

ЩОДО МЕХАНІЗМУ ЛІМФОУТВОРЕННЯ

Встановлено, що крім трансцитозного (через цитоплазму ендотеліоцитів) та інтерцитозного (через функціональні щілини між ендотеліоцитами) існує і третій, змішаний, або комбінований (інтертрансцитозний), шлях утворення лімфи.

Постановка проблеми

З появою у арсеналі методик дослідження судинного русла електронної мікроскопії вітчизняними та зарубіжними лімфологами висунуто чимало гіпотез щодо можливих шляхів утворення лімфи із міжклітинної речовини волокнистої сполучної тканини. Більшість із них стверджує про наявність двох шляхів: трансцитозного – через цитоплазму ендотеліоцитів та інтерцитозного – через значні розширення щілин між сусідніми ендотеліоцитами [6, 9, 13, 14, 15, 16]. Разом з тим слід відмітити, що серед лімфологів і на сьогоднішній день немає єдиного погляду на наявність та постійність таких щілин [11].

Більшість лімфологів трансцитозний шлях диференціює, відмічаючи що одні речовини потрапляють до просвіту лімфатичного капіляра шляхом піноцитозу, інші – шляхом фагоцитозу [1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10]. У першому випадку в цитоплазмі ендотеліоцитів лімфатичних капілярів виявляють

численні мікропухирці, у другому – включення різної форми, розмірів, щільності тощо.

Враховуючи викладене, а також важливість знання шляхів утворення лімфи із навколокапілярної міжклітинної речовини волокнистої сполучної тканини, дослідження цього питання є актуальним, а отримані результати мають теоретичну та практичну цінність.

Мета та завдання

Для уточнення шляхів утворення лімфи нами проведені дослідження особливостей мікро- та субмікроскопічної будови і функціонального стану стінки лімфатичних капілярів багатокамерного шлунка свійського бика.

Об'єкти та методика досліджень

Для дослідження у якості матеріалу були використані всі камери шлунка (рубць, сітка, книжка та сичуг) від 8 клінічно здорових голів свійського бика віком 2,5–5 років. Ультрамикроскопічні дослідження проводили за загальноприйнятою методикою [11]. Для світлової мікроскопії лімфатичне русло попередньо наповнювали 0,2–0,5% водним розчином нітрату срібла та опромінювали джерелом ультрафіолетового проміння, після чого готували просвітлені макро-мікропрепарати за загальноприйнятою методикою [14].

Результати досліджень

Процес утворення лімфи із міжклітинної речовини здійснюється завдяки певним особливостям будови та функції стінки лімфатичних капілярів, які є структурно-функціональною ланкою внутрішньоорганного лімфатичного русла. Проведеними дослідженнями встановлено, що стінка лімфатичних капілярів шлунка свійського бика утворена тільки одним шаром ендотеліоцитів. За даними світлової мікроскопії просвіт лімфатичного капіляра обмежують 3–8 ендотеліоцитів, що залежить від діаметра капіляра. За формою ми виділяємо кілька різновидів ендотеліоцитів – ендотеліоцити зірчастої або амебоподібної, неправильної та ромбоподібної чи ромбоподібно-видовженої форми. Остання характерна для капілярів значного діаметра (30–50 мкм та більше) та лімфатичних судин. Краї ендотеліоцитів нерівні, зубчасті. Найбільш виражені зубці мають ендотеліоцити зірчастої форми, найменш – ромбоподібної чи ромбоподібно-видовженої. Останні, як правило, орієнтовані вздовж осі судини.

На багатьох просвітлених макро-мікропрепаратах міжэндотеліальні щілини розширені, межі між сусідніми ендотеліоцитами у деяких випадках мають переривчастий контур. У цитоплазмі ендотеліоцитів та між ними виявляються аргірофільні включення різної величини у вигляді темних плям круглої, овальної чи неправильної форми.

