www.medpublish.com.ua

ЗМІСТ

Передмова viii
Подяка ix

1 Методи 1

ОГЛЯД МЕТОДІВ, ЯКІ ВИКОРИСТОВУЮТЬ У ГІСТОЛОГІЇ / 1
ПІДГОТОВКА ЗРАЗКІВ / 2
ГІСТОХІМІЯ ТА ЦИТОХІМІЯ / 4
МІКРОСКОПІЯ / 13
Додаток 1.1 Клінічні паралелі: заморожені зрізи / 4
Додаток 1.2 Функціональні міркування: цитоспектрофотометрія при забарвленні за Фельгеном / 7
Додаток 1.3 Клінічні паралелі: моноклональні антитіла в медицині / 9
Додаток 1.4 Функціональні міркування: правила користування світловим мікроскопом / 16
ГІСТОЛОГІЯ 101 / 28

2 Клітина. Цитоплазма 30

ЗАГАЛЬНА БУДОВА КЛІТИНИ ТА ЇЇ ЦИТОПЛАЗМИ / 30
МЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ / 32
НЕМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ / 67
ВКЛЮЧЕННЯ / 82
ЦИТОПЛАЗМАТИЧНИЙ МАТРИКС / 85
Додаток 2.1 Клінічні паралелі: лізосомні хвороби накопичення / 52
Додаток 2.2 Клінічні паралелі: порушення організації та будови мікротрубочок і філаментів / 83
Додаток 2.3 Клінічні паралелі: атипова дуплікація центріолей та рак / 85
ГІСТОЛОГІЯ 101 / 86

3 Клітина. Ядро 88

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЯДРА / 88
КОМПОНЕНТИ ЯДРА / 88
ВІДНОВЛЕННЯ КЛІТИНИ / 98
КЛІТИННИЙ ЦИКЛ / 98
ЗАГИБЕЛЬ КЛІТИНИ / 105
Додаток 3.1 Клінічні паралелі: цитогенетичне тестування / 93
Додаток 3.2 Клінічні паралелі: регуляція клітинного циклу та лікування раку / 94
ГІСТОЛОГІЯ 101 / 111

4 Тканини: концепція і класифікація 112

ТКАНИНИ: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 112
ЕПІТЕЛІЙ / 113
СПОЛУЧНА ТКАНИНА / 114
М'ЯЗОВА ТКАНИНА / 114
НЕРВОВА ТКАНИНА / 115
ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ТКАНИН (ГІСТОГЕНЕЗ) / 116
ВИЗНАЧЕННЯ ТИПУ ТКАНИНИ / 119
Додаток 4.1 Клінічні паралелі: тератоми яєчників / 118
ГІСТОЛОГІЯ 101 / 120

5 Епітеліальна тканина 122

СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 122
КЛАСИФІКАЦІЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ / 123
ПОЛЯРНІСТЬ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН / 126
ВІЛЬНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН ТА ЇЇ МОДИФІКАЦІЇ / 127
БІЧНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН І МІЖКЛІТИННІ СПОЛУЧЕННЯ / 138
БАЗАЛЬНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН ТА ЇЇ СПЕЦІАЛІЗОВАНІ СТРУКТУРИ, ЩО ЗАБЕЗПЕЧУЮТЬ ПРИКРІПЛЕННЯ КЛІТИНИ ДО ПОЗАКЛІТИННОГО МАТРИКСУ / 155
ЗАЛОЗИ / 166
ОНОВЛЕННЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН / 167
Додаток 5.1 Клінічні паралелі: метаплазія епітелію / 126
Додаток 5.2 Клінічні паралелі: первинна циліарна дискінезія (синдром нерухомих війок) / 140
Додаток 5.3 Клінічні паралелі: міжклітинні контакти як мішень для патогенних агентів / 148
Додаток 5.4 Функціональні міркування: терміни «базальна мембрана» і «базальна пластинка» / 158
Додаток 5.5 Функціональні міркування: слизові і серозні мембрани / 169
ГІСТОЛОГІЯ 101 / 170
Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 1 Одношаровий плоский і одношаровий кубоїдний епітелій / 172
ІЛЮСТРАЦІЯ 2 Одношаровий і багатошаровий епітелій / 174
ІЛЮСТРАЦІЯ 3 Багатошаровий епітелій та епітеліоїдна тканина / 176

6 Сполучна тканина 178

СПОЛУЧНА ТКАНИНА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 178
ЕМБРІОНАЛЬНА СПОЛУЧНА ТКАНИНА / 179
ВЛАСНЕ СПОЛУЧНА ТКАНИНА / 180
ВОЛОКНА СПОЛУЧНОЇ ТКАНИНИ / 181
МІЖКЛІТИННА РЕЧОВИНА / 195
КЛІТИНИ СПОЛУЧНОЇ ТКАНИНИ / 200
Додаток 6.1 Клінічні паралелі: колагенопатії / 190

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

Додаток 6.2 Клінічні паралелі: сонячне випромінювання та молекулярні зміни у шкірі при фотостарінні / 195
Додаток 6.3 Клінічні паралелі: роль міофібробластів у загоєнні ран / 207
Додаток 6.4 Функціональні міркування: система мононуклеарних фагоцитів / 208
Додаток 6.5 Клінічні паралелі: роль мастоцитів і базофілів у розвитку алергійних реакцій / 209

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 212

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 4 Пухка і щільна неоформлена сполучна тканина / 214
ІЛЮСТРАЦІЯ 5 Щільна оформлена сполучна тканина, сухожилки і зв'язки / 216
ІЛЮСТРАЦІЯ 6 Еластичні волокна та еластичні мембрани / 218

7 Хрящова тканина 220

ХРЯЩОВА ТКАНИНА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 220
ГІАЛІНОВА ХРЯЩОВА ТКАНИНА (ГІАЛІНОВИЙ ХРЯЩ) / 220
ЕЛАСТИЧНА ХРЯЩОВА ТКАНИНА (ЕЛАСТИЧНИЙ ХРЯЩ) / 227
ВОЛОКНИСТА ХРЯЩОВА ТКАНИНА (ВОЛОКНИСТИЙ ХРЯЩ) / 228
ХОНДРОГЕНЕЗ І РІСТ ХРЯЩА / 229
РЕГЕНЕРАЦІЯ ГІАЛІНОВОГО ХРЯЩА / 230

Додаток 7.1 Клінічні паралелі: остеоартрит / 221
Додаток 7.2 Клінічні паралелі: злоякісні пухлини хряща (хондросаркоми) / 230

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 232

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 7 Гіаліновий хрящ / 234
ІЛЮСТРАЦІЯ 8 Гіаліновий хрящ. Скелет плода / 236
ІЛЮСТРАЦІЯ 9 Еластичний хрящ / 238
ІЛЮСТРАЦІЯ 10 Волокнистий хрящ / 240

8 Кісткова тканина 242

КІСТКОВА ТКАНИНА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 242
ЗАГАЛЬНА СТРУКТУРА КІСТОК / 243
ТИПИ КІСТКОВОЇ ТКАНИНИ / 246
КЛІТИНИ КІСТКОВОЇ ТКАНИНИ / 249
ФОРМУВАННЯ КІСТКОВОЇ ТКАНИНИ / 259
БІОЛОГІЧНА МІНЕРАЛІЗАЦІЯ ТА ПУХИРЦІ МАТРИКСУ / 268
КІСТКОВА ТКАНИНА ЯК МІШЕНЬ ДЛЯ ЕНДОКРИННИХ ГОРМОНІВ І ЯК ЕНДОКРИННИЙ ОРГАН / 269
БІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ВІДНОВЛЕННЯ КІСТКИ / 271

Додаток 8.1 Клінічні паралелі: захворювання суглобів / 245
Додаток 8.2 Клінічні паралелі: остеопороз / 258
Додаток 8.3 Клінічні паралелі: вплив харчових компонентів на формування кісткової тканини / 270
Додаток 8.4 Функціональні міркування: гормональна регуляція росту кісток / 271

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 274

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 11 Шліф кістки / 276
ІЛЮСТРАЦІЯ 12 Кістка і кісткова тканина / 278
ІЛЮСТРАЦІЯ 13 Внутрішньохрящове скостеніння I / 280
ІЛЮСТРАЦІЯ 14 Внутрішньохрящове скостеніння II / 282
ІЛЮСТРАЦІЯ 15 Перетинчасте скостеніння / 284

9 Жирова тканина 286

ЖИРОВА ТКАНИНА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 286
БІЛА ЖИРОВА ТКАНИНА / 287
БУРА ЖИРОВА ТКАНИНА / 294
ТРАНСДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЖИРОВОЇ ТКАНИНИ / 298

Додаток 9.1 Клінічні паралелі: ожиріння / 290
Додаток 9.2 Клінічні паралелі: пухлини жирової тканини / 295
Додаток 9.3 Клінічні паралелі: ПЕТ-сканування та інтерференція бурої жирової тканини / 297

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 300

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 16 Жирова тканина / 302

10 Кров 304

КРОВ: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 304
ПЛАЗМА КРОВІ / 305
ЕРИТРОЦИТИ / 307
ЛЕЙКОЦИТИ / 312
ТРОМБОЦИТИ / 325
РОЗГОРНУТИЙ ЗАГАЛЬНИЙ АНАЛІЗ КРОВІ / 328
КРОВОТВОРЕННЯ (ГЕМОПОЕЗ) / 329
КІСТКОВИЙ МОЗОК / 339

Додаток 10.1 Клінічні паралелі: системи груп крові AB0 і Rh (резус) / 310
Додаток 10.2 Клінічні паралелі: підтипи гемоглобіну A у хворих на цукровий діабет / 312
Додаток 10.3 Клінічні паралелі: патологічні зміни гемоглобіну / 313
Додаток 10.4 Клінічні паралелі: спадкові аномалії нейтрофілів; хронічна гранульоматозна хвороба / 319
Додаток 10.5 Клінічні паралелі: розпад гемоглобіну і жовтяниця / 320
Додаток 10.6 Клінічні паралелі: клітинний склад кісткового мозку / 341

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 344

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 17 Еритроцити і гранулоцити / 346
ІЛЮСТРАЦІЯ 18 Агранулоцити і червоний кістковий мозок / 348
ІЛЮСТРАЦІЯ 19 Еритроцитопоез / 350
ІЛЮСТРАЦІЯ 20 Гранулоцитопоез / 352

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

11 М'язова тканина 354

М'ЯЗОВА ТКАНИНА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА І КЛАСИФІКАЦІЯ / 354
СКЕЛЕТНА М'ЯЗОВА ТКАНИНА / 355
СЕРЦЕВА М'ЯЗОВА ТКАНИНА / 373
ГЛАДКА М'ЯЗОВА ТКАНИНА / 378

