучної тканини.

**Інтрамуральні вузли** – це вузли, які знаходяться в складі інтрамуральних нервових сплетень стінки органів. На відміну від інших вузлів їх нейрони оточені не тільки клітинами нейроглії, а й нервовими волокнами. В складі цих вузлів є чутливі, асоціативні та ефекторні нейрони.

**Рефлекс** – це відповідь (реакція) організму на подразнення рецепторів (нервових закінчень), розміщених у тілі тварини, яка здійснюється через центральну нервову систему.

**Рефлекторна дуга** – це шлях (ланцюг нейронів), який забезпечує проведення нервового імпульсу від рецептора чутливого нейрона до ефекторного закінчення в робочому органі. Рефлекторна дуга соматичної нервової системи може бути простою чи складною. Проста рефлекторна дуга включає в себе чутливий нейрон спинномозкового вузла і мотонейрон спинного мозку. Складна рефлекторна дуга, крім чутливого й ефекторного нейронів, включає ще й асоціативні.

### **Органи чуття.**

#### **Загальна будова аналізатора:**

Кожен аналізатор (сенсорна система) складається з трьох основних частин:

- **Рецепторна (периферична) частина** – спеціалізовані клітини або структури, що сприймають зовнішні або внутрішні подразники (механічні, хімічні, світлові тощо).
- **Провідникова частина** – нервові волокна (аферентні), які передають сенсорну інформацію від рецепторів до центральної нервової системи.
- **Центральна (коркова) частина** – ділянки кори головного мозку, де відбувається остаточна обробка, аналіз і усвідомлення сенсорної інформації.

**Орган зору.** Око є складним органом, спеціалізованим для сприйняття світла, і поділяється на три основні оболонки та камери.

**Волокниста оболонка очного яблука (*tunica fibrosa bulbi*):** Зовнішній шар, що складається зі **склери (*sclera*)** (волокниста колагенова оболонка) та **рогівки (*cornea*)** (передня прозора частина, утворена з багатошарового плоского незроговілого епітелію, боуменової мембрани (*membrana Bowman*), власної речовини рогівки (*substantia propria cornealium*) з кератоцитами, десцеметової мембрани (*membrana Descemet*) та одношарового полігонального ендотелію). Лімб рогівки (*limbus corneae*) є перехідною зоною.

**Судинна оболонка очного яблука (*tunica vasculosa bulbi, uvea*):** Середній шар, васкуляризований та пігментований, поділяється на **власне судинну оболонку (*choroidea*)** (з надсудинною пластинкою (*lamina suprachoroidea*), стромою судинної оболонки (*stroma choroideum*), хоріокапілярною пластинкою (*lamina choriocapillaris*) та мембраною Бруха (*membrana Bruchii*)), **війкове тіло (*corpus ciliare*)** (з війковим м'язом (*musculi ciliares*) та війковими відростками (*processus ciliares*), пігментованим та непігментованим війковим епітелієм (*epithelium ciliare pigmentatum et non-pigmentatum*)) та **райдужку (*iris*)** (з передньою межовою мембраною (*membrana limitans anterior*), стромою райдужки (*stroma iridis*) з меланоцитами та фібробластами, м'язом-звужувачем зіниці (*musculus sphincter pupillae*) та м'язом-розширювачем зіниці (*musculus dilatator pupillae*) з заднього епітелію райдужки (*epithelium posterius iridis*)).

**Внутрішня оболонка очного яблука (tunica interna bulbi, retina):** Внутрішній нейросенсорний шар, похідний від очного келиха, що містить **пігментний епітелій сітківки (epithelium pigmentosum retinae)** та **нейросенсорну сітківку (retina neurosensorialis)**. Нейросенсорна сітківка складається з фоторецепторів (**паличок (bacilli)** та **колбочок (coni)** із зовнішніми та внутрішніми сегментами), зовнішньої пограничної мембрани (*membrana limitans externa*) (утвореної адгезивними контактами клітин Мюллера), зовнішнього ядерного шару (*stratum nucleare externum*) (ядра фоторецепторів), зовнішнього сітчастого шару (*stratum plexiforme externum*) (синапси фоторецепторів, біполярних нейронів та горизонтальних клітин), внутрішнього ядерного шару (*stratum nucleare internum*) (ядра біполярних нейронів, горизонтальних клітин, амакринових клітин, інтерплексиформних клітин та клітин Мюллера), внутрішнього сітчастого шару (*stratum plexiforme internum*) (синапси біполярних нейронів, амакринових клітин та гангліонарних клітин), гангліонарного шару (*stratum ganglionare*) (тіла гангліонарних клітин), шару волокон зорового нерва (*stratum fibrae nervi optici*) (аксони гангліонарних клітин) та внутрішньої пограничної мембрани (*membrana limitans interna*) (базальна мембрана клітин Мюллера). У сітківці розрізняють **диск зорового нерва (discus opticus)** (сліпа пляма, *macula caeca*) та **жовту пляму (macula lutea)** з **центральною ямкою (fovea centralis)** (ділянка максимальної гостроти зору).

**Камери ока (camerae oculi):**

- **Передня камера (camera anterior):** Між рогівкою та райдужкою.
- **Задня камера (camera posterior):** Між райдужкою та кришталиком.
- **Склоподібна камера (camera vitrea):** Позаду кришталика, займає великий простір, містить склоподібне тіло (*corpus vitreum*) (скловидне тіло, гіалоцити, колагенові волокна).

**Кришталік (lens):** Двоопукла прозора структура, що складається з капсули кришталика (*capsula lentis*) (колаген IV типу), підкапсульного епітелію (*epithelium subcapsulare*) та волокон кришталика (*fibrae lentis*) (кришталікові білки, *crystallinae*). Кришталік підвішений за допомогою війкового пояса (*zonula ciliaris*) (фібрили фібрину) до війкового тіла.

**Допоміжні органи ока (organa accessoria oculi):**

**Сполучна оболонка (conjunctiva):** Слизова оболонка багат шарового стовпчастого епітелію з келихоподібними клітинами, поділяється на кон'юнктиву повік (*conjunctiva palpebrarum*) та кон'юнктиву очного яблука (*conjunctiva bulbi*).

**Повіки (palabrae superiores et inferiores):** Захисні шкірні складки, що складаються зі шкіри (*cutis*), кругового м'яза ока (*musculus orbicularis oculi*) (скелетний м'яз), хрящової пластинки (*tarsus*) (щільна волокнисто-еластична тканина) та кон'юнктиви. Містять тарзальні (мейбомієві) залози (*glandulae*

tarsales (Meibomian)), залози Цейса (glandulae Zeis), залози Молля (glandulae Moll), залози Краузе (glandulae Krause) та залози Вольфрінга (glandulae Wolfring).

**Сльозові залози (glandulae lacrimales):** Основна сльозова залоза (glandula lacrimalis principalis) та допоміжні залози (Краузе та Вольфрінга) продукують сльози (lacrimae) (серозна рідина), які через сльозові каналці (ductus lacrimales superior et inferior), сльозовий мішок (saccus lacrimalis) та носослізний канал (ductus nasolacrimalis) дренуються в носову порожнину (cavum nasi). Сльозові каналці вистелені багатошаровим плоским епітелієм, сльозовий мішок та носослізний канал – псевдобагатошаровим війчастим циліндричним епітелієм.

**Будова органу слуху та рівноваги. Орган слуху** є складною структурою, що відповідає за слух та рівновагу, і традиційно поділяється на три основні частини: зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо.

**Зовнішнє вухо:** Цей відділ включає **вушну раковину** та **зовнішній слуховий прохід**. Вушна раковина утворена еластичним хрящем, що забезпечує її гнучкість та пружність, і вкрита шкірою. Зовнішній слуховий прохід – це канал, вистелений шкірою. У підшкірній тканині проходу розташовані **церумінозні залози**, які є модифікованими сальними залозами та секретують вушну сірку. Зовнішні дві третини слухового проходу підтримуються еластичним хрящем, що є продовженням хряща вушної раковини, тоді як внутрішня третина оточена кістковою тканиною скроневої кістки черепа.

**Середнє вухо:** Цей відділ відокремлений від зовнішнього вуха **барабанною перетинкою (тимпанічною мембраною)**. Барабанна перетинка є тонкою тришаровою структурою: зовнішній шар представлений багатошаровим плоским епітелієм, центральний шар складається з волокнистої сполучної тканини з численними еластичними волокнами для забезпечення міцності, а внутрішній шар вистелений низьким кубічним епітелієм, що є продовженням епітелію, який вистилає решту порожнини середнього вуха. Порожнина середнього вуха, також відома як **барабанна порожнина**, вистелена низьким кубічним епітелієм і містить три слухові кісточки: **молоточок, коваделко та стремінце**. Ці кісточки складаються з компактної кісткової тканини, з'єднані між собою синовіальними суглобами та вкриті зовні тим самим низьким кубічним епітелієм. Два невеликі скелетні м'язи – **стремінцевий м'яз (m. stapedius)** та **м'яз-натягувач барабанної перетинки (m. tensor tympani)** – прикріплені до слухових кісточок і регулюють їхню рухливість, зменшуючи амплітуду коливань у відповідь на інтенсивні звуки. Порожнина середнього вуха сполучається з заповненими повітрям **соскоподібними пазухами (мастоїдальними синусами)** скроневої кістки, які вистелені низьким кубічним або плоским епітелієм. **Слухова (євстахієва) труба** з'єднує порожнину середнього вуха з носоглоткою та вистелена війчастим епітелієм, подібним до

епітелію дихальних шляхів. Її основна функція полягає у вирівнюванні тиску між середнім вухом та атмосферним тиском.

**Внутрішнє вухо:** Цей найскладніший відділ розташований у товщі скроневої кістки та складається з двох основних частин: **кісткового лабіринту** та розташованого всередині нього **перетинчастого лабіринту**. Кістковий лабіринт утворений трьома порожнинами: **присінком, півколовими каналами та завиткою**, які вистелені окістям та заповнені рідиною – **перилімфою**. Перетинчастий лабіринт – це система заповнених ендолімфою мішечків та каналів, стінки яких утворені волокнистою сполучною тканиною, вкритою плоским епітелієм. До складу перетинчастого лабіринту входять **завиткова протока, мішечок, маточка, півколові канали, ендолімфатичний мішок та ендолімфатична протока**. Спеціалізовані епітеліальні та сенсорні клітини в структурах перетинчастого лабіринту відповідають за виявлення звуку та положення тіла.

Ключову роль у сприйнятті звуку та рівноваги відіграють **механорецептори – волоскові клітини**. Ці спеціалізовані епітеліальні клітини мають на своїй апікальній поверхні високоорганізований пучок мікроворсинок – **стереоцилій**. Відхилення стереоцилій призводить до зміни електричного потенціалу мембрани волоскової клітини, що передається у вигляді нервового імпульсу через аферентні нервові волокна.

Розрізняють три основні локалізації волоскових клітин:

**У вестибулярному апараті (ампули півколових каналів):** тут розташовані **ампулярні гребінці (cristae ampullares)**, що містять волоскові клітини, стереоцилії яких занурені в драглисту масу. Вони реагують на кутове прискорення голови.

**У присінку (плямочки маточки та мішечка – maculae utriculi et sacculi):** ці структури містять волоскові клітини, стереоцилії яких вбудовані в **отолітову мембрану**, вкриту дрібними кристалами карбонату кальцію – **отоконіями (отолітами)**. Вони реагують на лінійне прискорення та гравітацію. Гістологічно кожна плямочка складається з опорних клітин (стовпчастий епітелій з мікроворсинками) та двох типів волоскових клітин (I та II типи), що відрізняються за формою та іннервацією. Окрім стереоцилій, ці волоскові клітини мають одну справжню війку – **кіноцилію**.

**У завитці (Кортіів орган):** розташований у завитковій протоці та є високоспеціалізованою епітеліальною структурою, що містить сенсорні волоскові клітини (внутрішні та зовнішні волоскові клітини) та опорні клітини. Стереоцилії волоскових клітин контактують з **покровною мембраною (membrana tectoria)**. Коливання базилярної мембрани, спричинені звуковими хвилями, призводять до згинання стереоцилій і генерації нервового імпульсу.

Опорні клітини, що оточують волоскові клітини, з'єднані з ними щільними контактами на апікальній поверхні. Ці контакти підтримують різні

іонні концентрації між ендолімфою та позаклітинною рідиною, що є критично важливим для процесу сенсорної трансдукції.

Таким чином, складна будова вуха, з різноманітними гістологічними елементами та їхньою взаємодією, забезпечує виконання двох життєво важливих функцій – слуху та підтримання рівноваги.

### Питання для самоконтролю

16. Чому важлива гістологія нервової системи та органів чуття?
17. Яке функціональне значення нервової системи та органів чуття?
18. Опишіть будову сірої речовини спинного мозку.
19. Опишіть будову білої речовини спинного мозку.
20. Чим відрізняється розташування сірої та білої речовини в спинному та головному мозку?
21. Перелічіть шари неокортексу.
22. Назвіть шари кори мозочка.
23. Які клітини містяться в спинномозкових вузлах?
24. Чим особливі вегетативні ганглії?
25. Опишіть будову периферичного нерва.
26. Чим відрізняються мієлінові та безмієлінові волокна?
27. Назвіть компоненти аналізатора.
28. Опишіть будову сітківки.
29. Опишіть будову кортієвого органа.
30. Які вікові зміни відбуваються в нервовій тканині?

## ЛЕКЦІЯ № 8

### Серцево-судинна система.

**Мета лекції.** Ознайомити студентів з гістологічною будовою кровоносних і лімфатичних судин та серця, підкреслити взаємозв'язок між будовою та функцією цих органів.

#### Основні поняття лекції:

1. **Кров** – особливий вид сполучної тканини (плазма, формені елементи) для транспорту.
2. **Серце** – центральний орган кровообігу (стінка: ендокард, міокард, епікард; клапани).
3. **Судини (кровоносні)** – артерії (від серця), вени (до серця), капіляри (обмін).

4. **Ендотелій** – внутрішній вистилаючий шар судин та серця, регулятор функцій.
5. **Міокард** – м'язова тканина серця (кардіоміоцити, провідна система).
6. **Стінка артерій** – інтима, медіа (еластичні/м'язові волокна), адвентиція.
7. **Стінка вен** – подібна до артерій, але тонша, наявні клапани.
8. **Капіляри** – тонкостінні судини для обміну речовин (різні типи).
9. **Лімфатична система** – дренажна система (лімфатичні капіляри, судини, вузли).
10. **Vasa vasorum** – судини в стінках великих судин.

### **План.**

1. Загальні поняття.
2. Будова серця:
  - Ендокард, міокард, епікард.
  - Скоротливий апарат серця.
  - Провідна система серця
  - Фіброзний скелет серця.
3. Кровоносні судини.
4. Лімфатичні судини.

**Серцево-судинна система** (systema cardiovasculare) – є однією з інтегруючих систем організму.

### **Функції:**

- відіграє важливу роль у підтриманні його гомеостазу і сприяє реалізації функцій нервової, ендокринної систем та органів імунного захисту;
- серцево-судинна система забезпечує доставку поживних і біологічно активних речовин та Оксигену до всіх органів, а також відведення від них продуктів обміну речовин і вуглекислого газу;
- регулює кровопостачання органів, тиск крові;
- забезпечує відтік лімфи від органів і транспорт її у вени.

### **До складу серцево-судинної системи входять:**

- *серце*
- *кровоносні судини (кровоносна система)*
- *лімфатичні судини.*

Останні морфологічно і функціонально пов'язані з кровоносними судинами.

**Лімфатична система** (systema lymphaticum) – це частина серцево-судинної системи.

До складу лімфатичної системи входять:

- *лімфатичні капіляри*
- *посткапіляри,*
- *лімфатичні судини, найбільші з яких є стовбури або протоки,*
- *лімфатичні вузли.*

Прозора безбарвна рідина, що заповнює лімфатичну систему і що протікає через неї, називається *лімфою*.

**Лімфатична система виконує:**

- *захисну,*
- *бар'єрну,*
- *дренажну,*
- *депонувальну,*
- *кровотворну та інші функції.*

**Морфологічно та функціонально вона тісно пов'язана з кровотворною.**

**Кровоносні судини (vasa sanguinea) – це система замкнутих трубок різного діаметра, які здійснюють:**

- *транспортну функцію,*
- *регулюють кровопостачання органів*
- *забезпечують обмін речовин між кров'ю і суміжними тканинами.*

**Стінка більшості кровоносних судин складається з трьох оболонок:**

- *внутрішньої оболонки – інтими;*
- *середньої оболонки – медії;*
- *зовнішньої оболонки – адвенциції.*

*Їхня товщина, тканинний склад і функціональні особливості неоднакові в судинах різних типів. Будова стінки судин, належність їх до того чи іншого типу визначається умовами гемодинаміки (швидкість кровотоку, тиск крові, віддалення артерії від серця, місце знаходження вени) і функціями судин.*

Найбільші судини виконують, в основному, функцію транспорту крові. **Артерії м'язового типу**, крім транспортної функції крові, регулюють кровопостачання до органів чи тканин. **Капіляри** забезпечують обмін речовин між кров'ю і оточуючими їх тканинами.

**Внутрішня оболонка (інтима) (túnica íntima)** – утворена ендотелієм, підендотеліальним шаром, що складається з пухкої сполучної тканини і внутрішньою еластичною мембраною.

**Середня оболонка (медія) (túnica média)** – сформована циркулярно розташованими гладкими м'язовими клітинами, а також сіткою колагенових, ретикулярних і еластичних волокон.

**Зовнішня оболонка (адвенциція) (*túnica adventítia*)** – утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, що містить нерви й судини, що живлять власну стінку судин. Між медією і адвенцицією може бути **зовнішня еластична мембрана**.

**Кровоносні судини поділяють на:**

- **артерії,**
- **вени**
- **мікроциркуляторні.**

**Артерії бувають таких типів:**

- **еластичні** (аорта);
- **м'язові** (артерії дрібного і середнього калібру);
- **м'язово-еластичні** (підключична артерія).

**Вени поділяються на такі типи:**

- **безм'язові вени** селезінки, плаценти, м'якої мозкової оболонки;
- **м'язові** зі слабо розвиненими м'язовими елементами (вени верхньої половини тулуба);
- **з помірно розвиненими м'язовими елементами** (вени грудних кінцівок);
- **з сильно розвинутими м'язовими елементами** (вени тазових кінцівок).

**До складу мікроциркуляторних судин входять:**

- **артеріоли;**
- **капіляри з суцільним ендотелієм** і базальною мембраною (I тип);
- **капіляри з фенестрованим ендотелієм** і суцільною базальною мембраною (II тип);
- **синусоїдні капіляри** з щілиноподібними отворами в ендотелії та переривчастою базальною мембраною (III тип);
- **венули** посткапілярні, збірні і м'язові
- **артеріоловенулярні анастомози:** справжні (шунти) і атипові.

**Ендотелій** за своєю будовою подібний до плоского епітелію. Він вистилає внутрішню поверхню стінки серця, кровоносних та лімфатичних судини. Ендотеліоцити мають полігональну форму і пов'язані один з одним щільними та щілинними з'єднаннями. Цитоплазма ендотеліоцитів тонка, до 0,2–0,4 мкм, і містить велику кількість транспортних пухирців, які можуть утворювати трансендотеліальні канали. Органели нечисленні, локалізовані навколо ядра.

**Функції ендотелію:** транспортна, гемостатична, вазомоторна, рецепторна, секреторна і судинноутворююча.

**Артерії (arteria)** – це судини великого калібру, які відходять від серця. Ними, за винятком стовбура легневих артерій, тече збагачена Оксигеном кров від серця до органів.

**Залежно від особливостей будови стінки розрізняють**

- **артерії м'язового,**

- *м'язово-еластичного*
- *еластичного типу.*

*Артерії також поділяють на:*

- *артерії великого,*
- *середнього*
- *малого калібру (діаметр просвіту).*

*Всі артерії еластичного типу є артеріями великого калібру.*

*Особливості будови стінки артерій різних типів зумовлені гемодинамічними умовами (швидкість течії крові, тиск крові).*

**Артерії еластичного типу** (aa. elastotypica) – це судини великого калібру, розташовані поблизу серця (аорта та легенева артерія), особливості будови стінки артерій цього типу зумовлені високим тиском і великою швидкістю течії крові в них. У зв'язку з цим у її стінці добре розвинені еластичні елементи.

**Стінка цих судин складається з оболонок:**

- *внутрішньої (інтими),* яка включає ендотелій, підендотеліальний шар і сплетіння еластичних волокон;
- *середньої (медії),* яка переважно утворена еластичними мембранами, зв'язаними між собою еластичними волокнами;
- *зовнішньої (адвенциї),* утвореної пухкою волокнистою сполучною тканиною, з численними товстими еластичними та колагеновими волокнами. *У адвенциї містяться судини судин.*

**Артерії м'язового типу** (aa. myotypicae) – це артерії голови, тулуба, кінцівок та більшості внутрішніх органів. Вони знаходяться далеко від серця, тиск крові у них зменшується і оптимальний кровоток підтримується за рахунок скорочення м'язових елементів їх стінки. Оболонки стінки артерій м'язового типу добре і рівномірно розвинені. Стінки цих судин також складаються з трьох оболонок:

- *внутрішньої (інтими),* до складу якої входить ендотелій з базальною мембраною, підендотеліальний шар і внутрішня еластична мембрана;
- *середньої (медії),* яка складається з гладких м'язових клітин, розташованих у вигляді спіралі, між якими розміщені нечисленні сполучнотканинні клітини типу фібробластів, колагенові й еластичні волокна;
- *зовнішньої (адвенциї),* яка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини, в якій сполучнотканинні волокна мають переважно косий і поздовжній напрямок. *У цій оболонці розміщені нерви і кровоносні судини.*

**Артерії м'язово-еластичного (змішаного) типу** (aa. mixtotypicae) – за будовою займають проміжне положення між артеріями м'язового і еластичного типів (сонна та підключична артерії). У медії цих судин виявляється однаковий

вміст м'язових і еластичних елементів. Тобто їх стінка може не тільки скорочуватись та має значну пружність. Як і в стінці артерій м'язового типу в стінці цих артерій є зовнішня і внутрішня еластичні мембрани.

Стінка цих артерій складається з оболонок:

- **внутрішньої (інтими)**, яка побудована так як і ця оболонка артерій м'язового типу;
- **середньої (медії)**, яка складається з приблизно однакової кількості гладких м'язових клітин, спірально розміщених еластичних волокон і еластичних мембран;
- **зовнішньої (адвенциї)**, яка складається з пухкої волокнистої сполучної тканини. Її колагенові та еластичні волокна мають поздовжній і косий напрями. **В адвенциї є судини судин, нерви.**

**Судини судин** (vasa vasorum) – містяться у зовнішній оболонці стінки артерій. Забезпечують живлення стінки судин.

**Мікроциркуляторні кровоносні судини** – це дрібні судини, які забезпечують регуляцію кровопостачання органів та тканин, обмін речовин між кров'ю і тканинами та депонування крові.

До них належать:

- **артеріоли,**
- **прекапіляри,**
- **капіляри,**
- **посткапіляри,**
- **венули**
- **артеріоло-венулярні анастомози.**

**Артеріоли** (arteriola) – це найбільш дрібні артерії, якими починаються мікроциркуляторні судини. В артеріолах відбувається різкий перепад тиску, – від високого в артеріях до низького в капілярах. Це обумовлено значною кількістю цих судин, їхнім вузьким просвітом.

**Їх стінка утворена інтимою, медією і адвенциєю, які слабо розвинені.**

- В **інтимі** є дуже тонкі ендотеліальний і підендотеліальний шари та внутрішня еластична мембрана.
- **Медіа** утворена 2–3 шарами гладких м'язових клітин, які розташовані спірально. Між ними є еластичні волокна. Зовнішня еластична мембрана відсутня.
- **Адвенциія** утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. Діаметр артеріол може бути від 50 до 100 мкм.

**Прекапіляри (прекапілярні артеріоли)** є продовженням артеріол. Будова їх стінки подібна такій **стінки** артеріоли, але вона **дуже тонка**.

**В інтимі** внутрішня еластична мембрана може бути відсутня.

**Media** утворена тільки одним шаром гладких м'язових клітин, які розташовані на значній відстані один від одного і контактують з ендотеліоцитами. Діаметр прекапілярів може бути 15–40 мкм.

**Капіляр** – це тонка кровоносна судина діаметром від 3 до 40 мкм. У капілярах реєструється низький тиск крові (25–30 мм рт. ст. на артеріальному кінці і 8–12 мм рт. ст. на венозному) та мала швидкість кровотоку (0,5 мм/с).

**Капіляри забезпечують обмін речовин між кров'ю та тканинами, мають роль гістогематичного бар'єра, а також забезпечують мікроциркуляцію.**

**Стінка капілярів дуже тонка і утворена: ендотеліоцитами, базальною мембраною, перицитами.** Останні розміщені в проміжках базальної мембрани.

**Кровоносні капіляри утворюють сітки, петлі і клубочки. Петлі** є в сосочковому шарі основи шкіри, у ворсинках тонкої кишки, а **клубочки** – в нирках.

**Кровоносні капіляри класифікують за функцією і будовою. Розрізняють функціонуючі і не функціонуючі капіляри.**

**За будовою виділяють капіляри соматичного, фенестрованого і синусоїдного типів.**

**Посткапіляри (посткапілярні венули)** – ланка мікроциркуляторних судин, які утворюються в результаті злиття капілярів. Вони є основою венозної частини кровоносних судин. Їх стінка має таку ж будову як і стінка капілярів, але в ній є більше перицитів. Діаметр цих судин становить 8–30 мкм. Посткапіляри дають початок венулам.

**Венули (venula)** – це дрібні кровоносні судини, у які збирається кров із посткапілярів. Кілька венул об'єднуються у вену.

**Стінка венул утворена інтимою, медією і адвенцицією, які слабо виражені.**

- **Інтима** представлена ендотеліальним шаром з базальною мембраною,
- **медіа** утворена окремими гладкими м'язовими клітинами
- **адвенциція** – пухкою волокнистою сполучною тканиною.

**Артеріоло-венулярні анастомози (anastomosis arteriovenosa)** – це з'єднання судин, що несуть артеріальну кров у вени в обхід капілярного русла. Вони виявлені майже у всіх органах. Об'єм кровотоку в анастомозах на багато разів більший, ніж у капілярах, швидкість кровотоку значно збільшена. **Артеріоло-венулярні анастомози відрізняються високою реактивністю і здатністю до ритмічних скорочень.**

- **Розрізняють дві групи артеріоло-венулярних анастомозів: справжні або шунти**
- **атипові або напівшунти.**

У справжніх анастомозах у венозне русло виходить чисто артеріальна кров. В атипових анастомозах тече змішана кров, тому що в них здійснюється газообмін.

**Вени** (venae) – це судини, які вступають в серце. Ними, за винятком легеневих вен, тече до серця від органів венозна кров. Вони також беруть участь у депонуванні крові. У венах низький кров'яний тиск (15–20 мм рт. ст.) і незначна швидкість кровотоку визначають порівняно слабкий розвиток еластичних елементів і більшу їх розтяжність. **Стінка більшості вен утворена інтимою, медією і адвенцицією.**

**Критеріями класифікації вен є наявність м'язових елементів у їх стінці та калібр.** Розрізняють вени: **безм'язового (волокнистого) і м'язового типу**, великого, середнього і малого калібрів.

**Клапани вен** – це дублікатури інтими стінки вен. Вони є у венах, в яких тече кров проти сили земного тяжіння.

**Вени м'язового типу** (venae musculosae) характеризуються тим, що в їх стінці є гладкі м'язові клітини. Кількість і розвиток останніх неоднакові у цих венах. У зв'язку з цим вени м'язового типу ділять на вени зі слабким, середнім та сильним розвитком м'язових елементів. **Стінка всіх цих вен утворена інтимою, медією і адвенцицією.**

**Вени зі слабким розвитком м'язових елементів** знаходяться в окремих ділянках голови, шиї та тулуба. В них кров тече під дією сили земного тяжіння.

**Вени середнім розвитком м'язових елементів** локалізовані переважно у нутрощах і під шкірою.

**Вени з сильним розвитком м'язових елементів** – це вени кінцівок, частина вен грудної і черевної стінок, у яких кров тече проти дії сили земного тяжіння.

**Вени безм'язового (волокнистого) типу.** До них належать безм'язові вени твердої та м'якої мозкових оболонок, вени сітківки ока, кісток, селезінки та плаценти. **Стінка вен безм'язового типу утворена інтимою, яка представлена шаром ендотеліоцитів на базальній мембрані і адвенцицією, яка зростається із волокнистою сполучною тканиною оточуючих структур органів.**

**Серце** (cor) – це порожнистий орган, який розташований у грудній порожнині і забезпечує ритмічне надходження крові у судини. Це досягається потужним розвитком у ньому спеціальної серцевої мускулатури й наявністю особливих клітин. На серці розрізняють основу і верхівку. Серце розділено на дві половини, кожна з яких представлена передсердям і шлуночком.

Стінка серця утворена трьома оболонками: внутрішньою (ендокардом), середньою (міокардом) і зовнішньою (епікардом). Кровопостачання серця здійснюється за рахунок вінцевих артерій, що беруть початок від дуги аорти.

- **Ендокард (endocardium)** – це внутрішня оболонка серця. Складається з чотирьох шарів: **ендотеліального**, розташованого на базальній мембрані;

*підендотеліального* – багатого на малодиференційовані клітини; *м'язово-еластичного*, утвореного гладкими м'язовими клітинами, які переплітаються з еластичними волокнами і *сполучнотканинного*, який розташований на межі з міокардом та утворений волокнистою сполучною тканиною, що містить товсті колагенові, еластичні та ретикулярні волокна. Найбільша товщина ендокарда в лівій половині серця, особливо на міжшлуночкової перегородці, а також біля виходу аорти і легеневої артерії. Живлення ендокарда здійснюється за рахунок крові з камер серця.

- **Міокард (серцевий м'яз)** (myocardium) – це середня оболонка серця. Утворений серцевою м'язовою тканиною і прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини з численними кровоносними судинами і нервами.
- **Епікард (epicardium)** – це зовнішня оболонка, яка є вісцеральним листком серозної оболонки – перикарда. Він утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка вкрита мезотелієм. Пухка волокниста сполучна тканина утворює власне пластинку серозної оболонки та підсерозну основу. В останній розміщені великі кровоносні і лімфатичні судини та жирова тканина.

**Осердя** (перикард) (pericardium) утворене трьома листками: зовнішнім, внутрішнім та середнім. Зовнішній листок осердя – це перикардіальна плевра, внутрішній – парієтальний листок власне серозної оболонки перикарда, а середній – утворений волокнистою сполучною тканиною.

**Лімфатичні судини** (vas lymphaticum) – частина лімфатичної системи, що включає в себе ще й лімфатичні вузли. Лімфатичні судини морфологічно і функціонально доповнюють кровоносні. Вони виконують дренажну функцію. Ними відводяться від тканин продукти обміну речовин, які мають велику молекулярну масу, клітинний детрит, а при патології ще й продукти запалення. Завдяки лімфатичним судинам відбувається рециркуляція лімфоцитів в організмі. **Стінка лімфатичних судин утворена інтимою, медією і адвенцицією**, які добре виражені тільки у головних лімфатичних протоках. **Інтима лімфатичних судин утворює клапани**.

До складу лімфатичних судин входять елементи мікролімфатичного русла – лімфатичні капіляри і посткапіляри, внутрішньо- і позаорганні лімфатичні судини, які відводять лімфу від органів, і головні лімфатичні протоки, що впадають в краніальну порожнисту вену. Лімфатичні судини розвиваються з мезенхіми. Їх регенерація подібна такій кровоносних судин.

**Лімфатичні капіляри** – це початковий відділ лімфатичних судин. Вони являють собою замкнуті з одного кінця тонкостінні трубочки, які розгалужуються і з'єднуються, формують в органах крупнопетлисті сітки, що анастомозують між собою і пронизують чи супроводжують гемокапіляри.

**Стінка лімфатичного капіляра утворена лише плоскими ендотеліоцитами (вони у три-чотири рази більші ніж у кровоносних капілярах), які контактують з міжклітинною речовиною.**

**Лімфатичні капіляри відсутні в головному та спинному мозку, селезінці, плаценті, стінці очного яблука, епітеліальній і хрящовій тканинах.**

**Лімфатичні посткапіляри** – це судини, які беруть початок з лімфатичних капілярів. Будова їх стінки подібна до такої стінки лімфатичних капілярів, але вона утворює **кишеньоподібні клапани**, які перешкоджають зворотному току лімфи.

**Внутрішньоорганні лімфатичні судини** починаються з лімфатичних посткапілярів. Вони мають різний діаметр і дуже тонку стінку, яка утворена інтимою та адвентицією. У складі інтими виявляються ендотеліальний і слабо виражений підендотеліальний шари. Внутрішньоорганні лімфатичні судини середнього і великого діаметрів мають також і медію. Інтима лімфатичних судин утворює клапани, а самі судини формують сплетення.

**Позаорганні лімфатичні судини** починаються із сплетень внутрішньоорганних судин. Вони відводять лімфу від органів, у зв'язку з чим їх називають відвідними судинами і прямують до лімфатичних вузлів (їх приносять судини). З лімфатичних вузлів починаються виносні лімфатичні судини, які з'єднуються і дають початок лімфатичним стовбурам і протокам.

#### **Питання для самоконтролю**

1. Перерахуйте шари стінки серця в порядку від внутрішнього до зовнішнього. Які основні тканини складають кожен шар?
2. Чим відрізняються робочі кардіоміоцити від кардіоміоцитів провідної системи серця за будовою та функцією?
3. Опишіть гістологічну будову клапанів серця та їхнє функціональне значення.
4. Назвіть основні типи кровоносних судин та порівняйте їхню будову (товщину стінки, наявність еластичних елементів, гладких міоцитів).
5. Які існують типи капілярів та які особливості їхньої будови забезпечують їхні функції в різних тканинах?
6. Охарактеризуйте гістологічну будову стінки артерії еластичного та м'язового типу. У чому полягає їхня функціональна відмінність?
7. Чим відрізняється гістологічна будова вен від артерій? Яке значення мають клапани у венах?
8. Опишіть основні компоненти лімфатичної системи на гістологічному рівні. Яка їхня роль?
9. Що таке ендотелій? Які важливі функції він виконує в серцево-судинній системі?
10. Поясніть значення терміна "інтеркалярні диски" у міокарді.
11. Що таке vasa vasorum і для чого вони потрібні?

## Лекція № 9

### Тема: Органи кровотворення та імунного захисту

**Мета лекції:** Ознайомити здобувачів з формуванням цілісного розуміння морфологічних та функціональних основ захисних систем організму.

