

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені В. Н. КАРАЗІНА

ВЧЕННЯ ПРО ТКАННИ

Методичні рекомендації для самостійної роботи студентів
біологічного факультету 1-го року навчання
з дисципліни «Анатомія та гістологія людини»
спеціальності: 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)

Електронний ресурс

Харків – 2024

УДК 611.018(072)
В 90

Рецензенти:

Н. Ю. Селюкова – д-р біол. наук, старший дослідник, доцент ДУ «Інститут проблем ендокринної патології ім. В. Я. Данилевського НАМН України»;

О. В. Волобуєва – канд. мед. наук, доцент, завідувач кафедри інфекційних хвороб та клінічної імунології медичного факультету Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна.

*Затверджено до розміщення в мережі Інтернет рішенням Науково-методичної ради
Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна
(протокол № 7 від 16 квітня 2024 року)*

В 90 **Вчення** про тканини : методичні рекомендації для самостійної роботи студентів біологічного факультету 1-го року навчання з дисципліни «Анатомія та гістологія людини» спеціальності: 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) [Електронний ресурс] / уклад. С. О. Шерстюк, С. А. Наконечна. – Харків : ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2024. – (PDF 82 с.)

Методичні рекомендації (електронний ресурс) для студентів з дисципліни «Анатомія та гістологія людини» розроблені у відповідності з діючими програмами з анатомії та гістології людини для студентів вищих навчальних закладів освіти. Посібник призначений для роботи студентів під час підготовки до занять з курсу «Біологія та здоров'я людини». До кожної теми наведені перелік практичних навичок та контрольних питань. Теми проілюстровані рисунками та схемами, які полегшують сприйняття матеріалу та сприяють його кращому засвоєнню. Матеріали дають змогу сформуванню у студентів правильне розуміння закономірностей будови організму людини. Для студентів біологічного факультету.

УДК 611.018(072)

© Харківський національний університет
імені В. Н. Каразіна, 2024

© Шерстюк С. О., Наконечна С. А., уклад., 2024

ЗМІСТ

Вступ до морфології та гістології.....	4
Тема 1. Вступ до морфології. Мета і задачі морфології.....	7
Анатомічні і гістологічні терміни.....	7
Методи дослідження в анатомії та гістології.....	8
Мікроскопія, види мікроскопії. Правила роботи з мікроскопом.....	9
Тема 2. Будова клітини.....	13
Загальна будова клітини, мембрана клітини, цитоплазма, органели.....	13
Цитоскелет, мікрофіламенти, ядро клітини.....	21
Тема 3. Ембріологія.....	25
Життєвий цикл клітини.....	25
Розмноження.....	27
Гаметогенез.....	34
Етапи індивідуального розвитку людини.....	36
Гісто- й органогенез.....	39
Онтогенез.....	41
Тема 4. Тканини.....	46
Епітеліальні тканини.....	46
Власне сполучні тканини.....	51
Сполучні тканини зі спеціальними властивостями.....	57
Система крові і органи кровотворення.....	58
Скелетні сполучні тканини.....	65
Скелетна кісткова тканина.....	69
М'язові тканини.....	73
Нервова тканина.....	76
Література.....	81

ВСТУП

«Гістологія» - розділ біології, що вивчає будову тканин живих організмів. Гістологія є важливою галуззю медицини, хірургії, вкрай істотною для до- і післяопераційного аналізу, а також загальної біології.

Вивчення цієї дисципліни покликано до формування та розвитку загальних і професійних компетентностей у сфері середньої освіти (Біологія та здоров'я людини), необхідних для виконання професійних завдань та обов'язків прикладного характеру в галузі сучасної освіти (за предметною спеціалізацією «Біологія та здоров'я людини»), педагогіки та методики освіти, здатності до самостійної педагогічної діяльності в умовах закладів загальної середньої освіти, позашкільних закладів різних типів із широким доступом до продовження навчання.

Програма з анатомії та гістології людини для вищих закладів освіти України III-IV рівнів акредитації складена для спеціальності «Середня освіта» 014, галузі знань 01 «Освіта/педагогіка» за освітньо-професійною програмою 014.05 «Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)» для освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр» із кваліфікацією «Викладач закладу вищої освіти (біологія). Вчитель біології та основ здоров'я».

Обсяг навчального навантаження студентів описаний у кредитах ECTS - залікових кредитах, які зараховуються студентам при успішному засвоєнні ними відповідного розділу (залікового кредиту). Кількість кредитів: 5,0. Загальна кількість годин: 150.

Розділ 1. Вступ до морфології та гістології

1. Введення в морфологію.
2. Будова клітини.
3. Ембріологія.
4. Тканини.

Розділ 2. Опорно-рухова система

5. Osteологія.
6. Артросиндесмологія.
7. Міологія.

Розділ 3. Спланхнологія

8. Анатомія травної системи.
9. Анатомія дихальної системи.
10. Анатомія сечо-статевої системи.
11. Анатомія ендокринної системи.
12. Анатомія імунної системи.

Розділ 4. Нерви і судини

13. Серцево-судинна система.
14. Нервова система.
15. Органи чуття.

Кінцеві цілі дисципліни:

- аналізувати інформацію про морфологію людини, системи, що складають органи та тканини;
- визначати типи тканин та систем організму людини;
- трактувати варіанти мінливості структури органів, дефекти розвитку;
- інтерпретувати індивідуальні особливості будови тканин організму людини;
- передбачати взаємозалежність ембріонального розвитку та функцій органів людини, їх мінливість під дією екологічних факторів;
- визначати вплив соціальних умов та праці на розвиток організму людини в онтогенезі;
- демонструвати володіння морально-етичними принципами відношення до живої людини та її тіла як об'єкту морфологічного дослідження.

Система організації навчального процесу спонукає студентів систематично вчитися на протязі навчального року. Видами навчальних занять у відповідності з навчальним планом є:

а) лекції; б) практичні заняття; в) самостійна робота студентів;

Засвоєння теми контролюється на практичних заняттях у відповідності з конкретними цілями. Рекомендується застосовувати такі засоби діагностики рівня підготовки студентів: комп'ютерні тести, контроль практичних навичок знання гістологічних препаратів з наступним аналізом та оцінкою статевих, вікових, індивідуальних особливостей будови; аналіз закономірностей пренатального й раннього постнатального розвитку органів людини, варіантів мінливості органів, дефектів розвитку.

Контроль поточної навчальної діяльності здійснюється на кожному практичному занятті викладачем відповідно до конкретних цілей теми, на практичних підсумкових заняттях – відповідно до конкретних цілей змістовних розділів. На всіх практичних заняттях здійснюється об'єктивний вид контролю теоретичної підготовки та засвоєння практичних навичок.

Підсумковий контроль засвоєння знань здійснюється по їх завершенню. Оцінка успішності студента з дисципліни є рейтинговою і виставляється за багатобальною шкалою як середня арифметична оцінка засвоєння відповідних розділів і має визначення за системою ECTS та шкалою, прийнятою в Україні.

Теми семінарських (практичних, лабораторних) занять

№	Назва	Кількість годин
1	Вступ до морфології. Мета і задачі морфології. Анатомічні і гістологічні терміни. Методи дослідження в анатомії та гістології. Мікроскопія, види мікроскопії. Правила роботи з мікроскопом.	3
2	Будова клітини. Загальна будова клітини, мембрана клітини, цитоплазма, органели. Цитоскелет, мікрофіламенти, ядро клітини.	3
3	Ембріологія. Етапи індивідуального розвитку людини.	3
4	Тканини. Типи тканин організму людини. Нервова тканина.	3
	Разом	12

Завдання для самостійної (індивідуальної) роботи студентів

№	Види, зміст самостійної роботи	Кільк. годин
Розділ 1.		
1	Оволодіти умінням: роботи з оптичним мікроскопом. Уміти: готувати тимчасові і постійні препарати для мікроскопіювання, демонструвати на препаратах будову клітин.	5
2	Оволодіти умінням: малювати схеми поділу клітини, діаграми клітинного циклу. Умінням: розпізнавати органели тваринної та рослинної клітини. Знати методи цитологічних досліджень.	5
3	Оволодіти умінням: малювати схеми розвитку зародка людини в ембріогенезі. Знати стадії розвитку і демонструвати їх за допомогою наочності.	5
4	Оволодіти умінням: малювати схеми будови тканинних гістологічних препаратів. Умінням розпізнавати тканинні препарати. Знати сучасну класифікацію та номенклатуру тканин організму людини.	5
	Разом	20

Тема 1. Вступ до морфології. Мета і задачі морфології

Морфологія — розділ біології, що займається вивченням форми та будови організмів та їх специфічних структурних особливостей.

Предметом вивчення гістології є мікроскопічна будова клітин, з яких складаються тканини, органи й системи організму людини та їх зміни в різноманітних умовах існування (ріст, вікові зміни, пристосування).

Основна задача гістології:

- вивчення будови клітин, тканин та органів;
- встановлення зв'язків між різноманітними явищами й загальних закономірностей.

На відміну від анатомії гістологія вивчає будову живої матерії на мікроскопічному та електронно-мікроскопічному рівні. При цьому вивчення будови різноманітних структурних елементів проводиться з урахуванням виконуваних ними функцій.

Анатомічні і гістологічні терміни.

Найменування з компонентами-власними назвами — це невід'ємна складова у назвах структур опорно-рухового апарату, серцево-судинної, нервової, травної, дихальної, видільної та ін. систем, органів чуття тощо.

У морфології (анатомія, гістологія, ембріологія, цитологія та ін.) епоніми вживають давно й постійно. Авторські назви охоплюють широкий спектр анатомічних утворень від найважливіших вузлових до менш важливих для практичної медицини.

Український Стандарт 2001 року, на базі яких створено словники, довідники: в анатомії іменами авторів названо:

вузли (12), зв'язки (12), шляхи (11), залози (10), пучки (10), отвори (9), горбки (8), протоки (8), нерви (6), закрутки (6), ядра (6), вени (5), м'язи (4), складки (4), трикутники (4), тобто зафіксовано усього 15 найпоширеніших епонімічних термінів, у яких кількісно переважають такі загальні назви, наприклад:

- верхньощелепна пазуха (Гаймора);
- лемешово-носовий хрящ (Якобсона);
- стеговий трикутник (Скарпи);
- зернисті ямочки (Пахіоні);
- стегова перегородка (Кльоке);
- міст (Варолія), *pons* — це відділ головного мозку, розташований між продовгуватим мозком і ніжками мозку, названий на честь Варолія Констанцо (1543–1575) — італійського анатома.
- слухова труба (Евстахія);
- покривна перетинка (Корті);
- припупкові вени (Бурова, Саппея).

Таке широке застосування термінів-словосполук у термінологічній системі анатомії пояснюють тим, що, систематизуючи терміни цієї галузі знань, використовують біноміальний принцип, характерний для рослинного і

тваринного світу, за яким до родової назви додають видову характеристику, наприклад:

- закуток (Трольча),
- верхній закуток (Пруссака),
- передній закуток (Трьольча); -
- сальні залози (Цайса),
- війкові залози (Молля),
- нюхові залози (Боумена).

До методів морфологічних досліджень відносяться наступні:

Метод антропометрії - вимір розмірів тіла та його частин (поздовжніх, поперечних, обхватних, товстотних, вагових), оцінка пропорцій тіла і склад його маси;

Метод антропоскопії, який відноситься до так званих описуваних ознак, які оцінюються балами з застосуванням спеціально розроблених шкал оцінок. Цей метод широко поширений при оцінці ознак статевого дозрівання та інших показників біологічного віку людини;

Метод спостереження – є основою морфологічних наук. Використовується на **мікроскопічному** та **макроскопічному** рівнях.

Додаткові методи дослідження в анатомії та гістології:

- лабораторні методики
- рентгенографія
- комп'ютерна томографія
- ядерно-магнітний резонанс
- ультразвукове дослідження
- електроміографія
- реовазографія
- інші морфологічні дослідження:

*метод гістологічного і гістохімічного дослідження з наступним вивченням мікроструктур за допомогою світової або електронної мікроскопії.

*методи виміру рухомості в суглобах (гоніометрія) і сили м'язевих груп (динамометрія).

Методи дослідження в гістології:

Існує два методи гістологічного дослідження – *стандартний і терміновий*.

Стандартний метод полягає в проходженні всього ланцюжка тривалої підготовки матеріалу.

Терміновий метод застосовується, коли результат потрібно дізнатися протягом години, і за необхідності негайно зробити операцію.

Мікроскопія, види мікроскопії. Правила роботи з мікроскопом.

Мікроскопи поділяють на три основні групи:

- оптичні,
- електронні,
- сканувальні зондові.

Оптичні мікроскопи працюють за рахунок фокусування, дифракції і відбиття електромагнітних хвиль видимого діапазону на препараті. Різновидами оптичної мікроскопії є флуоресцентна, конфокальна, багатофотонна мікроскопія.

Інноваційна мікроскопія є основою методології гістології, оскільки дозволяє детально розглянути та проаналізувати тканинну структуру, вивчити особливості розвитку та наявності новоутворень будь-якого характеру.

Ультратонкі методи дослідження в гістології поділяють на кілька видів:

1. Світловий метод мікроскопії - застосовує СКЛАДНІ оптичні системи зі збільшенням до 2 000 разів. Вони дають можливість розглянути будову клітин, їх найтонші деталі.
2. Ультрафіолетовий - використовує мікроскоп з короткими хвилями, які перетворюють нерозрізнене зображення в детальне за допомогою люмінесцентних екранів та спеціального перетворювача хвилі.
3. Фазово-контрастний мікроскоп використовується для отримання зображення з підвищеною контрастністю та точністю.
4. Електронний мікроскоп відрізняється чудовою глибиною різкості та широким діапазоном збільшення. Його роздільна здатність у разі перевершує світловий метод.

Електронний мікроскоп побудований на тому самому принципі, тільки замість світлових хвиль використовуються потоки електронів із значно меншою довжиною хвилі, що дозволяє спостерігати об'єкти розміром менше ніж 0,2 мікрметри.

Розрізняють сканувальні та трансмісійні електронні мікроскопи.

Сканувальний, або растровий електронний мікроскоп дає менше розділення (до 0,4 нанометра), але дозволяє створити тривимірне зображення поверхні досліджуваного об'єкту. Перевагою цих мікроскопів є широкий діапазон збільшення: від 10-кратного до 500 000 разів, що дозволяє створювати зображення як відносно великих, так і дуже дрібних об'єктів. Такі можливості досягаються за допомогою застосування точкового пучка електронів, який рухається по препараті, з наступним збиранням зображення поточною.

Сканувальні зондові мікроскопи використовують фізичний зонд, який рухається по поверхні зразка. Зонди являють собою тонкий щуп, приєднаний до детектору, який за допомогою вимірювання різних фізичних взаємодій (ефект квантового тунелювання, ємність, різниця потенціалів, п'єзоефект, магнітне поле, сили Ван дер Ваальса тощо) поточною сканує поверхню.

- Тунельний мікроскоп має роздільну здатність у десяти й соті частини нанометру, що дозволяє отримувати зображення окремих атомів у кристалічній ґратці твердого тіла.
- Атомний силовий мікроскоп є вдосконаленням тунельного і здатен вимірювати значну кількість механічних і магнітних взаємодій, які здійснює зонд.

Техніка гістологічного дослідження:

- Забір матеріалу
- Фіксація зразка. Робиться для того, щоб тканина органу не «померла». Це можуть бути різні розчини або кислоти, які складаються з одного або декількох компонентів. «Купання» частинки тканини може відбуватися декілька годин, а може і декілька діб. Усе залежить і від фіксатора, і від зразка матеріалу.
- Зразок тканини промивається у воді, після цього зневоднюється. Це робиться для подальшого заливання парафіном, тому що він у воді не розчиняється.
- Узятий матеріал заливається рідким парафіном, потім проводиться ряд процедур для його повного застигання. Далі тканину, оточену парафіном, формують в блоки.
- Робляться ультратонкі зрізи спеціальним ножом – **мікротомом**, блоки розрізають на пластини.
- З пластин видаляється парафін, і вони фарбуються для чітких обрисів клітин.
- Знову промивають і зневоднюють. І вже після тривалої попередньої підготовки кладуть на скло мікроскопа, змащене бальзамом. Вивчають будову тканини, і лікар робить висновок.

Виготовлення препаратів для мікроскопіювання:

1. **Виготовлення мазка.** На чисте знежирене предметне скло нанести невелику краплю дистильованої води, в неї за допомогою стерильної бактеріальної петлі внести невелику кількість маси мікроорганізмів і розподілити по поверхні скла. Мазок повинен бути тонким, діаметром близько 1 см. Якщо культура мікроорганізмів вирощувалася на рідкому живильному середовищі, за допомогою стерильної піпетки на чисте знежирене предметне скло наносять невелику краплю культуральної рідини, яка містить мікроорганізми. Краплю, яка містить мікроорганізми, можна розподілити по склу за допомогою стерильної бактеріальної петлі, або розподілити за допомогою грані іншого предметного (покривного) скла.
2. **Висушування мазка.** Проводять без нагрівання, при кімнатній температурі до повного випаровування води з поверхні предметного скла.
3. **Фіксація мазка.** Проводиться з метою: а) вбити мікроорганізми, щоб зробити безпечною подальшу роботу з ними; б) прикріпити мазок до поверхні скла, щоб він не змився при подальших маніпуляціях; в) зруйнувати поверхню структури клітини для полегшення проникнення барвників, що покращує забарвлення клітин. Зазвичай мазок фіксують у *полум'ї пальника*, при цьому

скло тримають за грані, мазком угору і 3–4 рази проносять крізь полум'я. Для дослідження внутрішньоклітинних структур мікроорганізмів використовують більш м'яку фіксацію – *етиловим спиртом (96 %), сумішшю етилового спирту і ефіру, ацетоном*.

4. **Забарвлення мазка.** Може бути **простим** (використовується один барвник) і **диференціальним** (використовується кілька барвників у певній послідовності). На охолоджений після фіксування мазок піпеткою наносять кілька крапель барвника (мазок повинен бути повністю вкритий шаром барвника), при цьому піпетка не повинна торкатися поверхні скла. Для кожного барвника існує свій час контакту з поверхнею зафіксованих клітин. У разі диференціального забарвлення барвники витримують на мазку вказаний уметодиці час і змивають водою або певним розчином.

5. **Промивання препарату.** Проводять дистильованою водою до «чистої води», тобто з поверхні скла повинна стікати прозора вода, скло при цьому тримають під кутом, і струм води направляють безпосередньо на мазок. Барвник, який не поглинувся клітинами, змивається.

6. **Висушування препарату.** Промите скло ретельно витирають з нижнього боку клаптиками фільтрувального паперу, а з іншого боку – обережно промокають воду з залишками барвника та висушують на повітрі або над полум'ям пальника. У разі неякісного висушування скла погіршується якість зображення під мікроскопом.

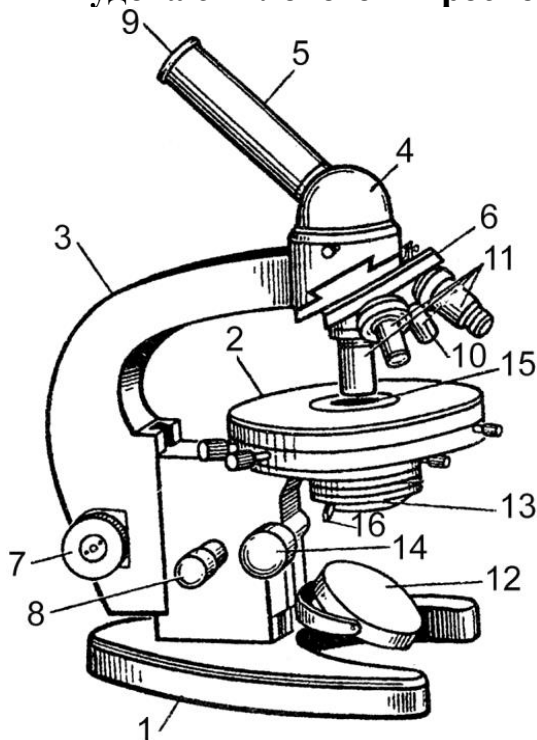
Порядок роботи з мікроскопом:

Для отримання достовірної інформації про тонку будову клітини мікроорганізму необхідно правильно виставляти освітлення об'єкта. Найбільш зручно для цього використовувати індивідуальні освітлювачі.

1. Встановити освітлювач у штатив мікроскопа й увімкнути.
2. Підняти тубус мікроскопа та встановити об'єктив 8х.
3. Підняти конденсор уверх до упору та повністю відкрити діафрагму конденсора.
4. Послабити гвинт, який тримає патрон освітлювача та плавними рухами повернути патрон, дивлячись у окуляр, візуально встановити максимальне освітлення та гвинтом закріпити патрон у даному положенні.
5. На абсолютно сухий препарат за допомогою скляної палички нанести 1-2 краплі імерсійного масла.
6. За допомогою клем закріпити препарат на предметному столику мікроскопа.
7. Прикрити діафрагму конденсора та, дивлячись в окуляр, за допомогою макрометричного гвинта встановити максимально чітке зображення рівномірно пофарбованої і тонкої ділянки мазка, предметне скло при цьому можна пересувати.
8. Не піднімаючи тубус, повернути револьвер і встановити об'єктив 90х, при цьому він повинен зануритися в імерсійне масло. Якщо цього не відбулося, опустити об'єктив у масло за допомогою макрометричного гвинта.

9. Повністю відкрити діафрагму конденсора та за допомогою мікрометричного гвинта встановити максимально чітке зображення об'єкта.
10. Для вивчення іншого об'єкта необхідно підняти тубус мікроскопа, перевести револьвер з об'єктивами на пусте гніздо, або на мале збільшення і тільки після цього встановити інший препарат.
11. Після роботи ватю, змоченою етиловим спиртом, зняти залишки масла з імерсійного об'єктива.

Будова світлового мікроскопу (рис.1):



I. Механічна частина

- 1 – підставка,
- 2 – предметний столик з отвором,
- 3 – тубусотримач,
- 4 – головка тубусотримача,
- 5 – тубус,
- 6 – револьвер з гніздами для об'єктів,
- 7-макрометричний гвинт грубої наводки,
- 8-мікрометричний гвинт тонкої наводки (тільки для роботи при великому збільшенні, поворот не більше ніж на 360°, краще на 180°).

II. Система спостереження:

- 9– окуляр,
- 10 – об'єктив малого збільшення (м/з),
- 11 – об'єктиви великого збільшення (в/з).

III. Освітлювальна система:

- 12– рухливо закріплене дзеркало з плоскою і увігнутою поверхнями (плоска поверхня використовується при якому освітленні, увігнута – при невеликому освітленні),
- 13– конденсор, який регулює контрастність зображення за допомогою гвинта (14),
- 15– ірисова діафрагма, розміщена під предметним столиком (2), регулює чіткість і якість зображення за допомогою ручки (16).

Питання для підготовки:

1. Морфологія як наука, її значення в біології.
2. Цілі й задачі морфології. Історія морфології.
3. Анатомічні, гістологічні терміни.
4. Методи досліджень в гістології.
5. Мікроскопія, види мікроскопії.
6. Пристрій світлового мікроскопу.
7. Правила та навички роботи зі світловим мікроскопом.
8. Предмет і задачі гістології.
9. Значення гістології для розуміння мікроструктурної здоров'я людини.
10. Гістохімія, імуногістохімія, гібридизація *in situ*, культура клітин і тканин.

Тема 2. Будова клітини.

Клітина – це структурна одиниця живих організмів, що являє собою певним чином диференційовану ділянку цитоплазми, оточену клітинною мембраною. Клітини існують як самостійні організми (бактерії, найпростіші, водорості, нижчі гриби) або в складі тіла багатоклітинних тварин, рослин, грибів.

Клітина – структурно-функціональна одиниця живого організму. Це елементарна жива система, яка здатна до самовідтворення. Клітина лежить в основі будови і розвитку всіх організмів, це найдрібніша частина організму, наділена його ознаками. Клітини живих організмів відрізняються за формою, розміром, особливостями організації та функціями. Більшість клітин мають розміри від 10 до 100 мкм. Клітини, з яких складається новий організм, не є ідентичними, однак усі вони побудовані за єдиним принципом, що свідчить про спільність походження живих організмів.

Клітинні організми поділяють на дві категорії: ті, що не мають типового ядра – доядерні, або прокаріоти (Procaruota) та ті, які мають ядро – ядерні, або еукаріоти (Eucaruota). До прокаріотів належать бактерії та синьо-зелені водорості, до еукаріотів – більшість рослин, гриби і тварини. Різниця між одноклітинними прокаріотами та еукаріотами більш суттєва, ніж між одноклітинними еукаріотами та вищими рослинами і тваринами.