Отримані електроннограми також свідчать про те, що стінка лімфатичних капілярів утворена одним шаром ендотеліоцитів. Суцільної базальної

мембрани лімфатичних капілярів шлунка свійського бика ми не виявили, хоча на деяких препаратах була відмічена наявність фрагментів електроннощільної речовини поблизу аблюмінальної поверхні ендотеліоцитів. У сполучній тканині навколо лімфатичних капілярів виявляється велика кількість колагенових волокон, які мають певну направленість і формують пучки, оскільки на електронограмах спостерігаються численні компактно розміщені поперечні, поздовжні або косі перерізи цих волокон.

Найбільш часто сусідні ендотеліоцити ромбоподібної та ромбоподібно-видовженої форми з'єднуються простим (клітини прилягають одна до одної) або лускоподібним (клітини налягають одна на одну) контактом. Здебільшого ендотеліоцити зірчастої або амебоподібної форми, рідше неправильної, з'єднуються складним контактом (відростки одного ендотеліоцита заходять у заглибини цитоплазми іншого, нагадуючи зчеплені пальці, внаслідок чого такий контакт називають ще інтердигітальним). У разі простого контакту щілини між клітинами часто мають значний розмір.

Ендотеліоцити лімфатичних капілярів являють собою плоскі клітини, товщина цитоплазми яких значно менша за їх довжину (ширину). Цитоплазма ендотеліоцитів формує вирости конусо-, пальце-, грибоподібної та неправильної форми як з боку люмінальної, так і з боку аблюмінальної поверхні. У багатьох випадках відмічається видовження та потоншення ніжок грибоподібних виростів люмінальної поверхні, що приводить до втрати їх контакту з цитоплазмою ендотеліоцита та переходом у просвіт лімфатичного капіляра. Разом з тим на багатьох препаратах вирости неправильної та грибоподібної форми, будучи зрізаними не у ділянці осі з'єднання з ендотеліоцитом, втрачають зв'язок з ним і формують скупчення цитоплазми у вигляді низок намистин з боку аблюмінальної поверхні.

Ділянка цитоплазми, в якій знаходиться ядро клітини, потовщена і виступає у просвіт капіляра. На поперечних зрізах просвіт капілярів (здебільшого овальної або сплющено-овальної, рідше круглої чи зірчастої форми) заповнений неоднорідною за електронною щільністю субстанцією, клітинним детритом та поодинокими лімфоцитами. За рахунок електроннощільної нуклеолеми і фіксованого до неї гетерохроматину ядра ендотеліоцитів лімфатичні капіляри чітко виділяються у цитоплазмі. Вони мають здебільшого видовжено-овальну, овальну або округлу форму і містять одне-два ядерця. Зовнішні контури ядра нерівні. Нуклеолема утворює численні інвагінації та складки.

У неоднорідній за електронною щільністю нуклеоплазмі спостерігаються як поодинокі грудочки гетерохроматину, так і їх скупчення. Останні, як ми відмітили вище, сконцентровані переважно на внутрішній поверхні нуклеолеми, внаслідок чого центральна частина ядра є більш світлою.

У цитоплазмі ендотеліоцитів виявлені мітохондрії, комплекс Гольджі, лізосоми, рибосоми, ендоплазматична сітка, мікрофіламенти та численні мікропіноцитозні везикули або пухирці.

Мітохондрії, у більшості випадків рівномірно розміщені по всій цитоплазмі ендотеліоцитів, мають неправильну видовжено-овальну форму. Завдяки

електроннощільній суцільній зовнішній мітохондріальній мембрані їх добре помітно серед інших органел цитоплазми. Від внутрішньої мітохондріальної мембрани у дрібнозернистий, менш електроннощільний мітохондріальний матрикс відходять численні складки – мітохондріальні кристи. Крім останніх у матриксі мітохондрій спостерігаються як зв'язані з кристами, так і вільно розміщені мітохондріальні гранули.

Рибосоми у вигляді як поодиноких електроннощільних гранул, так і їх скупчень у значній кількості розміщуються вільно у цитоплазмі та прилягають до зовнішньої поверхні мембрани ендоплазматичної сітки.