Додаток 11.1 Функціональні міркування: метаболізм та ішемія м'язів / 361
Додаток 11.2 Клінічні паралелі: м'язові дистрофії – дефіцит дистрофіну та дистрофін-асоційованих білків / 364
Додаток 11.3 Клінічні паралелі: тяжка міастенія / 370
Додаток 11.4 Функціональні міркування: порівняння трьох типів м'язової тканини / 384

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 386

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 21 Скелетна м'язова тканина I, світлова мікроскопія / 388
ІЛЮСТРАЦІЯ 22 Скелетна м'язова тканина II, електронна мікроскопія / 390
ІЛЮСТРАЦІЯ 23 М'язово-сухожилкове з'єднання / 392
ІЛЮСТРАЦІЯ 24 Серцева м'язова тканина / 394
ІЛЮСТРАЦІЯ 25 Серцева м'язова тканина. Провідні м'язові волокна – волокна Пуркіньє / 396
ІЛЮСТРАЦІЯ 26 Гладка м'язова тканина / 398

12 Нервова такнина 400

НЕРВОВА СИСТЕМА: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 400
СКЛАД НЕРВОВОЇ ТКАНИНИ / 401
НЕЙРОН / 402
ПІДТРИМУВАЛЬНІ КЛІТИНИ НЕРВОВОЇ ТКАНИНИ: НЕЙРОГЛІЯ / 416
ПОХОДЖЕННЯ КЛІТИН НЕРВОВОЇ ТКАНИНИ / 427
БУДОВА ПЕРИФЕРИЧНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ / 428
БУДОВА АВТОНОМНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ / 431
БУДОВА ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ / 435
ВІДПОВІДЬ НЕЙРОНІВ НА ПОШКОДЖЕННЯ / 439

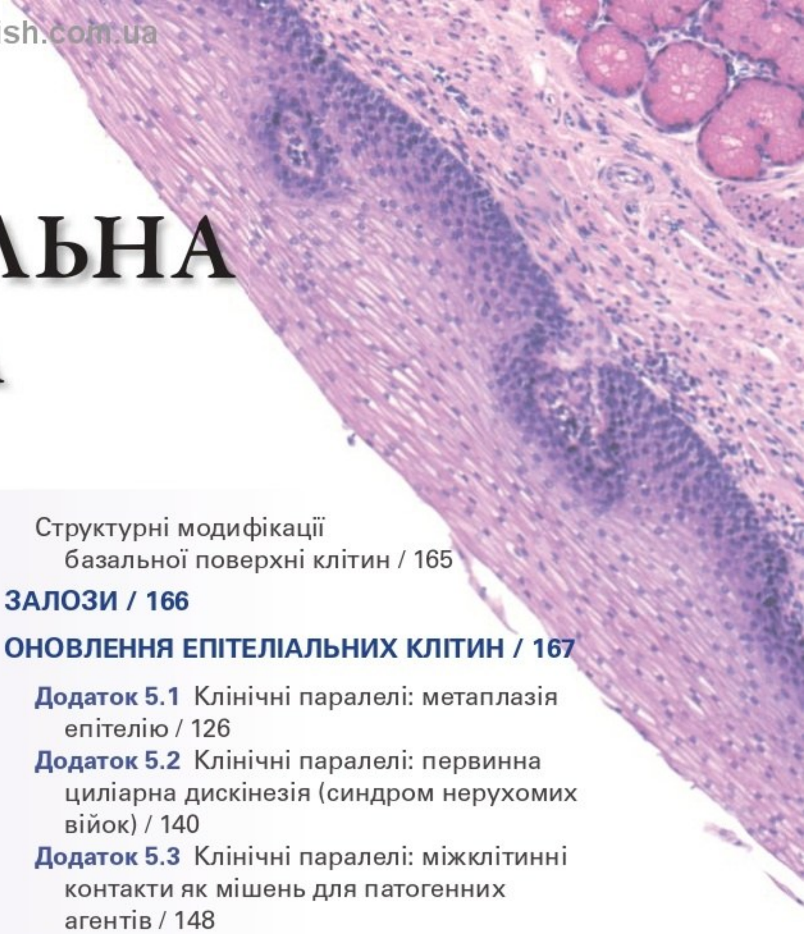
Додаток 12.1 Клінічні паралелі: хвороба Паркінсона / 411
Додаток 12.2 Клінічні паралелі: демієлінізувальні захворювання / 418
Додаток 12.3 Клінічні паралелі: реактивний гліоз – процес утворення рубців у центральній нервовій системі / 442

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 444

Ілюстрації (атлас)
ІЛЮСТРАЦІЯ 27 Симпатичні та спинномозкові ганглії / 446
ІЛЮСТРАЦІЯ 28 Периферичний нерв / 448
ІЛЮСТРАЦІЯ 29 Великий (кінцевий) мозок / 450
ІЛЮСТРАЦІЯ 30 Мозочок / 452
ІЛЮСТРАЦІЯ 31 Спинний мозок / 454

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua



5 ЕПІТЕЛІАЛЬНА ТКАНИНА

СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА / 122

КЛАСИФІКАЦІЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ / 123

ПОЛЯРНІСТЬ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН / 126

ВІЛЬНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН ТА ЇЇ МОДИФІКАЦІЇ / 127

Мікроворсинки / 127
Стереоцилії / 128
Війки / 129

БІЧНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН І МІЖКЛІТИННІ СПОЛУЧЕННЯ / 138

Замикальні сполучення / 142
Зв'язувальні сполучення / 146
Комунікативні сполучення / 151
Структурні модифікації бічної поверхні клітин / 153

БАЗАЛЬНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН ТА ЇЇ СПЕЦІАЛІЗОВАНІ СТРУКТУРИ, ЩО ЗАБЕЗПЕЧУЮТЬ ПРИКРІПЛЕННЯ КЛІТИНИ ДО ПОЗАКЛІТИННОГО МАТРИКСУ / 155

Структура і функція базальної мембрани / 155
З'єднання клітин з позаклітинним матриксом / 163
Структурні модифікації базальної поверхні клітин / 165

ЗАЛОЗИ / 166

ОНОВЛЕННЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН / 167

Додаток 5.1 Клінічні паралелі: метаплазія епітелію / 126
Додаток 5.2 Клінічні паралелі: первинна циліарна дискінезія (синдром нерухомих війок) / 140
Додаток 5.3 Клінічні паралелі: міжклітинні контакти як мішень для патогенних агентів / 148
Додаток 5.4 Функціональні міркування: терміни «базальна мембрана» і «базальна пластинка» / 158
Додаток 5.5 Функціональні міркування: слизові і серозні мембрани / 169

ГІСТОЛОГІЯ 101 / 170

■ СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ: ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА

Епітеліальна тканина вкриває поверхню тіла, вистилає його порожнини й утворює залози.

Епітеліальна тканина (епітелій) – безсудинна тканина, що складається з клітин; вона вкриває **зовнішню поверхню тіла** й вистилає **внутрішні закриті порожнини** (включаючи судинну систему) і **трубчасті структури** тіла, які сполучаються із зовнішнім середовищем (вони належать до травної, дихальної, сечової та статевої систем). Епітелій також утворює **секреторну частину (паренхіму)** залоз і вистилає їхні протоки. Окрім того, спеціалізовані епітеліальні клітини функціонують як **рецепторні у складі органів чуття** (нюх, смак, слух і зір)[1].

Клітини, з яких складається епітелій, тобто епітеліоцити, мають три основні характеристики:

- Вони щільно прилягають одна до одної і прикріплюються за допомогою специфічних адгезивних молекул, які утворюють спеціалізовані **міжклітинні контакти** (рис. 5.1).
- Їм властива функціональна і морфологічна полярність. Іншими словами, різні функції клітин пов'язані з трьома морфологічно різними поверхнями (поверхневими доменами[2]), а саме: **вільною**, **бічною** і **базальною**. Властивості кожної поверхні визначаються специфічними ліпідами й інтегральними мембранними білками.
- Їхня базальна поверхня прикріплена до глибше розташованої **базальної мембрани** – неклітинного білково-полісахаридного шару, що виявляється при світловій мікроскопії спеціальними гістохімичними методами (див. рис. 1.2, с. 7).

[1] За загальноприйнятими уявленнями, рецепторними клітинами органів зору і нюху є нейросенсорні клітини (прим. наук. ред.).

[2] Термін «домен» частіше застосовують для позначення частин білків, а також у генетиці.