Прокаріоти – доядерні організми, які не мають типового ядра, оточеного ядерною оболонкою. Генетичний матеріал представлений генофором – ниткою ДНК, яка утворює кільце. Ця нитка не набула складної будови, що характерна для еукаріотичних хромосом, вона не пов'язана з білками-гістонами. Поділ клітини простий, але йому передуює процес реплікації. У клітині прокаріотів відсутні мітохондрії, центріолі, пластиди, але може бути розвинена система мембран.

Бактерії та синьо-зелені водорості об'єднані в підцарство Дроб'янки. Клітина типових дроб'янок вкрита оболонкою із целюлози. Дроб'янки відіграють суттєву роль у кругообігу речовин у природі: синьо-зелені водорості – як синтетики органічної речовини, бактерії – як мінералізатори її. Багато бактерій мають медичне і ветеринарне значення як збудники хвороб.

Еукаріоти – ядерні організми, які мають ядро, оточене ядерною мембраною. Генетичний матеріал зосереджений переважно у хромосомах, які складаються з ниток ДНК та білкових молекул. Діляться ці клітини мітотично. Є центріолі, мітохондрії, пластиди. Серед еукаріотів є як одноклітинні, так і багатоклітинні організми.

Жива клітина – це упорядкована система, для якої є характерним отримувати ззовні, перетворювати і частково виділяти різні хімічні сполуки. У цілому це забезпечує фундаментальну властивість життя – *історичну неперервність біологічних процесів*.

Основні положення сучасної клітинної теорії:

1 Клітина – основна структурна, функціональна та генетична одиниця живого. Поза клітиною життя не існує. Клітина – відкрита біологічна система, що обмінюється з навколишнім середовищем речовинами та енергією.

2 Клітини різних організмів гомологічні (схожі за будовою та походженням).

3 Клітина утворюється з попередньої клітини (материнської) в результаті ділення. Самозародження клітини з неживої матерії неможливе.

4 Клітина – структурно-функціональна одиниця багатоклітинного організму, який володіє новими властивостями та ознаками, не характерними клітинам. Організм – цілісна система тканин та органів, пов'язаних між собою складними формами регуляції.

Клітина складається з трьох основних частин: ядра, цитоплазми та оболонки. Цитоплазма відмежована від зовнішнього середовища або від сусідніх клітин клітинною оболонкою (плазмалемою). Цитоплазма, в свою чергу, складається з *гіалоплазми та організованих структур*, до яких належать *органели і включення*.

ПОВЕРХНЕВИЙ АПАРАТ КЛІТИНИ

Основними складовими поверхневого апарату клітини є біомембрана та глікокалікс. Клітинні мембрани, які є найважливішим компонентом живої клітини, побудовані за єдиним принципом. Згідно рідинно-мозаїчної моделі, запропонованої в 1972 р. Д. Ніколсоном і С. Сінгером, до складу мембран входить бімолекулярний шар ліпідів, з яким пов'язані молекули білків.

Ліпіди - це нерозчинні у воді речовини, молекули яких поділяються на дві частини: гідрофільну “головку” та гідрофобні “хвости”. В біомембрані молекули ліпідів обох шарів обернені одна до одної гідрофобними хвостами, а їх гідрофільні голівки залишаються зовні, утворюючи гідрофільні поверхні. До складу мембран входять три групи ліпідів: фосfolіпіди, гліколіпіди та холестерин.

Білки мембран можна розділити на дві групи: периферійні (ті, що лежать на одній з поверхонь мембрани) та інтегральні (ті, що тією чи іншою мірою занурені в мембрану). Положення занурених білків в мембрані стабілізується периферійними білками.

Функції біологічних мембран

1. *Обмежуюча.* Мембрана обмежує цитоплазму від міжклітинного простору, і більшість клітинних органел від цитоплазми, захищає клітину від проникнення непотрібних речовин, підтримує її гомеостаз.

2. *Формування гідрофобної зони.* Гідрофобна зона є основним бар'єром, що оберігає клітину від проникнення більшості речовин. Ряд

найважливіших метаболічних процесів протікає тільки в неполярному середовищі.

3. *Бар'єрна*. Через мембрану проходять далеко не всі речовини, які знаходяться в клітині і поза її межами, тобто мембрана є напівпроникною.

4. *Транспортна*. Це перенесення речовин через мембрану, яка забезпечує переміщення певних молекул та іонів, створює трансмембранну різницю електричного потенціалу.

5. *Компартменталізація клітини*. Система внутрішніх мембран розділяє вміст клітини на відсіки (компартменти). В них зосереджені певні речовини, необхідні для виконання конкретних функцій. Всі мембранні органели є внутрішньоклітинними компартментами.

6. *Утворення органел*. Мембранні органели забезпечують одночасне протікання багатьох різноспрямованих метаболічних процесів.

7. *Рецепторна*. Наявність в мембрані різноманітних рецепторів, що сприймають хімічні сигнали у вигляді гормонів, медіаторів та інших біологічноактивних речовин, обумовлює здатність клітини змінювати метаболічну активність.

8. *Утворення міжклітинних контактів*. Біомембрани можуть утворювати наступні види контактів:

- *простий контакт* (зближення мембран клітин на відстань 15-20 нм);
- *щільний замикальний контакт*, непроникний для макромолекул і іонів (злиття ділянок плазмалем сусідніх клітин);
- *десмосоми* (ділянки ущільнення між клітинами, які утворюють механічні зв'язки);
- *щілинний контакт*;
- *синаптичний контакт* (нейрони).

Наведені види контактів важливі для взаємодії клітин і утворення тканин.

9. *Енерготрансформуюча*. Створення градієнта заряду на внутрішній мембрані мітохондрії. Використання цього потенціалу для утворення АТФ.

Інтегральні білки забезпечують передачу інформації в двох напрямках: через мембрану у бік клітини і назад. Інтегральні білки бувають двох типів: переносники і *каналоутворюючі*. Останні вистилають канали, заповнені водою. Через неї здійснюється проходження ряду розчинених неорганічних речовин з одного боку мембрани на інший. Більшість білків мембрани є ферментами. *Напівінтегральні* білки утворюють на мембрані біохімічний «конвейер», на якому в певній послідовності здійснюється перетворення речовин.

На зовнішній поверхні плазматичної мембрани в тваринній клітині білкові і ліпідні молекули пов'язані з вуглеводними ланцюгами і утворюють *глікокалікс*. Вуглеводні ланцюги виконують роль рецепторів. Завдяки ним

здійснюється міжклітинне розпізнавання, клітина набуває здатності специфічно реагувати на зовнішні впливи.

Під біомембраною з боку цитоплазми є кортикальний шар і внутрішньоклітинні фібрилярні структури, що забезпечують її механічну стійкість.

В рослинних клітинах зовні мембрани розташована щільна структура - клітинна оболонка, або клітинна стінка, що складається з полісахаридів (в основному целюлоза). Вона виконує захисну функцію, утворює зовнішній каркас клітини, надає їй форми і бере участь у формуванні осмотичних властивостей.

ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма складає основну масу клітини. Це весь її внутрішній вміст, за винятком ядра. Містить 75-85 % води, 10-20 % білків і багато інших речовин, але в менших кількостях. При вивченні клітини за допомогою світлового мікроскопа цитоплазма представляється гомогенною, безбарвною, прозорою, в'язкою рідиною. Проте, електронний мікроскоп дозволив побачити складну багатокомпонентну, поліфункціональну, високопорядковану структуру цитоплазми. Цитоплазма складається з цитозолу (цитоплазматичний матрикс), внутрішньоклітинних органел і включень.

Цитозоль. Цитозоль складає значну частину цитоплазми (~55 % загального об'єму клітини) за винятком органел. Цитозоль - це структурований колоїд, що складається з складної суміші розчинених у воді органічних макромолекул - білків, жирів, вуглеводів, малих органічних молекул (амінокислот, моносахаридів, нуклеотидів, жирні кислоти і т. п.), а також неорганічних речовин. Містить до 10 000 різних видів білків, здебільшого ферментів.

Фізичні властивості цитозолу:

1. Колоїд може переходити з більш рідкого стану - золю, в більш твердий стан - гель.
2. Постійний броунівський рух молекул і постійне зіткнення молекул ініціює метаболічні реакції.
3. Перехід ділянок цитоплазми зі стану гелю в стан золю і навпаки обумовлює *циклоз* - рух цитоплазми.
4. За допомогою хімічних буферів підтримується постійність рН.
5. Підтримується певний розмір і форма клітини.

Хімічний склад і властивості цитозолу:

1. Неорганічні речовини: вода, солі, газ. Властивості води:
 - розчинник для всіх речовин клітини;
 - багато речовин іонізуються водою;
 - середовище для протікання реакцій та учасник багатьох з них;

- вода сприяє пересуванню речовин в клітині, з клітини і в клітину;
- вода є хорошим терморегулятором.
- 2. Органічні речовини: білки, вуглеводи, ліпіди, нуклеотиди.
- органічні речовини забезпечують специфіку будови та функцій клітин;
- запасні речовини - глікоген, ліпіди;

Біологічні властивості цитозолю:

1. Забезпечення метаболізму;
2. Здатність до руху;
3. Забезпечення росту і диференціювання клітин;
4. Підтримка гомеостазу клітини;
5. Містить органели, сприяє виконанню ними специфічних функцій.

ОРГАНЕЛИ

Органели - постійні компоненти клітини, що мають певну будову і виконують певні функції. Їх можна розділити на дві групи: мембранні і немембранні. Мембранні органели мають одну або дві мембрани.

До **одномембранних** органел відносять ендоплазматична сітка (ЕПС), або ендоплазматичний ретикулум (ЕР), комплекс Гольджі (КГ), лізосоми, пероксисоми та ін. До **двомембранних** органел відносять мітохондрії й пластиди, а до **немембранних** - рибосоми, клітинний центр, притаманний клітинам тварин, мікротрубочки, мікрофіламенти.

ОДНОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ

Ендоплазматична сітка (ЕПС) знайдена у всіх еукаріотичних клітинах, але відсутня в прокаріотичних клітинах, яйцеклітині і зрілих еритроцитах. ЕПС утворена сіткою мембранних трубочок, цистерн і овальних везикул. ЕПС структурово пов'язана з оболонкою ядра. Розрізняють два типи ЕПС: гладеньку і зернисту, хоча вони структурово пов'язані між собою. Зерниста ЕПС несе на своїй поверхні рибосоми, яких немає на поверхні гладенької ЕПС.

Функції зернистої ЕПС:

1. Участь в процесі синтезу білків;
2. Накопичення і модифікація білків, що синтезуються;
3. Упаковка білків у везикули, які синтезуються і транспортуються до місця використання;
4. Утворення мембранної системи гладенької ЕПС.

Функції гладенької ЕПС:

1. Синтез фосfolіпідів та вуглеводів;
2. Накопичення і модифікація синтезованих речовин;
3. Упаковка їх у везикули і транспортування до місця використання;

4. Участь в процесах детоксикації шляхом біохімічного ферментативного перетворення токсинів у нетоксичні речовини, які є більш зручними для екскреції.

Комплекс Гольджі (КГ), або апарат Гольджі (АГ) - органела, знайдена в клітині італійським дослідником Камілло Гольджі в 1898 р.

Він утворений комплексом з десятків ущільнених дископодібних мембранних цистерн, мішечків та трубочок. Секреторні клітини мають сильно розвинену цю органелу. Внутрішній простір КГ заповнений матриксом, який містить спеціальні ферменти.

КГ має дві зони: зону формування, куди поступає матеріал з ЕПС за допомогою транспортних везикул, і зону дозрівання, де формується секрет і зрілі секреторні мішечки.

Функції комплексу Гольджі:

1. Накопичення і модифікація синтезованих в ЕПС макромолекул;
2. Утворення складних секретів і секреторних везикул;
3. Синтез і модифікація вуглеводів, утворення глікопротеїнів;
4. КГ грає важливу роль в оновленні цитоплазматичної мембрани шляхом утворення мембранних везикул та їх подальшого злиття з клітинною мембраною;
5. Утворення лізосом і пероксисом.

Спеціальні функції комплексу Гольджі:

1. Формування акросоми сперматозоїда під час сперматогенезу;
2. Віттелогенез - процес синтезу і формування жовтка в яйцеклітині.

Лізосоми (від грец. lisis - руйнування, розщеплювання, сома – тіло) - пухирці більших або менших розмірів, заповнені гідролітичними ферментами (протеазами, нуклеазами, ліпазами і іншими).

Лізосоми в клітинах не є самостійними структурами. Вони утворюються за рахунок активності ЕПС та КГ. Основна функція лізосом - внутрішньоклітинне розщеплення і перетравлення речовин, які надійшли в клітину або знаходяться в ній.

Розрізняють первинні і вторинні лізосоми (травні вакуолі, фагосоми, аутолізосоми), залишкові тільця, аутофагуючі вакуолі.

1. *Первинні лізосоми* - тільця невеликих розмірів з рівномірним нещільним вмістом. Ферменти знаходяться в неактивному стані.

2. *Вторинні лізосоми* - більші тільця з нерівномірним вмістом. В них відбувається активний процес перетравлення макромолекул та клітинних структур. Утворюються шляхом злиття первинних лізосом з речовинами, які поглинаються клітиною.

3. *Залишкові тільця*. Неперетравлений в лізосомах матеріал залишається в них, зменшується в розмірах, утворюючи залишкові тільця в

цитоплазмі.

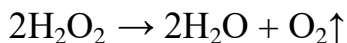
- *Аутофагуючі вакуолі*. Первинні лізосоми можуть зливатися з зовнішніми і внутрішніми структурами клітини і руйнувати їх. При цьому утворюються великі пухирці, вкриті загальною мембраною, різної форми і щільності. Такі тільця називаються *аутофагосомами*, а сам процес перетравлення цілої клітини – *аутофагія*.

Функції лізосом:

1. Перетравлення речовин, які надходять в клітину ззовні в процесі фагоцитозу.
2. Перетравлення пошкоджених внутрішньоклітинних макромолекул і органел та тих, що виконали свою функцію (аутофагія).
3. Участь у перетравлення загинлих клітин.
4. Рециклізація органічних молекул, розщеплення білків, вуглеводів та нуклеїнових кислот до мономерів для повторного їх використання в процесах синтезу.

Порушення функціонування лізосом призводить до розвитку важких патологічних станів організму. Це спадкові захворювання, що одержали назву *хвороб накопичення*, оскільки пов'язані з аномальним накопиченням в клітині «неперетравлених» речовин, які заважають нормальному функціонуванню клітини.

Пероксисоми – дрібні мембранні пухирці, які містять ферменти каталазу та пероксидазу. Свою назву ці органели одержали від перекису водню (H_2O_2), який утворюється в клітині в біохімічних реакціях. Ферменти пероксисом, перш за все каталаза, нейтралізують цю токсичну сполуку, викликаючи її розщеплення з виділенням води і кисню.



Пероксисоми також беруть участь в метаболізмі ліпідів, холестерину та ін. При генетичних порушеннях, коли в клітинах печінки і нирок новонародженого

відсутні пероксисоми (хвороба Цельвегера), дитина живе всього декілька місяців.

У цитоплазмі клітин рослин містяться *вакуолі*. Вони відокремлені від цитоплазми одинарною мембраною - *тонопластом*. Порожнина вакуолі заповнена клітинним соком, який є водним розчином неорганічних солей, глюкози, органічних кислот та інших речовин. Вони виконують запасуючу, видільну, осмотичну та лізосомну функції.

Ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми і вакуолі утворюють *вакуолярну систему* клітини, окремі елементи якої можуть переходити один в один при перебудові і зміні функції мембран.

ДВОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ

Мітохондрії - це органели, які перетворюють енергію хімічних зв'язків органічних речовин в енергію фосфатних зв'язків молекул АТФ, які клітині зручно використовувати для всіх видів її діяльності. Мітохондрії є досить великими органелами (0,2 - 2,0 мкм), вкритими двома мембранами. Вони зустрічаються майже у всіх еукаріотичних клітинах, за винятком анаеробних найпростіших і еритроцитів. Мітохондрії хаотично розподілені по цитоплазмі, хоча частіше виявляються біля ядра або в місцях з високими потребами енергії.

Зовнішня мембрана мітохондрій легко проникна для багатьох невеликих молекул. Вона містить ферменти, що перетворюють речовини в реакційноздатні субстрати.

Внутрішня мембрана утворює вирости всередину матриксу - *кристи*. На цих мембранах розташовані ферменти, які обумовлюють процеси утворення АТФ, наприклад, окислювально-відновні ферменти, АТФ-синтетази та специфічні транспортні білки.

Міжмембранний простір зокрема використовується для створення градієнта іонів водню на внутрішній мембрані.

Матрикс – це вміст мітохондрії, де протікає значна кількість біохімічних реакцій. У матриксі виявляються рибосоми і молекули мітохондріальної ДНК, які забезпечують синтез частини необхідних для функціонування мітохондрії білків.

Основна інтегральна функція мітохондрій - утворення молекул АТФ, що містять макроергічні зв'язки між фосфатними залишками.

Перед поділом клітини кількість мітохондрій в цитоплазмі збільшується, а потім вони більш менш рівномірно розподіляються між дочірніми клітинами.

Пластиди - двомембранні органели клітин рослин і деяких тварин (джгутикових). У клітинах вищих рослин розрізняють три типи пластид: хлоропласти, хромопласти та лейкопласти.

Хлоропласти – забарвлені у зелений колір завдяки пігменту хлорофілу. Вони виконують функцію фотосинтезу. **Лейкопласти** – безбарвні пластиди, які відрізняються від хлоропластів відсутністю розвиненої ламелярної системи. В них запасуються поживні речовини. **Хромопласти** – пластиди, які надають забарвлення (жовтого, червоного та ін.) пелюсткам, плодам, листкам.

НЕМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ

Рибосоми це невеликі немембранні органели. Вони містяться в цитоплазмі, мітохондріях і пластидах. Кожна рибосома складається з двох частин: малої і великої субодиниць. До складу першої входять молекули білку і одна молекула рибосомальної РНК (рРНК), до другої - білки і три молекули рРНК. Субодиниці рибосом збираються в ядерці.

Рибосоми можуть вільно знаходитись в цитоплазмі або бути зв'язані з ЕПС, входячи до складу зернистої ЕПС.

Основною функцією рибосом є синтез білку. Білки, що утворилися на рибосомах, сполучених з мембраною ЕПС, надходять в її цистерни, тоді як білки, що синтезуються на вільних рибосомах, залишаються в гіалоплазмі. Наприклад, в еритроцитах на вільних рибосомах синтезується гемоглобін.

Цитоскелет - це сітка білкових фібрил і мікротрубочок, що покривають зсередини цитоплазматичну мембрану і пронизують внутрішній простір клітини. Він притаманний всім еукаріотичним клітинам, лежить в основі війок і джгутиків найпростіших, хвостиків сперматозоїдів, веретена поділу клітин. Цитоскелет складається з трьох типів структур: *мікротрубочок* (найтовщі елементи), утворених декількома білковими фібрилами з глобулярного білку тубуліну; *мікрофіламентів* (найтонші елементи), утворених глобулярним білком актином; їм притаманна скоротливість; *проміжних філаментів* (комбінація декількох мікрофіламентів).

Елементом цитоскелету притаманна здатність збиратися з мономерів при необхідності і розбиратися після виконання певної функції.

Функції цитоскелету:

1. Підтримка об'єму і форми клітин;
2. Зміна форми клітин;
3. Пересування органел і транспортних везикул;
4. Утворення мультиферментних комплексів;
5. Структуризація цитозолу та інтеграція цитоплазми;
6. Утворення веретена поділу під час мітозу;
7. Утворення війок і джгутиків у найпростіших;
8. Утворення міжклітинних контактів (десмосом);
9. Забезпечення скоротливої функції м'язових волокон;
10. Зміна фазового стану цитозолу: перехід золь - гель шляхом регульованого розбирання або збирання елементів цитоскелету.

Клітинний центр (центросома) – немембранна органела, розташована поблизу ядра. Складається з двох взаємоперпендикулярних *центріолей*. Кожна центріоль являє собою циліндр, стінки якого утворені триплетами радіально розташованих мікротрубочок. Клітинний центр має власну нуклеїнову кислоту, завдяки чому кількість центріолей в клітині подвоюється перед поділом її генетичного матеріалу.

Основними функціями клітинного центру є формування веретена поділу в клітинах, що діляться, та утворення мікротрубочок цитоскелету.

Базальні тільця лежать в цитоплазмі в основі війок та джгутиків. Кожне базальне тільце є циліндром, утвореним дев'ятьма триплетами мікротрубочок. Базальні тільця здатні відновлювати війки та джгутики після їхньої втрати.

Війки та джгутики можна віднести до органел спеціального призначення, оскільки вони зустрічаються в небагатьох клітинах, зокрема війкового епітелію, сперматозоїдах, у найпростіших, у зооспор водоростей, мохів, папоротей і т.п.

До органел спеціального призначення відносять також *міофібрили* м'язових волокон, *нейрофібрили* нейронів.

ВКЛЮЧЕННЯ

У цитоплазмі клітин є також *включення* - непостійні компоненти, що виконують функцію запасання поживних речовин (краплі жиру, глібкі глікогену), різних секретів, підготовлених до виведення з клітини. До включень відносять також деякі пігменти (білірубін, ліпофусцин) та ін. Включення синтезуються в клітині в процесі її життєдіяльності та метаболізуються.

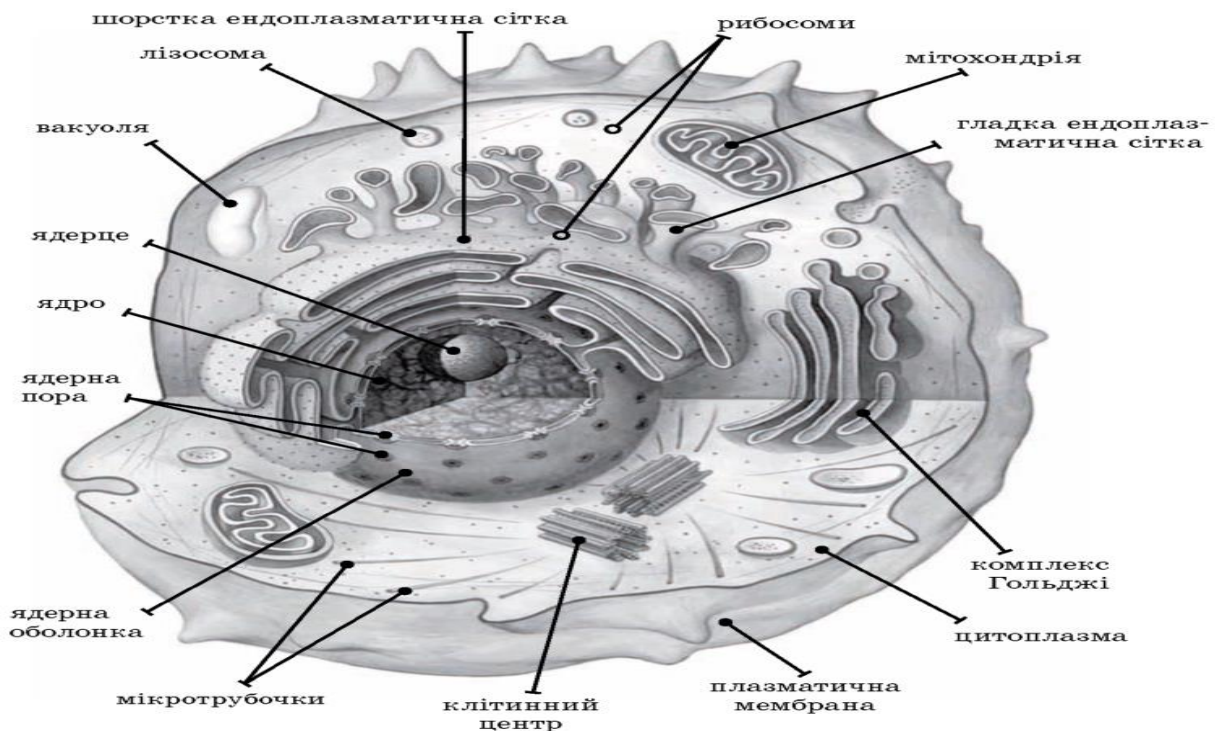


Рис. 2. Будова клітини.

