

Львівський національний медичний університет
імені Данила Галицького
Кафедра гістології, цитології та ембріології

МОЛЕКУЛИ І КЛІТИНИ:
КОМПЕНДІУМ СУЧАСНИХ ЦИТОФІЗІОЛОГІЧНИХ
ПОНЯТЬ І ТЕРМІНІВ

Укладачі
Ілона Челпанова, Василь Дудок
Антоніна Ященко, Олександр Луцик

За редакцією
Ілони Челпанової

Львів – 2024

Челпанова І.В., Дудок В.В., Ященко А.М., Луцик О.Д. Молекули і клітини. Компендіум сучасних цитофізіологічних понять і термінів (навчальний посібник). За ред. І.В. Челпанової. Львів, ЛНМУ, 2024. – 284 стор.

Компендіум сучасних цитофізіологічних понять і термінів – посібник з цитології з основами молекулярної біології клітини. Книга орієнтована на студентів та викладачів морфологічних дисциплін вищих медичних навчальних закладів України. Посібник містить короткі тлумачення більш як 1200 сучасних цитофізіологічних понять і термінів. Основна мета цього видання – допомогти студентам поглибити знання стосовно засадничих понять і принципів молекулярної патології і медицини через опанування ними сучасної цитологічної та гістологічної термінології.

Посібник узгоджено з діючою навчальною Програмою з гістології, цитології та ембріології для студентів медичних та стоматологічних факультетів вищих навчальних закладів III-IV рівнів акредитації. Усі терміни гармонізовано з діючою Міжнародною гістологічною термінологією.

Для студентів і викладачів вищих медичних навчальних закладів, науковців, лікарів.

Рецензенти:

Воробець З.Д. – доктор біологічних наук, професор кафедри медичної біології, паразитології та генетики Львівського національного медичного університету імені Данила Галицького;

Стойка Р.С. – доктор біологічних наук, професор, член-кореспондент НАН України, завідувач відділу Інституту біології клітини НАН України;

Степаненко О.Ю. – доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри гістології, цитології та ембріології Харківського національного медичного університету.

Обговорено і затверджено на засіданні Циклової методичної комісії з медико-біологічних дисциплін (протокол № 2 від 21 березня 2024 р.).

Рекомендовано Вченою радою Львівського національного медичного університету імені Данила Галицького в якості навчального посібника для студентів та викладачів вищих медичних навчальних закладів III-IV рівнів акредитації (протокол № 4-ВР від 24.04.2024 р.).

Передмова

У 1992 році вперше в історії модерної української держави вийшов друком підручник гістології, написаний українською мовою [1]. Своєрідним доповненням до нього було опубліковано Гістологічний тлумачний словник [2]. Обидві книги авторства львівських та київських гістологів були схвально зустрінуті науково-педагогічною спільнотою України і понад чверть століття успішно виконували роль основного друкованого джерела, яким користувалися як студенти, так і викладачі вищих медичних навчальних закладів України з метою опанування знань з гістології, цитології та ембріології. За увесь цей час вищеозначений підручник був п'ять разів перевиданий з доопрацюваннями, і як альтернативне доповнення матеріалу з цитології, в контексті опанування нових наукових знань, було опубліковано два словники [3, 4].

Кожна галузь знань має свою специфічну термінологію, яка дозволяє фахівцям порозумітися незалежно від їхньої національної чи державної приналежності. Список загальновизнаної Міжнародної гістологічної термінології українською мовою був оприлюднений і затверджений з'їздом анатомів, гістологів, ембріологів і топографоанатомів України у 2010 р. [5]. Відтак, у 2018 та 2020 рр. колективом провідних українських гістологів були написані і опубліковані оновлені підручники з гістології, цитології та ембріології – окремо для студентів медичного та стоматологічного факультетів [6, 7]. У 2021 р. вийшов друком український переклад фундаментального американського підручника гістології з основами клітинної і молекулярної біології [8]. Усі три вищеозначені книги містять численні новітні фахові терміни, особливо із zakresу молекулярної біології клітини – галузі знань, яка за останні десятиліття набула бурхливого розвитку. Окрім того, значна кількість інформації почерпнута з монографії провідних вітчизняних фахівців з клітинної біології [9].

Пропонований вашій увазі стислий збірник, або компендіум, з тлумаченням сучасних цитофізіологічних понять і термінів має на меті полегшити розуміння і покращити засвоєння цих термінів майбутніми фахівцями яко фундаменту медико-біологічної освіти. Пропоноване видання може стати також корисним для зацікавлених спеціалістів при ознайомленні ними з матеріалами світової науково-медичної періодики. Аби уникнути суб'єктивізму при відборі термінів для тлумачення було проведено порівняння з двома іншими світовими бестселерами університетських підручників з гістології [10-11] і залучено до цього компендіуму лише ті терміни, які представляють безсумнівний науковий і

дидактичний інтерес. Кожен термін ґрунтовно опрацьований з використанням українських та англійських редакцій електронних баз даних Pubmed, Google Scholar, Elsevier, Wiley Online Library, Wikipedia [12, 13], а також гармонізовано зі світовими медичними енциклопедичними бестселерами [14, 15]. Основний масив термінів розширено як за рахунок синонімів та епонімів, так і англомовних відповідників, що надасть можливість зацікавленому читачеві проводити самостійний пошук у міжнародних електронних базах даних та довідниках. Компендіум містить короткі тлумачення більш як 1,200 сучасних цитофізіологічних понять і термінів, які розділені на три частини. У першій частині наведено тлумачення близько 800 найуживаніших термінів з молекулярної біології клітини, адже саме молекули у всьому різноманітті їхньої взаємодії лежать в основі функціонування будь якої живої системи.

Клітина – основний структурно-функціональний елемент живої матерії, здатний до самостійного існування і відтворення. До одноклітинних організмів належать бактерії та найпростіші. У багатоклітинних організмах, таких як вищі рослини і тварини включно з людиною, групи спеціалізованих клітин формують тканини і органи. Хоча між одно- та багатоклітинними організмами існує низка істотних відмінностей, однак їх молекулярний склад і засадничі принципи функціонування загалом подібні. Основними типами молекул у клітинах є нуклеїнові кислоти, білки, полі- та олігосахариди, сукупності яких отримали назви геному, протеому та гліому, відповідно. Клітини розмежовані плазматичними мембранами, які дозволяють їм обмінюватися певними речовинами з навколишнім середовищем, підтримуючи і зберігаючи при цьому специфіку власної будови та функції. Коротка характеристика основних структурних елементів клітин людини і тварин, які представляють собою окремі макромолекулярні комплекси певної функціональної спеціалізації, однак ще не досягли рівня клітинної самоорганізації, тобто не здатні до самостійного існування, розглянуті у другій частині компендіуму.

В тілі дорослої людини в середньому налічується приблизно 30 трильйонів (3×10^{14}) клітин. Ця цифра може коливатися від 20 до 40 трильйонів залежно від статі, віку і ваги суб'єкта дослідження. У людини у віці приблизно 24 роки настає клітинний гомеостаз, коли кількість нових клітин, які утворюються в тканинах і органах, дорівнює кількості клітин, які відмирають внаслідок їх старіння, пошкодження чи дії патологічних чинників. Це відмирання клітин є генетично і фізіологічно запрограмованим і за відкриття його молекулярних механізмів трьом вченим (С. Бреннер, Дж. Салстон, Р.) у 2002 році було присуджено Нобелівську премію з фізіології і медицини. Явище запрограмованого відмирання (самогубства) клітин було названо «апоптозом» (з грецької – опадання листя). Цей термін був запропонований на початку 1970-их років австралійським вченим Джоном Керрі [9]. Приблизно таку саму кількість (20-40

трильйонів) в тілі людини складають бактеріальні клітини, які допомагають підтримувати здоров'я організму. Ці мікроорганізми, відомі як симбіонти, живуть на шкірі, в кишківнику та інших частинах тіла. Іноді їх навіть розглядають як п'яту тканину організму. Вони допомагають перетравлювати їжу, виробляти вітаміни та захищати організм від інфекцій.

За різними даними з урахуванням особливостей будови, локалізації та функції тіло людини містить від 200 до 300 типів клітин, що є предметом вивчення молекулярної біології клітини і цитології. Третя частина компендіуму містить перелік та короткі тлумачення, що стосуються окремих клітинних популяцій організму дорослої людини. Кількість гасел у третій частині компендіуму перевищила 450. Кількісне зростання задекларованих вище показників обумовлено тим фактом, що як окремі різновиди клітин наведені проміжні клітинні форми, які виникають на тому або іншому етапі пре- і постнатального розвитку і трактуються як тимчасова клітинна субпопуляція. Варто зауважити що всі розглянуті клітинні популяції розвинулися у процесі диференціації та спеціалізації нащадків однієї тотипотентної клітини – зиготи, котра, у свою чергу, виникла в результаті злиття двох гамет (статевих клітин) – яйцеклітини (ооцита) та сперматозоїда. Четверта частина містить коротку інформацію стосовно рідких середовищ людського організму, які є продуктом життєдіяльності окремих клітин чи їхніх комплексів.

Остання – п'ята частина компендіуму – містить перелік основних аббревіатур, які можна зустріти у сучасній літературі з молекулярної біології клітини, з їх розшифровуванням та перекладом на українську мову. Книгу завершує короткий перелік використаних джерел, якими зацікавлений читач може скористатися щоб доповнити і поглибити отриману інформацію. Основна мета цього видання – допомогти студентам в опануванні специфічної цитологічної та гістологічної термінології та поглибити уявлення стосовно засадничих понять і принципів молекулярної патології і медицини. Як пролог та епілог використані безсмертні вірші великого українця Івана Франка. Ми будемо раді отримати ваші коментарі, зауваження і пропозиції, спрямовані на подальше покращення цього компендіуму.

З повагою

Укладачі

Замість пролога

Книги – морська глибина,
хто в них пірне аж до дна,
той, хоч і труду мав досить,
дивнії перли виносить...

Іван Франко

ЗМІСТ

Частина перша. Молекули	8
Частина друга. Від молекул до клітин	134
Частина третя. Клітини	181
Частина четверта. Рідкі середовища організму людини	258
Частина п'ята. Реєстр найуживаніших аббревіатур	269
Список використаних джерел	283

ЧАСТИНА ПЕРША.

МОЛЕКУЛИ

А

Агрекан (анг. Aggrecan) – великий протеоглікановий комплекс хряща та сполучної тканини: основу складає довгий ланцюг гіалуронової кислоти, до якої лінкерними (зв'язувальними) білками проієднано близько 300 протеогліканових мономерів, кожен з яких складається з серцевинного (структурного) пептидного ланцюга, до якого приєднано від 50 до 100 молекул хондроїтин-сульфату та кератан-сульфату. В результаті утворюються великі макромолекулярні комплекси з молекулярною масою 2,500-3,000 кілодальтон. Адгезія до колагенових волокон та високий ступінь гідратації агреканових комплексів надають гіаліновому хрящу, зокрема, його суглобовому різновиду, здатність витримувати значні механічні навантаження. Вікова інволюція та деструктивні зміни агреканових комплексів чинять негативний вплив на функціонування суглобів.

Агрин (анг. Agrin) – великий глікопротеїн, основна роль якого полягає у становленні аксо-м'язових синапсів упродовж ембріогенезу. Свою назву агрин отримав у зв'язку зі здатністю викликати агрегацію ацетилхолінових рецепторів на постсинаптичній мембрані у процесі синаптогенезу. Агрин також є основним компонентом електронно-щільної пластинки тришарової базальної мембрани капілярів клубочка нирок: надаючи їй позитивного заряду, відіграє важливу роль у процесах ниркової фільтрації.

Адаптини (син. Адапторні білки; анг. Adaptins, Adaptor proteins) – білки, які відіграють важливу роль у виживанні та проліферації клітин, модулюючи передачу регуляторних сигналів. Здатність адаптинів організовувати великі тимчасові комплекси шляхом зв'язування білків між собою, робить їх критично важливими для встановлення та підтримки специфічності і ефективності всіх відомих шляхів сигналювання. Інший аспект активності адапторних білків пов'язаний з їхньою здатністю розпізнавати комплекси «вантажні білки-рецептори плазмалеми»; взаємодіючи з клатрином, білки з групи адаптинів, обумовлюють утворення клатринової облямівки везикул для рецептор-опосередкованого ендоцитозу. Прикладом адаптинів може слугувати білок (анг. Adaptor Protein 180, AP 180). Після завершення ендоцитозу клатрин і адапторні білки підлягають рециркуляції.

Аддуцин (анг. Adducin) – білок плазматичної мембрани та цитоскелета, що має сайти для зв'язування з актином, спектрином та кальмодуліном. Відіграє

важливу роль у формуванні примембранного цитоскелета еритроцитів та тромбоцитів, підтриманні водно-електролітного гомеостазу, забезпеченні мобільності клітин, формуванні дендритних шипиків нейронами гіпокампа та конусів росту аксонів.

Аденілатциклази (анг. Adenylyl cyclases) – ензими, зв'язані з клітинною оболонкою, які служать каталізаторами перетворення аденозинтрифосфату (АТФ) у циклічний аденозинмонофосфат (цАМФ) – ключовий вторинний посередник, котрий регулює різноманітні фізіологічні процеси, включаючи метаболізм вуглеводів та ліпідів, сприйняття нюхових подразнень, ріст і диференціювання клітин.

Аденін (анг. Adenine) – похідне пурину, одна з двох пуринових основ, які використовуються в утворенні нуклеотидів нуклеїнових кислот ДНК та РНК. У складі ДНК, аденін зв'язується з тиміном через два водневі зв'язки, що допомагає стабілізувати структуру нуклеїнової кислоти. У молекулі РНК, аденін зв'язується з урацилом.

Аденозин (анг. Adenosine) – нуклеозид, що складається з аденіну, до якого β-глікозидним зв'язком приєднана рибоза; входить до складу АТФ та нуклеїнових кислот.

Аденозиндифосфат (син. АДФ; анг. Adenosine diphosphate, ADP) – похідне аденіну, до якого приєднані моносахарид та два фосфатних залишки. Після приєднання третього фосфатного залишку АДФ перетворюється на аденозин трифосфат (АТФ) – головний носій енергії в клітинах. Також обумовлює активацію тромбоцитів під час зсідання крові.

Аденозинтрифосфат (син. АТФ; анг. Adenosine triphosphate, ATP) – нуклеотид, який складається з азотистої основи – аденіну, цукру – рибози, і приєднаних до рибози трьох фосфатних залишків. Є головним носієм енергії у живій природі. Утворюється у мітохондріях з використанням таких накопичувачів хімічної енергії як глікоген і жири.

Адиpokіни (анг. Adipokines) – група синтезованих адипоцитами біологічно активних речовин, до яких належать гормони (лептин, адипонектин, резистин, вісфатин, апелін), фактори росту і цитокіни. У зв'язку з продукцією значної кількості біологічно активних речовин жирова тканина є важливим компонентом енергетичного гомеостазу, метаболізму стероїдів, ангіогенезу та імунних реакцій.

Адипонектин (анг. Adiponectin) – гормон продукований адипоцитами. Стимулює окиснення жирних кислот у печінці та м'язах. Знижує концентрацію тригліцеридів і глюкози в плазмі крові, підвищує чутливість клітин до інсуліну.

Адреналін (анг. Adrenaline, Epinephrine) – гормон, який синтезують епінефрцити – клітини мозкової речовини наднирників. Фізіологічна дія адреналіну: збільшує частоту серцевих скорочень і об'єм викиду крові, поліпшує кровонаповнення органів, стимулює вивільнення глюкози з печінки для посилення енерговіддачі. Адреналін та норадреналін, які отримали спільну назву катехоламінів, вважають гормонами стресу, оскільки вони виводяться у кровоплин в екстремальних для організму ситуаціях.

Адренокортикотропний гормон (син. АКТГ, Адренокортикотропін; анг. Adrenocorticotrophic hormone, АСТН) – утворюється в результаті розщеплення прогормону проопіомеланокортину, який синтезують кортикотропні базофілоцити аденогіпофіза. Стимулює клітини пучкової зони кори наднирників: посилює продукцію глюкокортикоїдних гормонів кортизолу та кортикостерону. При подальшому розщепленні з АКТГ утворюється меланоцитостимулювальний гормон.

Айрезин (анг. Irisin) – фізіологічно активна субстанція (міокін), яку виділяють м'язові волокна та м'язові клітини у відповідь на дію фізичних навантажень та під впливом низької температури. Забезпечує метаболічний гомеостаз, стимулює перетворення білої жирової тканини на коричневу, регулює процеси термогенезу та гомеостаз глюкози. Секрецію означеного міокіну стимулює сірководень (H_2S), у взаємодії з яким айрезин відіграє важливу роль у забезпеченні гомеостазу глюкози та ліпідів: запобігає розвитку діабету та ожиріння, упереджує низку патологій серцево-судинної системи – гіпертензію, атеросклероз, серцеву недостатність, інфаркт міокарду, ішемічно-реперфузійні ураження.

Аквапорини (анг. Aquaporins) – належать до родини інтегральних білків мембранних структур клітини, які забезпечують полегшений транспорт води. У непрацюючому стані входять до складу цитоплазматичних везикул, які під впливом антидіуретичного гормону гіпофіза вмонтовуються у базолатеральну плазмалему головних клітин збірних ниркових проток, збільшуючи їхню проникність для води і, відповідно, зменшуючи діурез. Всього налічується 12 типів аквапоринів, частина з яких демонструють селективну проникність для молекул води, інші – проникні для гліцерину. Специфічною рисою аквапоринів є абсолютна непроникність для протонів (H^+ -іонів).

Акрозин (анг. Acrosin) – сукупність протеаз (гіалуронідази, трипсиноподібної протеази) в акросомах сперматозоїдів, які у процесі акросомальної реакції руйнують контакти між клітинами променистої корони і порушують цілісність прозорої зони навколо ооцита, забезпечуючи умови для пенетрації сперматозоїда.

Активатори плазміногену (анг. Plasminogen activators) – сполуки, які виділяють ендотеліоцити по завершенні репаративної регенерації пошкоджених судин: забезпечують перетворення плазміногену крові на плазмін, котрий ініціює фібринолітичну дію (розчинення тромбів).

Активіни (анг. Activins) – поліфункціональні цитокіни, що належать до родини трансформувального фактора росту бета-типу (TGF β) з різноманітними функціями. Зокрема, під впливом продукованого ооцитами активіну посилюється синтез гіпофізом фолікулостимулюючого гормону; у процесі ембріогенезу здійснюється становлення осьової симетрії зародка, розвиток органів центральної нервової системи і фоторецепторів, диференціація клітин еритромієлоїдних ліній гемопоезу. Функціональними антагоністами активінів виступають інгібіни.

Актин (анг. Actin) – глобулярний білок (G-актин; анг. Globular actin), який за присутності іонів кальцію та магнію, під впливом білка форміну полімеризує з утворенням подвійної спіралі філаментозного (ниткоподібного) F-актину (анг. Filamentous actin); останній за присутності білка Arp2/3 розгалужується, формуючи високоорганізовану цитоскелетну мережу. Актин та більш як 60 актин-зв'язувальних білків різних типів складають близько 50% білкового вмісту м'язових клітин та м'язових волокон (це так званий α -актин), та до 15% вмісту білків у нем'язових клітинах (β - і γ -актин). Приблизно 50% наявного у клітині актину перебуває у глобулярній формі (G-актин), більша частина якого зв'язана з білком профіліном, що запобігає спонтанній полімеризації.

Актинові філаменти (син. Тонкі філаменти; анг. Actin filaments) – див. гасло Філаменти актинові у другій частині цього компендіуму.

Актинін альфа (анг. α -Actinin) – цитоплазматичний білок, який спільно з іншими білковими молекулами бере участь у прикріпленні клітин до компонентів позаклітинного матриксу, зв'язуючи актинові філаменти з внутрішньоклітинними доменами інтегрину плазматичної мембрани; актинін забезпечує утворення поперечних містків між паралельно орієнтованими актиновими філаментами в зоні телофрагми (диску Z) міофібрил скелетних і серцевих м'язових волокон, щільних тілець гладких міоцитів, а також у складі

термінальної мережі (кінцевих сіток) епітеліальних клітин та цитоплазматичних містків між сусідніми стереоциліями.

Альбумін (анг. Albumin) – головний за вмістом білок плазми крові продукований клітинами печінки, основна функція якого полягає у підтриманні онкотичного тиску, що протидіє виходу рідкої частини крові за межі циркуляторного русла.

Альдостерон (анг. Aldosterone) – мінералокортикоїдний гормон, що його синтезують клітини клубочкової зони кори надниркових залоз. Обумовлює реабсорбцію натрію і води, та екскрецію калію шляхом дії на відповідні рецептори дистальних трубочок нефронів та збірних ниркових проток. Впливаючи на затримку або втрату води, артеріальний тиск і об'єм циркулюючої крові забезпечує водно-електролітний гомеостаз організму. Окрім нирок, мішенями дії альдостерону слугують клітини слинних і потових залоз, шлунку та товстої кишки. Секрецію альдостерону стимулюють ангіотензин II та, меншою мірою, адренокортикотропний гормон (АКТГ) гіпофіза; вплив обох вищезначених гормонів необхідний для нормального функціонування клітин клубочкової зони кори наднирників. Дія альдостерону прямо протилежна фізіологічному впливу передсердного натрійуретичного фактора.

Амелобластин (анг. Ameloblastin) – сигнальний білок, який продукують клітини амелобласти у процесі розвитку емалі зуба. Впливає на мінералізацію емалі: контролює ріст кристалів гідроксиапатиту кальцію та забезпечує утворення комплексів між окремими кристалами. В зрілій емалі амелобластин відсутній.

Амелогенін (анг. Amelogenin) – основний структурний білок, продукований амелобластами у процесі гістогенезу емалі зуба. Забезпечує дотримання певної відстані між емалевими призмами, що розвиваються. В зрілій емалі амелогенін відсутній.

Амилін (анг. Amylin) – білок, продукований бета-інсулоцитами підшлункової залози (разом з інсуліном): пригнічує опорожнення шлунка, а також виділення глюкагону альфа-інсулоцитами острівців Лангерганса.

Амілаза (анг. Amylase) – ензим, що його продукують великі слинні та підшлункова залози; забезпечує розщеплення вуглеводів.

Ангіопоетини (анг. Angiopoietins) – фактори росту, які стимулюють клітини ендотелію до взаємодії з фібробластами і гладкими міоцитами у процесі утворення нових судин при фізіологічній та репаративній регенерації.

Ангіотензин (анг. Angiotensin) – пептидний гормон, який викликає звуження судин і підвищення артеріального тиску. Він є частиною ренін-ангіотензинової системи, яка регулює артеріальний тиск. Ангіотензин також стимулює вивільнення альдостерону з кори надниркових залоз, сприяючи затримці натрію і води в нирках. Походить від молекули-попередника ангіотензиногену, сироваткового глобуліну, що виробляється в печінці.

Ангуліни (анг. Angulins) – білки, що беруть участь в утворенні щільних замикальних контактів у специфічних кутових ділянках, де контактують три епітеліальні клітини; включають ангулін-1, ангулін-2 та ангулін-3.

Анексин А5 (анг. Anexin A5) – каналоформний мембранний білок, задіяний у процесах зсідання крові, гемостазу, звапнування кісткової тканини. Має сайти для зв'язування з іонами кальцію та фосфоліпідами. Забезпечує надходження до везикул матриксу іонів Ca^{2+} , що необхідно для звапнування остеоїду. Спільно з тканинно-неспецифічною лужною фосфатазою фіксують везикули матриксу до колагенових волокон остеоїду.

Анкерин (анг. Ankyrin) – білок цитоскелета еритроцитів, який забезпечує прикріплення глікофору та білка смуги 3 до шестигранної спектринової решітки плазмалеми; спільно з іншими білковими компонентами забезпечує утримання еритроцитами специфічної форми двоякоувігнутого диска (двосторонню фізіологічну ексавацію).

Аносмін (анг. Anosmin) – сигнальний білок, який під час ембріогенезу забезпечує міграцію клітин-продуцентів гонадотропін-релізінг гормону з нюхових плакод до місць постійної локалізації у гіпоталамусі

Антигени (анг. Antigens) – молекули, які розпізнаються клітинами системи набутого імунітету і, як правило, викликають у них імунну відповідь. Антигени можуть бути представлені як молекулами у складі розчинів (білки чи полісахариди), так і молекулами інтактних клітин (бактерії, найпростіші чи пухлинні клітини). Імунні клітини розпізнають та взаємодіють з невеликими фрагментами (доменами) молекул антигенів, які отримали назву антигенних детермінант, або епітопів. Імунна відповідь може бути клітинною (реалізується макрофагами та лімфоцитами), гуморальною (за участю антитіл), або мати змішаний (клітинно-гуморальний) характер.

Антигени власні (анг. Self antigens) – антигенні детермінанти власних клітин і тканин організму; при взаємодії з антитілами обумовлюють розвиток автоімунних реакцій.

Антигени груп крові АВ0 (анг. AB0 blood group antigens) – олігосахаридні ланцюги, які локалізуються на позаклітинних доменах глікофору А та білка смуги 3 плазмалемі еритроцитів: наявність кінцевого залишку N-ацетил-D-галактозаміну на серцевинній структурі олігосахариду визначає антиген групи крові А, залишок D-галактози – кодує групу крові В; поєднання обох типів олігосахаридних ланцюгів притаманне групі крові АВ; еритроцити групи крові 0 позбавлені обох вищезначених кінцевих моносахаридних залишків.

Антидіуретичний гормон (син. АДГ, Вазопресин; анг. AntiDiuretic Hormone, ADH, Arginin VasoPressin, AVP) – синтезують нейросекреторні клітини супраоптичних та паравентрикулярних ядер переднього гіпоталамуса. По аксонах цих нейронів через гіпоталамо-гіпофізарний тракт АДГ надходить до нейрогіпофіза, де накопичується у складі тілець Герінга (розширених закінченнях аксонів нейросекреторних клітин переднього гіпоталамуса), і звідти ж надходить у кровоплин у відповідь на гіперосмолярність позаклітинної рідини. АДГ має дві основні функції: (1) збільшує кількість води, вільної від розчинених речовин, яка реабсорбується клітинами збірних ниркових проток і повертається у кровоплин, що призводить до зменшення діурезу (об'єму сечовиведення); (2) АДГ звужує артеріоли, що збільшує опір периферичних судин і підвищує артеріальний тиск.

Антикодон (анг. Anticodon) – ділянка транспортної рибонуклеїнової кислоти (тРНК), що складається з трьох нуклеотидів (триплет), які мають незаміщені водневі зв'язки. Послідовність триплету тРНК комплементарна до кодону матричної рибонуклеїнової кислоти (мРНК), тому він отримав назву антикодону.

Антитіла (син. Імуноглобуліни; анг. Antibodies, Immunoglobulins, Ig) – глікопротеїни надродини імуноглобулінів, які специфічно взаємодіють з антигенними детермінантами. Антитіла синтезуються плазмоцитами у результаті диференціації В-лімфоцитів, рецептори яких розпізнали і провзаємодіяли зі специфічними антигенними детермінантами. Антитіла можуть накопичуватись у складі плазми крові чи інтерстиційної рідини, включатися до складу секрету залоз (слинних, молочних та ін.), або ж експонуватися на поверхні В-лімфоцитів, інших видів лейкоцитів. У всіх цих випадках антитіла зв'язують розпізнані ними антигенні детермінанти.

Апелін (анг. Apelin, APLN) – пептидний гормон, що виконує роль ендогенного ліганда рецепторів, пов'язаних з білком G. Секрецію апеліну здійснюють жирові клітини – адипоцити, що дозволяє захищувати його до

гормонів жирової тканини – адипокінів, однак найвищий рівень його синтезу притаманний органам ЦНС, особливо таламусу та лобній корі головного мозку, а також спинному мозку та гіпофізу. Апелін є функціональним антагоністом ренін-ангіотензинової системи: має потужні інотропні властивості, залучений до розвитку артеріальної гіпертензії, сприяє зменшенню реперфузійного ураження при інфаркті міокарда, проявляє вазодилатаційні властивості, впливає на електрофізіологічні характеристики серцевого м'яза, відіграє роль у розвитку серцевої недостатності, ураженні нирок, атеросклерозу. Також апелін впливає на вуглеводний метаболізм, сприяє утилізації глюкози, знижує інсулінорезистентність.

Рецептори апеліну (APJ) виявлені на плазматичній мембрані різних клітин, взаємодія з ними ініціює дуже широкий спектр біологічних ефектів, таких як гіпотензивний ефект через вивільнення оксиду азоту (NO), ангіогенез і стимуляцію скорочень міокарда, споживання води та діуретичний ефект. APJ є практично в усіх органах і тканинах: найбільша їх кількість спостерігається в легенях, серці, скелетних м'язах, а також у нирках, шлунково-кишковому тракті, надниркових залозах та у стінці кровоносних судин. Це пов'язано з тим, що апелін бере участь у роботі гіпоталамо-гіпофізарно-надниркової осі, котра відіграє центральну роль у гомеостазі, водно-сольовому обміні й діяльності серцево-судинної, імунної, репродуктивної та нервової систем.

Ця вісь одночасно інтегрує контроль функцій нервової та ендокринної систем, що дозволяє їм спільно реагувати на фізичні та психосоціальні зовнішні впливи. На відміну від ангіотензину, який спричиняє вазоконстрикцію (звуження судин) й підвищення артеріального тиску, апелін при системному введенні, навпаки, розслаблює периферійні судини й знижує артеріальний тиск. При цьому на судини головного мозку він має протилежний вплив: перешкоджає релаксації церебральних артерій, інгібуючи кальційзалежні калієві канали. Нещодавно було виявлено, що рівень компонентів сигнального шляху APLN/APJ з віком зменшується, що прискорює старіння.

Апопротеїни (син. Аполіпопротеїни; анг. Apoproteins, Apolipoproteins) – специфічні білки, що їх синтезують гепатоцити; забезпечують утворення макромолекулярних комплексів різних класів ліпопротеїнів. В основному, це білки плазми крові, які беруть участь у транспортуванні холестерину та тригліцеридів, що сприяє зворотньому переносу холестерину зі стінок судин до печінки. У складі ліпопротеїнів високої щільності запобігають утворенню атеросклеротичних бляшок в артеріях, зменшують ризик виникнення та розвитку атеросклерозу та ішемічної хвороби серця. Також виконують функції адресних білків, за допомогою яких ліпопротеїнові комплекси зв'язуються з клітинами-цільями. Див. також гасла, присвячені ліпопротеїнам.

Анопротеїни сурфактанта (анг. Surfactant Apoproteins) – білкові компоненти сурфактанта легень: включають чотири групи молекул, а саме, SP-A, SP-B, SP-C та SP-D.

Атріопептин (анг. Atriopertin) – див. Фактор натрійуретичний передсердь.

АТФ синтаза (анг. ATP synthase) – білок, який каталізує утворення молекул енергоносіїв – аденозинтрифосфатів (АТФ) – з використанням аденозиндифосфату (АДФ) і неорганічного фосфату.

Афадин (анг. Afadin) – білок, присутній у складі адгезивних контактів між епітеліальними клітинами. Молекули афадину служать містками між цитоплазматичними актиновими філаментами та нектинами – кальцій-незалежними інтегральними білками плазмалемі. При цьому утворюються слабкі з'єднання, які піддаються динамічній регуляції для забезпечення швидкої реконструкції тканин.

Ацетилхолін (анг. Acetylcholine) – гідрофільна сполука, що поєднує функції клітинного сигналювання (стимулює секрецію соляної кислоти парієтальними glanduloцитами шлункових залоз, секрецію слізних залоз, скорочення м'язів-підіймачів волосся) і нейротрансмітера (у складі нейро-м'язових сполучень, усіх парасимпатичних синапсів та прегангліонарних симпатичних синапсів).

Ацетилхолінестераза (анг. Acetylcholinesterase) – ензим, локалізований у складі постсинаптичних мембран, який упродовж кількох сотень мілісекунд розщеплює ацетилхолін на ацетат і холін, вивільняючи синапс для сприйняття наступних сигналів.

Б

Біглікан (анг. Biglycan) – протеоглікан сполучної, хрящової та кісткової тканин, до пептидного ланцюга якого приєднані дві молекули хондроїтин-сульфату або дерматан-сульфату. Взаємодіє з колагеновими волокнами, відіграє важливу роль у гістофізіології суглобового хряща, звапнуванні кісткової тканини; структурно та функціонально подібний до декорину.

Білірубін (анг. Bilirubin) – водонерозчинний продукт розщеплення макрофагами селезінки і печінки гемоглобіну вибраваних еритроцитів, який під назвою вільного білірубину потрапляє у кровоплин і упродовж певного часу циркулює у сполученні з альбуміном. Після ендцитозу гепатоцитами, у складі гладкої ендоплазматичної сітки останніх під впливом глюкозилтрансферази вільний білірубін конвертується у нетоксичний глюкуронід білірубину, переважна більшість якого через жовчовивідні шляхи потрапляє у травний тракт, звідки виводиться з каловими масами.

Білки адапторні (анг. Adaptor proteins) – див. гасло Адаптини.

Білки актин-зв'язувальні (анг. Actin-Binding Proteins, ABPs) – забезпечують збирання/розбирання та організацію актинових філаментів. Включають субстанції екзогенного походження (фалоїдин, цитохалазин, латрункулін А, джасплакінолід), які порушують процеси фізіологічної полімеризації актину, а також ендogenousні сполуки (фасцин та фімбрин), котрі зшивають актинові філаменти між собою, утворюючи пучки, наприклад, у складі мікроворсинок.

Білки актин-зшивальні (анг. Actin cross-linking proteins) – відповідають за поперечне зшивання актинових філаментів. Прикладом можуть слугувати аддуцин, протеїн 4.1, протеїн 4.9 та спектрин цитоскелета еритроцитів, а також віллін, який шляхом поперечної зшивки забезпечує паралельну орієнтацію актинових філаментів у складі мікроворсинок та стереоцилій.

Білки актин-обмежувальні (син. Білки актин-блокувальні; анг. Actin-capping proteins) – білкові комплекси, які, зв'язуючись «плюс кінцями» актинових філаментів, блокують як приєднання, так і втрату ними молекул G-актину. На відміну від гельсоліну та северину, актин обмежувальні білкові комплекси не розрізають актинових філаментів.

Білки актин-розщеплювальні (анг. Actin filament-severing proteins) – гельсолін – за умови високої концентрації Ca^{2+} розрізає довгі актинові філаменти на короткі фрагменти, переводячи актиновий гель у рідкий стан; кофілін – забезпечує швидку реконструкцію актинових філаментів цитоскелета шляхом утворення вільних «актин-плюс» та «актин-мінус» кінців, доступних для полімеризації або деполімеризації молекул G-актину.

Білки актин-урухомлювальні (анг. Actin motor proteins) – належать до родини міозинів, які гідролізують АТФ, щоб забезпечити енергією просування вздовж актинових філаментів від «мінус кінця» до «плюс кінця». Найбільш яскравим прикладом урухомлювальних функцій актину є взаємне ковзання актинових і міозинових філаментів у складі міофібрил м'язових волокон і клітин, внаслідок чого відбувається скорочення скелетних і серцевого м'язів. Див. також гасла Міозини та Філаменти у другій частині цього компендіуму.

Білки андроген-зв'язувальні (анг. Androgen-Binding Proteins, ABPs) – глікопротеїни родини бета-глобулінів, що виробляються клітинами Сертолі сім'яних трубочок яєчка; специфічно зв'язуються з продукованими клітинами Лейдіга тестостероном, дигідротестостероном і 17-бета-естрадіолом,

забезпечуючи у звивистих сім'яних трубочках підвищений гормональний фон, необхідний для нормального сперматогенезу.

Білки, асоційовані з ламінами (анг. Lamins associated proteins) – прикріплюють проміжні філаменти ядерних ламін до інтегральних білків внутрішньої мембрани ядерної оболонки.

Білки, асоційовані з мембранами лізосом (анг. Lysosome-Associated Membrane Proteins, LAMPs) – специфічні інтегральні білки мембран лізосом, виключно високий ступінь глікозилування яких убезпечує мембрани лізосом від самоперетравлювання власними ензимами. Розрізняють LAMP-1, LAMP-2 і LAMP-3, які, серед іншого, забезпечують регулювання процесів макроавтофагії, шаперон-опосередкованої автофагії, а також прямий лізосомний транспорт цитозольних білків.

Білки, асоційовані з мікротрубочками (анг. Microtubule Associated Proteins, MAPs) – запобігають деполімеризації і вкороченню мікротрубочок, а також сприяють внутрішньоклітинному транспортуванню органел і везикул; включають MAP-1, MAP-2, MAP-3, MAP-4, MAPtau та Lis 1. До цієї групи білків належать також молекулярні мотори динеїн та кінезин, які транспортують вантажні везикули та органели у взаємопротилежних напрямках: динеїн – до «мінус кінця» мікротрубочки (від периферії до центра клітини); кінезин – у протилежному напрямі – до «плюс кінця» мікротрубочки (від центра до периферії) клітини. Усі вищезначені мікроманіпуляції енергозатратні (потребують енергії АТФ).

Білки, асоційовані з мікрофібрилами еластину (анг. Elastin Microfibril Interface-Located proteins, Elastin Microfibril Interfacers, EMILIN-1, EMILIN-2, EMILIN-3) – родина глікопротеїнів, молекули яких містять сайти зв'язування з мікрофібрилами еластину. Мають адгезивні властивості, чинять вплив на фактори росту; беруть участь у регуляції клітинної активності, організації позаклітинного матриксу. Зокрема, експресія білку EMILIN-1 відбувається синхронно із фібриліном у ділянках, де утворюються еластичні волокна гострої фази; він же стимулює продукцію окситалану, забезпечуючи більшу пружність еластичних волокон; з віком під впливом катепсину К піддається деградації. Забезпечуючи утворення еластичних волокон та прикріплення до них гладких міоцитів, впливає на регуляцію васкулогенезу.

Білки багатопрохідні (анг. Multipass proteins) – поліпептидні ланцюги яких декілька разів пронизують наскрізь біліпідний шар плазмалем. Інтеграція білків

у біліпідний шар досягається головним чином завдяки гідрофобним взаємодіям ліпідів з неполярними амінокислотами білкових молекул. Прикладами можуть слугувати іонні канали, рецептори, пов'язані з G-білком, а також транспортні білки.

Білки гострої фази (анг. Acute Phase Proteins, APPs) – клас білкових або пептидних молекул, концентрація яких у плазмі крові зростає (позитивні білки гострої фази) або зменшується (негативні білки гострої фази) у відповідь на запалення, викликане інфекціями, ушкодженнями тканин. Важливим серед них є С-реактивний білок. Синтезується гепатоцитами під впливом інтерлейкіну 6. Має здатність зв'язуватися із полісахаридами стінок бактерій, чим полегшує їхній фагоцитоз.

Білки докінгові (син. Білки рецепторні сигнал-розпізнавальних частинок; анг. Docking proteins, Signal-recognition particles receptor proteins) – інтегральний компонент апарату синтезу білків у складі гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС). Після контакту сигнал-розпізнавальної частинки (анг. Signal Recognition Particle, SRP) зі своїм рецептором, велика субодиниця першої рибосоми полісомного ланцюга прикріплюється докінговим білком до цитоплазматичної поверхні мембрани ГрЕС. Цим ініціюються подальші кроки білкового синтезу, а саме, формування білками транслокона пори у мембрані, через яку сигнальний пептид проникає у цистерну ГрЕС, вивільнення SRP, відсікання сигнального пептидазою сигнального пептида і, врешті, поновлення синтезу поліпептидного ланцюга.

Білки екзогенні (анг. Exogenous proteins) – поняття стосується білків, які антиген-презентувальна клітина поглинула з міжклітинного середовища з метою подальшого процесингу і експонування окремих їх фрагментів (епітопів) у комплексі з молекулами головного комплексу гістосумісності II-го класу з метою розпізнавання Т-лімфоцитами-хелперами та імунної відповіді.

Білки ендогенні (анг. Endogenous proteins) – повний комплект білків, які синтезує клітина, з огляду на виявлення їх дефектних версій, а також можливого заволодіння механізмами білкового синтезу клітини вірусами або іншими патогенами. Для їх виявлення протеасоми фрагментують молекули ендогенних білків на ланцюжки з 8-12 амінокислотних залишків, які після кон'югації з молекулами головного комплексу гістосумісності I-го класу експонуються на поверхні клітини-господаря для пошуку потенційно небезпечних епітопів цитотоксичними Т-лімфоцитами; у разі виявлення таких – нищення клітин, що є їх носіями, імунною системою організму.

Білки ензими (син. Білки ферменти; англ. Enzyme proteins) – органічні каталізатори білкової природи, які діють на молекули субстрату та зменшують енергію активації, необхідну для виникнення хімічної реакції, стабілізують перехідний стан та прискорюють біохімічні реакції як *in vivo*, так і *in vitro*. Можуть мати від одного до кількох поліпептидних ланцюгів – субодиниць з високою молекулярною масою. Ензими задіяні у виконанні різноманітних функцій. Зокрема, АТФази відіграють важливу роль у функціонуванні іонних pomp; АТФ-синтаза є основним білком внутрішньої мітохондріальної мембрани; травні ензими, такі як дисахаридази та дипептидази – є інтегральними мембранними білками клітинного вистелення травного тракту; ліпази перетравлюють у травному тракті жири, амілаза перетворює крохмаль на цукор, мальтаза розщеплює мальтозу до глюкози, трипсин розщеплює білки до амінокислот.

Білки зв'язувальні (син. Білки лінкерні; англ. Linker proteins) – пептидні ланцюги у складі молекул протеогліканів, які прикріплюють серцевинні білкові молекули до нитки гіалуронової кислоти.

Білки зсідання крові (англ. Clotting proteins) – фібриноген, протромбін, глобулін-прискорювач фібриногенезу – синтезовані печінкою білки, які забезпечують зсідання крові (перетворення розчинного фібриногену на нерозчинні нитки фібрину).

Білки інтегральні (син. Білки трансмембранні; англ. Integral proteins, Transmembrane proteins) – пронизують біліпідний шар плазматичної мембрани (клітинної оболонки); включають цитоплазматичний та позаклітинний домени. У відповідності до функціональної спеціалізації розрізняють шість класів інтегральних білків: (1) помпи; (2) канали (каналоформери); (3) рецептори; (4) лінкери (зв'язувальні білки); (5) ензими; (6) структурні білки. Часто інтегральні білки плазмалеми поєднують виконання кількох функцій.

Білки канали (син. Каналоформери; англ. Channel proteins) – сукупність білків, які беруть участь у формуванні у плазматичній мембрані гідрофільних пор (іонних каналів), забезпечуючи дифузію (пасивний транспорт) малих іонів, молекул та води між цитоплазмою і міжклітинним середовищем. Відомо понад 100 різновидів іонних каналів, які поділяються на канали відкритого / закритого типу. Серед останніх розрізняють потенціал-залежні, керовані лігандами (нуклеотидами, цАМФ, цГМФ, нейротрансмітерами), асоційовані з білком G, та механочутливі іонні канали.

Білки катіонні еозинофілів (англ. Cationic proteins of eosinophils) – входять до складу внутрішнього вмісту специфічних гранул еозинофілів крові; проявляють виражену антигельмінтну активність.

Білки колагеноподібні (син. Трансмембранні колагени; англ. Transmembrane collagens, Collagen-like proteins) – інтегральні білки плазматичних мембран, один з яких, а саме, колаген XVII типу, у складі гемідесмосом забезпечує прикріплення епідермісу до дерми; функція трансмембранних колагенів XIII, XXIII та XXV не встановлена.

Білки комплементу (англ. Complement proteins) – близько 50 білків, котрі синтезуються печінкою та циркулюють у крові як неактивні попередники, складаючи до 10% глобулінової фракції сироватки крові. При стимуляції одним із кількох активаторів протеази в системі комплементу розщеплюють специфічні білки для вивільнення цитокінів та ініціюють підсилювальний каскад подальшого розщеплення. Кінцевим результатом цієї активації каскаду комплементу є стимуляція фагоцитів для видалення патогенних чинників та пошкоджених структур організму, розвиток запалення для залучення додаткових фагоцитів та активація комплексу мембранної атаки, який знищує патологічно змінені клітини. Каскад комплементу є частиною вродженої імунної відповіді.

Білки лінкерні (англ. Linker proteins) – див. Білки зв'язувальні.

Білки морфогенезу кісток (англ. Bone morphogenetic proteins, BMPs) – група факторів росту, яка налічує близько 20 білків, що були ідентифіковані завдяки їхній здатності індукувати утворення кісток і хрящів; тепер вважаються ключовими морфогенетичними сигнальними білками, що контролюють розвиток органів і тканин у всьому тілі шляхом взаємодії зі специфічними рецепторами на поверхні клітин, які отримали назву рецепторів кісткових морфогенетичних білків. Останнім належить важлива роль під час формування скелета та нервової системи ембріона. Зокрема, сигналювання BMP-4 та вплив його інгібіторів ноггіну і хордину забезпечують нормальний розвиток нервової пластинки та полярність (структурування спини та передньої частини) зародка. Секреція BMP пластинкою даху спинного мозку, що розвивається, допомагає виявити дорсальні сенсорні інтернейрони. Цей же білок контролює процес диференціювання клітин ектодерми у епідерміс шкіри.

Білки нейрофіламентів (англ. Neurofilament proteins) – утворюють цитоскелет аксонів і дендритів нервових клітин, забезпечують гелеподібний стан цитоплазми перикаріонів: включають нейрофіламенти з низькою (NF-L), середньою (NF-M) і високою (NF-H) молекулярною масою.

Білки одорант-зв'язувальні (англ. Odorant-binding proteins) – невеликі (10-30 кілоДальтон) водорозчинні білки, що синтезуються підтримувальними клітинами

нюхової слизової оболонки носової порожнини. Слугують молекулярними носіями, які транспортують пахучі речовини до нюхових рецепторів, локалізованих у плазматичній мембрані війок нюхових клітин.

Білки опірності до ліків (анг. Multidrug resistance proteins) – захищають клітину від впливу токсичних ліпофільних речовин і хіміопрепаратів з розміром молекул 500-1,500 Дальтон. Найбільш вивченим серед цих білків є Р-глікопротеїн – інтегральний білок плазмалемі. Він діє як АТФ-залежна помпа, що видаляє токсини за межі клітини. Надмірна експресія цих білків характерна для пухлинних клітин, що значно ускладнює хіміотерапію.

Білки периферичні (анг. Peripheral proteins) – на відміну від інтегральних білків, прилягають до внутрішньої, значно рідше – до зовнішньої поверхні плазмалемі, не занурюючись у біліпідний шар; утворюють іонні зв'язки з інтегральними білками, завдяки яким прикріплюються до плазмалемі.

Білки покривні (анг. Coat proteins, COPs) – див. гасло Коатомери.

Білки поліубіквітиновані (анг. Polyubiquitinated proteins) – кандидати на протеасомну деградацію, до яких в якості мітки приєднано декілька поліпептидних ланцюгів убіквітину.

Білки порові (анг. Pore proteins) – білки-транслокатори, які формують пори в мембранах гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС), уможливлуючи цим просування першої N-кінцевої амінокислоти синтезованого пептидного ланцюга в порожнину ГрЕС, що служить сигналом для поновлення процесу трансляції.

Білки рецепторні (анг. Receptor proteins) – як правило, ними є інтегральні глікопротеїни клітинної оболонки, які спеціалізуються на розпізнаванні сигналів, що надходять до клітини від її мікрооточення, передачі отриманих сигналів всередину клітини для генерації адекватної відповіді. Існують три типи рецепторів: (1) поєднані з каналами; (2) поєднані з ензимами; (3) поєднані з білком G.

Білки рецепторні рибосом (анг. Ribosome receptor proteins) див. Рибофорини.

Білки рецепторні сигнал-розпізнавальних частинок (анг. Signal recognition particle receptor proteins) див. гасло Білки докінгові.

Білки рухові (син. Молекулярні мотори; анг. Molecular motor proteins) – молекули динеїнів та кінезинів, які, рухаючись уздовж актинових філаментів чи

мікротрубочок, забезпечують переміщення вантажних везикул та органел у взаємопротилежних напрямках: динеїни транспортують молекулярні вантажі від периферії до центра клітини, кінезини – від центра до периферії. Див. також гасла Динеїни, Кінезини, Міозини.

Білки серцевинні (анг. Core proteins) – пептидні ланцюги, до кожного з яких приєднані 50-100 ланцюгів хондроїтин-сульфату та кератан-сульфату, в результаті чого утворюються протеоглікани. Останні, у свою чергу, числом близько 300, лінкерними пептидами прикріплені до довгих молекул гіалуронової кислоти, утворюючи гігантські макромолекулярні протеогліканові комплекси. Наприклад, молекулярна маса агрекану – типового протеогліканового комплексу хрящової тканини – перевищує 2,500 кілоДальтон.

Білки стероїдогенні швидкого регулювання (анг. Steroidogenic acute regulatory proteins) – доставляють ліпопротеїни низької густини до мітохондрій гранульозо-лютеоцитів, де відбувається їхня конверсія у прегнелонон; останній у цитоплазмі лютеоцитів трансформується на прогестерон.

Білки структурні (анг. Structural proteins) – забезпечують механічні властивості та збереження форми клітин, тканин, органа чи цілого організму. Прикладами структурних білків можуть слугувати колаген, актин, міозин, кератин.

Білки теплового шоку (анг. Heat Shock Proteins, HSP) – родина білків, що продукуються клітинами у відповідь на вплив стресових умов. Вперше вони були описані у зв'язку з тепловим шоком, але тепер відомо, що вони також виявляються під час інших стресів, включаючи вплив холоду, ультрафіолетового випромінювання, під час загоєння ран або ремоделювання тканин. Багато членів цієї родини виконують функції шаперона, стабілізуючи нові білки для забезпечення правильного згортання або допомагаючи повторно згортати білки, які були пошкоджені клітинним стресом. Це збільшення експресії регулюється транскрипцією. Різке підвищення експресії білків теплового шоку є ключовим моментом відповіді на тепловий шок і індукується головним чином фактором теплового шоку (анг. Heat Shock Factor, HSF).

Білки теплового шоку зустрічаються практично в усіх живих організмах, від бактерій до людини. Вони є молекулярними шаперонами, які послідовно експресуються під час нормального процесу росту клітинного циклу, але також індукуються в клітинах під час різних стресових станів, викликаних ураженнями клітин, змінами навколишнього середовища, температурою, інфекціями, пухлинами тощо. Білки теплового шоку називаються відповідно до їх молекулярної маси. Наприклад, Hsp60, Hsp70 і Hsp90 (найбільш глибоко вивчені)

відносяться до родин білків теплового шоку розміром порядку 60, 70 і 90 кілоДальтон відповідно. Маленький 8-кілоДальтонний білок убіквітин, який маркує білки, призначені для розщеплення, також має ознаки білка теплового шоку. Консервативний білок-зв'язувальний домен приблизно з 80 амінокислот альфа-кристалінів відомий як малий білок теплового шоку (sHSP).

Білки транслокатори (син. Транслокони; англ. Protein translocators, Translocons) – формують пори у мембранах цистерн гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС), через які синтезовані пептидні ланцюги проникають з гіалоплазми у внутрішні компартменти ГрЕС.

Білки транспортні (англ. Carrier proteins) – здійснюють активне транспортування через плазматичну мембрану невеликих водорозчинних молекул; характеризуються високою селективністю, часто переносять лише один тип молекул. Після зв'язування з молекулою, призначеною до перенесення, білок-переносник зазнає конформаційних змін і вивільняє молекулу з іншого боку плазмалемі. Перенесення іонів Na^+ , K^+ та H^+ відбувається з затратами енергії (АТФ), проти електрохімічного градієнта концентрації.

Білки шапочки (англ. Capping proteins, Cap proteins) – запобігають надмірному видовженню актинових філаментів шляхом формування шапочки, яка покриває ростучий «плюс кінець» філамента, блокуючи приєднання до нього нових молекул G-актину. Впливаючи на процеси полімеризації/деполімеризації актинових філаментів, Cap-білки відіграють важливу роль у забезпеченні мобільності клітин: видовження актинових філаментів обумовлює видовження ламелоподій, а вкорочення призводить до їх втягування, що уможливорює переміщення клітин у просторі.

Білки шапочки Z (англ. Cap Z proteins) – локалізуються в ділянці Z ліній (дисків) саркомерів; охоплюючи «плюс кінці» актинових філаментів міофібрил м'язових тканин, блокують їх полімеризацію та деполімеризацію, чим забезпечуються умови, необхідні для скоротливої діяльності м'язів.

Білки ядерних ламін (англ. Nuclear lamin proteins) – білки проміжних філаментів, з яких побудовані ядерні ламіни; утворюють високоорганізовану мережу, що, прикріплюючись до внутрішньої мембрани ядерної оболонки, стабілізує структуру останньої, а також організацію перинуклеарного хроматину. Розрізняють філаменти ядерних ламін трьох типів – А, В і С.

Білки Bcl-2 (англ. Bcl-2 proteins) – родина цитоплазматичних білків, які регулюють процеси апоптозу шляхом вивільнення цитохрому С крізь зовнішню

мітохондріальну мембрану з подальшою активацією протеолітичних ензимів – каспаз та ендонуклеаз, що призводить до руйнування білків та ДНК. При цьому білки Bcl-2 та Bcl-XL проявляють анти-апоптозну, а білки Bad, Bax, Bid та Bim – про-апоптозну активність.

Білки BH3 (анг. BH3 proteins) – контролюють численні клітинні процеси і передають як внутрішні, так і зовнішні сигнали смерті до білків Bcl-2 у складі зовнішньої мембрани мітохондрій; пригнічують антиапоптотичні та активують проапоптотичні білки, обумовлюючи проникність зовнішньої мембрани мітохондрій.

Білки G (анг. G proteins) – відомі також як гуанін-нуклеотид зв'язувальні білки, являють собою родину білків, які діють як молекулярні перемикачі всередині клітин і беруть участь у передачі сигналів від різноманітних зовнішніх подразників. Активність G-протеїнів регулюється факторами, які контролюють їх здатність зв'язуватися з гуанозин-трифосфатом (ГТФ) і гідролізувати його до гуанозин-дифосфату (ГДФ). Перебуваючи у зв'язку з ГТФ, вони «увімкнені», а при зв'язку з ГДФ – «вимкнені». Існує два класи білків G. Перші функціонують як мономерні малі ГТФази (малі G-білки), другі – як гетеротримерні G-білкові комплекси. Останні складаються з альфа-, бета- і гамма-субодиниць.

Гетеротримерні білки G мають цитоплазматичну локалізацію і активуються пов'язаними з ними рецепторами, які пронизують клітинну оболонку. Сигнальні молекули зв'язуються з позаклітинним доменом означеного рецептора, після чого його внутрішньоклітинний домен активує білок G конкретного типу. Останній індукує активацію цілого каскаду подальших подій, що у кінцевому підсумку призводить до зміни умов функціонування клітини. При взаємодії рецепторів з G-білками відбувається сприйняття сигналів від численних гормонів, нейромедіаторів, інших сигнальних факторів. G-білки регулюють активність метаболічних ензимів, іонних каналів, транспортних білків та інших частин клітинного механізму, здійснюють контроль за транскрипцією, рухливістю, скоротливою здатністю і секрецією, які, у свою чергу, регулюють різноманітні функції клітин, такі як ембріональний розвиток, навчання та пам'ять, показники гомеостазу.

Білки Rab (анг. Rab proteins) – родина малих мономерних ГТФаз, які належать до надродини Ras. У людини ідентифіковано понад 60 Rab білків, які опосередковують багато етапів ендо- і екзоцитозу: регулюють везикулярний транспорт між плазматичною мембраною і ендосомним компартментом клітини, включаючи обмін мембранами, утворення транспортних везикул, їх переміщення вздовж актинових і тубулінових мереж, а також процеси злиття

мембран і рециркуляції. Активність Rab-білків узалежнена від впливу Rab-асоційованих білків.

Білки RAD-51 (анг. RAD-51 proteins) – родина білків, які задіяні у відновленні дволанцюгових розривів ДНК. Як надмірна, так і недостатня експресія цього білка можуть слугувати діагностичними маркерами пухлинного переродження.

Білки Ras (анг. Ras proteins) – надродина малих мономерних ГТФаз, котрі регулюють процеси ендо- та екзоцитозу, зокрема, формування транспортних везикул, їх переміщення по актинових чи тубулінових мережах, злиття з плазмалею та рециклізацію. Локалізовані на зовнішній поверхні клітинної оболонки, до якої кріпляться за допомогою гідрофобних груп ліпідів. Ras білки існують у двох конформаціях: у неактивному стані вони зв'язані з гуанозин дифосфатом (ГДФ), активуються при взаємодії з гуанозин трифосфатом (ГТФ).

Білки SNARE (анг. SNARE proteins) – родина малих трансмембранних білків, які експонуються як на транспортних везикулах (v-SNARE), так і на цільових ділянках плазмалеми (t-SNARE); внаслідок взаєморозпізнання та взаємодії обох вищезначених білків утворюється trans-SNARE комплекс, що забезпечує специфічність взаємодії між окремою транспортною везикулою та її мембранною мішенню та ініціює їх злиття з утворенням cis-SNARE комплексу. Цей комплекс демонтується за участю білкового комплексу NSF- α -SNAP. У нейро-м'язових синапсах рух і злиття мембрани синаптичних везикул з пресинаптичною мембраною і вивільнення нейромедіаторів забезпечується трьома специфічними білками: синаптобrevіном (v-SNARE); синтаксином (t-SNARE); та SNAP-25 (t-SNARE).

Білки ZO (анг. Zonulae Occludentes proteins, ZO proteins) – група споріднених білків примембранної (кортикальної) цитоплазми епітеліальних клітин, які беруть участь в утворенні щільних замикальних контактів (лат. Zonulae Occludentes). Зокрема, білок ZO-1 взаємодіє з білками ZO-2, ZO-3, оклудинами, клаудинами, цингуліном, актином, афадіном, альфа-катенінами, а також бере участь у передачі сигналів від усіх трансмембранних білків. Білок ZO-2 взаємодіє з оклудинами, цингуліном, білком смуги 4.1; він також необхідний для сигнального шляху за участю рецептора епідермального фактора росту. Білок ZO-3 взаємодіє з оклудинами, актиновими філаментами цитоскелета.

Білки ZP (анг. Zona Pellucida proteins, ZP proteins) – група споріднених білків прозорої зони (лат. Zona Pellucida) ооцита. У людини включає чотири високоглікозильованих глікопротеїни (ZP-1, ZP-2, ZP-3, ZP-4), які у своїй сукупності забезпечують видову специфічність запліднення, індукують

акросомальну реакцію, сприяють penetрації сперматозоїда крізь плазмалему ооцита, а також блокують можливість поліспермії внаслідок розщеплення металоендопротеазами, що вивільняються з кортикальних гранул ооцита в результаті активування кортикальної реакції. ZP-3 та ZP-4 виконують роль первинних якірних білків, що взаємодіють з передніми (акросомальними) ділянками плазмалеми сперматозоїдів, ZP-1 і ZP-2 є вторинними якірними білками, вони взаємодіють з латеральними (екваторіальними) ділянками.