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

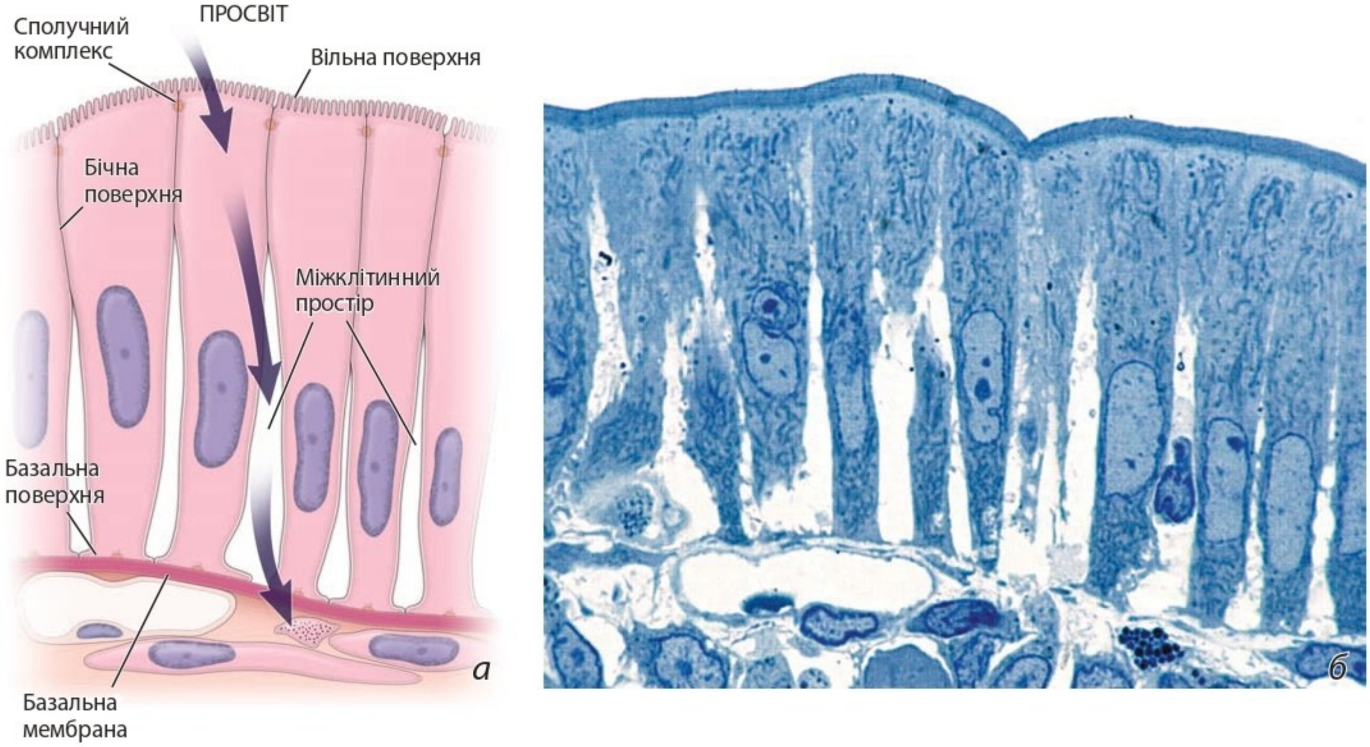


РИСУНОК 5.1. Епітеліальні клітини тонкої кишки, що забезпечують всмоктування: а – схематичне зображення усіх трьох поверхонь типової епітеліальної клітини. Сполучний комплекс забезпечує адгезію сусідніх клітин і відокремлює зовнішню поверхню від міжклітинного простору, обмежуючи рух рідини між просвітом тонкої кишки і глибше розташованою сполучною тканиною. Трансклітинний рух рідини під час абсорбції (*стрілки*) відбувається з просвіту кишки – у клітину, потім через плазматичну мембрану бічної поверхні – у міжклітинний простір і, нарешті, через базальну мембрану – до сполучної тканини; **б** – мікрофотографія тонкого зрізу кишкового епітелію, залитого в пластик і забарвленого толуїдиновим синім; показані клітини, які беруть активну участь у транспорті рідини. Як і на сусідній схемі, видно міжклітинні простори, заповнені рідиною, що потрапляє в них, перш ніж проникнути у сполучну тканину. ×1250

В окремих випадках епітеліальні клітини не мають вільної поверхні; це ознака епітеліоїдної тканини.

У деяких місцях епітеліальні клітини розташовані близько одна до одної, але не мають вільної поверхні. Щільне розташування цих клітин і наявність базальної мембрани свідчать про їх належність до епітелію, але за відсутності вільної поверхні такі скупчення клітин визначають як **епітеліоїдну тканину**. Епітеліоїдні клітини походять з мезенхімних клітин-попередників (недиференційованих клітин ембріонального походження, виявлених у сполучній тканині). Клітини-попередники часто локалізуються на вільній поверхні; клітини, що дозрівають (незрілі) під час розвитку можуть мати вільну поверхню протягом деякого часу, але зрілим клітинам не властиві поверхневе розташування і контакт із зовнішнім середовищем. Епітеліоїдна організація є типовою для більшості залоз внутрішньої секреції; прикладами слугують інтерстиційні клітини Лейдіга в **яєчку** (Ілюстрація 3, с. 176), лютеоцити в **яєчнику**, клітини острівців Лангерганса в **підшлунковій залозі**, паренхіма **надниркових залоз** і передня частка **гіпофіза**. **Епітеліоретикулоцити тимуса також можна включити в цю категорію клітин.** Окрім того, епітеліоїдну організацію мають скупчення макрофагів сполучної тканини у відповідь на певні види пошкоджень та інфекцій, а також різні пухлини, що походять з епітелію.

Епітелій утворює селективний бар'єр між зовнішнім середовищем і глибше розташованою сполучною тканиною.

Епітелій, що вкриває поверхню тіла або вистилає його порожнини, утворює суцільний пласт клітин – оболонку, яка відокремлює глибше розташовану чи прилеглу сполучну тканину від зовнішнього середовища, внутрішніх порожнин або рідкої сполучної тканини – крові й лімфи. Серед інших функцій цей епітеліальний покрив (або вистелення) функціонує як **селективний бар'єр**, що полегшує чи перешкоджає проходженню певних речовин із зовнішнього середовища (включаючи порожнини тіла) у глибше розташовану сполучну тканину (сполучнотканинний компартмент).

■ КЛАСИФІКАЦІЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНОЇ ТКАНИНИ

Традиційна класифікація епітелію має описовий характер і ґрунтується на двох критеріях: кількості шарів клітин і формі поверхневих клітин. Отже, ця термінологія відображає тільки структуру, але не функцію. Розрізняють:

- **простий (одношаровий) епітелій**, який складається з одного шару клітин;
- **багатошаровий епітелій**, який складається з двох або більше шарів клітин.

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

Окремі клітини, що входять до складу епітелію, описують як:

- **лускаті (плоскі)**, якщо ширина клітини більша за її висоту;
- **кубоїдні**, ширина, довжина і висота яких приблизно однакові;
- **стовпчасті**, якщо висота клітини помітно перевищує її ширину (у разі незначного переважання висоти над іншими розмірами клітини часто використовують термін «низький стовпчастий епітелій»).

Епітелій різної конфігурації легко класифікувати, описуючи кількість шарів клітин (тобто характеризуючи епітелій як одношаровий або багатошаровий) і форму поверхневих клітин. Клітини деяких екзокринних залоз мають більш-менш **пірамідну форму**, їхні верхівки спрямовані у просвіт. Однак ці клітини все ще класифікують як кубоїдні або стовпчасті, залежно від співвідношення висоти клітини та її ширини біля основи.

У **багатошаровому епітелії** форма і висота клітин зазвичай варіюють від шару до шару, але *для класифікації епітелію використовують лише форму клітин, що утворюють поверхневий шар*. Наприклад, багатошаровий плоский епітелій складається з більше ніж одного шару клітин, а його поверхневий шар утворюють плоскі клітини.

У деяких випадках до цієї системи класифікації може бути доданий третій критерій – наявність **спеціалізованих структур на вільній поверхні клітини**. Наприклад, окремий тип одношарового стовпчастого епітелію визначають як простий стовпчастий *миготливий* – оскільки його вільна поверхня має війки. Той самий принцип застосовують до багатошарового плоского епітелію, в якому поверхневі клітини можуть бути зроговілими або незроговілими. Епідерміс позначають як багатошаровий плоский *зроговілий* епітелій завдяки наявності зроговілих клітин на його поверхні.

Псевдобагатошаровий і перехідний епітелії є особливими типами епітеліальної тканини.

Також розрізняють два особливі типи епітелію – псевдобагатошаровий і перехідний.

- **Псевдобагатошаровий епітелій** виглядає як багатошаровий; деякі клітини не досягають вільної поверхні, але всі вони розташовані на базальній мембрані (Ілюстрація 2, с. 174). Отже, насправді це **простий** (одношаровий) **епітелій**. Локалізація (представництво) псевдобагатошарового епітелію в організмі обмежена. Окрім того, часто важко зрозуміти, чи всі клітини контактують із базальною мембраною. З цих причин ідентифікація псевдобагатошарового епітелію, як правило, залежить від знання його звичайної, типової локалізації.
- **Перехідний епітелій (уротелій)** – термін, яким позначають епітелій, що вистилає нижні сечові шляхи, простягаючись від малих ниркових чашечок до проксимальної частини сечівника. Він являє собою **багатошаровий епітелій** зі специфічними морфологічними властивостями, що уможливлюють його розтягування (Ілюстрація 3, с. 176). Цей епітелій описаний у розділі 20 «Сечова система».

Різні типи епітелію, конфігурацію епітеліальних клітин і відповідну термінологію наведено в табл. 5.1.

Є два різновиди одношарового плоского епітелію: ендотелій – епітелій, що вистилає судинну систему, і мезотелій – епітелій, що вистилає порожнини тіла.

Окремим різновидам епітелію, розташованим у певних ділянках, дано індивідуальні назви:

- **Ендотелій** являє собою епітелій, що вистилає кровоносні й лімфатичні судини. Унаслідок стратегічного розташування – між кров'ю і тканиною (сполучною – *прим. наук. ред.*) – ендотелій, що вистилає кровоносні судини, часто називають **судинним ендотелієм**. Він складається з вузькоспеціалізованих плоских клітин, розташованих в один шар, які регулюють і контролюють трансклітинний транспорт, тонус гладких міоцитів у судинній стінці, імунні реакції, а також синтез та секрецію різноманітних гормонів й активних метаболітів (докладніше див. розділ 13 «Серцево-судинна система»).
- **Ендокард** – внутрішня оболонка серця, що містить епітелій; вистилає шлуночки і передсердя[3].
- **Мезотелій** являє собою епітелій, що вистилає стінки й огортає вміст закритих порожнин тіла (тобто черевної, перикардіальної і плевральної порожнин; Ілюстрація 1, с. 172).

Як ендотелій, у тому числі в ендокарді, так і мезотелій майже завжди представлені простим плоским епітелієм. Епітеліальні клітини мають форму багатокутника і, як правило, орієнтовані вздовж осі судини. Виняток становлять **посткапілярні венули**, в яких ендотелій є кубоїдним; вони розташовані в певних лімфоїдних органах. Ці венули називають **венами з високим ендотелієм** (*англ.* high endothelial venules, HEV). Інший виняток знайдено в селезінці, в якій ендотеліальні клітини венозних пазух мають форму паличок і розташовані аналогічно клепкам у бочці.

Кожен особливий тип епітелію може виконувати різні функції; це залежить від того, які типи клітин він містить.