**План лекції:** Органи кровотворення та імунологічного захисту

#### 1. Загальна характеристика та класифікація системи

- Поняття про систему імунобіологічного нагляду.
- Морфологічна класифікація: центральні та периферичні органи.
- Поняття про гемопоез та імуногенез.

#### 2. Центральні органи кровотворення (Гемоцитопоез)

- **Червоний кістковий мозок:** топографія, будова (судинний та гемопоетичний компоненти), поняття про стовбурову клітину крові.
- **Тимус (загруднинна залоза):** роль у Т-лімфоцитопоезі. Поняття про гемато-тимусний бар'єр та вікову інволюцію залози.

#### 3. Периферичні органи імуногенезу

- **Лімфатичні вузли:** зони (кіркова, паракортикальна, мозкова), їх роль у фільтрації лімфи та активації В- і Т-клітин.
- **Селезінка:** біла та червона пульпа. Механізм очищення крові та депонування формених елементів.
- **Лімфоїдна тканина слизових оболонок:** мигдалики, апендикс, Пейєрові бляшки кишечника.

#### 4. Загальні закономірності розвитку клітин імунітету

- **Антигеннезалежна диференціація:** утворення рецепторів у центральних органах.

- **Антигензалежна диференціація:** перетворення лімфоцитів в ефektorні клітини (плазмоцити, Т-кілери) після контакту з чужорідним агентом.

## **5. Кооперація клітин в імунній відповіді**

- Взаємодія макрофагів, Т-хелперів та В-лімфоцитів. Гуморальний та клітинний імунітет.

## **1. Загальна характеристика органів кровотворення та імунного захисту**

Система кровотворення та імунного захисту включає в себе наступні органи:

- червоний кістковий мозок;
- тимус;
- лімфоїдні елементи в стінці травного тракту та дихальних шляхів;
- лімфатичні вузли;
- гемолімфатичні вузли;
- селезінку;
- мигдалики.

Крім структур, що мають органну будову, до імунної системи відносять також численні дифузні скупчення лімфоїдної тканини і розташовані в організмі лімфоцити, макрофаги і антигенпредставляючі клітини, а також лімфоцити та моноцити крові і лімфи.

### **Функція органів кровотворення та імуногенезу:**

- 1) участь у взаємопов'язаних процесах кровотворення та імуноцитопоезу;
- 2) забезпечення захисту від мікроорганізмів, сторонніх антигенів;
- 3) імунний нагляд над діяльністю своїх клітин організму.

Нормальне функціонування цієї системи в організмі має виняткову важливість, про що свідчить той факт, що два найнебезпечніші і практично невиліковні патологічні стани синдром набутого імунного дефіциту (СНІД) і злоякісні новоутворення - безпосередньо пов'язані з ураженнями органів імунної системи. І відсутність на сьогоднішній день ефективних методів лікування цих захворювань свідчить про складність процесів імунного захисту та тісний взаємозв'язок усіх органів цієї системи між собою.

## **2. Класифікація органів кровотворення та імунного захисту.**

**До центральних органів кровотворення відносять:** червоний кістковий мозок та тимус.

Усі інші – периферичні органи.

### **Функція центральних органів системи імунного захисту:**

- 1) утворення всіх видів формених елементів крові;
- 2) забезпечення необхідних умов для антигеннезалежної проліферації та диференціювання лімфоцитів.

### **У периферичних органах імуногенезу здійснюється:**

- 1) диференціювання під впливом антигенів ефекторних клітин (Т- та Влімфоцитів), які забезпечують імунітет – захист організму від генетично чужорідного матеріалу;
- 2) знищення (елімінація) клітин крові, що завершили свій життєвий цикл (еритроцити, тромбоцити).

## **3. Загальний план будови органів кровотворення та імунного захисту.**

- 1) Всі органи кровотворення та імунного захисту мають стромальний компонент, який представлений ретикулярною тканиною, що утворює каркас та мікрооточення для всіх дозріваючих формених елементів крові.
- 2) Органи кровотворення є депо для крові та лімфи, там здійснюється їх очищення від сторонніх частинок.

### **Основні принципи будови органів кровотворення та імуногенезу відображають функцію, яку вони виконують.**

1. Стромальні елементи у кожному органі мають характерні ознаки та виконують опорну, трофічну та регуляторну функцію.
2. В органах кровотворення є особливі кровоносні або лімфатичні судини, які забезпечують виконання специфічних функцій.
3. Є велика кількість макрофагів, що беруть участь у фагоцитозі зруйнованих клітин та їх фрагментів.

#### 4. Характеристика червоного кісткового мозку.

##### **Червоний кістковий мозок**

**Червоний кістковий мозок** (*medulla ossium rubra*) – центральний орган кровотворення та імуноцитогенезу, який містить стовбурові кровотворні клітини, і де відбувається розмноження та диференціювання клітин мієлоїдного та лімфоїдного рядів, внаслідок чого утворюються еритроцити, тромбоцити, гранулоцити, моноцити, В-лімфоцити та попередники Т-лімфоцитів. У нормі в дорослому організмі червоний кістковий мозок розміщений в епіфізах трубчастих кісток і в губчастій речовині плоских кісток.

Загальна маса червоного кісткового мозку становить до 4-5% від маси організму, що за наявності маси тіла 70 кг становить 3-3,5 кг. Кістковий мозок на вигляд темно-червоного кольору і має напіврідку консистенцію.

##### **Розвиток червоного кісткового мозку**

Формування червоного кісткового мозку починається на другому місяці ембріогенезу у ключиці ембріона. На 5-7-му місяці ембріонального розвитку червоний кістковий мозок починає функціонувати як основний кровотворний орган – в цей період у ньому переважають процеси еритропоезу. У дитячому віці червоний кістковий мозок заповнює діафізи та епіфізи трубчастих кісток, а також плоскі кістки.

У складі червоного кісткового мозку дорослих виявлені плюрипотентні клітини-попередниці та мезенхімні стовбурові клітини, які у разі отримання відповідних стимулів можуть трансформуватися у клітини м'язів, хряща, кістки, жирової тканини.

##### **Будова червоного кісткового мозку.**

**До складу червоного кісткового мозку входять три компоненти:**

- 1) гемопоетичний компонент – утворений клітинами мієлоцитарного та лімфоцитарного рядів на різних стадіях розвитку. У ньому знаходиться самопідтримуюча популяція плюрипотентних стовбурових клітин (1/2000 клітин мозку);
- 2) стромальний компонент – ретикулярні клітини та волокна, які утворюють тривимірну сітку, макрофаги, адипоцити (жирові

клітини), клітини ендосту; 3) судинний компонент – особливістю якого є наявність посткапілярних (венозних) синусів – тонкостінних анастомозуючих судин діаметром 50 – 70 мкм. Стінка синуси вкрита тонким ендотелієм, який може відрізнити зрілі формені елементи гемопоетичного компонента від незрілих, і не пропускає останніх у просвіт синуса через цитоплазматичні пори. Базальна мембрана у цих судинах відсутня. Зовнішній шар стінки синусів утворений адвентиційними клітинами. Синуси мають сфінктери і здатні тимчасово вимикатися з кровотоку, граючи роль відстійників, в яких дозрівають формені елементи. До них ззовні прилягають макрофаги, що проникають своїми відростками у просвіт синусів. 7. Взаємодія гемопоетичного, стромального та судинного компонентів червоного кісткового мозку. Трабекули губчастих кісток утворюють опору (грубу строму) для ретикулярної тканини, яка, у свою чергу, є каркасом (тонкою стромою) для гемопоетичних клітин - стовбурових, напівстволових, а також наступних класів клітин диферонів еритроцитарного, тромбоцитарного, гранулоцитарного, моноцитарного та лімфоцитарного рядів. Для гемопоетичних клітин характерно формування острівців гемопоезу, у яких розміщені клітини того чи іншого гістогенетичного ряду. Процеси проліферації та дозрівання клітин йдуть найінтенсивніше поблизу ендосту.

**Вікові зміни червоного кісткового мозку.** Червоний кістковий мозок у дитячому віці заповнює епіфізи та діафізи трубчастих кісток і знаходиться у губчастій речовині плоских кісток. У 12 – 18 років червоний кістковий мозок у діафізах трубчастих кісток замінюється жовтим. У похилому віці кістковий мозок (червоний та жовтий) приймає рідку консистенцію і тоді він має назву желатинового кісткового мозку. Потрібно відзначити, що цей вид кісткового мозку може зустрічатися в більш ранньому віці, наприклад, при розвитку кісток черепа та обличчя.

**Особливості кровопостачання червоного кісткового мозку.**

Червоний кістковий мозок добре васкуляризований, наявність у ньому гемокапілярів пористого типу (синусоїдів) забезпечує можливість виходу зрілих клітин крові у кровообіг.

### **Гуморальна регуляція гемоцитопоезу у червоному кістковому мозку.**

Гуморальна регуляція гемоцитопоезу забезпечує контроль проліферації та диференціювання гемопоетичних клітин у різних напрямках. Вона здійснюється факторами, що впливають на один або кілька типів клітин як гормони (дистантно) або локально, зв'язуючись із специфічними мембранними рецепторами. До цих факторів відносять:

1. еритропоетин – який виробляється у нирках та печінці і стимулює еритропоез;
2. колонієстимулюючий фактор – виробляється Т – лімфоцитами, стромальними клітинами червоного кісткового мозку, ендотелієм, стимулює розвиток гранулоцитів та моноцитів;
3. інтерлейкіни – виробляються Т – лімфоцитами, стромальними клітинами, ендотелієм, стимулює еритро-, гранулоцито- та моноцитопоез (ІЛ-3), а також лімфоцитопоез (ІЛ-7).

### **Регенерація червоного кісткового мозку.**

Червоний кістковий мозок має високу фізіологічну та репаративну регенеративну здатність. Джерелом утворення гемопоетичних клітин є стовбурові клітини, які перебувають у тісній взаємодії з ретикулярною стромальною тканиною. Швидкість регенерації кісткового мозку значною мірою пов'язана з мікрооточенням та спеціальними стимулюючими факторами гемопоезу. Фактори росту включають колонієстимулюючі фактори (КСФ), інтерлейкіни та глікопротеїни, що діють як циркулюючі гормони, так і як місцеві медіатори, що регулюють гемопоез.

### **Червоний кістковий мозок**

**Червоний кістковий мозок** – центральний орган імуноцитопоезу. Червоний кістковий мозок разом із забезпеченням мієлоїдного кровотворення є центральним органом імунної системи, аналогом фабрицієвої сумки птахів. У ньому забезпечується антигеннезалежне диференціювання В-лімфоцитів з їх

попередників. Зрілі В-клітини залишають кістковий мозок і заселяють В-залежні зони периферичних органів імунної системи.

### **Жовтий кістковий мозок.**

Жовтий кістковий мозок у дорослих людей знаходиться у діафізах трубчастих кісток. У його складі містяться численні жирові клітини –адипоцити. Завдяки вмісту в жирових клітинах пігментів типу ліпохромів, кістковий мозок у діафізах має жовтий колір, що визначає його назву. У звичайних обставинах жовтий кістковий мозок не виконує кровотворну функцію, але у випадках тяжких крововтрат при деяких патологічних особливостях організму в ньому з'являються острівці мієлопоезу, завдяки диференціюванню стовбурових та напівстволових клітин, що приносяться сюди з кров'ю. Різкої межі між жовтим та червоним кістковим мозком не існує.

Невелика кількість жирових клітин постійно трапляється і в червоному кістковому мозку. Співвідношення жовтого та червоного кісткового мозку може змінюватись в залежності від умов харчування, віку, нервових, ендокринних та інших факторів.

### **Загальна характеристика тимусу як центрального органу лімфоцитопоезу та імуногенезу.**

**Тимус (thymus)** - центральний орган імуногенезу, в якому відбувається проліферація (розмноження) та дозрівання (антигеннезалежна диференціація) Т-лімфоцитів. **Клітини строми тимусу синтезують ряд регуляторних пептидів, а саме:** тимозин, тимулін, тимопоетин та інші пептиди, завдяки яким регулюється розмноження та дозрівання Т-лімфоцитів у центральних та периферичних органах імуногенезу. Крім цього, там утворюються інші біологічно активні речовини: інсуліноподібний фактор (знижує рівень цукру в крові), кальцитоніноподібний фактор (знижує в крові рівень кальцію), фактор росту (забезпечує ріст тіла). Видалення тимусу (тимектомія) у новонароджених тварин викликає різке зниження проліферації лімфоцитів у всіх лімфатичних вузлах.

### **Загальний план будови та локалізація тимусу.**

**Строма:** груба строма - зовні тимус покритий сполучнотканинною капсулою, від якої всередину органу входять перегородки або трабекули, що розділяють його на часточки.

Структурно-функціональною одиницею органу є часточка тимусу. Центральна ділянка часточки на гістологічних препаратах фарбується світліше, ніж периферична і має назву мозкової речовини, темніша периферія часточки - кіркова речовина.

Тонка строма – епітеліоретикулоцити, особливі епітеліальні клітини зірчастої форми, які контактують своїми відростками, утворюючи сітку та складаючи каркас часточки. Між епітеліоретикулоцитами знаходяться переважно Т-лімфоцити, меншою мірою зустрічаються макрофаги - це паренхіма тимусу. Серед клітинних елементів тимусу незначну частину складають фібробласти, міофібробласти, а також тканинні базофіли.

### **Морфологія кіркової речовини тимусу.**

У кіркову речовину тимусу із червоного кісткового мозку переносяться попередники Т-лімфоцитів (лімфобласти). Тут відбувається їхнє розмноження (проліферація), а також антигеннезалежне диференціювання під дією тимозину, який продукує епітеліоретикулярна строма, а також вибірковий фагоцитоз частини новоутворених клітин макрофагами. Тільки 3-5% клітин виходять з тимусу за допомогою посткапілярних венул і переносяться до Тзалежних зон периферичних органів імуногенезу. Селекція (відбір) лімфоцитів відбувається за участю епітеліоретикулоцитів. Тимус залишають клітини, які реагують на власні білки головного комплексу гістосумісності (МНС-I), тобто не сприймають клітини свого організму як чужі. Клітини, які мають рецептори до своїх антигенів організму, гинуть шляхом апоптозу. У кірковій речовині часточки тимусу компактно розташовуються малі та середні лімфоцити, їх оточують макрофаги та епітеліоретикулоцити, а також Т-лімфобласти, які локалізуються переважно на периферії часточок. Епітеліоретикулоцити, макрофаги та дендритні клітини субкапсулярної зони тимусу створюють мікрооточення та необхідні умови для дозрівання Тлімфоцитів (тимоцитів), тому їх часто називають тимусними клітинами-няньками.

**Морфологія мозкової речовини тимусу.** Лімфоцити мозкової речовини розміщені менш компактно порівняно з кірковою речовиною (до 90% лімфоцитів тимусу міститься в кірковій речовині і лише 10% – у мозковій), оточені епітеліоретикулоцитами та макрофагами. У мозковій речовині міститься так званий рециркулюючий пул Тлімфоцитів, які можуть надходити в кров, а потім виходити з кровотоку через посткапілярні венули та повертатися

до мозкової речовини. Також у мозковій речовині тимусу можна виявити характерні концентричні нашарування епітеліальних клітин, що мають назву тілець Гассалья. **Гемато-тимусний бар'єр.** Кіркова та мозкова речовина часточок тимусу має особливості будови мікроциркуляторного русла. Зокрема, лімфоцити кіркової речовини відмежовані від просвіту гемокапілярів так званим гемато-тимусним бар'єром. I-кровоносна судина; II-периваскулярний простір; III-«епітеліальний» («внутрішній») простір тимуса; 1-судина; 2-ендотеліальна клітина; 3-макрофаг; 4- лімфоїдні клітини, що мігрують; 5- базальна мембрана; 6-епітеліальні клітини; 7-тимоцити.

**До складу бар'єру входять:**

- 1) ендотелій капіляра;
- 2) базальна мембрана капіляра;
- 3) перикапілярний простір, що містить волокна та макрофаги;
- 4) базальна мембрана епітеліоретикулярних клітин;
- 5) цитоплазма епітеліоретикулярних клітин.

Гемато-тимусний бар'єр закриває доступ антигенів з судинного русла до лімфоцитів, що дозрівають у кірковій речовині та мають циторецептори до власних антигенів організму, це запобігає розвитку аутоімунних реакцій (пошкодження власних клітин та тканин організму). У мозковій речовині гемато-тимусний бар'єр відсутній, що створює передумови для рециркуляції Т-лімфоцитів.

**Розвиток та вікові зміни тимусу.** Тимус людини формується на п'ятому тижні ембріогенезу у вигляді потовщення епітелію третьої - четвертої пари кишень глотки. Наприкінці другого місяця епітеліальну строму тимусу заселяють перші лімфоцити. На третьому місяці з'являються часточки, серед яких можна розрізнити кіркову та мозкову речовини, стають помітними тілець Гассалья. Максимальної маси орган досягає у ранньому дитячому віці. Протягом усього життя людини у тимусі відбуваються зміни, які мають назву вікової інволюції. **Вікова інволюція тимусу.** Вона полягає в поступовому заміщенні паренхіматозних елементів тимусу жировою та пухкою сполучною тканиною, зменшення маси органу. Тілець Гассалья зберігаються довше. У віковій інволюції тимусу розрізняють чотири фази: швидку (до 10-річного віку),

повільну (з 10 до 25 років), прискорену (від 25 до 40 років), уповільнену (після 40 років). Швидкість вікової інволюції тимусу значною мірою визначається гормональним статусом організму. У людей старшого віку тимус повністю замінюється жировою тканиною і перетворюється на жирове тіло.

**Акцидентальна інволюція тимусу та його регенерація.** Відсутність вікової інволюції тимусу – проява тяжкої патології, яка має назву тиміколімфатичного статусу. Зазвичай цей стан супроводжується недостатністю глюкокортикоїдної функції кори надниркових залоз, розростанням лімфоїдної тканини в органах. За наявності тиміколімфатичного статусу різко падає опірність організму до інфекцій, інтоксикацій, зростає загроза виникнення злоякісних новоутворень. У разі дії на організм несприятливих чинників: стресу, травм, голоду, інтоксикацій, інфекцій - спостерігається так звана акцидентальна інволюція тимусу. Вона супроводжується масовою загибеллю лімфоцитів під дією кортикостероїдів, а також збільшенням кількості та розмірів тілець Гассала. Спочатку лімфоцити зникають з кіркової речовини, внаслідок чого на цій стадії інволюції згладжується різниця між кірковою та мозковою речовиною часточок тимусу. Акцидентальна інволюція тимусу є морфологічним проявом захисних реакцій організму.

### **Питання для самоконтролю.**

#### 1. Загальні закономірності

- Який тип сполучної тканини утворює мікрооточення (stromu) для більшості цих органів? (Підказка: зверніть увагу на ретикулярну тканину).
- Чим відрізняється будова строми тимуса від строми лімфатичних вузлів?
- Які типи капілярів характерні для червоного кісткового мозку та селезінки? Чому вони мають таку будову?

#### 2. Центральні органи (Мікробудова)

- Червоний кістковий мозок: опишіть склад «гемопоетичних острівців». Які клітини знаходяться в центрі еритробластичного острівця?
- Тимус: Як гістологічно відрізнити кіркову речовину від мозкової? Що таке тілець Гассала (тілець тимуса) і в якій зоні вони розташовані?

- Що таке гемато-тимусний бар'єр? З яких шарів він складається і яка його біологічна роль?

### 3. Периферичні органи (Зони та вузлики)

- Лімфатичний вузол: Що таке паракортикальна зона? Які лімфоцити там переважають (Т чи В) і чому її називають тимусзалежною?
- Селезінка: Чим відрізняється біла пульпа від червоної пульпи на гістологічному препараті?
- Яка особливість будови стінки синусоїдних капілярів селезінки дозволяє їм «фільтрувати» старі еритроцити?
- Мигдалики: Опишіть особливості епітелію, що вкриває поверхню мигдаликів. Що таке «крипти»?

## ЛЕКЦІЯ № 10

### Тема: Ендокринна система.

**Мета лекції.** Формування комплексного розуміння морфофункціональної організації залоз внутрішньої секреції.

**Основні поняття лекції:** Гормони, ендокринна система, органи ендокринної системи.

**Ендокринна система** — сукупність органів, частин органів та окремих клітин, які секретують у кров і лімфу гормони (речовини з високою біологічною активністю, що регулюють ріст і діяльність клітин різноманітних тканин). Ендокринна система разом з нервовою системою регулює і координує важливі функції організму людини: репродукцію, обмін речовин, ріст, процеси адаптації.

На відміну від залоз зовнішньої секреції, у складі ендокринних залоз відсутні вивідні протоки, вони мають добре розвинуту судинну сітку, особливо мікроциркуляторне русло, в яке виділяють свій секрет. Клітини ендокринних органів утворюють характерні скупчення у вигляді фолікулів чи трабекул. Ендокриноцити характеризуються високою секреторною активністю і значним розвитком синтетичного апарату.

Їх цитоплазма містить специфічні гранули, в яких нагромаджуються біологічно активні речовини.

Органи, які виробляють і виділяють у внутрішнє середовище організму біологічно активні речовини, які є специфічними регуляторами функції різних органів і систем, що впливають на розвиток і ріст організму. Ці речовини одержали назву **гормонів**.

**Гормони** (грец. Ορμόνη) — це біологічно активні речовини, що виділяються ендокринними залозами та клітинами безпосередньо у кров і впливають на діяльність органів і тканин-мішеней, та на організм в цілому. Гормони є *гуморальними* (від слова *humor* — рідина, тобто ті, що переносяться з кров'ю) регуляторами певних процесів у певних органах і системах.

## **ВЛАСТИВОСТІ ГОРМОНІВ**

**висока біологічна активність** — гормони діють при мізерно малих концентраціях у рідинах організму;

**дистанційність дії** — гормони, як правило, регулюють обмін і функції клітин на значній відстані;

**сувора специфічність дії** — гормони є хімічними посередниками, що переносять відповідну інформацію (сигнал) від ЦНС до конкретних високоспецифічних клітин-мішеней відповідних органів або тканин;

**відносно невеликий період розпаду** (зазвичай менше години) — у результаті цього ефективна дія гормонів, спрямована на підтримку певного стану організму, можлива лише при безперервному синтезі і секреції їх протягом усього необхідного часу.

Ендокринна система бере участь в гуморальній регуляції функцій організму і координує діяльність усіх органів та систем, а також забезпечує підтримання гомеостазу організму при мінливих умовах зовнішнього середовища. Разом з нервовою та імунною системами регулює:

- зростання та розвиток організму;
- його статеве диференціювання та репродуктивну функцію;
- бере участь у процесах утворення, використання та збереження енергії.

Разом з нервовою системою гормони беруть участь у забезпеченні емоційних реакцій та психічній діяльності людини.

### **Ендокринна система**

В ендокринній системі розрізняють центральний і периферійний відділи, які взаємодіють між собою і утворюють єдину систему. Органи центрального відділу тісно пов'язані з органами центральної нервової системи і координують діяльність усіх інших ланок ендокринної системи. Органи периферійного відділу здійснюють багатоплановий вплив на організм, посилюють чи послаблюють обмінні процеси. Розрізняють також органи, які поєднують виконання ендокринної функції з екзокринною та окрему дисоційовану ендокринну систему, яка утворена великою групою ізольованих ендокриноцитів, розсіяних по органах і системах організму.

#### **Центральні органи ендокринної системи**

- Гіпоталамус
- Гіпофіз
- Епіфіз
- 

#### **Периферійні органи ендокринної системи**

- Щитоподібна залоза
- Паращитоподібні залози
- Надниркові залози
- Передміхурова залоза

#### **Органи, які виконують ендокринну і екзокринну функції**

- Сім'яники
- Яєчники
- Підшлункова залоза
- Плацента

#### **Загальна морфологічна характеристика ендокринних залоз :**

1. Мають паренхіматозний тип будови. Строма утворена сполучною тканиною, що формує капсулу і внутрішній каркас органа. Паренхіму утворюють секреторні активні клітини: ними можуть бути залозистий епітелій або нейросекреторні клітини.
2. Багате кровопостачання. Капіляри фенестрованого типу.
3. Відсутні вивідні протоки. Гормони виводяться безпосередньо в кров або лімфу.

4. Епітелій у різних залозах має унікальну архітекtonіку і може утворювати:
- фолікули (у щитоподібній залозі)
  - тяжі (у кірковій речовині наднирників)
  - трабекули (в аденогіпофізі та при щитоподібних залозах)
  - острівці (у підшлунковій залозі)

## ЦЕНТРАЛЬНІ ЕНДОКРИННІ ОРГАНИ

**Гіпоталамус** (hypothalamus)- вищий центр ендокринної регуляції. Він об'єднує нервову і гормональну регуляцію всіх вісцеральних функцій організму. Гіпоталамус має три відділи (передній, середній, задній). Це нейрогемальний орган.

**Гістологічна будова.** Представлений нервовою тканиною, яка складається з нейросекреторних клітин та нейроглії. Нейросекреторні клітини формують скупчення – ядра.

**Передній гіпоталамус** – містить дві пари крупноклітинних ядер, які утворені тілами нейросекреторних клітин, аксони яких формують гіпоталамо-гіпофізарний тракт.

1. **Супраоптичні** – складаються з крупних нейросекреторних клітин, виробляють гормон вазопресин (антидіуретичний гормон), який підвищує артеріальний тиск і збільшує всмоктування води (реабсорбцію) в нирках, у зв'язку з чим зменшує кількість сечі.
2. **Паравентрикулярні** - складаються з крупних нейросекреторних клітин – синтезують гормон окситоцин, який стимулює скорочення гладких м'язів матки і міоєпітеліоцитів молочної залози.

**Гормони переднього відділу гіпоталамуса** по аксонам нейросекреторних клітин переміщуються в задній гіпофіз, де вони накопичуються в тільцях Херрінга ( термінальних розширеннях аксонів ) біля капілярів нейрогіпофіза.

**Задній гіпоталамус** забезпечує нервову регуляцію ( пов'язані з нейронами вегетативної нервової системи), гормони не виробляє.

**Середній гіпоталамус** - містить дрібноклітинні ядра - аркуатне, дорсомедіальне, вентромедіальне, супрахіазматичне ядра і пре оптичну зону. Нейросекреторні клітини середнього гіпоталамуса синтезують дві групи біологічно активних речовин – ліберини і статини (релізинг-гормони).

Ці гормони регулюють діяльність **аденогіпофіза:**

- ліберини – стимулюють

- статини – пригнічують синтез і виведення гормонів гіпофіза.

**Ліберини і статини** транспортуються в гіпофіз гіпоталамогіпофізарною системою кровообігу. Аксони нейросекреторних клітин цих ядер утворюють терміналі на первинній капілярній мережі в середньому підвищенні, що є нейрогемальною контактною зоною. ця мережа судин збирається у порталні вени, які прямують до аденогіпофіза і там розпадаються на вторинну капілярну сітку між тяжами ендокриноцитів.

**Задній гіпоталамус** забезпечує нервову регуляцію ( пов'язані з нейронами вегетативної нервової системи), гормони не виробляє.

Гіпоталамус має нейральне походження. Він закладається у людини на 4-5 тижнях ембріогенезу.

Функції гіпоталамуса:

1. Інтеграція всіх вегетативних функцій;
2. Регуляція ендокринної системи;
3. Забезпечення інстинктивних потреб (голод, спрага, статевий потяг);
4. Участь в емоціях (страх, гнів);
5. Регулювання ритмів ендокринних секретій та ритму активності;
6. Інтеграція вегетативних функцій з усіма складними реакціями організм

### **Гіпофіз**

**Гіпофіз** (hypophysis) складається з 4 часток: передньої, середньої, туберальної і задньої. Передня, середня і туберальна утворюють аденогіпофіз, задня – нейрогіпофіз.

**Аденогіпофіз** - паренхіматозний орган, зовні вкритий сполучнотканинною капсулою. Тонкі прошарки сполучної тканини всередині органа містять капіляри з фенестрованим ендотелієм і нерви. Паренхіма представлена спеціалізованим епітелієм, якій утворює тяжі (трабекули) . Клітини у складі трабекул мають назву – ендокриноцити або аденцити.

**Останні від здатності забарвлюватися гістологічними барвниками поділяються на дві групи:**

1. **Хромофобні** - у цитоплазмі клітин майже відсутні гранули, їхня цитоплазма забарвлюється слабо. Це малодиференційні або старі клітини.
2. **Хромофільні** – містять у цитоплазмі гранули, які добре забарвлюються

**За забарвленням в передній частки розрізняють:**

- **базофільні ендокриноцити** – в цитоплазмі мають гранули, які забарвлюються основними барвниками (на препараті – гранули фіолетового кольору).

Серед них виділяють:

а) гонадотропоцити – дрібні, овальної форми клітини з ексцентрично розміщеним ядром та базофільною цитоплазмою. Добре розвинута ГрЕПС, комплекс Гольджі, виробляють два види гормонів

- лютропін (ЛГ) – стимулює синтез прогестерону в жіночому організмі і тестостерону – в чоловічому.

- фолітропін (ФСГ) – стимулює дозрівання фолікулів і синтез естрогенів в яєчниках і сперматогенез в яєчках,

б) тиротропоцити – великі клітини полігональної форми з ексцентрично розміщеним ядром та базофільною цитоплазмою з численними дрібними щільними гранулами. Добре розвинута ГрЕПС, комплекс Гольджі синтезують тиротропний гормон (ТТГ), який регулює діяльність щитоподібної залози.

в) кортикотропоцити - мають середній розмір, полігональну форму, в цитоплазмі присутні ліпідні включення і численні лізосоми, навколо ядер пучки проміжних філаментів, синтезують адренотропний гормон (АКТГ), який стимулює утворення гормонів у корі надниркових залоз.

- **ацидофільні ендокриноцити** в цитоплазмі мають гранули, які забарвлюються кислими барвниками (на препараті – гранули червоного кольору).

**Серед них виділяють:**

а) соматотропоцити – середнього розміру, мають овальну форму, центрально розміщене ядро, ацидофільну цитоплазму, синтезують соматотропний гормон (гормон росту), який стимулює ріст кісток у довжину.

б) мамотропоцити (лактотропоцити) – великі клітини полігональної форми з овальним ядром, цитоплазма ацидофільна з великими гранулами, синтезують лактотропний гормон (ЛТГ), який стимулює утворення молока в молочній залозі.

• **Проміжна (середня) частка** – складається з двох видів клітин:

а) меланотропоцити – виробляють меланотропний гормон, який регулює пігментний обмін,

б) ліпотропоцити – синтезують ліпотропний гормон, який регулює обмін ліпідів.

• **Задня частка гіпофіза (нейрогіпофіз)** – містить клітини нейроглії – пітуїцити ( різновид астроглії), які виконують опорну і трофічну функції, та без мієліновими нервовими волокнами. У цій частці гіпофіза накопичуються гормони , які синтезуються у передньому гіпоталамусі ( вазопресин і окситоцин), в розширеннях аксонів нейросекреторних клітин – тельця Херрінга.

### **Епіфіз**

**Епіфіз (glandula pinealis)** – нейроендокринний орган проміжного мозку. Забезпечує зв'язок і взаємодію нервової та ендокринної систем. Має паренхіматозний тип будови – складається з часточок. Поверхня вкрита м'якою мозковою оболонкою (капсулою), від якої вглиб органа відходять перетинки сполучної тканини з кровоносними судинами.

**Паренхіма утворена нервовою тканиною, у складі якої розрізняють:**

**Пінеалоцити** - нейросекреторні клітини з відростками, які мають велике світле ядро, у цитоплазмі добре розвинуті ГрЕПС, комплекс Гольджі, рибосоми, мітохондрії, ліпідні включення, пігментні та секреторні гранули, розрізняють темні та світлі клітини – це пінеалоцити у різному функціональному стані. Продукують гормони.

**Інтерстиціальні клітини** – підтримувальні гліюцити – різновид астроцитів.

**Макрофози** – у периваскулярних просторах. Захисна функція.

**Основна функція епіфіза** пов'язана з секрецією гормонів, які регулюють циклічні процеси в організмі, у тому числі віковий морфогенез органів та їхнє старіння, сезонні та циркадні біоритми.

**Епіфіз виробляє більш 40 видів гормонів серед яких:**

- **Серотонин** – виробляється вдень (гормон настрою) регулює емоційний стан.
- **Мелатонин** – виробляється вночі регулює сон, сезонні зміни, включаючи статеву поведінку, емоційний стан в умовах зміни тривалості світлового дня і температури, контролює пігментний обмін, пригнічує розвиток пухлин.
- **Антигонадотропин** – гальмування статевого розвитку.

У людини епіфіз досягає максимального розвитку к 5-6 років життя, після чого настає інволюція. З віком у структурі епіфіза з'являється характерна ознака – ділянки кальцифікації (так званий мозковий пісок). Це пов'язане з тим, що з віком має місце атрофія пінеалоцитів і розростання строми.

## **ПЕРИФЕРИЧНІ ОРГАНИ ЕНДОКРИННОЇ СИСТЕМИ.**

### **Щитоподібна залоза (glandula thyroidea)**

### **Мікроскопічна будова**

- Має паренхіматозний тип будови. Зовні вкрита капсулою, від якої врастають прошарки сполучної тканини, що поділяють орган на часточки та несуть судини і нерви. Паренхіма утворена спеціалізованою епітеліальною тканиною. Епітелій формує фолікули та між фолікулярні острівці.

- **Фолікул** – є структурно-функціональною одиницею щитоподібної залози. Це структура кулястої форми, заповнена колоїдом, до складу якого входять молекули тироглобуліну. Стінка утворена одношаровим кубоїдним епітелієм – тироцитами. ☐

- **Тироцити** – це клітини кубічної форми, в цитоплазмі мають розвинену ГрЄПС, комплекс Гольджі, лізосоми, мітохондрії. На апікальній поверхні містять численні мікрворсинки та псевдоподії. При гіперфункції клітини набувають циліндричну форму, при гіпофункції – плоску.

### **Секреторний цикл тироцитів:**

1. Поглинання з крові йоду, амінокислот, необхідних для синтезу тироглобуліну.
2. Синтез тироглобуліну в каналцях ЕПС і комплексі Гольджі.
3. Йодування тироглобуліну на мікрворсинках тироцитів і накопичення в просвіті фолікула.
4. Виведення гормону з фолікула в кров.

При потребі організму тироксичні частинки колоїду фагоцитуються тироцитами, в їхніх лізосомах колоїд розщеплюється і гормони – трийодтиронін і тетрайодтиронін виводяться у кров.