Білкові комплекси Atg (анг. Atg protein complexes) – аббревіатура Atg використовується для означень процесів, пов'язаних з автофагією. Зокрема, білковий комплекс Atg12-Atg5-Atg16L приєднується до гладкої ендоплазматичної сітки, фрагмент якої буде використовуватися для утворення ізоляційної мембрани автофагосоми. Відтак з мембраною зв'язується білок Atg8. Разом ці білки змінюють форму ізоляційної мембрани, яка згинається для цілковитого охоплення органели, призначеної для перетравлювання. Після формування автофагосоми білок Atg8 і комплекс Atg12-Atg5-Atg16L відмежовуються від цієї структури; натомість туди відбувається адресна доставка лізосомних ензимів. Ізоляційна мембрана розпадається всередині гідролітичного комплексу лізосоми.

Білок везикулярний плащовий (анг. Vesicular coat protein AP-2) – спільно з синаптотагміном забезпечує рециклізацію (повторне використання) мембран транспортних (зокрема, синаптичних) везикул; реалізується шляхом ендцитозу із залученням клатрину з наступним включенням рециклізованих мембранних фрагментів до складу гладкої ендоплазматичної сітки.

Білок гліальний фібрилярний кислий (анг. Glial Fibrillar Acidic Protein, GFAP) – специфічний білок проміжних філаментів нейроглії; використовується як маркер астроцитів.

Білок Гольджі-Н3 (анг. Golgi-N3 protein, GOLP-N3) – зв'язує мембрани комплексу Гольджі з елементами цитоскелета; долучається до сил розтягування, необхідних для брунькування везикул з комплексу Гольджі; разом з низкою інших чинників забезпечує пласку форму цистерн комплексу Гольджі; спільно з коатомерами бере участь у регулюванні обміну мембранами.

Білок інгібітор апоптозу нейронів (анг. Neuronal Apoptosis Inhibitory Protein, NAIP) – інгібітор каспаз-3, -7, -9 з анти-апоптозною активністю. Відіграє важливу роль у забезпеченні виживання нейронів за дії патогенних чинників, зокрема, запобігає апоптозу мотонейронів.

Білок мієліновий олігодендроцитарний глікопротеїн (анг. Myelin Oligodendrocyte Glycoprotein, MOG) – трансмембранний білок, який експресується на поверхні олігодендроцитів та на зовнішній поверхні мієлінових оболонок органів центральної нервової системи; виконує роль молекули адгезії для забезпечення структурної цілісності мієлінової оболонки.

Білок мієліну основний (анг. Myelin Basic Protein, MBP) – основний інтегральний білок плазмалемі олігодендроцитів і нейролемоцитів, який відіграє важливу роль у процесі мієлінізації та підтримує правильну структуру мієліну. Пул MBP у центральній нервовій системі (ЦНС) дуже різноманітний, з кількома варіантами сплайсингу, які експресуються, і великою кількістю посттрансляційних модифікацій білка. Концентрація MBP у ділянках білої речовини ЦНС у десятки разів перевищує таку у корі головного мозку.

Білок нуль (анг. Protein 0, P0) – трансмембранний адгезивний білок, що експресується у плазмалемі мезаксона нейролемоцита під час мієлінізації; утворює міцні спайки між двома протилежними поверхнями мембрани; є основним структурним компонентом мієліну периферичного нерва.

Білок олігодендроцитарний мієліновий глікопротеїн (анг. Oligodendrocyte Myelin Glycoprotein, OMgp) – експресується нейронами та олігодендроцитами центральної нервової системи (ЦНС) як упродовж її розвитку, так і у дорослої людини; зокрема, встановлена роль OMgp у колапсі конуса росту, інгібуванні росту нейритів та клітинної проліферації, а також у формуванні та підтримці функціонування мієлінових оболонок органів ЦНС.

Білок периферичного мієліну з молекулярною масою 22 кілоДальтон (анг. Peripheral Myelin Protein 22, PMP22) – трансмембранний глікопротеїн, що експресується головним чином нейролемоцитами периферичної нервової системи і відіграє важливу роль у формуванні компактного мієліну. При контакті клітини Шванна з аксоном експресія PMP22 різко зростає, і знижується під час дегенерації або перерізу аксона. PMP22 також взаємодіє з оклюдінами та іншими адгезивними білками, які підтримують функціонування мієліну. Поряд із функцією клітинної адгезії, PMP22 також посилено експресується під час проліферації клітин Шванна, що свідчить про його роль у регуляції клітинного циклу. PMP22 також виявлена у складі ненеуральних клітин, де його експресія пов'язана із зупинкою росту.

Білок протеоліпідний (син. Ліпофілін; анг. ProteoLipid Protein, PLP) – основний білок мієліну центральної нервової системи (ЦНС). Відіграє важливу роль у формуванні та підтримці багаточарової структури мієліну.

Білок ретинобластоми (анг. Retinoblastoma protein, pRb) – є білком-супресором пухлин, який не функціонує при кількох основних видах раку. Однією з функцій pRb є запобігання надмірному росту клітин шляхом пригнічення прогресування клітинного циклу. Коли клітина готова до поділу, pRb фосфорилується, ініціюючи прогресію клітинного циклу. pRb належить до родини кишенькових білків, члени якої мають «кишені» для функціонального зв'язування інших білків; зокрема, він активує кілька ензимів ремоделювання хроматину, таких як метилази та ацетилази. Якщо онкогенний білок зв'язується та інактивує pRb, це може призвести до пухлинної трансформації.

Білок смуги 3 (анг. Band 3 protein) – каналоформер плазмалеми еритроцитів (транспортер іонів Cl^- та HCO_3^-); служить місцем прикріплення до плазмалеми гемоглобіну та елементів цитоскелета – анкерину, білка смуги 4.1, а також гліколітичних ензимів.

Білок смуги 4.1 (анг. Band 4.1 protein) – структурний елемент плазмалеми еритроцитів: служить місцем прикріплення спектрину, білка смуги 3 та глікофоринів до цитоскелета – шестигранної решітки, побудованої головним чином зі спектрину, актину та аддуцину.

Білок смуги 4.2 (анг. Band 4.2 protein) – структурний елемент цитоскелета еритроцитів: є АТФ-зв'язувальним білком, який регулює процес зв'язування білка смуги 3 з анкерином; забезпечує підтримання форми та механічних властивостей еритроцитів.

Білок смуги 4.9 (син. Дематин; анг. Band 4.9 protein, Dematin) – мембрано-цитоскелетний білок зі здатністю до зв'язування F-актину, який індукуює утворення пучків актинових філаментів. Набір споріднених поліпептидів цитоскелета еритроцитів, які служать місцями прикріплення білків цитоскелета до актин-спектринової решітки плазмалеми еритроцитів.

Білок Тамма-Хорсфала (анг. Tamm-Horsfall protein) – див. Уромодулін.

Білок, (що обумовлює) злиття (мембран), чутливий до N-етилмалеїміду (анг. N-ethylmaleimide-Sensitive-Fusion protein, NSF) – є АТФ-азою, яка повсюдно зустрічається в мембранах еукаріотичних клітин і бере участь у злитті мембран. Це центральний компонент клітинного механізму перенесення мембранних фрагментів з одної мембранної ділянки в іншу. Під час цього процесу білки SNARE на двох з'єднаних мембранах (зазвичай це везикулярна мембрана та мембрана-мішень, як от плазматична мембрана) утворюють

комплекс; при цьому α -спіральні домени SNARE згортаються один навколо одного та утворюють дуже стабільний пучок із чотирьох спіралей. Переплетені SNARE транспортують везикулу до мембрани-цілі (мембрани-мішені) та сприяють їх злиттю, використовуючи гідроліз АТФ як джерело енергії. Після цього NSF забезпечує розпад і рециклізацію (повторне використання) комплексів SNARE.

Білок Arp 2/3 (анг. Actin related protein 2/3 complex, Arp 2/3 protein) – білковий комплекс із семи субодиниць, який відіграє важливу роль в утворенні та регуляції актинового цитоскелета – ініціює відгалуження під кутом 70° нових актинових філаментів від вже існуючих.

Білок BP-230 (анг. BP-230 protein) – внутрішньоклітинний компонент гемідесмосом – десмоплакін. Антитіла до білку BP-230 присутні у 30-60 % пацієнтів з бульозним пемфігоїдом.

Білок C3 (анг. C3 protein) – ключовий білок системи комплементу, дефіцит якого обумовлює постійно рецидивуючі бактеріальні інфекції.

Білок IZUMO-1 (анг. IZUMO-1 protein) – специфічний білок сперматозоїдів, названий Ізумо на честь японського святилища, присвяченого шлюбові; необхідний для зв'язування та злиття плазматичної мембрани сперматозоїда та яйцеклітини під час запліднення. Izumo-1 експресується лише в яєчках і виявляється на зрілих сперматозоїдах, які зазнали капацитації; зв'язується зі своїм рецептором Juno, який локалізується у складі плазмалемі ооцитів.

Білок J (анг. J protein) – продукований плазмоцитами білок, який забезпечує димеризацію (утворення дволанцюгових молекул) секреторних імуноглобулінів А класу (sIgA).

Білок p53 (анг. p53 protein) – супресор росту пухлин; активується при пошкодженні генома, обумовлюючи зупинку клітинного циклу та ініціацію апоптозу. Мутація p53 робить пухлинні клітини резистентними до променевої терапії.

Білок p210 (анг. p210 protein) – бере участь у формуванні кільця, яке зв'язує дистальний кінець центріолі з плазматичною мембраною.

Білок rab3a (анг. rab3a protein) – спільно з синапсином-II забезпечує прикріплення синаптичних везикул до актинових філаментів.

Білок RPE65 (анг. Retinal Pigment Epithelium 65) – специфічний для пігментного епітелію сітківки білок масою 65 кілоДальтон; бере участь у перетворенні повністю транс-ретиналю на 11-цис-ретиналь, який транспортується до фоторецепторних клітин для ресинтезу родопсину.

Білок SMAC/DIABLO (анг. SMAC/DIABLO protein) – мітохондріальний білок. Під впливом білків Bcl-2 через пошкоджену зовнішню мембрану мітохондрій витікає у цитоплазму, де зв'язується з інгібітором білків апоптозу, вивільняючи каспази – протеолітичні ензими, котрі здійснюють демонтаж клітини.

Білок SNAP-25 (анг. Soluble NSF Attachment Protein) – спільно з синтаксином та синаптобrevіном білок SNAP-25 індукує злиття мембран синаптичних везикул з пресинаптичною мембраною та надходження нейромедіатора у синаптичну щілину.

Білок t-SNARE (анг. Target-Soluble N-ethylmaleimide sensitive Attachment protein Receptor) – білок мембрани-мішені; при зв'язуванні якого з білком v-SNARE мембрана транспортної везикули зливається з мембраною-мішенню.

Білок v-SNARE (анг. Vesicle-soluble N-ethylmaleimide sensitive attachment protein Receptor) – спільно з синаптобrevіном та синтаксином забезпечує злиття мембран синаптичних везикул з пресинаптичною мембраною та виведення нейромедіатора у синаптичну щілину; підлягає рециклізації.

Бревікан (анг. Brevican) – протеоглікан з родини лектиканів, який містить домен для зв'язування гіалуронової кислоти та лектин-зв'язувальний домен; володіє найкоротшим серцевинним білком серед протеогліканів цієї родини. Експресія бревікану зростає по мірі розвитку мозку; він же є основним компонентом позаклітинного матриксу мозку дорослого.

В

Вазоактивний інтестинальний пептид (анг. Vasoactive Intestinal Peptide, VIP) – гормон, який синтезують D₁-інсулоцити ostrivtsev Лангерганса підшлункової залози. Індукує глікогеноліз, регулює тонус м'язів та перистальтику травної трубки, транспорт води та електролітів через епітелій слизової оболонки тонкої кишки.

Вазопресин (син. Антидіуретичний гормон, АДГ; анг. Vasopressin, Antidiuretic hormone, ADH) – гормон, продукований нейросекреторними клітинами супраоптичних та, меншою мірою, паравентрикулярних ядер переднього

гіпоталамуса. По аксонах транспортується до нейрогіпофіза, де нагромаджується у розширених аксонних терміналях – тільцях Геррінга; звідти ж виводиться у кровоплин по отриманні відповідного сигналу. Збільшує реабсорбцію води у ниркових трубочках, внаслідок чого збільшується об'єм рідини в організмі та зменшується об'єм сечі (антидіуретична дія); звужує артеріоли, обумовлюючи цим підвищення артеріального тиску (вазопресорна дія). Окрім цього, індукує диференціацію стовбурових клітин у кардіоміоцити та сприяє гомеостазу серцевого м'яза.

Версикан (анг. Versikan) – великий хондроїтинсульфат-протеоглікан з молекулярною масою понад 1,000 кілоДальтон, який разом з агреканом, бревіканом та нейроканом належить до родини лектиканів. Версикан має антиадгезивні властивості, задіяний у забезпеченні спрямованої міграції ембріональних клітин нервового гребеня, а також у морфогенезі серця.

Віллін (анг. Villin) – актин-зв'язувальний білок, який шляхом утворення поперечних зшивок забезпечує паралельну орієнтацію актинових філаментів у складі мікроворсинок та стереоцилій.

Віментин (анг. Vimentin) – білок проміжних філаментів клітин-похідних ембріональної сполучної тканини (мезенхіми): фібробластів, ендотеліоцитів, лейкоцитів та ін. Віментинові філаменти у вигляді мережі охоплюють зовнішню мембрану ядерної оболонки, сполучаються з цитоплазматичними доменами ядерних пор; спільно з десміном забезпечують впорядковане розміщення міофібрил у складі скелетної м'язової тканини ембріона, а також сприяють скороченням гладких міоцитів вісцеральних м'язів.

Вінкулін (анг. Vinculin) – білок цитоскелета, локалізований у фокальних адгезивних пляшках. Бере участь у прикріпленні актинових філаментів до молекул інтегрину плазмалемі, забезпеченні міжклітинної взаємодії, а також прикріпленні клітин до елементів позаклітинного матриксу.

Вісфатин (анг. Visfatin) – гормон, який синтезують жирові клітини (адипоцити); індукує активацію інсулінових рецепторів.

Вітамін А (анг. Vitamin A) – група близьких за хімічною будовою речовин, яка включає ретиноїди: ретинол (вітамін А₁), дегідроретинол (вітамін А₂), ретиналь (ретинен, альдегід вітаміну А₁), ретиноеву кислоту і кілька провітамінів-каротиноїдів, серед яких найважливішим є β-каротин. В організмі людини і тварин вітамін А виконує низку важливих функцій: ретиналь є компонентом зорового

пігменту родопсину; ретиноева кислота стимулює ріст і розвиток; ретинол є структурним компонентом клітинних мембран; забезпечує антиоксидантний захист організму. При гіповітамінозі А погіршується зір, розвиваються різноманітні ураження епітелію, порушується змочування рогівки, спостерігається зниження імунітету. Внаслідок редукції ширини епіфізарних пластинок сповільнюється ріст кісток. Гіпервітаміноз ретиноїдів обумовлює прискорене звапнування останніх, внаслідок чого ріст організму дотерміново припиняється.

Вітамін B₁₂ (син. Кобаламін; англ. Vitamin B₁₂) – вітамін групи В: бере участь у кровотворенні, регулює вуглеводний і жировий обмін, відіграє важливу роль у функціонуванні нервової системи, таким чином впливаючи на роботу всіх органів. Дефіцит вітаміну B₁₂ може призвести до розладу залоз внутрішньої секреції, розвитку анемії (недокрів'я), поліневриту, порушень травлення; хронічна недостатність призводить до незворотного руйнування нервів. Для засвоєння вітаміну B₁₂ з їжі необхідна присутність у хімусі антианемічного фактора Касла, що його продукують парієтальні клітини залоз шлунку. Всмоктування в кров відбувається у клубовій кишці.

Вітамін С (син. Аскорбінова кислота; англ. Vitamin C, Ascorbic acid) – органічна кислота з хімічною формулою C₆H₈O₆). В організмі людини не синтезується, надходить лише з продуктами харчування. Забезпечує виконання низки важливих функцій: бере участь у синтезі колагену, карнітину, нейромедіаторів норадреналіну та серотоніну; відіграє роль антиоксиданта; детоксикація; модуляція імунітету; розклад і виведення холестерину; сприяння абсорбції заліза; захист фолатів і вітаміну Е від окиснення, підтримка цих вітамінів в активній формі; контроль рівня гістаміну в крові; стабілізація психічної діяльності. Найбільш вагомими клінічними проявами порушень синтезу колагену на тлі дефіциту вітаміну С служать ознаки цинги: ламкість судин, кровоточивість ясен, порушення остеогенезу у дітей; порушення прикріплення окістя до поверхні кісток з розвитком больового синдрому, руйнування періодонту та втрата зубів у дорослих.

Вітамін D (син. Кальцифероли; англ. Vitamin D) – має кілька форм, які представлені переважно у вигляді двох речовин: ергокальциферолу (вітаміну D₂), що походить із дріжджів, та холекальциферолу (вітаміну D₃), який отримано із тканин тварин. У людини вітамін D₃ утворюється в епідермісі під дією ультрафіолетового випромінювання. Роль кальциферолів пов'язана з їх активною участю в обміні кальцію: вони стимулюють реабсорбцію Ca²⁺ в нирках і кишківнику та стимулюють синтез транспортних білків для Ca²⁺ в епітеліоцитах слизової оболонки кишківника. Дефіцит вітамінів групи D супроводжується порушеннями всмоктування кальцію і фосфатів, що у дитячому віці обумовлює

розвиток рахіту – викривлення довгих кісток скелета внаслідок порушень їх звапнування, а у дорослих – остеопороз (декальцинацію) та остеомаліцію (розм'якшення кісток). Іншими ознаками D гіповітамінозу можуть бути знижений настрій, порушення загоєння ран, втрата волосся, біль у м'язах.

Вітамін Е (анг. Vitamin E) – група жиророзчинних біологічно активних сполук (токофероли та токотрієноли), що проявляють антиоксидантні властивості. Накопичується головним чином в жировій тканині. Запобігає окисленню і руйнуванню вітаміну А. У людини, особливо у дітей, нестача вітаміну Е призводить до швидкого руйнування еритроцитів і анемії. Наслідки дефіцитних станів: порушення цілісності мембран еритроцитів; дегенерація нервових клітин; слабкість кісток і гладкої мускулатури; атрофія репродуктивних органів.

Вітамін К (анг. Vitamin K) – жиророзчинний вітамін. Під загальною назвою вітамін К поєднується група близьких за своїм хімічним складом та дією на організм речовин (від вітаміну K₁ до K₇). Із цієї групи найбільший інтерес представляють дві головні форми вітаміну К, що існують у природі: вітамін K₁ (синтезується в рослинах і знаходиться в листі) та вітамін K₂ (в організмі людини синтезується сапрофітними бактеріями тонкої кишки). Вітамін К сприяє зміцненню капілярів та зупинці кровотеч. Бере участь в регуляції процесів зсідання крові – як кофактор для синтезу печінкою VII, IX, X факторів зсідання крові, а також протромбіну: нестача цих сполук супроводжується кровотечами. За умов дефіциту вітамінів D та K споживання їжі багатой на кальцій обумовлює ектопічну кальцифікацію: звапнуванню підлягає не кісткова тканина, а судинна стінка.

Вітронектин (анг. Vitronectin) – мультиадгезивний глікопротеїн родини гемопексинів; значна кількість міститься у сироватці крові, позаклітинному матриксі та у кістковій тканині.

Вторинні медіатори (анг. Secondary mediators) – біологічно активні субстанції, які мастоцити синтезують і виділяють після їхньої активації імуногенами; включають лейкотрієни, тромбосани, простагландини, фактор активації тромбоцитів, брадикініни, інтерлейкіни, а також фактор некрозу пухлин-альфа.

Вторинні месенджери (анг. Secondory messengers) – невеликі молекули та іони, які передають сигнали, отримані рецепторами клітинної поверхні, на ефекторні білки у цитоплазмі. В ролі вторинних месенджерів можуть виступати іони кальцію (Ca²⁺), циклічний аденозин монофосфат (цАМФ), циклічний гуанозин монофосфат (цГМФ), диацилгліцерол (ДАГ), інозитол трифосфат (ІФ₃). Див. також гасло Ліганди.

Г

Гастрин (анг. Gastrin) – гормон, що його синтезують інсулоцити G острівців Лангерганса підшлункової залози. Стимулює секрецію соляної кислоти парієтальними клітинами шлункових залоз.

Гельсолін (анг. Gelsolin) – актин-зв'язувальний білок, який «обтинає і покриває обтинки», регулюючи таким чином довжину актинових філаментів. Бере участь у забезпеченні вродженого імунітету, активує макрофаги та локалізує запалення.

Гемоглобін (анг. Hemoglobin) – тетрамерний кисень-зв'язувальний білок еритроцитів. Після зв'язування кисню перетворюється на оксигемоглобін, після заміни кисню вуглекислим газом – на карбгемоглобін. Насичення киснем і вивільнення від вуглекислого газу відбувається у легенях шляхом дифузії газів через аерогематичний бар'єр; у тканинах газообмін протікає у зворотному напрямі – гемоглобін вивільняє кисень і насичується вуглекислим газом (у формі H_2CO_3).

Гемосидерин (анг. Hemosiderin) – включення білків денатурованого феритину у клітинах печінки та селезінки, який накопичується внаслідок деградації гемоглобіну фагоцитованих еритроцитів.

Ген (анг. Gene) – одиниця спадкового матеріалу, що відповідає за формування певної елементарної ознаки. Ген є ділянкою молекули ДНК, що містить закодовану інформацію для синтезу певного білка чи групи споріднених білків, яка поміщається на одній молекулі матричної РНК. Процес зчитування гену і синтезу РНК називається транскрипцією. Існують різноманітні типи РНК (див. гасла Дезоксирибонуклеїнова кислота та Рибонуклеїнові кислоти). З матричної РНК у процесі трансляції зчитується інформація стосовно амінокислотної послідовності білка. Відтак гени розглядаються як носії спадкової інформації, яка передається в результаті розмноження від батьків до нащадків. Експресія генів – це прояв активного стану гену в окремій клітині. Наука, що вивчає структуру, функцію та спадкову передачу генів називається генетикою. Наука, що вивчає сукупність всіх генів, що локалізовані в геномі окремого організму, називається геномікою.

Геном (анг. Genome) – повний набір ДНК організму, включаючи всі його гени. Кожен геном містить всю інформацію, необхідну для побудови та підтримки функціонування цілого організму. У людей копія всього геному – понад 3 мільярдів пар основ ДНК – міститься у всіх клітинах, що мають ядро. Геном людини включає близько 25,000 генів, що містять закодовану інформацію про всі білки організму: остання охоплює приблизно 2% нуклеотидів генома; решта 98% запрограмована на виконання регуляторних чи інших функцій. У відповідності із

вищезазначеним окремі сегменти як ДНК, так і РНК поділяються на кодувальні та некодуювальні. В основі передачі генетичної інформації лежить поняття про кодон – сукупність трьох нуклеотидів, яка відповідає тій або іншій амінокислоті у складі поліпептидного ланцюга, що синтезується (по аналогії з тим, як з окремих літер складаються слова). Для включення у синтезований поліпептидний ланцюг кодону у складі матричної РНК повинен відповідати антикодон у структурі транспортної РНК. Початок і кінець синтезу пептидного ланцюга визначаються відповідно старт-кодоном і стоп-кодоном.

Гепарин (анг. Heparin) – сульфатований глікозаміноглікан з властивостями антикоагулянта, який продукують мастоцити та базофіли крові.

Гіалуронова кислота (син. Гіалуронан; анг. Hyaluronic acid, Hyaluronan) – несольфатований глікозаміноглікан, побудований з дуже довгих (з молекулярною масою від 100 до 1,000 кілоДальтон) полімерних ланцюгів дисахариду глюкозамін-глюкуронату. Значна кількість гіалуронової кислоти присутня у складі пупочного канатика, синовіальної рідини, рідини антральних фолікулів яєчника, склистого тіла очного яблука, хрящової тканини. Має високий ступінь гідратації, складає основу макромолекулярних протеогліканових комплексів, у яких до молекули гіалуронової кислоти лінкерними білками приєднані серцевинні білкові ланцюги глікопротеїнів чи протеогліканів, що мають меншу молекулярну масу.

Гіалуронан синтаза (анг. Hyaluronan synthase) – ензимний комплекс у складі плазматичних мембран багатьох типів клітин; забезпечує синтез та включення до позаклітинного матриксу гіалуронової кислоти.

Гідроксиапатит кальцію (анг. Calcium hydroxyapatite) – сполука фосфату кальцію з формулою $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$, що є основним неорганічним складником кісткової тканини, емалі, дентину та цементу зубів.

Гіпохлоритна кислота (син. Хлорноватиста кислота; анг. Hypochlorous acid) – слабка кислота складу HClO , володіє бактерицидними властивостями; утворюється нейтрофілами, моноцитами та макрофагами для нищення (кілінгу) фагоцитованих хвороботворних мікроорганізмів із залученням лізосомного ензиму мієлопероксидази. Остання каталізує синтез гіпохлоритної кислоти з пероксиду водню і аніонів хлору; надалі гіпохлоритна кислота розпадається на гіпохлорит-аніони і молекулярний хлор, а також частково, на синглетний кисень та хлорид-аніони. Усі вищезначені сполуки є високотоксичними бактерицидними агентами.

Гістамін (анг. Histamine) – біологічно активна сполука, яка підвищує проникність судинної стінки для води, чим забезпечує набряк тканин, що супроводжує запалення. Продукується мастоцитами і базофілами крові, вивільняється в результаті процесу їх дегрануляції у відповідь на дію певних антигенів чи алергенів.

Гістони (анг. Histones) – ядерні білки (включають ізоформи H2A, H2B, H3, H4); утворюють серцевину нуклеосоми, на яку «намотується» нитка подвійної спіралі ДНК; є першою морфологічною структурою, що утворюється у процесі компактизації ДНК у складі хроматину в інтерфазному ядрі клітини. Гістон H1 регулює ступінь компактизації нуклеофіламентів.

Глікобіологія (анг. Glycobiology) – розділ біології, що вивчає структуру, функції та біологію вуглеводів (гліканів). Глікани присутні в кожному живому організмі. Вони можуть бути пов'язані з іншими типами біологічних молекул утворюючи глікокон'югати. Найбільш поширеними глікокон'югатами в клітинах ссавців є глікопротеїни, протеоглікани та гліколіпіди. Вони локалізовані переважно на поверхні клітинної оболонки та у складі синтезованих клітинами субстанцій (продуктів секреції). Глікокон'югати відіграють важливу роль у міжклітинних взаємодіях завдяки присутності на клітинній поверхні різноманітних рецепторів, які зв'язують глікани з різними фізіологічними ефектами, на додаток до біологічної активності глікокон'югатів у низці життєво важливих процесів життєдіяльності.

Глікоген (анг. Glycogen) – високомолекулярний біополімер глюкози, який нагромаджують клітини людини і тварин у вигляді включень в якості запасного поживного матеріалу. Найбільше глікогену містять клітини печінки – гепатоцити, а також м'язові волокна та м'язові клітини. Під впливом гормону глюкагону відбувається глікогеноліз – деполімеризація глікогену з утворенням глюкози, яка використовується для потреб організму. Для виявлення глікогену при світловій мікроскопії потрібно використовувати спеціальні методи фіксації і забарвлення (толуїдиновим синім, або PAS реакцію). Під електронним мікроскопом у клітинах печінки глікоген має вигляд електронно-щільних гранул діаметром 25-30 нм: дрібніші бета-гранули формують розетки, більші альфа-гранули заповнюють значні ділянки цитоплазми.

Глікозаміноглікани (анг. Glycosaminoglycans, GAG) – полімерні ланцюги, побудовані з повторюваних дисахаридних ланок, що складаються з гексозаміну та уронової кислоти. У ролі гексозаміну може виступати глюкозамін або галактозамін, у ролі уронової кислоти – глюкуронат або ідурунат. Найбільш

розповсюдженим глікозаміногліканом є гіалуронова кислота з молекулярною масою від 100 до 1,000 кілоДальтон, яка синтезується гіалуронан синтазою – ензимом, присутнім у складі плазматичної мембрани багатьох типів клітин. Менш розповсюджені сульфатовані глікозаміноглікани, яких налічується п'ять різновидів, а саме, хондроїтин сульфат, дерматан сульфат, кератан сульфат, гепаран сульфат та гепарин. Молекули усіх вищезначених глікозаміногліканів мають значний негативний заряд, що обумовлює високу ступінь їх гідратації (депонування води), і за посередництва пептидних ланцюгів контактують між собою з утворенням гігантських макромолекулярних протеогліканових комплексів. Останнім належить важлива роль у забезпеченні опорно-механічних властивостей міжклітинного матриксу сполучної тканини, зокрема, таких її різновидів, як хрящова та кісткова тканина.

Гліколіпіди (анг. Glycolipids) – органічні сполуки, в яких один чи більше моносахаридних залишків поєднані ковалентним зв'язком з ліпідною частиною молекули. До них, зокрема, належать, глікогліцероліпіди, глікосфінголіпіди, психозини, фуколіпіди та ін. Гліколіпіди відіграють важливу роль у забезпеченні стабільності плазматичної мембрани та взаєморозпізнаванні клітин, що має вирішальне значення для генерації імунної відповіді та утворення міжклітинних контактів, які дозволяють клітинам з'єднуватися одна з одною для формування тканин. Вуглеводні (глікозидні) залишки гліколіпідів знаходяться на поверхні мембран усіх еукаріотичних клітин, простягаючись від подвійного фосфоліпідного шару до позаклітинного матриксу.

Гліком (анг. Glycome) – повний набір цукрів організму, вільних або присутніх у більш складних молекулах, або повний вміст вуглеводів, присутніх у клітині. Глікоміка, подібно до геноміки, протеоміки та ліпідоміки, є систематичним дослідженням, спрямованим на визначення повного репертуару гліканів, які виробляє клітина або тканина за певних умов часу, місця та середовища, і є предметом вивчення глікобіології. За складністю гліком перевищує протеом внаслідок як більшого різноманіття вуглеводів, що входять до його складу, так і величезною кількістю можливостей поєднання та взаємодії вуглеводів між собою та з білками. У людини обсяг глікома на порядки перевищує кількість білків, структура яких закодована у геномі.

Глікопротеїни (анг. Glycoproteins) – білки, які містять олігосахаридні ланцюги, ковалентно приєднані до бічних ланцюгів амінокислот. Вуглеводи приєднуються до білків в котрансляційній або посттрансляційній модифікації у процесі глікозилювання. Існує кілька різновидів глікозилювання: найпоширенішими є N-глікозилювання та O-глікозилювання. При N-глікозилюванні олігосахаридний

ланцюг приєднується до атома азоту амінокислоти аспарагіну. При О-глікозилюванні вуглеводні ланцюги приєднуються до кисню, як правило, у складі серину або треоніну. У олігосахаридних ланцюгах (гліканах) ссавців присутні 10 найпоширеніших моносахаридів, а саме: глюкоза (Glc), фукоза (Fuc), ксилоза (Xyl), маноза (Man), галактоза (Gal), N-ацетилглюкозамін (GlcNAc), глюкуронова кислота (GlcA), ідуоронова кислота (IdoA), N-ацетилгалактозамін (GalNAc), сіалова (5-N-ацетилнейрамінова) кислота (Neu5Ac або NeuNAc). Розмір і склад глікопротеїнів можуть суттєво відрізнятися, причому вміст гліканового компонента коливається від 1% до 70% від загальної маси глікопротеїну. Глікопротеїни локалізуються всередині клітини, у позаклітинному матриксі, на зовнішній поверхні плазматичної мембрани, а також становлять значну частину білків, що виділяються еукаріотичними клітинами. Вони залучені до численних цитофізіологічних процесів і можуть функціонувати як різні хімічні сполуки – від антитіл до гормонів.

Глікопротеїни, асоційовані з мікрофібрилами (анг. Microfibril-Associated Glycoproteins, MAGPs) – білки мікрофібрил позаклітинного матриксу, які взаємодіють з фібриліном – основним компонентом мікрофібрил – і надають останнім унікальні біологічні властивості. Розрізняють MAGP-1 та MAGP-2, які взаємодіють з активними формами трансформувального фактора росту-бета (TGF β), кісткового морфогенетичного протеїну (BMP), і здатні модулювати передачу сигналів Notch, регулюючи проліферацію, диференціювання та загибель клітин.

Глікопротеїни клітин адгезивні (анг. Cell adhesive glycoproteins) – забезпечують прикріплення клітин до елементів позаклітинного матриксу; великі макромолекули, що побудовані з кількох доменів, на яких присутні місця зв'язування інтегринів, колагенів та протеогліканів. Прикладами можуть слугувати фібронектин, ламінін, ентактин, тенасцин, хондронектин, остеонектин.

Глікопротеїни клітин рецепторні (анг. Cell surface receptor glycoproteins) – розпізнають сигнальні молекули і передають отримані сигнали всередину клітини для генерації адекватної відповіді. Розрізняють три класи рецепторів: поєднані з каналами, з ензимами та з G-протеїном.

Глікосфінголіпіди (анг. Glycosphingolipids) – спеціалізований клас мембранних ліпідів, що складається з керамідного каркасу та багатой вуглеводами головної групи. Формують ліпідні угруповання («рафти») плазматичної мембрани еукаріотичних клітин і виконують низку важливих функцій, зокрема, контроль міжклітинного сигналювання, передачу сигналу та розпізнавання клітин. Беруть

участь у патогенезі лізосомальних хвороб накопичення, таких як хвороба Тея-Сакса та Сандгофа: при цьому спостерігається накопичення глікосфінголіпідів у лізосомах нейронів, що завершується їх загибеллю.

Глікофорини (анг. Glycophorins) – білки, які забезпечують специфічну форму та регулюють властивості плазматичної мембрани еритроцитів; розрізняють глікофорини А, В, С, D.

Гліцентин (анг. Glicentin) – гормон, що його синтезують GL ендокриноцити шлунку, тонкої і товстої кишки; стимулює глікогеноліз (розщеплення глікогену) у гепатоцитах, обумовлюючи підвищення рівня глюкози в крові.

Гліцерин (анг. Glycerol) – триатомний спирт у молекулі якого три гідроксильні групи приєднані до трьох атомів вуглецю. Хімічна формула – $C_3H_8O_3$, або $C_3H_5(OH)_3$.

Гліцерофосфохолін (анг. Glycerophosphocholine) – природна сполука холіну, яка є біосинтетичним попередником ацетилхоліну. Продукується головними клітинами над'яєчка, де блокує передчасну капацитацію сперматозоїдів.

Гліцин (анг. Glycine) – одна з двадцяти амінокислот, що входять до складу білків. Становить 33% амінокислотного складу колагену. У складі мозкового стовбура та спинного мозку відіграє роль нейротрансмітера гальмівної дії.

Глобуліни (анг. Globulins) – один з трьох типів білків плазми крові (два інші типи – альбуміни і фібриноген). Глобуліни складають майже половину білків плазми крові; вони визначають імунні властивості організму; регулюють згортання крові; беруть участь у транспорті заліза та в інших фізіологічних процесах. Діагностичне значення має співвідношення альбуміни/глобуліни (так званий «білковий коефіцієнт»), який у нормі становить 1.2-2.0. Його зниження спостерігається при хронічних дифузних ураженнях печінки, інфекційних хворобах, запаленнях плеври та легень, злоякісних пухлинах.

Глутамінова кислота (син. α -Аміноглутарова кислота; анг. Glutamic acid, Glu) – аліфатична альфа-амінокислота, яка використовується майже всіма живими істотами в біосинтезі білків. Організм людини може синтезувати достатню кількість для її використання. Це також найпоширеніший збуджувальний нейромедіатор у нервовій системі хребетних. Він важливий для навчання та пам'яті, а також для регулювання настрою. Служить попередником для синтезу гальмівної гамма-аміномасляної кислоти (ГАМК) у ГАМК-ергічних нейронах.

Глутамінова кислота та її солі (головним чином глутамати натрію та калію) використовуються як підсилювачі смаку в харчовій промисловості. Смак глутамінової кислоти та її солей отримав назву смаку умами.

Глутатіон пероксидаза (анг. Glutathion peroxidase) – це загальна назва родини ензимів з пероксидазною активністю, основною біологічною роллю яких є захист організму від окисного пошкодження. Функція глутатіон пероксидази полягає у відновленні гідропероксидів ліпідів до відповідних спиртів, а також у відновленні вільного пероксиду водню до води.

Глюкагон (анг. Glucagon) – гормон, який синтезують альфа-інсулоцити – клітини острівців Лангерганса підшлункової залози. Підвищує рівень глюкози в крові шляхом стимуляції глікогенолізу, а також, шляхом активації ензимів жирових клітин; забезпечує використання ліпідних депозитів в якості альтернативних джерел енергії при виснаженні запасів глікогену в організмі.

Глюкокортикоїди (анг. Glucocorticoids) – гормони, які продукують спонгіоцити пучкової зони кори надниркових залоз; включають кортизол та кортикостерон. Контролюють метаболізм вуглеводів, жирів і білків; пригнічують синтез білків, внаслідок чого у крові зростає вміст амінокислот; стимулюють процеси глюконеогенезу, індукуючи конвертацію амінокислот на глюкозу у гепатоцитах; вивільняють жирні кислоти та гліцерин; мають протизапальну дію; пригнічують інтенсивність імунних реакцій; знижують проникність гемокапілярів.

Глюкуронід білірубіну (анг. Bilirubin glucuronide) – водорозчинна нетоксична сполука, яка утворюється в гепатоцитах шляхом кон'югації нерозчинного у воді токсичного вільного білірубіну – продукту, який утворюється в результаті розщеплення гемоглобіну еритроцитів макрофагами селезінки та клітинами фон Купфера печінки – з глюкуронідом.

Глюкуроніл трансфераза (анг. Glucuronil transferase) – ензим, присутній у гладкій ендоплазматичній сітці гепатоцитів, який каталізує кон'югацію вільного білірубіну з глюкуронідом; менша частина кон'югованого білірубіну надходить у кров, а більша частина починаючи від жовчних каналців по системі жовчевивідних шляхів виводиться до травного тракту і разом із фекальними масами видаляється з організму.

Головний комплекс гістосумісності (анг. Major Histocompatibility Complex, МНС) – велика родина генів та відповідна область геному більшості хребетних. Це найбагатша на число генів область геному ссавців та його найбільш

варіабельна ділянка, яка відіграє важливу роль у функціонуванні імунної системи, зокрема, впливаючи на автоімунні реакції, приживлення трансплантів та успішність репродукції. Білки МНС експонуються на поверхні клітин та містять як «свої», так і «чужі» антигени, дозволяючи Т-лімфоцитам розпізнавати та знищувати патогени та патологічно змінені (наприклад, інфіковані вірусами або пухлинні) власні клітини організму. Білки що належать МНС поділяються на білки I-го та II-го класу.

Молекули МНС I-го класу присутні на поверхні всіх ядромістких клітин. Вони також зустрічаються на тромбоцитах, але не на еритроцитах. Їх функція полягає в презентації пептидних фрагментів внутрішньоклітинних білків цитотоксичним Т-лімфоцитам. Така презентація викликає негайну реакцію імунної системи проти певного стороннього (чужого) антигена. Оскільки молекули МНС I-го класу містять пептиди, отримані з цитозольних білків, шлях презентації антигенів МНС I-го класу часто називають цитозольним або ендогенним шляхом.

Молекули МНС II-го класу зазвичай зустрічаються лише на поверхні «професійних» антиген-презентувальних клітин, зокрема, дендритних клітин, мононуклеарних фагоцитів, деяких ендотеліальних клітин, епітеліо-ретикулярних клітин тимуса та В-лімфоцитів. Ці клітини важливі для ініціювання імунних відповідей. Антигени, які презентуються молекулами МНС II-го класу, походять із позаклітинних білків (але не цитозольних, які презентуються молекулами МНС I-го класу). Завантаження антигенів на молекули МНС II-го класу відбувається після фагоцитозу. Позаклітинні білки підлягають ендоцитозу, перетравлюються в лізосомах, і отримані пептидні фрагменти завантажуються на молекули МНС II-го класу для міграції останніх на поверхню клітини.

Гормон росту (анг. Growth hormone) – див. гасло Соматотропін.

Гормон-стимулятор інтерстиційних клітин (син. Лютеїнізуючий гормон; анг. Interstitial Cells Stimulating Hormone, ICSH, Luteinizing hormone) – Див. гасло Лютеїнізувальний гормон.

Гормони (анг. Hormones) – біологічно активні речовини, що синтезуються спеціалізованими клітинами або залозами ендокринної системи. Вони діють як хімічні месенджери, регулюючи численні фізіологічні процеси та підтримуючи гомеостаз шляхом зв'язування зі специфічними рецепторами клітин-цільей. Відомо понад 100 гормонів, які поділені на три категорії: білково-пептидні гормони, гормони-похідні амінокислот, та стероїдні гормони.

Гормони білково-поліпептидні (анг. Protein and polypeptid hormones) – інсулін, глюкагон, кальцитонін, гормони гіпоталамуса і гіпофіза.

Гормони гонадотропні (анг. Gonadotropic hormones) – гормони фолікуло-стимулювальний та лютеїнізувальний, що їх продукують гонадотропоцити аденогіпофіза.

Гормони похідні амінокислот (анг. Hormones amino-acid derivatives) – тироксин, трийодотиронін, адреналін, норадреналін.

Гормони стероїдні (анг. Steroid hormones) – прогестерон, естрадіол, тестостерон, альдостерон, кортизол, які синтезуються на основі холестерину.

Гранзими (син. Фрагментини; анг. Granzymes, Fragmentins) – серинові протеази, що виділяються з цитоплазматичних везикул цитотоксичних Т-лімфоцитів та НК-клітин; індують апоптоз клітин-цілей (пухлинних клітин або клітин, інфікованих вірусами чи бактеріями); функціонують у поєднанні з перфоринами

Грелін (анг. Ghrelin) – гормон, що його синтезують епсілон інсулоцити ostrівців Лангерганса підшлункової залози. Індукує відчуття голоду, а також обумовлює релаксацію гладких м'язів травної трубки.

Гуанін (анг. Guanine) – пуринова основа у складі подвійної спіралі ДНК; комплементарна до цитозину і утворює з ним водневі зв'язки.

Гуанозин (анг. Guanosine, G, Guo) – пуриновий нуклеозид, який містить гуанін, приєднаний до рибозного кільця β -N-глікозидним зв'язком. Гуанін може фосфорилуватися і перетворюватися на гуанозин монофосфат (GMP), циклічний гуанозин монофосфат (cGMP), гуанозин дифосфат (GDP) і гуанозин трифосфат (GTP). Ці форми гуанозину відіграють важливу роль у різноманітних біохімічних процесах, таких як синтез нуклеїнових кислот і білків, фотосинтез, скорочення м'язів і внутрішньоклітинна передача сигналів (cGMP).

Д

Дегідроепіандростерон (анг. Dehydroepiandrosterone, DHEA) – гормон, який синтезують клітини сітчастої зони кори надниркових залоз під впливом АКТГ гіпофіза. Слабкий андроген, який в організмі як чоловіків, так і жінок конвертується на тестостерон.

Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК; анг. Deoxyribonucleic acid, DNA) – несе генетичну інформацію, необхідну для розмноження, розвитку та функціонування організму. Щоб виконувати ці функції, закодована в ДНК інформація повинна бути перетворена у сигнали, які можуть бути використані для продукування білків, що

виконують більшу частину роботи в організмі. Молекула ДНК має форму подвійної спіралі, кожна з ниток якої побудована з нуклеотидів. Компоненти нуклеотидів: фосфати, дезоксирибоза (цукор) і чотири азотисті основи – аденін, гуанін, цитозин і тимін. Подвійна спіраль ДНК утворюється при зв'язуванні комплементарних азотистих основ: аденін зв'язується з цитозином, гуанін – з тиміном. Зв'язки між нуклеотидами в ланцюгу утворюються дезоксирибозою і фосфатною групою.

Для реалізації генетичної інформації, яка знаходиться на збереженні у молекулах ДНК, необхідно здійснити процес транскрипції – переписування послідовностей нуклеотидів з ниток ДНК на рибонуклеїнові кислоти (РНК), найважливішими з яких є матричні (мРНК), рибосомні (рРНК) і транспортні (тРНК). Всі ці типи РНК синтезуються у процесі транскрипції на матриці ДНК, тобто шляхом копіювання послідовності ДНК у послідовність макромолекули РНК, з урахуванням принципу комплементарності (див. також гасла Рибонуклеїнові кислоти). Наступним кроком є процес трансляції – декодування мРНК у поліпептидний ланцюг (власне синтез білка). Принцип трансляції генетичного коду – під час синтезу білка три нуклеотиди (один кодон) кодують одну амінокислоту яка додається до пептидного ланцюга. тРНК приносять амінокислоти до рибосом – місця синтезу білка. Три нуклеотиди антикодону тРНК комплементарні трьом нуклеотидам кодону мРНК.

Більша частина ДНК знаходиться в ядрі клітини (ядерна ДНК), невелика кількість ДНК також локалізується у мітохондріях (мітохондріальна ДНК). В часі інтерфази ДНК клітини представлено у формі еу- та гетерохроматину, тілець Барра (статевого хроматину) та ядерця. Під час поділу клітини – мітозу або мейозу – ДНК візуалізується у формі хромосом. Клітини людини зазвичай містять диплоїдний (подвійний) набір генів, які локалізуються у 23 парах хромосом (по 46 хромосом у кожній соматичній клітині). У статевих клітинах – сперматозоїдах та зрілих ооцитах – набір хромосом гаплоїдний (половинчастий): включає 22 автосоми і одну статеву хромосому (гоносому). При заплідненні яйцеклітини Х-несучим сперматозоїдом (гінекоспермієм), розвиватиметься організм жіночої статі. Якщо яйцеклітину запліднить сперматозоїд, що містить Y-хромосому (андроспермій), розвиватиметься зародок чоловічої статі.

Дезоксикортикостерон (анг. Desoxycorticosteron) – мінералокортикоїдний гормон, який у невеликій кількості синтезують клітини клубочкової зони кори надниркових залоз під впливом АКТГ та ангіотензину II. Впливає на клітини дистальних трубочок нефронів – обумовлює ресорбцію іонів натрію та екскрецію іонів калію.

Декорин (анг. Decorin) – малий, збагачений лейцином хондроїтинсульфат протеоглікан сполучної тканини; зв'язується з фібрилами колагену I,

фібронектином, тромбоспондином, рецепторами епідермального фактора росту (EGFR) та трансформувального фактора росту бета-типу (TGF- β); впливає на процеси фібрилогенезу та формотворення міжклітинного матриксу. Присутність декорину у стромі рогівки ока є одним із чинників, що забезпечують її прозорість.

Дентинний матричний білок-1 (анг. Dental Matrix Protein-1, DMP-1) – кислий фосфопротеїн, який відіграє важливу роль у формуванні мінералізованої тканини шляхом ініціації нуклеації та модуляції морфології фази мінералізації. Вважається біохімічним маркером остеоцитів.

Десмін (анг. Desmin) – білок проміжних філаментів м'язових волокон та м'язових клітин.

Десмоглеїни (анг. Desmogleins) – інтегральні білки родини кадгеринів, які спільно з десмоколінами беруть участь у формуванні та функціонуванні десмосом (плямок злипання) епітеліоцитів.

Десмозин (анг. Desmosin) – амінокислота у складі поліпептидного ланцюга білка еластину, яка утворює поперечні ковалентні зв'язки між молекулами еластину; ці ковалентні зв'язки об'єднують чотири ділянки двох молекул еластину в десмозинове кільце, забезпечуючи еластичність одноіменних волокон.

Десмоколіни (анг. Desmocollins) – білки родини кадгеринів, які спільно з десмоглеїнами беруть участь у формуванні та функціонуванні десмосом.

Десмоплакіни (анг. Desmoplakins) – білки у складі пластинок прикріплення десмосом; забезпечують міцну фіксацію проміжних філаментів цитоскелета, що відіграє важливу роль у перерозподілі механічного навантаження від місць прикріплення десмосом до клітини в цілому.

Дефензини (анг. Defensins) – короткі гідрофобні поліпептиди, які синтезуються нейтрофільними гранулоцитами та низкою епітеліальних клітин; прикріплюються до оболонок багатьох типів хвороботворних бактерій та інших мікроорганізмів, порушуючи іонний баланс останніх та обумовлюючи їх загибель. Їх ще називають природними антибіотиками.

Диацилгліцерол (анг. DiAcylGlycerol, DAG) – один із вторинних месенджерів у клітинному сигналюванні. Окрім диацилгліцеролу в ролі вторинних месенджерів можуть виступати іони кальцію, циклічний аденозин монофосфат (цАМФ), циклічний гуанозин монофосфат (цГМФ), а також інозитулу трифосфат (IP₃).

Дигідротестостерон (анг. Dihydrotestosterone) – активна форма тестостерону, якої він набуває під впливом ензиму альфа-редуктази.

Динамін (анг. Dynamin) – білок надродини динамінів, ГТФаза плазмалемі, яка відповідає за ендоцитоз у клітинах еукаріотів. Сформована динаміном петля, що стягується навколо шийки кавеолін- або клатрин-облямованої ямки, сприяє її подальшій інвагінації, відокремленню від клітинної оболонки та перетворенню на цитоплазматичний пухирець (везикулу), яка у подальшому транспортується і зливається з комплексом Гольджі або іншим мембранним компартментом клітини. Члени надродини динамінів також відіграють важливу роль у багатьох цитофізіологічних процесах, включаючи перерозподіл органел, цитокінез, резистентність мікробних патогенів.

Динеїни аксонемні (син. Динеїни війок; анг. Axonemal dyneins, Ciliary dyneins) – білки, що утворюють парні «ручки», якими сполучаються А і В мікротрубочки сусідніх димерів у складі війок та джгутиків; забезпечують ковзання однієї мікротрубочки вздовж сусідньої всередині аксонемі, урухомлюючи останню. Довжина кожного «кроку» динеїнових ручок обмежується білками нексинами, які утворюють перехресні зв'язки між дублетами мікротрубочок.

Динеїни цитоплазматичні (син. Молекулярні мотори; анг. Dyneins, Motor proteins) – білки, які з використанням енергії АТФ переносять органели клітини (транспортні везикули, мітохондрії, лізосоми) вздовж мікротрубочок у напрямі до «мінус кінців» останніх (від периферії до центра клітини), або від верхівки війок до їхньої основи. Цей тип транспорту отримав назву ретроградного. Під час мітозу та мейозу динеїни переміщують хромосоми вздовж мікротрубочок веретена поділу, обумовлюючи їх розходження до полюсів клітини, яка ділиться.

Дипептидази (анг. Dipeptidases) – ензими, адсорбовані до поверхні мікроворсинок тонкої кишки, які завершують процеси перетравлювання білків – розщеплюють дипептиди до індивідуальних амінокислот.

Дисахаридази (анг. Disaccharidases) – ензими, адсорбовані до поверхні мікроворсинок тонкої кишки, які завершують процеси перетравлювання вуглеводів – розщеплюють дисахариди до моносахаридів (головним чином глюкози, фруктози та галактози).

Дистробревін (анг. Dystrobrevin) – малий саркоплазматичний білок скелетних м'язових волокон; зв'язуючись з дистрофіном і синтрофіном стабілізує міофібрили в часі скорочень.

Дистроглікани (анг. Dystroglycans) – білки, молекули яких складаються з позаклітинних альфа- та трансмембранних бета-субодиниць; бета-субодиниця зв'язується з дистрофіном, альфа-субодиниця – з ламініном розміщеної навколо міосимпласта зовнішньої пластинки (базальної пластинки), убезпечуючи сарколему від пошкоджень при м'язовому скороченні.

Дистрофін (анг. Dystrophin) – великий актин-зв'язувальний білок, що локалізується під сарколемою скелетних м'язових волокон; забезпечує функціональну організацію міофібрил та запобігає пошкодженням сарколеми в часі скорочень.

ДНК (анг. DNA, Deoxyribonucleic acid) – див. гасло Дезоксирибонуклеїнова кислота.

ДНК лінкерна (анг. Linker DNA) – відрізок ДНК, що сполучає сусідні нуклеосоми (містить приблизно 200 пар нуклеотидів).

Домен (анг. Domain) – у клітинній біології – окрема структурно-функціональна одиниця в молекулі білка. Зазвичай домени відповідають за певну функцію або взаємодію, забезпечуючи окремі аспекти у загальній ролі молекули білка. У багатодомених білках окремі домени, як правило, сполучаються кінець-в-кінець. Домени можуть існувати в різних біологічних контекстах; це означає, що подібні домени можна знайти в білках з різними функціями.

Допамін (анг. Dopamine) – гормон, який пригнічує синтез пролактину. Має вагомий вплив на когнітивні функції (навчання, запам'ятовування), мотивацію, поведінку, передає емоційну реакцію: дозволяє відчувати задоволення і не відчувати біль. Рівночасно виконує роль нейромедіатора: відповідальний за рух, синтезується клітинами мозку, що контролюють м'язову активність. Механізм впливу опосередковується шляхом відкривання трансмембранних каналів для іонів калію і замикання каналів для іонів кальцію.

Е

Езрін (анг. Ezrin) – актин-зв'язувальний білок, за допомогою якого актинові філаменти стереоцилій кріпляться до плазмалемі.

Експортини (анг. Exportins) – білки, які забезпечують транспорт молекул з ядра до цитоплазми.

Еластаза (анг. Elastase) – ензим із класу протеаз (пептидаз), який розщеплює еластин, що разом з колагеном визначає механічні властивості сполучної

тканини. Еластаза нейтрофілів розщеплює білок зовнішньої мембрани *E. coli* та інших грамнегативних бактерій. Еластаза також відіграє важливу імунологічну роль у руйнуванні факторів вірулентності *Shigella*. Це досягається шляхом розщеплення пептидних зв'язків у білках-цілях.

Еластин (анг. Elastin) – білок позаклітинного матриксу сполучної тканини, з якого побудовані еластичні волокна та еластичні мембрани (пластинки). Важливий компонент стінки артерій, строми легень, еластичних зв'язок, еластичного хряща, стінки сечового міхура, хребетного стовпа, дерми шкіри. Завдяки еластичності дозволяє структурам організму відновлювати свою форму після припинення дії сил розтягнення або стиснення. Продукується фібробластами та гладкими міоцитами у формі розчинних молекул тропоеластину, який у складі міжклітинного матриксу втрачає розчинність і перетворюється на аморфний еластин. Останній накопичується навколо молекулярних «риштувань», утворених мікрофібрилами білка фібриліну.

Унікальна здатність еластину до розтягу і повернення до вихідних параметрів після припинення дії вектора сили обумовлена численними гідрофобними амінокислотами гліцину та проліну, між якими встановлюються ковалентні зв'язки, а також поперечними зшивками між залишками лізину у складі суміжних поліпептидних ланцюгів еластину. Завдяки означеним чинникам молекули еластину набувають покрученої кільцево-спіральної конфігурації (утворюються так звані десмозинові або ізодесмозинові кільця), легко розпрямляються при дії механічних навантажень, і повертаються до вихідної конформації по їх припиненні. Еластичні волокна стійкі до переважної більшості протеаз, однак гідролізують під дією еластази.

Елеїдин (анг. Eleidin) – субстанція, яка заповнює цитоплазму клітин блискучого шару епідермісу товстої шкіри. Складається з пучка кератинових тонофібрил, оточених кератогіаліном. Високі концентрації елеїдину також характерні для епітеліоцитів червоної облямівки губ: прозорість елеїдину і поверхнєве розміщення гемокапілярів дозволяє побачити колір еритроцитів.

Емерин (анг. Emerin) – інтегральний білок внутрішньої мембрани ядерної оболонки, до якого прикріплюються ядерні ламіни периферії каріоплазми.

Енамеліни (анг. Enamelins) – збагачені тирозином високомолекулярні кератиноподібні глікопротеїни, що продукуються амелобластами та є органічними складниками зубної емалі. Ці білки піддаються протеолітичному розщепленню у міру дозрівання емалі; низькомолекулярні продукти їх розщеплення зберігаються у зрілій емалі.

Ендонуклеази (анг. Endonucleases) – ензими, які фрагментують ДНК.

Ендорфіни (анг. Endorphins) – пептиди, що виробляються в гіпофізі та у мозковій речовині надниркових залоз. Є ендогенними болезаспокійливими засобами: блокують сприйняття болю, м'язові судоми, знімають стрес та посилюють відчуття благополуччя. Виробляються під час фізичних вправ або оргазму. Утворюються з прогормона проопіомеланокортину, що його синтезують базофіли аденогіпофіза.

Ендост (анг. Endosteum) – тонкий шар спеціалізованої сполучної тканини, утворений одним шаром остеобластів і клітин-попередниць остеогенезу; вистилає центральні порожнини довгих кісток.

Ендотеліни (анг. EndoThelins, ETs) – судинозвужувальні пептиди, побудовані з 21 амінокислоти. Синтезуються головним чином ендотеліоцитами; відіграють ключову роль у гомеостазі судин. Розрізняють три ізоформи ендотелінів (ЕТ-1, ЕТ-2, ЕТ-3), які дещо відрізняються своєю біологічною активністю. Ендотеліни відіграють важливу роль у розвитку судинної патології кількох систем органів, включаючи серце, легені, нирки та мозок.

Ензими (син. Ферменти; анг. Enzymes) – це білки, які діють як біологічні каталізатори, прискорюючи хімічні реакції. Молекули, на які можуть впливати ензими, називаються субстратами; ензими перетворюють субстрати на різні молекули, відомі як продукти. Майже всі метаболічні процеси в клітині потребують каталізу ензимами, щоб відбуватися зі швидкістю, достатньою для підтримки життя. Шляхи метаболізму залежать від ензимів, які каталізують окремі етапи. Галузь знань, яка вивчає ензими називається ензимологією. Відомо, що ензими каталізують понад 5000 типів біохімічних реакцій. Іншими біокаталізаторами є каталітичні молекули РНК, які називаються рибозимами. Специфіка ензиму визначається його унікальною тривимірною структурою. Як і всі каталізатори, ензими збільшують швидкість реакції, знижуючи енергію її активації.

Деякі ензими можуть прискорити перетворення субстрату на продукт у мільйони разів. Ензими відрізняються від інших каталізаторів більшою специфічністю. На активність ензимів можуть впливати інші молекули: інгібітори – це молекули, що знижують активність ензиму, а активатори – молекули, що її підвищують. Багато терапевтичних препаратів і отрут є інгібіторами ензимів. Активність ензиму помітно знижується за межами його оптимальної температури та рН, і багато ензимів назавжди денатуруються під впливом надмірного тепла, втрачаючи свою структуру та каталітичні властивості.

Енкефаліни (анг. Enkephalins) – невеликі пептиди, які синтезуються базофілами аденогіпофіза та мозкової речовини надниркових залоз; виконують роль нейромедіаторів в мозку; послаблюють вивільнення речовини Р у задніх рогах спинного мозку та пригнічують аферентні больові волокна.

Ентактин (син. Нідоген; анг. Entactin, Nidogen) – сульфатований глікопротеїн світлої пластинки базальної мембрани, який зв’язує ламінін з колагеном IV типу.

Ентероглюкагон (анг. Enteroglucagon) – гормон, що його продукують ендокриноцити шлунка і тонкої кишки; стимулює глікогеноліз у гепатоцитах печінки, зумовлюючи цим підвищення рівня глюкози в крові.