Епітелій може виконувати одну або кілька функцій залежно від активності наявних клітин різних типів:

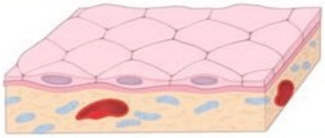
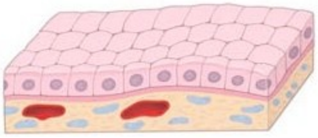
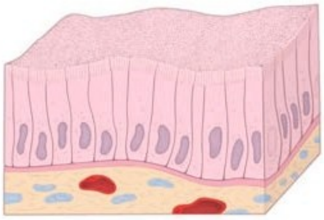
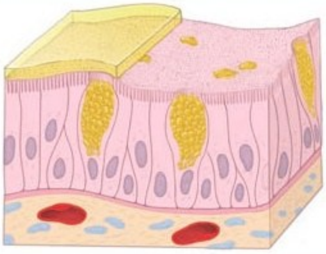
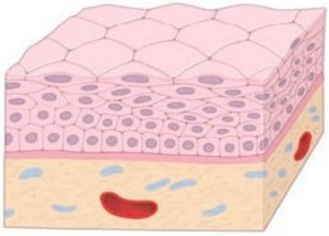
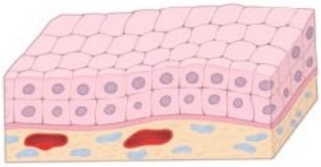
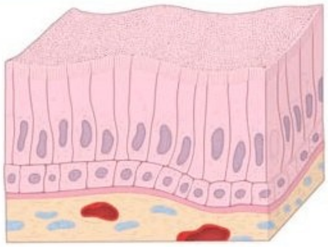
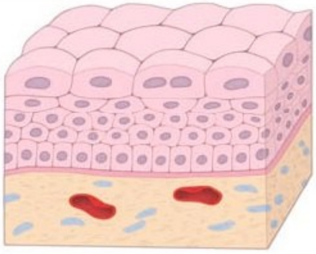
- **Секреція** властива стовпчастому епітелію, що вкриває поверхню шлунка й утворює шлункові залози.
- **Абсорбція** відбувається у стовпчастому епітелії тонкої та товстої кишок і звивистої частини проксимальних ниркових трубочок.
- **Транспортування (переміщення)** різних речовин або клітин уздовж поверхні епітелію забезпечують рухомі війки: наприклад, переміщення частинок пилу в бронхах або транспортування різноманітних речовин через епітелій (піноцитоз чи ендоцитоз) у сполучну тканину й у зворотному напрямку.
- **Механічний захист** забезпечують багатошаровий плоский епітелій шкіри (епідерміс) і перехідний епітелій сечового міхура.

[3] За загальноприйнятими уявленнями, ендокард – це внутрішня оболонка серця, що містить епітелій (ендотелій) та субендотеліальний шар сполучної тканини (прим. наук. ред.).

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

ТАБЛИЦЯ 5.1 **Класифікація типів епітелію**

Тип		Деякі характерні місця розташування	Основна функція
Одношаровий плоский		Судинна система (ендотелій) Порожнини тіла (мезотелій) Капсула Боумена (нирки) Респіраторний відділ (легені)	Обмінна і бар'єрна функції (у центральній нервовій системі) Обмінна функція і зволоження
Одношаровий кубоїдний		Малі протоки екзокринних залоз Поверхня яєчника (гермінативний епітелій) Ниркові трубочки Фолікули щитоподібної залози	Поглинання і проведення Бар'єрна функція Абсорбція і секреція
Одношаровий стовпчастий		Тонка і товста кишки Поверхня шлунка і шлункові залози Жовчний міхур	Абсорбція і секреція Секреція Абсорбція
Псевдобагатошаровий		Трахея і бронхи Сім'явиносна протока Виносні протоки над'яєчка	Секреція і проведення Абсорбція і проведення
Багатошаровий плоский		Епідерміс Ротова порожнина і стравохід Піхва	Бар'єрна і захисна функції
Багатошаровий кубоїдний		Протоки потових залоз Великі протоки залоз внутрішньої секреції Аноректальне (відхідниково-прямокишкове) сполучення	Бар'єрна функція і проведення
Багатошаровий стовпчастий		Найбільші протоки екзокринних залоз Аноректальне (відхідниково-прямокишкове) сполучення	Бар'єрна функція і проведення
Перехідний (уротелій)		Ниркові чашечки Сечовід Сечовий міхур Сечівник	Бар'єрна функція, здатність до розтягування

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

- **Рецепторна функція** – сприйняття зовнішніх подразників та їх подальша трансдукція; вона властива, наприклад, смаковим рецепторам язика, нюховому епітелію слизової оболонки носа і сітківці ока[4].

Епітелій, що бере участь у секреції чи абсорбції, зазвичай одношаровий або, у деяких випадках, псевдобагатошаровий; висота клітин часто відображає ступінь їх активності. Одношаровий плоский епітелій характеризується високим рівнем трансклітинного транспорту. Багатошарова структура епітелію зазвичай корелює із трансклітинною непроникністю. Нарешті, у деяких місцях розташування псевдобагатошарового епітелію базальні клітини є **стовбуровими клітинами**, які дають початок зрілим функціональним клітинам епітелію, у такий спосіб врівноважуючи оновлення клітин.

■ ПОЛЯРНІСТЬ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН

Епітеліальні клітини демонструють виражену **полярність**. Вони містять **апікальний**, **латеральний** і **базальний домени** (або вільну, бічну і базальну поверхні). Кожна поверхня клітини має особливі біохімічні характеристики; разом з геометричним розташуванням клітин в епітелії вони визначають функціональну полярність усіх трьох поверхонь.

Вільна поверхня (апікальний домен) завжди спрямована до зовнішньої поверхні (тіла – *прим. наук. ред.*) або до просвіту закритої порожнини чи трубчастої структури. Бічна поверхня зв'язує клітину із сусідніми клітинами і характеризується наявністю спеціалізованих ділянок прикріплення. Базальна поверхня лежить на базальній мембрані, фіксуючи клітину до глибше розташованої сполучної тканини.

Молекулярний механізм, що відповідає за визначення полярності епітеліальних клітин, необхідний для формування сусідніми клітинами повноцінного функціонального бар'єру. В апікальній частині епітеліальних клітин, поруч з їх вільною поверхнею, утворюються сполучні комплекси (див. далі в розділі). Ці спеціалізовані ділянки прикріплення не тільки відповідають за щільну адгезію клітин, а й дають змогу епітелію регулювати трансклітинний рух розчинених речовин залежно від їхнього електроосмотичного градієнта. Окрім того, сполучні комплекси відокремлюють апікальну частину плазматичної мембрани від базальної і латеральної частин, уможливлюючи їх спеціалізацію та розпізнавання різних молекулярних сигналів.

ДОДАТОК 5.1

КЛІНІЧНІ ПАРАЛЕЛІ: МЕТАПЛАЗІЯ ЕПІТЕЛІЮ

Метаплазія епітелію – це зворотне перетворення одного типу зрілих епітеліальних клітин в інший. Як правило, вона є адаптивною реакцією на стрес, хронічне запалення або інші атипові подразники. Вихідні клітини заміщуються клітинами, які більше відповідають умовам нового середовища і стійкі до впливу атипових подразників. Метаплазію вважають результатом перепрограмування епітеліальних стовбурових клітин, що змінює закономірності експресії їхніх генів.

Найпоширеніша метаплазія епітелію – **зі стовпчастого (одношарового) у плоский (багатошаровий)**; наприклад, **плоскоклітинна метаплазія** відбувається в залозистому епітелії, коли стовпчасті клітини одношарового епітелію замінюються багатошаровим плоским епітелієм. Також метаплазія часто виникає у псевдобагатошаровому епітелії трахеї та бронхів у відповідь на тривалий вплив тютюнового диму. Вона трапляється й у жінок із хронічними інфекціями статевих шляхів (наприклад, ураження вірусом папіломи людини): одношаровий стовпчастий епітелій цервікального каналу замінюється багатошаровим плоским незроговілим епітелієм (рис. Д5.1.1). Окрім того, плоска метаплазія можлива в уротелії як наслідок хронічних паразитарних інфекцій, зокрема шистосомозу.

Метаплазія також відбувається у зворотному напрямку: **із багатошарового плоского в одношаровий стовпчастий** епітелій. Наприклад, унаслідок гастроезофагеального рефлюксу багатошаровий плоский незроговілий епітелій нижньої частини стравоходу може зазнати метапластичної трансформації в одношаровий стовпчастий епітелій кишкового типу, що містить келихоподібні клітини; цей стан відомий як стравохід Барретта.

Метаплазія, як правило, є зворотним явищем: якщо провокувальний чинник видаляється, тканина часто повертається до свого звичайного типу диференціації. Якщо дія шкідливих подразників зберігається тривалий час, метапластичні клітини можуть трансформуватися в ракові, наприклад, при плоскоклітинній метаплазії – у плоскоклітинний рак. Злоякісні пухлини легень, шийки матки і сечового міхура часто походять із плоского епітелію метапластичного походження. Одношаровий стовпчастий епітелій може спричинити **розвиток аденокарциноми** – пухлини, що виникає із залозистого епітелію.

Лікування метаплазії передбачає усунення дії патогенного чинника (тобто відмову від куріння, знищення збудника інфекції тощо) і спостереження за ділянкою метаплазії з періодичним узяттям біоптатів, щоб переконатися, що патологічні зміни не прогресують.

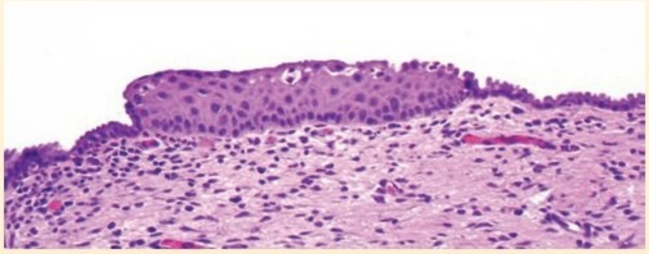


РИСУНОК Д5.1.1. Плоскоклітинна метаплазія шийки матки. Це мікрофотографія цервікального каналу, вистеленого одношаровим стовпчастим епітелієм. Зверніть увагу, що ділянка *в центрі* містить багатошаровий плоский епітелій і з обох боків оточена одношаровим стовпчастим епітелієм. Оскільки метаплазія зумовлена перепрограмуванням стовбурових клітин, метапластичний багатошаровий плоский епітелій має ті самі характеристики, що і звичайний. ×240. (Надано Dr. Fabiola Medeiros.)

---

[4] Див. зноску на с. 122.

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

■ ВІЛЬНА ПОВЕРХНЯ ЕПІТЕЛІАЛЬНИХ КЛІТИН ТА ЇЇ МОДИФІКАЦІЇ

У багатьох епітеліальних клітинах **вільна поверхня** має особливі спеціалізовані структури (модифікації, або спеціалізації поверхні) для виконання певних функцій. Також вона може містити специфічні ферменти (наприклад, гідролази), іонні канали і білки-переносники (наприклад, транспортери глюкози). До її спеціалізованих структур належать:

- **мікроворсинки** – цитоплазматичні відростки, що містять пучок актинових філаментів;
- **стереоцилії** – мікроворсинки незвичайної довжини;
- **війки** – цитоплазматичні відростки, що містять пучок мікротрубочок.

Мікроворсинки

Мікроворсинки – це пальцеподібні вирости цитоплазми, розташовані на вільній (апікальній) поверхні більшості епітеліальних клітин.