**Функції:** прискорення обміну білків, ліпідів вуглеводів, збільшення частоти серцевих скорочень.

**Парафолікулярні клітини (кальцитоніноцити)** – це крупні клітини, які розташовані між тироцитами і базальною мембраною або в сполучній тканині між фолікулами.

Вони синтезують гормон кальцитонін, який зменшує рівень кальцію в крові шляхом накопичення кальцію в кістковій тканині. Клітини працюють по механізму зворотнього зв'язку, за рахунок рецепторів на плазмі лемі, тобто без участі аденогіпофіза.

## **Прищитоподібні залози (GLANDULA PARATHYROIDEAE)**

Дві пари невеликих залоз (верхні й нижні) розташовуються на задній поверхні часток щитоподібної залози, вкраплюючись у їх полюси, однак кількість їх може коливатися від 2 до 8 (у більшості випадків). Загальна їх маса складає 0,1-0,35 г. Прищитоподібні залози покриті сполучнотканинною капсулою, від якої всередину залози відходять прошарки. Тканина залози містить два типи клітин - *паратироцитів* - головні та оксифільні (ацидофільних). Очевидно, це одні і ті ж самі клітини на різних етапах розвитку.

**Мікроскопічна будова.** Мають паренхіматозний тип будови.

Строма -представлена капсулою і прошарками пухкої сполучної тканини. У стромі багато адипоцитів.

**Паренхіма** – утворена епітелієм (паратироцитами), що формує розгалужені трабекули.

*Розрізняють:*

1. **Головні паратироцити** – дрібні клітини полігональної форми, з базофільною цитоплазмою. Добре розвинуті ГрЕПС, комплекс Гольджі, мітохондрії, гранули, що містять паратирин. Серед них виділяють темні клітини – з добре розвинутими органелами та світлі – де органели розвинені слабо.

*Функція:* синтез паратитіну, який виводить кальцій з кісток і підвищує рівень кальцію в крові. Зниження рівня іонів кальція в плазмі крові слугує сигналом до активації паратироцитів. Клітини працюють по механізму зворотнього зв'язку, за рахунок рецепторів на плазмо лемі, тобто без участі аденогіпофіза.

2. **Ацидофільні паратироцити** – цитоплазма ацидофільна, їхні кількість збільшується з віком

## Надниркова залоза (GLANDULA SUPRARENALIS)

**Надирники** – паренхіматозні органи, у складі яких розрізняють кіркову та мозкову речовину. Паренхіма кіркової речовини утворена спеціалізованим залозистим епітелієм, який формує тяжі. Назва клітин кіркової речовини – адренкортикоцити. Мозкова речовина має нейтральне походження, містить хромафіноцити. Строма надирників представлена капсулою (щільна сполучна тканина) і тонкими прошарками пухкої волокнистої тканини з судами і нервами. Капіляри вистелені фенестрованим епітелієм.

**Функції:**

- а) Кіркова речовина – синтез кортикостероїдів (мінералокортикоїди, глюкокортикоїди, андрогени)
- б) Мозкова речовина – синтез катехоламінів (адреналін, норадреналін)

Клітини кори надниркових залоз виділяють три основні групи гормонів, кожна з яких виконує певні функції.

- *Глюкокортикоїди* – які виробляються у середньому шарі кори наднирників, переважно у відповідь на стрес, допомагають контролювати швидкість метаболізму білків, жирів і цукрів (кортизол).
- *Мінералокортикоїди* – які виробляються у зовнішньому шарі кори наднирників, впливають на артеріальний тиск та регулюють об'єм крові (альдостерон).
- *Андрогени* – які виробляються у внутрішньому шарі кори наднирників (ретикулярному), контролюють статевий розвиток (DHEA/DHEA-S, андростендіон).

### **Глюкокортикоїди**

Стероїдні гормони виробляються з холестерину через низку реакцій у мітохондріях і гладкому ендоплазматичному ретикулумі. Холестерин, який надходить з їжею або синтезується у клітинах, зберігається у цитоплазмі клітин, які синтезують стероїди. Усі стероїди мають однакову базову структуру, утворену чотирма кільцями.

Перетворення холестерину в стероїдний гормон проходить у два етапи. Стероїдні гормони виділяються одразу після синтезу.

### **Мінералокортикоїди**

Мінералокортикоїди, які сприяють підтриманню іонного балансу плазми, необхідні для нормальної концентрації натрію й калію та нормального об'єму позаклітинної рідини. Вони підвищують артеріальний тиск, стимулюючи специфічні рецептори у центральній нервовій системі. Основним мінералокортикоїдом є *альдостерон*.

### **Андрогени**

Надниркові андрогени синтезуються у сітчастому шарі кори надниркових залоз. Основними андрогенами є *андростендіон і дегідроепіандростерон*.

Андрогени, які виділяють надниркові залози, мають слабку біологічну дію. У периферичних тканинах вони перетворюються у більш активні андрогени, наприклад *тестостерон*, у якому, окрім інших, бере участь *ароматаза*.

Секреція надниркових андрогенів починається ще до повного статевого дозрівання, коли дозріває сітчастий шар і підвищується концентрація *дегідроепіандростерону (ДГЕА)*.

Концентрація *ДГЕА* і *ДГЕА-С* тісно пов'язана з віком людини та зростає у віці від 6 до 8 років. Найвищу концентрацію спостерігають у віці близько 25 років, та згодом вона поступово знижується. У віці 80 років концентрація *ДГЕА* і *ДГЕА-С* становить 20% від максимального рівня.

У дорослих чоловіків андрогени надниркових залоз становлять лише 5% загальної андрогенної активності, тому вони фізіологічно не значущі. Однак у жінок вони становлять близько 50% загальної андрогенної активності (вони стимулюють розвиток лобкового та пахвового волосся).

У жінок 40–60% циркулюючого тестостерону утворюється з *дегідроепіандростерону* в надниркових залозах і яєчниках. У чоловіків з *ДГЕА* виробляється лише 5% пулу тестостерону, тому це не має клінічного значення. Напрямок метаболізму *дегідроепіандростерону* залежить насамперед від тканини-мішені й активності ферментів, що каталізують у ній ці зміни, а не від статі.

## Питання для самоконтролю

1. Загальна морфофункціональна характеристика ендокринної системи. Класифікація ендокринних залоз.
2. Гіпоталамус. Крупноклітинні та дрібноклітинні ядра гіпоталамуса. Особливості будови нейросекреторних клітин.
3. Аденогіпофізотропна зона гіпоталамуса. Ліберини і статини.
4. Гіпофіз. Передня частка. Клітинний склад. Гістохімічні та ультрамікроскопічні особливості аденоцитів.

5. Г 6. Проміжна частка гіпофіза, її будова та значення.
  7. Будова і функція нейрогіпофіза.
  8. Поняття про гіпоталамо-аденогіпофізарну і гіпоталамо-нейрогіпофізарну систему та їх участь в нейрогуморальній регуляції організму.
  9. Загальний план будови епіфіза та його функціональне значення.
  10. Характеристика пінеалоцитів та гліоцитів епіфіза.
  11. Зв'язок епіфіза з іншими ендокринними залозами та нервовою системою.
  12. Вікові зміни епіфіза.
  13. Розвиток, загальний план будови і функціональне значення щитоподібної залози.
  14. Фолікул-структурна і функціональна одиниця щитоподібної залози.
  15. Мікроструктура фолікула в залежності від функціональної активності тироцитів.
  16. Тироцити, їх гістологічна і субмікроскопічна характеристика.
  17. Секреторний цикл фолікула щитовидної залози. Гормони та їх дія на організм.
  18. Розвиток, особливості морфології та значення парафолікулярних клітин.
  19. Розвиток, топографія та будова прищитоподібних залоз.
  20. Різновиди паратироцитів, їхні структурні особливості та функціональне значення.
- ормони передньої частки гіпофіза.

## **Лекція № 11**

### **Тема: Сечовидільна система.**

**Мета:** Знати розвиток, будову і функції нирки; розвиток, будову і функції сечоводів та сечового міхура. Вміти визначати в гістологічних мікропрепаратах кіркову та мозкову речовину нирок. Ідентифікувати електронні мікрофотографії. Визначати в гістологічних мікропрепаратах сечовід та сечовий міхур.

**Основні поняття:** нирка, нефрон, сечовидільні шляхи, гістофізіологія

### План

1. Ендокринний апарат нирки.
2. Юкстагломерулярний комплекс, його будова та функції.
3. Простагландинний апарат нирки. Інтерстиційні клітини: структура, простагландини, їх мішені і функціональне значення.
4. Регенераторні потенції нирки.
5. Сечовивідні шляхи: відділи, будова і функції. Особливості гістофізіології ниркових чашок, миски, сечоводів, сечового міхура, сечівника. Вікові зміни.

Сечовивідна система (*organa urinaria*) — це система органів, яка забезпечує виведення непотрібних і шкідливих для організму речовин, а також бере участь у регуляції водно-електролітного обміну (підтримання гомеостазу) й виконує ендокринну функцію. Розрізняють сечоутворюючі органи — нирки — і сечовивідні шляхи — чашечки, миски, сечоводи, сечовий міхур, сечовипускний канал.

**Нирка** (*ren*) — парний орган бобоподібної форми, в якому безперервно відбувається утворення сечі. Зовні нирка покрита сполучнотканинною капсулою і спереду — серозною оболонкою. Капсула має товщину 100–200 мкм. Зовні від капсули, і особливо на ділянці воріт і задньої поверхні, розташовується шар жирової тканини — жирова капсула нирки. На розрізі в нирці добре помітні два шари: кіркова речовина розташовується суцільним шаром під капсулою, має темно-червоне забарвлення; мозкова речовина поділена на 8-12 пірамід, її внутрішній шар світліший, ніж зовнішній.

**Кіркова речовина** (*cortex renalis*) заходить у мозкову речовину у вигляді так званих ниркових колонок, або ниркових стовпів (*columna renalis*), які ділять її на ниркові піраміди (*pyramides renalis*). Найбільш характерними структурами кіркової речовини є ниркові тільця (*corpusculum renale*), що складаються з клубочка капілярів і капсули клубочка (*capsula glomeruli*), а також звивисті каналці. Ниркові піраміди широкою основою повернуті до поверхні органа, а верхівками — в напрямку воріт. Верхівки пірамід утворюють ниркові сосочки (*papilla renalis*), які вільно виступають у ниркові чашечки. Піраміди розділені

нирковими стовпами та разом із розташованою над їх основою кірковою речовиною утворюють ниркові частки (*lobus renalis*).

**Мозкова речовина нирки** (*medulla renalis*), в свою чергу, вростає у вигляді тонких пучків у кіркову речовину, утворюючи мозкові промені (*medullae radialis*). Строма нирки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, багатою на ретикулярні клітини і ретикулінові волокна. Паренхіма нирки утворена нирковими тільцями й епітеліальними каналцями, серед яких є звивисті та прямі. Звивисті каналці разом із нирковими тільцями утворюють кіркову речовину, прямі каналці — мозкову речовину.

**Нефрон** (*nephronum*) є структурно-функціональною одиницею нирки. До складу нефрону входять: капсула клубочка, проксимальний звивистий каналець, проксимальний прямий каналець, тонкий каналець, дистальний прямий каналець, дистальний звивистий каналець. Тонкий дистальний і прямий каналці утворюють петлю нефрону (петля Генле). Судинний клубочок і капсула клубочка, яка його оточує, утворюють ниркове (мальпігієве) тільце. Залежно від місця знаходження й особливостей будови нефрони поділяються на кіркові; білямозкові (юкстамедулярні).

**Кіркові нефрони** поділяються на короткі, цілком розміщені повністю в кірковій речовині (кількістю близько 1 %); проміжні, у яких петлі опускаються в зовнішню зону мозкової речовини, їх близько 80 %.

**Юкстамедулярні нефрони** (*nephron juxtamedullare*) — їх близько 20 % — мають дуже довгі петлі, що глибоко заходять до мозкової речовини, а їх ниркові тільця, проксимальні та дистальні відділи лежать у кірковій речовині на межі з мозковою.

Нефрони відкриваються у збірні ниркові трубочки. Збірні ниркові трубочки починаються в кірковій речовині і разом з прямими каналцями кіркових нефронів входять до складу мозкових променів. Після цього збірні трубочки переходять до мозкової речовини і в ділянці верхівок пірамід вливаються до сосочкових каналців.

Ниркове тільце (*corpusculum renale*), від якого бере початок нефрон, складається з капсули і судинного клубочка. Кап стінку, що складається з одношарового плоского епітелію, і внутрішню стінку, яка складається з подоцитів (*podocytus*). Подоцити охоплюють петлі капілярів клубочка. На боці, який повернутий до капіляра, вони мають великі вирости цитоплазми — цитотрабекули (*cytotrabecule*), від яких відходять маленькі вирости — цитоподії (*cytopodii*). Між цитоподіями знаходяться фільтраційні щілини. Ендотелій капілярів клубочка має численні пори (фенестри) діаметром до 0,1 мкм і розміщується на внутрішній поверхні товстої тришарової базальної мембрани. Ендотелій капілярів клубочка, подоцити внутрішнього листка капсули і загальна для них тришарова базальна мембрана утворюють фільтраційний бар'єр, або нирковий фільтр. При фільтруванні плазми в просвіті капсули

формується первинна сеча, яка має такий же склад, як і плазма крові, за винятком її білків.

Капсула переходить у систему ниркових каналців (трубочок), в яких відбувається зворотне всмоктування одних речовин і виведення інших, внаслідок чого формується остаточна сеча. Капсула продовжується в проксимальний каналець, який складається з проксимального звивистого каналця (*tubulus contortus proximalis*) і низхідного проксимального прямого каналця (*tubulus rectus proximalis*). Проксимальний каналець, включаючи обидва його відділи, — це трубка діаметром близько 60 мкм і завдовжки близько 14 мм. Він вистелений одношаровим кубічним епітелієм, на апікальній поверхні клітин якого мікрворсинки утворюють щіточкову облямівку (*limbus penicillatus*). На базальній частині клітин видно базальну посмугованість (*limbus striatus basalis*), утворену упорядкованим розташуванням мітохондрій між складками базальної плазмолемі. За проксимальним прямим каналцем розміщується тонкий каналець (*tubulus attenuatus*), в якому розрізняють низхідну частину (*pars descendes*) і висхідну частину (*pars ascendes*).

Тонкий каналець у кіркових нефронах короткий, в юкстамедулярних — довгий. Діаметр його — близько 15 мкм. Епітелій каналця — одношаровий плоский. Щіточкової облямівки немає. Є лише поодинокі короткі мікрворсинки на люменальній поверхні. Висхідна частина тонкого каналця переходить у дистальний прямий каналець (*tubulus rectus distalis*), який вистелений одношаровим кубічним епітелієм. Діаметр каналця близько 35 мкм, довжина — 9 мм. Щіточкової облямівки немає, але базальна посмугованість добре розвинена. Продовженням дистального прямого каналця є дистальний звивистий каналець (*tubulus contortus distalis*), діаметр якого дорівнює 20-50 мкм, довжина — 4,6-5,2 мм. Будова епітелію така ж, як і в дистальному прямому каналці. Дистальним звивистим каналцем закінчується нефрон.

Збірна ниркова трубочка (*tubulus renalis colligens*) належить вже до сечовивідних шляхів, хоча зворотне всмоктування води у збірних трубочках триває. Збірна трубочка поділяється на дугову збірну трубочку (*tubulus arcuatus*), яка зв'язує дистальний звивистий каналець; пряму збірну трубочку (*tubulus colligens rectus*). Збірні трубочки вистелені одношаровим кубічним епітелієм. Більшість клітин епітелію має світлу, бідну на органели цитоплазму. Однак є і темні клітини, які, подібно парієтальним клітинам шлунка, мають внутрішньоклітинні каналці. Можливо, ці клітини виділяють іони  $H^+$  і спричиняють підкислення сечі. У стромі мозкової речовини між збірними трубочками лежать відросчасті інтерстиціальні клітини. Функція їх точно невідома. Є припущення, що вони виділяють прос тагландини, які знижують кров'яний тиск.

**Кровопостачання нирок.** Особливості кровопостачання нирок полягають у такому: ниркові артерії розпадаються на міжчасткові (*arteria interlobaris*), останні переходять до дугових артерій (*arteria arcuata*). Від дугових артерій радіально у кіркову речовину відходять міжчасточкові артерії (*arteria interlobularis*), які дають початок приносним клубочковим артеріолам (*arteriola glomerularis afferentes*), а останні поділяються на клубочкову капілярну сітку (*rete capillare glomerulare*). Капіляри клубочкової сітки збираються до виносної клубочкової артеріоли (*arteriola glomerularis efferentes*). Виносна артеріола кіркових нефронів розпадається на кіркову перитубулярну капілярну сітку (*rete capillare peritubulare corticalis*), після цього слідує вени: зірчаста (*vena stellata*) — у периферичній частині кіркової речовини; внутрішньочасточкова (*vena intralobularis*); міжчасточкова (*vena interlobularis*); дугова (*vena arcuata*); міжчасткова (*vena interlobaris*); ниркова (*vena renalis*). Виносна артеріола юкстамедулярних нефронів поділяється на мозкову перитубулярну капілярну сітку (*rete capillare medullaris*) і на судини судинного пучка (*fasciculus vascularis*), які називаються також прямими судинами (*vasa recta*). Останні відіграють важливу роль в остаточній концентрації сечі. Вони забирають воду, яка надходить зі збірних трубочок, і підтримують таким чином градієнт концентрації між вмістом збірних трубочок і навкружним гіпертонічним середовищем.

У тому місці, де дистальний прямий каналець стикається з приносяною клубочковою артеріолою, утворюється юкстамедулярний комплекс, що складається з двох частин. У дистальному каналці є щільна пляма (*macula densa*) — ділянка епітелію, де ядра епітеліоцитів лежать дуже щільно, тому що ці клітини вузькі. В середній оболонці приносяної артеріоли гладкі м'язові клітини заміщені поблизу клубочковими. Ці клітини мають полігональну форму, містять велику ШИК-позитивну зернистість. Поблизу клубочкові клітини тісно контактують, з одного боку, з внутрішньою оболонкою артеріоли, а з другого — з епітеліоцитами щільної плями. В проміжку між приносяною і виносною артеріолами розміщується периваскулярний острівцевий мезангія. Зменшення об'єму крові або тканинної рідини сприймають аферентні артеріоли, що діють як барорецептори, а модифікації концентрації натрію реєструються щільною плямою. При цьому поблизу клубочкові клітини синтезують ренін — гормон, який бере участь у регуляції гідратації тканин, об'єму крові та кров'яного тиску.

**Сечовивідні шляхи.** Збірні трубочки, чашечки, миски, сечоводи, сечовий міхур і сечовипускний канал належать до сечовивідних шляхів. Будова стінок ниркових чашок і ниркових мисок, сечоводів і сечового міхура подібна. У них розрізняють слизову оболонку, що складається з перехідного епітелію та власної пластинки; підслизову основу; м'язову оболонку; зовнішню оболонку, або адвентицію.

М'язова оболонка чашечок складається з одного циркулярного шару гладких м'язових клітин, а мисок — з внутрішнього (поздовжнього) і зовнішнього (циркулярного). У м'язовій оболонці сечоводів може бути або два шари (внутрішній — поздовжній, зовнішній — циркулярний), або три (внутрішній і зовнішній — поздовжні, середній — циркулярний).

М'язова оболонка сечового міхура складається з трьох шарів: внутрішнього і зовнішнього — поздовжніх і середнього — циркулярного.

### **Питання для самоконтролю:**

1. Джерела й етапи розвитку нирок і сечовивідних шляхів.
2. Будова ниркового тільця.
3. Особливості ультраструктури капілярів клубочка і клітин внутрішньої стінки капсули
4. Гістофізіологія ниркового тільця.
5. Нефрон. Будова. Гістофізіологія.
6. Особливості мікро- і ультраструктури та функції різних каналців нефрону.
7. Ендокринна система нирки.
8. Особливості кровопостачання нирки.
9. Будова юкстагломерулярного апарату нирки.
10. Сечовід та його будова.
11. Будова сечового міхура.
12. Лімфатична система нирки.
13. Вікові особливості будови нирок.

## **Лекція № 12**

**Тема: Чоловіча статева система. Жіноча статева система.**

**Мета:** Вивчити будову і топографію внутрішніх та зовнішніх жіночих статевих органів. Визначити на гістологічних препаратах органи жіночої та чоловічої статевої системи, особливості будови їх стінки. Правильно диференціювати основні стадії овогенезу та періоди оваріально-менструального циклу.

**Основні поняття:** *гаметогенез, внутрішні статеві органи, зовнішні статеві органи, оваріально-менструальний цикл.*

### **План**

1. Яєчко (сім'яник): локалізація, будова і функції.
2. Сперматогенез. Стадії сперматогенезу. Умови і регуляція сперматогенезу.
3. Сім'явиносні шляхи: загальна будова.
4. Додаткові залози. Загальна будова, функціональне значення.
5. Сперма. Спермограма. Структурний і хімічний склад, діагностичне значення.
6. Зовнішні статеві органи. Статевий член (пруть), його будова, васкуляризація та іннервація. Печеристі і губчасте тіла.
7. Яєчник: загальний план будови, функції. Білкова оболонка яєчника, паренхіма. Кіркова і мозкова речовина. Фолікулогенез. Овуляція. Атрезія фолікулів. Жовте тіло: фази розвитку.
8. Внутрішні статеві органи: джерела та хід розвитку, загальний план будови, оболонки, тканинний склад, функціональне значення. Матка, маткові труби, піхва.
9. Менструальний цикл та його фази, зв'язок з гіпоталамо-гіпофізарно-оваріальною системою регуляції. Морфогенез ендометрію в різні фази циклу, регуляція, біологічне значення.

Статева система (*organa genitalia*) — система залоз та органів організму, які призначені забезпечити його репродуктивну функцію. Як в чоловічому, так і в жіночому організмі статеві залози складаються зі статевих залоз (гонад) і додаткових органів статевих тракту. У чоловічому організмі до статевих залоз належать сім'явиносні протоки, сім'яні міхурці, передміхурова залоза і статевий член; у жіночому — яйцепроводи, матка і піхва, а також зовнішні статеві органи. До цієї ж групи органів у жінок можуть бути зараховані молочні залози, які тісно пов'язані зі статевою системою.

Значення статевої системи полягає в забезпеченні розмноження організму (тобто репродуктивній функції), яка здійснюється шляхом утворення статевих клітин — яйцеклітин і сперматозоїдів, злиття яких дасть початок розвитку зародка. Водночас статеві залози виробляють статеві гормони — андрогени і естрогени, завдяки впливу яких в організмі створюються умови, необхідні для забезпечення можливості розмноження.

Чоловіча статеві система (*organa genitalia masculina*) представлена чоловічими статевими залозами (яєчка, сім'явиносні протоки) і додатковими органами чоловічої статевої системи (сім'яні міхурці, передміхурова залоза, залози цибулини сечівника, статевий член).

### **Яєчка.**

Яєчка, або сім'яники (*testis*) — чоловічі статеві залози, в яких відбувається утворення чоловічих статевих клітин і чоловічого статевих гормону. Зовні більша частина сім'яника покрита серозною оболонкою — очеревиною, за

якою розташовується білкова оболонка — щільне сполучнотканинне утворення. На задньому краю сім'яника білкова оболонка потовщується і формує середостіння, від якого в глиб залози відходять прошарки сполучної тканини, які розділяють залозу на частки. Частка є структурно-функціональною одиницею яєчка. У кожному яечку налічується 250-300 часток. Кожна частка містить від 1 до 4 тісно розміщених звивистих сім'яних каналців. Довжина звивистого сім'яного каналця від 30 до 70 см, діаметр — 150-250 мкм.

Наближаючись до середостіння, каналці зливаються і стають прямими. У товщі середостіння вони з'єднуються з каналцями сітки сім'яника. З цієї сітки виходить 10–12 виносних каналців, що впадають до протоки придатка. Стінка звивистого сім'яного каналця складається з трьох шарів:

- 1) базального (*stratum basale*), утвореного сіткою колагенових волокон, відокремлених від внутрішнього вмісту каналців базальною мембраною;
- 2) міоїдного (*stratum myoideum*), який складається з особливих міоїдних клітин, що містять актинові філаменти, але відрізняються від типових гладких м'язових клітин;
- 3) волокнистого (*stratum fibrosum*), що має дві частини: внутрішній неклітинний шар, до складу якого входять базальна мембрана та міоїдні клітини, і зовнішній шар, утворений фібробластоподібними клітинами.

У сполучній тканині, розміщеній між сім'яними каналцями, знаходяться гемокапіляри і лімфокапіляри, що забезпечують обмін речовин між кров'ю і сперматогенним епітелієм. Сукупність структурних елементів стінки звивистих каналців, ендотеліоцити та парабазальний шар стінки гемокапіляра формують гематотестикулярний бар'єр, який забезпечує вибірккову проникність тих або інших хімічних сполук всередину звивистого сім'яного каналця. Гемокапіляри супроводжуються прошарками сполучної тканини, в якій містяться ендокриноцити яєчка (клітини Лейдіга), що виробляють гормон — тестостерон. Внутрішній вміст звивистого сім'яного каналця складають дві популяції клітин, які утворюють епітеліосперматогенний шар:

- 1) підтримуючі клітини, або суспенцити, клітини Сертолі (*epiteliocytus sustentas*) мають пірамідальну форму, лежать на базальній мембрані і своєю верхівкою досягають просвіту. Цитоплазма цих клітин містить усі органели. Оболонка утворює численні інвагінації. Між суміжними клітинами утворюються щільні замикальні контакти, які поділяють сперматогенний епітелій на два шари: зовнішній — базальний і внутрішній — адлюменальний. Підтримуючі клітини створюють мікросередовище, необхідне для статевих клітин, що диференціюються й ізолюють статеві клітини, які формуються, від токсичних речовин і різних антигенів;
- 2) сперматогенні клітини (*cellulae spermatogenicae*) представлені стовбуровими клітинами, сперматогоніями, сперматоцитами, сперматидами і сперматозоїдами. Обидві популяції перебувають у тісному

морфофункціональному зв'язку.

### **Сперматогенез.**

Сперматогенез (*spermatogenesis*) — утворення чоловічих статевих клітин, яке відбувається в звивистих сім'яних каналцях і складається з чотирьох послідовних стадій або фаз:

1. Розмноження (проліферація). У цій фазі відбувається розмноження сперматогоній, серед яких розрізняють субпопуляції стовбурових клітин, які діляться повільно, і напівстовбурових, що діляться більш інтенсивно;

2. Росту. В цій фазі сперматогонії припиняють ділитися і диференціюються в сперматоцити 1-го порядку. У цьому періоді вони переміщуються до адлюменальної частини звивистого каналця, збільшуються в об'ємі і вступають до першого поділу мейозу. Профаза першого поділу довга і складається з 5 стадій: лептотени, зиготени, пахітени, диплотени і діакінезу.

3. Дозрівання. Після закінчення фази росту сперматоцит 1-го порядку вступає в метафазу першого поділу (перший поділ дозрівання), в результаті чого утворюється сперматоцит 2-го порядку — клітина з гаплоїдним набором хромосом. Сперматоцит 2-го порядку має менші розміри і розміщується в середніх і більш поверхневих шарах сперматогенного епітелію. Перед другим поділом дозрівання в сперматоциті 2-го порядку не відбуваються синтез ДНК і подвоєння хромосомного матеріалу. В результаті другого (екваційного) поділу дозрівання утворюється сперматидида — клітина з гаплоїдним набором хромосом.

4. Формування. У цій фазі сперматиди перетворюються на сперматозоїди.

**Придаток яєчка** (*epididymis*) складається з щільно укладеної трубочки — протоки придатка яєчка, яка забезпечує виведення сперми; в її просвіті завершується диференціювання сперматозоїдів. Придаток яєчка має головку; тіло; хвіст.

Прошарки сполучної тканини поділяють паренхіму придатка на частки. Стінка протоки придатка яєчка складається з трьох оболонок: слизової, утвореної дворядним призматичним епітелієм, який складається з двох типів клітин — облямованих і базальних; м'язової; адвентиційної.

### **Сім'явиносні протоки.**

Сім'явиносні протоки утворюють систему каналців сім'яника і його придатків, по яких сперма виводиться до сечівника. Вивідні протоки починаються прямими каналцями сім'яника (*tubuli seminiferi recti*), які впадають у сітку сім'яника (*rete testis*), що розташовується в середостінні. Від цієї сітки відходять 12–15 звивистих виносних каналців (*ductuli efferentes testis*), які з'єднуються з протокою придатка, яка багаторазово звиваючись, формує тіло придатка і в нижній хвостовій частині його переходить до прямої сім'явиносної протоки (*ductus deferens*), що досягає передміхурової залози, де впадає до сечівника.

Сім'явиносна протока (*ductus deferens*) — парний орган. Це трубка завдовжки близько 45 см і просвітом 0,2-0,5 мм. Стінка її складається з трьох оболонок: 1) слизової, вкритої дворядним призматичним епітелієм; 2) м'язової, що складається з трьох шарів гладких м'язів: внутрішнього і зовнішнього — поздовжніх і середнього — циркулярного; 3) адвентиційної оболонки, утвореної пухкою сполучною тканиною, що поступово переходить у тканини сім'яного канатика.

**Сім'явипорскувальна протока (*ductus ejaculatorius*)** — парний відділ сім'явиносних шляхів, розміщений нижче місця входу сім'явиносної протоки і сім'яних міхурців. Вона проходить через передміхурову залозу і відкривається у сечівник. Стінка її складається з трьох оболонок:

1) слизової, що утворює численні складки і складається з двошарового епітелію, високих призматичних облямованих клітин і низьких базальних клітин;

2) м'язової, особливістю якої є більш слабкий розвиток м'язових елементів порівняно з сім'явиносною протокою; 3) адвентиційної утвореної сполучною тканиною, що зростається зі строною простати.

#### **Сім'яні міхурці.**

Сім'яний міхурець (*vesiculae seminales*) — парний залозистий орган, розташований латерально від сім'явиносної протоки вище передміхурової залози. Стінка сім'яного міхурця утворена трьома оболонками:

1) слизовою, яку вистилає одношаровий стовпчастий епітелій, що лежить на тонкій базальній мембрані. Власна пластинка слизової оболонки містить багато еластичних волокон. У слизовій оболонці розміщені термінальні відділи залоз альвеолярного типу, що складаються зі слизових екзокриноцитів (*exocrinocytus mucosus*);

2) м'язовою, що складається з двох шарів гладких м'язових клітин: внутрішнього циркулярного і зовнішнього поздовжнього;

3) адвентиційною, утвореною щільною волокнистою сполучною тканиною з великим вмістом еластичних волокон.

#### **Передміхурова залоза.**

Передміхурова залоза, або простата (*prostata*) — м'язовозалозистий орган, що охоплює верхню частину сечівника (уретри), куди відкриваються протоки численних простатичних залоз. Зовні передміхурова залоза покрита тонкою сполучнотканинною капсулою. Паренхіма залози утворена численними окремими слизовими залозами, вивідні протоки яких відкриваються у сечівник. Залози розташовуються навколо сечівника трьома групами.

Перша група — це найдрібніші залози, які лежать у слизовій оболонці безпосередньо навколо сечівника.

Друга група залоз у вигляді кільця розташовується в сполучній тканині, яка безпосередньо оточує сечівник.

Третя група залоз формує власне паренхіму передміхурової залози. Кінцеві секреторні відділи альвеоларно-трубчастих передміхурових залоз утворені двома типами епітеліоцитів: високими слизовими екзокриноцитами; дрібними вставними клітинами (базальними), які розташовуються між основою високих слизових екзокриноцитів.

Строма передміхурової залози утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною і потужними пучками гладких м'язових клітин, які радіально розходяться від центру передміхурової залози і поділяють її на частки. Кожна частка і кожна залоза оточені поздовжніми і циркулярними шарами гладких м'язових клітин, скорочення яких приводить до викидання секрету з передміхурових залоз у момент еякуляції.

**Вивідні протоки** перед проникненням до уретри розширюються, утворюючи ампули неправильної форми, вистелені багаторядним призматичним епітелієм.

**Сім'яний горбик** (*colliculus seminalis*) розміщується в місці проникнення сім'яносних проток до сечівника. Зовні сім'яний горбик вистелений перехідним епітелієм, а основу його складає сполучна тканина, багата на еластичні волокна та гладкі м'язові клітини. У сім'яному горбику є велика кількість нервових закінчень, тому він має дуже високу чутливість. Збудження його приводить до ерекції, завдяки чому запобігається потрапляння еякуляту в сечовий міхур.

#### **Залози цибулини сечівника.**

Залози цибулини сечівника (*glandulae bulbourethrales*) — складні альвеоларно-трубчасті залози, які своїми протоками відкриваються у верхню частину сечівника. Кінцеві секреторні відділи залоз цибулини сечівника утворені слизовими клітинами плоскої, кубічної або призматичної форми, цитоплазма яких містить крапельки мукоїду і своєрідні паличкоподібні включення. Кінцеві секреторні відділи залоз оточені прошарками пухкої волокнистої неоформленої сполучної тканини, яка містить пучки гладких м'язових клітин.

#### **Статевий член.**

Статевий член (*penis*) — копулятивний орган, який забезпечує введення сперми до статевих шляхів жінки, а також служить каналом для виведення сечі. Основна маса статевого члена утворена трьома печеристими (кавернозними) тілами, які, переповнюючись кров'ю, стають ригідними і забезпечують ерекцію. Зовні печеристі тіла оточені білковою оболонкою (*tunica albuginea*), утвореною щільною волокнистою сполучною тканиною. Ця тканина містить численні еластичні волокна і гладкі м'язові клітини. У середині нижнього кавернозного тіла проходить сечівник, по якому здійснюється виведення сперми. Він ділиться на три частини: простатичну (*pars prostatica*); перетинчасту (*pars membranacea*) і печеристу (*pars spongiosa*). Сечівник має

добре виражену слизову оболонку. Її епітелій у простатичній частині перехідний, у перетинчастій — багаторядний призматичний, у печеристій — багатошаровий плоский і виявляє ознаки зроговіння.

Під епітелієм розміщена власна пластинка слизової оболонки, яка багата на еластичні волокна. У пухкій волокнистій тканині цього шару проходить сітка венозних судин, яка має зв'язок із порожниною кавернозного тіла уретри. У слизовій оболонці розміщені дрібні слизові залози.

Підслизова основа містить широку сітку венозних судин.

М'язова оболонка сечівника добре розвинута в його простатичній частині і складається з внутрішнього поздовжнього і зовнішнього циркулярного шарів гладких міоцитів. При переході перетинчастої частини сечівника у його печеристу частину м'язові шари поступово потоншуються і зберігаються тільки поодинокі м'язові клітини. Зовні статевий член покритий шкірою, під якою розташовується білкова оболонка.