Піноцитозні везикули являють собою овальної або кулястої форми утворення з стінкою, яка має таку ж будову, як і плазмолема ендотеліоцита, оскільки є її похідною. Часто везикули контактують з оболонкою як внутрішньої (люмінальної), так і зовнішньої (аблюмінальної) поверхні клітини, а деякі знаходяться всередині цитоплазми ендотеліоцита. Окремі везикули, що контактують з плазмолемою, є незамкнутими. За допомогою вузької шийки вони з'єднані з міжклітиною речовиною сполучної тканини. Як правило в останній у цьому місці спостерігається скупчення оптично щільних структур, які напевно потім „захоплюються” везикулами, після чого останні „закриваються” і починають свою міграцію до протилежної, внутрішньої поверхні ендотеліоцита. Підійшовши до внутрішньої (люмінальної) поверхні плазмолемі піноцитозні пухирці „відкриваються” і вміст їх потрапляє у просвіт капіляра.

Ще одним різновидом трансцитозного шляху утворення складових компонентів лімфи є мікроклазматоз – видалення з ендотеліоцитів їх частинок. При цьому на люмінальній поверхні ендотеліоцитів цитоплазма з плазмолемою утворюють випинання у просвіт капіляра різної форми і величини. З часом такі випинання втрачають зв'язок з ендотеліоцитом і опиняються у просвіті капіляра, стаючи складовою лімфи.

Інший шлях, інтерцитозний, здійснюється проникненням складових компонентів лімфи із перикапілярного простору у просвіт капілярів через тимчасові або функціональні щілини між окремими ендотеліоцитами. Про те, що через ці щілини до просвіту лімфатичних капілярів можуть потрапити окремі компоненти міжклітинної речовини, свідчить досить значний їх розмір. Але певної закономірності у розмірах щілин та місцях їх розташування ми не виявили. Це скоріше всього свідчить про те, що такі щілини є функціональними, а не постійними.

Аналізуючи отримані електронограми ми припускаємо, що надходження навколокапілярних структур (міжклітинної речовини) до просвіту лімфатичного капіляра через міжендотеліальні щілини може мати перистальтичний або пропульсивний характер. На це вказує зокрема те, що окремі, значні за протяжністю міжендотеліальні щілини мають неоднаковий по всій довжині розмір. Як правило „початок” і „кінець” щілини вузькі, тобто у цих місцях суміжні ендотеліоцити прилягають близько один до одного. Середня частина щілини містить неоднорідну за електронною щільністю субстанцію і є значно розширеною, що свідчить про те, що на момент фіксації

препарату ця субстанція знаходилася у процесі переміщення вздовж міжендотеліальної щілини. Розміри та форма щілин залежать від: фізіологічного стану ендотеліоцитів; їх зовнішньої конфігурації; форми контакту між сусідніми ендотеліоцитами; наявності, щільності та спрямованості розміщення колагенових волокон у перикапілярній пухкій волокнистій сполучній тканині; зв'язку цих волокон з мікрофібрилами та мікрофіламентами ендотеліоцитів.

На основі власних спостережень ми вважаємо, що крім трансцитозного (через цитоплазму ендотеліоцитів) та інтерцитозного (через функціональні щілини між ендотеліоцитами) існує і третій – змішаний, або комбінований, (інтертрансцитозний) шлях утворення лімфи. Свідченням цього є те, що окремі незамкнуті везикули ми спостерігали не тільки на люмінальній чи аблюмінальній поверхні, а й у зоні контактної поверхні суміжних ендотеліоцитів. Особливо добре це помітно у ділянках лускоподібних контактів ендотеліоцитів і значній протяжності цього з'єднання до сусідніх клітин. Таким чином, вмістом везикул стає речовина, що знаходилася у міжендотеліальній щілині. Тобто, певні майбутні складові лімфи якийсь проміжок шляху (з навколокапілярної пухкої волокнистої сполучної тканини до просвіту лімфатичного капіляра) долають через міжклітинні щілини, а потім захоплюються піноцитозними пухирцями і заключну частину шляху долають через цитоплазму ендотеліоцита.

Висновки

1. Наявність щілин між окремими ендотеліоцитами, неоднорідність цих щілин за розмірами та оптичною щільністю свідчать про наявність інтерцитозного шляху утворення лімфи.