Епігенетика (анг. Epigenetics) – галузь знань, яка вивчає зміни спадковості, які розвиваються без змін послідовності нуклеотидів у молекулах ДНК. Зокрема, встановлено, що метилювання молекул гістонів у складі нуклеосом індукує збільшення щільності намотування нитки ДНК навколо гістонів, роблячи цю ділянку менш доступною для транскрипції. Ацетилювання чинить протилежний вплив – зменшуючи щільність намотування нитки ДНК навколо гістонів робить цю ділянку ДНК більш доступною для транскрипції. Таким чином, метилювання припиняє експресію генів, а ацетилювання обумовлює їх активацію. Епігенетичні зміни можуть проявлятися не лише упродовж ембріогенезу, але й у дорослому віці, наприклад, під впливом шкідливих чинників довкілля, інтоксикації чи навіть стресу; подібно до мутацій у молекулах ДНК епігенетичні зміни успадковуються.

Епітопи (анг. Epitopes) – дрібні поліпептидні фрагменти антиген-несучих макромолекул, які можуть розпізнавати клітини, що беруть участь у генерації імунної відповіді. Важливим є «вміння» цих клітин відрізнити «свої» епітопи від «чужих».

Ербін (анг. Erbin) – білок напівдесмосом, що зв’язує інтегрини з плакіном.

Еритропоетин (анг. Erythropoietin, ЕРО) – глікопротеїновий цитокін, який стимулює утворення еритроцитів (еритропоез) у червоному кістковому мозку. Виробляється інтерстиційними мезангіоцитами нирок у тісній взаємодії з ендотеліоцитами перитубулярних капілярів та епітелієм проксимальних звивистих трубочок нефронів; іншим джерелом еритропоетину слугують перисинусоїдні клітини печінки. У внутрішньоутробному та перинатальному періодах продукується переважно печінкою, у дорослих переважає еритропоетин ниркового походження. Виділяється у відповідь на клітинну гіпоксію: низькі рівні еритропоетину виділяються постійно в достатній кількості, аби

компенсувати нормальний обмін еритроцитів; підвищення секреції індукується анемією та гіпоксемією будь-якого генезу, наприклад, внаслідок хронічних захворювань легень.

Еспін (анг. Espin) – актин-зв'язувальний білок, який «зшиває» актинові філаменти мікроворсинок та стереоцилій, забезпечуючи їхню паралельну орієнтацію у просторі.

Естрадіол (анг. Estradiol) – основний і найактивніший жіночий статевий гормон групи естрогенів. Виробляється фолікулярними клітинами яєчників. Невеликі кількості естрадіолу синтезується також корою наднирників у обох статей і яєчками у чоловіків. За хімічною будовою є стероїдним гормоном. У чоловіків основним джерелом естрадіолу служить конверсія (ароматизація) андрогенів, таких як тестостерон і андростендіон, в естрадіол у периферичних тканинах за участі ензиму ароматази. Естрадіол відповідає за формування жіночих вторинних статевих ознак та психофізіологічних особливостей жінки. Після статевого дозрівання рівень естрадіолу в крові жінки залежить від фази менструального циклу: перший сплеск концентрації настає приблизно за 24-36 годин до овуляції; після неї рівень гормону знижується, однак на 9 день після овуляції відбувається другий, дещо менший сплеск концентрації, після чого рівень естрадіолу остаточно спадає. Із настанням вагітності рівень естрадіолу постійно росте, аж до пологів. Після менопаузи рівень естрадіолу у жінки приблизно відповідає його вмісту у крові чоловіка.

Естрогени (анг. Estrogens) – загальна збірна назва підкласу стероїдних жіночих статевих гормонів, що виробляються в основному фолікулярним апаратом яєчників у жінок, а також яєчками у чоловіків, корою надниркових залоз та іншими позагонадними тканинами (включаючи кістки, мозок, жирову тканину, шкіру та волосяні фолікули) в осіб обох статей. У людини розрізняють три типи естрогенів: естрадіол, естріол та естрон. Вони утворюються в організмі шляхом складної ферментативної реакції з андрогенів: естрадіол утворюється з тестостерону, а естрон з андростендіону під впливом ферменту ароматази. Естрон має слабшу фізіологічну дію у порівнянні з естрадіолом; після менопаузи його концентрація переважає над такою естрадіолу.

Естрогени чинять фемінізуючий вплив на організм. Вони стимулюють розвиток матки, маткових труб, піхви, стромы та проток молочних залоз, пігментацію в області сосків і статевих органів, формування вторинних статевих ознак за жіночим типом, зростання та закриття епіфізів довгих трубчастих кісток, сприяють своєчасному відторгненню ендометрія та регулярним менструальним кровотечам. У великих концентраціях викликають гіперплазію та кістозно-

залозисте переродження ендометрія, пригнічують лактацію та резорбцію кісткової тканини, стимулюють синтез низки транспортних білків, фібриногену. Мають прокоагулянтну дію: індукують синтез у печінці вітаміну К-залежних факторів згортання крові (II, VII, IX, X), знижують концентрацію антитромбіну III.

Після менопаузи в жіночому організмі утворюється лише незначна кількість естрогенів (при згасанні функції яєчників естрогени утворюються в периферичних тканинах з дегідроепіандростерону, що синтезується наднирниками). Зниження вмісту естрогенів супроводжується у багатьох жінок судинно-руховою та терморегуляторною нестабільністю («припливи» крові до шкіри обличчя), розладами сну, а також прогресуючою атрофією органів сечостатевої системи. Внаслідок дефіциту естрогенів у постменопаузному періоді у 30-40% жінок розвивається остеопороз.

З

Зонулін (анг. Zonulin) – білок, який тимчасово підвищує проникність щільних контактів між епітеліоцитами стінки травного тракту. Продукується епітелієм тонкої кишки.

І

Ізодесмозин (анг. Isodesmosin) – амінокислота у складі поліпептидного ланцюга еластину, за участі якої утворюються поперечні зв'язки між молекулами еластину; ці зв'язки сполучають чотири ділянки двох сусідніх молекул еластину у так зване ізодесмозинове кільце, забезпечуючи кільцево-спіральну конфігурацію еластинових волокон.

Імпортини (анг. Importins) – білки, які забезпечують транспорт молекул з цитоплазми до ядра клітини.

Імуноглобуліни (анг. Immunoglobulins) – див. Антитіла.

Імуноглобуліни поверхневі (анг. Surface immunoglobulins) – імуноглобуліни D (IgD), які експонуються на поверхні В-лімфоцитів. Забезпечують розпізнавання антигенів, до яких вони виявляють специфічність, відтак стимулюють трансформацію В-лімфоцитів у плазматичні клітини.

Інволукрин (анг. Involucrin) – збагачений проліном білок, який спільно з лорікрином зміцнює плазматичні мембрани клітин блискучого і рогового шарів епідермісу.

Інгібін (син. Фолікулостатин; анг. Inhibin, Folliculostatin) – пептидний гормон-антагоніст активіну. Продукують клітини Сертолі яєчок та клітини гранульози

фолікулів яєчників. Пригнічує синтез та секрецію гонадотропін-рилізінг гормонів гіпоталамусом, а також фолікулостимулюючого гормону аденогіпофізом.

Інгібіторні гормони (анг. Inhibiting hormones) – антагоністи рилізінг-гормонів, продукуються нейросекреторними клітинами ядер медіобазального гіпоталамуса; включають соматостатин, пролактин-інгібіторний фактор, інгібін (у чоловіків).

Інозитол трифосфат (анг. Inositol triPhosphate, IP₃) – вторинний месенджер, який використовується для передачі сигналу всередину клітини. Після зв'язування IP₃ зі своїм рецептором – кальцієвим каналом у мембрані гладкої ендоплазматичної сітки – Ca²⁺ виходить у цитозоль, активуючи регульовані ним внутрішньоклітинні сигнали.

Інсулін (анг. Insulin) – білковий гормон, який синтезують бета-інсулоцити ostrivciv Лангерганса підшлункової залози. Стимулює засвоєння глюкози клітинами жирової та м'язової тканини, печінки та низки інших органів, шляхом підвищення проникності плазматичної мембрани для глюкози; сприяє перетворенню глюкози у тригліцериди та глікоген.

Інсуліноподібний гормон (анг. INSulin Like hormone, INSL hormone) – виробляється головним чином у тканинах гонад чоловіків і жінок. Бере участь у розвитку сечостатевого шляху і жіночої фертильності, ініціює прогресію мейозу ооцитів у складі оваріальних фолікулів. Регулює ріст і диференціювання направляючої зв'язки яєчок, опосередковуючи їх опускання.

Інтегрини (анг. Integrins) – інтегральні білки плазматичних мембран, внутрішньоклітинні домени яких за посередництва альфа-актиніну та таліну зв'язуються з актиновими філаментами цитоскелета, а зовнішньоклітинні домени прикріплюються до фібронектину та ламініну позаклітинного матриксу. У складі гемідесмосом цитоплазматичний домен молекул інтегринів сполучається з цитокератиновими філаментами цитоплазми, а позаклітинний домен – з молекулами ламініну базальної мембрани.

Інтерлейкіни (анг. Interleukins, ILs) – група цитокінів, які координують проліферацію та різноманітні аспекти функціональної активності лейкоцитів у реалізації запальних процесів, вродженого та набутого імунітету. Розрізняють IL-1, IL-2, IL-3, IL-4, IL-5, IL-6, IL-7, IL-8, IL-9, IL-10, IL-12, IL-15.

Інтернексин альфа (анг. Internexin- α) – білок проміжних філаментів IV типу у цитоплазмі нейронів. Виявлений у нейробластах, у складі окремих клітин

центральної нервової системи дорослих (зокрема, у філаментозних сітках малих інернейронів, паралельних фібрилах зернистих клітин мозочка). Спільно з мікротрубочками та мікрофіламентами, інтернексинові філаменти формують цитоскелет нейронів; впливаючи на діаметр аксонів регулюють швидкість проходження по них нервових імпульсів. Нейродегенеративні патології супроводжуються порушеннями функціонування інтернексинових філаментів.

Інтерферон гамма (син. Гаммаферон; англ. Interferon γ) – розчинний цитокін, що його продукують Т- і NK-лімфоцити, а також клітини мікроглії. Слугує хематрактантом і активує моноцити, макрофаги та В-лімфоцити, індукує диференціацію цитотоксичних Т-лімфоцитів, стимулює експресію лейкоцитарних антигенів людини (HLA) II-го класу, володіє вираженими протівірусними властивостями.

Й

Йодопсин (англ. Iodopsin) – загальна назва кількох зорових пігментів людини та деяких видів тварин. Складаються з білкової молекули, поєднаної з хромофором ретиналем. Містяться в колбочках сітківки ока і забезпечують колірний зір, на відміну іншого зорового пігменту – родопсину, який забезпечує зір у сутінках.

К

Кавеоліни (англ. Caveolins) – родина інтегральних білків плазмалем, яким належить ключова роль в утворенні кавеол – дрібних везикул діаметром від 50 до 100 нм. Кавеоліни беруть участь у рецептор-незалежному ендоцитозі і сигналюванні – зв'язуючи різні класи сигнальних молекул, зокрема, субодиниці G-білка, рецепторні та нерцепторні тирозинкінази, ендотеліальну синтазу оксиду азоту (eNOS) і малі ГТФази. Кавеолін-1 і кавеолін-2 містяться у всіх нем'язових клітинах, окрім нейронів та лейкоцитів; кавеолін-3 є специфічним для м'язових клітин (зокрема, забезпечує трансфер іонів кальцію до гладких міоцитів).

Кадгерини (англ. Cadherins) – родина Ca^{2+} -залежних інтегральних адгезивних білків плазмалем епітеліоцитів. Внутрішньоклітинні домени кадгеринів за посередництва якірних білків вінкюліну та катенінів прикріплюються до мережі актинових філаментів кортикальної (крайової) зони цитоплазми; зовнішньоклітинні домени кадгеринів в присутності іонів кальцію зв'язуються з одноіменними доменами суміжних клітин, беручи участь у формуванні смужок адгезії між ними. Дефіцит Ca^{2+} обумовлює дисоціацію молекул кадгеринів і порушення встановлених контактів. Окрім міжклітинної адгезії, кадгерин-катенінові комплекси беруть участь у регулюванні полярності, диференціації, проліферативної активності епітеліоцитів, впливають на їхнє виживання, а також

беруть участь у формуванні та функціонуванні синапсів. До родини кадгеринів також належать десмоглеїни та десмоколін – структурно-функціональні елементи десмосом (плямок адгезії) епітеліоцитів.

Калікреїн (анг. Kallikrein) – ензим, що його синтезують клітини посмугованих проток великих слинних залоз. Виводиться у прилеглу сполучну тканину, звідки потрапляє у кровоплин. В останньому каталізує конверсію кініногенів плазми крові у брадикінін – потужний вазодилататор, який покращує регіональний кровоплин.

Кальдесмон (анг. Caldesmon) – білок, який спільно з тропоміозином блокує активний центр G-актину у складі гладких міоцитів. Зв'язування Ca^{2+} -кальмодулінового комплексу з кальдесмоном розблоковує активний центр G-актину, що уможливорює подальші процеси, спрямовані на скорочення гладких міоцитів.

Кальмодулін (анг. Calmodulin) – білок, який регулює рівень іонів кальцію у цитозолі: при його надлишку іммобілізує іони Ca^{2+} у складі кальцій-кальмодулінових комплексів; при дефіциті кальцію означений комплекс дисоціює з вивільненням Ca^{2+} . У гладких міоцитах Ca^{2+} -кальмодуліновий комплекс розблоковує активний центр G-актину, що уможливорює подальші процеси, пов'язані зі скоротливою діяльністю гладких міоцитів. Висока концентрація кальмодуліну задокументована у клітинах Бютшера спірального органа внутрішнього вуха, що трактується як ознака залучення цих клітин до процесів секреції і абсорбції ендолімфи.

Кальпонін (анг. Calponin) – білок, який блокує активність міозин АТФази у гладких міоцитах, унеможливаючи їх скорочення. У присутності іонів кальцію відбувається фосфорилування кальпоніну, що обумовлює конформаційні зміни у його молекулі, втрату нею інгібіторних властивостей, і, відповідно, уможливлення скоротливої діяльності гладких міоцитів.

Кальсеквестрин (анг. Calsequestrin, CASQ) – білок, який зв'язує кальцій і утримує його у саркоплазматичному ретикулумі протягом паузи між м'язовими скороченнями. Кожна молекула кальсеквестрину може зв'язувати від 18 до 50 іонів Ca^{2+} . Ідентифіковано дві форми кальсеквестрину: CASQ-1 міститься в швидких скелетних м'язах; CASQ-2 присутній у серцевих і повільних скелетних м'язах. Вивільнення зв'язаного з кальсеквестрином кальцію викликає скорочення м'язів. Кальсеквестрин також виділяється в кишечнику, де він позбавляє бактерій іонів кальцію.

Кальтрактин (анг. Caltractin) – див. Центрин.

Кальцитонін (син. Тирокальцитонін; анг. Calcitonin, Thyrocalcitonin) – гормон, який синтезують парафолікулярні клітини (тироцити С) щитоподібної залози. Знижує концентрацію іонів кальцію в крові шляхом пригнічення резорбційної активності остеокластів.

Кальцитріол (анг. Calcitriol) – активна форма вітаміну D₃. Забезпечує всмоктування кальцію і фосфат-іонів з травного тракту.

Кальцій (син. Са; анг. Calcium) – відіграє ключову роль у механізмах м'язових скорочень, згортанні крові, функціонуванні органа слуху та рівноваги, звапнуванні кісткової тканини, дентину, емалі і цементу зубів, а також в утворенні кальцій-залежних міжклітинних контактів (за участі Е-кадгеринів), є важливим чинником росту ооцитів і фолікулів яєчника. Рівень кальцію в плазмі крові регулюють два гормони: кальцитонін знижує рівень кальцію, стимулюючи його депонування у кістковій тканині; паратгормон, навпроти, підвищує рівень кальцію шляхом активації остеокластів – клітин, які резорбують кісткову тканину і вивільняють із неї іонізований кальцій.

Каннабіноїди (анг. Cannabinoids) – клас різноманітних хімічних сполук, які природним чином виробляються рослиною коноплі. Виявлено понад 100 різних канабіноїдів, кожен з яких демонструє унікальні властивості та вплив на організм людини. Ці сполуки взаємодіють з ендоканнабіноїдною системою, складною клітинною сигнальною системою людини та тварин, яка відіграє важливу роль у багатьох фізіологічних процесах, включаючи біль, настрій, апетит і сон. Дельта-9-тетрагідроканнабінол і каннабідіол є двома найбільш відомими та ретельно вивченими каннабіноїдами. Тетрагідроканнабінол головним чином відповідає за психоактивні ефекти канабісу; він також продемонстрував потенційні терапевтичні переваги, включаючи знеболювальну, протизапальну та протиблювотну дію. Каннабідіол, з іншого боку, не є психоактивною сполукою, але привернув значну увагу через широкий спектр його лікувальних властивостей, включаючи протизапальну, антиоксидантну, болезаспокійливу, протисудомну та заспокійливу дію.

Кардіодилатин (анг. Cardiodilatin) – див. Фактор натрійуретичний передсердь.

Кардіоліпін (анг. Cardiolipin) – фосфоліпід, яким збагачена внутрішня мембрана мітохондрій. Молекула кардіоліпіну містить не два, як у фосфоліпідів плазмалемі, а чотири ланцюги жирних кислот. Присутність кардіоліпіну

обумовлює практично повну непроникність внутрішньої мітохондріальної мембрани для іонів, електронів і протонів (H^+ іонів).

Кардіонатрин (анг. Cardionatrin) – див. Фактор натрійуретичний передсердь.

Каріоферини (анг. Karyopherins) – родина транспортних чинників, які забезпечують транспорт речовин між ядром і цитоплазмою. Включають імпортини (транспортують з цитоплазми до ядра) та експортини (транспортують з ядра до цитоплазми).

Картогенін (анг. Kartogenin, KGN) – індуктор диференціації стовбурових клітин мезенхіми у хондробласти, що проявляється у синтезі ними агреканів і колагену II-го типу.

Каспази (анг. Caspases, Cysteine proteases) – родина ензимів, які розщеплюють регуляторні та структурні білки ядра і цитоплазми клітин, реалізуючи процеси апоптозу – запрограмованого самознищення клітин.

Каталаза (анг. Catalase) – ензим пероксисом, котрий каталізує розщеплення пероксиду водню у клітині з утворенням води і молекулярного кисню.

Катанін (анг. Katanin) – білок з АТФ-азною активністю, який «розрізає» мікротрубочки, регулюючи їх довжину, що є важливим чинником у механізмі розходження хроматид до полюсів під час мітозу та мейозу. Катанін відіграє важливу роль під час ембріогенезу. Зокрема, видовження аксонів нервових клітин припиняється в часі розгалуження мікротрубочок, тоді ж має місце часткова їх фрагментація. Як надлишок, так і дефіцит катаніну чинять негативний вплив на ріст аксонів.

Катеніни (анг. Catenins) – родина білків, що утворюють комплекси з кадгеринами – трансмембранними молекулами міжклітинної адгезії епітеліальних клітин. Кадгерин-катенінові комплекси за посередництва вінкুলіну та α -актиніну зв'язуються з актиновими філаментами цитоскелета.

Катепсини (анг. Cathepsins, CTS) – протеази, що розщеплюють білки. Існує близько 15 представників цієї родини, які відрізняються будовою, каталітичним механізмом і тим, які білки служать для них субстратом. Більшість катепсинів активуються при низькому рН, який спостерігається в лізосомах. Відтак функціонування переважної більшості представників цієї родини узалежнено від лізосом. Однак є винятки: зокрема, катепсин К після секреції остеокластами

забезпечує резорбцію позаклітинного матриксу кісток. Катепсини відіграють важливу роль у катаболізмі ссавців.

Катехоламіни (анг. Catecholamines) – спільна назва гормонів мозкової речовини надниркових залоз – адреналіну та норадреналіну.

Кератини (син. Цитокератини; анг. Keratins, Cytokeratins) – білки, що належать до великої родини структурних білків, з яких побудовані проміжні філаменти епітеліальних клітин. На сьогодні відомо 20 кератинів, класифікованих відповідно до їхньої молекулярної маси та створюваного рН як тип I-й (кислі кератини, 9-20), та тип II-й (нейтрально-лужні кератини, 1-8). Кератини завжди експресуються в парах, специфічних для кожного типу тканини, включаючи рівновеликі кількості молекул обох типів. Розрізняють м'які кератини у складі одношарового та багатошарового епітеліїв, та тверді (структурні) кератини, які містяться у волоссі та нігтях. Кератинові філаменти заповнюють цитоплазму епітеліальних клітин і через десмосомні контакти сполучаються з аналогічними структурами сусідніх клітин, зміцнюючи епітеліальні пласти. Цитокератини слугують маркерами у патоморфології при діагностиці злоякісних пухлин епітеліального походження.

Кетонові тіла (анг. Ketone bodies) – водорозчинні сполуки, які містять кетонові групи – ацетооцтову кислоту, бета-гідроксимасляну кислоту і ацетон. Кетонові тіла утворюються в клітинах печінки у результаті розщеплення жирних кислот в періоди обмеження калорій за різними сценаріями: низьке споживання їжі (голодування), дієти з обмеженням вуглеводів, тривалі інтенсивні фізичні вправи, алкоголізм, нелікований (або неадекватно лікований) цукровий діабет 1-го типу. Кетонові тіла вивільняються в кров після того, як запаси глікогену в печінці вичерпуються (зазвичай це відбувається протягом перших 24 годин голодування). Кетонові тіла також виробляються клітинами нейроглії у періоди обмеженого надходження поживних речовин.

Кінезини (анг. Kinesins) – білки родини молекулярних моторів клітин еукаріотів. Забезпечують переміщення транспотних везикул та клітинних органел уздовж мікротрубочок у напрямі до їхнього «плюс-кінця» (від центру до периферії клітини). Транспортні функції кінезинів реалізуються з використанням енергії АТФ і забезпечують кілька важливих клітинних функцій: зокрема, під час мітозу і мейозу взаємне ковзання, рух мікротрубочок веретена поділу обумовлює розділення хромосом; аксональний і внутрішньоджгутиковий транспорт. Кінезин II переносить молекули тубулінів та інших білків від основи війок до їхніх верхівок; цей тип транспорту отримав назву антероградного.

Кісткові сіалопротеїни (анг. Bone SialoProteins, BSP) – важливий компонент позаклітинного матриксу мінералізованих тканин, таких як кісткова тканина, дентин та цемент зубів, і кальцинований хрящ. BSP становить приблизно 8% усіх неколагенових білків кісток та цементу. Включають остеопонтин (BSP-1) та BSP-2, що мають сайти для зв'язування зовнішньоклітинних доменів інтегрину остеобластів і остеокластів; забезпечують прикріплення цих клітин до позаклітинного матриксу кісток.

Кластер диференціювання (анг. Cluster of Differentiation, CD) – поняття, що стосується білків, експонованих на поверхні клітин. Кожній унікальній поверхневій молекулі присвоюється інший номер, що дозволяє ідентифікувати фенотипи клітин. Нині ідентифіковано і знаходять практичне використання понад 370 індивідуальних білкових міток (кластерів і підкластерів) клітин різних типів. Якщо білок присутній на поверхні клітини його позначають символом «+», якщо відсутній – символом «-» (наприклад, цитотоксичні Т-лімфоцити маркують як CD8+/CD4-).

Клатрини (анг. Clathrin) – білки облямівки ендоцитозних везикул (ендосом), які сприяють їх утворенню шляхом брунькування і відокремлення від плазматичної мембрани. Опосередковують двонаправлений транспорт від плазматичної мембрани і до неї. Іншими білками облямівки (покривними білками) ендосом можуть слугувати кавеоліни, флотиліни, коатомери (COP-I і COP-II). По завершенні ендоцитозу або інших транспортних функцій всі означені вище білки підлягають рециркуляції (поверненню) до плазматичної мембрани або інших мембранних компартментів клітини.

Клаудини (анг. Claudins) – інтегральні білки плазмалемі епітеліальних клітин, які беруть участь в утворенні щільних замикальних контактів: взаємодіють з одноіменними білками суміжних клітин, молекулами міжклітинної адгезії, білком ZO-1. Клаудини також утворюють водні канали, що забезпечують параклітинну дифузію рідини та регулюють їх активність.

Коатомери (анг. Coatomers, COPs) – два класи білків облямівки, які підтримують однонаправлений транспорт везикул між гранулярною ендоплазматичною сіткою (ГрЕС) і комплексом Гольджі. COP-I опосередковує утворення везикул на цис-Гольджі поверхні, які рухатимуться до ГрЕС (ретроградний транспорт), забезпечуючи повернення до ГрЕС білків, що були помилково доставлені до комплексу Гольджі; також COP-I відповідає за підтримання ретроградного транспорту між цистернами комплексу Гольджі (від транс-Гольджі до цис-Гольджі поверхні). COP-II ініціює антероградний транспорт, утворюючи

везикули, що переносять синтезовані у ГрЕС білки до цис-Гольджі поверхні. СОР-II сприяє деформації мембрани ГрЕС з утворенням на ній інвагінацій і подальшим відокремленням везикул. Після доставки білків до місць призначення коатомери відмежовуються від везикул і повертаються до місця їх виникнення (відбувається рециклізація коатомерів).

Когезини (анг. Cohesins) – білкові комплекси, що забезпечують зчеплення і утримують поряд сестринські хроматиди від завершення реплікації ДНК до анафази мітозу чи мейозу, коли видалення когезину призводить до розходження сестринських хроматид. Вважається, що комплекс утворений чотирма білками, які формують кільцеподібну структуру, котра утримує сестринські хроматиди разом шляхом охоплення їхніх центромерних ділянок когезиновим кільцем. Варто зазначити, що склад когезинових кілець під час мітозу та мейозу відрізняються.

Кодон (анг. Codone) – одиниця генетичного коду, три послідовно розташовані нуклеотидні залишки в молекулі ДНК або РНК, що відповідають за включення однієї амінокислоти до синтезованого поліпептидного ланцюга. Послідовність кодонів в гені визначає послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюзі білка, що кодується цим геном.

Колаген (анг. Collagen) – основний структурний білок позаклітинного матриксу сполучної тканини. Це найпоширеніший білок в організмі ссавців, що складає 25-35% загального вмісту білка. Молекула преколагену (попередника колагену) утворена ланцюгом амінокислот гідроксипроліну та гідроксилізіну; три взаємопов'язані пептидні ланцюги утворюють потрібну спіраль витягнутої фібрили – так звану колагенову спіраль. Основна маса колагену міститься у різновидах сполучної тканини – сухожиллях, зв'язках, хрящовій та кістковій тканині, дермі шкіри. Колагену також багато в рогівці, кровоносних судинах, кишці, міжхребцевих дисках, у дентині зубів. Залежно від ступеня мінералізації колагеновмісні тканини можуть бути жорсткими (кістка), податливими (сухожилля), або мати середню ступінь жорсткості (хрящ). У скелетних м'язах колаген становить до 6% маси, він є основним компонентом ендомізія. Колаген синтезують фібробласти, а також епітеліальні клітини, хондробласти, остеобласти, перицити. Понад 90% колагену в організмі людини становить колаген I типу.

Загалом ідентифіковано 28 типів людського колагену, які залежно від морфо-функціональної організації поділені на декілька груп. Група фібрилярного (волокнистого) колагену представлена I, II, III, V та XI типами. До групи асоційованих (поєднаних) з фібрилами належать колагени IX та XII типу: їхня

роль стабілізаційна, яка полягає у формуванні містків між колагеновими волокнами та іншими компонентами міжклітинного матриксу. До групи мережових належать колагени IV та VII типу, функція яких полягає у формуванні компонентів базальних мембран. До групи трансмембранних належать колагени XVII типу, функція яких полягає у прикріпленні епідерміса до дерми, а також колагени XIII, XXIII та XXV типу, функцію яких дотепер не встановлено.

Згідно з іншими, більш детальними класифікаціями, нефібрилярні колагени включають: (1) FACIT – фібрил-асоційовані колагени, що містять перервані потрійні спіралі (тип IX, XII, XIV, XIX, XXI); (2) колагени з короткими ланцюгами (Тип VIII, X); (3) колагени базальних мембран (тип IV); (4) мультиплексини – кілька доменів потрійної спіралі з перервами (тип XV, XVIII); (5) MACIT – мембрано-асоційовані колагени, що містять перервані потрійні спіралі (тип XIII, XVII); (6) мікрофібрил-формуєчі колагени (тип VI); (7) колагени якірних фібрил і ретикулярних пластинок (тип VII). Нижче представлена локалізація п'яти найпоширеніших типів колагену. Тип I: шкіра, сухожилля, судинна система, внутрішні органи, кісткова тканина (основний компонент органічної складової кістки). Тип II: хрящ (основний колагеновий компонент хряща). Тип III: сітчастий (основний компонент ретикулярних волокон); зазвичай зустрічається поряд із типом I. Тип IV: утворює базальну пластинку (шар базальної мембрани продукований епітелієм). Тип V: поверхня клітин, волосся та плацента. Див. також гасла Молекули проколагену, Препроколагени та Проколагени.

Колагенази (анг. Collagenases) – ензими з родини матриксних металопротеїназ, які ініціюють процеси розщеплення колагенових волокон, роблячи їх доступними для подальшого розщеплення неспецифічними протеазами. Різноманітні матриксні металопротеїнази синтезуються макрофагами і відіграють важливу роль у ремоделюванні позаклітинного матриксу під час регенерації тканин.

Колагени трансмембранні (син. Колагеноподібні білки; анг. Transmembrane collagens, Collagen-like proteins) – інтегральні колагени плазматичних мембран, що є компонентами напівдесмосом; до них, зокрема, належить колаген XVII типу, що забезпечує прикріплення епідермісу до дерми, а також колагени XII, XXII та XXV типів, функція яких дотепер не встановлена.

Коллектини (анг. Collectins) – родина колагеновмісних Ca^{2+} -залежних захисних лектинів С-типу, що є частиною вродженої імунної системи людини і тварин. Їх функція полягає у розпізнаванні та зв'язуванні з олігосахаридами поверхні

хвороботворних мікроорганізмів з подальшою їх елімінацією шляхом агрегації, активації комплементу, опсонізації, активації фагоцитозу або інгібування росту. Іншими функціями колектинів є модуляція запальних, алергічних реакцій, адаптивна імунна система та кліренс апоптичних клітин.

Колоїд (анг. Colloid) – внутрішній оксифільний вміст фолікулів щитоподібної залози; містить секреторний глікопротеїн тироглобулін, що є носієм тироїдних гормонів – тироксину (тетрайодтирозину, або тироксину, T4) та трийодтирозину (T3).

Комплекс Arp2/3 (анг. Actin related protein 2/3 complex, Arp 2/3 complex) – білковий комплекс із семи субодиниць, який відіграє важливу роль у організації і функціонуванні актинового цитоскелета. Дві його субодиниці – споріднені з Актином. Білки Arp2 і Arp3 – нагадують структуру мономерного актину і служать місцями зародження нових актинових філаментів. Комплекс зв'язується зі сторонами існуючих («материнських») філаментів і ініціює ріст нового («дочірнього») філамента під кутом 70 градусів від материнського. Розгалужені актинові мережі створюються в результаті зародження нових філаментів. Регуляція перебудови актинового цитоскелету важлива для таких процесів, як пересування клітин, фагоцитоз і внутрішньоклітинне переміщення ліпидовмісних везикул.

Комплекс NSF/ α -SNAP (анг. NSF/ α -SNAP complex) – білок NSF відіграє роль шаперона, активуючи білки SNAP до взаємодії з рецепторами SNARE щоб вони могли брати участь у злитті мембран.

Комплекс TOM/TIM (анг. Transport through Outer Membrane/Transport through Inner Membrane) – комплекс зовнішньої та внутрішньої мітохондріальних мембран, що забезпечує імпорту білків із цитоплазми до мітохондріального матриксу оминаючи міжмембранний простір.

Комплемент (анг. Complement) – серія білків плазми крові (від C1 до C9). Утворюючи преципітати на поверхні патогенних мікроорганізмів, що проникли у кров, формують комплекси атаки мембран, які руйнують оболонку бактерій (утворюють у ній перфорації). Нейтрофіли і макрофаги організму господаря мають рецептори до епітопа C3b молекул комплементу, що служить специфічним маркером, який полегшує розпізнавання і фагоцитоз ними хвороботворних бактерій.

Під час активації комплементу проходить ряд послідовних реакцій специфічно обмеженого ензимного протеолізу, під час яких компоненти

комплементу переходять у активний стан, внаслідок відщеплення пептидних фрагментів. Останні мають фізіологічну активність та можуть виступати анафілотоксинами (викликають скорочення гладких міоцитів), підвищують проникність судин, є факторами хемотаксису та фагоцитозу, медіаторами реакцій імунної відповіді, беруть участь у активації макрофагів та лейкоцитів, регуляції синтезу антитіл тощо. Фрагменти активованих компонентів комплементу впливають також на біосинтез інтерлейкінів, простагландинів та лейкотрієнів. Див. також Білки комплементу.

Конденсини (анг. Condensins) – великі білкові комплекси, які відіграють центральну роль у конденсації та сегрегації хромосом під час мітозу та мейозу. Розрізняють конденсини I та II, чия участь і час вступу у події, пов'язані функціонуванням хромосом, істотно відрізняються.

Коннексини (анг. Connexins) – інтегральні білки плазмалем, які у складі коннексонів беруть участь у формуванні каналів щільних комунікативних контактів між суміжними епітеліоцитами.

Коронін (анг. Coronin) – актин-зв'язувальний білок, задіяний у процесах, які залежать від швидкого ремоделювання актинового компоненту цитоскелета, включаючи ендоцитоз і рухливість клітин. Зустрічається практично у всіх еукаріотів, у деяких типах клітин пов'язаний з фагоцитозом.

Кортизол (анг. Cortisol) – гормон, який синтезують спонгіоцити – клітини пучкової зони кори наднирників. Належить до групи глюкокортикоїдів – гормонів, що впливають на метаболізм вуглеводів: стимулюють процеси гліюконеогенезу у численних різновидах клітин та синтез глікогену клітинами печінки, пригнічують інтенсивність імунних реакцій. Секрецію кортизолу регулює адренокортикотропний гормон (АКТГ) аденогіпофіза.

Кортизон (анг. Cortisone) – штучно створена версія природного гормону під назвою кортизол. Кортизон використовується для лікування запальних станів, таких як аутоімунні захворювання, а також набряку та болю суглобів. Кортизол і кортикостерон, що виробляються в організмі, а також кортизон, синтезований штучно, є глюкокортикоїдами.

Кортикостероїди (анг. Corticosteroids) – це клас стероїдних гормонів, які синтезуються в корі надниркових залоз хребетних, а також їх синтетичні аналоги. Існує два основні класи кортикостероїдів – глюкокортикоїди (кортизол, кортизон, кортикостерон), та мінералокортикоїди (альдостерон). Представники обох класів

беруть участь у широкому діапазоні фізіологічних процесів, включаючи реакцію на стрес, імунну відповідь і регуляцію запалення, вуглеводний обмін, катаболізм білка, рівень електролітів у крові та поведінку.

Кортикостерон (анг. Corticosterone) – у людей має лише слабку глюкокортикоїдну та мінералокортикоїдну активність і важливий головним чином як попередник мінералокортикоїду альдостерону, одного з основних гомеостатичних модуляторів рівнів натрію та калію в організмі. Кортикостерон перетворюється на альдостерон за участі ензима альдостеронсинтази, який міститься лише в мітохондріях клітин клубочкової зони кори надниркових залоз.

Кортикотропін-рилізінг гормон (анг. Corticotropin-Releasing Hormone, CRH) – стимулює синтез кортикотропами аденогіпофіза проопіомелано- кортину, при розщепленні якого утворюються адренкортикотропний гормон (АКТН) та бета-ліпотропін (β -LPH). Подібно до всіх інших рилізінг гормонів, синтез кортикотропін рилізінг гормону здійснюють нейросекреторні клітини ядер медіобазального гіпоталамуса.

Кофілін (анг. Cofilin) – актин-зв'язувальний білок, що забезпечує деполімеризацію (вкорочення) актинових філаментів (зокрема, при формуванні псевдоподій).

Креатин кінза (анг. Creatine kinase) – ензим, що забезпечує енергією АТФ процеси м'язових скорочень; локалізується поблизу мезофрагми (диску М) саркомерів.

Креатинфосфат (син. Фосфокреатин; анг. Creatine phosphate) – основна енергоємка сполука м'язів, яка накопичує фосфатні залишки. У розслаблених м'язах креатинфосфат є переважаючою формою утримання енергії: його максимальна концентрація в п'ять разів перевищує концентрацію АТФ. Під час гострої потреби в енергії креатинкіназа використовує креатинфосфат для надшвидкого фосфорилування АДФ до АТФ. Від креатинфосфату критично залежать сперматозоїди та фоторецепторні клітини очей. Креатинфосфати є важливим стабілізуючим джерелом енергії в мозку: правдоподібно вони допомагають підтримувати потенціал мембрани, беруть участь у вивільненні нейромедіаторів, сприяють гомеостазу кальцію та відіграють роль у міграції, виживанні та апоптозі нейронів. Креатин є необхідним кофактором аденілаткінази та інших ензимів.

Кристали гідроксиапатиту кальцію (анг. Calcium hydroxyapatite crystals) – фосфатні солі кальцію з формулою $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, що є неорганічним компонентом кісткової тканини, а також твердих тканин зуба (емалі, дентину, цементу).

Кристали Рейнке (анг. Reinke cristas) – специфічні білкові включення, які у формі кристалоїдів зустрічаються в цитоплазмі клітин Лейдіга (інтерстиційних гландулоцитів) яєчка.

Кристали Шарко-Бьотшера (анг. Charcot-Boettcher crystals) – специфічні білкові включення, які у формі кристалоїдів зустрічаються у цитоплазмі клітин Сертолі (суспендоцитів) яєчка.

Кристаліни (анг. Crystallins) – включають альфа-, бета- і гамма-кристаліни, а також підгрупи αA та αB . α -кристаліни є членами родини малих білків теплового шоку (sHSP), які разом із β - та γ -кристалінами складають основу білків кришталика хребетних. αA - та αB -кристаліни приблизно на 60% ідентичні один одному та мають багато спільних властивостей *in vitro*, таких як автокіназна активність, взаємодія з білками цитоскелета, зв'язування з ДНК і здатність діяти як молекулярні шаперони. Разом з тим, між вищезначеними білками існують певні відмінності: хоча обидва демонструють подібність до малих білків теплового шоку (sHSP), тільки αB індукується стресом. Крім того, якщо αA виявлено у слідових кількостях лише у кількох нелінзоподібних структурах, експресію αB кристаліну, окрім кришталика, ідентифіковано також у серцевому та скелетних м'язах. Зокрема, у скелетному м'язі він прикріплюється до молекул десмінів у ділянці Z-дисків (Z-ліній) міофібрил, убезпечуючи останні від можливих пошкоджень при скороченні м'язів. αB кристалін виявлено також у серці та сомитах ранніх ембріонів.

Ксантофіл (анг. Xanthophyll) – пігмент жовтого кольору, який надає відповідне забарвлення жовтій плямі сітківки ока. Зменшує вплив синього світла на фоторецептори та пігментний епітелій: допомагає дезактивувати активовані форми кисню, що утворюються під дією світлових променів

Л

Лактоферин (анг. Lactoferrin) – катіонний білок, продукований сероцитами великих слинних та слюзових залоз; входить до складу слини та слюзової рідини, зокрема, слюзової плівки; містить сайти для зв'язування іонів металів, ДНК, гепарину. Має бактерицидні властивості, обумовлені зв'язуванням іонів заліза. Підвищує активність різних природних протимікробних чинників, зокрема, лізоциму.

Ламіни (анг. Lamins) – див. гасло Ядерні ламіни.

Ламініни (анг. Laminins) – родина білків позаклітинного матриксу людини і тварин, що є основним компонентом базальної мембрани. Молекули ламініну

включають три різних поліпептидних ланцюги – альфа, бета і гамма. Тримерні молекули перетинаються з утворенням хрестоподібних структур, які можуть взаємодіяти і зв'язуватися з іншими молекулами ламініну, оболонками клітин та з молекулами позаклітинного матриксу, внаслідок чого утворюються пластинчасті структури. Ламініни є важливим біологічно активним компонентом базальної мембрани, що впливає на диференціацію, міграцію та адгезію клітин.

Лейкотрієни (анг. Leukotrienes) – родина ейкозаноїдних медіаторів запалення, що утворюються в лейкоцитах при окисненні арахідонової кислоти. Лейкотрієни використовують ліпідну передачу сигналів для регуляції імунної відповіді. Продукція лейкотрієнів зазвичай супроводжується секрецією гістаміну та простагландинів, які діють як медіатори запалення.

Лейкоцитарні антигени людини (анг. Human Leukocyte Antigens) – див. гасло Головний комплекс гістосумісності.

Лектини (анг. Lectins) – білки неімунного походження, які специфічно і зворотно зв'язуються з вуглеводами та вуглеводними детермінантами біополімерів без змін їхньої структури. Лектини відіграють важливу роль у розпізнаванні на клітинному та молекулярному рівнях, опосередковують прикріплення та зв'язування бактерій, вірусів і грибів з молекулами цілями (мішенями). Селективність взаємодії лектинів з вуглеводами дозволяє використовувати їх в якості гістохімічних маркерів для ідентифікації окремих типів клітин та їх субпопуляцій, зокрема, для векторної доставки ліків, досліджувати перерозподіл глікополімерів в процесі ембріонального та постнатального розвитку, різноманітних фізіологічних процесах та діагностувати патологічні зміни на молекулярному та клітинному рівні.

Лектом людини (анг. Human lectome) – портал UniLectin (<https://unilectin.unige.ch/>) започаткований у 2019 році з метою централізації отриманих і прогнозуванні нових даних стосовно лектинів та їх рецепторів (лектин-зв'язувальних біополімерів). UniLectin також призначений для підтримки дослідження лектомів (повного набору лектинів) у складі організмів або тканин. Нинішня версія оновленого порталу (<https://unilectin.unige.ch/humanLectome/>), охоплює існуючі дані стосовно лектому людини і містить характеристики 215 лектинів, зокрема з позицій структурної інформації. Кожен запис HumanLectome орієнтований на окремий білок і містить дані щодо специфічності домену(ів) розпізнавання вуглеводів, їхньої 3D-структури, тканинної експресії та відповідних геномних даних.

Лептин (анг. Leptin) – гормон, який синтезують однопухирчасті адипоцити – клітини білої жирової тканини. Активність лептину спрямована на регулювання апетиту та утворення нової жирової тканини. Мішенями для цього гормону служать клітини гіпоталамуса, окремих ділянок центральної нервової системи, низки інших органів. Сукупним результатом дії лептину є відчуття ситості та підвищення термогенезу. Лептин та інсулін належать до гормонів, які сигналізують про вміст жирової тканини в організмі. Нестача лептину або зниження чутливості до нього призводить до булімії та ожиріння.

Ліганд рецептора активації ядерного фактора κ B (анг. Receptor Activator of Nuclear factor κ B Ligand, RANKL) – фактор, який індукує диференціацію преостеокластів у остеокласти; синтезується остеобластами під впливом паратироїдного гормону прищитоподібних залоз.

Ліганди (син. Сигнальні молекули, Первинні месенджери; анг. Ligands, Primary messengers) – хімічні сполуки, що вивільняються однією клітиною, щоб сигналізувати або собі, або іншій клітині.

Лізоцим (анг. Lysozyme) – ензим з бактерицидними властивостями, що є елементом вродженої імунної відповіді людини і тварин. Це глікозид-гідролаза, яка каталізує гідроліз $\beta(1-4)$ -зв'язків між залишками N-ацетилмурамової кислоти та N-ацетил-D-глюкозаміну в пептидоглікані, який є основним компонентом клітинної стінки грампозитивних бактерій. У результаті гідролізу порушується цілісність клітинних стінок бактерій, обумовлюючи їх лізис. Лізоцим у великій кількості міститься у виділеннях, включаючи сльози, слину, слиз та жіноче молоко. Лізоцим синтезують нейтрофіли, макрофаги, сероцити власних залоз стравоходу та підщелепних слинних залоз, мукоцити пілоричних залоз шлунку, клітини Панета тонкої кишки, епітеліоцити слізних залоз.

Ліпаза гормон-чутлива (анг. Hormone sensitive lipase) – ензим адипоцитів, активація якого норадреналіном або соматотропним гормоном гіпофіза обумовлює гідроліз ліпідних включень адипоцитів з утворенням гліцерину та вільних жирних кислот; останні шляхом дифузії потрапляють до судин мікроциркуляторного русла, де зв'язуються з альбуміном для подальшого транспорту до місць призначення. Інгібітором гормон-чутливої ліпази виступає інсулін.

Ліпази (анг. Lipases) – родина ензимів, які каталізують гідроліз жирів. Деякі ліпази демонструють широкий спектр субстратів, включаючи ефіри холестерину, фосфоліпідів жиророзчинних вітамінів і сфінгомієлінази. Ліпази виконують

важливу роль у травленні, транспортуванні та переробці харчових ліпідів у більшості організмів. Ліпази беруть участь у різноманітних біологічних процесах, які варіюються від метаболізму харчових тригліцеридів до запалення. Деякі ліпази обмежуються певними компартментами в клітинах, тоді як інші діють у позаклітинних просторах. Так, лізосомні ліпази виявляють свою активність у складі лізосом, тоді як панкреатичні ліпази виводяться у позаклітинні простори, де вони служать для переробки дієтичних ліпідів у простіші форми, які легше засвоюються і транспортуються по цілому організму.

Ліпіди (анг. Lipids) – велика група органічних сполук, яка включає жири, віск, стерини, жиророзчинні вітаміни (такі як вітаміни А, D, Е і К), моногліцериди, дигліцериди, фосфоліпіди та інші. Функції ліпідів включають зберігання енергії, передачу сигналів і функціонування в якості структурних компонентів клітинних мембран.

Ліпідом (анг. Lipidome) – сукупність ліпідів у клітинах. Ліпіди є одними з чотирьох основних молекулярних компонентів біологічних організмів разом із білками (протеом), цукрами (гліком) та нуклеїновими кислотами (геном). Ліпідом – це термін, введений у контексті ліпідоміки в сучасній біології.

Ліпопротеїн ліпаза (анг. Lipoprotein lipase) – ензим, що здійснює гідроліз ліпидовмісних комплексів, які у складі хіломікронів та ліпопротеїнів дуже низької щільності доставляються кровоплином до жирової тканини. В результаті гідролізу утворюються гліцерин та вільні жирні кислоти; останні шляхом дифузії потрапляють до цитоплазми адипоцитів, де відбувається їх реестерифікація до тригліцеридів з наступним накопиченням у складі ліпідних включень. Синтез ліпопротеїн ліпази здійснюють адипоцити; свою фізіологічну активність цей ензим реалізує перебуваючи у складі ендотелію мікроциркуляторного русла жирової тканини.

Ліпопротеїни (анг. Lipoproteins) – макромолекулярні комплекси, основною функцією яких є транспортування гідрофобних молекул ліпідів у водному середовищі (у плазмі крові, інших позаклітинних рідинах). Складаються з тригліцеридного та холестеринового центру, оточених фосфоліпідною зовнішньою оболонкою, з гідрофільними частинами, орієнтованими назовні до навколишнього водного середовища, і ліпофільними частинами, орієнтованими всередину, до ліпідного центру. Особливий вид білків, які отримали назву аполіпопротеїнів, або апопротеїнів, вбудовані у зовнішню оболонку, стабілізуючи комплекс і надаючи йому функціональну ідентичність, яка визначає його роль.

Частинки ліпопротеїнів плазми крові з урахуванням розміру, ліпідного складу та вмісту аполіпопротеїнів поділяються на п'ять основних класів, а саме: ліпопротеїни високої щільності (анг. High Density Lipoproteins, HDLs), ліпопротеїни низької щільності (анг. Low Density Lipoproteins, LDLs), ліпопротеїни дуже низької щільності (анг. Very Low Density Lipoproteins, VLDLs), ліпопротеїни проміжної щільності (анг. Intermediate Density Lipoproteins, IDLs), та ліпопротеїни наднизької щільності, або хіломікрони (анг. Ultra-Low Density Lipoproteins, ULDLs, Chylomicrons). Окремі представники цих частинок плазми є основними збудниками або модуляторами атеросклерозу. Значна частина ензимів, транспортерів, структурних білків, антигенів, адгезинів і токсинів іноді також класифікуються як ліпопротеїни, оскільки вони утворені ліпідами та білками.

Ліпопротеїни високої щільності (анг. High Density Lipoproteins, HDLs) – синтезуються у печінці, накопичуються у везикулах з малим діаметром. Зазвичай вони складаються з 80-100 молекул білків на частинку (організованих одним, двома або трьома молекулами аполіпопротеїнів). Частинки HDL збільшуються під час циркуляції в крові, накопичуючи та транспортуючи сотні молекул ліпідів. Підвищення концентрації частинок HDL пов'язане зі зменшенням ризику розвитку серцево-судинних захворювань, оскільки вони абсорбують молекули ліпідів зі стінок артерій, зменшують накопичення там макрофагів і таким чином допомагають запобігти або навіть обумовити регресію атеросклерозу. Разом із тим, нещодавні дослідження показали, що дуже високі концентрації частинок HDL можуть бути пов'язані з підвищеним ризиком смерті і розвитку серцево-судинної патології, особливо у пацієнтів з гіпертонією.

Ліпопротеїни дуже низької щільності (анг. Very Low Density Lipoproteins, VLDLs) – синтезуються гепатоцитами з тригліцеридів, холестерину та аполіпопротеїнів, містяться у складі цитоплазматичних везикул діаметром 30-100 нм. Слугують для транспортування з плазмою крові гідрофобних молекул, зокрема, тригліцеридів з печінки до адипоцитів, у яких накопичуються як резервне джерело енергії. Окрім того, забезпечують транспорт на великі відстані гідрофобних міжклітинних месенджерів, зокрема, морфогенів.

Ліпопротеїни наднизької щільності (анг. Ultra-Low Density Lipoproteins, ULDLs) – див. Хіломікрони.

Ліпопротеїни низької щільності (анг. Low Density Lipoproteins, LDLs) – один з класів ліпопротеїнів плазми крові. Їх білковою складовою є одна молекула аполіпопротеїну В-100, який стабілізує частинку і одночасно є лігандом для

рецептора LDL. Діаметр частинки LDL становить 18-26 нм. LDL утворюються у гепатоцитах з ліпопротеїнів дуже низької щільності у результаті гідролізу за участі спочатку ліпопротеїн ліпази, а відтак – легеневої ліпази; при цьому вміст тригліцеридів в частинці знижується, а холестерину – зростає. Ліпопротеїни низької щільності беруть участь на завершальному етапі обміну ендogenous (синтезованих організмом людини) ліпідів. Функція LDL полягає у транспортуванні в організмі холестерину, тригліцеридів, каротиноїдів, жиророзчинних вітамінів та інших ліпофільних субстанцій. Мають високі атерогенні властивості: підвищений вміст в крові трактується як високий ризик розвитку атеросклерозу.

Ліпопротеїни проміжної щільності (анг. Intermediate Density Lipoproteins, IDLs) – утворюються в результаті деградації ліпопротеїнів дуже низької щільності, а також ліпопротеїнів високої щільності. Забезпечують переміщення жирів і холестерину у водному розчині крові. Їх діаметр, як правило, становить 25-35 нм; як правило, містять переважно низку тригліцеридів та ефірів холестерину. Переходять з плазми крові в печінку шляхом рецептор-опосередкованого ендоситозу, відтак розщепляються печінковою ліпазою з утворенням ліпопротеїнів низької щільності. IDL займають проміжне положення між LDL та VLDL, транспортують різноманітні тригліцериди жирів і холестерину і, подібно до LDL, сприяють розвитку атеросклерозу.

Ліпотропний гормон (син. Ліпотропін; анг. Lipotropic Hormone, LPH, Lipotropin) – утворюється у результаті розщеплення кортикотропоцитами дистальної та проміжної частин аденогіпофіза прогормону проопіомеланокортину; LPH індукує ліполіз, стимулює синтез стероїдів та меланіну.

Ліпофусцин (анг. Lipofuscin) – пігментні включення, які з віком нагромаджуються у цитоплазмі довгоживучих клітин (нейронах, кардіоміоцитах). Утворюються в результаті злиття залишкових тілець, котрі не піддаються подальшій деградації лізосомними ензимами; мають жовто-коричнєве забарвлення.

Лорікрин (анг. Loricrin) – збагачений проліном малий білок, який разом з інволукрином зміцнює плазмалему клітин блискучого і рогового шару епідермісу, яка відтак отримує назву зроговілої клітинної оболонки.

Лужна фосфатаза тканинно-неспецифічна (анг. Tissue Nonspecific Alkaline Phosphatase, TNAP) – мембранний ензим матриксних везикул кісткової тканини,

що його синтезують остеобласти; підвищує позаклітинну концентрацію фосфатних іонів, забезпечуючи у поєднанні з підвищеною концентрацією іонів кальцію необхідні передумови для звапнування остеоїду. Рівень TNAP у кров'яному руслі служить маркером активності остеобластів.

Любріцин (анг. Lubricin) – глікопротеїн, що входить до складу синовіальної рідини. Разом з гіалуроновою кислотою відіграє роль змащувача, який полегшує рух у суглобах.

Люмікан (анг. Lumican) – кератансульфат протеоглікан, який спільно з колагеном V-го типу регулює діаметр та інтервал розміщення колагенових волокон у стромі рогівки ока, забезпечуючи її прозорість. Належить до родини малих протеогліканів, збагачених лейцином.

Лютеїнізуючий гормон (син. Гормон-стимулятор інтерстиційних клітин; анг. Luteinizing Hormone, LH, Interstitial Cells Stimulating Hormone, ICSH) – індукує конверсію клітин зернистої зони та теки постовуляторних фолікулів яєчника на лютеоцити – клітини жовтих тіл, що синтезують гормон прогестерон. Лютеїнізуючий гормон синтезують гонадотропні клітини аденогіпофіза жінок. В організмі чоловіків ідентична субстанція під назвою гормону-стимулятора інтерстиційних клітин стимулює синтез тестостерону клітинами Лейдіга (інтерстиційними гландулоцитами) яєчок.

М

Макрофагальні металоеластази (анг. Macrophage metalloelastases) – ензими, продуковані альвеолярними макрофагами (пиловими клітинами) легень; обумовлюють деградацію еластичних волокон, що ними охоплені альвеоли легень, індукуючи емфізематозні зміни останніх.

Малі протеоглікани, збагачені лейцином (анг. Small Leucine-Rich Proteoglycans, SLRP) – містяться у власній речовині рогівки, забезпечуючи її прозорість. Включають люмікан (кератансульфат протеоглікан) та декорин (хондроїтинсульфат протеоглікан). Люмікан забезпечує правильну укладку колагенових волокон у складі пластинок власної речовини (строми) рогівки.

Манозо-6-фосфат (анг. Mannose-6-Phosphate, M6P) – молекула, що слугує ключовим сигналом націлювання для ензимів, призначених для транспортування до лізосом. Мітка M6P додається до таких білків у цис-Гольджі мережі. Після відповідного мічення цільовим сигналом M6P ці білки переміщуються до транс-Гольджі мережі, де мітка розпізнається і зв'язується при pH 6.5-6.7 з рецепторами

манозо-6-фосфату. Відтак лізосомні ензими доставляються везикулярним транспортом до пізніх ендосом. При зниженні рН у пізніх ендосомах до 6.0 відбувається від'єднання М6Р мітки від її рецепторів з поверненням останніх у складі транспортних везикул до транс-Гольджі мережі для повторного використання.

Маркери CD (анг. Clusters of Differentiation markers, CD markers) – антигени поверхні клітин, що забезпечують їхню диференціацію. Можуть одночасно перебувати як у ролі рецепторів, так і лігандів. За допомогою CD маркерів розпізнають та класифікують різні типи клітин, зокрема, лімфоцити.

Матричні металопротеїнази (анг. Matrix MetalloProteinases, MMPs) – родина ензимів, які розщеплюють компоненти позаклітинного матриксу; продукуються макрофагами, а також остеоцитами у процесі перебудови кісткової тканини.

Медіатори запалення (анг. Inflammatory mediators) – сукупність речовин, які опосередковують розвиток запалення. До них належать: гістамін; компоненти комплементу; хематрактанти еозинофілів та нейтрофілів; лейкотрієни; простагландини; фактори активації тромбоцитів; тромбосани; брадікінін.

Медуліпін I (анг. Medullipin I) – ензим, що його синтезують інтерстиційні клітини мозкової речовини нирок. У печінці він конвертується на медуліпін II – потужний вазодилататор з гіпотензивними властивостями.

Мейбум (анг. Meibum) – сукупний продукт життєдіяльності клітин залоз Мейбома. Масляниста субстанція, яка перешкоджає випаровуванню слізної плівки з поверхні ока. Мейбум не дає слезам витікати на щок, затримуючи їх між краями повік і очними яблуками, робить закриті повіки герметичними. Хоча основним компонентом секрету мейбомієвих залоз є ліпіди, варто зазначити, що у секреті цих залоз у людини виявлено понад 90 різних білків, що підкреслює їхню унікальність. Дисфункція залоз Мейбома є найчастішою причиною розвитку синдрому сухого ока.

Меланін (анг. Melanin) – пігментні включення темно-коричневого або чорного кольору, присутні у цитоплазмі меланоцитів та меланофороцитів епідермісу, пігментних клітин сітківки, судинної та райдужної оболонки ока, нейронів чорної субстанції головного мозку. В шкірі меланін виконує захисну функцію, у складі очного яблука – регулятора інтенсивності освітлення паличок і колбочок; роль меланіну у складі чорної субстанції мозку дотепер не з'ясована. Включення меланіну в пігментних клітинах отримали назву меланосом.

Меланоцито-стимулювальний гормон (анг. Melanocyte-Stimulating hormone, MSH) – утворюється з адренокортикотропного гормону (АКТГ) під впливом лептину, спільно з яким MSH пригнічує відчуття голоду. Стимулює синтез меланіну меланоцитами.

Мелатонін (анг. Melatonin) – гормон, який синтезують пінеалоцити – нейроендокринні клітини шишкоподібної залози. Секреція мелатоніну здійснюється у темноті і пригнічується світлом. Функція шишкоподібної залози, яка реалізується як наслідок коливань освітленості, полягає у регуляції ритмічних флюктуацій активності клітин гіпоталамуса та відповідних змін метаболічних процесів організму у залежності від добових (у тварин – також і сезонних) ритмів.

Мембранні помпи (анг. Membrane pumps) – інтегральні білки плазматичної мембрани, що активно транспортують через клітинну оболонку іони та молекули. Прикладом може слугувати Na^+ - K^+ -залежна АТФаза, яка виводить за межі клітин іони Na^+ і наpomповує іони K^+ . Подібним чином діє трансмембранна Ca^{2+} -АТФаза. Інший вид помп – молекулярні, представлені білковими комплексами плазматичної мембрани – транспортерами. Їхня роль полягає у виведенні з клітини різноманітних молекул, перш за все токсинів, ліків, ксенобіотиків.

Мієлін (анг. Myelin) – ліпидовмісна субстанція, що нею оточені відростки нейронів (як правило, аксони); має ізоляційні властивості, чим забезпечує проведення нервових імпульсів. У центральній нервовій системі утворюється клітинами олігодендроцитів, у периферичній нервовій системі – нейролемоцитами (клітинами Шванна). Процес утворення мієліну отримав назву мієлінізації, а оточені мієліновою оболонкою відростки нейронів – мієлінових нервових волокон.

Мієлін тубулярний (анг. Tubular myelin) – ліпидовмісна субстанція, яка вистилає внутрішню поверхню легеневих альвеол. Продукується пневмоцитами II-го типу, запобігає ателектазу (спадінню) альвеол; є складовим елементом повітряно-кров'яного бар'єру – відмежовує повітря альвеол від рідкої фази сурфактанта.