Головка статевого члена утворена щільною волокнистою сполучною тканиною, в якій розміщена сітка анастомозуючих вен, що переповнюються кров'ю під час ерекції. В товстій стінці їх — поздовжні і циркулярно розміщені пучки гладких м'язових клітин. Шкіра, яка покриває головку статевого члена, тонка. В ній розміщені сальні припуціальні залози (*gl. sebacea preputiales*).

Жіноча статева система (*organa genitalia feminina*) складається зі статевих залоз (яєчники) і допоміжних статевих органів (яйцепроводи, матка, піхва, зовнішні статеві органи).

#### **Яєчники.**

Яєчники (*ovarium*) — жіночі статеві залози, які продукують жіночі статеві клітини (яйцеклітини) і жіночі статеві гормони (естрогени і прогестерон). Це парний орган, розташований біля бокової поверхні малого таза. Яєчники мають овальну форму, правий дещо більший. За допомогою дуплікатури очеревини вони прикріплюються до широкої зв'язки матки. Зовні орган оточений білковою оболонкою (*tunica albuginea*), утвореною щільною волокнистою сполучною тканиною, вкритою мезотелієм. Вільна поверхня мезотелію має ворсинки. Під оболонкою розміщена кіркова речовина, а глибше — мозкова.

*Кіркова речовина (cortex ovarii)* складається зі строми і паренхіми. Строма кіркової речовини утворена сполучною тканиною, яка містить колагенові і невелику кількість еластичних волокон. Ця сполучна тканина дуже багата на фібробласти, які подібні до гладких міоцитів і називаються інтерстиціальними клітинами. Вони здатні виробляти гормони. Паренхіма кіркової речовини складається з примордіальних, первинних, вторинних (пухирчасті) і зрілих фолікулів (третинні фолікули, або графові міхурці), жовтих і білих тіл, атретичних фолікулів, атретичних тіл.

**Примордіальний фолікул (*folliculus ovaricus primordialis*)** утворений

овоцитом 1-го порядку (діаметр 15–25 мкм), який перебуває в стадії диплотени профазы мейозу, оточений одним шаром клітин фолікулярного епітелію та базальною мембраною. Ядра епітеліальних клітин видовжені, діаметр клітин до 9 мкм. Фолікули мають діаметр близько 50 мкм, кулеподібну форму і розміщені у поверхневих шарах кіркової речовини.

**Первинні фолікули** (*folliculus ovaricus primarius*). Ріст фолікула супроводжується збільшенням розмірів самої статевої клітини. Навколо цитолемі з'являється вторинна прозора оболонка, зовні від якої розташовуються 1–2 шари кубічних фолікулярних клітин на базальній мембрані. Поверхня клітин має два види мікрворсинок: перші проникають до прозорої оболонки, а другі забезпечують контакт між фолікулоцитами. Подібні мікрворсинки є і на цитолемі овоцита. Під час поділу дозрівання мікрворсинки стають коротшими і навіть зникають. Фолікули, які складаються зі зростаючого овоцита, формуючої прозорої оболонки і кількох шарів фолікулярного епітелію, називаються первинними.

**Вторинні фолікули** (*folliculus ovaricus secundarius*) (пухирчасті, антральні) мають багат шаровий епітелій і порожнину — фолікулярну печеру (антрум), заповнену рідиною, яку виробляють фолікулярні клітини. Фолікулярна рідина містить жіночі статеві гормони естрогени. Такі фолікули починають утворюватися під час статевого дозрівання. При цьому овоцит з оточуючими його вторинною оболонкою і фолікулярними клітинами у вигляді яйценосного горбика (*cumulus oophorus*) зміщується до одного полюса фолікула. Після цього до зовнішньої оболонки врастають численні кровоносні капіляри і вона диференціюється на два шари — внутрішній і зовнішній. У внутрішній теці (*theca interna*) навколо розгалужених капілярів розташовуються численні інтерстиціальні клітини, відповідні інтерстиціальним клітинам сім'яника (гландулоцитам). Зовнішня тека (*theca folliculi externa*) утворена щільною сполучною тканиною.

**Зрілий фолікул** (третинний) (*folliculus ovaricus tertiaricus*) — це фолікул, готовий до овуляції. Овоцит з оточуючим шаром фолікулярних клітин, який називається променистим вінцем (*corona radiata*), відтісняється до верхнього полюса зростаючого фолікула. Клітини променистого вінця, що безпосередньо оточують зростаючий овоцит, мають довгі гіллясті відростки, які проникають через блискучу зону і досягають поверхні овоцита. По цих відростках до овоцита від фолікулярних клітин надходять поживні речовини, з яких у цитоплазмі синтезуються ліпопротеїди жовтка, а також інші речовини.

Третичний фолікул досягає такого розміру, що вип'ячує поверхню яєчника, причому яйценосний горбик з овоцитом виявляється у виступаючій частині міхурця. Подальше збільшення об'єму міхурця, переповненого фолікулярною рідиною, призводить до розтягування і потоншення як зовнішньої, так і білкової оболонки яєчника в місці прилягання цього міхурця з

наступним його розривом та овуляцією.

Між фолікулами трапляються атретичні тіла (*corpus atreticum*). Вони формуються з тих фолікулів, які завершили свій розвиток на різних стадіях.

*Мозкова речовина (medulla ovarii)* утворена сполучною тканиною, в якій розміщені кровоносні судини і нерви, епітеліальні тяжі — залишки первинної нирки.

### **Овогенез.**

Овогенез (*ovogenesis*) — це процес розвитку жіночих статевих клітин від овогоній до зрілої яйцеклітини. Овогенез перебігає аналогічно сперматогенезу, але при цьому має власні особливості і складається з трьох стадій.

*Перша стадія* (період розмноження) відбувається під час внутрішньоутробного розвитку з другого по п'ятий місяць і полягає в поділі овогоній і формуванні первинних фолікулів.

*Друга стадія* (період росту) перебігає у функціонуючому яєчнику і полягає в перетворенні овоцита 1-го порядку первинного фолікула на овоцит 1-го порядку у зрілому фолікулі. В ядрі зростаючого овоцита відбувається кон'югація хромосом і утворення тетрад, а в їх цитоплазмі нагромаджуються жовткові включення.

*Третя стадія* (період дозрівання) закінчується утворенням овоцита 2-го порядку і завершується виходом зрілої яйцеклітини з яєчника внаслідок овуляції. Період дозрівання, як і під час сперматогенезу, включає два поділи, причому, що характерно, друге слідує за першим без інтеркінезу, що призводить до зменшення (редукції) кількості хромосом удвічі і набір їх стає гаплоїдним. При першому поділі дозрівання овоцит 1-го порядку ділиться, внаслідок чого утворюються овоцит 2-го порядку і невелике редукційне тільце. Овоцит 2-го порядку одержує майже всю масу нагромадженого жовтка і тому залишається настільки ж великим за об'ємом, як і овоцит 1-го порядку. Редукційне тільце — це дрібна клітина з невеликою кількістю цитоплазми, яка отримує по одній діаді від кожної тетради ядра овоцита 1-го порядку. Під час другого поділу дозрівання внаслідок поділу овоцита 2-го порядку утворюється одна яйцеклітина і друге редукційне тільце. На відміну від сперматогенезу, в овогенезі немає IV стадії — формування.

### **Овуляція.**

Овуляція (*ovulatio*) — це розрив стінки зрілого фолікула яєчника і вихід овоцита 1-го порядку до черевної порожнини під впливом лютеїнізуючого гормону (лютропіну), коли гіпофіз різко збільшує його виділення. Овоцит у цей час знаходиться в метафазі другого поділу дозрівання. У передовуляторній стадії відбувається виразна гіперемія яєчника, підвищення проникності гематофолікулярного бар'єру з розвитком інтерстиційного набряку та інфільтрацією стінки фолікула сегментоядерними лейкоцитами. У цей час об'єм фолікула і тиск у ньому дуже швидко зростають, а стінка фолікула різко

потоншується. Крім того, в нервових волокнах і закінченнях у цей період виявлено високу концентрацію катехоламінів. Окрім перерахованих факторів, потоншенню і розпушенню фолікула сприяють протеолітичні ферменти, а також взаємодія гіалуронової кислоти і гіалуронідази, які містяться в його оболонці. Істотну роль в овуляції відіграє окситоцин. Перед початком овуляції секрція окситоцину збільшується у відповідь на подразнення нервових закінчень, яке обумовлене підвищенням внутрішньофолікулярного тиску.

Овоцит 2-го порядку, оточений фолікулярним епітелієм, з черевної порожнини потрапляє у лійку і далі — у просвіт маткової труби, де відбувається дуже швидкий другий поділ дозрівання й утворюється зріла яйцеклітина, готова до запліднення.

### **Жовте тіло.**

Жовте тіло (*corpus luteum*) — тимчасова додаткова ендокринна залоза у складі яєчника, яка утворюється із залишків зрілого фолікула. Надлишок лютеїнізуючого гормону, який привів до овуляції, спричиняє зміни елементів у стінці розірваного зрілого фолікула і формування жовтого тіла. До порожнини спустошеного міхурця виливається кров із судин внутрішньої оболонки, цілість яких порушується в момент овуляції. Згусток крові швидко заміщується сполучною тканиною у центрі жовтого тіла, яке розвивається.

Процес розвитку жовтого тіла має чотири стадії:

1. стадія проліферації і васкуляризації супроводжується розмноженням епітеліальних клітин, колишнього зернистого шару, між якими інтенсивно ростуть капіляри з внутрішньої оболонки.

2. стадія залозистого метаморфозу — це процес, який супроводжується сильною гіпертрофією клітин фолікулярного епітелію і нагромадженням жовтого пігменту (лютеїну) у цих клітинах. Їх називають лютеїновими.

3. стадія розквіту супроводжується збільшенням новоутвореного жовтого тіла й початком синтезу гормону прогестерону. Тривалість цієї стадії різна. Якщо запліднення не відбулося, період розквіту жовтого тіла становить 12–14 дн і його називають менструальним жовтим тілом. Якщо настає вагітність, то це тіло зберігається більш тривалий період і має назву жовтого тіла вагітності.

4. стадія зворотного розвитку супроводжується атрофією залозистих клітин, розростанням сполучної тканини центрального рубця; на місці колишнього жовтого тіла формується біле тіло (*corpus albicans*) — сполучнотканинний рубець.

### **Маткові труби.**

Маткові труби, або яйцепроводи (*tuba uterina, salpinx*) — парні трубчасті органи, які беруть початок від дна матки, у складі широкої зв'язки прямують до бокової поверхні малого тазу і закінчуються біля яєчників.

Стінка маткової труби утворена трьома оболонками:

1) слизовою оболонкою, що покрита одношаровим призматичним

епітелієм, який складається з двох типів клітин — війчастих і залозистих. До складу слизової оболонки також входить власна пластинка слизової оболонки, утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною;

2) м'язовою оболонкою, яка складається з внутрішнього циркулярного або спірального шару і зовнішнього — поздовжнього; 3) серозною оболонкою, яка покриває яйцепроводи зовні.

### **Матка.**

Матка (*uterus*) — м'язовий грушоподібний орган, призначений для внутрішньоутробного розвитку плода. Стінка матки утворена трьома оболонками: слизовою (ендометрій); м'язовою (міометрій); серозною (периметрій).

*Ендометрій* утворений двома шарами — базальним і функціональним. Вистелений ендометрій одношаровим призматичним епітелієм, який складається з двох типів клітин — війчастих і секреторних. Епітеліальний шар утворює трубкоподібні вростання до власної пластинки, формуючи так звані маткові залози, або крипти. Власна пластинка слизової оболонки утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, яка містить багато клітинних елементів, серед яких є і децидуальні клітини, що утворюються у секреторній фазі менструального циклу.

*Міометрій* утворений трьома шарами гладких м'язових клітин:

1) внутрішнім підслизовим (*stratum submucosum*);

2) середнім судинним (*stratum vasculosum*), багатим на судини з косопоздовжнім напрямком гладких міоцитів; зовнішнім надсудинним (*stratum supravasculosum*) з косопоздовжнім напрямком м'язових клітин, але перехресним щодо підслизового шару. Між пучками м'язових клітин є прошарки сполучної тканини, багатої на еластичні волокна.

*Периметрій* утворений пухкою волокнистою сполучною тканиною, вкритою мезотелієм. Периметрій вкриває більшу частину поверхні матки, крім передньої і бокових поверхонь надпівової частини шийки матки. Навколо шийки матки, особливо з боків і спереду, розташовується велике скупчення жирової тканини — параметрій.

*Слизова оболонка шийки матки* вкрита, як і піхва, багатшаровим плоским епітелієм. Канал шийки матки вистелений призматичним епітелієм, який секретує слиз. Однак найбільше секрету виробляють численні порівняно великі розгалужені залози, які знаходяться в стромі складок слизової оболонки. М'язова оболонка шийки представлена потужним циркулярним шаром гладких м'язових клітин, які утворюють так званий сфінктер матки, при скороченні якого витискується слиз із шийкових залоз. Розслаблення цього м'язового кільця призводить до виникнення аспірації, яка сприяє всмоктуванню до матки сперми.

### **Піхва.**

Піхва (*vagina*) — це м'язово-фіброзна трубка завдовжки 7–9 см, діаметром 2–3 см, яка проходить у малому тазі між сечівником і прямою кишкою. Стінка піхви складається зі слизової, м'язової і адвентиційної оболонки.

*Слизова оболонка* піхви покрита багатошаровим плоским епітелієм, в якому розрізняють три шари: базальний, проміжний, поверхневий, або функціональний. Поверхневий, або функціональний, шар слизової оболонки піхви зазнає значних ритмічних (циклічних) змін у послідовних фазах менструального циклу. Клітини поверхневих шарів містять зерна кератогіаліну, багаті на глікоген. Розпад глікогену під впливом мікробів призводить до утворення молочної кислоти, тому піхвовий слиз має кислу реакцію та бактерицидні властивості, що запобігає розвитку в ній мікроорганізмів. Залози у стінці піхви відсутні. Власна пластинка слизової оболонки формує сосочки, які проростають в епітелій і інфільтровані лімфоцитами. Еластичні волокна власної пластинки утворюють поверхневу і глибоку сітки.

*М'язова оболонка* піхви утворена поздовжніми пучками гладких міоцитів, між якими є невелика кількість циркулярно розміщених м'язових елементів.

*Адвентиційна оболонка* піхви складається з пухкої волокнистої неоформленої сполучної тканини, яка зв'язує піхву з іншими органами.

#### **Питання для самоконтролю:**

1. Джерела розвитку яєчок.
2. Будова яєчка.
3. Клітинний склад і будова сперматогенного епітелію.
4. Сперматогенез. Фази сперматогенезу.
5. Придаток яєчка і його будова.
6. Сім'явиносні протоки. Особливості будови.
7. Кровообіг яєчка.
8. Вікові зміни яєчка.
9. Додаткові залози чоловічої статеві системи.
10. Особливості будови сім'яних міхурців.
11. Джерела розвитку передміхурової залози.
12. Будова передміхурової залози.
13. Вікові зміни передміхурової залози.
14. Будова і гістофізіологія залоз цибулини сечівника.
15. Особливості будови статевого члена, його кровообіг.
16. Джерела розвитку яєчників.
17. Будова і гістофізіологія яєчників дорослої жінки.
18. Овогенез.
19. Овуляція. Механізми.
20. Жовте тіло. Гістофізіологія.
21. Механізм атрезії фолікулів.

22. Ендокринні функції яєчників.
23. Маткові труби. Розвиток. Будова.
24. Матка. Розвиток. Будова.
25. Особливості будови слизової оболонки шийки матки.
26. Кровопостанання матки.
27. Піхва. Будова піхви.
28. Статевий цикл. Оваріально-менструальний цикл.
29. Характеристика післяменструального періоду.
30. Характеристика передменструального періоду.
31. Особливості циклічних змін слизової оболонки піхви.
32. Вікові зміни органів жіночої статеві системи.
33. Гормональна регуляція діяльності жіночої статеві системи.
34. Гістологічна будова зовнішніх статевих залоз.
35. Будова і гістофізіологія молочних залоз.

### Лекція № 13

#### Тема: Медична ембріологія.

**Мета:** Навчитись інтерпретувати закономірності основних етапів ембріонального розвитку людини, розуміти процеси морфогенезу та механізми їх регуляції. Вміти визначати критичні періоди ембріогенезу, вади і аномалій розвитку людини.

**Основні поняття:** *прогенез, запліднення, ембріогенез, аномалії розвитку.*

#### План

19. Предмет і завдання мед ембріології. Методи дослідження.
20. Сучасні уявлення про будову та утворення статевих клітин.
21. Гаметопатії.
22. Запліднення у людини. Патології запліднення.
23. Дроблення та утворення бластули. Бластулопатії. Імплантація, гастрюляція. Порушення процесів гастрюляції та імплантації.
24. Нейруляція і похідні зародкових листків. Ембріопатії. Постгастрюляційний процес.
25. Плодовий період розвитку зародка. Плодові оболонки, плацента, алантоїс.
26. Етіологія та патогенез вроджених вад розвитку. Вплив різноманітних факторів на ембріогенез.
27. Критичні періоди розвитку зародка.

28. Сучасні напрямки репродуктивної медицини. Ембріотехнології.

29. Сучасні методи генетичної діагностики. Генетика та імунологія репродукції.

### **1. Предмет і завдання мед ембріології. Методи дослідження**

В медичній ембріології людини застосовуються різні методи досліджень – від отримання гамет до запліднення та розвитку ембріона, діагностики спадкових захворювань (це робота генетиків та цитогенетиків).

Штучне запліднення (ШЗ) це процес, коли проводиться об'єднання ооцита та сперматозоїда в умовах ембріологічної лабораторії поза тілом жінки.

Екстракорпоральне запліднення (IVF In vitro fertilization) є найбільш розповсюдженим методом штучного запліднення.

Метод інтродитоплазматична ін'єкція спермій в яйцеклітину (ICSI) застосовується при проблемах із заплідненням, якщо сперматозоїди не здатні самостійно потрапити до ооциту. В такому разі, сперматозоїд вводиться в середину ооцита за допомогою голки для ICSI.

Інторовінтральна ін'єкція епидимальної спермії (MESA- Testicular Sperm Extraction (Тестикулярна екстракція сперми) – уролог проводить прокол придатка яєчка та вводить близько 500 мкл поживного середовища.

Мікрохірургічне виділення сперми з яєчок TESE-Microsurgical Testicular Sperm Instraction - розріз яєчка, видалення невеликої кількості каналців яєчок, передача ембріологам для пошуку сперматозоїдів.

Для виявлення хромосомних (аномалій) відхилень у ембріонів використовують метод пренатальної генетичної діагностики (Preimplantation Genetic Diagnosis PGD).

Генетичні дослідження. Прикладом таких методів є преімпланційна та пренатальна діагностика:

1. Преімпланційна генетична діагностика (ПГД) є двох типів:

- пренатальне генетичне тестування моногенетичних захворювань (prenatal genetic testing of monogenetic diseases PGTA) та

- пренатальне генетичне тестування анеуплоїдій (prenatal genetic testing for aneuploidy PGTA).

2. Пренатальна діагностика – це набір методів та процедур, застосування яких дозволяє виявити можливі (аномалії) та порушення в розвитку плода.

Ультразвукове дослідження (УЗД) – це найбільш розповсюджений та доступний метод пренатальної діагностики. Амніоцентез, це діагностичний аналіз амніотичної рідини, що оточує плід у порожнині матки вагітної. Біопсія хоріона полягає у відокремленні від плаценти біоматеріалу – ворсин хоріона, пізніше його досліджують для того, щоб виявити хромосомну патологію, а також інші генетичні захворювання. Некінова проба (Non-Invasive Prenatal Testing, NIPT). Цей метод заснований на аналізі ДНК плода, яка циркулює в крові матері.

Морфокінетика ембріона – за допомогою таких методів спостереження, як жива мікроскопія та конфокальна мікроскопія можна спостерігати та записувати процеси розвитку ембріона в реальному часі, що дозволяє вивчати рухи, міграцію, взаємодію клітин в різних структурах.

Новітні методи досліджень ембріона використовують новітні технології та техніки такі як одноклітинне секвенування.

## **2. Сучасні уявлення про будову та утворення статевих клітин**

Ембріогенез зародка людини. У процесі індивідуального розвитку організму – онтогенезі – розрізняють два етапи: *пренатальний* (від запліднення до народження) та *постнатальний* онтогенез (від народження до смерті). Пренатальному онтогенезу передують прогенез - процес утворення чоловічих та жіночих статевих клітин – гамет, які необхідні для виникнення нового організму. Ембріогенез тісно пов'язаний з прогенезом - гаметогенезом.

### **Гаметогенез (прогенез).**

Зрілі чоловічі статеві клітини- сперматозоїди та жіночі статеві клітини- яйцеклітини мають гаплоїдний набір хромосом та утворюються від диплоїдних стовбурових клітин - попередників, закладка останніх проходить в ембріональному - пренатальному періоді онтогенезу. Хромосомна характеристика відмінності соматичних та статевих клітин. Кількість хромосом в кожній клітині фіксована для даного виду, а у людини вона має сорок шість. Це називається диплоїдним (або подвійним) числом. Однак у сперматозоїдів і яйцеклітин кількість хромосом становить лише половину диплоїдного числа, тобто двадцять три.

#### *Морфофункціональна характеристика сперматозоїдів.*

Процес утворення чоловічих статевих клітин має назву сперматогенезу. Здійснюється у чоловічій статевій залозі – яєчку. Зрілий сперматозоїд людини має довжину близько 65 мкм. Сперматозоїд складається з головки, шийки та хвоста. У головці розміщене ядро з гаплоїдним набором хромосом. У передній частині головки ядро сперматозоїда, у вигляді чохлика, вкрите елементами видозміненим комплексом Гольджі – п акросомою.

#### *Морфофункціональна характеристика яйцеклітини.*

Процес утворення жіночої статевої клітини має назву овогенезу. Здійснюється у жіночій статевій залозі – яєчнику. Зріла яйцеклітина людини має округлу форму, діаметр близько 130 мкм. Яйцеклітина у людини вторинно оліголецитальна (маложовткова), ізolecитальна (з рівномірним розподілом жовтка в цитоплазмі). Яйцеклітина оточена клітинами фолікулярного епітелію – променистим вінцем (*corona radiata*) та прозорою зоною (*zona pellucida*).

#### *Маркери статевих клітин.*

Найбільш помітними відмінностями статевих клітин від соматичних клітин є виникнення мейозу в статевих клітинах, який включає гомологічну рекомбінацію ДНК і скорочення числа хромосом вдвічі, також здатність статевих клітин утворювати тотипотентну ізольовану клітину, що здатна при злитті з іншою статевою клітиною відновлювати диплоїдний набір хромосом.

Процес розвитку людини включає період прогенезу (дозрівання статевих клітин аж до моменту запліднення) та період кіматогенезу (від грец. *kyema, kyematos* – зародок), який триває від моменту запліднення до народження.

Патології розвитку, які виникають протягом кіматогенезу, називають кіматопатіями. Кіматогенез, в свою чергу розділяють на три періоди:

1. Бластогенез;
2. Ембріогенез;
3. Фетогенез.

Причини виникнення гаметопатій Основною причиною виникнення гаметопатій є мутації на різних рівнях організації спадкового матеріалу: генні, хромосомні мутації (аберації), геномні мутації, мутації позаядерної ДНК (мітохондріальної), а також порушення епігенетичних механізмів регуляції експресії генів (не призводять до змін спадкового матеріалу) ще на етапі гаметогенезу. Генні мутації як причина розвитку гаметопатій. Генні мутації – це будь-яка індукована або спонтанна зміна послідовності нуклеотидів ДНК. *Хромосомні спадкові патології та причини їх виникнення.*

Геномні і хромосомні мутації – причини гаметопатій, наслідком яких є спонтанні викидні, а також народження дітей із тими чи іншими хромосомними патологіями (синдромами).

Геномні мутації – це зміна кількості числа хромосом у каріотипі особи/особини.

Хромосомні мутації, або аберації, являють собою зміну генетичного матеріалу внаслідок структурних перебудов хромосом. Згідно класифікації хромосомних мутацій виділяють наступні їх типи: дуплікації, делеції, інверсії, інсерції, транслокації, кільцеподібні хромосоми, ізохромосоми.

Успадкування мітохондріальних захворювань залежить від локалізації генів. Гени, локалізовані у мітохондріальній ДНК, успадковуються лише по материнській лінії, успадковуються однаковою мірою обома статями, від батька дітям не передаються.

Епігенетична мінливість є результатом молекулярних механізмів зміни експресії генів без порушення цілісності ДНК, є потенційно оборотними зміни в структурі хроматину та метильованої ДНК. Успадкування таких змін не підлягає законам Менделя.

*Запліднення* (сингамія) — процес злиття чоловічої та жіночої статевих клітин з утворенням зиготи, яка дає початок новому організму. Запліднення у людини внутрішнє (гамети зливаються в тілі жінки) та моноспермальне (тільки один

сперматозоїд може проникнути в овоцит II порядку). Запліднення у людини включає низку складних етапів:

1. Дистантна взаємодія гамет.
2. Контактна взаємодія гамет.
3. Утворення зиготи.

*Дистантна взаємодія гамет.*

Жіночі статеві шляхи відіграють виключно важливу роль у процесах запліднення, оскільки створюють фільтри і бар'єри, що спричиняють селекцію нормальних сперматозоїдів та елімінацію патологічно змінених сперматозоїдів. Існує три основних місця відбору сперматозоїдів у жіночих статевих шляхах.

Місце депонування еякуляту у піхві є видоспецифічним. У людини сперма еякулюється біля передньої частини піхви біля отвору шийки матки. Сперматозоїди стикаються з ворожим кислим вагінальним рН та імунною реакцією в місці свого вивільнення, тому у передній частині піхви значна частина сперматозоїдів гине.

Чоловічі гамети досить швидко проникають у канал шийки матки, де контактують з цервікальним слизом. У преовуляторний та овуляторний періоди цервікальний слиз має найбільш оптимальні характеристики (т.зв. «плідна дорога») – сприятливу кількість, в'язкість і гідратацію, а також високу антибактеріальну активність.

Проходячи через шийку матки, сперматозоїди потрапляють в матку. Просуванню сперматозоїдів через ці області сприяють перистальтичні скорочення матки. Під час свого проходження жіночою репродуктивною системою сперматозоїди поступово змінюються біохімічно та фізіологічно, що веде до їх гіперактивації та набуття ними запліднюючої здатності, що і є власне процесом *капацитації*.

Лише кілька тисяч із близько 250 мільйонів сперматозоїдів еякуляту досягають матково-трубного з'єднання (МТЗ). Просвіт МТЗ вузький і заповнений слизом. Роль мікрооточення жіночого репродуктивного тракту в міграції сперматозоїдів до яйцеклітини Існує три механізми, які спрямовують сперматозоїди через ФТ до ооцита, що овулював. Це реотаксис, термотаксис і хемотаксис.

*Контактна взаємодія гамет.*

Контактна взаємодія гамет включає акросомну реакцію, адгезію гамет, злиття їх мембран та інтерналізацію сперматозоїда в цитоплазму ооцита.

Сперматозоїд не вбудовується і не вкручується в яйцеклітину, відбувається злиття та узагальнення плазмалем, в результаті чого дві клітини стають однією.

Запліднення декількома сперматозоїдами (поліспермія) викликає поліплоїдію – зростання кількості наборів хромосом, стан, який є летальним для ембріона у

людини. Щоб запобігти цьому, яйцеклітина має низку механізмів, які блокують поліспермію на рівні плазмолемми або позаклітинної оболонки.

*Дроблення* – це процес під час якого одноклітинний зародок зигота перетворюється на багатоклітинний зародок, який називається бластоциста. Процес дроблення триває до тих пір, поки бластомери не досягнуть розміру соматичних клітин, або коли встановиться коефіцієнт Гертвіга (співвідношення ядра і цитоплазми), характерний для соматичних клітин.

Нормальний мітоз відновиться на стадії гастрюляції. Дроблення відбувається в маткових трубах по мірі просування зародка до матки, де відбудеться його *імплантація*.

*Типи дроблення.*

Схема дроблення відрізняється у різних групах тварин і залежить від кількох факторів, але перш за все – від кількості жовтка у яйцеклітині і характеру його розподілу. У людини дроблення повне, нерівномірне, асинхронне.

Наприкінці першого тижня (7 доба) починається процес імплантації – процес, притаманний ембріональному розвитку ссавців, і в тому числі, людини.

Процес полягає в тому, що бластоциста прикріплюється та в подальшому занурюється в ендометрій матки, звідки зародок буде отримувати повноцінне живлення. В процесі імплантації розрізняють 3 етапи:

1. Апозиція (прилягання)
2. Адгезія (прилипання)
3. Інвазія (вростання).

*Гастрюляція* – це складний процес морфологічних змін під час якого клітини зародка діляться, ростуть, диференціюються і переміщуються. При цьому утворюються три зародкові листки (екто-, енто- і мезодерма). В результаті гастрюляції зародок із плоского двошарового зародкового диска бластули, який утворився на 7 добу в результаті делямінації, перетворюється на об'ємну тришарову гастрюлу.

*Нейруляція* відбувається за допомогою двох різних механізмів, названих первинною та вторинною нейруляцією. Умовно нейруляцію можна розділити на наступні етапи:

- формування нервової пластинки;
- згинання нервової пластинки та утворення нервової трубки;
- закриття передньої та задньої нейропор;
- вторинна нейруляція.

Дефекти нейруляції поліетиологічні, але слід відмітити вирішальну роль морфогенетичних мутацій у цій патології. Описано, що у формуванні нервової трубки бере участь не менше 300 генів. Порушення нейруляції перешкоджають нормальному закриттю нервової трубки і є причиною дефектів нервової трубки. Існує декілька класифікацій дефектів нервової трубки. Згідно однієї з них всі дефекти нервової трубки діляться на 4 групи:

- нервова пластинка залишається відкритою (аненцефалія та мієлошизис);
- екстеріоризація нервової трубки (енцефаломенінгоцеле та мієломенінгоцеле);
- екстеріоризуються тільки мозкові оболонки (черепні та спинальні менінгоцеле);
- очевидний тільки дефект скелета (прихована розщелина черепа чи хребта).

В процесі гастрюляції утворюються три зародкових листки – ектодерма, ендодерма та мезодерма. Мезодерма, в свою чергу поділяється на дорзальну проміжну і вентральну. Проміжки між ними заповнюються клітинами мезенхіми. Ці клітини виселяються з усіх трьох зародкових листків, але переважно з мезодерми.

В постгастрюляційний період кожен зародковий листок дає початок певним органам і структурам. Так з ектодерми (зовнішнього зародкового листка), в основному, ті структури, які контактують з зовнішнім середовищем, з ендодерми – переважно органи травної системи, з мезенхіми – всі види сполучної тканини і гладка м'язова тканина.

Нервовий гребінь – це скупчення клітин між шкірною ектодермою і нервовою трубкою. Частина клітин нервового гребня дає початок нервовим вузлам, а інша виселяється в зачатки різних органів.

Ембріопатія – загальна назва патологічних процесів, що виникають в ембріональному періоді (перші 9-10 тижнів вагітності). Морфологічні зміни можуть проявлятися 1) зміною розмірів органу – гіпертрофією (збільшення розмірів) або гіпоплазією (недорозвинення органу); 2) агенезією – відсутності органу; 3) збільшення числа органів – наприклад полідактилія (збільшення числа пальців); 4) злиття (нерозділення) органів – наприклад подвоєна нирка; 5) ектопія – неправильне розташування органу, наприклад тазова нирка.

Голова ембріона є першою великою частиною тіла, що формується під час ембріонального розвитку. На дев'ятому тижні збільшується лицьова частина черепа, збільшується відстань між очима, а повіки максимально розвиваються та покривають орбіту. Вуха залишаються низько розташованими. Кінцівки стають відносно довгими порівняно з рештою тіла. Між дев'ятим і дванадцятим тижнями плід починає виробляти сечу, яку він виділяє в амніотичну порожнину, де вона зміщується з навколоплідною речовиною.

Позазародкові органи формуються поза тілом ембріона під час розвитку і виконують різноманітні функції. До них належать: плацента, амніон, хоріон, жовтковий мішок, алантоїс, та пуповина.

*Амніон* – це мішкоподібний позазародковий орган із суцільною оболонкою, заповненою серозною амніотичною рідиною, яка оточує плід.

*Жовтковий мішок* є одним з перших позазародкових органів. Його стінка утворена позазародковою мезодермою та позазародковою ендодермою.

*Алантоїс* – утворений ентодермою і позазародковою мезодермою.

*Пуповина* (пупковий канатик) — це сполучний спіральньо закручений канатик, що під час внутрішньоутробного розвитку є фізіологічною і генетичною частиною плода.

*Плацента* – орган передачі та обміну поживними речовинами між матір'ю та плодом під час внутрішньоутробного розвитку. Плацентарний бар'єр утворений зовнішнім епітеліальним шаром ворсинки і стінкою кровоносного капіляра. Капіляри розташовані всередині ворсинки котиледону плаценти.

Вроджені вади – це захворювання, обумовлені порушеннями розвитку ембріону або плоду. При цьому завжди порушується морфологія, тобто структура форма клітин, тканин, органів. Ця область медицини визначається як дисморфологія. Зміна може виникати тільки в одній тканині, в одному органі – ці випадки трактуються, як ізольовані вроджені вади. Причиною цих вад є взаємодія генетичних і зовнішньо-середових факторів, що дозволило позначати їх як багатофакторні захворювання. Відповідно до міжнародної класифікації, всі вроджені вади розвитку підрозділяються на 4 групи: вроджені вади розвитку, дизрупції, деформації, дисплазії.

Вроджена вада розвитку – анатомічний дефект органу в результаті первинного генетично детермінованого порушення ембріонального диференціювання (полідактилія, агенезія або подвоєння нирки, гіпоспадія, інше).

У людини основні критичні періоди розвитку це: запліднення, імплантація (7-10 доба ембріогенезу), розвиток осьових органів, плацентація (3-8 тиждень), розвиток головного мозку (15-20 тижні), активний розвиток систем організму (20-24 тижні), народження.

*Безпліддя*. Найчастіше чоловіче безпліддя пов'язане з порушенням процесів сперматогенезу, в результаті чого утворюються неповноцінні сперматозоїди.

Для визначення чоловічої фертильності (здатність організму зачати потомство) важливо провести дослідження сперми та оцінити параметри сперматозоїдів і сім'яної плазми.

