

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

С.М. Хохлов

ГІСТОЛОГІЯ І ЕМБРІОЛОГІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

Конспект лекцій

Одеса
2009

УДК 591.4:597/(075.8)

ББК 28.66я73

X 47

Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету (протокол № від 2009 р.).

Хохлов С.М.

Гістологія і ембріологія водних тварин: Конспект лекцій. – Одеса: Екологія, 2009. – 146 с.

В конспекті лекцій викладено основні закономірності організації живої матерії на світлооптичному та електронномікроскопічному рівнях, основи загальних цитології, гістології та ембріології.

В цитології представлено сучасний стан вчення про клітину – її будову та життєві прояви. В гістології особлива увага приділена мікроскопічній будові тканин організму (епітеліальній, сполучній, м'язовій, нервовій) ссавців та риб. В ембріології розглядаються процеси розвитку ссавців та риб.

Конспект лекцій для викладачів та студентів спеціальності “Водні біоресурси і аквакультура”.

© Одеський державний
екологічний університет, 2009

З М І С Т

ПЕРЕДМОВА	4
ВСТУП	5
1. ОСНОВИ ЗАГАЛЬНОЇ ЦИТОЛОГІЇ	8
1.1 Структурні компоненти клітин	11
1.2 Репродукція клітин	24
2. ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ	31
2.1 Статеві клітини	31
2.2 Гаметогенез	35
2.3 Запліднення	40
2.4 Ембріональний розвиток ссавців	47
3. ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ – ВЧЕННЯ ПРО ПОХОДЖЕННЯ, БУДОВУ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНЕ ЗНАЧЕННЯ КЛІТИН	54
3.1 Епітеліальні клітини	54
3.2 Тканини внутрішнього середовища (опорно-трофічні тканини)	61
3.3 Власне сполучна тканина	69
3.4 Хрящова тканина	76
3.5 Кісткова тканина	78
3.6 М'язова тканина	80
3.7 Нервова тканина	84
4. СПЕЦІАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ	91
4.1 Органи нервової системи	91
4.2 Органи чуття	97
4.3 Серцево – судинна система	103
4.4 Органи гемопоезу та імуногенезу	109
4.5 Ендокринна система	111
4.6 Шкіра та її похідні	118
4.7 Органи апарату дихання	120
4.8 Органи апарату травлення	126
4.9 Органи апарату сечовиділення	136
4.10 Органи статевого апарату	140
ЛІТЕРАТУРА	146

ПЕРЕДМОВА

Конспект лекцій складений відповідно до програми курсу «Гістологія і ембріологія водних тварин», що входить до складу дисциплін з підготовки бакалаврів і фахівців напряму «Водні біоресурси і аквакультура» - фаховий шифр 6.090201.

Головна навчальна задача – це надання основних понять про тонку та найтоншу будову і функціональні прояви життя на субклітинному, клітинному, тканинному і органному рівнях.

Дисципліна «Гістологія і ембріологія водних тварин» базується на знаннях анатомії, фізіології, генетики та біохімії.

В результаті вивчення дисципліни «Гістологія і ембріологія водних тварин» студенти повинні знати закономірності структурної організації та гістогенезу клітин, тканин, органів не тільки з метою пізнання загальнобіологічних законів, що визначаються життям, але й для творчого управління життєвими процесами організму: обміном речовин, розвитком, ростом, спадковістю, репродукцією, продуктивністю.

На основі отриманих теоретичних знань студенти повинні вміти : відбирати і зафіксувати матеріал для гістологічних досліджень, користуватись світловим мікроскопом, визначати на гістозрізах складові частини клітин, типи тканин, органи, їх морфофункціональні одиниці на стадії розвитку риб і ссавців.

При підготовці цього конспекту лекцій були використані літературні джерела довідкового характеру, посібники та підручники вітчизняних та іноземних авторів.

ВСТУП

Гістологія (histos — тканина, logos — вчення) — в широкому розумінні наука, яка вивчає тонку і найтоншу будову, розвиток та функціонування структур організму тварини і людини. Термін гістологія вперше введений в науку німецьким вченим К.Майєром в 1819 р. Завдання сучасної гістології полягає у тому, щоб сформувати науковий світогляд про єдність органічної природи. Різноманітні методики гістологічних досліджень дають змогу вивчати організм на різних рівнях — субклітинному, клітинному, тканинному, окремих органів та цілісного організму.

Гістологія належить до морфологічних наук — вчення про форму та будову організмів. Морфологія має тривалу історію, проте лише в XVIII столітті вона оформилася у спеціальну науку. Й.В.Гете перший, у 1796 р., застосував термін «Морфологія», яку він визначив як вчення про форму, утворення і перетворення органічних тіл.

Морфологія тварин і людини являє собою сукупність наук, об'єднаних спільністю об'єкту досліджень. Завданням цих наук є дослідження із застосуванням різних методів усіх проявів форм та структури. Розвиток морфології поділяють на три періоди. Макроскопічний розвиток морфології припадає на античний період, середньовіччя і закінчується початком XIX століття. У цей період структурні зміни в органах при різних хворобах вивчали, виходячи з особливостей їх кольору, розмірів, консистенції тощо.

Початок другого (мікроскопічного) періоду розвитку морфології ознаменувався створенням світлового мікроскопа (XVII—XVIII століття). Перший складний мікроскоп був виготовлений в Голландії чи Англії, тобто в найбільш передових на той час країнах. Розвитку мікроскопічного періоду сприяла розробка техніки мікроскопічного дослідження (1787—1869). Прогрес кожної науки є результатом спільних зусиль дослідників різних країн. У XVIII та на початку XIX століть проведено значну кількість досліджень, в результаті яких встановлювали мікроскопічну будову різних органів тварин і рослин.

У розвитку мікроскопічного періоду морфології брали участь багато вчених, які надзвичайно ретельно вивчали й описували найтоншу будову різних рослинних і тваринних організмів це - М.Мальпігі (1671), А.Левенгук (1695), Сваммердам (1737), К.Ф.Вольф (1769). Ці вчені поклали початок науковій мікроскопії і пробудили зацікавленість до цієї області знань, тому заслуговують великої пошани. Мікроскопічний період характеризується значними досягненнями у розвитку гістології, завдяки подальшому удосконаленню мікроскопічної техніки гістологічного

дослідження. Зусиллями великої кількості вчених різних країн були виявлені найтонші деталі будови клітин і тканин, основні ознаки їх життєдіяльності, зроблено класифікацію (І.Мюллер, Я.К.Пуркінє, М.Шлейден, Р.Ремак, А.Кьолікер, Р.Вірхов).

Великий вплив на розвиток наукової мікроскопії мала клітинна теорія Т.Шванна (1838—1839), яка містила три головних узагальнення: теорію утворення клітин, доказ клітинної будови усіх органів і частин організму й поширення цих принципів на ріст та розвиток тварин та рослин.

Створення клітинної теорії стало важливим явищем в біології, одним із вирішальних підтверджень єдності усієї живої природи. Клітинна теорія значно вплинула на розвиток біології, послужила основним фундаментом для розвитку гістології, фізіології, ембріології, медицини та інших наук. Вона дала основи для матеріалістичного розуміння життя, індивідуального розвитку, еволюційного взаємозв'язку організмів.

Основні положення клітинної теорії мають велике значення і понині. Клітинна теорія довела, що: клітина є елементарною одиницею живого; клітини різних організмів гомологічні за своєю будовою, тобто вони мають ядро, цитоплазму, основні органели; розмноження клітин відбувається поділом початкової клітини; багатоклітинні організми являють собою складні системи клітин, об'єднані в цілісні, інтегровані системи тканин та органів, підпорядкованих і пов'язаних між собою міжклітинними гуморальними й нервовими формами регуляції.

В 50-х роках нинішнього століття інтенсивний розвиток одержала електронна мікроскопія, яка стала початком третього ультрамікроскопічного періоду розвитку морфології.

Перший електронний мікроскоп сконструйовано в 1934 р. німецьким вченим Є.Руска. Електронна мікроскопія значно поглибила уявлення про найтоншу будову системи органів тварин і рослин, підтвердила положення клітинної теорії про єдність їх будови. Завдяки електронній мікроскопії стало очевидним, що клітина, крім ядра та цитоплазми, містить комплекс ще менших структур, і що в цілому вміст будь-якої клітини являє собою складну систему мембран, філаментів тощо.

Розвиток морфології та її розділів — цитології — науки про будову та функціональне значення клітини, ембріології — яка вивчає закони генезу зародка і процес його розвитку, вчення про походження та функціональне значення тканин — власне гістології, та спеціальної гістології — вчення про розвиток, будову та функціональне значення органів і їх систем стало можливим завдяки розвитку фізики і хімії.

В навчальному плані спеціальності 6.090201 «Водні біоресурси і аквакультура» зазначені розділи об'єднані в одну дисципліну — гістологія і ембріологія водних тварин.

Розвиток гістології тісно пов'язаний з удосконаленням мікроскопів та

розробкою методів мікроскопічного дослідження. Сучасна гістологія має різноманітні методи дослідження, які дають змогу всебічно вивчати розвиток, будову та функцію клітин, тканин, органів. Основним об'єктом дослідження при цьому є гістологічні препарати, виготовлені із фіксованих структур. Цей метод називають ще **методом класичної гістології**.

Процес виготовлення гістологічного препарату полягає в одержанні матеріалу. При цьому шматочки повинні бути свіжими, брати їх слід одразу ж після забою експериментальної тварини. Другим етапом цього процесу є фіксація матеріалу. Її здійснюють відразу ж після вирізування шматочка. Фіксатором може бути 5—10 % розчин формаліну. Третій етап виготовлення гістологічного препарату — зневоднення фіксованого матеріалу. Для цього використовують спирти зростаючої концентрації. Після зневоднення матеріал ущільнюється. Зрізи виготовляють на спеціальних приладах-мікротомах.

Забарвлюють зрізи для збільшення контрастності зображення окремих структур при розгляді їх у мікроскопі. Методи забарвлення гістологічних структур різноманітні. Гістологічні барвники за походженням поділяють на кислі (оксифільні), основні (базофільні) та нейтральні. Після фарбування зрізи відмивають від залишку фарбника, зневоднюють етиловим спиртом, просвітлюють ксиолом, потім вміщують в тонкий шар бальзаму між предметним та покривним скельцями.

Флуоресцентна мікроскопія, яка дає змогу вивчити як власну (первинну) флуоресценцію речовин, так і вторинну, викликану фарбуванням клітинних структур спеціальними барвниками-флуорохромами. Вони, при взаємодії з різними компонентами клітини, утворюють специфічне світіння відповідних структур.

Метод темнопольової мікроскопії полягає в тому, що дрібні часточки, які лежать за межами дозволеної здатності мікроскопа, стають видимими в променях, що йдуть під таким великим кутом і в об'єктив вони безпосередньо не потрапляють. В об'єктив потрапляє лише світло, відбите від цих часточок, і вони мають вигляд світлих цяточок по темному фоні.

Мікрургія клітини і фракціонування клітинних структур. При вивченні властивостей живої клітини значне місце належить так званій мікрургії, яка дає змогу за допомогою спеціальних мікроманіпуляторів здійснювати операції на клітині. Із застосуванням мікрургії вивчають реакції на пошкодження і вилучення її різних складових частин — ядра, ядерця, окремих хромосом.

Цитоспектрофотометрія дає змогу визначити кількісний вміст речовин у клітині та їх складових елементів по поглинанню ними світлових променів певної довжини хвилі.

Авторадіографія. За цим методом аналізують розміщення у клітинах

і тканинах речовин, які помічено радіоактивними ізотопами.

Імуноцитохімічний метод дослідження використовують для вивчення деяких складових білкового обміну, високомолекулярних речовин-антигенів, утворення захисних глобулінів (антитіл).

Гістохімічні методи дослідження. З їх допомогою виявляють хімічну природу складових елементів клітин і міжклітинної речовини, тканин тваринного організму. В основі гістохімічних методів застосовують специфічні хімічні реакції. За їх допомогою виявляють нуклеїнові кислоти, білки, амінокислоти, ліпіди, вуглеводи, ферменти.

Електронна мікроскопія дає змогу виявляти субмікроскопічну будову клітин. Метод скануючої електронної мікроскопії забезпечує об'ємне вивчення поверхонь об'єктів дослідження.

Прижиттєве дослідження тканин. Живі тканини культивують за межами організму де міститься штучне живильне середовище з відповідною температурою. Клітини в складі тканинних культур, особливо ембріональних, зберігають життя, діляться, здатні до гістологічної диференціації.

1. ОСНОВИ ЗАГАЛЬНОЇ ЦИТОЛОГІЇ

Цитологія (від гр. цитос — комірка, клітина) — наука про походження, будову та функціональне значення елементарних живих систем організму. Термін «клітина» вперше застосував англійський фізик Р.Гук (1665), який за допомогою збільшуваних лінз розглядав зрізи пробки, серцевини бузини, а також стебла та корені різних рослин. У рослинній речовині Р.Гук називав клітинами правильно розміщені пустоти. М.Мальпігі (1671), Н.Грю (1671) підтвердили спостереження Р.Гука і назвали ці утворення «міхурцями». Н.Грю вважав, що ці «міхурці» об'єднуються в структури, які нагадують текстильні утворення і назвав їх «тканинами».

При всій невідповідності назв об'єктів, які називали термінами «клітина» та «тканина» вони збереглися й до цього часу. Пізніше А. Левенгук (1677—1680) — мистецький шліфувальник лінз, спостерігав одноклітинні організми і вперше побачив еритроцити та спермії тварин. Ф.Фонтана (1781) в епітеліальних «міхурцях» із шкіри вугра спостерігав навіть ядра, на які не звернув уваги при цьому спостереженні.

Початок успішного вивчення клітин пов'язаний з розвитком мікроскопування. В кінці XVIII на початку XIX століття були створені ахроматичні мікроскопи, завдяки яким стали достовірнішими мікроскопічні спостереження, що дало змогу здійснити систематичне вивчення структурних елементів різноманітних тваринних та рослинних організмів. На той час змінилася уява про будову клітин, основним в

організації клітини стали вважати не клітинну стінку, а її вміст — протоплазму.

У той час незалежно один від іншого рядом дослідників в клітинах рослин і тварин були відкриті ядра, що створило необхідну передумову для висунутого в 1837р. Пуркінє положення про подібність в будові тваринних і рослинних клітин.

У 1838—1839 рр. Т.Шванн узагальнив усі попередні мікроскопічні дослідження і сформулював клітинну теорію. Він розглядав клітину як універсальний структурний компонент тваринних і рослинних організмів.

Великий внесок у вивчення клітини і розвиток клітинної теорії було зроблено в середині XIX століття реформатором наукової і практичної медицини патологом Р.Вірховим (1858), який довів, що основою таких процесів як запалення, дистрофії, новоутворення та інші є ті чи інші зміни в клітинах, і обґрунтував нові напрями досліджень: целюлярну фізіологію та целюлярну патологію.

Розвиваючи дані своїх попередників про спадкоємність розмноження клітин шляхом їх поділу Р.Вірхов висунув відому тезу: «Кожна клітина від клітини», яка не втратила свого значення і нині, але була в подальшому обґрунтована на молекулярному рівні.

В другій половині XIX та на початку XX століття проводили дослідження тонкої будови клітини. В той же час були відкриті закономірності поділу клітин (Є.Руссов (1872), А.Шнейдер (1873), І.Д.Чистяков (1874), Є. Страсбургер (1875), П.І.Перемежко (1878), В.Флеммінг (1878), Бовері (1879) та інш.). Описана centrosoma (Бовері (1875), мітохондрії (Бенда (1897), комплекс Гольджі (К.Гольджі (1898).

У XX столітті завдяки електронномікроскопічним дослідженням, одержані дані про ультраструктурну організацію клітини.

Вчення про клітину має велике значення для прогресивної еволюції живих істот; воно пояснює точність передачі спадкової інформації від організму до організму у форму, що забезпечує виникнення і збереження нових властивостей, утворення тканин, що забезпечують здійснення основних функцій організму і являють собою будівельний матеріал для його органів, а також зміну зношуваних в процесі життєдіяльності структурних елементів при фізіологічній регенерації і ушкоджених частин тіла (репаративна регенерація).

Нині в цитології існують такі напрями, як цитоморфологія — наука про будову клітин, цитофізіологія — наука про функціональні прояви клітин, цитохімія — наука про хімічний склад клітин, цитогенетика — наука про спадковість та мінливість клітин, цитопатологія — наука про патологічні зміни клітин.

Сучасну цитологію на основі експериментальних досліджень застосовують при цитодіагностиці хвороб, цитоімунологічних пробах, у тканевоспецифічних регуляціях розмноження клітин, реактивних змін під

впливом факторів зовнішнього середовища.

Серед живих організмів існує два типи організації клітин: **прокаріотичні** та **еукаріотичні**. До прокаріотичних відносять клітини бактерій та синьо-зелених водоростей, їх називають доядерними клітинами. Прокаріотичні клітини не мають морфологічного ядра, але містять нуклеоїдну зону, заповнену ДНК, а в матриксі цитоплазми прокаріотів розміщуються рибосоми. Еукаріотичні клітини належать до вищого типу, їх обов'язковою структурою є: цитоплазма, клітинна оболонка (плазмолема) та клітинне ядро, яке відокремлене від цитоплазми ядерною мембраною. У клітинах еукаріотичного типу в цитоплазмі є спеціальні структури — органели, які виконують окремі специфічні функції. До органел відносять мембранні та немембранні структури (рис.1.1). Поряд з окремими клітинами у тварин зустрічаються так звані симпласти, синцитії та міжклітинна речовина. **Симпласти** — це значні утворення, які мають цитоплазму з великою кількістю ядер. До симпластів належать м'язові волокна. **Синцитії** (сокліття) — це утворення, що виникають після поділу початкової клітини, дочірні залишаються поєднаними між собою за допомогою тонких цитоплазматичних перетинок.

Міжклітинна речовина являє собою продукт життєдіяльності певних клітин сполучної тканини, прикладом якої є волокна та основна речовина. Основна речовина — це щільне або драглисте гідрофільне середовище, до його складу входять складні сполуки типу сульфатованих та нессульфатованих глікозаміногліканів, ліпіди, різні білки тощо.

Еукаріотичні клітини різних тварин подібні за своєю внутрішньою будовою, проте мають різноманітну зовнішню форму й розмір. Так, серед клітин зустрічаються: кулясті (еритроцити та лейкоцити, винятком є еритроцит птахів та нижчих хребетних), зірчасто-війчасті (клітини нервової тканини, фібробласти), веретеноподібні (міоцити), багатобічні (епітеліоцити).

Розмір соматичних клітин (тіла) має значний діапазон. Так, еритроцити ссавців мають розмір 2,5—7 мкм, лейкоцити — 4—20 мкм, а нервові клітини головного мозку без відростків — до 70 мкм (клітини Беца), з відростками нервові клітини досягають 1 м і більше. Різновиди у зовнішній будові еукаріотичних клітин — результат функціональної спеціалізації, еволюційного пристосування. Вивчення клітин органів різних рослин та тварин свідчить про те, що існує загальний план їх організації, незважаючи на те, що за зовнішнім виглядом вони різняться між собою.

Узагальнюючи уяву про будову клітин, як одиниць живого, їх розмноження і ролі у формуванні багатоклітинних організмів, клітина являє собою елементарну саморегулюючу живу систему, основу будови, розвитку та життєдіяльності усіх тваринних і рослинних організмів.

1.1 Структурні компоненти клітин

Цитоплазма (cytoplasma), від навколишнього середовища відокремлена плазмолемою; до неї належать гіалоплазма, органели, включення. Плазмолема є різновидом мембран клітини. Це тонкі (6—10 нм) пласти ліпопротеїдної природи, до складу яких входять 40% ліпідів, близько 60% білків, значна частина клітинних мембран містить 5—10% вуглеводів. Серед ліпідів знаходяться органічні речовини, які є гідрофобними - погано розчиняються у воді.

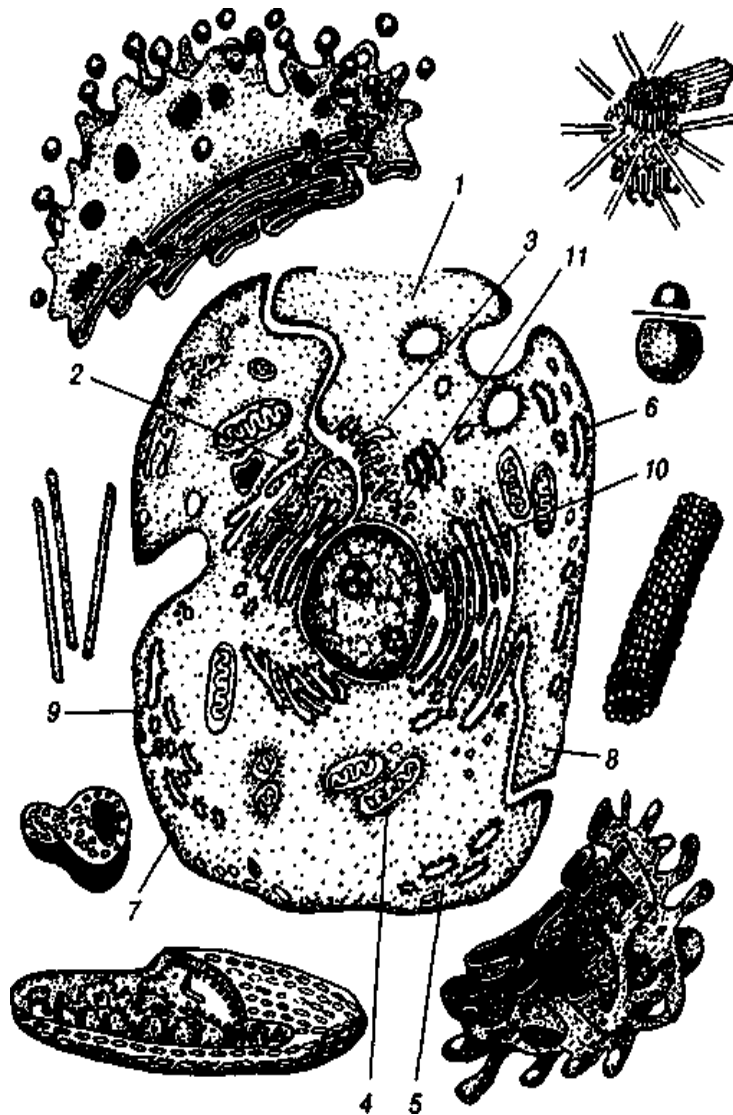


Рис. 1.1 Загальна схема будови клітини:

1—плазмолема; 2—комплекс Гольджі; 3—цитоплазма; 4—мітохондрія;
5—ендоплазматична сітка; 6—рибосома; 7—лізосома; 8—трубочка;
9—мікрофіламенти; 10—ядро; 11—центросома.

Особливістю ліпідних мембран є поділ молекул на дві функціонально

різні частини: гідрофобні неполярні, що не несуть зарядів, «хвости», складаються із жирних кислот, та гідрофільні, заряджені полярні «головки». Це визначає здатність ліпідів довільно утворювати двошарові (біліпідні) мембранні структури товщиною 5—7 нм. Клітинні мембрани можуть значно різнитися між собою за ліпідним складом та білковими молекулами. Багато мембранних білків складаються з двох частин, з ділянок багатих полярними (що несуть заряд) амінокислотами, та ділянок, збагачених неполярними амінокислотами. Такі білки в ліпідних шарах мембран розміщуються так, що їх неполярні ділянки ніби занурені в «жирну» частину мембрани, де знаходяться гідрофобні ділянки ліпідів.

Полярна (гідрофільна) частина цих білків взаємодіє з головками ліпідів і обернена в бік водяної фази. Крім інтегральних білків, існують білки частково вмонтовані у мембрану напівінтегральні та примембранні, вмонтовані в біліпідний шар. За біологічним значенням білки мембран поділяються на білки-ферменти, переносники, рецепторні та структурні.

Вуглеводи мембран входять до складу не у вільному стані, а у зв'язку з молекулами ліпідів або білків. Такі речовини називають відповідно гліколіпідами та глікопротеїдами. На поверхні плазмолемони вони формують надмембранну зону — глікокалікс, товщиною 3—4 нм. За його участю здійснюється взаєморозпізнання клітин та взаємодія їх між собою. Всі мембрани є бар'єрними структурами. Плазмолема виконує функції розмежування цитоплазми із зовнішнім середовищем, рецепції та транспорту різних речовин, серед яких важливе місце належить забезпеченню оптимального рівня асиметрії концентрації іонів натрію і калію у клітині та за її межами, а також забезпечує взаєморозпізнавання і взаємодію клітин з утворенням міжклітинних контактів, формування структури клітинної поверхні, рецепцію сигналізації з боку зовнішнього середовища.

Транспортна функція плазмолемони здійснюється шляхом дифузії пасивного перенесення різних речовин — води, іонів, деяких низькомолекулярних сполук. Інші речовини проникають проти градієнта концентрації за рахунок розщеплення АТФ. Так транспортуються цукри, амінокислоти. Ці процеси відбуваються за участю спеціальних білків — переносників. Транспорт із зовнішнього середовища в клітину називають **ендоцитозом**, за межі клітини — **екзоцитозом**. Великі молекули та їх агрегати проникають у клітину шляхом фагоцитозу, який був вперше описаний І.І.Мечниковим.

Поглинання частинок рідини називають **піноцитозом**. Загальним для цих процесів є те, що поглинання на поверхні плазмолемони відбувається шляхом оточення речовини ділянкою плазматичної мембрани у вигляді вакуолі, яка переміщується у цитоплазму. Поглинуті частинки розщеплюються за допомогою ферментів і їхні складові засвоюються клітиною. Таким чином, поглинуті речовини у середині мембранних

вакуолей, утворених із елементів плазмолема, підлягають внутрішньому клітинному травленню. Процес, при якому поглинені частинки в оточенні мембрани проходять через цитоплазму і виводяться без змін за межі клітини називають **цитопемпсисом**.

Плазмолема бере участь у виведенні речовин із клітини (екзоцитоз). У цьому випадку внутрішньоклітинні продукти (білки, мукополісахариди, жирові краплі) містяться у вакуолі або міхурці і відмежовані від гіалоплазми мембраною, наближаються до плазмолема. У місцях контакту плазмолема та мембрана вакуолі зливаються і вміст вакуолі виходить за межі клітини. Екзоцитоз поділяють на такі різновиди: **секрецію** — виділення клітиною продуктів її синтетичної діяльності; **екскреція** — виділення шкідливих продуктів метаболізму; **клазматоз** — видалення за межі клітин окремих її структурних компонентів.

Ендоцитоз та екзоцитоз відбуваються за участю пов'язаних з плазмолемою системи фібрилярних компонентів цитоплазми — мікротрубочок та скорочувальних мікрофіламентів, вони з'єднуються у певних ділянках плазмолема і утворюють кортикальний шар.

Рецепторні функції плазмолема пов'язані з локалізацією на ній спеціальних структур, які беруть участь в специфічному пізнанні хімічних та фізичних факторів. Клітинна поверхня має велику кількість рецепторів, що визначають можливість специфічних реакцій. Існують рецептори до біологічно-активних речовин — гормонів, медіаторів, антигенів. Складні процеси рецепції є основою взаєморозпізнання клітин, важливою і необхідною умовою існування багатоклітинних організмів.

Гіалоплазма — це прозора основна плазма, або матрикс цитоплазми, що позначає її внутрішнє середовище. У електронному мікроскопі матрикс цитоплазми має вигляд гомогенної та тонкозернистої речовини з низькою електронною щільністю. Гіалоплазма являє собою складну колоїдну систему і містить різні біополімери: білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди тощо. Ця система здатна переходити із рідкого стану в гель і навпаки. Окремі зони гіалоплазми можуть змінювати свій агрегатний стан залежно від умов або функціонального завдання. Деякі молекули білків — тубулінів можуть бути диспергійовані в гіалоплазмі, але в певні моменти вони починають збиратися і утворювати мікротру-бочки. Таким же чином, у гіалоплазмі можуть виникати і розпадатися різноманітні фібрилярні, нитчасті комплекси білкових молекул. До ферментів матрикса відносять ферменти гліколізу, метаболізму цукрів, азотистих сполук, амінокислот, ліпідів та інших важливих сполук. У гіалоплазмі відбувається постійний рух іонів до плазматичної мембрани і від неї, до мітохондрій, ядра, вакуолі. Гіалоплазма є зоною переміщень молекул АТФ. В гіалоплазмі містяться органели та включення.

Органели — постійні мікроскопічні та ультраструктурні утворення,

що виконують життєвоважливі функції клітин. Серед органел розрізняють мембранні органели — мітохондрії, ендоплазматичну сітку, лізосоми, пероксисоми, комплекс Гольджі; до немембранних органел відносяться — рибосоми, мікрофіла-менти, мікротрубочки, центросома. Всі вони належать до органел загального призначення. Поряд з цим в деяких клітинах існують спеціальні органели — тонофібрили епітеліальних клітин, міофібрили міоцитів та м'язових волокон, нейрофібрили нервових клітин.

Міжклітинні контакти. Сполучення між клітинами у складі тканин та органів багатоклітинних організмів утворені складними спеціальними структурами, які називають міжклітинними контактами. Розрізняють такі типи міжклітинних контактів. *Просте міжклітинне сполучення* — плазмолемі сусідніх клітин наближаються одна до одної на відстань 15—20 нм. При цьому відбувається взаємодія шарів глікокалікса. Розрізняють також *щільне з'єднання* за типом замка, при цьому шари двох плазмолем наближені максимально — ділянки плазмолем двох сусідніх клітин ніби зливаються. Тип з'єднання плазмолем називають *десмосомою*. Вона являє собою площу діаметром до 0,5 мкм, інколи має вигляд шарів; між мембранами знаходиться зона з високою електронною щільністю; зміцнення зв'язку між клітинами досягається за допомогою фібрилярних структур цитоплазми та кортикального шару.

Щільний замикаючий контакт характерний для апікальної поверхні клітин каймистого епітелію, а також ендотелію, мезотелію. Такий контакт характеризується максимальним зближенням плазматичних мембран сусідніх клітин, проміжок ущільнюється за рахунок анастомозуючих фібрил та іонів кальцію. При цьому зовнішні гідрофільні шари і глікокалікс суміжних плазмолем тісно зливаються в один суцільний шар завтовшки 2—3 нм. У серцевих м'язах зустрічаються щілинні контакти (нексуси), що забезпечують безпосередній обмін речовин між сусідніми клітинами. Так відбувається перенесення іонів та дрібних молекул.

Синаптичні з'єднання характерні для нервової тканини, або між нервовою клітиною і м'язом, у ділянці якого відбувається передача імпульсу.

Синапс — спеціалізований контакт, що забезпечує передачу нервового збудження. До його складу входять: ділянка плазмолемі пресинаптичної мембрани відростка нервової клітини, з якої відходить імпульс, ділянка плазмолемі постсинаптичної мембрани клітини, яка сприймає сигнал. До сигналу входить синаптична щілина, що розмежовує пресинаптичну та постсинаптичну мембрани заповнені нейромедіатором, синаптичні пухирці. Синапси забезпечують однобічну передачу інформації від клітини до клітини завдяки медіатору.

Мембранні органели. До них відносять *мітохондрії*. Термін

«мітохондрія» введено Бендою у 1897р. В світловому мікроскопі мітохондрії мають вигляд круглих зерен та коротких паличок. При розгляді під електронним мікроскопом кожна мітохондрія має овальну або видовжену форму. У них розрізняють зовнішню гладеньку та внутрішню мембрану, від останньої всередину мітохондрії відходять вирости — кристи. Проміжки між кристами заповнені матриксом — електронно-щільною речовиною, у якій виявляють ниткоподібні утворення товщиною 2—3 нм та гранули товщиною 15—20 нм. Ниткоподібні утворення матрикса являють собою молекули ДНК і РНК, а гранули — мітохондріальні рибосоми. У матриксі і у внутрішній мембрані містяться білки — ферменти, що забезпечують синтез АТФ шляхом окисного фосфорилування аденозиндифосфату. Середній розмір сильно варіює і становить понад 20% загального об'єму цитоплазми і містить до 35% загальної кількості білка в клітині. Мітохондрії концентруються у тих місцях цитоплазми, де є потреба в АТФ. Основною функцією мітохондрій є синтез АТФ, який відбувається в результаті процесів окислення органічних субстратів і фосфорилування АДФ. Мітохондрії також беруть участь у регуляції обміну води, депонування іонів кальцію, продукції попередників стероїдних гормонів. Мітохондрії здатні рухатися; їх кількість збільшується шляхом поділу, або брунькуванням початкових мітохондрій. Мітохондрії чутливі до різних зовнішніх впливів: голодування, дії рентгеновських променів, наркотиків тощо.

Ендоплазматична сітка. Її вперше описав К. Портер у 1945 р. Вона являє собою субмікроскопічну органелу, яка утворює внутрішньоцитоплазматичну циркуляційну систему. Вона є замкненою сукупністю каналців, мішечків та цистерн, утворених безперервною біомембраною.

Розрізняють два типи ендоплазматичних сіток — гранулярну та агранулярну. Ширина каналців гранулярної сітки від 20 до 1000 нм, з боку гіалоплазми її мембрани покриті рибосомами. Останні беруть участь у синтезі білків на «експорт» і білків-ферментів, а також білків, що нагромаджуються в цистернах ендоплазматичної сітки та здатні транспортуватися у вакуолі комплексу Гольджі, де перетворюються і входять до складу лізосом або секреторних гранул, утримання яких залишається ізольованим від гіалоплазми мембраною. Гранулярна ендоплазматична сітка здатна синтезувати мембранні інтегральні білки, які вмонтовуються в товщу мембран.

На відміну від гранулярної ендоплазматичної сітки на мембранах агранулярної ендоплазматичної сітки відсутні рибосоми. Діаметр її каналців і міхурців 50—100 нм. Функція гладкої ендоплазматичної сітки пов'язана з метаболізмом ліпідів, синтезом глікогену, депонуванням іонів кальцію, дезактивацією отруйних речовин, що особливо характерно для

гепатоцитів.

Мембрана ендоплазматичної сітки безпосередньо контактує з плазмолемою клітин та мембранами.

Лізосоми — мембранні органели. Виявлені і ідентифіковані в клітинах ссавців, птахів, земноводних, вони являють собою кулясті структури розміром 0,2— 0,4 мкм, містять понад 60 гідролітичних ферментів, здатних до розщеплення біополімерів різної хімічної природи. Із ферментів лізосоми містять протеїнази, нуклеази, глюкозидази, фосфатази і ліпази.

Ферменти локалізуються у лізосомах і утримуються у них за допомогою ліпопротеїнової мембрани, яка обмежує і відокремлює їх вміст від зовнішніх субстратів. Основна фізіологічна функція лізосом — внутрішньоклітинне травлення в зв'язку з процесами фагоцитозу, піноцитозу. Залежно від ультраструктурних та функціональних особливостей лізосоми поділяють на первинні, їх ферменти знаходяться у неактивному стані; вторинні, або фагосоми (активовані ферменти до білків), а також залишкові тільця, оточені мембраною. Поряд з цим лізосоми можуть брати участь у розщепленні власних макромолекулярних комплексів клітин — аутофагоцитозу.

Пероксисоми — субмікроскопічні мембранні органели. Відіграють вирішальну роль у процесах детоксикації клітини. Пероксисоми — тільця розміром 0,3—1,5 мкм, обмежені мембраною, в центрі якого розміщуються кристалоїдноподібні структури із фібрил і трубок. Ферментні системи пероксисом (каталаза) спрямовані на утилізацію хімічно активного атомарного кисню, а також забезпечують розщеплення етилового спирту, сечової кислоти, регуляцію обміну ліпідів.

Комплекс Гольджі. Перші відомості про комплекс Гольджі належать К. Гольджі, який в 1898р. описав цю органелу у складі нервових клітин. Під світловим мікроскопом комплекс Гольджі має вигляд сітчастого утворення. Під електронним мікроскопом він являє собою мембранні структури, що мають вигляд цистерн товщиною до 25 нм, сплюснених у центральній частині і розширених на периферії. Окрему зону скупчення цих мембран називають діктіосою. В проміжках між окремими цистернами знаходяться тонкі прошарки гіалоплазми. У комплексі Гольджі завершується процес формування продуктів синтетичної діяльності клітини — її кінцеве глікозування. (рис.1.2). Комплекс Гольджі бере участь у сегрегації і нагромадженні продуктів, синтезованих в цитоплазматичному ретикулумі, у їх хімічній трансформації. У цистернах комплексу синтезуються полісахариди, які комплексуються з білками, що сприяє утворенню мукопротеїдів, виведенню готових секретів за межі клітини, а також комплекс Гольджі забезпечує формування клітинних лізосом (рис.1.3).

Немембранні органели. До них відносять *рибосоми*, які за розміром

становлять 25х20х20 нм. До їх складу входять велика і мала субодиниці рибосомної РНК та білок.

Для стабілізації структури рибосом необхідні іони магнію. Кожна із субодиниць побудована з нуклеопротейного тяжа, де РНК взаємодіє з різними білками і утворює тіло рибосоми, у яких амінокислоти сполучаються, тобто синтезуються білкові молекули. Кілька рибосом, з'єднаних спільною ниткою інформаційної РНК, називають полісомами. Останні полісоми пов'язані з мембранами ендоплазматичної сітки, синтезують білки для виведення за межі клітини. Ступінь інтенсивності синтетичної діяльності вільних рибосом менший, а утворені білки використовуються для внутрішніх потреб клітини.

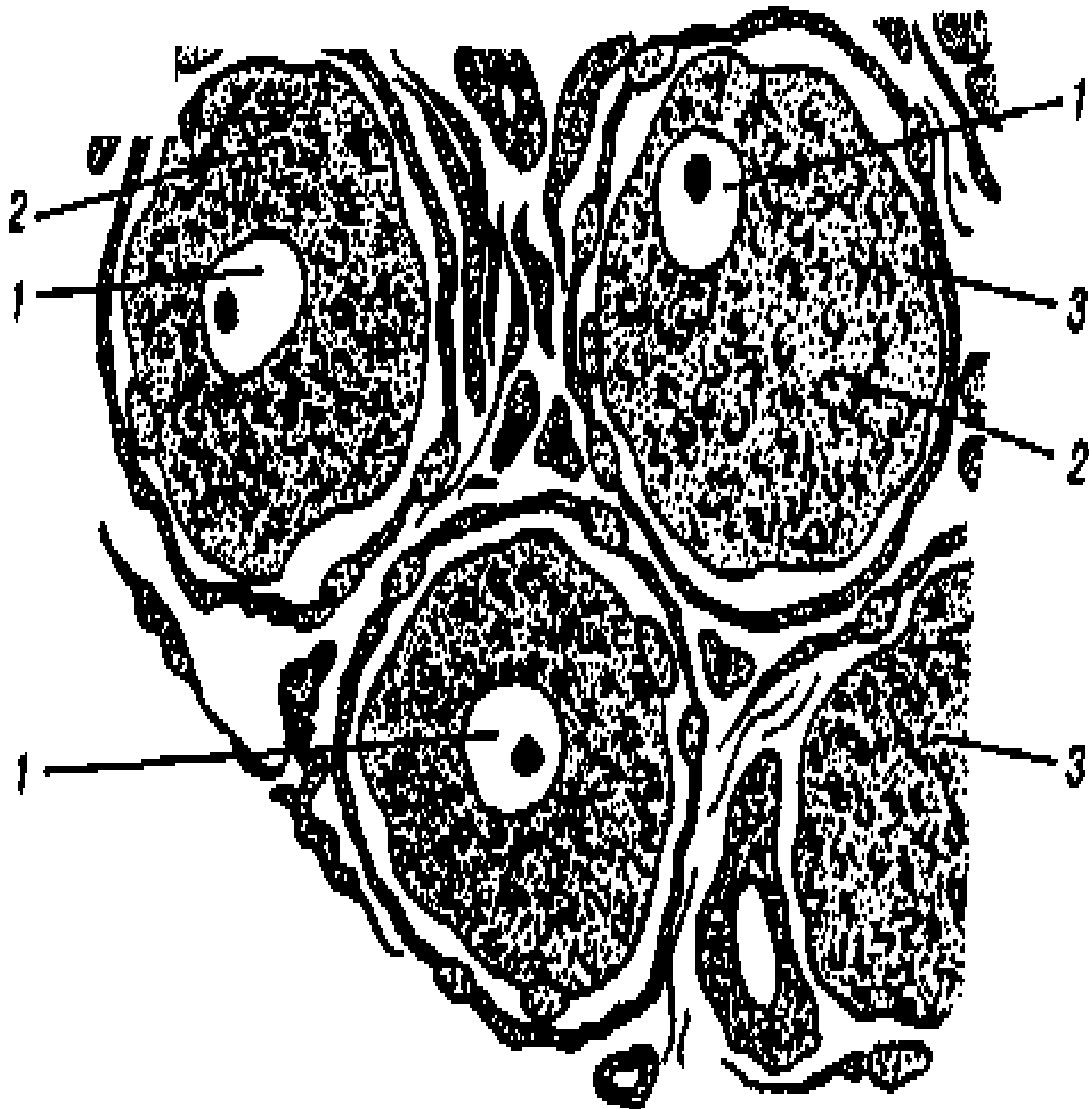


Рис. 1. 2 Комплекс Гольджі в нервових клітинах спинального ганглію x 400:

1 — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — фрагмент комплексу Гольджі

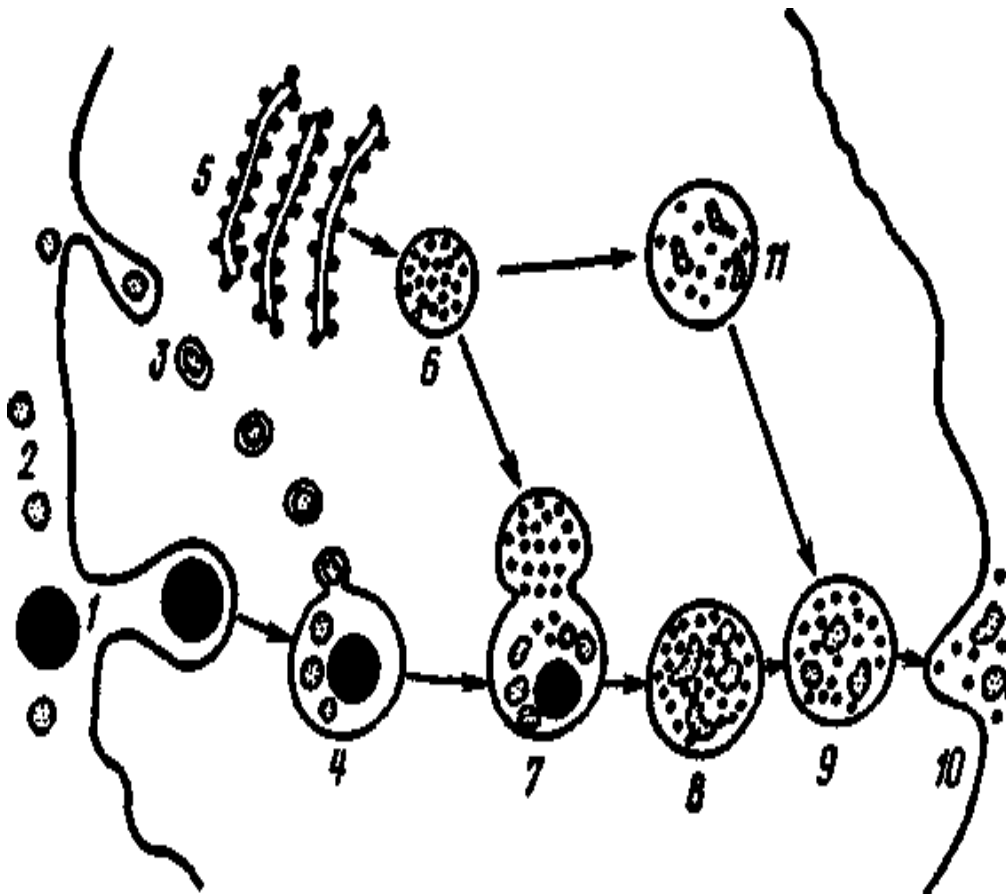


Рис. 1.3 Схема функціонування лізосом і внутрішньоклітинного протеолізу за Де Лювом:

- 1 — часточка, що піддається фагоцитозу; 2—мікромолекула;
 3 — мікромолекули в стані піноцитувannya клітиною;
 4 — фагосома; 5 — ергастоплазма; 6—лізосоми; 7 — злиття лізосоми і фагосоми; 8 — протеоліз частинок і макромолекул (9);
 10 — екскреція залишків протеолізу; 11 — протеоліз у лізосомі

Мікрофіламенти. Це тонкі волоконця діаметром до 5 нм, побудовані з різних білків — актину, міозину та ін. Вони розміщені переважно в кортикальній зоні клітини у складі її цитоплазматичних виростів і виконують роль цитоскелету, а також скоротливого апарату клітини.

Мікротрубочки являють собою прямі, довгі порожнисті білкової природи циліндри. Їх зовнішній діаметр досягає 25 нм, а внутрішній просвіт — 15 нм; містять глобулярний білок тубулін. Мікротрубочки входять до складу centrosomi та базальних тілець, а також є основними структурними елементами війок та джгутиків. Мікротрубочки забезпечують рухливість клітинних органел, а також беруть участь в утворенні цитоскелету.

Центросома. Описана В.Флемінгом у 1875р. Міститься вона у

клітинах тварин, за винятком яйцеклітин. Центросома складається з двох центріолей, оточених центросферою, що являє собою позбавлену органел гіалоплазму, яку радіально пронизують мікрофіламенти і мікротрубочки. Основою будови центріолей є дев'ять триплетів паралельно розміщених мікротрубочок, які формують циліндр 200x500 нм. Крім мікротрубочок, до складу центріолі входять так звані «ручки», за їх допомогою триплети пов'язані між собою. У складі «ручок» міститься білок тубулін, що має АТФ-азну активність і якому належить важлива роль у механізмі рухових функцій центріолей. Довгі осі обох центріолей розміщені у взаємно перпендикулярних площинах. Перед поділом клітини центріолі подвоюються (настає дуплікація) з подальшим розходженням кожної новоутвореної пари до полюсів клітини. Дві розміщені поряд центріолі називають *диплосомою*. Вважається, що центріолі беруть участь в індукції полімеризації тубулінів при утворенні мікротрубочок. Центросома забезпечує розходження хромосом при поділі клітини.

Війки та джгутики. В світловому мікроскопі вони мають вигляд виростів клітини. В основі війок і джгутиків у цитоплазмі видно базальні тільця. Війки являють собою тонкі циліндричні вирости цитоплазми з діаметром 200 нм, які від основи до верхівки покриті плазмолемою. У середині виросту знаходиться аксонема, що складається із мікротрубочок. Базальне тільце занурене в цитоплазму; за своєю будовою воно подібне до центріолі, і структурно пов'язане з аксонемою у єдине ціле. У різних клітинах рух війок і джгутиків може нагадувати рух маятника, він хвилю-подібний. Фіксовані клітини з війками на апікальній поверхні рухом війок можуть затримувати й транспортувати окремі частини, рідину.

Включення. Це непостійні компоненти цитоплазми, їх форма не є суворо визначеною; включення тісно пов'язані з метаболічним станом клітин. Серед включень розрізняють: трофічні, пігментні, секреторні, екскреторні.

Трофічними включеннями є глікоген — полісахарид, який нагромаджується у гіалоплазмі як резервний енергетичний матеріал м'язової тканини, гепатоцитах. До трофічних включень належать крапельки жиру жирових клітин рихлої сполучної тканини, в цитоплазмі яких знаходяться гігантські краплини нейтральних жирів. Ліпідні включення складніші за нейтральні жири. Метаболізм їх спрямований на утворення специфічних продуктів ліпідної природи (гормони, мієлін). Білкові трофічні включення зустрічаються порівняно рідко. Прикладом їх можуть бути білкові брилки в гепатоцитах, а також жовткові шари овоцитів птахів. Жовткові шари за їх хімічним складом, крім білка, мають також інші речовини.

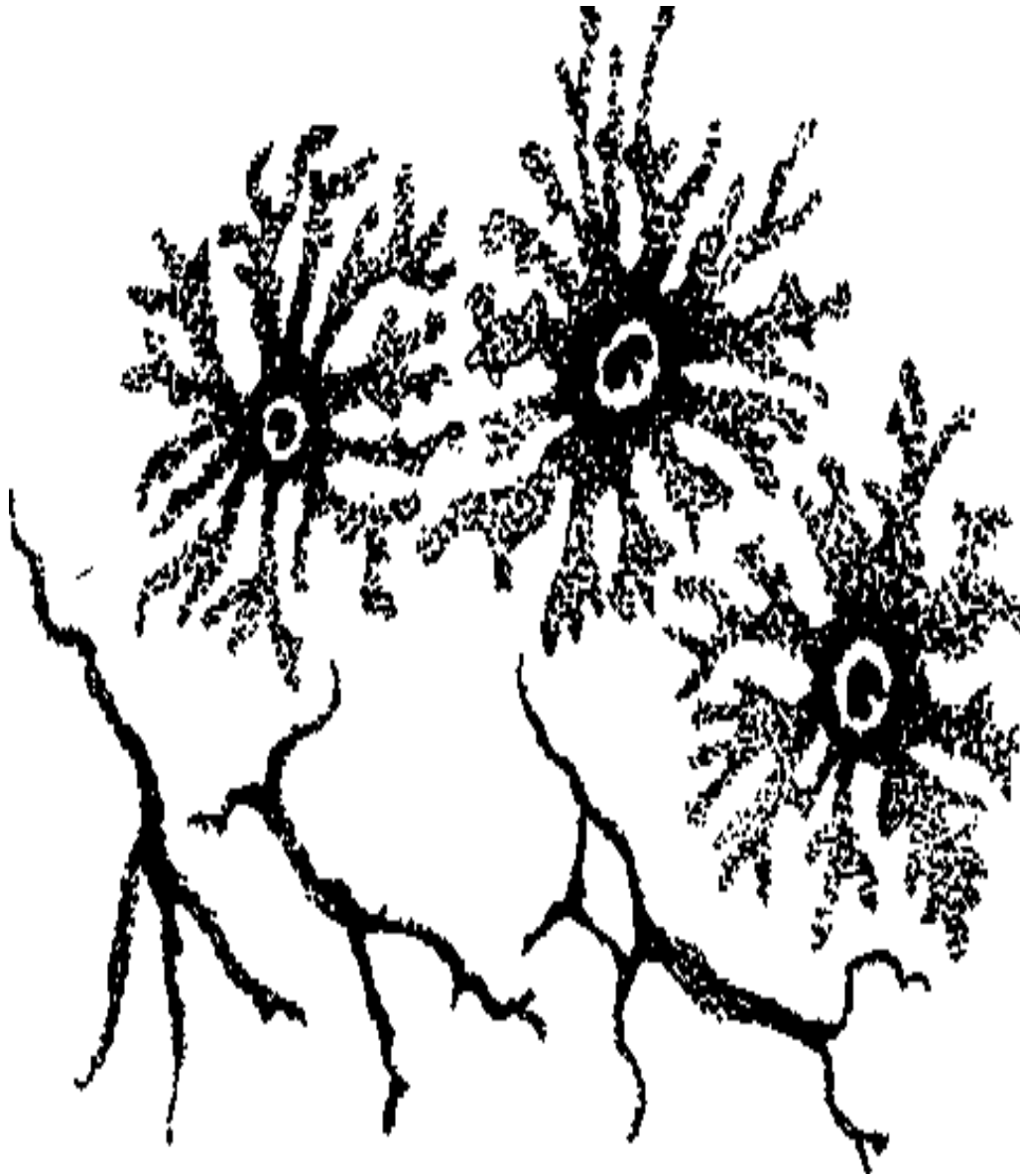


Рис. 1.4 Пігментні включення у меланоцитах (тотальний нефарбований препарат x 400)

Пігментні включення. Серед них розрізняють *ендогенні* — гемоглобін, міоглобін, гемосидерин, білірубін, меланін, ліпофусцин та *екзогенні* — каротин (рис.1.4). Серед ендogenousних пігментних включень важливе значення мають гемоглобін та міоглобін, які за хімічною будовою близькі між собою, здатні зв'язувати кисень і віддавати його при необхідності. Інші пігментні включення мають різну хімічну природу і функціональне значення. Так, у тілі тварин, у клітинах є велика кількість включення бурого пігменту меланіну. Ці клітини називають меланоцитами. Вони нагромаджують меланін у вигляді овальних гранул меланосом. Меланін виконує захисну функцію проти дії

ультрафіолетового випромінювання.

Секреторні включення характерні для залозистих клітин і являють собою або містять у собі продукти, що виділяються із клітин та мають специфічне значення для нормального функціонування організму. Такі властивості мають плазмоцити, що продукують захисний білок — гама-глобулін; клітини слинних залоз продукують різний за своїм складом секрет, який у своїй сукупності утворює слину. Слід зазначити, що в тваринному організмі значній кількості клітин характерні ознаки секреції, які відображають різновиди внутрішньоклітинного метаболізму.