Мієлопероксидаза (анг. MyeloPerOxidase, MPO) – ензим азурофільних гранул лейкоцитів, який генерує гіпохлоритну (хлорноватисту) кислоту (HClO), що, маючи сильні окисні властивості, нищить хвороботворні мікроорганізми.

Мікробіом (анг. Microbiome) – спільнота мікроорганізмів, які зазвичай можна знайти разом у певному середовищі існування. Більшість дослідників дійшли погодженої думки що бактерії, археї, гриби, водорості слід розглядати як члени

мікробіому, тоді як інтеграція бактеріофагів, вірусів, плазмід і мобільних генетичних елементів є більш суперечливою. Якісний склад мікробіому середньостатистичної дорослої людини налічує 300-400 найменувань (що приблизно співпадає з числом індивідуальних клітинних популяцій), маса мікробіому, для прикладу, товстої кишки становить 200 грам.

Міогенін (анг. Myogenin) – фактор, продукований міосателітоцитами скелетних м'язів, що стимулює процеси міогенезу: активацію і розмноження стовбурових клітин, їхнє перетворення на міобласти, злиття останіх з утворенням міотубул та нових м'язових волокон.

Міоглобін (анг. Myoglobin) – білок скелетних м'язів, подібний за будовою, але чотирикратно менший від гемоглобіну еритроцитів; переносить кисень, зумовлює колір м'язів: залежно від вмісту міоглобіну м'язові волокна поділяють на червоні, білі та перехідні.

Міозини (анг. Myosins) – надродина рухових (моторних) білків, найбільш відома своєю роллю в скороченні м'язів. Розрізняють XIX груп міозинів; усі вони є АТФ-залежними білками зі здатністю передавати силові впливи, активність яких ґрунтується на взаємодії з актиновими філаментами. Молекули більшості міозинів складаються з головки, шийки (шарнірної ділянки) і хвоста. Найбільш детально вивчений міозин II-го типу, також відомий як звичайний міозин. Молекула міозину II є димером, який включає два важких поліпептидних ланцюги, чотири легких ланцюги і дві глобулярні головки, які шарнірними ділянками з'єднані з довгим хвостом. Головки містять актин-зв'язувальну та АТФ-зв'язувальну ділянки; у процесі м'язового скорочення вони взаємодіють з актиновими філаментами, використовуючи гідроліз АТФ для забезпечення енергією їх переміщення. Шийковий домен діє як лінкер і як плече важеля для перетворення вектора сили, створюваної доменом каталітичного двигуна – головками міозину. Хвостовий домен має форму подвійної спіралі, зазвичай він опосередковує взаємодію з молекулами вантажу та/або з іншими субодиницями міозину.

Переважає більшість міозинів, які функціонують у формі мономерів або димерів, отримали загальну назву «нетрадиційних міозинів». Вони забезпечують транспортування цитоплазматичних органел, везикул і гранул, задіяні в утворення псевдоподій, борозен поділу і скоротливих кілець при цитокінезі, тощо. Нетрадиційні міозини мають значні розбіжності у хвостових доменах, що свідчить про можливість взаємодії з великою кількістю різноманітних субстанцій. Ця властивість поєднується з вираженням консерватизмом головних доменів, єдина мета яких – рухатися вздовж ниток актину – передбачає використання у двигуні ідентичного механізму.

Міозин I – розповсюджений клітинний білок – функціонує як мономер і бере участь у транспортуванні везикул. Він має довжину кроку 10 нм і вважається відповідальним за реакцію адаптації стереоцилій у внутрішньому вусі. Окрім рухових функцій, міозин I забезпечує прикріплення пучків актинових філаментів у складі мікроворсинок і стереоцилій до плазматичної мембрани. Міозин II, локалізований у термінальній сітці мікроворсинчастих епітеліоцитів, забезпечує паралельну орієнтацію актинових філаментів у складі термінальної сітки, а також прикріплення останньої до плазматичної мембрани епітеліоцитів біля основи мікроворсинок та стереоцилій. Він також задіяний у регулюванні відстані між сусідніми мікроворсинками; міститься у скорочувальних пучках – так званих стресорних волокнах фібробластів, які перерозподіляють дію механічних навантажень рівномірно по всій клітині.

Міозин V – нетрадиційний міозиновий двигун з довжиною кроку 36 нм. Він транспортує «вантаж» – мітохондрії, цитоплазматичні везикули, РНК – уздовж актинових філаментів в напрямі до їхнього «плюс-кінця» (від центра до периферії клітини), а також утримує органели та везикули в багатих актином клітинах на периферії цих клітин. Міозин VI транспортує ендоцитозні везикули у протилежному напрямі – від периферії до центра клітини (або до «мінус кінця» актинового філамента). Міозин VIII – специфічний міозин рослин, пов’язаний з поділом клітин. Міозин XIV локалізований на плазматичних мембранах внутрішньоклітинних паразитів, бере участь у процесах інвазії. Міозин 18A (анг. MYO18A) – специфічний тип міозину, який утворює містки між білками Гольджі і актиновими філаментами цитоскелета, забезпечуючи пласку форму цистерн комплексу Гольджі, а також доставляє відбруньковані везикули до мікротрубочок внутрішньоклітинних транспортних шляхів. Див. також гасло Філаменти у другій частині цього компендіуму.

Міозинові мотори (анг. Myosin motors) – білки надродини міозинів, які використовують енергію АТФ для транспорту уздовж актинових філаментів органел, везикул, гранул. Як правило, транспорт відбувається в напрямі до «плюс кінця» філамента – від центра до периферії клітини, за виключення міозину VI типу, який здійснює перенос у протилежному напрямі.

Міомезин (анг. Myomesin) – міозин-зв’язувальний білок, локалізований біля М-лінії саркомера, який утримує товсті (міозинові) філаменти у стабільному (фіксованому) положенні.

Міостатин (анг. Myostatin, Growth differentiation factor 8) – фактор міжклітинного сигналювання, який пригнічує гіперплазію (збільшення кількості) та гіпертрофію (збільшення маси) скелетних м’язових волокон.

Мітогени (анг. Mitogens) – пептиди або невеликі білки, які індукують поділ клітини (власне мітоз). Механізм дії мітогену полягає в тому, що він запускає шляхи трансдукції сигналу за участю активованої мітогеном протеїнкінази, що призводить до мітозу. Сигнальна трансдукція – біохімічний процес сприйняття та модифікації клітиною сигналу, що надходить із позаклітинного середовища та наступні внутрішньоклітинні реакції на цей сигнал.

Мішень рапаміцину у ссавців (анг. Mammalian Target of Rapamycin, mTOR) – білок, який за функціями належить до серин/треонінових протеїнкіназ; має сайт для зв'язування АТФ. Локалізований у цитоплазмі, ядрі, мембранах, мітохондріях, ендоплазматичній сітці, лізосомах, комплексі Гольджі, мікросомах. mTOR входить до складу двох білкових комплексів, що відрізняються активаторами, мішенями, та чутливістю до рапаміцину. Комплекс mTOR-1, що містить білок «rapTOR», стимулює ріст клітин шляхом прискорення біогенезу рибосом і трансляції, сповільнення деградації білків і активації захоплення поживних речовин із середовища. mTOR-1 чутливий до рапаміцину. До складу комплексу mTOR-2 входить білок «rictor»; цей комплекс регулює функціонування цитоскелета.

Молекули адгезивних контактів (анг. Junctional Adhesive Molecules, JAMs) – члени підродини імуноглобулінів, що експонуються лейкоцитами та тромбоцитами, а також епітеліальними та ендотеліальними клітинами; локалізуються у міжклітинних контактах, особливо значна їх кількість ідентифікована у щільних замикальних контактах у поєднанні з клаудинами, оклюдінами і нектинами.

Молекули адгезії клітин нейроглії (анг. Neuroglial Cell Adhesion Molecules, Ng-CAMs) – зв'язувальні глікопротеїни, що експресуються на поверхні постмітотичних нейронів центральної нервової системи, а також на поверхні нейронів і клітин Шванна периферичної нервової системи. Беруть участь у забезпеченні адгезії між нейронами та глією.

Молекули адгезії нервових клітин (анг. Neural Cell Adhesion Molecules, NCAMs, CD56) – зв'язувальні глікопротеїни, що експресуються на поверхні нейронів, нейроглії, скелетних м'язів, а також клітин органів кровотворення (НК клітин, гамма-дельта ($\gamma\delta$) Т-лімфоцитів, активованих CD8⁺ Т-лімфоцитів, дендритних клітин). Вважається, що NCAM відіграють роль у розвитку нервової системи, розростанні нейритів, нейральній пластичності, пов'язаній з навчанням та пам'яттю, а також у регенерації нейронів: свою активність реалізують шляхом впливу на міжклітинну адгезію, міграцію клітин та ріст нейритів.

Молекули адгезії судинного ендотелію (анг. Vascular Cell Adhesion Molecules, VCAMs) – молекули, що локалізуються на поверхні судинного ендотелію; забезпечують адгезію різних типів лейкоцитів – нейтрофілів, еозинофілів, лімфоцитів, моноцитів, та реалізують ефект кочення (анг. Rolling effect), сприяючи переходу означених клітинних елементів за межі кровоплину (у прилеглу пухку сполучну тканину).

Молекули клітинної адгезії (анг. Cell Adhesion Molecules, CAMs) – забезпечують взаємне прикріплення як бічних поверхонь суміжних епітеліальних клітин (утворення поясків злипання, плямок злипання, або десмосом), так і прикріплення їхніх базальних поверхонь до базальних мембран (утворення напівдесмосом). Включають білки родин кадгеринів, нектинів, інтегринів, селектинів, а також надродини імуноглобулінів.

Молекули міжклітинної адгезії (анг. InterCellular Adhesion Molecules, ICAMs) – інтегральні білки плазмалемі ендотеліальних клітин, які беруть участь в утворенні щільних замикальних контактів; взаємодіють з одноіменними білками, клаудинами, білком ZO-1; опосередковують взаємодію ендотелію і моноцитів, що мігрують із судин до прилеглої сполучної тканини. ICAMs-1 забезпечують прикріплення до поверхні ендотелію і наступну екстравазацію (вихід за межі кровоплину) нейтрофілів.

Молекули IgCAM (анг. Immunoglobulin superfamily Cell Adhesin Molecules, IgCAMs) – велика група молекул клітинної адгезії, у яких присутні домени, схожі з тими, що є в імуноглобулінах (антитілах). Присутні переважно у нервовій тканині, де полегшують міграцію клітин.

Молекулярні ознаки пов'язані з патогенами (анг. Pathogen-Associated Molecular Patterns, PAMPs) – специфічні антигенні детермінанти характерні для бактерій, грибів, найпростіших (протозойних), нуклеїнових кислот вірусів та інших патогенів внутрішньоклітинної локалізації: ідентифікуються Toll-подібними рецепторами.

Мотив (анг. Motif) – у клітинній біології – біологічна структура, що складається із зв'язків між вторинними структурними компонентами (як от послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюзі).

Мотилін (анг. Motilin) – гормон, продукований клітинами дифузної нейроендокринної системи (DNES) тонкої кишки; посилює перистальтику останньої.

Мультиадгезивні глікопротеїни (анг. Multiadhesive glycoproteins) – білки позаклітинного матриксу сполучної тканини, які мають ділянки зв'язування з різноманітними молекулами. Зокрема, білок базальних мембран ламінін має центри зв'язування інтегрину, колагену IV-го типу та низки протеогліканів. Глікопротеїн фібронектин, зв'язуючись з колагенами, глікозаміногліканами та інтегрином, формує тонкофібрилярну сітку, яка забезпечує структурованість міжклітинного матриксу, створює сприятливі умови як для адгезії, так і міграції клітин. До мультиадгезивних глікопротеїнів належать також тенасцин, ентактин (нідоген), фібриноген, тромбоспондин, вітронектин, нефронектин та ін.

Муцини (анг. Mucins) – див. Муциногени.

Муциногени (анг. Mucinogens) – високоглікозильовані глікопротеїни, продукти синтетичної діяльності клітин мукоцитів; після гідратації набрякають і перетворюються на муцини, що є основним компонентом слизу.

Мюллерівська інгібіторна субстанція (анг. Mullerian Inhibiting Substance, MIS) – синтезований фетальними клітинами Сертолі глікопротеїн, який обумовлює регресію парамезонефральних (Мюллерівських) проток зародка. За відсутності цієї субстанції зачатки парамезонефральних проток продовжують розвиватися і перетворюються на жіночі статеві шляхи.

Н

Надродина імуноглобулінів (анг. Immunoglobulin Super Family, IgSF) – велика надродина білків клітинної поверхні та розчинних білків, які беруть участь у процесах розпізнавання, зв'язування або адгезії клітин. Усі вони зараховані до цієї надродини оскільки мають імуноглобуліновий домен. Члени IgSF включають рецептори антигенів клітинної поверхні, корецептори та костимулюючі молекули імунної системи, молекули, що беруть участь у презентації антигену лімфоцитам, молекули клітинної адгезії, певні цитокінові рецептори та внутрішньоклітинні м'язові білки. В організмі людини розрізняють п'ять класів імуноглобулінів, а саме: IgG, IgM, IgA, IgD, IgE. Зазвичай вони пов'язані з функціями імунної системи. Окрім того, один із членів цієї надродини – білок IZUMO-1 плазмалеми сперматозоїдів – є одним із чинників злиття плазматичних мембран сперматозоїда та яйцеклітини.

Натрій-калієва помпа (син. $\text{Na}^+\text{-K}^+$ АТФаза; анг. $\text{Na}^+\text{-K}^+$ pump, $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATPase) – ензим з групи транспортних аденозин-три-фосфатаз (АТФаз), який забезпечує перенесення іонів Na^+ та K^+ через клітинну оболонку (плазматичну мембрану). Є Mg^{2+} , Na^+ та K^+ -залежним, але Ca^{2+} -незалежним транспортним

білком, який має трансмембранну локалізацію. Кожна молекула АТФ переносить через мембрану три іони натрію з цитоплазми до позаклітинного матриксу, в обмін на два іони калію, що транспортуються у зворотному напрямі.

Натрій-фосфатні котранспортери (анг. Natrium-Phosphate coTransporters, NPT3) – мембранні каналоформні білки, які забезпечують надходження до пухирців матриксу кісткової тканини фосфатних іонів, що є необхідним чинником звапнування остеоїду.

Небулін (анг. Nebulin) – білок посмугованих м'язів, який забезпечує паралельну орієнтацію актинових філаментів у складі саркомерів, а також, спільно з альфа-актиніном, їх фіксацію до Z дисків (Z ліній).

Нейрегулін-1 (анг. Neuregulin-1, Ngr1) – фактор росту – трансмембранний білок, що експресується на аксолемі (плазматичній мембрані аксона), від впливу якого на нейролемоцити (клітини Шванна) залежить товщина мієлінової оболонки нервового волокна.

Нейрокан (анг. Neurocan) – адгезивний протеоглікан родини лектиканів, який має сайти для зв'язування іонів кальцію і лектинів. Відіграє важливу роль у розвитку нервової системи: зв'язуючись з молекулами міжнейронної адгезії (N-CAM та Ng-CAM) впливає на утворення контактів між нейронами, ріст аксонів та дендритів.

Нейромодулятори (син. Нейрогормони; анг. Neuromodulators, Neurohormones) – речовини, які безпосередньо не активують рецептори іонних каналів, але які, діючи спільно з нейромедіаторами, посилюють збудливі або гальмівні реакції рецепторів. Це стосується багатьох нейропептидів, які зазвичай взаємодіють з рецепторами, зв'язаними з G-білком, для ініціювання другого сигнального каскаду месенджерів, який індукує широкий, довготривалий сигнал. Ця модуляція може тривати від сотень мілісекунд до кількох хвилин. Деякі ефекти нейромодуляторів: збільшення або зменшення вольт-залежних іонних потоків, зміна ефективності синапсів, підвищення активності збудження та реконфігурація синаптичного зв'язку. Основними нейромодуляторами центральної нервової системи є дофамін, серотонін, ацетилхолін, гістамін, норадреналін, моноксид азоту та кілька нейропептидів. За наявності багатьох речовин часто неможливо визначити, які з них є нейротрансмітерами, а які – нейромодуляторами.

Нейропептиди (анг. Neuropeptides) – включають опіоїдні пептиди (енкефаліни і ендорфіни), пептиди дифузної нейроендокринної системи шлунково-кишкового

тракту (субстанція Р, нейротензин, вазоінтестинальний поліпептид, VIP), гормони гіпоталамуса (тиротропін рилізінг гормон, соматостатин), а також гормони, що нагромаджуються і вивільняються нейрогіпофізом (вазопресин і окситоцин).

Нейротензин (анг. Neurotensin) – гормон, продукований N-клітинами дифузної нейроендокринної системи (DNES), які локалізуються у тонкій кишці; покращує кровообіг у клубовій кишці, пригнічує перистальтику тонкої і товстої кишки.

Нейротоксин еозинофілів (анг. Eosinophil-derived neurotoxin) – компонент кристалоїду специфічних гранул еозинофілів; проявляє протівірусну активність, служить атрактантом для імунних клітин.

Нейротоксини (анг. Neurotoxins) – великий клас екзогенних хімічних речовин, які можуть негативно впливати на функції нервової тканини – як такої що розвивається, так і зрілої. Поширені приклади нейротоксинів включають: свинець, етанол, глутамат, оксид азоту, ботулінотоксин, правцевий токсин, тетродотоксин, бунгаротоксин та ін. Деякі речовини, такі як оксид азоту та глутамат, фактично необхідні для нормального функціонування організму та проявляють нейротоксичну дію лише у надмір високих концентраціях. Нейротоксини пригнічують контроль нейронів над трансмембранним транспортом, що призводить до порушень іонного складу цитоплазми, або порушують міжнейронні синаптичні зв'язки. Локальні вияви впливу нейротоксинів часто включають ексайтотоксичність або апоптоз нейронів, пошкодження гліальних клітин. Макроскопічні прояви впливу нейротоксинів можуть включати поширене ураження центральної нервової системи, такі як інтелектуальна недостатність (олігофренія), стійкі порушення пам'яті, епілепсія та деменція.

Нейротрансмітери (син. Нейромедіатори; анг. Neurotransmitters, Neuromediators) – біологічно активні речовини, за допомогою яких здійснюється передача електричного імпульсу з нервових клітин через синаптичний простір. Нейромедіатори характеризує здатність реагувати зі специфічними рецепторами постсинаптичної мембрани, ініціюючи ланцюг біохімічних реакцій, що викликають зміну трансмембранного потоку іонів, деполаризації постсинаптичної мембрани і виникнення потенціалу дії. До нейромедіаторів належать як деякі малі молекули (катехоламіни): серотонін, дофамін, адреналін, норадреналін, гістамін, ацетилхолін, глутамат, аспартат, гліцин, гамма аміномасляна кислота (ГАМК), ендоканнабіноїд, N-ацетил-аспартил-глутамат, так і деякі пептиди (числом близько 50): вазопресин, соматостатин, нейротензин та інші.

Нейротрофіни (син Нейротрофічні фактори; англ. Neurotrophins) – родина поліпептидних факторів росту, що здатні індукувати диференціацію клітин-попередниць з утворенням нейронів, а також сигналізувати їм щодо умов виживання та росту. Термін нейротрофін використовується як загальна назва для чотирьох структурно і функціонально пов'язаних субстанцій: фактора росту нервів (англ. Nerve Growth Factor, NGF), мозкового нейротрофічного фактора (англ. Brain Derived Neurotrophic Factor, BDNF), нейротрофіну-3 (англ. Neurotrophin-3, NT-3) і нейротрофіну-4 (англ. Neurotrophin-4, NT-4). Нейротрофіни синтезуються нейронами, гліоцитами, клітинами Шванна, та деякими клітинами-мішенями.

Нейрофізін (англ. Neurophysin) – транспортний білок, який забезпечує доставку гормонів вазопресину і окситоцину від місця їх синтезу у супраоптичних та паравентральних ядрах переднього гіпоталамуса до місць накопичення та вивільнення в кров – нейросекреторних тілець Геррінга нейрогіпофіза.

Нейрофіламенти (англ. Neurofilaments) – проміжні філаменти нейронів, які утворюють цитоскелет аксонів і дендритів; розрізняють нейрофіламенти низької, середньої та високої молекулярної маси (NF-L, NF-M та NF-H відповідно).

Нексин (англ. Nexin) – білок, який утворює поперечні зв'язки між суміжними дублетами мікротрубочок у складі війок.

Нектини (англ. Nectins) – родина білків, які беруть участь у Ca^{2+} -незалежній міжклітинній адгезії: утворенні адгезивних контактів між суміжними епітеліоцитами; вони ж є компонентами хімічних синапсів. В організмі людини і ссавців виявлено чотири типи нектинів, а саме нектин-1, -2, -3, -4. При утворенні адгезивних контактів нектини взаємодіють з кадгеринами.

Нестин (англ. Nestin) – білок, задіяний у процесах нейрогенезу.

Нефрин (англ. Nephtrin) – трансмембранний білок фільтраційного бар'єра нирки, позаклітинні домени якого зв'язуються з щільною діафрагмою, котра закриває фільтраційні щілини між суміжними цитоподіями подоцитів; внутрішньоклітинні домени нефрину кріпляться до актинових філаментів цитоскелета подоцитів.

Нефронектин (англ. Nephronectin) – мультиадгезивний глікопротеїн, що функціонально належить до білків розвитку. Має ділянку зв'язування іонів кальцію. Задіяний у процесах клітинної диференціації. Локалізований у позаклітинному матриксі.

Нідоген (анг. Nidogen) – див. Ентактин.

Ноггін (анг. Noggin, NOG) – білок, який бере участь у розвитку багатьох тканин організму, включаючи нервову тканину, м'язи та кістки. Він є інгібітором кількох морфогенетичних білків кістки, а саме BMP-2, BMP-4, BMP-5, BMP-6, BMP-7, BMP-13 та BMP-14. Це сигнальна молекула, яка виділяється з хорди та регулює активність BMP-4, впливаючи цим на формування сомітів, структурування нервової трубки, формування голови та інших дорсальних структур ембріона, що розвивається.

Норадреналін (анг. Noradrenaline, Norepinephrine) – гормон, який синтезують норепінефроцити – клітини мозкової речовини наднирників. Результатом дії норадреналіну є звуження просвіту судин органів травної системи та шкіри у поєднанні з розширенням судин та посиленням кровоплину серця, м'язів та мозку, розщеплення глікогену та підвищення рівня глюкози в крові. Усі вищезазначені фізіологічні ефекти об'єднують під загальною назвою стрес-синдрому. У ролі нейромедіатора норадреналін використовують постгангліонарні нейрони симпатичного відділу автономної нервової системи. В обох випадках цей гормон активує гормон-чутливу ліпазу адипоцитів, яка розщеплює тригліцериди жировмісних везикул на гліцерин та вільні жирні кислоти, що виводяться у кровоплин та забезпечують енергетичні потреби організму.

Нуклеолін (анг. Nucleolin) – білок ядерця, якому належить ключова роль у ремоделюванні хроматину, транскрипції і дозріванні рибосомної РНК, збиранні рибосом, ядерному експорті і біогенезі рибосом. Нуклеолін зв'язується з ДНК і РНК, діє як ДНК- і РНК-геліказа. Гелікази розділяють ланцюжки дволанцюгової молекули ДНК або внутрішньомолекулярні зв'язки в молекулах РНК, використовуючи енергію гідролізу АТФ або ГТФ; у клітині існує декілька десятків геліказ.

Нуклеопорини (анг. Nucleoporins, Nup) – білки, що формують ядерні пори – наскрізні отвори в ядерній оболонці, крізь які здійснюється обмін речовин між цитоплазмою та нуклеоплазмою. Включають близько 50 різноманітних білків, які утворюють три кільця – цитоплазматичне, центральної рамки та нуклеоплазматичне – кожне з яких складається з восьми білкових субодиниць.

Нуклеостемін (анг. Nucleostemin) – білок, локалізований у ядерці більшості стовбурових клітин, а також у багатьох пухлинних клітинах. Зв'язує білок p53, регулює клітинний цикл і впливає на диференціацію клітин. Знижена або надмірна експресія нуклеостеміну спричиняє зупинку у фазі G1 клітинного циклу.

Нуклеофосмін/B23 (анг. Nucleophosmin/B23) – поліфункціональний білок ядра, активація (фосфорилювання) якого у синтетичній фазі клітинного циклу ініціює подвоєння центріолей.

Нурим (анг. Nurim) – інтегральний білок внутрішньої мембрани ядерної оболонки; бере участь в організації хроматину, ядерній архітектоніці, процесах сигналювання, забезпеченні зв'язку між ядром клітини та її цитоскелетом.

Нюхові рецепторні молекули (анг. Odor receptor molecules) – хеморецептори, які експоновані у плазматичних мембранах нюхових рецепторних нейронів і забезпечують відчуття (ідентифікацію) запахів. Ці рецептори є членами родини родопсिनподібних рецепторів, поєднаних з G-білком. У хребетних вони локалізовані як у війках, так і в синапсах нюхових нейронів, а також в епітелії дихальних шляхів людини. Цікаво, що сперматозоїди також експонують рецептори запаху, які, правдоподібно, орієнтовані на пошук яйцеклітини. Незважаючи на своє різноманіття, нюхові рецептори функціонують однаково: вони утворюють іонні канали – пори, які відкриваються лише тоді, коли рецептори стикаються зі своїми цільовими одорантами (носіями запахів). Коли молекула одоранту взаємодіє з комплементарним рецептором, останній зазнає структурних змін і активує білок G всередині нюхового нейрона; білок G, у свою чергу, активує фермент аденілатциклазу, яка перетворює АТФ у циклічний АМФ (цАМФ), зрештою збуджуючи сенсорні клітини, які ініціюють нюхові відчуття.

О

Обскурин (анг. Obscurin) – білок, що разом з тітином і небуліном належить до родини гігантських сигнальних білків, які стабілізують саркомери в часі їх організації. Мутації генів, що кодують синтез обскурина, супроводжуються розвитком гіпертрофічної кардіоміопатії; порушення функціональної активності обскурина супроводжується низкою міопатій.

Овостацин (анг. Ovostacin) – ензим кортикальних гранул ооцита, який руйнує рецептори ZP2 і ZP3 у складі прозорої зони, що унеможливорює поліспермію. Виділяється шляхом екзоцитозу у процесі кортикальної реакції після penetraції у цитоплазму ооцита ядра першого (і єдиного) сперматозоїда.

Оклюдини (анг. Occludins) – інтегральні білки плазмалемі епітеліальних клітин, які беруть участь в утворенні щільних замикальних контактів: взаємодіють з одноіменними білками, актином, білками ZO-1, ZO-2, ZO-3; формують бар'єри між апікальною та латеральними поверхнями клітин.

Оксид азоту (син. NO; анг. Nitric oxide, NO) – газоподібна сигнальна молекула, що є ключовим месенджером(нейротрансмітером) хребетних, бере участь у різноманітних біологічних процесах. Це біопродукт майже в усіх типах організмів, включаючи бактерії, рослини, гриби, клітини тварин і людини. Біосинтез NO здійснюється ендогенно з L-аргініну, кисню та NADPH різними ензимами синтази оксиду азоту. Ендотелій – клітинне вистелення внутрішньої поверхні кровоносних судин – використовує оксид азоту в якості міорелаксанта, що індукує розслаблення гладких міоцитів артеріол та метартеріол, обумовлює розширення їх просвіту, оптимізуючи кровоплин у тканинах.

Оксид вуглецю (син. Моноксид вуглецю, Чадний газ, CO; анг. Carbon oxide, Carbon monoxide, CO) – ендогенний газ, що утворюється в результаті розпаду гема під дією ензиму гемоксигенази. Хоча довгий час вважався незначним і потенційно токсичним продуктом катаболізму гема, CO тепер визнано ключовою сигнальною молекулою, яка регулює численні серцево-судинні функції. Найновіші дані показують, що моноксид вуглецю є газоподібним медіатором з різноспрямованою біологічною активністю. Він бере участь у підтримці клітинного гомеостазу та багатьох фізіологічних та патологічних процесів, зокрема, має здатність запобігати апоптозу. CO має багато спільних властивостей з іншим визнаним вазодилататором і нейромедіатором – оксидом азоту (NO).

Екзогенний моноксид вуглецю – отруйний легкозаймистий газ без кольору, запаху, смаку та трохи меншої щільності, ніж повітря. Він може утворюватися через несправні системи опалення, що працюють на паливі (дерева, нафта, газ, природний газ, пропан), а також із заблокованих вентиляційних каналів, підключених до цих приладів. Отруєння чадним газом є найпоширенішим видом смертельного отруєння повітрям у багатьох країнах. У фізіології ссавців окис вуглецю є класичним прикладом гормезису, де низькі концентрації служать ендогенним нейромедіатором (газотрансмітером), а високі концентрації є токсичними, що призводять до отруєнь.

Окситоцин (анг. Oxytocin) – гормон, який синтезують нейросекреторні клітини паравентрикулярних та, меншою мірою, супраоптичних ядер переднього гіпоталамуса. Обумовлює скорочення гладких міоцитів м'язової оболонки матки під час пологової діяльності, а також міоепітеліоцитів та міоцитів грудних залоз у реалізації рефлексу молоковіддачі.

Опсини (анг. Opsins) – рецептори, пов'язані з G-білком. Скотопсин входить до складу родопсину – зорового пігмента паличок, фотопсин – компонент йодопсину – зорового пігмента колбочок сітківки ока. У комплексі з 11-цис ретиналем опсини забезпечують перетворення фотона світла в електрохімічний

сигнал. Виявлений нещодавно у гліюцитах сітківки меланопсин бере участь у забезпеченні циркадних ритмів та зіничного рефлексу. Крім світлосприйняття, опсини також можуть «відчувати» температуру, звук, хімічні речовини (зокрема, одоранти – носії запахів).

Опсоніни (анг. Opsonins) – позаклітинні білки, які діють як мітки, полегшуючи клітинам імунної системи пошук речовин чи клітин в організмі, які повинні бути фагоцитовані. Приклади опсонінів включають антитіло IgG – частину імунної відповіді – і молекулу C3b системи комплементу. Кожен з цих елементів має рецептори як для сторонньої частинки, так і для фагоцита-господаря.

Основна міжклітинна речовина (анг. Ground substance) – сукупність глікозаміногліканів, протеогліканів та мультиадгезивних глікопротеїнів зі значним вмістом води, яка заповнює міжклітинні простори сполучної тканини. Високий ступінь гідратації створює сприятливі умови для дифузії малих молекул; у поєднанні з в'язкістю основна речовина служить одночасно наповнювачем і захисним бар'єром від хвороботворних організмів.

Остеоїд (анг. Osteoid) – збагачена колагеном I-го типу незвапнована міжклітинна речовина кісткової тканини. Продукується остеобластами, у процесі остеогенезу підлягає звапнуванню.

Остеоадгерин (син. Остеомодулін; анг. Osteoadherin, Osteomodulin) – специфічний білок кісткової тканини. Зв'язується з кристалами гідроксиапатиту та кератан-сульфатом. Забезпечує міцність кісток на стискання.

Остеокальцин (анг. Osteocalcin) – продукований остеобластами кальцій-зв'язувальний білок; захоплює кальцій з кровоплину; мобілізує і стимулює остеокласти при ремоделюванні кісткової тканини. Рівень остеокальцину в кров'яному ріслі використовують як маркер активності остеобластів. Окрім того, остеокальцин виступає в якості регулятора обміну енергії та глюкози, індукуює продукування тестостерону клітинами Лейдіга в яєчках, тобто має якості гормону.

Остеонектин (анг. Osteonectin) – продукований остеобластами мультиадгезивний глікопротеїн кісткової тканини, який забезпечує зв'язування кристалів гідроксиапатиту кальцію з колагеновими волокнами остеїду.

Остеопонтин (син. Кістковий сіалопротеїн-1; анг. Osteopontin, OPN, Bone SialoProtein-1, BSP-1) – продукований остеобластами мультиадгезивний

високофосфорильований сіалопротейн з високою спорідненістю до кальцію і до зовнішньоклітинних доменів інтегрину. Спочатку був ідентифікований як адгезивний сіалопротейн остеоду, що послужило підґрунтям для постулювання його ролі у формуванні замикальної зони навколо лакун Гавшіпа – ділянок, де відбувається резорбція кісткової тканини остеокластами; це знайшло своє віддзеркалення у назві білка. Пізніше більш детальними дослідженнями було встановлено, що OPN – це всюдисущий розчинний білок, який виробляється різними типами клітин і тканин, і як універсальний цитокін при взаємодії з інтегринами та варіантами CD44 робить значний внесок до складних біологічних процесів, включаючи роль у запаленні, імунних реакціях, загоєнні ран, клітинній адгезії, клітинній міграції та виживанні клітин. Надмірна експресія OPN при захворюванні загострює атеросклероз, запалення, фіброз і прискорює проліферацію ракових клітин.

Остеопротегерин (анг. Osteoprotegerin, OPG) – продукований остеобластами глікопротеїн кісткової тканини, який пригнічує дозрівання остеокластів шляхом зв'язування ліганда RANKL та блокування RANK-RANKL сигнального шляху; також пригнічує резорбтивну активність остеокластів, внаслідок чого знижується рівень Ca^{2+} в крові. Окрім остеобластів, OPG продукують епітеліальні клітини шлунково-кишкового тракту, легень, молочних залоз та шкіри, ендотелію судин, В-лімфоцити та та дендритні клітини. Відповідно до збільшення ареалу клітин-продуцентів OPG, розширилися уявлення щодо його ролі за фізіологічних умов та при патології. Зокрема, було показано, що OPG зв'язує та блокує ліганд TRAIL, відповідальний за індукцію апоптозу в пухлинних, інфікованих і мutowаних клітинах, сприяючи цим розвитку та метастазуванню пухлин. Задokumentована роль OPG у захворюваннях серця, розвитку імунної системи та міжклітинному сигналюванні, психічному здоров'ї, діабеті, профілактиці преекламсії та остеопорозу вагітних, профілактиці звапнування (кальцинозу) кровоносних судин.

Отогелін (анг. Otogelin) – унікальний глікопротеїн внутрішнього вуха: локалізований у складі покривної мембрани спірального (Кортієвого) органа, желатинозних куполів, що ними вкриті ампульні гребені та отолітових мембран плямок маточки і мішечка. З мутаціями генів, що кодують цей білок, пов'язана вроджена глухота (відсутність слуху).

II

Паксилін (анг. Paxillin) – білок, який експресується у зонах фокальних контактів гладких міоцитів і у костамерах посмугованих м'язів; забезпечує зв'язування м'язових клітин та волокон з позаклітинним матриксом. Зв'язування інтегринів з

фокальною адгезин кіназою ініціює каскад реакцій фосфорилювання внутрішньоклітинних білків, що впливає на адгезію, мобільність та експресію генів.

Панкреатичний поліпептид (анг. Pancreatic Polypeptide, PP) – гормон, який синтезують PP-клітини островців Лангерганса підшлункової залози. Стимулює активність головних клітин шлункових залоз, пригнічує секрецію жовчі, панкреатичну секрецію, а також перистальтику тонкої кишки.

Паратироїдний гормон (анг. ParaThyroid Hormone, PTH) – синтезують головні клітини прищитоподібних залоз. Підвищує концентрацію у крові іонів кальцію шляхом збільшення кількості та активації остеокластів, а також у результаті посилення реабсорбції кальцію клітинами дистальних сегментів нефронів та покращення засвоєння Ca^{2+} у тонкій кишці шляхом активації вітаміну D. Секреція PTH узалежнена і контролюється трансмембранним кальцієвим рецептором.

Пендрин (анг. Pendrin) – транспортний білок, який переносить йодиди і хлориди з цитозолу фолікулярних клітин щитоподібної залози до складу колоїду.

Пепсин (анг. Pepsin) – головний травний ензим шлункового соку, який розщеплює білки харчової маси (хімуса) до пептидів; секреція регулюється блукаючим нервом та гормоном секретином. Виробляється пепсин сероцитами власних залоз стравоходу та головними клітинами залоз дна і тіла шлунку у неактивній формі, що має назву пепсиногену; останній активується (перетворюється на пепсин) соляною кислотою шлункового соку шляхом відщеплення кількох N-кінцевих пептидів загальною масою 8,000 Дальтон. Оптимальну дію пепсин має при pH близько 2.0.

Пепсиноген (анг. Pepsinogen) – неактивна форма пепсину.

Пептиди натрійуретичні (анг. Natriuretic peptides) – родина з чотирьох структурно споріднених гормонів/паракринних факторів. Включає передсердний натрійуретичний пептид (анг. Atrial Natriuretic Peptide, ANP), натрійуретичний пептид В-типу (анг. B-type Natriuretic Peptide, BNP), натрійуретичний пептид С-типу (анг. C-type Natriuretic Peptide, CNP), а також натрійуретичний пептид D-типу (анг. D-type Natriuretic Peptide, DNP). Усі вищезначені фізіологічно активні сполуки забезпечують підтримання водно-електролітного балансу та тону судин шляхом посилення діурезу та натрійурезу, що призводить до виведення з організму натрію та води, та, відповідно, зменшення об'єму крові. Разом із тим, кожна із цих сполук має свої специфічні властивості.

Пептид натрійуретичний передсердь (син. Атріопептин, Кардіодилатин, Кардіонатрин, Натрій Уретичний Фактор, НУФ; анг. Atrial Natriuretic Peptide, ANP, Atriopeptin, Cardiodilatin, Cardionatrin, Natrium Uretic Factor, NUF) – пептидний гормон, продукований секреторними кардіоміоцитами передсердь. Пригнічує реабсорбцію води та іонів натрію у нирках, чим обумовлює збільшення діурезу (об'єму сечі), з відповідним зменшенням об'єму циркулюючої крові, а, отже, зменшенням навантаження на серцевий м'яз. ANP ендокринним і паракринним шляхом сигналізує про зниження артеріального тиску та серцевої гіпертрофії, виступає в ролі фізіологічного антагоніста альдостерону та антидіуретичного гормону.

Пептид натрійуретичний В-типу (син. Натрійуретичний фактор В-типу; анг. B-type Natriuretic Peptide, Brain Natriuretic Peptide, BNP) – пептидний гормон, продукований секреторними кардіоміоцитами передсердь. Первинно BNP було виділено з мозку свині – звідси походить його назва, однак його основне місце синтезу та вивільнення, як і передсердного натрійуретичного пептида, знаходяться у передсердях. Фізіологічна дія BNP подібна до такої ANP – спрямована на зменшення об'єму циркулюючої крові, і, відповідно, зниження тиску крові. BNP також діє локально, зменшуючи фіброз шлуночків. При застійній серцевій недостатності продукція як ANP, так і BNP зростає.

Пептид натрійуретичний С-типу (анг. C-type Natriuretic Peptide type, CNP) – локалізується в мозочку, гіпоталамусі, передній частці гіпофіза, нирках, а також у судинному ендотелії, але не в серці. CNP не тільки модулює судинний тонус і артеріальний тиск, але також володіє широким спектром серцево-судинних ефектів, включаючи контроль запалення, ангіогенез, проліферацію гладких міоцитів і ендотеліальних клітин, атеросклероз, скорочувальну здатність кардіоміоцитів, гіпертрофію, фіброз і електрофізіологію серця. Окрім впливу на серцево-судинну систему, CNP стимулює ріст довгих кісток, а також, продукуючись клітинами зернистого шару оваріальних фолікулів, виконує роль інгібітора дозрівання ооцитів.

Пептид натрійуретичний D-типу (анг. D-type Natriuretic Peptide, DNP) – структурно подібний до передсердного натрійуретичного пептиду (ANP), мозкового натрійуретичного пептиду (BNP) і натрійуретичного пептиду С-типу (CNP) і має біологічні властивості, схожі з цими натрійуретичними пептидами. DNP спочатку було виділено з отрути зеленої змії мамби (*Dendroaspis angusticeps*), від якої і походить його назва. DNP є останнім ідентифікованим членом родини натрійуретичних пептидів. DNP-подібна імунореактивність присутня в плазмі крові та міокарді передсердь людини. Рівні DNP підвищені у пацієнтів із серцевою недостатністю, а довенні інфузії синтетичного DNP

індукують натрійурез і підвищують рівень цГМФ сечі, у коронарній артерії та внутрішніх молочних артеріях.

Пептид-промотор запліднення (анг. Fertilization Promoting Peptide, FPP) – субстанція, яка запобігає передчасній капацитазії сперматозоїдів, допоки вони не потрапили у жіночі статеві шляхи.

Первинні медіатори (анг. Primary mediators) – біологічно активні субстанції, які містяться у первинних гранулах мастоцитів до їхньої активації імунотоксинами; включають гепарин, гістамін, хондроїтин сульфат, нейтральні протеази, арил сульфатази, фактори хемотаксису еозинофілів і нейтрофілів.

Передача сигналу (анг. Signal transduction) – відбувається за участі сигнальних молекул, або завдяки безпосередньому контакту між клітиною, що передає сигнал, з клітиною, яка його отримує, або з міжклітинною речовиною. Молекули-передавачі сигналу називають інформаторами першого порядку, або первинними месенджерами. До таких належать продукти синтетичної діяльності клітин – гормони, цитокіни, нейротрансмітери. Роль сигналів можуть також виконувати світлові та звукові хвилі. Великі сигнальні молекули вільно проходити через плазматичну мембрану не можуть, тому вони передають сигнали клітині шляхом залучення мембранних білків-рецепторів, білків-трансдукторів та ефекторних білків-каналоформерів. Найбільш важливим і універсальним інформатором (месенджером) другого порядку (або вторинним месенджером) є іони Ca^{2+} . Наявність у плазматичній мембрані помпи Ca^{2+} забезпечує збільшення або зменшення концентрації іонів Ca^{2+} у цитозолі, ініціюючи різноманітні (іноді цілком протилежні) реакції клітин – проліферацію або загибель, скорочення або розслаблення, і т.п.

Периферин (анг. Peripherin) – білок проміжних філаментів 3-го типу, що експресується головним чином нейронами периферичної нервової системи. У органах центральної нервової системи периферин присутній у нейронах, які мають проєкції на периферичні структури, як от мотонейрони спинного мозку. Розмір, структура та розташування окремих доменів периферину подібні до інших білків проміжних філаментів 3-го типу, таких як десмін, віментин і гліальний фібрилярний кислий білок. Як усі вищезначені білки, периферин може самозбиратися, утворюючи мережі філаментів (сіточки, побудовані з димерів периферину), а також здатний полімеризуватися з нейрофіламентами кількох типів нейронів.

Перицентрин (анг. Pericentrin) – білок, який спільно з гамма-тубуліном, взаємодіючи з «мінус кінцями» мікротрубочок прикріплює їх до центру організації мікротрубочок.

Перлекан (анг. Perlecan) – високогідратований поліаніонний протеоглікан фільтраційної мембрани нирок. Великий гепаран сульфат протеоглікан, який взаємодіє з білками позаклітинного матриксу, факторами росту і рецепторами. Спільно з нідогеном прикріплює ламінін до колагенової мережі базальної мембрани, регулює її пористість, чим впливає на розмір молекул, що підлягатимуть фільтрації; також пригнічує проліферацію гладких міоцитів, підтримуючи таким чином гомеостаз ниркових судин.

Пероксид водню (анг. Hydrogen peroxide, H_2O_2) – сполука, що входить до складу пероксисом; має детоксикаційні та бактерицидні властивості. Зокрема, використовується нейтрофілами і еозинофілами для нищення фагоцитованих ними хвороботворних мікроорганізмів.

Пероксини (анг. Peroxins) – представлені кількома родинами білків, що містяться у пероксисомах. Виконують кілька функцій, включаючи розпізнавання цитоплазматичних білків, які містять сигнали для їхнього транспортування до пероксисом.

Перфори́ни (анг. Perforins) – родина кальцій-залежних білків, що їх продукують цитотоксичні Т-лімфоцити та НК-клітини; визначальною рисою є здатність у присутності іонів кальцію інтегрувати перфорації в оболонку атакованих ними бактерій, інфікованих вірусами чи патологічно змінених власних клітин організму. Руйнування плазматичної мембрани перфоринами супроводжується швидким набряком і лізисом клітин – процесами, які об'єднують під назвою некрозу. Перфори́ни також сприяють вивільненню з ендоплазматичних везикул гранзимів – ензимів, котрі індукують апоптоз – запрограмоване самогубство клітин-мішеней.

Плазма крові (анг. Blood plasma) – рідка частина крові, в якій у завислому стані перебувають формені елементи; 90% об'єму плазми складає вода; 9% – білки (альбуміни, глобуліни, протромбін, фібриноген, білки комплементу, ліпопротеїни); 1% – неорганічні солі, азотисті сполуки, поживні речовини, гази. У тканинах – по виході за межі циркуляторного русла – плазма перетворюється на тканинну рідину; після згортання крові – на сироватку.

Плазмін (анг. Plasmin) – серинова протеаза, яка розчиняє фібринові тромби. Окрім фібринолізу, плазмін розщеплює фібронектин, тромбоспондин, ламінін, фактор фон Віллебранда, активує колагенази, деякі медіатори системи комплементу, і послаблює теку Граафоваго фолікула яєчника, що призводить до овуляції. Плазмін, як і трипсин та гранзим, належить до родини серинових

протеаз. Плазмін синтезують клітини печінки, у кровоплин він надходить у неактивній формі, що має назву плазміногену.

Плакіни (анг. Plakins) – білки, які зв'язують цитокератинові філаменти з напівдесмосомами епітеліальних клітин, а також актинові філаменти з нейрофіламентами сенсорних нейронів.

Плакоглобіни (анг. Placoglobins) – глікопротеїни, які у поєднанні з плакофілінами формують зовнішні щільні бляшки десмосом; плакоглобіни і плакофіліни зв'язують між собою білки десмоплакіни; останні прикріплюються до проміжних цитокератинових філаментів, формуючи внутрішні щільні бляшки десмосом.

Плакофіліни (анг. Placophilins) – глікопротеїни, які спільно з плакоглобінами формують зовнішні щільні бляшки десмосом; зв'язок між плакоглобінами і плакофілінами забезпечують білки десмоплакіни.

Плацентарний лактоген людини (анг. human Placental Lactogen, hPL, human Chorionic Somatomammotropin, hCS) – продукований трофобластом плаценти поліпептидний гормон, структура і функції якого подібні до аналогічних параметрів гормону росту людини. hPL змінює метаболічний стан матері під час вагітності аби полегшити постачання енергії плоду: має антиінсулінові властивості. hPL присутній лише під час вагітності, причому його рівень в сироватці крові матері підвищується у відповідності до збільшення плода та плаценти (максимальний рівень становить 5-7 мг/л).

Плацентарний лактоген є антагоністом інсуліну: подібно до кортизолу він сприяє збільшенню резистентності (зниженню чутливості) до інсуліну, що призводить до збільшення кількості бета-клітин в острівцях Лангерганса і супроводжується підвищенням рівня глюкози в материнській крові. Утилізація глюкози допомагає забезпечити адекватне харчування плода. Хронічна гіпоглікемія матері призводить до підвищення рівня hPL. З голодуванням і виділенням плацентарного лактогену вільні жирні кислоти стають доступними для матері, оскільки вони не здатні проникати через плацентарний бар'єр; відтак плід може використовувати відносно більше глюкози. При тривалому голодуванні материнські кетони, утворені з вільних жирних кислот, проникають через плаценту та можуть використовуватися плодом. Все вищезначене допомагає підтримувати пріоритет харчування плода навіть у разі недоїдання матері.

Плектини (анг. Plectins) – білки, що мають ділянки зв'язування мікротрубочок, актинових і проміжних філаментів; відіграють важливу роль у формуванні та

функціонуванні цитоскелета. При взаємодії з десміном і віментином утворюють тривимірні цитоплазматичні сіточки.

Подоендин (анг. Podoendin) – поверхневий білок подоцитів, сечової поверхні клітин парієтального листка капсули Шумлянського-Боумена, люменальної поверхні судинного ендотелію ниркових клубочків. Бере участь в утворенні і функціонуванні фільтраційного бар'єра.

Подокаліксин (анг. Podocalyxin) – поверхневий сіалоглікопротеїн подоцитів, представник родини трансмембранних сіаломуцинів. Надає негативний заряд цитоподіям подоцитів; забезпечує неспадіння утворених цитоподіями фільтраційних щілин, уможливорюючи цим безперебійне функціонування фільтраційного бар'єра нирки.

Подопланін (білок E11) (анг. Podoplanin) – сильно глікозильований білок типу муцину, локалізований у подоцитах нирок, альвеолоцитах легень, ендотеліоцитах лімфатичних судин. Впливає на розвиток подоцитів, задіяний у підтриманні їхньої форми (має сайти для зв'язування з сіаловими кислотами). Відіграє роль у формуванні зв'язків між серцево-судинною системою та лімфатичною системою. У нервовій тканині співлокалізований з білком нестином. У кістковій тканині подопланін продукують остеоцити у відповідь на механічне навантаження; вважається маркером остеоцитів.

Подоцин (анг. Podocin) – цитоплазматичний білок подоцитів, за посередництва якого внутрішньоклітинні домени нефрину прикріплюються до актинових філаментів подоцитів.

Поліцистин (анг. Polycystin, PC) – мембранний білок, експонований головним чином первинними війками, а також на апікальній поверхні плазмалеми, у складі адгезивних контактів та десмосом епітеліальних клітин. PC-1 містить 11 трансмембранних доменів, у тому числі великий – зовнішньоклітинний, та малий – цитоплазматичний домен. Останній має ділянку у формі змійовика, якою зв'язується з PC-2 – Ca^{2+} -специфічним каналоформним білком плазматичної мембрани. Поліцистин 1 функціонує як механосенсор у складі первинних війок ниркового епітелію, а також реагує на механічні деформації хряща суглобів.

Порини (анг. Porins) – білки, які формують комплекси ядерних пор – наскрізних каналів ядерної оболонки, що сполучають цитоплазму з каріоплазмою. Також поринами називають інтегральні білки зовнішньої мембрани мітохондрій, які

утворюють аніонні канали, що сполучають міжмембранний простір мітохондрій з позамітохондріальною цитоплазмою.

Прегненолон (анг. Pregnenolon) – попередник прогестерону, який утворюється у мітохондріях гранульозо-лютеоцитів з ліпопротеїнів низької щільності.

Предентин (анг. Predentin) – органічний матрикс дентину, який продукують дентинобласти. Після звапнування перетворюється на дентин.

Препроінсулін (анг. Preproinsulin) – багато попередників білків, які підлягатимуть виведенню за межі клітини, націлюються на майбутню секрецію за допомогою N-кінцевого сигнального пептиду. До назви таких білків додається префікс «пре-» – їх називають пре-пробілками, або пре-пропептидами. Сигнальний пептид відщеплюється в ендоплазматичній сітці. Прикладом може слугувати препроінсулін, одинарні поліпептидні ланцюги якого синтезуються бета-клітинами острівців Лангерганса підшлункової залози; після відщеплення пептидних фрагментів перетворюється спочатку на проінсулін, а відтак – після повторного відщеплення – на інсулін, що є зрілою формою гормону.

Препроколаген (анг. Proprocollagen) – синтезовані епітеліальними клітинами одинарні поліпептидні ланцюги, які, на відміну від колагену волокнистого типу, спільно з іншими однойменними молекулами складатимуть основу тривимірних пластинок мережевого колагену. До таких належать колаген IV типу, з якого побудована щільна пластинка, а також колаген VII типу – компонент ретикулярної пластинки базальних мембран.

Препропаратироїдний гормон (анг. Preproparathyroid hormone) – синтезований головними клітинами прищитоподібної залози поліпептидний ланцюг, який після відщеплення першого поліпептидного фрагмента перетворюється на пропаратироїдний гормон, а відтак – після відщеплення другого (меншого) фрагмента – конвертується у зрілий паратироїдний гормон, який підвищує рівень кальцію в крові.

Престин (анг. Prestin) – залежний від напруги інтегральний трансмембранний білок зовнішніх волоскових клітин спірального (Кортієвого) органа, який обумовлює швидке їх вкорочення у відповідь на деполяризацію, внаслідок чого покривна (текторіальна) мембрана опускається і починає контактувати зі стереоциліями внутрішніх волоскових клітин. Конформаційна реакція престину на акустичні сигнали змінює форму клітини, відіграючи важливу роль у сприйнятті звуків спіральним органом. Нокаут або порушення функціонування престину спричиняє втрату слуху.

Пріони (анг. Prions) – неправильно згорнуті (з порушеною об’ємною конфігурацією) білки, які можуть передавати свою здатність до неправильного згортання нормальним варіантам тих самих білків, обумовлюючи загибель клітин, що є їх носіями. Білки можуть спорадично неправильно згорнутися через генетичні мутації або через вплив вже неправильно згорнутого білка. Неправильно згорнуті білки спричиняють розвиток прогресуючої губчастої дегенерації головного мозку у великої рогатої хвороби, хвороби «скрепі» у овець та кіз; у людини пріони обумовлюють розвиток хвороби Кройтцфельда-Якоба.

Проінсулін (анг. Proinsulin) – незріла форма інсуліну, яка утворюється в результаті ензиматичного відщеплення від молекули препроінсуліну кінцевого поліпептидного фрагмента; після видалення з молекули проінсуліну серединного фрагмента утворюється інсулін, який побудований з двох коротких поліпептидних ланцюгів, сполучених дисульфідними зв’язками.

Проколаген (анг. Procollagen) – структурно-функціональний елемент колагенів мереживного типу, до якого належать колагени IV та VII: на відміну від колагенів волокнистого (фібрилярного) типу, кінцеві пептидні фрагменти яких відщеплюються проколаген пептидазами, молекули проколагенів мереживного типу не підлягають означеній обробці ензимами; відтак вони не здатні утворювати волокна, натомість самозбираються у димери, які при взаємодії з іншими димерними молекулами утворюють тривимірні мереживні пластинки, котрі знаходять використання у складі базальних мембран.

Проколаген пептидаза (анг. Procollagen peptidase) – ензим, який відщеплює поліпептидні фрагменти з обох кінців синтезованих поліпептидних ланцюгів проколагену, внаслідок чого утворюються молекули тропоколагену, що є структурно-функціональними одиницями колагенів фібрилярного типу; останні здатні до самозбирання з утворенням фібрил; до колагенів фібрилярного типу належать колагени IX та XII типів.

Пролактин (син. Лактотропний гормон; анг. Prolactin, PRL) – синтезують лактотрофи аденогіпофіза; стимулює секрецію молока грудними залозами.

Проопіомеланокортин (анг. Proopiomelanocortin, POMC) – білковий гормон, що його синтезують базофіли проміжної зони гіпофіза; у складі кортикотропних клітин розщеплюється на адренкортикотропний гормон (АКТГ) та ліпотропний гормон (ЛТГ); у результаті подальшого розщеплення з АКТГ утворюється меланоцитостимулюючий гормон (МСГ), а з ЛТГ – бета-ендорфін.

Пропептиди (анг. Propeptides) – неактивні білки або пептиди, які можна перетворити на їхню активну форму шляхом посттрансляційної модифікації, такої як відщеплення частини молекули або додавання іншої молекули. До назви білка-попередника часто додається префікс «про-». Як приклади можуть слугувати проінсулін і проопіомеланокортин, які є прогормонами, а також проколаген. У випадку із проколагеном, поліпептидні ланцюги-закінчення з обох кінців синтезованих молекул препроколагену, підлягають відщепленню від основного поліпептидного ланцюга за участі ензиму проколаген пептидази; внаслідок цього створюються передумови для самоорганізації новоутворених молекул тропоколагену у потрібну спіраль з трьох альфа-ланцюгів і наступним формуванням колагенових фібрил. Пропептиди також запобігають дотерміновому спонтанному утворенню фібрил у цитоплазмі клітин-продуцентів колагену, що може призвести до незворотних змін.

Простагландини (анг. Prostaglandins) – група фізіологічно активних речовин, що виробляються в дуже малих кількостях клітинами різних тканин людини і тварин. Вперше були виділені з екстракту передміхурової залози (анг. Prostatic gland). Мають різну фізіологічну дію: викликають скорочення гладкої мускулатури (особливо матки), впливають на кров'яний тиск, залози внутрішньої секреції, водно-сольовий обмін, є регуляторами обміну речовин у клітинах. Відомо понад 20 природних простагландинів, які за хімічною структурою поділяють на чотири групи: E, A, B і F. Найактивніші простагландини груп E і F. Попередниками простагландинів є ненасичені жирні кислоти: арахідонова, ліноленова та інші, в молекулах яких міститься по 20 атомів вуглецю. Простагландини, на відміну від гормонів, швидко руйнуються (особливо в легенях, нирках та печінці). Найбагатшим джерелом простагландинів є сім'яна рідина людини. Використовуються як лікувальні засоби, зокрема, для стимуляції пологів.

Простатичні конкреції (син. Крохмальні тільця; анг. Prostatic concretions, Corpora amylacea) – кальциновані глікопротеїни округлої або овальної форми у складі передміхурової залози, вміст яких зростає з віком.

Простациклін (анг. Prostacyclin) – простагландин з родини ейкозаноїдів. Пригнічує активацію тромбоцитів, має виражену судинорозширювальну дію. Продукують простациклін ендотеліоцити гемокапілярів.

Протеїнкінази, активовані мітогенами (син. MAP-кінази; анг. Mitogen Activated Protein Kinases, MAPKs) – протеїнкінази, специфічні для амінокислот серину та треоніну (серин/треонін-специфічні протеїнкінази). MAPKs беруть участь у спрямуванні клітинних відповідей на різноманітні стимули, такі як

мітогени, осмотичний стрес, тепловий шок і прозапальні цитокіни. Вони регулюють функції клітин, включаючи проліферацію, експресію генів, диференціацію, мітоз, виживання клітин і апоптоз. Найближчими родичами MAPKs є циклінзалежні кінази (CDKs).

Протеоглікани (анг. Proteoglycans) – родина макромолекул, які включають серцевинний (коровий) білок з приєднаними до нього ковалентними зв'язками молекулами глікозаміногліканів. Найменші протеоглікани (декорин, бетаглікан) мають молекулярну масу порядку 50,000 Дальтон; молекулярна маса найбільшого протеоглікану (агрекан) досягає 2.5-3 мільйонів Дальтон.

Протеом (анг. Proteome) – сукупність всіх білків клітини, тканини, організму або популяції організмів. Протеом досліджує спеціальна наука протеоміка, що є підрозділом молекулярної біології. Протеом – поняття ширше, ніж геном, особливо у еукаріотів, оскільки білків більше, ніж генів. Це пов'язано з альтернативним сплайсингом генів і посттрансляційною модифікацією білків, наприклад, шляхом глікозилювання або фосфорилювання.

Профілін (анг. Profilin) – малий цитоплазматичний білок, який перешкоджає полімеризації G-актину (запобігає його перетворенню на F-актин) при його низькій концентрації у цитоплазмі, і, навпаки, стимулює полімеризацію G-актину при надмірному вкороченні актинових філаментів.

Р

Резистин (анг. Resistin) – пептидний гормон, продукований макрофагами. Пригнічує активність АМФ-активованої протеїн кінази гепатоцитів; підвищує резистентність до інсуліну; обумовлює гіперглікемію, індукує розвиток ожиріння, хронічні запальні процеси і діабет II-го типу.

Релаксин (анг. Relaxin) – гормон, продукований клітинами плаценти. В часі пологів індукує лізис колагенових волокон волокнистого хряща лобкового симфізу та шийки матки, обумовлюючи цим розширення пологових шляхів та полегшуючи процес народження дитини.