Оцінювання показників спермограми візуалізується наступною класифікацією:

- олігозооспермія – менше 50% сперматозоїдів рухомі;
- тератозооспермія – менше 50% сперматозоїдів з нормальною морфологією або менше 30% сперматозоїдів з нормальною морфологією головки;
- азооспермія – відсутність сперматозоїдів в еякуляті;
- аспермія – відсутність еякулята;
- олігоастенотератозооспермія – порушення показників кількості, рухомості та морфології сперматозоїдів.

До форм жіночого безпліддя відносяться: ендокринне; обумовлене переважно анатомічними причинами; імунологічне; трубне; перитонеальне; нез'ясованого генезу.

*Допоміжні репродуктивні технології (ДРТ).*

Серед найпоширеніших методів лікування безпліддя є *штучна інсемінація* спермою чоловіка або донора. Показниками з боку чоловіка для проведення цієї процедури виступають гіпоспадія, нездатність проводити статевий акт, олігоастено- та тератозооспермія, аспермія, ретроградна еякуляція. З боку жінки до них відносяться анатомічні зміни шийки матки, які не дають змоги сперматозоїдам проникати в матку, стійкий вагінізм, непроникність цервікального слизу.

Інший, не менш розповсюджений метод, який використовується з 1978 року, це *екстракорпоральне запліднення (ЕКЗ)*. Показаннями для проведення ЕКЗ є: непрохідність маткових труб або їх відсутність, часткова непрохідність труб і відсутність вагітності протягом року після операції на трубах, деякі форми ендометріозу, безпліддя нез'ясованого походження, імунологічне безпліддя, значна олігоастенозооспермія, а також відсутність позитивного результату після 3-4 внутрішньоматкових інсемінацій.

ЕКЗ включає п'ять основних етапів: стимуляція суперовуляції, пункція яєчників, запліднення ооцитів II порядку в метафазі II ділення мейозу в пробірці, культивування зародків і перенесення 4-6 клітинних зародків у порожнину матки.

Ще одним з методів лікування безпліддя є *сурогатне материнство*.

Досить перспективним методом ДРТ є проведення дозрівання овоцитів *in vitro (IVM)*. Сучасним способом, який може дати можливість безплідній жінці завагітніти є збереження шляхом кріоконсервування її яєчників, які видаляються з приводу пухлин молочних залоз.

*Сучасні методи генетичної діагностики.*

Більшість генетичних захворювань є спорадичними і вони виникають випадково у гаметі здорових батьків або у перших поділах зиготи. Спадкові хромосомні захворювання пов'язані з помилками (перебудовами) у хромосомі одного з батьків. Усі генетичні захворювання розділили на геномні і хромосомні мутації. Перші є наслідком зміни числа набору хромосом без змін структури хромосом, другі – помилки структури хромосоми. Швидше за все, помилка сегрегації відбувається при гаметогенезі і частіше оогенезі. Це в значній мірі сприяє невиношуваності вагітності, особливо у жінок похилого віку. Тактика діагностики пари (подружжя), які звернулись по допомогу з приводу безпліддя, спершу буде спрямована на дослідження біологічного матеріалу чоловіка, оскільки результати аналізу еякуляту можна одержати досить просто, це не потребує значних економічних витрат і може дати швидкі результати. Про роль чоловічого фактору у безплідних парах свідчать наступні результати досліджень. На практиці, приблизно 3-19% чоловіків із нормальним каріотипом мають проблеми фертильності і вони асоційовані з хромосомними аномаліями в сперматозоїдах.

Генетичні аномалії в сперматозоїдах можуть бути однією з причин проблем з репродуктивним здоров'ям у чоловіків та генетичних захворювань нащадків. У репродуктології найчастіше використовують наступні методи генетичної діагностики:

- каріотипування;
- FISH (fluorescence in situ hybridization) – виявлення аномалій через приєднання до послідовності ДНК комплементарного фрагмента з флуорисцентною міткою.
- ПЛР – виявлення аномалій (дефектів) генів методом полімеразно-ланцюгової реакції;
- NGS (Next Generation Sequencing) – виявлення аномалій порядку;
- нуклеотидів у цілих геномах або цільових областях ДНК через аналіз масового паралельного секвенування.

### **Питання для самоконтролю:**

1. Періоди ембріогенезу: загальна характеристика, тривалість, локалізація.
2. Прогенез: ключові події, можливості й механізми хромосомних аберацій, фактори, що впливають на їх частоту.
3. Запліднення: місце та умови здійснення, характеристика гамет, що беруть участь у заплідненні. Фази запліднення.
4. Дистантна взаємодія гамет: капацитація, хемотаксис, реотаксис. Умови та структурні детермінанти транспорту гамет.
5. Контактна взаємодія гамет. Акросомна реакція: послідовність подій, молекулярні детермінанти пенетрації прозорої оболонки, біологічне значення.
6. Кортикальна реакція: механізми, прояви, реакція прозорої оболонки, біологічне значення. Реакція прозорої зони.
7. Сингамія. Метаболічні та структурні зміни протягом сингамії.
8. Утворення зиготи: процесінг жіночого та чоловічого пронуклеусів, реплікація, підготовка до першого поділу дроблення.
9. Поняття про екстракорпоральне запліднення і клонування.
10. Дроблення: локалізація, характеристика, умови транспорту зародку.
11. Бластомери: характеристика, типи, особливості клітинного циклу.
12. Утворення бластоцисти: трофобласт, ембріобласт (внутрішня клітинна маса).
13. Багатоплідна вагітність. Моно- та дизиготні близнюки.
14. Ембріональні стовбурові клітини: властивості. Можливості використання у репаративній медицині.
15. Імплантація: локалізація, умови, характеристика, фази. Рецептивність ендометрію. Взаємодія між трофобластом та ендометрієм: молекулярні і

- структурні детермінанти, регуляція, морфогенез ендометрію і трофобласту під час імплантації.
16. Гастрюляція: морфогенетичні події, фази, терміни. Рання гастрюляція: деламінація, утворення гіпобласту та епібласту, міграція клітин.
  17. Формування амніону, жовткового мішку, хоріону, алантоїсу: будова стінки, функціональне значення. Діагностика вагітності: терміни і маркери.
  18. Пізня гастрюляція: терміни, події. Ембріональний диск, напрямки міграції клітин. первинна смужка та первинний вузлик. Утворення зародкових листків та хорди.
  19. Ембріональна індукція: молекулярно-генетичні детермінанти, роль у гісто- і органогенезі.
  20. Нейруляція і морфогенез нервової системи: терміни, послідовність, генетичні детермінанти, молекулярні механізми, можливі аномалії розвитку.
  21. Сомітний період. Утворення целому.
  22. Закономірності і терміни розвитку органів і систем. Терміни діагностики аномалій розвитку.
  23. Особливості ембріогенезу людини.
  24. Провізорні органи: хоріон, амніон, жовтковий мішок, алантоїс, пуповина.
  25. Плацента людини, її розвиток, будова та функції.
  26. Зміни ендометрію при вагітності, плодові оболонки. Система "мати-плід".
  27. Поняття про критичні періоди ембріогенезу та онтогенезу.
  28. Трофіка зародку. Ворсинки хоріону.
  29. Плацентація: терміни, морфогенез, регуляція, функціональне значення.

## Лекція № 14

### Тема: Органи ротової порожнини. Будова та розвиток зубів.

**Мета лекції:** Ознайомити здобувачів з мікроскопічною будовою оргів ротової порожнини, розкрити зв'язок між їхньою будовою та функціями. Вивчити гістологічні особливості будови зуба.

#### Основні поняття лекції:

1. **Ротова порожнина** — це початковий відділ травного тракту, обмежений губами, щоками, піднебінням та дном рота.
2. **Ортокератоз** – повне заміщення цитоплазми та ядра кератоцитів кератином.

3. **Паракеротоз** – неповне зроговіння, зберігаються ядра у кератиноцитах.
4. **Сосочки** – це вrostання власної пластинки з епітелієм.
5. **Дентин** — це тверда, еластична мінералізована тканина, що формує основну масу коронки, шийки та кореня зуба.
6. **Дентобласти** — це клітини мезенхімного походження, високі призматичні, мають чітку виражену полярну диференціацію.
7. **Одонтобласти** — це спеціалізовані клітини периферійного шару пульпи зуба, які відповідають за утворення, мінералізацію та підтримання життєдіяльності дентину.
8. **Лінії Ебнера** — це імбрикаційні лінії, що відображають періодичність відкладення дентину.
9. **Лінії Оуена** — контурні лінії, що свідчать про порушення мінералізації (наприклад, при пологах або хворобах).
10. **Гранулярний шар Томса** — це дрібні, слабомінералізовані ділянки в периферійному шарі кореневого дентину.
11. **Інтерглобулярний дентин** — ділянки у зовнішній третині дентину, які не зазнали повного звапніння.
12. **Періодонт** (немінералізований матрикс) — це комплексна сполучна тканина (зв'язковий апарат) товщиною 0,2-0,25 мм, розташована у щілиноподібному просторі між цементом кореня зуба та альвеолою.
13. **Предентин** — це внутрішній, немінералізований шар дентину, розташований між шаром одонтобластів пульпи та мінералізованим дентином.
14. **Контурні лінії Оуена** — це гістологічні структури дентину зуба, що відображають періодичність його мінералізації. розташовані перпендикулярно до дентинних трубочок.
15. **Концентричні лінії Ебнера** — це інткрементна (ростова) лінія в дентині, яка відображає ритмічність утворення дентина одонтобластиами.
16. **Пульпа** – м'яка тканина зуба, що заповнює порожнину зуба та кореневі канали.

#### План.

1. Загальна морфофункціональна характеристика органів ротової порожнини.
2. Органи ротової порожнини (губи, зуби, щоки, язик).
3. Одонтогенез зубів.
4. Тверді тканини зуба (емаль, дентин, цемент).
5. М'яка частина зуба пульпа.

## 6. Пародонт.

Ротова порожнина — це початковий відділ травного тракту, обмежений губами, щоками, піднебінням та дном рота. До основних органів і структур належать зуби (механічна обробка), язик (смак, ковтання), слинні залози (зволоження), а також ясна, піднебіння (тверде і м'яке) та слизова оболонка. Вона забезпечує жування, смакове сприйняття, ковтання та мовлення.

### **Основні органи та структури ротової порожнини:**

**Губи та щоки:** утворюють зовнішню межу, беруть участь у захопленні їжі та артикуляції.

**Зуби,** забезпечують механічне подрібнення їжі, включаючи різці, ікла та кутні зуби.

**Язик,** рухомий м'язовий орган, що відповідає за смак, перемішування їжі та ковтання.

**Піднебіння,** складається з твердого піднебіння (спереду) та м'якого піднебіння (ззаду), відокремлює ротову порожнину від носової.

**Слинні залози,** виробляють слину для зволоження їжі та її початкового хімічного розщеплення (ферменти амілаза, лізоцим).

**Ясна,** тканина, що вкриває альвеолярні відростки щелеп і оточує зуби.

**Піднебінні мигдалини,** розташовані між піднебінними дужками, виконують захисну (імунну) функцію.

Ротова порожнина поділяється на присінок (простір між губами/щоками та зубами) і власне ротову порожнину. Уся поверхня вкрита слизовою оболонкою, яка може бути ороговілою.

### **Ротову порожнину вистилають:**

1) слизова оболонка

епітеліальна пластинка, епітелій багат шаровий, плоский незроговілий; власна пластинка – пухка сполучна тканина.

2) підслизова основа утворена пухкою сполучною тканиною.

Містить кінцеві відділи дрібних слинних залоз, судини, нерви, часточки жирової тканини. Особливотю є відсутність м'язової тканини.

Власна пластинка може мати зрощення із тканинами голови. В наслідок зрощення слизова оболонка стає мало або нерухомою, за рахунок розвиненого колагенового волокна. В данному випадку підслизова основа буде відсутня. Слизова буде нерухома або мало рухома.

М'які тканини обличчя – губи, щоки;

М'які тканини ший – дно порожнини рота;

Окістя верхньо -, нижньощелепних та піднебінної кісток (частково тверде піднебіння та ясна);

М'язи глотки – м'яке піднебіння.

**Клітини багатошарового плоского незроговілого або частково зроговілого епітелію:**

1. *Багатошаровий плоский епітелій* утворений наступними клітинами:
2. *Кератиноцити* – більша частина, утворюють епітелій;
3. *Меланоцити* – пігментні клітини, містять гранули меланіну;
4. *Клітини Лангерганса* – макрофаги, імунні реакції;
5. *Клітини Меркеля* – сенсорні клітини, забезпечують чутливість;
6. *Інтраепітеліальні лімфоцити* – забезпечують імунний захист.

У сенсорному епітелії розташовані додаткові чутливі структури - смакові цибулини або бруньки. Еліпсоїдні утворення, що складаються з рецепторних (смакових), підтримуючих та базальних клітин. Функція сприймають смак, розташовуються на сосочках язика.

Будова смакової бруньки: рецепторні клітини, підтримувальні клітини, нерви, смакові волоски, смакова пора.

**Типи епітелію за локалізацією:**

**Ороговілий:** Ясна, тверде піднебіння (місця жувального навантаження), червона кайма губ, дорсальна поверхня язика.

**Незроговілий** багатошаровий плоский епітелій — це тип епітеліальної тканини, що складається з кількох шарів клітин, де лише базальний шар лежить на мембрані, а поверхневі шари зберігають ядра і не ороговівають.

Розташування незроговілого епітелію: Щоки, губи, дно порожнини рота, м'яке піднебіння.

**Незроговілий багатошаровий плоский епітелій має 4 шари:**

1. Базальний – забезпечує регенерацію епітелію, містить стовбурові клітини;
2. Парабазальний складається з кількох шарів багатокутних клітин, які скріплені між собою десмосомами.
3. Проміжний (остистий): Складається з великих полігональних клітин з відростками, що лежать над базальним шаром. Вони забезпечують регенерацію, рухаючись до поверхні.

4. Поверхневий - складається з плоских клітин, які згодом злущуються. Клітини цього шару здатні до апоптозу, але на відміну від шкіри, не утворюють зроговілого шару.

#### **Зроговілий епітелій теж має 4 шари:**

1) Базальний шар - найглибший шар, що складається з одного ряду стовпчастих або кубічних клітин, які лежать на базальній мембрані. Це камбіальний шар, що забезпечує регенерацію епітелію.

2) Остистий (шипуватий) шар - розташований над базальним, складається з кількох шарів багатокутних клітин, які скріплені між собою десмосомами.

3) У незроговілому епітелії (щоки, губи). Складається з плоских клітин, які постійно злущуються.

У зроговілому епітелії (ясна, тверде піднебіння). Клітини стають плоскими, в них з'являються кератогіалінові гранули, перетворюючись на гранулярний (зернистий) шар.

4) Роговий шар, присутній лише у зроговілому епітелії. Це зовнішній шар, де клітини втрачають ядра, заповнюються кератином і утворюють щільний захисний бар'єр.

#### **Зроговіння відбувається 2 шляхами:**

1. *Ортокератоз* – повне заміщення цитоплазми та ядра кератоцитів кератином.

2. *Паракератоз* – неповне зроговіння, зберігаються ядра у кератиноцитах.

Власна пластинка слизової утворена пухкою сполучною тканиною. Власна пластинка формує випинання – сосочки.

У власній пластинці та підслизовій основі розташовані: судини, нерви, кінцеві відділи малих слинних залоз, лімфоїдні вузлики.

Слизову оболонку ротової порожнини поділяють на три типи:

– **вистилаючого типу** – розташована на внутрішній стороні губ, щік (крім серединної лінії), в дні порожнини рота, на оральній поверхні м'якого піднебіння та нижній поверхні язика. Багат шаровий плоский неороговілий епітелій, слизова оболонка рухлива, підслизова є, власна пластинка ПВСТ особливість -рухливість;

– **жувального типу** – на яснах та оральній поверхні твердого піднебіння. Багат шаровий плоский ороговілий, підслизова відсутня, слизова з окістям з'єднана, частково зроговілий (ортокератоз) без ядер або повністю зроговілий (паркератоз) містить ядро, особливість - міцність;

– **спеціалізованого типу** – на дорсальній (тобто верхній та бічній) поверхні язика, утворює сосочки язика. Епітелій багат шаровий, частково

ороговілий (ниткоподібні сосочки). Підслизова відсутня, власна пластинка зрощена з окістям, слизова нерухома, особливість – смакові бруньки.

**Сосочки** – це вrostання власної пластинки з епітелієм.

**Губи** (лат. labia oris) — це парні рухливі шкірно-м'язові складки (верхня та нижня), що оточують вхід до ротової порожнини у людей та багатьох тварин. Вони утворені шкірою та слизовою оболонкою, містять коловий м'яз рота, служать для захоплення їжі, мовлення, дихання та вираження емоцій. Місце переходу шкіри в слизову оболонку називається червоною каймою.

Основу губи складає посмугована м'язова скелетна тканина кругового м'яза рота.

**Складається із 3-х відділів:**

- 1) *шкірного;*
- 2) *проміжного;*
- 3) *слизового.*

**Шкірний відділ** губи покритий шкірою (епідерміс та дерма), що має волосся, потові та сальні залози.

Епідерміс багат шаровий плоский ороговілий, розташовується в базальній мембрані, під якою розташовується рихла сполучна тканина.

Будова шкіряного відділу:

дерма сосочковий та сітчастий шари;

похідні шари: волосяні фолікули, сальні і потові залози, судини, нерви.

**Проміжний відділ (червона облямівка або верміліон)** утворена тонким епітелієм, має багато капілярів. Сосочки власної пластинки слизової високі, мають інтенсивне кровопостачання, що надає губам червоного відтінку.

На верхній губі розташовуються сальні залози - плямки Фордайса.

**Проміжна частина складається з 2-х зон:** зонішня (гладка), внутрішній (ворсинчатий).

**Слизовий відділ або внутрішній** покрит слизовою оболонкою. Утворен багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Власна пластинка слизової пухка сполучна тканина. У власній пластинці розташовані кінцеві відділи малих слинних залоз.

Підслизова основа: дрібні слинні залози або сирозні, судини, нерви.

М'язова основа представлена поперечно-посмуговою м'язовою тканиною. Забезпечує рухливість губ.

**Губа має наступну будову:**

1. епітелій шкіряної частини губи;

2. епітелій проміжного відділу (червона облямівка або верміліон);
3. епітелій слизової частини губи;
4. власна пластинка слизової губи;
5. губні м'язи;
6. волосяний фолікул;
7. сальна залоза;
8. потова залоза.

**Щоки** – це м'язові утворення, які зовні вкриті шкірою, середині слизовою оболонкою.

*Шари щоки:* шкіра та підшкірна жирова клітковина, м'яз, підслизова основа, слизова оболонка.

**В слизовій оболонці 3 зони:**

1. Верхня або максиллярна;
2. Нижня або мандибулярна зона;
3. Середня або проміжна зона.

Слизова оболонка **максиллярної та мандибулярної зони** щоки покрита незроговілим багатошаровим плоским епітелієм, сосочки власної пластинки слизової оболонки маленьких розмірів. Гарно розвинена підслизова післязова основа, містить жирову тканину, судини, нерви і малі слинні залози. Функція рухомість слизової. Слизова оболонка рухлива.

*Підслизова оболонка* присутня, містить жирову тканину.

*Власна пластинка* слизової оболонки складається з пухкої сполучної тканини містить кровоносні судини, нерви, імунні клітини. Формує сосочки, що вдаються в епітелій. Функція, забезпечує трофіку та інервацію. У власній пластинці та підслизовій розташовані кінцеві відділи малих слинних залоз.

**Середня або проміжна зона** має ширину 10 мм. Сосочки більші, слинні залози відсутні.

**Ясна** (лат. *gingiva*) — це м'які тканини (слизова оболонка), що оточують зуби та покривають альвеолярні відростки верхньої і нижньої щелеп.

**Ясна** утворені слизовою оболонкою яка зрощена з окістям верхньої і нижньої щелепи.

Слизова оболонка складається з багатошарового плоского епітелію, іноді зроговілий.

Епітелій – багатошаровий плоский зроговілий (шляхом паракератозу та ортокератозу).

**Шари епітелію:** базальний, шипуватий, зернистий, роговий.

В епітелії розташовані нервові закінчення. Власна пластинка ЩСТ, зрощена із окістям, багато калогенових волокон, тому слизова нерухома. Сосочки добре розвинені. Підслизова основа відсутня.

**Ясна включають три зони:**

1. *Альвеолярна зона* – покриває альвеолярні відростки щелепи. сформована прикріпленою слизовою, власна пластинка якої зрощена із окістям підлеглої кістки;
2. *Вільна слизова або маргінальна зона (крайова)* – утворює ясенний край, охоплює шийку зуба;
3. *Міжзубні сосочки.*

Між вільним краєм ясен та зубом знаходиться ясенна борозна. Зсередини борозна вислана зубо-ясенним епітелієм. Ясенна борозна заповнена ясенною рідиною.

**Крайова борозна ясен** — це неглибока лінійна депресія (заглиблення) на поверхні ясен, яка відмежовує вільну (крайову) ясну від прикріпленої.

**Вільна (прикріплена) ясенна борозна** — це тонка, поверхнева лінійна заглибина (борозенка), що розташована на зовнішній поверхні ясен і відділяє вільну (крайову) ясну від прикріпленої.

**Пародонтальна зв'язка (періодонт)** — це щільна сполучна тканина, що розташована між цементом кореня зуба та альвеолярною кісткою щелепи. Вона є ключовим компонентом пародонту, який утримує зуб у лунці, забезпечує його амортизацію та живлення.

**Ясенева борозна** — це невидиме вузьке поглиблення між поверхнею емалі та безпосередньо яснами, глибина якого в нормі становить до 3 мм.

**Тверде піднебіння** — це кісткова передня частина даху ротової порожнини, утворена піднебінними відростками верхньощелепних кісток та горизонтальними пластинками піднебінних кісток. Воно розділяє ротову і носову порожнини, має слизову оболонку з піднебінним швом, поперечними складками та залозами, забезпечуючи механічну підтримку під час жування, ковтання та мовлення.

**Включає чотири зони:** жирова, залозиста, крайова, зона піднебінного шва.

Тверде піднебіння складається з кісної основи, вкритою слизовою оболонкою. Підслизова відсутня, тому відбувається зрощування з окістям. Власна пластинка слиної оболонки утворює сосочки, що вдаються в епітелій. Власна пластинка має пучки колагенових волокон які сплетені між собою та окістям. Середня частина твердого піднебіння має слинні залози (альвеолярно-трубчаті, разгалуджені).

***Будова твердого піднебіння:***

1. Слизова оболонка ротової порожнини;
3. Кістка твердого піднебіння;
4. Слизова оболонка порожнини носа.

**М'яке піднебіння** — це рухома задня частина піднебіння, що відокремлює ротову порожнину від глотки. Воно вкрите багат шаровим плоским незроговілим епітелієм з ротової сторони та багаторядним війчастим епітелієм з боку носоглотки. Основа містить посмуговані м'язи, колагенові волокна, еластичні волокна та численні слизові залози.

*Основні гістологічні компоненти м'якого піднебіння:*

1) Слизова оболонка (ротова поверхня) вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм (тип слизової оболонки, що вистеляє), під яким знаходиться власна пластинка (*lamina propria*) з еластичними волокнами.

2) Слизова оболонка (носова поверхня) вкрита одношаровим багаторядним війчастим епітелієм.

3) Підслизова основа містить багато слизових залоз (*glandulae palatinae*) та пухку сполучну тканину, що забезпечує рухливість.

4) М'язова основа складається з посмугованих (скелетних) м'язів (піднебінно-язиковий, піднебінно-глотковий, м'яз-піднімач та напружувач піднебіння).

М'яке піднебіння не має кісткової основи, на відміну від твердого піднебіння.

**Язик** (лат. *lingua*) — орган живих істот, розміщений у ротовій порожнині.

М'язовий орган, вкритий слизовою оболонкою. Основу складає скелетна м'язова тканина. В язиці виділяють корінь, тіло і кінчик.

Функції: механічна переробка їжі, участь в акті ковтання, смакове сприйняття, мовоутворення.

*Основні елементи будови язика:* м'яз, слизова оболонка, смакові сосочки.

В основі язика лежить посмугована скелетна м'язова тканина. М'язові волокна язика розташовані у трьох взаємно перпендикулярних напрямках. При скороченні м'язів його форма змінюється. Нижня поверхня вкрита багат шаровим плоским незроговілим епітелієм. Слизова оболонка рухома. Підслизова оболонка є, містить жирову тканину, слинні залози.

Будова язика: зроговілий кінчик сосочка, грибоподібний сосочок, ниткоподібний сосочок, м'яз, язикові залози (серозні залози фон Енбера), борозна, смакові бруньки, жолобчастий сосочок, слизові залози, крипта,

протока залози, лімфатичні фолікули, язиковий мендалик, листоподібні сосочки.

Епітелій та власна пластинка дорсальної та бічних поверхонь язика утворюють сосочки язика.

*Сосочки язика* — це невеликі виступи слизової оболонки, які забезпечують смакове сприйняття, тактильну чутливість (дотик) та утримання їжі. Розрізняють чотири основні видисосочків: ниткоподібні (дотик), грибоподібні (смак), жолобоваті або валкуваті (смак), листоподібні (смак).

Разом утворюють рельєф поверхні язика та визначають смакові відчуття.

#### **Ниткоподібні сосочки.**

Розміщені рівномірно по всій поверхні язика. Мають конусовидну форму.

Частково зроговілий багат шаровий плоский епітелій. Виразений роговий шар. Часто формує загострення кератинової шпички, спрямована назад. Власна пластинка слизової оболонки. Щільна волокниста сполучна тканина, утворює вузькі видовжені сполучнотканні сосочки які містять капіляри і нервові закінчення. Підслизова основа відсутня або слабо виражена, власна пластинка безпосередньо переходить у м'язи язика.

Особливість НЕМАЄ: смакових бруньок, слинних залоз, лімфоїдної тканини.

#### **Листоподібні сосочки.**

Розташовані серед ниткоподібних сосочків. Розділені щілинами, в які відкриваються вивідні протоки слинних залоз. Найчастіше на кінчику та бічних поверхнях передніх 2/3 язика. Мають форму гриба (широка верхівка, вузька основа), містять смакові бруньки

#### ***Епітелій***

1. Багат шаровий плоский незроговілий епітелій
2. Зроговіння відсутнє або дуже слабке
3. На верхівці та бокових поверхнях розташовані смакові бруньки.

**Смакові бруньки** розташовані переважно на верхівці сосочка. Вони складаються з: смакових (рецепторних) клітин, підтримуючих клітин, базальних клітин. Мають смакову пору. Власна пластинка слизової оболонки представлена пухкою сполучною тканиною з добре розвиненою капілярною сіткою, тому сосочки часто виглядають червоними.

**Підслизова основа відсутня.** Власна пластинка переходить безпосередньо в м'язи язика.

Особливість НЕМАЄ: вираженого зроговіння, глибоких борозен.

#### **Жолобкуваті сосочки язика.**

Найбільші сосочки язика, кількість 8-12. Розташовані в V – подібним рядом на межі тіла і кореня язика. Оточені глибоким жолобом (валіком).

***Епітелій.***

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій. Вкриває: верхівку сосочка, бічні стінки жолоба.

***Смакові бруньки***

Дуже численні. Розташовані переважно на бічних поверхнях сосочка. Складаються з: рецепторних (смакових) клітин, підтримуючих клітин, базальних клітин. Мають смакову пору.

***Власна пластинка слизової оболонки.***

Пухка сполучна тканина, добре васкуляризована. Містить нервові волокна.

***Слинні залози***

Серозні залози фон Ебнера. Їхні вивідні протоки відкриваються у жолоб. Функція: змивання частинок їжі зі смакових бруньок.

***Підслизова основа***

Відсутня. Власна пластинка переходить безпосередньо в м'язи язика.

Особливість НЕМАЄ: зроговілого епітелію, слизових залоз.

***Грибоподібні сосочки язика***

Розташовані між ниткоподібними сосочками. Переважно на кінчику та бічних поверхнях передніх 2/3 язика. Мають форму гриба: широка верхівка, вузька основа. Містять смакові бруньки

***Епітелій.***

Багатошаровий плоский незроговілий епітелій. Зроговіння відсутнє або слабо виражене. На верхівці та бічних поверхнях розташовані смакові бруньки (caliculi gustatorii)

***Смакові бруньки.***

Складаються з: смакових (рецепторних) клітин, підтримуючих клітин, базальних клітин. Мають смакову пору.

***Власна пластинка слизової оболонки.***

Пухка сполучна тканина. Добре розвинена капілярна сітка. Містить нервові закінчення.

***Підслизова основа.***

Відсутня. Власна пластинка безпосередньо переходить у м'язи язика.

Особливість НЕМАЄ: глибоких жолобів, серозних залоз фон Ебнера, вираженого зроговіння

***Класифікація залоз язика.***

***За характером секрету:***

1. **Серозні.** Відділяють рідкий, багатий на ферменти секрет. Беруть участь у початковому розщепленні їжі. Розташовуються навколо жолобкових сосочків. Залози фон Ебнера.

2. **Слизові.** Виділяють в'язкий слизовий секрет. Захищають і звожують слизову оболонку. Розташовуються: корінь язика, задня третина язика, нижня поверхня язика.

3. **Змішані (серозно-слизові).** Містять серозні слизові клітини клітини. Розташовуються на боковій поверхні язика, товща м'язів язика.

**Гістологічна будова:**

1. Секреторні відділи: ацинуси (серозні, слизові, змішані).
2. Вивідні протоки: вставні, посмуговані (слабо розвинені).
3. Строма: пухка сполучна тканина.

**Зуби. Етати розвитку (одогенез).**

Розвиток зуба відбувається з ектодерми (епітелій) та мезенхіми.

**Стадія зубної пластинки:** потовщення епітелію ротової порожнини, формується зубна пластинка, виникають зачатки молочних зубів.

**Стадія бруньки (початковий, малодиференційований етап):** епітелій росте в мезенхіму у вигляді бруньки, формується епітеліальний зачаток зуба. Клітини не диференційовані.

**Стадія ковпачка або шапочки** (починається спеціалізація тканин): утворюється емалевий орган, зубний сосочок, зубний мішечок (фолікул).

**Стадія дзвоника:** відбувається диференціація клітин: Амелобласти-утворюють емаль. Одонтобласти-утворюють дентин.

Структури емалевого органа: зовнішній і внутрішній емалевий епітелій, зірчастий ретикулум, проміжний шар. Визначається форма коронки зуба.

**Стадія гістогенезу (утворення тканин):** спочатку формується дентин, потім емаль і одночасно пульпа.

Формування кореня зуба: відбувається після завершення формування коронки, утворюється епітеліальна коренева піхва Гертвіга. Формується цемент, періодонт, альвеолярна кістка.

**Прорізування зуба :** зуб рухається до ротової порожнини. Ясна поступово атрофуються над коронкою.

**Гістогенез тканин зуба.**

**Гістогенез дентину (дентиногенез)** розвивається з зубного сосочка (мезенхіми), клітини – одонобласти.

*Послідовність:* клітинивнутрішнього емалевого епітелію індикують диференціацію одонтобластів, далі утворюються перединтин, далі мінералізація дентин на кінцевій стадії формуються дентинні каналці.

**Гістогенез емалі (амелогенез)** внутрішній емалевий епітелій (ектодерма), клітини – амелобласти (енамелобластів).

*Послідовність:* після утворення первинного шару дентину амелобласти виділяють емалевий матрикс мінералізація емалі дозрівання емалі. Емаль формується після дентину.

**Формування пульпи.** Утворюється з центральної частини зубного сосочка. Склад: фібробласти, кровиносні судини, нерви.

**Гістогенез цементу.** Утворюється з зубного сосочка. Клітини цементобласти. Типи цементу: безклітинний – шийка кореня, клітинний – верхня частина кореня.

**Зуби** – органи ротової порожнини, які забезпечують утримання та механічну обробку їжі та беруть участь у звукоутворенні. Складаються з мінералізованої тканини, приймають участь в утворенні звуків.

Зуб складається із твердої і м'якої частини. Тверда частина: емаль, дентин, цемент. М'яка частина: пульпа.

#### **Анатомічна частина зуба:**

Частини зуба:

1. Коронка зуба- видима частина зуба над яснами, покрита емаллю;
2. Корінь зуба –знаходиться в альвеолі щелепи, фіксує зуб у кістці, 1 корень (різці, клики), 2-3 корені (премоляри, моляри);
3. Шийка зуба -перехід між коронкою і коренем, розташована на рівні ясен, емаль переходить у цемент.

Анатомічна шийка – межа між емаллю і цементом клінічна шийка – відповідає ясенному краю.

Хімічний склад: 95% - кристали неорганічних речовин: гідроксиапатит, карбонат кальцію, фторид кальцію, 4% - вода, 1% - білки (амелогенін, амелобластин, енаmelін та туфтлеїн), що забезпечують впорядковану кристалізацію і просторову орієнтацію кристалів.

#### **Емалева призма.**

Емаль побудована із емалевих призм (товщина 3,5мм). Структурно-функціональною одиницею емалі є емалева призма або стовпчик, утворена кристалами гідроксиапатиту. Одна емалева призма формується одним енамелобластом. Призми формуються розташовуються пучками. Функція:

забезпечує високу твердість, стійкість до стирання, рівномірний розподіл жувального навантаження

**Загальна характеристика.** Емалева призма складається із пучка тонофіламентів, між якими знаходяться кристали апатитів. Простягається від емалево-дентинної межі до поверхні емалі. Має S-подібний хід, товщина  $\approx$  4–6 мкм.

**Форма емалієвої призми.** На поперечному зрізі — форма «замкової щілини» або «ключа». Складається з: головки призми, хвостика призми.

**Будова емалієвої призми.**

*Центральна частина призми:*

1. Щільно упаковані кристали гідроксиапатиту;
2. Кристали орієнтовані паралельно довгій осі призми.

*Оболонка призми:* тонкий периферичний шар, містить більше органічної речовини, менш мінералізована.

**Міжпризматична речовина.** Розташована між призмами. Кристали мають інший напрямок, ніж у призмі. Забезпечує механічну міцність емалі.

**Будова емалі**

Зовні емаль вкрита тонкою кутикулою.

Смуги Гунтера-Шрегера – радіально розташовані світлі та темні смуги на емалі, видимі на шліфі зуба. Зумовлені чергуванням поперечних і косо-поздовжніх зрізів емалевих призм.

Лінії Ретціуса – темні концентричні лінії, поява яких пов'язана із періодичністю мінералізації емалі зуба.

**Маломінералізовані ділянки емалі:**

- Емалеві веретена - ділянки емалі у місцях проникнення в неї відростків одонтобластів, які утворюють потовщення.
- Емалеві пластинки - маломінералізовані ділянки емалі, що, на відміну від пучків, пронизують усю товщу емалі.
- Емалеві пучки - ділянки емалі у місцях проникнення в неї відростків одонтобластів, які утворюють потовщення.