Ядро є найбільшою і найважливішою двомембранною органелою еукаріотичних клітин (середні розміри ядра складають близько 10 мкм). Ядро хоча б на одному з етапів диференціювання містять всі еукаріотичні клітини. Воно розташовується в цитоплазмі, і завжди займає центральне положення.

Форма ядра частіше всього кругляста або куляста, але зустрічаються також і видовжені, лопатеві і розгалужені ядра. Їх форма може залежати від форми клітини або її функціонального стану. Наприклад, в лейкоцитів в процесі життєдіяльності ядро може набувати сегментованої форми.

Ядро виконує генетичну і морфофізіологічну функції. Генетична функція ядра полягає в зберіганні і передачі спадкової інформації, яка передається дочірнім клітинам при розподілі. Морфофізіологічна функція ядра полягає в постійному контролі життєдіяльності клітини. Цей контроль здійснюється за допомогою мРНК, які синтезуються в ядрі в процесі реалізації певних

генетичних програм при диференціюванні клітини або у відповідь на дію чинників зовнішнього середовища.

Роль ядра в клітині була доведена в експериментах на одноклітинній водорості ацетабулярії, якій притаманна дуже високою здатність до регенерації. Розділення клітини на дві частини шляхом перерізання ніжки, при якому ядро залишалося в одній з частин, приводило до добудови частиною водорості з ядром іншої частини, тоді як без'ядерна частина гинула. А обмін ділянками ніжки з ядром ацетабулярій білого і зеленого кольору викликав через деякий час зміну кольору і решти частини рослини, що була пересаджена.

У зв'язку з виконанням тієї або іншої функції ядро може знаходитися в стані поділу або в метаболічно активному стані. Будову ядра і його структурних компонентів звичайно розглядають в період його метаболічної активності.

Основну масу ядра складають білки – до 96%. 80% з них доводиться на частку нуклеопротейнів: близько 70% – дезоксирибонуклеопротейнів (ДНП) і близько 10% – рибонуклеопротейнів (РНП). В ядрі зосереджена майже вся ДНК клітини (99%) і набагато менше РНК. Присутні в ядрі і прості білки (гістони, глобуліни). В ньому міститься багато білків-ферменти, наприклад, ферменти, що каталізують реакції синтезу нуклеотидів, нуклеїнових кислот, білків та ін. В ньому також присутні амінокислоти, нуклеотиди, ліпіди і невелика кількість мінеральних речовин, зокрема іони кальцію, мангану, феруму, купруму та ін. Основними структурними компонентами ядра є ядерна оболонка, ядерний матрикс, хроматин і ядерця.

Ядерна оболонка (каріотека) утворена двома мембранами, між якими знаходиться порожнина – перинуклеарний простір. Зовнішня мембрана безперервно зв'язана з мембранами гранулярного ендоплазматичного ретикулуму, а перинуклеарний простір сполучається з порожнинами його каналців і цистерн. Зовнішня мембрана може бути шорсткою від прикріплених до неї рибосом.

Місцями внутрішня і зовнішня мембрани оболонки зливаються і утворюють пори. Навкруги пори між краями мембран розташовуються білкові глобули, і в центрі порового отвору також є крупна глобула. Отвір пори покритий тонкою діафрагмою. За складність будови ядерні пори називають поровими комплексами. Через порові комплекси здійснюється транспорт речовин. З ядра в цитоплазму виходить РНК і субодиниці рибосом, а з цитоплазми в ядро надходять моонуклеотиди та білки, в тому числі ферменти, а також АТФ й іони. Порові комплекси займають від 10 до 50% поверхні ядерної оболонки залежно від типу клітин та їх активності. В ядрах молодих і метаболічно активних клітин порових комплексів зазвичай більше. Функція ядерної оболонки полягає в регуляції обміну речовин між ядром і цитоплазмою. На внутрішній стороні ядерної оболонки розташовані білки ядерної ламіни, які надають форму і об'єм самій органелі, беруть участь у збиранні ядерної оболонки після поділу генетичного матеріалу. До них прикріплюються також частини хромосом.

Основну речовину ядра – ядерний матрикс – називають **нуклеоплазмою**, або **каріоплазмою**. Нуклеоплазма є безструктурною масою, в якій помітні гранули. Вона пов'язана з матриксом цитоплазми через ядерні пори. В нуклеоплазмі міститься багато білків-ферментів, що каталізують обмін амінокислот, нуклеотидів, білків і т.ін. Функції нуклеоплазми, як і цитоплазматичного матриксу, полягають у взаємозв'язку всіх структурних компонентів ядра, і здійсненні ряду ферментних реакцій.

Ядерця – непостійні структури: вони зникають на початку поділу клітини і знову з'являються в кінці його. Утворення їх пов'язане з хромосомами, які мають ділянку з ядерцевим організатором. Ядерця містять білки і РНК. Основні функції ядерця: 1) синтез рибосомальної РНК; 2) утворення субодиниць рибосом; 3) синтез ядерних білків (гістонів).

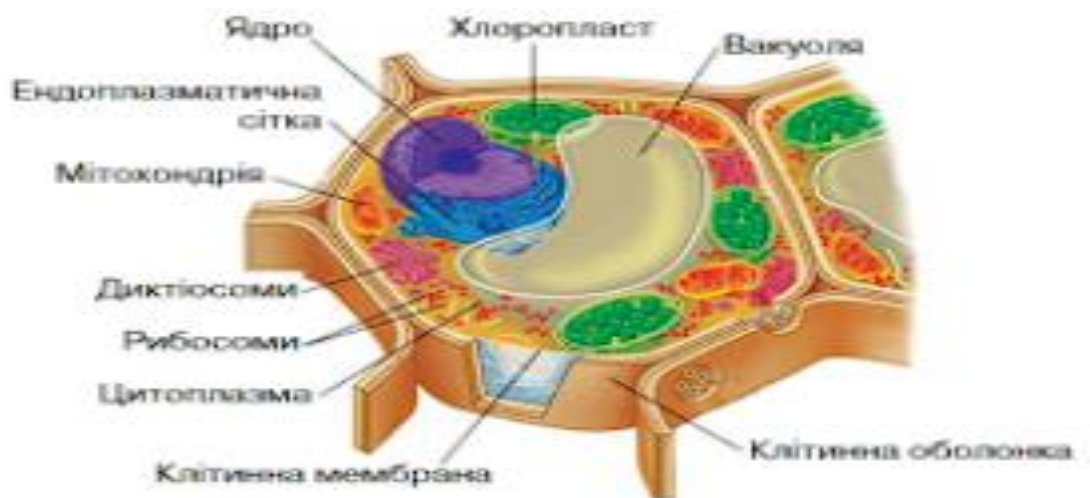


Рис. 3. Будова рослинної клітини.

Питання для підготовки:

1. Цитологія як наука про будову і структурне забезпечення процесів життєдіяльності.
2. Уявлення про клітину, як елементарну живу систему.
3. Типи клітинної організації та їхні характеристики.
4. Значення знань про структуру клітини для розуміння базової основи біології та здоров'я людини.
5. Загальна будова клітини, мембрана клітини, цитоплазма, органели, їхні функції.
6. Тканинна рідина - середовище клітин організму.
7. Ядро клітини. Загальна морфологія. Ядерна оболонка, особливості будови, функції.
8. Обмін речовин у клітині. Життєвий цикл клітини. Шляхи утворення енергії в клітині.
9. Морфологічне забезпечення процесів біосинтезу білків, ліпідів й вуглеводів.

Тема 3. Ембріологія.

У житті клітини розрізняють: *життєвий цикл і клітинний цикл.*

Життєвий цикл значно довший – це період від утворення клітини внаслідок поділу материнської клітини і до наступного поділу або до загибелі клітини. Впродовж життя клітини ростуть, диференціюються, виконують специфічні функції.

Клітинний цикл значно коротший. Це власне процес підготовки до поділу (інтерфаза) і сам поділ. Тому цей цикл називають ще мітотичним.

Періодизація на життєвий і мітотичний цикли досить умовна, оскільки життя клітини – безперервний, неподільний процес.

Клітинний цикл складається з *інтерфази, мітозу і цитокінезу*. Тривалість клітинного циклу в різних організмах різна.

Інтерфаза – це підготовка клітини до поділу, на її частку припадає 90% усього клітинного циклу. На цій стадії відбуваються найбільш активні метаболічні процеси. Ядро має відповідну форму, що оточена двошаровою ядерною мембраною з порами.

У інтерфазному ядрі проходить підготовка до поділу. Інтерфаза поділяється на періоди: G_1 , S , G_2 .

G_1 – **пресинтетичний період**, період росту клітини, який передуює реплікації ДНК. Тут відбуваються такі біохімічні процеси: синтез РНК, білків, зростає кількість рибосом і мітохондрій, відбувається накопичення енергетичного матеріалу для здійснення структурних перебудов і складних рухів під час поділу. Клітина інтенсивно росте і може виконувати свою функцію. Набір генетичного матеріалу буде $2n2c$ (n – кількість хромосом, c – кількість хроматид).

S – **синтетичний період**, під час якого подвоюється ДНК, кожна хромосома внаслідок реплікації створює собі подібну структуру. Відбувається синтез РНК і білків, мітотичного апарату і подвоєння центріоль. Набір генетичного матеріалу становить $2n4c$.

G_2 – **постсинтетичний період**, під час якого клітина запасується енергією. Синтезуються білки ахроматинового веретена, йде підготовка до мітотичного поділу. Генетичний матеріал становить $2n4c$.

Після досягнення клітиною певного стану (накопичення білків, подвоєння кількості ДНК та ін.), вона готова до поділу.

Існує два основних способи поділу ядер соматичних клітин: мітоз і амітоз.

Мітоз - (від грец. $\mu\acute{\iota}\tau\omicron\varsigma$ – нитка) – непрямий поділ ядра, при якому відбувається точний розподіл спадкового матеріалу. Внаслідок мітозу кожна дочірня клітина отримує повний набір хромосом і за складом ідентична

материнській клітині. Мітотичний поділ є переважаючим типом поділу еукаріотичних соматичних клітин і характерний для всіх багатоклітинних організмів. Мітоз настає після інтерфази і умовно поділяється на такі фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу.

Профаза – (від грец. *πρά* – до, і *φάσις* – поява) – початкова стадія мітозу. У цій фазі ядро збільшується в розмірах, хроматинові нитки в результаті спіралізації наприкінці профази стають короткими, товстими, мають вигляд видимого клубка. Хромосоми складаються з двох половинок – хроматид, утримуються за допомогою центромери. Профаза завершується зникненням ядерця, центріолі розходяться до полюсів з утворенням веретена поділу. Ядерна мембрана розчиняється і хромосоми розміщуються в цитоплазмі. До центромер прикріплюються нитки веретена з обох полюсів.

Метафаза - (від грец. *μετά* – між, після) розпочинається рухом хромосом у напрямку до екватора, які утворюють метафазну пластинку. У цій фазі можна підрахувати число хромосом у клітині. Набір генетичного матеріалу становить $2n4c$. Метафазну пластинку використовують у цитогенетичних дослідженнях для визначення числа і форми хромосом. За часом це найкоротша фаза поділу.

У анафазі (від грец. *άνά* – вверх) сестринські хроматини відходять одна від одної, розділяється з'єднуюча їх центромерна ділянка. Всі центромери діляться одночасно. Кожна хроматида з окремою центромерою стає дочірньою хромосомою і по нитках веретена починає рухатися до одного з полюсів. Набір генетичного матеріалу клітини становить $4n4c$.

Телофаза – (від грец. *τέλος* – кінець) – кінцева стадія мітозу. Хромосоми, які досягли полюсів, складаються з однієї нитки, стають тонкими, довгими і невидимими у світловий мікроскоп. Формується ядерна оболонка, з'являється ядерце. У цей час зникає мітотичний апарат. Набір генетичного матеріалу становить $2n2c$. Потім відбувається **цитокінез** – розділення цитоплазми з утворенням двох дочірніх клітин.

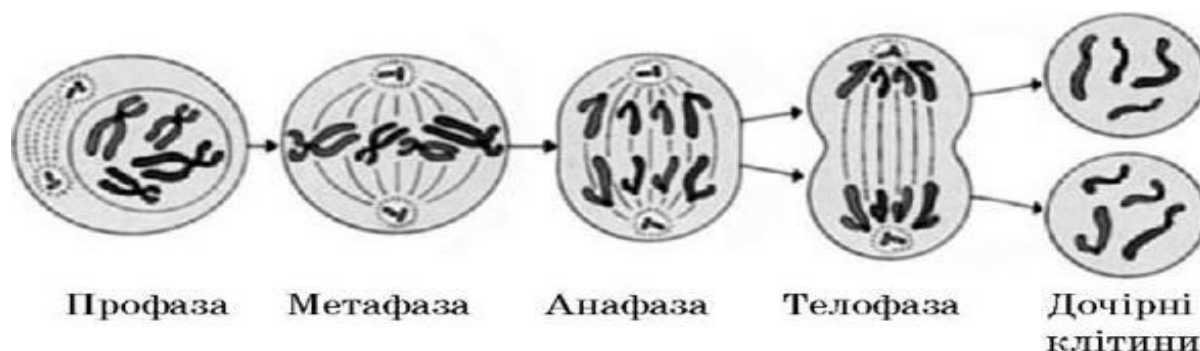


Рис. 4. Схема мітотичного поділу.

Біологічне значення мітозу.

Мітоз – найбільш поширений спосіб відтворення клітин тварин, рослин, найпростіших. Це основа росту і вегетативного розмноження всіх еукаріотів – організмів, які мають ядро. Основна роль його полягає у точному відтворенні

клітин, забезпеченні рівномірного розподілу спадкового матеріалу материнської клітини між двома дочірніми і підтриманні сталості числа і форми хромосом у всіх клітинах тварин і рослин.

Амітоз – (від грец. α – заперечення і $\mu\acute{\iota}\tau\omicron\varsigma$ – нитка) – це прямий поділ ядра клітини без утворення веретена поділу та спіралізації хромосом, шляхом перетяжки простою перетинкою. Ядро може ділитися на дві чи декілька частин. При амітозі розподіл спадкового матеріалу між дочірніми клітинами може бути рівномірним або нерівномірним. Внаслідок цього утворюються однакові або неоднакові за розміром ядра. Тому дочірні клітини спадково неповноцінні. Зустрічається у деяких найпростіших, клітинах ряду спеціалізованих тканин, ракових пухлин.

Тривалість життя клітин обмежена. Багато клітин зазнає поділу, щоб замінити «зношені клітини», а також ті, які безперервно злущуються з поверхні тіла з різною швидкістю. Утворення нових клітин необхідне для заживлення ран, відновлення пошкоджених клітин. Надмірне утворення клітин утворюється за аномальних умов при пухлинному рості. Поряд з цим є високоспеціалізовані клітини (наприклад, нервові клітини), які втрачають здатність до розмноження.

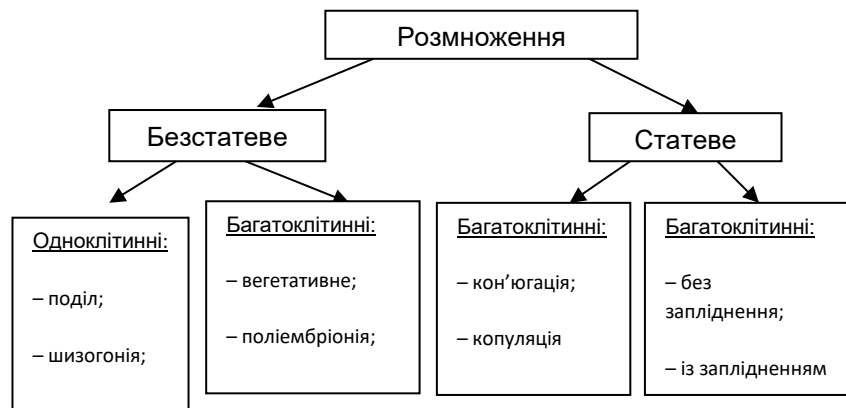
Алкалоїд колхіцин призупиняє процес поділу на стадії метафази. Після ін'єкції колхіцину в різні терміни забирають кусочки тканини і підраховують кількість хромосом, вивчають каріотип клітин організмів.

Порушення, які виникають у мітозі, призводять до утворення клітин з різними каріотипами. Такий мітоз отримав назву патологічного. Із патологічними поділами ядра пов'язано багато захворювань (рак, променева хвороба, вірусна інфекція, хромосомні хвороби, викликані втратою або появою зайвих хромосом). Клітини з аномальним числом хромосом переважають у людей літнього і старечого віку.

Розмноження

Розмноження, або репродукція – це самовідтворення, здатність організмів утворювати собі подібних, збільшення числа клітин чи організмів. Це найважливіша властивість живого, необхідна умова існування виду і наступності послідовних генерацій в середині виду.

У основу класифікації форм розмноження покладено поділ клітин: безстатевий (мітотичний) і статевий (мейотичний). Форми розмноження можна надати у вигляді такої схеми:



Безстатеве розмноження одноклітинних організмів

У одноклітинних рослин і тварин розрізняються такі форми безстатевого розмноження: бінарний поділ, ендогонія, множинний поділ (шизогонія) і пупкування.

Бінарний поділ характерний для одноклітинних (саркодові, джгутикові, інфузорії). Спочатку відбувається мітотичний поділ ядра, а потім у цитоплазмі виникає перетяжка, яка зрештою і ділить клітини на дві. При цьому дочірні клітини отримують рівну кількість інформації. Органоїди звичайно розподіляються рівномірно.

Шизогонія, або множинний поділ, - форма розмноження, яка зустрічається у одноклітинних організмів, наприклад, у збудника малярії – малярійного плазмодія. При шизогонії відбувається багаторазовий поділ ядра без цитокінезу, а потім вся цитоплазма розподіляється на частинки, зосереджуючись навколо ядер. З однієї материнської клітини утворюється відразу багато дочірніх.

Пупкування полягає в тому, що на материнській клітині спочатку утворюється маленький горбик (пупок), який містить нуклеоїд. Пупок росте, досягає розмірів материнської особи і потім відокремлюється від неї. Ця форма розмноження спостерігається у дріжджів, а серед одноклітинних тварин – у сисних інфузорій.

Спороутворення зустрічається у деяких одноклітинних тварин і бактерій. Спора як одна із стадій життєвого циклу складається з клітин з оболонкою, яка захищає від несприятливих умов зовнішнього середовища. Спори у рослин є одним із способів безстатевого розмноження.

Безстатеве розмноження багатоклітинних організмів

При вегетативному розмноженні у багатоклітинних тварин новий організм утворюється з групи клітин, які відділяються від материнського організму. Вегетативне розмноження зустрічається лише у найбільш примітивних багатоклітинних тварин: губок, деяких кишковопорожнинних, плоских і кільчастих черв'яків.

Особою формою вегетативного розмноження необхідно визнати *поліембріонію*, при якій ембріон ділиться на кілька частин, кожна з яких розвивається у самостійний організм. Поліембріонія поширена у ос (їздці), які

ведуть паразитичний спосіб життя у личинковій стадії, серед ссавців – у броненосця. До цієї категорії явищ належить утворення монозиготних близнят у людини та інших ссавців.

Спороутворення відоме у багатьох еукаріотів (гриби, водорості, папороті, плауни, хвощі). У рослин і грибів спори утворюються в спеціалізованих органах – спорангіях. Спори рослин і грибів, на відміну від спор бактерій, слугують не тільки для переживання несприятливого періоду та розповсюдження, але й для розмноження.

Статеве розмноження характеризується наявністю статевих процесу – злиття двох статевих клітин, гамет. Формуванню гамет у багатоклітинних передують особлива форма поділу клітин – **мейоз**. У результаті мейозу утворюються гамети, які мають не диплоїдний, а гаплоїдний набір хромосом. Тому у життєвому циклі організмів, які розмножуються статевим шляхом, є дві фази – *гаплоїдна і диплоїдна*. Тривалість цих фаз у різних груп організмів неоднакова: у грибів, мохів та деяких найпростіших переважає гаплоїдна, у вищих рослин і багатоклітинних тварин – диплоїдна. Біологічне значення мейозу подано нижче.

Різноманітні форми *статевих процесу у одноклітинних організмів* можна поєднати у дві групи: кон'югацію, при якій спеціальні статеві клітини (статеві особини) не утворюються, і гаметичну копуляцію, коли формуються статеві елементи і відбувається їх попарне злиття.

Кон'югація – своєрідна форма статевих процесу, яка властива інфузоріям – тваринам типу Protozoa. Характерна риса їх – наявність двох ядер: великого – *макронуклеуса* і малого – *мікронуклеуса*. Інфузорії звичайно розмножуються поділом навпіл, при цьому мікронуклеус ділиться мітотично. При статевому процесі – кон'югації – інфузорії зближаються попарно, між ними утворюється цитоплазматичний місток. У ядерному апараті кожного з партнерів макронуклеус розчиняється, а із мікронуклеуса в результаті мейозу утворюються чотири гаплоїдних ядра, одне з яких ділиться мітозом (три інші руйнуються), при цьому формуються стаціонарне і мігруюче ядра. Кожне з них містить гаплоїдний набір хромосом. Мігруюче ядро переходить у цитоплазму партнера. У кожному з них стаціонарне і мігруюче ядра зливаються, утворюючи так званий *синкаріон* (гр. *syn* – разом, *carion* – ядро), який містить диплоїдний набір хромосом. Після ряду складних перебудов із синкаріона формуються звичайні макронуклеус і мікронуклеус.

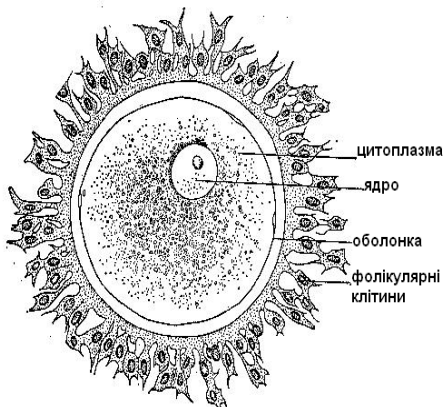
Після кон'югації інфузорії розходяться, кожна з них зберігає самостійність, але завдяки обміну каріоплазмою спадкова інформація кожної особини змінюється, що, як і у інших випадках статевих процесу, може привести до появи нових комбінацій властивостей і ознак.

Копуляцією називається статевий процес у одноклітинних організмах: дві особини набувають властивостей гамет і зливаються, утворюючи зиготу. Коли зливаються дві однакові за будовою статеві клітини, цей процес називається *ізогамією* (деякі водорості, найпростіші тощо). Частіше трапляється злиття

чоловічої і жіночої гамет, які відрізняються за формою, розмірами та особливостями будови (*анізогамія*). Якщо жіноча статеві клітина (яйцеклітина) велика, нерухома, а чоловіча (сперматозоїд, спермій) значно дрібніша, то така форма анізогамії має назву *оогамії* (багатоклітинні тварини, рослини, деякі гриби).

Будова статевих клітин (гамет). Гамети являють собою високодиференційовані клітини. У процесі еволюції вони пристосувалися для виконання специфічних функцій. Ядра як чоловічих, так і жіночих гамет містять однакову спадкову інформацію, яка необхідна для розвитку організму. Проте інші функції яйцеклітини і сперматозоїда різні, тому за будовою вони дуже відрізняються.

Яйцеклітини нерухомі, мають кулясту або дещо видовжену форму. Вони містять всі типові клітинні органіди, але за будовою відрізняються від інших клітин, оскільки пристосовані для реалізації можливості розвитку цілого організму. Яйцеклітини значно більші, ніж соматичні клітини. Внутрішньоклітинна структура цитоплазми у них специфічна для кожного виду тварин, чим забезпечуються видові (а часто і індивідуальні) особливості розвитку. В яйцеклітинах міститься ряд речовин, які необхідні для розвитку зародка. До них належить поживний матеріал (жовток). У деяких видів тварин нагромаджується у яйцеклітинах стільки жовтка, що їх можна побачити неозброєним оком (ікринки риб і земноводних, яйця плазунів і птахів). Із сучасних тварин найбільші яйця у оселедцевої акули (29 см у діаметрі). У птахів яйцем вважають те, що у побуті називається “жовтком”; діаметр яйця страуса 10,5 см, курки – близько 3,5 см. У тварин, зародок яких живиться за рахунок організму, яйцеклітини мають невеликі розміри.