Ренін (анг. Renin) – ензим, що його продукують юстагломерулярні клітини нирки; обумовлює конверсію (перетворення) ангіотензиногену I на ангіотензин I – гормон, який після подальшої модифікації трансформується на ангіотензин II – потужний судинозвужувач (вазоконстріктор), що підвищує тиск крові, а також стимулює синтез і секрецію альдостерону, антидіуретичного гормону та простагландинів.

Реннін (син. Хімосин; англ. Rennin) – ензим класу гідролаз, який виробляється в шлункових залозах ссавців, зокрема, людини. У жуйних тварин виробляється залозами сичуга (четвертого відділу шлунка), звідси одна з його тривіальних назв – сичужний ензим. Виробляється реннін клітинами шлунку у формі неактивного проферменту прохімосину. У кислому середовищі шлункового соку (при $\text{pH} < 5$) та у присутності іонів кальцію, прохімосин активується шляхом відщеплення пептиду, який складається з 42 амінокислотних залишків, і перетворюється на хімосин. У кислому середовищі це відносно стабільний білок, який при $\text{pH} > 7$ втрачає активність. Оптимальна кислотність середовища для природного ренніну 3-4. Первинний субстрат ренніну – білок молока казеїноген, який під дією ензиму гідролізується і розщеплюється до нерозчинного білка казеїну. В результаті основний білок молока залишається в шлунку тривалий час і поволі розщеплюється пепсином.

Ретиналь 11-цис (англ. Retinal 11-cis) – світлочутливий пігмент (хромофор), який у поєднанні з мембранним білком скотопсином утворює родопсин – світлочутливий елемент паличок сітківки ока; під дією світлових променів 11-цис ретиналь зазнає конформаційних змін (перетворюється на повний транс-ретиналь), чим обумовлює активацію скотопсину, що індукує низку послідовних змін, результатом яких є гіперполяризація плазматичної мембрани фотосенсорного нейрона і збудження тринейронного ланцюга сітківки. 11-цис ретиналь є каротиноїдом вітаміну А, відтак тривалий дефіцит цього вітаміну призводить до нездатності бачити в сутінках (нічної сліпоты).

Ретромер (англ. Retromer) – білковий комплекс, що облямовує транспортні везикули, які будуть транспортуватися від транс-Гольджі мережі до плазматичної мембрани. Один із п'яти білкових комплексів (кавеолін, клатрин, COP-I та COP-II, ретромер), що утворюють облямівку транспортних везикул.

Рибозими (англ. Ribozymes) – молекули РНК, які мають здатність подібно до білкових ензимів каталізувати специфічні біохімічні реакції, включаючи сплайсинг РНК у експресії генів. Відкриття рибозимів продемонструвало, що РНК може бути як генетичним матеріалом (як ДНК), так і біологічним каталізатором (як білкові ензими), і дозволило сформулювати гіпотезу щодо важливої ролі РНК в еволюції пребіотичного розвитку реплікувальних систем. Рибозими локалізовані головним чином у складі великих субодиниць рибосом.

Рибонуклеїнові кислоти (син. РНК; англ. RiboNucleic Acids, RNAs) – клас нуклеїнових кислот, лінійних полімерів нуклеотидів, до складу яких входять залишок фосфорної кислоти, рибоза і азотисті основи – аденін, цитозин, гуанін і

урацил. У залежності від функціональної спеціалізації розрізняють РНК матричні, регуляторні, рибосомні та транспортні. Матричні РНК належать до розряду кодувальних, оскільки вони єдині містять транскрипти з кодувальних ділянок ДНК – зафіксовану з використанням генетичного коду інформацію стосовно структури білків. Транскрипти регуляторних, рибосомальних та транспортних РНК є віддзеркаленнями некодувальних сегментів ДНК. Для порівняння будови і функції ДНК і РНК див. також гасло Дезоксирибонуклеїнова кислота.

Рибонуклеїнові кислоти матричні (син. мРНК, Інформаційні РНК; англ. Messenger RiboNucleic Acids, mRNAs) – одноланцюгові РНК, що беруть участь у синтезі білка. мРНК утворюються з матриці ДНК під час процесу транскрипції. Роль мРНК полягає у перенесенні інформації про структуру білка від ДНК з ядра клітини до цитоплазми, де синтетичний апарат клітини зчитує послідовність мРНК і транлює кожен кодон, що складається з триплету нуклеотидів, у відповідну амінокислоту під час збирання пептидного ланцюга. Зрілі матричні РНК утворюються в результаті видалення з первинного транскрипту некодувальних сегментів нуклеотидів (інтронів) і сплайсингу (зрощенні) в один полімерний ланцюг кодувальних сегментів (екзонів).

Рибонуклеїнові кислоти регуляторні (син. регРНК; англ. Regulatory RiboNucleic Acids, regRNAs) – до них належать: (1) мікроРНК (англ. miRNAs) – численна група малих некодувальних сегментів РНК (довжина 19-25 нуклеотидів), які здійснюють контроль експресії генів шляхом блокування біосинтезу білка та експресії генів; окремі представники цієї групи РНК можуть проявляти як протипухлинні властивості, так і сприяти канцерогенезу, оскільки здатні блокувати сигнали до апоптозу; (2) сайленсні (некодувальні) РНК (англ. siRNAs) – малі (20-21 нуклеотидів) некодувальні сегменти РНК у формі подвійної спіралі, які регулюють експресію генів шляхом деградації комплементарних транскриптів мРНК і блокуванням експресії окремих генів; (3) великі некодувальні РНК (англ. lncRNAs) – довгі ланцюги цих транскриптів, що включають 200 і більше нуклеотидів, беруть участь у регуляції канцерогенезу та ембріогенезу; також сприяють інактивації другої Х хромосоми у генотипі жінок; (4) PIWI-асоційовані РНК (англ. piRNAs) – клас малих (25-30 нуклеотидів) некодувальних сегментів РНК, які шляхом взаємодії з білками PIWI, відіграють важливу роль у процесах сперматогенезу.

Рибонуклеїнові кислоти рибосомні (син. рРНК; англ. Ribosomal RiboNucleic Acids, rRNAs) – синтезуються у фібрилярній частині ядерця за участю РНК-полімерази І-го типу; первинний транскрипт містить близько 13000 нуклеотидів. Рибосомні білки числом 70-80 синтезуються у цитоплазмі і транспортуються до ядра через ядерні

пори; вступивши у взаємодію з транскриптом рРНК утворюють рибонуклеопротейнову часточку. Остання у гранулярній частині ядра розщеплюється на менші фрагменти, у тому числі на малу і велику субодиниці пре-рибосом, які через ядерні пори переносяться до цитоплазми, де завершують дозрівання і у складі полісом або гранулярної ендоплазматичної сітки залучаються до синтезу білків.

Рибонуклеїнові кислоти транспортні (син. тРНК; англ. Transfer Ribonucleic Acids, tRNAs) – утворені сегментами РНК завдовжки 76-90 нуклеотидів, що формою нагадують листок конюшини, які доставляють амінокислоти до комплексів рибосом з мРНК у місцях біосинтезу білків. Комплементарність триплетного нуклеотидного кодону в матричній РНК з триплетним нуклеотидним антикодоном транспортної РНК забезпечує долучення амінокислот до складу синтезованих поліпептидних ланцюгів у відповідності до закодованої у молекулах ДНК та мРНК інформації. Таким чином, тРНК є необхідним компонентом процесу трансляції – біосинтезу нових білків.

Рибофлавін (син. Вітамін В₂, Лактофлавін; англ. Riboflavin) – вітамін, що бере участь у процесах росту, пластичному обміні; регуляторно впливає на стан центральної нервової системи, процеси в рогівці, кришталіку ока, забезпечує світловий і кольоровий зір; входить до складу ензимів, які регулюють важливі етапи обміну речовин, позитивно впливає на стан шкіри та слизових оболонок, функції печінки та кровотворення.

Рибофори́ни (син. Рецепторні білки рибосом; англ. Ribophorins, Ribosome receptor proteins) – це куполоподібні трансмембранні глікопротеїни, локалізовані в мембранах гранулярної ендоплазматичної сітки, але відсутні в мембранах гладкої ендоплазматичної сітки. Рибофори́ни прикріплюють 60S субодиницю рибосом до мембрани гранулярної ендоплазматичної сітки.

Рилі́зинг гормони (англ. Releasing hormones) – гормони, що їх синтезують нейросекреторні клітини медіобазальних ядер гіпоталамуса. Включають рилі́зинг гормон гонадотропінів, рилі́зинг гормон кортикотропіну, рилі́зинг гормон пролактину, рилі́зинг гормон соматотропіну.

Рилі́зинг гормон гонадотропінів (англ. Gonadotropin-Releasing Hormone, GnRH) – стимулює секрецію фолікулостимулювального та лютеїнізуючого гормонів базофілами аденогіпофіза.

Рилі́зинг гормон кортикотропіну (англ. Corticotropin-Releasing Hormone, CRH) – стимулює секрецію адренкортикотропіну базофілами аденогіпофіза.

Рилізінг гормон пролактину (анг. Prolactin-Releasing Hormone, PRH) – стимулює секрецію пролактину ацидофілами аденогіпофіза.

Рилізінг гормон соматотропіну (анг. Somatotropin-Releasing Hormone, SRH, Growth Hormone-Releasing Hormone, GHRH) – стимулює секрецію гормону росту соматотропними ацидофілами аденогіпофіза.

Рилізінг гормон тиротропіну (анг. Thyrotropin-Releasing Hormone, TRH) – стимулює синтез і секрецію тиротропного гормону базофілами аденогіпофіза.

Рилін (анг. Reelin) – адгезивний глікопротеїн позаклітинного матриксу нервової тканини, який має сайти зв'язування з іонами цинку та кальцію, регулює міграцію та позиціонування нервових стовбурових клітин у період фетального та раннього післяпологового розвитку, що необхідно для нормального формування кори та інших структур головного мозку. У дорослому мозку рилін регулює позиціонування новоутворених нейронів, а також впливає на роботу механізмів пам'яті та навчання, модулює синаптичну пластичність, посилює та підтримує довготривалу потенціацію, що стимулює розвиток дендритів.

Рідинно-мозаїчна модель (анг. Fluid mosaic model) – описує молекулярну організацію (ультраструктуру) біологічної мембрани.

Родопсин (син. Зоровий пурпур; анг. Rhodopsin) – білок, що експресується в паличках – видозмінених дендритних закінченнях фоточутливих клітин сітківки ока людини і тварин; належить до класу рецепторів, пов'язаних з G-білками. Родопсин дуже чутливий до світла і забезпечує зір за умов слабкої освітленості. При поглинанні фотону (кванта світла) хромофорна група білка (11-цис-ретиналь) ізомеризується в транс-форму, що супроводжується змінами іонного транспорту в фоточутливій клітині та генерацією потенціалу дії.

Рутлетин (анг. Rootletin) – білок, що входить до складу посмугованого корінця війки: має філаментозну будову; фіксує базальне тільце в апікальній частині війчастого епітеліоцита. При мітотичному поділі виконує роль лінкера центріолей центросоми.

С

Саркоглікановий комплекс (анг. Sarcoglycan complex) – включає п'ять трансмембранних білків (α , β , γ , δ , ϵ), що зв'язуються з альфа- і бета-субодиницями дистроглікану та забезпечують сарколему від пошкодження при м'язових скороченнях.

Секретин (анг. Secretin) – гормон, який синтезують ентероендокринні клітини тонкої кишки. Стимулює секрецію води та бікарбонатів клітинами протокової системи підшлункової залози.

Секреторні імуноглобуліни (син. Секреторні антитіла; анг. Secretory antibodies, sIgA) – димерні (дволанцюгові) молекули імуноглобуліну А, присутні в складі слини, слізної рідини, грудного молока, у просвіті травного тракту, носовій порожнині, піхві, кон'юнктиві очей; індивідуальні ланцюги IgA сполучаються у димерні молекули за допомогою J-протеїну, продукованого плазмочитами; від розщеплення ензимами sIgA убезпечують секреторні компоненти, продуковані епітеліальними клітинами.

Селектини (анг. Selectins) – родина молекул клітинної адгезії, які експонуються на люменальній поверхні ендотеліоцитів посткапілярних венул та на поверхні лейкоцитів; після встановлення адгезивного контакту між ними розпочинається підготовка лейкоцитів до виходу за межі гемоциркуляторного русла. Розрізняють три групи селектинів: (1) селектин Е експонується на люменальній поверхні ендотеліоцитів; (2) селектин L – на верхівках складок плазмалеми лейкоцитів; (3) селектин Р – у складі альфа-гранул тромбоцитів та у тільцях Вейбеля-Паладе судинного ендотелію. Селектини усіх трьох груп взаємодіють з вуглеводними детермінантами глікополімерів, що дає право вважати їх членами надродини лектинів.

Сепараза (анг. Separase) – протеолітичний ензим, який розщеплює зв'язувальні (когезійні) комплекси між хроматидами в ділянці центромери, що дає змогу сестринським хроматидам відокремитися в анафазі другого поділу мейозу і переміститися до протилежних полюсів клітини.

Септини (анг. Septins) – родина білків, які віднедавна визнаються новим, четвертим компонентом цитоскелета (окрім мікротрубочок, актинових та проміжних філаментів). Усі септини є ГТФ-зв'язувальними білками, які утворюють гетероолігомерні комплекси та структури вищого порядку, включаючи філаменти та кільця. Дослідження молекулярних функцій септинів встановили їхню роль каркасів для рекрутингу білків і дифузійних бар'єрів для субклітинної компартменталізації в численних біологічних процесах, включаючи поділ клітин і взаємодію господар-мікроорганізм.

Серинові протеази (анг. Serine proteases) – ензими, які активують різноманітні медіатори запалення.

Серотонін (анг. Serotonin) – гормон, який синтезують клітини дифузної нейроендокринної системи (ентерохромафінні клітини) шлунку, тонкої та товстої

кишки; високий вміст цього гормону виявлено у тромбоцитах, мастоцитах, органах центральної нервової системи (гіпоталамічній ділянці та середньому мозку). Серотонін впливає на сон, апетит, когнітивні функції (здатність до запам'ятовування та навчання), настрій, зменшує больові відчуття (його часто описують як гормон радості та щастя); він також модулює дію інших нейромедіаторів.

Сигнал ядерного експорту (анг. Nuclear Export Signal, NES) – забезпечує транспорт макромолекул з ядра до цитоплазми. Є короткими амінокислотними послідовностями експортованих молекул, які зв'язуються з рецепторами – білками експортинами, утворюючи комплекси, які за участю ГТФ-ази транспортуються крізь ядерні пори.

Сигнал ядерної локалізації (анг. Nuclear Localization Signal, NLS) – забезпечує доядерний транспорт молекул з масою понад 60 кілоДальтон. Представлений короткими амінокислотними послідовностями транспортаних білків, здебільшого аргініну або лізину, які зв'язуються з рецепторними білками імпортинами і за участю ГТФ-ази переміщуються через ядерні пори всередину ядра.

Сигнал-розпізнавальна частинка (анг. Signal recognition particle, SRP) – цитозольний рибопротейновий комплекс, який опосередковує зв'язування сигнального пептиду з відповідним рецептором рибосоми у складі гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС), що призводить до зупинки елонгації під час синтезу білка з наступним проникненням сигнального пептиду за участю білків транслокаторного комплексу (транслокону) до внутрішнього компартменту ГрЕС. Подовження пептидного ланцюга відновлюється після розщеплення сигнального пептида сигнальною пептидазою і вивільнення сигнал-розпізнавальної частинки у цитозоль. Див. також Білки докінгові.

Сигнальна пептидаза (анг. Signal peptidase) – ензим локалізований у внутрішньому компартменті гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС), який розщеплює сигнальний пептид, забезпечуючи цим вивільнення сигнал-розпізнавальної частинки і розблокування елонгації пептидного ланцюга під час синтезу білка.

Сигнальний комплекс індукції смерті (анг. Death inducing signaling complex) – комплекс активованих лігандами рецепторів смерті адапторних білків і прокаспаз 8 або 10. Започатковує зовнішній шлях ініціації апоптозу.

Сигнальний пептид (анг. Signal peptide, Signal sequence) – короткий пептид (зазвичай довжиною 15-30 амінокислот), який після зв'язування з сигнал-

розпізнавальною частинкою приєднується до рибосоми у складі гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС) та ініціює початок синтезу білка. Синтез власне білкової молекули розблоковується після проникнення сигнального пептиду через транслокаторний комплекс (транслокон) усередину цистерни ГрЕС, вивільнення сигнальною пептидазою сигнального пептида разом із сигналь-розпізнавальною частинкою.

Сигнальні молекули (анг. Signaling molecules) – за допомогою яких клітина обмінюється інформацією (взаємодіє) сама з собою, іншими клітинами та навколишнім середовищем. Як правило, процес передачі сигналів включає три компоненти: сигнал, рецептор і ефектор. У біології сигнали мають здебільшого хімічний характер, але також можуть бути фізичними ознаками, такими як тиск, напрута, температура або світло. Хімічні сигнали – це молекули зі здатністю зв'язувати та активувати певний рецептор. Ці молекули, які також називають лігандами, хімічно різноманітні, включаючи іони (наприклад, Na^+ , K^+ , Ca^{2+}), ліпіди (наприклад, стероїди, простагландини), пептиди (наприклад, інсулін, АКТГ), вуглеводи, глікозильовані білки (протеоглікани), нуклеїнові кислоти тощо. Пептидні та ліпідні ліганди особливо важливі, оскільки більшість гормонів належать до цих класів хімічних речовин.

Симплекін (анг. Simplekin) – білок з класу фосфопротеїнів, локалізований у складі щільних замикальних контактів та у проміжках каріоплазми, не заповнених гетерохроматином. Задіяний у процесах міжклітинної адгезії, процесингу мРНК.

Синапсин I (анг. Synapsin I) – малий білок, прикріплення якого до резервних синаптичних везикул обумовлює їхню кластеризацію (утворення скупчень); після фосфорилування синапсину синаптичні везикули рухаються до пресинаптичної мембрани, готуючись до вивільнення нейротрансмітера.

Синапсин II (анг. Synapsin II) – у поєднанні з білком rab3a забезпечує прикріплення синаптичних везикул до актинових філаментів.

Синаптобrevін (анг. Synaptobrevin) – інтегральний мембранний білок, який міститься у синаптичних везикулах; спільно з синтаксином і білком SNAP-25 забезпечує злиття мембран синаптичних везикул з плазматичною мембраною пресинаптичної частини аксона та виведення нейромедіатора у синаптичну щілину.

Синаптотагмін (анг. Synaptotagmin) – білок у складі мембран синаптичних везикул, який спільно з синаптофізином забезпечує прикріплення (докінг) синаптичних везикул до пресинаптичної мембрани. За участі синаптотагміну та

транс-SNARE комплексу, при наявності іонів Ca^{2+} між мембранами синаптичних везикул та пресинаптичною мембраною утворюються тимчасові отвори – пори злиття – з діаметром 1 нм, через які нейромедіатори контрольовано вивільняються у синаптичну щілину. Альтернативний процес вивільнення нейромедіатора через пори злиття отримав назву пороцитозу.

Синаптофізин (анг. Synaptophysin) – білок у складі мембран синаптичних везикул, який спільно з синаптотагміном забезпечує прикріплення (докінг) синаптичних везикул до пресинаптичної мембрани.

Синдекани (анг. Syndecans) – родина протеогліканів, серцевинні білки яких виступають в ролі інтегральних білків плазмалем. Внутрішньоклітинні домени синдеканів прикріплюються до актинових філаментів цитоскелета; зовнішньоклітинні домени зв'язуються з макромолекулярними комплексами позаклітинного матриксу. Синдекани фібробластів зв'язують фактори росту і передають їх фібробластам свого мікрооточення. Окрім того, синдекани беруть участь у формуванні та функціонуванні синапсів.

Синемін (анг. Synemin) – білок, при взаємодії якого з десміном і віментином у складі цитоскелета утворюються тривимірні цитоплазматичні сіточки.

Синкоїлін (анг. Syncoilin) – білок проміжних філаментів скелетних м'язів, який утворює контакти з дистробревіном. Підвищений рівень синкоїліну – характерна ознака розвитку нейро-м'язової патології (м'язової дистрофії, різноманітних десмінопатій).

Синтаксин (анг. Syntaxin) – інтегральний мембранний білок пресинаптичної частини аксона; спільно з синаптобревіном і білком SNAP-25 забезпечує злиття синаптичних везикул з пресинаптичною мембраною та виведення нейромедіатора у синаптичну щілину.

Синтрофін (анг. Syntrophin) – білок скелетних м'язів, який спільно з дистробревіном та дистрофіном зміцнює зв'язки між міофібрилами та сарколемою (костамерні ділянки). Окрім того, взаємодіє з ферментом NO-синтазою: стимулює продукцію моноξειду азоту, чим обумовлює розширення просвіту кровоносних судин і посилення м'язового кровоплину.

Синуклеїн альфа (анг. Synuclein alpha) – білок, значна кількість якого присутня у нейронах головного мозку (ділянки фронтальної кори, гіпокампу, смугастого тіла та нюхових цибулин), менші кількості – в серці, м'язах та інших тканинах. У

головному мозку альфа-синуклеїн міститься в основному в закінченнях (терміналях) аксонів пресинаптичних нейронів: взаємодіючи з фосфоліпідами та білками, регулює вивільнення нейромедіаторів синаптичними везикулами, що має вирішальне значення для забезпечення нормальної роботи мозку. Окрім вищезначеної локалізації, присутність альфа-синуклеїну ідентифіковано в ядрах та мітохондріях нейронів, зокрема, ентєральної нервової системи. При хворобі Паркінсона та інших синуклеїнопатіях нерозчинні форми альфа-синуклеїну накопичуються у нейронах у вигляді включень – так званих тільцях Леві.

Сірководень (син. H_2S ; англ. Hydrogen sulfide, H_2S) – сигнальна молекула, яка активно синтезується клітинами і відіграє ключову роль у багатьох фізіологічних процесах, включаючи розширення судин, ангіогенез, нейромодуляцію, цитопротекцію, запалення та апоптоз. Зокрема, H_2S захищає нейрони від окисного стресу, а за умов гіпоксії може сприяти збільшенню продукування АТФ. Нещодавно встановлена роль сірководню у стимулюванні продукції айрезину, спільно з яким H_2S чинить виражений саногенний вплив на серцево-судинну сисіему, упереджуючи розвиток гіпертензії, атеросклерозу, серцевої недостатності, інфаркту міокарду та ішемічно-реперфузійних ушкоджень. Поряд із тим, вплив екзогенного сірководню може мати значний негативний вплив – викликати подразнення очей і дихальної системи, апное (тимчасову відсутність дихання), кому, судоми, запаморочення, головний біль, слабкість, дратівливість, безсоння, розлади шлунка, а у вигляді рідини – обмороження.

Склеростин (англ. Sclerostin) – секреторний глікопротеїн, який продукується майже виключно остеоцитами; вивільняється на поверхню кістки через систему каналців остеоцитів; пригнічує процеси остеогенезу. Вважається біохімічним маркером остеоцитів.

Скотопсин (англ. Scotopsin) – білок, який у поєднанні з 11-цис ретиналем утворює родопсин – світлочутливий комплекс у складі паличок сітківки. Родопсин забезпечує зір у сутінках (отримання чорно-білих зображень).

Соматостатин (англ. Somatostatin) – гормон, який синтезують D-інсулоцити панкреатичних острівців Лангерганса. Пригнічує секреторну активність клітин підшлункової залози (паракринна дія); пригнічує секрецію аденогіпофізом соматотропного (STH) та тироїд-стимулювального (TSH) гормонів, секрецію соляної кислоти парієтальними клітинами шлункових залоз (ендокринна дія).

Соматотропін (син. Гормон росту; англ. Somatotropin, Growth hormone, GH) – пептидний гормон, який синтезують соматотропні клітини аденогіпофіза.

Стимулює ріст, розмноження і регенерацію клітин. Зокрема, стимулює синтез і секрецію протеогліканів хондроцитами, їхню проліферативну активність у метаепіфізарних пластинах довгих кісток, впливаючи таким чином на ріст організму. Також стимулює вироблення інсуліноподібного фактора росту 1 (IGF-1), підвищує концентрацію в крові глюкози та вільних жирних кислот. Рекombінантна форма гормону росту під назвою соматропін використовується як рецептурний препарат для лікування порушень росту дітей і дефіциту гормону росту у дорослих.

Спектрин (анг. Spectrin) – актин-зв'язувальний білок, який забезпечує прикріплення актинових філаментів до плазмалеми, стабілізує термінальну мережу (кінцеву сітку) актинових філаментів епітеліальних клітин, а також утворює шестигранну решітку у примембранній (кортикальній) зоні цитоплазми еритроцитів.

Спермідин (анг. Spermidine) – виділена зі сперми поліамінна сполука, яка чинить вплив на низку життєво важливих біологічних процесів: підтримує мембранний потенціал, контролює рН і об'єм клітини. Спермідин вважають «агентом довголіття» завдяки різноманітним механізмам його дії, серед яких автофагія, зменшення запалення, метаболізм ліпідів і регуляція росту, проліферації та смерті клітин. В експерименті на тваринах нещодавно було продемонстровано омолоджувальний вплив спермідину на жіночу статеву систему, зокрема, покращення якості ооцитів та підвищення фертильності старих мишей.

Сплайсинг (анг. Splicing) – процес у молекулярній біології клітини, у якому створений транскрипт інформаційної РНК-попередника (пре-мРНК) перетворюється на зрілу інформаційну РНК (мРНК). Він працює шляхом видалення всіх інтронів (некодуючих ділянок РНК) і з'єднання екзонів (кодуючих ділянок). Для ядерно-кодованих генів сплайсинг відбувається в ядрі під час або відразу після транскрипції. Для тих еукаріотичних генів які містять інтрони, зазвичай необхідний сплайсинг для створення молекули мРНК, яку можна транлювати в білок. Сплайсинг багатьох еукаріотичних інтронів відбувається в серії реакцій, які каталізуються комплексом малих ядерних рибонуклеопротейнів – так званою сплайсосомою. Існують самосплайсингові інтрони – рибозими, які можуть каталізувати власне виокремлення з материнської молекули РНК. Сукупність процесів транскрипції, сплайсингу та трансляції, які забезпечують експресію генів, отримала назву центральної догми молекулярної біології.

Сплайсосома (анг. Spliceosome) – це великий рибонуклеопротейновий комплекс, що міститься переважно в ядрі еукаріотичних клітин. Сплайсосома складається з

малих ядерних РНК і численних білків: малі молекули ядерної РНК зв'язуються зі специфічними білками, утворюючи малий ядерний рибонуклеопротейновий комплекс, який, у свою чергу, поєднується з іншими аналогічними структурами, утворюючи великий рибонуклеопротейновий комплекс, який називається сплайсосомаю. Сплайсосома видаляє інтрони з транскрибованої пре-мРНК; цей процес отримав назву сплайсингу.

Стеркобілін (анг. Stercobilin) – жовчний пігмент що утворюється в результаті деградації білірубину в процесі кишкового травлення (кінцевий продукт катаболізму гема). Це окислена форма стеркобіліногену, походить переважно від декон'югації та відновлення білірубину бактеріями кишкової флори. Ця речовина виводиться з калом і обумовлює його забарвлення.

Стоп кодон (анг. Stop codon) – у молекулярній біології – це кодон (триплет нуклеотидів у інформаційній РНК), який сигналізує про припинення процесу трансляції білка.

Сурфактант (анг. Pulmonary surfactant) – продукт синтетичної діяльності альвеолоцитів (пневмоцитів) II типу. Складається з фосфоліпідів і білків – сурфактантних апопротейнів, серед яких розрізняють сурфактантні протеїни А, В, С, D (анг. Surfactant proteins A, B, C, D). Сурфактант вкриває внутрішню поверхню легених альвеол, убезпечуючи їх від ателектазу (спадіння) та трансудації рідини з прилеглих гемокапілярів. У дотерміново народжених дітей з дефіцитом сурфактанту розвивається респіраторний дистрес синдром новонароджених, що при відсутності адекватного лікування призводить до смерті від асфіксії.

Т

Талін (анг. Talin) – цитоплазматичний білок, за посередництва якого інтегрини плазматичних мембран зв'язуються з вінкуліном і актиновими філаментами цитоскелета.

Тартрат-резистентна кисла фосфатаза (анг. Tartrat-Resistent Acid Phosphatase, TRAP) – селективний біохімічний маркер остеокластів.

Тастанти (анг. Tastants) – хімічні сполуки, розчинені у водному середовищі (слині), які при взаємодії з каналотвірними білками або рецепторами смакових клітин обумовлюють активацію смакових нервових шляхів і смакові відчуття.

Тектини (анг. Tektins, TEKts) – білки цитоскелета, які містяться у війках і джгутиках як структурні компоненти зовнішніх дублетів мікротрубочок, а також

присутні в центріолях і базальних тільцях. Тектини утворюють філаментозні структури діаметром 2-3 нм і складаються з двох альфа-спіральних сегментів; необхідні для підтримання структурної цілісності мікротрубочок, а також убезпечення останніх від надмірного згинання. Включають ТЕКТ1, ТЕКТ2, ТЕКТ3, ТЕКТ4, ТЕКТ5.

Текторин (анг. Tectorin) – специфічний глікопротеїн мембранних структур внутрішнього вуха: покривної (текторіальної) мембрани спірального (Кортієвого) органа, желатинозних куполів ампульних гребенів та отолітових мембран плямок маточки і мішечка. Мутації гена, що кодує цей білок, обумовлюють вроджене порушення слуху.

Теломераза (син. Термінальна трансфераза; анг. Telomerase, Terminal transferase) – рибонуклеопротейн, який додає залежну від виду послідовність повторів теломер до 3'-кінця теломерів. Теломер – це область повторюваних послідовностей нуклеотидів на кожному кінці хромосом більшості еукаріот, які захищають кінці хромосом від пошкоджень ДНК або від злиття з сусідніми хромосомами. Теломераза – це ензим зворотної транскриптази, який несе власну молекулу РНК, що використовується як матриця при подовженні теломерів. Теломераза активна в гаметах і більшості ракових клітин, але зазвичай відсутня в більшості соматичних клітин. Відсутність теломераз призводить до вкорочення теломерів приблизно на 200 нуклеотидів при кожному поділі клітини аж до повного припинення майбутніх мітозів. Означений процес є однією з причин старіння клітин та організму в цілому (реплікаційне старіння).

Теломери (анг. Telomeres) – розташовані на обох кінцях хроматид ділянки ДНК, що складаються з повторюваних послідовностей азотистих основ, але не утворюють генів. Такою послідовністю може бути фрагмент (ТТАГГТ). Теломери запобігають злиттю кінців хромосом та розщепленню їхніх ДНК нуклеазами. Кожного разу, коли клітина ділиться, теломери стають трохи коротшими. Після 50-60 поділів клітини вони настільки вкорочуються, що клітина більше не здатна до успішних поділів і гине. У клітинах пухлин теломери можуть відбудовуватися при допомозі теломераз, що робить їх практично безсмертними.

Тенасцин (анг. Tenascin) – глікопротеїн позаклітинного матриксу, який має сайти для зв'язування фібронектину та трансмембранного протеоглікану синдекану; забезпечує взаємозв'язок клітин з їхнім мікрооточенням.

Термогенін (анг. Thermogenin) – білок внутрішньої мембрани мітохондрій багатопухирчастих (коричневих) адипоцитів: за наявності вільних жирних

кислот пропускає потік протонів з міжмембранного простору всередину матриксу мітохондрій оминаючи АТФ-синтазні комплекси, внаслідок чого замість синтезу АТФ генерується тепло.

Тестостерон (анг. Testosterone) – чоловічий статевий гормон, який синтезують клітини Лейдіга (інтерстиційні гландулоцити яєчок) під впливом лютеїнізуючого гормону аденогіпофіза. Іншим джерелом тестостерону служить продукований клітинами сітчастої зони кори надниркових залоз дегідроепіандростерон, який трансформується у тестостерон.

Тимін (син. 5-метилурацил; анг. Thymine) – одна з чотирьох азотистих основ у нуклеотидах ДНК (дезоксирибонуклеїнової кислоти), які позначаються літерами G-C-A-T (Гуанін-Цитозин-Аденін-Тимін). У РНК тимін замінений на азотисту основу урацил.

Тимозин (анг. Thymosin) – малий цитоплазматичний білок, який, зв'язуючись з молекулами G-актину, запобігає їх полімеризації (утворенню F-актину).

Тироглобулін (анг. Thyroglobulin) – білок, який синтезують тироцити Т (фолікулярні клітини) щитоподібної залози та який накопичується в її структурно-функціональних одиницях – фолікулах – як колоїд. Через реакцію з ферментом тиропероксидазою, йод ковалентно зв'язується з тирозиновими залишками молекули тироглобуліну, формуючи монойодтирозин та дийодтирозин. Діючі тироїдні гормони – тироксин (тетрайодтиронін, Т4) та трийодтиронін (Т3) – утворюються в результаті об'єднання двох молекул дийодтирозинову, або дийодтирозинову з монойодтирозином відповідно. Вихід тироїдних гормонів у мікроциркуляторне русло відбувається за наступною схемою: фрагменти тироглобуліну фагоцитуються тироцитами; йодовані молекули тироглобуліну розщеплюються протеазами лізосом, внаслідок чого Т3 та Т4 потрапляють в цитоплазму тироцитів; відтак тироїдні гормони через базолатеральну мембрану тироцитів виводяться у кровоплин.

Тирозин (анг. Tyrosin) – одна із двадцяти амінокислот, з яких побудовані білки організму людини і тварин. При йодуванні утворюють моно- та дийод-тирозини, що є попередниками тироїдних гормонів – трийодтироніну (Т3) та тетрайодтироніну (тироксину, Т4).

Тирозиназа (анг. Tyrosinase) – ензим, продукований меланоцитами епідермісу, який ініціює синтез меланіну; меланоцити, локалізовані біля волосяних цибулин, скеровують синтезований ними меланін до кіркової речовини волосся, чим

впливають на його колір; пов'язане з віком зниження продукції меланіну цими клітинами є одним із чинників посивіння волосся.

Тироїд-стимулювальний гормон (син. Тиротропін; англ. Thyroid-Stimulating Hormone, TSH, Thyrotropin) – синтезують нейросекреторні клітини ядер медіобазального гіпоталамуса, а в часі вагітності – ще й синцитіотрофобласт плаценти (Хоріонічний тиротропін; англ. Chorionic thyrotropin); TSH стимулює синтез, накопичення і вивільнення тироїдних гормонів – тироксину та трийодтироніну.

Тироксин (син. Тетрайодотиронін, T₄; англ. Thyroxine, Tetraiodothyronine, T₄) – гормон, який синтезують тироцити Т (фолікулярні клітини) щитоподібної залози; тироксин разом із трийодтироніном (T₃) регулюють процеси основного обміну організму.

Титін (англ. Titin) – білок, який формує решітчасту структуру, що забезпечує фіксацію міозинових філаментів в ділянці М та Z дисків (ліній) міофібрил.

Тіамін (син. Вітамін В₁; англ. Thiamine) – в організм людини і більшості тварин тіамін надходить з їжею. Його нестача в раціоні спричинює гіповітаміноз, а відсутність призводить до розвитку хвороби бері-бері, що характеризується ураженням периферичних нервів, серцево-судинної, травної та м'язової систем. Фізіологічне значення тіаміну зумовлюється його участю в процесах обміну речовин; він необхідний для утворення ацетилхоліну – нейромедіатора, який передає нервові імпульси.

Трансдуцин (англ. Transducin) – білок, присутній у паличках і колбочках сітківки хребетних, що є важливим чинником світлосприйняття. Це тип гетеротримерного G-білка з різними α -субодиницями у паличкових і колбочкових фоторецепторах. Світло призводить до конформаційних змін родопсину, що, у свою чергу, обумовлює активацію трансдуцину; останній активує фосфодіестеразу, що призводить до розпаду циклічного гуанозинмонофосфату (цГМФ). Інтенсивність потенціалу дії прямо пропорційна кількості активованих молекул трансдуцину.

Транслокон (син. Транслокаторний комплекс; англ. Translocon, Translocator complex) – білковий комплекс, пов'язаний із транслокацією (переміщенням) поліпептидів через мембрани. У еукаріот цей термін найчастіше стосується комплексу, який переносить новоутворені поліпептиди з націлювальною сигнальною послідовністю із цитозолу у внутрішній (люменальний) простір ендоплазматичної сітки. Процес транслокації вимагає перетину білком

гідрофобного біліпідного шару. Той самий комплекс також використовується для інтеграції новоутворених білків у власне мембрану.

Транспортери (анг. Carriers) – молекулярні помпи, які видаляють за межі клітини молекули та неорганічні іони. Залежно від джерел енергії, яку вони використовують при цьому, поділяються на транспортери, що зуживають енергію гідролізу АТФ; RND- та SMR-родин транспортерів резистентності, які надають лікарську стійкість до широкого спектру токсичних сполук, видаляючи їх із клітин. Дві останні групи транспортерів використовують енергію електрохімічного градієнта для перепомповування іонів.

Транспортери глюкози (анг. GLUcose Transporter, GLUT) – велика група мембранних білків, які сприяють транспорту глюкози через плазматичну мембрану шляхом полегшеної дифузії. Оскільки глюкоза є життєво важливим джерелом енергії, ці транспортери присутні в усіх типах клітин. GLUT є типом уніпортерного транспортного білка.

Трансферин тестикулярний (анг. Transferrin testicular) – апопротеїн, що його синтезують клітини Сертолі яєчка; транспортує іони заліза з сироватки крові до звивистих сім'яних трубочок, де залізовмісним металопротеїназам належить важлива роль в утворенні щільних контактів між відростками суспендоцитів (відмежуванні базального та адлюменального компартментів).

Трансферини (анг. Transferrins) – група залізоzv'язувальних глікопротеїнів плазми крові, які контролюють вміст вільного заліза у біологічних рідинах. Головним місцем синтезу трансферину є печінка, хоча він також продукується в інших тканинах та органах. Головною функцією трансферину є транспортування заліза від місць його абсорбції у дванадцятипалій кишці та макрофагів крові в інші місця організму. Трансферин відіграє ключову роль у процесі формування нових еритроцитів. Трансфериновий рецептор допомагає підтримувати гомеостаз заліза в клітині контролюючи транспортування трансферин-zv'язаного заліза.

Тригліцериди (анг. Triglycerides) – органічні речовини, продукти естерифікації карбонових кислот і трьохатомного спирту гліцерину. В живих організмах виконують структурну та енергетичну функції: вони є основним компонентом клітинних мембран, а у включеннях адипоцитів зберігається енергетичний запас організму. Ліпідні включення у формі однієї великої краплі заповнюють увесь позаядерний вміст однопухирчастих (білих) адипоцитів; у складі багатопухирчастих (бурих) адипоцитів та гепатоцитів – у

формі численних цитоплазматичних ліпидовмісних везикул. При засвоєнні з травного тракту утворюються хіломікрони – ліпідні крапельки в оточенні білкових молекул.

Трийодотиронін (син. Т3; анг. Triiodothyronine, T3) – гормон, який синтезують тироцити Т (фолікулярні клітини) щитоподібної залози; трийодотиронін та тироксин під спільною назвою тироїдних гормонів регулюють процеси основного обміну організму.

Трипсин (анг. Trypsin) – ензим, продукований екзокриноцитами підшлункової залози; розщепляє молекули білків до коротких пептидів; у складі панкреатичного соку у формі проензима трипсиногену (неактивна форма, заблокована трипсиновим інгібітором) виводиться до дванадцятипалої кишки, де активується і починає проявляти свої властивості ензима.

Трихогіалін (анг. Trichohyalin) – білок проміжних мікрофіламентів епітеліальних клітин з інтенсивним експонуванням в клітинах внутрішньої кореневої піхви волосяного фолікула та мозкової речовини довгого волосся. Також присутній у клітинах зернистого та рогового шару епідермісу, в епідермісі крайньої плоти новонароджених, твердому піднебінні, матриксі нігтя, ниткоподібних сосочках язика та у передшлунку гризунів. Трихогіалін утворює часті зв'язки між головками та хвостовими ділянками кератинових поліпептидів і, таким чином, бере участь у перехресному зшиванні проміжних кератинових мікрофіламентів. Він також виконує функцію головного підсилювального білка, що з'єднує перехресні містки, для забезпечення бар'єрної структури клітинної оболонки і бере участь у координації її структури. Загалом трихогіалін посилює механічну міцність різноманітних структур – похідних епітелію (як от волосся та нігтів). Належить до родини S100 злитних білків.

Трицелюлін (анг. Tricellulin) – білок родини ангулінів, присутній у щільних замикальних контактах кутових ділянок, де три епітеліальні клітини контактують між собою.

Тромбін (анг. Thrombin) – важливий компонент системи згортання крові людини і тварин; належить до ензимів класу гідролаз, групи серинових протеаз; каталізує гідроліз пептидних зв'язків, утворених залишками аргініну і лізину. Задіяний у таких біологічних процесах, як зсідання крові, гостра фаза запалення; прискорює агрегацію тромбоцитів; має сайт для зв'язування з іонами кальцію, у присутності яких конвертує фібриноген до фібрину. У фізіологічних умовах перебуває у формі протромбіну.

Тромбоксани (анг. Thromboxanes) – фактори зсідання крові та модулятори запалення: тромбоксан A_2 індукує агрегацію тромбоцитів, має виражені судинозвужувальні властивості; тромбоксан B_2 – неактивна форма тромбоксанів.

Тромбопластин (анг. Thromboplastin, TPL) – утворюється з клітинних мембран і є сумішшю фосфоліпідів і тканинного фактора, стимулюючи його активність, чим обумовлює згортання крові шляхом каталізації перетворення протромбіну в тромбін. Тромбопластин виявлено в різних тканинах, особливо багато його в мембранах тромбоцитів.

Тромбопоетин (син. Фактор росту та розвитку мегакаріоцитів; анг. Thrombopoietin, Macrophage Growth and Differentiation Factor, MGDF) – глікопротеїновий гормон, що виробляється гепатоцитами та клітинами синусоїдів печінки, клітинами проксимальних ниркових трубочок та стромальними клітинами червоного кісткового мозку. Стимулює проліферацію та диференціювання мегакаріоцитів – клітин кісткового мозку, від яких відбруньковуються тромбоцити.

Тромбоспондини (анг. Thrombospondins, TSPs) – родина поліфункціональних білків, яка включає п'ять ізомерів (TSP-1, TSP-2, TSP-3, TSP-4, TSP-5). TSP-1 вперше було виділено з тромбоцитів, оброблених тромбіном, тому він отримав назву «тромбін-чутливого білку». Пізніше залежність від тромбоспондинів була виявлена у багатьох фізіологічних процесах, включаючи ангіогенез, пренатальний синаптогенез, апоптоз, активацію TGF- β та імунну регуляцію, що дозволило трактувати ці білки як поліфункціональні.

Тропоеластин (анг. Tropoelastin) – розчинний білок-попередник еластину, який перетворюється на нерозчинний фібрилярний еластин у результаті утворення десмозинових перехресних зв'язків – ковалентних зв'язків між чотирма залишками лізіну двох суміжних молекул еластину.

Тропоколаген (анг. Tropocollagen) – структурно-функціональна одиниця фібрилярних (волокнистих) колагенів: складається з трьох спірально закручених альфа-ланцюгів. Молекулярний тропоколаген утворюється у міжклітинному середовищі після відсікання проколаген пептидазами пропептидних сегментів з обох кінців молекули проколагену; відтак новоутворені вкорочені молекули тропоколагену спонтанно самозбираються у фібрили з характерною 67 нм посмугованістю. Формування фібрилярної структури обумовлено утворенням ковалентних зв'язків між залишками лізіну та гідроксилізіну взаємоприлеглих поліпептидних ланцюгів. Так побудовані колагени I, II, III, V та XI типів.

Тропоміозин (анг. Tropomyosin) – лінійний білок м'язової тканини, який шляхом зв'язування з актиновими філаментами блокує їхню взаємодію з міозиновими філаментами. За присутності іонів кальцію взаємодія між актиновими і міозиновими філаментами поновлюється, що, при наявності молекул АТФ супроводжується феноменом їх взаємного ковзання з відповідним скороченням міофібрил м'язових клітин чи волокон. У епітеліальних клітинах з мікрворсинками тропоміозин та міозин II локалізуються у складі термінальної мережі (кінцевої сітки): взаємодія з актиновими філаментами супроводжується скороченням апікальних ділянок цих клітин та розширенням проміжків між сусідніми мікрворсинками, що оптимізує процеси всмоктування.

Тропомодулін (анг. Tropomodulin) – білок м'язової тканини, який покриває «мінус кінці» актинових філаментів саркомерів, убезпечуючи їх від зміни довжини, що мало б негативний вплив на процес скорочення м'язів.

Тропонін (анг. Troponin, Tn) – білок побудований з трьох субодиниць: субодиниця TnT зв'язується з тропоміозином; субодиниця TnC зв'язує іони Ca^{2+} ; субодиниця TnI регулює процеси актин-міозинової взаємодії. При розслабленні м'язів (за відсутності Ca^{2+}) молекули тропоміозину блокують взаємодію актинових та міозинових філаментів. При зв'язуванні Ca^{2+} з молекулою тропоніну конформаційні зміни останньої відмикають ділянки контактів між актиновими та міозиновими філаментами, що уможливорює скорочення м'язів (за наявності енергії АТФ). Субодиниці TnT та TnI тропонінового комплексу надходять у кровоплин зі зруйнованих кардіоміоцитів починаючи від 3-12 год упродовж двох тижнів після перенесеного інфаркту міокарда. Відтак виявлення підвищеного рівня TnI вважається нині найбільш достовірним діагностичним маркером перенесеного інфаркту міокарда.

Тромбоспондини (анг. Thrombospondins, TSP) – родина поліфункціональних білків. Складається з тромбоспондинів 1-5, які можуть бути розділені на дві підгрупи: А, яка містить TSP-1 і TSP-2, і В, яка містить TSP-3, TSP-4 і TSP-5. TSP-1 вперше було виділено з тромбоцитів, стимульованих тромбіном, і тому було названо «тромбін-чутливим білком». З моменту першої ідентифікації функції TSP-1 були виявлені в багатьох біологічних процесах, включаючи остеогенез, ангіогенез, синаптогенез, апоптоз, активацію TGF-бета та імунну регуляцію.

Тубуліни (анг. Tubulins) – надродина глобулярних білків, яка включає шість родин, а саме, альфа-(α), бета-(β), гамма-(γ), дельта-(δ), епсилон-(ϵ) і дзета-(ζ) тубулінів. Найбільше практичне значення мають альфа-, бета- і гамма-тубуліни, з яких побудовані мікротрубочки цитоскелета, а з них, відповідно, центри

організації мікротрубочок, центріолі, аксоними війок, джгутиків та ростучих аксонів нервових клітин, базальні тільця епітеліоцитів, мітотичні веретена під час поділу клітин. Альфа- і бета-тубуліни, зв'язуючись між собою, утворюють димери, з яких за присутності гуанозинтрифосфату (ГТФ) та іонів магнію (Mg^{2+}) шляхом полімеризації формуються протофіламенти. Кожна мікротрубочка побудована з 13 протофіламентів, які перебувають у динамічній рівновазі між процесами видовження (додаткової полімеризації на «плюс-кінці») та вкорочення (деполімеризації на «мінус-кінці»). Центри організації мікротрубочок містять сотні кілець побудованих з гамма-тубуліну, які послугують матрицею для самозбирання мікротрубочок, блокують їх деполімеризацію, служать ідентифікаторами їхніх «мінус-кінців». Дельта-(δ), епсилон-(ϵ) і дзета-(ζ) тубуліни асоційовані з центрами організації мікротрубочок та базальними тільцями. Див. також гасла Мікротрубочки, Тільця базальні, Центр організації мікротрубочок, Центріолі у другій частині цього компендіуму.

Туфтеліни (анг. Tuftelins) – білки, які синтезуються амелобластами і разом з амелобластином, амелогеніном та енамельіном забезпечують утворення зубної емалі. Локалізуються поблизу дентинно-емалевого з'єднання, ініціюють кристалізацію гідроксиапатиту кальцію; у зрілій емалі зберігаються в складі емалевих пучків.

У

Убіквітин (анг. Ubiquitin) – поліпептидний ланцюг з 76 амінокислот, який використовується клітинами в якості мітки для маркування патологічно змінених або пошкоджених білків, котрі підлягають деградації у протеасомах. Процес маркування таких білків отримав назву убіквітинації: він включає приєднання кількох молекул убіквітину до залишків ϵ -аміногрупи амінокислоти лізину білків-кандидатів на протеасомну деградацію, у результаті якої білки розрізаються на фрагменти з 7-8 амінокислот, котрі так само як і молекули убіквітину, стають придатними для рециклізації (повторного використання).

Убіквітин-активувальні ензими E1 (анг. E1 ubiquitin-activating enzymes) – каталізують перший крок у реакції убіквітинування, яка (серед іншого) може націлити білок на деградацію через протеасому. Цей ковалентний зв'язок убіквітину або убіквітиноподібних білків з цільовими білками є основним механізмом для регуляції функції білка в еукаріотичних клітинах. Багато процесів, таких як поділ клітин, імунна відповідь і ембріональний розвиток, також регулюються посттрансляційною модифікацією убіквітином і убіквітин-подібними білками.

Убіквітин-кон'югувальні ензими E2 (анг. E2 ubiquitin-conjugating enzymes) – виконують другий крок у реакції убіквітинування, яка спрямована на деградацію білків через протеасоми. Після того, як білок позначено однією молекулою убіквітину, додаткові етапи убіквітинування утворюють поліубіквітиновий ланцюг, який розпізнається регуляторною частинкою 19S протеасоми; цим індукується АТФ-залежне розгортання цільового білка, що відкриває йому прохід у 20S серцевину протеасоми, де протеази розкладають мішень на короткі пептидні фрагменти для подальшої рециклізації (переробки клітиною).

Убіквітин лігази E3 (анг. E3 ubiquitin ligases) – взаємодіють як з цільовим білком, так і з ензимом E2, і таким чином надають субстратну специфічність E2. Зазвичай E3 поліубіквітують свій субстрат ланцюгами убіквітину, пов'язаними з Lys48, націлюючись на субстрат для руйнування протеасомою. Окрім того, убіквітування E3 лігазами впливає на різноманітні сфери клітинного циклу, опосередковуючи деградацію циклінів, а також білків-інгібіторів циклін-залежної кінази, залучене до відновлення ДНК і клітинного сигналювання.

Урогастрон (анг. Urogastrone) – див. Фактор росту епідермісу.

Уромодулін (син. Білок Тамма-Хорсфала; анг. Uromodulin, Tamm-Horsfall protein, UMOD) – білок, який синтезують клітини товстого висхідного сегменту петлі Генле нефронів. Задіяний у такому процесі, як альтернативний сплайсинг. Регулює процес реабсорбції NaCl, має здатність концентрувати сечу. Запобігає розвитку сечокам'яної хвороби і забезпечує захист сечових шляхів від інфекції.

Уроплакіни (анг. Uroplakins) – білки, з яких побудовані так звані «затверділі бляшки» умбрелоцитів – поверхневих клітин слизової оболонки сечового міхура, що запобігають ушкодженню клітин гіпертонічною сечею, а також убезпечують від розведення сечі в часі її накопичення у сечовому міхурі.

Ф

Факінін (анг. Phakinin) – білок проміжних філаментів кришталікових волокон очного яблука.

Фактор активації тромбоцитів (анг. Platelet Activating Factor, PAF) – потужний активатор фосфоліпідів і медіатор багатьох функцій лейкоцитів, агрегації та дегрануляції тромбоцитів, запалення та анафілаксії; збільшує проникність судин, обумовлює скорочення гладких міоцитів малих бронхів, служить хематрактантом еозинофілів та нейтрофілів, бере участь у генерації окисного вибуху. Виробляється постійно у невеликій кількості ендотеліоцитами,

нейтрофілами, моноцитами, макрофагами, а також тромбоцитами; при запаленні, у відповідь на специфічні подразники, продукція PAF зростає.

Фактор фон Віллебранда (анг. von Villebrand factor) – великий мультимерний глікопротеїн, присутній у плазмі крові, який постійно виробляється ендотелієм та мегакаріоцитами (міститься, відповідно, в тільцях Вайбеля–Паладе ендотеліоцитів та в альфа-гранулах тромбоцитів). Фактор фон Віллебранда сприяє взаємній адгезії тромбоцитів з утворенням тимчасових тромбів та адгезії останніх до стінки кровоносної судини у місці її ушкодження, забезпечуючи зупинку кровотечі. Хвороба фон Віллебранда – найпоширеніший спадковий розлад зсідання крові у людей: зниження рівня фактора фон Віллебранда супроводжується збільшенням тривалості кровотечі; підвищення його рівня в плазмі крові внаслідок змін ендотелію, що спостерігається при багатьох серцево-судинних, пухлинних та метаболічних захворюваннях, підвищує ризик тромбозу.

Фактор-інгібітор пролактину (анг. Prolactin inhibitory factor, PIF) – пригнічує продукцію пролактину; синтезується нейросекреторними клітинами мадіобазального гіпоталамуса.

Фактор Касла (син. Внутрішній антианемічний фактор; анг. Gastric intrinsic factor, Castle factor) – глікопротеїн, який синтезують парієтальні клітини шлункових залоз. Присутність фактора Касла в хімусі необхідна для засвоєння вітаміну В₁₂, дефіцит якого супроводжується розвитком злоякісної (перніціозної) анемії.

Фактор колонієстимулювальний гранулоцитів (анг. Granulocytes Colony-Stimulating Factor, G-CSF) – фактор росту, який змушує кістковий мозок виробляти більше лейкоцитів, а також індукує перехід деяких стовбурових клітин з кісткового мозку в кров.

Фактор колонієстимулювальний гранулоцитів і макрофагів (анг. Granulocytes Macrophages Colony-Stimulating Factor, GM-CSF) – цитокін, що його продукують макрофаги, Т-лімфоцити, мастоцити, NK-клітини, ендотеліоцити та фібробласти. На відміну від колонієстимулювального фактора гранулоцитів, який вибірково сприяє проліферації та дозріванню нейтрофілів, GM-CSF стимулює продукцію стовбуровими клітинами гранулоцитів (нейтрофілів, еозинофілів та базофілів) і моноцитів. Моноцити виходять із гемоциркуляторного русла та мігрують у тканини, де перетворюються на макрофаги та дендритні клітини.

Фактор колонієстимулювальний макрофагів (анг. Macrophage Colony-Stimulating Factor, M-CSF) – секреторний цитокін, який змушує гемопоетичні клітини-попередниці кісткового мозку диференціюватися в моноцити, макрофаги або інші споріднені типи клітин. M-CSF впливає на моноцити та макрофаги кількома способами, включаючи стимуляцію посилення їх фагоцитарної та хемотаксичної активності, а також підвищення цитотоксичності щодо пухлинних клітин. Роль M-CSF не обмежується лише клітинною лінією моноцитів/макрофагів. Взаємодіючи зі своїми мембранними рецепторами, M-CSF також модулює проліферацію ранніх гемопоетичних попередників і впливає на численні фізіологічні процеси, пов'язані з імунітетом, метаболізмом, фертильністю та вагітністю. Зокрема, M-CSF, що виділяється остеобластами у відповідь на стимуляцію гормоном прищитоподібних залоз, чинить паракринний вплив на попередників остеокластів, індукуючи їхню проліферацію та диференціацію, що призводить до підвищення рівня кальцію в плазмі крові внаслідок посилення резорбції кісткової тканини. Також M-CSF необхідний для нормальної імплантації зародка та розвитку плаценти.

Фактор некрозу пухлин альфа-типу (анг. Tumor Necrosis Factor- α , TNF- α) – білок, який бере участь у процесах міжклітинного сигналювання, у розвитку запалення. Синтезується переважно активованими макрофагами, меншою мірою – CD4⁺-лімфоцитами, NK-клітинами, мастоцитами, еозинофілами та нейтрофілами. Діючи на рецептори плазматичної мембрани клітин-мішеней, спричинює апоптоз внаслідок активації каспазного каскаду. Основна роль TNF- α полягає в регуляції взаємодії імунних клітин. Фактор некрозу пухлин альфа є ендогенним пірогеном (викликає лихоманку), спричинює кахексію, запалення; пригнічує ріст пухлин і реплікацію вірусів; при сепсисі регулює продукцію прозапальних інтерлейкінів IL-1 та IL-6. Порушення продукції TNF- α спостерігається при різних захворюваннях, зокрема, при хворобі Альцгеймера, злоякісних новоутвореннях, депресії, псоріазі, запальних захворюваннях травного тракту.

Фактор росту епідермісу (син. Урогастрон; анг. Epidermal Growth Factor, EGF, Urogastrone) – поліпептидний гормон, який синтезують ендокриноцити Брунерівських залоз дванадцятипалої кишки. Стимулює проліферацію і дозрівання кератиноцитів епідермісу, малодиференційованих стовбурових клітин епітеліального вистелення тонкої кишки, ріст ооцитів і фолікулів яєчника, пригнічує секрецію соляної кислоти парієтальними клітинами залоз шлунку.

Фактор росту інсуліноподібний 1 (син. Соматомедин; анг. Insulin like Growth Factor 1, IGF-1) – гормон з гіпоглікемічною активністю, яку поєднує зі стимуляцією

проліферації різноманітних клітин, зокрема, ооцитів і фолікулярних клітин яєчника, опосередковуючи багато ефектів гормону росту. Продукується головним чином клітинами печінки, має паракринну і автокринну дію. Концентрація IGF-1 у сироватці прогресивно зростає у дитинстві, досягає піку під час статевого дозрівання, а потім поступово знижується (як і секреція гормону росту). Поєднує свою активність з іншими факторами росту, такими як епідермальний фактор росту, тромбоцитарний фактор росту та фактор росту нервів.

Фактор росту інсуліноподібний 2 (анг. Insulin like Growth Factor 2, IGF-2) – один із трьох пептидних гормонів, структурно подібних до інсуліну. Виділяється печінкою, циркулює з кров'ю. Регулює ріст, має інсуліноподібну та мітогенну активність, значну, але не абсолютну, залежність від соматотропіну. Він є основним фактором росту плода на відміну від IGF-1, який є основним фактором росту у дорослих. У процесі фолікулогенезу синтезується текальними клітинами яєчника, чинячи автокринний вплив на самі тека-клітини та паракринний вплив – на клітини гранульози фолікулів яєчника. Під час фолікулярної фази оваріально-менструального циклу IGF-2 разом із фолікулостимулювальним гормоном сприяє проліферації клітин гранульози. Після овуляції IGF-2 разом із лютеїнізуючим гормоном стимулює секрецію прогестерону жовтим тілом.

Фактор росту клубочкового ендотелію (анг. Glomerular Endothelial Growth Factor) – забезпечує цілісність та фізіологічну регенерацію клубочкового ендотелію нирок; продукують подоцити.

Фактор росту нервів (анг. Nerve Growth Factor, NGF) – див. Нейротрофіни.

Фактор росту пухлин бета (анг. Tumor Growth Factor-beta) – продукують пошкоджені гепатоцити; стимулює утворення нових гепатоцитів на місці ушкоджених або зруйнованих, а також утворення фібробластів і розвиток волокнистої сполучної тканини в зонах уражень печінки.