Екскреторні включення — це продукти метаболізму, які виділяються з клітини.

Ядро (nucleus). Ядро є однією з важливих складових частин клітини. Воно забезпечує збереження і підтримку спадкової інформації у вигляді незмінної структури ДНК. В ядрі відбувається відтворення або редуплікація молекул ДНК, що дає змогу при мітозі двом дочірнім клітинам одержувати цілком однакові в якісних і кількісних відношеннях об'єми генетичної інформації.

Другою групою клітинних процесів, що забезпечуються функцією ядра є утворення власне апарата білкового синтезу. Це не лише синтез, транскрипція на молекулах ДНК різних інформаційних РНК, а й транскрипція усіх видів транспортних і рибосомних РНК. У ядрі також утворюються субодиниці рибосом шляхом комплексування синтезованих в ядерці рибосомних РНК з рибосомними білками, які синтезуються в цитоплазмі і переносяться в ядро.

Ядро може перебувати у мітотичному стані — під час поділу клітини та в інтерфазному—між поділами— метаболічні ядра. У живій клітині інтерфазне ядро оптично пусте, в ньому видно лише ядерце. При дії різних пошкоджуючих агентів клітина набуває стану паранекрозу (межа між життям та смертю). З цього стану клітина може повернутися до нормальної життєдіяльності або загинути. В ядрі у цей час морфологічно розрізняють зміни, характерні для загибелі клітини: каріопікноз — ущільнення, каріорексис — розпад, каріолізис - розчинення.

Таким чином, ядро являє собою одну з важливих складових частин клітини. Усі клітини тварин містять ядро, за винятком зрілих клітин крові — еритроцитів. Більшість клітин має одне ядро, винятком є двоядерні клітини (25—30%) печінки великої рогатої худоби, кроля, білих щурів, свині; у покривному шарі перехідного епітелію зустрічаються триядерні клітини, а багатоядерні — в остеокластах кісткової тканини. Форма ядра різна, однак в більшості випадків вона відповідає формі клітини. Так, ядро лімфоцита кулясте, клітин гладеньких м'язів — паличкоподібне, гепатоцитів — кулясте, ядро жирових клітин під впливом жирових накопичень сплюснене та відтиснене до плазмолемі, у слинних залозах,

клітини яких продукують слизовий секрет, ядро також сплюснене і розміщується у базальній частині клітини. Ядро лейкоцитів, крім кулястого, може бути сегментованим, бобоподібним, паличкоподібним, мати вигляд підкови. Ядро та цитоплазма — єдина інтегрована система, що знаходиться у постійній рівновазі. Об'єм ядра і цитоплазми кожного типу клітин має своє постійне співвідношення. До складу ядра входять ядерна оболонка, хроматин, ядерце, каріоплазма.

Ядерна оболонка — нуклеолема складається із зовнішньої і внутрішньої біологічних мембран, відокремлених перинуклеарним простором шириною 20— 60 нм. Кожна з мембран має товщину до 8 нм і морфологічно подібна до інших клітинних мембран. Ядерна мембрана відокремлює вміст ядра від цитоплазми, зовнішня — безпосередньо контактує з цитоплазмою клітини, має ряд структурних особливостей, що дає змогу віднести її до мембранної системи ендоплазматичної сітки. На зовнішній мембрані з боку гіалоплазми знаходяться полірибосоми, а сама зовнішня ядерна мембрана переходить в мембрани ендоплазматичної сітки. Внутрішня мембрана пов'язана з хромосомним матеріалом ядра. Ядерна мембрана містить ядерні пори, утворені в результаті злиття зовнішньої та внутрішньої ядерних мембран. Вони заповнені складноорганізованими глобулярними та фібрилярними структурами. Ядерна оболонка виконує бар'єрну функцію, відокремлює вміст ядра, його генетичний матеріал від цитоплазми, обмежує вільний доступ в ядро та вихід з нього різних речовин, регулює транспорт макромолекул між ядром і цитоплазмою. Ядерна оболонка бере участь у створенні внутрішньоядерного порядку шляхом фіксації хромосомного матеріалу в інтерфазі до внутрішньої ядерної мембрани.

Хроматин. Завдяки здатності сприймати фарбники, ця складова частина ядра названа «хроматин» (Флемінг, 1880). Здатність хроматину сприймати лужні фарбники свідчить про його кислотні властивості, які визначаються тим, що до складу хроматину входить ДНК у комплексі з білками. Таким чином, хроматин інтерфазних ядер являє собою хромосоми, які у цей час втрачають свою компактну форму, розпушуються, деконденсуються. Зону повної деконденсації і її ділянки мають назву еухроматин. Під час мітозу весь еухроматин конденсується і входить до складу хромосом. При неповному розпушуванні хромосом в інтерфазному ядрі видно ділянки конденсованого хроматину, який називають гетерохроматином. До складу хроматину входять складні комплекси дезоксирибонуклеопротейдів, що складаються з ДНК і спеціальних хромосомних білків — гістонів. Хроматин також містить РНК. До білків хроматину відносять так звані гістони та негістонові білки.

Гістони — лужні білки, збагачені лізином і аргініном. Вони забезпечують специфічну укладку хромосомної ДНК і беруть участь у

регуляції транскрипції. Гістони розміщені вздовж молекул ДНК не рівномірно, а у вигляді блоків. У один такий блок входить вісім молекул гістонів, які утворюють нуклеосому, розмір яких 10 нм. Саме хромосомна фібрила має вигляд нитки намиста. Такі фібрили додатково конденсуються і утворюють основну елементарну фібрилу хроматину товщиною 25 нм. Негістонові білки інтерфазних ядер утворюють всередині ядра сітку, яку називають ядерною білковою матрицею. Вона являє собою основу, що визначає морфологію і метаболізм ядра.

Хроматин є структурним аналогом хромосом, які можна спостерігати під час поділу клітин. В деяких випадках ціла хромосома в період інтерфази може залишатися у конденсованому стані, вона має вигляд грудочки гетерохроматину. Наприклад, одна з X-хромосом у соматичних клітинах самки залишається у конденсованому стані на стадії дроблення зиготи. Вперше цей хроматин був досліджений у ядрі клітини кішки і описаний М.Барром і Л.Бертрамом у 1949 р. Його назвали статевим хроматином, або тільцем Барра. Визначення статевого хроматину використовують для встановлення генетичної статі організму.

В ядрах, крім хроматинових ділянок і матриксу, мають місце перихроматин-нові фібрили, перихроматинові та інтерхроматинові гранули, які містять РНК. Матрицями для синтезу РНК є різні гени, розміщені по деконденсованих ділянках хроматинових фібрил. У хроматині міститься 1% ліпідів.

Ядерце (nukleolus). В клітині міститься одне або кілька кулястої форми тілець розміром до 5 мкм. Вони добре фарбуються різними фарбниками. Ядерця багаті на РНК. Ядерце — найщільніша структура ядра, що є похідним хромосоми, одним з її локусів з найвищою концентрацією та активністю синтезу РНК в інтерфазі. Ядерце — це місце утворення рибосомних РНК та рибосом, на яких синтезуються поліпептидні ланцюги в цитоплазмі. Утворення ядерця та їх кількість пов'язані з активністю і кількістю ядерцевих організаторів. Навколо ядерця завжди виявляють зону конденсованого хроматину. ДНК ядерцевого організатора зображена численними копіями генів РНК: на кожному з цих генів синтезується високомолекулярний попередник РНК, який перетворюється у коротші молекули РНК, що входять до складу субодиниць рибосоми. Фібрилярний компонент ядерця - рибонуклеопротейінові тяжі — попередники рибосом, що дозрівають.

Каріоплазма — це рідка частина ядра, в якій містяться ядерні структури. Досліди показали, що після видалення з ядер хроматину і мембран, вони зберігають свою цілісність. Під електронним мікроскопом встановлено, що до складу каріоплазми входять комплекси пор з фібрилярним периферійним шаром, ядерцеві та численні фібрили, що знаходяться у міжхроматинових районах. Весь комплекс цих структур

називають білковим ядерним матриксом.

1.2 Репродукція клітин

Одне із положень клітинної теорії стверджує, що збільшення кількості клітин, їх розмноження відбувається шляхом поділу початкової клітини. Репродукція забезпечує рівномірний розподіл редуплікованого генетичного матеріалу між двома новими клітинами.

У дорослому організмі клітини тканин і органів мають неоднакову здатність до поділу. Так, зустрічаються клітини, які зберігають здатність до поділу, постійно діляться (клітини базального шару епідерміса, крипт кишечника, кровотворні клітини червоного кісткового мозку); поряд з цим зустрічаються клітини, що втратили здатність ділитися (зернисті лейкоцити крові, остецити кісткової тканини, нейроцити).

Період існування клітини від поділу до поділу називається клітинним циклом. Він поділяється на чотири періоди: власне мітоз (М), при якому відбувається ряд процесів у ядрі при поділі, він закінчується цитокінезом — поділом клітинного тіла, пресинтетичний (Y_1), синтетичний (S) та постсинтетичний (Y_2) періоди. Різні періоди клітинного циклу відрізняються один від другого вмістом у клітині білка, ДНК, РНК.

У періоді Y_1 відбувається посилений ріст молоді клітини, що виникла після поділу материнської за рахунок нагромадження клітинних білків.

У наступному періоді S починається синтез ДНК; якщо коліцином викликати пригнічення синтезу білка або і РНК у Y_1 -періоді, то перехід клітини в S-період блокується. У періоді Y_1 синтезуються ферменти, необхідні для утворення попередників ДНК, метаболізму РНК і білка.

S-період характеризується подвоєнням кількості ДНК в ядрі (дуплікація) і відповідно відбувається подвоєння кількості хромосом. У S-періоді також відбувається подвоєння центріолей центросоми.

Постсинтетичний період Y_2 (премітотичний) характеризується синтезом і РНК, поряд з, цим відбувається синтез РНК рибосом, що визначаються поділом клітини, при цьому синтезуються тубуліни — білки мітотичного веретена.

Y_2 -період має велике значення для проходження стадії мітотичного поділу. В кінці Y_2 -періоду синтез РНК різко знижується і зупиняється під час мітозу, відбувається конденсація хромосом. Поряд з цим у тканинах тварин є клітини, які ніби виходять з циклу. Це клітини U_0 -періоду, у них відсутній S-період, вони не піддаються поділу. Це клітини, які тимчасово або повністю перестали розмножуватися. Клітини після диференціації не втрачають здатності до поділу і при необхідності повертаються у цикл. Прикладом їх є клітини печінки при видаленні її частини вони починають синтезувати ДНК і вступають у мітоз, відбувається її регенерація.

Мітоз (mitosis), каріокінез, непрямий поділ, надзвичайно важливий і необхідний етап у житті клітини, який забезпечує розмноження клітин і розподіл між новими клітинами усіх спадкових одиниць — генетичної інформації.

Розрізняють такі основні етапи мітозу: профазу, метафазу, анафазу, телофазу (рис.1.5). На початку **профази** хромосоми набувають вигляду тонких спіралізованих ниток, сплєтених у ядрі у вигляді клубка — стадія щільного клубка. Кожна хромосома уже подвоєна, оскільки редуплікація ДНК відбулася в S-періоді і кожна хромосома вже є подвійною структурою. Деякі хромосоми в результаті скорочення стають добре помітними. Цю стадію називають рихлим клубком. Вони прикріплюються одна до другої в ділянці кінетохора. У електронному мікроскопі кінетохори мають вигляд щільних тілець. До початку профазу поряд з репродукцією ДНК і гістона (хромосом) відбувається також репродукція мітотичних центрів, вони використовуються на побудову веретена поділу, яке виникає в результаті розходження центріолей до полюсів клітини. До кожного полюса відходить подвійна центріоля — диплосома. У цей час формуються мікротрубочки, які відходять від периферійних ділянок материнської центріолі кожної диплосоми. Апарат поділу має дві центросфери з центріолями всередині і волокна веретена, що лежить між ними. У веретені поділу утворюються центральні волокна — від полюсів до центру веретена і хромосомні, що сполучають хромосоми з полюсами клітини.

Метафаза. Мікротрубочки в центральній частині у веретені поділу, також як мікротрубочки центросфер, виникають в результаті полімерізації тубуліну у зоні центріолей і біля кінетохорів, розміщених в ділянці центромерних перетяжок. Через інактивацію рибосомних генів у зоні ядерних організаторів в кінці профазу або на початку метафазу зникає ядерце. Метафаза закінчується утворенням веретена поділу, а хромосоми вистроюються у екваторіальній площині веретена, утворюючи так звану метафазну пластинку хромосом, або материнську зірку. В кінці метафазу завершується процес відокремлення однієї від другої сестринських хроматид. Останнім місцем, де контакт між хромосомами зберігається, є центромера. На початку метафазу руйнується ядерна оболонка, вона фрагментується.

Анафаза. Хромосоми одночасно втрачають зв'язок між собою в ділянці центромер і відділяються одна від одної в напрямку протилежних полюсів клітини.

Телофаза. Починається зупинкою хромосом, що розійшлися і закінчується початком реконструкції нового інтерфазного ядра та поділом початкової клітини на дві дочірні, тобто відбувається цитокінез.

Поділ клітин має важливе народногосподарське значення для підвищення продуктивності сільськогосподарських тварин, їх росту і

розвитку, регенерації тканин і органів. Він тісно пов'язаний з віком тварини, годівлею та утриманням її, станом здоров'я .

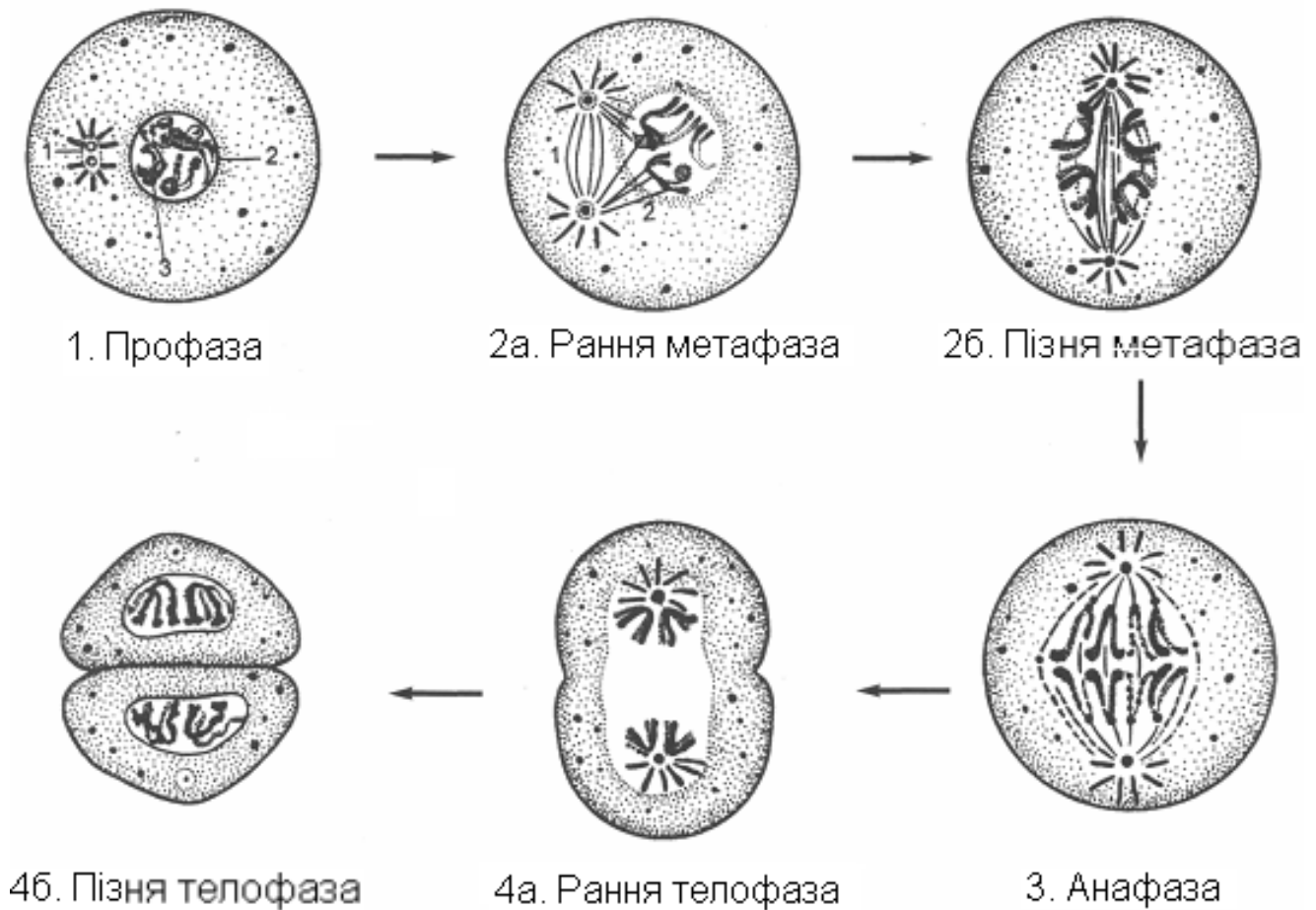


Рис. 1.5 Мітоз.

Морфологія хромосом. Хромосоми добре забарвлюються основними барвниками. Вони помітні в ядрі клітини під час мітозу. Хромосоми не зникають після закінчення мітозу, завдяки деконденсації вони набувають іншого вигляду і тому їх не видно, як окремі тільця. Як інтерфазні, так і мітотичні хромосоми складаються з елементарних хромосомних фібрил — молекул ДНП. Останнім часом вважають, що кожна хромосома побудована з однієї гігантської молекули ДНП (дезоксирибонуклеопротед), запакованої у відносно коротке тільце — власне мітотичну хромосому. Виявлено, що у мітотичній хромосомі гігантська молекула ДНП утворює бічні петлі.

Морфологію мітотичних хромосом краще вивчати у період їх найвищої конденсації. У метафазі та на початку анафази, хромосоми у цьому стані являють собою паличкоподібні утворення різної довжини і товщини. У більшості хромосом легко знайти зону первинної перетяжки (центромери), яка ділить хромосому на два плеча. Хромосоми з рівними або майже рівними плечами називають **метацентричними**, а плечами різної довжини — **субметацентричними**. Паличкоподібні хромосоми з дуже коротким, майже не помітним другим плечем — **acroцентричні** (рис.1.6). Ділянка первинної перетяжки містить кінетохор, який є центром організації мікротрубочок, що утворюють хромосомні нитки веретена поділу. У деяких хромосом є й вторинні перетяжки, які знаходяться близько біля одного із кінців хромосоми і відокремлюють так званий супутник хромосоми. Вторинні перетяжки ще називають ядерцевими організаторами, оскільки у цих ділянках на початку інтерфази утворюється ядерце. Кінцеві ділянки плечей називають теломерами. У тваринних організмів, як і у рослин, кількість, розміри та будова хромосом мають свою специфіку (рис.1.7). Сукупність ознак хромосомного набору називають **каріотипом**. Каріотип коня, наприклад, характеризується наявністю 33 пар хромосом, серед яких 32 пари аутосоми і одна — статеві хромосома. Серед останніх, які називають гоносом, розрізняють Х- та У-хромосоми. Кількість хромосом у інших сільськогосподарських тварин також значно коливається. Кількість хромосомних наборів у клітині позначають **терміном плоїдність** і літерою **n**. Соматичні клітини містять диплоїдний (подвійний) набір хромосом (2 n). Статеві клітини — гаплоїдний (одинарний n), що відповідає **поняттю геном**, тобто сукупності ядерних елементів генетичної конституції особи. Якщо клітина має 3 n набір хромосом, її називають триплоїдною, якщо 4 n — тетраплоїдною. Велику кількість хромосомних наборів називають поліплоїдією.

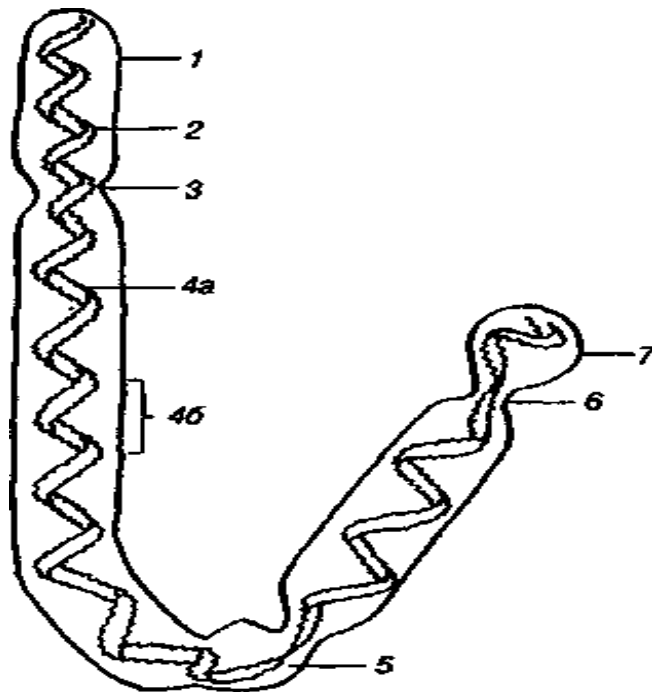


Рис. 1.6 Схема будови хромосоми:

1 — пелікула; 2 — хроматида; 3 — первинна перетяжка; 4a — мала спіраль; 4b — велика спіраль; 5—центромера; 6 — вторинна перетяжка; 7—супутник

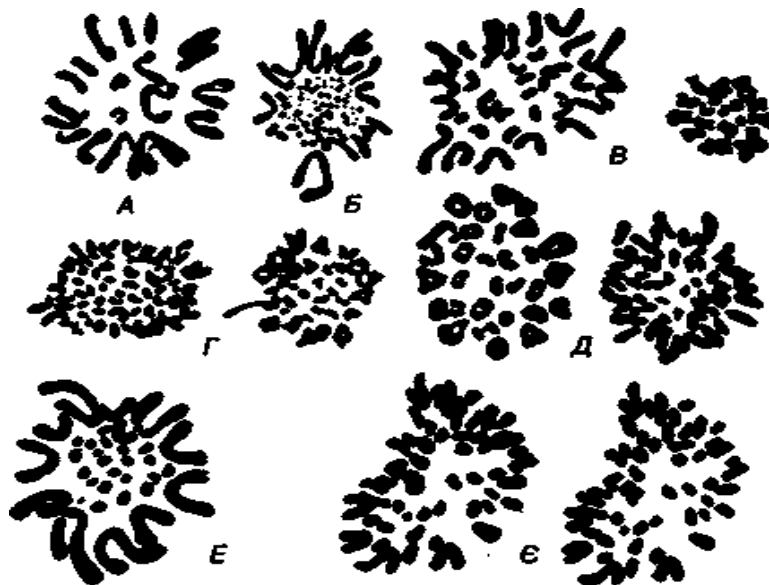


Рис. 1.7 Хромосоми різних видів тварин:

А — щуки ($2n=18$); Б—курей ($2n=78$); В —котів ($2n=38$); Г— коней ($2n=66$); Д — бугая ($2n=60$); Е— саламандри ($2n=34$); Є— вівці ($2n=54$)

Ендомітоз — пряме ділення клітин. На відміну від мітозу при ньому зберігається інтерфазне ядро: у ньому не утворюються хромосоми, наявні ядерце та ядерна оболонка. При ендомітозі збільшене ядро, не змінюючи своєї будови, воно ділиться на дві (або три) більш-менш рівномірні частини шляхом пере-шнурування (утворення перегородки). У більшості випадків цей поділ не супроводжується діленням клітини, результатом чого є утворення двоядерної клітини. Процес ендомітозу спостерігається у волокнах скелетних м'язів, міокарді, мезотелії, шипуватому шарі багат шарових епітеліїв шкірного типу, паренхімі печінки, екзокринній частині підшлункової залози, нейронах вегетативного відділу нервової системи, покривному шарі перехідного епітелію сечових шляхів, клітинах плаценти, мегакаріоцитах. Ендомітоз — це утворення клітин із збільшеним вмістом ДНК, що відбувається в результаті блокування мітозу на певних його етапах (*рис.1.8*).

Амітоз — пряме ділення клітини, без морфологічної перебудови ядра та цитоплазми. Розрізняють — генеративний, реактивний, дегенеративний амітоз.

Мейоз. Це своєрідна форма клітинної репродукції, характерна для процесу утворення статевих клітин. Мейоз складається з двох послідовних статевих мітотичних поділів, між якими відсутня інтерфаза. В результаті мейозу утворюються клітини з гаплоїдним набором хромосом. Характерною особливістю профазі мейозу є кросінговер — обмін гомологічними ділянками хромосом, який є одним із суттєвих факторів мінливості організмів. (Див. гаметогенез).

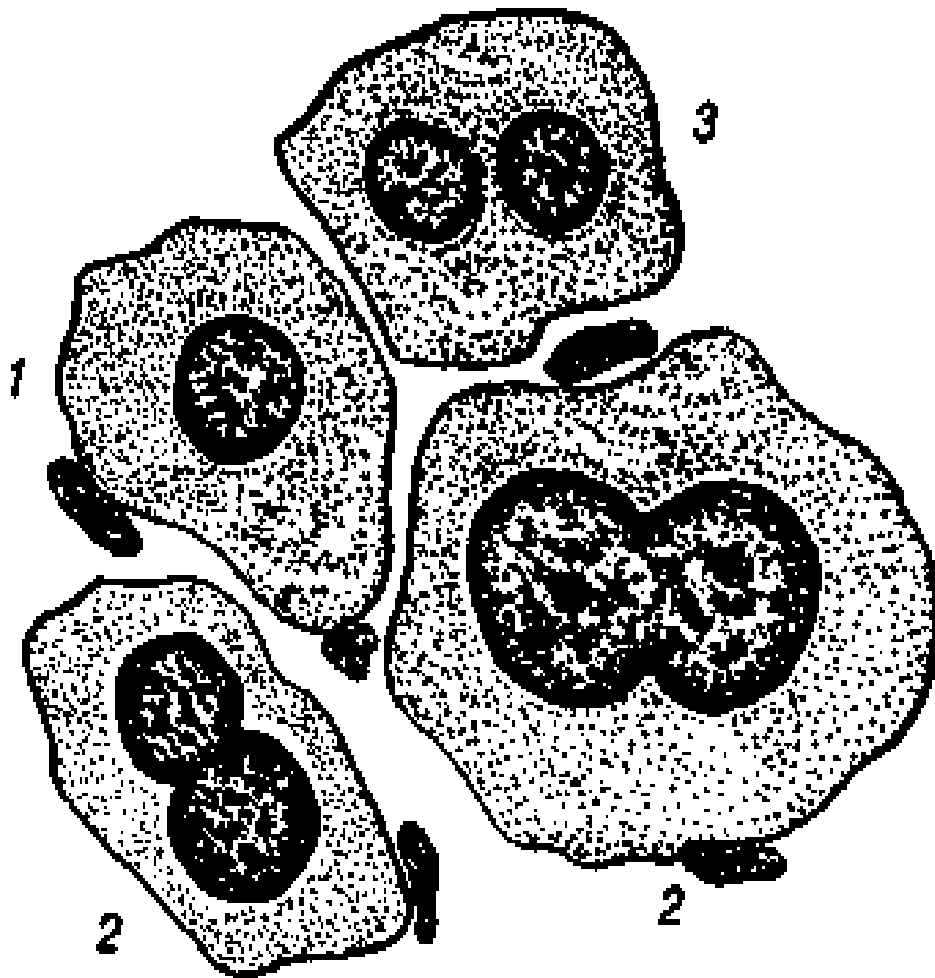


Рис. 1.8 Ендомітоз в клітинах десцеметової оболонки ока коня:
 1 — одноядерна клітина; 2 — поділ ядра; 3 — двоядерна клітина

Питання для самоперевірки:

1. Що входить до складу цитоплазми?
2. З чого складається ендоплазматична сітка?
3. Яка функція мітохондрій, комплексу Гольджі, рибосом, та лізосом?
4. Охарактеризувати включення.
5. Що входить до складу центросом?
6. Склад ядра і які його функції?
7. Дати характеристику основним етапам мітозу.
8. Що таке ендомітоз, амітоз та мейоз?

2. ЗАГАЛЬНА ЕМБРІОЛОГІЯ

Ембріологія (embryon — зародок, logos — вчення) — наука, що вивчає ембріогенез — походження і розвиток індивідуального організму. Ембріогенез являє собою складний процес, в якому знайшли відображення еволюції хребетних (філогенез) і індивідуальний розвиток (онтогенез). Онтогенез починається із запліднення яйцеклітини спермієм або є її активацією яким-небудь іншим агентом. Онтогенезу передують — прогенез — передзародковий період утворення статевих клітин — гаметогенез.

Основними етапами ембріогенезу є запліднення, дроблення, гастрюляція, закладання осьових органів і органогенез, розвиток провізорних органів (тимчасових). Завдання ембріології полягає у тому, щоб зрозуміти як виникає організм, ця структурно-функціональна та біохімічно складна система із однієї заплідненої яйцеклітини.

Друга половина XIX століття позначилася знаменитими дослідженнями О.О.Ковалевського та І.І.Мечнікова. На основі величезного фактичного матеріалу їм вдалося довести, що ранні етапи розвитку безхребетних та вищих хребетних тварин відбуваються однотипно. Еволюційна теорія підтвердила єдність усього тваринного світу.

Тісний зв'язок ембріології з птахівництвом, рибництвом, шовківництвом, що необхідно для створення сприятливих умов при штучній інкубації яєць сільськогосподарської птиці, розведенні риби, тутового шовкопряда.

2.1 Статеві клітини

Серед статевих клітин розрізняють два різновиди — спермії та яйцеклітини овоцити.

Спермії. У різних видів сільськогосподарських та лабораторних тварин спермії різняться між собою своєю будовою. Однак для всіх них характерні морфологічні риси, що тісно пов'язані з їх основними біологічними особливостями, здатністю активно рухатися та запліднювати яйцеву клітину. При еякуляції сім'яна рідина містить мільярди спермій.

Довжина спермія 50—70 мкм. У ньому розрізняють головку і хвостову частину. Електронномікроскопічні дослідження показали, що головка має невелике щільне ядро з гаплоїдним набором хромосом. У ядрах спермій містяться різні типи статевих хромосом, що несуть генетичну інформацію. Половина спермій мають X-хромосому, друга половина — Y-хромосому. Останні хромосоми належать до аутосом. Спермії, що несуть Y-хромосому при злитті з яйцеклітиною започатковують організм самця; спермії — носії X-хромосоми при злитті з яйцеклітиною започатковують організм самки.

Передня частина головки має плоский чохлик, що вкриває акросому. Як чохлик, так і акросома є похідними комплексу Гольджі. В акросомі знаходяться ферменти, серед них важливе місце належить гіалуронідазі і протеазі, які здатні розчиняти оболонку яйцеклітини та стимулювати проникнення у неї спермія при заплідненні.

Зовні головка спермія покрита плазмолемою, в ній містяться фібрили, які надають їй механічної міцності. Хвостова частина спермія ниткоподібна, вона складається із шийки, проміжної, основної та термінальної частини. За головою знаходиться шийка; в ній розміщена проксимальна центріоль. Проксимальна центріоль під час запліднення переходить у зиготу і бере участь у її поділі. Проміжна частина спермія містить скоротливий апарат — мікротрубочки; на її периферії розміщені дев'ять пар мікротрубочок, у центрі — центральна пара їх і осьова нитка. Навколо мікротрубочок по спіралі локалізовані 25 мітохондрій. Мітохондрії забезпечують енергією їх рухливість, завдяки послідовній зміні білків мікротрубочок, які мають АТФ-азну властивість.

Основний відділ хвостика утворений центральною парою мікротрубочок з осьовою ниткою; на периферії розміщені дев'ять пар мікротрубочок, які, як і весь спермій, оточують плазмолема з тонким прошарком цитоплазми. В останній є значна кількість циркулярно орієнтованих тонкофібрилярних структур. Кінцева частина хвоста в своєму складі має осьову нитку з поодинокими скоротливими мікрофіламентами й покрита плазмолемою.

Біологічні властивості спермійв. В статевих шляхах самців (додаток сім'яника) у спермійв знижений обмін речовин, вони нерухомі, набувають щільної маси. В кінцевому відділі протоки додатка спермії покриваються тонкою ліпідно-білковою оболонкою, набувають однакового електричного заряду і починають відштовхуватися один від одного.

Спермії рухаються з швидкістю 2—5 мм за хвилину. Спрямування руху спермійв визначається їх **реотаксисом**, тобто здатністю рухатися проти течії рідини. В кислому середовищі головка спермійв набрякає, округлюється, втрачає асиметрію і тому він набуває кругового руху, що заважає йому рухатися прямолінійно і усувається можливість зустрічі з яйцеклітиною.

У спермії мало поживних речовин, він їх скоро втрачає і через 24—36 годин гине, якщо не зустрінеється з яйцеклітиною. Глибоке охолодження до -78° або -196°C гальмує у спермійв обмін речовин, що дає можливість їх зберігати декілька років і використовувати тривалий час для запліднення.

Яйцеклітини — овоцити (від лат. ovum — яйце) — статеві клітини самки.. Зрілі яйцеклітини мають гаплоїдний набір хромосом, після запліднення здатні розвиватися в новий організм. Вони містять більший чи менший запас поживних речовин (жовтка), необхідних для забезпечення

зародкового розвитку організму, мають кортикальний шар цитоплазми, обмежені оболонками, які захищають зародок від шкідливої дії зовнішнього середовища. Для овоцитів характерна поляризована будова за рахунок нерівномірного розміщення поживних речовин.

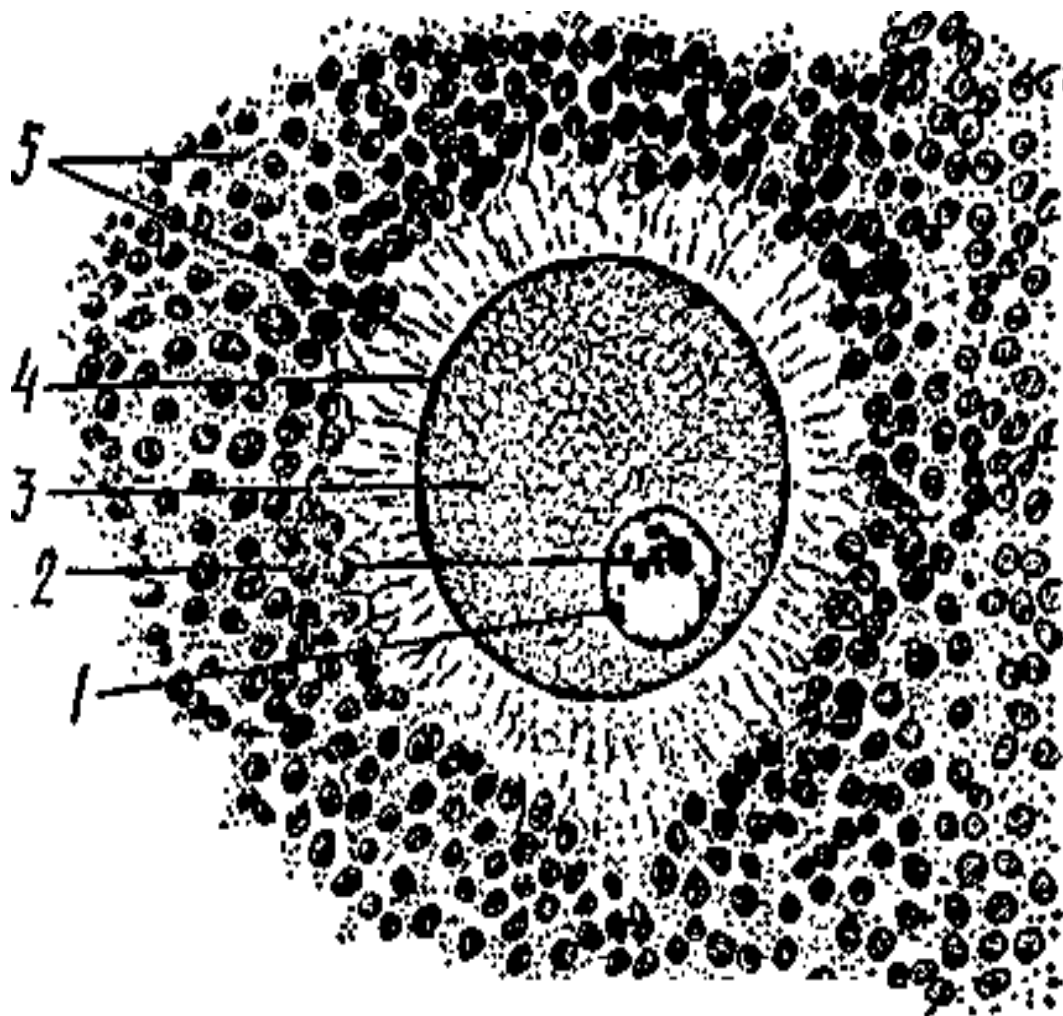


Рис. 2.1 Яйцеклітина ссавця:

1 – ядро; 2 – ядерець; 3 – цитоплазма; 4 – первинна оболонка;
5 – вторинна оболонка

Поживні речовини (жовток) мають вигляд гранул або складніших утворень, що мають вигляд шарів та пластинок, утворених фосфоліпідами, вуглеводами, протеїнами. Структурною одиницею жовтка є комплекс ліпівителіну і фосфові-тину. Кожна пластинка складається з щільнішої центральної і пухкої периферійної зони, обмеженої осьміофільною мембраною. Щільна зона утворена молекулами фосфовітина і має вигляд кристалічної сітки. Жовток синтезується при безпосередній участі ендоплазматичної сітки та комплексу Гольджі.

Особливостями овоцитів є те, що вони містять значні запаси рибосом,

іРНК, тРНК, кількість яких в сотні разів перевищує їх в соматичних клітинах. В цитоплазмі яйцеклітини нагромаджуються запаси гістонів, тубуліну, ліпофосфопротеїдів, жовтка. Кортикальний шар розміщений у периферійній частині овоцитів, він не має жовтка, містить більшість мітохондрій та гранул глікозаміногліканів. Кортикальний шар відіграє важливу роль в заплідненні (рис.2.1). Серед оболонок овоцитів розрізняють цитолему (оволему), або первинну оболонку, яка утворена яйцевою клітиною. Поряд з тим в яйцеклітинах інших тварин є вторинні оболонки. В їх утворенні беруть участь особливі фолікулярні клітини яєчника, що обмежують овоцит за рахунок стінки фолікула. Третинні оболонки різної будови і значення, виникають після виходу овоцита із яєчника, вони утворюються в яйцепроводі. Полярність овоцитів виражена тим сильніше, чим більше жовтка, наприклад амфібій і птахів. Та частина яйцеклітини, в якій нагромаджується жовток, являє собою вегетативний полюс, а протилежна, куди зміщується ядро та менше жовтка, називається анімальною. Поверхня яйцеклітини має мікроворсинки. Яйцеві клітини зберігають кулясту форму, а їх розмір залежить від вмісту жовтка і становить від кількох десятків мікрометрів до кількох сантиметрів (птахи).

Класифікація і порівняльна морфологія овоцитів. Класифікація овоцитів залежить від вмісту в їх цитоплазмі жовтка (lecithos). Так, овоцити з невеликою кількістю жовтка називаються оліголецитальними (oligos— мало). У маложовт-кових овоцитів жовткові включення (гранули, пластинки) розподілені рівномірно, тому їх називають ще ізолецитальними (гр. isos — рівний).

Оліголецитальні овоцити характерні для плацентарних ссавців в зв'язку з внутрішньоутробним розвитком і живленням за рахунок материнського організму. Винятком є овоцити представників примітивних ссавців (клоачні, частково сумчасті), які зберегли основні ознаки своїх попередників — плазунів, у тому числі й різко телolecитальні (telos — кінець) овоцити. У телolecитальних овоцитів жовток концентрується на одному полюсі. У сільськогосподарських тварин діаметр овоцита коливається від 100 до 140 мкм. Жовтка у них занадто мало, проте в ооплазмі речовини розподілені нерівномірно. На одному боці яйцеклітини нагромаджуються РНП (рибонуклеопротеїд), тому на цій частині поверхні овоцита можна помітити серпоподібної форми скупчення базofil'ної речовини. Вважають, що цей базofil'ний серп відповідає і майбутній спині зародка. На майбутньому нейтральному боці його нагромаджується жовток. Таким чином, у овоцитах ссавців ще до запліднення можна спостерігати полярність розміщення поживних речовин.

Із органел овоцит ссавців містить ендоплазматичну сітку, мітохондрії, комплекс Гольджі. На периферії цитоплазми знаходиться кортикальний шар, в якому знаходяться мітохондрії та гранули глікозаміногліканів. Із

включень ооплаз-ма має поживний матеріал — жовток, що має вигляд гранул, утворених фосфо-ліпідами, протеїнами та вуглеводами. Зовні від кортикального шару знаходиться прозора оболонка, багата на глікозаміноглікани, яка формується за рахунок овоцита та фолікулярних клітин стінки фолікула, фолікулярні клітини формують і променевий вінець — друга вторинна оболонка. Від фолікулярних через прозору оболонку відходять довгі відростки, спрямовані до овоцита.

Мезолецитальні овоцити. Вони мають розмір до 2—3 мм, розміщені нерівномірно. В ділянці анімального полюса мало жовтка, міститься ядро з великою кількістю ядерець. Більша частина жовтка розміщена з боку вегетативного полюса, на якому жовткові платівки щільно спаковані. Кортикальний шар товщиною 1 мкм містить гранули, а також чорний пігмент. Овоцити амфібії належать до телолецитального типу, чітко полярні, мають сполучнотканинну оболонку, зовні якої знаходиться слизовий шар, що являє собою третинну оболонку; в своєму складі вона має глікозаміноглікани. До **полілецитального** типу відносять яйцеклітини птахів. Власне яйцеклітиною птахів є жовток, розмір якого у курей досягає 3,5 см. В яйцепроводі яйцеклітина покривається третинними оболонками, до яких належать: зовнішній шар вітелінової мембрани, за її рахунок формуються градинки й вони є зв'язками, на яких підвішений жовток; білкова оболонка; дві підшкаралупні оболонки; шкаралупа, побудована із органічних волокон неорганічних речовин. Третинні оболонки виконують трофічну функцію та захисну. Полілецитальні та телолецитальні яйцеклітини характерні для деяких риб, плазунів, птахів та яйценесучих ссавців.

2.2 Гаметогенез

Первинні статеві клітини — гаметобласти виникають у зародка на ранній стадії розвитку. В цей період вони ще не мають статевих особливостей і являють собою великі клітини. Вони відрізняються від інших клітин зародка вмістом глікогену та активними ферментами, серед яких важливе місце належить лужній фосфатазі. За цією ознакою їх виявляють, ставлячи відповідні гістохімічні реакції. Виникають ці клітини у птахів і ссавців в тимчасовому органі — ентодермі жовткового міхура, де формуються первинні кровоносні судини і де в цей період створюються сприятливі умови для живлення. Пізніше первинні статеві клітини переносяться кров'ю або активно переміщуються в зародки гонад — сім'яники або яєчники, де і відбувається їх розвиток.

Розвиток спермійв — сперматогенез.

Сперматогенез відбувається в звивистих сім'яних канальцях, у яких

містяться сперматогенні клітини та клітини Сертолі, останні утворюють мікросередовище для сперматогенних клітин.

В сперматогенезі розрізняють чотири періоди: розмноження, росту, дозрівання, формування. На **стадії розмноження** клітини називаються сперматогоніями. Вони межують з базальною мембраною, тобто займають периферійну частину звивистого сім'яного каналця. Сперматогонії невеликого розміру містять диплідний набір хромосом. Серед них існує два різновиди: одні з них мають овальне світле ядро з розсіяним у ньому хроматином. Діляться вони мітозом, збільшуючись кількісно. Це стовбурові клітини. Сперматогонії другого різновиду мають кулясте ядро, що містить зернистий хроматин. Такі сперматогонії перестають ділитися і переходять в **стадію росту**, перетворюючись у сперматоцити першого порядку. Вони збільшені в розмірі, зміщені в напрямі просвіту звивистого сім'яного каналця, зберігають диплоїдний набір хромосом, проходять профазу мейозу, а перед початком профазу у сперматоциті першого порядку подвоюється ДНК, а також відбуваються складні зміни в перерозподілі спадкового матеріалу в ядрі, в зв'язку з цим спостерігаються такі фази: лептотени, зиготени, пахітени, диплотени. У фазі лептотени помітна ядерна мембрана, ядерце та хромосоми, що мають вигляд тонких ниток, зиготени — гомологічні хромосоми розміщуються парами, кон'югуючись за довжиною і утворюють біваленти, або діади. У зиготенній фазі гомологічні хромосоми обмінюються генами, що забезпечує мінливість спадкового матеріалу в ряді поколінь. На стадії пахітени обидві аутосоми спіралізуються, потовщуються, стають коротшими, залишаються у тісному контакті по всій довжині. На цій стадії закінчується кон'югація хромосом. В диплотенній в кожній із кон'югуючих гомологів з'являються по парі сестринських хроматид (рис.2.2). Хроматиди пов'язані центромерою, що перетворює біваленти в тетради. В кожній парі виникає повздовжня щілина, і у двох кон'югованих хромосомах утворюється чотири хроматиди. В тетрадах з'являються перехрести хромосом (хіази), що свідчить про обмін гомологічними частинами між несестринськими хроматидами в тетраді. В стадії диплотени зникають сили гомологічного притягання і виникають сили відштовхування між сестринськими хроматидами. На стадії діакінезу хромосоми ще більше спіралізуються, потовщуються і відокремлюються одна від другої. За періодом росту сперматоцити першого порядку вступають в **період дозрівання**, який відбувається у два етапи. Після першого — редукційного поділу сперматоцита першого порядку утворюється два сперматоцита другого порядку, кожний з них одержує половину від кількості хромосом сперматоцита першого порядку. Сперматоцита другого порядку містять гаплоїдний набір хромосом. Кожна із хромосом має по дві хроматиди. Сперматоцит другого порядку менших розмірів. Перед другим поділом дозрівання у сперматоциті другого

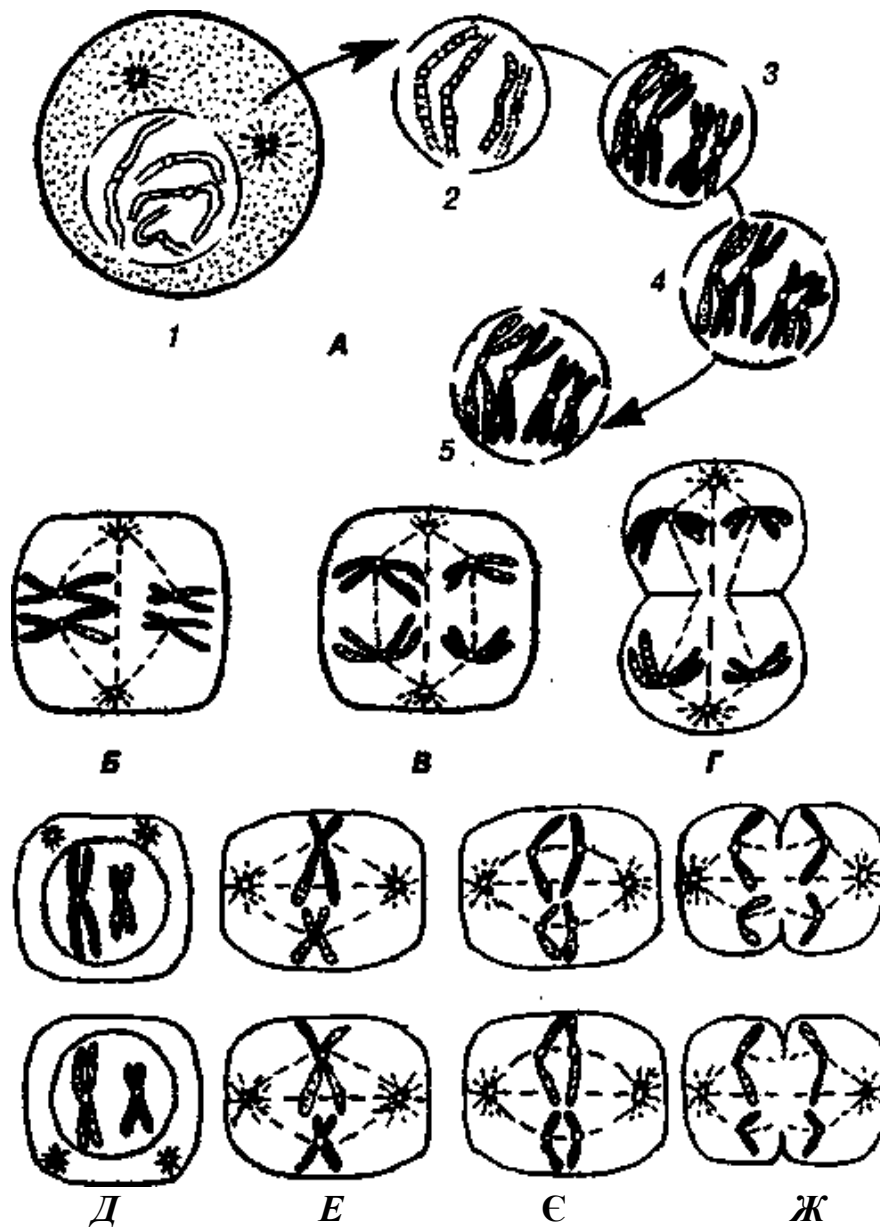


Рис. 2.2 Схематичне зображення основних стадій мейозу (пояснення в тексті):

А – перше ділення мейозу: 1 – лептотена; 2 – зиготена;
3 – пахітена; 4 – диплотена; 5 – діакінез.

порядку не синтезується ДНК і не подвоюється хромосомний матеріал. У результаті другого — екваційного поділу дозрівання утворюється сперматид — клітина з гаплоїдним набором хромосом, кожна з яких складається з однієї хроматиди. При цьому пари хроматид, які з'єднані між собою центромером, роз'єднуються і розподіляються між сперматидами, стають хромосомами або гонадами, сперматиди малого розміру, бідні на хроматин, містять мітохондрії, центросому, комплекс Гольджі. У фазі дозрівання в результаті мейозу із кожного сперматоцита першого порядку

виникає чотири сперматиди з одинарною кількістю хромосом. Статеві Х і У-хромосоми, що характерні для сперміїв, розходяться по різних сперматидях, у зв'язку з чим Х-хромосома несе в собі ознаки самки, другий різновид несе в собі У-хромосому, з нього при злитті з яйцеклітиною може розвинути організм самця. Цей процес зумовлює гетерогаметність. Спосіб поділу статевих клітин, при якому дочірні клітини одержують вдвоє менше хромосом, називають *мейозом*, або *редукційним поділом*, воно перетворює диплоїдне ядро в гаплоїдне, через комбінаторику гомологів із різних пар і через кросінговер, тобто механізм, який веде до обміну генами, різко збільшує комбінаційну спадкову мінливість організмів (рис.2.3).