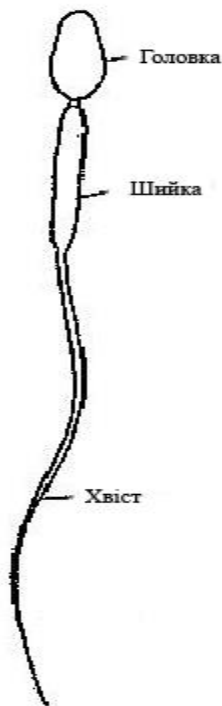


Наприклад, діаметр яйцеклітини миші – 60 мкм, корови – 100 мкм. Яйцеклітина людини має у поперечнику 130–200 мкм. Яйцеклітини вкриті оболонками, які виконують захисну функцію, забезпечують необхідний тип обміну речовин, у плацентарних ссавців служать для сполучення зародка із стінкою матки, а також виконують інші функції.

Рис. 5. Будова яйцеклітини.

Сперматозоїди (сперматозоон) мають здатність рухатися, що у певній мірі забезпечує можливість зустрічі гамет. За зовнішньою морфологією і малою кількістю цитоплазми сперматозоїди дуже відрізняються від інших клітин, але всі основні органіди у них є. Типовий сперматозоїд має голівку, шийку і хвіст (рис.5). На передньому кінці голівки розташована акросома, яка складається з

видозміненого комплексу Гольджі. Основну масу голівки займає ядро. У шийці знаходяться центріоля і утворена мітохондріями спіральна нитка.



При дослідженні сперматозоїдів під електронним мікроскопом виявлено, що цитоплазма голівки має не колоїдний, а рідинно-кристалічний стан. Цим досягається стійкість сперматозоїдів до несприятливих умов зовнішнього середовища. Наприклад, вони з меншою мірою пошкоджуються іонізуючим випромінюванням у порівнянні з незрілими статевими клітинами.

Розміри сперматозоїдів завжди мікроскопічні. Найбільші вони у тритона – близько 500 мкм, у свійських тварин (собака, бик, кінь, баран) – від 40 до 75 мкм. Довжина сперматозоїдів людини коливається у межах 52-70 мкм. Всі сперматозоїди мають однойменний (негативний) електричний заряд, що перешкоджає їх склеюванню. У тварин дуже багато сперматозоїдів. Наприклад, при статевому акті собака виділяє їх близько 60 млн, баран – до 2 млрд, жеребець – до 10 млрд, людина – близько 200млн.

Рис. 6. Будова серматозоїда

Таким чином, статеві клітини суттєво відрізняються від соматичних клітин:

- 1) у статевих клітинах гаплоїдний набір хромосом, у соматичних – диплоїдний;
- 2) у статевих клітинах ядерно-цитоплазматичне співвідношення різне: у сперматозоїдах воно високе, в яйцеклітині – низьке;
- 3) форма і розміри статевих клітин інші, ніж у соматичних;
- 4) статеві клітини відрізняються низьким рівнем обмінних процесів;
- 5) для яйцеклітин характерна цитоплазматична сегрегація (закономірний перерозподіл цитоплазми після запліднення).

Мейоз.

Організми, які розмножуються статевим шляхом, утворюють статеві клітини, або гамети. Цьому передуює особливий спосіб поділу клітин-попередників – мейоз (від грец. *μείωσις* – зменшення). З допомогою мейозу утворюються і дозрівають статеві клітини (сперматозоїди і яйцеклітини). Мейотичний поділ уперше описаний у 1888 р. Він лежить в основі редукції числа хромосом (зменшення вдвоє): $2n \rightarrow n$, із диплоїдних клітин утворюються гаплоїдні.

Мейоз складається з двох швидких у часі послідовних поділів клітин: першого і другого, причому подвоєння ДНК відбувається тільки перед першим поділом. Один з них називається редукційним, або першим мейотичним поділом, при якому число хромосом зменшується у два рази; другий – екваційний (рівний), який нагадує мітотичний поділ. Кожний з цих поділів має фази, аналогічні мітозу. Схематично процес мейозу можна зобразити так:

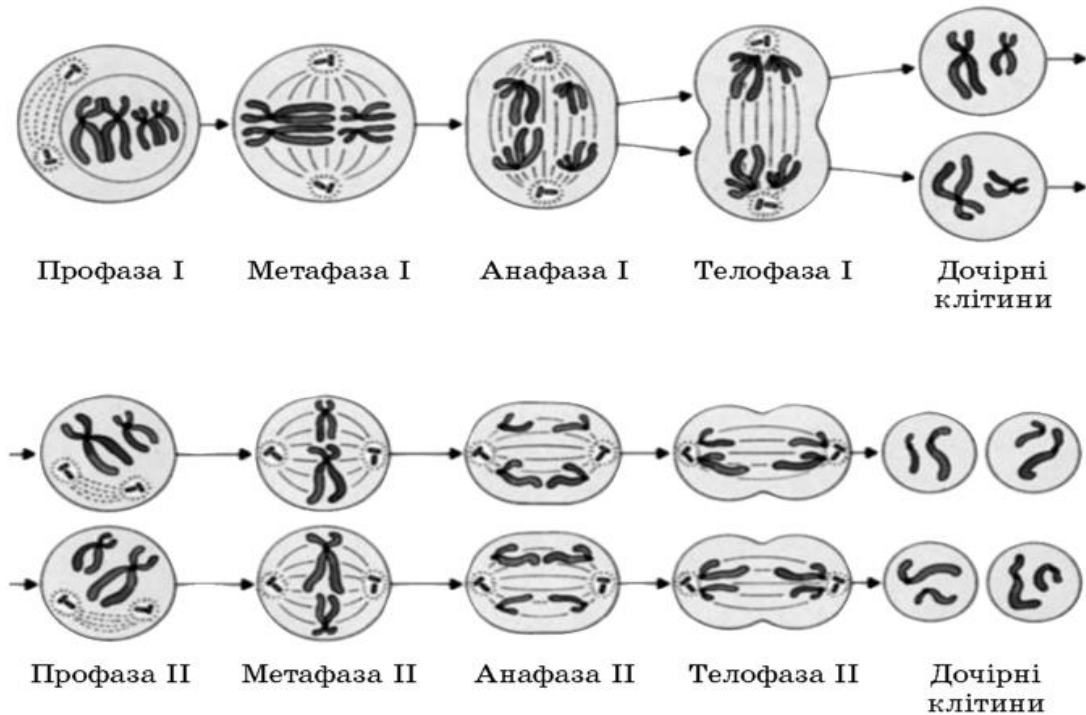


Рис. 7. Стадії мейозу

Интерфаза I – відбувається подвоєння кількості хромосомного матеріалу шляхом редуплікації молекул ДНК.

Профаза I – найтриваліша і найскладніша за процесами фаза першого поділу. Складається з 5 послідовних стадій.

1 *Лептонема* – стадія довгих, слабоспіралізованих, тонких хромосом, на яких видно потовщення – хромери.

2 *Зигонема* – стадія попарного сполучення гомологічних хромосом, при якому хромери однієї гомологічної хромосоми точно прикладаються до відповідних хромер другої (це явище називають кон'югацією, або синописом).

3 *Пахінема* – стадія товстих ниток. Гомологічні хромосоми сполучені у пари – біваленти. Кількість бівалентів відповідає гаплоїдному набору хромосом. Кожна з хромосом складається з двох хроматид, тому кожний бівалент містить чотири хроматини. У цей час кон'юговані хромосоми переплітаються, що спричинює обмін ділянками хромосом (відбувається процес кросинговеру).

4 *Диплонема* – стадія, під час якої гомологічні хромосоми починають відштовхуватися одна від одної.

5 *Діакінез* – стадія, під час якої гомологічні хромосоми продовжують відштовхуватися, але вони ще залишаються сполученими у біваленти своїми кінцями, утворюючи характерні фігури – кільця і хрести (хіазми).

У профазі I хромосоми максимальні спаралізовані, вкорочені і потовщені. Безпосередньо після діакінезу ядерна оболонка розчиняється.

Метафаза I – хромосоми зміщуються до екватора, біваленти орієнтуються в напрямку до протилежних полюсів і відштовхуються один від одного.

Анафаза I – до полюсів розходяться не хроматиди, а цілі гомологічні хромосоми кожної пари, бо центромера не ділиться і хроматиди не роз'єднуються. Цим перший мейотичний поділ принципово відрізняється від мітозу. Поділ закінчується телофазою I.

Таким чином, під час першого мейотичного поділу відбувається розходження гомологічних хромосом. У кожній дочірній клітині вже міститься гаплоїдна кількість хромосом, але вміст ДНК ще рівний диплоїдному їх набору.

Інтерфаза II – коротка, під час цієї фази синтез ДНК не відбувається, і клітини вступають у другий мейотичний поділ.

Профаза II – стадія нетривала, хромосоми добре помітні.

Метафаза II – чітко визначена подвійна структура хромосом і значний ступінь їх спіралізації. Хромосоми роз міщуються по екватору, центромери діляться.

Анафаза II – сестринські хроматиди направляються до протилежних полюсів.

Телофаза II – завершується утворення чотирьох клітин з гаплоїдним набором хромосом.

Значення мейотичного поділу полягає у тому, що: у результаті мейозу кожна материнська клітина дає початок чотирьом клітинам з «редукційним», тобто зменшеним удвічі числом хромосом;

мейоз є механізмом, який підтримує видову сталість кількості хромосом і зумовлює постійність видів на Землі. Якби число хромосом не зменшувалося, то в кожному наступному поколінні відбувалося б зростання їх удвічі (у батьків – 46, у дітей – 92, в онуків – 184, у правнуків – 368 і т.д.); мейоз забезпечує завдяки випадковій комбінації материнських і батьківських хромосом генетичну різноманітність гамет. Тобто мейоз сприяє комбінативній мінливості (гени батьків комбінуються, внаслідок чого в дітей можуть з'являтися ознаки, яких не було в батьків). Комбінативна мінливість забезпечує велику різноманітність особин і дає можливість пристосовуватися до зміни умов середовища, сприяє виживанню виду; мейоз забезпечує різнорідність гамет за генетичним складом, що виникає внаслідок рекомбінації ділянок гомологічних (парних) батьківських хромосом, коли утворюються хромосоми нового генетичного складу. Ця рекомбінація (кросинговер) відбувається у профазі I, і є однією з причин мінливості організмів, яка, в свою чергу, є матеріалом для добору.

Гаметогенез

Процес формування статевих клітин (гамет) відомий під загальною назвою **гаметогенезу**. Він характеризується низкою важливих біологічних процесів і відбувається з деякими відмінностями при дозріванні сперматозоонів (сперматогенез) і яйцеклітин (овогенез).

Сперматогенез.

Сім'яник складається з безлічі канальців. На поперечному перерізі крізь канадець можна спостерігати кілька шарів клітин. Це послідовні стадії розвитку сперматозоонів.

Зовнішній шар (зона розмноження) утворений сперматогоніями — клітинами кулястої форми, з відносно великим ядром і значною кількістю цитоплазми. У період ембріонального розвитку і після народження до статевого дозрівання сперматогої діляться шляхом мітозу, внаслідок чого збільшується кількість клітин і розміри сім'яника.

Після настання статевої зрілості частина сперматогоній також продовжує ділитися мітотично й утворює клітини, частина з яких переміщується у наступну зону - зону росту, яка розташована ближче до просвіту канальця. Тут відбувається значне збільшення розмірів клітин внаслідок підвищення кількості цитоплазми. На цій стадії їх називають первинними сперматоцитами.

Третя зона розвитку чоловічих гамет називається зоною дозрівання. У цей період відбуваються два поділи, які швидко проходять один за одним, у результаті зазнає перебудови хромосомний апарат. З кожного первинного сперматоцита (мейоз) спочатку утворюються два вторинних сперматоцити, а потім чотири сперматиди, які мають овальну форму і значно менші розміри. Сперматиди переміщуються ближче до просвіту канальця, де з них формуються сперматозоони.

У більшості тварин сперматогенез відбувається тільки у певні періоди року. У проміжках між ними у канальцях сім'яників містяться лише сперматогонії. У людини і більшості свійських тварин сперматогенез постійний.

Овогенез.

Фази овогенезу подібні до фаз сперматогенезу. У цьому процесі також є період розмноження, коли інтенсивно діляться овогонії - дрібні клітини з відносно великим ядром і незначною кількістю цитоплазми. У ссавців і людини цей період закінчується ще до народження. Сформовані первинні овоцити зберігаються без змін тривалий час (місяці і роки). З настанням статевої зрілості окремі овоцити періодично вступають у період росту, клітини збільшуються, в них нагромаджуються жовток, жир, пігменти. У цитоплазмі клітини, в її органелах і мембранах відбуваються складні морфологічні і біохімічні перетворення. Кожний овоцит оточений дрібними фолікулярними клітинами, які забезпечують його живлення.

Потім настає період дозрівання, коли здійснюються два послідовних поділи з перебудовою хромосомного апарату (мейоз). Крім того, ці поділи

супроводжуються нерівномірним розподілом цитоплазми між дочірніми клітинами. При **поділі первинного овоцита** утворюється одна велика клітина — вторинний овоцит, яка вбирає майже всю цитоплазму, і маленька клітина — первинний полоцит.

При **другому поділі** дозрівання розподіл цитоплазми знову відбувається нерівномірно. Утворюється один великий вторинний овоцит і вторинний полоцит. У цей час первинний полоцит також може поділитися на дві клітини. Таким чином, із одного первинного овоцита утворюється один вторинний овоцит і три полоцити (редукційні тільця). Потім із вторинного овоцита формується яйцеклітина, а полоцити розсмоктуються або зберігаються на поверхні яйця, але не беруть участі в подальшому розвитку. Нерівномірний розподіл забезпечує надходження в яйцеклітину значної кількості цитоплазми і поживних речовин, які будуть потрібні в майбутньому для розвитку зародка.

У ссавців і людини періоди розмноження і росту яйцеклітин відбуваються у фолікулах. Зрілий фолікул заповнений рідиною, всередині його знаходиться яйцеклітина. Під час овуляції стінка фолікула тріскає, яйцеклітина потрапляє у черевну порожнину, а потім, як правило, у труби матки. Період дозрівання яйцеклітин відбувається у маткових трубах, де вони і запліднюються.

У багатьох тварин овогенез і дозрівання яйцеклітин здійснюється тільки в певні сезони року. У жінок зазвичай щомісячно дозріває одна яйцеклітина, а за увесь період статевої зрілості - близько 400. Для людини має суттєве значення те, що первинні овоцити формуються ще до народження, зберігаються все життя і тільки поступово деякі із них починають дозрівати і дають яйцеклітини. Це означає, що різні несприятливі чинники, які діють упродовж життя на жіночий організм, можуть вплинути на їх подальший розвиток: отруйні речовини (зокрема нікотин і алкоголь), які потрапляють в організм, можуть проникнути в овоцит і потім викликати порушення нормального розвитку майбутнього потомства.

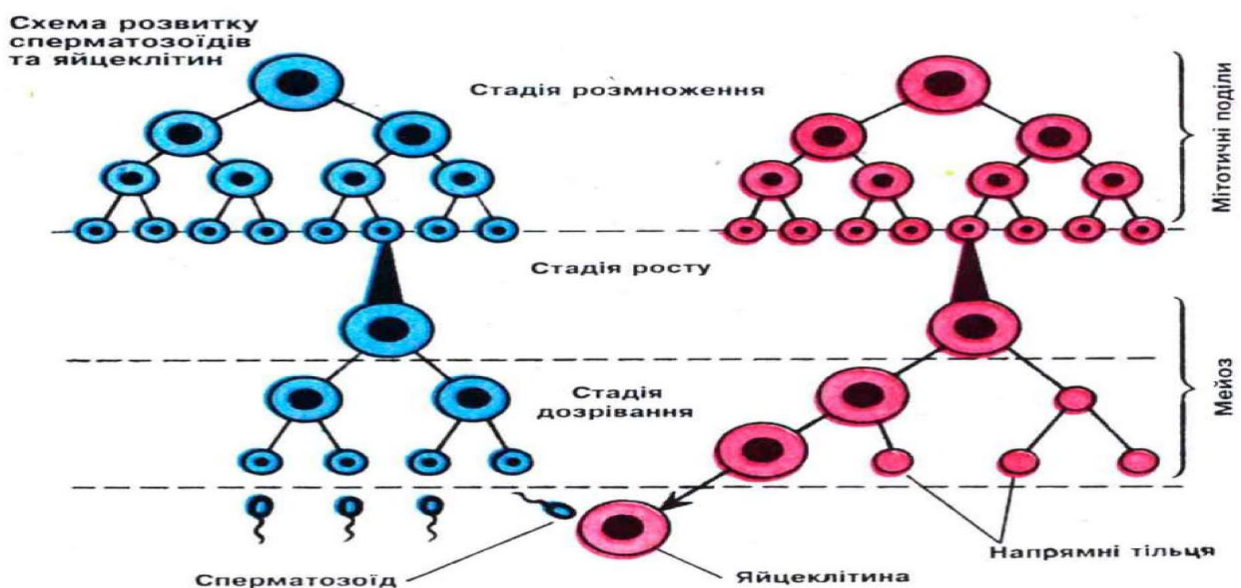


Рис. 8. Схема гаметогенезу.

Етапи індивідуального розвитку людини.

Ембріогенез — це період внутрішньоутробного розвитку зародка людини і тварин, який розпочинається від моменту запліднення, супроводжується формуванням і розвитком усіх тканин, органів, систем органів і здатного до самостійного життя плода; закінчується народженням сформованої особини.

Розвиток зародка відбувається стадійно, з поступовими якісними та кількісними змінами, тому в процесі ембріогенезу розрізняють кілька послідовних етапів:

- запліднення;
- дроблення та утворення бластули;
- гастрюляція та диференціація зародкових листків;
- утворення зачатків тканин (гістогенез);
- утворення органів (органогенез);
- утворення систем органів (системогенез) плода.

Запліднення (fertilisatio) — це процес злиття чоловічої і жіночої гамет, внаслідок чого відбувається відновлення диплоїдного набору хромосом, характерного для кожного виду тварин, і утворюється одноклітинний зародок — зигота.

Заплідненню передують потрапляння сім'яної рідини у статеві шляхи (при внутрішньому заплідненні) або у середовище, де знаходиться яйцеклітина (при зовнішньому заплідненні).

У процесі запліднення розрізняють три фази:

— *дистантна взаємодія сперматозоїда і яйцеклітини*, що забезпечується сукупністю дії неспецифічних факторів, які підвищують ймовірність зіткнення статевих клітин;

— *контактна взаємодія і проникнення сперматозоїда в яйцеклітину* — здійснюється за допомогою акросоми (акросомальна реакція). При цьому ферменти гіалуронідаза і протеази розчиняють контакти між фолікулярними клітинами зернистої зони;

— *пенетрація сперматозоїда до яйцеклітини з утворенням спочатку чоловічого і жіночого пронуклеусів та наступним формуванням зиготи*. При внутрішньоутробному розвитку плода яйцеклітина містить мінімальну кількість поживного матеріалу.

У людини, запліднення може настати відразу після завершення яйцеклітиною стадії дозрівання. У цей період вона вкрита шаром фолікулярних клітин, містить гаплоїдний набір – 23 хромосоми.

Під час запліднення відбуваються два важливі процеси: *активація яйця*, тобто збудження до розвитку, та *синкаріогамія*, тобто утворення диплоїдного ядра зиготи внаслідок злиття гаплоїдних ядер статевих клітин, які несуть генетичну інформацію двох батьківських організмів.

Біологічна суть запліднення:

1. Внаслідок об'єднання гаплоїдних наборів хромосом відновлюється диплоїдне число хромосом.
2. Запліднення забезпечує безперервність матеріального зв'язку між поколіннями організмів.
3. У результаті поєднання спадкових особливостей двох організмів у нащадків утворюються нові ознаки – з'являється матеріал для добору, підвищується мінливість потомства, зростає комбінативна мінливість.
4. Вибірковість запліднення (запліднення тільки у межах виду) забезпечує збереження виду як цілого.

Партеногенез.

Особливою формою статевого розмноження є **партеногенез** (від грец. παρ'ένυος - незайманиця, γένεσις – народження), тобто розвиток із незапліднених яйцевих клітин. Ця форма розмноження виявлена у середині XVIII ст. швейцарським натуралістом Ш. Бонне. На сьогодні відомий не тільки природний, але й штучний партеногенез.

Природний партеногенез характерний для окремих рослин, черв'яків, комах, ракоподібних. У деяких тварин будь-яке яйце здатне розвиватися як без запліднення, так і після нього. Це так званий *факультативний партеногенез*. Він зустрічається у бджіл, мурашок, у яких із запліднених яєць розвиваються самки, а із незапліднених - самці. У цих тварин партеногенез виник як пристосування для регулювання кількісного співвідношення статей.

При **облігатному**, тобто обов'язковому партеногенезі яйця розвиваються без запліднення. Цей вид партеногенезу відомий, наприклад, у кавказької скельної ящірки. Цей вид зберігся завдяки появі партеногенезу, бо зустріч двох особин, які живуть на скелях, відділених глибокими щілинами, утруднена. Особини цього виду представлені на даний час лише самками, які розмножуються партеногенетично.

Штучний партеногенез досліджував О. А. Тихомиров. Він досліджував розвиток незапліднених яєць шовковичного шовкопряда, подразнюючи їх тонким пензликом або діючи впродовж кількох секунд слабким розчином сірчаної кислоти. Б. Л. Астауров у 1940–1960 рр. розробив промисловий спосіб отримання партеногенетичного потомства в шовковичного шовкопряда.

Дроблення (fissio) — послідовний мітотичний поділ зиготи на бластомери з перетворенням її на багатоклітинний зародок — бластулу. У процесі дроблення розміри клітин прогресивно зменшуються. Кожному класу тварин притаманний певний тип дроблення, зумовлений кількістю і характером розподілу жовтка в яй- 56 цеклітині. Жовток гальмує процес дроблення, тому частина зиготи, в якій міститься жовток, дробиться повільніше або не дробиться зовсім. Внаслідок дроблення утворюється бластула. В центрі бластули

формується порожнина — бластоцель, або первинна порожнина тіла зародка. Залежно від типів дроблення утворюються різні бластули.

ДРОБЛЕННЯ буває:

- **Повне:**

рівномірне, при якому утворюється *целобластула*; й
нерівномірне, при якому утворюється
амфібластула та бластоциста);

- **Неповне:**

дискоїдальне, при якому утворюється *дискобластула*; й
поверхнєве, при якому утворюється *перибластула*.

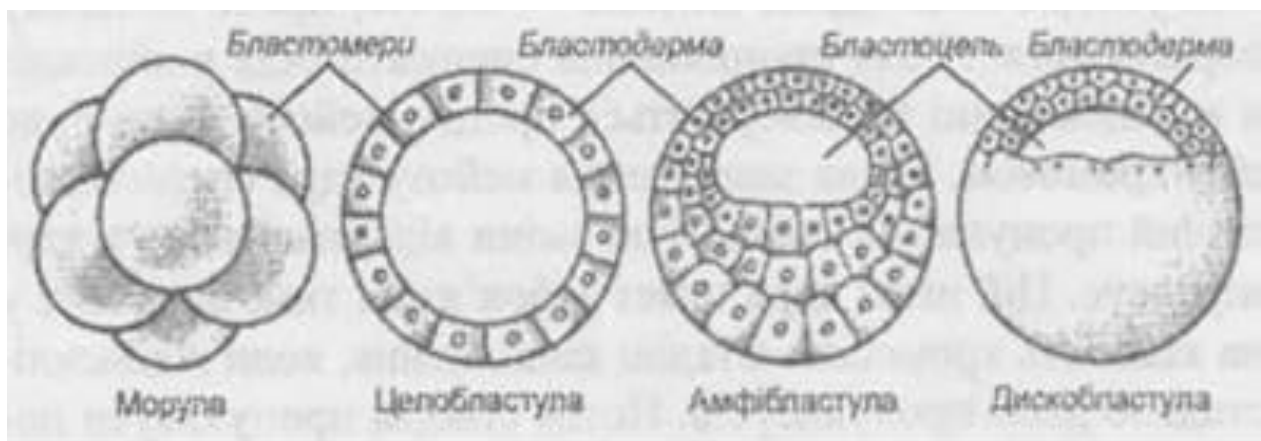


Рис.9. Етапи дроблення.

Гаструляція — це період ембріогенезу, в якому внаслідок складних процесів біохімічних і морфогенетичних змін, що супроводжуються розмноженням, ростом, спрямованим переміщенням, диференціацією та взаємодією клітин, відбувається утворення **зародкових листків**:

зовнішнього (*ектодерми*),

середнього (*мезодерми*) та

внутрішнього (*ентодерми*), а самий зародок набуває тришарової будови.