Фактор росту судинного ендотелію (анг. Vascular Endothelial Growth Factor, VEGF) – стимулює утворення судинної системи з мезенхіми (васкулогенез); забезпечує умови для функціонування судинної системи дорослих, зокрема, сприяє розгалуженню капілярів і розростанню мікроциркуляторного русла (ангіогенез) під час росту організму, у процесі регенерації і загоювання ран, а також при рості пухлин та розвитку інших форм патології.

Фактор росту та диференціювання мегакаріоцитів (анг. Megakaryocytes Growth and Differentiation Factor, Megakaryocytes Growth and Development Factor,

MGDF) – стимулює мегакаріоцитопоез і тромбопоез і є високоселективним до клітин, що несуть рецептор Mpl. Джерелом утворення мегакаріоцитів у процесі тромбопоезу служать частково детерміновані попередниці (колонієутворювальні одиниці) еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і мегакаріоцитів у процесі тромбопоезу. Мегакаріоцити генерують тромбоцити шляхом вивільнення у кровоплин фрагментів власної цитоплазми – прототромбоцитів – які розпадаються на численні менші функціонально активні кров'яні пластинки – тромбоцити. Тромбопоез стимулюється і регулюється гормоном тромбопоетином. Останній стимулює диференціацію стовбурових клітин до мегакаріоцитів шляхом поліплоїдизації та дозрівання цитоплазми.

Фактор росту трансформувальний альфа-типу (анг. Transforming Growth Factor- α , TGF- α) – член родини епідермального фактора росту, мітогенний поліпептид. Він є лігандом для рецептора епідермального фактора росту, який активує сигнальний шлях для клітинної проліферації, диференціювання та розвитку. TGF- α може вироблятися макрофагами, клітинами мозку та кератиноцитами. Індукує розвиток епітелію, загоєння ран, бере участь у ембріогенезі, туморогенезі та сприяє ангіогенезу. Стимулює проліферацію нервових клітин у пошкодженому мозку дорослої людини.

Фактор росту трансформувальний бета-типу (анг. Transforming Growth Factor- β , TGF- β) – цитокін системної дії, який прямо чи опосередковано впливає на всі процеси в організмі людини. Найбільш вивченим та важливим є TGF- β 1, який відіграє ключову роль як інгібітор у регуляції імунної системи: зазвичай TGF- β 1 виділяється клітинами-супресорами та пригнічує активацію імунної системи; стимулює розвиток запалення і підвищення температури у відповідь на дію патогенних чинників. TGF- β 1 бере участь в регуляції канцерогенезу, пригнічуючи ріст та проліферацію пухлинних клітин епітеліального походження (карциноми), але посилює ріст та міграцію ракових клітин мезенхімного походження (саркоми). TGF- β 1 може викликати загибель клітин переважно шляхом апоптозу.

Фактор росту тромбоцитарний (анг. Platelet-Derived Growth Factor, PDGF) – стимулює проліферацію гладких міоцитів. При пошкодженні судинного ендотелію надмірна стимуляція міоцитів означеним фактором у ділянках скупчень тромбоцитів зумовлює патологічне потовщення судинної стінки, що може провокувати розвиток атеросклеротичних змін судинної стінки з подальшим тромбозом.

Фактор сприяння дозріванню (анг. Maturation Promoting Factor, MPF) – елемент контролю клітинного циклу, здатний змусити клітини переходити в М-

фазу після мікроін'єкції та індукувати метафазу в ядрах, інкубованих у клітинних екстрактах. Складається з комплексу між протеїнкіназою p34^{cdc2} і цикліном В-типу.

Фактор стовбурових клітин (анг. Stem Cell Factor, SCF) – глікозильований білок з молекулярною масою 35 кілоДальтон; основними джерелами слугують фібробласти та стромальні клітини кісткового мозку. SCF відіграє важливу роль у підтримці гемопоетичних стовбурових клітин і кровотворення. Фактори росту окремо або в поєднанні з іншими факторами росту (цитокінами) відіграють важливу роль у проліферації, диференціації або інших властивостях мезенхімних стовбурових клітин.

Фактор тромбоцитарний-4 (анг. Platelet factor-4, PF-4) – білок із 70 амінокислот, який вивільняється з альфа-гранул активованих тромбоцитів і з високою спорідненістю зв'язується з гепарином. Його основною фізіологічною роллю є нейтралізація гепариноподібних молекул на поверхні ендотелію кровоносних судин, пригнічення активності антитромбіну та сприяння коагуляції. PF4 є хематрактантом для нейтрофілів, фібробластів та моноцитів, і відіграє певну роль у запаленні та загоєнні ран.

Фактори апоптозу (анг. Apoptotic factors) – апоптоз – процес загибелі клітин, який відбувається за фізіологічних умов (син. Програмоване самознищення клітин) регулюють зовнішні і внутрішні сигнали, серед яких розрізняють проапоптозні та антиапоптозні сигнали. Найпотужнішими індукторами апоптозу є цитохром С та білок SMAC/DIABLO, які вивільняються з мітохондрій під впливом білків з родини Bcl-2. Потрапляючи у цитоплазму вони активують каскад каспаз – протеолітичних ензимів, котрі забезпечують демонтаж клітини. Іншими індукторами апоптозу можуть виступати амілоїдний пептид В, ген p53, білки теплового шоку. Фактор некрозу пухлин та трансформувальний фактор росту бета-типу безпосередньо активують каспазний каскад, зв'язуючись з рецепторами плазмалемі, які отримали назву «рецепторів смерті». Аноїкіс – форма апоптозу, індукована втратою опосередкованою інтегрином взаємодії між клітиною і позаклітинним матриксом.

Фактори росту (анг. Growth factors) – стимулюють проліферацію клітин, сприяють загоєнню ран і, спорадично, індукують клітинну диференціацію. Як правило, факторами росту є секреторні білки, цитокіни або стероїдні гормони. Зазвичай вони діють як міжклітинні сигнальні молекули, часто сприяють диференціації та дозріванню клітин. Інколи термін фактор росту вживають як синонім терміну цитокін або мітоген.

Фактори росту гемопоезу (анг. Hemopoietic growth factors, Colony stimulating factors) – регулюють продукування всіх формених елементів крові, стимулюючи проліферацію, виживання та диференціацію гемопоетичних клітин на різних стадіях дозрівання, а також посилюючи функції зрілих клітин. Включають колонієстимулювальний фактор гранулоцитів (G-CSF), колонієстимулювальний фактор гранулоцитів-макрофагів (GM-CSF), колонієстимулювальний фактор макрофагів (M-CSF) та еритропоєтин (EPO). Синтезуються різноманітними типами клітин, у тому числі клітинами нирок (еритропоєтин), гепатоцитами (тромбопоєтин), Т-лімфоцитами (інтерлейкін-3, IL-3), ендотеліальними клітинами (IL-6), адвентиційними клітинами кісткового мозку (IL-7) тощо.

Фактори росту фібробластів (анг. Fibroblasts Growth Factors, FGFs) – родина клітинних сигнальних білків, що продукуються макрофагами; задіяні у численних життєво важливих процесах, особливо в якості критично важливих елементів в ембріогенезі людини і тварин. Будь-які порушення їх функціонування призводять до низки вад розвитку. FGFs зазвичай діють як системні або локально циркуляторні молекули позаклітинного середовища, які активують рецептори клітинної поверхні. Визначальною властивістю FGF є їхня спорідненість з гепарином і гепарансульфатом, що дозволяє окремим з них секвеструватися у позаклітинному матриксі, який містить протеоглікани гепарансульфату, і вивільняються локально після пошкодження або ремоделювання тканини. Найбільше факторів росту фібробластів міститься в головному мозку та в ембріональних тканинах. У людини ідентифіковано 23 представники цієї родини, усі вони структурно споріднені з сигнальними молекулами. Зокрема, FGF-23, продукований остеоцитами, регулює рівень фосфату в сироватці крові, змінюючи рівень активного вітаміну D, та активність специфічних переносників фосфатів у нирках.

Фактори транскрипційні (анг. Transcriptional factors, TF) – білки, що зв'язуються із регуляторними ділянками ДНК і є частиною системи, яка регулює транскрипцію, тобто передачу генетичної інформації від ДНК до РНК. Різні фактори транскрипції можуть як сприяти зв'язуванню РНК-полімерази з промотором (при цьому спостерігається активація транскрипції, а сам фактор називається «активатором»), так і запобігати зв'язуванню РНК-полімерази (при цьому відбувається репресія транскрипції, а сам фактор називається «репресором»). Фактори транскрипції можуть виконувати таку функцію або самостійно, або використовуючи інші допоміжні білки. Залежно від функції, ці білки також поділяються на «коактиватори» та «корепресори». В еукаріотів важливий клас факторів транскрипції, необхідних для будь-якої транскрипції, називається базальними факторами транскрипції. Деякі з них не зв'язуються

безпосередньо з ДНК, але є частиною великого комплексу ініціації разом з РНК-полімеразою.

До базальних факторів транскрипції належать TFIIA, TFIIB, TFIID, TFIIЕ, TFIIF, та TFIIH. Приєднуючись до ДНК в районі промотора, вони створюють «платформу» для РНК-полімерази, на яку вона сідає, і таким чином ініціюють транскрипцію. Специфічні фактори транскрипції «повідомляють» РНК-полімеразі, який саме ген необхідно активувати. Вони знаходяться тільки в тих клітинах, в яких вони мають активувати (або репресувати) певний ген. Промотори, з якими вони зв'язуються, мають певні характерні нуклеотидні послідовності (енхансери або сайленсери), які розпізнають фактори транскрипції і сполучаються з ними. Специфічні фактори транскрипції часто активуються протеїнкіназами, і така активація є останньою ланкою тривалого процесу передачі клітинного сигналу, що розпочався з активації рецептора.

Фактори трансмісивні надродини Ikaros (анг. Transmissing factors of Ikaros family) – ДНК-зв'язувальні цинк-вмісні білки, яким належать ключові функції у кровотворній системі, зокрема, в регуляції розвитку ранніх В-клітин та CD4+ Т-клітин.

Фактори хемотаксису еозинофілів (анг. Eosinophil Chemotactic Factors, ECF) – синтезуються і виділяються мастоцитами (ECF-A), лімфоцитами в якості лімфокінів, а також входять до складу комплементу. Обумовлюють міграцію еозинофілів до місць запалення, зокрема, індукованого глистною інвазією.

Фактори хемотаксису нейтрофілів (анг. Neutrophil Chemotactic Factors, NCFs) – включають пептиди бактеріального походження, продукти активації комплементу (C5a), продукти деградації позаклітинного матриксу (фрагменти ламінінів), метаболіти арахідонової кислоти (лейкотрієн В4), ліпідні медіатори (фактори активації тромбоцитів), продукти дегрануляції мастоцитів. NCFs обумовлюють міграцію нейтрофілів до місць запалення.

Фасцин (анг. Fascin) – актин-зв'язувальний білок, який утворює поперечні зшивки актинових філаментів у складі мікроторсинок.

Феритин (анг. Ferritin) – складний білковий комплекс, що виконує роль основного внутрішньоклітинного депо заліза в організмі людини та тварин. Одна молекула феритину може містити до 4000 атомів заліза. Міститься практично у всіх органах і тканинах і служить донором заліза для клітин, які мають у цьому потребу. У випадку, коли заліза починає не вистачати (часті крововтрати або недостатне

надходження разом з їжею), організм людини починає використовувати феритин із тканин, рівень якого починає знижуватись. Тривала недостатність надходжень заліза призводить до анемії. Рівень феритину стає зниженим задовго до появи симптомів дефіциту заліза, що дає змогу вчасно діагностувати розвиток анемії. Поряд із цим знижується також рівень гемоглобіну, що супроводжується недостатньою оксигенацією клітин і органів цілого організму. Найбільшою мірою при цьому потерпає центральна та периферична нервова система. Феритин, який міститься в ядрах епітеліоцитів рогівки, забезпечує захист їхньої ДНК від ушкодження ультрафіолетовими променями.

Фертилін (анг. Fertilin, ADAM-2) – інтегральний білок плазматичної мембрани сперматозоїда, взаємодія якого з інтегрином оболонки ооцита забезпечує міцне взаємне прикріплення обох гамет і ініціює кортикальну реакцію, яка виключає можливість поліспермії.

Фібрилларин (анг. Fibrillarin) – ензим з групи малих ядерцевих РНК, який ініціює конверсію пре-рРНК у зрілу рРНК.

Фібрили лінкерні (син. Зв'язувальні фібрили; анг. Linking collagens) – представлені: колаген IX типу – взаємодіє з колагеном II типу, різноманітними протеогліканами, виявлений у хрящовій тканині, склистому тілі ока; колаген XII типу – взаємодіє з колагеном I типу, виявлений у плаценті, шкірі, сухожиллях; колаген XIV типу – взаємодіє з колагенами I, V та XII типу, зміцнює волокнисті структури плаценти, кісткової тканини.

Фібрили якірні (анг. Anchoring fibrils) – представлені колагеном VII типу; зв'язують ретикулярну та базальну пластинки базальної мембрани, що розмежовує епітеліальну та сполучну тканини.

Фібрилін (анг. Fibrillin) – глікопротеїн, що виступає промотором утворення еластичних волокон. Виділяється фібробластами у позаклітинний матрикс і вбудовується в нерозчинні мікрофібрили діаметром 10 нм, створюючи каркас для депозитів еластину. З фібрилінових волокон також побудована підвішувальна зв'язка кришталика ока.

Фібрин (анг. Fibrin) – високомолекулярний білок, що утворюється з фібриногену плазми крові ссавців під дією ферменту тромбіну; має форму тривимірної сіточки, у якій затримуються еритроцити і тромбоцити, що складають основу тромбу при зсіданні крові. Шляхом утворення тромбів блокується кровотеча з пошкоджених дрібних судин.

Фібриноген (анг. Fibrinogen) – білок плазми крові, який у процесі гемокоагуляції перетворюється у нерозчинну форму – фібрин. Синтезується клітинами печінки – гепатоцитами. Крім плазми крові міститься також у секреті сім'яних пухирців (пухирчастих залоз), разом з яким долучається до сперми, обумовлюючи її коагуляцію після сім'явиверження (еякуляції).

Фібронектин (анг. Fibronectin) – мультиадгезивний глікопротеїн сполучної тканини. Має сайти зв'язування колагену, глікозаміногліканів та інтегринів, що забезпечує вагому роль фібронектину у підтриманні тривимірної сітчастої структури міжклітинного середовища, регулюванні процесів адгезії та міграції у ньому клітинних елементів сполучної тканини.

Фібুলіни (анг. Fibulins) – родина кальційзв'язувальних глікопротеїнів крові та позаклітинного матриксу, яка налічує 7 членів. У складі позаклітинного матриксу фібулін-1 опосередковано, шляхом взаємодії з фібронектином, протеогліканами, ламініном та тропоеластином, зв'язується з базальними мембранами та еластичними волокнами. У крові фібулін взаємодіє з фібриногеном і включається до складу тромбів. Фібулін-5 має спорідненість до тропоеластину і фібриліну, що робить його чинником морфогенезу еластичних волокон.

Філагрин (анг. Filaggrin) – білок клітин зернистого шару епідермісу; зв'язуючись з кератинами тонофібрил обумовлює утворення специфічних гранул кератогіаліну.

Філаменти актинові (син. Тонкі філаменти; анг. Actin filaments, Thin filaments) – ниткоподібні структури діаметром 5-7 нм у формі подвійної спіралі, побудовані з полімерних ланцюгів цитоплазматичного G-актину. Виконують роль цитоскелета, забезпечують рухові (скоротливі) функції м'язових тканин. Див. також гасло Філаменти у другій частині цього компендіуму.

Філаменти міозинові (син. Товсті філаменти; анг. Myosin filaments, Thick filaments) – ниткоподібні структури діаметром 15 нм, кожна з яких побудована з 300 молекул лінійного білка міозину; разом з актиновими філаментами утворюють саркомери посмугованої м'язової тканини та скоротливі сітки гладких міоцитів; у нем'язових клітинах цитоплазматичні міозини задіяні в ролі молекулярних моторів.

Філаменти проміжні (анг. Intermediate filaments) – ниткоподібні структури діаметром 10 нм, які спільно з мікротрубочками та актиновими філаментами виконують роль цитоскелета, і є суто специфічними тканинними маркерами:

цитокератини – епітеліальних тканин; віментин – сполучних тканин; десмін і синемін – м'язових тканин; гліальний фібрилярний кислий протеїн і периферин – нервової тканини.

Філамін (анг. Filamin) – актин-зв'язувальний білок, який забезпечує утворення поперечних зшивок між актиновими філаментами.

Філенсин (анг. Filensin) – білок проміжних філаментів волокон кришталика ока, що забезпечує його прозорість.

Фімбрин (анг. Fimbrin) – актин-зв'язувальний білок, який шляхом утворення поперечних зшивок забезпечує паралельну орієнтацію актинових філаментів у складі мікроворсинок та стереоцилій.

Флотиліни (анг. Flotillins) – інтегральні білки плазмалеми з різноманітними проявами цитофізіологічної активності – від клітинної сигналізації, ендоцитозу та транспортування білків до експресії генів. Важаються молекулярними маркерами ліпідних рафтів; спільно з клатрином і кавеоліном забезпечують утворення мікропіноцитозних везикул.

Фолікулостатин (син. Інгібін; анг. Folliculostatin, Inhibin) – гормон, що його виробляють клітини гранульози фолікулів яєчника. Знижує виділення фолікулостимулювального гормону передньою часткою гіпофіза. – див. також Інгібін, Інгібіторні гормони.

Фолікулостимулювальний гормон (анг. Follicle-Stimulating Hormone, FSH) – синтезують гонадотропні клітини аденогіпофіза; в жіночому організмі цей гормон забезпечує ріст ооцитів і фолікулів яєчника, секрецію ними естрогенів (процеси оогенезу і фолікулогенезу); у чоловічому – стимулює сперматогенез.

Формін (анг. Formin) – актин-зв'язувальний білок, який обумовлює видовження актинових філаментів, активуючи додавання до їхнього «плюс кінця» нових молекул G-актину. У складі мікроворсинок разом з іншими покривними білками стабілізує довжину актинових філаментів, блокуючи додавання чи відщеплення молекул G-актину.

Формін інвертований 2-го типу (анг. INverted Formin-2, INF-2) – ділянка самозбирання актинових філаментів, що прикріплюють мітохондрії до елементів гранулярної ендоплазматичної сітки; служить локацією майбутнього поділу мітохондрії.

Фосфоліпаза (анг. Phospholipase) – ензим, який гідролізує фосфоліпіди на жирні кислоти та інші ліпофільні речовини. Кислоти викликають вивільнення зв'язаного кальцію з клітинних запасів і, як наслідок, збільшення вільного цитозольного Ca^{2+} , що є важливим етапом сигналізації кальцієм для регулювання внутрішньоклітинних процесів. Існує чотири основні класи фосфоліпаз – А, В, С і D, які відрізняються за типом реакції, яку вони каталізують. Серед іншого, фосфоліпази формують отвори у мембрані матриксних везикул остеїда, забезпечуючи умови для виходу кристалів гідроксиапатиту у позаклітинне середовище та звапнування кісткової тканини.

Фосфоліпіди (анг. Phospholipids) – клас ліпідів, молекула яких має гідрофільну «головку», що містить фосфатні групи, і два гідрофобні «хвости», похідні від жирних кислот, з'єднані спиртовим залишком (зазвичай молекулою гліцерину). У водних розчинах фосфоліпіди керуються гідрофобними взаємодіями, які призводять до агрегації хвостів жирних кислот для мінімізації взаємодії з молекулами води. Результатом цього часто є подвійний фосфоліпідний шар: мембрана, яка складається з двох шарів протилежно орієнтованих молекул фосфоліпідів, головки яких піддаються впливу рідини з обох боків, а хвости спрямовані всередину мембрани. Це домінуюча структура клітинної оболонки та мембранних органел клітини (ендоплазматична сітка, комплексу Гольджі, лізосом, пероксисом, мітохондрій), ендосом, транспортних везикул та ін.

Фотопсин (анг. Photopsin) – світлочутливий пігмент колбочок, що лежить в основі кольорового зору. Фотопсини колбочок чутливих до короткохвильового, середньохвильового та довгохвильового випромінювання відрізняються, що дозволяє розпізнавати різноманітні кольори.

Фтор (анг. Fluoride) – важлива складова мінерального обміну. В організмі людини фтор необхідний для міцності і твердості кісткової тканини, для формування сполучних тканин, для росту і підтримки в здоровому стані зубів, волосся і нігтів, профілактики остеопорозу. Особливо ефективно використання фторидів для зміцнення емалі зубів у дитячому віці.

Х

Хемокіни (анг. Chemokines) – продуковані клітинами сигнальні молекули (цитокіни), які володіють властивостями хімактантів (обумовлюють хемотаксис). Зокрема, нейтрофільні гранулоцити виділяють хемокіни, які скеровують інші клітини імунної системи до ділянок ураження або запалення.

Хеморецептор (син. Хемосенсор; анг. Chemoreceptor, Chemosensor) – спеціалізований рецептор, який використовує хімічну речовину (ендогенну або

індуковану) як збудник для генерування біологічного сигналу. Цей сигнал може бути у формі потенціалу дії, якщо хеморецептор є нейроном, або у формі нейромедіатора, що може активувати нервові волокна, якщо хеморецептор є спеціалізованою клітиною, такою як рецептори смаку, внутрішнього периферичного хеморецептора такого як каротидні тільця. У фізіології хеморецептор виявляє зміни в нормальному середовищі, такі як підвищення рівня вуглекислого газу в крові (гіперкапія) або зниження рівня кисню в крові (гіпоксемія), і передає цю інформацію до центральної нервової системи, яка залучає реакції організму для відновлення гомеостазу.

Хіломікрони (син. Ліпопротеїни наднизької щільності; англ. Ultra Low Density Lipoproteins, ULDLs, Chylomicrons) – частинки ліпопротеїнів, які складаються з тригліцеридів (85-92%), фосфоліпідів (6-12%), холестерину (1-3%) і білків (1-2%). Вони транспортують харчові ліпіди з кишківника до інших структур організму. ULDLs є однією з п'яти основних груп ліпопротеїнів (відсортованих за щільністю), які забезпечують переміщення жирів і холестерину у водному середовищі плазми крові. Білок, специфічний для хіломікрон – ApoB48. Існує зворотна залежність між щільністю та розміром частинок ліпопротеїнів: діаметр ULDLs близько 1000 нм, тому вони є єдиними ліпопротеїновими частинками, які можна побачити при максимальному збільшенні світлового мікроскопа; всі інші класи ліпопротеїнових частинок субмікроскопічні. Хіломікрони транспортують ліпіди, абсорбовані з кишківника, до жирової, серцевої та скелетної м'язової тканини, де їхні тригліцеридні компоненти гідролізуються активністю ліпопротеїніпази; вивільнені жирні кислоти поглинаються вищезначеними тканинами. Коли велика частина ядра тригліцеридів гідролізована, залишки хіломікрона поглинаються печінкою, транспортуючи харчовий жир до печінки.

Хімази (англ. Chimasas) – родина серинових протеаз, що локалізуються переважно в мастоцитах та базофілах крові. Виявляють широку пептидолітичну активність і беруть участь у різноманітних функціях. Зокрема, хімази вивільняються мастоцитами у відповідь на паразитарні інфекції. Також хімази перетворюють ангіотензин I в ангіотензин II і, таким чином, відіграють роль у розвитку гіпертонії та атеросклерозу.

Хімотрипсин (англ. Chymotrypsin) – ензим підшлункової залози, який розщепляє білки на короткі пептидні фрагменти. Виділяється у неактивній формі профермента хімотрипсиногену, який у просвіті дванадцятипалої кишки при контакті з трипсином активується.

Холестерин (англ. Cholesterol) – основний стерол усіх вищих тварин і людини; є важливим структурним компонентом клітинних мембран; також служить попередником для біосинтезу стероїдних гормонів, жовчних кислот і вітаміну D.

У людини і хребетних тварин найбільшу кількість холестерину синтезують клітини печінки. Підвищений рівень холестерину в крові, особливо коли він зв'язаний з ліпопротеїнами низької щільності (які часто називають «поганим холестерином»), може збільшити ризик серцево-судинних захворювань.

Холецистокінін (анг. Cholecystokinin, CCK) – гормон, який синтезують ентерохромафінні клітини тонкої кишки. Стимулює секрецію ензимів ацинарними клітинами (екзокриноцитами) підшлункової залози.

Хондронектин (анг. Chondronectin) – мультиадгезивний глікопротеїн хрящової тканини. Подібно до фібронектину має сайти зв'язування колагену, глікозаміногліканів та інтегринів, відіграє вагомую роль у підтриманні структури міжклітинного середовища хряща.

Хордин (анг. Chordin) – білок, що специфічно блокує передачу сигналів кісткових морфогенетичних білків (BMP-2, BMP-4, BMP-7), запобігаючи їхній взаємодії з відповідними рецепторами клітинної поверхні, що пригнічує утворення епідермісу та сприяє формуванню нервової трубки, забезпечуючи дорзалізацію ембріона, що розвивається.

Хоріонічний гонадотропін людини (анг. Human chorionic gonadotropin, hCG) – гонадотропний гормон, що його виробляють ворсинки хоріона; за хімічною природою – глікопротеїн, молекула якого складається з двох субодиниць – альфа і бета. β -hCG виявляється в організмі жінки лише під час вагітності. Синтез гормону починається з моменту імплантації (визначається на 8-10 день після запліднення) і триває протягом усієї вагітності. За нормального перебігу вагітності в перші тижні вміст гормону подвоюється кожні два дні. На визначенні β -hCG у сечі жінки ґрунтуються сучасні тести на вагітність. Виявлення цього гормону у невагітних жінок та у чоловіків може бути ознакою відповідно гестаційної трофобластичної хвороби та раку яєчок.

Хоріонічний соматомамотропін людини (син. Плацентарний лактоген; анг. Human Chorionic Somatomammotropin, hCS, Human Placental Lactogen, hPL) – поліпептидний гормон, продукований синцитіотрофобластом плаценти, структура та функції якого подібні до соматотропного гормону гіпофіза. Впливає на метаболізм материнського організму, орієнтуючи його на забезпечення потреб плода (має антиінсулінові властивості – підвищує рівень глюкози в крові).

Хоріонічний тиротропін людини (анг. Human Chorionic Thyrotropin, hCT) – поліпептидний гормон, продукований синцитіотрофобластом плаценти, структура і функції якого подібні до тиротропного гормону гіпофіза.

Хроматин (анг. Chromatin) – форма зберігання і використання геному (ДНК) в ядрі інтерфазної клітини. Розрізняють функціонально активний (невидимий, деконденсований) еухроматин; функціонально неактивний (видимий, конденсований) гетерохроматин; статевий хроматин (тільце Барра, гетерохроматинізована одна з двох Х-хромосом у ядрі соматичної клітини жіночого організму, що є генетичною ознакою статі); ядерце (ділянка хромосоми, яка забезпечує синтез субодиниць рибосом). Під час поділу клітини (мітозу та мейозу) весь хроматин трансформується у хромосоми.

Хромограніни (анг. Chromogranins) – білки, що спільно з катехоламінами адреналіном та норадреналіном, іонами кальцію та молекулами АТФ, утворюють накопичувальні гранули у цитоплазмі епінефроцитів та норепінефроцитів.

Ц

Центрин (анг. Centrin) – кальцій-зв'язувальний білок, який бере участь у процесах подвоєння центріолей; міститься у дистальній (віддаленій від ядра) ділянці центріолі.

Цикліни (анг. Cyclins) – родина цитоплазматичних білків, які шляхом активації відповідних циклін-залежних кіназ, контролюють проходження клітиною окремих фаз клітинного циклу. Після успішного завершення кожної фази циклу піддаються убіквітинації і розщеплення протеасомами. Включають цикліни А, D, Е.

Циклін-залежні кінази (анг. Cyclin-dependent kinases, Cdk) – ензими, які активуються білками циклінами відповідно до кожної фази клітинного циклу. Після активації фосфорилують специфічні білки, включно з ензимами, факторами транскрипції окремих генів, елементами цитоскелета, ініціюючи наступну фазу клітинного циклу після успішного завершення попередньої фази. Включають Cdk1, Cdk2, Cdk4/6.

Циклічний аденозин монофосфат (син. цАМФ; анг. Cyclic Adenosine Monophosphate, cAMP) – вторинний месенджер або сигнал, що виникає в клітинах при багатьох біологічних процесах. цАМФ є похідним аденозинтрифосфату (АТФ) і використовується для передачі внутрішньоклітинного сигналу через цАМФ-залежний шлях, що включає проєїн-кіназу А. цАМФ, що його продукують ооцит і клітини зернистої зони оваріальних фолікулів є основним чинником, який блокує мейотичний поділ ооцитів.

Циклічний гуанозин монофосфат (син. цГМФ; анг. Cyclic Guanosine Monophosphate, cGMP) – циклічний нуклеотид, що утворюється з

гуанозинтрифосфату (ГТФ) під дією ензиму гуанілатциклази. Пептидні гормони, такі як передсердний натрійуретичний фактор, активують мембранозв'язану гуанілатциклазу, тоді як розчинна гуанілатциклаза зазвичай активується оксидом азоту. цГМФ, подібно до цАМФ, діє як вторинний месенджер. Найбільш вірогідний механізм його дії полягає в активації внутрішньоклітинних протеїнкіназ у відповідь на зв'язування пептидних гормонів з поверхневими рецепторами клітини. цГМФ є загальним регулятором провідності іонних каналів, глікогенолізу та клітинного апоптозу.

Зокрема, цГМФ розслабляє гладку м'язову тканину, що призводить до розширення судин і посилення кровоплину. У пресинаптичних закінченнях смугастого тіла цГМФ контролює ефективність вивільнення нейромедіаторів. цГМФ є вторинним месенджером у фототрансдукції в очі та при сприйнятті запахів нюховими нейронами. У процесах фолікулогенезу в яєчниках, продуковані ооцитами і фолікулярними клітинами цАМФ та цГМФ є основними молекулами, що блокують мейотичний поділ ооцитів. цГМФ виробляється повільніше та має більш тривалий термін функціонування, ніж цАМФ.

Цингулін (анг. Cingulin) – кислий термостійкий білок щільних замикальних контактів, який «зшиває» актинові мікрофіламенти у комплекси, що зазнають седиментації; взаємодіє з однойменними білками, міозином II, білками ZO-1, ZO-2 та ZO-3.

Цитозин (анг. Cytosine) – одна з п'яти азотистих основ (аденін, гуанін, цитозин, тимін, урацил), що використовуються в зберіганні і реалізації генетичної інформації в клітині як складова частина нуклеїнових кислот (ДНК і РНК). У нуклеїнових кислотах цитозин формує водневі зв'язки з гуаніном.

Цитокератини (анг. Cytokeratins) – білки цитоскелету клітин епітеліальної тканини; є компонентом проміжних філаментів епітеліоцитів, які допомагають клітинам протистояти механічним впливам. Експресія цитокератинів в епітеліальних клітинах значною мірою є органоспецифічною, що знаходить своє використання у клініці, зокрема, для ідентифікації походження пухлинних клітин.

Цитокіни (анг. Cytokines) – глікопротеїни низької молекулярної маси, які координують процеси функціонування (захисні властивості) лейкоцитів та інших клітин імунної системи. Синтезуються різноманітними клітинами у відповідь на подразнення, що надходять із зовнішнього та внутрішнього середовищ. Серед механізмів впливу цитокінів – визначення напрямів руху (хемотаксис) до місць запалення, підвищення або зниження проліферативної активності та

диференціювання попередників окремих типів лейкоцитів, стимуляція фагоцитарної активності клітинних чинників вродженого імунітету. Переважна частина цитокінів мають декілька клітин-цілей. Окрім імунної системи, цитокіни впливають на клітини ендотелію, окремі нейрони автономної нервової системи, а також деякі ендокринні клітини.

Цитохром С (анг. Cytochrome C) – білок внутрішньої мембрани мітохондрій, який за фізіологічних умов бере участь у транспортному ланцюгу електронів при синтезі АТФ. Відіграє вагомий роль у процесах апоптозу: приєднання білка Bcl-2 до зовнішньої мітохондріальної мембрани індукує вихід цитохрому С у цитоплазму, що обумовлює активацію протеолітичних ензимів з родини каспаз; останні здійснюють деградацію білків цитоплазми; наступна активація ендонуклеаз супроводжується фрагментацією ДНК. Описані молекулярні зміни обумовлюють розпад ядра і цитоплазми на оточені мембраною фрагменти (процес утворення бульбашок, або «блебінг»), котрі фагоцитуються прилеглими клітинами або макрофагами.

III

Шаперони (анг. Chaperons, Heat Shock Proteins, HSP) – білки-«опікуни», які сприяють згортанню/розгортанню або збиранню/розбиранню макромолекулярних структур, але не взаємодіють з цими структурами за умов виконання останніми притаманних їм біологічних функцій. Хоча у більшості випадків шаперони взаємодіють з білками, багато з них взаємодіють також з іншими молекулами, зазвичай комплексами білків з нуклеїновими кислотами. У багатьох випадках шаперони також відновлюють нативну конформацію білків, порушену з часом або під впливом зовнішніх чинників.

Шлункова ліпаза (анг. Gastric lipase) – продукується головними клітинами власних залоз шлунку; це кисла ліпаза, оптимум ензиматичної активності якої рН 3-6; на відміну від лужних ліпаз, продукованих підшлунковою залозою, шлункова ліпаза не потребує жовчної кислоти або коліпази для реалізації своєї функції. У дорослої людини кислі ліпази, продуковані залозами дна шлунку та малими слинними залозами язика, забезпечують гідроліз 30% ліпідів, що надходять до шлунково-кишкового тракту; при цьому шлункова ліпаза бере на себе більшу частину означеного функціонального навантаження. У новонароджених кислі ліпази, забезпечують до 50% загальної ліполітичної активності.

Шлунковий інгібіторний пептид (син. Глюкозозалежний інсулінотропний поліпептид; анг. Gastric Inhibitory Peptide, GIP) – інгібіторний гормон родини секретину; має слабкі інгібіторні властивості стосовно шлункової секреції

соляної кислоти; основна роль полягає в стимулюванні секреції інсуліну. GIP разом із глюкагоноподібним пептидом-1 (GLP-1) належить до класу молекул, які отримали назву інкретинів (стимулюють вивільнення інсуліну під час перорального прийому їжі). GIP синтезують К-клітини слизової оболонки дванадцятипалої та порожньої кишки.

Я

Ядерні ламіни (анг. Nuclear lamins) – родина білків проміжних філаментів, з яких побудована ядерна пластинка – ортогональна сіточка, що забезпечує зв'язок внутрішньої поверхні ядерної оболонки з перинуклеарним хроматином. Включає ламіни А, В і С, з яких перші два прикріплюються до ламінових рецепторів внутрішньої мембрани (включають емерин, нурим та рецептор ламіну В), а з ламінів А і С побудована власне ядерна пластинка. Зовнішня поверхня ядерних пластинок стабілізує комплекси ядерних пор та забезпечує форму ядра; внутрішня поверхня стабілізує хроматинові фібрили шляхом їх сполучення з фрагментами інтерфазних хромосом. Під час мітозу ядерні пластинки фосфорилуються кіназою М з наступною фрагментацією ядерної оболонки в цілому. Білки ядерних пластинок беруть участь в організації ядерної оболонки, ядерних пор і перинуклеарного хроматину, регуляції клітинного циклу, диференціації та експресії генів.

ЧАСТИНА ДРУГА. ВІД МОЛЕКУЛ ДО КЛІТИН

(ОСНОВНІ СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ЕЛЕМЕНТИ КЛІТИН)

Клітина (анг. Cell) – структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, для якої характерний власний метаболізм та здатність до самовідтворення. Розрізняють два типи клітин: прокаріотичні клітини не мають сформованого ядра, вони характерні для бактерій; еукаріотичні клітини, в яких наявне ядро, властиві усім іншим клітинним формам життя, зокрема, рослинам, грибам, тваринам та людині. Клітини багатоклітинних організмів спеціалізовані на виконанні певних функцій і залежні одна від одної у процесах життєдіяльності. До багатоклітинних організмів належить зокрема і людина, тіло якої складається приблизно з 36 трильйонів клітин. Будова і функція клітин є предметом вивчення молекулярної біології клітини, або цитології.

Переважає більшість клітин організму людини включає цитоплазму і ядро, які відмежовані від позаклітинного середовища плазматичною мембраною, або плазмалемою. Цитоплазма складається з в'язкої рідини – цитоматриксу, у якому суспендовані органели і включення. Органели – мікроструктури клітини, які поділяються на мембранні та безмембранні: до перших належать гладка та гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, мітохондрії, ендосоми, лізосоми, пероксисоми; до останніх – філаменти, мікротрубочки, центросома, протеасоми.

Крім вищезначених загальних органел, які присутні у всіх клітинах, виконання спеціалізованих функцій обумовило виникнення у процесі еволюції спеціальних структурних елементів. До таких, зокрема, належать мікроворсинки і війки, різноманітні форми міжклітинних контактів епітеліальних клітин; специфічна зернистість клітин крові; протеогліканові макромолекулярні комплекси хрящової тканини; кісткові пластинки кісткової тканини; міофібрили м'язових тканин; ергастоплазма та синапси нервових клітин тощо. В окремих типах клітин також можуть бути присутніми тимчасові накопичення певних речовин, які об'єднують під загальною назвою включень; продукти метаболізму, які не підлягають виведенню або реутилізації, отримали назву залишкових тіл.

У складі ядер клітин розрізняють хроматин та ядерця, які оточує в'язке водне середовище – каріоплазма. Каріоплазма і цитоплазма розмежовані ядерною оболонкою; останню пронизують ядерні пори, через які відбувається обмін речовин між ядром і цитоплазмою. У складі хроматину розрізняють гетерохроматин, еухроматин та статевий хроматин, які при поділі клітин формують хромосоми. Нижче подана більш детальна характеристика вищезначених клітинних елементів.

А

Аксолема (анг. Axolemma) – плазматична мембрана аксона нервової клітини.

Аксонема (анг. Axonema) – складно організований цитоскелетний комплекс, що становить основу війок і джгутиків еукаріотних клітин. У людини аналогом джгутиків є хвости сперматозоїдів. Для нормально функціонуючих війок характерна структура ($9 \times 2 + 2$): дев'ять розташованих по колу периферичних дублетів мікротрубочок з двома мікротрубочками в центрі. Крім мікротрубочок до складу аксонем входить велика кількість елементів, що забезпечують обмежену рухливість периферичних дублетів один щодо одного: динеїнові ручки, радіальні спиці, нексинові містки та кільця. Дотепер у складі аксонем і прилеглих до неї структур ідентифіковано вже понад 250 різних білків.

Аксоплазма (анг. Axoplasm) – цитоплазма аксона нервової клітини, яка у деяких типів нейронів це може становити 99% загального об'єму цитоплазми. Аксоплазма має інший склад органел та інших субстанцій аніж ті, що містяться у перикаріоні або дендритах нейрона. Аксоплазма містить високу концентрацію подовжених мітохондрій, а також елементів цитоскелета – мікротрубочок і мікрофіламентів. В аксоплазмі відсутні більшість клітинних механізмів, необхідних для транскрипції та трансляції складних білків, внаслідок чого більшість ензимів і великих білків транспортується із перикаріона через аксоплазму. Аксональний транспорт відбувається шляхом швидкого або повільного транспорту. Швидкий транспорт передбачає переміщення везикул уздовж мікротрубочок моторними білками кінезинами і динеїнами зі швидкістю 50-400 мм на добу. Повільний аксональний транспорт забезпечує переміщення цитозольних розчинних білків і елементів цитоскелета зі значно меншою швидкістю - 0.02-0.1 мм/добу.

Актоміозинове кільце (анг. Actomyosin ring) – скоротливе кільце, що складається з актину та міозину II, утворюється під час цитокінезу (наприкінці телофази), упродовж якої сестринські хроматиди розходяться до протилежних полюсів веретена поділу, утворюючи нові ядра. Актоміозинове кільце працює в скорочувальному режимі; інші білки цитоскелета беруть участь у забезпеченні стабільності кільця та стимулюють його стягання. Після завершення цитокінезу одна з двох дочірніх клітин успадковує залишок, відомий як кільце середнього тіла.

Актоміозиновий комплекс (анг. Actomyosin complex) – утворення перехресних містків між актином і міозином з формуванням актино-міозинових комплексів відбувається повсюдно в еукаріотичних клітинах і опосередковує скорочення м'язів, внутрішньоклітинний транспорт вантажів та ремоделювання цитоскелета.

При цьому молекули міозинових моторів багатократно зв'язуються з актиновими філаментами та відокремлюються від них у циклічному режимі, перетворюючи хімічну енергію від гідролізу АТФ у генерацію механічної сили.

Апарат Гольджі (анг. Golgi apparatus) – див. Комплекс Гольджі.

Апоптичні тільця (анг. Apoptotic bodies) – оточені мембраною фрагменти цитоплазми і ядра клітин, які вступили в процес апоптозу (самознищення); характеризується серією морфологічних проявів, включаючи утворення бульбашок (анг. Blebbing) та випинань плазматичної мембрани апоптичної клітини та її фрагментацію на окремі апоптичні тільця. Останні швидко розпізнаються і фагоцитуються клітинами макрофагічної системи або прилеглими епітеліальними клітинами.

Апоптоз-індукувальні сигнальні комплекси (анг. Death inducing signaling complexes) – утворюються у результаті взаємодії різноманітних цитоплазматичних білків між собою, внаслідок чого утворюються специфічні фактори, які пошкоджують мембрани мітохондрій і сприяють перетіканню цитохрому С з міжмембраного простору мітохондрій у цитозоль, що, у свою чергу, ініціює процеси апоптозу.

Апоптосома (анг. Apoptosome) – великий білковий комплекс, що утворюється в процесі апоптозу. Її утворення ініціюється вивільненням цитохрому С з мітохондрій у відповідь на внутрішній або зовнішній стимул клітинної смерті. Стимули можуть варіювати від пошкодження ДНК і вірусної інфекції до ознак розвитку, наприклад, таких, що призводять до деградації хвоста пуголовка. У клітинах ссавців, як тільки цитохром С вивільняється, він зв'язується з цитозольним білком Аraf-1, полегшуючи утворення апоптосоми. Після формування апоптосоми в ній активується неактивна форма протеолітичного ензиму прокаспаси-9 (ініціаторна каспаза), яка активує ефекторні каспази та запускає каскад біодеструктивних подій, що призводять до руйнування клітини (апоптозу).

В

Війки (анг. Cilia) – циліндричні вирости на апікальній поверхні окремих типів епітеліальних клітин висотою 5-10 мкм і діаметром 0.2 мкм. Основна функція – рухова: війки урухомлюють виведення з дихальних шляхів секреторних муцинів з адсорбованими сторонніми частинками з повітря, що вдихається, а також транспортування зиготи та ранніх ембріонів по маткових трубах до порожнини матки. Основу війок складає аксонема – осьова нитка, побудована з центральної

пари (дублета) мікротрубочок, навколо яких розміщено дев'ять паралельно орієнтованих периферичних дублетів, що описується формулою $9 \times 2 + 2$. Молекулярні мотори кінезин та цитоплазматичний динеїн підтримують відносно стабільну довжину мікротрубочок, скріплює їх між собою білок нексин.

Корінець війки поєднується з розміщеним в апікальній частині епітеліюцита базальним тільцем, яке за будовою ідентичне центріолі, з організацією мікротрубочок згідно з формулою $9 \times 3 + 0$. Приєднання молекули АТФ до аксонального динеїну активує його згинальну функцію, ініціюючи процес взаємного ковзання тубулінових дублетів і проявляється як коливальні рухи війок. Будову, наближену до вищеописаних рухових війок, мають хвостові ділянки (джгутики) сперматозоїдів. Дещо інша – сенсорно-морфогенетича роль – притаманна індивідуальним і вузликосим війкам на ранніх етапах ембріогенезу. Синдром знерухомлених війок (синдром Картагенера) – тяжка спадкова патологія, обумовлена порушеннями структури та функції білкових компонентів війок, супроводжується чоловічою неплідністю, порушенням мукоциліарного механізму очищення повітроносних шляхів з розвитком бронхоектазів і поліпозу носової порожнини.

Включення (анг. Inclusions) – структурні компоненти цитоплазми, які не виявляють ознак метаболічної активності і не оточені мембранами. Можуть бути представлені: накопиченнями поживних речовин (глікоген, ліпіди); пігментами (меланін); інертними кристалоїдами (кристали Шарко-Бьютшера в клітинах Сертолі, кристали Рейнке в клітинах Лейдіга яєчок); залишковими тільцями (тільця Леві, ліпофусцин); побічними продуктами метаболізму (гемосидерин).

Волокна аргірофільні (анг. Argyrophilic fibers) – різновид нервових волокон, які виявляються при імпрегнації гістологічного препарату солями срібла.

Волокна аферентні (анг. Afferent fibers) – різновид нервових волокон, які проводять нервові імпульси (несуть інформацію) від зовнішнього чи внутрішнього середовища організму до центральної нервової системи.

Волокна еластичні (анг. Elastic fibers) – побудовані з фібриліну та еластину, забезпечують пружно-еластичні властивості структур організму; присутні у пухкій сполучній тканині, еластичних мембранах та зв'язках, еластичному хрящі. Незрілі еластичні волокна, що отримали назву окситаланових, виявляються у складі періодонта (навколозубної зв'язки).

Волокна еферентні (анг. Efferent fibers) – різновид нервових волокон, які проводять нервові імпульси від центральної нервової системи до органів-цілей (мішеней).

Волокна колагенові (анг. Collagen fibers) – утворені колагеном I, II, III, V або XI типу, забезпечують міцність (опорно-механічні властивості) структур організму. Колагенова фібрила є сукупністю тропоколагенів, які складаються з трьох поліпептидних ланцюгів, котрі скручуються у правобічну потрійну спіраль і утримуються разом водневими зв'язками та силами гідрофобної взаємодії. Волокна, побудовані з колагену I типу містяться в кістках, сухожиллях, дермі шкіри та у дентині зубів. Колагенові волокна II типу локалізовані у хрящовій тканині та склистому тілі ока. Колаген III типу, збагачений вуглеводами, утворює тонковолокнисту мережу ретикулярних волокон, що служать опорою для клітин кровотворних органів, печінки; також локалізований у стінці судин, шкірі, м'язовій тканині. Волокнами колагену V типу збагачені тканини плода, плацента, волосся, нігті, інтерстиційна сполучна тканина. Волокна колагену XI типу локалізовані у хрящовій тканині, де вони взаємодіють з колагеном II типу.

Волокна кришталікові (анг. Lens fibers) – структурно-функціональні елементи кришталіка очного яблука; утворюються з епітеліоцитів очних плакод у процесі їхнього дозрівання, деструкції ядер, та заповнення цитоплазми білком кристаліном.

Волокна м'язові (син. Міосимпласти; анг. Muscle fibers) – структурно-функціональні елементи посмугованої скелетної (несерцевої) м'язової тканини.

Волокна нервові (анг. Nerve fibers) – відростки нервових клітин, оточені оболонкою; поділяються на мієлінові та безмієлінові нервові волокна.

Волокна постгангліонарні (анг. Postganglionic fibers) – нервові волокна у складі рефлекторних дуг автономної нервової системи; проводять імпульси від автономного нервового ганглія до органа-цілі (мішені).

Волокна прегангліонарні (анг. Preganglionic fibers) – нервові волокна у складі рефлекторних дуг автономної нервової системи, які проводять імпульси від центральної нервової системи до автономних гангліїв.

Волокна проривні (син. Волокна Шарпея; анг. Perforating fibers, Sharpey fibers) – пучки колагенових волокон, які прикріплюють періост до кісткової тканини, перихондрій – до хрящової тканини, волокна сухожилків – до кісток, а також волокна періодонта, які з одного боку влітаються у цемент кореня зуба, а з другого – у періост зубної альвеоли.

Волокна ретикулярні (анг. Reticular fibers, Type III collagen fibers) – побудовані з колагену III типу. Продукуються ретикулярними клітинами, у спілці з якими

утворюють ретикулярну тканину. Формують опорну сітку та мікрооточення для клітин органів кровотворення (червоний кістковий мозок, лімфатичні вузли, селезінка, печінка), окремих ендокринних залоз (гіпофіз).

Вушна сірка (анг. Cerumen, Earwax) – воскоподібна речовина, що є продуктом сальних та видозмінених апокринових потових залоз шкіри зовнішнього слухового проходу; містить злучені кератиноцити та фрагменти волосся. Має бактерицидні властивості; захищає шкіру слухового проходу, допомагає в її очищенні та змащуванні, забезпечує захист від бактерій, грибків, дрібних комах, твердих частинок і води.

Г

Глікокалікс (анг. Glycocalyx) – сукупність вуглеводних ланцюгів клітинної поверхні, представлена олігосахаридними компонентами молекул глікопротеїнів і гліколіпідів плазматичної мембрани; відіграє важливу роль у взаєморозпізнаванні та взаємодії клітин, сприйнятті сигналів, що надходять із позаклітинного середовища.

Гранули азурофільні (син. Первинні гранули; анг. Azurophilic granules, Primary granules) – лізосоми гранулоцитів крові, які при зафарбовуванні за Романовським забарвлюються у бордовий колір; більші за розмірами, але менш чисельні у порівнянні зі специфічними гранулами. З'являються на ранніх стадіях гранулоцитопоезу в усіх різновидах гранулоцитів, а також у моноцитах і лімфоцитах. Азурофільні гранули нейтрофілів містять фермент мієлопероксидазу, яка каталізує синтез високоактивних сполук з бактерицидними властивостями – гіпохлоритів і хлораміну, а також кислі гідролази, широкий спектр антимікробних дефензинів, лізоцим, кателіцидин. Азурофільні гранули еозинофілів містять ензими, які беруть участь у гідролізі імунних комплексів антиген-антитіло, поглинутих еозинофілами, та у знищенні паразитів. Азурофільні гранули базофілів містять кислі гідролази, подібні як в інших лейкоцитах.

Гранули зимогенні (анг. Zymogen granules) – містять ензими у неактивній формі. Найчастіше цей термін використовують для означення гранул, що їх накопичують у цитоплазі екзокриноцити пішлункової залози: при надходженні до дванадцятипалої кишки зимогени (проензими) активуються і перетворюються на ензими. Прикладами зимогенів можуть служити трипсиноген, хімотрипсиноген, пепсиноген, ангіотензиноген, каспази, прокарибокси-поліпептидаза, проеластаза, проліпаза.

Гранули кератогіаліну (анг. Keratohyalin granules) – цитоплазматичні гранули кератиноцитів зернистого шару епідермісу. Складаються з кератину, філагрину, лорикрину і трихогіаліну; їх накопичення у поєднанні з перетворенням кератинових філаментів на тонофібрили, а відтак на гомогенний кератиновий матрикс сприяють зроговінню (кератинізації) клітин поверхневого шару епідермісу. Під час диференціації кератиноцитів кератогіалінові гранули дозрівають і збільшуються в розмірах; їхній вміст виводиться у ділянки розмежування зернистого та рогового шарів епідермісу, внаслідок чого утворюється водонепроникний ліпідомісткий бар'єр. Рівночасно внутрішня поверхня плазматичних мембран кератиноцитів потовщується, перетворюючись на зроговілу клітинну оболонку.

Після вивільнення вмісту кератогіалінових гранул у цитоплазму ядра, рибосоми та мітохондрії кератиноцитів зникають, цитоплазма перетворюється на щільно заповнений тонофібрилами матрикс. Після остаточного зневоднення клітина трансформується на зроговілу лусочку, поступово від'єднується від епідермісу і злущується у його поверхневому – роз'єднаному – шарі. Гранули кератогіаліну суттєво сприяють процесу зволоження шкіри, хоча й опосередковано. По мірі диференціації кератиноцитів та їх переміщення до поверхні шкіри, відбувається вивільнення гранул кератогіаліну з присутнім у їхньому складі філагрином. Останній хімічно модифікується та обробляється протеолітичними ензимами з утворенням природного зволожувального фактора, який складається з гігроскопічних (таких, що приваблюють воду) амінокислот і їхніх похідних, які допомагають поверхневому роговому шару епідермісу утримувати вологу. Окрім того, вищезначений чинник служить захисним засобом від ультрафіолетового випромінювання та модулює рН рогового шару, що є критично важливими для здоров'я шкіри.

Окрім епідермісу, існує ще три типи кератогіалінових гранул іншої локалізації: (1) глобулярні – знаходяться в епітелії, що швидко проліферує, наприклад, у слизовій оболонці ротової порожнини; (2) зірчасті – знаходяться у епідермісі з відносно низькою проліферативною активністю); (3) – у складі тимусних тілець Гассаля (їхня функція дотепер не з'ясована).

Гранули секреторні (син. Секреторні пухирці, Секреторні везикули; анг. Secretory granules, Secretory vesicles) – обмежені біомембраною відносно невеликі везикули, у яких накопичуються продукти синтетичної діяльності клітин перед їх виведенням шляхом екзоцитозу. Часто розташовуються на одному з полюсів клітини – узалежнено від напрямку виведення секрету.

Гранули специфічні (син. Вторинні гранули; анг. Specific granules, Secondary granules) – у складі нейтрофільних гранулоцитів – менші за розмірами, але удвічі

чисельніші порівняно з азурофільними гранулами. Містять ензими (колагеназу IV типу, желатиназу, фосфоліпазу), активатори комплементу, інші протимікробні пептиди (лізоцим, лактоферин, дефензин). Специфічні гранули еозинофільних гранулоцитів мають еліпсоїдну форму, містять електронно-щільний кристалоїд, занурений у менш щільний матрикс. Білки кристалоїда мають виражений цитотоксичний вплив на гельмінтів і найпростіших паразитів. Специфічні гранули еозинофілів містять також гістаміназу, арилсульфатазу, колагеназу і катепсини. Гістаміназа розщеплює гістамін і нівелює його біологічні ефекти; арилсульфатаза нейтралізує лейкотрієни, які синтезуються базофільними гранулоцитами і мастоцитами. Специфічні гранули базофілів крові містять гістамін, гепарансульфат, гепарин, лейкотрієни, інтерлейкіни, що служать медіаторами запальних, алергічних та анафілактичних реакцій.

Гранули третинні лейкоцитів (анг. Tertiary granules) – бувають двох типів. Гранули першого типу містять ензими фосфатази; до складу гранул другого типу входять металопротеїнкази желатиназа і колагеназа, які полегшують діapedез та міграцію нейтрофілів у сполучній тканині. Третинні гранули ідентифікують лише у нейтрофілів, у еозинофілах та базофілах крові вони відсутні.

Гранули тромбоцитів (анг. Thrombocyte granules) – у складі грануломера тромбоцитів (кров'яних пластинок) виявляються три типи гранул: (1) альфа-гранули містять фібриноген, тромбоцитарний фактор росту, тромбопластин, тромбоспондин, фактори гемокоагуляції; (2) дельта-гранули містять кальцій, АДФ, АТФ, серотонін, гістамін, пірофосфатазу; (3) у лямбда-гранулах депоновані гідролітичні ензими.

Д

Дейтеросома (анг. Deuterosome) – див. гасло Процентріоля

Е

Екзосоми (анг. Exosomes) – мультивезикулярні ендосоми цитоплазми діаметром 50-150 нм, що вивільняють свій вміст у позаклітинне середовище після злиття з плазматичною мембраною. Під час циркуляції в позаклітинному просторі екзосоми можуть доставляти (транспортувати) ліпіди, білки та нуклеїнові кислоти до клітин-реципієнтів.

Ектосоми (анг. Ectosomes) – сукупність позаклітинних везикул, які утворюються в результаті процесу прямого брунькування з плазмалеми, на відміну від екзосом, котрі вивільняються в результаті екзоцитозу мультивезикулярних тілець. Ектосоми збагачені цитоскелетними білками, гліколітичними ензимами, містять

інтегрини та анексини, і дуже різняться розмірами (від 150 до 1000 нм), що залежить як від характеру секреторних продуктів, так і від клітин, що служать джерелом утворення ектосом.

Ендоплазматична сітка (анг. Endoplasmic reticulum) – звивиста мережа утворених біомембранами пласких цистерн, везикул (пухирців) і замкнених каналців, яка простягається від ядра до плазматичної мембрани, істотно збільшує фізіологічно активну площу клітинних мембран і ділить цитоплазму на окремі компартменти. Пересічно площа мембран ендоплазматичної сітки тридцятикратно перевищує площу плазмалемі. Розрізняють гладку та гранулярну ендоплазматичну сітку.

Ендоплазматична сітка гладка (син. ГлЕС, Гладкий ендоплазматичний ретикулум; анг. Smooth Endoplasmic Reticulum, SER) – складається з коротких анастомозивних каналців (тубулярних і везикулярних цистерн), які не зв'язані з рибосомами, але містять низку ензимів, котрі здійснюють детоксикацію природних продуктів метаболізму, алкоголю, лікарських препаратів та наркотиків, а також ензими метаболізму вуглеводів і ліпідів, серед них ензим глюкозо-6-фосфатазу, який конвертує глюкозо-6-фосфат на глюкозу, що слугує субстратом для глюконеогенезу. У ГлЕС синтезуються ліпіди, фосфоліпіди і стероїди, що є основними компонентами плазматичних мембран. Клітини, які виділяють ці речовини, наприклад, клітини яєчок, яєчників, надниркових і сальних залоз, містять значний об'єм ГлЕС. У везикулах ГлЕС депонуються іони кальцію, вивільнення яких забезпечує швидку відповідь на різноманітні стимули. Під назвою сакоплазматичного ретикулуму ГлЕС служить резервуаром кальцію у клітинах і волокнах посмугованих м'язів, у яких вивільнення Ca^{2+} відіграє ключову роль у механізмі м'язових скорочень.

Ендоплазматична сітка гранулярна (син. ГрЕС; анг. Rough Endoplasmic Reticulum, RER) – ділянка ендоплазматичної сітки, яка складається з системи пласких цистерн і каналців, зовнішня цитоплазматична поверхня яких вкрита рибосомами, а мембранний компонент безпосередньо переходить у зовнішню мембрану ядерної оболонки. Слугує місцем синтезу і посттрансляційної модифікації новоутворених білків. У ГрЕС синтезуються секреторні білки, більшість мембранних білків плазмалемі та численних мембранних органел, а також лізосомні ензими; здійснюється початкове глікозилювання синтезованих глікопротеїнів, а також збирання багатоланцюгових білкових молекул. Вищезначені процеси реалізуються за участю власних ензимів ГрЕС, а також білкових комплексів, котрі діють як шаперони: регулюють процеси складання, запобігають спонтанній (самовільній) агрегації та

контролюють якість новоутворених білків. Найбільшого розвитку ГрЕС набуває в клітинах з інтенсивним білковим синтезом, наприклад, екзокриноцитах підшлункової залози, фібробластах, плазмоцитах, мотонейронах. При світловій мікроскопії ГрЕС візуалізується як базofilна ділянка цитоплазми (ергастоплазма).