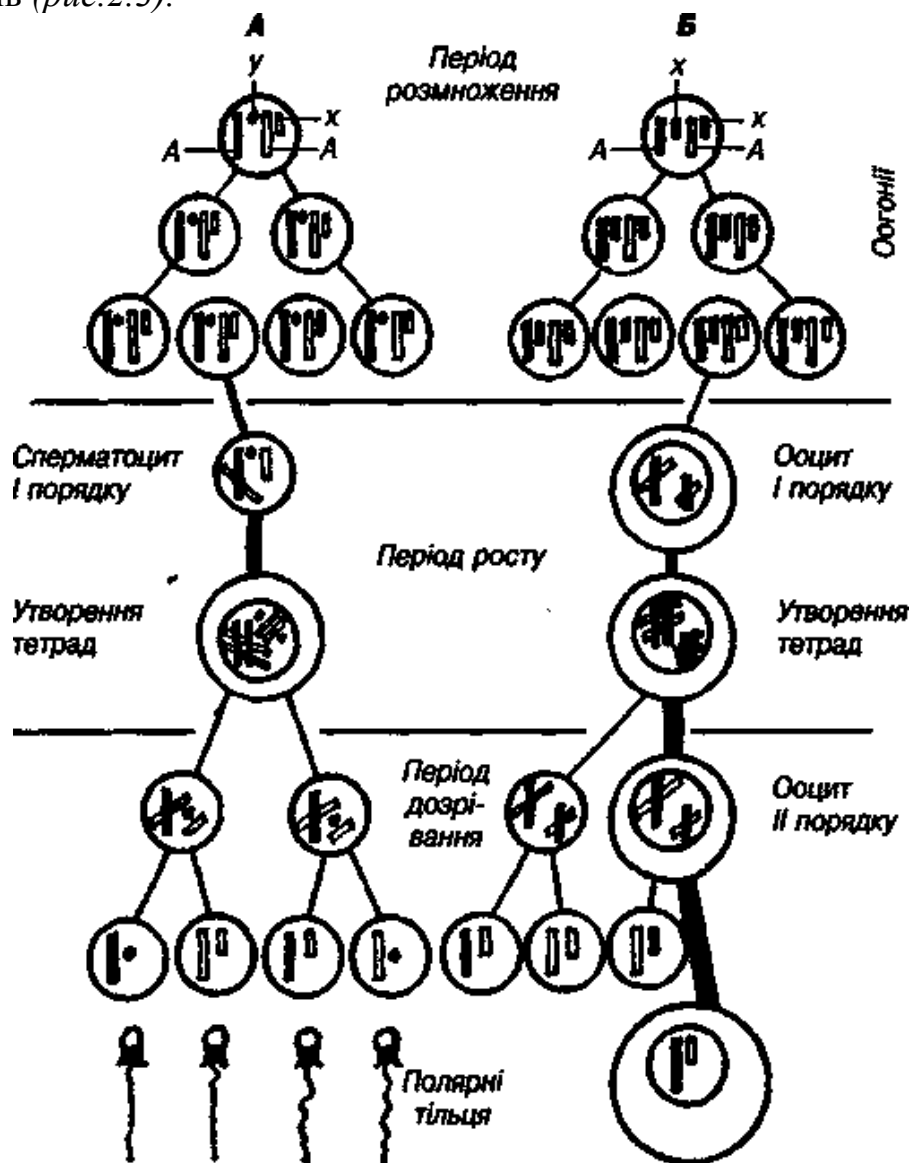


Рис. 2.3 Схема сперматогенезу (А) і оогенезу (Б).

Батьківські хромосоми чорні, материнські світлі. А – аутосоми;
х, у – статеві хромосоми; в періоді розмноження показані
три покоління сперматогоній і оогоній

Стадія формування характеризується перетворенням сперматид в спермії. При цьому їх ядра ущільнюються, набувають овальної форми, перетворюються у головки сперміїв і займають ексцентричне положення в клітині. Одночасно вони частково занурюються в цитоплазму клітин Сертолі, що зумовлює перетворення сперматид в спермії.

Овогенез — розвиток статевих клітин самки.

На відміну від сперматогенезу, овогенез у тварин різних класів значно різноманітніший і залежить від біології розмноження. Він перебігає протягом трьох періодів: розмноження, росту та дозрівання.

Період розмноження. Якщо розмноження сперматогоній починається після досягнення статевої зрілості і продовжується протягом усієї статевої активності самця, то в овогенезі період розмноження відбувається лише у зародка і закінчується після народження плода. Після народження кількість статевих клітин не збільшується. Вони мають малий розмір, їх називають овогоніями; разом із ще не повністю покриваючими їх плоскими фолікулярними клітинами називаються примордіальними фолікулами.

Період росту. В період росту клітини називаються овоцитами першого порядку. З самого початку свого існування овоцит першого порядку вступає в профазу мейозу. В цей період, як і в сперматоцитах першого порядку, послідовно відбуваються такі фази: лептотена, зиготена, пахітена й диплотена. Цей період у тварин різних класів характеризується значною повільністю. Так, він може відбуватися за кілька днів, тижнів і навіть десятирок років. Останнє спостерігається у ссавців, де розмноження овогоній закінчується іще до народження плода, а овуляція настає не раніше статевої зрілості.

Нагромадження поживних речовин овоцитом першого порядку поділяють на **превітелогенез** (фаза невеликого росту) та **вітелогенез** (фаза великого росту). Превітелогенез характеризується ростом цитоплазми і переважним синтезом інформаційної РНК, яка буде матрицею для синтезу білків. Такий інтенсивний синтез у овогенезі інформаційної РНК пов'язаний з тим, що він іде на запас. У фазі великого росту синтезуються запасні поживні речовини, що нагромаджуються у цитоплазмі і використовуються лише після запліднення. Основні з них жовток, жир, глікогени. Жовток являє собою кристалізовані речовини білкової природи у формі фосфопротейнів. Кристали мають вигляд гранул чи платівок різної форми. Кількість жовтка, що нагромаджується в яйцевій клітині, неоднакова у тварин різних груп. В полілецитальних яйцеклітинах, наприклад курей, жовток відкладається інтенсивно. Так, за добу відкладається шар жовтка товщиною до 2,5 мм. У курей перед овуляцією яйцеклітина досягає 35 мм (Б.Карлсон, 1983). Яйцеклітини ссавців значно менші за розміром, їх ріст може продовжуватися роками, наприклад у

корів — 10 років і більше.

В синтезі жовтка в цей час бере участь весь організм, особливо печінка. Запас поживних речовин у вигляді жовтка називають **дейтоплазмою**. В процесі нагромадження жовтка майже завжди виявляють полярність овоцита. Поліус, багатий на жовток, називають **вегетативним**, протилежний, куди зміщується ядро — **анімальним**. У фазі великого росту органели розсіюються по цитоплазмі з подальшою концентрацією на периферії.

Період дозрівання відбувається після проникнення в яйцеву клітину спермія (у аскариди), у ланцетника спермій проникає після першого поділу; у більшості тварин він проникає в яйце лише після дозрівання, яке настає після виходу яйцеклітини із яєчника. Дозрівання овоцита — це складні перетворення у ядрі. Як і при сперматогенезі, воно складається із двох послідовних поділів, які надають яйцеклітині гаплоїдного стану. Однак, в дозріванні яйцеклітини, на відміну від сперматогенезу, один первинний овоцит утворює лише одну зрілу яйцеклітину, яка повністю зберігає жовток, що утворився в період росту, і три неповноцінні клітини — полярні (редукційні) тільця. Вони містять лише ядро без цитоплазми, при цьому ядро первинного овоцита ділиться порівно між двома дочірніми клітинами. Подальший поділ приводить до того, що овоцит другого порядку також ділиться нерівномірно — виникає велика зріла яйцеклітина та друге редукційне тільце. В подальшому редукційні тільця гинуть. Їх призначення полягає у тому, що дозріваюче за їх допомогою яйце звільняється від половини хромосом. Під час другого поділу дозрівання яйцеклітина втрачає свою центросому.

2.3 Запліднення

Запліднення — злиття статевих клітин самця і самки, результатом чого є відтворення диплоїдного набору хромосом, появи якісно нової клітини — зиготи — одноклітинного організму. В запліднення розрізняють три фази:

Перша фаза — дистантна взаємодія. При цьому важлива роль належить хімічним речовинами, що продукуються гаметами — гамонами. Гіногамони I — низькомолекулярні речовини небілкової природи, продукуються овоцитами, активізують рух спермій; гіногамони II (фертилізини) — видоспецифічні білки, викликають склеювання спермій при їх реакції з комплементарним андрогамоном II, що міститься в цитоплазмі спермія. Речовини, що продукують спермії називають андрогамонами (I, II). Андрогамони I є антагоністами гіногамонів I, пригнічують рух спермій.

Друга фаза — контактна взаємодія гамет і проникнення спермія в

яйцеву клітину. Відбувається вона за допомогою акросоми і її ферментів — спермолізинів. Плазматичні мембрани в місці контакту зливаються і відбувається плазмогамія — злиття цитоплазми обох гамет. У ссавців при заплідненні у яйцеву клітину проникає один спермій; таке явище називають моноспермією. Ферменти, що виділяються із акросом (гіалуронідаза, протеаза) порушують променевиї в'їчик, розчиняють глікозаміноглікани, що склеюють фолікулярні клітини, останні зразу ж за яйцеклітиною переміщуються по матковій трубї завдяки миготливим вїйкам епітелїальних клітин слизової облонки.

Третя фаза — спермїй проникає в прозору оболонку. У цей час виникає *кортикальна реакція*. Гранули глікозаміногліканів набрякають і перетворюються у вакуолї. Останні руйнуються, їх водянистий вміст під жовтковою оболонкою утворює перивїтелїновий простїр. Стїнки порушених вакуолей перетворюються в мїкроворсинки, вони проникають в перивїтелїновий простїр і охоплюють спермїй. Головка і промїжна частина втягуються в яйцеву клітину. Утворення перивїтелїнового простору і потовщення вїтелїнової мембрани, перетворюється в оболонку заплїднення, запобїгає проникненню у яйце їнших спермїїв. В полілецитальних яйцях спостерїгається поліспермїя.

Заплїднення є сигналом закінчення дозрівання яйцеклітини, вона відокремлює від себе друге редуцїйне тїльце (перше редуцїйне тїльце відокремлюється ще до проникнення спермїя в яйцеклітину).

Проникнення спермїя стимулює процеси внутрішньоклітинного обміну, що пов'язано з активізацією ферментних систем яйцеклітини. Починається їнтенсивне переміщення складових частин овоплазми з утворенням зон підвищеної концентрації жовткових гранул і органел (сегрегація).

Після заплїднення ядро спермїя набрякає, збїльшується в об'ємі, має гаплїдний набїр хромосом і називається перед'ядрїєм самця. Подїбну будову має і ядро зрілого яйця, його називають пронуклеусом самки. Пронуклеуси переміщуються у центр зиготи. Центріолї, внесенї спермїями, утворюють мїтотичне веретено. Мембрани перед'ядрїї розпадаються і хромосоми, одержанї від самиці і самця, розміщуються разом в екваторїальну платївку зиготи, яка ї починає дїлитися (дробитися).

Дроблення. В результатї заплїднення яйцевої клітини об'єднуються хромосомні набори, настає їнтенсивний метаболїзм, що характеризується посиленням дихання та синтетичних процесів, зокрема синтезу ДНК, РНК, бїлків, підвищується активність рибосом, зростає фосфорний, калїєвий та кальцїєвий обмін, змінюється активність протеолїтичних ферментів, підвищується проникність мембран, спостерїгаються їнші змїни. Всї ці метаболїчні зрушення стимулюють мїтотичне дїлення зиготи, за яким

настає поділ ядер і цитоплазми. Клітини, що поділилися, не ростуть, розмір їх зберігається. Кількість ДНК в ядрі подвоюється, після чергового поділу клітини зберігають диплоїдність. Через відсутність росту клітин після поділу, зигота роздрібнюється на все менші клітини. Останні називаються **бластомерами**, а площини, що їх розділяють — борознами дроблення. Таким чином, дроблення — це багаторазові мітотичні поділи зиготи, в результаті яких зародок стає багатоклітинним, не змінюючи суттєво при цьому свого розміру.

Типи дроблення зиготи тісно пов'язані з вмістом у яйцеклітині поживних речовин. Розрізняють дроблення повне рівномірне, повне нерівномірне та часткове — дискоїдальне.

Повне рівномірне дроблення. Класичним прикладом повного рівномірного дроблення оліголецитальних яйцеклітин є розвиток ланцетника, вперше вивчений О.О.Ковалевським. В заплідненій яйцеклітині розрізняють два полюси: верхній — анімальний і нижній — вегетативний (рис.2.4). Після запліднення жовток, незначна кількість якого була рівномірно розподілена по всій цитоплазмі, переміщується до вегетативного полюсу. Перша борозна дроблення проходить у меридіональному напрямку і ділить зиготу на два бластомери, які відповідають майбутній лівій та правій половині тіла зародка.

Друга борозна дроблення також проходить меридіонально під прямим кутом до першої. Тепер зародок складається з чотирьох бластомерів. Третя борозна дроблення має екваторіальний напрям, тому кожний бластомер ділиться на дві частини. Такий зародок побудований із восьми бластомерів, при цьому чотири із них утворилися із вегетативного полюсу зиготи, в зв'язку з цим вони містять увесь жовток зиготи і відрізняються великими розмірами. Ці бластомери відповідають задній частині тіла; анімальні (чотири) — передній частині. Потім з'являються дві меридіальні борозни, які ділять зародок на 16 бластомерів, на п'ятому діленні — дві широтні борозни — у складі зародка з'являється 32 бластомери. На шостому — чотири меридіальних (64 бластомери) і на сьомому — чотири широтні (128 бластомерів). Утворені бластомери зразу заокруглюються і стикаються з сусідніми бластомерами лише невеликою частиною своєї поверхні.

Бластомери розміщуються не кучкою, а в один шар, утворюючи стінку порожнистої кулі. Таким чином, при повному рівномірному дробленні всі бластомери діляться одночасно (синхронно); їх кількість зростає за принципом геометричної прогресії. Наступні ділення перестають бути синхронними, темпи ділення більших клітин вегетативного полюсу сповільнюються. Скоро кількість клітин досягає тисячі. Виникає одношаровий зародок — **бластула**. Стінку бластули називають бластодермою, а заповнену драглистою масою порожнину — первинною

порожниною тіла — бластоцелом. В бластодермі виділяється дно, яке виникло із більших і багатих на жовток клітин на місці колишнього вегетативного полюсу зиготи. Дно обмежене крайовою зоною; усі інші клітини бластодерми, які виникли в анімальній половині яйцеклітини, утворюють дах бластули.

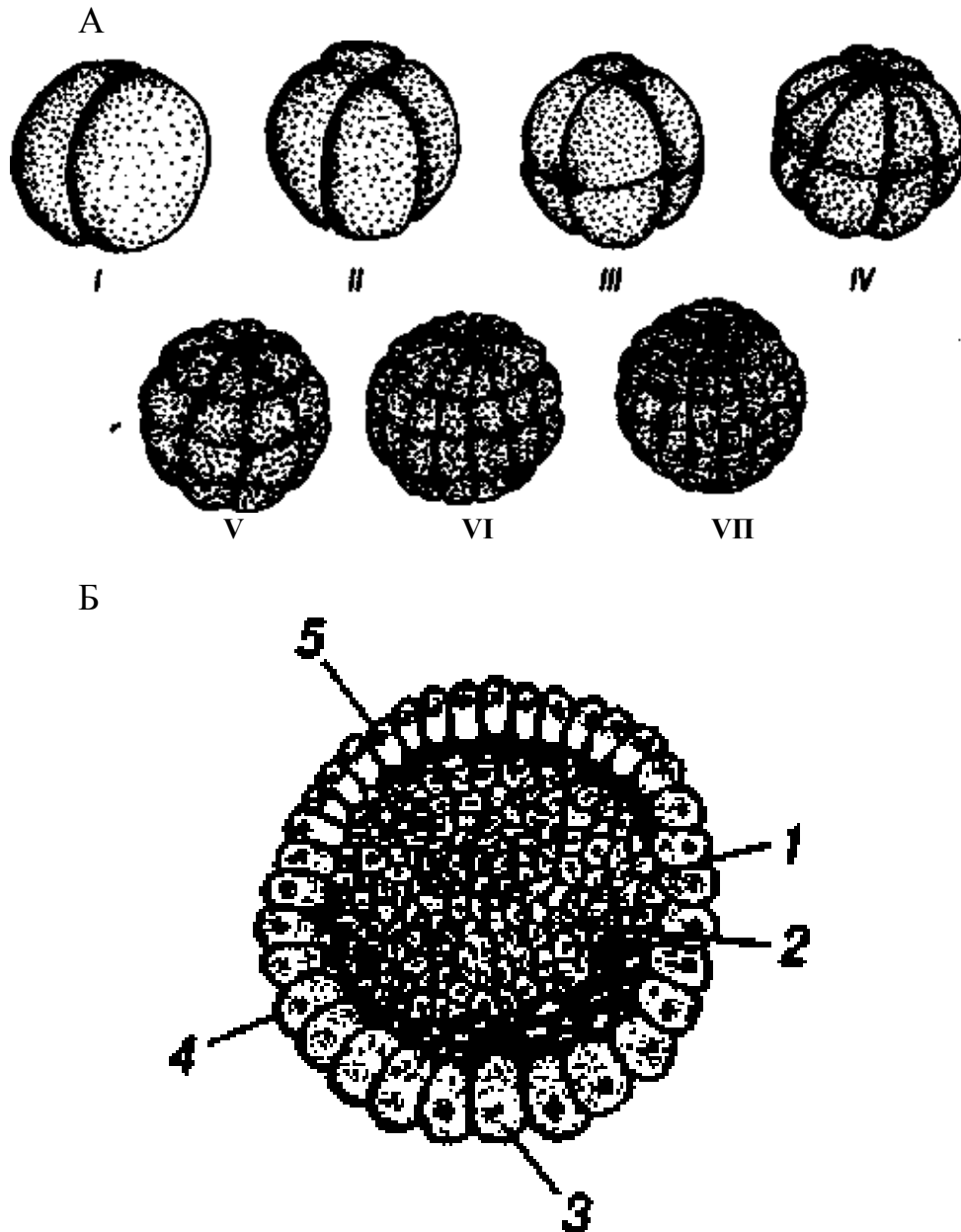


Рис. 2.4 Повне рівномірне дроблення зиготи:

А — дроблення зиготи ланцентника:

/ — стадія двох бластомерів; // — стадія чотирьох бластомерів;
 /// — стадія восьми бластомерів; *IV* — стадія 16 бластомерів; *V* — стадія 32-х
 бластомерів; *VI* — стадія 64 бластомерів; *VII* — стадія 128 бластомерів;

Б — бластула ланцентника: / — бластодерма; 2 — бластоцель; 3 — дно
 бластули; 4 — крайова зона; 5 — дах бластули

Прикладом повного нерівномірного дроблення є розвиток мезолецитальних яйцеклітин амфібії.

Часткове, або меробластичне (дископодібне), дроблення спостерігається у риб, рептилій, птахів і характерне для полілецитальних (багато жовтка) і телеле-цитальних (локалізація жовтка біля одного полюсу) яйцеклітин. В полілецитальних яйцеклітинах дроблення охоплює лише вільну від жовтка цитоплазму, де знаходиться ядро, воно не поширюється на вегетативний полюс, останній залишається нерозділеним на бластомери. Перші дві меридіональні борозни проходять через анімальний полюс під кутом один до одного. Меридіональні борозни чергуються з широтними та тангенціальними. Бластомери, що утворилися в процесі дроблення, розміщуються на жовткові в один шар. Останній називають бластодиском, тому дроблення дискоїдальне. Розвиток зародка відбувається за рахунок зародкового щитка — центральної частини зародка. Остання частина зародкового диска бере участь в утворенні тимчасових (провізорних) органів — зародкових оболонок, які створюють сприятливі умови для розвитку зародка.

В результаті дроблення утворюється бластула. Її бластоцель має вигляд вузької щілини, зрушеної до анімального полюса. Дах бластули складається з бластомерів. Крайова зона — це клітини, що інтенсивно діляться (бластомери). Дном є нерозділений на бластомери жовток вегетативного полюса зиготи. Такий тип бластули називають дискобластулою.

Гастрюляція та утворення осьових органів. Після дроблення та утворення бластули настає важлива стадія розвитку зародка — **гастрюляція**. Для гастрюляції характерний глибокий та упорядкований розподіл клітин у зародку. Вона характеризується процесами поділу і диференціюванням клітин, їх перегрупованням, взаємодією та впливом одних на інших, в результаті чого із одношарового виникає трьохшаровий зародок. Його зародкові шари — **ектодерма** (ektos) — зовнішній зародковий шар, **ентодерма** (entos) — внутрішній зародковий шар і **мезодерма** (mesos) — середній зародковий шар. Із зародкових шарів шляхом морфогенетичних переміщень утворюються осьові органи: нервова трубка, хордомезодермальний зачаток, кишкова трубка. Поява цих зачатків починається на стадії бластули і називається презумптивними (передбачуваними) зачатками. Так, дах бластули, побудований із презумптивних зачатків ектодерми та нервової трубки, дно бластули — із презумптивного зачатка — кишкової трубки, а крайова зона — із хордальної пластинки та мезодерми.

Як особливості будови овоцита визначають характер дроблення, так і гастрюляція залежить від специфічних для різних класів тварин характеристик їх бластул. Розрізняють чотири різновиди гастрюляції:

інвагінація (вп'ячування), імміграція (переміщення клітин із зануренням), епіболія (обростання) і деламінація (розщеплення шару на два). У різних хордових гастрюляція відбувається в поєднанні кількох її різновидів, однак один із них є основним.

У ланцетника (рис. 2.5 А-Г), яйцеклітина якого оліголецитальна, її дроблення повне рівномірне — гастрюляція відбувається шляхом інвагінації. В бластоцель починають проникати клітини крайової зони, які інтенсивно діляться, поряд з ними залучаються великі бластомери дна бластули, при цьому бластоцель поступово витісняється; в результаті цього із одношарової бластули утворюється двохшарова чаша, яка складається із зовнішнього листка — ектодерми і внутрішнього ентодерми. Нову порожнину в цій двошаровій чаші називають **гастроцелем**. Отвір, що веде із гастроцеля назовні, називають **бластопором**. Його краї утворюють чотири губи: дорзальну, вентральну і дві бокових. Через губи бластопора інвагінє матеріал різних ембріональних зачатків. Так, дорзальна губа відмежовує матеріал майбутньої хорди, що увійшов до складу дорзальної частини даху первинної кишки. Бокові та вентральні губи пов'язані з матеріалом майбутньої мезодерми, крім того, є складовими частинами стінки первинної кишки. В кінці гастрюляції зародок швидко росте у довжину. Дорзальна частина ектодерми перетворюється в нервову пластинку, а решта ектодерми — епідерміс шкіри. Нервова пластинка шляхом перетворень формує нервову трубку, яка стає джерелом розвитку спинного мозку. У хребетних передній кінець нервової трубки утворює головний мозок. Поряд з утворенням нервової трубки розвивається первинна ентодерма. В її спинній частині під нервовою трубкою з'являється клітинний тяж, який перетворюється у хорду. З боків від хорди завдяки активному мітозу формується два мішкоподібних вирости. Вони є зачатком третього зародкового листка — **мезодерми**. Остання сегментується і утворює соміти — спинні сегменти, сегментні ніжки та несегментовану частину, яка складається із двох листків: зовнішнього — парієтального і внутрішнього — вісцерального. Між ними виникає вторинна порожнина тіла — **целом**. Гастрюляція у амфібій закінчується формуванням багатошарової бластули (рис. 2.5 Д-Є).

У риб, в зв'язку з переважанням їх яйцеклітин жовтком, дроблення поверхневе, частково меробластичне, в результаті цього утворюється дискобластула; її дах утворений зародковим диском, а дно — поверхневим шаром — перибластом, який являє собою жовток, що не дробився. Перибласт містить незначну кількість клітин, що відокремились від бластодиска та ядер надлишку спермій. Ферменти цих клітин беруть участь у засвоєнні жовтка зародком в перші дні його розвитку.

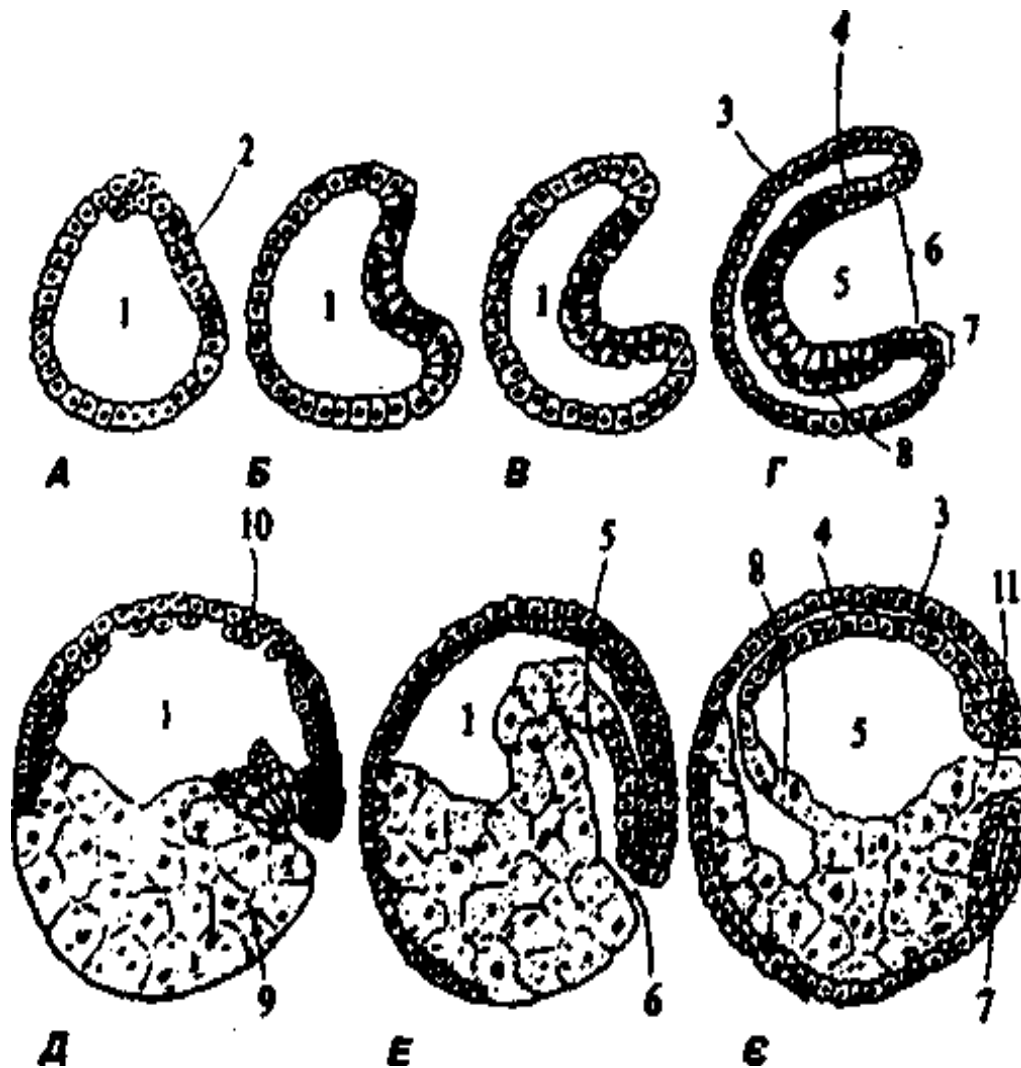


Рис. 2.5 Гастрюляція зародка (А, Б, В, Г — ланцетника; Д, Е, З — амфібії) :

1 — бластоцель; 2 — гранули жовтка; 3 — ектодерма; 4 — майбутня хорда; 5 — гастроцель; 6 — бластопор; 7 — мезодерма; 8 — ендодерма; 9 — жовток; 10 — бластодерма; 11 — пробка жовтка

Гастрюляція у одних представників хордових відбувається шляхом інвагінації, вона починається масовим переміщенням клітин в напрямку заднього краю бластодиска, внаслідок цього, останній стає товстим. Через цей потовщений край підгинається матеріал. Матеріали майбутньої прехордальної ентодерми, прехордальної пластинки і хорди обгинають задній край і рухаються під поверхневим шаром бластодиска в протилежному напрямку — вперед, утворюючи первинну кишку. Дах цієї кишки складається з хордальної пластинки, дно — із вп'яченої прехордальної ентодерми та клітин перибласта і частини внутрішніх клітин бластули. В міру того, як цей матеріал входить в середину, на його місці по задньому краю утворюється крайова зарубка. Вона відповідає

бластопору. Його середня частина — це дорзальна губа, латерально від неї лежать бокові губи, вентральна губа бластопора відсутня, її роль у риб відіграють бокові краї зародкового диска.

Із матеріалу, інвагінованого через край зародкового диска, утворюється ентодерма, вона прилягає до нерозділеного на бластомери жовтка. Ентодерма відокремлюється від зародкового диска і між останньою та жовтком утворюється порожнина первинної кишки. Хордомезодермальний зачаток спочатку входить до складу ентодерми, а потім, після міграції, розміщується між ектодермою та ентодермою. Середня частина мезодермального зачатка — це матеріал майбутньої хорди, з боків її — мезодерма.

Клітини зародкового диска не містять жовтка, в результаті цього гастрюляція та закладання осевих органів у цих представників хордових закінчується дуже швидко. Після утворення зародкових шарів обростає жовток, де знаходяться поживні речовини, формується тимчасовий орган за межами зародка — жовтковий мішок. В його утворенні беруть участь усі три зародкові шари: ектодерма, ентодерма та мезодерма.

Внутрішня поверхня жовткового мішка являє собою позазародкову ентодерму, вона всмоктує поживні речовини із жовтка, середній шар стінки жовткового мішка становить позазародкова мезодерма, вона утворює густу сітку кровоносних судин, по яких рухаються всмоктані ентодермою поживні речовини в тіло зародка. Позазародкова ектодерма являє собою зовнішню оболонку стінки жовткового мішка, яка захищає від пошкодження ніжну сітку жовткових кровоносних судин. В подальшому, головний та хвостовий кінці зародка відокремлюються від поверхні жовтка. Після використання поживних речовин жовткового мішка останній відпадає, а на місці жовткового стебельця залишається лише пупок.

2.4 Ембріональний розвиток ссавців

Найбільш примітивні з сучасних ссавців — качконіс, єхидна, характеризуються овоцитами, які містять велику кількість жовтка, належать до телолециталь-ного типу, зигота дробиться за меробластичним методом — дискоїдально. Їх ембріогенез подібний до розвитку птахів. Зигота качконоса розвивається поза материнським організмом. У єхидни зигота розвивається в складці шкіри на черевній поверхні тіла, але живлення від матері зародок не одержує.

У зиготі сумчастих жовтка мало, в процесі дроблення він навіть відторгується (сумчаста куниця, опоссум).

У деяких сумчастих розвивається примітивна плацента, яка функціонує нетривалий час. Зародок цих представників ссавців народжується недорозвиненим, занадто маленьким (1—2 см) і

доношується матір'ю в сумці, де встановлюється зв'язок стравоходу зародка з соском матері, її молоко час від часу впорскується в стравохід скороченням м'язів молочної залози.

Ссавці різняться між собою не лише будовою яйцеклітин та умовами ембріонального розвитку, а й іншими ознаками: дроблення зиготи, початком імплантації зародка, рівнем зрілості при народженні, тривалістю внутрішньоутробного розвитку тощо.

Вторинна поява в процесі еволюції оліголецитальних яйцеклітин у вищих ссавців зумовлена переходом їх зародка на живлення за рахунок організму матері. Зародкові оболонки і маткові тканини вступають в тісну взаємодію, утворюється плацента, яка безпосередньо постачає все необхідне для розвитку і виводить продукти обміну. З розвитком плаценти зникає необхідність у жовтку, однак у вищих ссавців жовтковий мішок утворюється, хоча і не виконує функції, пов'язаної з живленням.

Запліднення яйцеклітини відбувається у верхній частині маткових труб; спермії заносяться сюди завдяки рухливості, хемотаксису та реотаксису. Під впливом дії трипсиноподібних ферментів і гіалуронідази яйцеклітина звільнюється від фолікулярних клітин променевого вінця. Порушується також цілісність прозорої зони, у ділянці дефекту через плазмолему яйцеклітини в її цитоплазму проникає лише один спермій, тобто моноспермне запліднення.

Дроблення. В результаті запліднення яйцеклітина переходить із інгібірувального стану в стан надзвичайно інтенсивного метаболізму, що характеризується різким підвищенням дихальної і синтетичної активності. Дроблення оліголецитальних зигот ссавців повне, асинхронне, нерівномірне, відбувається відносно повільно. В той час, коли зигота рухається у матковій трубі, утворюється зародок, який складається із непарної кількості бластомерів, що мають вигляд купки клітин. Цю стадію називають **морулою**. В кінці дроблення зародок складається із купки темних великих клітин — **зародкового вузлика (ембріобласта)** і поверхневого шару світлих дрібних клітин — **трофобласта**. За рахунок ембріобласта розвивається тіло зародка; трофобласт виконує трофічну функцію, за його участю забезпечується зв'язок із стінкою матки. У трофобласті розвиваються численні вирости — первинні ворсинки, в які потім вростає позазародкова мезодерма (мезенхіма) і утворює там кровоносні судини. Ворсинки трофобласта з кровоносними судинами є вторинними, а трофобласт з вторинними ворсинками називають **хоріоном**. Якщо тварина багатоплідна (свині, собаки, кролі), то у маткові труби надходять одночасно кілька яйцеклітин. Під час дроблення зародок переміщується у матковій трубі у напрямку матки. У різних ссавців дроблення зиготи різнотривале (1-6 діб). Спочатку трофобласт всмоктує секрет залоз матки («маточне молоко»), збільшується в об'ємі і перетворюється у бластодермічний міхурець, який називається **бластоцистою**. В

подальшому за допомогою ворсинок, що утворилися на поверхні трофобласта, бластоциста **імплантується**, тобто прикріплюється до слизової оболонки матки. Встановлення тісного взаємозв'язку із слизовою оболонкою матки — *перший критичний період* розвитку зародка. У ссавців різних видів стінка трофобласта неодноразово вступає в тісний контакт з слизовою оболонкою матки. Так, у великої рогатої худоби імплантація настає на 17 добу, у кобили — на 63—70 добу, у мааки — на 9 день після запліднення, у людини — на 7 добу. В цей час під впливом ферментних систем трофобласта руйнується оболонка запліднення, яка до цього часу оточувала зародок і бластоциста вступає в контакт із слизовою оболонкою матки.

Клітини зародкового вузлика формують **зародковий диск**, аналогічний такому у птахів. У центрі зародкового диска утворюється **зародковий щиток**, із його матеріалу розвивається тіло зародка, а із останньої частини — провізорні органи. Процес гастрюляції у сумчастих і плацентарних ссавців принципово такий, як у плазунів і птахів.

Шляхом делямінації зародкового диска утворюється ектодерма і ентодерма. Зародкові листки, що утворилися з матеріалу зародкового щитка, називаються зародковими, а ті, що виникли із позазародкової зони бластодиска — позазародковими.

Розвиток зародка ссавців пов'язаний з утворенням первинної смужки, яка подібна до первинної смужки птахів. Від переднього кінця первинної смужки, клітини переміщуються і утворюють головний відросток. Останній разом із первинною смужкою дають початок мезодермі, головний відросток і його мезодерма відповідають хордомезодермі нижчих тварин. Диференціювання зародкових листків відбувається так, як у інших тварин. Ці ознаки відображають еволюцію, якій піддавалися у своєму розвитку ссавці.

Необхідно зазначити, що однією з особливостей розвитку ссавців при ізолецитальному типі овоцитів і голобластичному дробленні зиготи вважають утворення тимчасових органів. Друга особливість розвитку ссавців — це раннє відокремлення зародкової частини від позазародкової. На початку дроблення формуються бластомери, що формують трофобласт. За його допомогою зародок одержує поживні речовини за рахунок материнського організму.

Після утворення зародкових листків трофобласт, що знаходиться під зародком, тимчасово розвивається і до утворення амніона знаходиться на поверхні. Внаслідок розростання ектодерми зародкового листка останній починає вигинатися, утворює амніотичні складки, які потім зростаються в загальний амніон. Зовнішні листки складок, які прямо переходять у трофобласт, також з'єднуються над зародком в одну оболонку, яка нагадує серозу птахів. До цієї оболонки зсередини підростає мезодерма, в якій розвиваються кровоносні судини. Так виникає **хоріон**. Слід зазначити, що

у ссавців (як і у птахів) розвитку зародкових оболонок передує утворення тулубової та амніотичної складок. Тулубова складка піднімає зародок над жовтковим мішком і відокремлює його зародкову частину від незародкової, а зародкова ентодерма замикається в первинну кишку, проте остання залишається з'єднаною з жовтковим мішком вузьким жовтковим протоком.

Жовтковий мішок, як і у птахів, утворюється із позазародкової ентодерми та вісцерального листка мезодерми. На відміну від птахів, він містить не жовток, а білкову рідину. В стінці жовткового мішка утворюються кровоносні судини, він виконує кровотворну та трофічну функції.

Амніон розвивається з внутрішньої частини амніотичної складки, а хоріон — із зовнішньої. Амніон у ссавців виконує функцію, подібну до такої у птахів. На поверхні його утворюються ворсинки, які врастають в стінку матки. Ця зона дуже потовщена, у ній багато кровоносних судин і її називають дитячим місцем, або **плацентою**. Надходження поживних речовин у кров зародка та вихід із неї відбувається дифузним шляхом або за допомогою активного перенесення, тобто з витратами на цей процес енергії. Кров матері не змішується з кров'ю зародка.

Ентодерма задньої частини кишечника утворює вип'ячування — **алантоїс**. Так, як у ссавців, сечовина із тіла зародка виділяється через плаценту в кров матері, але на відміну від птахів алантоїс у них не є сечовим мішком, однак його проксимальна частина пізніше бере участь в утворенні сечового міхура. Його мезодерма дає початок кровоносним судинам, які підростають до хоріона.

Плацента являє собою з'єднання між собою частин хоріона, алантоїса та слизової оболонки матки. Це орган живлення, дихання, виділення та ендокринної системи. У ній синтезуються гормони та інші біологічно активні речовини, необхідні для нормального перебігу вагітності. Ворсинки хоріона — деревоподібні розгалуження виростів трофобласта у ділянці його контакту із слизовою оболонкою матки.

За формою розрізняють кілька типів плацент. **Дифузна плацента** — ворсинки розвиваються на всій поверхні хоріона. Вона характерна для свині, кобили, верблюдиці та інш. Під час родів ворсинки легко роз'єднуються із слизовою оболонкою матки без порушення тканин, тому кровотечі при цьому не буває. **Котиледонна плацента** — ворсинки хоріона розміщені кущиками — котиледонами, вони з'єднуються з потовщеннями стінки матки карункулами (велика і мала рогата худоба).

Поясна плацента характерна для хижаків. Ворсинки хоріона знаходяться в середній частині плодового міхура і утворюють на його поверхні ніби пояс.

У вищих ссавців за глибиною занурення ворсинок хоріона зародка та ступені їх проникнення у слизову оболонку матки розрізняють типи пла-

цент.

Півплацента епітеліохоріальна — у свині, кобили, верблюда, бегемота, лемури, кита — характеризується тим, що ворсинки хоріона не проникають в епітеліальний шар матки, а лише занурюються в складки її слизової оболонки, ніби пальці в шкарпетку.

Десмохоріальна плацента (у жуйних) характеризується тим, що ворсинки хоріона на місці з'єднання порушують слизову оболонку матки і впроваджуються в її сполучнотканинний шар, але не досягають кровоносних судин матки.

Ендотеліохоріальна плацента (у хижаків) характеризується з'єднанням судин зародка та матері, ворсинки хоріона проникають до ендотелію кровоносних судин матки. Найтісніше зв'язані судини зародка та матері в **гемохоральній плаценті** приматів. У ній ворсинки хоріона проникають через ендотелій кровоносних судин слизової оболонки матки в кров'яні лакуни, заповнені кров'ю матері.

Таким чином, у ссавців як і у птахів ектодерма та ентодерма утворюються шляхом делямінації, а мезодерма — за рахунок первинної смужки. Клітини первинної смужки та гензеновського вузлика через первинну борозенку заповнюють проміжок між зовнішнім і внутрішнім шарами та формують мезодерму. Простір між зародковими листками заповнюється мезенхімою — ембріональною спрлочною тканиною. Джерелом її утворення є мезодерма, частково і ентодерма та ектодерма. Зародкові листки є джерелом розвитку усіх видів тканин та органів тваринного організму.

Оскільки зародок починає житися за рахунок материнського організму, у багатьох ссавців жовтковий мішок не відіграє значної ролі, як у птахів, хоча жовтковий мішок утворюється, що характерно для ембріонів свиней, кролів, коней. На жовтковому мішку утворюються кровоносні судини, які забезпечують зародок поживними речовинами матки. Пізніше, коли алантоїс досягає значного розвитку і набуває функції жовткового мішка, останній поступово редукується.

Амніон виникає у вигляді шару соматоплеври, яка утворює навколо зародка складки таким чином, як це було описано для курячого зародка, проте у ссавців частина трофобласта, що знаходиться над зародковим диском, тимчасово розривається і зародок до утворення амніона залишається відкритим. Коли амніон замикається, він заповнюється рідиною, яку продукує. В амніотичній рідині зародок знаходиться у зваженому стані. При цьому зародок зазнає однакового тиску зовні і зсередини, що запобігає механічним пошкодженням. Крім того, амніотична оболонка забезпечує розвиток плода в оптимальному за складом електролітів та інших речовин водному середовищі. Амніон прикріплюється до тіла зародка у тому місці, де на черевній поверхні в ділянці жовткового стебельця стінка тіла відкрита, в подальшому тут

утворюється *пуповина*.

Хоріон являє собою зовнішній шар бластоцисти ссавців. На різних стадіях розвитку його називають порізно: на стадії внутрішньої клітинної маси — трофобластом, а після утворення ентодерми та мезодерми зовнішній шар бластоцисти продовжується в ектодерму зародка, й тому має трофоектодерму, оскільки частина цього шару нагромаджує поживні речовини матки. Після того, як мезодерма розшарується і її парієтальний шар з'єднується з ектодермою, цей шар, який став тепер позазародковою соматоплеврою, називають хоріоном. Про утворення алантоїса та його значення було описано вище.

Теорія етапного розвитку риб. Як і теорія екологічних груп риб, ця теорія складає основу сучасної екологічної ембріології риб. Її створив В.В. Васнецов, а вдосконалили цього учні.

Розвиток організму являє собою не постійний, а стрибкоподібний процес, який складається із якісно різних етапів, кожен з яких відрізняється особливостями будови, фізіології і екології. Для встановлення етапності вивчався розвиток форми тіла, плавців, ротового апарату, глоткових зубів, кишечника та інших органів. Дослідження показали, що зміни в піддослідному організмі відбуваються за досить короткий час, при цьому усі системи органів морфологічно змінюються одночасно. Все це відбувається стрибкоподібно. Поміж стрибками відмічається зростання, тобто кількісні зміни. Подібні моменти відносної стабільності В.В. Васнецов і назвав етапами.

Тривалість етапів різна: більш ранні етапи – коротші, а більш пізніші – довші. Зростання риби пов'язане із зміною етапів. У деяких видів перехід від одного етапу до іншого в певному ступені обумовлений досягненнями організмом деяких розмірів. Ці розміри мають видові відмінності. Кожен етап переходить у слідуючий при наявності певних, дорівнюючих йому, умов середовища. Відсутність цих умов гальмує або зупиняє розвиток. Кількість етапів неоднакова у представників різних екологічних груп. Так, у щуки 3 личинкових етапи, у літофілів – 4, у фітофілів – 6. Тривалість етапів залежить від особливостей середовища: наявності необхідної їжі, температури та інших умов. Тому у різних районах однієї водойми одновікові особини одного виду можуть опинитися на різних етапах розвитку. Як вказував В.В. Васнецов, за своїми особливостями кожен етап може бути в більшому або меншому ступені схожим на сусідні етапи, і тому деякі сусідні етапи можуть бути об'єднані в періоди, які охоплюють декілька етапів. Ці періоди в якомусь ступені близькі до періодизації онтогенезу риб, який представив Т.С. Росс. Він, намагаючись уніфіциувати стадії розвитку риб, запропонував дві категорії ступенів розвитку: фази і стадії. Перші охоплюють суттєво різні періоди онтогенезу, другі – більше розподілені. Критерієм різниці слугують морфологічні ознаки.

Існують 4 різновиди основних фаз розвитку: ікринка, передличинка (личинка з жовтковим міхуром), личинка і малеча (цьоголіток). Перші три фази пояснювати немає потреби. Кінець фази личинки співпадає з появою луски по бокам тіла. Фаза малечі продовжується до статевої зрілості.

Фази розвитку розподіляються на стадії. Так, у **фазі ікринки** виділяють 5 стадій: нольова – незапліднена ікринка; перша – дроблення; друга – стадія зародкової смужки (до моменту появи хвостової бруньки); третя – стадія несформованого ембріону (від моменту обособлення хвоста до моменту, коли ембріон охоплює собою увесь жовток); четверта стадія – стадія сформованого ембріону (закінчується вилупленням з яйцевих оболонок).

Постембріональний період розвитку ділиться на наступні фази і стадії:

Фаза передличинки. Для неї характерна наявність жовткового міхура і відсутність активного живлення. На стадії не розподіляється.

Фаза личинки. Розподіляється на стадії: 1) несформованої личинки, яка характеризується наявністю протоптеригія – ембріональної плавцевої складки, з відсутніми променями; 2) сформованої личинки, яка характеризується наявністю променів в непарних плавцях (спинному, анальному).

Фаза малечі. Розподіляється на категорії за віком. Молодь за віком не більше року має назву малеча – цьогорічок і представляє собою нольову вікову категорію. Молодь старше одного року розподіляється за віком на категорії річняків, дворічок, трирічок (трилітки) ...Інколи поміж стадіями вклинюються перехідні стадії.

Вчення про етапність розвитку риб відіграє важливу роль в розумінні деяких питань екологічної ембріології риб. Воно робить можливим пояснення причини різноманітності популяцій, тобто існування у одновіковій популяції груп, які знаходяться на різних етапах розвитку, з різною вгодованістю і з різночасністю статевого дозрівання.

Питання для самоперевірки

1. З чого складається спермій?
2. Охарактеризуйте основні періоди сперматогенезу.
3. Охарактеризуйте основні періоди овогенезу.
4. Яка гістоструктура яйцеклітини?
5. Охарактеризуйте процес запліднення.
6. Як відбувається дроблення зиготи у риб та ссавців?
7. Дати характеристику процесу гастрюляції.
8. Основні положення теорії етапного розвитку риб.

3. ЗАГАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ – вчення про походження, будову та функціональне значення тканин

З курсу загальної ембріології відомо, що в зиготі запрограмована можливість формування цілого організму. Гени, що входять до складу хромосом зиготи — носіїв спадковості — являють собою неактивний або заблокований генетичний матеріал, який тісно поєднаний з основними білками — гістонами. Першими розблоковуються гени, що зумовлюють здатність клітини до проліферації і регулюють загальний метаболізм клітин. В міру того, як продовжується дроблення і зародок вступає в стадію гастрюляції, починають активізуватися перші тканиноспецифічні гени. В різних клітинах і в різні фази розвитку одні гени можуть функціонувати, а інші бути заблокованими. Тому виникають різні ферментативні системи і різні типи обміну речовин. Відбувається диференціювання клітин, утворюються різні тканинні структури.

Диференціюванням називається процес, в результаті якого клітина стає спеціалізованою. В основі диференціації знаходиться процес детермінації — визначення подальшого напрямку в розвитку клітин на генетичній основі — дії окремих компонентів генома. На тканинному рівні диференціація проявляється у вигляді характерних морфологічних і функціональних змін, що відбуваються в певних групах клітин, частинах організму і в певний час. Процес, у результаті якого окремі тканини в ході диференціації набувають характерного для них вигляду, називають **гістогенезом**. Він відбувається в ембріональному періоді онтогенезу після утворення зародкових листків, з їх клітинного матеріалу шляхом диференціації виникають тканини.

Тканина — це система споріднених у філогенезі диференційованих клітин та їх похідних, які подібні за своїм походженням та морфофункціональними ознаками. Тканини є основою для побудови органів. Назву науки гістологія — введено в наукову термінологію німецьким анатомом К.Майером в 1819р.

Вже в 1857 р. німецький гістолог Ф.Лейдиг запропонував класифікацію тканин, відповідно до якої усі тканини тварин і людини поділяють на чотири типи: епітеліальні, сполучні, м'язові, нервові. Теоретичне обґрунтування еволюційного напрямку в розвитку тканин належить російським вченим О.О.Заварзіну та М.Г.Хлопіну.

3.1 Епітеліальні тканини

Загальна характеристика та класифікація. Об'єднання клітин, що покривають поверхню тіла і вистеляють його порожнини, називають

епітеліями. Епітеліальні тканини першими виникають у філогенезі і в процесі індивідуального розвитку організму. Вони являють собою пласти клітин — епітеліоцитів, які мають різну форму й будову в різних епітеліях. Між клітинами епітелію немає міжклітинної речовини і вони тісно пов'язані між собою за допомогою щільних з'єднань—десмосом. Епітелій завжди межує з підлеглою сполучною тканиною, з якою він тісно пов'язаний через базальну мембрану. Базальна мембрана побудована із аморфної речовини та фібрилярних структур. У базальній мембрані містяться вуглеводно-білково-ліпідні компоненти, від яких залежить вибіркова проникність для речовин. Товщина базальної мембрани досягає 1 мкм, за допомогою напівдесмосом епітелій з'єднується з базальною мембраною, остання забезпечує трофіку епітелію за рахунок поживних речовин, що дифузно проникають із підлеглої рихлої сполучної тканини. Кровоносні судини в епітелії відсутні. Із-за пограничного положення епітеліального пласта обидві його поверхні знаходяться у різних умовах і тому мають різну будову. Якщо пласт складається із одного шару клітин, то кінець клітини апікальний з боку зовнішнього середовища буде більш-менш помітно відрізнятися від протилежного (базального) кінця наявністю таких утворень, як мікроборсинки, щіточкова облямівка, війки тощо. Якщо епітеліальний пласт складається із багатьох шарів клітин, то шари, що лежать ближче до зовнішнього середовища, будуть мати іншу будову, порівняно з базальними. Це явище називають *полярною диференціацією*. З нею пов'язане і розміщення органел. Так, мітохондрії часто розміщуються ближче до базального полюса, а пластинчастий комплекс — між ядром і апікальним полюсом клітин. У багатошаровому епітелії полярна диференціація спостерігається між будовою клітин базального та поверхневих шарів.

Епітеліальні тканини характеризуються великою здатністю до регенерації, тобто відновлення; вона здійснюється постійно і називається фізіологічною регенерацією, репаративна регенерація виникає після пошкодження.

Епітелій є у різних місцях тіла тварин, у зв'язку з цим проявляє різноманітність як у будові, так і в функціональних властивостях. Епітелій, що покриває шкіру, відмежовує внутрішнє середовище тіла від зовнішнього, є пограничною тканиною, виконує захисну функцію проти дії мікробів, хімічних та фізичних чинників.

Епітелій, що покриває внутрішні органи, які знаходяться у порожнинах тіла, створює умови для їх рухливості — при скороченні серця, екскурсіях легень, перистальтиці кишечника. Значне місце належить епітелію у забезпеченні обміну речовин, виділенні речовин обміну, секреції.

Класифікація епітелію. В основі її відіграють роль різні ознаки:

походження, будова, функціональне значення. У морфологічній класифікації відображена будова епітелію, яка тісно пов'язана з функцією. Відповідно до цієї класифікації епітелії поділяють на одно- та багатошарові. В одношарових епітеліях всі клітини досягають базальної мембрани, в багатошарових — лише базальний шар клітин. За формою клітин, що утворюють пласт, їх поділяють на плоскі, кубічні, призматичні (циліндричні). В багатошаровому епітелії до уваги береться лише форма зовнішніх шарів. Серед одношарових епітеліїв розрізняють однорядні та багаторядні. В однорядному епітелії усі клітини однакової форми — плоскі, кубічні, призматичні, а їх ядра знаходяться на одному рівні. Такий епітелій називають ізоморфним (рівним). У багаторядному епітелії клітини різної форми і висоти, ядра їх лежать на різних рівнях. Багатошаровий епітелій буває зроговілим і незроговілим та перехідним. В зроговілому епітелії відбуваються процеси зроговіння, що пов'язані з перетворенням клітин верхніх шарів у рогові лусочки. При відсутності зроговілості епітелій являє собою багатошаровий плоский незроговілий. Для перехідного епітелію характерна зміна товщини пласта, що залежить від стану, об'єму органів (сечовий міхур), сечопроводи.

Поряд з морфологічною класифікацією епітелію існує ентофілогенетична, створена М.Г.Хлопіним. Вона ґрунтується на походженні різних видів епітелію з різних зародкових листків. Відповідно до цієї класифікації розрізняють епітелій таких типів: ектодермальний, утворений з ектодерми, має багатошарову або багаторядну будову, пристосований до виконання переважно захисної функції (рис.3.1). У різних частинах тіла цей епітелій має свої структурні та функціональні особливості, однак загальна схема його будови повсюди однакова. Ентеродермальний тип епітелію розвивається з ентодерми, за своєю будовою він одношаровий призматичний, покриває внутрішню поверхню однокамерного шлунка, тонкого та товстого відділів кишечника, бере участь у всмоктуванні поживних речовин. Целонефродермальний — походить з мезодерми, за будовою — одношаровий плоский — мезотелій, покриває серозні оболонки, інший різновид клітин мезодермального походження кубічної та призматичної форми, входить до складу ниркових каналців. Ангіодермальний епітелій вистеляє кровоносні судини, походить з мезенхіми, за будовою належить до ендотелію. Епендимогліальний тип — це спеціальний епітелій, що походить з нервової трубки, він вистеляє порожнини мозку.