Зародкові листки є джерелом розвитку зачатків тканин та органів. Перерозподіл клітинного матеріалу в процесі гаструляції може відбуватися за кількома механізмами, які залежать від попередніх стадій розвитку та ступеня накопичення жовтка в яйцеклітині.

У зв'язку з цим розрізняють кілька типів гаструляції:

— *імміграція* (immigratio) — переміщення частини бластомерів у середину зародка, в результаті чого утворюється ще один шар бластомерів — зародковий листок;

— *інвагінація* (invaginatio) — процес впинання частини стінки (дна) у середину бластули;

— *епіболія* (epibolia) — процес обростання клітинами, які швидко діляться, однієї ділянки стінки бластули інших ділянок, поділ в яких відбувається повільніше. Цей тип гастрულляції характерний у тих випадках, коли бластомери вегетативного полюса переповнені жовтком, повільно діляться і не можуть інвагінуватися;

— *деламінація* (delaminatio) — процес розщеплення, в результаті якого спостерігається тангенційний поділ зародкового матеріалу з утворенням двох шарів клітин — двох первинних зародкових листків.

У хребетних спостерігається комбінація двох або трьох згаданих типів гаструлляції.

Гаструлляція у птахів із меробластичним типом дроблення і дискоїдальною бластулою складається з двох основних механізмів — деламінації та імміграції. В результаті деламінації утворюється первинний зовнішній листок (*епібласт*) і первинний внутрішній листок (*гіпобласт*).

Внаслідок імміграції матеріал первинного зовнішнього листка по краях зародкового диска переміщується в каудальному напрямку. В місці зустрічі двох клітинних потоків виникає витягнуте скупчення клітин — первинна смужка, яка на передньому кінці закінчується щільним первинним (головним) вузликом. Від первинного вузлика між внутрішнім і зовнішнім зародковими листками вростає клітинний тяж — хорда, а з матеріалу первинної смужки по її боках — два мезодермальних шари.

Гаструлляція у ссавців і людини також відбувається шляхом *деламінації та імміграції*.

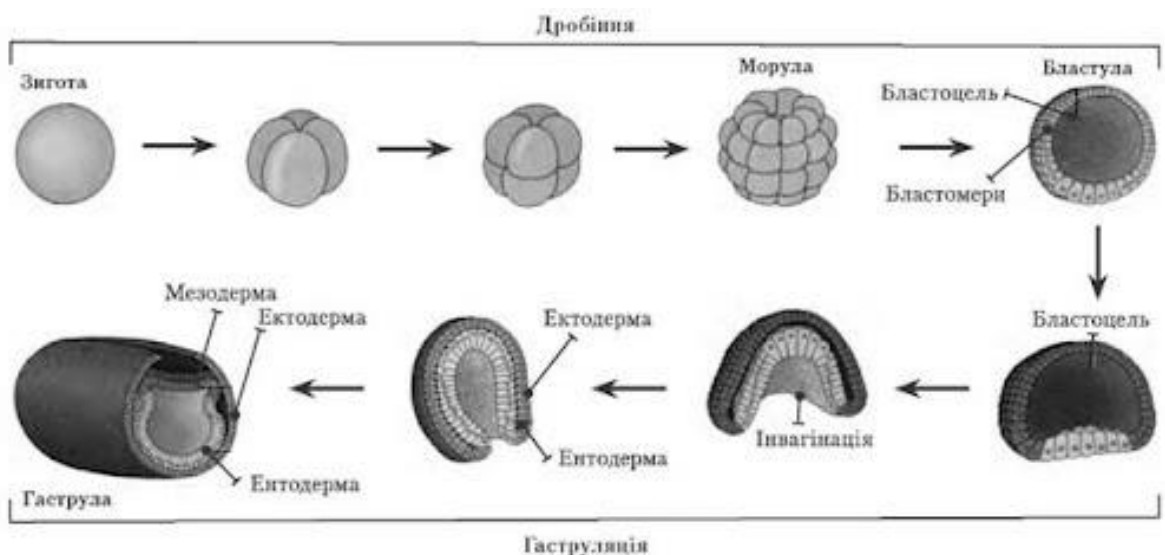


Рис. 10. Етапи індивідуального розвитку організмів.

Гісто- й органогенез — це процес закладки та формування тканин, органів і систем органів у період ембріонального розвитку, який є результатом послідовних етапів: *індукції, детермінації, розмноження, міграції, росту клітин, міжклітинної взаємодії та смерті клітин*.

Індукція — це вплив організуючих факторів (індукторів) одних ділянок зародка на інші, внаслідок якого відбувається подальший розвиток тканин та органів.

Організуючий фактор (індуктор) — це певна ділянка (пункт) зародка, що впливає на інші ділянки зародка і визначає подальший напрямок їхнього розвитку.

Організуючі фактори (індуктори) можуть бути I та II порядку.

Організатор I порядку — це індуктор, здатний спричинити первинну диференціацію будь-якої ділянки зародкового листка. У первинно диференційованій ділянці виникає організатор, який індукує наступний етап диференціації — це організатор II порядку.

Детермінація — це складний процес, який визначає подальший шлях розвитку клітин на генетичній основі внаслідок блокування окремих компонентів геному. Детермінація є основою процесів диференціації, тобто спеціалізації клітин. Розрізняють кілька видів диференціації:

- *оотипова* — диференціація презумптивних ділянок цитоплазми зиготи;
- *бластомірна* — диференціація окремих ділянок бластули;
- *зародкова* — диференціація, внаслідок якої утворюються окремі ділянки зародкових листків (стадія ранньої гастрულляції);
- *гістогенетична* — характеризується появою в межах одного зародкового листка зародка різних тканин.

Розмноження клітин — процес відтворення нових клітин, подібних до похідної. Процес розмноження клітин забезпечується діяльністю метаболічного апарату клітин, який може бути двох видів:

- *автосинтетичний* (метаболізм клітини спрямований на підсилення процесів репродукції — збільшення кількості клітин);
- *гетеросинтетичний* (діяльність метаболічного апарату спрямована на формування специфічних структур або на синтез і виділення специфічних продуктів).

Залежно від взаємовідношення між автосинтетичною і гетеросинтетичною діяльністю клітини визначають два напрямки процесів репродукції та диференціації:

- *перший* — всі процеси репродукції клітин сконцентровані в період ембріогенезу, коли відбувається формування основного запасу клітин (нервова тканина);
- *другий* — всі процеси спрямовані на утворення малодиференційованих проліферуючих клітин, які в подальшому забезпечують утворення нових клітин.

Залежно від названих ознак всі тканини в організмі поділяються на 3 типи:

- *стаціонарні* — це системи тканин, у яких вік клітин відповідає віку організму (нейроцити);
- *здатні до відновлення* — це системи тканин, в яких кількісна сталість клітинного складу утримується за рахунок збалансованого співвідношення загиблих і знову утворених клітин;

— *здатні до росту* — це тканини, що характеризуються постійним ростом клітин.

Міграція — це процес активного масового морфогенетичного переміщення клітин з однієї частини зародка до іншої, внаслідок якого відбувається формування тканин та органів.

Ріст — це процес формування, розвитку та організації клітин тварин або людини внаслідок складних перетворень, що відбуваються від моменту поділу до наступного поділу.

Взаємодія клітин — це процес, внаслідок якого клітини одного зачатка впливають на розвиток клітин іншого або того ж самого зачатка. Така взаємодія може бути тимчасовою або постійною.

Загибель клітин — процес необоротної зупинки всіх функцій клітини і її зв'язку з навколишнім середовищем.

Онтогенез (від грец. *on*, рід, *ontos* — сутність, і *genesis* — виникнення, походження) (індивідуальний розвиток організму) — процес розвитку організму від моменту його зародження до кінця життя. Термін «онтогенез» був уведений німецьким зоологом Е. Геккелем у 1866 р.

Онтогенез має наступні *важливі характеристики*:

- наявність кліток *зародкового шляху*, які дають початок гаметам;
- індивідуальний розвиток здійснюється на *основі генетичних програм*, отриманих зиготою від статевих клітин батьків;
- *динамічність процесу*, під час якого організм поступово змінює свої характеристики, залишаючись усе такою ж єдиною і цілісною системою;
- обумовленість *тривалим процесом філогенетичного розвитку* кожного виду;

онтогенетичні процеси *характерні для багатоклітинних організмів*, хоча деякі риси відомі і для одноклітинних;

- онтогенез у багатоклітинних є *обумовленим прогресом*, у якому стан і умови попередньої стадії впливають на події, що протікають на наступних стадіях розвитку;
- усі події онтогенезу тісно пов'язані між собою *визначеним простором (тіло) і часом* (односпрямованість процесів).

Існує кілька *періодизацій онтогенезу*. Відповідно до однієї з них, заснованої на здатності до репродукції, онтогенез можна розділити на: *дорепродуктивний, репродуктивний і післярепродуктивний* періоди.

Дорепродуктивний період характеризується розвитком від зиготи до статевозрілого організму. У цей період відбуваються найбільш складні морфологічні процеси і функціональні перетворення, реалізується велика частина спадкової інформації.

Репродуктивний період зв'язаний з можливістю здійснення статевого розмноження. До цього періоду організм цілком фенотипово сформований і відрізняється стабільним функціонуванням всіх органів і систем.

Післярепродуктивний період характеризується поступовим старінням організму, ослабленням чи повним припиненням розмноження. Поступово знижуються регенераційні і пристосувальні можливості.

Відповідно до іншої періодизації, заснованої на основі ембріогенезу, виділяють *передембріональний* (гаметогенез і запліднення), *ембріональний* (після запліднення – стадія зиготи, бластули, гастрюли і диференційованого зародка) і *післяембріональний* (після народження – ювенільна і доросла стадії, що закінчуються смертю) етапи.

Передембріональний період називають також *прогенезом* (попередній онтогенезу). Основою прогенеза є гаметогенез – утворення і формування зрілих статевих клітин.

Ембріональний період починається з моменту запліднення яйцеклітини. Період ембріонального розвитку поділяється на *стадії зиготи, бластули, гастрюли і диференційованого зародка*. Процес внутрішньоутробного розвитку зародка людини продовжується в середньому 280 діб.

Запліднення — злиття чоловічої і жіночої статевих клітин, у результаті чого відновлюється диплоїдний набір хромосом, характерний для даного виду, і виникає якісно нова клітина — зигота (запліднена яйцеклітина, чи одноклітинний зародок).

Дроблення — послідовний мітотичний розподіл зиготи на клітини (бластомери) без росту дочірніх клітин до розмірів материнської. З поверхневих бластомерів надалі виникає *трофобласт*, що зв'язує зародок з материнським організмом і забезпечує його харчування. Внутрішні бластомери формують *ембріобласт*, з якого утворюються тіло зародка і деякі позазародкові органи (амніон, жовтковий мішок, алантоїс).

Дроблення призводить до утворення щільного скупчення клітин — *морули*, після чого починається формування *бластоцисти* — порожнього пухирця, заповненого рідиною. Бластоциста знаходиться в порожнині матки у вільному стані протягом двох днів, після чого опускається в матку, де починається імплантація.

Імплантація (лат. *implantatio* — вростання, укорінення) — проникнення зародка в слизову оболонку матки. Одночасно з імплантацією відбувається і початок гастрюляції (утворення зародкових листків).

Гастрюляція (від лат. *gaster* — шлунок) — складний процес хімічних і морфогенетичних змін, що супроводжується розмноженням, ростом, спрямованим переміщенням і диференціюванням клітин, у результаті чого утворюються зародкові листки: зовнішній (*ектодерма*), середній (*мезодерма*) і внутрішній (*ентодерма*) — джерела зачатків тканин і органів. Одна частина клітин перетворюється в зачатки тканин і органів зародка, інша — у позазародкові органи.

Ембріональний гістогенез — процес виникнення спеціалізованих тканин з малодиференційованого клітинного матеріалу ембріональних зачатків. Результатом гістогенетичних процесів є формування основних груп тканин — епітеліальних, сполучних, м'язових і нервових. Їх формування починається в ембріональному періоді і закінчується після народження. Джерелами післяембріонального розвитку тканин служать стовбурові і напівстовбурові клітини (не диференційовані клітини, що мають високий потенціал розвитку і перетворення в різноманітні спеціалізовані клітини).

Ектодерма (епібласт) дає зокрема початок епідермісу і його похідним, епітелію органів ротової порожнини, трахеї, легень і бронхів, нейронам і нейроглії головного і спинного мозку тощо.

Диференціювання *первинної ентодерми* приводить до утворення одношарового покривного епітелію шлунка, кишечника і їх залоз, епітеліальних структур печінки і підшлункової залози. Диференціювання *первинної мезодерми* дає початок поперечносмугастій м'язовій тканині, кістковим і хрящовим тканинам, дермі шкіри, епітелію нирок, гонад, матки, клітинам крові тощо.

Таким чином, до кінця ембріонального періоду закінчується закладка основних ембріональних зачатків тканин і органів, і зародок здобуває основні риси, характерні для людини.

Зародки людини до утворення зачатків органів прийнято називати *ембріонами*, а надалі — *плодами*. В плоді людини органи починають функціонувати й утворюються системи органів. Відзначається дуже швидкий ріст плоду. Пренатальний розвиток завершується пологам, але до народження організм знаходиться під захистом ембріональних оболонок і нездатний виконувати основні функції самостійно. Тільки після народження встановлюються зв'язки з новим середовищем і його автономне існування.

Позазародкові органи — це органи, що розвиваються в процесі ембріогенезу поза тілом зародка, виконують різноманітні функції, забезпечують ріст і розвиток самого зародка. Деякі з цих органів, які оточують зародок, називають також зародковими оболонками. До цих органів відносяться амніон, жовтковий мішок, алантоїс, хоріон, плацента.

Амніон — тимчасовий орган, що забезпечує водне середовище для розвитку зародка, охороняє його від механічного ушкодження і попереджає попадання в плід шкідливих агентів.

Жовтковий мішок депонує живильні речовини (жовток), необхідні для розвитку зародка, але ця структура у харчуванні зародка бере участь дуже недовго, тому що з третього тижня розвитку встановлюється зв'язок плоду з материнським організмом. У жовтковому мішку формуються перші клітини крові і перші кровоносні судини плоду.

Алантоїс у людини не досягає значного розвитку, але його роль у забезпеченні харчування і дихання зародка все ж таки велика, тому що по

судинах алантоїсу доставляється кисень, а в алантоїс виділяються продукти обміну речовин зародка. В ембріогенезі алантоїс редукується і разом зі скороченим жовтковим мішком входить до складу пупкового канатика.

Пупковий канатик, чи *пуповина*, з'єднує зародок (плід) із плацентою і поряд з цим перешкоджає проникненню шкідливих агентів із плаценти до ембріона.

Ворсинки *хоріона* чи *ворсинчастої оболонки*, виділяють протеолітичні ферменти, що руйнують слизову оболонку матки при імплантації. Пізніше розвиток хоріона проходить паралельно з розвитком плаценти.

Плацента (дитяче місце) складається з двох частин: зародкової, чи плодової, і материнської. Плодова частина представлена гіллястим хоріоном і прирослою до нього зсередини амніотичною оболонкою, а материнська — видозміненою слизовою оболонкою матки, що відривається при пологах.

Основні функції плаценти: 1) дихальна, 2) транспорт поживних речовин, води, електролітів і імуноглобулінів, 3) видільна, 4) ендокринна, 5) участь у регуляції скорочення міометрію.

Післяембріональний період починається після народження. Містить у собі ювенільну стадію і дорослу.

Ювенільний період життя індивіда починається з моменту виходу з ембріональних оболонок і закінчується статевим дозріванням і початком розмноження. Для цього періоду характерний інтенсивний ріст, остаточний розвиток кісток і пропорцій тіла, завершення розвитку статевої системи.

Період дорослого стану характеризується стабільністю функціонування всіх органів і систем, статевою зрілістю й активною репродукцією. Включає так само *період старості*, що характеризується поступовим угасанням усіх функцій, зниженням регенеративних здібностей, припиненням репродукції. Цей період завершується смертю організму.

КРИТИЧНІ ПЕРІОДИ РОЗВИТКУ В ОНТОГЕНЕЗІ.

У ході онтогенезу, особливо ембріогенезу, відзначаються періоди більш високої чутливості деяких клітин до певних факторів середовища. Вперше на це звернув увагу австралійський лікар Н. Грегг у 1944 р. Російський ембріолог П.Г. Светлов у 1960 р. сформулював ***теорію критичних періодів*** розвитку і перевірив її експериментально. Сутність цієї теорії полягає у твердженні загального положення, що кожен етап розвитку зародка в цілому і його окремих органах починається відносно коротким періодом якісно нової перебудови, що супроводжується детермінацією і диференціюванням клітин.

Екзогенними ушкоджуючими факторами у критичні періоди можуть бути хімічні речовини, у тому числі багато лікарських препаратів, іонізуюче опромінення (наприклад, рентгенівське в діагностичних дозах), гіпоксія, голодування, наркотики, нікотин, віруси й ін. Багато уроджених дефектів з'являється через вплив токсичних речовин, уживаних жінкою під час

вагітності. Такі аномалії розвитку не успадковуються, а можуть виникнути лише при повторному впливі ушкоджуючого фактора. Такі фактори називаються **тератогени** (від грецьк. «той, що призводить до каліцтв»). Хімічні речовини і ліки, що проникають через плацентарний бар'єр, особливо небезпечні для зародка в перші 3 місяці вагітності, тому що вони не метаболізуються і накопичуються в підвищених концентраціях у тканинах і органах зародка. Наркотики порушують розвиток головного мозку. Голодування, віруси викликають пороки розвитку і навіть внутрішньоутробну загибель.

Взагалі, в онтогенезі людини виділяють кілька **критичних періодів розвитку**: у передембріональному періоді, ембріогенезі і післянатальному житті. До них відносяться:

- 1) розвиток статевих клітин — овогенез і сперматогенез;
- 2) запліднення;
- 3) імплантація (7—8-і доби ембріогенезу);
- 4) розвиток осьових зачатків органів і формування плаценти (3—8-ий тиждень розвитку);
- 5) стадія посиленого росту головного мозку (15—20-й тиждень);
- 6) формування основних функціональних систем організму і диференціювання статевого апарата (20—24-ий тиждень);
- 7) народження;
- 8) період новородженості (до 1 року);
- 9) статеве дозрівання (11—16 років).

Питання для підготовки:

1. Життєвий та клітинний цикл.
2. Мітоз, стадії, основні події.
3. Будова статевих клітин. Яйцеклітини та їхня класифікація, морфологічна будова.
4. Сперматозоїд, морфологічна будова.
5. Мейоз, стадії, основні події.
6. Сперматогенез і овогенез, стадії, основні події.
7. Основні етапи запліднення. Утворення зіготи. Етап дроблення.
8. Морула. Бластула. Трофобласт. Внутрішня клітинна маса.
9. Імплантування. Гастрюляція. Нейруляція. Хоріон.
10. Зародкові листки та їхні похідні.
11. Позазародкова ектодерма, мезодерма, ентодерма, їхні похідні.
12. Мезенхіма та її значення у формуванні різноманітних тканин.
13. Плацента, морфологічна будова. Стадії розвитку. Плацентарний бар'єр.
14. Значення ембріології для розуміння процесів виникнення та розвитку життя.

Тема 4. Тканини.

Типи тканин організму людини. Нервова тканина.

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.

Епітеліальна тканина складається з **щільно прилеглих клітин** (міжклітинної речовини мало), які виконують **бар'єрну, захисну і секреторну функції**. Вона утворює покриви тіла, слизові оболонки, залози.

Клітини **сполучної тканини** оточені **розвиненою міжклітиною речовиною** (у вигляді волокон, кісткових пластинок, хрящів, рідини). Ці особливості будови дозволяють сполучній тканині виконувати **опорну** (кістки, хрящі, зв'язки), **захисну** (підшкірний жир), **живильну** (кров, лімфа) функції.

М'язові тканини здійснюють скорочення серцевого і скелетних м'язів, внутрішніх органів, зміну діаметра кровоносних судин. Залежно від особливостей розташування і виконуваних функцій буває:

- поперечно-посмугована скелетна м'язова тканина;
- поперечно-посмугована серцева м'язова тканина;
- гладенька м'язова тканина кровоносних судин і внутрішніх органів (шлунка, сечового міхура, тощо).

Нервова тканина представлена **нейронами і нейроглією**. Вона забезпечує передачу збудження від нервових закінчень (рецепторів) до центральної нервової системи, а від неї — до органу. Нервова тканина міститься у головному і спинному мозку, нервових вузлах та нервових волокнах.

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. **Стовбурова клітина** (поліпотентна) – самопідтримуюча популяція клітин, мають високі проліферативні потенції, але діляться рідко.

2. **Клітина** – попередниця – зменшуються проліферативні потенції, стають комітованими. Приклад: напівстовбурова клітина

3. **Зріла клітина** – високодиференційована, має високий рівень спеціалізації, втрачає здатність до поділу.

Загальна характеристика епітеліальних тканин

1. Епітеліальні тканини лежать на межі організм-зовнішнє середовище;

2. Епітеліальні клітини організовані наступним чином: шар (покривні епітелії), пластинка (гепатоцити), фолікул (щитоподібна залоза), острівцеві (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 (щілинний – 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 архітекτονіки, 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 вплітаються 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
	ependімогліальний	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, чутливий.

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 центрально 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 мікрроворсинки 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 шипуватої 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 диферонують 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.

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 секрету (серозний, слизовий чи сальний) та багаточисельні мітохондрії.

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.

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).

Демонстраційні препарати.

- Одношаровий плоский епітелій (мезотелій)
- Одношаровий кубічний епітелій каналців нирки.
- Одношаровий багаторядний війчастий епітелій трахеї.
- Багатошаровий плоский незроговілий епітелій.
- Багатошаровий плоский зроговілий епітелій.
- Перехідний епітелій сечового міхура.
- Прості трубчасті залози (зріз стінки матки).
- Проста розгалуджена альвеолярна залоза.

Електронограми.

1. Електронограма посмугованої облямівки кишкового епітелію.
2. Електронограма епітеліальних війок.
3. Електронограма бічних щільних контактів епітеліальної клітки.

Власне сполучні тканини.

Загальна характеристика:

- розташовані всередині організму і не межують із зовнішнім і внутрішнім середовищем

- аполярність клітин.
- клітини різноманітні за морфологією, функціями і походженням.
- наявність двох компонентів: клітинних елементів та міжклітинної речовини.
- спільне походження (мезенхіма).

- містять багато кровоносних судин і нервових закінчень.
- висока здатність до регенерації.

Класифікація власне сполучних тканин.

Заснована на кількісному співвідношенні структурних і хімічних елементів міжклітинної речовини і їх взаєморозташуванні в тканинах:

А. Волокнисті:

1. Пухка неоформлена волокниста сполучна тканина;
2. Щільна волокниста сполучна тканина:
 - а) оформлена: зв'язки, сухожилки, фіброзні мембрани, апоневрози, капсули органів;
 - б) неоформлена: сітчастий шар дерми, капсули деяких органів.

Б. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями:

- а) жирова; б) ретикулярна; в) слизова; г) пігментна.

Пухка неоформлена волокниста сполучна тканина. Знаходиться (поряд з іншими тканинами) в стінках судин і навколо них. Утворює строму багатьох органів і сосочковий шар шкіри. У ній добре розвинена міжклітинна речовина, в якій переважає аморфний компонент. Колагенові і еластичні волокна розташовуються пухко і йдуть в різних напрямках.

Щільна неоформлена волокниста сполучна тканина. Колагенові волокна об'єднані в товсті пучки, щільно прилягають один до одного (що і робить тканину щільною), а пучки волокон орієнтовані в різних напрямках (від чого тканина є неоформленою). Із-за великого вмісту колагенових волокон виражена оксифілія міжклітинної речовини. Утворює глибокий шар шкіри (сітчастий), капсули деяких органів. Волокна розташовані строго контрольованим напрямком волокон визначається функціональним навантаженням на ту чи іншу освіту.

Щільна волокниста оформлена сполучна тканина. Локалізується в сухожилках, зв'язках, капсулах, фасціях, фіброзних мембранах, апоневрозах. Будова: клітини фіброцити і міжклітинна речовина, яка містить колагенові волокна і аморфну речовину. Волокна мають впорядковане розташування - зібрані в пучки. Аморфна речовина представлена глікозаміногліканами та протеогліканами в невеликій кількості.