**Будова дентину**

Дентин — це тверда, еластична мінералізована тканина, що формує основну масу коронки, шийки та кореня зуба. Він складається на 70% з неорганічних речовин (гідроксиапатит), 20% — органічних (колаген) і 10% — води, забезпечуючи захист пульпи та амортизацію крихкої емалі. Структура дентину пронизана тисячами дентинох каналців, що містять відростки одонтобластів.

*Дентобласти* – це клітини мезенхімного походження, високі призматичні, мають чітку виражену полярну диференціацію.

**Основні складові та особливості будови дентину:**

*Дентинні каналці (трубочки):* Тонкі канали, що проходять від пульпи до емалево-дентинної межі. У них розміщуються відростки одонтобластів, нервові закінчення та тканинна рідина, що забезпечує чутливість зуба.

*Міжклітинна речовина:* Складається з колагенових волокон, занурених у мінералізований матрикс (переважно гідроксиапатит кальцію).

*Перитубулярний дентин:* Твердіший шар, що вистилає стінки дентинних каналців; характеризується вищим рівнем мінералізації.

*Інтертубулярний дентин:* Розташований між каналцями, утворює основну масу дентину.

**Структурні особливості:**

*Лінії Ебнера:* Імбрикаційні лінії, що відображають періодичність відкладення дентину.

*Лінії Оуена:* Контурні лінії, що свідчать про порушення мінералізації (наприклад, при пологах або хворобах).

*Гранулярний шар Томса:* Дрібні, слабомінералізовані ділянки в периферійному шарі кореневого дентину.

*Інтерглобулярний дентин:* Ділянки у зовнішній третині дентину, які не зазнали повного звапніння.

*Одонтобласти:* Клітини, розташовані на периферії пульпи, що продукують дентин протягом усього життя, відповідаючи за його регенерацію.

**Одонтобласти** — це спеціалізовані клітини периферійного шару пульпи зуба, які відповідають за утворення, мінералізацію та підтримання життєдіяльності дентину.

Дентин побудован із основної речовини ( колагенових волокон та розтишовані між ними мукопротеїни), яка пронизана каналцями. Волокна дентина – це відростки одонтобластів, які проходять всередині дентинних каналців. Їх називають каналця Томаса – мікроскопічні трубочки в дентині, ідуть від пульпи до емалі або цементу.

**Гістологічна особливість:** довжина волокна такаж як і довжина каналця.

Діаметер зменшується.

1) Біля каналця: перитубулярний дентин (мінералізований)

2) Інтертубулярний дентин (основна маса дентину).

Кологенові волокна мають 2 напрямлення:

1. волокна Корфа (радіальні);
2. волокна Ебнера (тангенціальні).

Відростки одонтобластів забезпечують больову чутливість зуба. Навколо дентинних трубочок розташований перитубулярний дентин. Проміжки між дентинними трубочками заповнені інтертубулярним (міжтубулярним) дентином.

Одонтобласт – клітини мезенхімної природи, високі призматичні, з чітко вираженою полярною диференціацією. Їхня верхівкова частина має відростки, через які відбувається секреція органічних речовин, що утворюють матрицю дентину - **предентин**.

Преколлагеновые и коллагеновые фибриллы матрицы имеют радиальное направление. Это мягкое вещество заполняет промежутки между дентинобластами и клетками внутреннего эмалевого эпителия - **энamelобластами**.

При гострому перебігу каріозного процесу або збільшенні глибини ураження під впливом мікроорганізмів та продуктів їх життєдіяльності на обмеженій ділянці дентину відбувається загибель одонтобластів та їх відростків, унаслідок чого можуть утворюватися порожні дентинні каналці – так звані *мертві шляхи*.

Прозорий (склерозований) дентин - це тип вторинного дентину, що утворюється внаслідок відкладення мінеральних солей (перитубулярного дентину) у дентинних каналцях. У дентинних каналцях відкладаються солі вапна, що призводить до їх звуження та заповнення.

Внаслідок загибелі одонтобласта порожня трубочка заповнюється дентином.

### **Допоміжний апарат зуба:**

**1. Періодонт** (немінералізований матрикс) - це комплексна сполучна тканина (зв'язковий апарат) товщиною 0,2-0,25 мм, розташована у щілиноподібному просторі між цементом кореня зуба та альвеолою. Основу становлять колагенові волокна, що утримують зуб у лунці, амортизують жувальне навантаження, забезпечують живлення (судини) та захист (нерви).

#### **Структура періодонта:**

Колагенові волокна: щільні пучки, що з'єднують зуб із кісткою.

Клітинні елементи: фібробласти (синтез волокон), макрофаги, остеобласти/цементобласти.

Судини та нерви: забезпечують живлення та чутливість.

**2. Предентин** — це внутрішній, немінералізований шар дентину, розташований між шаром одонтобластів пульпи та мінералізованим дентином. Він складається з колагенових волокон, органічної матриці та відростків одонтобластів, постійно збільшуючись у об'ємі, що призводить до звуження

пульпової камери. Його основна функція — забезпечення мінералізації дентину. Складається з органічного матриксу (колаген I типу) та відростків одонтобластів.

3. Навколо пульпи розташований **навколопульпарний дентин (юкстапульпарний)**. У навколопульпарному дентині колагенові волокна (волокна Ембера), мають тангенціальний напрямок (паралельно поверхні зуба).

4. Над навколопульпарним дентином розташований **плащовий дентин**, колагенові волокна (**волокна Корфа**), мають радіальний напрямок (перпендикулярно поверхні зуба).

Синтез матрикса починається із утворення *предентину*.

Мінералізація матриксу відбувається за глобулярним типом – утворюються кулькоподібні осередки звапніння – глобули (калькосферити), що складають глобулярний дентин. Ділянки немінералізованого матриксу – інтерглобулярний дентин (інтерглобулярні простори).

**Інтерглобулярний дентин розділяється на:**

1. *Інтерглобулярний дентин коронки*
2. *Зернистий шар Томса (інтерглобулярний дентин кореня зуба).*

**Інкрементальні лінії:**

1. **Контурні лінії Оуена** - це гістологічні структури дентину зуба, що відображають періодичність його мінералізації. розташовані перпендикулярно до дентинних трубочок.

2. **Концентричні лінії Ебнера** - це інкрементна (ростова) лінія в дентині, яка відображає ритмічність утворення дентина одонтобластиами. Розташовані тангенціально.

Ці лінії відповідають періодичності мінералізації дентину.

**За часом формування дентин розділяється на:**

Первинний (формується у ембріональному періоді)

Вторинний (формується після прорізування зуба)

Третинний (формується у процесі регенерації).

### **Будова пульпи**

Пульпа – м'яка тканина зуба, що заповнює порожнину зуба та кореневі канали.

Пульпа знаходиться в коронковій порожнині зуба та в корневих каналах. Вона складається з пухкої сполучної тканини, в якій розрізняють три шари: **периферичний, проміжний і центральний**. Пульпа утворена пухкою сполучною тканиною, у якій розташовані тіла одонтобластів, судини та нерви.

**Периферичний шар (одонтобластичний)** – це зона пульпи, що прилягає до дентину і забезпечує його утворення і чутливість. Розташування: безпосередньо під дентином.

*Склад шару:*

1. Шар одонтобластів (утворює дентин, відростки проходять у дентинові канальці).

2. Підодонтобластичний шар (зона Вейля), містить нервові волокна, капіляри, забезпечує чутливість пульпи.

*Клітинний склад:* Одонтобласти (високі призматичні клітини, розташовані в один ряд). Відростки одонтобластів (волокна Томса), що проникають у дентинні канальці.

*Особливості будови:* Добре розвинена гранулярна ЕПС і комплекс Гольджі, базальна частина клітини містить ядро, тісний контакт із предентином.

*Функції:* утворення первинного, вторинного та третинного дентину. Трофічна та захисна функція. Участь у больовій чутливості.

**Проміжний шар пульпи** – (клітинно-збагачений шар). В ньому розташовані незрілі калогенові волокна, вони диференціюються та замінують старі дентинобласти. Розташований під підодонтобластичним шаром (зоною Вейля).

Містить багато клітин: фібробласти, недиференційовані мезенхімні клітини, імунні клітини (макрофаги, лімфоцити).

*Функції:* Регенераторна (джерело нових одонтобластів), захисна, участь у відновленні дентина.

**Центральний шар пульпи (ядро пульпи)** складається з рихло лежачих клітин, волокон, кровиносних судин. Клітини: адвентиціальні клітини, макрофаги, фібробласти. Розташований у центрі пульпи. Містить: пухку сполучну тканину, великі кровиносні судини, нервові стовбури.

*Функції:* трофічна (живлення пульпи), провідна, регуляція діяльності пульпи.

## **Цемент.**

**Цемент** мінералізована сполучна тканина яка покриває корінь зуба та шийку і у вигляді тонкого шару може частково заходити на емаль та забезпечує його фіксацію в альвіолі. Місто прикріплення колагенових волокон періодонта (волокна Шарпея).

У напрямку верхівки кореня цемент потовщується.

За хімічним складом цемент наближається до кістки. У ньому міститься близько 30% органічних речовин та 70% неорганічних речовин, серед яких переважають солі фосфату та карбонату кальцію.

***Клітини цементу:***

1. Цементобласти (молоді клітини, синтезують матрикс)
2. Цементоцити (зрілі клітини)
3. Цементокласти (руйнують цемент)

За будовою та функціями клітини нагадують відповідні клітини кісткової тканини.

***За гістологічною будовою розрізняють:***

1. безклітинний, або первинний
2. клітинний, або вторинний, цемент.

***Безклітинний цемент*** розташовується переважно у верхній частині кореня, а клітинний – у його нижній частині. У багатокорених зубах клітинний цемент залягає головним чином розгалужень коренів. У безклітинному цементі немає ні клітин, ні їх відростків. Він складається з колагенових волокон та аморфної речовини. Колагенові волокна проходять у поздовжньому та радіальному напрямках.

***Клітинний цемент*** містить клітини - цементоцити - численні колагенові волокна, які не мають певної орієнтації; тому клітинний цемент за будовою та складом порівнюють з грубоволокнистою кістковою тканиною. Цемент не містить судин. Клітинний цемент може мати шарувату будову.

**Будова періодонту.** Періодонт (зубна зв'язка) – щільна неоформлена сполучна тканина, що заповнює проміжок між цементом кореня зуба і періостом альвеоли зуба (0,5мм) і фіксує зуб. Включає пучки колагенових волокон (колаген I типу), що починаються в дентині і влітаються в кістку – проривні волокна (волокна Шарпея).

**Основні групи волокон періодонту:**

1. Трансептальні: проходять над альвеолярним гребенем, з'єднуючи сусідні зуби між собою.
2. Альвеолярного гребеня: йдуть від цементу до гребеня альвеоли, запобігаючи виштовхуванню зуба.
3. Горизонтальні: розташовані перпендикулярно до довгої осі зуба, підтримують його від бічних навантажень.
4. Косі: найчисленніша група, йдуть під кутом, спрямовуючи навантаження на кістку і забезпечуючи амортизацію.
5. Апікальні: розташовані навколо верхівки (апекса) кореня, утримуючи його від випадіння.

6. Інтрадикулярні (міжкорневі): знаходяться в області біфуркації (розгалуження) коренів багатокорневих зубів.

*Функція періодонта:* опорна, участь у прорізуванні зубів, пропріоцептивна, трофічна, гомеостатична, репаративна, імунний захист.

### **Питання для самоконтролю**

- 1.Опишіть гістогенез емалі, дентину та пульпи. Які клітинні популяції беруть участь у формуванні кожного з цих компонентів?
- 2.Порівняйте первинний, вторинний та третинний дентин за походженням, будовою та функціональним значенням.
- 3.Охарактеризуйте одонтобластичний шар пульпи: клітинний склад, ультраструктура та функції.
- 4.Порівняйте ниткоподібні, грибоподібні, листоподібні та жолобуваті сосочки язика за будовою та функцією.
- 5.Яка гістологічна будова смакової бруньки? Які типи клітин у ній розрізняють?
- 6.Які гістологічні особливості має емалевий орган на різних стадіях розвитку зуба?
- 7.Поясніть будову та роль цементу зуба. Чим відрізняється клітинний і безклітинний цемент?
- 8.Охарактеризуйте власну пластинку слизової оболонки язика: клітинний склад і функції.
- 9.Опишіть періодонт як гістологічну структуру: клітинний склад, волокнисті компоненти та функціональні зони.
- 10.Які гістологічні зміни відбуваються в пульпі зуба при вікових змінах?
- 11.Назвіть та охарактеризуйте зони пульпи зуба (периферичну, проміжну, центральну).
- 12.У чому полягає бар'єрна та трофічна функція пульпи зуба на клітинному рівні?
- 13.Які особливості кровопостачання та іннервації пульпи зуба з точки зору гістології

### **Лекція № 15**

**Тема:** Травна система. Травна трубка.

**Мета:** Оволодіти знаннями про загальні принципи будови травного каналу. Засвоїти джерела закладки, етапи диференціювання структур переднього відділу травного каналу, закономірності гісто- і органогенезу і можливі аномалії розвитку, зв'язок будови цих відділів травної системи з виконуваною ними

функцією. Розрізняти оболонки, шари, тканинний склад глотки, стравоходу. Визначати гістологічні особливості будови області переходу стравоходу в шлунок. Вивчити мікроскопічну і ультрамікроскопічну будову і гістофізіологію шлунка. Засвоїти ембріональні джерела, етапи диференціювання структур шлунка, закономірності гісто- і органогенезу.

**Основні поняття:** *травна трубка, глотка, стравохід, шлунок*

## План

1. Глотка (горло): частини, особливості будови стінки глотки. Лімфо-епітеліальне глоткове кільце. Мигдалики: загальна будова, функціональне значення. Особливості будови різних мигдаликів.
2. Стравохід. Джерела розвитку, оболонки, тканинний склад. Залози стравоходу, локалізація, гістофізіологія. Особливості будови стінки стравоходу у різних частинах. Вікові зміни.
3. Шлунок. Джерела та хід розвитку. Відділи. Будова стінки, оболонки, їх тканинний склад, рельєф, функції. Слизова оболонка шлунка: шари, рельєф, особливості будови у різних відділах. Ендокриноцити шлунка: локалізація, види, гормони, їх біологічні ефекти. Інтрамуральні ганглії: локалізація, будова, роль у регуляції моторної і секреторної функції шлунка. Вікові зміни шлунка.

Система органів травлення відноситься до життєво важливих органів. Знання гістофункціональних особливостей різних органів і відділів травної системи, органів ротової порожнини, цитофункціональних властивостей покривного епітелію, екзо- і ендокринних залоз, їхньої топографії і взаємовпливів необхідні лікарю для уточнення результатів обстежень (ендоскопія, біопсія, метод пунктів), правильної діагностики і вибору шляхів лікування.

Глотка і стравохід відносяться до переднього відділу травного каналу, який забезпечує проведення їжі. Великі скупчення лімфоїдної тканини на кордоні ротової порожнини і глотки виконують важливу захисну функцію, забезпечуючи знешкодження мікробів, які постійно потрапляють із зовнішнього середовища в організм. У глотці перехрещуються дихальний і травний шляхи, вона є ділянкою, спільною для обох систем, що дозволяє людині при непрохідності носових ходів дихати через рот або, при іммобілізації рота після хірургічних втручань, годувати хворого через ніс. Важливість вивчення структури і функції відділів глотки очевидна. Не менш важливе вивчення стравоходу, що забезпечує надходження їжі в середній відділ травного каналу. Знання гістофункціональних особливостей глотки і стравоходу, топографії залоз необхідні лікарю для підтвердження результатів обстеження (рентгеноскопія,

ендоскопія, біопсія та ін.) і вибору шляхів лікування. У шлунку відбувається процес хімічної переробки їжі під дією ферментів, які виробляються клітинами його залоз. Вивчення структури і функції шлунка, знання закономірностей його ембріонального розвитку необхідно при наступному вивченні патологічної анатомії, клініки внутрішніх хвороб і хірургії. Знання гістофункціональних особливостей шлунка необхідно лікарю для проведення профілактичного обстеження, діагностики їх стану (рентгеноскопія, ендоскопія, біопсія та ін.) і вибору шляхів лікування.

Травна система складається з травного каналу та великих залоз: слинних, підшлункової та печінки.

**Розвиток.** Епітеліальний шар травного каналу розвивається з ектодерми (багатошаровий плоский епітелій переднього та заднього відділів травного каналу, залозистий епітелій слинних залоз), з ентодерми (одношаровий стовпчастий епітелій середнього відділу травного каналу, залозистий епітелій паренхіми печінки, підшлункової залози). Спланхнотомна мезенхіма – джерело розвитку сполучної тканини, судин, гладкої вісцеральної м'язової тканини травного каналу. З парієтального листка спланхнотома розвивається мезотелій очеревини, з целому – черевна порожнина.

### Відділи травної системи



### Загальний план будови травного тракту

#### I. Слизова оболонка

- епітеліальний шар (одношаровий стовпчастий, багатошаровий плоский епітелій);
- власна пластинка слизової оболонки (пухка волокниста сполучна тканина);
- м'язова пластинка слизової оболонки (два шари гладких міоцитів: внутрішній коловий шар, зовнішній поздовжній шар);

II. Підслизовий прошарок (пухка волокниста сполучна тканина, містить підслизове нервово та судинне сплетіння)

III. М'язова оболонка (внутрішній коловий шар, зовнішній поздовжній шар, між ними – прошарок сполучної тканини із м'язово-кишковим нервовим та судинним сплетіннями)

IV. Зовнішня оболонка (серозна – покриває більшу частину органів травного тракту, забезпечує їх взаємне вільне переміщення в черевній порожнині, складається з шару пухкої волокнистої сполучної тканини, вкритої мезотелієм; адвентиційна – покриває травний канал в тих ділянках, де вона нерухомо з'єднана з оточуючими органами, складається з пухкої волокнистої сполучної тканини)

### **Глотка**

Глотка – орган, де перехрещуються дихальні шляхи і травний канал. Має три відділи:

1. носова частина глотки
2. ротова частина глотки
3. гортанна частина глотки

Оболонки глотки:

I. Слизова оболонка

- епітеліальний шар (дихальний епітелій в носовій частині, багат шаровий плоский незроговілий – в ротовій та гортанній частинах глотки)

- власна пластинка слизової оболонки (пухка волокниста сполучна тканина)

II. Підслизовий прошарок (пухка волокниста сполучна тканина, містить в носовій частині глотковий та трубний мигдалики)

III. М'язова оболонка (внутрішній поздовжній шар, зовнішній косий чи коловий шар несерцевої посмугованої нутрощевої м'язової тканини)

IV. Адвентиційна

### **Стравохід**

I. Слизова оболонка

- епітеліальний шар – багат шаровий плоский незроговілий епітелій, містить внутрішньоепітеліальні лімфоцити, дендритоподібні клітини, з віком може частково ороговівати

- власна пластинка слизової оболонки - утворює сосочки, містить дифузні скупчення лімфоцитів, лімфоїдні вузлики, кінцеві відділи кардіальних залоз стравоходу (прості розгалужені трубчасті, розташовуються у верхній та нижній частині стравоходу, мають клітини, синтезуючі муцини та хлориди, ендокринні (ЕС-, ЕСL-) клітини.

- м'язова пластинка слизової оболонки (один шар гладких міозитів)

II. Підслизовий прошарок - пухка волокниста сполучна тканина, багата на еластичні волокна, забезпечує рухливість слизової оболонки. Разом із м'язовою

пластинкою слизової оболонки формує поздовжні складки. Містить дифузну лімфоїдну тканину, лімфоїдні вузлики, кінцеві відділи підслизових залоз (складні трубчасто-ацинозні залози, декретують слиз, лізоцим та бікарбонатні іони).

III. М'язова оболонка - внутрішній коловий шар, зовнішній поздовжній шар несерцевої посмугованої нутрощевої м'язової тканини – в верхній частині стравоходу, гладких міоцитів – в нижній, в середній – як посмугованої, так і гладкої м'язової тканини, між ними – прошарок сполучної тканини із нервовим та судинним сплетіннями)

IV. Адвентиційна оболонка. Нижче діафрагми змінюється на серозну.

### ***Шлунок***

Анатомічно виділяють 4 частини шлунка: кардіальна, тіло, дно, пілорична. Гістологічно виділяють тільки три частини, так як дно і тіло мають однакову будову.

Функції:

- накопичення харчових мас, їх механічна обробка та пасаж в наступні відділи травного каналу:
- хімічна обробка харчових мас за допомогою шлункового соку (1-1,5 л/добу), який містить пепсин, хімоцин, ліпазу, соляну кислоту
- секреція антианемічного фактора пристінковими екзокриноцитами, який сприяє всмоктуванню в кров вітаміну В12
- всмоктування різних речовин (вода, солі)
- екскреція продуктів метаболізму через слизову оболонку (посилюється при нирковій недостатності)
- ендокринна (гастрин, мотілін, соматостатин, гістамін, серотонін)

*Слизова оболонка.*

- епітеліальний шар – одношаровий стовпчастий епітелій, складається з поверхневих мукоцитів, які секретують слизовий секрет, який вкриває всю поверхню слизової оболонки. Бікарбонати слизу нейтралізують соляну кислоту шлункового соку. Слиз утворює захисний бар'єр, який захищає слизову оболонку від механічних пошкоджень та перетравлення шлунковим соком. Цей бар'єр пошкоджується алкоголем, нестероїдними протизапальними препаратами (аспірин), але відновлюється протягом 1-3 діб.
- власна пластинка слизової оболонки - пухка волокниста сполучна тканина, розташована тонкими прошарками між залозами шлунка – прості трубчасті нерозгалужені (власні залози шлунка) та розгалужені (кардіальні та воратарні залози шлунка).

1. Власні залози шлунка – в тілі та дні шлунка, впадають в неглибокі шлункові ямочки, складаються з перешийка, шийки, головної частини (тіло, дно залози).

Містять 4 види клітин:

- шийковий мукоцит – невеликі, цитоплазма слабобазофільна, помірно розвинута грЕПС, розвинутий комплекс Гольджі, в апікальній частині – гранули зі слизовим секретом. Часто діляться, є камбіальними елементами для поверхневих мукоцитів та клітин залоз.
- головний екзокриноцит – кількісно переважають, локалізуються в нижній частині тіла та дні залоз, форма пірамідна, ядро велике в базальній частині клітин. Цитоплазма базофільна, добре розвинуті грЕПС та комплекс Гольджі, в якому утворюються великі гранули зимогену з неактивним пепсиногеном, який в просвіті шлунка під дією соляної кислоти перетворюється в активний пепсин – фермент, перетравлюючий білок до коротких поліпептидних ланцюгів.
- пристінковий екзокриноцит – переважають у верхній частині тіла залоз, великі за розміром, мають пірамідну форму з вузькою верхівкою, розташованою між шийковими мукоцитами чи головними екзокриноцитами. Ядро в центрі клітини, цитоплазма оксифільна, містить багато мітохондрій та внутрішньоклітинних секреторних каналців (рис. 3).

Через апікальний полюс секретують іони хлору та водню, які у просвіті шлунка поєднуються, утворюючи соляну кислоту. Остання забезпечує в просвіті шлунка кисле середовище ( $\text{pH} < 2,0$ ). Секреція соляної кислоти стимулюється гастрином, гістаміном та ацетилхоліном.

Через базальний полюс виділяють іони гідрокарбоната, які капілярами власної пластинки слизової оболонки переносяться до поверхневих мукоцитів. Останні транспортують їх до слизу.

Секретують антианемічний фактор, який зв'язує у просвіті шлунка вітамін В12. Тільки в зв'язаній формі останній може всмоктатися в клубовій кишці. Вітамін В12 необхідний для нормального еритропоезу. При його недостатності (внаслідок аутоімунного ураження чи при резекції шлунка) розвивається злаякісна В12- дефіцитна анемія.

GEP-ендокриноцити (шлунково-кишково-підшлункові ендокриноцити) – у дні залоз, світлі, овальної чи полігональної форми, ядро в апікальному полюсі, в базальному – щільні секреторні гранули (пептидні гормони, аміни), які виділяються у кров. Відносяться до APUD-системи, виробляють гормони, які впливають на секреторну діяльність та моторику травного тракта.

1. Кардіальні залози шлунка – знаходяться в кардіальному відділі шлунка, містять кардіальні екзокриноцити, які є мукоцитами та виробляють мукоїдний секрет, бікарбонати, хлориди калія та натрія.
2. Воротарні залози шлунка – впадають в дуже глибокі шлункові ямочки воротарної частини шлунка, містять мукоцити, G-клітини (гастрин)

- м'язова пластинка слизової оболонки – три шари гладких міоцитів: внутрішній і зовнішній коловий, середній поздовжній.

*Підслизовий прошарок* – пухка волокниста сполучна тканина, містить підслизове нервово та судинне сплетіння, бере участь в утворенні шлункових складок.

*М'язова оболонка* – внутрішній косий шар, зовнішній поздовжній шар, середній – коловий, найбільш розвинутий в області воротаря шлунка, де формує воротарний сфінктер. Між шарами гладких міоцитів – прошарок сполучної тканини із м'язово-кишковим нервовим та судинним сплетіннями.

*Серозна оболонка.*

### **Питання для самоконтролю:**

1. Назвіть відділи травної системи.
2. Які функції виконує передній відділ травного каналу?
3. Опишіть загальний план будови стінки травного каналу, тканинний склад її оболонок.
4. Охарактеризуйте типову будову слизової оболонки травного каналу.
5. Назвіть джерела розвитку тканин стінки травного каналу.
6. Назвіть оболонки стінки глотки, стравоходу і опишіть їх тканинний склад.
7. Назвіть особливості будови стінки стравоходу в різних відділах.
8. Опишіть особливості розташування і будови залоз стравоходу, їх функцію.
9. Опишіть загальну анатомічну будову шлунка і гістологічних типів його слизової оболонки.
10. Дайте цитофізіологічну характеристику поверхнево-ямкового епітелію шлунка.
11. Опишіть будову і функції кардіальних залоз.
12. Опишіть загальну структуру і клітинний склад фундальних (власних) залоз шлунка.
13. Охарактеризуйте цитофізіологічні особливості клітин фундальних залоз. Опишіть секреторний цикл парієнтальних клітин.
14. Дайте морфофункціональну характеристику пілоричних залоз шлунка.
15. Назвіть ендокриноцити шлунку, опишіть особливості їх локалізації і кількості в різних відділах шлунка.
16. Охарактеризуйте фізіологічну регенерацію слизової оболонки шлунка.

## **Лекція № 16**

### **Тема: Травні залози. Печінка. Підшлункова залоза.**

**Мета лекції:** Ознайомити здобувачів з мікроскопічною будовою травних залоз, печінки, підшлункової залози розкрити зв'язок між їхньою будовою та функціями.

**Основні поняття лекції:**

1. **Слинні залози** – це екзокринні залози, що виробляють слину для зволоження їжі, початку травлення та захисту слизової оболонки рота.
2. **Ацинус** – це секреторний відділ залози, утворений групою клітин, що продукують секрет.
3. **Серозні клітини** – це клітини, що виділяють рідкий білковий секрет (амілаза)
4. **Слизові клітини** – це клітини, що виділяють густий слиз (муцин).
5. **Півмісяць Джануччі** – це серозні клітини, розташовані півмісяцем на периферії слизового ацинуса.
6. **Міоепітеліальні клітини** – це скоротливі клітини, що сприяють виведенню секрету.
7. **Строма** – це сполучний каркас слинної залози, який забезпечує опору, трофіку та інервацію паренхіми.
8. **Печінкова часточка** – це структурно-функціональна одиниця печінки.
9. **Гепатоцит** – це основна клітина печінки, що синтезує жовч, білки плазми та ферменти.
10. **Клітини Купфера** – це макрофаги печінки, здійснюють фагоцитоз.
11. **Портальна тріада** – це комплекс: гілка ворітної вени, печінкової артерії та жовчної протоки.
12. **Сероцити** (або білкові клітини) – це спеціалізовані клітини, які виробляють білковий фермент.
13. **Мукоцити** (слизові клітини) – це спеціалізовані епітеліальні клітини, які виробляють слизовий секрет (муцин) у складі змішаних ацинусів слинних залоз, зокрема піднижньощелепної та під'язикової.

**План.**

1. Загальна морфофункціональна характеристика залоз.
2. Ембріогенез залоз.
3. Привушна залоза.
4. Під'язикова залоза.
5. Піднижньощелепна залоза.
6. Печінка.
7. Підшлункова залоза.

**Травні залози** – це залози, що синтезують і виділяють травні соки, ферменти, слиз або жовч, забезпечуючі хімічне травлення.

До залоз відносяться: печінка, підшлункова залоза, слинні залози.

Залози слизової та підслизової оболонки органів, що входять до травної трубки.

Слинні залози поділяються на залози переддвер'я рота (привушні, губні, щічні) і власне ротової порожнини (підщелепні, під'язикові, піднебінні та язикові слинні залози).

*Секреторна залоза складається з:*

1. Секреторного відділу;
2. Вивідних протоків.

Секреція – це процес виробництва та виділення залозистою клітиною або залозою речовин (секретів).

За способом виведення секрету слинні залози являються мерокриновими, тобто без руйнування секреторних клітин.

Розрізняють екзокринну та ендокринну секрецію та залози.

Існує декілька класифікацій залоз:

**I. за типом секреції:**

1. **залози зовнішньої секреції (екзокринні)**, вони виділяють секрет назовні, до них відносяться потові, сальні, слинні, молочні залози, а також залози шлунково-кишкового тракту, печінка, що виробляє жовч;
2. **внутрішньої секреції (ендокринні)**, вони виділяють гормони в кров (гіпофіз, щитоподібна, наднирники, епіфіз)
3. **змішаної секреції**, вони виконують обидві функції до них відносять підшлункову залозу, яєчники, яєчка.

**II. За будовою:**

1. **прості** залози, має одну нерозгалужену протоку (потові залози, залози шлунка, деякі сальні залози.
2. **складні** залози (з розгалуженими протоками), і за формою кінцевих відділів (трубчасті, альвеолярні), до них відносять слинні залози (привушна, під'язикова), підшлункова залоза.

**III. За формою кінцевих секреторних відділів:**

1. **трубчасті залози** мають вигляд трубок (наприклад, під'язикова залоза, потові залози).
2. **альвеолярні або мішечкоподібні**, мають мішечкоподібну форму до них відносять привушна залоза, сальні залози.

**IV. За типом:**

1. прості;
2. складні.

**V. За типом секреції:**

1. Макрокринові;
2. Апокринові;
3. Голокринові.

#### VI. За генезісом:

1. Епітеліальні;
2. Нейроендокринні.

**Розвиток слинних залоз або ембріогенез.** Слинні залози розвиваються з багатошарового плоского епітелію ротової порожнини (ектодерми) з участю мезенхіми. Джерелами розвитку привушної залози є ектодерма. Підщелепна, під'язична розвиваються з ендодерми. Мезенхіма формує строму залоз утворюючи капсули, перегородки та судини. Раніше за все в ембріон; відбувається закладка привушної залози (на 4-утижні), потім - підщелепної (наб-утижні) та під'язикової (на 8 - 9-утижні). Дрібні слинні залози стають помітними в слизовій оболонці значно пізніше.

Етапи розвитку:

1. Закладка відбувається на 6-7 тижні ембріогенезу внаслідок потовщення епітелію слизової оболонки ротової порожнини. Утворення епітеліального тяжу, який вростає в мезенхіму.

2. Наступним етапом є гілкування. Епітеліальний тяж розголюються, формується зачаток протокової системи, але кінцеві відділи щільні, без просвіту.

3. Каналізація – у центрі тяжів з'являється просвіт. В результаті відбувається формування вставних, посмугованих та вивідних протоків. Залога становиться функціональною.

4. Диференціація секреторних відділів. Кінцеві відділи перетворюються на серозні, слизові та серозно-слизові ацинуси. З'являються міоепітеліальні клітини.

5. Дозрівання залоз відбувається після народження.

Таким чином слинні залози розвиваються з епітелію ротової порожнини шляхом інвагінації, гілкування та каналізації епітеліальних тяжів з подальшою диференціацією ацинусів і проток. Строма має мезенхімне походження.

#### **Загальна морфофункціональна характеристика слинних залоз.**

Слинні залози поділяються на дві основні групи: **великі** парні, до яких відносять привушні, підщелепні та під'язикові, вони виділяють слину під час їжі. **Малі** слинні залози представлені безліччю дрібних залоз які розташовані в слизовій оболонці ротової порожнини, до них відносяться губні, щічні,

піднебінні, язикові, вони працюють постійно забезпечуючи зволоження рота, травлення та захист.

**Слинні залози** — це екзокринні залози, які включають секрецію слини (серозна, слизова, змішана) та виконують екзокринну, екскреторну (виведення метаболітів). та ендокринну (гормоноподібні речовини) функції. Екзокринна функція полягає в постійному виділенні слини в ротову порожнину. В склад слини входить вода 99%, білкові речовини, ферменти, неорганічні речовини, а також клітини епітелію та лейкоцити. Слюна складається з ферментів які приймають участь в розщепленні амілази, мальтази, гіалуронідази, вони є полісахаридами. Також до складу входять нуклеїнові кислоти та нуклеопротеїди (амілаза, калікреїн), білки, кліткові оболонки (лізоцим). Також відбувається артикуляція. За рахунок екскреторної функції на зовню виділяються органічні та неорганічні сполуки: креатин, залізо, йод, мочева кислота. Слина вміщує лізоцим, що входить до складу бактерицидної речовини.

Ендокринна функція забезпечує в слині біологічних речовин по типу гормонів — інсуліноподібний фактор росту, калікреїн, паротин, фактор росту епітелія, фактор росту нервів, ренін. Гормоноподібні речовини забезпечують регуляцію метаболізму, обміну кальцію та функцій серцево-судинної системи.

**Слинні залози** — це складні альвеолярні або трубчасто-альвеолярні залози, що складаються із секреторних відділів (ацинусів) та системи вивідних проток.

Функції:

1. Секреторна:

а) екзокринна – утворена слюни;

б) ендокринна – вироблення гормонів.

2. Екскреторна – вироблення сечовини, сечової кислоти, креатину, йоду.

3. Захистна – містить імуноглобулін, лізоцим та лейкоцити.

4. Травна – початкове розщеплення вуглеводів (ферменти).

5. Зволоження, полегшення просування їжі та артикуляція.

6. Регуляція водно-солевого балансу.