Плоский багатошаровий епітелій. У тваринному організмі цей різновид епітелію покриває шкіру, переддвір'я носової порожнини, рогівку ока, ротову порожнину, стравохід, піхву та інші частини тіла, що мають зв'язок з зовнішнім середовищем і витримують механічний та інші впливи. У ньому розрізняють три основних види клітинних шарів. Найглибший —

базальний, його клітини стиснені з боків, мають видовжену призматичну форму, лежать на базальній мембрані, з якою з'єднуються за допомогою напівдесмосом. Базальна мембрана відокремлює цей шар від рихлої сполучної тканини. За рахунок останньої відбувається обмін речовин з епітелієм. У плоскому багат шаровому епітелії клітини повільно заміщаються в напрямку поверхні. Інтенсивність утворення нових клітин у базальному шарі тісно пов'язана з інтенсивністю відмирання клітин на поверхні епітеліального пласта. Середній шар складається з кількох

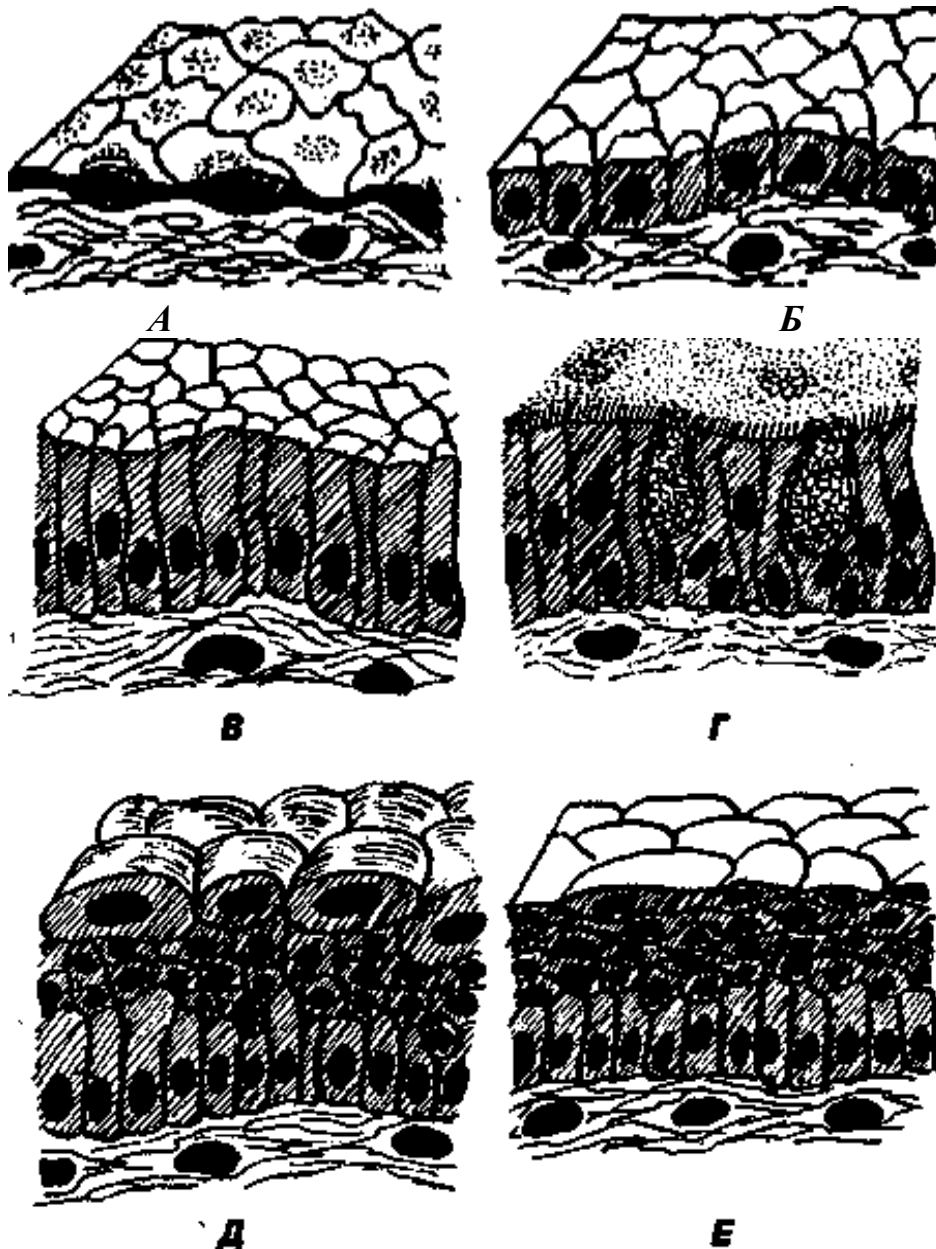


Рис. 3.1 Тримірна схема різних видів епітелію:

А — одношаровий плоский; *Б* — одношаровий кубічний;
В — одношаровий циліндричний; *Г* — багаторядний циліндричний
 війчастий; *Д* — перехідний; *Е* — багат шаровий плоский незроговіваючий

шарів клітин полігональної форми. Останні мають цитоплазматичні відростки у вигляді шипів, що з'єднуються між собою і утворюють міжклітинні місточки. Епітелій цього шару називають шипуватим. Шар плоских клітин у своєму складі має кілька рядів високодиференційованих клітин, у вигляді лусочок, що поступово злущуються.

В міру переміщення до поверхні форми клітин змінюються — з призматичних вони стають полігональними, плоскими., Потім у них спостерігаються хімічні зміни у вигляді зроговіння, клітини поступово дегенерують, перетворюються в лусочки, а їх місце займають нові (рис.3.2).

Плоский багатошаровий епітелій не лише запобігає проникненню мікроорганізмів, а й випріванню тканинної рідини.

Одношаровий багаторядний миготливий епітелій.. Миготливі війки епітелію

створюють умови для дренажу повітроносних шляхів від механічних домішок, що потрапляють у них з повітрям. Крім повітроносних шляхів, цей епітелій вистеляє деякі відділи статеві системи. Всі клітини цього епітелію досягають базальної мембрани. Серед епітеліоцитів миготливого епітелію розрізняють: миготливі (війчасті), вставні (короткі та довгі), келихоподібні, що продукують слиз та ендокринні. Війчасті клітини мають клиноподібну форму, своєю широкою апікальною частиною досягають вільної поверхні епітеліального пласта і покриті війками, вузька частина їх прикріплюється до базальної мембрани. В кожній війчастій клітині понад 270 війок,— виростів цитоплазми, покритих плазмолемою. У периферійній частині кожної війки знаходяться осьові мікротрубки. Осьові мікротрубки усіх війок лежать в одній площині, що визначає напрям руху. Рухи війок однієї і тієї ж клітини відбуваються послідовно, один за другим, що зумовлює їх хвильове коливання. Келихоподібні клітини є одноклітинними залозами, які беруть участь у виділенні слизу, що покриває поверхню епітелію. Рухи війок та слиз сприяють видаленню мікроорганізмів і частинок пилу з повітроносних шляхів. Вставні клітини також мають форму клина, вони, навпаки, широкою частиною лежать на базальній мембрані, а вузькою — вклинюються поміж війчастими клітинами, не досягаючи поверхні епітелію. Між вставними клітинами розміщуються стовбурові клітини, з яких завдяки диференціації утворюються війчасті та келихоподібні клітини. Ендокринні клітини продукують біологічно активні речовини, які місцево регулюють дихальну систему.

Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) являє собою епітелій, здатний до піноцитозу за допомогою мікроворсинок на його вільній поверхні. Одночасно відбувається і виділення рідини в порожнину тіла, яка транспортується через мезотелій в протилежному напрямку. Клітини

мезотелію утворюють тонке вистелення очеревини, плеври, перикарду. Мезотелій чутливий до будь-яких подразнень, відповідає на них інтенсивним розмноженням ядер і утворенням гігантських багатоядерних клітин.

Одношаровий кубічний епітелій утворює стінку каналів нирки, вивідні протоки залоз. Клітини його мають однакові розміри за висотою та шириною. В різних органах його будова різна.

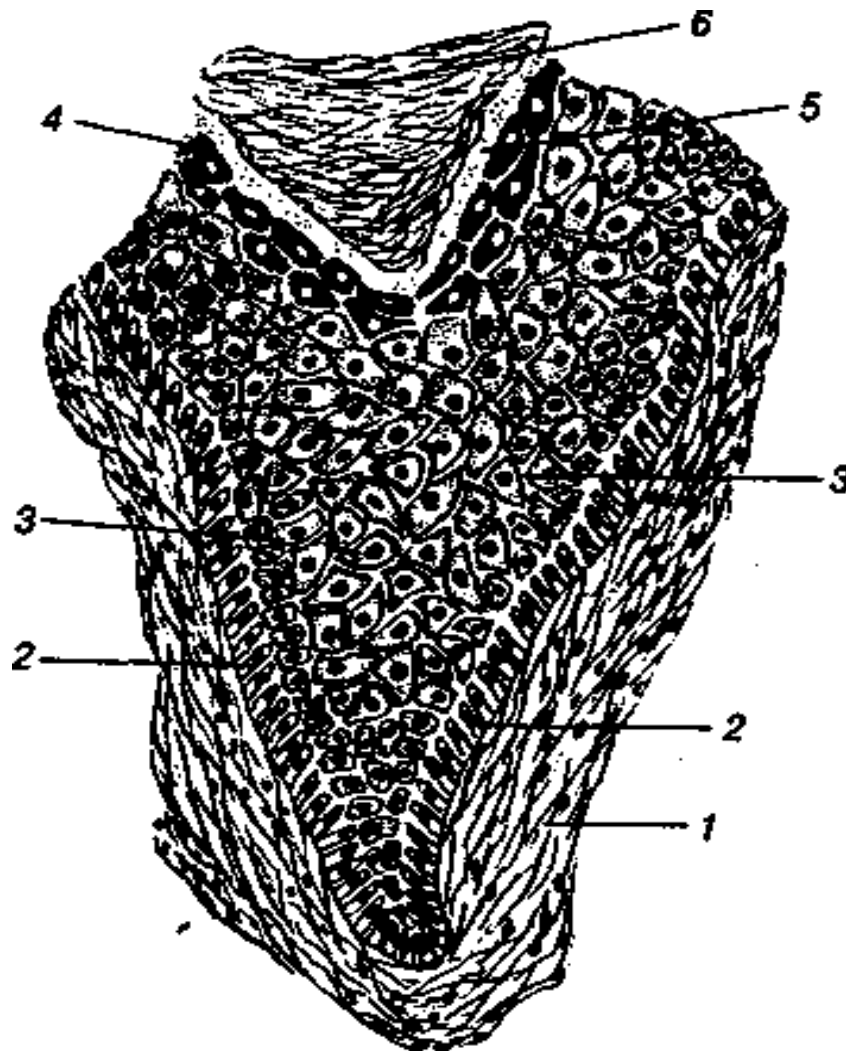


Рис. 3.2 Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри:

1 — сполучна тканина; 2 — базальний шар; 3 — шар гостистих клітин;
4 — зернистий шар; 5 — блискучий шар; 6 — шар зроговілих клітин

Одношаровий стовбчастий циліндричний (призматичний) епітелій покриває внутрішню поверхню однокамерного шлунка, тонкої та товстої кишок, порожнину матки, вивідні протоки підшлункової залози тощо. В різних органах цей епітелій має функціональні особливості. Так, у шлунку ці клітини здатні продукувати слизоподібний секрет. Плазмолема

апикальної поверхні епітеліоцитів утворює мікроборсинки. Тут нагромаджуються гранули слизового секрету, який при виділенні покриває поверхню слизової оболонки і захищає її від перетравлюючої дії шлункового соку. У кишці стовбурові клітини містять всмоктувальну облямівку, яка являє собою мікроборсинки величиною близько 1 мкм. Це утворення плазмолемми у вигляді щіткоподібної кайми на апікальній поверхні, тому їх називають каймистими. Високі циліндричні клітини — основний функціональний елемент в процесі травлення і всмоктування у тонкій кишці.

Перехідний епітелій вистеляє сечовивідні шляхи, ниркові миски, чашечки, сечопроводи, сечовий міхур тощо. В більшості випадків він багат шаровий. Безпосереднє зіткнення з сечею сприяло виникненню у цього епітелію захисних пристосувань, які запобігають дифузії із тканин у сечу і до мінімуму можливого протилежного проникнення сечі в організм. В перехідному епітелії чітко виражені три зони: базальна, проміжна і покривна. Базальна зона утворена дрібними клітинами з базофільною цитоплазмою, що діляться за допомогою мітозу — це стовбурові клітини. Форма їх наближається до кубічної. Проміжна зона у молодих тварин складається з одного ряду клітин, часто за допомогою тонкої ніжки досягають базальної мембрани. Грушоподібні клітини цього шару досягають значного розміру з слабооксифільною цитоплазмою, яка має пінистий вигляд. Сечовивідні шляхи постійно змінюють об'єм, в результаті чого змінюється форма клітин і товщина епітеліального шару.

Залозистий епітелій. Залозам притаманні значні різновиди за їх класифікацією, будовою, відношенням до епітеліального шару, типу секреції, хімічного складу секрету тощо. Секреція — це складний процес спеціалізованого типу обміну, пов'язаного з утворенням і виділенням секрету, необхідного для життєдіяльності організму. Залозисті клітини називають гранулоцитами. За розвитком більшість залоз епітеліального походження. Залози поділяють на **екзокринні** та **ендокринні**. Екзокринні залози мають кінцевий (секреторний) відділ та вивідні протоки. Вони продукують секрети, виділяються на поверхню епітеліального шару. Ендокринні залози не мають вивідних проток, їхні продукти — гормони, що виділяються безпосередньо в кров чи лімфу.

Залози бувають одноклітинні та багатоклітинні. Одноклітинні — продукують слизовий секрет, за своєю формою вони келихоподібні, оскільки нагадують келих. Їх ядро розміщується у звуженій базальній частині подібно до ніжки келиха. Секреторні продукти заповнюють розширену апікальну частину, а келихоподібні клітини знаходяться серед епітеліальних клітин слизової оболонки кишечника, повітроносних шляхів тощо.

За своєю будовою екзокринні залози поділяють на **прості** та **складні**.

У простих залозах протока не розгалужується, у складних — розгалужується. Залежно від кількості кінцевих (секреторних) відділів прості залози бувають **розгалужені** та **нерозгалужені**. Розгалужені залози мають кілька кінцевих (секреторних) відділів, нерозгалужені — лише один кінцевий відділ. Для складних залоз характерно, що вивідна протока розгалужується залежно від форми кінцевого (секреторного) відділу. Кінцеві відділи залози бувають **трубчасті** чи **альвеолярні**, або **трубчасто-альвеолярні**.

За хімічним складом секрету залози поділяють на **білкові**, **слизові**, **білково-слизові** (змішані), **сальні**. Секреторні відділи білкової залози виділяють секрет рідкої консистенції, багатий на ферменти, вони побудовані з клітин конічної форми з слабооксифільною цитоплазмою або різного рівня базофілії за рахунок нагромадження РНК, яка бере участь у синтезі білка. Ядра цих клітин круглої форми, розміщені центрально.

3.2 Тканини внутрішнього середовища (опорно-трофічні тканини)

Тканини внутрішнього середовища об'єднують значну групу тканин, які за ембріональним походженням та будовою мають спільні ознаки. До них належать різні за будовою та функціональним значенням тканини: кров і лімфа, ретикулярна, рихла сполучна (пухка), щільна волокниста сполучна, щільна еластична сполучна, хрящова та кісткова. Всі вони є похідними мезенхіми.

Мезенхіма — примітивна сполучна тканина, яка існує лише на ранніх стадіях ембріонального розвитку. В тілі зародка мезенхіма виникає із мезодерми а в ділянці голови, вона є похідним клітин, що виселяються із ектодермальної гангліозної пластинки. Мезенхіма має вигляд сітки, до її складу входять веретеноподібні та зірчасті клітини, з відростками, які контактують між собою; клітини занурені в драглисту міжклітинну речовину.

Тканини внутрішнього середовища мають спільну будову, містять клітини та міжклітинну речовину. Будова кожного різновиду тканин має свої особливості, тісно пов'язані з їх функцією.

Кров — це рідка тканина, що циркулює у системі замкнутих трубок — судинах; у житті живих організмів має надзвичайно важливе значення. Вона об'єднує роботу всіх систем організму, підтримує фізіологічний стан внутрішнього середовища, транспортує поживні речовини, забезпечує газообмін, бере участь у виведенні із організму шкідливих речовин, переносить гормони та інші біологічно активні речовини, має важливе значення у захисних реакціях організму тощо. Виходячи з цього, дослідження крові є важливим діагностичним методом.

До складу крові входять міжклітинна речовина — плазма та формені

елементи. Плазма — рідка частина крові, яка містить 90—92% води та 8—10% сухих речовин, становлять 9% органічних речовин і 1% мінеральних. Основні органічні компоненти плазми крові — білки (альбуміни, різні фракції глобулінів і фібриноген). Білки беруть участь у забезпеченні капілярного обміну між складовими частинами плазми крові та тканинною рідиною, альбуміни забезпечують транспорт вільних жирних кислот, білірубину. Гаммаглобулінова фракція білків містить антитіла. Фібриноген має важливе значення в зсіданні крові. Плазма, з якої видалений фібрин, називається сироваткою крові. Сироватка — жовтувата прозора рідина, її використовують для виготовлення лікарських препаратів.

Формені елементи крові. Еритроцити - червонокривці. Основною функцією їх є газообмін, який здійснюється завдяки наявності в них дихального пігменту гемоглобіну. У ссавців еритроцити мають форму двовігнутих дисків діаметром 5—7 мкм, значно рідше вони бувають кулясті або плоскі. Дискподібна форма збільшує загальну площу еритроцита, порівняно з кулястою. У верблюда та ламі еритроцити овальні; у птахів, рептилій, амфібій і риб — овальні, мають ядро, розмір їх значно більший. Форма еритроцита залежить від речовини, що входить до складу його мембрани і колоїдного вмісту самих клітин. Вони надають еритроцитам пластичності та еластичності, що необхідно для їх руху в капілярах. Зовні еритроцит вкритий плазмолемою, яка містить 47% білків, 44% — ліпідів, 7% вуглеводів, а також глікопротеїди, гліколіпіди, на її зовнішній поверхні є антигенні олігосахариди, які зумовлюють групову належність крові, фосfolіпіди, сіалова кислота. Плазмолема запобігає виходу колоїдного білкового вмісту із еритроцита в плазму. Вона також має високий ступінь вибіркового проникнення газів, іонів натрію, глюкози, аніонів. Хімічний склад еритроцитів такий: 66% води, 33% білка гемоглобіну і 1% — ферментів та ліпідів.

Гемоглобін — складний білок, що складається з білкової частини — глобіну та небілкової групи — гема, що містить двовалентне залізо, здатне утворювати нестійкий зв'язок з киснем. Функціонування еритроцитів відбувається безпосередньо в судинній крові. Гемоглобін є пігментом, він надає крові червоного кольору. При високій концентрації гемоглобін здатний легко приєднувати кисень, утворюючи в легенях нестійку сполуку — **оксигемоглобін**; при низькій концентрації кисню в капілярах органів зв'язок між киснем і залізом легко розривається, кисень відщеплюється, утворюється відновлений гемоглобін. Велика сумарна поверхня еритроцитів дає змогу їм не лише транспортувати гази, а й брати участь у перенесенні амінокислот, ферментів тощо.

Зрілі еритроцити не мають органел. Середня тривалість існування еритроцитів 100—120 діб, після цього вони фагоцитуються макрофагами.

У крові тварин поряд з функціонально зрілими еритроцитами

зустрічаються їх молоді форми — ретикулоцити. Підрахунок ретикулоцитів використовують як ознаку стану кровотворення. Еритроцити стійкі проти незначних коливань осмотичного тиску, вони зберігаються в ізотонічному розчині, який відповідає осмотичному тиску плазми крові. Якщо концентрація солі у розчині нижча від еритроцитів, тобто розчин середовища буде гіпотонічним, то еритроцити набрякають, набувають кулястої форми, з цитоплазми зникає гемоглобін, який виходить у зовнішнє середовище, забарвлює його в рожевий колір. Це явище відоме як гемоліз. Клітинна мембрана при цьому зберігається як одне ціле і утворює так звану тінь клітини. У гіпертонічному розчині еритроцити втрачають воду, стають зірчастими, зморщуються. Якщо свіжу кров нанести на предметне скло і накрити покривним, то еритроцити здатні склеюватися між собою своїми широкими поверхнями і утворювати монетні стовпчики. Кількість еритроцитів залежить від статі, породи, віку тварин і може змінюватися під впливом фізичного навантаження, перебування в умовах розрідженої атмосфери, дії гормонів, стану здоров'я.

Лейкоцити (білокрівці) здатні до активного пересування завдяки наявності псевдоподій і міграції через стінки найдрібніших судин у тканини, де виконують захисну функцію, головним чином фагоцитарну, беруть участь в утворенні гуморального та клітинного імунітету, у загоєнні тканини після пошкодження. Лейкоцити різноманітні за будовою, містять ядра і органели. Деякі типи їх існують нетривалий час і швидко відновлюються інші - циркулюють в крові порівняно довго.

Усі лейкоцити залежно від наявності чи відсутності специфічної зернистості поділяють, на **гранулоцити**, у яких вона виражена в цитоплазмі, та **агранулоцити** — де вона відсутня. Існує три типи зернистих лейкоцитів, які різняться за фарбуванням їх цитоплазматичних гранул. Клітини, специфічні гранули яких інтенсивно фарбуються кислими фарбниками, називають **ацидофільними** зернистими лейкоцитами, або **еозинофілами**. Лейкоцити, гранули яких інтенсивно забарвлюються лужними фарбниками, називають **базофільними** зернистими лейкоцитами, або **базофілами**. Лейкоцити, гранули яких при нормальному значенні рН не можуть бути віднесені до ацидофільних, ні до базофільних, називають **нейтрофільними** зернистими лейкоцитами, або **нейтрофілами**. За формою ядра нейтрофіли поділяють на юні, паличко- та сегментоядерні.

Серед агранулоцитів розрізняють **лімфоцити** і **моноцити**. До складу клітин крові входять **кров'яні пластинки**. Кров тварин містить у 600—800 разів менше лейкоцитів, ніж еритроцитів. Кількість лейкоцитів у 1 мкл крові тварин становить: у коней — 7—12 тис, у великої рогатої худоби — 4,5—15 тис, у овець — 6—14 тис, у свиней — 8—16 тис, у собак 8,5—10,5 тис, у курей — 20—40 тис. Збільшення кількості лейкоцитів називають лейкоцитозом, спостерігається він при різних захворюваннях тварин. У

здорових тварин лейкоцитоз спостерігається під час годівлі, травлення.

Нейтрофіли. Найбільш поширений, різновид гранулоцитів. У крові тварин їх міститься 25-70% від усіх лейкоцитів. Діаметр нейтрофілів 8—14 мкм, вони здатні мігрувати із кровоносних капілярів, рухатися у тканинах до вогнища запалення і фагоцитувати мікроорганізми та інші дрібні частки. В процесі фагоцитозу нейтрофіли гинуть і разом з бактеріями і залишками зруйнованих тканин утворюють гній. Цитоплазма насичена гранулами розміром 0,4 мкм. За допомогою ферментів, що містяться в гранулах, нейтрофіли здатні руйнувати бактерії. Розпад гранул нейтрофілів та активізація лізосомальних гідролітичних ферментів відбувається і під час руйнування клітин при запаленні. Як зазначалося вище, за формою ядра серед нейтрофілів розрізняють три види: юні, які становлять 0,1—0,2%, їх ядро бобоподібне. Це наймолодші форми, вони розвиваються у червоному кістковому мозку. Паличкоядерні нейтрофіли містять ядро, що має вигляд зігнутої палички, яка нагадує латинську літеру S. Їх кількість у тварин різних видів становить 1—6%. Сегментоядерні нейтрофіли є зрілими формами, їх найбільше міститься у крові собак (70%). Ядро сегментоядерних нейтрофілів складається із 3—5 сегментів, з'єднаних між собою тонкими перетинками хроматину.

Середня тривалість перебування гранулоцитів у кровотоці 8—12 годин, після чого вони виходять із венул і потрапляють у сполучну тканину.

Еозинофіли. У крові тварин кількість еозинофілів становить 2—12%; вона зростає при алергічних захворюваннях, гельмінтозах. Розмір їх 12—18 мкм, цитоплазма слабобазофільна, рівномірно заповнена специфічною зернистістю яскраво-рожевого кольору в результаті вмісту білка, багатого на аргінін. Вважають, що в еозинофілах гранули являють собою лізосоми. Апарат Гольджі і мітохондрії — єдині органели еозинофілів. Ядро складається із 2—3 сегментів (рис.3.3). Еозинофіли протягом 3—8 годин перебувають у крові, потім залишають кров'яне русло, мігрують у рихлу сполучну тканину кишечника, легень, шкіри.

Базофільні гранулоцити (базофіли). Базофіли — найменша кількість зернистих лейкоцитів периферійної крові тварин (0,1—0,2%). Кров птахів містить 3—4% базофілів. Діаметр цих клітин 10—12 мкм. Приблизно половину клітин займає двочасткове сегментоване, частіше неправильної форми ядро, бідне на гетерохроматин, розміщене у центрі клітини, нерідко прикрите гранулами. Гранули базофілів в значній мірі подібні до гранул тучних клітин, метакроматичні, оскільки містять гепарин. Вони беруть участь в імунологічних реакціях алергічного типу. На поверхні базофілів знаходяться спеціальні рецептори, за допомогою яких вони зв'язуються з імуноглобуліном. Приєднання антигенів і утворення комплексу антиген — антитіло викликає дегрануляцію базофілів, вихід із них фармакологічних

активних речовин — гістаміну та гепаріну, які спричиняють сироваткову хворобу.

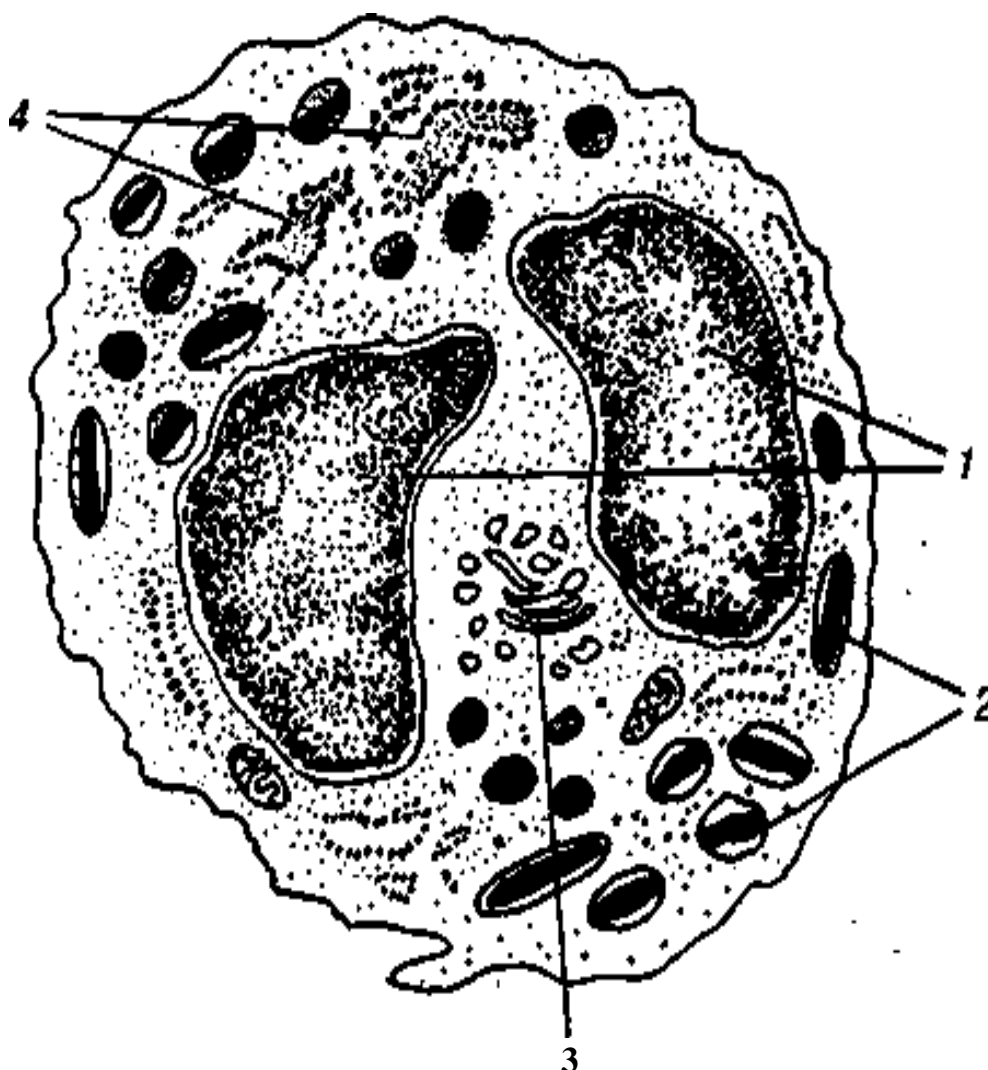


Рис. 3.3 **Схема ультрамікроскопічної будови еозинофільного гранулоцита:**

1 — сегменти ядра; 2 — зрілі специфічні гранули;
3 — комплекс Гольджі; 4 — гранулярна ендоплазматична сітка

Агранулоцити, лімфоцити. Ці клітини мають велике значення у захисних реакціях організму. Між кількістю лімфоцитів та нейтрофілів у крові різних тварин існує певний взаємозв'язок. У коней, собак, верблюдів, оленів переважають нейтрофіли; у великої рогатої худоби, овець, свиней, морщаків, кролів, пацюків спостерігається підвищений рівень лімфоцитів. Серед лімфоцитів розрізняють малі, діаметром 4,5—7 мкм, середні — 7—11 мкм і великі — понад 11 мкм. Малі лімфоцити становлять основну кількість усіх лімфоцитів крові. Їх кулясте ядро має незначне заглиблення,

яке займає більшу частину клітини, хроматин майже конденсований. Навколо ядра розміщується ніжно-блакитна смужка цитоплазми, яка має світлу перинуклеарну зону. За походженням та імунними ознаками лімфоцити поділяються на **Т-** і **Б-**лімфоцити. Т-лімфоцити розвиваються з кістково-мозкових клітин, диференціюються у тимусі, забезпечують реакції клітинного і регуляцію гуморального імунітету. Вони становлять понад 70% лімфоцитів судинної крові. Лімфоцити — це клітини пам'яті, вони існують 10 і більше років, їх плазмолема містить антигенні маркери і численні рецептори, за допомогою яких пізнаються антигени та імунні комплекси.

У системи Т-лімфоцитів є різні популяції: **Т-кілери**, або клітини-вбивці — цитотоксичні лімфоцити, забезпечують протипухлинний і трансплантаційний імунітет; **Т-хелпери** (помічники), здатні специфічно розпізнавати антиген і посилювати утворення антитіл Б-лімфоцитами; **Т-супресори** пригнічують здатність Б-лімфоцитів продукувати антитіла; **Т-клітини пам'яті** — лімфоцити, що тривалий час зберігають інформацію про антиген. Дія Т-лімфоцитів на Б-лімфоцити здійснюється за допомогою лімфокінів — спеціальних розчинних речовин, які продукуються ними при дії антигенів.

Моноцити. На частку моноцитів приходить 2—8% лейкоцитів. Це найбільші клітини, розмір яких досягає 18—20 мкм. Цитоплазма їх димчато-сіра, займає значну площу, містить усі різновиди органел, серед них багато лізосом; ядро овальне, лопатеве, бобоподібне, містить одно-два ядерця; серед хроматину значна кількість еухроматину, розсіяного рівномірно. Моноцити здатні витягувати та втягувати псевдоподії і легко мігрують через ендотелій капілярів і дрібних венул у рихлу сполучну тканину, в якій вони рухаються, перетворюються в макрофаги. Моноцити у великій кількості мігрують із кровоносних судин у тканини при запальних процесах.

Кров'яні пластинки (тромбоцити). У ссавців — це без'ядерні незначного розміру елементи судинної крові, які являють собою фрагменти цитоплазми мегакаріоцитів — клітини червоного кісткового мозку. У крові птахів подібну функцію виконують тромбоцити, які містять ядро. У ссавців їх розмір 2—3 мкм, у птахів — 4—5 мкм. 1 мкл крові містить 300—350 тис кров'яних пластинок. Зовні пластинка обмежена плазмолемою, яка покрита глікокаліксом, має відростки різних розмірів. Основою пластинки є слабооксифільний гіаломар. Гіаломар містить пучок мікротрубочок, актинові і міозинові мікрофіламенти. Пластинки мають каналці, які з'єднані з поверхнею пластинки. Кров'яні пластинки виконують важливу функцію в утворенні кров'яного згустка — тромба. Вони містять фермент — тромбопластин, який перетворює фібриноген у фібрин. Кров'яні пластинки швидко розпадаються і

утворюють згусток, він закриває пошкоджену судину.

Лімфа — це жовтувата рідина, її руслом є лімфатичні капіляри і судини. Утворення лімфи зумовлене переходом складових частин плазми крові із кровоносних капілярів у тканинну рідину і надходження її разом з продуктами обміну речовин, які виділяються клітинами сполучної тканини у лімфатичні капіляри. До складу лімфи входить лімфоплазма та формені елементи. Лімфоплазма відрізняється від плазми крові меншим вмістом білків, зокрема альбумінів, фібриногену. Серед клітин переважають лімфоцити, кількість яких досягає 95—98%; зустрічаються й інші їх різновиди. Склад лімфи лімфатичних капілярів, що відтікає від кишок, містить більше жирів, а після проходження її через лімфатичні вузли, грудний та правий лімфатичні протоки, вона більше збагачена клітинними елементами.

Кровотворення (гемоцитопоез) — складний послідовний процес утворення клітин, у результаті якого досягається постійність кількісного та якісного складу формених елементів крові. Розрізняють кровотворення після народження протягом усього життя тварини та кровотворення у період ембріонального розвитку.

Після народження тварин кровотворення відбувається у мієлоїдній тканині червоного кісткового мозку плоских та епіфізів трубчастих кісток, де відбувається розвиток стовбурових клітин і усіх формених елементів крові — еритроцитів, лейкоцитів, кров'яних пластинок. Утворення еритроцитів, лейкоцитів і кров'яних пластинок називають терміном - **мієлопоез**.

Кровотворна тканина тимуса, селезінки, лімфатичних вузлів, слизових оболонок внутрішніх порожнинних органів називається лімфоїдною. У ній утворюються лімфоцити і плазмоцити, а також здійснюється диференціація і розмноження Т- та Б-лімфоцитів, а також плазмоцитів; цей процес називають **лімфоци-топоезом**.

Між органами мієлоїдної та лімфоїдної тканин існує тісна взаємодія, що відбувається шляхом міграції і рециркуляції клітин крові, нейрогуморальної регуляції кровотворення і розвитку крові.

Відповідно до сучасної унітарної теорії кровотворення, усі зрілі клітини крові походять з однієї загальної родоначальної клітини, яку називають **стовбуровою кровотворною клітиною (СКК)**. Її диференціювання у різні види клітин крові зумовлюється мікрооточенням ретикулярної тканини органів мієлоїдного та лімфоїдного кровотворення і дією специфічних гемопоетинів. Основи унітарної теорії кровотворення були закладені відомим російським гістологом О.О.Максимовим у 1927р.; такою клітиною є малий лімфоцит, який зберігає здатність перетворюватися у клітини крові. Ця теорія значно поглиблена подальшими різноманітними новими методами дослідження — клональними (групи

клітин, що утворюються в селезінці з однієї клітини), трансплантації, радіобіологічними, генетичними, імунологічними, електронномікроскопічними. Було встановлено, що стовбурові клітини крові виникають в ембріональному періоді у жовтковому мішку 7—8 денних ембріонів мишей і потім розселяються у всій кровотворній системі. У дорослому організмі найбільша кількість СКК міститься у червоному кістковому мозку (на 100000 клітин кісткового мозку припадає 50 СКК). За допомогою світлового та електронного мікроскопів встановлено, що за своєю будовою СКК подібні до малого лімфоцита. За даними І.Л.Черткова і А.Л.Воробйова (1981), у сучасній схемі кровотворення розрізняють шість класів клітин:

- I. Поліпотентні клітини — попередники СКК;
- II. Частково детерміновані клітини — попередники, потенції цих клітин частково обмежені, вони здатні до утворення мієлопоєзу і лімфопоєзу;
- III. Уніпотентні клітини — попередники, здатні розвиватися в одному напрямі, під впливом гемопоєтинів;
- IV. Бласти, морфологічно розпізнавані проліферуючі клітини — попередники, здатні до мітозу;
- V. Дозріваючі клітини;
- VI. Зрілі клітини, здатні до виходу в кров.

Еритроцитопоез — це розвиток еритроцитів, який відбувається у червоному кістковому мозку із стовбурової кровотворної клітини. Ця клітина ділиться, диференціюється у клітину — попередника мієлопоєзу; цю клітину ще позначають як колонієутворюючу одиницю гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів, мегакаріоцитів (КУО—ГЕММ), або напівстовбурову клітину (НСК). З цієї клітини утворюються більш детерміновані попередники двох видів: КУО—НГЕ (колонієутворююча одиниця нейтрофільних гранулоцитів та еритроцитів) і КУО—МГЦЕ (колонієутворююча одиниця мегакаріоцитів та еритроцитів).

Таким чином, наступна стадія розвитку еритроцитів — їх уніпотентний попередник КУО—Е розвиваються лише в. напрямі еритроцитів. Може утворитися двома шляхами — з КУО—ГНЕ або КУО—МГЦЕ. Уніпотентну клітину еритроцитопоезу називають ще еритроцитопоестинчутливою (ЕЧК), оскільки її подальша диференціація індукується гормоном еритропоєтином, який виробляється, у нирках і посилює проліферацію ЕЧК та їх перетворення в проеритробласти. Цей гормон також стимулює розвиток і розмноження еритроцитах клітин подальших стадій.

Лімфоцитопоез (розвиток лімфоцитів) починається із стовбурової кров'яної клітини червоного кісткового мозку, з якої утворюється клітина-попередник лімфоцитопоезу.

Важлива особливість цього процесу полягає у тому, що розвиваються морфологічно подібні, але різноманітні за функціональним значенням клітини, тобто розвиток лімфоцитів відбувається у двох напрямках — Т-Б-лімфоцитів. В обох рядах виникають уніпотентні попередники, які через лімфобласти (Т і Б) перетворюються у лімфоцити (Т, Б). Розвиток Т-лімфоцитів продовжується у тиму-сі, тут вони перетворюються в області, які діляться і диференціюються, перетворюючись у ефекторні клітини. У ссавців у червоному кістковому мозку утворюються Б-лімфоцити (у птахів в бурсі Фабриціуса). Тут вони диференціюються, у них з'являються імуноглобулінові рецептори. В подальшому диференційовані Б-лімфоцити заселяють селезінку, лімфатичні вузли, лімфатичні вузлики шлунково-кишкового тракту. У цих органах під впливом антигенів відбувається проліферація і подальша спеціалізація Б-лімфоцитів з утворенням ефекторних клітин.

3.3 Власне сполучні тканини

Ці тканини становлять велику групу сполучних тканин зі спеціальними властивостями. У тілі вищих хребетних вони значно поширені і виконують різноманітні механічні та формоутворюючі функції. Їм належить важливе місце у забезпеченні реакції імунного захисту — фагоцитозі, утворенні імуноглобулінів та біологічно активних речовин. Їх функція є трофічна і пластична.

Рихла (пухка) сполучна тканина. Серед різновидів сполучної тканини рихлій сполучній тканині належить важливе місце в життєдіяльності організму. Вона є у складі майже всіх органів — заповнює проміжки між ними, утворює їх оболонки та прошарки в органах. Крім опорно-механічної функції, рихла сполучна тканина виконує захисну і трофічну функції, а також бере участь у пластичних процесах при загоюванні ран, утворенні капсули навколо стороннього тіла.

До складу рихлої сполучної тканини входять численні клітини та складної будови міжклітинна речовина. Усі її клітини розмежовані міжклітинною речовиною ; за незначним винятком вони здатні до розмноження і міграції, знаходяться в єдиному функціональному зв'язку з клітинами судинної крові та лімфоїдної системи організму. До клітин рихлої сполучної тканини належать **адвентиційні клітини** Розміщуються вони вздовж зовнішньої стінки капілярів, і є малодиференційованими. Здатні до мітозу і перетворенню в фібробласти, ліпоцити. Форма їх видовжена або зірчаста з овальним ядром.

Фібробласти виникають з мезенхімних клітин. У рихлій сполучній тканині вони зустрічаються частіше від інших клітин, продукують різноманітні компоненти міжклітинної речовини, синтезують і виділяють

високомолекулярні речовини для утворення волокон основної речовини (рис.3.4). В постембріональному періоді і при регенерації попередниками фібробластів є адвентиціальні клітини. Залежно від їх зрілості, будови та функціонального значення фібробласти поділяють на три різновиди. Малодиференційовані фібробласти веретеноподібної форми з незначною кількістю коротких відростків. Малодиференційовані фібробласти здатні до активного мітозу; їх розмір 25 мкм. Вважається, що ці клітини продукують глікозаміноглікани. Зрілі фібробласти пластинчастої форми, з відростками досягають 50 мкм; на поперечному розрізі веретеноподібні за рахунок потовщеного ядра. Фібробласти здатні рухатися за рахунок скоротливих білків актину і міозину, які розміщені в мікрофіламентах ектоплазми. Фібробласти, крім глікозаміногліканів синтезують білки, проколаген, проеластин та інші.

Фіброцити — веретеноподібні клітини з центральнорозміщеним видовженим ядром, знаходяться між волокнами сполучної тканини. Фіброцити містять незначну кількість органел, нездатні до розмноження, характеризуються зниженими синтетичними процесами.

Міофібробласти. Функціональну дію проявляють у грануляційній тканині; містять розвинену ендоплазматичну сітку та скоротливі фібрили. Ці клітини являються похідними фібробластів.

Макрофаги. Розміщуються поодинокі або групами (рис.3.4). Розмір їх 12—18 мкм, здатні до міграції, форма круга, витягнута. Багато в них лізосом та фагосом, за їх допомогою перетравлюються фагоцитовані речовини. Під електронним мікроскопом макрофаги мають пальцеподібні вирости, мікроворсинки, що відходять від їх поверхні; за їх допомогою макрофаги захоплюють макромолекулярні частинки, мікроорганізми, віруси, продукти клітинного розпаду. На поверхні плазмолемі макрофага містяться рецептори для пухлинних клітин, еритроцитів, Т- і Б-лімфоцитів, імуноглобулінів. Наявність рецепторів на поверхні макрофагів забезпечує їх участь в імунних реакціях. Макрофаги виникають із стовбурової кровотворної клітини червоного кісткового мозку. Їх безпосереднім попередником є моноцити периферійної крові.

Макрофаги — багатофункціональні клітини, їм належить важливе місце в формуванні природного і набутого імунітету. У природному імунітеті участь макрофагів проявляється в здатності до фагоцитозу і піноцитозу. Фагоцитоз-ний матеріал всередині макрофага піддається ферментативному розщепленню за допомогою лізосом. Так ліквідуються шкідливі для організму речовини. Макрофаги синтезують активні речовини — лізоцим, інтерферон, пірогени. В набутому імунітеті їх значення проявляється в пізнанні антигена, його перетворенні з корпускулярної форми в молекулярну, передачі імунокомпетентним клітинам і виконання ефекторної функції при взаємодії з Т-і Б-лімфоци-

тами. Макрофаги мають істотне значення у багатьох імунологічних реакціях. До них належать макрофаги рихлої сполучної тканини, зірчасті клітини Купфера (печінки), вільні та фіксовані макрофаги лімфовузлів, селезінки, червоного кісткового мозку, альвеолярні макрофаги легень, плевральні та перитонеальні макрофаги, остеокласти, клітини Лангерганса (шкіра), клітини мікроглії (нервова тканина), макрофаги синовіальних оболонок суглобів та інших органів. Основоположником вчення про фагоцитоз як системи захисного механізму цілісного організму є І.І. Мечников.

Тканинні базофіли (тучні клітини) (рис.3.4). Тканинні базофіли є у дрібних кровоносних судинах сполучної тканини органів травлення, молочної залози, шкіри, тимуса, матки, яйцепроводу птахів. За формою вони округлі, овальні, веретеноподібні. Розмір тканинних базофілів 10—25 мкм і більше, у птахів вони значно менших розмірів, ніж у ссавців. Ядро цих клітин у більшості випадків прикрите гранулами, кругле, займає центральне положення, має звичайну будову. Головною складовою частиною тканинних базофілів є велика кількість базофільних гранул (0,3—1 мкм), рівномірно розміщених в цитоплазмі. Гранули тканинних базофілів містять ряд біологічно активних речовин, серед яких гепарин становить 30% вмісту гранул і зумовлює їх базофілію; іншими речовинами гранул є гістамін, хондроїтинсульфат, дофамін, серотонін. Гепарин знижує проникність міжклітинної речовини, запобігає зсіданню крові.

Гістамін викликає скорочення міоцитів, сприяє виходу плазми з венул і капілярів за рахунок розширення і підвищення проникності їх стінки. Тканинні базофіли одні із перших реагують на проникнення антигенів клітин із крові. Тканинні базофіли походять від стовбурової кровотворної клітини.

Плазматичні клітини (плазмоцити). Займають фундаментальне місце в імунних реакціях. Плазматичні клітини забезпечують утворення антитіл, що циркулюють в крові. Ці антитіла називаються гуморальними (від лат. *humor* — рідина). Плазматичні клітини високоспеціалізовані. Вони синтезують і виділяють основну масу імуноглобулінів. Імуноглобуліни проникають в кровоток через лімфу. Походять плазматичні клітини з Б-лімфоцитів під впливом антигенів. Антиген (від грецьк. *анти* — проти, *геннон* — утворювати) означає речовину, проти якої утворюється інша речовина. Значна частина плазматичних клітин знаходиться під епітелієм органів дихання, кишечника, у лімфатичних вузлах, селезінці, мигдалику, сполучній тканині слізної залози.

За формою вони більш-менш округлі, розміром до 12 мкм. Цитоплазма, порівняно з об'ємом ядра, займає значно більшу площу. Ядро округле, міститься ексцентрично. Цитоплазма плазмоцитів спеціалізована для біосинтезу білкового секрету, який знаходиться в добре розвинених

цистернах гранулярної ендоплазматичної сітки. Плазматична мембрана цих клітин часто утворює пальцеподібні відростки. Плазматичні клітини не здатні до поділу, вони старіють, гинуть і поглинаються макрофагами.

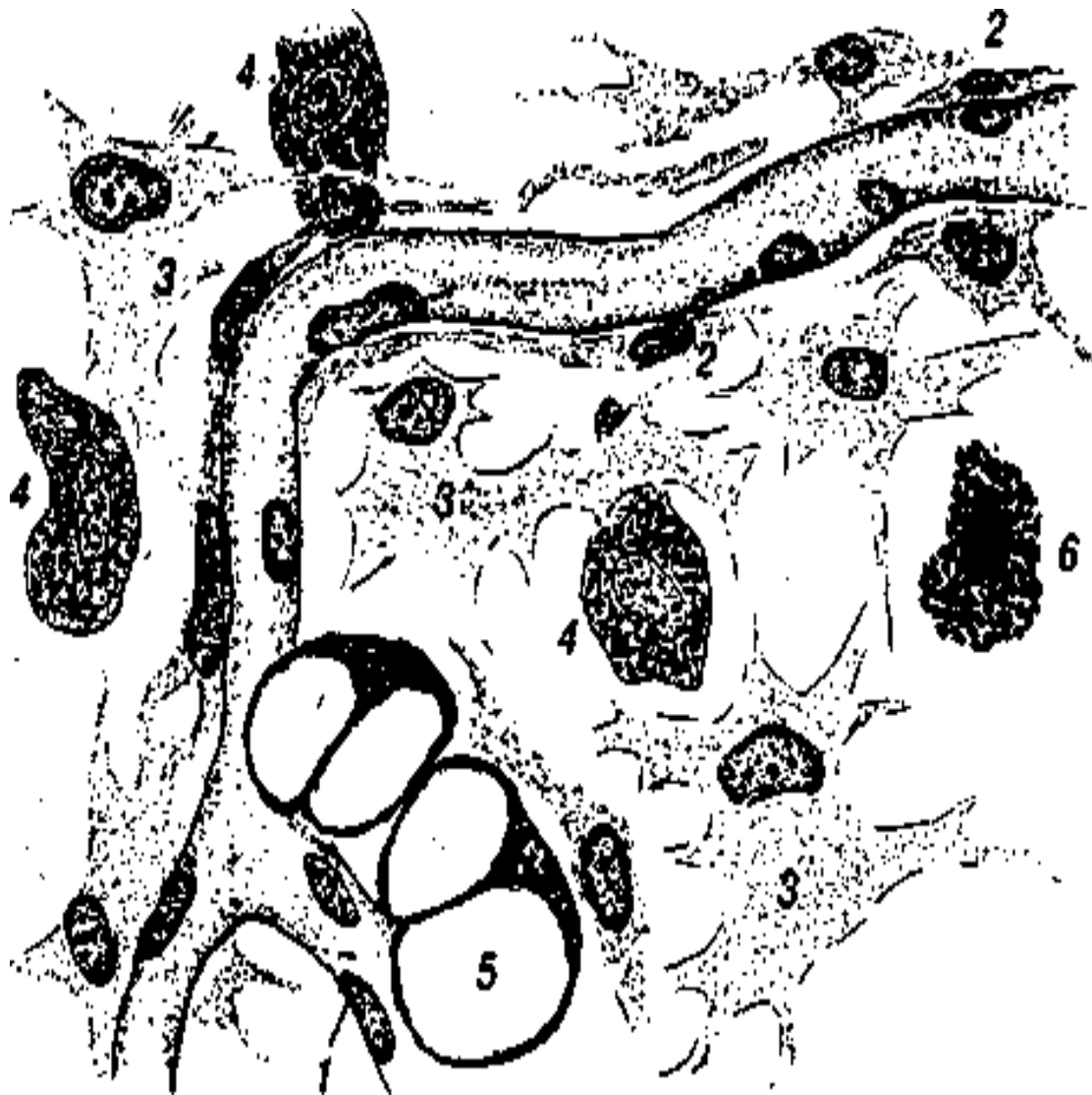


Рис. 3.4 Рихла сполучна тканина із підшкірної клітковини:
 1 — ендотелій капіляра; 2 — камбіальна клітина; 3 — фібробласт;
 4 — макрофаг; 5 — жирова клітина; 6 — тканинний базофіл

Жирові клітини адіпоцити (ліпоцити) та жирова тканина.
 Вважається, що ліпоцити виникають з мезенхіми та адвентиційних клітин, що спеціалізуються на синтезі та нагромадженні в цитоплазмі запасних ліпідів, головним чином три-гліцеридів і утилізації їх відповідно до енергетичних та інших потреб організму. Знаходять ліпоцити близько біля кровоносних судин. Групи ліпоцитів утворюють частки. Значні нагромадження часток жиру називають жировою тканиною. Між

жировими частками знаходяться прошарки рихлої сполучної тканини, у яких проходять кровоносні судини і нервові волокна. Поміж жировими клітинами в частках містяться окремі фіброцити, лімфоцити, тканинні базофіли, аргирофільні волокна, кровоносні капіляри. Жирова тканина в організмі тварини може становити до 30% від живої маси. Її кількість тісно пов'язана з годівлею, нагулом, станом ендокринної системи тощо. У ссавців існує біла та бура жирова тканина. **Біла жирова** тканина міститься у жирових депо — підшкірній жировій тканині та у брижі, що особливо характерно для свиней; у деяких порід овець — біля кореня хвоста (курдюк), під шкірою, у прошарках сполучної тканини між м'язовими пучками та нутрошах риб. Це висококалорійна речовина, при окисненні якої звільняється велика кількість енергії, а також вода. Жирова тканина виконує амортизаційну функцію, зберігає тепло. Структурною одиницею білої жирової тканини є кулясті клітини, які досягають 120 мкм.

Спочатку, коли клітина починає функціонувати як жирова, у її цитоплазмі з'являються крапельки жиру. Вони здатні зливатися і утворювати велику краплю, яка розтягує клітину. Її цитоплазма витісняється жиром на периферію і залишається у вигляді тонкого шару. Жирова крапля відтісняє і ядро, яке стає овальним, на периферію зміщуються і органели. На препаратах рихлої сполучної тканини, фарбованих гематоксиліном і еозином, жирові клітини мають вигляд пустотілих, подібних до перстня утворень, у яких помітний лише вузький обідок цитоплазми та, витіснене на периферію, сплюснене ядро. **Бура жирова тканина** побудована із дрібних клітин, щільно розміщених між собою і сплетених капілярами та нервовими волокнами. Бура жирова тканина в значній кількості міститься у тілі риб, гризунів і тварин які впадають в анабіоз. Для її клітин характерне центральне розміщення ядра та дрібних жирових крапель, їх злиття в більш велику краплю не відбувається. У проміжках між жировими краплями знаходяться численні мітохондрії, а також інші органели. Бурий колір жирових клітин утворюється за рахунок цитохромів мітохондрії. При зниженні температури зовнішнього середовища активність окислювальних процесів у бурій жировій тканині підвищується. При цьому виділяється теплова енергія, яка зігріває кров у капілярах. Бура жирова тканина є важливою для регулювання температури у новонароджених і зігріванні тварин після пробудження від зимової сплячки, а також у риб при анабіозі.