Функції власне сполучних тканин:

- Опорно-механічна (волокна).
- Регулювання обміну речовин між кров'ю і тканинами органу (основна речовина)
- Зберігання та запасання енергетичного матеріалу (жирові клітини)
- Захисна функція (плазматичні клітини, нейтрофіли, макрофаги).

- Регенерація після пошкодження органів (фібробласти)

Клітини сполучної тканини

- фібробласти
- макрофаги
- плазмоцити
- мастоцити
- адипоцити (жирові клітини)
- пігментні клітини (меланоцити)
- адвентіціальні клітини, перицити
- ретикулярні клітини
- лейкоцити крові

Диферон клітин фібробластичного ряду:

Стовбурова клітина мезенхімальної природи – напівстовбурова клітина – юний фібробласт – зрілий фібробласт – фіброцит, а також міофібробласт, фіброкlast.

Фібробласти - це рухливі клітини. В їх цитоплазмі, особливо в периферичному шарі (ектоплазмі) розташовуються мікрофіламенти, що містять білки типу актину і міозину. Рух фібробластів стає можливим тільки після їх зв'язування з опорними фібрилярними структурами за допомогою фибронектина - глікопротеїну, синтезованого фібробластами і іншими клітинами, що забезпечує адгезію клітин і неклітинних структур. Під час руху фібробласт ущільнюється, а його поверхня може збільшитися в 10 разів.

Функції фібробластів:

- Утворення основної аморфної речовини і волокон сполучної тканини.
- Формування рубцової тканини при закритті ран, утворення сполучнотканинної капсули навколо стороннього тіла.
- Синтез протеогліканів і глікопротеїнів.
- Регуляція процесів метаболізму і катаболізму міжклітинної речовини сполучної тканини.
- Проліферація і диференціювання Т і В лімфоцитів (синтезують фактор росту клітин).

Фіброцити - дефінітивні (кінцеві) форми розвитку фібробластів. Мають веретеноподібну форму, відростки. Вони містять невелику кількість органел, вакуолей, ліпідів і глікогену. Синтез колагену і інших речовин у фіброцитах різко знижений.

Фіброкласти - клітини з високою фагоцитарною і гідролітичною активністю, беруть участь у «розсмоктуванні» міжклітинної речовини в період інволюції органів (наприклад, в матці після закінчення вагітності). Мають розвинені гранулярну ендоплазматичну сітку, апарат Гольджі, відносно великі, але нечисленні мітохондрії, а також лізосоми з характерними для них гідролітичними ферментами. Виділений ними за межі клітини комплекс

ферментів розщеплює цементуючу субстанцію колагенових волокон, після чого відбуваються фагоцитоз і внутрішньоклітинне перетравлювання колагену.

Макрофаги. Зазвичай макрофаги, за винятком деяких їх видів, мають одне ядро. Ядра макрофагів невеликого розміру, округлі, бобовідні або неправильної форми. Містять великі грудочки хроматину. Цитоплазма базофільна, багата на лізосоми, фагосоми (що є їх характерною ознакою) та піноцитозні пухирці, містить помірну кількість мітохондрій, гранулярної ендоплазматичної сітки, апарату Гольджі, включення глікогену, ліпідів.

На поверхні плазмолемми є рецептори для пухлинних клітин і еритроцитів, Т- і В-лімфоцитів, антигенів, імуноглобулінів, гормонів. Наявність рецепторів до імуноглобулінів обумовлює їх участь в імунних реакціях.

Форми прояву захисної функції макрофагів:

1. поглинання і подальше розщеплення або ізоляція чужорідного матеріалу;
2. знешкодження його при безпосередньому контакті;
3. передача інформації про чужорідний матеріал імунокомпетентним клітинам, здатним його нейтралізувати;
4. надання стимулюючого впливу на інші клітинні популяції імунної системи організму.

Адиipoцити - округлі клітини з вузькою смужкою цитоплазми навколо однієї великої краплі жиру в центрі, органoїдів мало, невелике ядро, сплюснене, розташоване ексцентрично. *Функція:* накопичують жир про запас (висококалорійний енергетичний матеріал і вода).

Адвентиціальні клітини - малодиференційовані (резервні) клітини пухкої неоформленої волокнистої сполучної тканини, можуть диференціюватися в інші клітини, зокрема у фібробласти. Розташовуються поруч із кровоносними судинами. Мають відростки.

Перицити – розташовані в товщі базальної мембрани капілярів; регулюють їх просвіт і кровопостачання оточуючих тканин.

Меланоцити – клітини з відростками, містять включення пігменту меланіну. Походження: з клітин нервового гребеня. Функція: захист від УФвипромінювання.

Плазматичні клітини (або плазмоцити). Ці клітини забезпечують вироблення антитіл при появі в організмі антигена. Вони утворюються в лімфоїдних органах з В-лімфоцитів. Розміри плазмоцитів коливаються від 7 до 10 мкм. Форма клітин кругла або овальна. Ядра відносно невеликі, круглої або овальної форми, розташовані ексцентрично. Хроматин у ядрі нагадує «колесо зі спицями». Цитоплазма різко базофільна, містить добре розвинену концентрично розташовану гранулярну ендоплазматичну сітку, в якій синтезуються білки (антитіла). В цитоплазмі зустрічаються тільця Русселя (скупчення синтезованого на рибосомах білка).

Мастоцити (тканинні базофіли) складають 10% від клітин пухкої неоформленої волокнистої сполучної тканини, утворюються в червоному кістковому мозку і є аналогами базофілів крові. Клітини мають овальне ядро, цитоплазма заповнена базофільними гранулами діаметром від 0,3 до 1 мкм. Гранули містять гістамін, гепарин, серотонін.

Гранули мастоцитів при забарвленні основними барвниками мають властивість **метахромазії** - зміни кольору барвника. З органел добре розвинуті лізосоми з великою кількістю гідролітичних ферментів (протеази, гідролази та інші).

Ефекти речовин:

1) гістамін збільшує проникність капілярів, викликає скорочення гладких м'язів бронхів, підвищує чутливість до болю;

2) гепарин як антикоагулянт (зв'язує антитромбін ІІІ), зменшує проникність міжклітинної речовини пухкої неоформленої волокнистої сполучної тканини.

Дегрануляція - це процес виходу речовин (гістаміну, гепарину) з гранул мастоцитів шляхом екзоцитозу.

Лімфоцити

- Малі- 4,5-10 мкм, середні-7-10 мкм, великі 10-18 мкм. Ядро округлої або бобоподібної форми.

- НК-клітини - в цитоплазмі 20-50 азурофільних гранул д-р 0,5-2мкм. Містять перфорин (забезпечує цитотоксичну активність цих клітин). Виконують функцію кілерів, забезпечуючи протипухлинний імунітет.

- Утворюються в червоному кістковому мозку, а потім частина з них надходить в тимус, де під впливом антигенів і гормону тимозина перетворюються в ефекторні клітини, беруть участь в реакціях імунітету (Тлімфоцити), а інша частина надходить до органів периферичної лімфоїдної системи (В-лімфоцити), де під впливом антигенів диференціюються в плазмоцити, які виробляють антитіла, забезпечуючи гуморальний специфічний набутий імунітет.

- **Виділяють 3 типи Т-лімфоцитів:** Т-кілери, Т-хелпери, Т-супресори.

- Т-кілери знищують АГ самі, Т-хелпери активують імунну реакцію за клітинним чи гуморальним типом, сприяють трансформації В-лімфоцитів у плазматичні клітини, Т-супресори блокують імунну реакцію.

Ретикулярні клітини схожі на фібробласти: великі, мають численні відростки, в центрі містять ядро округлої форми. Зв'язуються один з одним відростками.

Міжклітинна речовина сполучної тканини. Головними хімічними компонентами міжклітинної речовини сполучної тканини є вода (90%), жири, білково-полісахаридні комплекси –протеоглікани та глікозоаміноглікани

(гіалуронова кислота, хондроїтінсульфати А, С, В, гепарин і дерматансульфат). Глікозоаміноглікани забезпечують транспорт води, солей, амінокислот і ліпідів, особливо в аваскулярних тканинах (хрящі, рогівка ока).

Колагенові волокна утворені з білка колагену. Функція: забезпечення механічної міцності пухкої волокнистої сполучної тканини.

Розрізняють 5 рівнів організації колагенових волокон:

- 1) поліпептидний ланцюг, що складається з послідовності трьох амінокислот, дві з них - пролін або лізин і гліцин, а третя - будь-яка інша молекула;
- 2) молекула колагену: включає 3 поліпептидні ланцюга;
- 3) мікрофібрили - кілька молекул колагену, зшиті ковалентними зв'язками;
- 4) фібрила - їх утворюють кілька мікрофібрил;
- 5) волокно – складається із пучків фібрил.

Процес утворення колагенових волокон відбувається в два етапи: **внутрішньоклітинний і позаклітинний**. На першому внутрішньоклітинному етапі відбувається утворення поліпептидних ланцюжків і формування з них молекул проколагену, які виділяються шляхом екзоцитозу в міжклітинний простір. Другий - позаклітинний етап фібрилогенеза включає утворення молекул колагену, протофібрил, мікрофібрил і фібрил.

Типи колагену. Молекули колагену складаються з трьох спірально скручених поліпептидних α - ланцюгів, в яких переважають амінокислоти гліцин, пролін, лізин, гідрооксіпролін, гідрооксілізин. Комбінації розташування молекул в α -ланцюгах призводять до появи декількох типів колагену:

- I – пухка волокниста сполучна тканина, дентин, шкіра, сухожилля;
- II - хрящ, склоподібне тіло ока;
- III - шкіра, м'язи, кровоносні судини;
- IV - базальні мембрани;
- V - шкіра, кістки, плацента, інтерстиціальні тканини.

Еластичні волокна. Тонкі ($d = 1-3$ мкм), менш міцні ($4-6$ кг/см²), утворені з білка еластину (синтезуються у фібробластах). Не мають посмугованості, часто розгалужуються. Вибірково добре фарбуються селективним барвником орсеїном. Будова: зовні є мікрофібрили, що складаються з мікрофібрилярного білка, а всередині - білок еластин (до 90%); еластичні волокна добре розтягуються, після чого набувають первісну форму. *Функція:* надають сполучній тканині еластичність, здатність розтягуватися.

Ретикулярні волокна. Вважаються різновидом колагенових волокон, тобто вони є аналогічними їм за хімічним складом і по ультраструктурі, але на

відміну від колагенових волокон мають менший діаметр і, сильно розгалужуючись, утворюють тривимірну сітку. Містять колаген III типу і підвищену кількість вуглеводів. Складові компоненти синтезуються у фібробластах. Зустрічаються в невеликій кількості навколо кровоносних судин. Добре фарбуються солями срібла, тому мають іншу назву - аргірофільні волокна.

Сполучні тканини зі спеціальними властивостями:

Жирова тканина:

1) **Білі адипоцити** - округлі клітини з вузькою смужкою цитоплазми навколо однієї великої краплі жиру в центрі. У цитоплазмі органоїдів мало. Невелике сплюснене ядро розташовується ексцентрично. *Функція:* накопичують жир про запас (висококалорійний енергетичний матеріал і вода).

2) **Бурі адипоцити** - округлі клітини з центральним розташуванням ядра. Жирові включення в цитоплазмі виявляються у вигляді численних дрібних крапель. В цитоплазмі багато мітохондрій з високою активністю, які містять залізо (надає бурий колір) окисного ферменту цитохромоксидази. *Функція:* бурі адипоцити не накопичують жир, а навпаки, «спалюють» його в мітохондріях, а тепло, що звільнилося при цьому, витрачається для зігрівання крові в капілярах.

Ретикулярна тканина - складає основу кровотворних органів, в невеликій кількості знаходиться навколо кровоносних судин. Складається з ретикулярних клітин та міжклітинної речовини, яка містить основну речовину та ретикулярні волокна.

Ретикулярні клітини – великих розмірів, з відростками, оксифільною цитоплазмою, з'єднуючись між собою відростками, утворюють тривимірну сітку. Ретикулярні волокна, переплітаючись, також утворюють сітку. Ретикулярні клітини здатні до фагоцитозу, синтезують складові компоненти 26 ретикулярних волокон. Ретикулярна тканина регенерує за рахунок ділення ретикулярних клітин та синтезу їми міжклітинної речовини.

Функції:

- опорно-механічна (є каркасом для дозріваючих клітин крові);
- трофічна (забезпечують живлення дозріваючих клітин крові);
- фагоцитоз загиблих клітин, чужорідних частиць та антигенів;
- утворюють специфічне мікрооточення, яке визначає напрям диференціювання кровотворних клітин.

Пігментна тканина – скупчення великої кількості меланоцитів. Знаходиться в певних ділянках шкіри (навколо сосків грудних залоз), в сітчатці та радужці ока. *Функція:* захист від надлишку світла, ультрафіолетових променів.

Слизова тканина – є тільки в ембріона (під шкірою, в пупочному канатику). В цій тканині мало клітин (мукоцитів), переважає міжклітинна речовина, а в ній - переважає аморфна речовина, багата на гіалуронову кислоту. Така особливість будови обумовлює високий тургор даної тканини. *Функція:* механічний захист, перешкоджає пережаттю кровоносних судин пуповини.

Демонстраційні препарати:

- Пухка волокниста сполучна тканина
- Щільна неоформлена волокниста сполучна тканина сітчастого шару дерми.
- Щільна оформлена волокниста сполучна тканина.
- Ретикулярна тканина. Зріз лімфатичного вузла
- Біла жирова тканина.

Електронограми.

- 1.Ретикулярна клітина
- 2.Фібробласт.
- 3.Макрофаг.
- 4.Плазмоцит.
- 5.Колагенове волокно.

Система крові включає в себе кров і **органи кровотворення** - червоний кістковий мозок, тимус, селезінку, лімфатичні вузли, лімфоїдну тканину некровотворних органів.

Функції крові:

1. дихальна (транспорт кисню з легенів до всіх органів і вуглекислоти з органів в легені);
2. трофічна (постачає органам поживні речовини);
3. захисна (забезпечення гуморального і клітинного імунітету, згортання крові при травмах);
4. видільна (видалення і транспортування в нирки продуктів обміну речовин);
5. гомеостатична (підтримання сталості внутрішнього середовища організму, в тому числі імунного гомеостазу).
6. транспорт гормонів та інших біологічно активних речовин.

Все це визначає найважливішу роль крові в організмі.

Втрата більше 30% крові призводить до смерті. Аналіз крові в клінічній практиці є одним з основних в постановці діагнозу.

Кров складається з клітин (формених елементів) і міжклітинної речовини (плазми). Плазма (55-60%): вода - 90-93%, органічних речовин 6-9%, неорганічних - 1%; серед них: білки - 60-75 г/л, вуглеводи, ліпіди, електроліти.

Серед формених елементів крові (40-45%) розрізняють:

- білі клітини крові – лейкоцити;
- червоні клітини крові – еритроцити; - кров'яні пластинки – тромбоцити.

Функції еритроцитів і тромбоцитів реалізуються всередині судин, а функції лейкоцитів здійснюються в основному в тканинах.

Еритроцити - найчисленніші клітини крові: кількість еритроцитів в периферичній крові знаходиться в межах у чоловіків $3,9-5,5 \times 10^{12}/\text{л}$, у жінок - $3,7-4,9 \times 10^{12}/\text{л}$. Підвищення показника вище верхньої межі норми називається **еритроцитоз**, зниження нижче нижньої межі норми – **еритропенія (анемія)**. Вміст еритроцитів у новонароджених знаходиться на рівні верхньої межі норми для дорослих (близько $5 \times 10^{12}/\text{л}$), в подальшому показник знижується і до 3-6-місячного віку стає нижче нижньої межі норми дорослих - тобто, настає «фізіологічна анемія». В подальшому кількість еритроцитів у дитини поступово і повільно збільшується і досягає показника дорослих к моменту статевого дозрівання.

Форми:

- нормальна форма: двояковогнутий диск - дискоцит (80-90%),
- патологічні форми (пойкілоцити):
 - кулясті - сфероцити ($\approx 1\%$)
 - з плоскими поверхнями – планоцити
 - з випуклими поверхнями - стоматоцити ($\approx 1-3\%$)
 - з численними шипиками на поверхні - ехіноцити ($\approx 6\%$)
 - з невеликою кількістю зубчиків – акантоцити
 - двохямкові, шлемоподібної форми – шизоцити
 - серпоподібної форми – дрепаноцити
 - каплеподібної форми – дакроцити

Збільшення атипових форм еритроцитів більше 10% називається **пойкілоцитозом** і є патологічним ознакою.

Розміри. У здорової людини близько 75% еритроцитів мають діаметр 7-8 мкм (нормоцити), 12,5% - менше 7 мкм (мікроцити) і 12,5% - більше 8 мкм (макроцити). Порушення даного співвідношення по діаметру еритроцитів називається **анізоцитозом (мікроцитозом або макроцитозом)**.

Ретикулоцити - це незрілі еритроцити, що вийшли з червоного кісткового мозку; в цитоплазмі мають залишки органоїдів, що виявляються при фарбуванні спеціальними барвниками в вигляді зерен і ниток, які обумовлюють сітчастий малюнок. Ретикулоцити протягом 1 доби після виходу з червоного кісткового мозку дозрівають, втрачають залишки органоїдів і перетворюються в зрілі еритроцити. Кількість ретикулоцитів в нормі 1-5%. Збільшення показника свідчить про посилення еритроцитопоеза.

Еритроцити утворюються в червоному кістковому мозку, функціонують в кровоносних судинах, в середньому живуть близько 120 діб, старіючі і пошкоджені еритроцити руйнуються в селезінці. Залізо гемоглобіну

зруйнованих еритроцитів постачається моноцитами в червоний кістковий мозок і повторно використовується в нових еритроцитах.

Будова. Ядро відсутнє. Мембрана має негативний заряд, завдяки наявності сілової кислоти в глікокаліксі, має транспортні білки, легко проникає для аніонів і погано - для катіонів (K^+ , Na^+); мембранних органел немає, з немембранних є тільки мікрофіламенти; цитоплазма в основному заповнена гемоглобіном. **Гемоглобін** - це глікопротеїн, який складається з 4 молекул білка глобіну, кожна з яких пов'язана з 1 молекулою гема; гем є похідним вітаміну В12 і містить двовалентне залізо; гемоглобін здатний легко зв'язувати і віддавати кисень, але легко зв'язувати і погано віддавати CO_2 і CO .

Гемоглобін плода називається гемоглобіном F (фетальний), він має більш високу здатність зв'язувати кисень у плода та новонародженого. У новонароджених кількість гемоглобіну та еритроцитів більше, ніж у дорослих. У дорослих гемоглобін називається гемоглобіном А; гемоглобін з приєднаним киснем - оксигемоглобін, гемоглобін без кисню - дезоксигемоглобін, гемоглобін з приєднаним окисом вуглецю (CO) - карбоксигемоглобін, гемоглобін з приєднаним вуглекислим газом (CO_2) - карбгемоглобін, гемоглобін з тривалентним залізом - метгемоглобін.

Функції еритроцитів:

- дихальна - перенесення кисню і вуглекислого газу;
- підтримання буферних властивостей крові (pH);
- еритроцити можуть адсорбувати на своїй поверхні різні речовини (амінокислоти, антигени, антитіла, лікарські речовини, токсини і т.д.) і транспортувати їх.

Тромбоцити (кров'яні пластинки) - це дрібні фрагменти мегакаріоцитів (перебувають в червоному кістковому мозку). Діаметр кров'яних пластинок 2-3 мкм. Живуть 9-10 днів, фагоцитуються макрофагами селезінки. У нормі вміст кров'яних пластинок $2-4 \times 10^9$ /л. Зниження показника призводить до гемофілії (кров не згортається), а підвищення - до тромбозів судин.

Функції: участь у згортанні крові та утворенні тромбів. Кров'яні пластинки містять тромбопластичні фактори згортання крові і при порушенні цілісності стінки кровоносних судин забезпечують згортання крові в пошкодженій ділянці і запобігають крововтраті. Тромбоцити здатні прикріплюватися до пошкодженої поверхні судини (адгезія) і склеюватися між собою (агрегація).

Будова. Ядро відсутнє. Містять у цитоплазмі елементи комплексу Гольджі і гладкої ЕПС, мітохондрії, рибосоми, включення глікогену, мікротрубочки, мікрофіламенти, є ферменти гліколізу, а також кілька типів гранул, які знаходяться у центрі, ця ділянка (темна) називається **грануломером**, а по периферії вільна від гранул ділянка (світла) - **гіаломер**. На мембрані містять

рецептори для факторів згортання крові. **Форми:** юні, зрілі, старі, дегенеративні та гігантські.

Лейкоцити. За наявності або відсутності специфічних гранул лейкоцити поділяються на 2 групи - **гранулоцити і агранулоцити**.

Гранулоцити мають специфічні гранули. Ядра зрілих і майже зрілих гранулоцитів складаються з декількох часточок: можуть бути двочастковими, трьох- і чотирьохчастковими.

Агранулоцити не мають специфічних гранул. Ядро кругле, овальне або богоподібне. І гранулоцити, і агранулоцити мають в цитоплазмі неспецифічні гранули, які представляють собою лізосоми, їх склад однаковий у всіх лейкоцитів. До гранулоцитів відносяться: базофіли, еозинофіли і нейтрофіли, до агранулоцитів – **лімфоцити і моноцити**.

Базофільні гранулоцити - лейкоцити з великими, нерівномірно розташованими по цитоплазмі гранулами, які фарбуються основними барвниками не в колір барвника (метахромазія). Гранули часто видно зверху, на тлі ядра. У гранулах міститься медіатор алергічних реакцій - гістамін, а також протизгортальна речовина - гепарин. Базофіли утворюються в кістковому мозку. У нормі кількість базофілів в крові становить 0-1%. Вони так само, як і нейтрофіли, знаходяться в крові близько 1-2 діб.

Функції: базофіли беруть участь в алергічних реакціях організму, виділяючи медіатор алергічних реакцій - гістамін (гістамін підвищує проникність стінок кровоносних судин, тим самим полегшує вихід інших лейкоцитів з кровоносних судин в тканини для боротьби з антигенами), антикоагуляційна (гепарин).

Будова: клітини округлої форми, в крові присутні в основному найбільш зрілі форми (сегментоядерні), що мають як правило двочасткове ядро, в їх цитоплазмі виявляються всі види органел. Метахромазія обумовлена наявністю гепарину - кислого глікозаміноглікану. Специфічні гранули базофіла повинні б фарбуватися в темно-синій колір, але фарбуються у фіолетово-пурпурний.

Властивості: вихід з крові в тканини (через 1-2 добу після виходу в кров), міграція в тканинах, здатність вивільняти вміст гранул в навколишній міжклітинний простір (дегрануляція), слабкий фагоцитоз, вивільнення біологічно активних речовин, що не входять до складу гранул, поглинання гістаміну і серотоніну з навколишніх тканин.

Еозинофільні гранулоцити - лейкоцити з великими, рівномірно розподіленими по цитоплазмі гранулами, що забарвлюються еозином. У гранулах містяться гідролітичні ферменти і гістаміназа. За структурою ядра також зустрічаються юні, паличкоядерні і сегментоядерні еозинофіли. Кількість еозинофілів в крові 1-5%.

Функції: участь в алергічних реакціях організму шляхом фагоцитозу пов'язаних антитілами антигенів і руйнування ферментом гістаміназою надлишку гістаміну.

Будова. Клітини округлої форми, в крові присутні в основному найбільш зрілі форми (сегментоядерні), що мають, як правило, двочасткове ядро, в їх цитоплазмі крім всіх основних органел є специфічні та неспецифічні гранули. Серед гранул розрізняють азурофільні (первинні) і еозинофільні (вторинні), що є модифікованими лізосомами.

Властивості: здатні до виходу з крові в тканини і в просвіті внутрішніх органів, міграція в тканинах і на поверхні слизових оболонок внутрішніх органів, здатність вивільняти вміст гранул в навколишній простір (дегрануляція), слабкий фагоцитоз, при якому специфічні гранули можуть зливатися з лізосомами і фагосомами, але цей процес не такий активний як у нейтрофілів, еозинофіли здатні прикріплюватися до паразитів, локально вивільняти вміст гранул і вводити його в цитоплазму паразита.

Нейтрофіли - лейкоцити з дрібними (пилоподібними), рівномірно розподіленими по цитоплазмі гранулами, що сприймають і кислі і основні барвники. Гранули є лізосомами, що містять повний набір протеолітичних ферментів. У здорової людини вміст в крові юних нейтрофілів 0-1%, паличкоядерних - 3-5%, сегментоядерних - 60-65%.