Білковий синтез розпочинається у полісомах цитозолу, які синтезують сигнальний пептид, що складається з 15-40 амінокислотних залишків, у тому числі містить серію з шести або більшої кількості гідрофобних амінокислот. Сигнальний пептид ідентифікується та зв'язується з частинкою розпізнавання сигналу (анг. Signal-Recognition Particle, SRP). Трансляція призупиняється допоки новоутворений комплекс не прикріпиться до SRP-рецептора SRP на поверхні ГрЕС; відтак інший рецептор ГрЕС зв'язується зі структурним білком великої субодиниці рибосоми, забезпечуючи міцне прикріплення рибосоми до поверхні ГрЕС, а SRP вивільняється. Трансляція поновлюється після вивільнення SRP і переміщення гідрофобного сигнального пептида через транслокаторний комплекс (транслокон) у просвіт ГрЕС. Там сигнальний пептид видаляється з новосинтезованого білка ензимом сигнальною пептидазою; по мірі видовження поліпептидний ланцюг поступово пересувається у просвіт ГрЕС; по завершенні синтезу і від'єднанні від рибосом за участі шаперонів та інших білків відбувається початкова посттрансляційна модифікація (зокрема, початкове глікозилування) новосинтезованих білків та надання їм належної тривимірної конфігурації.

Розпочаті у ГрЕС посттрансляційна модифікація та формотворчі процеси завершуються у комплексі Гольджі, куди новосинтезовані білки доставляються транспортними везикулами, облямованими білками-коатомерами: COP-II спрямовує везикули від ГрЕС до комплексу Гольджі (антероградний транспорт); COP-I забезпечує транспортування у протилежному (ретроградному) напрямі – від комплексу Гольджі до ГрЕС. В останній діє система контролю якості синтезованих білків: порушення амінокислотного складу чи нездатність до набуття молекулами належної 3D структури обумовлюють їхню деградацію, поєднану з ГрЕС (анг. Endoplasmic Reticulum Associated Degradation, ERAD). При цьому неякісні білки повертаються у цитозоль, маркуються убіквітином і розбираються протеосомами на дрібні фрагменти з перспективою їх повторного використання. Див. також гасла Білки докінгові, Коатомери, Комплекс Гольджі, Транслокон, Шаперони.

Ендосоми (анг. Endosomes) – мембранні структури цитоплазми у формі везикул (пухирців) або цистерн діаметром 0.02-0.5 мкм, розміщені на шляхах ендоцитозу. Ендосоми можна розглядати як постійні органели у складі цитоплазми, або як перехідні структури, що утворюються в результаті

ендоцитозу. Розрізняють ранні і пізні ендосоми; останні в результаті нагромадження гідролітичних ензимів та фагоцитованого матеріалу перетворюються на лізосоми. На шляху перетворення на лізосоми вони отримують синтезовані у гранулярній ендоплазматичній сітці та промарковані у комплексі Гольджі манозо-6-фосфатом гідролітичні ензими шляхом адресної доставки транспортними везикулами до рецепторів манозо-6-фосфату, які експресуються на мембрані прелізосом. Основна функція ранніх ендосом – сортування білків, доставлених ендоцитозними везикулами і перенаправлення їх у різні відділи клітини до місця призначення.

I

Іккосоми (анг. ICCoSomes, Immune Complex Coated Bodies) – невеликі фрагменти плазмалеми довгоживучих фолікулярних дендритних клітин імунокомпетентних органів – лімфатичних вузлів і селезінки. Іккосоми вкриті комплексами «антиген-антитіло», які можуть утримуватися протягом тривалого часу – місяцями і навіть роками, та використовуватися для генерації вторинної або наступних імунних відповідей.

Іонні канали (анг. Ion channels) – забезпечують перенесення з міжклітинного середовища до цитоплазми невеликих водорозчинних молекул або іонів. Складаються з кількох доменів, що у своїй сукупності пронизують біліпідний шар плазмалеми, слугуючи іон-селективними фільтрами. Розрізняють безворітні та ворітні іонні канали. Останніх налічується переважна більшість, їх класифікують з урахуванням механізму відкриття: розрізняють керовані лігандами, механочутливі, потенціал-залежні та G-протеїн залежні іонні канали.

Іонні канали безворітні (анг. Ungated channels) – забезпечують витік іонів калію з цитоплазми у позаклітинний матрикс, у результаті якого встановлюється різниця потенціалів по обидва боки плазматичної мембрани.

Іонні канали ворітні (анг. Gated channels) – переважна більшість різновидів іонних каналів, які здатні закриватися чи відкриватися у залежності від отриманих сигналів.

Іонні канали керовані лігандами (анг. Ligand-gated channels) – регулюються лігандами, в ролі яких можуть виступати нейротрансмітери (наприклад, ацетилхолін у м'язових клітинах, циклічний аденозин монофосфат (цАМФ) у нюхових рецепторних нейронах чи циклічний гуанозин монофосфат (цГМФ) у паличках сітківки.

Іонні канали механочутливі (анг. Mechanically gated channels) – регулюються механічними подразниками, зокрема, зміщеннями стереоцилій волоскових клітин внутрішнього вуха.

Іонні канали потенціал-залежні (анг. Voltage-Dependent Anion Channels, VDAC) – регулюються мембранними потенціалами, функціонують у нейронах.

Іонні канали G-протеїн залежні (анг. G-protein gated ion channels) – для відкривання цих каналів необхідне зв'язування G-протеїну з відповідними рецепторами клітинної поверхні. Див. також гасло Рецептори, поєднані з білком G.

К

Кавеоли (анг. Caveolae) – заглибини у формі ямок (інвагінацій) плазматичної мембрани, оточені білками кавеолінами. Як і ліпідні рафти, крім біліпідного шару кавеоли містять значну кількість гліколіпідів, сфінголіпідів, холестеролу. Важливим компонентом мембран кавеол є фосфатидил-інозитол – ключовий посередник передачі сигналів з і до клітини. Провідна роль кавеол полягає у транспорті в клітину макромолекул шляхом ендоцитозу. З боку цитоплазми кавеоли вкриті білками клатрином або кавеоліном, які сприяють ендоцитозу: під час останнього відбувається інтерналізація (поглинання клітиною) ліганд-рецепторних комплексів, що входять до складу плазматичної мембрани клітини.

Каріотека (анг. Kariotheka) – див. Ядерна оболонка.

Кісткові пластинки (лат. Bony lamellae) – звапновані пучки паралельно орієнтованих волокон колагену І-го типу, які лежать в основі побудови пластинчастої (компактної та губчастої) кісткової тканини. У довгих кістках скелета розрізняють зовнішні генеральні пластинки, внутрішні генеральні пластинки, пластинки остеонів та інтерстиційні пластинки, що заповнюють простір між остеонами.

Коатомери (анг. Coatomers) – білкові комплекси, які вкривають поверхню мембран транспортних везикул. Відомі два типи коатомерів: COP-II покриває везикули, що транспортують білки від ендоплазматичної сітки до цис-Гольджі мережі (антероградний транспорт); COP-I покриває везикули, що транспортують білки від цис-Гольджі мережі до ендоплазматичної сітки (ретроградний транспорт). Коатомери функціонально аналогічні та еволюційно гомологічні адапторним білкам (зокрема, клатрину), які регулюють ендоцитоз від плазматичної мембрани та везикулярний транспорт від транс-Гольджі мережі до лізосом.

Компартменти для роз'єднання рецепторів і лігандів (анг. Compartments of uncoupling receptors and ligands) – особливі форми ранніх ендосом. Відносно низький рН (6.0) у цих везикулах сприяє роз'єднанню рецепторів і лігандів. Зазвичай рецептори повертаються до плазматичної мембрани, а ліганди спрямовуються до пізніх ендосом для деградації.

Комплекс Гольджі (син. Апарат Гольджі; анг. Golgi complex, Golgi apparatus) – стос пласких мембранних цистерн та везикул загальною площею 5-10 мкм², у якому здійснюється посттрансляційна модифікація білків, синтезованих у гранулярній ендоплазматичній сітці (ГрЕС), їх пакування і надання специфічних міток для адресної доставки до місць призначення. У препаратах, імпрегнованих важкими металами, комплекс Гольджі має вигляд приядерної мережі; у препаратах забарвлених гематоксиліном та еозином його локалізація відповідає світлим (не забарвленим) ділянкам цитоплазми. З використанням електронної мікроскопії розрізняють наближену до ядра чи ГрЕС цис-Гольджі мережу (анг. Cis-Golgi Network, CGN), максимально віддалену від ядра транс-Гольджі мережу (анг. Trans-Golgi Network, TGN), а також серединну (медіальну) ділянку, представлену пласкими цистернами. У всіх вищезначених компартментах містяться білки різного ступеня зрілості, та ензими, які здійснюють їхню модифікацію, а саме, глікозилювання, фосфорилювання, сульфатування, а також обмежений протеоліз. Сорткування та пакування білків передбачає орієнтацію їхнього транспортування у чотирьох основних напрямках: (1) до апікальної плазмалеми; (2) до медіобазальної плазмалеми; (3) до ендосом/лізосом; (4) до апікальної частини цитоплазми (для накопичення, зберігання та/або секреції).

Цільову доставку білків, синтезованих у ГрЕС до цис-Гольджі мережі (антероградний транспорт) забезпечують везикули, облямовані коатомером COP-II. Перенесення вантажів у зворотному напрямі (ретроградний транспорт) – від цис-Гольджі мережі до ГрЕС, а також від транс-Гольджі мережі до цис-Гольджі мережі (наприклад, білків котрі підлягатимуть реутилізації) опосередковується коатомером COP-I. В обох випадках внутрішньоклітинне переміщення білків реалізується за участі транспортних везикул, елементів цитоскелета, молекулярних моторів кінезину та динеїну, білків Rab та клатрину. Найбільш детально вивчено механізм адресної доставки гідролітичних ензимів до зрілих ендосом при їх перетворенні на лізосоми. Зокрема, встановлено, що маркером лізосомних ензимів служить манозо-6-фосфат, який розпізнається мембранними рецепторами ендосом. Вивільнення коатомерів для їх повторного використання досягається шляхом вмикання H⁺помпи, у результаті чого кислотність середовища всередині лізосоми знижується до рН~4.5-5.0, що сприяє від'єднанню коатомера від вантажу.

Більшість білків, призначених для використання у складі інших органел чи транспортування в інших напрямках, несуть сигнальні послідовності, які представлені лінійно розташованими амінокислотами або асоційованих з ними молекулами вуглеводів. Сортуння і пакування субстратів у транспортні везикули відбувається у транс-Гольджі мережі.

Білки, які утворили агрегати або кристалізувались у транс-Гольджі мережі внаслідок зміни рН чи концентрації Ca^{2+} , зберігаються у великих секреторних везикулах (вакуолях) або у секреторних гранулах, де відбувається процес їх накопичення та дозрівання до моменту, коли надійде метаболічний, гормональний або нейральний сигнал, котрий заініціює злиття везикулярних і плазматичних мембран з виведенням секреторного продукту у позаклітинний матрикс. Так здійснюється процес регульованої секреції. При цьому вміст деяких секреторних гранул може до 200 разів перевищувати концентрацію аналогічного продукту у цистернах ГрЕС. Секреторні гранули з концентрованим вмістом травних ензимів отримали назву зимогенних гранул (наприклад, у складі екзокринних панкреатоцитів). Несекреторні білки рециркулюють до ендосом або транс-Гольджі мережі у везикулах, облямованих клатрином за участі білків Rab. Див. також гасла Білки Rab, Клатрин, Коатомери.

Контакти щілинні (син. Конексони, Нексуси; англ. Gap junctions, Connexons, Nexuses) – білкові комплекси, утворені шістьма субодиницями трансмембранних білків конексинів, які формують наскрізні перфорації у мембранах сусідніх клітин. Мають довжину близько 20 нм з центральним каналом діаметром 1.5 нм. Конексони утворюють комунікативні контакти між суміжними клітинами, завдяки яким формуються функціональні синцитії, або сукліття (як от між скоротливими кардіоміоцитами серцевого м'яза, чи відростками остеоцитів кісткової тканини). Конексони також відіграють важливу роль в утворенні та функціонуванні електричних синапсів.

Л

Лізосоми (англ. Lysosomes) – мембранні органели округлої форми діаметром 0.05-0.5 мкм, що містять кислі гідролітичні ензими, які забезпечують розщеплення речовин, отримані внаслідок ендоцитозу та автофагії. Утворюються з пізніх ендосом в результаті цільової доставки до них мембранних білків та гідролітичних ензимів; специфічним маркером останніх служить манозо-6-фосфат. Унікальною властивістю лізосом є їхня стійкість до перетравлювання власними ензимами, яка досягається завдяки виключно високому ступеню глікозилювання (покриття вуглеводними залишками) внутрішньої поверхні лізосомних мембран. Останні містять численні протонні (H^+) помпи, які створюють кисле середовище ($\text{pH} \sim 4.5-5.0$), необхідне для активації лізосомних ензимів: глікозидаз, β -глюкуронідаз, нуклеаз, протеаз,

сульфатаз, фосфатаз, фосфоліпаз. Варто зауважити, що всі означені вище ензими неієздатні у середовищі цитоплазми з близьким до нейтрального $\text{pH} \sim 7.2$. Мембрани лізосом містять транспортні білки, які переносять кінцеві продукти травлення (амінокислоти, цукри, нуклеотиди) до цитоплазми, де вони використовуються в синтетичних процесах клітини або зазнають екзоцитозу.

Під електронним мікроскопом лізосоми демонструють щільний гранулярний вміст. При світловій мікроскопії після забарвлення гематоксиліном і еозином лізосоми візуалізуються погано, краще їх видно у препаратах забарвлених толуїдиновим синім або при використанні люмінесцентної мікроскопії. Лізосоми містять понад 60 різних ензимів і понад 50 мембранних білків. Ензими лізосом синтезуються у гранулярній ендоплазматичній сітці та транспортуються до цис-Гольджі мережі коатомером COP-II, де до них прикріплюється манозо-6-фосфатна мітка. Її розпізнають мембранні рецептори везикул транс-Гольджі мережі і доставляють її носіїв до пізніх ендосом, які по мірі нагромадження гідролітичних ензимів поступово перетворюються на первинні лізосоми. Інтегральні білки лізосомних мембран не містять маркерних молекул манозо-6-фосфату. Їхній сигнал націлювання представлений коротким цитоплазматичним доменом, який розпізнається комплексами білків адаптинів: носії цього сигналу запаковуються у клатрин-облямовані везикули і переміщуються до пізніх ендосом. У результаті взаєморозпізнання і взаємодії між специфічними білками транспортних везикул (v-SNARE) та цільових мембран (t-SNARE) утворюється trans-SNARE комплекс, котрий, забезпечуючи специфічність взаємодії між окремою транспортною везикулою та її мембранною мішенню, ініціює їх злиття з утворенням cis-SNARE комплексу. Цей комплекс пізніше демонтується за участю білкового комплексу NSF- α -SNAP, а його компоненти підлягають рециклізації.

Субстрат для перетравлювання лізосомами може надходити у результаті як різних форм ендоцитозу (фагоцитозу, піноцитозу чи рецептор-опосередкованого ендоцитозу), так і автофагії (деградації власних постарілих, ушкоджених або непотрібних клітині органел). Травлення розпочинається після злиття фагосоми з пізньою ендосомою (первинною лізосомою), що служить синалом для активації протонних (H^+) pomp у складі лізосомної мембрани, підвищення кислотності всередині фаголізосоми до $\text{pH} \sim 4.5-5.0$ та відповідною активацією ензимів. Новоутворена органела отримує назву вторинної лізосоми (або гетеролізосоми). Рештки речовин, що не піддаються перетравлюванню, зберігаються у дрібних постлізосомних везикулах під назвою залишкових тілець. У складі довгоживучих клітин (наприклад, у нейронах чи клітинах серцевого м'язу) залишкові тілця можуть з віком накопичуватися у формі включень ліпофусцину. У клітинах печінки та селезінки залізовмісні включення накопичуються у формі гемосидерину.

У випадку автофагії органели, які піддаватимуться лізосомному перетравлюванню, спершу ізолюються від прилеглої цитоплазми мембранними елементами гладкої ендоплазматичної сітки. Утворена таким чином автофагосома зливається з лізосомою і її вміст підлягає деградації як описано вище. В обох випадках продукти перетравлювання виводяться у цитоплазму для повторного використання або екзоцитозу. Деякі клітини (наприклад, остеокласти, які беруть участь у резорбції кісток, і нейтрофіли як основні клітини гострого запалення), можуть вивільняти лізосомні ензими безпосередньо у позаклітинний матрикс для перетравлювання його компонентів. Мутації в генах, що кодують синтез лізосомних ензимів, відповідальні за понад 50 різних генетичних аномалій людини, відомих як лізосомні хвороби накопичення (син. Тезауризми, англ. Tesaurosismoses). Ці, як правило, генетичні аномалії супроводжуються накопиченням у клітинах специфічних субстратів через нездатність лізосом до їх розщеплення, що супроводжується низкою нейродегенеративних розладів, пухлинним переродженням, серцево-судинною та легеневою патологією (хвороби Гоше, Тея-Сакса, Німанна-Піка та ін.). Див. також гасла Адаптини, Білки SNARE, Білок t-SNARE, Білок v-SNARE, cis-SNARE комплекс, NSF- α -SNAP комплекс, Клатрин.

М

Мезангій (англ. Mesangium) – простір між капілярами ниркових клубочків, заповнений мезангіальними клітинами і продукованим ними ж мезангіальним матриксом. Інтрагломерулярні мезангіальні клітини поєднують функції перицитів, фібробластів та гладких міоцитів, мають фагоцитарні та імуномодуляторні властивості, беруть участь у регуляції швидкості клубочкової фільтрації шляхом скорочення або розширення просвіту гемокапілярів. Частина мезангіоцитів перебуває у фізичному контакті з капілярами, інша частина контактує з подоцитами. Мезангіальний матрикс – аморфний матеріал, хімічний склад якого схожий на склад базальної мембрани.

Мікроросинки (англ. Microvilli) – пальцеподібні вирости апікальної частини епітеліальних клітин висотою близько 1 мкм, які значно (у 30-50 разів) збільшують функціонально активну поверхню цих клітин. Кожна мікроросинка містить структуроване ядро, побудоване з 20-30 актинових філаментів, поперечно зшитих фімбрином, вілліном і/або еспіном. Сукупність мікроросинок всмоктувальних ентероцитів тонкої кишки отримала назву посмугової облямівки; сукупність мікроросинок клітин проксимальних трубочок нефронів називають щіточковою облямівкою. Обидві вищезначені клітинні популяції забезпечують функцію всмоктування. Різновидом мікроросинок є стереоцилії

сенсорних клітин внутрішнього вуха та епітеліоцитів сім'явидних проток яєчок з придатками. Подібні до мікрворсинок відростки утворюють також клітини макрофагічної системи, які використовують їх для моніторингу свого мікрооточення, пошуку та нищення патогенів та патологічно змінених власних клітин організму.

Мікротрубочки (анг. Microtubules) – тонкі трубчасті структури у цитоплазмі всіх еукаріотичних клітин, що спільно з актиновими і проміжними філаментами формують цитоскелет, надаючи жорсткість та забезпечуючи підтримання форми клітин. Кожна мікротрубочка є порожнистою структурою з діаметром 25 нм і товщиною стінки 5 нм; довжина може досягати мікрметрів. Білкова субодиниця мікротрубочки є гетеродимером молекул α - і β -тубуліну, кожна з яких має молекулярну масу приблизно 50 кілоДальтон. При відповідних умовах гетеродимери тубуліну полімеризуються з утворенням мікротрубочок, які мають спіралеподібну організацію: всього в одному повному завитку спіралі присутні 13 субодиниць. Поздовжньо орієнтовані тубулінові субодиниці утворюють протофіламенти, а 13 паралельно орієнтованих протофіламентів складають стінку мікротрубочки.

Полімеризація тубулінів здійснюється у центрах організації мікротрубочок (анг. MicroTubule Organizing Centers, MTOCs), які містять побудовані з γ -тубулінів кільця, що слугують ініціаторами полімеризації. Для реалізації процесу полімеризації необхідна присутність димерів $\alpha\beta$ -тубуліну, кон'югованих з гуанозинтрифосфатом (ГТФ), та іонів магнію (Mg^{2+}). Кожен димер тубуліну перед його включенням до складу мікротрубочки зв'язує молекулу ГТФ; після завершення процесу полімеризації ГТФ гідролізується до ГДФ. Мікротрубочки – поляризовані структури: їх «мінус кінець» визначається присутністю α -тубуліну, «плюс кінець» – присутністю β -тубуліну. Мікротрубочки перебувають у стані постійної реструктуризації (динамічної нестабільності): приєднання нових димерів тубуліну призводить до їхнього видовження, а деполімеризація – до вкорочення. Як видовження, так і вкорочення відбуваються на «плюс кінці»; перебудова «мінус кінця» заблокована присутністю γ -тубуліну. Переважання процесів деполімеризації, яке супроводжується вкороченням мікротрубочок, отримало назву «катастрофи».

Для стабілізації довжини мікротрубочок необхідна взаємодія їхнього «плюс кінця» з надродиною білків, асоційованих з мікротрубочками (анг. Microtubule Associated Proteins, MAPs), котрі регулюють самозбирання, стабілізацію та прикріплення мікротрубочок до конкретних органел. Структура мікротрубочок значною мірою узалежнена від їхньої функції у клітині: так, мікротрубочкам війок притаманна висока стабільність, тоді як мікротрубочки мітотичного веретена короткоживучі. Функції мікротрубочок надзвичайно

різноманітні: (1) при взаємодії з актиновими та проміжними філаментами формують цитоскелет; (2) забезпечують компартменталізацію цитоплазми; (3) утворення виростів – псевдоподій та ламеліподій – необхідних для міграції клітин; (4) урухомлення війок і джгутиків; (5) прикріплення хромосом до мітотичного веретена та їх переміщення під час мітозу і мейозу; (6) внутрішньоклітинний транспорт – урухомлення за участі молекулярних моторів кінезинів та динеїнів органел, секреторних везикул, ендосом і лізосом. При цьому кінезини транспортують вантажі від МТОС, що локалізується поблизу ядра клітини, до «плюс кінця» мікротрубочок (антероградний транспорт); цитоплазматичні динеїни переносять вантажі у протилежному напрямі – від плазмалемі до ядра (ретроградний транспорт).

Мікротрубочки можуть формувати більші масиви, які отримали назву аксонем (осьових ниток), що утворюють серцевину війок та джгутиків. Аксонема зазвичай має дев'ять пар (дублетів) радіально розташованих периферичних мікротрубочок, і пару мікротрубочок центральної локалізації, що описується формулою $9 \times 2 + 2$. Джгутики еукаріотичних клітин, хоча і відрізняються довжиною і ультраструктурними особливостями, загалом мають подібну будову. Організація мікротрубочок у складі центріолей і базальних тілець описується дещо іншою формулою, а саме, $9 \times 3 + 0$; провідну роль у цих структурах відіграють триплеті, а не дублети мікротрубочок. Див. також гасла Тубуліни, Білки асоційовані з мікротрубочками, Аксонема, Тільця базальні, Центр організації мікротрубочок, Центріолі, Центросома.

Міофібрили (анг. Myofibrils) – основні структурні елементи скелетної та серцевої м'язових тканин, які забезпечують скоротливу функцію. Кожна міофібрила має діаметр 1-2 мкм, і складається з філаментів трьох типів: тонких, товстих, та еластичних. Тонкі філаменти побудовані переважно з білка актину, згорнутого у подвійну спіраль з нитками небуліну. G-актин, полімеризуючись у філаменти, утворює «драбину», по якій «підіймаються» філаменти міозину, створюючи рух. Товсті філаменти побудовані переважно з білка міозину, який відповідає за генерацію сили скорочень. Молекула міозину складається з глобулярної головки з сайтами зв'язування АТФ і актину, а також довгого хвоста, що бере участь у полімеризації міозинових філаментів. Еластичні філаменти побудовані з білка титіну і утримують міозинові філаменти у фіксованому положенні. Актинові і міозинові філаменти мають паралельну орієнтацію і організовані у структурно-функціональні одиниці – саркомери, кожен близько трьох мікрометрів завдовжки.

Одна міофібрила може включати кілька тисяч саркомерів. Механізм м'язового скорочення ґрунтується на феномені взаємного ковзання (слайдинг-феномені) актинових і міозинових філаментів: за присутності іонів Ca^{2+} та

АТФ «шарнірним» рухом головок міозину актинові філаменти «втягуються» вглиб саркомера, обумовлюючи його вкорочення. Сукупні вкорочення довжини всіх саркомерів міофібрил призводить до вкорочення останніх і екстраполюється у скорочення м'язів; при цьому індивідуальна довжина актинових та міозинових філаментів залишається незмінною. Див. також гасла Актин, Міозин, Небулін, Титін, Філаменти.

Мітохондрії (анг. Mitochondria) – видовжені двомембранні органели розміром $0.5-1.0 \times 7-10$ мкм, які містять електронно-транспортний ланцюг дихальних ензимів, котрі здійснюють синтез АТФ – основного джерела енергії в клітині. Значна кількість мітохондрій міститься в клітинах, які генерують і витрачають багато енергії: клітини і волокна посмугованої м'язової тканини, клітини проксимальних трубочок нефронів, нервові клітини. Як правило, мітохондрії концентруються у тих ділянках клітини, які несуть підвищене енергетичне навантаження – навколо ядра та поблизу плазмалемі. Мітохондрії мають власну ДНК, рибосомні і транспортні РНК, а також власну систему білкового синтезу, що дозволяє їм при потребі довільно розмножуватися; вони легко змінюють свою форму, здатні до злиття; з використанням мережі мікротрубочок та транспортних білків кінезинів та цитоплазматичних динеїнів можуть переміщатися в межах цитоплазми. Функції мітохондрій: синтез АТФ; регулювання концентрації іонів Ca^{2+} у цитоплазмі; ініціація апоптозу (запрограмованого самознищення клітин) внаслідок вивільнення цитохрому С з міжмембранного простору мітохондрій до цитоматриксу. Варто зауважити, що 99% мітохондрій та мітохондріальної ДНК одноклітинного зародка – зиготи, походять з материнського організму. Це дозволяє антропологам відслідковувати історичні шляхи міграції носіїв ДНК материнських мітохондрій.

Під електронним мікроскопом у складі мітохондрій розрізняють дві мембрани – зовнішню і внутрішню, які істотно відрізняються від інших мембран клітини. Зовнішня ситоподібна мембрана гладка; вона збагачена трансмембранними білками поринами, котрі утворюють потенціал-залежні аніонні канали, через які невеликі молекули, іони та метаболіти проникають з цитоматриксу до міжмембранного простору. Внутрішня мембрана завдяки високому вмісту фосфоліпиду кардіоліпіну непроникна для іонів; вона відмежовує мітохондріальний матрикс від міжмембранного простору і утворює численні складки – кристи, які значно збільшують площу внутрішньої мембрани. Більша частина білків, які використовуються у процесах окисного фосфорилування, синтезуються вільними рибосомами у цитоплазмі і транспортуються до мітохондрій за посередництва двох білкових комплексів: транслокази зовнішньої мітохондріальної мембрани (анг. Translocase of outer mitochondrial membrane, TOM complexes) та

транслокази внутрішньої мітохондріальної мембрани (анг. Translocase of inner mitochondrial membrane, TIM complexes). Разом вони ідентифікуються як ТОМ/TІМ комплекси.

Внутрішня мембрана мітохондрій містить білки, які виконують три основні функції: (1) забезпечення реакції окиснення електронно-транспортного ланцюга дихальних ензимів; (2) синтез АТФ; (3) регулювання транспорту метаболітів до матриксу мітохондрій і до позамітохондріального цитозолу. Ензими дихального ланцюга прикріплюються до поверхні крист у складі так званих елементарних частинок, які під електронним мікроскопом мають вигляд тенісної ракетки: їхні головки діаметром близько 10 нм містять ензими, що здійснюють окисне фосфорилування з утворенням АТФ. Матрикс мітохондрій також містить розчинні ензими, що беруть участь у окисненні жирних кислот, мітохондріальну ДНК, рибосоми, тРНК, а також щільні гранули, у котрих депонуються іони Ca^{2+} , інші дво- і тривалентні катіони. Загалом, основним джерелом енергії для клітинного метаболізму є глюкоза, яка катаболізується в трьох наступних процесах – гліколізі, циклі трикарбонових кислот (цикл Кребса) і, нарешті, окиснювальному фосфорилуванню – з утворенням АТФ, рушійною силою якого служить різниця потенціалів мітохондріального матриксу та міжмембранного простору. У мітохондріях стероїд-продукувальних клітин (наприклад, у спонгіоцитах кори надниркових залоз), внутрішня мембрана утворює кристи характерної трубчастої форми.

Н

Нейтрофільні екстрацелюлярні пастки (анг. Neutrophil Extracellular Traps, NETs) – мережі позаклітинних волоконць, які переважно складаються з ДНК нейтрофілів, що зв'язують патогени. Традиційно вважалося, що нейтрофіли нищать патогенні мікроорганізми за шляхом фагоцитозу (поглинання) мікробів і виділення антимікробних речовин. У 2004 році була виявлена нова третя функція: формування NET, котрі дозволяють нейтрофілам вбивати позаклітинні патогени, зводячи до мінімуму пошкодження клітин господаря. Було встановлено, що після активації нейтрофіли вивільняють гранульовані білки та хроматин для формування позаклітинних мікрофібрильних матриць, відомих як NET. Останні складаються з ділянок ДНК і доменів глобулярних білків діаметром 15-17 нм і 25 нм відповідно; вони об'єднуються в більші філаменти діаметром 50 нм, і в умовах потоку можуть утворювати набагато більші структури, сягаючи сотень нанометрів у довжину та ширину. NET знешкоджують збудників за допомогою антимікробних білків, таких як нейтрофільна еластаза, катепсин G і гістони, які мають високу спорідненість з ДНК. NET забезпечують високу локальну концентрацію антимікробних компонентів, зв'язують та нищать хвороботворні мікроорганізми позаклітинно, незалежно від їхнього поглинання фагоцитами.

Окрім антимікробних властивостей, NET можуть служити фізичним бар'єром, який запобігає подальшому поширенню патогенів.

Нуклеоплазма (син. Каріоплазма; англ. Nucleoplasm, Karyoplasm) – в'язке водне середовище ядра, відокремлене від цитоплазми ядерною оболонкою; складається з інтерхроматинових і перихроматинових гранул, води, рибонуклеопротейнів та ядерного матриксу. Нещодавно у складі останнього було виявлено нуклеоплазматичну сітку, яка нагадує ендоплазматичну сітку, сполучається з нею та з ядерною оболонкою. Загалом функції ядерного матрикса спрямовані на забезпечення оптимальних умов для транскрипції та експресії генів.

Нуклеосоми (англ. Nucleosomes) – найменші структурно-функціональні одиниці хроматину, що знаходяться на початковій стадії упакування молекул ДНК. Нуклеосома має розміри 6×11 нм. У ядрі диплоїдної клітини пересічно міститься близько 30 мільйонів нуклеосом. До складу нуклеосоми входить нитка ДНК завдовжки до 200 пар азотистих основ та дві тетрамерні структури, побудовані з восьми молекул білків-гістонів (H2A, H2B, H3 і H4), які у своїй сукупності утворюють октамер (восьмигранник). Навколо октамеру гістонів двічі обвивається нитка ДНК завдовжки 140 пар азотистих основ. Одинарна молекула H1-гістону фіксує певні послідовності нуклеотидів ДНК до поверхні нуклеосоми. Частина нитки ДНК, яка складається приблизно з 60 пар основ, переходить на сусідній октамер і має назву сполучної (лінкерної) ДНК. Загалом нуклеосоми у складі хроматину мають вигляд, подібний до намистин у коралах.

Наступним за нуклеосомами рівнем компактизації ДНК в ядрі клітини є ниткоподібні (філаментозні) структури товщиною 30 нм, які можна побачити під електронним мікроскопом: вони представлені закрученими у формі спіралі сегментами молекул ДНК, у яких в одному завитку (крокові) спіралі вміщається шість нуклеосом разом зі сполучними (лінкерними) фрагментами ДНК між ними. Нуклеосоми – надзвичайно динамічні структури: при ослабленні контакту між молекулою H1-гістону та октамером обгортаючи його послідовність нитки ДНК розкручується і стає доступною для взаємодії з транскрипційними факторами і ензимами. У клітинах, що діляться, весь хроматин конденсується і організовується в окремі тільця, названі хромосомами. Див. також гасла Епігенетика та Хроматин.

О

Органели (англ. Organelles) – структури в цитоплазмі, які мають специфічну будову і функцію. Розрізняють мембранні та безмембранні органели. До першої групи належать гладка та гранулярна ендоплазматична сітка, комплекс (апарат)

Гольджі, мітохондрії, ендосоми, лізосоми, пероксисоми та секреторні везикули (пухирці). Безмембранними органелами є рибосоми, протеасоми, філаменти, мікротрубочки та центри організації мікротрубочок (центросоми).

II

Перицентріолярний матрикс (анг. Pericentriolar matrix) – включає перицентрин і гамма-тубулін: спільно з кальцій-зв'язувальним білком центрином (кальтрактином) і дельта-тубуліном перицентріолярний матрикс ініціює самозбирання та організацію триплетів мікротрубочок, подвоєння центріолей і формування мітотичного веретена при підготовці клітини до поділу.

Пероксисоми (анг. Peroxisomes) – мембранні органели кулястої форми діаметром 0.2-1.0 мкм, які містять понад 40 оксидативних ензимів, серед них каталазу та уратоксидазу. Основна роль пероксисом – детоксикаційна: полягає в утворенні та деградації пероксиду водню (H_2O_2), розщепленні алкоголю та жирних кислот. Пероксид водню має детоксикаційні (зокрема, щодо алкоголю), а також антимікробні властивості. Каталаза – маркерний ензим пероксисом – розщеплює пероксид водню до води і молекулярного кисню. Інші ензими пероксисом доповнюють певні функції гладкої ендоплазматичної сітки та мітохондрій, беручи участь у метаболізмі ліпідів та інших молекул. Зокрема, β -окиснення довголанцюгових жирних кислот (з 18 атомів вуглецю і довших) переважно здійснюється ензимами пероксисом, які відрізняються від своїх мітохондріальних аналогів. У пероксисомах також відбуваються певні реакції, пов'язані з утворенням жовчних кислот і холестерину.

Пероксисоми найбільші та найчисленніші у клітинах печінки та нирок, в меншій кількості вони присутні також в інших клітинах організму. Пероксисоми утворюються двома шляхами: брунькуванням везикул-попередниць з ендоплазматичної сітки, або ж в результаті росту і поділу вже існуючих пероксисом. Під електронним мікроскопом пероксисоми зазвичай демонструють матрикс помірної електронної щільності, у якому в більшості видів тварин, але не у людини, виявляються кристалоїдні агрегати ензимів з вищою електронною щільністю. Білки, що містяться у матриксі та мембрані пероксисом, синтезуються полі рибосомами в цитоплазмі; їх адресна доставка здійснюється з використанням сигналу пероксисомного спрямування (анг. Peroxisomal targeting signal). Порушення функціонування пероксисом, обумовлені відсутністю означеного сигналу або недієздатністю його рецепторів, через нестачу необхідних ензимів, несумісні з життям (синдром Зельвегера).

Плазматична мембрана (син. Клітинна оболонка, Плазмалема; анг. Plasma membrane, Plasmalemma) – оболонка клітини, яка відмежовує цитоплазму від

позаклітинного середовища. Будову плазмалеми описує модифікована рідинно-мозаїчна модель, згідно з якою у амфіпатичний (такий, що поєднує гідрофобні і гідрофільні властивості) подвійний шар фосфоліпідів, стабілізованих холестерином, занурені білкові молекули. Ізовні плазмалемі «декорують» молекули олігосахаридів, сукупність яких отримала назву глікокаліксу. Вміст білків у складі біологічних мембран становить 50%; інших 50% складають ліпіди і вуглеводи. Товщина плазматичної мембрани становить 7.5-10 нм; її не видно під світловим мікроскопом, але можна досліджувати за допомогою електронного мікроскопа. Подвійний шар ліпідів складає основу біологічних мембран, які обмежують внутрішньоклітинні компартменти, а також є невід'ємними частинами мембранних органел.

Білки плазмалеми поділяються на інтегральні (вбудовані у біліпідний шар) та периферичні (прикріплені до його поверхонь). Інтегральні мембранні білки забезпечують транспорт іонів і поживних речовин; розпізнавання сигналів, які надходять із зовнішнього середовища; адгезію клітин між собою або з міжклітинним середовищем. Інтегральні білки функціонують як помпи (насоси) та канали, рецептори, зв'язувальні білки (лінкери), ензими і структурні білки. Мембранні білки переміщуються латерально в межах подвійного шару ліпідів, зі зниженою рухливістю в зонах ліпідних рафтів. Останні характеризуються підвищеним вмістом холестерину та глікосфінголіпідів, виступають над поверхнею плазмалеми, містять різноманітні інтегральні і периферичні білки, які забезпечують прийняття і передачу сигналів. Розрізняють два типи ліпідних рафтів: (1) плоскі рафти, збагачені білками флотилінами; (2) кавеоларні рафти, у яких присутні білки кавеоліни. Усі типи клітинного сигналювання використовують мембранні рецепторні білки, які часто пов'язані з такими ензимами, як кінази або аденілатциклази, діяльність яких ініціює внутрішньоклітинні сигнальні шляхи.

Невеликі жиророзчинні та незаряджені молекули, а також гази перетинають плазмалемі внаслідок простої дифузії без витрат енергії. Для проходження всіх інших молекул необхідне залучення транспортних мембранних білків-каналіформерів: вони забезпечують пасивний транспорт без витрат енергії; енерговитратний активний транспорт – перенесення через плазмалемі молекул проти градієнта їх концентрації чи електрохімічного градієнта. Плазматична мембрана утворює інвагінації у процесі, який отримав назву брунькування везикул, що дає змогу різноманітним молекулам потрапляти до клітини (ендоцитоз), покидати її (екзоцитоз) чи у складі транспортних везикул переміщатись у цитоплазмі (транскитоз). Ендоцитоз включає фагоцитоз – поглинання твердих частинок; піноцитоз – поглинання рідини з розчиненими у ній речовинами; рецептор-опосередкований ендоцитоз – поглинання специфічних молекул, пов'язаних з інтегральними мембранними рецепторними

білками. Екзоцитоз – процес виділення (секреції) клітиною речовин, під час якого транспортні везикули, зливаючись з плазматичною мембраною, вивільняють свій вміст у позаклітинний простір. При конститутивному екзоцитозі вміст транспортних везикул доставляється до плазмалемі і вивільняється назовні безперервно. При регульованому екзоцитозі транспортні везикули накопичуються у певній ділянці клітини (апикальній для екзокриноцитів, базальній для ендокриноцитів) і вивільняють свій вміст у відповідь на гормональну чи нервову стимуляцію.

Простасоми (анг. Prostrasomes) – позаклітинні везикули діаметром 40-500 нм, що виділяються екзокриноцитами передміхурової залози до складу її секрету. Вони мають незвичайний ліпідний склад і щільну та високовпорядковану структуру біліпідної мембрани, що нагадує домени ліпідних рафтів. Простасоми підвищують рухливість сперматозоїдів і захищають їх від агресивних чинників жіночої імунної системи під час проходження жіночих статевих шляхів в напрямі до яйцеклітини. Злиття простасом із плазматичною мембраною сперматозоїдів необхідне для забезпечення їхньої рухливості і фертильності.

Протеасоми (анг. Proteasomes) – безмембранні надмолекулярні комплекси розміром 12×15 нм, функція яких полягає у розщепленні на короткі пептиди та окремі амінокислоти пошкоджених, патологічно змінених або непотрібних білків. Молекулярним маркером таких білків, що їх розпізнають шаперони, слугує убіквітин – поліпептид, що складається із 76 амінокислотних залишків, а сам процес маркування має назву убіквітинізації. Убіквітинізація носить ступінчастий характер, до її здійснення залучаються ензими E1, E2 та E3. Уникнути протеасомної деградації дозволяють ензими деубіквітинізації, які видаляють убіквітинову мітку. Протеасоми побудовані з чотирьох кілець, кожне з яких складається з семи білкових молекул з протеазною активністю.

Протеасоми – АТФ-залежні білкові комплекси, які формою нагадують барильця: двоопукла серцевинна частинка (анг. Core particle, CP) з обох боків закрита регуляторними частинками (анг. Regulatory particles, RP). Верхня регуляторна частинка протеасоми розпізнає убіквітинову мітку, розгортає білок із залученням АТФ і спрямовує його до серцевинної частинки, у якій відбувається фрагментація білкової молекули ендопептидазами. Нижня регуляторна частинка вивільняє до цитозолу короткі пептиди з 8-10 амінокислотних залишків, та окремі амінокислоти, які утворюються після завершення деградації білка і підлягають рециклізації (повторному використанню). Короткі пептидні ланцюги можуть у подальшому розщеплятися до окремих амінокислот, або знайти використання в якості антиген-презентуючих комплексів. Порушення процесів протеасомної деградації патологічно змінених білків супроводжується їх

накопиченням у складі уражених клітин чи позаклітинного матриксу. Зокрема, саме такий механізм лежить в основі нейродегенеративних процесів при хворобах Альцгеймера та Гантінгтона.

Протоплазма (анг. Protoplasm) – включає цитоплазму і ядро клітини. Термін був запропонований у 1835 році для означення основної субстанції живого матеріалу, відповідального за всі живі процеси, та широко використовувався у XIX-XX ст. У сучасній літературі практично не використовується; натомість знаходить використання термін протоплазматичний потік для опису руху цитоплазми.

Процентріоля (син. Дейтеросома; анг. Procentriole, Deuterosome) – центріоля або базальне тільце на ранній стадії розвитку. Переважна більшість (до 95%) базальних тілець під час циліогенезу (утворенні війок) формується з волокнистих гранул, які локалізуються у електонно-щільних ділянках цитоплазми, що отримали назву дейтеросом, а сам процес їхнього розвитку – ацентріолярним шляхом.

Р

Рецептори (анг. Receptors) – у клітинній біології – білки на поверхні або всередині клітини або, які сприймають сигнал. З рецепторами пов'язані міжклітинна адгезія, взаєморозпізнавання клітин, адекватна відповідь на дію гормонів чи інших сигнальних молекул. У нормальній фізіології під поняттям рецепторів об'єднують чутливі нервові закінчення, як правило, дендрити нервових клітин (нейронів).

Рецептори естрадіолу (анг. Estradiol receptors) – локалізуються у складі інтерстиційних клітин ендометрію; зв'язування рецепторів з естрадіолом у фолікулярній фазі менструального циклу активує низку генів, під впливом яких синтезуються фактори росту паракринної дії; останні стимулюють проліферацію епітеліальних та ендотеліальних клітин, забезпечуючи відновлення функціонального шару ендометрію.

Рецептори запахів (син. Нюхові рецептори; анг. Olfactory receptors, Odorant receptors) – хеморецептори, які експресуються у плазматичних мембранах нюхових рецепторних нейронів і відповідають за ідентифікацію запахів. Ці рецептори є членами родини родопсिनподібних рецепторів G-білка. Нюхові рецептори виявляють спорідненість до низки молекул запаху, і навпаки, одна молекула запаху може зв'язуватися з низкою нюхових рецепторів із різною спорідненістю, яка залежить від фізико-хімічних властивостей молекул одорантів (пахнучих речовин). Коли одорант зв'язується з рецептором запаху,

останній зазнає структурних змін і активує білок G нюхового рецепторного нейрона. Протеїн G, у свою чергу, активує аденілатциклазу, яка конвертує АТФ у циклічний АМФ (цАМФ); останній відкриває керовані нуклеотидами циклічні іонні канали, які забезпечують проникність плазматичної мембрани для іонів кальцію та натрію, що обумовлюють деполяризацію нюхових рецепторних нейронів і запускають потенціал дії, який переносить інформацію в мозок.

Рецептори клітинної поверхні (анг. Cell surface receptors) – інтегральні глікопротеїни плазматичної мембрани, здатні розпізнавати сигнальні молекули і передавати отримані сигнали всередину клітини. Розрізняють три основних типи рецепторів: (1) поєднані з ензимами; (2) поєднані з іонними каналами; (3) поєднані з білком G.

Рецептори клітинної смерті Fas (син. CD95, APO-1 рецептори) – активуються шляхом зв'язування зі спорідненими лігандами FasL. Взаємодія Fas/FasL індукує олігомеризацію та агрегацію рецептора Fas, що призводить до апоптозу (запрограмованого самогубства клітин) після білок-білкової взаємодії з адапторними та ефекторними білками. Це один із двох можливих шляхів індукції апоптозу (інший шлях – мітохондріальний).

Рецептори ламіну В (анг. Lamin B Receptors, LBRs) – інтегральні білки внутрішньої мембрани ядерної оболонки, які прикріплюють до неї ядерну ламіну та гетерохроматин; можуть також опосередковувати взаємодію між хроматином і ламіном В.

Рецептори лектинів (анг. Lectin receptors) – лектини, а отже і їх рецептори-глікокон'югати можуть слугувати в якості як інструмента, так і об'єкта досліджень. Зокрема, асіалоглікопротеїновий рецептор печінки насправді представлений ендогенним галактозоспецифічним лектином; ендогенними лектинами є манозо-6-фосфат зв'язувальні, манозо- та N-ацетилглюкозамін-зв'язувальні білки. Лектини та їхні рецептори відіграють вагомую роль у функціонуванні імунної системи (рециркуляція лімфоцитів, міжклітинні взаємодії, імунне розпізнавання, природна імуномодуляція). Перебудова глікополімерів, що є рецепторами лектинів, рівно ж як і перерозподіл ендогенних лектинів виявлені при злоякісній трансформації клітин та генерації метастазів.

Рецептори до власних лектинів вірусів та бактерій, бактеріальних токсинів протозойних мають першорядне значення у механізмах колонізації макрооб'єктів хвороботворними мікроорганізмами. Використанню рослинних лектинів в якості

маркерів для ідентифікації вуглеводних детермінант окремих типів і субпопуляцій клітин людини і тварин, їхнього експонування та змін у процесах пре- і постнатального морфогенезу, дослідженню закономірностей перерозподілу за умов норми і при розвитку патології присвячені численні публікації минулих десятиліть. Див. також гасла Гліком, Глікопротеїни, Лектини, Лектом людини.

Рецептори ліпопротеїнів низької щільності (анг. Low Density Lipoprotein receptors, LDL receptors) – опосередковують ендоцитоз багатих холестерином ліпопротеїнів низької щільності (LDL) і таким чином підтримують їх рівень у плазмі. Це відбувається у всіх ядерних клітинах, але головним чином у печінці, яка видаляє з кровоплину ~70% LDL. Рецептори LDL сконцентровані в облямованих клатрином ямках плазмалемі, які, відриваючись від поверхні, утворюють ендоцитозні везикули, за посередництва яких LDL потрапляють в клітину. Через асоціацію з LDL у клітини можуть проникати віруси гепатиту С, бичачої вірусної діареї та везикулярного стоматиту. Синтез LDL рецепторів у клітині регулюється рівнем вільного внутрішньоклітинного холестерину; при його надлишку транскрипція гена LDL рецептора пригнічується. Означені рецептори транслуються рибосомами у ГрЕС та модифікуються комплексом Гольджі перед тим як у складі везикул потрапити на поверхню клітини.

Рецептори, поєднані з білком G (анг. G-protein-linked receptors, G-protein-coupled receptors) – трансмембранні білки, зовнішньоклітинний домен яких виконує роль рецептора, а внутрішньоклітинний містить два сайти – один для зв'язування і активації білка G, інший – інгібіторний – спрямований на дезактивацію рецептора шляхом фосфорилування. Активація білка G обумовлює активацію ефекторних білків, котрі індукують утворення вторинних месенджерів та активацію ними інших ензимів, наприклад, іонних каналів або аденілат-циклаз. В ролі вторинних месенджерів можуть бути задіяні циклічний аденозин монофосфат (цАМФ), 1,2-диацилгліцерол (ДАГ), або інозитол 1,4,5-трифосфат (IP₃).

Рецептори, поєднані з ензимами (анг. Enzyme-linked receptors, Enzymatic receptors) – трансмембранні білки, після зв'язування зовнішньоклітинних доменів яких зі специфічними лігандами відбувається активація їхніх внутрішньоклітинних доменів з набуттям ними ферментних (ензиматичних) властивостей; цим індукується утворення вторинних месенджерів, які обумовлюють генерацію адекватної відповіді на отриманий сигнал, у свою чергу активуючи інші ензими.

Рецептори, поєднані з іонними каналами (анг. Channel-linked receptors) – гідрофобні пори у плазматичній мембрані, утворені каналоформними білками. Поділяються на безворітні та ворітні іонні канали. Відкриття останніх можуть визначатися: (1) зміною електричних потенціалів (анг. Voltage-gated channels); (2) приєднанням ліганду – нейротрансмітера або нуклеотида – до рецепторного домена каналоформного білка (анг. Ligand-gated channels); (3) механічними подразниками (анг. Mechanically gated channels) – такі канали присутні у сенсорних (волоскових) клітинах внутрішнього вуха. Прикладом безворітних каналів можуть слугувати канали витоку іонів калію (анг. Potassium (K^+) leak channels). Загалом відомо понад 100 різновидів іонних каналів, частина яких має селективну проникність для іонів певного типу; інші канали здатні пропускати кілька типів іонів.

Рецептори потенціалу дії чутливих нервів (син. Рецептори SNARE; анг. Sensory Nerve Action potential Receptors, SNARE) – спільно з синаптобrevіном, синтаксином і білком SNAP-25, за присутності іонів кальцію рецептори SNARE індукують злиття синаптичних пухирців з пресинаптичною мембраною та вивільнення нейротрансмітера у синаптичну щілину.

Рецептори селектинів (анг. Selectin receptors) – експонуються на поверхні нейтрофільних гранулоцитів; при зв'язуванні лейкоцитів з селектинами поверхні ендотелію посткапілярних венул відбувається процес адгезії і розпочинається підготовка лейкоцитів до виходу за межі кров'яного русла.

Рецептори стероїдних гормонів (анг. Steroid hormone receptors) – локалізуються в ядрі, цитозолі, а також на плазматичній мембрані клітин-цілей (мішеней). Зв'язування з лігандами призводить до змін у експресії генів. На додаток до ядерних рецепторів, кілька G-білкових рецепторів та іонних каналів поверхні клітини функціонують як рецептори певних стероїдних гормонів. Зокрема, нещодавно було виявлено, що стероїдний гормон прогестерон модулює активність кальцієвих каналів сперматозоїдів. Оскільки яйцеклітини виділяють прогестерон, сперматозоїди можуть використовувати цей гормон як сигнал хемотаксису, орієнтований на яйцеклітину.

Рецептори фібронектину (анг. Fibronectin receptors) – активні сайти молекул інтегрінів, які зв'язують так звану RGD послідовність амінокислот (Аргінін-Гліцин-Аспартат) молекул фібронектину, фіксуючи їх до поверхні клітини (або, навпаки, клітину до певної ділянки позаклітинного матриксу). Сучасні дані свідчать про ключову роль фібронектин-інтегринової взаємодії у контролі адгезії, поширення, міграції, проліферації та диференціювання клітин.

Рецептори частинок-розпізнавачів сигналів (анг. Signal-recognition particles receptors) – інтегральний компонент апарату синтезу білків у складі біомембран гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС): після контакту сигнал-розпізнавальної частинки з докінг-білком рецептора велика субодиниця першої рибосоми полісомного ланцюга прикріплюється до цитоплазматичної поверхні ГрЕС; цим ініціюються подальші кроки біосинтезу білка, а саме, формування білками-транслокаторами пори у мембрані, через яку перша амінокислота майбутнього пептидного ланцюга проникає у цистерну ГрЕС. Див. також гасло Білки докінгові.

Рецептори ядерні (анг. Nuclear receptors) – налічується до 50 важливих ядерних рецепторів, які є факторами транскрипції – активують гени і забезпечують їхню транскрипцію. Розрізняють рецептори для стероїдів, гормонів щитоподібної залози, вітаміну D і ретинолової кислоти, а також для ліпідів.

Рецептори В-лімфоцитів (анг. B-cell receptors, BCRs) – трансмембранні білки на поверхні В-лімфоцитів; складаються з молекули імуноглобуліну і фрагмента передачі сигналу. Через біохімічну передачу сигналів і фізичне отримання антигенів з імунних синапсів BCR контролюють активацію В-лімфоцитів. Останні здатні збирати та захоплювати антигени, залучаючи біохімічні модулі для кластеризації рецепторів, поширення клітин, генерації тягових сил і транспортування рецепторів, що зрештою завершується ендоцитозом і презентацією антигену. В-лімфоцити активуються під час першої зустрічі з антигенами, які зв'язуються з їхніми рецепторами, що призводить до проліферації та диференціації клітин для генерації популяції плазматичних клітин, що синтезують антитіла, і В-клітин пам'яті. BCR виконують дві важливі функції під час взаємодії з антигенами. Однією з функцій є передача сигналу, що включає зміни в структурі рецепторів. Друга функція полягає в опосередкуванні подальшої обробки антигенів та презентації отриманих пептидів хелперним Т-клітинам.

Рецептори Т-лімфоцитів (анг. T-cell receptors, TCR) – складаються з двох поліпептидних ланцюгів. Найпоширеніший тип TCR називається альфа-бета (відповідно до назви ланцюгів, з яких він побудований); менш поширеним типом є гамма-дельта рецептор. Типовий Т-лімфоцит може мати до 20,000 рецепторних молекул на своїй поверхні, всі альфа-бета або гамма-дельта типу. Кожен з ланцюгів містить два згорнутих домени, один постійний і один змінний, з розташуванням, подібним до розташування ланцюгів молекул антитіл. Незважаючи на структурну подібність, TCR функціонують інакше, ніж рецептори В-лімфоцитів. Функціональна відмінність лежить в основі різних

ролей, які відіграють В- і Т-лімфоцити в імунній системі: В-лімфоцити виділяють антитіла до антигенів, які циркулюють у крові та інших рідинах організму; Т-лімфоцити не можуть зв'язуватися з вільно плаваючими антигенами; натомість вони зв'язуються з фрагментами сторонніх білків, які локалізуються на поверхні клітин організму. Таким чином, коли вірусу вдається інфікувати клітину, він виходить із зони досяжності циркулюючих антитіл, але стає вразливим для захисної системи Т-лімфоцитів.

Рецептори FAS (анг. Fas receptors) – інтегральні мембранні білки, структурно подібні до рецепторів фактора некрозу пухлин типу-1. При зв'язуванні з FAS-лігандами тримеризують і передають проапоптичні сигнали.

Рецептори Fc (анг. Fc receptors) – це білки, які локалізуються на поверхні певних клітин, зокрема, В-лімфоцитів, фолікулярних дендритних клітин, НК-клітин, макрофагів, нейтрофілів, еозинофілів, базофілів та мастоцитів, що є чинниками захисних функцій імунної системи. Свою назву вони отримали у зв'язку із зв'язуванням з частиною антитіла, відомою як фрагмент, що кристалізується (анг. Fragment crystallized, Fc). Fc-рецептори зв'язуються з антитілами, прикріпленими до інфікованих клітин або патогенних мікроорганізмів. Їхня присутність стимулює фагоцитарні або цитотоксичні клітини знищувати мікроби або інфіковані клітини за допомогою антитіло-опосередкованого фагоцитозу або антитілозалежної клітинно-опосередкованої цитотоксичності.

Існує декілька типів Fc-рецепторів, які класифікують на основі типу антитіла, які вони розпізнають: латинська літера, яка використовується для визначення типу антитіла, перетворюється на відповідну грецьку літеру, яка розміщується після частини назви «Fc». Наприклад, ті рецептори, які зв'язують найпоширеніший клас антитіла, IgG, називаються Fc-гамма-рецепторами (FcγR); ті, що зв'язують IgA, називаються Fc-альфа-рецепторами (FcαR); ті, що зв'язують IgE, називаються Fc-епсилон-рецепторами (FcεR). Класи Fc-рецепторів також розрізняються за клітинами, які їх експресують (макрофаги, гранулоцити, НК-клітини, Т- і В-лімфоцити) і сигнальними властивостями кожного рецептора.

Fc рецептори макрофагів та нейтрофілів розпізнають Fc фрагменти, експресовані на поверхні бактерій та інших патогенних мікроорганізмів, що полегшує їхній фагоцитоз та подальше знищення. Мастоцити та базофіли за посередництва FcεRI фіксують на своїй поверхні імуноглобуліни Е (IgE), повторне зв'язування яких з антигенами супроводжується дегрануляцією (вивільненням з цитоплазматичних гранул первинних медіаторів запалення – гепарину, гістаміну, хондроїтин сульфату, арил сульфатази, факторів хемотаксису нейтрофілів та еозинофілів), а також синтезом і секрецією вторинних медіаторів запалення (лейкотрієнів, тромбосанів, проста-гландинів).

Вивільнення вищезначених біологічно активних сполук об'єднують під загальною назвою гіперчутливості негайного типу, найпотужніший вияв якої отримав назву анафілактичного шоку.

Рецептори IgA димерні (анг. IgA dimer receptors) – рецептори на базальній поверхні сероцитів великих слинних залоз, до яких прикріплюються димерні молекули імуноглобуліну А (IgA); відтак отримані комплекси у вигляді ранніх ендосом потрапляють до цитоплазми сероцитів, де після відщеплення пептидних фрагментів вони трансформуються у секреторні імуноглобуліни (sIgA). Останні разом з іншими секреторними продуктами сероцитів включаються до складу слини, де й проявляють свої захисні властивості.

Рецептори IgE (анг. IgE receptors) – містяться на поверхні базофільних гранулоцитів крові та мастоцитів сполучної тканини; зв'язування антигенів з IgE індукує дегрануляцію (екзоцитоз гепарину та гістаміну), що супроводжується розвитком запальних реакцій, набряком тканин, розширенням просвіту кровоносних судин, спазмом гладких м'язів бронхіального дерева. Усі згадані вище ознаки об'єднують під загальною назвою алергічних реакцій.

Рецептори Toll-подібні (анг. Toll-like receptors, TLRs, від нім. Toll – чудовий) – клас клітинних рецепторів з одним трансмембранним доменом, які відіграють важливу роль у вродженому імунітеті: розпізнають консервативні структури хвороботворних мікроорганізмів і активують проти них клітинну гілку імунітету. У людини налічується 10 Toll-подібних рецепторів (від TLR1 до TLR10). Локалізуючись на поверхні дендритних клітин, моноцитів, макрофагів, нейтрофілів, еозинофілів, В-лімфоцитів, мастоцитів, а також фіброblastів, адипоцитів, ендотеліальних клітин та кератиноцитів, TLRs мають здатність розпізнавати молекулярні структури мікроорганізмів, які об'єднують під загальною назвою поєднаних з патогенами молекулярних зразків (анг. Pathogen-Associated Molecular Patterns, PAMPs). Активація Toll-подібних рецепторів відбувається при зв'язуванні з лігандами, в ролі яких можуть виступати певні бактеріальні, вірусні чи грибові структури (наприклад, флагелін – білок бактеріальних війок).

Рецепторно-лігандна взаємодія (анг. Receptor-ligand interaction) – зв'язування рецептора з лігандом в основному відбувається згідно з правилом «ключ-замок» та залежить як від просторової будови домену як рецептора, так і ліганда. Іншими чинниками, що забезпечують таке з'єднання, можуть бути дія електростатичних сил, а також сил Ван дер Ваальса.

Речовина Ніссля (Nissl substance) – див. Тільця Ніссля.

Рибосоми (анг. Ribosomes) – немембранні органели розміром 25×30 нм, які збирають поліпептиди з амінокислот, що доставляються молекулами транспортної РНК (тРНК) у послідовності, заданій матричною РНК (мРНК; син. Інформаційною РНК, іРНК). Функціонуюча рибосома складається з двох субодиниць різного розміру, які зв'язані з ланцюгом мРНК. Серцевина малої субодиниці містить щільно укладену рибосомну РНК (рРНК) у комплексі з 30 унікальними білками; серцевина великої субодиниці включає три інших рРНК у поєднанні з 50 білками. Молекули рРНК забезпечують тривимірну структуру рибосоми, належну орієнтацію тРНК при доставці амінокислот, потрібних для подовження поліпептидного ланцюга, а також служать каталізаторами утворення пептидних зв'язків між амінокислотами. Периферичні білки рибосоми головним чином стабілізують її каталітичну ділянку.