Пігментоцити (меланоцити) — являють собою похідні нервового гребеня. Меланоцити входять до складу шкіри, в якій вони знаходяться серед клітин волосної цибулини у сполучній тканині сосочкового шару, а також серед клітин базального шару епідермоцитів. Пігментоцити містяться у стінці очного яблука — склері, судинній і радужній оболонках. Ці клітини великого розміру та різноманітної форми з відростками;

шароподібні ядра прикриті зернами меланіну. Пігментоцити захищають організм від дії ультрафіолетових променів.

Міжклітинна речовина. До її складу входять колагенові, еластичні та ретикулярні волокна, а також основна речовина. Міжклітинна речовина утворюється як шляхом секреції сполучнотканинними клітинами, так і за рахунок плазми, що проникає в міжклітинний простір. Колагенові волокна дуже міцні. При варінні вони утворюють клейку речовину звідси і їх назва. У рихлій сполучній тканині колагенові волокна характеризуються різноспрямованим положенням. Це хвилеподібні, спіралеподібно скручені округлі тяжі. Складаються з фібрилярного білка колагену, який синтезується рибосомами гранулярної ендоплазматичної сітки фібробластів. За допомогою глікозаміногліканів і глікопротеїнів, які також продукуються фібробластами, утворюються пучки фібрил. Вони являють собою поперечносмугасті структури товщиною 50—100 нм. Період повторення темних і світлих ділянок 64 нм. Темні ділянки утворені густішим асиметричним розміщенням вторинних тонких ліній у періоді, зумовлених розміщенням полярних амінокислот у молекулах колагену. Волокна утворюють пучки товщиною до 150 мкм

Ретикулярні волокна належать до типу колагенових; до їх складу входить білок колаген, мають підвищений рівень вуглеводів, тонкі розгалужуються і анастомозують, утворюючи сітку. Ця тканина утворює строму кровотворних органів, входить до складу слизових оболонок та печінки. Її клітини зірчастої форми і походять з мезенхіми.

Еластичні волокна характеризуються еластичністю, мають жовтий колір, не утворюють пучків, розгалужуються, анастомозують між собою, стійкі проти дії кислот, мацерації, кип'ятіння, лугів, гниття. Товщина волокон 0,2—15 мкм.

Еластичні волокна — одинокі структури, не мають періодичності, притаманній колагеновим. Центральну частину волокна займає аморфний білок еластин, зовні якого містяться електроннощільні компоненти — мікрофібрили. Разом з міжфібрилярними полісахаридними комплексами утворюють футляр навколо гомогенної частини.

Основна (аморфна) речовина — гелеподібне середовище лабільного фізико-хімічного складу, здатне створювати передумови для переміщення клітин, транспортування поживних речовин і кисню від кровоносних капілярів до тканин і в зворотному напрямку продуктів метаболізму для подальшого виділення їх з організму. Аморфна речовина заповнює усі проміжки між клітинами, волокнами та мікроциркуляторним руслом. За хімічним складом вона містить глікозаміноглікани, протеоглікани, глікопротеїди, воду, неорганічні солі. Молекули гіалуронової кислоти, яка входить до складу несольованих глікозаміногліканів, створюють своєрідну молекулярну сітку. В її комірках і каналах знаходиться і

циркулює тканинна рідина, в якій відбуваються інтенсивні метаболічні процеси. Біогенні аміни (серотонін, норадреналін) та фермент гіалуронідаза стимулюють проникнення аморфної речовини. Функціональний стан її залежить від дії кортикостероїдів та інших гормонів.

Щільна волокниста сполучна тканина. Відмінною особливістю цієї тканини є переважний розвиток міжклітинної речовини, головним чином колагенових волокон, дуже міцних і майже нездатних до розтягування. Щільна волокниста сполучна тканина поділяється на оформлену і неоформлену. В першому випадку всі колагенові волокна розміщені в одній площині і мають один напрямок. Оформлена щільна волокниста сполучна тканина утворює сухожилля, фіброзні мембрани, зв'язки (рис.3.5).

Пучок колагенових волокон, оточений шаром фіброцитів, називають сухожильним пучком першого порядку. На поздовжньому розрізі сухожилля фіброцити розміщені у вигляді ланцюжка. Кілька сухожильних пучків першого порядку в сукупності утворюють сухожильні пучки другого порядку. Вони розмежовуються між собою прошарками рихлої сполучної тканини, що має назву **ендотенонію**. Пучки другого порядку, в свою чергу, об'єднуючись утворюють сухожильні пучки третього і, навіть, четвертого порядків, вони оточені рихлою сполучною тканиною, яку називають **перитенонієм**. Рихла сполучна тканина, що утворює ендотеноній та перитеноній, містить основну міжклітинну речовину, фібробласти, макрофаги, судиннонервові пучки.

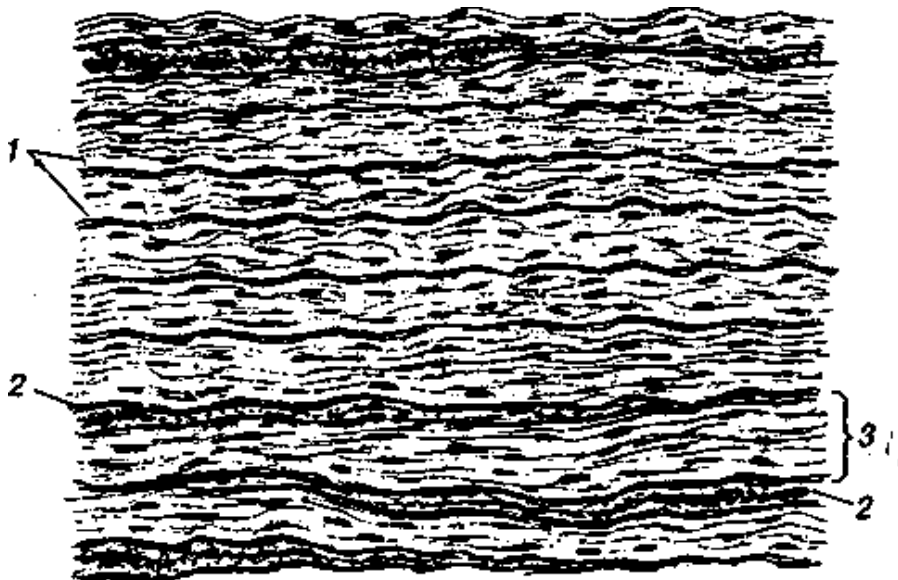


Рис. 3.5 Щільна оформлена сполучна тканина сухожилля на поздовжньому зрізі:

1 — ядра фіброцитів; 2 — ендотеноній; 3 — волокна

В неоформленій щільній сполучній тканині колагенові волокна лежать у різних напрямках. Вона входить до складу сітчастого шару шкіри, апоневрозів, капсул лімфовузлів, селезінки та інших органів, колагенові пучки ідуть в різних напрямках, що забезпечує їх міцність при різноманітних напрямках дії механічних факторів. На відміну від щільної волокнистої сполучної тканини, вона не утворює пучків різних порядків, оскільки рихла сполучна тканина не розподіляється у ній по всій еластичній сітці. Місцями у широких прошарках рихлої сполучної тканини знаходяться судини мікроциркуляторного русла.

3.4 Хрящова тканина

Являє собою спеціалізований різновид сполучної тканини, яку відносять до групи тканин з опорною та формоутворюючою функцією. Основні компоненти хрящової тканини — міжклітинний матрикс та клітини — хондроцити. До мат-риксу входять волокна та основна міжклітинна речовина. Залежно від переважання колагенових чи еластичних волокон і розвитку основної речовини розрізняють гіаліновий, еластичний і волокнистий хрящі. Матрикс і хондроцити являють собою єдине ціле в будові та функціональному відношенні — хондроцити продукують матрикс, матрикс забезпечує підтримку фенотипу хондроцита.

До складу хрящового матриксу входить до 75% тканинної рідини, яка міститься у гелеподібній структурі і є важливим компонентом в пружинно-еластичних властивостях хряща і, в цілому, його будові та функції. Склад колагену в матриксі хрящової тканини становить від 50% до 70% сухої маси і залежить від різновиду хряща. Колагенові (хондринові) волокна складаються з колагену, тонкі мають від 10 до 100 нм в діаметрі.

Серед клітин хряща розрізняють хондробласти та хондроцити. Перші малодиференційовані клітини, походять від стовбурових клітин мезенхіми, мають цитоплазматичні вирости, в їх цитоплазмі відсутні ліпіди та глікоген.

Хондроцити значно більші від хондробластів, округлої або полігональної форми, займають більш центральне положення в товщі хряща. Розміщені в порожнинах (лакунах) матриксу ізольовано або групами з двох-шести клітин (*рис.3.6*). Останні називаються ізогенними групами у результаті розмноження.

Ріст хряща відбувається двома шляхами: амітотичним поділом хрящових клітин і утворенням матриксу — інтерстиціальний ріст — зсередини; накладанням нових шарів хрящової тканини, тобто - наростання зовні — апозиції.

Гіаліновий хрящ. В організмі тварин він найбільш поширений; з нього побудований скелет зародка, в дорослих тварин він входить до

складу реберних хрящів у місцях їх з'єднання з грудиною та хребцями, частина гортані містить гіалі-нові хрящі, вони є в повітроносних шляхах, покривають поверхню епіфізів трубчастих кісток. Своєрідної будови хрящ зовнішнього слухового проходу та слухових труб, в своєму складі вони мають різні види хряща: гіалінового, еластичного та волокнистого.

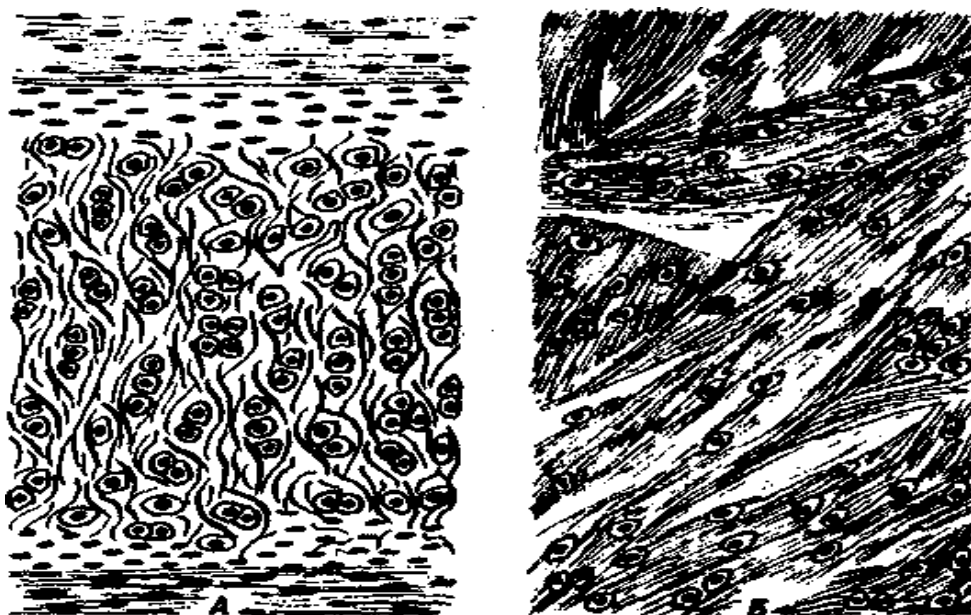


Рис. 3.6 Хрящова тканина:

А — еластичний хрящ; **Б** — волокнистий хрящ.

Зовні гіаліновий хрящ покритий охрястям; на межі з хрящовою тканиною і охрястям знаходяться перехідні форми клітин. Ядро хондроцитів шаро-подібне, бідне на хроматин. Цитоплазма містить глікоген та воду, остання визначає їх високий тургор. Міжклітинна речовина хряща немає судин, її живлення відбувається шляхом дифузії.

Еластичний хрящ входить до складу вушної мушлі, рожкоподібних та клиноподібних хрящів гортані. На відміну від гіалінового еластичний хрящ характеризується тим, що в його міжклітинній речовині, крім колагенових фібрил, міститься сітка еластичних волокон, здатних витримувати згинання (рис.3.6А).

Волокнистий хрящ зустрічається у міжхребцевих дисках, круглій зв'язці стегна, а також у місцях прикріплення сухожилків до кісток. Міжклітинна речовина його утворена пучками колагенових волокон з щільної волокнистої сполучної тканини, здатних витримувати значне механічне навантаження. Його клітини округлі з світлою цитоплазмою (рис.3.6Б).

3.5 Кісткова тканина

За будовою та функціональним значенням кісткова тканина є унікальним різновидом сполучної тканини. Вона містить велику кількість мінеральних солей, серед яких найбільше сполук кальцію у вигляді гідроксиапатитів та фосфатів, що становить 50—70% сухої маси кістки. Особливості хімічного складу, орієнтація колагенових волокон вздовж довгої осі кістки забезпечує її величезну механічну міцність та фізіологічну активність. Кісткова тканина постійно знаходиться у стані оновлення і ремоделювання. Кістки скелета, черепа, грудної клітки забезпечують механічний захист органів центральної нервової системи, грудної та тазової порожнин. У губчастій речовині кісток скелету знаходиться червоний кістковий мозок, у якому відбуваються процеси кровотворення та диференціювання клітин імунного захисту організму. Частина мінеральних солей, що звільняються при перебудові скелету, надходить в кров, їх мобілізація інтенсивна в період вагітності та лактації, коли кальцій необхідний для розвитку зародка або новонародженого.

До складу кісткової тканини входять клітини та матрикс (міжклітинна речовина). Серед клітин превалюють остеобласти, їх основною функцією є синтез та секреція органічної частини матриксу кістки навколо своїх відростків, що сприяє утворенню каналців. Відростки остеобластів анастомозують між собою. Розмір остеобластів 12—20 мкм, за формою вони кубічні, призматичні, полігональні. Розміщуються рядами на поверхні новоутворюваної тканини.

Остеоцити знаходяться у своєрідних порожнинах міжклітинної речовини — лакунах, з'єднаних між собою численними кістковими каналцями. Остеоцит являє собою більш диференційовану стадію розвитку остеобласта. За формою це переважно овальні клітини, розміром 18—40 мкм, містять добре помітне ядро та слабо базофільну цитоплазму, бідну на органели. Велика кількість відростків остеоцитів знаходиться у кісткових каналцях та порожнинах, де циркулює тканинна рідина, яка бере участь у метаболізмі кісткової тканини.

Остеокласти На поверхні кісткової тканини в місцях знаходження остеобластів відбувається активна резорбція, яка є невід'ємним процесом її перебудови. Остеокласти — великі багатоядерні клітини (до 100 і більше), їх розмір 20—100 мкм, цитоплазма оксифільна або базофільна, містить багато лізосом, мітохондрії, кілька структур комплексу Гольджі. Поверхня остеокластів, що межує з поверхнею кістки в місцях її резорбції, має гофровану облямівку, що розгалужується. Тут утворюються і нагромаджуються гідролітичні ферменти, які беруть участь у процесах резорбції кістки. Матрикс кісткової тканини складається з осеїнових (колагенових) волокон та аморфної речовини — осеомукоїду. Залежно від

структурної організації міжклітинної речовини, головним чином осеїнових волокон, серед кісткової тканини розрізняють грубоволокнисту та пластинчасту.

Грубоволокниста кісткова тканина типова для кісток зародка, а у дорослих тварин вона є у ділянці швів черепа, місцях прикріплення сухожилів до кісток, зубних альвеол, кісткового лабіринту внутрішнього вуха. Вона характеризується значною товщиною пучків осеїнових волокон, різноманітністю їх орієнтації, оточена звапнованим осеомукоїдом з остеоцитами.

Пластинчаста кісткова тканина характеризується утворенням кісткових пластинок товщиною 4—16 мкм, у них осеїнові волокна паралельні.

Залежно від розміщення кісткових пластинок розрізняють губчасту та компакту речовину. Губчаста речовина інтенсивно забезпечується кров'ю. Компактна кісткова речовина складається з пластинок, що утворюють діяфізи трубчастих кісток. Зовні діяфіз оточений окістям (періостом), воно забезпечує ріст, живлення, регенерацію. Окістя складається з зовнішнього та внутрішнього шарів. Зовнішній шар утворюється щільною колагеновою сполучною тканиною, тісно пов'язаною з сухожилля м'язів та колагеновими волокнами зв'язок. Від окістя у кістку проходять проривні (шарпееві) пучки колагенових волокон, що забезпечують міцність зв'язку окістя з кісткою. Внутрішній шар окістя містить колагенові та еластичні волокна, остеоцити та остеобласти. В окісті знаходяться нерви та кровоносні судини. Останні через відповідні канали проникають у кісткову тканину та кістковий мозок. Кісткові пластинки компактної речовини діяфізів трубчастих кісток утворюють зовнішню загальну систему пластинок, остеонний шар, вставні системи і внутрішню загальну систему кісткових пластинок. Кісткові пластинки зовнішньої загальної системи розміщені паралельно до поверхні кістки і тісно зв'язані з окістям. Остеонний шар займає більшу площу кістки. **Остеон** — сукупність 4—20 трубчастих пластинок, вставлених одна в другу; за своєю формою вони мають вигляд спиляного дерева. У копитних тварин остеони побудовані з пластинок з майже горизонтальним або вертикальним спрямуванням колагенових волокон, що забезпечує міцність та пружність. Їх центральні канали містять судини, остеобласти та остеокласта. Між остеонами знаходяться вставні пластинки, що являють собою залишки остеонів у стані моделювання.

Внутрішні загальні пластинки межують з ендостом, останній відмежовує кістковомозкову порожнину і складається з тонковолокнистої сполучної тканини і містить остеобласти та остеокласта. В пластинках зовнішньої загальної системи проходять проривні пучки і канали з кровоносними судинами та нервами, розгалужуються, з'єднуються з

центральною каналами остеонів і анастомозують між собою. Остеоцити лежать між кістковими пластинками, а кісткові каналці пронизують системи пластинок.

3.6 М'язова тканина

М'язові тканини складаються з елементів, здатних до скорочення, завдяки чому вони виконують усю сукупність рухових процесів у середині організму (крово-, лімфообіг, пересування їжі в травному каналі, повітря у дихальних шляхах, робота серця і т.п.), а також переміщення організму або його частин у просторі. Елементи м'язових тканин містять спеціальні органели — міофібрили, основою яких є актинові та міозинові міофіламенти. Ці структури за рахунок своєї взаємодії забезпечують процес скорочення і, таким чином, здійснюють функцію руху. Структурами скорочуючих тканин можуть бути м'язові клітини та волокна, що зумовлено місцем їх розміщення та функцією. Існує дві класифікації м'язових тканин — морфофункціональна та генетична. Згідно з **морфофункціональною класифікацією** м'язові тканини за особливостями будови, функції та локалізації поділяють на дві групи: гладенька (непосмугована) та поперечносмугаста, яка в свою чергу поділяється на скелетну та серцеву, і спеціалізована м'язова тканина. Згідно з **генетичною класифікацією** (М.Г.Хлопін) за походженням виділяють п'ять гістогенетичних типів: соматичний (походить з міотомів мезодерми — це скелетна м'язова тканина); цело-мічний (походить з вентральної мезодерми — це серцева м'язова тканина); вісцеральний (розвивається із мезенхіми — це гладенька м'язова тканина стінок внутрішніх органів); невральний (походить з нервової трубки — це гладенькі міоцити м'язів райдужної оболонки); епідермальний — із шкірної ектодерми, містить міоепітеліальні кошикоподібні клітини потових, сальних, молочних, слинних та слізних залоз.

Гладенька (непосмугована) м'язова тканина. Ця тканина входить до складу стінок трубкоподібних органів, а також середніх і великих кровоносних судин, капсул селезінки та лімфатичних вузлів, шкіри. Походить ця тканина із мезенхіми, тобто має спільне походження із тканинами внутрішнього середовища. Функцію її контролює вегетативна нервова система, скорочення повільне, але досягає великої сили. Структурною одиницею є гладенький міоцит - веретеноподібна клітина довжиною від 10 до 500 мкм, діаметром до 15 мкм. У матці, ендокарді, аорті, сечовому міхурі трапляються міоцити з відростками, ядра міоцитів паличкоподібні, лежать у центральній широкій частині клітин, містять невелику кількість гетерохроматину, добре помітні одне або два ядра. Цитоцентр знаходиться біля однієї з поверхонь ядра. Органели загального значення, серед яких багато мітохондрій біля полюсів паличкоподібного

ядра. Комплекс Гольджі та ендоплазматична сітка розвинені слабо, є вільні рибосоми. В цитоплазмі міоцитів містяться гранули глікогену — енергетичного резерву клітини. Скорочувальним апаратом міоцита є міофіламенти, розміщені на периферії клітини і поздовжньо орієнтовані.

Плазмолема міоцита формує численні впячування у цитоплазму, які нагадують піноцитозні пухирці, що з'єднуються із саркоплазматичним ретикулумом. У базальній мембрані є отвори, в ділянці яких м'язові клітини з'єднуються одна з одною за допомогою щілинних контактів (нексусів). Навколо м'язових клітин ретикулярні, еластичні й тонкі колагенові волокна утворюють сітку — ендомізій, який поєднує сусідні міоцити. М'язові групи з 10—15 міоцитів у свою чергу об'єднуються у м'язові пласти, між якими розміщується рихла сполучна тканина з кровоносними судинами та нервами (рис.3.7).

М'язовий пласт забезпечує контакт міоцита з кількома сусідніми, що сприяє швидкому поширенню нервового імпульсу, причому одночасно скорочується ціла група м'язових клітин. Скорочується гладенька м'язова тканина ритмічно, повільно, але здатна тривалий час знаходитись у стані скорочення, не втомлюючись при цьому. Повільне скорочення її зумовлене повільним циклом взаємодії актину із міозином.

Поперечносмугаста (покреслена) м'язова тканина. Скелетна (соматична) м'язова тканина — це робоча мускулатура апарату руху, глотки, гортані, верхньої половини стравоходу, язика, жуйних м'язів. Держелом розвитку цієї тканини є матеріал міотомів сегментованої мезодерми, а поперечносмугаста тканина внутрішніх органів розвивається із спланхнотому.

На ранній стадії розвитку міотомі складаються із щільно розміщених м'язових клітин — міобластів, цю стадію гістогенезу називають міобластичною. Як видно з гістогенезу, у диференційованій скелетній м'язовій тканині відсутня клітинна будова. Основною структурною і функціональною одиницею її є м'язове волокно. Довжина його часто збігається з довжиною м'яза, до складу якого воно входить. Волокно покрите сарколемою (від грецьк. «саркос» — м'ясо), яка складається із двох мембран. Зовнішня базальна мембрана стикується із ретикулярними та тонкими колагеновими волокнами сполучної тканини, що її оточує. Внутрішня мембрана аналогічна плазмолемі усіх тканинних клітин і бере участь у проведенні імпульсів скорочення волокна. Плазмолема утворює систему вузьких каналців, які пронизують все волокно і зливаються із сарколемою протилежного боку. Таким чином, вся саркоплазма пронизана системою поперечних трубок, Т-системою. Цитоплазма має спеціальну назву — саркоплазма, структурними компонентами якої є міофібрили (скорочувальний апарат волокна), органели, включення, гіалоплазма. Численні ядра м'язового волокна розміщуються на периферії під саркоплазмою. У гіалоплазмі волокна локалізуються добре розвинені

мітохондрії (саркосоми), які скупчуються між мікрофібрилами, навколо численних ядер, безпосередньо, під сарколемою. Це ті зони волокна, які потребують значної кількості АТФ, через це стає зрозумілою висока метаболічна активність скелетних м'язів. Кількість ядер коливається від десятка до декількох сотень, вони мають овальну форму.

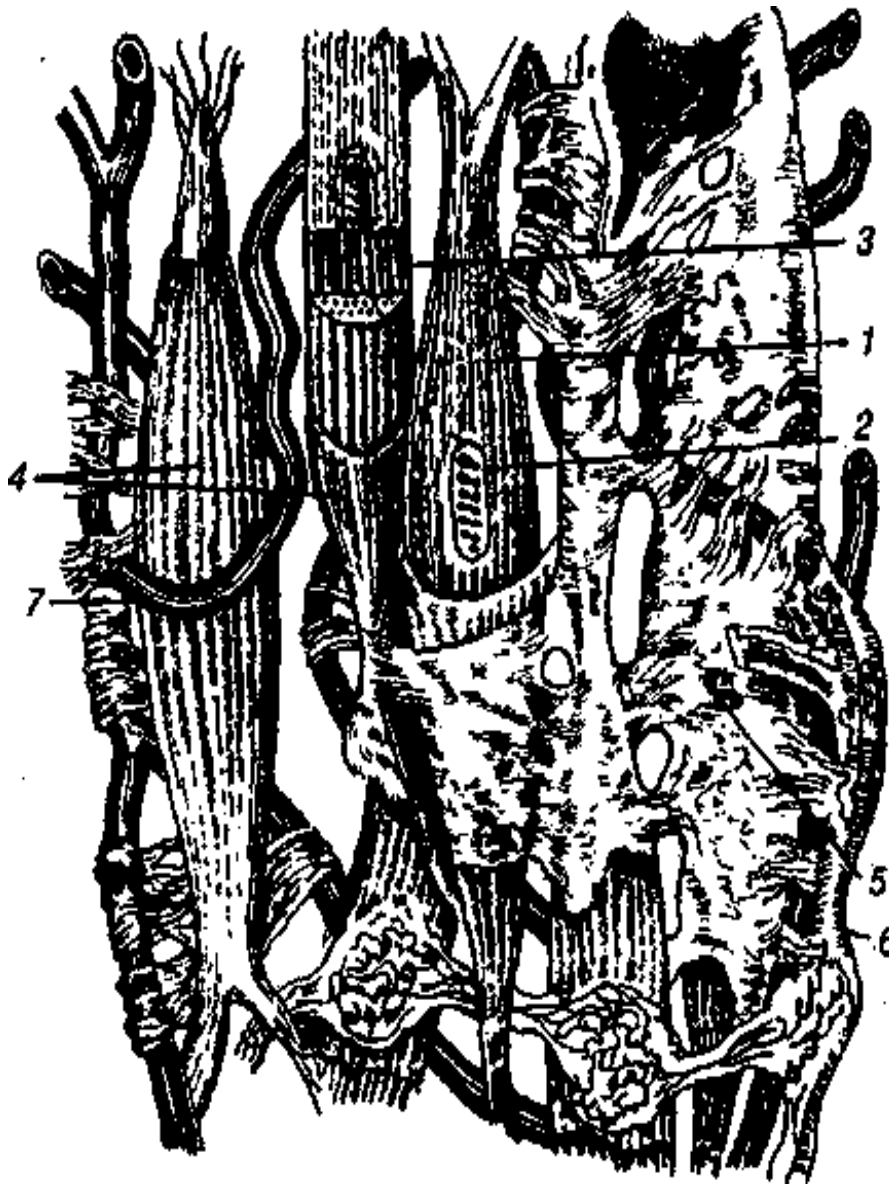


Рис. 3.7 Схема будови пласта гладенької м'язової тканини:

- 1 — веретеноподібні гладенькі міоцити; 2—ядро міоцита;
3— пучки міофіламентів; 4 — сарколема; 5—ендомізій;
6—нерв; 7 — гемокапіляр

Поміж міофібрил локалізується значна кількість гранул глікогену (трофічного) включення — матеріалу для синтезу АТФ. У цитоплазмі м'язового волокна містяться дихальні ферменти, білок, міоглобін — аналог

гемоглобіну еритроцитів, який також здатний зв'язувати та віддавати кисень. Міоглобін забарвлює м'язові волокна у червоний колір. Залежно від вмісту саркоплазми (а, отже, і міоглобіну), товщини і ферментного складу м'язові волокна поділяють на червоні та білі. Червоні волокна у саркоплазмі містять велику кількість міоглобіну, численні мітохондрії, багаті на цитохроми, міофібрили у них мають незначну товщину. М'язи, у яких переважають червоні волокна, здатні до тривалішої безперервної активності, оскільки їх саркоплазма добре забезпечує енергетичні потреби. Білі волокна містять у саркоплазмі менше міоглобіну та мітохондрій, у них більша товщина міофібрил. Білі м'язові волокна здатні скорочуватися швидше, ніж червоні, але вони порівняно швидко втомлюються, тому що не забезпечують структури саркоплазми достатньою кількістю енергії.

Найбільшу питому вагу у саркоплазмі становлять міофібрили. Вони розміщуються вздовж м'язового волокна і їх довжина збігається з довжиною волокна, діаметр міофібрил — 1-2 мкм. Вони мають характерну поперечну смугастість (чергування світлих і темних смуг, дисків), що зумовлено особливістю їхньої структури і, в зв'язку з цим, різними оптичними властивостями. Усі темні й всі світлі диски міофібрил в одному волокні містяться на одному рівні, через що волокно має поперечну посмугованість. Повздовжня орієнтація міофібрил надає м'язовому волокну поздовжню смугастість.

Кінці м'язових волокон міцно фіксуються до сухожилків або сухожилкових прошарків, що розміщуються між ними. Сарколема утворює пальцеподібні вирости, між якими знаходяться колагенові волокна сполучної тканини, які кріплять м'язові волокна до кісток. Цей зв'язок настільки міцний, що при навантаженні, яке здатне розірвати м'язи або сухожилки, структура залишається цілою. Тонкі прошарки рихлої сполучної тканини між м'язовими волокнами називаються ендомізієм, ретикулярні і колагенові волокна його переплітаються з волокнами сарколеми (зовнішній сполучно-тканинний шар). В ендомізії локалізуються гемокапіляри та структури нервової тканини. Комплекс волокна з оточуючими його елементами є структурною і функціональною одиницею скелетного м'яза. М'язові волокна об'єднуються у пучки, між якими наявні товстіші прошарки рихлої сполучної тканини, яка носить назву перимізій. Сполучна тканина, що покриває м'яз у цілому, як орган, називається епімізієм.

Поперечносмугаста м'язова тканина здатна до активної регенерації. Репа-ративна регенерація відбувається на фоні відмирання старих структур і утворення нових. Як і при нормальному гістогенезі, регенерація відбувається у три фази: міобластична; м'язових трубочок; формування м'язового волокна.

Серцева м'язова тканина (міокард). Серцева м'язова тканина, не втомлюючись, ритмічно працює протягом усього життя тварини. Їй властивий відомий автоматизм скорочення, незалежно від волі біологічного об'єкта. У зародка 1,5 мм завдовжки на третьому тижні розвитку, ще до вrostання нервових елементів, серцева м'язова тканина починає скорочуватися. Серцева м'язова тканина складається із м'язових клітин-кардіоміоцитів, які з'єднуючись своїми кінцями по довгій осі клітини формують структури, подібні до м'язових волокон. Поперечна смугастість має ту ж природу, що і в скелетних м'язах, тобто зумовлена оптичною неоднорідністю міофібрил, що складаються із двох типів міофіламентів. Останні містять анізотропні А-диски та ізотропні І-диски, що займають периферійну частину клітини. Кардіоміоцити формують м'язові волокна, які анастомозують між собою, утворюючи симпласт. Різниця в будові та функції кардіоміоцитів дає підставу класифікувати їх на два види: скоротливі, або типові серцеві міоцити (становлять більшу частину серцевого м'яза) — це робоча мускулатура та провідні або атипові серцеві міоцити, що формують провідну систему серця.

3.7 Нервова тканина

Це високодиференційована спеціалізована тканина, яка формує інтегруючу систему організму — нервову. Її структури здатні сприймати подразнення, трансформувати його в нервовий імпульс, швидко його передавати, зберігати інформацію, синтезувати біологічно активні речовини. Завдяки цьому нервова система регулює взаємозв'язок органів і систем організму та адаптацію його до екологічних умов середовища. Нервова тканина складається із двоякого роду органічно зв'язаних клітинних елементів: **нервових клітин** (нейронів, нейроцитів), здатних утворювати нервові збудження та проводити нервовий імпульс; **нейроглії** — клітини її забезпечують опорну, трофічну, розмежувальну, секреторну та захисну функції.

Нервова тканина розвивається із нервової пластинки, яка є потовщенням ектодерми. Нервова пластинка послідовно диференціюється у нервовий жолобок і нервову трубку, яка, замикаючись, відокремлюється від шкірної ектодерми. В наступні періоди ембріогенезу із нервової трубки утворюється головний та спинний мозок. Частина клітин нервової пластинки залишається поза нервовою трубкою і утворює нервовий гребінь або гангліозну пластинку. Клітини гребеня мігрують у латеральному та вентральному напрямках і дають такі похідні, як ядра черепних нервів, нейрони спинальних та симпатичних гангліїв, лемоцити, меланоцити шкіри, клітини АРИД-системи.

Нервові клітини (нейроцити, нейрони) є морфологічними та

функціональними одиницями нервової тканини. Нейроцити різних відділів нервової системи є специфічними за розмірами і формою. Складаються нейрони із тіла (перикаріону) і відростків. Наявність останніх найхарактерніша ознака нервових клітин. Самі відростки забезпечують проведення нервового імпульсу на різну відстань від мікрометрів до метра і більше, а також забезпечують зв'язок нейронів у складі рефлекторних дуг. Нейрони, не здатні до мітотичного поділу, мають тривалий життєвий цикл, термін їх існування збігається із терміном життя індивідуума. Розміри перикаріону нейронів дуже різноманітні — від 4—6 мкм (клітини — зерна мозочка) до 120—130 мкм (гігантські пірамідні клітини півкуль головного мозку). Відростки нейроцитів за функціональним значенням поділяють на аксони і дендрити.

Аксон — (нейрит) це довгий відросток, який завжди в клітині один. Діаметр по всій довжині незмінний, він не розгалужується, але може давати колатералі, що мають інший напрямок. Закінчується аксон термінальним розгалуженням, по ньому проходить нервовий імпульс у напрямку від перикаріону нейрона.

Дендрити — це, здебільш, короткі відростки, які розгалужуються деревоподібно («дендрон» — дерево); основи дендритів мають конічне розширення. Нервовий імпульс ці відростки передають у напрямку до тіла нейрона. Нейроцити мають у центрі перикаріону кругле або овальне ядро з незначною кількістю гетерохроматину і значним вмістом еухроматину, що характеризує різний рівень синтетичних процесів, а звідси і функціональний стан клітини. Цитоплазма (нейроплазма) нервових клітин характеризується наявністю дуже розвинених органел, що відповідає їх високій функціональній активності. Розрізняють три типи організованих структур нейроплазми: загальні органели, включення та спеціальні.

Нейрофібрили мають вигляд тонких ниток діаметром від 0,4 до 0,6 мкм, які утворюють густу сітку в перикаріоні і мають паралельну орієнтацію у складі дендритів і аксонів, включаючи їх найтонші кінцеві розгалуження. Ультраструктурний аналіз дає змогу віднести нейрофібрили до пучків нейрофіламентів діаметром від 6 до 10 нм і нейротубул (мікротрубочок діаметром 20—30 нм). Мікрофіламенти і мікротрубочки належать до системи цитоскелету нейронів. Структури цитоскелету складаються із білка спектрину, що є аналогом спектрину еритроцитів та тканини головного мозку. Морфологічна класифікація нейронів ґрунтується залежно від кількості наявних відростків. За цією ознакою нейрони поділяють на такі різновиди : **уніполярні** (нейробласти мають єдиний відросток, який є аксоном, що передає нервовий імпульс на другий нейрон); **біполярні** (мають два відростки — аксон та дендрит), характерні для органів чуття; **псевдоуніполярні** (мають один відросток, який на певній відстані від перикаріону нейрона поділяється на аксон і дендрит),

характерні для спинальних гангліїв; **мультиполярні** (мають багато відростків, один з яких є аксоном, а всі інші дендритами). В організмі ссавців переважна більшість нейронів мультиполярні. Функціональна класифікація нейронів ґрунтується на положенні нейроцита у складі рефлекторної дуги. Аферентні нейрони (рецепторні, чутливі) сприймають подразнення і трансформують його у нервовий імпульс. **Еферентні** (моторні, рухові) забезпечують передачу нервового імпульсу на робочу структуру органа. **Асоціативні** (вставні) нейрони — передають нервовий імпульс між нейронами.

Рефлекторна дуга — це ланцюжок нейронів, який передає нервовий імпульс від чутливого закінчення (рецептора) до рухового (ефектора), розміщеного у робочому органі. Найпростіша рефлекторна дуга складається з двох нейронів: аферентного, дендрит якого закінчується рецептором, а аксон передає імпульс на дендрит еферентного нейрона; еферентного, який своїм аксоном передає імпульс до ефектора у робочі структури органу (рис.3.8). Складні рефлекторні дуги містять між аферентними і еферентними нейронами кілька асоціативних нейронів. Нервові збудження по рефлекторній дузі передається лише в одному напрямку, названому фізіологічною (або динамічною) поляризацією нейронів. Ізольований нейрон здатний проводити нервовий імпульс в будь-якому напрямку. Односпрямованість передачі імпульсу в межах рефлекторної дуги зумовлена структурною організацією міжнейронного контакту, що названий **синапсом**.

Нейроглія. Нейрони знаходяться у тісному генетичному, структурному та функціональному зв'язку з нейроглією. Цей термін запропонував Р. Вірхов і в буквальному перекладі означає «нервовий клей», а в дійсності це середовище, що оточує нейрони. Складається нейроглія з клітин і виконує опорну, розмежувальну, трофічну, секреторну та захисну функції. Всі клітини нейроглії поділяють на два генетичних види: **гліоцити (макроглія)** і **гліальні макрофаги (мікроглія)**. У свою чергу серед гліоцитів розрізняють **ендодимоцити, астроцити і олігодендроцити**. Макроглія походить, як і нейрони, із матеріалу нервової трубки, а мікроглія — з моноцитів і належить до макрофагічної системи (однак є дані, що мікроглія не має моноцитарного генезу). Таким чином, нервова тканина — складна система, яка складається з різноманітних нейронів та нейрогліальних елементів. Якщо не можна уявити собі нейрон поза рефлекторною дугою, ізольований від інших нейронів, оскільки ні рецепторний, ні асоціативний, ні еферентний нейрони самі по собі не можуть виконати ніякої функції проведення нервового імпульсу, так і неможливо розглядати нервові клітини у відокремленні їх від нейроглії.

Нервові волокна — це провідники нервових імпульсів. Складаються вони із відростка нейрону — осьового циліндра і оболонки, що його

вкриває (нейролемоцит, швановська клітина) — структура олігодендроцитів. Залежно від будови оболонки їх поділяють на дві основні групи — мієлінові та безмієлінові.

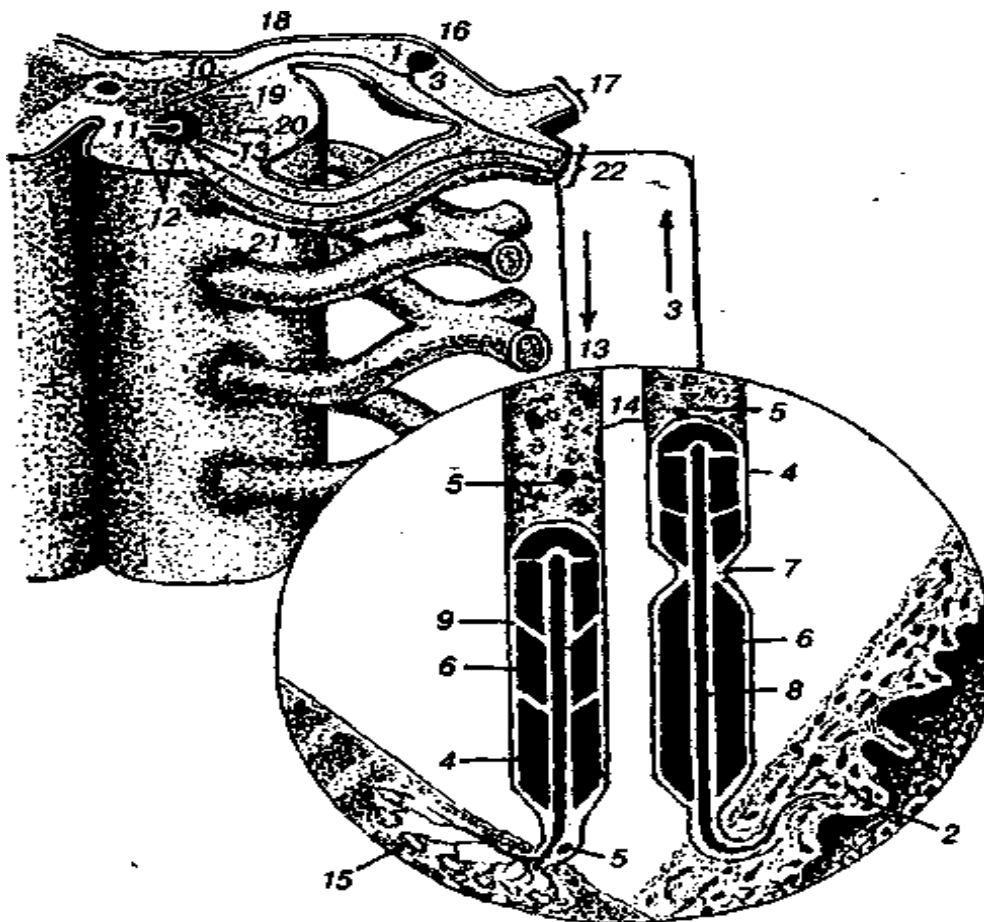


Рис. 3.8 Проста рефлекторна дуга:

1 — чутлива нервова клітина; 2— рецептор у шкірі; 3—дендрит чутливої клітини; 4 — мієлінова оболонка; 5 — ядро лемоцита; 6 — мієліновий шар; 7 — перехват нервового волокна (Ранв'є); 8 — осьовий циліндр; 9 — насічки на нервовому волокні; 10 — нейрит чутливої клітини; 11 — руховий нейрон; 12 — дендрити рухового нейрону; 13 — нейрит рухового нейрону; 14 — мієлінові волокна; 15 — ефектор (моторна бляшка); 16 — спинномозковий ганглії; 17 — дорсальна гілка спинномозкового нерва; 18 — дорсальний корінець; 19 — дорсальний ріг; 20 — вентральний ріг; 21 — вентральний корінець; 22— вентральна гілка спинномозкового нерва

Безмієлінові нервові волокна (рис.3.9) є типовими для вегетативного відділу нервової системи, порівняно просто побудовані і спрямовуються, переважно, до внутрішніх органів. Нейролемоцити щільно прилягають один до одного, утворюючи безперервний тяж на поверхні нервового

волокна. Складаються безмієлінові волокна з осьового циліндра, нейролеми і базальної мембрани. В безмієліновому нервовому волокні міститься від 7 до 10 осьових циліндрів, які можуть переходити із одного безмієлінового волокна у сусіднє. Швидкість передачі нервового імпульсу у безмієлінових волокнах менша, ніж у мієлінових. Це пояснюється тим, що у безмієлінових волокнах хвиля деполяризації рухається по всій плазмолемі, не перериваючись. Відомо, що у внутрішніх органах рух, секреція та інші функції здійснюються повільніше, а тому осьові циліндри безмієлінових волокон не ізольовані так чітко один від одного, як це має місце у мієлінових.

Мієлінові нервові волокна локалізуються як у центральній, так і у периферійній нервовій системі, тобто у складі головного та спинного мозку, а також периферійних нервах. Це товсті волокна діаметром від 3 до 25 мкм, що складаються із осьового циліндра, мієлінової оболонки, нейролеми та базальної мембрани. Осьовий циліндр — це відросток нейрона, яким частіше буває аксон, але може бути і дендрит. Він складається з нейроплазми, яка містить поздовжньо орієнтовані нейрофіламенти і нейротрубки, а також мітохондрії. Осьовий циліндр вкритий **аксолемою** (продовження плазмолемі нейрона), яка забезпечує проведення нервового імпульсу. В кожному мієліновому волокні лише один осьовий циліндр, навколо якого почергово, ланцюжком розміщуються нейролемоцити.

Таким чином, у мієліновому волокні лише один осьовий циліндр, мезаксон, закручений щільними шарами, і утворює товстий шар мієліну. Порівняно великий діаметр осьового циліндра, наявність перехватів та добре розвинений мієліновий шар забезпечують швидке та точне проведення нервового імпульсу.

Синапси. Однобічна передача нервового імпульсу в межах рефлекторної дуги зумовлена спеціалізованим контактом двох нейронів, що називають міжнейронним синапсом. Морфологічно у складі синапсу розрізняють преси-наптичний і постсинаптичний полюси, між якими є синаптична щілина. Зустрічаються синапси із хімічною та електричною передачами. Функціонально розрізняють два види синапсів — **збудливі та гальмівні**. Морфологічна класифікація їх залежить від того, які частини нейронів контактують між собою. **Аксодендричні** — аксон першого нейрона передає нервовий імпульс на дендрит другого. **Аксосоматичні** — аксон першого нейрона передає імпульс на перикаріон другого. **Аксоаксонні** — термінали аксона першого нейрона закінчуються на аксоні другого. Очевидно, аксоаксонні синапси виконують гальмівну функцію.

Крім останніх, найбільш поширених міжнейронних контактів, між деякими нейронами зустрічаються *дендросоматичні* та *дендродендричні* синапси. Таким чином, будь яка частина нейрона може утворювати міжнейронний синапс з будь-якою частиною іншого нейрона.

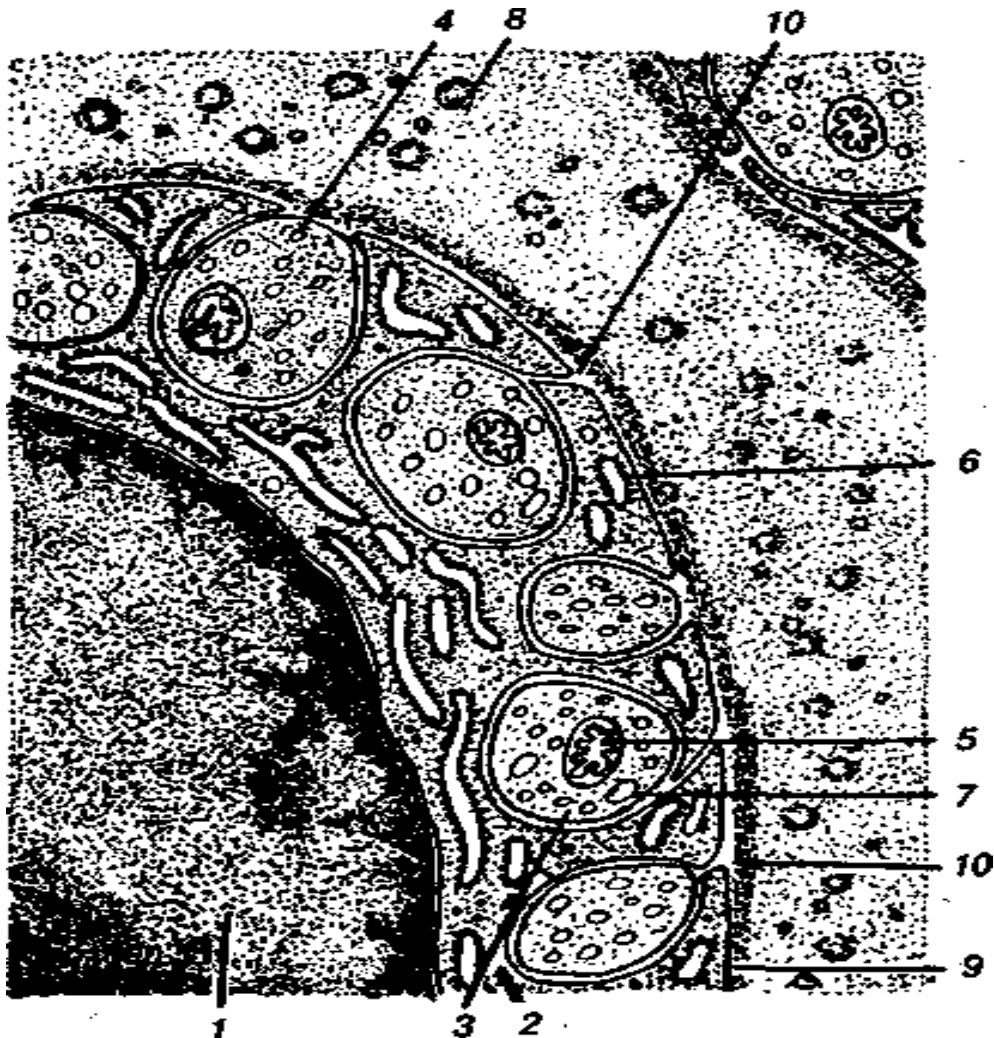


Рис. 3.9 Схема ультраструктури безмієлінового нервового волокна:

1 — ядро; 2 — цитоплазма нейролемоцита;
 3-4 — аксони нейронів, занурених у цитоплазму нейролемоцита (3 — повністю, 4 — частково); 5 — мітохондрії; 6 — гранулярний
 ендоплазматичний ретикулум; 7 — мікротрубочки; 8 — колагенові
 волокна ендоневрію; 9 — базальна мембрана; 10 — мезаксон

Морфологічно пресинаптичний полюс синапса утворений термінальною гілочкою аксона тієї нервової клітини, яка передає імпульс. Цей полюс,

здебільшого, розширений у вигляді гудзика, вкритий пресинаптичною мембраною. У ньому містяться мітохондрії та синаптичні пухирці, вкриті мембраною і з вмістом певних хімічних речовин, так звані ***медіатори***. Останні сприяють передачі нервового імпульсу на постсинаптичну частину міжнейронного контакту. Синаптичні пухирці бувають різних розмірів. Вони містять хімічні речовини, що називаються медіаторами. Медіаторами можуть бути ацетілхолін, норадреналін та адреналін, а також серотонін.

Питання для самоперевірки

1. Характеристика епітеліальних тканин.
2. Характеристика опорно-трофічних тканин.
3. Гемоцитопоез у риб та ссавців.
4. Характеристика сполучних тканин.
5. Характеристика м'язових тканин.
6. Характеристика нервової тканини.

4. СПЕЦІАЛЬНА ГІСТОЛОГІЯ

4.1 Органи нервової системи

Нервова система виконує координуючу функцію і об'єднує у єдине ціле усі структури організму, а також здійснює взаємозв'язок із навколишнім середовищем. Це означає, що морфофункціональні зміни в одній системі чи органі сприймаються спеціалізованими структурами нервової системи і передаються у спинний та головний мозок, а звідти нервові імпульси спрямовуються в інші органи та тканини, викликаючи у них реакцію на дане подразнення. Зовнішні фактори навколишнього середовища, такі як світло, тепло, холод, звук також сприймаються нервовими закінченнями і через нервові центри передаються до відповідних тканин чи органів. Нервова система відіграє і об'єднуючу роль в організмі за допомогою інших систем і, зокрема, з гуморальною. Остання являє собою один із механізмів регуляції функції організму, що відбуваються через його рідинне середовище (кров, лімфу, тканинну рідину), в яких знаходяться продукти тканинного обміну, а також гормони, які здійснюють свій вплив на роботу окремих органів і організму в цілому. А оскільки й органи секреції підпорядковані нервовій системі (у їх будові є нервові структури), то остання і відіграє головну роль в об'єднанні і цілісності організму. Морфологічно така роль нервової системи проявляється у тому, що кожен орган в своєму складі має свої нервові елементи. Отже, як нервова система впливає на морфофункціональні зміни в клітинах, тканинах, органах і системах, так і останні своїми продуктами життєдіяльності здійснюють зворотний вплив на нервову систему — в організмі здійснюється нейрогуморальна регуляція систем і органів. Нервова система побудована з нервової тканини, до складу якої входять нейрони та нейроглія, а також відростки нейронів, які мають певні шляхи в рефлекторних дугах. Морфологічним субстратом рефлекторної діяльності нервової системи є рефлекторні дуги, які об'єднують ланцюг нейронів, різні частини якого лежать як в периферичних нервових вузлах, так і в сірій речовині центральної частини нервової системи. Отже, поділ нервової системи на центральну частину, до якої відносять спинний та головний мозок, та периферійну — нервові закінчення, сплетення, ганглії та периферійні нерви, умовне і потрібне лише виходячи з методичних підходів до систематизації викладу матеріалу, її топографії та будови. Залежно від характеру іннервації органів і тканин, нервову систему умовно ще поділяють на соматичний та вегетативний відділи. Соматичний відділ регулює, головним чином, довільний рух і зв'язок з зовнішнім середовищем; вегетативний, в основному — процеси обміну речовин (іннервує внутрішні органи, залози, судини). Морфологічно повністю

розділити нервову систему на соматичний і вегетативний відділи неможливо. В центральній частині нервової системи знаходяться зв'язані між собою центри як соматичних, так і вегетативних функцій. В периферійній частині нервової системи, в складі нервів, іннервуючих сом, знаходяться і вегетативні нервові волокна, а у вегетативних стовбурах проходять соматичні волокна. Основною формою діяльності нервової системи є рефлекс. **Рефлексом** називається відповідь (реакція) організму на подразнення рецепторів (нервових закінчень), розміщених як на поверхні тіла, так і всередині його, яка здійснюється через центральну нервову систему. Шлях, по якому проходить нервовий імпульс, що забезпечує відповідь на подразнення, називається рефлексорною дугою.