Хімічний склад слини: 99% вода, 1% сухий залишок. Неорганічні компоненти (іони Na, K, Ca). Органічні компоненти: білки, фермент амілаза, гіалуронідаза, кисла та лужна фосфаза. Слиз- глікопротеїни, муцини, протеоглікани. Лізоцим – природний антибіотик. Лейкоцити називаються слинні тільця. Також слинні залози виділяють гормони –біоактивні речовини: паротин, інсуліноподібний фактор росту, фактор росту епітелію і нервів, формуючий фактор, глюклогон, ренін.

Слинні залози поділяються на:

1. Малі : язикові, піднебенні, губні, щічні. Кінцевий секреторний відділ губних і піднебінних залоз розміщені у товщі пластинки слизової оболонки та підслизової основі, а щелепних та язикових секреторних відділ розташован між пучками м'язових волокон.

2. Великі: привушні, підщелепні, під'язикові.

Залога містить секреторній відділ, вивідна протока (вставна, посмугована, міжчасточкова, загальна).

**Морфофункціональна характеристика слинних залоз** представлена складною альвеолярною або альвеолярно-трубчатими залозами, які складаються із системи вивідних проток та закінчуються кінцевими секреторними відділами.

Слинні залози (паренхіматозні органи) складаються з:

1. **Строма** -це допоміжна частина. Вона складається з:

1. Кожна залоза вкрита **капсулою**, це щільна сполучна тканина. Функція захисна і формуюча.
2. Від капсули в середину відходять **трабекули** (перегородки), щільна сполучна тканина. Функція опорна,каркас, ділить на частини.
3. В середини розташовується часточки, які утворюють внутрішню строму або **інтерстиційна строма** — це пухка сполучна тканина, що утворює каркас паренхіматозних органів. До її складу входить аморфна речовина, колагенові волокна та фібробласти.
4. **Кровоносні капіляри** розташовуються в пухкій сполучній тканині.

2. **Паренхіма** виконує основні функції слинних залоз, утворює секрет слини і їх виведення.

Паренхіма має наступну будову:

1. Секреторний відділ (ацинус) представлений клітинами: сероцити і мукоцити є секреторними клітинами, міоепітеліоцити скоротливі клітини.
2. Система вивідних протоків поділяється на вставні, посмуговані, міжчасткові, загальні. Далі все потрапляє в ротову порожнину.

**Секреторній (кінцевий) відділ або ацинус** утворен залозистими клітинами, котрі мають полігональну форму. За будовою та типу секретів поділяються серозні (білкові, інтенсивний синтез ферментів), слизові (муцинові) та змішані (білково-серозні). Для всіх залоз характерний мерокриновий тип секреції — це виділення речовин через екзоцитоз, везикули з секретом зливаються з клітинною мембраною і транспортується до поверхні клітини, при цьому сама клітина не гине.

За формою ацинус може бути альвеолярним, трубчастим або трубчасто-альвеолярним.

Ацинус має вигляд бульбашки, утвореної залозистими клітинами на базальній мембрані, оточений міоепітеліальними клітинами, що скорочуються, та кровоносними капілярами.

Основними компонентами ацинуса є секреторні клітини:

1. серозні (білкові, інтенсивний синтез ферментів) мають форму сферичну форму та невеликий просвіт;
2. слизові (муцинові) має трубчасту форму та великий просвіт;
3. міоепітеліальні має трубчасту форму та великий просвіт.

**Сероцити** (або білкові клітини) – це спеціалізовані клітини, які виробляють білковий фермент (амілаза, мальтаза, гіалуронідаза, пенсина- та трипсиноподібні ферменти, лізоцим, кисла та лужна фосфатаза, нуклеаза). Особливістю сирочитів є наявність мікрворсинок та базальної складки. Між сирочитами розташовані десмосоми (міжклітинні контакти) розташовані у базальній частині та міжклітинні каналці розташовані в апікальній частині. Органелами сирочита є гранулярна ендоплазматична сітка, яка здійснює синтез слизи та комплекс Гольджі в якому відбувається упакування в секреторні пухирці, які виводяться апікально поверхню.

Клітини сероцити мають форму піраміди, характеризуються базофілією цитоплазмою, ядро центрально розташоване ядро або дещо зміщене базально.

Клітина має апікальну частину в якій містяться секреторні гранули та базальну частину. Базальна частина складається з гарно розвиненої гранулярної ендоплазматичної сітки, апарат Гольджі.

Сероцити в привушних залозах розташовані в кінцевих секретоних відділах. В підщелепній та під'язиковій залозі сероцити розташовані на периферії ацинусів та формують серозні півмісяці Джиануцці. Серозні півмісяці Джиануцці — це скупчення серозних клітин (зазвичай 2-6) у формі півмісяця на периферії кінцевих відділів змішаних слинних залоз, розташовуються зовні від слизових клітин, синтезують білковий секрет який виводяться через міжклітинні каналці.

Сероцити (білкові клітини) слинних залоз синтезують переважно білкові секрети: амілазу, бактерицидні речовини пероксидазу, лактоферин та секреторний імуноглобулін А (sIgA), глікопротеїн. Вони виробляють рідку, білкову, багату на білки слину, що бере участь у первинному розщепленні вуглеводів та захисті порожнини рота.

**Мукоцити.** Слизові кінцеві відділи мають вигляд трубочок із широким просвітом. Вони складаються із слизових клітин – **мукоцитів**, останні

характеризуються наявністю темного сплющеного ядра, зміщеного в базальну частину клітини у порівнянні із світлою цитоплазмою. Вся надядерна частина клітини заповнена оточеними мембраною слизовими гранулами, що виділяються в просвіт. Клітина синтезує **муцин**, який захищає тканини від кислоти, патогенів та механічних пошкоджень. У залозах мукоцити оточені клітинами сероцитами у вигляді "серпоподібного ковпачка".

Продуктами синтетичної діяльності слизових клітин (мукоцитів) є переважно слизоподібні білки-муцини та протеоглікани, у складі яких превалює вуглеводний компонент, а пептидні ланцюги складають відносно невелику частину молекул. Клітини зі змішаним типом секреції (серомукоцити) одночасно продукують ферменти і слиз (глікопротеїни і протеоглікани).

**Міоепітеліальні клітини (міоепітеліоцити)** складають другий шар клітин в кінцевих секреторних відділах. Виконують функцію скорочення яке сприяє виділенню секрету з кінцевих відділів. Розташовуються між базальною мембраною та основою епітеліальних клітин. Мають відростки (у формі зірочки) які обіймають кінцеві секторні відділи у вигляді корзиночок.

**Малі слинні залози** — губні, щічні, піднебінні й язикові — за будовою належать до складних альвеолярних або альвеолярно-трубчастих розгалужених залоз. Кінцеві секреторні відділи губних і піднебінних залоз розміщені у товщі власної пластинки слизової оболонки та підслизовій основі, секреторні відділи щічних і язикових залоз залягають між пучками м'язових волокон відповідних органів ротової порожнини. Губні, щічні, піднебінні залози та залози кореня язика продукують слизово-білковий секрет, залози кінчика язика є білково-слизовими.

**Великі слинні залози** — це парні екзокринні залози, що виробляють основну частину слини та відкриваються протоками в порожнину рота.

До великих слинних залоз відносять:

1. Привушна залоза;
2. Підщелепна залоза;
3. Під'язикова слинна залоза.

За будовою складні, альвіолярні або альвіолярно-трубчаті секреторні відділи, разголуджені.

За виведення секрету:

- а) присінка — між зубами, щоками та губами;
- б) власне ротову порожнину.

Секретують за мерокриновим типом, виведення через апікальню поверхню відбувається без руйнування апікальної поверхні.

За характером секрету поділяються на білкові, слизові і змішані.

### **Привушна залоза**

Привушна заліза (gl. parotis) - складна альвеолярна розгалужена залоза, що виділяє білковий секрет в порожнину рота, а також володіє ендокринною функцією. Зовні вона покрита щільною сполучнотканинною капсулою. Заліза має дольчасту будову.

Кінцеві відділи привушної залози білкові (серозні). Вони складаються з секреторних клітин конічної форми - білкових клітин, або сероцитів (Serocyti), і міоепітеліальних клітин. Білкові клітини мають вузьку апікальну частину, виступає у просвіт кінцевого відділу.

У ній містяться ацидофільні секреторні гранули, кількість яких змінюється залежно від фази секреції. Базальна частина клітини ширша, містить ядро.

У фазі накопичення секрету розміри клітин значно збільшуються, а після його виділення зменшуються, ядро округляється. У секреті привушних залоз переважає білковий компонент, але часто містяться і мукополісахариди, тому такі залози можуть бути названі сіро-мукозними.

У кінцевих відділах між сероцитами розташовуються секреторні міжклітинні каналці, просвіт яких має діаметр близько 1 мкм. У ці каналці виділяється з клітин секрет, який далі надходить у просвіт кінцевого секреторного відділу. Загальна секреторна площа кінцевих відділів обох залоз сягає майже 1,5 м<sup>2</sup>.

Міоепітеліальні клітини (міоепітеліоцити) складають другий шар клітин в кінцевих секреторних відділах.

**Загальна протока** привушної залози, що починається в її тілі, проходить через жувальний м'яз, а його гирло розташоване на поверхні слизової оболонки щоки на рівні другого верхнього великого корінного зуба. Протока вистелена багатошаровим кубічним, а в гирлі - багатошаровим плоским епітелієм.

Вивідні протоки залоз — це система каналів, що відводять і модифікують секрет від секреторного відділу до поверхні епітелію або порожнини органа.

Вставна протока складаються із базифільних молодих клітинз одного шару плоских або кубічних клітин, що формують тоненьку епітеліальну трубку, є рибосоми, регенерація. Зовні епітеліоцити вставної протоки оточені міоепітеліальними, останні вкриває базальна мембрана. В апікальній частині епітеліоцитів вставних проток містяться секреторні гранули, з віком частина цих клітин може перетворюватися у типові мукоцити. Наявність міоепітеліальних клітин у вставних протоках сприяє проштовхуванню секреторних продуктів у напрямку до посмугованих проток. Має дуже вузький просвіт. Функція: первинна модифікація секрету. Розташування: безпосередньо після ацинуса.

*Посмуговані вивідні протоки* — більші за калібром епітеліальні трубки, куди впадає секрет кількох вставних проток. Стінка посмугової протоки утворена високими призматичними клітинами з ацидофільною цитоплазмою, зовні оточеними базальною мембраною. Епітелій одношаровий циліндричний. Характерна ознака: базальна посмугованість (складки мембрани + мітохондрії). Функція: активний транспорт іонів  $\downarrow \text{Na}^+$ ,  $\uparrow \text{K}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$ , виведення секрету, ендокринна функція. Роль: зміна складу слини.

*Міжчасточкова (велика) вивідна протока.* Немає міоепітеліальних клітин.

Епітелій: двошаровий кубічний  $\rightarrow$  багаторядний  $\rightarrow$  багатошаровий плоский (біля виходу). Стінка міжчасточкових проток утворена двошаровим призматичним, загальної протоки — багатошаровим плоским епітелієм. Стінка: товста, багато сполучної тканини. Функція: транспорт секрету без значної модифікації.

Загальна відкривається в ротову порожнину. Епітелій багатошаровий плоский незроговілий.

### **Під'язикова залоза**

Під'язикова залоза — це **складна альвеолярно-трубчаста розгалужена залоза**. За характером секрету вона є **змішаною (слизово-білковою)** з переважанням **слизової секреції**.

### **Секреторні відділи**

У залозі наявні три типи кінцевих відділів:

- **білкові (серозні)** — дуже нечисленні;
- **змішані** — становлять основну масу залози;
- **слизові** — добре розвинені.

У змішаних відділах добре виражені **серомукозні півмісяці**, утворені **серомукоцитами**, які виділяють одночасно білковий і слизовий секрет. У цих клітинах сильно розвинена гранулярна ендоплазматична сітка та є міжклітинні секреторні каналці.

Слизові клітини містять **хондроїтинсульфат В та глікопротеїди**. Зовні кінцеві відділи вкриті **міоепітеліоцитами**.

### **Вивідні протоки**

- **Вставні протоки** дуже слабо розвинені або майже відсутні.
- **Посмуговані протоки** короткі й розвинені слабо, вистелені кубічним або призматичним епітелієм з базальною посмугованістю.
- **Внутрішньо- та міжчасточкові протоки** утворені двошаровим призматичним епітелієм, а в усті — багатошаровим плоским.
- **Загальний проток**

Сполучнотканинні перегородки розвинені краще, ніж у привушній і піднижньощелепній залозах.

### **Кровопостачання**

Залоза добре васкуляризована. Артерії супроводжують протоки та утворюють густу капілярну сітку навколо секреторних відділів. Характерною є наявність **артеріоловеноулярних анастомозів**, що регулюють інтенсивність кровопостачання і секреції.

### **Іннервація**

Здійснюється волокнами **парасимпатичної та симпатичної нервової системи**.

- Симпатична стимуляція → в'язкий слизовий секрет
  - Парасимпатична стимуляція → рідкий білковий секрет
- Нерви іннервують судини, секреторні відділи та протоки.

### **Регенерація**

Відбувається переважно шляхом **внутрішньоклітинної регенерації** та рідкісних поділів **камбіальних клітин протоків**. Частина клітин гине (так звані «набухаючі клітини»).

### **Піднижньощелепна залоза (gl. submandibularis).**

Піднижньощелепна залоза — це складна розгалужена альвеолярна (місцями альвеолярно-трубчаста) залоза, вкрита сполучнотканинною капсулою. За характером секрету вона є **змішаною (білково-слизовою)**.

Підщелепна слинна залоза — це парна велика слинна залоза (масою до 15 г), розташована під щелепно-під'язиковим м'язом у ділянці піднижньощелепного трикутника, яка виробляє білково-слизовий секрет.

Підчелюсна залоза — це складна альвеолярна або альвеолярно-трубчаста розгалужена залоза. Виділяє білково-слизистий секрет. Вкрита сполучнотканинною капсулою. Кінцеві секреторні відділи поділяються на 2 типи: білкові та білково-сирозні (змішані). Кінцеві відділи (ацинуси) складаються з 10-18 серомукозних клітин, з яких 4-6 клітин розташовується біля просвіту ацинуса. Секреторні гранули мають у своєму складі гліколіпіди і глікопротеїди. Далі розташовується змішаний ацинус більш крупний, до його складу входить слизові і білкові клітини. Слизові займають центральну частину, мають плоскі ядра. Між клітинами наявні *міжклітинні секреторні каналці*, а зовні ацинуси оточені *міоепітеліоцитами*.

При порівнянні привушної, підщелепної та під'язикової слинних залоз слід звернути увагу на однотипність будови ацинусів привушної слинної залози (наявність у її складі лише білкових кінцевих секреторних відділів) присутність двох типів ацинусів (білкових і змішаних) у складі підщелепної залози і трьох типів ацинусів (білкових, змішаних і слизових) у під'язиковій слинній залозі.

#### **Вивідні протоки**

- **Вставні протоки** коротші та менш розгалужені, ніж у привушній залозі.
- **Посмуговані протоки** добре розвинені, довгі, розгалужені, вистелені призматичним епітелієм з вираженою базальною посмугованістю; часто містять жовтий пігмент.

У посмугованих протоках розрізняють кілька типів клітин (темні, світлі, малодиференційовані, келихоподібні).

У деяких тварин є **гранулярні відділи**, пов'язані з ендокринною функцією слинних залоз (виділення гормоноподібних речовин).

#### **Вивідна система**

Міжчасточкові протоки вистелені спочатку двошаровим, а далі багатошаровим епітелієм.

Головний проток відкривається поруч із протоком під'язикової залози біля вуздечки язика та вкритий багатошаровим плоским епітелієм. Він більш розгалужений, ніж проток привушної залози.

**Печінка**— велика залоза зовнішньої секреції в хребетних та деяких інших тварин і людини. Секреторна функція печінки:

1) Екзокринна секреція відення жовчі (емульгація жирів при перетравленні).

2) Ендокринна вироблення гормонів: Інсуліноподібний фактор росту-1 (IGF-1, соматомедин C), ангіотензиноген (регуляція артеріального тиску та водно-сольового балансу), гепсидин (регулятор обміну заліза), тромбопоетин (стимулює утворення тромбоцитів у кістковому мозку), фактор росту гепатоцитів (HGF).

3) В печінці відбувається синтез білків плазми крові, це альбуміни, глобуліни, протомбін, фібриноген. Всі білки окрім глобуліну надходять у кров. Тут відбувається метаболізм глікогену і перетворення його на глюкозу.

4) Детоксикація в печінці — це сукупність біохімічних процесів, за допомогою яких печінка знешкоджує, інактивує та виводить ендогенні й екзогенні токсини. Білки у клітинах печінки перетворюються на сечовину.

5) Інактивація гормонів це процес метаболічного перетворення гормонів, унаслідок якого знижується або повністю втрачається їхня біологічна активність і забезпечується подальше виведення з організму.

б) Печенкові макрофаги або клітини Купфера здійснюють захисну функцію.

### **Розвиток**

Зачаток печінки утворюється з ентодерми наприкінці 3-го тижня ембріогенезу й має вигляд мішкоподібного випинання вентральної стінки тулубової кишки (печінкова бухта). У процесі росту печінкова бухта (печінковий дивертикул) поділяється на верхній (краніальний) і нижній (каудальний) відділи. Краніальний відділ (верхній) є джерелом розвитку паренхіми печінки та печінкового протоку, каудальний (нижній) — жовчного міхура і жовчного протоку. Отвір печінкової бухти, у який впадають краніальний і каудальний відділи, утворює загальний жовчний проток.

У гістогенезі відбувається дивергентна диференціація стовбурових клітин у складі краніального відділу печінкової бухти, внаслідок чого виникають диферони епітеліоцитів печінки (гепатоцитів) та епітеліоцитів жовчних протоків (холангіоцитів). Епітеліальні клітини краніального відділу швидко розростаються в мезенхімі, формуючи численні тяжі. Між епітеліальними тяжами розташовується сітка широких кровоносних капілярів, що походять із жовткової вени, яка в процесі розвитку дає початок воротній вені.

Сформована таким чином залозиста паренхіма печінки за своєю будовою нагадує губку. Подальша диференціація печінки відбувається у другій половині внутрішньоутробного періоду та в перші роки після народження. При цьому вздовж гілок воротної вени в печінку вростає сполучна тканина, поділяючи її на печінкові часточки.

### **Гістологічна будова печінки.**

Основні гістологічні компоненти печінки:

**Гепатоцити** – клітини полігональної форми, часто двоядерні, що синтезують жовч, білки та зберігають глікоген.

**Печінкові балки (пластинки)** – радіально розташовані ряди гепатоцитів, що йдуть від центральної вени.

**Синусоїдні капіляри – фенестровані** (пористі) судини між балками, де змішується артеріальна та портальна кров.

**Тріада печінки** – комплекс на периферії часточки, що включає міжчасткову вену, артерію та жовчну протоку.

**Простір Діссе** – перисинусоїдальний простір між ендотелієм синусоїда та гепатоцитом, де відбувається обмін речовин. Він заповнен плазмою і поживними речовинами. Мікроворсинки гепатоцитів виступають у цей простір. Зачеспечує обмін речовин між кров'ю і гепатоцитами.

**Клітини Купфера** – макрофаги, розташовані в синусоїдах, що виконують захисну функцію.

**Клітини Ітто (ліпоцити)** – клітини в просторі Діссе, що накопичують жири та вітамін А.

**Гепатоцити** – це полігональні (багатогранні) епітеліальні клітини, що утворюють печінкові балки (пластинки). Беруть участь у метаболізмі вуглеводів жирів та білків, детоксикації, синтезі жовчі, згортанні крові, а також регенерують при пошкодженнях.

**Гепатоцит** —це велика полігональна клітина яка розташовані у вигляді печінкових балок. Вони контактують з синусоїдними капілярами, а між собою — через жовчні каналці.

1. **Ядро** 1–2 ядра (часто двоядерні) , має велику, округлу форму. Добре виражене ядерце.

2. **Цитоплазма** гепатоцита багата на органели та включення: 1. Шорсткий ендоплазматичний ретикулум (ШЕР, )добре розвинений. Забезпечує синтез білків (альбумінів, факторів згортання крові). 2. Гладкий ендоплазматичний ретикулум (ГЕР)Особливо розвинений у гепатоцитах.

3. **Комплекс Гольджі** приймає участь в у модифікації та секреції білків, формуванні жовчних компонентів. Дуже велика кількість мітахондрій, забезпечують енергетичний обмін, β-окиснення жирних кислот, цикл Кребса.

4. **Цитоплазматичні включення:** Глікоген — у вигляді гранул (запас вуглеводів). Ліпідні краплі — запас жирів. Пігменти (ліпофусцин, білірубін).

**Гепатоцит має виражену полярність:**

Синусоїдальна поверхня звернена до синусоїдів, вистелена мікроворсинками; між клітиною та ендотелієм синусоїда знаходиться простір Діссе, через який відбувається обмін речовин між кров'ю і гепатоцитом. У просвіті синусоїдів видно еритроцити, а стінка утворена фенестрованим ендотелієм.

Каналікулярна поверхня формує жовчні каналці між сусідніми гепатоцитами, по яких жовч відтікає у жовчовивідні шляхи.

З'єднання: щільні контакти, демосоми.

1. **Печінкові часточки** (лобули) – мікроскопічні функціональні одиниці печінки, які мають шестикутну форму, де гепатоцити (печінкові клітини) розташовані радіально навколо центральної вени, між ними проходять капіляри-синусоїди, що змішують кров з ворітної вени та печінкової артерії для максимальної обробки та фільтрації речовин, а також для виробництва жовчі. Лобули мають складну будову мають ширину 1,5 мм, висота може змінюватись. Іноді прості часточки зливаються і утворюють біль складі. Між часточками розташовується сполучна тканина яка утворює струму органа. В сполучній тканині розтошовані кровиносні судини, жовчні протоки.

**Основними компонентами печінкової часточки**

Печенкова часточка складається із компонентів печенкової часточки:

1. Печенкові балки або пластинки розташовані в 2 ряда гепацоцитів.  
2. Простір Діссе через який проходять проходять синусоїдні кровиносні капіляри.

### 3. Синусоїдні кровиносні капіляри.

Капіляри починаються в прошарках сполучної тканини, тут розташовуються триади: артерія, вена, жовчна протока. Кров тече від триад периферії до центру. Жовч навпаки від центру до периферії.

4. Міжчасточкова перегородка або септа (це норма у свині, у людини, патологія). У людини прошарки сполучної тканини знаходяться по кутам часточки. ПВСТ –це залишки септи.

**Синусоїдні капіляри:** Фенестровані (пористі) капіляри, розташовані між пластинками гепатоцитів. Вони забезпечують безпосередній контакт крові з клітинами печінки. Головною клітиною капіляра є клітина **ендотелій**, між клітинами є пори. Також стінки капіляру мають клітини **макрофагів або клітини Купфера**. Функцією є фагоцитоз бактерій та вірусів, руйнування еритроцитів. На поверхні ендотелію розташовується **Pit - клітина** (підклітина). Підклітина- це природна кілерна клітина печінки, елемент вродженого імунітету.

**Жовчні капіляри (каналікули):** Невеликі протоки між сусідніми гепатоцитами, куди виділяється жовч.

**Простори Діссе:** Місце між синусоїдом та гепатоцитом, де відбувається обмін речовин.

**Клітини Купфера:** Спеціалізовані макрофаги, розташовані в синусоїдах, виконують захисну функцію.

Поверхня печінки вкрита сполучнотканинною капсулою, яка щільно зростається з вісцеральним листком очеревини. Паренхіма печінки утворена печінковими часточками (lobuli hepatici).

### **Кровоносна система**

Її умовно поділяють на:

- систему притоку крові
- систему циркуляції в часточках
- систему відтоку крові

Притік здійснюється воротною веною та печінковою артерією. Воротна вена приносить кров, багату на поживні речовини з кишечника, а печінкова артерія — насичену киснем.

Ці судини багаторазово розгалужуються на міжчасточкові та навколочасточкові вени й артерії, які разом із жовчними протоками утворюють печінкові триади. Поруч із ними проходять лімфатичні судини.

Від цих судин починаються синусоїдні капіляри, що проходять між печінковими балками та спрямовуються до центральної вени часточки. Кров у них тече повільно від периферії до центру.

Центральні вени зливаються в підчасточкові, які формують печінкові вени, що впадають у нижню порожнисту вену.

Синусоїдні капіляри вистелені плоскими ендотеліоцитами з порами (ситовидні ділянки). Між ними розміщуються зірчасті макрофаги — клітини Купфера, які беруть участь у фагоцитозі та імунних реакціях.

Між капілярами та гепатоцитами є перисинусоїдний простір Діссе, у якому містяться мікроворсинки гепатоцитів та жиронагромаджувальні клітини, здатні накопичувати вітаміни й синтезувати волокна.

### **Печінкові балки та жовчні капіляри**

Печінкові балки утворені гепатоцитами, що з'єднані між собою десмосомами. Між рядами клітин проходять жовчні капіляри (каналці), які не мають власної стінки і сформовані мембранами гепатоцитів.

Одна поверхня гепатоцита — біліарна — виділяє жовч, інша — васкулярна — виділяє в кров глюкозу, білки, сечовину.

### **Жовчовивідні шляхи**

До них належать внутрішньопечінкові та позапечінкові протоки.

Міжчасточкові жовчні протоки вистелені одношаровим кубічним або циліндричним епітелієм. Більші протоки мають три оболонки: слизову, м'язову, адвентиційну.

У слизовій оболонці є еластичні волокна, слизові залози, ендокринні й келихоподібні клітини.

У певних ділянках м'язова оболонка утворює сфінктери, що регулюють надходження жовчі в кишечник.

**Підшлункова залоза** — це довга плоска залоза, що розташована позаду шлунка в області порожнини підшлункової частини дванадцятипалої кишки.

*Складається з кількох відділів:*

1. Голівка (caput pancreatis) — знаходиться в дузі дванадцятипалої кишки.
2. Тіло (corpus pancreatis) — проходить попереду черевної аорти.
3. Хвіст (cauda pancreatis) — доходить до селезінки.

Підшлункова залоза, гістологічна та функціональна будова. Підшлункова залоза є залозою змішаної секреції, що поєднує екзокринну та ендокринну частини.

Підшлункова залоза складається — це *парінхімотозний* орган. Він складається зі:

1. Строма (допоміжна частина)
2. Паренхіма (головна частина)

### **Строма складається:**

1. Капсула вкриває залозу, це пухка сполучна тканина.
2. Від капсули відходять септи або трабекули, щільна сполучна тканина утворює опору, ділить залозу на часточки.
3. Внутрішня строма або інтерстеційна строма, пухка сполучна тканина.

4. В інтерстеційній стромі розташовані капіляри висцерального або фенестрованого типу, вони забезпечують трофічні процеси через стінку капіляра надходить вихідні речовини для синтезу травних ферментів, виведення гормонів.

**Паренхіма** –це головна частина залози, яка по функціям поділяється на б

1. *Екзокринну частину;*
2. *Ендокринна частина.*

### **Екзокринна частина**

Екзокринна частина представлена серозними ацинусами, клітини яких мають пірамідну форму та добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку. Ацинуси складаються з секреторних клітин: ациноцити або панкреатоцити та центроацинозні клітини. Ацинуси синтезують панкреатичні ферменти (амілазу, ліпазу, протеази), які через вставні та внутрішньочасточкові протоки надходять у панкреатичний проток, а далі — у дванадцятипалу кишку.

**Будова екзокринної частини складається:**

1. Зовні секреторний відділ вкрит капсулою яка є щільною сполучною тканиною (захист).
2. Септи або трабекули це є щільна сполучна тканина.
3. Внутрішня строма утворена пухкою сполучною тканиною.
4. Капіляри
5. Ацинус складається з клітин ациноцитів, вони мають конічну форму, базофільну цитоплазму, ядро кругле розтошовано по центру клітини. Зовні розташована базафільна мембрана за межами якої знаходиться ПВСТ та капіляри.

Органели: в апікальній частині панкреатитів над ядром знаходяться секреторні гранули червоного кольору анцифільні. Клітина поділяється на 2 зони: а) нижня гомогенна зона (однорідна зона); б) верхня частина зимогенна (містить незрілий фермент або неактивний, який щось розщипляє за межами клітини, він активується у дванадцятіпалій кишці.

6. Вивідна протока.

Особливість: базафільна мембрана щільно прилягає до ациноцитів, не має міоепітеліальних клітин.

**Вівідна протока поділяється на частини:**

1. Вставна протока, одношаровий плоский епітелій;
2. Внутрішньо-часточкова протока, проходить в середині часточки, одношаровий кубічний епітелій.
3. Міжчасточкова протока проходить в перегородках, одношаровий циліндричний епітелій.

4. Загальна протока відкривається в дванадцятипалу кишку, одношаровий облямований мікрворсинками призматичний епітелій.

Панкреатичний проток проходить уздовж залози, збираючи секрет з ацинусів. У ділянці головки підшлункової залози він часто з'єднується з жовчним протоком, утворюючи спільний вивідний шлях.

#### **Ендокринна частина.**

Частина підшлункової залози складається інсулоцитів які утворюють острівці Лангерганса та виробляють гормони.

#### **Острівець Лангерганса підшлункової залози (гістологічна будова)**

Ендокринна частина утворена острівцями Лангерганса, які добре васкуляризовані та не мають вивідних проток.

Острівець Лангерганса, оточений екзокринною частиною підшлункової залози, представлена серозними ацинусами.

Острівець Лангерганса складається з полігональних клітин, щільно розташованих між собою та пронизаних густою мережею капілярів синусоїдного типу, у просвіті яких видно еритроцити. В острівці розрізняють типи клітин інсулоцитів базофільних і оксофільних :

1. Бета-клітини ( $\beta$ -клітини) — розташовані переважно в центральній частині острівця; синтезують і секретують інсулін, що знижує рівень глюкози в крові. Базофільна клітина.

2. Оксофільні клітини:

• Альфа-клітини ( $\alpha$ -клітини) — локалізуються переважно на периферії острівця; продукують глюкагон, який підвищує рівень глюкози в крові.

• Дельта-клітини ( $\delta$ -клітини) — трапляються в меншій кількості; секретують соматостатин, що регулює активність інших ендокринних клітин.

• F (PP) — панкреотичний поліпептид, від підвищує активність ендо і екзокринної частини.

Між клітинами розташована тонкі прошарки сполучної тканини (мікрокапсульна), вона розташовується з середини та зовні. Дуже добре розвита капілярна сітка.

**Утворення секрету підшлункової залози відбувається в екзокринній частині.**

Екзокринна частина утворена клітинами ациноцитами і центроациноцитами.

*Утворення секрету відбувається у 2 етапи:*

1 етап здійснюється в центроацинозних клітинах і вставних клітинах протоків, клітини виробляють рідкий секрет який містить  $H_2O$  і іони  $HCOS$

(біокарбонатні іони), вони нейтралізують кислотну среду яка надходить зі шлунка (коли є запах їжі).

В 2 етапі приймають участь ациноцити – зимоген (неактивний фермент) виробляється в дванадцятипалу кишку.

Особливості клітини ациноцита, міжклітинні каналці замінюються щільнозамикальними контактами. Базальна мембрана оточує клітину. Відсутні міоепітеліальні клітини, тому секрет виводиться повільно. Цитоплазма поповнюється секретом, мішочок розтягується в результаті відбувається розрив секторного відділу, секрет виходить в інтерстеції і починається активне перетравлення підшлункової залози (це гострий панкреатит). Клітина має тільця Фатер-Пачіні (пластинчасті тільця) — це інкапсульовані нервові рецептори (механорецептори) у шкірі та внутрішніх органах, що реагують на вібрацію та тиск. Розміром 0,5–3 мм, вони складаються з нервового волокна, оточеного капсулою з концентричних пластинок.

#### **Питання для самоконтролю**

1. Поясніть ембріональне походження травних залоз та зв'язок цього походження з їх гістологічною організацією.
2. Проаналізуйте морфофункціональні відмінності між серозними, слизовими та змішаними ацинусами і їх вплив на склад секрету.
3. Охарактеризуйте роль міоепітеліальних клітин у регуляції секреції та транспорті секрету в екзокринних травних залозах.
4. Опишіть структурно-функціональну організацію печінкової часточки як морфологічної та функціональної одиниці печінки.
5. Порівняйте класичну печінкову часточку, порталну часточку та ацинус печінки (за Раппапортом), зазначивши їх межі, центр та функціональне значення.
6. Проаналізуйте будову синусоїдних капілярів печінки, їх відмінності від капілярів соматичного типу та роль у метаболічних процесах.
7. Охарактеризуйте клітинний склад печінкової часточки: гепатоцити, клітини Купфера, ендотеліоцити, клітини Іто — їх локалізацію та функції.
8. Поясніть механізми утворення та відтоку жовчі в межах печінкової часточки, включаючи роль жовчних каналців.
9. Розкрийте взаємозв'язок між кровотоком і жовчовідтоком у печінковій часточці та його клінічне значення.
10. Поясніть, як гістологічна організація печінкової часточки забезпечує детоксикаційну, метаболічну та секреторну функції печінки.

## Лекція № 17

### Дихальна система.

**Мета лекції:** Ознайомити здобувачів з мікроскопічною будовою органів дихальної системи, розкрити зв'язок між їхньою будовою та функціями.

#### Основні поняття лекції:

2. **Епітелій дихальних шляхів** – одношаровий багаторядний війчастий епітелій (респіраторний).
3. **Нюховий епітелій** – спеціалізований епітелій носової порожнини для сприйняття запахів (нюхові рецепторні клітини, підтримуючі, базальні).
4. **Голосові складки** – утвори гортані, вкриті багат шаровим плоским епітелієм, що забезпечують фонацію.
5. **Хрящовий скелет** – гіалінові та еластичні хрящі, що підтримують просвіт повітроносних шляхів (носова перегородка, гортань, трахея, бронхи).
6. **Слизова оболонка повітроносних шляхів** – епітелій та власна пластинка (сполучна тканина з еластичними волокнами).
7. **Бронхіальне дерево** – система розгалужень бронхів (зміни в будові стінки на різних рівнях).
8. **Альвеоли** – структурно-функціональні одиниці легень, де відбувається газообмін (альвеолоцити I та II типу, альвеолярні макрофаги).
9. **Аерогематичний бар'єр** – структура, що розділяє повітря в альвеолах і кров у капілярах (склад шарів).
10. **Плевра** – серозна оболонка, що вкриває легені (вісцеральна та парієтальна, мезотелій).

#### План.

1. Значення дихальної системи для організму.
2. Повітроносні шляхи (носова порожнина, глотка, гортань, трахея, бронхи, бронхіальне дерево).
3. Альвеоли та аерогематичний бар'єр.
4. Плевра.