За допомогою електронної мікроскопії було встановлено, що **мікроворсинки** дуже різняться за зовнішнім виглядом. Клітини деяких типів мають короткі мікроворсинки неправильної форми, які скоріше нагадують пухирці. В інших клітин мікроворсинки високі, щільно упаковані, однакові за висотою; вони значно збільшують площу вільної поверхні клітини. Загалом кількість і форма мікроворсинок корелюють з абсорбційною здатністю клітин. Отже, клітини, які переважно транспортують рідину і поглинають метаболіти, мають багато високих мікроворсинок. Якщо трансклітинний транспорт помірно активний, мікроворсинки неправильної форми й менші за розміром.

На вільній поверхні епітеліальних клітин, які транспортують рідину (наприклад, ентероцитів або клітин ниркових трубочок), під світловим мікроскопом легко помітити чітку облямівку, що складається з вертикальних смуг; вони являють собою 15 000 (кількість вражає!) щільно упакованих мікроворсинок. Ця поверхнева структура має історичну назву в ентероцитах (абсорбційних клітинах кишки) – **посмугована облямівка** й у клітинах ниркових трубочок – **щіткова облямівка**. Там, де при світловій мікроскопії будь-які видимі модифікації поверхні здаються відсутніми, мікроворсинки насправді є, але вони зазвичай короткі та нечисленні, тому й не візуалізуються. Варіації мікроворсинок різних типів епітеліальних клітин показані на рис. 5.2. Мікроворсинки кишкового епітелію (посмугована облямівка) є найбільш впорядкованими і навіть рівномірнішими за зовнішнім виглядом, ніж ті, що утворюють щіткову облямівку клітин ниркових трубочок.

Мікроворсинки містять пучок актинових філаментів, з'єднаних між собою актин-зв'язувальними білками.

Серцевина **мікроворсинок** складається із близько 20–30 **актинових філаментів**. Їхні плюс-кінці прикріплені до **віліну** – актин-зв'язувального білка масою 95 кДа, що розміщений на кінчику мікроворсинки. Пучок актинових філаментів поширюється вниз, у цитоплазму апікальної частини клітини. Тут він взаємодіє з горизонтальною сіткою актинових філаментів – **кінцевою сіткою** (*англ.* terminal web), яка лежить трохи нижче від основи мікроворсинок (рис. 5.3, *а*). Актинові філаменти всередині мікроворсинки зшиваються між собою з інтервалом 10 нм іншими **актин-зв'язувальними білками**, такими як

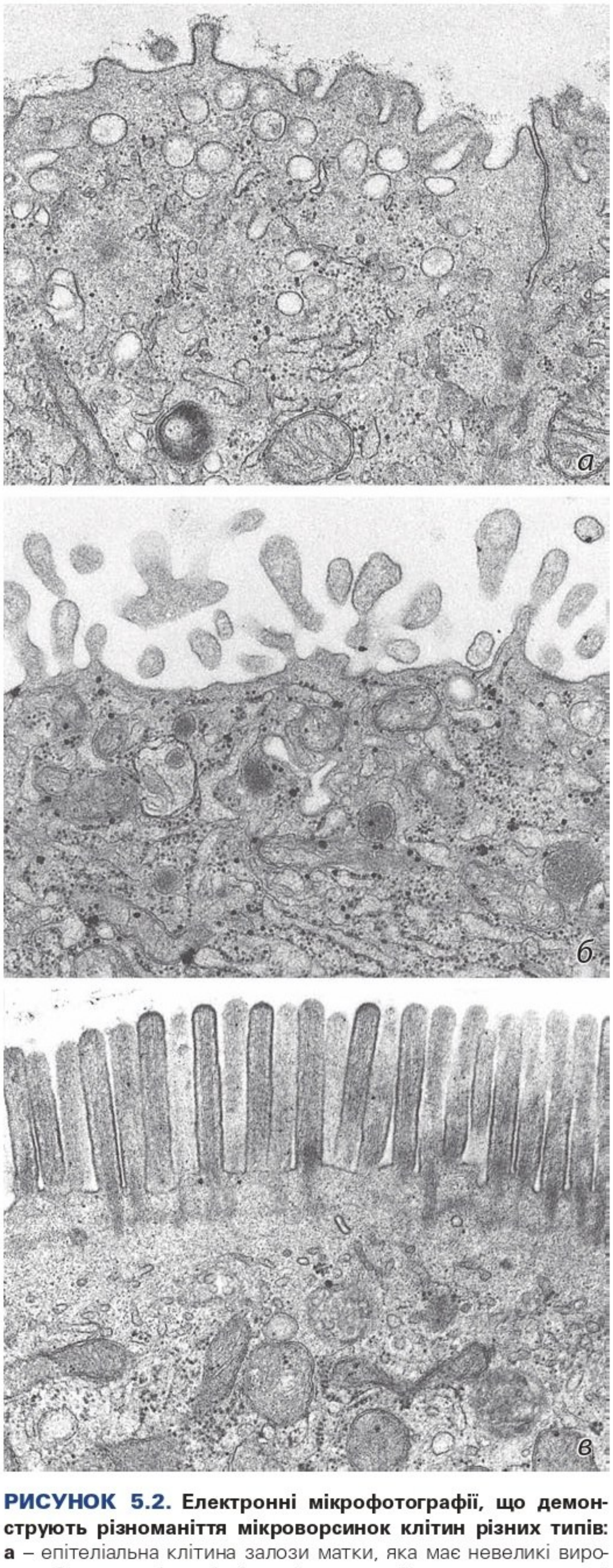


РИСУНОК 5.2. Електронні мікрофотографії, що демонструють різноманіття мікроворсинок клітин різних типів: **а** – епітеліальна клітина залози матки, яка має невеликі вирости; **б** – синцитіотрофобласт (у плаценті); видно розгалужені мікроворсинки неправильної форми; **в** – абсорбційна клітина тонкої кишки: мікроворсинки однакові за довжиною, численні та впорядковані. Збільшення на всіх рисунках ×20 000

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

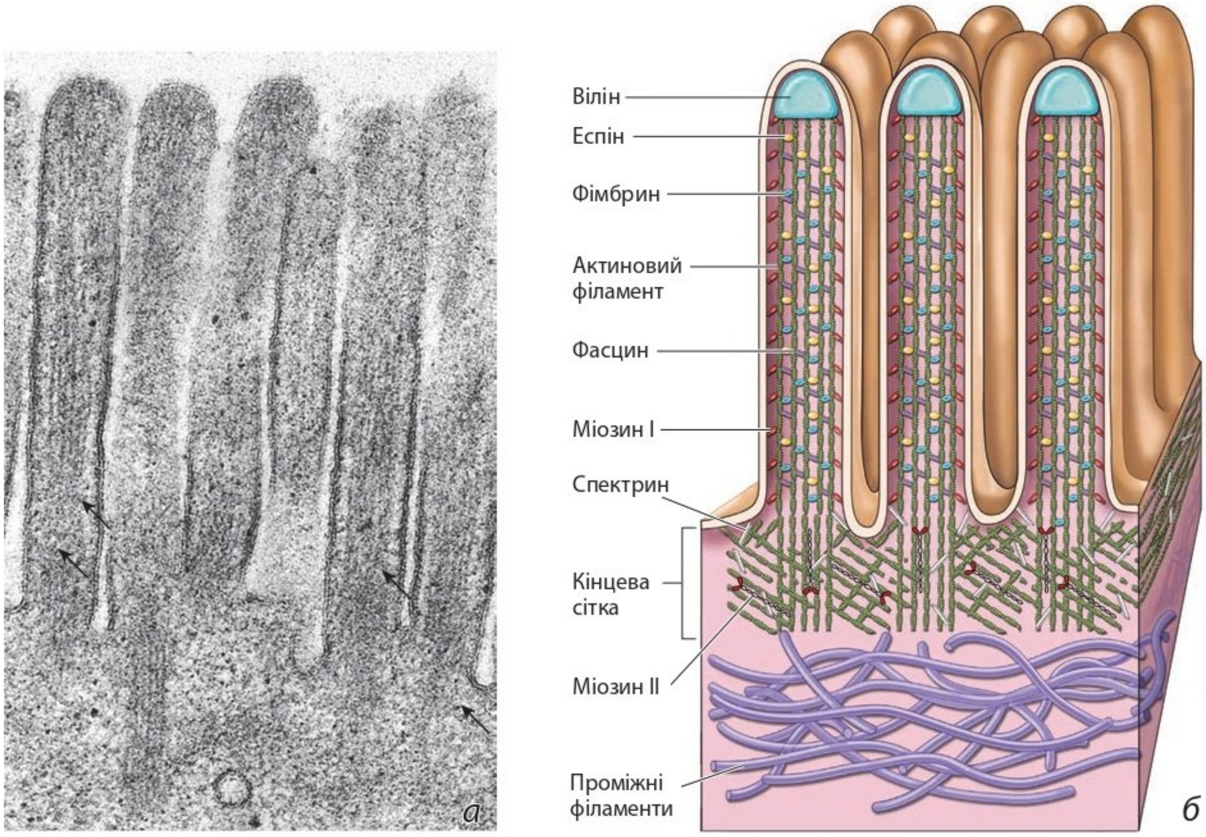


РИСУНОК 5.3. Молекулярна структура мікроворсинок: а – мікроворсинки з рис. 5.2, *в* (велике збільшення цитоплазми в апікальній частині клітини). Зверніть увагу на наявність актинових філаментів у мікроворсинках (*стрілки*), які простягаються у кінцеву сітку. ×80 000; **б** – схематичне зображення молекулярної структури мікроворсинок і розташування специфічних актин-зв'язувальних білків (фімбрину, еспіну й фасцину), що з'єднують актинові філаменти. Зверніть увагу на розподіл міозину I у мікроворсинках і міозину II у кінцевій сітці. Молекули спектрину стабілізують актинові філаменти у кінцевій сітці й прикріплюють їх до плазматичної мембрани вільної поверхні клітини

фасцин (молекулярна маса 57 кДа), **еспін** (молекулярна маса 30 кДа) і **фімбрин** (молекулярна маса 68 кДа). Таке зшивання підтримує мікроворсинки і надає їм жорсткості. Окрім того, пучок актинових філаментів зв'язаний з **міозином I** – молекулою, яка з'єднує актинові філаменти з плазматичною мембраною мікроворсинки. Додавання віліну до епітеліальних клітин, що ростуть у культурах, зумовлює утворення мікроворсинок на вільній поверхні.