Спинний мозок розміщений в спинномозковому каналі і складається із двох симетричних половин, розділених вентральною серединною борозною і дорсальною серединною перегородкою. Обидві половини з'єднуються між собою за допомогою сірої комісури, де знаходиться центральний канал спинного мозку. Спинний мозок, як і головний, оточений трьома сполучнотканинними оболонками: твердою, павутинною і м'якою, які утворюють щілиноподібні підоболонкові простори (субдуральний і субарахноїдальний). Каудальний кінець спинного мозку переходить в кінцеву нитку, а краніальний — безпосередньо в довгастий мозок. Центральну частину спинного мозку становить сіра речовина, що містить мультиполярні нервові клітини, які утворюють ядра спинного мозку. Периферійна частина його - біла речовина, утворена сукупністю нервових волокон, що входять до складу різних провідних шляхів центральної нервової системи. Сіра речовина має вигляд метелика з розправленими крилами, середню її частину називають сірою спайкою (комісурою). Кожна половина сірої речовини має дорсальні та вентральні роги, в грудних і поперекових сегментах спинного мозку можна виділити верхньобоковий відділ вентральних рогів, як латеральні роги. Сіра речовина утворена мультиполярними нейронами, мієліновими (м'якотними) і безмієліновими (безм'якотними) нервовими волокнами і нейроглією. Групи нервових клітин з однаковим функціональним значенням утворюють ядра сірої речовини. За морфологічними ознаками локалізації, участю в передачі нервового імпульсу в складі сірої речовини спинного мозку можна виділити такі види нейронів: **корінцеві** — нейрити цих клітин виходять за межі спинного мозку в складі його вентральних корінців; **внутрішні** клітини-нейрити останніх утворюють синапси на клітинах сірої речовини спинного мозку; **пучкові** нейрони — їх нейрити формують у білій речовині особливі пучки, які проводять нервові імпульси від певних ядер спинного мозку в його інші сегменти, або у відповідні відділи головного мозку, утворюючи провідні шляхи центральної нервової системи. В сірій речовині виділяють ділянки, які відрізняються

нейтральним складом, а також характером волокон і нейроглії. Так, в дорсальних рогах сірої речовини виділяють **губчастий шар, желатинозну речовину, власне ядро дорсального рога**. Губчастий шар дорсального рога містить дрібні пучкові нейрони, які занурені в широкопетлистий гліальний остов. Желатинозна речовина утворена переважно елементами глії, у якій містяться, в незначній кількості, дрібні пучкові клітини. В складі дорсального рога розміщене власне ядро дорсального рога (ядро Кларка) і значна кількість дифузно розсіяних дрібних мультиполярних вставних нейронів. Власне ядро дорсального рога містить пучкові клітини, аксони яких через передню білу спайку переходять на протилежний бік спинного мозку в боковий канатик білої речовини, де вони утворюють вентральний спинномозочковий та спинноталамічний шлях. Їх нейрити формують основну масу нервових волокон вентральних корінців.

Через змішані спинномозкові центри вони входять у скелетні м'язи і закінчуються в моторних нервових закінченнях. У вентральних рогах сірої речовини спинного мозку розрізняють дві групи мотонейронів: медіальну, що іннервує м'язи тулуба і латеральну, характерну для ділянки шийного і поперекового потовщення спинного мозку. Латеральне ядро вентральних рогів містить нейроцити, що іннервують м'язи кінцівок.

У сірій речовині розсіяні нервові клітини. Аксони їх у білій речовині діляться на довшу висхідну і коротшу низхідну гілочки. Ці волокна утворюють власні (основні) пучки білої речовини. Біла речовина спинного мозку складається із мієлінових нервових волокон та опорного нейрогліального остова. Нервові волокна в білій речовині утворюють провідні шляхи (комплекси волокон) — ділянки певних рефлекторних дуг.

Головний мозок складається із сірої та білої речовини. Сіра речовина розміщується на поверхні великих півкуль і утворює кору великого мозку та кору мозочка. Крім того, вона входить до складу численних ядер стовбурової частини мозку. У головному мозку зосереджуються центри вищої нервової діяльності, а також інших основних життєвих функцій організму. Стовбурову частину мозку становлять довгастий мозок, мозковий міст, середній, проміжний мозок та базальна частина кінцевого мозку. Стовбур має внутрішній апарат, який забезпечує зв'язок між його основними частинами. До його складу входять ядра, які перемикають нервові імпульси, висхідні до кори півкуль і мозочка, а також низхідні від кори на стовбур і далі в певні сегменти спинного мозку. Мультиполярні нейрони ядер сірої речовини стовбура мозку за функціональною характеристикою представлені трьома групами: **моторними, чутливими та асоціативними**. Моторні нейрони аналогічні клітинам вентральних рогів спинного мозку, вони формують рухливі і змішані ядра черепномозкових нервів. Чутливі ядра стовбура аналогічні нейронам

дорсальних рогів спинного мозку, на них закінчуються аксони клітин спинальних гангліїв, які проходять в складі дорсального канатика спинного мозку, або чутливих вузлів голови (півмісяцевого, колінчастого, каменистого, яремного й верхнього пучкового). Велика кількість ядер забезпечує перемикання нервових імпульсів від спинного мозку та стовбура на кору і від кори на апарат стовбура й спинного мозку (зорові горби, зубчасте ядро, оливи).

Довгастий мозок містить аферентні та еферентні ядра власного апарата че-репно-мозкових нервів, розміщених, переважно, в ділянці дна четвертого мозкового шлуночка; рухові (еферентні) ядра- медіальніше, а чутливі (аферентні) — займають периферійну частину дна шлуночка. У довгастому мозку локалізуються ядра, що перемикають нервові імпульси на інші відділи головного мозку, до них відносять нижні оливи.

Важливим координуючим апаратом головного мозку є **ретикулярна формація**, яка розміщується в центрі довгастого мозку. Ретикулярна формація поширюється по центральній частині стовбура до довгастого мозку і є складним рефлекторним центром. Нейрони ретикулярної формації вмикаються у рефлекторні дуги як асоціативні ланцюги, які впливають на центри великих півкуль і мозочка, гальмуючи, а також на зворотному шляху одержують вплив від цих органів. Біла речовина довгастого мозку розміщується, переважно, вентрально. Основними пучками нервових волокон є кортикоспинальні піраміди довгастого мозку, що лежать у його вентральній частині. Спинномозочкові шляхи утворюють вірьовчасті тіла, а відростки нейронів ядер клиноподібного та тонкого пучків, які спрямовуються у мозочок, перехрещуються по середній лінії, утворюючи шов, а звідти направляються до зорового горба.

Середній мозок складається із сірої речовини чотиригорбикового тіла, покришки та ніжок великого мозку, великої кількості мієлінових нервових волокон, що йдуть від кори великих півкуль. У центральній частині покришки, її сірої речовини, розміщуються великі мультиполярні та дрібні веретеноподібні нейрони, а також нервові волокна.

Проміжний мозок. Основну його масу становить зоровий горб. Вентрально від нього розміщується гіпоталамічна ділянка. Зоровий горб містить ядра. У вентральних ядрах таламічної ділянки закінчуються висхідні аферентні шляхи, від яких нервові імпульси передаються до кори великих півкуль. Гіпоталамічна ділянка — це основний вегетативний центр головного мозку, який регулює температуру тіла, кров'яний тиск, водний і жировий обмін.

Мозочок — це частина головного мозку, яка рефлекторно регулює координацію руху та рівновагу тіла, а також стан м'язового тону. Його аферентні та еферентні провідні шляхи з'єднують півкулі мозочка з варолієвим мостом, довгастим мозком та чотиригорбиковим тілом. Сіра

речовина утворює кору мозочка і ядра, що локалізуються у білій речовині органу. Нейрони мозочка розміщуються шарами: зовнішній — **молекулярний**; середній — **гангліозний** і внутрішній — **зернистий**.

Кора півкуль головного мозку утворена сірою речовиною, яка складається з кількох шарів нейронів, що різняться за формою, розмірами та функціональним значенням. Найбільш специфічними нейронами кори великого мозку є клітини пірамідної форми. Вони характеризуються витягнутою трикутною формою перикаріонів з вершиною, спрямованою до поверхні мозку. Від вершини пірамідної клітини та від її бічної поверхні відходять дендрити, а від розширеної основи — нейрит, який закінчується термінальним синапсом у сірій речовині суміжної ділянки мозку або виходить у білу речовину, формуючи провідні шляхи центральної нервової системи. В еферентній зоні великих півкуль розрізняють шість основних шарів: **молекулярний, зовнішній зернистий, пірамідний, внутрішній зернистий, гангліозний, шар поліморфних клітин**.

Периферійні нерви. Нерв складається з пучка нервових волокон, тобто довгих відростків нейронів. Сполучна тканина з'єднує нервові волокна в різні за величиною пучки і покриває їх. Зовні нервовий стовбур вкритий сполучнотканинною оболонкою, яку називають **епіневрієм**. Побудована вона за типом волокнистої тканини, багатої на кровоносні та лімфатичні судини. У великих та середніх нервах від епіневрію всередину нервового стовбура відходять сполучнотканинні прошарки, які поділяють його на пучки, вкриваючи їх. Цю оболонку називають **периневрієм**. Всередині нервового пучка також є сполучнотканинні прошарки, які поділяють пучок на ще дрібніші пучки. Всю сполучну тканину, що знаходиться всередині пучка називають **ендоневрійем**. Найдрібніші нервові пучки і окремі волокна розміщуються у прозорих подвійних трубочках — периневральних піхвах. Останні, разом з нервовими пучками спрямовуються на периферію, розгалужуються і утворюють анастомози. Не доходячи до нервових закінчень, вони зливаються із шванівською (мієліною) оболонкою. Між трубочками цих структур залишається щілина — ендоневральний простір, який з'єднується з підоболонковими просторами головного та спинного мозку. В ендоневральних піхвах і підоболонкових просторах центральної нервової системи циркулює цереброспинальний ліквор, а їх зв'язок пояснює поширення по нервах збудників деяких інфекційних захворювань.

Вегетативний відділ нервової системи. Характерною ознакою цієї частини нервової системи є те, що нервові клітини розміщені не лише в сірій речовині головного та спинного мозку, а й в спинальних гангліях, значна частина їх локалізована в нервових сплетеннях, вегетативних гангліях і нервових стовбурах. Вегетативний відділ нервової системи містить вищі вегетативні центри, локалізовані в довгастому, середньому мозку,

грудному та попереково-крижовому відділах спинного мозку. Нейрити, які відходять від нейронів зазначених відділів центральної нервової системи, за їх межами не досягають безпосередньо органа, а закінчуються у вегетативних нервових гангліях. Останні, в свою чергу, поділяються на екстрамуральні та інтрамуральні. Екстрамуральні ганглії — це вертебральні (що формують пограничні симпатичні стовбури) та паравертебральні (що знаходяться у нервових сплетеннях і гангліях, які лежать на певній відстані від хребта), за межами органів. Інтрамуральні (внутрішньостінні) — розміщуються в сплетеннях між оболонками внутрішніх органів або в товщі їх стінки. На відміну від рефлекторних дуг соматичної нервової системи, моторний нейрон рефлекторних дуг вегетативного відділу знаходиться не в складі сірої речовини центральної нервової системи, а в одному із периферійних гангліїв. Нервові (мієлінові) волокна, які відходять від нейронів центральної нервової системи до вегетативного ганглію називають прегангліонарними, а ті, які йдуть від нейронів ганглія (безмієлінові) до іннервованого органа — постгангліонарними. Відцентровий провідний шлях вегетативної нервової системи переривається у вегетативному ганглії і складається із двох типів нервових волокон — прегангліонарних і постгангліонарних. Із вегетативних центрів головного мозку прегангліонарні волокна виходять в складі черепномозкових нервів, а потім відокремлюються від них і утворюють вегетативні сплетення і стовбури, в яких розміщені ганглії з периферичними нейронами. Вегетативний відділ нервової системи поділяють на *симпатичну* і *парасимпатичну* частини. Симпатична частина, як правило, іннервує усі органи, а парасимпатична — лише ті, що розвиваються із ембріональної кишки та перебувають у зв'язку з нею. Морфологічно в більшості органів встановлена подвійна іннервація. А тричленна рефлекторна дуга з периферійним моторним нейроном є морфологічною ознакою як симпатичної, так і парасимпатичної частин нервової системи.

Значна частина нейронів вегетативного відділу нервової системи сконцентрована в нервових сплетеннях трубкоподібних (порожнистих) органів. Нервові вузли сплетення мають еферентні, рецепторні та асоціативні нейрони.

Експериментально вдалося довести, що симпатична та парасимпатична частини вегетативного відділу нервової системи протилежно впливають на іннервовані органи. Якщо нервові імпульси симпатичних нервів посилюють діяльність серцевого м'яза, то парасимпатичні — сповільнюють. При порушенні зв'язку між центром вегетативного відділу нервової системи й органом, що іннервується, останній у своїй діяльності проявляє «автономність». Це забезпечується нервовою регуляцією з боку інтрамуральних вегетативних гангліїв органа.

Оболонки мозку. Головний і спинний мозок вкривають три оболонки — тверда, павутинна, м'яка, які розвиваються з єдиного мезенхімного зачатку, що заповнює проміжок між кістковим остовом і мозком. Цей зачаток розщеплюється на зовнішню і внутрішню оболонки, перша, з часом, перетворюється у тверду оболонку мозку, а також є матеріалом для розвитку внутрішнього окістя черепа і хребців. Внутрішня оболонка розділяється на павутинну та м'яку мозкові оболонки.

М'яка оболонка безпосередньо прилягає до тканини мозку і відокремлена від останньої лише крайовою гліальною мембраною. В рихлій сполучній тканині оболонки міститься велика кількість кровоносних судин, які живлять мозок, численні нервові волокна, кінцеві апарати та поодинокі нервові клітини.

Павутинна оболонка представлена тонким шаром рихлої сполучної тканини. Між нею і м'якою оболонкою лежить сітка перекладин, які складаються із тонких пучків колагенових і еластичних волокон, за допомогою яких з'єднуються ці оболонки. Між м'якою мозковою оболонкою, яка копіює рельєф мозку та павутинною, що проходить лише на вершинах звивин, не заходячи в борозни, розміщується підпавутинний (субарахноїдальний) простір. Він сполучений зі шлуночками мозку і містить церебральну рідину.

Тверда мозкова оболонка утворена щільною волокнистою сполучною тканиною і містить велику кількість еластичних волокон. У порожнині черепа вона щільно зростається із окістям. В спинномозковому каналі тверда оболонка відокремлена від періосту хребців епідуральним простором, який заповнений шаром волокнистої сполучної тканини, що забезпечує їй деяку рухливість. Між твердою та павутинною оболонками розміщується субдуральний простір, заповнений невеликою кількістю рідини. Оболонки з боку субдурального і субарахноїдального просторів вкриті шаром ендотелію.

4.2 Органи чуття

Для адаптації живого до умов навколишнього середовища потрібно мати спеціальні рецепторні апарати, здатні сприймати різні екологічні подразнення. До центральної нервової системи від спеціалізованих до сприйняття різних подразнень рецепторних утворень надходить інформація про зовнішні подразники і стан внутрішніх органів. Залежно від розміщення їх, розрізняють інтеро- і екстерорецептори. До інтерорецепторів відносять: вісцеро-, пропріо-вестибуло-, екстерорецептори — зорові, слухові, нюхові, смакові та сприймання дотику.

Рецептор — це лише частина єдиної системи, яку І.П.Павлов назвав

аналізатором. Кожний аналізатор складається із трьох відділів: **периферійного** (сприймаючого), **середнього** (провідного) і **центрального** (відповідний відділ кори півкуль великого мозку), куди направляється інформація і де вона декодується з наступним використанням при формуванні багаточисленних відповідних реакцій організму.

Органи чуття — це периферійні частини аналізаторів, які містять спеціальні рецепторні елементи, в яких сигнали навколишнього світу перетворюються в нервовий імпульс. Відповідно до особливостей розвитку та будови в периферійному відділі аналізатора сприймаючими елементами можуть бути клітини двох видів: первинночутливі (нейросенсорні) та вторинночутливі (сенсороепітеліальні). Первинночутливі клітини перетворюють сигнали зовнішнього середовища за допомогою видозміненого дендрита, а по аксону нервовий імпульс передається на наступні нервові клітини аналізатора. До органів, які мають первинночутливі клітини, належать органи зору та нюху.

Рецепторними елементами в органах слуху, смаку та рівноваги є сенсорое-пітеліальні (вторинночутливі) клітини. З участю особливого антенного подразнення, яке виникає у цих клітинах, передається на кінцеві ділянки дендритів чутливих нервових клітин, розміщених в спеціальних гангліях, а звідти — на інші нейрони проміжного відділу аналізатора.

Певна частина інтерорецепторів є полівалентними. Це значить, що від одного чутливого волокна відходить багато розгалужень, які можуть закінчуватися на різних структурах, наприклад, у шкірі та кровоносній судині, шкірі й кишечнику, судинах і м'язах.

Орган зору — око, являє собою рецептор, який сприймає світлові подразники і формує периферійну частину зорового аналізатора. Структурні елементи органу зору розвиваються із різних ембріональних зародків на дуже ранній стадії генезу.

Очне яблуко являє собою тіло сферичної форми, що поділяється на передню і задню частини. В передній частині його розрізняють рогівку, кришталик, райдужну оболонку, війчасте тіло, передню і задню камери і скловидне тіло. В задній частині знаходиться сітківка, яка сприймає світлові подразнення. Стінка очного яблука складається з трьох оболонок: зовнішньої (білкової), середньої (судинної) і внутрішньої (сітківки). **Зовнішня оболонка** складається із склери та рогівки. Склера — непрозора задня і передньобокова частина зовнішньої оболонки, вона білого кольору, складається із дуже щільної сполучної тканини, колагенові волокна якої формують паралельно розміщені пластинки. Між пластинками містяться еластичні волокна та фібробласти, незначна кількість кровоносних судин, а також мієлінові і безмієлінові нервові волокна. В задній частині склери розміщується гратчаста пластинка з дрібними отворами, через які проходять нервові волокна, формуючи зоровий нерв. У передній частині

очного яблука склера переходить у рогівку, яка формує передню прозору частину зовнішньої оболонки і складається із таких шарів: переднього багатошарового епітелію, базальної мембрани, передньої пограничної мембрани (боуменова), власної речовини рогівки, задньої пограничної мембрани (десцементова), епітелію задньої поверхні (плоского одношарового). Рогівка забезпечує фокусну здатність ока і діє як сильна лінза, вона не має кровоносних судин і живлення її тканин відбувається дифузно з передньої камери ока та судин лімба. При запальних процесах в рогівку ростають кровоносні судини.

Середня (судинна) оболонка складається із райдужної оболонки, війчастого (ціліарного) тіла і власне судинної оболонки. Райдужна оболонка формує передню стінку судинної оболонки, утворюючи між рогівкою передню камеру, а між радужкою і кристаликом — задню камеру ока. В центральній частині вона має отвір (зіницю), у різних тварин він різної форми. По краях отвору розміщені м'язові волокна, при розслабленні останніх розміри зіниці змінюються, тому райдужка відіграє роль біологічної діафрагми. Основу райдужної оболонки становлять пучки гладенької м'язової та рихлої сполучної тканини з великою кількістю пігментних клітин — хроматофорів і добре розвиненим гемомікроциркулярним руслом. Від кількості пігментних клітин залежить колір очей: у альбіносів пігментна тканина відсутня, а судини, що просвічуються, надають їй червоного кольору. Гладенька м'язова тканина радужки формує сфінктер (звужувач зіниці) і ділятатор (розширювач), залежно від розміщення клітин — циркулярної чи радіальної орієнтації.

Війчасте (ціліарне) тіло — це потовщення середньої оболонки, яке розміщене між райдужкою і судинною оболонками. Розрізняють передню товсту (війчасту корону) і задню тоншу (війчасте кільце) частини ціліарного тіла. Воно має велике значення в акомодатії ока, що пов'язано із зміною форми кристалика.

Власна судинна оболонка — це задня частина середньої оболонки, що характеризується наявністю великої кількості кровоносних судин, завдяки чому судинна оболонка відіграє провідну роль у живленні сітківки та регулюванні внутріочного тиску. Основою є сполучна тканина з великою кількістю пігментних клітин. У ній розміщені пігментні клітини і щілини, заповнені спинномозковим ліквором, які з'єднані з субарахноїдальним простором. Хоріокапілярна пластинка — густа сітка капілярів, оточених гомогенною речовиною. Між судинною і хоріокапілярною пластинками у хижаків розміщена безсудинна зона (тапетум), що зумовлює нічне світіння очей при відбиванні світла.

Внутрішня оболонка або **сітківка** складається з центральної (нервовоклітинної), зорової, яка вистеляє задню більшу частину очного яблука та сліпої плями. Остання ділиться на війчасту (ціліарну), що

покриває вйча́сте тіло і райдужну, що прилягає до райдужної оболонки. В цих ділянках відсутні світлочутливі клітини, а шар нервових волокон дуже товстий. Тут знаходиться вихід із сітківки зорового нерва. Зорова частина сітківки складається із двох листків: внутрішнього світлочутливого, в якому розміщені фоторецепторні первинночутливі нейрони двох різновидів та зовнішнього — пігментного. Починаючи з поверхні сітківки, яка прилягає до судинної оболонки, розрізняють такі шари: пігментний, паличкоподібних і колбочкоподібних клітин, зовнішню пограничну мембрану, зовнішній ядерний, зовнішній ретикулярний, внутрішній ядерний, внутрішній ретикулярний, гангліозний шар нервових волокон і внутрішню пограничну мембрану. Пігментний епітелій — зовнішній шар сітківки. Від апікальної поверхні пігментних клітин відходять відростки (бороди), які розміщуються між зовнішніми сегментами (паличками і колбочками) світлочутливих паличко- і колбочкоподібних клітин. У бородах пігментних клітин міститься пігмент меланін, який перемішується в клітині, залежно від сили світла і знаходиться або в базальній частині, або в відростках (бородах), поглинаючи при цьому до 75—80% освітлення. Паличкоподібні клітини мають вищу світлочутливість і є рецепторними клітинами чорно-білого присмеркового зору, колбочкоподібні — кольорового денного зору. В сітківці тварин, що ведуть активний денний спосіб життя, в переважній більшості колбочкоподібні клітини, а у нічних — клітини представлені паличковими фоторецепторами. Розміщення клітин, а також товщина сітківки у різних ділянках її зорової частини неоднакові. В ділянці проєкції зорової осі сітківка має округлу форму і називається жовтою плямою, а центральна частина жовтої плями — центральною ямкою, яка найкраще сприймає кольори і деталі предметів. У місці, де сходяться нервові волокна, що формують зоровий нерв, а також проникають кровоносні судини, на сітківці відсутні світлочутливі клітини. Цю зону називають сліпою плямою.

Світлозаломлюючий апарат ока представлений рогівкою, рідиною передньої і задньої камери ока, кришталиком та скловидним тілом.

Кришталік — прозоре, що має вигляд двояковипуклої лінзи утворення, яке розміщується між райдужною оболонкою та скловидним тілом. Складається кришталік із капсули, епітеліальних клітин і похідних цих клітин — кришталікових волокон. Капсула кришталіка — гомогенна, еластична оболонка, яка покриває його з усіх боків. З віком кришталік втрачає еластичність, що позначається на його фокусних властивостях при акомодатії ока.

Скловидне тіло — прозора, желеподібна маса, яка заповнює порожнину, обмежену спереду кришталиком, з боків — задньою частиною цинієвої зв'язки, а позаду — внутрішньою пограничною мембраною сітківки. Скловидне тіло — одне із основних світлозаломлюючих

середовищ , що має значення в підтримці внутрішньоочного тиску і забезпеченні обміну речовин. Від сосочка зорового нерва сітківки в напрямку до задньої поверхні кришталика в скловидному тілі проходить гіалоїдний канал — залишок ембріональної судини ока. В колоїдній масі скловидного тіла знаходиться складний білок — вітреїн і гіалуронова кислота. При електронній мікроскопії виявляються тонкі колагенові волокна.

Допоміжний апарат ока. До допоміжних утворень очного яблука відносять очні м'язи, повіки і слізні залози.

Повіки являють собою складки шкіри, які розростаються зверху і знизу над рогівкою, переходячи в сполучнотканинну кон'юнктиву. Кон'юнктива повік продовжується в кон'юнктиву ока. На краю повік біля межі з кон'юнктивою розміщуються вії — сильно розвинені і глибоко сидячі волосинки, у волосяну сумку яких відкриваються розгалужені спеціальні війчасті потові залози. Вздовж кон'юнктивної поверхні повік розміщується сполучнотканинна тарсальна пластинка, у якій знаходяться тарсальні залози.

Органом рівноваги та слуху є вухо. Природа сприйняття цих різних відчуттів подібна, оскільки зміна положення тіла в просторі чи звукові коливання викликають переміщення рідини всередині цих органів, що, в свою чергу, викликає подразнення війок чутливих клітин, що і породжує відчуття. Вухо — периферійна частина слухового та вестибулярного аналізаторів.

Вухо складається з трьох частин: зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха. До зовнішнього вуха відносять вушну раковину, зовнішній слуховий прохід, який закінчується барабанною перетинкою, що відмежовує зовнішнє вухо від середнього. Середнє вухо являє собою барабанну порожнину кам'янистої кістки із слуховими кісточками: молоточком, ковадлом і стременем. За допомогою слухової (євстахієвої) трубки середнє вухо з'єднується з глоткою. Внутрішнє вухо поділяється на кістковий і перетинчастий лабіринти. **Кістковий лабіринт** — це система порожнин і каналів всередині скелястої частини кам'янистої кістки. Внутрішнє вухо відмежовується від середнього овальним і круглим віконцями — отворами в перетинці між барабанною і скелястою частинами кістки, закритими сполучнотканинними мембранами. В кістковому лабіринті розрізняють три відділи: кісткову завитку, три кісткових напівокруглих канали, які розміщені у трьох взаємоперпендикулярних площинах, і переддвір'я. В середині кісткового лабіринту знаходиться **перетинчастий лабіринт**, до складу якого входить орган рівноваги з перетинчастими напівкруглими каналами, овальним та круглим мішечками і орган слуху у вигляді перетинчастої завитки. Між стінками кісткового та перетинчастого лабіринтів зали-

шаються простори, заповнені рідиною — перилімфою. Порожнини перетинчастого лабіринту також містять рідину — ендолімфу. Ці порожнини з'єднуються через щілини в кам'янистій кістці з підоболонковими просторами головного мозку.

Органи чуття системи бокової лінії риб. Основною одиницею органів бокової лінії існують волосинкоподібні клітини – *нейромасти*, на зовнішньому кінці яких є одна велика волосинка - кнідоцелій і декілька невеликих волосинок – стероцилій. До основи клітини підходять еферентні і аферентні нерви. Нейромасти формуються з основного шару епідерміса. Вони локалізуються в борознах або незначних заглибленнях шкіри на поверхні голови і тулуба. У типових риб бокова лінія представляє собою довгий канал, проходячий вздовж тулуба по обидва боки (інколи паралельно основній лінії розвинені другорядні). Попереду, на голові, його продовжує складна сітка подібних каналів. Основний канал проходить над скроневою областю, потім звертає вниз і вперед під очницю, і направляється до рила. Це – підочний канал. Другий головний канал, розміщений над очницею попереду, називається надочним. Канали з двох сторін з'єднуються поперечним каналом в області потилиці. Потім канал проходить через область щоки і направляється вздовж нижньої щелепи. У деяких випадках на голові і тулубі можуть бути і додаткові канали.

У більшості риб органи бокової лінії заправлені у замкнені канали, які відкриваються назовні через певні інтервали. У багатьох кісткових риб система каналів знаходиться в товщі кісткових пластин черепа і луски, або знаходиться під лускою. Навпаки, у круглоротих невромасти сидять в ізольованих ямках, які розміщені в лінійному порядку. У деяких хрящових і кісткових риб канали нагадують відкриті жолобки.

Чутливі елементи бокової лінії – невромасти, утворені скупченням клітин які нагадують смакові цибулини. Волосинки клітин повністю вкриті з поверхні масою желеподібної речовини, яку секретують клітини невромастів; це так звана купула, яка вільно коливається під дією оточуючої води. Можливо, більша частина невромастів реагує на подразнення, розповсюджені водою, за рахунок того, що ці подразнення призводять до зміщення купули, а разом з цим до згинання волосиноподібних відростків. Подібні сенсори доповнюють зір, інформують рибу про рух предметів поблизу – ворогів або здобичу та різні перешкоди. Риба досить рідко має справу з візуально видимими орієнтирами. Сенсорні органи подібного роду надають інформацію про переміщення води відносно тіла, чим допомагають під час руху. Невромасти та їх клітини ще називають (з ембріогенезу) плакодами. Плакоди бокової лінії зв'язані з черепними нервами (УП, IX, X пари).

4.3 Серцево – судинна система

Судинна система бере участь в обміні речовин організму. Вона сприяє руху і створює певні шляхи для току крові, яка забезпечує зв'язок між зовнішнім середовищем і тканинами організму. Діяльність судинного апарату регулюється нервовою системою через аферентні та еферентні нервові провідники, а також за допомогою гормонів. Поживні речовини і кисень приносяться до більшості клітин з тканинною рідиною, в яку вони потрапляють з кров'яної плазми просочуванням її через стінки кровоносних капілярів. Ця рідина виносить від клітин речовини, що виділяються під час їх життєдіяльності, відтікаючи від тканин, вона спочатку рухається між клітинами, а потім всмоктується в лімфатичні капіляри. Таким чином, судинна система розділяється на дві частини — кровоносну і лімфатичну. Крім того, з судинною системою пов'язані кровотворні органи, які одночасно виконують і захисні функції. У процесі філогенезу кровоносна система вперше з'являється у червів. Система кровоносних судин у безхребетних незамкнена, у нижчих червів немає серця. Рух крові у судинах здійснюється завдяки ритмічному скороченню тіла. В організмі з розвиненою сіткою капілярів серце досягає значного розвитку, у риб воно двокамерне, у амфібій і рептилій — трикамерне, а у вищих рептилій (крокодилів), птахів і ссавців — чотирикамерне. Отже, еволюція кровоносної системи у зв'язку з ускладненням обміну речовин відбувалася у напрямку утворення незамкненої — з поступовим формуванням сітки капілярів і утворення замкненої судинної системи та формування серця.

Вся система органів кровообігу і кровотворення у процесі ембріогенезу розвивається з мезенхіми, лише частина оболонок серця походить із мезодерми. Спочатку кровоносні судини утворюються у стінці жовткового мішка, потім і в тілі зародка. У мезенхимі стінки жовткового мішка спочатку утворюються щільні клітинні скупчення — кров'яні острівці, клітини мають кулясту форму і щільно прилягають одна до одної. У подальшому периферійні клітини сплющуються, утворюючи ендотеліальну стінку судини, а ті, що розміщуються всередині острівця, перетворюються на формені елементи крові. Судини, що утворилися, з'єднуються між собою, формуючи жовткову судинну сітку. Спочатку в тілі зародка судини розвиваються у вигляді щілинноподібних порожнин, у яких клітини крові відсутні і ростуть вони назустріч судинам жовткового мішка, утворюючи єдину судинну сітку, після утворення якої починає розвиватися серце. Із судин жовткового мішка формені елементи крові поступово надходять у судини тіла зародка.

Кровоносні судини. Судинній системі властива дуже велика пластичність. Насамперед, це стосується мінливості густоти судинної

сітки, оскільки, залежно від потреби органа в поживних речовинах і кисню, в широких межах коливається кількість принесеної йому крові. Зміна швидкості кровотоку і кров'яного тиску призводить до утворення нових судин і перебудови тих, які є в органі, відбувається перетворення дрібних судин у більші з характерними особливостями будови їх стінки. Найбільші зміни спостерігаються в судинній системі при розвитку колатерального кровообігу. До складу серцево-судинної системи входить серце, що забезпечує закономірність руху крові та кровоносні судини: артерії, вени, артеріоли, венули, прекапіляри і капіляри. Стінки артерій і вен складаються з трьох оболонок: внутрішньої — *інтими*, середньої — *медії*, зовнішньої — *адвенциї*, у капілярах суцільною і постійною оболонкою є *ендотелій*. Однак рівень розвитку стінок артерій і вен тісно пов'язаний з функцією, яку виконує судина та гемодинамічними умовами, які в різних відділах судинного русла неоднакові.

Артерії несуть кров до капілярів під гідростатичним тиском (до 200 мм рт. ст.) під нагнітальною дією шлуночків серця. Механічні умови руху крові в артеріях відрізняються від венозних і тому будова їх стінок зумовлює гемодинамічні функції артеріального русла. Особлива міцність артеріальних стінок зумовлюється високим внутрішньосудинним тиском, а наявність у них еластичної тканини — швидким кровотоком, меншим діаметром артерій, порівняно з венами, а також нерівномірністю тиску й поштовхів. Залежно від діаметра і зв'язаної з цим гістологічної будови стінки розрізняють артерії м'язового, м'язово-еластичного та еластичного типів.

Артерії м'язового типу найбільш типові за будовою — у них добре і рівномірно розвинені усі три оболонки. Ці структури, проводячи кров, найбільш активно регулюють її приплив до тканин.

Внутрішня оболонка артерії м'язового типу складається з трьох шарів — ендотеліального, підендотеліального і внутрішньої еластичної мембрани. Ендотелій має вигляд тонкої пластинки, що складається із витягнутих по довжині судини клітин з овальними ядрами, які виступають в просвіт артерії.

Підендотеліальний шар більш розвинений у артеріях великого калібру і містить клітини зірчастої або веретеноподібної форми. Цей шар відіграє велику роль у репаративних процесах та перебудові судин. На межі із середньою оболонкою розміщена внутрішня еластична мембрана. Ця мембрана із комплексу нашарованих еластичних сіточок та пластинок і пронизана численними отворами, що мають значення у транспорті речовин.

Середня оболонка складається переважно із гладенької м'язової тканини, пучки клітин якої мають спіралеподібний хід, що відіграє роль при розтягуванні артерій під час руху тіла. Скорочення м'язової оболонки

має значення у регулюванні припливу крові до органів і тканин, залежно від їх потреби, а також підтриманні кров'яного тиску. Між клітинами м'язової тканини розміщується сіточка еластичних волокон, які разом з еластичними волокнами підендотеліально-го шару і зовнішньої оболонки формують єдиний еластичний каркас, який надає стінці пружності. На межі із зовнішньою оболонкою в артеріях великого калібру м'язового типу розміщується зовнішня еластична мембрана, що складається із щільного сплетення поздовжньо орієнтованих еластичних волокон.

Зовнішня оболонка складається з сполучної тканини, у якій колагенові волокна і сіточки еластичних волокон витягнуті в поздовжньому напрямку (по довжині судини). В зовнішній оболонці знаходяться нервові волокна і дрібні кровоносні судини (ваза вазорум), що живлять зовнішні шари стінки артерії. Як правило, ці судини судин є розгалуженнями навколосудинних артерій і вен, із яких може утворюватися колатеральний кровообіг. Через це при утворенні тромба живлення судинної сітки підтримується за рахунок другої, не ураженої судини. Живлення інтими та медії відбувається за рахунок крові, що тече в судині. Через отвори в мембрані, які змінюються під час пульсації, поживні речовини через цитоплазму ендотелію і його відростки надходять до м'язових клітин середньої оболонки (медії).

Вени — кровоносні судини, по яких кров від органів тече у праве передсердя, винятком є легеневі вени, що несуть збагачену киснем кров (артеріальну), у ліве передсердя. Стінка вен, так як і стінка артерій, складається з трьох оболонок — інтими, медії і адвентиції, однак вони можуть мати різне співвідношення гістологічних елементів. Більшість вен однакового діаметру з одноіменною артерією мають тоншу стінку і ширший просвіт. У зв'язку з гемодинамічними умовами — низький тиск (65—85 мм рт.ст.) і незначна швидкість кровотоку (близько 10 мм/с), у стінці вен порівняно слабо розвинені еластичні компоненти і менше м'язової тканини в медії. Це забезпечує зміну конфігурації вен (спадання, розширення при закупорках). Значну роль у гемодинаміці венозних судин відіграють клапани, які розміщуються у венах таким чином, що пропускають вільно кров в напрямку серця, препиняючи її рух в зворотному напрямку. Кількість клапанів більше в тих венах, у яких кров тече в напрямку, протилежному дії сил тяжіння (вени кінцівок). Залежно від характеру розвитку, в стінці м'язових елементів розрізняють вени м'язового і безм'язового типів.

Судини мікроциркуляторного русла. У місцях переходу артеріального русла у венозне в органах і тканинах формується густа сітка дрібних прекапілярних, капілярних та посткапілярних судин (рис.4.1). Цей комплекс дрібних судин забезпечує кровонаповнення органа, транссудинний обмін і тканинний гомеостаз, що об'єднують терміном

мікроциркуляторне русло. До його складу входять різні артеріоли, прекапіляри, капіляри, посткапіляри, венули і артеріоло-венулярні анастомози.

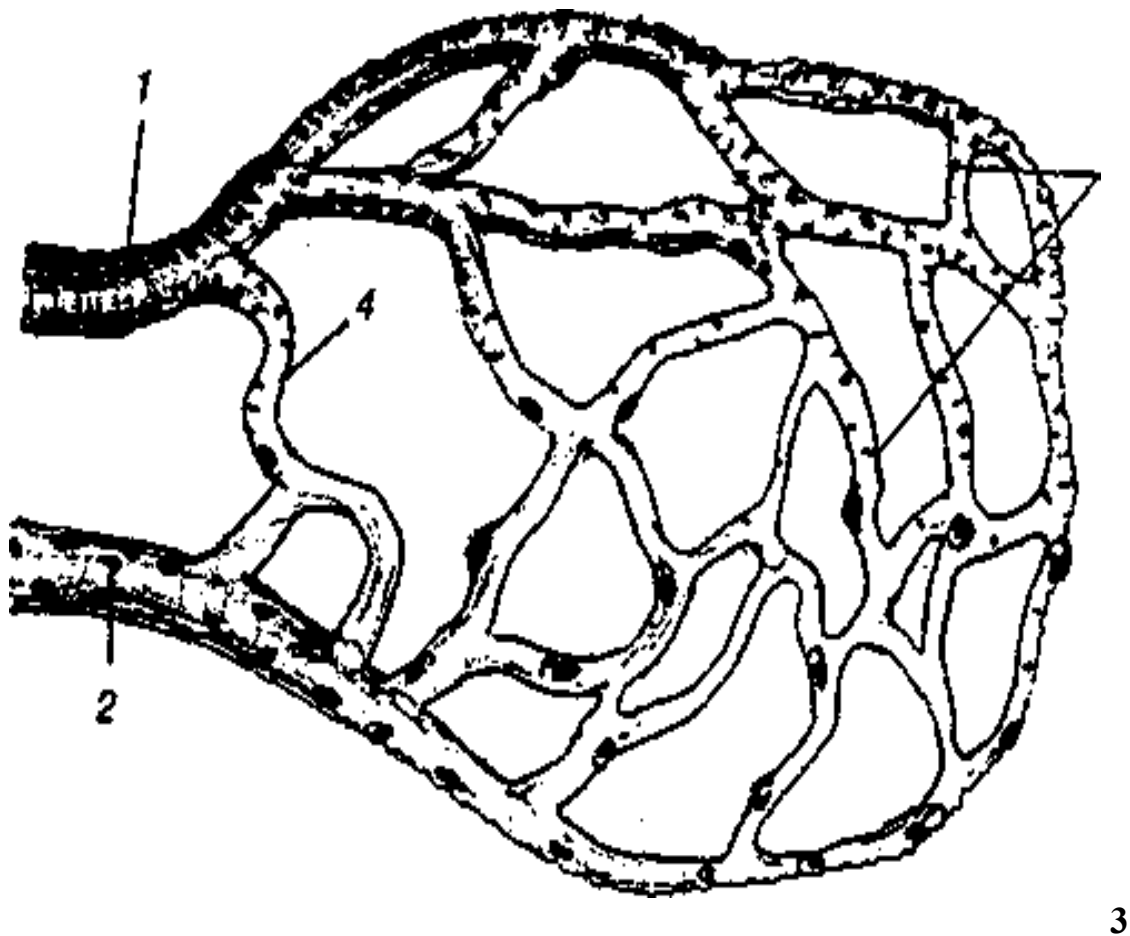


Рис. 4.1 Схема судин гемомікроциркуляторного русла:

1 — артеріола; 2 — венула; 3 — капілярна сітка;
4 — артеріоло-венулярний анастомоз

Капіляри — найважливіші елементи мікроциркуляторного русла, в яких відбувається газообмін та обмін поживних речовин між кров'ю і оточуючими тканинами. В більшості органів між артеріолами і венулами в рихлій сполучній тканині утворюються розгалужені капілярні сіточки. Чим інтенсивніший обмін речовин в органі, тим густіша капілярна сітка. Капілярні сітки постійно знаходяться в стані перебудови. В органах і тканинах значна кількість капілярів не функціонує, а в їх зменшеній порожнині циркулює лише плазма крові. Капілярні сітки зустрічаються і між одноіменними судинами, наприклад, венозні капілярні сітки в дольках печінки, аденогіпофізі, артеріальні — в ниркових клубочках. Капіляри — найвузчі судинні трубочки, їх калібр, в середньому,

відповідає діаметру еритроцита (7—8 мкм), однак, залежно від функціонального стану і органної спеціалізації діаметр капілярів може бути різним. Малі капіляри (діаметр 4—5 мкм) у міокарді, синусоїдні (30 мкм) у часточках печінки, кістковому мозку, органах внутрішньої секреції.

Стінка капілярів складається із кількох структурних елементів. Внутрішню вистилку формує шар ендотеліальних клітин, розміщених на базальній мембрані, в якій містяться клітини — перицити (адвентиціальні клітини Руже). Навколо базальної мембрани розміщуються адвентиціальні клітини та ретикулінові волокна. Залежно від особливостей будови ендотеліальної вистилки та базальної мембрани розрізняють три типи капілярів: **загального типу** із суцільною ендотеліальною вистилкою, **фенестровані** — між ендотеліальними клітинами знаходяться субмікроскопічні отвори, **синусоїдні** — з широкими міжклітинними щілинами, через які можуть проникати формені елементи крові (рис. 4.2).

Інтима вистелена плоскими ендотеліальними клітинами, які витягнуті по довжині капіляра і мають дуже тонкі (менше 0,1 мкм) периферійні безядерні ділянки. Тому, при світловій мікроскопії поперечного зрізу капіляра простежується лише ділянка розміщення ядра товщиною 3—5 мкм. Ядра ендотеліоцитів частіше овальної форми. На зовнішній і внутрішній поверхнях ендотеліоцитів є численні піноцитозні пухирці, що свідчить про інтенсивні процеси поглинання та перенесення речовин через цитоплазму цих клітин. Ендотеліальні клітини мають здатність до швидкого набрякання, після чого, віддаючи рідину, вони зменшуються у висоті, змінюючи величину просвіту капіляра, що в свою чергу впливає на проходження через нього формених елементів крові. Крім того, при електронній мікроскопії у цитоплазмі виявлені мікрофіламенти, що зумовлюють скоротливі властивості ендотеліоцитів. У цьому суцільному шарі плазмолемі сусідні ендотеліальні клітини максимально зближені і утворюють єдину систему щільного непроникного контакту.

Лімфатичні судини. Тканинна рідина, яка утворюється із плазми випотіванням її із капілярів, виходячи за межі кровоносного русла, заповнює всі міжклітинні простори. Із міжклітинних проміжків тканинна рідина всмоктується у лімфатичні капіляри, із яких рухається у лімфатичні судини, де перетворюється у лімфу. До складу системи лімфатичних судин входять елементи мікролімфоносного русла — лімфатичні капіляри й посткапіляри, внутрішньо- і позаорганні лімфатичні судини, які відводять лімфу від органів, і головні лімфатичні стовбури — грудна та права протоки, що впадають в краніальну порожнисту вену. Лімфатичні судини утворюють систему відтоку лімфи, в якій вона циркулює в одному напрямку по лімфатичних капілярах і судинах. З лімфою від тканин відводяться продукти обміну, крупномолекулярні речовини, мікроорганізми та інші частинки. Лімфатичні капіляри являють собою

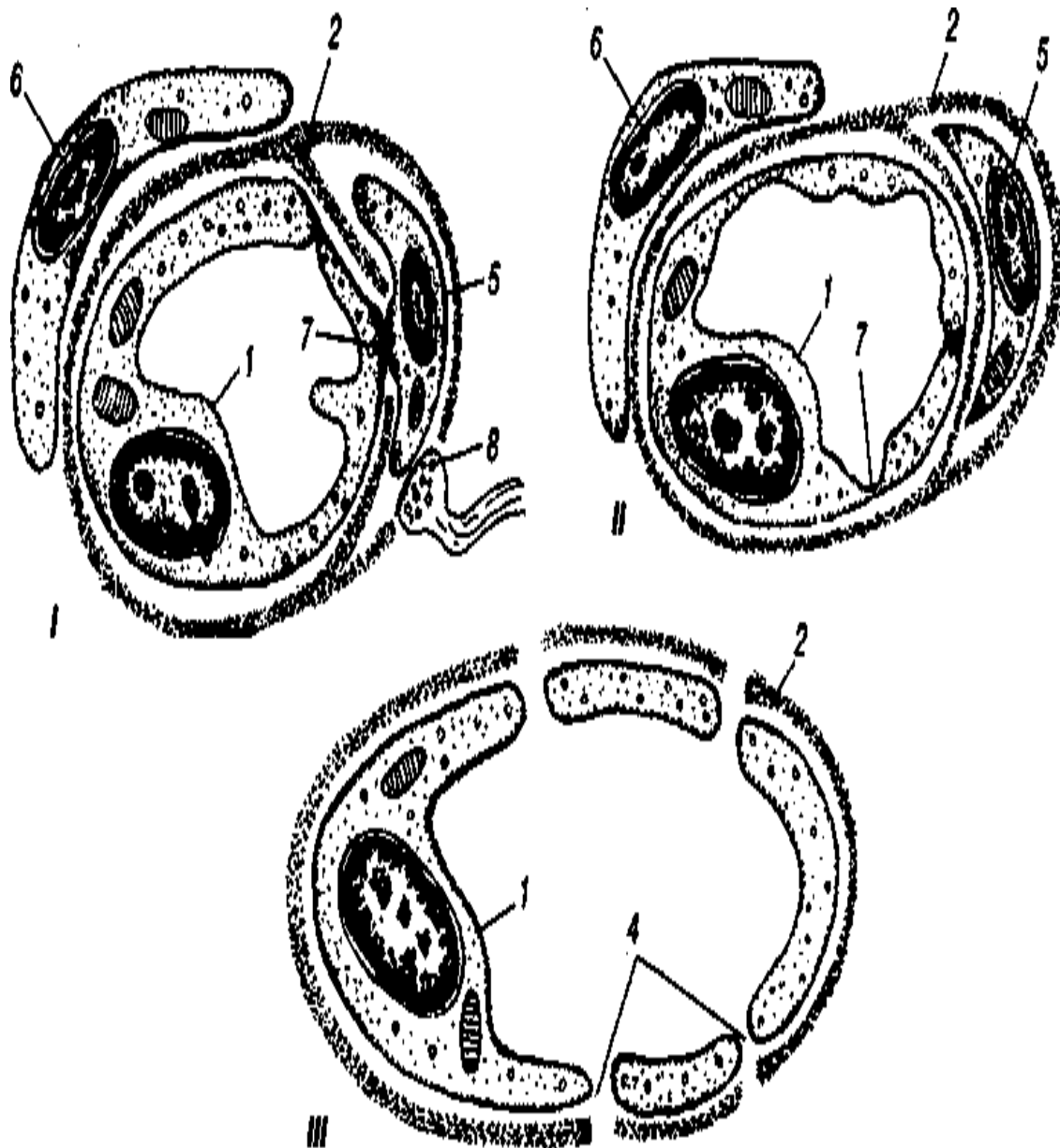


Рис. 4.2 Три типи капілярів:

I — гемокапіляр з суцільною ендотеліальною клітиною та базальною мембраною; *II* — гемокапіляр із фенестрованим ендотелієм та суцільною базальною мембраною; *III* — синусоїдний гемокапіляр із щілинними отворами в ендотелії та переривчастою базальною мембраною

1 — ендотеліоцит; *2* — базальна мембрана; *3* — фенестри; *4* — щілини (пори); *5* — перицит; *6* — адвентиційна клітина; *7* — контакт ендотеліоцита та перицита; *8* — нервові закінчення

замкнуті з одного кінця тонкостінні трубочки, які розгалужуючись і з'єднуючись, формують в органах крупнопетлисті сітки. Лімфатичні капіляри відсутні в головному та спинному мозку, кістках, гіаліновому хрящі, рогівці та кришталику ока. Їх діаметр в кілька разів перевищує діаметр гемокапілярів. Стінка лімфокапілярів складається лише з плоских ендотеліальних клітин, до зовнішньої поверхні яких прикріплюються особливі «якірні» мікрофіламенти, завдяки яким забезпечується міцне прикріплення ендотеліальної трубочки до колагенових фібрил навколишньої сполучної тканини, базальна мембрана у них відсутня. Між ендотеліальними клітинами є щілиноподібний простір, через який в порожнину капілярів проникають крупномолекулярні речовини, інші часточки і клітини, в цитоплазмі ендотеліоцитів виявляють актинові мікрофіламенти, скорочення яких регулює проникність стінки.

4.4 Органи гемопоезу та імунологічного захисту

Джерелом первинних недиференційованих формених елементів крові у ембріональному гемопоезі колоротих є клітини мезенхіми, які утворились із вентральних країв спланхнотомів ще до їх з'єднання. Ця “кров'яна” мезенхіма представляє собою щільне скупчення клітин, які з'єднались між собою сіткою цитоплазматичних перекладин. Поверхневі клітини цього скупчення перетворюються в стінки кровоносних судин, а глибші – в клітини крові. Утворена первинна кров'яна клітина **гемоцитобласт**, із якої формуються усі клітини крові, має крупні розміри (у лосося 14x14 мкм). Їх характерною особливістю є велике ядро, яке займає більшу частину клітини, з ніжною хроматиною зернистістю та декілька ядерець. Цитоплазма цих клітин базофільна. Гемоцитобласти розмножуються шляхом мітозу. У ембріонів деяких сигових риб на стадії пульсуючої серцевої трубки, коли ще відсутня система кровообігу, існує спеціалізований провізорний орган кровотворення, утворений з кров'яного островка. Він має вигляд видовженого міхурця, вистеленого ендотелієм, розміщений на жовтковому міхурі і має зв'язок з венозним синусом серця. В цьому міхурі відбувається гемопоез. У личинок колоротих гемоцитопоез відбувається в спіральному клапані кишечника. В зв'язку з цим, спіральний клапан піскорийки може бути гомологізованим із селезінкою і нирками кісткових риб та з іншими кровотворними органами. У дорослих міксин кровотворення відбувається у лімфоїдній тканині кишечника, у міног – у нирках, жировій клітковині, у лімфоїдній тканині стравоходу і кишечника. У поперечноротих після розсмоктування жовткового міхура функція лейкопоеза переходить до лімфоїдної тканини селезінки, яєчників,

нирок і до стінок стравоходу де знаходяться особливі тіла – лейдігові органи, в яких відбувається утворення як білих, так і червоних кров'яних тілець. Найбільш суттєву роль у процесі кровотворення у перерахованих риб відіграє нирка. Вогнища кровотворення у ганоїдних риб зібрані у селезінці і нирках, а у осетрових також в спіральній складці кишечника і в головних хрящах над довгастим мозком і мозочком. При посиленні кровотворення еритропоез розповсюджується і на все кров'яне русло.

У кісткових риб головну роль в процесі кровотворення виконують нирки, кількість гемоцитобластів в яких у шість разів більша, ніж в селезінці. Селезінка є органом концентрації фагоцитозу і резорбції еритроцитів. Переднирка, яка закладається в ембріогенезі кісткових риб, втрачає свою видільну функцію і набуває кровотворної.