Функція нейтрофілів - захист шляхом фагоцитозу і перетравлення мікроорганізмів, сторонніх часток, продуктів розпаду тканин. Тому нейтрофіли ще називають мікрофагами.

Будова: в нормі в крові людини знаходяться нейтрофіли різного ступеня зрілості: **юні нейтрофіли** (метамієлоцити) - наймолодші, не більше 0,5%, ядро бобоподібної форми, **паличкоядерні нейтрофіли** - більш зрілі, 1- 6%, ядро S-зігнуте, **сегментоядерні нейтрофіли** – найбільш зрілі, мають трьох- або чотирьохчасткове ядро.

Нейтрофіли - це клітини круглої форми, в цитоплазмі крім всіх основних органел є специфічні (первинні і вторинні), неспецифічні гранули; всередині специфічних гранул лужна або нейтральна рН, а всередині неспецифічних - кисла; специфічні гранули забарвлюються і кислими, і основними барвниками (кислий барвник - еозин забарвлює в червоний або рожевий колір, основний барвник - азур-2 - в темно-синій або фіолетовий колір, і тому при фарбуванні азур-2-еозином за Романовським-Гімза специфічні гранули нейтрофіла виглядають буро-фіолетовими).

Властивості: вихід з крові в тканини, міграція в тканинах - спрямована міграція (хемотаксис) в осередки запалення під дією хемотаксических факторів, активація під дією бактерій, інтенсивний фагоцитоз бактерій, клітинних залишків (мікрофагоцитоз), здатність вивільняти вміст своїх гранул в навколишній простір, що призводить до загибелі навколишніх тканин і утворення гною, синтез біологічно-активних речовин при фагоцитозі.

Лімфоцити - другі за кількісним вмістом лейкоцити (20-35%). Класифікація лімфоцитів за розмірами (великі, середні, дрібні) застосовується рідко, частіше використовується функціональна класифікація:

Тимусзалежні лімфоцити (Т-лімфоцити) складають 70-75% всіх лімфоцитів і включають наступні субпопуляції:

- **Т-кілери** - забезпечують клітинний імунітет, тобто знищують мікроорганізми, а також пухлинні клітини. Т-кілери розпізнають і контактують з антигеном за допомогою специфічних рецепторів. Після контакту Т-лімфоцити відходять від чужорідної клітини, але залишають на поверхні цієї клітини невеликий фрагмент своєї цитолеми - на цій ділянці різко підвищується проникність цитолеми чужорідної клітини для іонів натрію і вони починають надходити в клітину, згідно із законом осмосу слід за натрієм в клітину надходить і вода - в результаті чужорідна клітина розбухає і врешті-решт цитолема не витримує і розривається, клітина гине.

- **Т-хелпери** - беруть участь в гуморальному імунітеті: ідентифікують "своє" або "чуже", посиляють попередній хімічний сигнал (індуктор імуногенезу) Влімфоцитам про надходження в організм антигену, "списують" інформацію з надходження антигену і через макрофаги передають її В-лімфоцитам;

- **Т-супресори** - пригнічують надмірну проліферацію В-лімфоцитів при надходженні в організм антигену і тим самим запобігають гіперергічній реакції при імунній відповіді.

2. В-лімфоцити - вперше виявлені в сумці Фабриціуса у птахів (лімфоїдний орган) - звідси назва. Забезпечують разом з Т-хелперами, Т-супресорами і макрофагами гуморальний імунітет - після отримання від Т-хелперів індуктора імуногенезу, а від макрофагів перероблену інформацію про антиген В-лімфоцити починають проліферацію (інтенсивність поділу контролюється Т-супресорами), після чого диференціюються в плазмочити і починають виробляти специфічні антитіла (γ-глобуліни) проти антигена. Серед усіх лімфоцитів становлять 20-25%.

Будова. За морфологічними ознаками В- і Т-лімфоцити і їх субпопуляції розрізнити важко (практично неможливо). Всі лімфоцити мають округле, несегментоване ядро; хроматин в ядрі малих лімфоцитів (6-8 мкм) сильно конденсований, в середніх лімфоцитах (9-11 мкм) - помірно конденсований, а у великих лімфоцитів (12 і більше мкм) - слабо конденсований. Цитоплазма у вигляді вузького обідка. Т- і В-лімфоцити диференціюють найчастіше за допомогою спеціальних імуноморфологічних методів.

Властивості: вихід з крові в тканини, міграція в тканинах - спрямована міграція в вогнище запалення, проліферація і диференціювання під впливом різних стимулів, для Т-кілерів і природних кілерів – цитотоксичність.

Функції:

- В-лімфоцити перетворюються в плазматичні клітини, які виробляють антитіла

- Т-лімфоцити: Т-хелпери - сприяють проліферації і диференціюванню В-лімфоцитів і Т-лімфоцитів (кілерів, супресорів, клітин пам'яті, природних кілерів)

- Т-кілери мають цитотоксичність, тобто вбивають чужорідні і ракові клітини, віруси, найпростіші організми.
- Т-супресори пригнічують проліферацію і диференціювання Т-кілерів, пам'яті, хелперів
- Т- клітини пам'яті зберігають інформацію про потрапляють в організм антигени
- Т-лімфоцити синтезують активні речовини, включаючи інтерферон
- Природні кілери цитотоксичні по відношенню до чужорідних і ракових клітин, вірусів.

Моноцити - великі лейкоцити, діаметром 12-15 і більше мкм. Ядро несеgmentовано, бобоподібної або підковоподібної форми з помірно конденсованим хроматином. Цитоплазма попелясто-сірого кольору, може містити поодинокі азурофільні гранули - лізосоми. Під електронним мікроскопом добре виражені лізосоми, багато мітохондрій. Клітка активно пересувається за допомогою псевдоподій. У нормі вміст в крові 6-8%. Час перебування 36-104 години. Моноцити - це незрілі клітини, які виходять з кровоносного русла в тканини, де вони диференціюються в макрофаги.

Функції:

- захисна – здійснюється шляхом фагоцитозу і перетравлення мікроорганізмів, сторонніх часток і продуктів розпаду власних тканин. Моноцити як і всі інші лейкоцити функціонують в тканинах. Виходячи з кровоносних судин в тканині моноцити перетворюються в макрофаги (в організмі налічується до 12 різновидів макрофагів, вони складають макрофагічну систему);
- участь в гуморальному імунітеті - отримують від Т-хелперів інформацію про антиген і після переробки передають її В-лімфоцитам;
- виробляють протівірусний білок інтерферон і протимікробний білок лізоцим;
- виробляють КСФ (колонієстимулюючий фактор), який регулює гранулоцитопоез.

Період	Лейкограма					
	Еозинофіли	Нейтрофіли		Лімфоцити	Моноцити	Базофіли
		Палочко-ядерні	Сегменто-ядерні			
Новонароджений	2,2	9,1	52	31	5,8	0,6
4 тижні	2,8	4,5	30	56	6,5	0,5
2 роки	2,6	3,0	30	59	5,0	0,5
4 роки	2,8	3,0	39	50	5,0	0,6
6 років	2,7	3,0	48	42	4,7	0,6
10 років	2,4	3,0	51	38	4,3	0,5
Дорослі	0,5-5	1-6	47-72	19-37	3-11	0-1

Демонстраційні препарати: Мазок крові людини:

1. Еритроцит;
2. Тромбоцит;
3. Сегментоядерний нейтрофільний гранулоцит;
4. Палочкоядерний нейтрофільний гранулоцит;
5. Юний нейтрофільний гранулоцит;
6. Базофільний гранулоцит;
7. Еозинофільний гранулоцит;
8. Лімфоцит

Скелетні сполучні тканини

Скелетні тканини – це різновид сполучних тканин, які складаються з клітин та твердої міжклітинної речовини та виконують опорно-механічну, захисну функції, беруть участь у водно-електролітному обміні в організмі.

Класифікація скелетних тканин: **хрящові та кісткові:**

Скелетні кісткові та зубні кісткові (дентин, цемент)

Порівняльна характеристика хрящової та кісткової тканини:

	Хрящові тканини	Скелетні кісткові тканини
Джерело розвитку	мезенхіма	мезенхіма
Тканина оточення	Охрястя (перихондрій)	Окістя (періост ззовні, в трубчастих кістках – ендост зсередини)
Клітини	1. Хондробласти – клітини, які утворюють хрящову тканину	1. Остеобласти – клітини, які утворюють кісткову тканину
	2. Хондроцити – розташовані в хрящових заглибинах поодинокі чи групами (ізогенна група), не мають відростків	2. Остеоцити – клітини з відростками, розташовані в кісткових заглибинах поодинокі
	3. Хондрокласти – клітини, які руйнують хрящову	3. Остекласти – великі багатоядерні клітини
Міжклітинна речовина	Колагенових волокон менше	Колагенових волокон більше
	Наявні еластичні волокна (в еластичному хрящі)	Еластичні волокна відсутні
	Основна речовина (хрящовий матрикс) не звапнована, гідратована, щільна, відсутні каналі	Основна речовина (кістковий матрикс) звапнована, тверда, є каналі з відростками остеоцитів
Кровоносні судини	Відсутні	Є

Живлення	Дифузне за рахунок хрястя	Забезпечується через кісткові каналні, які з'єднуються з каналами, де проходять кровоносні капіляри
Ріст	1. Апозиційний 2. Інтерстиціальний	Тільки апозиційний (так як кістковий матрикс заповнений).

Локалізація різних видів хрящової тканини в організмі:

Гіаліновий хрящ	Еластичний хрящ	Волокнистий хрящ
Скелет ембріону Епіфізарний хрящ Суглобовий хрящ рухомих суглобів Хрящі ребер Мечоподібний відросток груднини Хрящі носа Хрящі трахеї та головних бронхів Хрящові пластинки великих та середніх бронхів	Хрящ вушної раковини Хрящ зовнішнього слухового ходу Хрящ слухової (євстахієвої) труби Хрящ надгортанника Голосові відростки черпакуватих хрящів Ріжкуваті хрящі Клиноподібні хрящі Хрящові пластинки дрібних бронхів	Міжхребцеві диски Меніск колінного суглобу Лонний симфіз Суглобові диски скроневопіднижньощелепного та груднинно-ключичного суглобів В місцях прикріплення сухожилка до кістки

Етапи диференціювання клітин та утворення хрящового матриксу:

1. Мезенхімні клітини диференціюються в стовбурові (хондрогенні) клітини – мають високе ядерно-цитоплазматичне відношення, органи розвинуті слабо.

2. Стовбурові клітини диференціюються в напівстовбурові клітини (прехондробласти). Ці клітини втрачають відростки, збільшуються в розмірах і розташовуються щільніше одна до одної.

3. Напівстовбурові клітини диференціюються в хондробласти. В їх цитоплазмі накопичується глікоген, розвивається грЕПС, комплекс Гольджі, збільшується кількість мітохондрій та вільних рибосом, елементи цитоскелету, цитоплазматичні везикули та жирові включення.

4. Хондробласти синтезують хрящовий матрикс. У хрящі, який розвивається, клітини спочатку кількісно переважають над міжклітинною речовиною, забарвленою оксифільно, але в подальшому маса хрящового матриксу значно збільшується і він забарвлюється базофільно.

5. Хондробласти диференціюються в хондроцити, розташовані в заглибинах (лакунах), оточені хрящовим матриксом.

Зони хрящової тканини

1. **Зона молодого хряща** – вузька зона, розташована під охрястям, з поодинокими сплосченими молодими хондроцитами та гомогенним оксифільним матриксом.

2. **Зона зрілого хряща** – зона з ізогенними групами хондроцитів та базифільним матриксом.

Клітини хрящової тканини

1. Хондробласти.

Будова: сплюснена форма, овальне ядро, базифільна цитоплазма. В цитоплазмі добре розвинуті гранулярна та агранулярна ЕПС, комплекс Гольджі, багато мітохондрій, вільних рибосом, є мікротрубочки, центріолі, включення глікогену, жиру.

Функції: синтез біополімерів хрящового матриксу, ріст хряща у товщину шляхом накладення – апозиційний ріст, регенерація хряща при його пошкодженні.

2. Хондроцити - 10% від загальної маси хряща, розташовані в хрящових заглибинах (лакунах) поодинокі або групами. - Групи клітин, які знаходяться в одній заглибині та утворюються в результаті поділу однієї клітини називаються ізогенними (хондрон)

– Розрізняють 3 типи хондроцитів (знаходяться на різних стадіях морфофункціонального диференціювання):

1. **Хондроцити I типу** – молоді хрящові клітини: мають високе ядерноцитоплазматичне відношення, велике сферичної форми ядро з одним чи двома ядерцями, розташоване в центрі клітини, добре розвинуті гранулярна ЕПС, комплекс Гольджі, багато мітохондрій, вільних рибосом, включень глікогену, жиру, високий рівень синтезу ДНК, РНК.

2. **Хондроцити II типу** – клітини, що розвиваються, мають нижче ядерно-цитоплазматичне відношення, на поверхні з'являються короткі мікроворсинки, добре розвинуті гранулярна ЕПС, комплекс Гольджі, 53 уповільнення синтезу ДНК, високий рівень синтезу РНК, синтез глікозаміногліканів та протеогліканів.

3. **Хондроцити III типу** – зрілі хрящові клітини, мають низьке ядерноцитоплазматичне відношення, розвинуту гранулярну ЕПС, зменшення синтезу глікозаміногліканів, високий рівень синтезу білка та протеогліканів. Функції: синтез біополімерів хрящового матрикса – тропоколлагена, протеогліканів, глікозаміногліканів (хондроїтинсульфата, кератансульфата); забезпечують інтерстиціальний ріст хряща шляхом поділу молодих хондроцитів і збільшення маси синтезованого їми хрящового матриксу.

Хрящовий матрикс складається з волокон (колагенових та еластичних) та основної речовини. **Волокна:**

1. **Колагенові (II, IX, X, XI типи колагену).** Складаються з фібрилярного білка **колагена**. Колагенові волокна ($d = 1-5$ мкм, довжина = 10-100 мкм) складаються з **колагенових волоконць (фібрил)** ($d = 30-60$ нм). Кожне

колагенове волокно складається з 5-6 **протофібрил**, які представляють собою агреговані у довжину та зв'язані поперечно водневими зв'язками молекули **тропоколагену**. Молекула тропоколагену ($d = 1,4$ нм) складається з 3-х поліпептидних ланцюгів **проколагена** довжиною 280 нм, закручених у вигляді потрійної спіралі.

2. **Еластичні**. $D = 0,2-2$ мкм. Під оптичним мікроскопом вони гомогенні, не мають подвійного світлозаломлення, забарвлюються орсеїном, резорцин-фуксином. Під електронним мікроскопом еластичні волокна складаються з *аморфної частини* (білок **еластин**) та *мікрофібрилярної частини* (глікопротеїни – **фібрилінові волокна** $d = 10$ нм). Фібрилінові волокна розташовані навколо аморфної частини, складаються із структурних глікопротеїнів.

Основна речовина хрящової тканини. Склад:

1. Речовини, які потрапляють до хрящового матриксу з кровоносних судин охрястя: вода, солі, амінокислоти, вуглеводи, ліпіди.

2. Речовини, синтезовані хондроцитами: тропоколаген, еластин, глікозаміноглікани, протеоглікани.

3. Продукти метаболізму хондроцитів: сечовина, сечова кислота.

Суглобовий хрящ. Покриває суглобові поверхні кісток, утворений **гіаліновим хрящем**.

Особливості - суглобовий хрящ міцно з'єднаний з кісткою колагеновими волокнами - поверхня суглобового хряща не вкрита охрястям (можливий тільки інтерстиціальний ріст).

Будова. В суглобовому хрящі розрізняють 4 шари:

- **поверхневий (10%)** – найменший, має невеликі, сплюснені, витягнуті паралельно суглобовій поверхні хондроцити та тонкі колагенові волокна, мало ГАГ

- **середній (50%)** – хондроцити великих розмірів, округлі, розташовані в ізогенних групах по 2 – 3 клітини. Більше колагенових волокон, містить багато води, протеогліканів.

- **глибокий (20%)** – містить найбільшу кількість колонок хондроцитів та колагенових волокон, розташованих радіально (перпендикулярно) до суглобової поверхні.

- **шар зв'язаного хряща** – зона переходу хряща в кісткову тканину.

Вікові зміни хрящової тканини:

- з віком знижується мітотична активність хондроцитів (стає більше хондроцитів III типу)

- зменшується кількість хондроцитів, процеси атрофії та смерті клітин відбуваються в глибокому шарі хряща, де хондроцити знаходяться в найгірших умовах живлення

- відбувається збільшення кількості та товщини колагенових волокон

- зменшується вміст протеогліканів, концентрація в них хондроїтинсульфата та збільшується концентрація кератансульфата
- підвищується вміст білків, здатних до фіксації солей кальція, відбувається звапнення хряща
- зменшується ступінь гідратації основної речовини хрящового матрикса, погіршується процес дифузії речовин в ній, зменшується пружність хрящової тканини.

Транслантація хрящової тканини. При трансплантації хряща відсутня реакція реципієнта на чужорідний хрящ донора. Щільний хрящовий матрикс, оточуючий хондроцити з усіх сторін, перешкоджає дифузії речовин з високою молекулярною масою (антигенів хондроцитів донора до імунологічно реактивних клітин реципієнта).

Скелетна кісткова тканина

Класифікація

- **грубоволокниста (первинна)** кісткова тканина – колагенові волокна розташовані у вигляді пучків, орієнтованих хаотично в *різних напрямках*
- **пластинчаста (вторинна)** кісткова тканина – колагенові волокна розташовані впорядковано, паралельно один одному, утворюють *кісткові пластинки*

Локалізація різних видів скелетної кісткової тканини в організмі:

Грубоволокниста	Пластинчаста
<p>Кістки скелету зародка</p> <p><i>У дорослих:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. в області швів кісток черепа 2. в місцях прикріплення сухожилка до кістки 3. в області регенерації кістки при переломах 4. кістковий лабіринт внутрішнього вуха <p><i>При різних патологічних станах:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. при ектопічному утворенні кісткової тканини 2. хвороба Педжета (захворювання, при якому в результаті підвищеної активності остеокластів спостерігаються переломи і деформації кісток, при цьому підвищується активність остеобластів і відбувається надмірне утворення кісткової тканини) 	<p>Кістки скелету дорослих:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. губчаста кісткова тканина 2. компактна кісткова тканина

Структурні особливості кісток скелету.

В різних кістках скелету компактна (близько 80% маси скелету) і губчаста (близько 20% маси скелету) речовина представлені неоднаково. **В довгих кістках** розрізняють середню циліндричну частину – **діафіз** і два кінця – **епіфізи**, а між діалізом та епіфізом – **метафізи**.

Діафіз складається з компактної кісткової тканини з остеонами та *вставковими пластинками* між ними, обмежених ззовні тонким шаром пластинчастої кісткової тканини без остеонів – *зовнішніми обвідними пластинками*, зсередини – тонким шаром пластинчастої кісткової тканини без остеонів – *внутрішніми обвідними пластинками*.

Епіфіз складається з губчастої кісткової тканини, вкритої ззовні шаром компактної кісткової тканини без остеонів. Губчаста кісткова тканина утворена аностомозуючими між собою кістковими перекладками, між якими знаходиться кістковий мозок, де відбувається кровотворення.

Метафіз – зона переходу компактної кісткової тканини діафіза в губчасту кісткову тканину епіфіза.

Характеристика клітин скелетної кісткової тканини

Остеобласти

Будова. Остеобласти (функціонально активні) мають овальну чи призматичну форму, багато відростків, розміри 15 – 30 мкм. Ядро сферичної форми з великим ядерцем. Високе ядерно-цитоплазматичне відношення. В базофільній цитоплазмі: добре розвинуті грЕПС, комплекс Гольджі, велика кількість мітохондрій, лізосом, дрібні гранули, які містять глікозаміноглікани, матриксні пухирці з ліпідами та Ca^{2+} . Гістохімічно в цитоплазмі остеобластів виявляють глікоген, жирові включення, лужну фосфатазу.

Локалізація. На поверхні кісткової тканини, що розвивається, в остеогенному шарі окістя, в місцях регенерації кісткової тканини.

Функції.

1. Синтез та секреція органічних речовин кісткової тканини та утворення остеоїда (колаген, неколагенові білки: остеонектин, остеокальцин, вібронектин; протеоглікани, глікозаміноглікани: хондроїтинсульфат, кератансульфат; глікопротеїни – сіалопротеїн).

2. Участь у зв'язуванні міжклітинної речовини та перетворення остеоїда у первинну кісткову тканину (в мітохондріях остеобластів утворюється фосфорнокислий кальцій $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, який потім потрапляє в цитоплазму; остеобласти виділяють у міжклітинну речовину матриксні пухирці; остеоїд мінералізується з утворенням кристалів гідроксиапатита і перетворюється на грубоволокнисту кісткову тканину.

Остеоцити.

Будова. Тіло овальної форми, розміри 15 – 30 мкм довжиною, 10 – 15 мкм шириною, мають багаточисленні розгалужені відростки. Тіла остеоцитів розташовані в **кісткових лакунах**, а їх відростки – в **кісткових каналцях**, які сполучаються між собою та з навколосудинним простором. Ядро овальної форми розташоване в центрі клітини. Цитоплазма слабобазофільна, має комплекс Гольджі, мітохондрії з іонами Ca , грЕПС і вільні рибосоми, лізосоми, кислу фосфатазу.

Сукупність кісткових лакун і аностомозуючих між собою кісткових каналців має назву **лакунарно-каналцева система**. В цій системі циркулює

рідина, яка омиває поверхню остеоцитів і їх відростків, забезпечуючи дифузію метаболітів та обмін речовин в остеоцитах, обмін між кров'ю і лакунарно-каналцевою системою. Ця рідина, на відміну від плазми крові та інтерстиціальної рідини інших тканин, характеризується високим вмістом Ca^{2+} і PO_4^{3-} .

Функції.

1. Участь у підтриманні структури кісткової тканини (синтез і оновлення органічних компонентів міжклітинної речовини – білків, ГАГ).

2. Участь у резорбції та новоутворенні кісткової тканини (резорбція кісткової тканини без остеоклазії – без участі остеокластів – **периостеоцитарний остеоліз**, новоутворення кісткової тканини та її відкладення по краях кісткової лакуни).

3. Участь у підтриманні мінерального гомеостазу в організмі.

Остеокласти

Будова. Овальна форма, великі розміри ($d = 100$ мкм). Багатоядерні (10 – 30 ядер). Розташовані на поверхні кісткової тканини, яка підлягає резорбції, тому остеокластам властива в будові функціональна полярність (4 зони):

- на поверхні, прилеглої до кісткової тканини, мають **гофровану облямівку**, утворену багаточисленними складками і виростами цитоплазми неправильної форми та мікроворсинками

- на периферії по периметру мають **зону герметизації** – місце щільного прилягання клітини до поверхні кістки, ізолює область контакту від оточуючої тканини

- **везикулярна зона** – зона між гофрованою облямівкою і ядрами, містить мікровезикули, вакуолі та лізосоми

- **базальна зона** – містить ядра, багаточисельні мітохондрії, грЕПС, комплекс Гольджі.

На плазмолемі остеокластів розташовані специфічні рецептори до гормону *кальцитоніна* і білка кісткового матриксу *вібронектину*.

Функції.

1. руйнування та резорбція мінералізованого хряща в процесі розвитку кістки на місці хряща (в процесі *ендохондрального остеогістогенеза*)

2. руйнування та резорбція кісткової тканини в процесі її перебудови під час розвитку та регенерації кістки (*остеоклазія*).

У функціональному циклі остеокласта розрізняють 2 фази:

1. **Фаза синтеза** (синтез лізосомальних ферментів і колагенази, лимонної та вугільної кислот, що забезпечують кисле середовище для активації протеолітичних ферментів).

2. **Фаза руйнування та резорбції** (вивільнення ферментів, лимонної та вугільної кислот; руйнування колагенових волокон та інших органічних компонентів міжклітинної речовини).

Кістковий матрикс

Складається з *колагенових волокон* та *основної речовини*.

За хімічним складом в кістковому матриксі виділяють дві фракції:

1. **Органічна (30%)** – колагенові білки, які утворюють колаген I типу; органічні компоненти основної речовини: неколагенові білки (остеокальцин, вібронектин, морфогенетичні білки), глікозаміноглікани (хондроїтинсульфат, кератансульфат, гіалуронова кислота), глікопротеїни (остеонектин, сіалопротеїн), протеоглікани (білки, з'єднані з глікозаміногліканами), ліпіди (тригліцериди, холестерол).