Кінцева сітка складається з **актинових філаментів**, стабілізованих **спектрином** – білком з молекулярною масою 468 кДа, який також прикріплює кінцеву сітку до плазматичної мембрани вільної поверхні клітини (рис. 5.3, *б*). Наявність **міозину II** і **тропоміозину** в кінцевій сітці пояснює їхню здатність до скорочення: при скороченні ці білки зменшують діаметр апікальної частини клітини, змушуючи мікроворсинки, пучки актинових філаментів яких міцно закріплені в кінцевій сітці, розходитися; таким чином простір між мікроворсинками збільшується.

Функціональні та структурні особливості мікроворсинок наведено в табл. 5.2.

Стереоцилії

Стереоцилії – це надзвичайно довгі та нерухомі мікроворсинки.

В епітеліальних клітинах **стереоцилії** виявляють нечасто. Фактично їх поширення обмежується чоловічою статевою системою – **над'яєчком** і проксимальною частиною **сім'явиносної протоки** (*англ.* ductus deferens), а також **волосковими клітинами внутрішнього вуха**. Вони включені до цього розділу, оскільки традиційно розглядаються як незвичайні спеціалізовані структури вільної поверхні.

У клітинах статевої системи **стереоцилії** являють собою дуже довгі відростки, які відходять від вільної поверхні і сприяють абсорбції. З ними пов'язані дві унікальні структурні особливості: перша – випинання вільної поверхні клітин, з яких вони утворюються; друга – товсті стовбурові ділянки, з'єднані між собою цитоплазматичними містками. Оскільки при електронній мікроскопії їхня внутрішня структура має вигляд дуже довгих мікроворсинок, нині деякі гістологи використовують термін **стереоворсинки** (*англ.* stereovilli; рис. 5.4, *а*). Під світловим мікроскопом ці відростки часто нагадують волоски пензля, оскільки вони збираються у загострені пучки.

Форму стереоцилій, як і мікроворсинок, підтримують внутрішні пучки **актинових філаментів**, зшиті між собою білком **фімбрином**. Плюс-кінці (колючі) актинових філаментів орієнтовані в напрямку кінчиків стереоцилій, а мінус-кінці (загострені) закінчуються біля їхньої основи. Структура пучка актинових філаментів у стереоциліях здебільшого подібна до такої у мікроворсинках, однак довжина цих філаментів може сягати 120 мкм.

Стереоцилії утворюються з мікроворсинок або внаслідок бічного додавання актинових філаментів до наявного

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

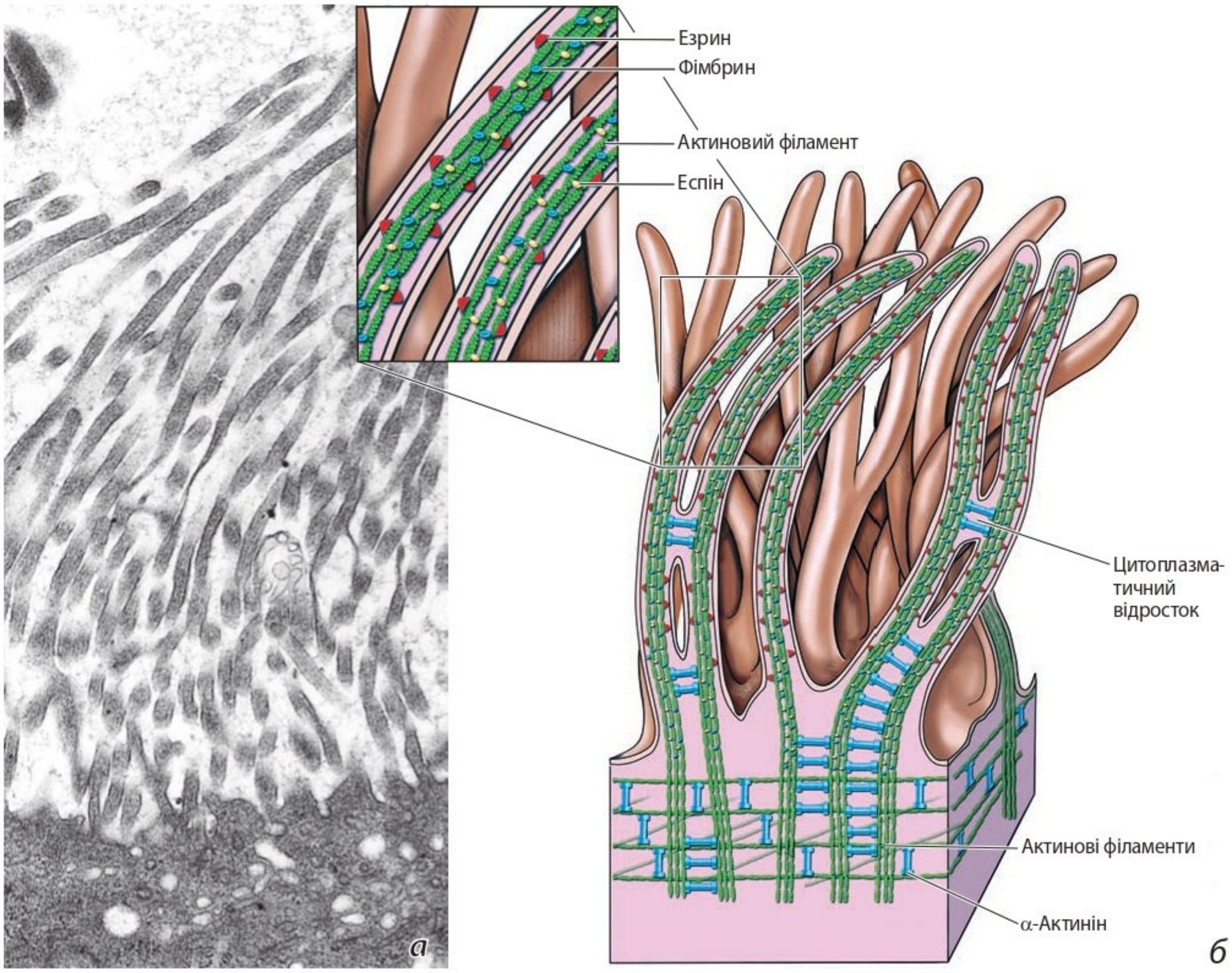


РИСУНОК 5.4. Молекулярна структура стереоцилій: а – електронна мікрофотографія стереоцилій над'яєчка. Цитоплазматичні відростки схожі на мікроворсинки, але вони дуже довгі. ×20 000; **б** – схематичне зображення молекулярної структури стереоцилій. Вони утворюються з випинань апікальної частини клітин; їхні товсті стовбурові ділянки з'єднуються між собою цитоплазматичними містками. Зверніть увагу на розподіл актинових філаментів у серцевині стереоцилій та актин-зв'язувальних білків (фімбрину й еспіну) – у видовженій частині (***вставка***); також видно α-актинін у кінцевій сітці, випинання апікальної частини клітини і випадкові цитоплазматичні містки між сусідніми стереоциліями

пучка, або внаслідок подовження актинових філаментів. На відміну від мікроворсинок, у стереоциліях актинові філаменти прикріплюються до плазматичної мембрани за допомогою **езрину** – актин-зв'язувального білка з молекулярною масою 80 кДа. Стовбурова ділянка стереоцилії та верхівкове випинання клітини містять молекулу, що утворює поперечний місток, а саме **α-актинін** (рис. 5.4, *б*). Вражаючою відмінністю мікроворсинок і стереоцилій, окрім розміру та наявності езрину, є відсутність віліну на кінчиках стереоцилій.

Стереоцилії сенсорного епітелію внутрішнього вуха мають деякі унікальні характеристики.

Сенсорний епітелій внутрішнього вуха містить **стереоцилії**, які також походять від мікроворсинок. Вони дуже чутливі до механічних вібрацій і слугують **механорецепторами**, а не абсорбційними структурами. Ці стереоцилії неоднакові за діаметром, мають різну висоту й організовані в пучки з типовим малюнком – «сходи», або «гірський хребет» (рис. 5.5, *а*). Їхня внутрішня структура характеризується високою щільністю **актинових філаментів**, міцно зшитих **еспіном**, який є дуже важливим для забезпечення нормальних структури і функції стереоцилій. У стереоциліях сенсорного епітелію відсутні езрин та α-актинін.

Оскільки стереоцилії можуть легко пошкоджуватися при надмірній стимуляції, вони мають захисний молекулярний механізм для постійного оновлення їхньої структури, яку потрібно підтримувати в належному робочому стані протягом усього життя. За допомогою флуоресцентно мічених молекул актину дослідники виявили, що мономери актину постійно додаються на кінчиках і видаляються з основи стереоцилій, тоді як весь пучок актинових філаментів рухається в напрямку їхньої основи (рис. 5.5, *б, в*). Цей **ефект «бігової доріжки»** у структурі актину залежить від довжини стереоцилій.

Функціональні та структурні особливості стереоцилій порівняно з мікроворсинками і війками узагальнені в табл. 5.2.

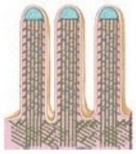
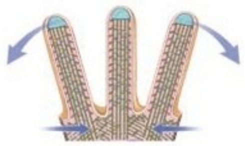
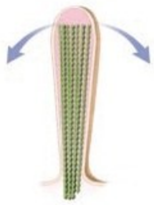
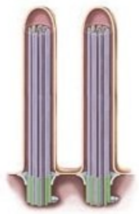
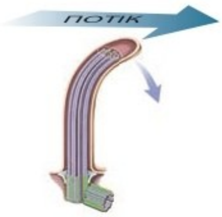
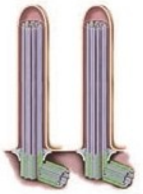
Війки

Війки (*англ.* cilia) – загальні спеціалізовані структури, наявні майже в кожній клітині тіла. Вони являють собою волосоподібні вирости плазматичної мембрани вільної