Тимус (Thymus) існує в усіх хребетних і необхідний в початковому періоді розвитку. Він складається з м'якого залозистого матеріалу, по різному устроєного в області зябр і глотки. Для тимуса характерні ретикулярні клітини, утворюючи суцільну сітку в мозковій речовині. Кіркова речовина складається здебільшого з лімфоцитів та ретикулярної

сітки, комірки якої мають два типи тканин: білу і червону пульпу. У риб кожен зябровий синус може утворювати бруньку тимуса.

Селезінка (Lien) – найбільший в тілі хребетних орган скупчення ретикулярної тканини і найважливіша область вироблення, накопичення і руйнування клітин крові. Вона також приймає участь у захисті від захворювань. У більшості хребетних це червонуватий орган, розміщений біля шлунка у верхній брижі і оточений капсулою з сполучної тканини. Сполучна тканина проникає всередину, утворює пульпу. Біла пульпа вміщує скупчення лімфоцитів. Червона пульпа включає значну долю еритроцитів. У риб пульпа здебільшого червона. У кільцеворотих і двоякодишних риб селезінка як орган не сформована. Вона представлена шаром ретикулярної тканини, яка оточує більшу частину кишки. У риб хрящових та променистоперих селезінка сформувалась самостійним органом. У більшості риб вона стрічкоподібна, проходить вздовж кишечника. Однак, у деяких риб вона має компактну форму.

Гемопоез у дорослих риб має свої особливості. Значний час період дозрівання еритроцитів відбувається у кровоносних судинах. Суттєвим джерелом клітин крові на протязі усього життя залишаються нирки. У хрящових риб лейкоцити формуються в гонадах. У кісткових риб гемопоезичні тканини існують у печінці. У осетра і веслоноса кровотворна тканина оточує серце. Маса лімфоїдної тканини знаходиться у стінках кишечника і глотки, а в акулівих ще й у стравоході. У вищих хребетних основний центр кровотворення – кістковий мозок.

4.5 Ендокринна система

Ендокринна система являє собою комплекс залозистих органів та поодиноких клітин, розсіяних в організмі, які продукують біологічно активні речовини — гормони. Органи ендокринної системи не мають вивідних протоків, дуже васкуляризовані, їх гормони надходять у кров або лімфу. Гормони чинять свій специфічний дистантний вплив на клітини та органи, що названі клітини-цілі. Кожний гормон може діяти при умові, що він розпізнається і зв'язується клітинами-рецепторами, які знаходяться на клітинах-цільях. При цьому гормон повинен чітко відповідати рецептору за принципом відповідності «ключа» (гормон) до «замка» (рецептор плазмолемі). Зв'язування гормона з рецептором активізує фермент **аденилатциклаза**, який в свою чергу викликає утворення циклічного аденозинмонофосфату (ЦАМФ) із аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ). Молекули циклічного аденозинмонофосфату активізують внутрішньоклітинні ферменти, що надає клітині-ціль стану функціонального збудження.

Разом з нервовою системою органи ендокринної системи забезпечують регуляцію та координацію основних функцій організму: обмін речовин, соматичний ріст, репродуктивні функції та інші. Ендокринні залози в тісному зворотному взаємозв'язку функціонують між собою, підтримують гомеостаз організму.

За хімічним складом гормони є похідними амінокислот, глікопротеїдами, стероїдами. Паренхіма органу епітеліального чи нервового походження утворює тяжі, фолікули, або різного розміру острівці, клітини яких тісно контактують з мікроциркуляторним руслом.

Залежно від походження, будови, топографії та інших показників ендокринна система представлена такими основними групами:

I. Центральні регуляторні утворення ендокринної системи

1. Гіпоталамус (нейросекреторні ядра)
2. Гіпофіз
3. Епіфіз

II. Периферійні ендокринні залози

1. Щитовидна залоза
2. Паращитовидна залоза
3. Надниркові залози:
4.
 - а) кіркова речовина
 - б) мозкова речовина

III. Органи, що об'єднують ендокринні та не ендокринні функції

1. Гонади:
 - а) яєчники

- б) сім'яники
- 2. Плацента
- 3. Підшлункова залоза
- 4. Нирки

IV. Дисоційована ендокринна система

- 1. Нейроендокринні клітини групи ПОДПА (АРІЮ) нервового походження
- 2. Одинокі гормонопродукуючі клітини (не нервового походження).

До ендокринної системи входять залози і окремі клітини, здатні продукувати гормони, останні виробляються у надзвичайно малій кількості. Для ендокринних органів характерна дистантна дія на організм. Гормони являються посередниками при регуляції функцій органів та їх систем. Ендокринні залози мають ряд спільних рис будови: в них відсутні вивідні протоки, мають добре розвинуте мікроциркуляторне русло. В клітинах — продуцентах гормонів (ендокриноцитах) виявляються специфічні гранули, в яких нагромаджуються біологічно активні речовини. Клітини ендокринних органів утворюють характерні скупчення у вигляді трабекул або пухирців (фолікулів). Серед гормонів розрізняються слідуючі класи-пептиди (олігопептиди, поліпептиди, глікопептиди); похідні амінокислот (нейроаміни) та стероїди (статеві гормони, кортикостероїди).

Потрапляючи в кров або лімфу, вони вступають у специфічний зв'язок з рецепторами на поверхні клітин у складі органів-цільей. При цьому молекула гормона, яка циркулює з током крові або лімфи, «впізнає» свій рецептор на поверхні тієї чи іншої клітини-цільі. Зв'язування гормона з рецептором викликає об'ємно-просторові зміни.

В основі взаємодії між окремими ланками ендокринної системи, а також між ендокриноцитами і клітинами-цільями лежить принцип зворотного зв'язку.

ЦЕНТРАЛЬНІ РЕГУЛЯТОРНІ УТВОРЕННЯ ЕНДОКРИННОЇ СИСТЕМИ

Гіпоталамус (hypothalamus) — вищий центр ендокринних функцій. Він контролює і об'єднує усі вісцеральні функції організму та ендокринні механізми регуляції з нервовими. Займає базальну частину проміжного мозку і оточує своєю речовиною нижню половину третього мозкового шлуночка. У сірій речовині гіпоталамуса знаходиться 32 пари ядер, розміщених в передній, середній і задній зонах. У передній зоні знаходяться дві пари ядер, що складаються із великих пептидохолінергічних нейросекреторних клітин. Це супраоптичні та паравентрикулярні ядра. Клітини супраоптичних ядер продукують гормон

вазопресин, він викликає скорочення міоцитів судин, чим зумовлює підвищення тиску крові; регулює обмін води, оскільки впливає на зворотне всмоктування води в сечових каналцях нирок. З урахуванням цієї дії вазопресин називають антидіуретичним гормоном. Також важливу роль відіграє вазопресин у регуляції температури тіла, діяльності серцевосудинної системи. Нейросекреторні клітини паравентрикулярних ядер синтезують **окситоцин**, який сприяє скороченню міоцитів матки та молочної залози. Гормони супраоптичних та паравентрикулярних ядер по аксонах нейросекреторних клітин нагромаджуються у задній частці гіпофіза, потім надходять у кров.

Середня зона гіпоталамуса містить дрібні пептидоадренергічні клітини, вони об'єднуються в дорсомедіальне, вентромедіальне, супрахізматичне ядра та преоптичну зону. Клітини цих ядер синтезують біологічно активні речовини, названі **ліберинами** і **статинами**, які впливають на клітини передньої частки гіпофіза. Ліберини і статини об'єднують спільною назвою — релізінг-факторів. Ліберини стимулюють продукцію і виведення у кров гормонів гіпофіза до секреції відповідних тропних гормонів, які впливають на клітини-целі. Крім того, гіпоталамус надсилає свої імпульси до регульованих ефекторів прямо по симпатичних або парасимпатичних нервах останніх, без опосередкування гіпофізом, тобто парагіпофізарно.

Нейросекреторна діяльність гіпоталамуса, в свою чергу, зазнає впливу вищих відділів головного мозку, особливо лімбічної системи, мигдалевих ядер, гіпокампа та епіфіза.

Гіпофіз (hypophysis cerebri) належить до центральних регуляторних органів ендокринної системи. Гіпофіз продукує гормони, дії яких спрямовані на регуляцію функції периферійних залоз ендокринної системи, а також на обмін речовин клітин організму неендокринної природи. Розвиток гіпофіза відбувається за рахунок взаємодії двох ембріональних зачатків — епітеліального та нейрального.

Таким чином, ембріональний розвиток зумовив будову гіпофіза. Він складається із двох частин: адено- та нейрогіпофіза. До складу аденогіпофіза входять передня (дистальна), проміжна та туберальна частки. Четвертою часткою гіпофіза (*рис.4.3*) є нейрогіпофіз, який за походженням є нейроглі- альним. **Передня частка** утворена розгалуженими епітеліальними трабекулами, проміжки між останніми містять рихлу сполучну тканину та синусоїдні капіляри. Серед ацидофільних ендокриноцитів розрізняють соматотропоцити. Вони продукують соматотропний гормон (СТГ), який впливає на білковий обмін, чим стимулює ріст тіла. Другим різновидом ацидофільних ендокриноцитів є мамотропоцити, вони продукують лактотропний гормон (ЛТГ) — пролактин. Основне значення ЛТГ полягає в активізації біосинтезу молока

в молочній залозі. Усі ацидофільні ендокриноцити продукують гормони, що за своєю хімічною природою є поліпептидами. Серед базофільних ендокриноцитів розрізняють гонадотропні та тиротропні клітини. Гонадотропоцити синтезують фолікулостимулюючий гормон (ФСГ-фолітропін), який впливає на проліферацію сперматогоній сім'яників та фолікулярних клітин яєчника. Другий — лютеїнізуючий гормон (ЛГ-лютропін), його функція полягає у стимуляції жовтого тіла яєчника та стимуляції статевих гормонів самця інтерстиціальними клітинами сім'яника..

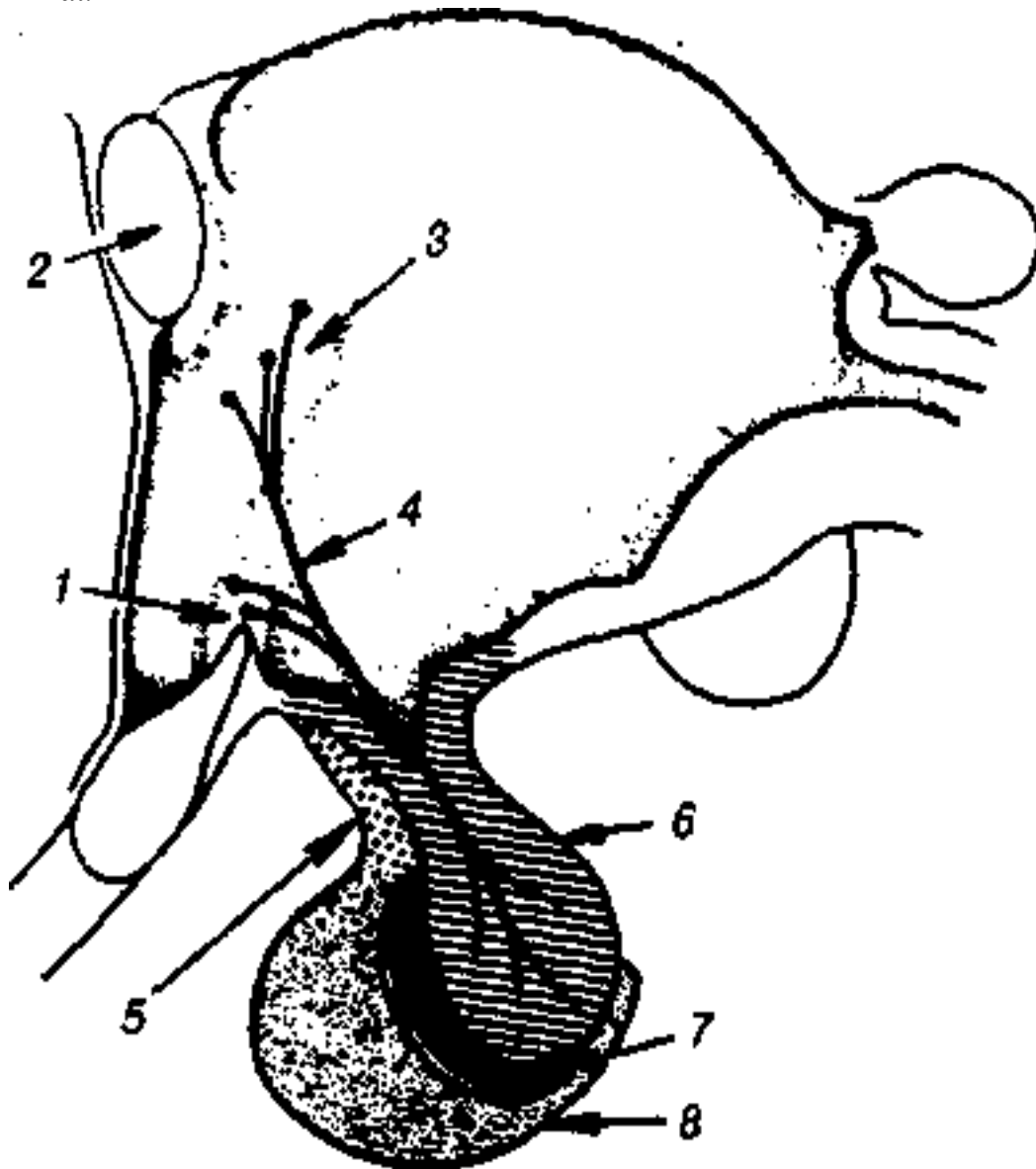


Рис. 4.3 Схема гіпоталамо-гіпофізарного тракту:

- 1 — супраоптичне ядро; 2 — передня комісура; 3 — паравентрикулярне ядро; 4 — гіпоталамо-гіпофізарний тракт; 5 — торбкова частина; 6 — задня частина; 7 — проміжна частина; 8 — передня частина

Тиротропоцити продукують тиротропний гормон — тиротропін, який впливає на щитовидну залозу.

Крім названих ацидофільних та базофільних ендокриноцитів, передня частка гіпофіза містить третю групу хромофільних клітин, названих кортико-тропоцитами. Ці клітини займають переважно центральну зону передньої частки гіпофіза. Вони продукують білковий адренкортикотропний гормон—АКТГ-кортикотропін, який підвищує гормоноутворюючу функцію кіркової частини наднирників.

Проміжна частка гіпофіза в препаратах має вигляд базофільної смужки епітелію. Її клітини здатні продукувати білковий або слизовий секрет, який нагромаджується, утворюючи фолікулярні кісти. Функціональне значення проміжної частки гіпофіза достовірно встановлено лише для нижчих пойкилотермних хребетних тварин, у яких меланостимулюючий гормон (МСГ) має провідне значення у регуляції забарвлення тіла. Проміжна частка аденогіпофіза містить меланоцитостимулюючий гормон (мелано-цитотропін), а також ліпотропін — гормон, що бере участь у метаболізмі ліпідів.

Нейрогіпофіз (задня частка) утворена клітинами епендими, які називають пітуїцитами. Нейрогіпофіз акумулює вазопресин та окситоцин, які продукуються великими пептидохолінергічними нейросекреторними клітинами переднього гіпоталамуса. Аксони цих нейросекреторних клітин досягають нейрогіпофіза, де нагромаджуються секреторні гранули окситоцину та вазопресину. Термінали контактують з капілярами, у які й надходять гормони.

Епіфіз (шишкоподібне тіло — epiphysis cerebri) один із центральних органів ендокринної системи. Знаходиться епіфіз між півкулями великого мозку та мозочком. Зовні він обмежений сполучнотканинною капсулою, її прошарки проникають всередину органа, розгалужуються і поділяють його паренхіму на часточки. Паренхіма епіфіза містить секретуючі клітини — **пінєалоцити** та **гліальні** клітини — гліоцити, які відносять до астроцитної глії. Функція епіфіза складна й різноманітна. Епіфіз затримує розвиток статевої системи, гальмує статеву функцію, остання зумовлюється тим, що пінєалоцити продукують серотонін, який в епіфізі перетворюється у мелатонін. Як вважають, це нейроамін пригнічує секрецію гонадоліберину гіпоталамусом та гонадотропінів передньої частки гіпофізів. В той же час пінєалоцити продукують ряд білкових гормонів, серед них антигонадотропін, який послаблює секрецію лютропіну передньої частки гіпофіза. Епіфіз забезпечує регуляцію фотоперіодичності роботи органів і систем організму, його циркадних ритмів — коливання активності клітин у зв'язку із зміною дня та ночі. Вікова інволюція епіфіза настає у ранньому віці.

ПЕРИФЕРІЙНІ ЛАНКИ ЕНДОКРИННОЇ СИСТЕМИ

Щитовидна залоза (gl. thyreoidea).

Перенхіма щитовидної залози містить клітини двох типів. Одні з них — **тироцити**. Їх функціональне значення полягає у синтезі йодовмісних гормонів — тетрайодтироніну (тироксину) та трийодтироніну. Вони регулюють окислювальні процеси, які впливають на всі види обміну речовин, що відбуваються в організмі.

Другий різновид паренхіми — **парафолікулярні** клітини (клітини К) розвиваються із нейробластів нервового гребеня.

Тироцити своєю апікальною поверхнею шляхом ендоцитозу фагоцитують частини інтрафолікулярного колоїду, які всередині цитоплазми перетворюються у внутрішньоклітинні краплі колоїду (рис. 4.4). Лізосоми з'єднуються з ними, після їх розщеплення утворюються тиреоїдні гормони, які через базальну частину тироцита надходять у загальний кровообіг.

Надниркова залоза (gl. suprarenalis). ..Надниркові залози є парними залозами. До їх складу входить **кіркова** та **мозкова** частини, об'єднані в один орган. Зовні надниркові залози обмежені сполучнотканинною капсулою, її зовнішня частина щільна, а внутрішня рихліша; від капсули всередину органа проходять тонкі прошарки, які поряд з капілярами та нервами залягають між тяжами паренхіми. Під капсулою знаходиться тонкий прошарок дрібних епітеліальних клітин, за їх рахунок регенерує кіркова речовина.

Кіркова речовина утворена поверхневою — дуговою, середньою — пучковою і глибокою — сітчастою зонами. Ендокриноцити пучкової зони синтезують **глюкокортикоїдні** гормони (**кортизон**, **гідрокортизон**, **кортикостерон**), які регулюють обмін вуглеводів, білків, ліпідів, стимулюють енергетичний обмін, пригнічують запальні процеси. Клітини сітчастої зони синтезують **анδροгенстероїдний** гормон, подібний до тестостерону, частково — естрогени та прогестерон. **Мозкова речовина** міститься у центральній частині наднирника. До її складу входять хромофінні клітини, симпатичні нейрони, нервові волокна та синусоїдні капіляри. Хромофінні клітини великого розміру, серед них розрізняють епінефроцити та норепінефроцити. Епінефроцити — світлі клітини, містять секреторні гранули, продукують **адреналін**. Цитоплазма норепінефроцитів має темний вигляд, містить секреторні гранули гормону **норадреналіну**. Норадреналін та адреналін відносять до катехоламінів. Адреналін посилює роботу серця, бере участь в регуляції вуглеводного обміну. Норадреналін є медіатором нервоних судин та підвищує кров'яний тиск, впливає на нейросекреторну функцію гіпоталамуса.

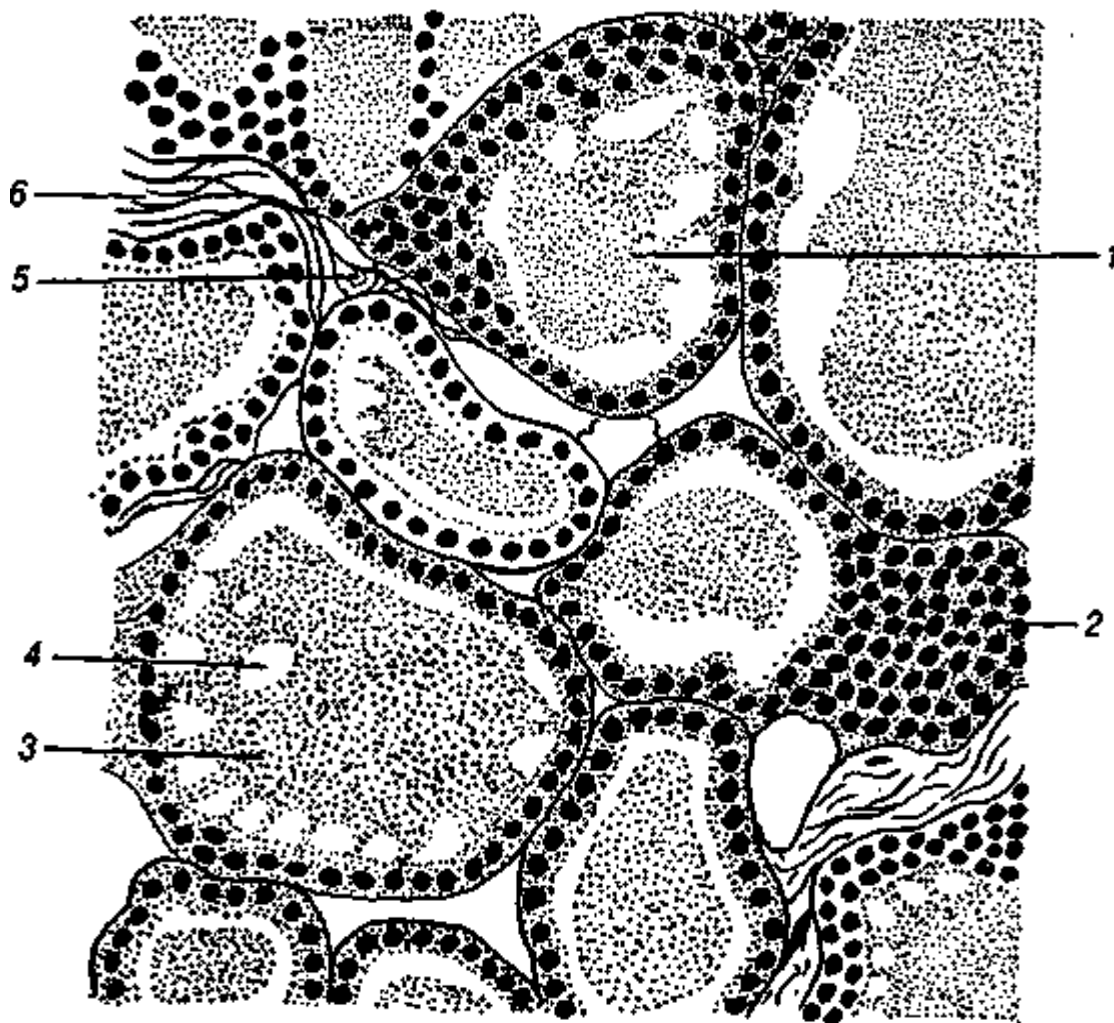


Рис. 4.4 Щитовидна залоза:
 1 — фолікул; 2 — стінка фолікула; 3 — колоїд;
 4 — вакуоля; 5 — капіляр; 6 — волокна.

ДИСОЦІЙОВАНА ЕНДОКРИННА СИСТЕМА

Розрізняють два види клітинних елементів дисоційованої ендокринної системи. Клітини, що є похідними нейробластів нервового гребеня, які зберігають здатність утворювати нейроаміни, поєднуючи її з продукцією олігопептидних гормонів. Клітини цієї групи об'єднують у групу ARID-клітини, якій в українській транскрипції відповідає абревіатура ПОДПА (поглинання та декарбоксилювання попередників амінів). Нейроендокринні клітини групи ПОДПА зустрічаються у головному мозку та інших органах, як ендокринних, так і не ендокринних. Прикладом нейроендокринних клітин цієї групи, що знаходяться в ендокринних органах, є парафолікулярні клітини щитовидної залози та хромофільні клітини мозкової

речовини надниркової залози, а в не ендокринних — деякі спеціалізовані нейрони головного мозку, травної системи, серця, мелатонін-синтезуючі клітини епіфіза, регуляторні олігопептиди. Регуляторні олігопептиди системи ПОДПА забезпечують місцеву, а також дистантну регуляцію діяльності органів систем організму, їхня функція не залежить від гіпофіза, проте тісно пов'язана з дією нервових імпульсів, що надходять по симпатичних і парасимпатичних стовбурах. Це поодинокі гормоноутворюючі клітини, що не є похідними нейробластів, а належать іншим тканинам. До них відносяться гландулоцити сім'яників, які продукують гормон тестостерон і клітини зернистого шару фолікулів яєчника, які виробляють естрогени і прогестерон. Названі клітини продукують стероїдні гормони і активізуються аденогіпофізарними гонадотропінами. Клітини цієї групи не здатні декарбоксилувати амінокислоти й продукувати аміни.

4.6 Шкіра та її похідні

Шкіра (cutis) займає значне місце в забезпеченні важливих функцій тваринного організму. Вона захищає його від механічних, фізичних та хімічних пошкоджень. Епідерміс, особливо його роговий шар, є бар'єром для хвороботворних мікроорганізмів. Шкіра забезпечує в організмі видільну функцію та терморегуляцію, бере участь у водно-сольовому обміні, депонує кров, воду й інші речовини, синтезує вітамін D, є рецепторним полем. Будова шкіри ссавців має специфічні її утворення у вигляді волосся, залоз, у риб — луски та ін. Шкіра розвивається із двох ембріональних зачатків: із ектодерми зародка розвивається епідерміс; власне шкіра та підшкірний шар формуються мезенхімою, що є похідною дерматомів.

До складу шкіри входять: *епідерміс, власне шкіра та підшкірна жирова клітковина*.

Епідерміс — це багат шаровий плоский зроговілий епітелій. Товщина та клітинний склад його варіюють, залежно від виду та породи тварини, а також інших факторів. В епідермісі виділяють п'ять шарів епідермоцитів: *базальний, остистий, зернистий, блискучий, зроговілий*.

Базальний — найглибший шар, розміщений на базальній мембрані, називають камбіальним. У ньому шляхом мітозу утворюються нові клітини, які переходять у вищележачий остистий шар. Межа базального шару епідермоцитів з сосочковим шаром шкіри не рівна, що збільшує поверхню їх контакту між собою. Серед клітин базального шару зустрічається інший, другий вид клітин з відростками — меланоцити, продукують пігмент меланін.

Остистий (шипуватий) шар у своєму складі має кілька рядів клітин

багатогранної форми. Численні остисті відростки суміжних клітин пов'язані десмосомами; межі клітин відокремлені одна від другої вузькими щілинами. Поряд з остистими епідермоцитами знаходяться клітини Лангерганса.

Зернистий шар утворюється 2—4 рядами клітин, що щільно прилягають між собою; у їх цитоплазмі знаходяться гранули кератогіаліну і кератосом — сферичні ламелярні гранули. Кератосомі містять ліпіди та гідролітичні ферменти, чим забезпечують захист від дифузії води через шкіру на поверхню тіла.

Блискучий шар характеризується невеликою товщиною, гомогенним виглядом. В цитоплазмі клітини цього шару входить елеїдин, він є продуктом перетворення кератогіаліну, що знаходиться у зернистому шарі. В блискучому шарі межі клітин не виділяються, а ядра не виявляються.

Зроговілий шар утворюється шарами нижче лежачих клітин, які закінчують процес зроговіння, пов'язаний із змертвінням клітин, що супроводжується періодичною зміною цього шару. Останній поступово відпадає і замінюється новим за рахунок глибших шарів. На поверхні епідермісу кожний епідермоцит перетворюється в одну лусочку, яка поступово злущується. Цитоплазма лусочок обмежена роговою оболонкою і містить кератинові фібрили.

Власне шкіра. В ній розрізняють *сосочковий* і *сітчастий* шари. Сосочковий шар розміщується безпосередньо під епідермісом, відокремлюючись від останнього базальною мембраною. Сосочковий шар складається із рихлої сполучної тканини. Остання утворює сосочки, які розміщуються між гребінцями епідермісу. В сосочковому шарі знаходиться значна кількість клітин, серед яких найбільше фібробластів, макрофагів, тканинних базофілів, пучків міоцитів, які, місцями, пов'язані з кореннями волосся. Сосочковий шар багатий на розгалужені судини мікроциркуляторного русла, нервові волокна та їх закінчення. Він поступово переходить у сітчастий шар, який утворений щільною неоформленою сполучною тканиною, розміщеною пучками, що мають різне спрямування, переплітаються між собою і утворюють сітчасте плетиво. Товщина пучків змінюється залежно від ділянки тіла, товщини шкіри, а також виду, породи, статі та віку тварини. В сітчастому шарі шкіри знаходяться коріння волосся, сальні та потові залози.

Підшкірний шар складається з пухкої сполучної тканини. З'єднує шкіру з глибшими тканинами та органами, зумовлює зміщення її щодо нижче лежачих частин тіла, являє собою жирове депо, пом'якшує дії на шкіру з боку зовнішнього середовища. Нагромадження жиру в підшкірному шарі обмежує тепловіддачу. Крім жирових клітин, у підшкірному шарі є фібробласти. У повіках, губах та деяких інших місцях

тіла підшкірний шар відсутній.

Луска. У риб за способом розвитку та особливостями будови розрізняють три види луски – плакоїдну, ганоїдну і кісткову.

Плакоїдна луска представляє собою самий древній вид окостіння. Вона розвивається на межі епідермісу і коріума. В її утворенні приймають участь обидва шари. Спочатку з'являються потовщення епідермісу, під яким скупчується мезенхіма. Вона перетворюється у конусоподібне утворення. Клітини конуса набувають форми циліндра і утворюють емалевий орган. Вони стають склеробластами (або одонтобластами), а остання частина мезенхіми утворює пульпу. Епітеліальний шар сосочка (емалевий орган) по направленню до мезенхіми виділяє шар вітродентина, а склеробласти по направленню до епітелія – шар дентина. Таким чином, поступово формується зуб плакоїдної луски. Луска збільшується, прорізає шар епідерміса, і її зубчик виходить на зовні. З часом стара луска заміщується новою. Подібний тип луски характерний для селяхій.

Ганоїдна луска розвивається в коріумі на межі субепідермального і нижче розміщеного ретикулярного шарів з утворенням невеликих скупчень мезенхімних клітин. З часом клітини мезенхіми розвиваються в остеобласти, які і утворюють типову грубоволокнисту кістку. Коли утворюється основна частина луски, в епідермісі із скупчення епідермальних клітин і мезенхіми за типом розвитку плакоїдної луски розвиваються шкірні зуби. У деяких видів риб з розвитком луски на ній зверху нашаровується щільний дентин – *ганоїн*. Ганоїдна луска характерна для деяких ганоїдних риб та древніх видів риб.

Кісткова луска представляє собою сполучнотканинне утворення, властиве для кісткових риб. Її закладка пов'язана з субепідермальним шаром коріума. У місці утворення луски виникає скупчення клітин мезенхіми. В результаті посиленого розмноження цих клітин епідерміс припідіймається, утворюючи невеликий сосочок. В цей час клітини мезенхіми перетворюються в остеобласти. Між ними виникають колагенові волокна. Потім розвиваються невеликі пластинки луски. У осетрових вони потовщуються по бокам тіла і на спині утворюючи скелетні кістки, які мають взаємозв'язок з внутрішнім скелетом голови та плечовим поясом.

4.7 Органи апарату дихання

Органи дихання забезпечують газообмін, беруть участь у терморегуляції і зволоженні повітря, що вдихається, очищенні його від пилу та мікроорганізмів, депонують кров. Значне місце належить їм у водносолевому та ліпідному обміні речовин, імунологічному захисті. Вони також виконують функцію органу нюху та ін. До органів дихання

відносять носову порожнину, гортань, трахею, легені. Вони розвиваються у тісному комплексі з органами травлення. Носова порожнина утворюється шляхом поділу твердим піднебінням первинної ротової порожнини на ротову та носову. Остання, в свою чергу, поділяється хрящовою перегородкою на праву та ліву половини і з'єднується з ротовою порожниною і глоткою позаду твердого піднебіння хоанами. Гортань, трахея і легені розвиваються шляхом випинання вентральної стінки головної кишки у вигляді сліпого виросту. Спочатку з'являється поздовжня борозна, яка перетворюється у дихальну трубку. Краніальна частина цієї трубки залишається в тісному зв'язку з головною кишкою і перетворюється в гортань. Каудальна частина дихальної трубки відщеплюється від головної кишки і стає трахеєю. На її каудальній частині з'являються два випини, які спрямовуються ліворуч та праворуч і стають бронхами. Остання частина головної кишки після відщеплення від неї трахеї утворює стравохід. Бронхи розгалужуються на велику кількість бокових галузок, стають дрібними трубочками і закінчуються пухирця-ми-альвеолами. Із мезенхіми, що оточує бронхіальне дерево, диференціюється непосмугована м'язова й хрящова тканини, рихла сполучна тканина бронхів, еластичні та колагенові волокна, сітка кровоносних судин, проникають нерви. Легені ростуть в напрямку грудної порожнини. До повітроносних шляхів відносять носову порожнину, гортань, трахею, бронхи. В них повітря очищається, зволожується, відбувається сприйняття газових, температурних і механічних подразників, регулюється об'єм повітря, що вдихається. Гортань берере участь і в звукоутворенні.

Бронхи являють собою систему повітроносних шляхів, що супроводжуються кровоносними судинами. В міру розгалудження їх діаметри помітно зменшуються. Серед них розрізняють головні бронхи, утворені розгалуженням трахеї і знаходяться за межами легень. На відміну від трахеї їх хрящові кільця замкнені. Перед проникненням у легені головні бронхи відповідно часток кожної легені діляться на великі бронхи; всередині часток останні діляться на сегментарні бронхи, які разом з прилеглою частиною легень формують легеневі сегменти. Великі бронхи структурно подібні до головних бронхів, однак їх хрящові кільця набувають сітчастої будови або ж розпадаються на окремі пластинки; в слизовій оболонці з'являється м'язовий шар, а також поздовжня складчастість.

Гістологічна будова головних та великих бронхів неоднакова, але в загальному подібна між собою. Внутрішня слизова оболонка вкрита війчастим епітелієм. Серед епітеліальних клітин, крім війчастих, мають місце *келихоподібні, ендокринні, базальні*, які знаходяться у трахеї. Бронхам середнього калібру характерне зниження висоти епітеліального

шару та товщини слизової оболонки. Від хряща залишаються окремі хрящові, пластинки, м'язова пластинка стає порівняно товстою, зберігаються залозисті утворення. Частки легень пірамідальної форми, основа їх спрямована до поверхні, вершина — в глибину легень. Через вершину із частки виходить вена і входять бронх, артерія, а разом з ними — внутрішньочасткова сполучна тканина. Часточковий бронх має будову, подібну до будови дрібного бронху.

Термінальні (кінцеві) бронхіоли мають невеликий діаметр приблизно 0,5 мм, їх слизова оболонка вистелена одношаровим кубічним війчастим епітелієм. Крім безвійчастих, зустрічаються кайmistі клітини своєрідної форми, на апікальній поверхні їх є мікроворсинки. Вважають, що ці клітини є хеморецепторами. Тут знаходяться і секреторні клітини. Ці клітини продукують ферменти, що розщеплюють сурфактант, який покриває респіраторні відділи легень.

Респіраторний відділ утворений **ацинусами**. Вони починаються респіраторною бронхіолою першого порядку, яка дихотомічно ділиться на респіраторні бронхіоли другого порядку, а потім — третього. Бронхіоли відкриваються в альвеоли. Кожна респіраторна бронхіола, третього порядку, в свою чергу, ділиться на альвеолярні ходи, а останні закінчуються альвеолярними мішечками. Ацинуси розділяються між собою сполучнотканинними прошарками. Респіраторні бронхіоли утворені одношаровим кубічним епітелієм. М'язова пластинка стає тонкою і розпадається на окремі пучки міоцитів. Стінка альвеолярних ходів і альвеолярних мішечків складається з десятків альвеол. Альвеоли розділені тонкими сполучнотканинними перегородками. Вважається, що між альвеолами існують з'єднання у вигляді альвеолярних пор, діаметром 10—15 мкм. Альвеоли мають вигляд відкритого міхурця. Внутрішня поверхня їх вистелена респіраторними епітеліоцитами — **клітинами першого типу** та великими **епітеліоцитами** (клітинами другого типу). Крім того, існують **каймисті** клітини. Респіраторні епітеліоцити мають неоднакову товщину, оскільки, де знаходиться ядро, товщина клітини досягає 5—6 мкм, в інших частинах — 0,2—0,3 мкм. На вільній поверхні цитоплазми цих клітин є короткі цитоплазматичні вирости, спрямовані у порожнину альвеоли, що збільшує загальну площину стикання повітря з поверхнею епітелію. Зовні до базальної мембрани прилягають кровоносні капіляри (рис.4.5), а також сітки еластичних та колагенових волокон, що обплітають альвеоли. Вісцеральна плевра щільно зростається з легеньми, еластичні та колагенові волокна її переходять в інтерстиціальну тканину легень. У ній зустрічаються пучки міоцитів.

Зябра. У вищих класів хребетних глотка є коротким і не маючим великого значення відрізком апарата травлення, з'єднуючим ротову порожнину з стравоходом; знизу до неї відкривається щілина гортані, яка

веде до легень, а зверху – парні євстахієві труби, вони ведуть у порожнину середнього вуха. З онтогенетичної і філогенетичної точок зору в глотці розвиваються зяброві кишки, котрі є основою дихального апарату у нижчих класів хребетних і зберігають важливе значення у ембріональному розвитку вищих хребетних; крім того, з неї беруть початок легені.

Шкірне дихання у водних тварин – риб вугрів досить розвинене, але у більшості риб шкіра досить товста, щільна і погано розвинена в ній кровоносна сітка, щоб ефективно приймати участь у процесі дихання.

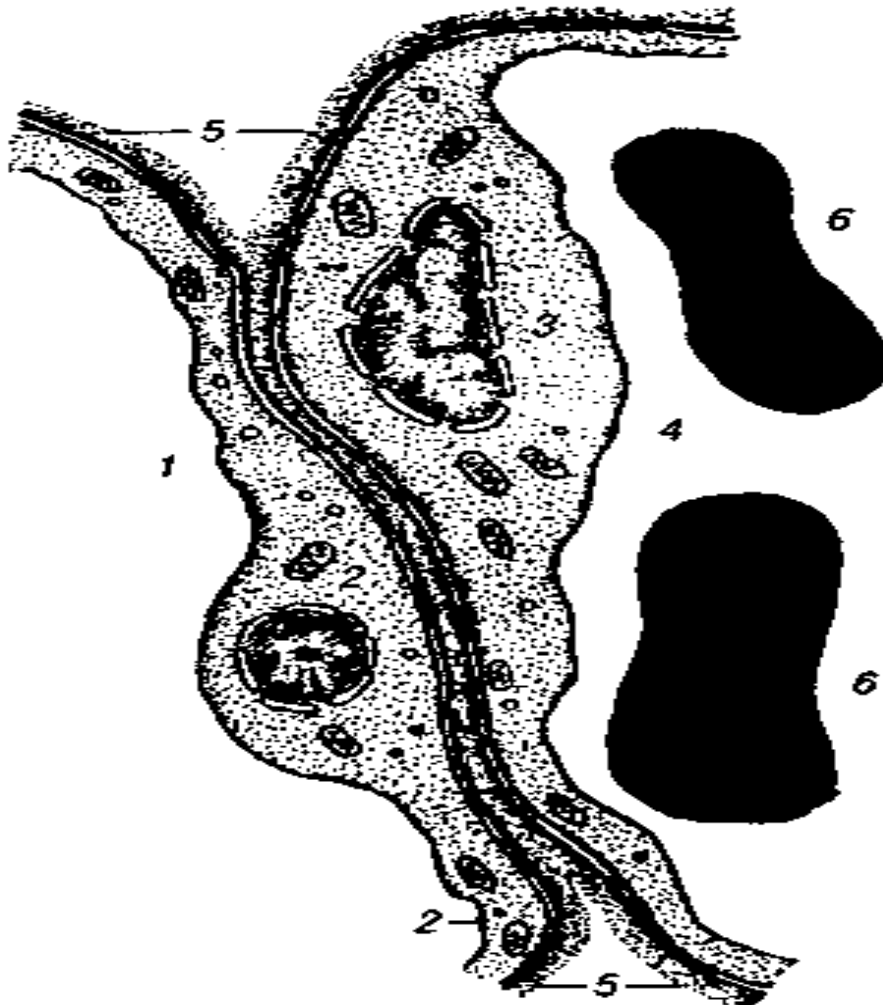


Рис. 4.5 Стінка альвеоли та кровоносного капіляру легені:

1 — порожнина альвеоли; 2 — клітина альвеолярного епітелію;
3 — ендотеліальна клітина кровоносного капіляра; 4 — просвіт капіляра; 5 — базальна мембрана; 6 — еритроци

У безхребетних зябра частіше бувають розміщені з зовні тіла, називаючись зовнішніми. Інколи подібні утворення спостерігаються і у хребетних, наприклад, зовнішні зябра личинок риб, волосиноподібні

дихальні вирости на тонких черевних плавниках південноамериканської двоякодишної риби.

У акулподібних риб зябра представляє складну структуру, вкриту тоненьким шаром епітелія. Зяброва поверхня представлена у вигляді багаточисельних паралельних пелюсток, які збільшують ефективну поверхність для газообміну. Всередині них проходять капіляри, з'єднані одним кінцем з приносними судинами – від серця, а іншим – з виносними до спинної аорти, а звідти до голови і тулуба. Кров тече по зябрі в краніомедіальному напрямку, тоді коли вода проходить по щілині в каудолатеральному напрямку; подібна протитечієва система дозволяє вилучати з води максимальну кількість кисню. Такі зябра можуть формуватись на передній і на задній поверхнях перетинки.

Зябра у кісткових риб мають подібний план будови, що і у акулподібних форм; але наявність зябрової кришки обумовлює досить суттєву різницю. Між зябровою кришкою і зябрами знаходиться оперкулярна порожнина. Вона має вигляд серпоподібної щілини, розміщеної перед плечовим поясом.

У більшості кісткових риб механізм дихання відрізняється тільки тим, що розширення і стиснення окремих зябрових щілин замінено рухами зябрової кришки. При розширенні оперкулярної порожнини і глотки закривається зовнішній зябровий отвір позаду зябрової кришки, і вода входить до них через рот. Під час зворотнього руху (стиснення) розміщені в роті складки закривають ротовий отвір як клапани, і вода виштовхується через щілину за зябровою кришкою. Деякі кісткові риби з негнучким тілом використовують потік води через зябра як засіб руху у вигляді реактивного двигуна. Скумбрія навпаки, для створення потоку води через зябра використовує швидке плавання, тримаючи рот при цьому відкритим.

У двоякодишних риб спостерігається редукція зябер; ці форми в значному ступені використовують для дихання замість зябер – легені і фактично облігатно дихають повітрям. У *Lepidosiren* перша щілина закрита, але останні три зябра зберігаються.

У морських кісткових риб зябра крім дихання виконують і інші важливі функції. Ці тварини живуть у водному середовищі, яке має більшу концентрацію солей, ніж їх внутрішнє середовище. Осмотичні процеси постійно бажають збільшити концентрацію солей всередині тіла до летального рівня, і нирки не здатні повністю протидіяти цьому. Клітини зябрового епітелію мають здатність виводити надлишки солі з крові і виділяти її у воду, протікаючи через зябра. Більш того, у прісноводних риб ці клітини можуть активно поглинати сіль. Зябра кісткових риб функційно подібні ниркам ще і тим, що у них знаходяться залозисті клітинні елементи, здатні виділяти кінцеві речовини азотистого обміну (аміак).

У деяких кісткових риб важливе значення для дихання має повітря,

яке проковтується органами травлення. При цьому функцію газообміну виконує епітелій плавального міхура і кишечника, а у електричного вугра увесь газообмін відбувається через багаті кровоносними судинами сосочки слизової оболонки ротової порожнини.

У деяких морських донних акул і скатів на дорсальній поверхні голови позаду очей є великий отвір через який входить і виходить вода. В ньому може знаходитись пара недорозвинених зябер. Кожна зябра отримує кров прямо від серця, а відводить насичену киснем кров до очей і головного мозку. Цей отвір є бризкальце.

Плавальний міхур. Для більшості променистоперих риб характерна наявність плавального міхура, який виникає у вигляді дорсального виросту передньої частини травної трубки. Плавальний міхур розтягується і наповнюється повітрям та іншими газами. Його головна функція – гідростатика. Питома вага тканин риби трохи більша ніж питома вага морської води. Наповнення і опорожнення міхура змінює питому вагу риби в цілому і допомагає їй утримуватись у воді на різній глибині. Плавальний міхур відсутній у мешкаючих на дні камбал, бичків.

У примітивних кісткових риб, а також променистоперих у плавальний міхур із травного тракту по дорсальній брижі веде повітряний канал. У деяких він починається від заднього кінця глотки. У кісткових риб він вузький і довгий починається від стравоходу. У більшості кісткових риб його зв'язок з травним апаратом перерваний, і подібне становище має назву “закритоміхуре”.

Плавальний міхур має видовжену форму, лежить під спинною аортою і хребтом. Він досить часто поділяється перетинкою на передню і задню камери. Оточуюча його еластична сполучна тканина дозволяє йому розширюватись, а гладенькі і поперечносмугасті м'язеві волокна здійснюють його стискання.

У деяких примітивних мілководних риб повітря потрапляє до плавального міхура через повітряний канал. У більшості випадків для поповнення і видалення газоподібної суміші плавального міхура існують його власні механізми. Передня частина міхура містить “червоне тіло” в якому знаходиться чудесна сітка з капілярів. Це тіло є органом який виділяє газ (газовою залозою), якому досить часто необхідно працювати проти значного тиску. Повітряна суміш, яка виділяється капілярами, складається з азоту, кисню та двоокису вуглеця. В задній частині міхура знаходиться тканина поглинаюча цю суміш. Вона представлена широкою зоною тоненького епітелія, або сконцентрована в кишені, яка закривається сфінктером.

У деяких риб плавальний міхур проводить звукові коливання до внутрішнього вуха. Крім того, він є додатковим органом дихання. Подібна функція добре розвинена у панцирників і мулової риби.

Легені дводишних риб мають вхідний отвір на дні глотки. Цей канал огинає стравохід, йде до хребта, а там розміщена легеня, або легені. В середині легеня поділена на кишені та альвеоли. До альвеол надходять кровоносні судини.

4.8 Органи апарату травлення

У вищих багатоклітинних індивідуумів (гетеротрофів) процес травлення відбувається у спеціально диференційованій системі. Поживні (органічні) речовини, які потрапляють до організму, використовуються як сировина для синтезу нових макромолекул, або як джерело енергії. Розщеплення складних речовин і перетворення їх в прості, які можуть бути засвоєні клітинами, відбувається у травній системі під впливом ферментів, що виробляються травними залозами. Таким чином, функціями травної системи є захоплення корму, його механічне подрібнення, хімічна переробка, всмоктування у кровоносне й лімфатичне русло поживних речовин і виведення продуктів метаболізму.

Первинна кишкова трубка у зародка з обох кінців сліпа, і лише жовтковим стебельцем з'єднується з жовтковим мішком. Пізніше на поверхні тіла утворюються вип'ячування: на передньому кінці — ротова, на задньому — анальна бухти. Порожнина первинної кишки відокремлюється від ротової бухти глотковою перетинкою, а від анальної — клоачною перетинкою. У процесі розвитку ці перетинки поступово потоншуються і потім перфоруються, у результаті чого первинна кишка стає відкритою на обох кінцях.

В розвитку тканин стінки кишкової трубки беруть участь ентодерма, мезенхіма, вісцеральний листок мезодерми. Із ентодерми утворюється внутрішній епітеліальний шар; мезенхіма — це матеріал для розвитку сполучної та гладенької м'язової тканин; епітелій зовнішньої поверхні кишкової трубки розвивається із вісцерального листка мезодерми. Застійні травні залози розвиваються шляхом вип'ячування кишкової трубки. Таким чином, у їх закладці беруть участь ті ж самі ембріональні зачатки. За своїми морфофункціональними особливостями травна система поділяється на кишкову трубку та великі застійні залози, які розміщуються за межами її стінки: слинні залози, печінка, підшлункова залоза. Кишкова трубка незамкнена з кінців. У ній розрізняють *головний відділ* (ротова порожнина, глотка), *передній* (стравохід, шлунок), *середній* (дванадцятипала, порожня та клубова кишки), *задній* (ободова, сліпа, пряма кишки). Незважаючи на відмінності морфофункціональних особливостей різних органів травної трубки, вона має ряд загальних закономірностей у будові. Її стінка складається з трьох оболонок: ***слизової, м'язової і серозної*** (коли орган розміщується у грудній або черевній

порожнинах) або адвентиції (якщо орган знаходиться за межами цих порожнин) (рис.4.6).

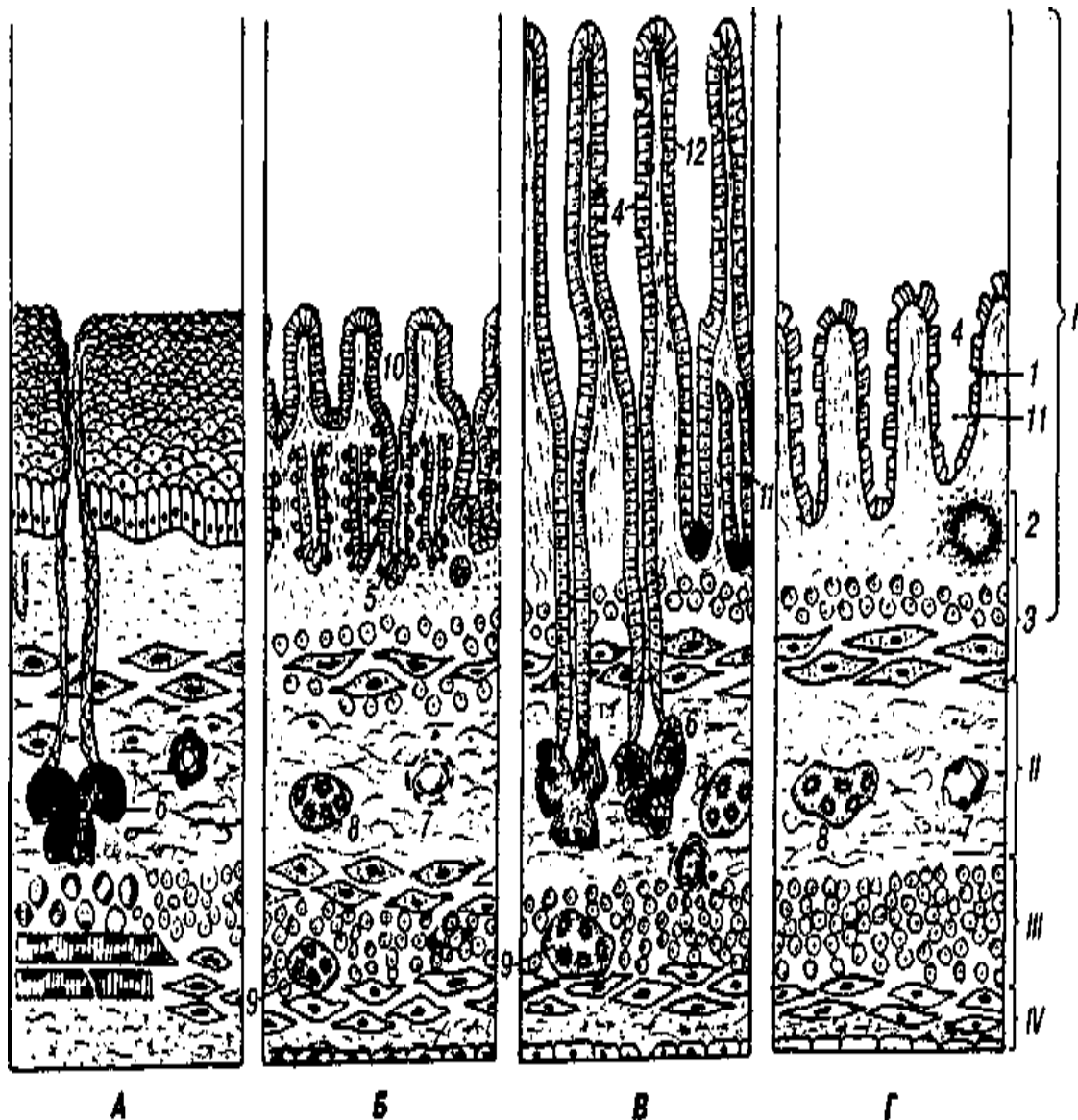


Рис. 4.6 Схема будови стінки травної трубки різних відділів:
А — стравохід; *Б* — шлунок; *В* — тонка кишка; *Г* — товста кишка;
 / — слизова оболонка; // — підслизова основа; /// — м'язова оболонка; *IV* —
 серозна, адвентиційна оболонка: 1 — епітелій слизової оболонки;
 2 — власна пластинка слизової оболонки; 3 — м'язова пластинка слизово
 оболонки; 4 — келихоподібні екзокриноцити;
 5 — залози у власній пластинці слизової оболонки; 6 — залози підслизової
 основи (дуоденальні); 7 — судинне сплетення; 8 — підслизове нервово
 сплетення; 9 — міжм'язове нервово сплетення;
 10 — шлункові ямки; 11 — крипти; 12 — ворсинки

Внутрішня слизова оболонка покрита слизом, який виробляють епітеліальні клітини, що зменшує тертя при проходженні корму. Вона, в більшості випадків, складається із чотирьох шарів: **епітеліального, власної пластинки, м'язової та підслизової основи**, винятком є слизова оболонка ротової порожнини. Будова епітелію змінюється у каудальному напрямку від багат шарового зроговівуючого плоского до одно шарового стовпчастого (циліндричного, каймистого). Підслизова основа забезпечує рухливість слизової оболонки та формування складок, вона пронизана густою сіткою кровоносних судин, які живлять слизову оболонку та підслизове нерве сплетення (Мейснера). Характерною особливістю слизової оболонки є наявність залоз у складі її шарів. Секреторну функцію можуть виконувати клітини внутрішнього епітеліального шару (шлунок) у вигляді одноклітинних залоз, які знаходяться між клітинами епітелію (кишечник) і розміщуються в основній пластинці (шлунок), в підслизовій основі (стравохід, дванадцятипала кишка).