**Дихальна система** складається з парних легень та серії повітряноносних шляхів, що ведуть до легень і від них. У середині легенів повітряноносні шляхи розгалужуються на дедалі менші трубки, аж поки не досягнуть найдрібніших повітряних просторів, які називаються **альвеолами**.

Ця система виконує три основні функції: *проведення повітря, фільтрація повітря та газообмін (дихання)*. Останній відбувається в альвеолах.

Крім того, повітря, що проходить через гортань, використовується для утворення *мовлення*, а повітря, що проходить над нюховою слизовою оболонкою в носових порожнинах, несе стимули для *відчуття запаху*. Дихальна система також меншою мірою бере участь в *ендокринних функціях* (виробництво та секреція гормонів), а також у регуляції *імунних реакцій* на вдихувані антигени.

- ✓ **Легені** розвиваються в ембріона як черевне вип'ячування передньої кишки; таким чином, *епітелій дихальної системи має ендодермальне походження*. Цей початковий дихальний дивертикул росте в мезенхіму грудної клітки.
- ✓ **Бронхіальні хрящі, гладка мускулатура та інші елементи сполучної тканини походять із мезенхіми грудної клітки.**

**Повітряносні шляхи дихальної системи складаються з провідної та дихальної частин.** Провідна частина дихальної системи включає ті повітряносні шляхи, які ведуть до місць дихання в легенях, де відбувається газообмін. Провідні шляхи включають ті, що розташовані як зовні, так і всередині легень.

Шляхи, розташовані *зовні* легень, складаються з наступного:

- **Носові порожнини**, які представляють собою два великих заповнених повітрям простори у верхній частині дихальної системи (і, під час форсованого дихання, ротова порожнина, розташована нижче носових порожнин).
- **Носоглотка**, яка розташована позаду носових порожнин і над рівнем м'якого піднебіння та сполучається знизу з ротоглоткою, яка знаходиться позаду ротової порожнини.
- **Гортань**, яка є порожнистим трубчастим органом, що містить хрящовий каркас, відповідальний за утворення звуків.
- **Трахей**, яка є гнучкою повітряною трубкою, що тягнеться від гортані до грудної клітки. Вона служить провідником для повітря, і в середостінні розгалужується на парні головні бронхи.
- **Парні головні (первинні) бронхи**, які входять у корінь правої або лівої легені.

Всередині легень *головні бронхи* зазнають значного розгалуження, що зрештою призводить до утворення *розподільних бронхіол*.

**Бронхіоли** представляють собою кінцеву частину провідних шляхів. Разом внутрішні бронхи та бронхіоли складають *бронхіальне дерево*.

**Респіраторна частина** - це та частина дихального тракту, в якій відбувається газообмін.

Послідовно вона включає:

- **Респіраторні бронхіоли**, які беруть участь як у проведенні повітря, так і в газообміні.
- **Альвеолярні ходи**, які є видовженими дихальними шляхами, утвореними злиттям отворів, що ведуть до альвеол.
- **Альвеолярні мішки**, які представляють собою простори, оточені скупченнями альвеол.

**Альвеоли**, які є основними місцями газообміну. Кровоносні судини входять до легень разом з бронхами. Артерії розгалужуються на менші судини, слідуючи за бронхіальним деревом у речовину легені. Капіляри приходять у тісний контакт із термінальними дихальними одиницями - альвеолами. Ці тісні взаємовідносини між альвеолярними повітряними просторами та легеневими капілярами є структурною основою для газообміну в паренхімі легень.

**Повітря**, що проходить через дихальні шляхи, має бути **кондиціонованим**, перш ніж досягне термінальних дихальних одиниць. Кондиціонування повітря відбувається в провідній частині дихальної системи і **включає зігрівання, зволоження та видалення твердих частинок**. Слизові та серозні секрети відіграють важливу роль у процесі кондиціонування. Ці секрети зволожують повітря, а також затримують частинки, яким вдалося прослизнути повз спеціальні короткі товсті волоски (вібриси) в носових порожнинах. Слиз, доповнений цими серозними секретами, також запобігає зневодненню нижнього епітелію рухомим повітрям. Слиз покриває майже всю просвітну поверхню провідних шляхів і постійно виробляється келихоподібними клітинами та слизовидільними залозами в стінках проходів. Слиз та інші секрети переміщуються до глотки за допомогою скоординованих хвилеподібних рухів війок і потім зазвичай ковтаються.

#### **Присінок носової порожнини**

- ✓ Присінок носової порожнини є частиною зовнішнього носа та сполучається спереду із зовнішнім середовищем. Він вистелений **багатошаровим плоским епітелієм**, який є продовженням шкіри обличчя, і містить різну кількість вібрис (волосків), які затримують великі частинки, перш ніж вони потраплять з потоком повітря до решти порожнини. **Сальні залози** також присутні, і їхні секрети сприяють затриманню твердих частинок. Ззаду, де закінчується присінок, багатошаровий плоский епітелій стає тоншим і переходить у **псевдобагатошаровий епітелій**, який характеризує дихальну ділянку. **У цьому місці сальні залози відсутні.**

#### **Дихальна ділянка носової порожнини**

Дихальна ділянка становить більшу частину об'єму носових порожнин. Вона вистелена дихальною слизовою оболонкою, яка містить на своїй поверхні **війчастий, псевдобагатошаровий циліндричний епітелій**. **Нижній шар -**

**власна пластинка** - щільно прикріплений до окістя та охрястя сусідньої кістки або хряща. Медіальна стінка дихальної дялянки, носова перегородка, гладка, але бічні стінки утворені складками через наявність трьох полицеподібних кісткових виступів, які називаються **носовими раковинами або турбінатами**. Носові раковини поділяють кожну носову порожнину на окремі повітряні камери та відіграють подвійну роль. Вони збільшують площу поверхні та створюють турбулентність повітряного потоку, що дозволяє більш ефективно кондиціонувати вдихуване повітря.

**Війчастий, псевдобагатошаровий циліндричний епітелій дихальної слизової оболонки** складається з п'яти типів клітин:

- **Війчасті клітини** - високі циліндричні клітини з війками, які виступають у слиз, що покриває поверхню епітелію.
- **Келихоподібні клітини**, які синтезують і секретують слиз.
- **Щіткові клітини** - загальна назва для тих клітин дихальних шляхів, які мають короткі, тупі мікроворсинки.
- **Дрібнозернисті клітини (клітини Кульчицького)**, які нагадують базальні клітини, але містять секреторні гранули. Це ентероендокринні клітини APUD-системи.
- **Базальні клітини** - стовбурові клітини, з яких походять інші типи клітин.

Епітелій дихальної області носової порожнини, по суті, такий самий, як і епітелій, що вистилає більшість частин, які знаходяться далі в провідній системі.

**Слизова оболонка дихальної ділянки зігріває, зволожує та фільтрує вдихуване повітря.**

**Власна пластинка дихальної слизової оболонки** має багату судинну мережу/сітку, яка включає складний набір капілярних петель. Розташування судин дозволяє нагрівати вдихуване повітря кров'ю, що тече через частину петлі, найближчу до поверхні. Капіляри, розташовані біля поверхні, розташовані рядами; кров тече перпендикулярно до потоку повітря, подібно до того, як це відбувається в механічній системі теплообміну. Ці ж судини можуть переповнюватися кров'ю та ставати проникними під час алергічних реакцій або вірусних інфекцій, таких як звичайна застуда. Тоді власна пластинка розтягується рідиною, що призводить до значного набряку слизової оболонки з подальшим звуженням повітряного проходу, що ускладнює дихання. Власна пластинка також містить слизові залози, багато з яких мають серозні півмісяці. Їхні секрети доповнюють секрет келихоподібних клітин у дихальному епітелії.

**Слизова оболонка дихальної ділянки зігріває, зволожує та фільтрує вдихуване повітря.**

**Власна пластинка дихальної слизової оболонки** має багату судинну мережу/сітку, яка включає складний набір капілярних петель. Розташування

судин дозволяє нагрівати вдихуване повітря кров'ю, що тече через частину петлі, найближчу до поверхні. Капіляри, розташовані біля поверхні, розташовані рядами; кров тече перпендикулярно до потоку повітря, подібно до того, як це відбувається в механічній системі теплообміну. Ці ж судини можуть переповнюватися кров'ю та ставати проникними під час алергічних реакцій або вірусних інфекцій, таких як звичайна застуда. Тоді власна пластинка розтягується рідиною, що призводить до значного набряку слизової оболонки з подальшим звуженням повітряного проходу, що ускладнює дихання. Власна пластинка також містить слизові залози, багато з яких мають серозні півмісяці. Їхні секрети доповнюють секрет келихоподібних клітин у дихальному епітелії. Збільшуючи площу поверхні, носові раковини (турбінати) підвищують ефективність зігрівання вдихуваного повітря. Турбінати також підвищують ефективність фільтрації вдихуваного повітря за допомогою процесу турбулентного осадження. Потік повітря розбивається на вихори турбінатами. Частинок, що знаходяться у завислому стані в потоці повітря, викидаються з потоку і прилипають до вкритої слизом стінки носової порожнини. Частинок, що потрапили в цей шар слизу, транспортуються до глотки за допомогою скоординованих хвилеподібних рухів війок і потім проковтуються.

**Нюхова ділянка** розташована на частині купола кожної носової порожнини і, в різній мірі, на суміжних латеральній і медіальній стінках носа. Вона вкрита спеціалізованою нюховою слизовою оболонкою. У живій тканині ця слизова оболонка вирізняється своїм злегка жовтувато-коричневим кольором, зумовленим пігментом нюхового епітелію та пов'язаних з ним нюхових залоз. У людини загальна площа нюхової слизової оболонки становить лише близько 10 см<sup>2</sup>; у тварин з гострим нюхом загальна площа нюхової слизової оболонки значно більша. Наприклад, деякі породи собак мають понад 150 см<sup>2</sup>. Власна пластинка нюхової слизової оболонки безпосередньо прилягає до окістя підлеглої кістки. Ця сполучна тканина містить численні кровоносні та лімфатичні судини, немієлінізовані нюхові нерви, мієлінізовані нерви та нюхові залози. Нюховий епітелій, як і епітелій дихальної області, також є псевдобагатошаровим, але він містить зовсім інші типи клітин. Крім того, він не містить келихоподібних клітин.

**Нюховий епітелій складається з таких типів клітин:**

- ✓ **Нюхові рецепторні клітини** — це біполярні нейрони, які простягаються на всю товщину епітелію та входять до центральної нервової системи.
- ✓ **Опорні, або суспенкулярні клітини** — це стовпчасті клітини, які подібні до клітин нейроглії та забезпечують механічну та метаболічну підтримку нюховим рецепторним клітинам. Вони синтезують і секретують білки, що зв'язують одоранти.
- ✓ **Базальні клітини** — це стовбурові клітини, з яких диференціюються нові нюхові рецепторні клітини та опорні клітини.

- ✓ **Щіткові клітини** — це той самий тип клітин, який зустрічається в дихальному епітелії.

#### **Носоглотка.**

- ✓ Мікрофотографія демонструє високий, війчастий циліндричний епітелій з великою кількістю лімфоїдної тканини в підслизовому шарі. У цього молодого дорослого, який не курить, відсутня плоскоклітинна метаплазія епітелію.

**Гортань (larynx)** - це дихальний шлях, що з'єднує ротоглотку з трахеєю.

Ця складна трубчаста область дихальної системи утворена пластинками гіалінового та еластичного хряща неправильної форми (надгортанник та голосові відростки черпакуватих хрящів). Крім того, що гортань служить провідником для повітря, вона також є органом для утворення звуків. Над голосовими складками розташована видовжена кишеня в гортані, яка називається шлуночком. над шлуночком знаходиться ще одна пара складок слизової оболонки - шлуночкові складки, або хибні голосові зв'язки. Ці складки не мають власного м'язового забезпечення, як справжні голосові зв'язки, і тому не беруть участі в модуляції звуку під час фонації. Проте вони та шлуночок відіграють важливу роль у створенні звукового резонансу. Запалення та набряк гортані, спричинені вірусами (наприклад, вірусом звичайної застуди) та іншими мікроорганізмами, називається гострим ларингітом. Симптоми гострого ларингіту можуть включати охриплість або, у більш важких випадках, повну втрату голосу, кашель та утруднення ковтання та дихання. Хронічний ларингіт зазвичай викликається тривалим впливом подразнюючих речовин, таких як тютюновий дим, пил та/або забруднене повітря.

*Гортань вистелена багат шаровим плоским епітелієм і війчастим псевдобагат шаровим циліндричним епітелієм.*

*Поверхня голосових зв'язок, що контактує з просвітом, вкрита багат шаровим плоским епітелієм, як і більша частина надгортанника. Епітелій служить для захисту слизової оболонки від стирання швидкоплинним потоком повітря.*

*Решта гортані вистелена війчастим псевдобагат шаровим циліндричним епітелієм, який характерний для дихальних шляхів. Сполучна тканина гортані містить змішані слизово-серозні залози, які секретують свій секрет через протоки на поверхню гортані. Голосові складки контролюють потік повітря через гортань і вібрують для створення звуку. Голосові складки, які також називають голосовими зв'язками, — це дві складки слизової оболонки, що виступають у просвіт гортані. Вони орієнтовані в передньо-задньому напрямку і визначають бічні межі отвору гортані, голосову щілину (rima glottidis). Опорна зв'язка та скелетний м'яз, голосовий м'яз (vocalis muscle), знаходяться всередині кожної голосової складки. Зв'язки та внутрішні м'язи гортані з'єднують сусідні хрящові пластинки та відповідають за створення*

напруги в голосових складках і за відкриття та закриття голосової щілини. Зовнішні м'язи гортані прикріплюються до хрящів гортані, але беруть початок у позагортанних структурах. Ці м'язи рухають гортань під час ковтання. Виштовхуване з легень повітря, проходячи через вузький простір голосової щілини, змушує голосові складки вібрувати. Вібрації змінюються шляхом модуляції напруги на голосових складках і шляхом зміни ступеня відкриття голосової щілини. Ця зміна вібрацій створює звуки різної висоти. Звуки, створені в гортані під час процесу фонації (голосоутворення), модифікуються у верхніх відділах дихальної системи (носоглотка, носова порожнина та додаткові пазухи носа) та ротовій порожнині (ротоглотка, м'яке та тверде піднебіння, язик, зуби, губи тощо) для створення індивідуальних звуків мовлення (різні голосні та приголосні звуки).

**Трахея** — це коротка, гнучка повітряна трубка діаметром близько 2,5 см і довжиною близько 10 см. Вона служить провідником для повітря; крім того, її стінка сприяє кондиціонуванню вдихуваного повітря.

Трахея тягнеться від гортані приблизно до середини грудної клітки, де вона розділяється на два головних (первинних) бронхи. Просвіт трахеї залишається відкритим завдяки розташуванню ряду хрящових кілець.

Стінка трахеї складається з чотирьох чітко визначених шарів:

- **Слизова оболонка (Mucosa)**, що складається з в'їчастого псевдобагатошарового епітелію та еластичної, багатой на волокна власної пластинки (*lamina propria*).
- **Підслизова оболонка (Submucosa)**, що складається з трохи щільнішої сполучної тканини, ніж власна пластинка.
- **Хрящовий шар (Cartilaginous layer)**, що складається з С-подібних гіалінових хрящів.
- **Адвентиція (Adventitia)**, що складається зі сполучної тканини, яка з'єднує трахею з сусідніми структурами.

Унікальною особливістю трахеї є наявність ряду С-подібних гіалінових хрящів, які розташовані один над одним, утворюючи опорну структуру. Ці хрящі, які можна описати як скелетний каркас, запобігають з collapse просвіту трахеї, особливо під час видиху. Волокнисто-еластична тканина та гладкі м'язи, трахейний м'яз (*trachealis muscle*), з'єднують проміжок між вільними кінцями С-подібних хрящів на задній межі трахеї, поруч зі стравоходом.

**Епітелій трахеї**, як і інших частин дихальних шляхів, складається з в'їчастих, слизових (келихоподібних) та базальних клітин.

- ✓ **В'їчасті клітини**, що вкривають усю товщу епітелію, мають війки, що забезпечують рух слизу до глотки, видаляючи дрібні частки з легень.
- ✓ **Слизові клітини**, подібні до кишкових келихоподібних клітин, розташовані між в'їчастими клітинами та також вкривають усю товщу

епітелію. Їх кількість збільшується при хронічному подразненні дихальних шляхів.

- ✓ **Щіткові клітини** мають тупі мікрворсинки та контактують з нервовими закінченнями, функціонуючи як рецепторні клітини.
- ✓ **Дрібні зернисті клітини (клітини Кульчицького)** є представниками ентероендокринних клітин, що виробляють катехоламіни та поліпептидні гормони. Їх функція до кінця не з'ясована.
- ✓ **Базальні клітини** служать резервним пулом для заміни клітин в епітелії.

В епітеліальному шарі ці клітини, що належать до дисоційованої нейроендокринної системи (англ. DNES, або APUD-системи) організму, лежать поодиноці (дисоційовано), складають 3 – 4 % від числа епітеліоцитів повітроносних шляхів.

**Типові місця локалізації бронхіальних ендокриноцитів – ділянки біфуркації бронхів легеневих часток.** Апікальні відростки цих клітин виходять за межі епітеліального пласта; в базальній частині нагромаджуються численні дрібні гормономісні гранули. До клітин Кульчицького підходять вільні нервові закінчення, з якими ці клітини утворюють синаптичні контакти, формуючи так звані *нейроепітеліальні легеневі тільця*.

Функцію клітин Кульчицького пов'язують з моніторингом та регуляцією вмісту Оксигену і вуглекислого газу в просвіті повітроносних шляхів – із залученням як паракринних, так і нейрорегуляторних механізмів. **Вони синтезують і накопичують у гранулах біогенні аміни та пептидні гормони: серотонін, ацетилхолін, кальцетонін, антидіуретичний гормон, соматостатин, бомбензин, холецистокініноподібний пептид.** За посередництва означених біологічно активних речовин бронхіальні ендокриноцити здійснюють паракринний вплив на величину просвіту, швидкість кровотоку, інтенсивність секреторних процесів в окремих сегментах бронхіального дерева; через нейроепітеліальні легеневі тільця клітин Кульчицького можуть долучатися до центральних нейрорегуляторних механізмів підтримання кисневого гомеостазу.

**Базальна мембрана та власна пластинка.**

- ✓ В епітелії трахеї є товста "базальна мембрана" (25-40 мкм), яка під електронним мікроскопом виглядає як щільно упаковані колагенові волокна.
- ✓ Її можна вважати товстою сітчастою пластинкою, частиною *власної пластинки*. У курців вона може бути ще товщою через подразнення.
- ✓ Решта власної пластинки - це типова пухка сполучна тканина з лімфоцитами, плазматичними клітинами, мастоцитами, еозинофілами та фібробластами.

- ✓ Тут також є лімфоїдна тканина (є розвитковим та функціональним еквівалентом лімфоїдної тканини, пов'язаної з бронхами (BALT)).

Межа між слизовою та підслизовою оболонками визначається **еластичною мембраною**.

Серед колагенових волокон розкидані численні еластичні волокна.

Там, де закінчується власна пластинка, еластичний матеріал є більш поширеним, і у зразках, забарвлених для виявлення цих волокон (за Ван-Гізон), видно чітку смугу еластичного матеріалу.

Ця смуга або еластична мембрана позначає межу між власною пластинкою та підслизовою оболонкою.

Проте, у препаратах, забарвлених гематоксиліном та еозином, ця межа не є очевидною.

**Підслизова оболонка** відрізняється від такої в більшості інших органів, де ця сполучна тканина зазвичай має щільний характер. У трахеї підслизова оболонка є відносно пухкою сполучною тканиною, подібною за зовнішнім виглядом до власної пластинки, що ускладнює визначення місця її початку. Дифузна лімфатична тканина та лімфатичні вузлики характерно поширюються в цей шар з власної пластинки. Підслизова оболонка містить більші розподільні судини та лімфатичні судини стінки трахеї. У підслизовій оболонці також знаходяться підслизові залози, що складаються з ацинусів, які секретують слиз, із серозними півмісяцями. Їхні протоки складаються з простого кубічного епітелію та проходять через власну пластинку, щоб доставити свій продукт, переважно глікопротеїни, на поверхню епітелію. Залози особливо численні в безхрящовому проміжку на задній частині трахеї. Деякі з них проникають крізь м'язовий шар у цьому місці і, отже, також знаходяться в адвентиції. Підслизовий шар закінчується там, де його волокна сполучної тканини зливаються з охрястям хрящового шару

**Хрящі трахеї та трахеальний м'яз** відокремлюють підслизову оболонку від адвентиції. Хрящі трахеї (близько 16-20 у людей) мають С-подібну форму, іноді анастомозуються. Вони забезпечують гнучкість та підтримують просвіт трахеї. З віком гіаліновий хрящ може частково замінюватися кістковою тканиною, втрачаючи гнучкість.

**Адвентиція (зовнішній шар)** розташована зовні від хрящових кілець і трахеального м'яза. Вона з'єднує трахею з сусідніми структурами та містить найбільші кровоносні судини, нерви та лімфатичні судини, що забезпечують живлення та дренаж стінки трахеї.

**Бронхи.** Трахей ділиться на два головних бронхи, які входять до кожної легені. У середині легенів головні бронхи розгалужуються на менші бронхи, які називаються частковими бронхами. Права легеня має три частки, а ліва - дві, тому правий бронх ділиться на три часткові бронхи, а лівий - на два. Кожен частковий бронх постачає одну частку легені. Далі часткові бронхи діляться на

ще менші бронхи, які називаються сегментарними бронхами. Права легеня має 10 сегментів, а ліва - 8. Кожен сегментарний бронх постачає один сегмент легені. Стінки бронхів мають хрящові кільця, які допомагають їм залишатися відкритими. У міру того, як бронхи стають меншими, хрящові кільця стають меншими і менш численними. У найменших бронхів, які називаються **бронхіолами**, хрящові кільця повністю зникають. Бронхи відіграють важливу роль у диханні. Вони забезпечують провідність повітря з трахеї до легенів. Крім того, вони допомагають очищати легені від слизу та інших частинок. Бронхи можна ідентифікувати за їх хрящовими пластинками та циркулярним шаром гладкої мускулатури. Друга зміна, що спостерігається в стінці внутрішньолегеневого бронха, це додавання гладкої мускулатури для формування повного циркулярного шару. Гладка мускулатура стає все більш помітним шаром у міру зменшення кількості хряща. Спочатку гладка мускулатура розташована у переплетених пучках, утворюючи безперервний шар. У менших бронхах гладка мускулатура може здаватися переривчастою.

**Бронхіоли.** Бронхолегеневі сегменти далі поділяються на легеневі часточки; кожна часточка забезпечується **бронхіолою**. Тонкі сполучнотканинні перегородки, які частково відокремлюють сусідні часточки, можуть бути представлені на поверхні легені як ледь помітні багатокутні ділянки.

**Легеневі ацинуси** є меншими структурними одиницями, які складають часточки. Кожен ацинус складається з термінальної бронхіоли та респіраторних бронхіол і альвеол, які вона аерує. Таким чином, найменшою функціональною одиницею легеневої структури є респіраторна бронхіолярна одиниця. Вона складається з однієї респіраторної бронхіоли та альвеол, які вона забезпечує.

### **Структура бронхіол**

- ✓ Бронхіоли (<1мм) - гілки сегментарних бронхів, що розгалужуються до термінальних, а ті - до респіраторних.
- ✓ Не містять хрящів та залоз.
- ✓ Епітелій великих бронхіол - війчастий псевдостратифікований циліндричний, поступово стає простим війчастим циліндричним, потім кубічним у дрібних бронхіолах.
- ✓ Келихоподібні клітини є у великих, але відсутні в термінальних (крім курців/подразників).
- ✓ Замість хряща - невелика кількість хрящової тканини, особливо в місцях розгалуження.
- ✓ Товстий шар гладкої мускулатури присутній у всіх бронхіолах. Термінальні бронхіоли вистелені простим кубічним епітелієм з клітинами Клара (секретують ліпопротеїн та CC16, запобігаючи злипанню просвіту) між війчастими клітинами.

- ✓ CC16 - маркер пошкодження легень; його рівень знижується в бронхіальному дереві при пошкодженні (клітин Клара), але може підвищуватися в сироватці через витік.

### Функція бронхіол

- ✓ **Респіраторні бронхіоли** – перша частина бронхіального дерева, де відбувається газообмін.
- ✓ Вони є перехідною зоною дихальної системи, беручи участь як у проведенні повітря, так і в газообміні.
- ✓ Мають невеликий діаметр та вистелені кубічним епітелієм.
- ✓ Епітелій початкових сегментів містить як війчасті клітини, так і **клітини Клара**
- ✓ Дистально переважають клітини Клара.
- ✓ Поодинокі щітчасті клітини та клітини з щільним ядром також присутні вздовж респіраторної бронхіоли.
- ✓ Розсіяні, тонкостінні вип'ячування – альвеоли – відходять від просвіту респіраторних бронхіол
- ✓ **Альвеоли** – це місця, де повітря виходить і надходить у бронхіолу для газообміну.

**Альвеоли.** Альвеоли – місце газообміну. Їх велика кількість (150-250 млн на легеню) збільшує площу поверхні газообміну до  $\sim 75 \text{ м}^2$  (розмір тенісного корту). Кожна альвеола ( $\sim 0.2 \text{ мм}$  в діаметрі) – це тонкостінна поліедрична камера, що з'єднується з альвеолярним мішком.

**Альвеолярні протоки:** видовжені дихальні шляхи майже без стінок, їх межею є альвеоли. Кільця гладкої мускулатури знаходяться у вузлоподібних міжальвеолярних перегородках.

- **Альвеолярні мішки:** простори, оточені скупченнями альвеол, куди вони відкриваються. Зазвичай знаходяться на кінці альвеолярної протоки, але можуть бути й уздовж неї.
- Альвеолярні мішечки зазвичай знаходяться на кінці альвеолярної протоки, але можуть зустрічатися і вздовж її довжини.
- Альвеоли оточені та відокремлені одна від одної надзвичайно тонким шаром сполучної тканини, який містить кровоносні капіляри.
- Тканина між сусідніми альвеолярними повітряними просторами називається *альвеолярною перегородкою або септальною стінкою*

**Альвеолярний епітелій складається з альвеолярних клітин I та II типу та поодиноких щітчасті клітин.**

- **Альвеолярні клітини (альвеолоцити, пневмоцити I типу,** також відомі як пневмоцити I типу, складають лише 40% усіх клітин альвеолярної вистилки.
- Це надзвичайно тонкі плоскі клітини; вони вкривають більшу частину (95%) поверхні альвеол.

- Ці клітини з'єднані між собою та з іншими клітинами альвеолярного епітелію за допомогою оклюзійних з'єднань.
- З'єднання утворюють ефективний бар'єр між повітряним простором і компонентами септальної стінки.
- Альвеолярні клітини I типу не здатні до поділу клітин.
- **Щіточкові клітини** також присутні в альвеолярній стінці, але їх небагато. Вони можуть служити рецепторами, які контролюють якість повітря в легенях.
- **Альвеолярні макрофаги** очищають альвеоли від пилу, пилку та інших твердих частинок, а також від еритроцитів, які можуть потрапити в альвеоли при серцевій недостатності. Деякі з них мігрують вгору по бронхіальному дереву і видаляються з організму, інші залишаються в сполучній тканині перегородки, де можуть накопичуватися протягом життя. У легенях міських жителів і курців часто зустрічаються макрофаги, заповнені частинками вуглецю, антракотичним пігментом і кремнеземом. Альвеолярні макрофаги також борються з інфекціями, такими як туберкульоз, але деякі бактерії можуть виживати в них і викликати рецидив захворювання при пошкодженні макрофагів.

Плевра – це оболонки грудної порожнини (вісцеральна – легені, парієтальна – стінки). Обидві утворені гладкими поверхнями з серезною рідиною.

#### **Вісцеральна плевра:**

- Зовнішній шар: плоскі мезотеліальні клітини.
- Під ними: пухка **волокниста сполучна тканина** (без чіткої базальної мембрани).
- Зовнішній **еластичний шар**.
- Інтерстиціальний шар: пухка **волокниста строма** з лімфатичними та кровоносними судинами, нервами, поодинокими гладкими міоцитами.
- Внутрішній **еластичний шар** (з'єднується з еластичними волокнами міжальвеолярних перегородок).
- Шари можуть варіювати, особливо в міжчасточкових перегородках.

#### **Парієтальна плевра (внутрішня стінки грудної порожнини):**

- Подібна будова до вісцеральної, але простіша.
- Зазвичай має лише один **еластичний шар**.
- Розташована на шарі жирової тканини, під якою – щільна **волокниста сполучна тканина**, що переходить в окістя ребер та перимізій міжреберних м'язів.

**Основні гістологічні компоненти: мезотелій, волокниста сполучна тканина, еластичні волокна, гладкі міоцити (поодинокі).**

### **Питання для самоконтролю**

1. Який тип епітелію вистилає більшу частину повітроносних шляхів? Опишіть його особливості та функції.
2. Чим відрізняється епітелій нюхової ділянки носової порожнини від епітелію інших її відділів? Які клітини там присутні?
3. Які зміни в гістологічній будові відбуваються при переході від трахеї до термінальних бронхіол?
4. Опишіть будову альвеоли. Які типи клітин ви знаєте та які їхні функції?
5. Що таке аерогематичний бар'єр? Перерахуйте його складові та поясніть його функціональне значення.
6. Які основні гістологічні шари виділяють у стінці трахеї? Опишіть їх.
7. Чим відрізняються респіраторні бронхіоли від термінальних бронхіол гістологічно та функціонально?
8. Опишіть будову плеври. Які шари виділяють та з якої тканини вони утворені?
9. Які хрящі формують скелет гортані? Які особливості будови голосових складок?
10. Порівняйте гістологічну будову великого бронха та бронхіоли. Які елементи зникають або стають менш вираженими?

### **Список використаних джерел:**

#### **Основна:**

1. Гістологія. Цитологія. Ембріологія: підручник для студентів / за ред. О. Д. Луцика, Ю. Б. Чайковського. Вінниця: Нова книга, 2020. 496 с.
2. Гістологія Цитологія. Ембріологія : підручник / за редакцією Луцик О.Д., Чайковський Ю.Б. Вінниця : Нова книга, 2018. 592 с.
3. Павлина В., Росс М.Г. Гістологія: підручник і атлас у 2-х томах. Том 1. : підручник. Київ : «Медицина», 2021. 480 с.
4. Павлина В., Росс М.Г. Гістологія: підручник і атлас у 2-х томах. Том 2. : підручник. Київ : «Медицина», 2021. 624 с.
5. Луцький А. С. Оптимізація проведення протоколу екстракорпорального запліднення при використанні преімплантаційної генетичної діагностики. «Молодий вчений» Харківський національний медичний університет. Медичні науки № 1 (53), 2018. С. 41-44.
6. Сілкина Ю. В., Веропотвелян М. П., Данкович Н. О. Медична ембріологія з основами тератології: навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів МОЗ України. / за заг. ред. і передм. Ю. Б. Чайковський. Вінниця: Нова книга, 2019. 206 с.
7. Омельковець Я. А. Загальна цитологія й гістологія: навч. посіб. Луцьк: ПП Іванюк В. П., 2017. 334 с.

8. Держинський М. Е., Пазюк Л. М., Вороніна О. К. [та ін.]. Альбом для лабораторних занять з курсу "Загальна цитологія". Київ, 2020. 76 с.
9. Павліна Войцех, Росс Майкл Г. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології: пер. з англ. 8-го вид.: у 2 т. Т. 1 / наук. ред. перекладу: О. Степаненко, Ю. Чайковський. К.: ВСВ «Медицина», 2021. 462 с.
10. Степаненко О. Ю., Мірошніченко О. В., Зайченко Л. О. [та ін.]. Цитологія, гістологія та ембріологія. Атлас: навч. посіб. Київ: ВСВ «Медицина», 2020. 152 с.
11. Степаненко О. Ю., Мар'єнко Н. І. Гістологія, цитологія та ембріологія: атлас гістологічних зображень з описами – Київ: Медицина, 2025. – 327 с.
12. Степаненко О. Ю., Мірошніченко О. В., Зайченко Л. О. [та ін.]. Цитологія, гістологія та ембріологія. Атлас: навч. посіб. Київ: ВСВ «Медицина», 2020. 152 с.
13. Eroschenko V. P. Atlas of Histology with functional correlations. Philadelphia: Wolters Kluwer Health. 2017. 617 p.
14. Mescher A. L. Junqueira's Basic Histology: Text and Atlas. McGrawHill. 16th ed., 2021. 576 p.

**Додаткова:**

1. Гістологія з основами гістологічної техніки / За редакцією В. П. Пішака. Підручник. Київ: КОНДОР, 2008. 400 с.
2. Луцик О. Д., Яценко А. М., Вишемирська Л. Д. [та ін.]. Методична розробка для контролю засвоєння студентами гістологічних препаратів та електронних мікрофотографій. Модуль І. Львів, ЛНМУ, 2011. 34 с.
3. Білий Р. О., Наконечна О. В., Яценко А. М. [та ін.]. Методична розробка для контролю засвоєння студентами гістологічних препаратів та електронних мікрофотографій зі спеціальної гістології систем органів. Модуль 2. Львів, ЛНМУ, 2011. 34 с.
4. Гістологія з основами гістологічної техніки / За редакцією В. П. Пішака. Підручник. Київ: КОНДОР, 2008. 400 с.
5. Gartner L. P., Hiatt J. L. Color atlas and text of histology. Philadelphia: Wolters Kluwer Health. 2014. 525 p.
6. Junqueira L. C., Mescher A. L. Junqueira's Basic Histology: text and atlas. 12th ed. New York: McGraw-Hill Medical. 2010. 467 p.
7. Ross M. H., Pawlina W. Histology: a text and atlas: with correlated cell and molecular biology. 17th ed. Philadelphia: Wolters Kluwer Health. 2016. 984 p.

8. Vasudeva N., Mishra S. Textbook of human histology with colour atlas and practical guide. New Delhi: Jaypee Brothers Medical Publishers. 2014. 440 p.

### **Електронні інформаційні ресурси**

1. Навчальний посібник «Короткий курс лекцій з загальної гістології»  
<https://info.odmu.edu.ua/chair/histology/fileinfo/40/106209>
2. Навчальний посібник «Короткий курс лекцій зі спеціальної гістології»  
<https://info.odmu.edu.ua/chair/histology/fileinfo/40/106210>
3. <http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/histocatquery.htm>
4. <http://education.denniskunkel.com/>
5. <http://education.med.nyu.edu/virtualmicroscope/collection/23/>
6. <http://histology.medicine.umich.edu/>