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

ТАБЛИЦЯ 5.2 **Спеціалізовані структури вільної поверхні епітеліальних клітин**

		Загальна структура	Поперечний переріз	Траєкторія руху	Локалізація і функція
Мікроворсинки		 У середньому завдовжки 1–3 мкм; пучок актинових філаментів прикріплюється до кінцевої сітки	 Пучок актинових філаментів, з'єднаних між собою актин-зв'язувальними білками; діаметр 50–100 нм	 Пасивний рух унаслідок скорочення кінцевої сітки	• Наявні в клітинах багатьох типів епітелію • Збільшують всмоктувальну поверхню клітини • Помітні при світловій мікроскопії як посмугована облямівка (абсорбційні клітини тонкої кишки) або щіткова облямівка (клітини ниркового епітелію)
Стереоцилії		 Значно довші (ніж мікроворсинки – *прим. наук. ред.*), до 120 мкм; пучок актинових філаментів закріплюється у кінцевій сітці; здатні до регенерації (внутрішнє вухо)	 Пучок актинових філаментів, з'єднаних між собою актин-зв'язувальними білками; діаметр 100–150 нм	 Пасивний рух унаслідок потоку рідини (статева система) або коливання ендолімфи (внутрішнє вухо)	• Обмежений розподіл (поширення) • Чоловіча статева система (над'ячечко, проксимальна частина сім'явиносної протоки) має всмоктувальну функцію • Чутливі волоскові клітини внутрішнього вуха функціонують як механорецептори
Війки	рухомі	 Завдовжки від 5–10 мкм (джгутики сперматозоїдів набагато довші, 50–100 мкм), мають аксонему і базальні тільця та пов'язані з ними структури; специфічна внутрішньоджгутикова транспортна система для розвитку війок і нормальної функції	 Стрижень з мікротрубочок, розташованих за схемою 9 + 2 з асоційованими руховими білками; діаметр близько 250 нм	 Активний рух: швидкий рух уперед, повільний – назад (описує траєкторію половини конуса)	• Найчастіше локалізуються на епітелії, функція якого включає транспортування секрету, білків або сторонніх тіл вздовж поверхні клітин (маткова труба, трахея та бронхи, епендима шлуночків мозку і нюховий епітелій) • Наявні у сперматозоїда у вигляді джгутиків; забезпечують його рухливість
	первинні	 Середня довжина 2–3 мкм; мають аксонему, базальні тільця, спеціалізовану плазматичну мембрану із вхідними каналами для кальцію та внутрішню транспортну систему	 Стрижень з мікротрубочок, розташованих за схемою 9 + 0; діаметр близько 250 нм	 Відсутність активного руху; пасивно згинаються внаслідок потоку рідини	• Наявні майже в усіх клітинах організму • Чітко візуалізуються в ниркових трубочках, епітелії жовчних проток, щитоподібній залозі, тимусі, нейронах, нейролемоцитах, хондроцитах, фібробластах, корі надниркових залоз і клітинах гіпофіза • Виконують функцію сенсорних антен • Генерують і передають сигнали з позаклітинного простору в клітину
	вузликові	 Завдовжки близько 5–6 мкм; мають структуру, подібну до первинних війок, за винятком здатності до активних рухів	 Стрижень мікротрубочок, розташованих за схемою 9 + 0 з асоційованими руховими білками; діаметр близько 250 нм	 Активний обертальний рух (траєкторія повного конуса)	• Наявні в ембріоні під час гаструляції на двошаровому зародковому диску поблизу первинного вузлика • Мають важливе значення для розвитку ліво-правої асиметрії внутрішніх органів

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

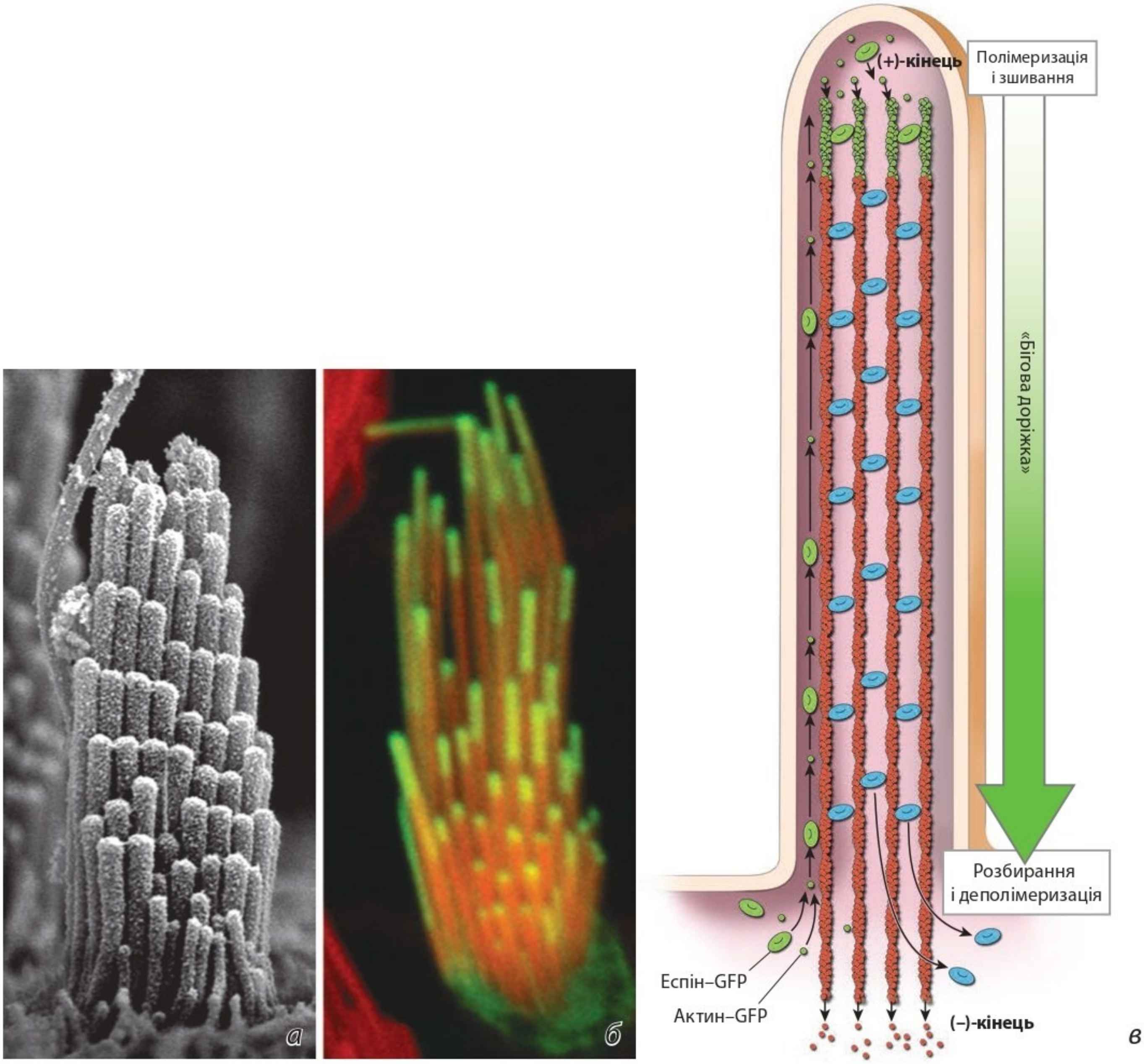


РИСУНОК 5.5. Підтримання внутрішньої структури стереоцилій унаслідок динамічного ремоделювання: а – сканувальна електронна мікрофотографія стереоцилій сенсорного епітелію внутрішнього вуха. Вони мають однаковий діаметр й організовані в ребристі пучки зростаючої висоти. ×47 000; **б** – зображення, отримане за допомогою конфокальної мікроскопії; видно включення в кінчик стереоцилії зеленого флуоресцентного білка (*англ.* green fluorescent protein, GFP), що зв'язується з β-актином й еспіном (*зелений колір*). Актинові філаменти в серцевині стереоцилій забарвлені родаміном/фалоїдином (*червоний колір*). ×35 000; **в** – схематичне зображення механізму, за допомогою якого пучок актинових філаментів реструктурується. Полімеризація актину і зшивання еспіну в плюс-кінець актинового філамента відбуваються на кінчику стереоцилій, а розбирання і деполімеризація – на мінус-кінці актинового філамента, біля основи стереоцилії. Якщо швидкість збирання на кінчику еквівалентна швидкості розбирання біля основи, молекули актину залучаються до замкнутого зворотного потоку, або «бігової доріжки», підтримуючи в такий спосіб постійну довжину стереоцилій. (Передруковано з дозволу A.K. Rzadzinska, M.E. Schneider, C. Devies et al. An Actin molecular treadmill and myosins maintain stereocilia functional architecture and self-renewal. J Cell Biol 2004; 164: 887–897.)

поверхні клітини й містять **осьову нитку**, або **аксонему**, – внутрішню структуру, утворену з мікротрубочок. Аксонема простягається від **базального (основного) тільця** – **центра організації мікротрубочок (ЦОМТ)**, що є похідним центріолей і розташоване в апікальній частині війчастої клітини. Базальні тільця з'єднані з кількома структурами, які допомагають їм прикріплюватися до цитоплазми клітини. Війки, включаючи базальні тільця та пов'язані з ними структури, утворюють **циліарний апарат** клітини.

Загалом війки поділяють на рухомі, первинні та вузликові.

З урахуванням функціональних характеристик війки поділяють на три основні групи:

- **Рухомі війки** (*англ.* motile cilia) вивчені найкраще. Велика їх кількість локалізується на вільній поверхні багатьох епітеліальних клітин. Рухомі війки та їхні аналоги, **джгутики**, мають типову **структуру аксонеми мікротрубочок за схемою 9 + 2** (див. далі) і рухові білки, асоційовані з мікротрубочками, які необхідні для забезпечення рухливості.

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

- **Первинні**, або **одинарні, війки** (**моноцилії**; *англ.* primary cilia, monocilia) – одиничні вирости, виявлені майже в усіх еукаріотичних клітинах. Термін «одинарна війка» означає, що на поверхні однієї клітини зазвичай розміщена лише одна війка. Первинні війки нерухомі через інше (ніж у рухомих війках – *прим. наук. ред.*) розташування мікротрубочок в аксонемі та відсутність рухових білків, асоційованих з мікротрубочками. У багатьох органах вони функціонують як **хемо-**, **осмо-** й **механорецептори**, опосередковують відчуття світла, сприйняття запахів і звуків. Нині добре відомо, що в тканинах, які розвиваються, первинні війки є необхідними для нормального морфогенезу цих тканин.
- **Вузликові війки** знайдені в ембріоні на стадії **двошарового зародкового диска**, під час гаструляції; вони зосереджені в ділянці, що оточує первинний вузлик, звідси й назва. Структура їхньої аксонеми подібна до такої у первинних війок, однак вони вирізняються здатністю до **ротаційного руху**. Ці війки відіграють важливу роль у ранньому ембріональному розвитку.

Функціональні та структурні особливості всіх трьох типів війок наведено в табл. 5.2.

Рухомі війки здатні переміщувати рідину і дрібні частинки вздовж поверхні епітеліальних клітин.

Внутрішня структура **рухомих війок** дає їм змогу рухатися. У більшості органів, вкритих війчастим епітелієм (наприклад, у трахеї, бронхах або маткових трубах), клітини можуть мати кілька сотень війок, розташованих упорядкованими рядами. У трахеї та бронхах війки «вимітають» слиз і захоплені нею тверді частинки в бік ротоглотки, де вони заковтуються разом зі слиною і виводяться з організму. У маткових трубах війки допомагають транспортувати яйцеклітину й рідину, що міститься в їх порожнині, у напрямку матки.