М'язова оболонка складається з двох шарів гладеньких м'язових клітин, внутрішній — циркулярний, зовнішній — поздовжній. М'язова оболонка головної і, частково, передньої та задньої кишок утворена поперечносмугастою м'язовою тканиною з аналогічною орієнтацією м'язових волокон. М'язова оболонка регулює величину просвіту кишкової трубки, переміщення вмісту в каудальному напрямку за допомогою «хвиль скорочення».

Серозна оболонка складається із рихлої сполучної тканини і мезотелію (одно шарового плоского епітелію, який розміщується зовні на поверхні). Вона забезпечує рухомість органів кишкової трубки, їх ковзання та захищає органи від тертя, бере участь в утворенні серозної рідини і сприяє всмоктуванню останньої. Якщо орган знаходиться за межами серозних порожнин (шийна частина стравоходу), його покриває адвентиція, яка, на відміну від серозної оболонки, міцно фіксує орган до навколишньої волокнистої сполучної тканини.

До органів ротової порожнини відносять губи, щоки, піднебіння, ясна, язик та зуби.

Зуби — відносять до похідних слизової оболонки ротової порожнини, гомологічні похідні шкіри. Виконуючи механічну функцію, вони мають значну міцність, а їх тканина за твердістю перевершує кісткову. Найбільш тверда із тканин зуба — емаль — похідна епітелію слизової оболонки, основу зуба утворює дентин — похідний сполучної тканини цієї оболонки. Зуби мають **коронку**, що знаходиться над поверхнею слизової оболонки ясен і **корінь**, розміщений у зубній альвеолі щелепи, між коронкою і коренем є **шийка**, яку вкривають ясна. В середині коронки знаходиться порожнина зуба, що продовжується до вершини кореня у вигляді кореневого каналу. Порожнина зуба заповнена пульпою, яка містить

кровоносні судини і нерви. Основний структурний елемент зуба — дентин, який в ділянці коронки вкритий емаллю, а в ділянці кореню — цементом. **Дентин** — видозмінена, надзвичайно міцна кісткова тканина, яка є основою коронки, шийки та кореня зуба. За мікроскопічною будовою він відрізняється від кісткової тканини тим, що його одонтобласти концентруються лише на внутрішній поверхні, а в молочних зубах межують з пульпою.

Основна речовина дентину складається із зібраних в пучки колагенових волокон та клеючої речовини, що містить багато вапна й де осідають солі кальцію. Процес звапніння дентину відбувається нерівномірно — в периферичних ділянках дентину розміщується менш звапніла тканина.

Цемент — за складом та гістологічною будовою є типовою грубоволокнистою кістковою тканиною. Тому його міцність значно нижча міцності дентину та емалі. Живлення структур цементу здійснюється від судин надкісничі луночки, від якої відходять також цементоз'єднуючі волокна, що створюють надійний зв'язок цементу та окістя.

Емаль покриває дентин у ділянці коронки зуба і формує саму найміцнішу його частину. Міцність тканини емалі зумовлюється наявністю 97% неорганічних речовин і наявністю в її будові емалевих призм, складених між собою також міцною клеючою речовиною. Усі емалеві призми мають радіальну орієнтацію, звапніння емалі відбувається нерівномірно, тому в ній видно лінії, які проходять паралельно поверхні зуба. Поверхня емалі захищена тонкою безструктурною кутикулою, яка швидко стирається на третьовій поверхні зуба.

Зміна зубів починається із розсмоктування **остеокластами** кореня молочного зуба, в результаті чого відпадає коронка. Одночасно з цим із зубної пластинки, з якої утворилися і молочні зуби, закладаються постійні. До цього часу зубна пластинка не розсмоктується, а залишається в глибині щелепи.

Шлунок. Зачаток шлунка виникає у вигляді розширення кишкової трубки, розміщеної паралельно поздовжній осі тіла та підвішеної на двох брижах — дорсальній і вентральній. Майбутня велика кривизна шлунка знаходиться з боку дорсальної брижі, а мала — із вентральної. Шлунок виконує секреторну, механічну та ендокринну функції. Розрізняють шлунок однокамерні і багатокамерні (передшлунок та істинний шлунок).

Стінки **однокамерного шлунка** складаються із слизової, м'язової та серозної оболонок. Слизова оболонка в різних частинах шлунка макроскопічно відрізняється за кольором, що пов'язано із хімічним складом та ферментативною активністю секреторної діяльності залоз. Поверхня слизової оболонки має нерівний контур, утворюючи складки, поля та ямки. Епітеліальний шар утворений одношаровим призматичним

залозистим епітелієм. На дні шлунка розміщуються фундальні залози, які виділяють шлунковий сік, поблизу стравохода – кардіальні, а біля пілоруса – пілоричні залози (рис.4.6 Б).

Тонка кишка (дванадцятипала, порожня, клубова). У ній здійснюються процеси подальшого травлення корму під дією ферментів власних та позастінних травних залоз і всмоктування поживних речовин корму в кровоносне та лімфатичне русло. Оптимальними умовами дії ферментативних систем тонкої кишки є слаболужне середовище. Кишковий сік містить різні ферменти, які діють на білки та поліпептиди (трипсин, ентерокиназа, кіназоген, пептидази), нуклеопротейди (нуклеаза), вуглеводи (амілаза, мальтаза, сахараза, лактаза), жири (ліпаза). Ферментативна система посмугованої кайми епітеліальних клітин забезпечує пристінкове (примембранне) перетравлювання корму. Клітини дисоційованої ендокринної системи забезпечують регуляцію секреції кишкового соку, кровопостачання і відповідну інтенсивність процесів всмоктування та моторики тонкої кишки.

Стінка кишечника, як типовий трубкоподібний орган, складається із слизової, м'язової та серозної оболонок. Особливістю будови стінки кишечника є наявність постійних структур, здатних значно збільшувати всмоктувальну поверхню епітеліального шару слизової оболонки. До цих структур відносять **кишечні складки**, у формуванні яких беруть участь усі шари слизової оболонки; **кишкові ворсинки** — це інтердигітації основної пластинки, покриті епітеліальним шаром; крипти (**ліберкюнові залози**) — трубкоподібні вп'ячування епітелію у власну пластинку, **посмугована кайма** — плазмолема апікального полюса циліндричних ентероцитів, яка утворює мікроросинки (рис.4.6В).

Кишкові ворсинки, основою яких є сполучна тканина власної пластинки та поодинокі гладенькі міоцити — це пальцеподібні вирости слизової оболонки у просвіті кишки, які надають їй оксамитовий вигляд. Епітеліальний шар слизової оболонки ворсинок утворений циліндричним епітелієм, до складу якого входять три різновиди клітин: **ентероцити** (стовпчасті епітеліоцити ворсинок), **келихоподібні** та **кишкові ендокриноцити**. Ці клітини мають чітко виражену полярність: ядро знаходиться у базальній частині ентероцита, а на апікальному полюсі розміщуються мікроросинки, які під світловим мікроскопом мають характерний вигляд посмугованої кайми. Висота мікроросинки досягає близько 1 мкм. Кожна мікроросинка має субмікроскопічний каналець, що надає їй пористість.

Завдяки наявності як ворсинок, так і мікроросинок всмоктувальна поверхня слизової оболонки збільшується у сотні разів. Ферментативна активність в посмугованій каймі значно вища, ніж у просвіті кишки, через це процеси розщеплення та всмоктування тут відбуваються значно

інтенсивніше, ніж у порожнині кишечника. На поверхні мікрворсинок знаходиться глікокалікс (суміш глікопротеїдів). Він міцно зв'язаний із плазмолемою і забезпечує адсорбцію речовин на поверхні ентероцитів. Гістохімічними методами в мікрворсинках виявляються глікопротеїдні комплекси із ферментами, які перешкоджають проникненню в клітину мікробів. Ентероцити із посмуговою каймою є основними функціональними елементами процесів перетравлювання і всмоктування у тонкій кишці. Продукти розщеплення білків і вуглеводів — амінокислоти та моносахариди транспортуються через ентероцит від апікального до базального полюса і через базальну мембрану у гемомікроциркуляторне русло сполучнотканинної основи ворсинки.

Жири засвоюються двома шляхами: фагоцитозу крапельок емульгованого жиру каймистими ентероцитами; всмоктування гліцерину та жирних кислот. Ліпіди через базальний полюс каймистих ентероцитів потрапляють у лімфатичні капіляри.

Товста кишка (сліпа, ободова, пряма). У цьому відділі кишкової трубки процеси перетравлення корму незначні, тут відбувається інтенсивне всмоктування води та мінеральних речовин, а бактеріальна флора — синтезує вітаміни групи В і К. У просвіті товстої кишки нагромаджуються екскреторні речовини (продукти метаболізму), солі важких металів. Особливості функції відбиваються на гістологічній будові товстих кишок, а саме: кишкові ворсинки є лише у зародка, у дорослих тварин їх немає; крипти виділяють незначну кількість ферментів і побудовані простіше; кайма (мікрворсинки) ентероцитів розвинена слабо; є велика кількість келихоподібних клітин, особливо в криптах; лімфатичні вузлики містять центри розмноження лімфоцитів (*рис. 4.6 Г*).

Отже, товстим кишкам притаманна загальнобіологічна закономірність будови: слизова, м'язова та серозна оболонки складаються із шарів певних структур.

Печінка — найбільша застійна залоза шлунково-кишкового тракту з надзвичайно різновидними функціями. У ній знезаражується велика кількість продуктів обміну речовин, інактивуються гормони, біогенні аміни, а також ряд лікарських препаратів. Печінка бере участь у захисних реакціях організму проти мікробів та чужорідних речовин у випадку проникнення їх в організм. У ній синтезується глікоген - головне джерело підтримки постійної концентрації глюкози в крові. В печінці синтезуються найважливіші білки плазми крові: альбуміни, протромбін, фібриноген. В ній метаболізується залізо і утворюється жовч, необхідна для засвоєння жирів у кишечнику. Велике значення має печінка в обміні холестерину, який є важливим компонентом всіх клітинних мембран, в ній нагромаджуються необхідні для організму жиророзчинні вітаміни — А, Д, Е, К та ін. Крім того, в ембріональному періоді печінка виконує функцію

органа кровотворення. Ембріогенез печінки починається з третього тижня розвитку зародка із мішкоподібного вип'ячування вентральної стінки середньої кишки (печінкова бухта, яка в процесі росту ділиться на краніальний і каудальний відділи) .

Поверхня органа покрита сполучнотканинною капсулою, яка щільно зростається з вісцеральним листком очеревени. Структурно-функціональними одиницями печінки є печінкові дольки, які утворюють її паренхіму. За класичним визначенням дольки мають форму шестигранних призм, ширина яких не перебільшує 1,5 мм, а висота дещо більша. Міжчасточкова сполучна тканина утворює строму органа, яка розвинена у різних представників ссавців по-різному. Інтенсивний розвиток сполучної тканини призводить до атрофії печінкових часток і є ознакою захворювання печінки «цироз».

Печінкові частки утворені печінковими балками та внутрішньочасточковими синусоїдними капілярами. Печінкові балки, побудовані із **гепатоцитів** — (**печінкових епітеліоцитів**), розміщених у радіальному напрямку. Між ними в тому, ж напрямку проходять кровоносні капіляри.

Внутрішньочасточкові кровоносні капіляри складаються із одного шару плоских ендотеліоцитів; в місцях з'єднання ендотеліальних клітин утворюються дрібні пори. Між ендотеліоцитами розсіяні численні зірчасті **макрофаги**, які не утворюють суцільного шару. **Печінкові балки** складаються із гепатоцитів, з'єднаних між собою десмосомами за типом «замка». Між рядами гепатоцитів розміщуються жовчні капіляри, діаметром від 0,5 до 1 мкм, які не мають власної стінки. Їх стінка утворена зіткненими поверхнями гепатоцитів, на поверхні яких містяться невеликі заглиблення, що збігаються один з одним і разом утворюють просвіт жовчного капіляра. Просвіт жовчного капіляра не сполучається з міжклітинною щілиною завдяки тому, що мембрани сусідніх гепатоцитів у цьому місці щільно прилягають одна до одної, утворюючи замикаючі пластинки. Жовчні капіляри починаються сліпо на центральному кінці печінкової балки, йдуть вздовж неї, утворюючи в боки коротенькі сліпі вирости, і на периферії дольки переходять у холангіоли — короткі трубочки. Таким чином, жовчні капіляри розміщуються всередині печінкових балок, оскільки між балками проходять кровоносні судини. Через це кожний гепатоцит у балці має два полюси, один — біліарний, звернений в просвіт жовчного капіляру, у який клітини секретують жовч, другий — васкулярний, спрямований до кровоносного внутрішньодолькового капіляра, в який клітини виділяють глюкозу, сечовину, білки та інші речовини. Між кровоносними та жовчними капілярами в жодному місці немає безпосереднього зв'язку, оскільки їх розділяють один від одного печінкові та ендотеліальні клітини. Тільки при деяких захворюваннях (паренхіматозна жовтяниця), що пов'язане із

частковим ураженням та загибеллю частини гепатоцитів, жовч може безпосередньо із жовчних капілярів проникати в кровоносні. У таких випадках жовч розноситься кров'ю по всьому організму і надає тканинам жовтого кольору.

Печінкові клітини — гепатоцити становлять 60% усіх клітинних елементів органа. Вони виконують більшу частину функцій, притаманних печінці. Гепатоцити мають неправильну, багатогранну форму, діаметр їх досягає 20—25 мкм, у багатьох (до 20%) міститься два ядра (рис.4.7).

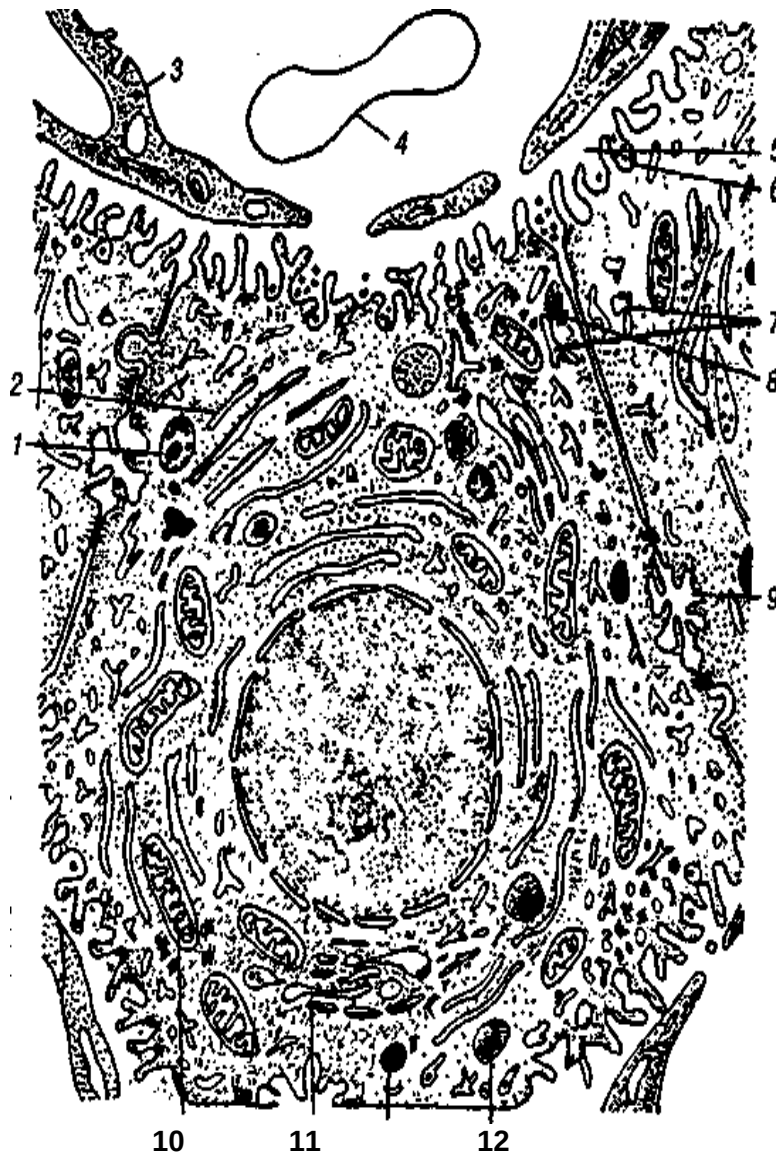


Рис. 4.7 Ультраструктура печінкової клітини та її поєднання з кровоносними капілярами і жовчними каналцями:

- 1 — лізосоми; 2 — гранулярний ендоплазматичний ретикулум;
 3 — клітини ендотелію синуса; 4 — еритроцит; 5 — периваскулярний простір; 6—ліпопротеїд; 7 — агранулярний ендоплазматичний ретикулум; 8 — глікоген; 9 — жовчний каналець; 10 — мітохондрії;
 11 — комплекс Гольджі; 12 — пероксисома

Агранулярна ендоплазматична сітка у вигляді трубочок та пухирців розсіяна по всій цитоплазмі або концентрується у певних її ділянках; гранулярна — синтезує білки крові, а агранулярна бере участь у метаболізмі вуглеводів. Крім того, ендоплазматична сітка за рахунок утворення в ній ферментів здійснює дезинтоксикацію шкідливих речовин, а також інактивує деякі гормони та лікарські препарати. Печінкові клітини містять ряд включень: глікоген, ліпіди, пігменти та інші, які утворюються із поживних речовин, що приносяться кров'ю. Кількість їх змінюється у різні фази діяльності печінки, особливо значні зміни спостерігаються у зв'язку з станом травлення. При деяких захворюваннях нагромадження жиру в клітинах може набувати патологічного стану — ожиріння, яке має місце при травмах мозку, променевій хворобі, алкоголізмі. Тканина печінки здатна до високої фізіологічної та репаративної регенерації. Процеси регенерації відбуваються шляхом мітотичного поділу гепатоцитів, а також компенсаторним збільшенням їх розмірів (гіпертрофії). У деяких тварин до 50% тканини печінки регенерує за 10—15 днів.

Підшлункова залоза являє собою змішану залозу, яка складається з екзокринної та ендокринної частин. В екзокринній частині — виробляється панкреатичний сік, який містить травні ферменти — трипсин, ліпазу, амілазу, що потрапляють в дванадцятипалу кишку і беруть участь у розщепленні білків, жирів і вуглеводів до кінцевих продуктів. В ендокринній частині синтезуються гормони — ***інсулін, глюкагон, соматостатин, панкреатичний поліпептид***.

Гістологічна будова екзокринної частини підшлункової залози має багато спільного із слинними залозами. З поверхні вона покрита тонкою сполучнотканинною капсулою, яка зростається із вісцеральним листком очеревини. Її паренхіма поділена на частки, між якими проходять сполучнотканинні тяжі з кровоносними судинами, нервами, інтрамуральними нервовими гангліями, пластинчастими тільцями та вивідними протоками (рис.4.8). До складу часток входять екзокринні та ендокринні частини залози. Перші становлять близько 97 %, другі — до 3 % від усієї маси залози. Екзокринна частина залози в часточках представлена панкреатичними ацинусами, вставними та внутрішньочасточковими і міжчасточковими протоками та загальною панкреатичною протокою. Структурно-функціональною одиницею екзокринної частини підшлункової залози є ***панкреатичний ацинус***, до складу якого входить секреторний відділ та вставна протока, якою починається уся протокова система залози. Ацинус нагадує мішечок розміром від 100 до 150мкм.

Екзокринні панкреатоцити (ациноцити) виконують секреторну функцію, синтезуючи травні ферменти панкреатичного соку. Апікальні частини клітин називають ***зимогенними зонами***. Зимогенні гранули містять синтезовані в клітині ферменти неактивної форми, тобто у вигляді

зимогену. Ендокринна частина залози в часточках представлена острівцями Лангерганса, які розміщуються між панкреатичними ацинусами. Вони мають овальну, овальну, а також зірчасту форму з діаметром від 100 до 300 мкм. Острівці складаються із ендокринних (інсулярних) клітин — *інсулоцитів*, між якими локалізуються гемокапіляри фенестрованого типу, до яких надходять інсулярні гормони.

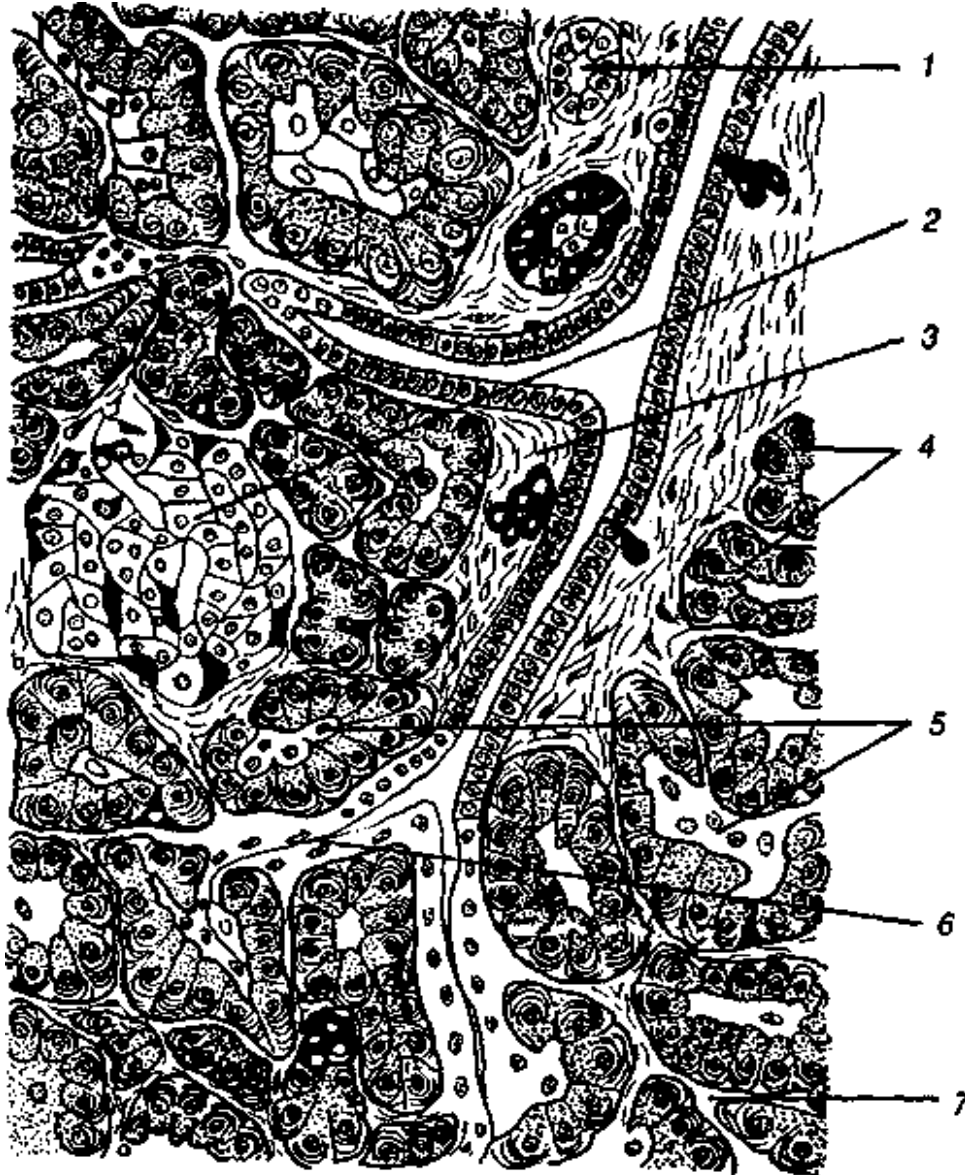


Рис. 4.8 Гістроструктура підшлункової залози:

1 — міжчасточкові протоки (поперечний і поздовжній зрізи); 2 — панкреатичні острівці (Лангерганса); 3 — міжчасточкова сполучна тканина; 4 — панкреатичні ацинуси; 5 — центроацинарні клітини; 6 — вставні протоки; 7 — міжаценарна сполучна тканина

Характерною дією інсуліну є його глікоглікемічна дія. Оскільки під його впливом регулюється засвоєння глюкози крові клітинами тканин органів. Ось чому при недостатній кількості інсуліна (гіпофункції В-клітин) кількість глюкози в тканинах знижується, а вміст її в крові значно зростає, що призводить до цукрового сечового виснаження (цукровий діабет). В острівцях Лангерганса міститься гормон *глюкагон*, який за своїм впливом на обмін вуглеводів є антагоністом інсуліну. Під дією глюкагону в тканинах розщеплюється глікоген до глюкози, а в разі його недостатньої кількості — вміст глюкози в крові мож знижуватися.

Таким чином, інсулін та глюкагон чітко підтримують константу вуглеводів у крові і забезпечують вміст глікогену у тканинах і, насамперед, у печінці.

4.9 Органи апарату сечовиділення

До органів сечовиділення належать нирки, сечоводи, сечовий міхур, сечівник (сечостатевий канал). Нирки постійно утворюють сечу, забезпечують виділення із організму продуктів білкового обміну, регулюють водно-сольовий обмін між кров'ю і тканинами, підтримують кислотно-лужний стан крові, виконують ендокринну функцію. Сечоводи, сечовий міхур і сечівник виконують сечовивідну функцію.

У птахів і ссавців у процесі ембріогенезу послідовно з'являються пронефрос, мезонефрос і метанефрос, що відображає основні етапи еволюційного розвитку видільної системи. Найбільш примітивним типом нирки є пронефрос, що функціонує як екскреторний орган у нижчих риб. У вищих риб і амфібій пронефрос дегенерує і його функцію бере на себе мезонефрос — первинна нирка, розміщена більш каудально. У птахів і ссавців позаду мезонефроса розвивається третій тип органа виділення — метанефрос, або постійна нирка.

Первинна нирка (вольфове тіло) виникає на зміну пронефросу ще до її дегенерації. У птахів і ссавців первинна нирка функціонує в ембріональний період.

Постійна нирка — метанефрос утворюється з двох зачатків. Мезонефральна протока дає початок сечівникам, нирковій чашечці та нирковій мисці, сосочковим каналцям і збірним трубкам.

Нирки. Зовні нирки покриті сполучнотканинною капсулою. На розрізі в нирці виділяється *кіркова речовина*, яка становить периферійну частину органу. Вона помітно темніша за *мозкову*, яка розміщена у центральній частині і має вигляд пірамід. Верхівки пірамід у вигляді сосочків вільно виступають у ниркові чашечки, а в кірковій утворюють мозкові промені. Кіркова речовина проникає між основами пірамід у вигляді ниркових стовпів. У мозковій речовині зберігається структура

часток ниркової паренхіми. Остання утворена епітеліальними нирковими каналцями, які з участю кровоносних капілярів формують нефрони. **Нефрон** — структурна та функціональна одиниця нирки. До складу нефрону входять: капсула клубочка, проксимальний звивистий, прямий проксимальний і тонкий каналі, в останньому виділяють нисхідну та висхідну частини, дистальний прямий і дистальний звивистий каналі. Тонкий і дистальний прямий каналі утворюють петлю нефрона. Ниркове тільце містить судинний клубочок та капсулу, що його охоплює. Судинний клубочок утворюється кровоносними капілярами. Їх ендотеліоцити мають численні фенестри. Зовні на мембрані знаходиться внутрішній листок капсули клубочка. Вона має вигляд двостінного бокала, утвореного зовнішнім і внутрішнім листками, між якими знаходиться щілиноподібна порожнина капсули, остання продовжується у просвіт проксимального каналця нефрона (рис 4.9).

Внутрішній листок капсули охоплює судини клубочка. Він утворений великими неправильної форми епітеліальними клітинами — **подоцитами**. Вони прикріплюються до тришарової базальної мембрани.

Таким чином, ендотелій капілярів клубочка, подоцити капсули і загальна для них тришарова базальна мембрана утворюють фільтраційний бар'єр, через який із крові в порожнину капсули фільтруються складові частини плазми крові, що утворюють первинну сечу. В нормі через фільтр не проходять клітини крові, макромолекули білків, у тому числі імунні тіла, фібриноген.

Збірні ниркові трубочки, в які відкриваються нефрони, починаються в кірковій речовині, де вони входять до складу мозкових променів. Потім вони переходять у мозкову речовину й верхівки пірамід вливаються в сосочковий канал.

Сечоутворення здійснюється в нефронах і відбувається у три фази: **клубочкової фільтрації**, у результаті її утворюється первинна сеча; **зворотне всмоктування** (реабсорбція), яка відбувається у каналцях нефрона, внаслідок її якісно та кількісно змінюється сеча — із неї зникають глюкоза і білок, до 99% води, що призводить до різкого збільшення в остаточній сечі виділених шлаків — сечовини, хлоридів, кератинових тіл, аміака; **секреторна фаза** сечоутворення здійснюється у збірних трубках, в них реакція сечі стає слабокислою.

Простагландіновий апарат містить інтерстиціальні клітини які продукують простагландин, що знижує кров'яний тиск.

Сечовивідні шляхи починаються збірними трубками, нирковими мисками, за якими розміщені сечоводи, сечовий міхур і сечовипускальний канал (сечівник). Збірні трубки вистелені кубічним або низьким призматичним епітелієм. У їх просвіт надходить гіпотонічна сеча. Внаслідок різниці осмотичного тиску вода виходить із збірних трубок у

перитубулярний простір і надходить у кров. Таким чином, збірні трубки поряд з відведенням сечі із нирок, беруть участь у її утворенні.

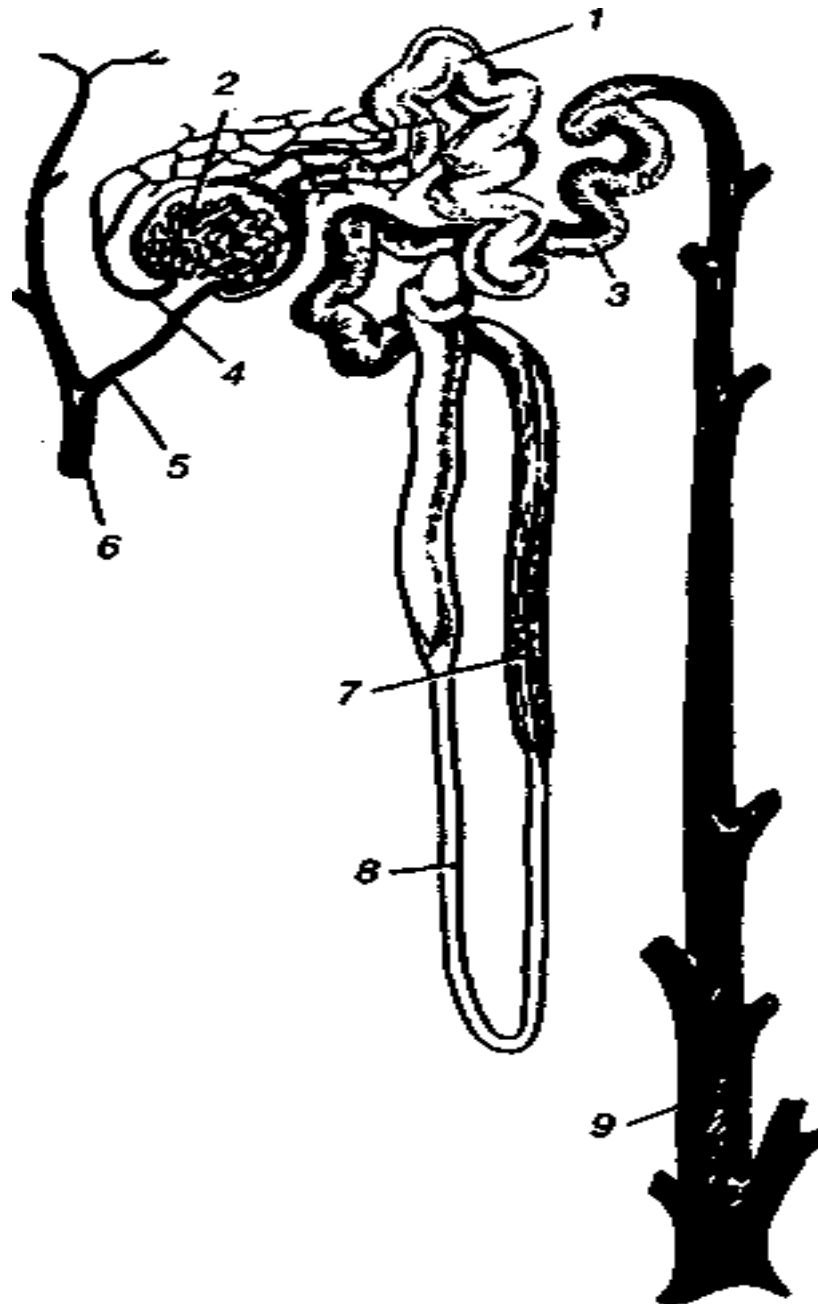


Рис. 4.9 Схеми будови нефрона:

1 – проксимальний звивистий каналець; *2* – клубочок; *3* – дистальний звивистий каналець; *4* – виносна артеріола; *5* – принося артеріола; *6* – міжчасточкова артеріола; *7* – пряма частина дистального відділу; *8* – тонкий відділ петлі; *9* – збірна трубочка.

Органи апарату сечовиділення у риб. Робота нирок як осморегуляторного органу заключається в тому, що плазма крові, або целомічна (порожнинна) рідина, подається в ниркові каналці. Рідина, яка надходить до каналців, називається первинною сечею. З первинної (провізорної) сечі клітини епітелія каналців всмоктують поживні речовини і формують вторинну сечу. Сеча збирається в парні сечоводи, які зливаючись утворюють уретру, виводячу сечу на зовні. Сечовий міхур риб нагадує собою розширення уретри. У деяких риб (тюлька) сечовий міхур зовсім відсутній і сеча витікає по мірі її утворення.

Потрапляння первинної сечі у ниркові каналці може відбуватися трьома способами. Найбільш примітивним є **нефростом** – епітеліальна лійка, відкрита в порожнину тіла. Порожнинна рідина надходить до неї через отвір і направляється в ниркові каналці рухом війок епітеліальних клітин. Функціонуючі нефростоми існують у ембріонів, личинки і малечі риб, у дорослих акул, деяких осетрових і кісткових риб. Порожнинна рідина у них є ультрафільтратом крові, в ній мало клітин крові і високомолекулярних речовин, але нефростоми не здатні створювати високий тиск рідини. Більш ефективним і більш складніше побудованим фільтруючим елементом є **мальпігієве** (ниркове) тільце.

Нирки пластинчастозябрових нагадують собою стрічкоподібні тіла, розміщені по бокам аорти в задній частині тіла. Передня частина нирок акул перетворюється у самців в додаток сім'яника, а у самок не функціонує. У кісткових риб розвиток нирок йде далі. Переднирка у них в дорослому стані перетворюється в лімфоїдний орган, нефростоми відсутні і основним екскреторним органом є типова первинна нирка. У таких риб нирки повністю відокремлені від статевих органів. За підрахунками кількість нефронів у прісноводних риб набагато більша ніж у солонуватоводних риб.

Зябра також відносять до органів осморегуляції і екскреції. Епітелій зябр акул і кісткових риб має особливі клітини багаті мітохондріями, тобто здатних до енегroeмких процесів. Це хлоридні клітини з властивостями іонообмінника, їх внутрішня структура складається із спеціальної “лабіринтної” субстанції з багатством каналів, здатних до проведення білків-переносчиків. Зміна напрямлення транспорту іонів у евригалінних риб відбувається під дією гормонів гіпофіза і урофіза. У прісноводних, евригалінних та прохідних риб у прісній воді хлоридні клітини виділяють Na із прісної води, в якій він є в незначній кількості. Через зябра риб проходить за добу 1 куб.м. води, де міститься до 100г. NaCl. В солоній воді хлоридні клітини виводять надлишок Na з організму. Подібну функцію виконують клітини слизової оболонки кишечника риб.

4.10 Органи статевого апарату

Органи статевого апарату забезпечують репродуктивні функції, що здійснюються шляхом утворення статевих клітин — спермійів та овоцитів, злиттям яких (заплідненням) починається розвиток зародка. Разом з тим органи статеві системи забезпечують його подальший розвиток, синтезують гормони, які регулюють процеси розмноження.

Статева система самця та самки складається із гонад — статевих залоз, статевих вивідних шляхів, додаткових статевих залоз і копулятивних органів.

Стать зумовлюється генетично через статеві хромосоми (ХУ — самця, у самиці ХХ). Розвиток статеві системи спочатку відбувається у вигляді морфологічно *індеферентної* стадії і тісно пов'язаний з розвитком органів сечовиділення. Статеві клітини у самців утворюються в сім'яниках, у самок — в яєчниках. Ці органи закладаються у вигляді статевих складок-потовщень серозної оболонки.

До статеві системи самця належать сім'яники, сім'явивідні шляхи, додаткові статеві залози, статевий член (пеніс).

Сім'яники. В них утворюються статеві клітини — спермії і статевий гормон. В онтогенезі ендокринна функція сім'яників проявляється раніше, ніж генеративна. Ендокринна функція зводиться до секреції статеві гормону — *тестостерону*.

Зовні сім'яники покриті вісцеральним листком очеревини, за якою розміщується білочна оболонка із щільної колагенової тканини. Білочна оболонка утворює перетинки — септи, які поділяють сім'яник на частки. На ввігнутій поверхні сім'яника білочна оболонка утворює середостіння, пронизане щілинами. Основою кожної із часток є рихла сполучна тканина, в масі якої лежать елементи паренхіми, утворені звивистими сім'яними каналцями. В кожній із часток знаходиться 2—4 каналці довжиною в кілька десятків сантиметрів, які починаються сліпо. Сумарна довжина усіх каналців сім'яників становить кілька кілометрів. Стінку сім'яного каналця утворює власна оболонка, на якій знаходиться *сперматогенний* шар, до складу якого входять *підтримуючі* клітини і *сперматогенні* клітини різних стадій диференціювання. До сперматогенних клітин входять *сперматогонії* — дрібні клітини. Серед сперматогоній часто зустрічаються мітози. Ці клітини знаходяться у стані розмноження. Наступні 1—2 ряди є *первинними сперматоцитами*. Період росту переходить у стадію дозрівання: кожний первинний сперматоцит піддається двом послідовним діленням. Після першого ділення утворюється два *вторинних сперматоцити*, після другого - дві *сперматиди*. У результаті дозрівання в клітинах зменшується кількість хромосом і вони стають гаплоїдними. Безпосередньо в просвіті сім'яного

канальця знаходяться клітини на стадії формування. Між сім'яними канальцями знаходиться рихла сполучна тканина, серед клітин якої зустрічаються **інтерстиціальні ендокриноцити**, що синтезують гормон **тестостерон**. Звивисті сім'яні канальці переходять у прямі канальці, й продовжуються у сітку сім'яника, яка знаходиться у середостінні. Від останнього відходять 12—25 звивистих виносних канальців, які з'єднуються з протокою придатка в ділянці головки придатка. Ця протока звивається й утворює тіло придатка, а в нижній хвостовій частині — переходить у пряму сім'явиносну протоку, яка впадає в сечовивідний канал.

Додаток сім'яника має головку, тіло і хвостик.. Епітелій протоки придатка бере участь у продукуванні рідини, яка розбавляє сперму, а також в утворенні глікокаліксу — тонкого шару, який покриває спермії. Рух спермійів забезпечується скороченням м'язової оболонки, утвореної кільцевим шаром міоцитів. Протока придатка переходить у сім'явиносну протоку. Дистальна частина сім'явиносної протоки утворює ампулу і являє собою залозу статевого апарата, її секрет є живильним середовищем для спермійів.

Додаткові залози статевого апарата. До них відносять сім'яні міхурці, простату, залози-цибулини. Вони продукують секрети, необхідні компоненти еякулята у сім'явиносну протоку.

Сечівник. Стінка його складається із слизової, м'язової та адвентиційної оболонок. Слизова оболонка у тазовій частині покрита перехідним епітелієм, потім він стає багатошаровим призматичним. У каудальній частині уретри в слизовій оболонці знаходиться епітеліальний шар і печеристе тіло. Останнє є продовженням венозної сітки і складається із щільної сполучної тканини, що утворює своєрідні порожнини, покриті ендотелієм. Зовні печеристе тіло покрите білочною оболонкою, від якої відходять перегородки і формують внутрішню частину печеристого тіла. Печериста частина сечівника входить до складу статевого члена.

Статевий член має два печеристих тіла. На їх вентральній поверхні утворюється жолобок для сечівника. Печеристі тіла статевого члена, як і сечівника, покриті багатою еластичними волокнами білочною оболонкою яка утворює медіанну фіброзну перетинку. Від перетинки відходять всередину відростки у вигляді балок і пластинок, які формують печеристу структуру. Порожнини печеристих тіл статевого члена являють собою продовження просвітів кровоносних судин і заповнені венозною кров'ю. Артерії у печеристій частині утворюють багато розгалужень, що переходять в артеріо-венозні анастомози.

До статевої системи самки відносять яєчники, маткові труби, матку, піхву, сечостатеве переддвір'я і зовнішні статеві органи.

Яєчник утворює яйцеві клітини і синтезує гормони **естроген** і

прогестерон. Зовні на яєчник продовжується мезотелій очеревини і у вигляді кубічного (поверхневого) епітелію покриває білочну оболонку із щільної волокнистої сполучної тканини. Периферію яєчника становить кіркова речовина, яка складається із колагенових волокон і фібробластів, а також містить фолікули, серед яких розрізняють первинні, в стадії росту — вторинні, дозрівання та атретичні. Центральна частина яєчника заповнена мозковою речовиною. Її основою є рихла сполучна тканина, в ній проходять нерви та магістральні кровоносні судини, що розгалужуються в напрямку кіркової речовини і утворюють мікроциркуляторне русло. У сполучнотканинній основі яєчника знаходяться інтерстиціальні клітин. Функцію інтерстиціальних клітин пов'язують з синтезом естрогену.

Первинні фолікули складаються із яйцеклітини, покритої одношаровим плоским фолікулярним епітелієм. Вони містяться у периферійній частині яєчника. В міру росту фолікула збільшується розмір статевої клітини і нагромадження у ній поживних речовин. Із одношарового фолікулярний епітелій перетворюється у багатшаровий і його називають **зернистим**. В зв'язку з ростом фолікули поступово переміщуються у глибину кіркової речовини. Навколо зернистого шару з навколишньої сполучної тканини поступово формується тека. Одночасно з плазмолемою яйцеклітини і фолікулярних клітин зернистого шару формується вторинна, **прозора оболонка**.

Клітини фолікулярного епітелію посилено розмножуються, оточують овоцит кількома шарами, які формують **променистий вінець** — другу — вторинну оболонку яйцеклітини. Фолікулярний епітелій продукує фолікулярну рідину, яка нагромаджується між фолікулярними клітинами. Такі фолікули називають вторинними. Нагромадження фолікулярної рідини приводить до утворення щілин між фолікулярними клітинами, а потім порожниною, що містить гормон естроген. Фолікулярна рідина відтискує яйцеклітину до одного із полюсів фолікула. В цей час яйцеклітина знаходиться у горбику з фолікулярних клітин. Цей горбик називають **яйценосим**, а фолікул — третинним, або пупирчастим (**граафовим**). Стінка третинного фолікула в своєму складі має зернистий шар, скловидну мембрану, внутрішню теку. Третинний фолікул знаходиться близько від поверхні кіркової речовини і виступає над яєчником. У міру росту стінка його поступово стає тоншою, розривається, настає **овуляція** — вихід яйцеклітини у маткову трубу. На місці фолікула, що лопнув, розвивається **жовте тіло** — тимчасова залоза внутрішньої секреції, що продукує гормон прогестерон. При цьому в порожнину запусілого фолікула виливається кров із судин внутрішньої теки, цілісність яких порушується у момент овуляції. Згусток крові заміщується сполучною тканиною у центрі жовтого тіла, яке розвивається..

Значна кількість фолікулів не досягає зрілості, а підлягає *атрезії* — своєрідній перебудові деструктивного характеру. Вона характеризується загибеллю овоцита, від якого залишається на деякий час прозора оболонка, потім вона також руйнується. В подальшому на місці атретичних тіл залишаються інтерстиціальні клітини.

Маткові труби (яйцепроводи) являють собою органи, в які потрапляють овульовані яйцеклітини. У них відбувається утворення зиготи, яка транспортується в матку. Стінка яйцепроводу складається з трьох оболонок — слизової, м'язової та серозної. Слизова оболонка покрита одношаровим призматичним епітелієм, серед якого знаходяться миготливі клітини, що продукують слиз. Коливання війок миготливого епітелію та слиз створюють сприятливі умови для руху заплідненої яйцеклітини в напрямку матки. Пересування зиготи у яйцепроводі забезпечується також за допомогою перистальтичних скорочень м'язової оболонки.

Матка. У цьому органі ссавців розвивається зародок. За допомогою зародкових оболонок створюються умови для тісного зв'язку між материнським організмом та зародком. Вони забезпечують живлення, дихання, звільнення його крові від непотрібних продуктів обміну речовин та ендокринну регуляцію. Стінка матки утворена слизовою оболонкою (ендометрієм), м'язовою оболонкою (міометрієм) та серозною (периметрієм). Ендометрій покритий одношаровим призматичним епітелієм; серед його клітин знаходяться *війчасті* та *секреторні*, останні продукують слизово-серозний секрет. Під впливом оваріальних гормонів епітелій зазнає значних змін.

Епітелій ендометрію утворює численні занурення в основну пластинку — маткові залози. У напрямку шийки матки кількість залоз зменшується. В шийці матки слизова оболонка утворює численні складки.

М'язова оболонка (міометрій) складається із непосмугованих м'язів і є основною частиною стінки матки. У одноплідних тварин шар м'язової оболонки матки тонкий, ніж у багатоплідних.

Піхва. В цьому органі розрізняють власне піхву та переддвір'я. Власне піхва складається із слизової та м'язової оболонок і адвентиції. Вона утворює незначні поздовжні складки, покрита багатшаровим плоским епітелієм, в якому в період еструса кількість рядів помітно збільшується. М'язова оболонка складається із внутрішнього кільцевого та зовнішнього поздовжнього шарів непосмугованої м'язової тканини.

Клітор — орган гомологічний пенісу. Тіло його містить печеристу частину, занурену в стінку переддвір'я. Тіло клітора зовні обмежене білочною оболонкою, багатою на судини та нерви. Слизова оболонка клітора утворює кільцевидну складку — препуцій і є продовженням слизової оболонки переддвір'я піхви. Препуцій містить лімфодні вузлики і

рецепторні нервові закінчення.

Статеві губи. Це валикоподібні складки шкіри, що переходять у слизову оболонку переддвір'я. Основою статевих губ є поперечносмугаста м'язова тканина. У їх шкірній частині містяться сальні та потові залози. Статеві губи дуже іннервуються.

Органи статевого апарату риб. Сім'яники хрящових риб мають фолікулярну будову. Сім'явиносні каналці пов'язані з каналцями передньої частини нирок. Вздовж сім'яника каналці з'єднуються протокою, яка продовжується у вигляді сім'япровода. Він далі розширюється, утворюючи на кінці сім'яниковий міхурець і закінчується в сечостатевому синусі.

Кісткові риби мають парні яєчники і в більшості випадків мають внутрішню порожнину, в яку звисають багаточисельні складки їх стінок. Зрілі яйця потрапляють в порожнину яєчника, а потім звідти виводяться через короткий канал назовні. Тільки у деяких родин кісткових риб і більшості ганоїдів яйця випадають не у внутрішню порожнину яєчника, а в загальну порожнину тіла, потім виводяться через статеві пори та яйцепровід. Сім'яники кісткових риб знаходяться в черевній порожнині у вигляді стрічкоподібних утворень і складаються з радіально направлених сім'яних каналців, інколи фолікулярної будови. Сім'явивідні каналці відкриваються у вивідну протоку, яка закінчується на сечостатевому синусі. У ганоїдів сім'яна протока через ниркові каналці з'єднується з Вольфовим каналом.

Кісткові риби у своїй більшості різнополі, але морський окунь і риби родини Sparidae, є гермафродитами. Також самці форелі на ранніх стадіях розвитку містять в статевих залозах велику кількість яйцевих клітин. Ці клітини в майбутньому редукують і замінюються на чоловічі статеві клітини. Коли диференціювання затримується, то утворюються двостатеві залози. Дорослі самки мечоносців можуть перетворюватись у самців за зовнішніми ознаками, так і за здатністю до запліднення.

Багато акул, скатів і деяких кісткових риб пристосовані до внутрішнього запліднення. У морського окуня з родини себастодес після запліднення спостерігається вимітання ікри в зовнішнє середовище, де відбувається розвиток.

У морської бельдюги спостерігається дійсне живонародження. Жовток у її ембріонів дуже маленький і поживне середовище для розвитку ембріонів – **ембріотроф** формується в порожнині гонад із загинувших ікринок і ембріонів. Всмоктування поживних речовин відбувається через поверхню жовткового міхура, а дихання відбувається через добре розвинені промені плавців. Ембріони пецелій, гуппі, молінезії наділені зовнішньою кровоносною сіткою для дихання, а оточуючі ембріон фолікули утворюють поживну псевдоплаценту. Розвиток ембріонів акули

відбувається у спеціальних “*матках*”, в яких є живлячі утворення у вигляді плаценти ссавців.

Питання для самоперевірки

1. Характеристика гістологічної будови головного і спинного мозку.
2. Характеристика гістологічної будови органів чуття.
3. Характеристика гістологічної будови серцево-судинної системи.
4. Характеристика гістологічної будови органів гемопоезу, імунології.
5. Характеристика гістологічної будови органів ендокринної системи.
6. Характеристика гістологічної будови шкіри та її похідних.
7. Характеристика гістологічної будови органів апарату дихання.
8. Характеристика гістологічної будови органів апарату травлення.
9. Характеристика гістологічної будови органів сечовиділення.
10. Характеристика гістологічної будови органів статеві системи самця
11. Характеристика гістологічної будови органів статеві системи самок
12. Особливості будови статеві системи риб.

ЛІТЕРАТУРА

1. Александровская О.В., Радостина Т.П. Цитология, гистология и эмбриология. – М.: ВО. «Агропромиздат», 1987 – 448с.
2. Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию: Из-дво Московского университета, 1980. – 210с.
3. Гистология / под ред. Ю.И.Афанасьева.– М.: “Медицина”, 1989.– 671с.
4. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену. – Т.2. – М.: ”Мир”, 1983.-389с.
5. Кацнельсон З.С., Рихтер И.Д. Практикум по цитологии, гистологии и эмбриологии. – Л.: “Колос”, 1979. – 312с.
6. Луцик О.Д. та ін. Гістологія людини. – Львів: “Мир”, 1993. – 397с.
7. Кауфман З.С. Эмбриология рыб. – М.; «Агропромиздат», 1990. – 271с.
8. Новак В.П. Цитологія, гістологія і ембріологія.– К.: Віра-Р, 2001.- 285с.
9. Хэм А., Кормак Д. Гистология. – Т.1-5. – М.: “Мир”, 1983. – 272с.

Навчальне видання

Хохлов Сергій Михайлович

ГІСТОЛОГІЯ І ЕМБРІОЛОГІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

Конспект лекцій

Підписано до друку _____.2009. Формат 60х84 / 16. Папір офсетний.
Друк офсетний. Ум. друк. арк. ____
Тираж 50 прим. Зам. №_____

Надруковано з готового оригінал – макета

Одеський державний екологічний університет
65016, м. Одеса, вул. Львівська, 15

Друкарня видавництва
65045, м. Одеса, вул. Базарна, 106.
Тел.: (0482) 33 – 07 – 17, 37 – 07 – 95, 37 – 14 – 25