2. **Неорганічна (70%)** – солі кальцію (фосфат кальцію, бікарбонат кальцію, фтористий кальцій, лимоннокислий кальцій), солі магнію та стронцію, вода, структурована протеогліканами; а також цинк, залізо, марганець, мідь, берилій, алюміній – всього до 30 мікроелементів.

Вікові зміни кісткової тканини

1. Період формування кісткової тканини і моделювання кісток скелету – зміни, які відбуваються в процесі остеогенеза і розвитку кісток до зникнення епіфізарного хряща і припинення росту та формування трубчастих кісток (до 25 років)

2. Період ремоделювання кісток скелета – зміни, які відбуваються в сформованій кістковій тканині скелета (після 25 років):

- загибель остеоцитів в результаті порушення їх трофіки, внаслідок чого збільшується кількість порожніх кісткових лакун (від 1% у новонароджених до 40% у 70-річному віці);

- дезорганізація міжклітинної речовини: збільшення товщини пучків колагенових волокон, поступове зменшення вмісту неорганічного компоненту (у чоловіків щорічно на 0,4% від загальної маси, у жінок після менопаузи в результаті дефіцита естрогенів щорічно на 1 – 1,5%);

- в результаті периостеоцитарного остеолізу відбувається дезорганізація міжклітинної речовини навколо кісткових лакун з їх розширенням та деформацією;

- в ендості старіючої кістки зменшується популяція остеобластів, при цьому збільшується активність остеокластів, що веде до стоншення компактної речовини і перебудови губчастої речовини кістки.

Регенерація кісткової тканини

Фізіологічна регенерація.

В кістковій тканині протягом всього життя людини відбуваються взаємопротилежні та взаємопов'язані процеси руйнування старих кісткових пластинок остеонів і трабекул та заміщення їх новоутвореними з формуванням нових остеонів і трабекул.

Фізіологічна регенерація направлена на забезпечення:

- стабільності структури і нормального функціонування кісткової тканини

- стабільності хімічного складу та співвідношення Ca/P
- депонування Ca та інших мінеральних речовин
- мінерального обміну в організмі

У дорослих постійно відбувається **перебудова (ремоделювання) кісток**, швидкість відновлення кісткової тканини складає в середньому 2-5% щорічно (в дитячому віці – 30-100% у рік).

В перебудові кістки розрізняють 4 фази:

1. фаза активації остеобластів в області перебудови;
2. фаза резорбції кісткової тканини;
3. фаза реверсії;
4. фаза формування (остеогістогенеза).

Репаративна регенерація - новоутворення кісткової тканини в області перелома кістки. Основні фактори, які впливають на хід репаративної регенерації та зростання кісткових відламків:

1. репозиція (зіставлення) відламків кістки.
2. забезпечення нерухомості (іммобілізація) зіставлених кісткових відламків.
3. збереження окістя – джерела кровопостачання кістки та остеобластів.

При репозиції відламків шляхом остеосинтеза та іммобілізації, а також в умовах задовільного кровопостачання зрощення перелома кістки відбувається **без утворення кісткової мозолі**.

При відсутності оптимального зіставлення відламків, іммобілізації та в умовах недостатнього кровопостачання області перелома зрощення кістки відбувається з **формуванням кісткової мозолі**.

Демонстраційні препарати:

- Гіаліновий хрящ. Зріз ребра.
- Еластичний хрящ вушної раковини
- Волокнистий хрящ міжхребцевого диска.
- Пластинчаста кісткова тканина.
- Розвиток кісткової тканини з мезенхіми (прямий остеогенез).
- Розвиток кісткової тканини на місці хряща (непрямий остеогенез).

М'язові тканини

М'язові тканини – група тканин різного походження і будови, об'єднаних спільною ознакою – здатністю до скорочення.

Класифікація

• Морфофункціональна:

1. **Посмугована м'язова тканина** – утворена структурними елементами (клітинами, волокнами), які мають поперечну посмугованість внаслідок особливого упорядкованого взаєморозташування актинових і міозинових

міофіламентів. Два типи: *посмугована скелетна м'язова тканина* (соматична), *посмугована серцева м'язова тканина* (целомічна).

2. гладка м'язова тканина – складається з клітин, які не мають поперечної посмугованості. Входять до складу різних внутрішніх органів (бронхи, шлунок, тонка і товста кишка, матка, маточні труби, сечівник, сечовий міхур, судини).

• **Гістогенетична**

1. Соматичний тип – розвивається з міотомів сомітів, утворює скелетну мускулатуру, є посмугованою.

2. Целомічний тип – з міоепікардіальної пластинки вісцерального листка спланхнотомы, утворює серцевий м'яз (міокард), є посмугованою.

3. Мезенхімальний тип – розвивається із мезенхіми, утворює мускулатуру внутрішніх органів та судин (гладка м'язова тканина).

4. Міоепітеліальні клітини – видозмінені епітеліоцити деяких залоз (слинні, молочні), розвиваються з ектодерми та прехордальної пластинки.

5. Міонейральні клітини – мають нейральне походження, утворюють м'язи райдужки. Останні два типи відносять до гладкої м'язової тканини.

Посмугована скелетна м'язова тканина

Окрім м'язів, забезпечуючих переміщення тіла і його частин у просторі (локомоторний апарат), утворює м'язи, рухаючи око, м'язи стінки ротової порожнини, язика, глотки, гортані, верхньої третини стравоходу.

Міогістогенез

• **Утворення міосимпласту.** Міогенні клітини (клітини-попередниці міоцитогенезу) мігрують в область розташування майбутніх м'язів (*пром'ябласти*) та активно діляться (*міобласти*). Коли ділення закінчується, міобласти розташовуються у вигляді ланцюжка, зливаються один з одним в області кінців і утворюють симпластичну структуру - *м'язову трубочку (міотубулу)*.

• **Диференціювання м'язових трубочок в м'язові волокна.** Збільшується кількість міофібрил, які поступово займають центральну частину симпласта, витісняючи ядра на периферію, збільшується кількість мітохондрій, формуються елементи саркоплазматичної сітки, редукуються центріолі. Міосимпласти починають взаємодіяти з аксонами мотонейронів, що сприяє їх подальшому росту та розвитку.

Посмуговане скелетне м'язове волокно – структурно-функціональна одиниця скелетної м'язової тканини.

• **циліндрична структура** діаметром 10 – 100 мкм, довжиною до 10 – 30 см. Складається з *міосимпласту* та *міосателітоцитів*. Зовні сарколема вкрита товстою базальною мембраною.

• **посмугованість** зумовлена чергуванням темних А-дисків (анізотропні, мають подвійне світлозаломлення у поляризованому світлі) та світлих І-дисків (ізотропні). Кожний диск І ділиться навпіл тонкою Z-лінією (телофрагма) (з німецької – *Zwischenscheibe* – проміжний диск). В середині А-диска помітна

світла зона – смужка Н (з німецької мови – helle – світлий), через центр якої проходить М-лінія – мезофрагма.

- **міосимпласт** має ядра (від декількох сотен до декількох тисяч), розташованих по периферії під сарколемою, та саркоплазму. Ядра світлі, мають 1-2 ядерця, овальні, сплюснені, довжиною 10 – 20 мкм. Саркоплазма містить всі органели загального (крім центріолей) та спеціального призначення, а також включення.

- **скоротливий апарат міосимпласту**. Складається з **міофібрил**, які розташовані уздовж саркоплазми та розділені рядом мітохондрій та аЕПС.

Структурно-функціональною одиницею міофібрили є **саркомер (міомер)** – ділянка міофібрили між двома Z-лініями. Саркомер складається з *товстих* (в А-диску) та *тонких* (в І-диску) м'язових ниток (міофіламентів).

Посмугована серцева м'язова тканина

Здатність кардіоміоцитів людини до мітотичного поділу втрачається після народження. За допомогою **вставних дисків** та **анастомозів** кардіоміоцити об'єднані в функціональні волокна. Для них характерна поліплоїдія. Ядра світлі, еухроматичні, в кількості 1 – 2 розташовуються в центрі клітин.

- **Скоротливий апарат** має таку ж будову, як і в скелетній м'язовій тканині. Відмінності: міофібрили частково зливаються між собою, їх білки відрізняються своєю біохімічною структурою, розташовуються по периферії, під сарколемою.

- **Саркотубулярна система**. Відмінності: менш розвинута, накопичує менше Ca^{2+} , не утворює термінальних цистерн, що призводить до повільного виділення в саркоплазму іонів Са і забезпечує цим автоматизм серцевого м'язу. Має широкі Т-трубочки, разом з якими саркотубулярна сітка утворює діади. Іони Са потрапляють до саркоплазми не тільки з саркоплазматичної сітки, а й через Т-трубочки та сарколему з міжклітинної речовини.

- **Опорний апарат**. Особливість – наявність вставних дисків, забезпечують зв'язок між сусідніми кардіоміоцитами. Утворені двома плазматичними мембранами сусідніх кардіоміоцитів: десмосоми, нексуси - щільні сполучення (іонний зв'язок, передача імпульсів), смужки злипання - зони з'єднання міофібрил сусідніх кардіоміоцитів.

- **Енергетичний апарат**. Багаточисленніші та крупніші мітохондрії, займають до 40% об'єму саркоплазми, що набагато більше, ніж в скелетній м'язовій тканині, що відображає високу активність окислювально-відновних процесів.

- **Лізосомальний апарат**. Добре розвинутий, що відображає високу швидкість оновлення внутрішньоклітинних структур.

Гладка м'язова тканина.

Вісцеральна (входить до складу стінки внутрішніх органів);

Васкулярна (входить до складу стінки судин);

Також зустрічається у шкірі (м'яз, який піднімає волос);

в капсулі та трабекулах деяких органів (селезінка, яєчко).

Скорочення гладких міоцитів повільні та тривалі, завдяки їх скоротливій активності забезпечується перистальтика органів шлунково-кишкового тракту, регуляція дихання, кровотоку, лімфотоку, виділення сечі, рух статевих клітин.

Структурно-функціональна одиниця – гладкий міоцит.

Має веретеноподібну форму, одноядерний, ядро витягнуте, в центрі, переважає еухроматин, є 1 – 2 ядерця. Не мають посмугованості.

- **Скоротливий апарат** представлений актиновими та міозиновими міофіламентами, але вони не формують міофібрил. Іони Са впливають не на актинові філаменти, а на міозинові. Са зв'язується з кальмодуліном, під впливом цього комплексу активується особливий фермент – кіназа легкої фракції міозину, кіназа фосфорилує міозин, і він після цього здатен взаємодіяти з актином. Актинові філаменти не мають тропоніну та тропоміозину.

- **Опорний апарат:** сарколема, базальна мембрана, проміжні філаменти – десмін (переважає у вісцеральних гладких міоцитах), віментін (переважає у васкулярних). Плотні тільця (периферичні, центральні), складаються з актиніна, до них прикріплюються актинові та десмінові філаменти.

Саркоплазматичний ретикулум (редукований) та кавеолі: депонують іони Са.

Гладкі міоцити формують **міоцитарний комплекс** (10 – 12 міоцитів). Нервові закінчення підходять тільки до однієї клітини в комплексі. У складі комплексу клітини тісно взаємодіють між собою за допомогою демосом і нексусів. **Склад:** 1) **скоротливі** 2) **секреторні** – синтезують та секретують міжклітинну речовину 3) **нейсмейкери** – генерують потенціал дії та передають його на інші клітини 4) **камбіальні**. Регенерація за рахунок камбіальних малодиференційованих клітин, адвентиціальних клітин. Репаративна регенерація – за рахунок міофібробластів.

Демонстраційні препарати:

Гладка м'язова тканина. Зріз сечового міхура.

Поперечно-посмугована скелетна м'язова тканина. Зріз язика.

Поперечно-посмугована серцева м'язова тканина. Зріз стінки серця.

Нервова тканина

Нервова тканина - це функціонально провідна тканина нервової системи. Основними гістологічними елементами нервової тканини є клітини: нейрони і нейроглія, які мають загальне ембріональне джерело - нейроектодерму.

В процесі нейроонтогенеза реалізується ряд морфогенетичних процесів (таких як спрямований ріст аксонів, дендритів, апоптоз нейронів), в результаті яких формується величезна кількість синаптичних контактів, що визначають формування і нормальне функціонування нервової системи. У зв'язку з цим, в структурно-функціональному аспекті поняття нервова тканина і нервова система єдині.

Нервова тканина відноситься до стабільних тканин, основним механізмом регенерації яких є внутрішньоклітинний.

Нейрон

Нейрон - це клітина, що має тіло (перікаріон) і відростки двох типів: дендрити і аксони. По дендритам нервовий імпульс підходить до тіла нейрона. Аксони, навпаки, проводять нервовий імпульс від перікаріона. У нейрона не може бути більше одного аксона.

Морфологічні особливості нейрона тісно пов'язані з особливостями його функцій. Основними функціональними завданнями нейрона є:

- Забезпечення генерації, проведення, синтезу та аналізу, ефektorних впливів нервового імпульсу;
- Забезпечення вищої нервової діяльності (пам'ять, увага, аналіз, емоції), в основі якої лежать вищезазначені процеси;
- Інтегративно-регуляторні процеси;
- Нейросекреторна активність - це синтез нейромедіаторів (забезпечують механізми синаптичної передачі), нейромодуляторів (сприяють взаємодії нейромедіатора з рецепторами), нейротрофічних факторів (аутокринний і паракринний вплив на пластичні процеси в нейронах і іннервованих їми соматичних клітинах), а також синтез біологічно активних речовин, що виділяються в кровоток і здійснюють гормональну регуляцію.

Плазмолемма (нейролемма) має багатий рецепторний апарат, оскільки бере активну участь у формуванні синаптичних контактів і їх нормальному функціонуванні.

Важливим завданням нейролеми є генерація, проведення та передача нервового імпульсу, що реалізується за рахунок активного мембранного транспорту.

Ядро нейрона велике, кругле, з переважанням еухроматину, зазвичай з одним, іноді з 2-3 ядерцями.

Цитоплазма нейрона багата на органели, що забезпечують біосинтетичні процеси. Це в першу чергу гРЕПС, структури якої при фарбуванні аніліновими барвниками в світловому мікроскопі мають вигляд хроматофільних грудочок (субстанція Нісля, тигроїд, **хроматофільна субстанція**). Поширення тигроїда в цитоплазмі нейрона нерівномірне, грудочки відсутні в цитоплазмі аксона і ділянці цитоплазми перікаріона, прилеглому до аксону. Остання ділянка називається аксонний горбик.

Ще однією унікальною особливістю морфології нейрона є добре розвинуті *структури цитоскелету*. Вони включають як мікротрубочки (**нейротрубочки**), так і проміжні філаменти (**нейрофіламенти**) і актинові мікрофіламенти. Численні нейрофіламенти зв'язуються один з одним і з нейротрубочками за допомогою поперечних зв'язків, при фіксації формують пучки, забарвлюються солями срібла (**нейрофібрили**). Елементи цитоскелету формують в перікаріоні тривимірну мережу, в відростках розташовуються впорядковано і орієнтовані

уздовж довжини відростка, забезпечують опорноскоротливу і транспортну функції.

Існує три підходи до класифікації нейронів.

1. Морфологічна класифікація:

- уніполярні нейрони (у людини відсутні);
- біполярні. Мають 2 відростка - дендрит і аксон і характерну витягнуту веретеноподібну форму перікаріона;
- псевдоуніполярні. Мають один відросток, з якого виходить і дендрит і аксон, розділяючись на деякій відстані від тіла нейрона. Форма перікаріона кругла;
- мультиполярні. Мають багато відростків і зірчасту форму перікаріона (більшість нейронів у людини).

2. Функціональна класифікація, згідно з якою нейрони діляться на:

- чутливі;
- рухові;
- асоціативні нейрони.

3. Біохімічна класифікація нейронів (згідно типам нейромедіаторів, синтезованих в них):

- адренергічні;
- холінергічні;
- дофамінергічні;
- серотонінергічні.

Глія

Функції глії:

- опорно-трофічна;
- бар'єрна - участь у формуванні гемато-лікворного і гематоенцефалічного бар'єра;
- участь в транспорті ліквору;
- електроізоляційна.
- захисна (мікроглія)

Виділяють *макроглію та мікроглію*.

Мікроглія - це макрофаги нервової тканини (гліальні макрофаги), дрібні клітини, що мають моноцитарне походження. Розташовуються переважно вздовж капілярів центральної нервової системи.

Макроглія підрозділяється на *астроглію, олігодендроцити і епендімоцити*.

Астроцити мають зірчасту форму перікаріона і забезпечують безпосередній контакт нейрона і капіляра, утворюючи розширення в області терміналі своїх відростків, прилеглих безпосередньо до судини або нейрона і один до одного, утворюючи периваскулярні мембрани - основу гематоенцефалічного бар'єру. Астроцити утворюють щільні контакти (нексуси)

між собою, а також з іншими гліальними клітинами. Бувають **волокнистими** (переважають в білій речовині головного та спинного мозку) та **протоплазматичними** (в сірій речовині головного та спинного мозку).

Епендімоцити. Це гліальні клітини, вистеляють порожнини шлуночків мозку, спинномозкового каналу. Анатомічно перебуваючи на кордоні структур, деякими авторами відносяться до епітелію епендімогліального типу. Епендімоцити мають кубічну або призматичну форму, розташовуються одним шаром і лежать на базальній мембрані. На апікальній поверхні є рухливі війки, які сприяють транспорту спинномозкової рідини. На базальній поверхні мають вирости, які беруть участь у формуванні опорних гліальних мембран. Виділяють окремі типи епендімоцитів: хороїдні епендімоцити і таніцити.

Хороїдні епендімоцити покривають судинні сплетіння шлуночків мозку, беруть участь у формуванні **гематолікворного бар'єру**, який представлений:

- фенестрованим ендотелієм капілярів судинних сплетінь,
- їх базальною мембраною,
- рухкою волокнистою сполучною тканиною,
- базальною мембраною епендімоцитів,
- епендімоцитами.

Таніцити - клітини в структурі окремих ділянок епендими III шлуночка, що мають відросток на базальній поверхні. Утворюють пластинчасте розширення на стінці капілярів і забезпечують часткову реабсорбцію спинномозкової рідини в кров.

Олігодендроцити - безпосередньо супроводжують нейрони. Серед них виділяють клітини-сателіти або **мантійні гліоцити** - оточують тіла нейронів. Вони виконують бар'єрну функцію і беруть участь у метаболізмі нейронів. Олігодендроцити і **нейролемоцити** (шванівські клітини) оточують відростки нейронів у центральній і периферичній нервовій системі відповідно, беручи участь у формуванні мієлінових і безмієлінових нервових волокон.

Нервові волокна

Нервові волокна утворені відростками нервових клітин (осьовий циліндр), гліальними оболонками (з олігодендроцитів і нейролемоцитів). Головною функцією нервових волокон є проведення нервових імпульсів. При цьому відростки нервових клітин (осьові циліндри) проводять нервові імпульси, а гліальні клітини сприяють цьому проведенню.

За особливостями будови і функції нервові волокна поділяються на два різновиди: 1) **безмієлінові**; 2) **мієлінові**.

Регенерація нервових волокон

Послідовність процесів, що відбуваються при розриві нервових волокон така: на зміну процесам дегенерації приходять процеси регенерації.

Важливими чинниками, що впливають на інтенсивність і якість відновлення нервового волокна, є:

- відстань від пошкодженої ділянки до нервового закінчення;
- наявність перешкод на шляху регенерації;
- вплив нейротрофічних факторів, синтезованих нейронами.

Нервові закінчення.

Являють собою закінчення нервових волокон.

Нервові закінчення підрозділяються на три основні групи:

1) *ефекторні* (рухові або секреторні); 2) *рецепторні* (чутливі); 3) *синаптичні*.

Рецепторні закінчення (або рецептори) - спеціалізовані кінцеві апарати дендритів чутливих нейронів. Рецепторні нервові закінчення класифікуються за кількома ознаками:

- *за локалізацією*: а) інтерорецептори (рецептори внутрішніх органів); б) екстрорецептори (сприймають зовнішні подразники: рецептори шкіри, органів чуття); в) пропріорецептори (локалізуються в апараті руху);
- *за специфічністю сприйняття* (по модальності): а) хеморецептори; б) механорецептори; в) барорецептори; г) терморецептори (теплові, холодкові);
- *за будовою*: а) вільні (зазвичай це пропріорецептори); б) невідільні (інкапсульовані, неінкапсульовані).

Демонстраційні препарати:

- Нервофібрили в нейронах передніх рогів спинного мозку.
- Хроматофільна речовина Нісля в нейронах спинного мозку.
- Мантийні гліюцити спинно-мозкового вузла.
- Ізольовані мієлінові нервові волокна.
- Поперечний зріз м'якушевого нерва.
- Безмієлінові нервові волокна. Поздовжній зріз вегетативного нерва.
- Інкапсульоване нервові закінчення (тілця Фатер-Пачіні).

Електронограми.

1. Мієлінове нервові волокно.
2. Безмієлінове нервові волокно кабельного типу.
3. Нервова клітина (ділянка ядра і цитоплазми).
4. Синаптичні контакти аксосоматичного і аксодендричного типів.
5. Моторная бляшка.
6. Волокнисті астроцити.
7. Олігодондрогліюцити.

Питання для підготовки:

1. Вчення про тканини. Класифікація тканин внутрішнього середовища.
2. Типи тканин: епітеліальна, м'язова, сполучна, нервова, репродуктивна.
3. Засоби існування тканинних клітин, взаємодія клітин в межах тканини.
4. Морфологічні й функціональні зв'язки тканин.
5. Відновлювальні можливості тканин.

6. Міжклітинна речовина з'єднувальної тканини.
7. З'єднувальні тканини із спеціальними функціями.
8. Загальна характеристика м'язових тканин. Епітеліальні тканини.
9. Значення науки про тканини для розуміння базової основи біології та здоров'я людини.

ЛІТЕРАТУРА

Основна література:

1. Гістологія, ембріологія, цитологія [Електронний ресурс]: підручник / Н.В. Бойчук, Р.Р. Ісламов, Е.Г. Улумбеков, Ю.О. Челишев; за ред. Е.Г. Улумбекова, Ю.О.Челишева, 2016.
2. Гістологія, ембріологія, цитологія [Електронний ресурс]: підручник / Ю.І. Афанасьєв, Н.О. Юріна, Е.Ф. Котовський та ін.; за ред. Ю.І. Афанасьєва, Н.О. Юріної / 6-е вид., 2016. – 800 с.
3. Гістологія, цитологія та ембріологія. Атлас [Електронний ресурс]: навчальний посібник / Биков В.Л., Юшканцева С.І., 2015.
4. Гістологія та ембріональний розвиток органів порожнини рота людини [Електронний ресурс] / В.Л. Биков, 2014.
5. Кащенко С. А. Гистология, цитология и эмбриология. Ч. I. / С. А. Кащенко, И. В. Бобрышева. – Луганск: Изд-во Ноулидж, 2012. – 224 с.
6. Гістологія. Атлас для практичних занять [Електронний ресурс] / Бойчук Н.В., Ісламов Р.Р., Кузнецов С.Л., Челишев Ю.А., 2010.
7. Жункейра Л. К. Гистология: учеб. пособие: атлас / Л. К. Жункейра, Ж. Карнейро ; пер. с англ. под ред. В. Л. Быкова. - М.: Изд. группа "ГЭОТАРМедиа", 2009. - 571 с.
8. Гістологія з основами гістологічної техніки: навч. посібник / за ред. В. П. Пішака. – К.: Кондор, 2008. – 400 с.
9. Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология: учеб. для мед. вузов/ С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М.: МИА, 2007. – 600 с.

Електронне навчальне видання комбінованого використання
Можна використовувати в локальному та мережному режимі

Шерстюк Сергій Олексійович
Наконечна Світлана Анатоліївна

ВЧЕННЯ ПРО ТКАНИНИ

Методичні рекомендації для самостійної роботи студентів
біологічного факультету 1-го року навчання
з дисципліни «Анатомія та гістологія людини»
спеціальності: 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)

В авторській редакції

Підписано до розміщення 16.04.24 р. Гарнітура Times New Roman.
Ум. друк. арк. 5,02. Обсяг 1,374 Мб. Зам. № 67/24.

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,
61022, м. Харків, майдан Свободи, 4.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3367 від 13.01.2009

Видавництво ХНУ імені В. Н. Каразіна