2. Зафіксовані на електроннограмах явища мікроклазматозу, піноцитозні везикули з боку люмінальної та аблюмінальної поверхонь ендотеліоцитів, а також включення в їх цитоплазмі вказують на трансцитозні шляхи утворення лімфи.

3. Виявлені на електроннограмах піноцитозні везикули з боку контактної поверхні суміжних ендотеліоцитів свідчать про наявність інтертрансцитозного шляху утворення лімфи, у разі якого складові лімфи початковий проміжок шляху з навколокапілярної міжклітинної речовини до просвіту лімфатичного капіляра долають через міжклітинні щілини, а кінцевий – через цитоплазму ендотеліоцита.

Перспективи подальших досліджень

Надзвичайно цікавим та перспективним є вивчення особливостей проникання через стінку лімфатичних капілярів різних за хімічним складом речовин в умовах норми, патології та експерименту.

Література

1. *Burke Y., Leak L.* Ultrastructure of lymphatic capillaries during the inflammatory response // *J. Cell. Biol.* – 1965. – Vol. 27. – P. 129–130.
2. *Burke Y., Leak L.* Lymphatic capillary function in normal and infammed states // *Progres in Lymphology.* – Stuttgart, 1970. – P. 81–85.
3. *Casley-Smit J.R.* Electron microscopial observations on the dilamed lymphatics inoedematous regions and their collapse following hyaluronidase administration // *Brit. J. Exp. Path.* – 1967. – Vol. 48. – P. 680–686.
4. *Collan J., Kalina T.* The lymphatic pump of the interstinal villas of the rat // *Scand. J. Gastroenteral.* – 1970. – Vol. 5. – P. 187–196.
5. *Lauweryns J., Boussauw J.* The ultrastructure of pulmonary lymphatic capillaries of newborn rabbits, and of human infants // *Lymphology.* – 1969. – Vol. 2. – P. 108–129.
6. *Аминова Г.Г.* Морфология резорбции коллоидных растворов и взвесей из брюшной полости в лимфатические капилляры диафрагмы // *Архив АГЭ.* – 1968. – Т. 55. – С. 44–53.
7. *Давиденко Л.М.* Ультраструктура лімфатичних судин підшлункової залози людини у ранньому ембріогенезі // *Морфологічні та клінічні аспекти лімфології: М-ли наук. конф., присв. 100-річчю до дня народ. М.С. Спірова.* – К., 1992. – С. 26–27.
8. *Жданов Д.А., Шахламов В.А.* Сравнительное электронно-микроскопическое изучение кровеносных и лимфатических капилляров // *Архив анат.* – 1964. – Т. 50. – № 10. – С. 13–18.
9. *Карелина Н.Р., Камышова В.В., Банин В.В.* Топографические особенности организации лимфатических капилляров и резорбция липидов в ворсинке тощей кишки белой крысы // *Архив АГЭ.* – 1984. – Т. 87. – № 11. – С. 53–61.
10. *Потанов И.А.* Очерки физиологии лимфообращения (механизмы участия лимфатической системы в регуляции кровообращения). – *Алма-Ата: Наука, 1977.* – 272 с.
11. *Уикли В.* Электронная микроскопия для начинающих / Пер. с англ. – М.: Мир, 1975. – 324 с.
12. *Хомич В.Т.* Онтогенез миндалин, лимфатического русла глотки и миндалин домашнего быка: Дисс. ... д-ра вет. наук. – К., 1992. – 359 с.
13. *Чернышенко Л.В., Котляров В.С., Кузьменко В.Н.* Морфология лимфомикроциркуляторного русла. – К.: Здоров'я, 1985. – 152 с.
14. *Чернышенко Л.В., Сушко А.А.* Лимфатическая система в норме и патологии. – К.: Здоров'я, 1973. – 200 с.
15. *Чернышенко Л.В., Котляров В.С., Кузьменко В.Н.* Морфология лимфомикроциркуляторного русла. – К.: Здоров'я, 1985. – 152 с.
16. *Шахламов В.А.* Капилляры (электронномикроскопическое исследование). – М.: Медицина, 1971. – 200 с.