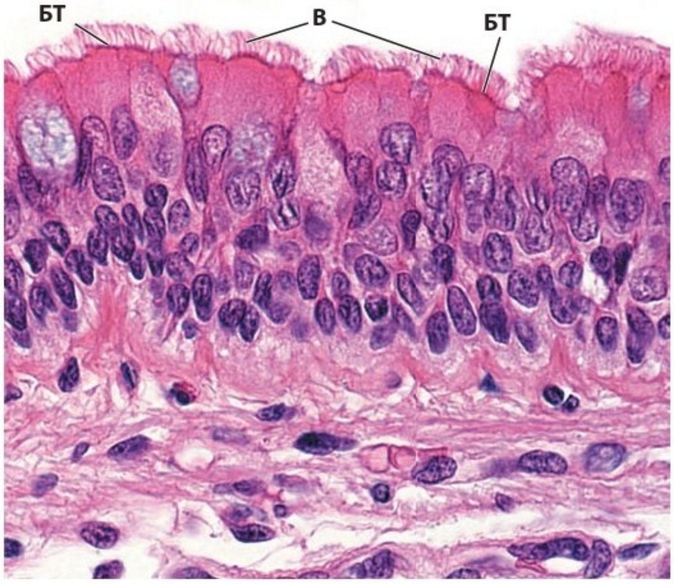


РИСУНОК 5.6. Війчастий епітелій. Це мікрофотографія препарату псевдобагатошарового війчастого епітелію трахеї, забарвленого H&E. Війки (*В*) мають вигляд волосоподібних відростків, що простягаються від вільної поверхні клітин. Темна смужка безпосередньо під війками утворена базальними тільцями (*БТ*), що з'єднані з війками. ×750

Завдяки війкам поверхня епітеліальної клітини є «коротко стриженою».

Під світловим мікроскопом **рухомі війки** виглядають як короткі тонкі волосоподібні структури діаметром близько 0,25 мкм і завдовжки 5–10 мкм, які відходять з вільної поверхні клітини (рис. 5.6). Зазвичай у клітині біля основи війок помітна тонка темна смужка. Вона відповідає розташуванню структур, відомих як **базальні тільця** (*англ.* basal bodies). Ці структури поглинають барвник і при вивченні за допомогою світлового мікроскопа виглядають як суцільна смужка. Однак під електронним мікроскопом базальне тільце кожної війки визначається як окрема структура.

Рухомі війки містять аксонему – серцевину, утворену мікротрубочками, які розташовані за схемою 9 + 2.

Дослідження поздовжнього розрізу війки за допомогою електронного мікроскопа виявило **внутрішній стрижень, що складається з мікротрубочок** і називається **осьовою ниткою**, або **аксонемою** (рис. 5.7, *а*). На поперечному перерізі помітна її характерна конфігурація: аксонема містить дев'ять пар циркулярно розташованих мікротрубочок – дублетів, що оточують дві центральні мікротрубочки[5] (рис. 5.7, *б*).

Мікротрубочки кожного дублета побудовані так, що стінка однієї з них (має назву **В-мікротрубочки**) насправді є неповною; вона поділяє частину стінки з іншою мікротрубочкою із дублета, так званою **А-мікротрубочкою**. А-мікротрубочка складається з **13 димерів тубуліну**, розташованих за типом бік у бік, тоді як В-мікротрубочка складається з **10 димерів тубуліну**. Молекули тубуліну, вбудовані в мікротрубочки війок, тісно зв'язані між собою та посттрансляційно модифіковані в процесі ацетилювання і поліглутамілації. Такі модифікації забезпечують високу стійкість і здатність їх протистояти деполімеризації.

Якщо вивчати поперечний переріз за допомогою мікроскопії з високою роздільною здатністю, можна помітити, що в кожного дублета є «ручки», які містять **циліарний (війковий) динеїн** – руховий білок, пов'язаний з мікротрубочкою. Цей білок використовує енергію гідролізу аденозинтрифосфату (АТФ) для переміщення уздовж поверхні сусідньої мікротрубочки (див. рис. 5.7). Динеїнові ручки розташовані вздовж А-мікротрубочки з інтервалом 24 нм; вони простягаються у бік В-мікротрубочки сусіднього дублета, щоб утворити з нею тимчасові поперечні зв'язки. Пасивний еластичний компонент, утворений білком **нексином** (масою 165 кДа), розташовується з інтервалом 86 нм і постійно зв'язує А-мікротрубочки з В-мікротрубочками сусідніх дублетів. **Дві центральні мікротрубочки** розміщуються окремо; вони частково вкриті несуцільною **центральною оболонкою** (*англ.* central sheath), яка складається з окремих **проекцій центральної оболонки** (*англ.* central sheath projection), розташованих з інтервалом 14 нм уздовж війки (див. рис. 5.7). **Променисті спиці**

[5] Отже, замість схеми 9 + 2 більш коректно застосовувати схему 9 × 2 + 2 (прим. наук. ред.).

Матеріал захищений авторським правом

www.medpublish.com.ua

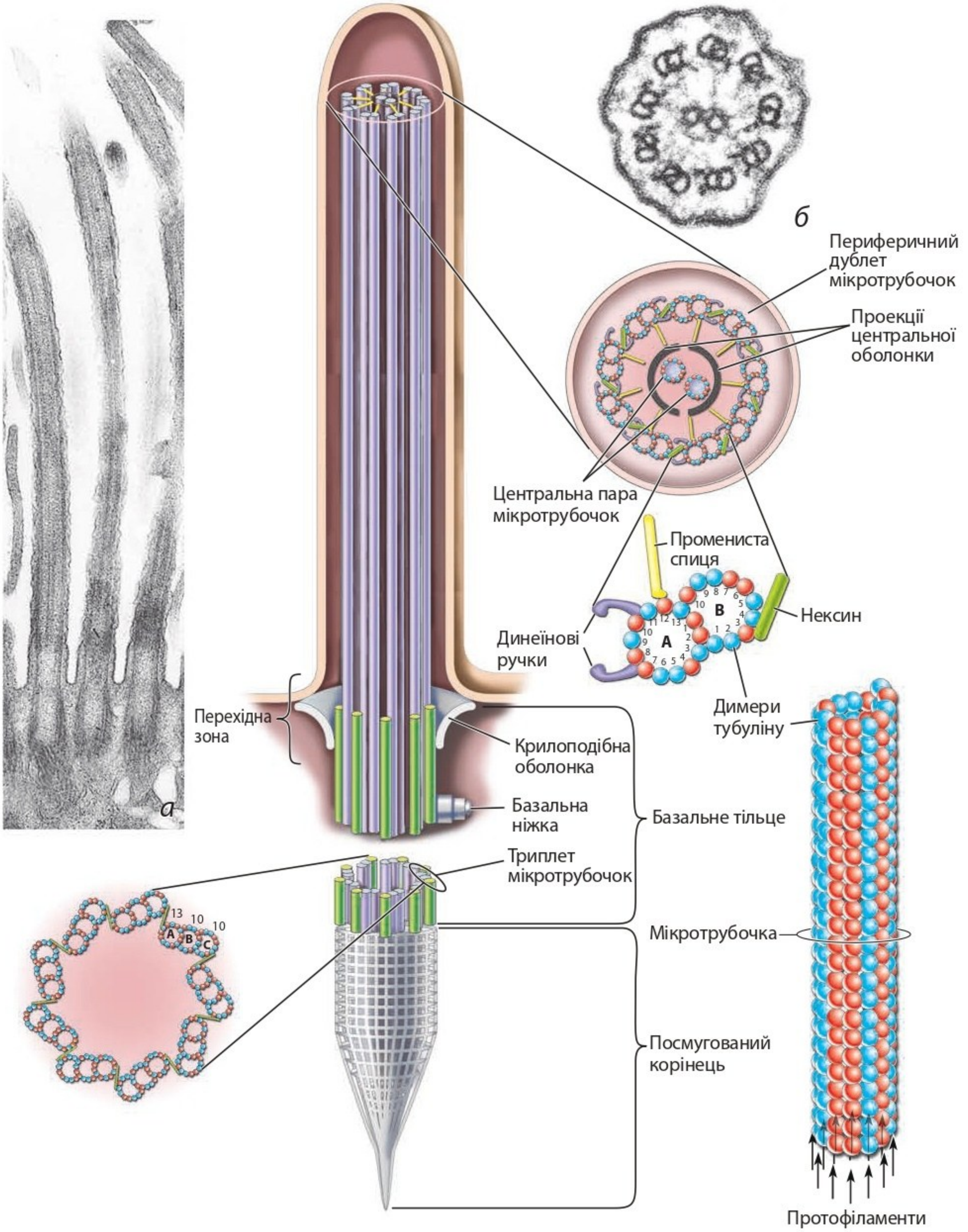


РИСУНОК 5.7. Молекулярна структура війок. На цьому зображенні показане тривимірне розташування мікротрубочок усередині війки і базального тільця. Поперечний переріз війки (*уверху праворуч*) ілюструє пару центральних мікротрубочок і дев'ять прилеглих пар (*дублетів*) мікротрубочок (схема 9 + 2). Молекулярна структура пари мікротрубочок показана нижче від поперечного перерізу. Зверніть увагу, що А-мікротрубочка складається з 13 димерів тубуліну, розташованих за типом бік у бік, тоді як В-мікротрубочка – з 10 димерів тубуліну; решту димерів вона поділяє з А-мікротрубочкою. Динеїнові ручки простягаються від А-мікротрубочки й утворюють тимчасові поперечні зв'язки з В-мікротрубочкою суміжної пари. Базальне тільце закріплюється в цитоплазмі клітини посмугованим корінцем. Зверніть увагу на наявність базальної ніжки у складі базального тільця. На поперечному перерізі базального тільця (*внизу ліворуч*) помітні дев'ять триплетів мікротрубочок. Ці структури утворюють кільце, з'єднане молекулами білка нексину. Кожен дублет мікротрубочок війки є продовженням двох внутрішніх А- і В-мікротрубочок відповідного триплета. С-мікротрубочка є коротшою і досягає лише перехідної зони. ***Вставки:*** **а** – електронна мікрофотографія поздовжнього розрізу війок з епітелію маткової труби. Внутрішні структури всередині війок являють собою мікротрубочки. Базальні тільця здаються порожніми через відсутність центральної пари мікротрубочок у цій частині війки. ×20 000; **б** – електронна мікрофотографія зрізу війки із зображенням відповідних структур на рисунку нижче. ×180 000

Матеріал захищений авторським правом