Власні білки рибосом синтезуються у цитоплазмі, звідки імпортуються до ядра, де вони у складі ядерця зв'язуються з новосинтезованими рРНК. Утворені таким чином субодиниці рибосом переміщуються з ядра до цитоплазми, де можуть багатократно використовуватися для трансляції будь-якого ланцюга мРНК. Під час білкового синтезу багато рибосом зазвичай зв'язуються з одним ланцюгом мРНК, утворюючи комплекси, які називаються полірибосомами або полісомами. У гістологічних препаратах ділянки цитоплазми, у яких містяться полірибосоми, демонструють інтенсивну базofilію через численні фосфатні групи у складі молекул РНК. Таким чином, ділянки цитоплазми, які інтенсивно забарвлюються гематоксиліном і іншими основними барвниками, як от метиленовий чи толуїдиновий синій, вказують на місця активного синтезу білка.

Білки, призначені для використання у цитозолі (наприклад, гліколітичні ензими), у складі цитоскелета та деяких клітинних органел (мітохондрій, пероксисом), або для імпорту до ядра, синтезуються на вільних (не зв'язаних з ендоплазматичною сіткою) полірибосомах. Полірибосоми у складі гранулярної ендоплазматичної сітки (ГрЕС), транлюють мРНК, що кодують білки плазмалемі, мембранні білки органел і везикул, ензими лізосом, а також білки, призначені для екзоцитозу. Білки, що синтезуються цими рибосомами, під час трансляції виводяться всередину цистерн ендоплазматичної сітки. Правильне згортання новосинтезованих білків контролюється шаперонами. Денатуровані, неправильно згорнуті або не здатні до згортання належним чином білки кон'югуються з убівітином і націлені на протеасомну деградацію.

С

Секреторні везикули (син. Секреторні гранули; анг. Secretion granules, Secretory vesicles) – численні обмежені мембраною везикули однакового діаметра (0.05-1 мкм), які часто розташовуються з одного боку клітини; містять підготовані для

транспортування до плазматичної мембрани і виведення за межі клітини продукти її синтетичної діяльності.

Синапси (анг. Synapses) – специфічні структури нервової тканини, які дозволяють нейронам передавати електричні або хімічні сигнали іншим нейронам або ефекторним клітинам-мішеням (м'язовим або залозистим клітинам). Синапси відіграють ключову роль у забезпеченні швидкої та прямої комунікації шляхом створення ланцюгів нейронів (рефлекторних дуг), обумовлюючи їх фізіологічну поляризацію (однонаправлене проведення нервових імпульсів). Синапси служать вузлами, у яких відбувається не лише передача, але й обробка інформації, що робить їх життєво важливим засобом зв'язку між нейронами. У синапсі плазматична мембрана нейрона, через яку передається сигнал (пресинаптичний нейрон), прилягає до мембрани цільової (постсинаптичної) клітини. У багатьох синапсах пресинаптична частина локалізована на аксоні, а постсинаптична частина – на дендриті або перикаріоні.

Синапси формуються і стабілізуються за участі молекул синаптичної адгезії (анг. Synaptic Adhesion Molecules, SAM), які виступають на поверхні як пре-, так і постсинаптичної мембрани, злипаючись у ділянках їхнього взаємного перекриття. Серед молекул синаптичної адгезії існує певна функціональна спеціалізація: зокрема, білки SYG-1 та sidekicks забезпечують цільове розпізнавання; білки SynCAM, нейролігіни та нейрексини – формування і підтримання структури синапсів; кадгерини та синдекан – регулювання структури та функції синапсів. У пресинаптичній частині містяться синаптичні везикули з нейромедіатором – хімічним месенджером, який по отриманні сигналу (нервового імпульсу) вивільняється у синаптичну щілину, а відтак зв'язується з відповідними рецепторами на постсинаптичній мембрані, які передають отриманий сигнал вглиб клітини-адресата. Астроцити також обмінюються інформацією із синаптичними нейронами, реагуючи на синаптичну активність і, у свою чергу, регулюють процеси передачі нервових імпульсів.

Скliste тіло (анг. Corpus vitreum) – прозора гелеподібна субстанція, що заповнює простір очного яблука між кришталиком та сітківкою. На 98% складається з води, 2% становить гіалуронова кислота, колаген та інші білки. Колаген представлений переважно типами II та IX. Специфічні для склистого тіла форми колагену називають вітрозинами. Широкопетлиста сітка колагенових фібрил у поєднанні з гідрофільними молекулами гіалуронової кислоти обумовлюють гомогенну гелеподібну консистенцію і прозорість склистого тіла. На периферії склистого тіла присутні гіалоцити – клітини, що беруть участь в

синтезі гіалуронової кислоти, ретикуліну і розчинних білків, а також утворюють напівдемосми, які фіксують сітківку до склистого тіла. Переважна більшість гіалоцитів має макрофагічне походження. Ізовні склисте тіло вкрите гіалоїдною мембраною. Оскільки у сітківці, за винятком диска зорового нерва, відсутній апарат прикріплення до судинної оболонки, тиск з боку склистого тіла запобігає її розшаруванню.

Т

Тільця базальні (анг. Basal bodies) – модифіковані центріолі, які служать місцями зародження та росту мікротрубочок аксонем (осьової нитки) війок та джгутиків. У клітинах, які мають лише одну первинну війку, материнська центріоля диференціюється у базальне тільце у фазі G1 клітинного циклу. Базальні тільця відрізняються від материнської центріолі щонайменше по двох позиціях: (1) мають ніжки, якими прикріплюються до мікротрубочок крайової сітки апікальної цитоплазми епітеліоцита, що необхідно для поляризованого вирівнювання війок; (2) мають перехідні волокна у формі вертушок, які походять від придатків материнської центріолі. У клітинах з великою кількістю війок до 95% базальних тілець утворюються не з центріолей, а зі спеціальних електронно-щільних білкових комплексів, які отримали назву дейтеросом. Див. також гасла Тубуліни, Мікрроворсинки, Центр організації мікротрубочок, Центріолі.

Тільця Барра (син. Статевий хроматин; анг. Barr bodies, Gender chromatin) – гетерохроматинізована одна із двох Х-хромосом у соматичних клітинах жіночого організму, що є генетичною ознакою статі. Найчастіше має вигляд барабанної палички біля сегментів ядра нейтрофільних гранулоцитів, або щільних компактних утворів біля внутрішньої мембрани ядерної оболонки епітеліоцитів щокі.

Тільця Бальбіані (анг. Balbiani bodies) – ущільнені ділянки цитоплазми первинних ооцитів у складі примордіальних фолікулів яєчника. Містять елементи комплексу Гольджі, гранулярної ендоплазматичної сітки, центріолі, лізосоми, мітохондрії. Це специфічна форма зберігання вищезначених органел у неактивному стані, які активуються при вступі ооцитів у процеси дозрівання.

Тільця Вайбеля-Паладе (анг. Weibel-Palade bodies) – оточені мембраною включення в цитоплазмі ендотелію артерій, які містять Р-селектини, фактор фон Віллебранда та тканинний фактор. Два останніх прискорюють агрегацію тромбоцитів при згортанні крові; Р-селектини індукують вихід лейкоцитів за межі кровоплину і їх залучення до процесів імуногенезу.

Тільця Гассаля (син. Тимусні тільця; англ. Thymic corpuscles, Hassall corpuscles) – еліптичні нашарування епітеліоретикулоцитів VI типу і тканинного детриту у мозковій речовині тимуса. Тимусні тільця синтезують низку цитокінів, які впливають на функцію дендритних клітин та диференціацію регуляторних Т-лімфоцитів. Кількість тілець Гассаля збільшується з віком та при значних стресах (відповідно, у процесах вікової та акцидентальної інволюції тимуса).

Тільця Геррінга (англ. Neurosecretory bodies, Herring bodies) – оксифільні структури у складі нейрогіпофіза, що є розширеними терміналами аксонів нейросекреторних клітин супраоптичних та паравентрикулярних ядер переднього гіпоталамуса. Представлені везикулами, у яких накопичуються гормони вазопресин та окситоцин, а також білки нейрофізин I і II, які забезпечують транспортування вищезначених гормонів до тілець Геррінга.

Тільця Гольджі-Маццоні (англ. Golgi-Mazzoni corpuscles) – інкапсульовані сенсорні нервові закінчення, розташовані у підшкірній клітковині кінчиків пальців; подібні до Пачіні, але мають менше пластинок, більший конус та більш розгалужені нервові волокна.

Тільця залишкові (англ. Residual bodies) – цитоплазматичні везикули, представлені колишніми лізосомами, які заповнені матеріалом, що не піддається перетравлюванню.

Тільця Колл-Екснера (англ. Call-Exner bodies) – заповнені рідиною дрібні міжклітинні простори у зернистому шарі вторинних фолікулів яєчника; забарвлюються оксифільно; містять гіалуронову кислоту та протеоглікани.

Тільця крохмальні (син. Простатичні конкреції; англ. Corpora amylacea) – округлі структури у складі кінцевих секреторних відділів передміхурової залози (простати). Містять звапновані секреторні білки у комплексі з кератансульфатом; з віком їхня кількість у передміхуровій залозі зростає.

Тільця ламелярні (англ. Lamellar bodies) – секреторні везикули у складі остистого шару епідермісу та пневмоцитів II-го типу легених альвеол. У зв'язку з високим вмістом ліпідів мають характерну пластинчасту (ламелярну) структуру. У результаті екзоцитозу ламелярних тілець епідермісу на межі між його остистим та зернистим шарами утворюється непроникний для води ліпідний прошарок. При злитті ламелярних і мультивезикулярних тілець пневмоцитів II-го типу утворюється плівка сурфактанту, яка забезпечує

легеневі альвеоли від ателектазу, проникнення рідини, а також містить білки-апопротеїни, котрі відіграють певну роль в імунному захисті. Див. також гасло Апопротеїни сурфактанта.

Тільця Леві (анг. Levi's corpuscles) – див. Синуклеїн альфа.

Тільця Мейсснера (анг. Meissner corpuscles) – капсульовані чутливі нервові закінчення шкіри, розміщені переважно у сосочках дерми з найвищою щільністю у шкірі долонь і кінчиків пальців рук, а також у складі повік, язика, сосків молочних залоз. Мають овальну форму (розмір 30×80 мкм), з довгою віссю орієнтованою перпендикулярно до поверхні шкіри. Представлені трьома-чотирма нервовими закінченнями характерної спіралеподібної конфігурації в оточенні видозмінених нейролемоцитів. Тільця Мейсснера передають відчуття тонкого, розрізняльного дотику та вібрації; найбільш чутливі до низькочастотних вібрацій від 10 до 50 герц і можуть реагувати на заглиблення шкіри розміром менш як 10 мкм.

Тільця мультивезикулярні (анг. Multivesicular bodies, MVBs) – присутні у пневмоцитах II-го типу, а також у лактоцитах (альвеолоцитах) лактуючих молочних залоз. У цих клітинах мультивезикулярні тільця є місцями накопичення білкових компонентів секрету, тоді як синтезовані цими ж клітинами ліпіди накопичуються у ламелярних тільцях. Інколи мультивезикулярними тільцями називають пізні ендосоми, оскільки у них присутня значна кількість дрібних пухирців, вміст яких має слабо кислу реакцію (рН 5.0), а у мембранах присутні кислі гідролази, транспортовані з комплексу Гольджі.

Тільця Ніссля (син. Речовина Ніссля; анг. Nissl bodies, Nissl substance) – скупчення полірибосом та елементів гранулярної ендоплазматичної сітки у цитоплазмі мотонейронів; забарвлюються базofilно, свідчать про інтенсивну синтетичну активність означених клітин.

Тільця Пачіні (син. Пластинчасті тільця; анг. Pacinian corpuscles, Lamellar corpuscles) – капсульовані чутливі нервові закінчення, розсіяні по всьому тілу, однак найбільш тісно згруповані у глибоких шарах дерми та у гіподермі рук і ніг, у сполучній тканині суглобових капсул, брижів очеревини та окісті. Тільця Пачіні мають овоїду форму (розмір 0.5×2 мм); серцевина представлена безмієліновим закінченням аферентного нервового волокна, яке оточує капсула з 50-60 пластинок, утворених видозміненим фібробластами. Тільця Пачіні відіграють важливу роль у пропріорецепції: зокрема, вони чутливі до вібрації, дотику та глибокого тиску.

Тільця піскові (син. Мозковий пісок; англ. Corpora arenacea) – депозити фосфатних і карбонатних солей кальцію у міжклітинному матриксі шишкоподібної залози (епіфіза) мозку. Утворюються в результаті звапнування білків міжклітинного матриксу епіфіза, з віком їх кількість та розміри зростає.

Тільця Руффіні (англ. Ruffini corpuscles) – капсульовані чутливі нервові закінчення, розташовані у шкірі (у глибоких шарах дерми, навколо нігтів), у періодонтальних зв'язках та капсулах суглобів. Мають веретеноподібну форму (розмір 0.2×1 мм), з довгою віссю орієнтованою паралельно до поверхні шкіри. Представлені розгалуженнями дендритів, котрі обплітають колагенові волокна, в оточенні капсули з чотирьох-п'яти шарів модифікованих фібробластів. Тільця Руффіні чутливі до розтягування та скручування шкіри, сприймають стан тривалого безперервного тиску. Забезпечують відчуття людиною рухів і положень частин власного тіла (кінестетичні відчуття); здійснюють контроль за положенням та рухами пальців. Мають найвищу щільність навколо нігтів, де відстежують ковзання об'єктів уздовж поверхні шкіри. Також тільця Руффіні реєструють механічну деформацію в суглобах, а саме, зміну кута з точністю до 2,75 градусів.

Тільця щільні (англ. Dense bodies) – ділянки прикріплення тонких (актинових) філаментів та альфа-актиніну до плазматичної мембрани та до адгезивних контактів між гладкими міоцитами; є функціональними аналогами Z дисків (Z ліній) скелетних і серцевих м'язів. Поєднання цитоскелетної і скоротливої функцій збільшує ефективність і силу скорочень гладкої м'язової тканини.

Транспортні везикули (син. Транспортні пухирці; Transport vesicles) – мембранні структури цитоплазми, серед яких розрізняють ендоцитозні, облямовані та пінозитозні везикули, а також везикули транс-Гольджі мережі, які беруть участь у ендоцитозі, екзоцитозі та трансцитозі; різняться формою і матеріалом, який вони транспортують.

Ф

Фагосома (англ. Phagosome) – це везикула, утворена навколо частинки, поглинутої шляхом фагоцитозу. Професійні фагоцити включають макрофаги, нейтрофіли та дендритні клітини. Фагосома утворюється шляхом огортання плазмолемою фагоцита бактерії, сторонньої частинки, старіючої або апоптичної клітини з наступним ендоцитозом (поглинанням) утвореної везикули або вакуолі та її злиттям з лізосомою фагоцита. Фагосоми мають пов'язані з мембраною білки для рекрутування та злиття з лізосомами та

утворення зрілих фаголізосом (вторинних лізосом, або гетеролізосом). Лізосоми містять гідролітичні ензими та активні форми кисню, які вбивають і перетравлюють патогени. Фагосоми також можуть утворюватися у непрофесійних фагоцитах, але вони можуть поглинати менший діапазон частинок і не містять активних форм кисню. Корисні матеріали (наприклад, амінокислоти) з перетравлених частинок переходять у цитозоль і у подальшому використовуються клітиною, а відходи видаляються шляхом екзоцитозу. Утворення фагосом є вирішальним для гомеостазу тканин і як вродженого, так і набутого імунітету. Фагосоми можуть утворюватися і для елімінації (видалення) з клітини пошкоджених, не працюючих або не потрібних органел з рециклізацією (повторним використанням) потрібних компонентів. Такі фагосоми називаються автофагосомами.

Філаменти (син. Мікрофіламенти; англ. Filaments, Microfilaments) – немембранні органели, які у поєднанні з мікротрубочками формують цитоскелет. У залежності від хімічного складу і структурно-функціональних особливостей розрізняють три типи філаментів: (1) тонкі (діаметр 5-7 нм); проміжні (діаметр 8-10 нм); товсті (діаметр 15 нм).

Філаменти актинові (син. Тонкі філаменти; англ. Actin filaments) – мають діаметр 5-7 нм; представлені подвійною спіраллю F-актину (філаментозного актину), кожна нитка якого утворюється в результаті полімеризації молекул G-актину (глобулярного актину). Актинові філаменти коротші і гнучкіші від мікротрубочок. Значна їх кількість присутня в кортикальному шарі цитоплазми. Вони забезпечують: (1) підтримання клітиною певної форми; (2) мікроморфологію мікроворсинок та стереоцилій, термінальних сіток епітеліоцитів; (3) різноманітні прояви рухливості та контрактильних функцій; (4) активне переміщення клітин у просторі шляхом утворення ламеліподій і філоподій; (5) прикріплення клітин до позаклітинного матриксу; (6) взаємодія актинових філаментів з білками родини міозинів лежить як в основі внутрішньоклітинного транспорту, так і скоротливо-рухової діяльності м'язових тканин.

Поляризовані актинові філаменти перебувають у безперервній динамічній перебудові: під впливом білка профіліну відбувається їх полімеризація (видовження) на «плюс кінці» (або «колючому кінці») філамента; кофілін, навпроти, обумовлює деполімеризацію (вкорочення) його «мінус кінця» (або «загостреного кінця»). Означений феномен, при якому молекула G-актину переміщається у складі F-актинового ланцюга отримав назву «бігової доріжки» (англ. Treadmilling). Процес полімеризації актину потребує присутності K^+ , Mg^{2+} та енергії; молекула АТФ після включення кон'югованого з нею мономера G-актину до актинового філамента гідролізується до АДФ.

Існує значна кількість актин-зв'язувальних білків різноманітної функціональної спеціалізації, а саме: аддуцин, альфа-актинін, афадин, білки смуг 4.1 та 4.9 еритроцитів, білок Arp2/3, віллін, вінкулін, гельсолін, інтегрин, кадгерини, коронін, кофілін, міозини-I, -II та -V, профілін, спектрин, тимозин, тропоміозин, тропомодулін, фасцин, філамін, фімбрин, формін. Так, фасцин забезпечує зв'язування, гельсолін – розрив, спектрин – зшивання, міозини I і II – рухові функції актинових філаментів (внутрішньоклітинний транспорт органел та везикул, цитокінез, утворення псевдоподій при ендо- та екзоцитозі, міграція клітин, скорочення м'язових волокон та клітин).

Як правило, мономери G-актину приєднуються до вже існуючих філаментів, однак при наявності їх значної концентрації у певних ділянках цитоплазми та за присутності так званих нуклеарних факторів, наприклад, білка форміну, може відбуватися спонтанна полімеризація. Прикріплення іншого нуклеарного фактора, що має назву білка Arp2/3, до бічної поверхні існуючого актинового філамента, індукує утворення бічного відгалуження. При взаємодії з філаміном та гельсоліном актинові філаменти формують у примембранній частині клітини розгалужену мережу, котра підвищує в'язкість кортикальної цитоплазми. При взаємодії з фімбрином і віліном актинові філаменти набувають паралельної орієнтації, формують пучки, які забезпечують утворення та функціонування мікроворсинок та стереоцилій. При зв'язуванні актинових філаментів з альфа-актиніном із залученням низки допоміжних білків – інтегрину, фібронектину, вінкуліну, паксиліну та таліну утворюються фокальні контакти, за допомогою яких епітеліальні клітини прикріплюються до позаклітинного матриксу. При зв'язуванні актинових філаментів з вінкуліном, за участі інтегрину, таліну та альфа-актиніну, у клітинах фібробластичного ряду утворюються скоротливі пучки – так звані стресорні волокна, які будовою та функцією нагадують міофібрили м'язів.

Подібно до того, як молекулярні мотори кінезин та динеїн при взаємодії з мікротрубочками забезпечують транспорт органел і везикул у цитоплазмі, при взаємодії з актиновими філаментами транспортні функції реалізуються білками родини міозинів. Як правило, вантажі переносяться у напрямі до «плюс кінця» філамента; єдиним виключенням є міозин VI, який переносить вантажі у протилежному напрямі – до «мінус кінця». При взаємодії з міозином II актинові філаменти формують скоротливі кільця, які забезпечують цитокінез (розділення цитоплазми) між дочірніми клітинами при мітозі. Зв'язані з плазмалемою молекули міозину I при взаємодії з актиновими філаментами впливають на конфігурацію плазматичної мембрани, забезпечуючи утворення ендоцитозних везикул.

Актинові філаменти виконують суто специфічну роль у м'язовій тканині. Так, при взаємодії паралельно орієнтованих актинових і товстих міозинових

філаментів утворюються міофібрили – структурно-функціональні елементи скоротливого апарату посмугованих м'язів. Об'ємна реконструкція виявила, що у складі міофібрил кожен міозиновий філамент оточений шістьма актиновими. За присутності іонів кальцію та енергії АТФ має місце феномен взаємного ковзання актинових і міозинових філаментів, що обумовлює ефект скорочення-розслаблення посмугованих м'язів. Допоміжну роль в означених процесах відіграють такі білки як тропоміозин, тропомодулін, міомезин, обскурин, анкерин, десмін, дистрофін, дистроглікани, саркоглікани, а також титін і небулін. У скороченні гладких міоцитів першочергова роль також належить актин-міозиновій взаємодії, але при залученні іншого складу допоміжних білків. Див. також гасла Актин, Білки актин-зв'язувальні та іменні гасла вищеозначених білків у першій частині цього компендіуму.

Філаменти міозинові (син. Товсті філаменти; англ. Myosin filaments, Thick filaments) – мають діаметр 15 нм, побудовані з білка міозину. Пересічно міозинові філаменти посмугованих м'язів містять 250-300 паличкоподібних молекул міозину II, які з'єднані «кінець у кінець»: при цьому половина молекул міозину обернена головками в один бік, а друга половина – у протилежний бік відносно умовної серединної лінії, що проходить перпендикулярно до філамента. Паралельно орієнтовані пучки міозинових і актинових філаментів разом із низкою допоміжних білків формують саркомери – структурно-функціональні елементи міофібрил: останні є спеціальними органелами посмугованих м'язів, відповідальними за їх скорочення.

Міозинові філаменти скелетних м'язів функціонують з використанням механізму силового удару, який відбувається при вивільненні фосфатного залишку з молекули міозину після гідролізу АТФ. Наслідком цього вивільнення є конформаційні зміни в молекулі міозину, які полягають у згинанні шарнірної шийкової ділянки, внаслідок чого прилеглий актиновий філамент зсувається на певну відстань – так звану довжину кроку. Зв'язування нової молекули АТФ розриває контакт міозину з актином, повертаючи його до вихідної конформації. Гідроліз АТФ у міозині призводить до поновлення зв'язку з актином повторюючи цикл. Сукупний ефект численних силових ударів змушує м'яз скорочуватися. При цьому відбувається втягування актинових філаментів всередину саркомера, вкорочення останнього з відповідним вкороченням міофібрили. Описаний механізм отримав назву ковзного, або слайдинг феномену. Під час цитокінезу – завершальної фази поділу клітин – молекули міозину II збираються у невеликі філаменти у складі скоротливого кільця; в результаті їхньої взаємодії з актиновими філаментами кільце стискається; після затягування кільця клітина розділяється на дві дочірні клітини. Див. також гасла Міозини, Міозинові мотори у першій частині цього компендіуму.

Філаменти проміжні (анг. Intermediate filaments) – третій клас компонентів цитоскелета з діаметром 8-10 нм, представлений значним різноманіттям фібрилярних білків та поєднаних з ними субстанцій, які підвищують стабільність клітин, протидіють зовнішнім впливам і взаємодіють з міжклітинними сполученнями (десмосоми і напівдесмосоми). На відміну від мікротрубочок і актинових філаментів, проміжні філаменти характеризуються високою стабільністю; в клітинах різних типів вони представлені більш як 15 білками з молекулярною масою від 40 до 230 кілоДальтон. Переважна більшість субодиниць проміжних філаментів мають форму згорнутих стрижнеподібних димерів, які самозбираються у великі канатоподібні пучки або протофібрили, котрі додатково стабілізуються латеральними контактами (поперечними зшивками).

На основі аналізу структури генів, що їх кодують, та з урахуванням білкового складу і гістотопографії у тканинах різних типів, розрізняють шість класів проміжних філаментів: (1) кислі кератини, та (2) основні (лужні) кератини – локалізуються в епітеліальних клітинах, волоссі та нігтях; (3) віментин – його містять клітини мезенхімного походження; десмін, синемін, синкоїлін – специфічні білки м'язових тканин; гліальний фібрилярний кислий білок – локалізується у клітинах нейроглії (головним чином в астроцитах); периферин – присутній у нейронах периферичної нервової системи; (4) нейрофіламенти малої, середньої та високої молекулярної маси – притаманні нейронам; α -інтернексин – маркер ембріональних нейронів; (5) білки ядерних ламін А, В і С – присутні у ядрах усіх типів клітин; утворюють високоорганізовану мережу, що прикріплюється до внутрішньої мембрани ядерної оболонки, стабілізуючи структуру останньої, а також беруть участь в організації перинуклеарного хроматину; (6) нестин – маркер стовбурових клітин нервової тканини; факінін і філенсин – бісерні філаменти кришталика ока, які забезпечують його прозорість.

Білки, зв'язані з проміжними філаментами, зокрема, десмоплакіни, емерин, нурим, плакоглобіни, плектини, рецептори ламіну В, мають важливе значення у підтриманні зв'язків клітин між собою та з позаклітинним матриксом, беруть участь в організації хроматину, ядерній архітектоніці, процесах сигналювання, забезпечують зв'язок між ядром і цитоскелетом. Виявлення білків проміжних філаментів знаходить використання у клінічній практиці для специфікації (типуювання) клітин та утворених ними тканин. Див. також іменні гасла вищеозначених білків у першій частині цього компендіуму.

Фокальні контакти (анг. Focal adhesions, Focal contacts) – подібні до гемідесмосом, але численніші і менших розмірів. Побудовані з молекул інтегрину, внутрішньоклітинні домени яких прикріплюються до актинових

філаментів, а також, за посередництва паксиліну, з фокальною адгезин кіназою. Остання після прикріплення інтегрину до ламінінів або інших специфічних білків екстрацелюлярного матриксу ініціює каскад реакцій внутрішньоклітинного фосфорилування, які впливають на адгезію, мобільність, та експресію генів.

X

Хіломікрони (син. Ліпопротеїни наднизької щільності; англ. Chylomicrons, Ultra-Low Density Lipoproteins, ULDL) – частинки ліпопротеїнів діаметром від 100 до понад 1000 нм, які складаються з тригліцеридів (85–92%), фосфоліпідів (6–12%), холестерину (1–3%) і білків (1–2%). Панкреатичні ліпази перетравлюють харчові тригліцериди в просвіті тонкої кишки, утворюючи моногліцериди та жирні кислоти, які всмоктуються ентероцитами шляхом пасивної дифузії. Усередині клітини ці ліпіди транспортуються до гладкої ендоплазматичної сітки, де вони повторно естерифікуються з утворенням тригліцеридів. При взаємодії тригліцеридів, фосфоліпідів та холестерину з аполіпопротеїном В48 утворюються незрілі хіломікрони, які транспортуються від гладкої ендоплазматичної сітки до апарату Гольджі, де перетворюються на зрілі хіломікрони. Останні через базолатеральну поверхню ентероцитів надходять до власної пластинки слизової оболонки, де потрапляють до лактеалів, заповнюючи ці найдрібніші лімфатичні судини збагаченою ліпідами субстанцією, що отримала назву хілусу. У складі лімфи абсорбовані з кишки ліпіди потрапляють до системної гемоциркуляції, з кров'ю доносяться до печінки, жирової, серцевої та скелетної м'язової тканини, де їхні тригліцеридні компоненти гідролізуються ліпопротеїн-ліпазами, а вивільнені жирні кислоти поглинаються тканинами.

Хроматин (англ. Chromatin) – стан, у якому перебуває ДНК у ядрах клітин еукаріотів в інтерфазі їх життєвого циклу. Гетерохроматин – функціонально неактивний, щільно укладений (конденсований), який забарвлюється гістологічними барвниками і тому видимий під світловим мікроскопом; близько 90% ДНК ядра клітини перебуває у гетерохроматинізованому стані. Деякі джерела додатково розрізняють структурний та факультативний, крайовий та нуклеоло-асоційований гетерохроматин, а також каріосоми – окремі скупчення хроматину різної форми, хаотично розміщені у ядрі. Еухроматин – функціонально активний, неконденсований, на якому здійснюється транскрипція (переписування з перекодуванням) певного фрагменту ДНК на нитку матричної (інформаційної) РНК; під світловим мікроскопом еухроматин невидимий; під електронним мікроскопом має вигляд філаментів товщиною 30 нм. Статевий хроматин (тільце Барра) – одна з двох

X хромосом у соматичних клітинах жіночого організму, яка перебуває у неактивному (гетерохроматинізованому) стані; виявляється під світловим мікроскопом; служить генетичною ознакою статі. У профазі мітозу або мейозу вся ДНК клітини гетерохроматинізується і включається до складу хромосом.

Хроматофільна субстанція (анг. Chromatophilic substance) – див. гасло Тільця Нісся.

Хромосоми (анг. Chromosomes) – великі макромолекулярні структури, у яких міститься близько 90% ДНК клітини. Кожна хромосома представлена дуже довгим безперервним полімеризованим ланцюгом ДНК (єдиною ДНК-молекулою), до складу якої входять гени, регуляторні елементи та проміжні нуклеотидні послідовності. Хромосоми еукаріотичних складаються з лінійної макромолекули ДНК, що «намотана» на специфічні білки-гістони, формуючи структури під назвою нуклеосом; останні, закручуючись у формі спіралі з довжиною кроку шість нуклеосом, формують ниткоподібні філаменти товщиною 30 нм, з яких побудований хроматин. Хромосоми можуть перебувати в двох структурно-функціональних станах: конденсованому (спіралізованому), названому гетерохроматином, та деконденсованому (деспіралізованому), який має назву еухроматину. В інтерфазі хромосоми живої клітини невидимі, спостерігати можна лише гранули гетерохроматину, бо в цей період хромосоми частково або повністю деконденсовані. Це їхній робочий стан, оскільки в еухроматині відбуваються процеси синтезу матричної (інформаційної) РНК (транскрипція генетичного коду). Під час поділу клітини (мітозу або мейозу), коли відбувається конденсація хроматину, хромосоми добре помітні.

Кожна хромосома має дві хроматиди, з'єднані між собою в ділянці первинної перетяжки, або центромери. Подвоєння хроматид відбувається у синтетичній (S) фазі клітинного циклу, під час якої ДНК реплікується. Ділянки, розташовані на обох кінцях хроматид, називають теломерами: вони вкорочуються з кожним поділом клітини, тривалість життя якої залежить від довжини теломерів. Всього у соматичних клітинах людини міститься 46 (або 23 пари) хромосом: 22 пари аутосом та одна пара гоносом, або статевих хромосом. Кожна пара аутосом містить ідентичну частину геному, тоді як статеві хромосоми – X та Y – відрізняються між собою і забезпечують відмінності жіночого та чоловічого генотипів. У соматичних клітинах жінок присутні дві X хромосоми (46, XX), у чоловіків – одна X, та одна Y хромосома (46, XY).

Ц

Центр організації мікротрубочок (син. Центросома, Клітинний центр; англ. MicroTubules Organizing Center, МТОС, Centrosome) – розміщена поблизу ядра та комплексу Гольджі ділянка цитоплазми, у якій локалізуються орієнтовані під прямим кутом одна до одної дві центріолі, в оточенні перичентріольярного матриксу. Кожна центріоль складається з дев'яти триплетів мікротрубочок, які у свій сукупності формують порожнистий циліндр розміром 0.2×0.5 мкм. Перичентріольярний матрикс містить кілька сотень кілець, побудованих з γ -тубуліну, які за участі білка перичентрину служать матрицею, що ініціює полімеризацію $\alpha\beta$ -тубулінових протофіламентів: при цьому з кожного γ -тубулінового кільця може утворитися одна мікротрубочка; локації γ -тубуліну залишаються маркерами «мінус кінців» новоутворених мікротрубочок та місцями прикріплення останніх до елементів клітинного центру. Нарощування довжини мікротрубочок відбувається у напрямі від клітинного центру до плазмалемі. Таким чином, центр організації мікротрубочок контролює кількість, полярність, напрямок, орієнтацію та організацію мікротрубочок. Див. також гасла Тубуліни, Мікротрубочки, Центріолі, Тільця базальні.

Центріолі (англ. Centrioles) – парні структури, що становлять серцевину центру організації мікротрубочок (Центросоми). Кожна центріоля складається з дев'яти триплетів мікротрубочок, які у свій сукупності формують порожнистий циліндр розміром 0.2×0.5 мкм, що його описують формулою організації мікротрубочок $(9 \times 3 + 0)$. У стані спокою центріолі розміщені під кутом 90° одна до одної. Під час підготовки клітини до поділу – у S фазі клітинного циклу – відбувається подвоєння центріолей, після чого вони забезпечують формування полюсів мітотичного веретена та його астральних мікротрубочок. Ці процеси тісно пов'язані з активацією комплексу циклін Е-циклін залежна кіназа 2, який фосфорилує білок нуклеофосмін/B23, що забезпечує збільшення ядра та ініціює подвоєння центріолей. У подальшому материнські центріолі у супроводі дочірніх переміщуються до протилежних полюсів клітини, що вступає у поділ, визначаючи поляризацію та ініціюючи утворення астральних трубочок мітотичного веретена.

Центріолі необхідні для утворення базальних тілець війок та джгутиків. Якщо під час підготовки клітини до поділу від бічної поверхні материнської центріолі відбруньковується лише одна дочірня, то при циліогенезі (утворенні війок) навколо материнської центріолі може формуватися до 10 базальних тілець. Новоутворені базальні тільця мігрують до апікальної поверхні клітини і слугують організаційними центрами для збирання мікротрубочок війок. При цьому осьова нитка (аксонема) війок та джгутиків складається з центральної пари

мікротрубочок, оточених дев'ятьма дублетами мікротрубочок, що описується формулою $(9 \times 2 + 2)$. Див. також Тільця базальні, Тубуліни, Мікротрубочки, Центр організації мікротрубочок.

Центросома (анг. Centrosome) – див. Центр організації мікротрубочок.

Цитоплазма (анг. Cytoplasm) – вміст клітини, що заповнює простір між плазмалемою і ядром. Містить органиели і включення в оточенні цитозолу (гіалоплазми).

Цитоплазматичний матрикс (син. Цитозоль; анг. Cytomatrix, Cytosol) – в'язке водне середовище, у якому в розчиненому або суспендованому стані перебувають органічні та неорганічні речовини, ядро, органиели та включення цитоплазми. Служить мікрооточенням для організованих структур та середовищем для дифузії різноманітних речовин. Дослідження цитоматрикса за допомогою високовольної електронної мікроскопії виявили складну тривимірну сітку тонких мікротрабекул і перехресно зв'язаних білків, де відбуваються цитоплазматичні реакції, здійснюються конститутивний та регульований везикулярний транспорт і рух органел.

Цитоскелет (анг. Cytoskeleton) – сукупність мікротрубочок, актинових та проміжних філаментів, які виконують формотворчу функцію; забезпечують переміщення клітин у просторі; беруть участь в утворенні контактів між клітинами та клітин з екстрацелюлярним матриксом; реалізують механізми внутрішньоклітинного та міжклітинного транспорту. Віднедавна як четвертий компонент цитоскелета були запропоновані білки септини.

Я

Ядерна оболонка (син. Нуклеолема, Каріотека; анг. Nuclear envelope, Nucleolema, Karyotheka) – відокремлює вміст ядра клітини від цитоплазми. Утворена двома мембранами, які розмежовує перинуклеарний простір; у ділянках злиття біомембран формуються наскрізні отвори в ядерній оболонці – ядерні пори (поросоми), які забезпечують транспорт речовин з цитоплазми до ядра та у зворотному напрямі. До зовнішньої ядерної мембрани прикріплені рибосоми, і вона без різкої межі переходить у мембрану гранулярної ендоплазматичної сітки. Структура внутрішньої ядерної мембрани підтримується ядерною пластинкою. Остання складається переважно з білків ламіну А та ламіну С, які утворюють проміжні філаменти, зшиті перехресно в ортогональну сітку. За посередництва ламіну В, який зв'язується з одноіменним рецептором, білка емерину (зв'язується як з ламіном А, так і з ламіном В), а також білка нуриму (зв'язується з ламіном А), ядерна пластинка прикріплюється до внутрішньої мембрани ядерної оболонки.

Ядерні пластинки розбираються під час мітозу і знову збираються після його закінчення. Вважають, що ядерні пластинки слугують каркасом для хроматину, хроматин-асоційованих білків, ядерних пор і мембран ядерної оболонки. Див. також гасло Ядерні ламіни у першій частині цього компендіуму.

Ядерні пори (син. Поросоми; англ. Nuclear pores) – наскрізні отвори в ядерній оболонці, локалізовані в ділянках злиття її зовнішньої та внутрішньої мембрани. Всередині ядерної пори міститься восьмигранний циліндр, так званий комплекс ядерної пори (англ. Nuclear Pore Complex, NPC), на трьох рівнях якого молекули білків нуклеопоринів формують три кільця – цитоплазматичне, ядерне та центральну рамку. Від цитоплазматичного кільця до цитоплазми врістає 8 коротких білкових філаментів. Від ядерного кільця до нуклеоплазми також врістає 8 філаментів завдовжки 50 нм, які з'єднані термінальним кільцем, в результаті чого формується ядерний кошик з просвітом 30-50 нм. Внутрішній діаметр комплексу ядерної пори становить 70-80 нм, її отвір закритий діафрагмою. Кількість ядерних пор в клітині є змінною величиною і залежить від її функціонального стану. Для прикладу, ядерна оболонка нейрона налічує майже 10 тисяч пор, ендокриноцита гіпофіза – 800. Загалом у складі комплексу ядерної пори налічується близько 50 різноманітних білків.

Комплекс ядерної пори забезпечує двонаправлений ядерно-цитоплазматичний транспорт. Зокрема, він вільно пропускає молекули розміром до 9 нм. Більші молекули та їхні комплекси проходять крізь ядерні пори до нуклеоплазми за наявності приєднаного до них сигналу ядерної локалізації; мічені цим сигналом білки зв'язуються з розчиненим у цитозолі рецептором ядерного імпорту, після чого з використанням енергії ГТФ вони проходять через комплекс ядерної пори. Транспортування білків, РНК і субодиниць рибосом до цитоплазми відбувається за схожим механізмом: білки, промарковані послідовністю ядерного експорту, зв'язуються з білком експортином і з молекулою ГТФ; утворені комплекси через ядерні пори виводяться у цитоплазму.

Ядерце (англ. Nucleolus) – найщільніший компонент ядра клітини, у якому здійснюється синтез рибосомної РНК і відбувається збирання субодиниць пре-рибосом. Області хромосом, які містять інформацію стосовно рРНК, мають назву ядерцевих організаторів. У людини вони розташовані на коротких плечах акроцентричних хромосом 13, 14, 15, 21 і 22. У клітинах, котрі інтенсивно синтезують білки, ядерце може займати до 25% об'єму ядра; зустрічаються клітини з двома чи навіть трьома ядерцями. У ядерці розрізняють три морфологічно та функціонально відмінних ділянки: (1) світлі волокнисті центри – містять неактивні ділянки ДНК п'яти різних хромосом, у

яких локалізуються гени рРНК, РНК-полімераза I-го типу та фактори транскрипції; (2) волокниста частина – тут здійснюється транскрипція відповідних сегментів ДНК на рРНК, інтенсивна обробка останніх малими регуляторними РНК, ідентифіковані білок нуклеолін та ензим фібриларин; (3) зерниста частина – це ділянки, де відбувається початкове збирання субодиниць рибосом, містяться щільно упаковані пре-рибосоми. Останні формуються у результаті взаємодії субодиниць рРНК з рибосомними білками, імпортованими з цитоплазми; субодиниці пре-рибосом через ядерні пори експортуються у цитоплазму, де відбувається їх остаточне дозрівання. Сітка, утворена елементами волокнистої і зернистої частин ядра отримала назву нуклеолонеми. Окрім вищеприписаної ролі у біогенезі рибосом ядро також бере участь у регулюванні клітинного циклу, про що, зокрема, свідчить присутність у його складі білка нуклеостигміну.

Ядро (анг. Nucleus) – структурний компонент клітини діаметром 3-10 мкм, у якому зберігається (у складі ДНК) і реалізується (шляхом транскрипції матричної РНК) генетичний код організму. Включає рідке водне середовище – каріоплазму, у якому локалізовані ядро, еухроматин та гетерохроматин.

Якірні контакти (анг. Anchoring junctions) – формуються колагеном VII типу; зв'язують ретикулярну та базальну пластинки базальних мембран.

ЧАСТИНА ТРЕТЯ.

КЛІТИНИ

А

Клітини А (анг. A cells, α cells, Alpha cells) див. Інсулоцити А.

Клітини А (анг. A cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи (DNES). Локалізовані у слизовій оболонці шлунку та тонкої кишки. Продукують ентоероглюкагон – гормон, що подібно до продукowanego А-інсулоцитами підшлункової залози глюкагону стимулює глікогеноліз у адипоцитах, обумовлюючи цим підвищення рівня глюкози в крові.

Клітини Агранулоцити (анг. Agranulocytes) – загальна назва лейкоцитів крові (лімфоцитів і моноцитів), у цитоплазмі яких відсутні специфічні гранули.

Клітини адвентиційні (син. Перицити, Клітини Руже; анг. Adventitial cells, Pericytes) – низькодиференційовані клітинні елементи, які локалізуються навколо гемокапілярів; забезпечують фізіологічну регенерацію і розростання мікроциркуляторної мережі. Див. також Клітини перицити.

Клітини Адипоцити (анг. Fat cells, Adipocytes) – клітини жирової тканини. Розрізняють адипоцити білі, коричневі, бежеві та рожеві. Перші три субпопуляції жирових клітин розвиваються з мезенхімних стовбурових клітин, їхня функція полягає у накопиченні та використанні ліпідів для енергетичних потреб організму. Функція рожевих адипоцитів полягає у продукуванні і секреції грудного молока.

Клітини Адипоцити бежеві (анг. Beige adipocytes) – багатопухирчасті адипоцити, які розвиваються із стовбурових клітин мезенхіми, депонованих у складі білої жирової тканини або шляхом трансдиференціації білих адипоцитів індукованої впливом низької температури або гормональних чинників. Специфічною рисою цих клітин є їхня здатність продукувати тепло і збільшувати енергетичні витрати організму, що може знайти використання при лікуванні ожиріння.

Клітини Адипоцити білі (син. Адипоцити однопухирчасті, Адипоцити однокамерні; анг. White fat cells, Unilocular adipocytes) – адипоцити, цитоплазма яких заповнена однією краплею жиру, що використовується в якості джерела енергії. Нормальний вміст білого жиру в організмі дорослого складає від 21% до 31% для жінок і від 14% до 25% для чоловіків.

Клітини Адипоцити коричневі (син. Адипоцити багатопухирчасті, Адипоцити багатокамерні; англ. Brown fat cells, Multilocular adipocytes) – адипоцити, цитоплазма яких заповнена численними крапельками ліпідів, які використовуються для термогенезу (підвищення температури тіла). Функціонують переважно у ранньому дитячому віці для підтримки температури тіла, у дорослих редукуються.

Клітини Адипоцити рожеві (англ. Pink adipocytes) – альвеолярні клітини молочних залоз, функція яких полягає у секретії грудного молока. Утворюються в результаті трансдиференціації білих підшкірних адипоцитів грудних залоз під впливом гормональних чинників вагітності.

Клітини альвеолярні (англ. Alveolar cells) – див. Пневмоцити.

Клітини альвеолярні грудних (молочних) залоз (син. Галактоцити; англ. Alveolar cells of mammary glands) – продукують компоненти молока: секретія ліпідів здійснюється за апокриновим типом; секретія білків – за мерокриновим типом.

Клітини амакринні (англ. Amacrine cells) – інтернейрони сітківки ока, перикаріони яких розміщені у внутрішньому ядерному (зернистому) шарі; не мають аксонів; дендрити входять до складу синаптичних комплексів між біполярними, гангліонарними та інтерплексиформними нейронами сітківки. Вважають що амакринні клітини контролюють надходження візуальної інформації від сітківки до зорових центрів кори великих півкуль мозку.

Клітини амакринні зорепадні (англ. Starburst amacrine cells) – різновид амакринних інтернейронів сітківки, які в якості нейротрансмітерів співпродукують ацетилхолін і ГАМК. Розрізняють два підтипи амакринових зорепадних клітин, які відрізняються стратифікацією, морфологією, зв'язками та роллю у цитофізіології сітківки.

Клітини Амелобласти (англ. Ameloblasts) – клітини зубних зачатків, які забезпечують утворення емалі зубів; розвиваються з внутрішніх клітин зубних емалевих органів (що є похідними ектодерми ротової ямки зародка); продукують амелогенін, амелін та енамелін – білки, котрі забезпечують умови для кристалізації гідроксиапатиту кальцію. Кожен амелобласт служить джерелом утворенням однієї емалевої призми. Після прорізування зубів амелобласти редукуються.

Клітини амфікринні (англ. Amphicrine cells) – поєднують зовнішньосекреторну (екзокринну) діяльність із внутрішньосекреторною (ендокринною). За фізіологічних умов до суто амфікринних можна віднести лише клітини печінки –

гепатоцити. У переважній більшості публікацій означений термін стосується пухлинних клітин переважно шлунково-кишкового тракту (DNES-серії), на відміну від багатоклітинних амфікринних залоз (наприклад, підшлункової залози, залоз дна і тіла шлунку, залоз Ліберкюна тонкої кишки тощо), які в нормі поєднують екзо- та ендокринну функції.

Клітини анеуплоїдні (анг. Aneuploid cells) – клітини з порушеною кількістю хромосом.

Клітини антиген-презентувальні (анг. Antigen Presenting Cells, APC) – клітини системи фагоцитуючих мононуклеарів, які поглинають сторонні частинки, бактерії, патологічно змінені клітини чи макромолекулярні комплекси, виокремлюють з них антигенні детермінанти, які передають лімфоцитам, іншим клітинам захисної системи організму для генерації імунної відповіді. До антиген-презентувальних клітин належать усі різновиди макрофагів, дендритні клітини, а також епітеліо-ретикулярні клітини тимуса.

Клітини апокринових потових залоз (анг. Apocrine sweat gland cells) – утворюють кінцеві секреторні відділи, які локалізовані на стику дерми та підшкірної жирової клітковини, та вивідні протоки, що відкриваються у лійкові частини волосяних фолікулів. Апокринові потові залози значно більші від еккринових потових залоз (діаметр досягає 3 мм). Їхня назва не відповідає способу виділення секрету – більшість дослідників вважає, що власне секреція здійснюється за мерокриновим принципом, а виявлені відриви апікальних ділянок секреторних клітин є артефактами, які виникають у процесі виготовлення гістологічних препаратів. У людини апокринові потові залози знаходяться лише в певних ділянках тіла, а саме: під пахвами, в ареолах та сосках грудних залоз, у зовнішньому слуховому ході, у повіках, крилах носа, промежині та деяких частинах зовнішніх статевих органів. Під впливом метаболізму бактерій піт набуває специфічного запаху, що має певний стосунок до феромонів (секс атрактантів) деяких видів тварин. Секреторна функція узалежнена від рівня статевих гормонів.

Клітини апоптичні (анг. Apoptotic cells) – клітини, які вступили на шлях апоптозу – програмованої загибелі.

Клітини аргентафінні (син. Клітини аргірофільні; анг. Argentaffin cells, Argyrophilic cells) – клітини, які зв'язують частинки срібла при обробці препаратів розчинами азотнокислих солей срібла (виявляються при імпрегнації сріблом). Переважна більшість аргентафінних клітин належать до дифузної нейро-ендокринної системи (анг. DNES) організму.

Клітини Астроцити (анг. Astrocytes) – клітини нейроглії, які своїми відростками обплітають судини мікроциркуляторного русла та тіла (перикаріони) нейронів органів центральної нервової системи, утворюючи гемато-енцефалічний бар'єр. Забезпечують механічну та метаболічну підтримку нейронів, видаляють з міжклітинного матриксу іони та нейротрансмітери, інші продукти життєдіяльності нейронів. Гістохімічним та електронно-мікроскопічним маркером астроцитів вважається гліальний фібрилярний кислий білок (GFAP), з якого побудовані проміжні філаменти діаметром 8-11 нм. Розрізняють астроцити протоплазматичні та фіброзні (волокнисті), які при ушкодженні нервової тканини забезпечують її репаративну регенерацію, утворюючи гліальний шрам.

Клітини Астроцити протоплазматичні (анг. Protoplasmic astrocytes) – мають зірчасту форму, локалізуються у складі сірої речовини органів центральної нервової системи; їхні короткі товсті відростки формують численні розгалуження з прикінцевими ніжками, якими охоплюють кровоносні судини. Беруть участь у формуванні гемато-енцефалічного бар'єру: оточують перикаріони нейронів, а також входять до складу м'якої мозкової оболонки.

Клітини Астроцити фіброзні (анг. Fibrous astrocytes) – входять до складу білої речовини органів ЦНС; утворюють довгі тонкі та нерозгалужені відростки, які спрямовують до гемокапілярів та м'якої мозкової оболонки; у цитоплазмі містять включення глікогену, який при стимуляції норадреналіном та вазоінтестинальним пептидом розпадається до глюкози, що використовується для забезпечення енергетичних потреб нейронів.

Клітини ацидофільні (анг. Acidophils) – клітини, цитоплазма або специфічні гранули яких забарвлюються кислими барвниками (наприклад, ацидофільні гранулоцити крові, ацидофільні клітини аденогіпофіза).

Клітини ацинарні (анг. Acinar cells) – клітини, з яких побудовані кінцеві секреторні відділи, що мають форму ацинусів («ягідок винограду») у складі залоз зовнішньої секреції.

Клітини APUD серії (син. Клітини дифузної нейро-ендокринної системи; анг. Amine Precursors Uptake and Decarboxylation (APUD) cells, Diffuse Neuro-Endocrine System (DNES) cells) – клітини внутрішньої секреції, здатні поглинати і декарбоксилувати попередників біологічно активних амінів; більш сучасна назва – клітини дифузної нейроендокринної системи (DNES).

Б

Клітини В (анг. B cells, β cells, Beta cells) – див. Інсулоцити В.

Клітини базальні (син. Стовбурові клітини; анг. Basal cells, Stem cells) – клітини багат шарових епітеліїв, прилеглі до базальної мембрани. Присутні у складі рогівки, судинної смуги завиткової протоки внутрішнього вуха, слизової оболонки ротової і носової порожнин, дистальних частин анального каналу, сечівника та піхви.

Клітини базальні епідермісу (анг. Epidermal basal cells) – малодиференційовані стовбурові клітинні елементи епідермісу, які по мірі диференціації просуваються до поверхні епідермісу і поступово перетворюються на заповнені кератином рогові лусочки (підлягають кератинізації).

Клітини базальні нюхового епітелію (анг. Olfactory epithelium basal cells) – малодиференційовані клітинні елементи нюхових ділянок носа. Лежать на базальній мембрані, відіграють роль стовбурових клітин стосовно нюхових рецепторних клітин.

Клітини базальні над'яєчка (анг. Epididymal basal cells) – малодиференційовані клітини епітеліального вистелення протоки над'яєчка; мають пірамідну форму, лежать на базальній мембрані, не досягаючи просвіту над'яєчка. Забезпечують фізіологічну регенерацію головних клітин над'яєчка.

Клітини базофільні (син. Базофіли; анг. Basophils) – клітини, цитоплазма або специфічні гранули яких забарвлюються основними барвниками (наприклад, базофільні/азурофільні гранулоцити крові, базофільні клітини аденогіпофіза).

Клітини берегові (анг. Fixed macrophages) – резидентні макрофаги, які локалізуються у складі стінки синусоїдних гемокапілярів (синусоїдів) органів кровотворення та імунного захисту (наприклад, клітини Купфера печінки).

Клітини Бергмана (анг. Bergmann cells) див. Клітини глії Бергмана.

Клітини Беца (син. Гігантопірамідні нейрони; анг. Betz cells) – глутамат-ергічні пірамідні нейрони п'ятого клітинного шару сірої речовини в первинній моторній корі головного мозку. Клітини Беца – одні з найбільших нейронів центральної нервової системи (розмір сягає 100 мкм). Вперше їх описав у 1874 році київський анатом Володимир Бец. З п'ятого шару первинної моторної кори аксони клітин Беца проходять через внутрішню капсулу, стовбур мозку та спинний мозок і формують кірково-спинномозковий шлях, який здійснює контроль довільних рухів.

Клітини бласти (анг. Blast cells) – будь які низькодиференційовані або незрілі клітини; найчастіше цей термін вживається для означення незрілих клітин крові або органів імуногенезу (наприклад, лімфобластний лейкоз, мієлобластна лейкемія, імунобласти і т.п.).

Клітини Бластомери (анг. Blastomeres) – клітини, які утворюються у серії послідовних мітотичних поділів зиготи та її дочірніх клітин під час періоду ембріонального розвитку, який отримав назву дроблення (анг. Cleavage). Процес дроблення характеризується зменшенням розмірів окремих бластомерів у поєднанні зі збільшенням їх кількості (розміри ембріона при цьому практично не змінюються). Бластомери змінюють свою назву наприкінці шостої доби ембріогенезу з утворенням бластоцисти, диференціацією бластомерів на ембріобласт і трофобласт, та вступом зародка у наступну фазу розвитку – гастрულляцію.

Клітини Бронхіюлярні екзокриноцити (анг. Bronchiolar exocrine cells, Club cells) – клітини епітеліального вистелення бронхіол. Залягають між війчастими клітинами; мають апікальну частину характерної куполоподібної або булавоподібної форми. Функції: синтез компонентів сурфактанту; детоксикація ксенобіотиків, котрі разом з повітрям потрапляють до бронхіол; синтез пептидів з антибактеріальними властивостями та цитокінів локального імунного захисту.

Клітини Бьотшера (анг. Boettcher cells) – різновид підтримувальних клітин спірального органа Корті. Лежать на базиллярній мембрані, під клітинами Клавдіуса і латеральніше від клітин Гензена; містять кальмодулін і синтазу оксиду азоту; контролюють рівень Ca^{2+} , процеси секреції та абсорбції ендолімфи.

В

Клітини VIP (анг. VIP Cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку, тонкої та товстої кишки. Продукують вазоактивний інтестинальний пептид (анг. Vasoactive Intestinal Peptide, VIP) – гормон, який посилює перистальтику тонкої та товстої кишки, а також всмоктування води зі шлунково-кишкового тракту.

Клітини веретеноподібні (син. Веретеноподібні нейрони, Нейрони фон Економо; анг. Spindle neurons, von Economo neurons) – біполярні проєкційні нейрони, які характеризуються дуже великим, подовженим, звуженим перикаріоном; відрізняються від пірамідних нейронів не лише формою, але й значним розміром (вони найбільші у людей) і єдиним базальним дендритом. Ці клітини, зустрічаються лише у людей та людиноподібних мавп; вони можуть

інтегрувати вхідні сигнали з емоційним станом та проектувати до високоспецифічних рухових центрів, що контролюють вокалізацію, вираз обличчя або вегетативні функції.

Клітини Веретеноподібні попередниці адипоцитів (анг. Fusiform adipocyte precursors) – малодиференційовані клітинні елементи сполучної тканини, які нагромаджують у цитоплазмі ліпідні включення; у процесі подальшого вторинного гістогенезу жирової тканини перетворюються на однопухирчасті адипоцити.

Клітини вестибулярного апарату (анг. Vestibular system cells) – див. Клітини волоскові вестибулярні.

Клітини вилкоподібні (син. Форк-нейрони, Виделкоподібні нейрони; анг. Fork neurons) – передня поясна та фронто-інсулярна кора головного мозку людини характеризуються двома унікальними морфотипами нейронів – нейронами фон Економо і форк-нейронами, біологічна ідентичність яких залишається невстановленою. Ці нейрони можуть мати новий, неохарактеризований режим кортикальної моноамінергічної функції, який відрізняє їх від більшості інших нейронів п'ятого шару кори головного мозку ссавців. Виделкоподібні нейрони часто зустрічаються в тих самих областях мозку, що і нейрони фон Економо, і подібно до останніх характеризуються присутністю одного великого базального дендрита, але відрізняються тим, що мають розділений апікальний дендрит.

Клітини війчасті (анг. Ciliated cells) – епітеліальні клітини, що містять на апікальній поверхні війки. Утворюють вистелення дихальних шляхів (параназальних синусів, трахео-бронхіального дерева), жіночих (маткові труби, порожнина матки), та чоловічих (виносні проточки яєчка) статевих шляхів.

Клітини Волокна Пуркін'є (анг. Purkinje fibers) – клітини провідної системи серця (атипові кардіоміоцити); проводять потенціали збудження від ніжок пучка Гіса до скоротливих (типових) кардіоміоцитів шлуночків серця.

Клітини волоскові (анг. Hair cells) – спеціалізовані чутливі клітини, локалізовані у шести сенсорних ділянках перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха: у плямках маточки і мішечка, трьох ампульних гребенях (вестибулярний апарат, забезпечує підтримання рівноваги), та у складі спірального органа Корті (кохлеарний апарат, забезпечує сприйняття звуків, або слух). У складі вестибулярного апарату розрізняють волоскові клітини (або вестибулоцити) І-го та ІІ-го типу, у складі органа Корті – внутрішні та зовнішні волоскові клітини (або внутрішні і зовнішні

кохлеоцити). В основі функціонування волоскових клітин в усіх шести сенсорних ділянках лабіринту внутрішнього вуха лежить принцип механо-електричної трансдукції (МЕТ) – перетворення механічних зміщень волоскоподібних відростків (стереоцилій та кіноцилій) на електричні потенціали дії.

Зміщення стереоцилій у напрямку від найкоротших до найдовших обумовлює механічне відкривання калієвих каналів, що містяться на верхівках стереоцилій і власне є каналами механо-електричної трансдукції; потік K^+ з ендолімфи до цитоплазми волоскових клітин, у свою чергу, відчиняє кальцієві канали у складі базолатеральної мембрани волоскових клітин; надходження Ca^{2+} до цитоплазми волоскових клітин служить сигналом для вивільнення з їхніх синаптичних везикул нейротрансмітера з відповідною генерацією потенціалу збудження у аферентному нервовому закінченні. Зміщення стереоцилій у протилежному напрямі – від найдовших до найкоротших – навпаки, блокує генерацію нервових імпульсів.

Клітини волоскові І-го типу (анг. Type I hair cells) – сенсорно-епітеліальні клітини у складі вестибулярного апарату внутрішнього вуха. Мають грушоподібну форму, на апікальній поверхні містять численні високі мікроросинки – стереоцилії, та одну рухому війку – кіноцилію. Іззовні волоскову клітину І-го типу охоплює чутливе нервеве закінчення чашеподібної форми. Індукована зміщенням ендолімфи зміна положення стереоцилій відносно кіноцилії зумовлює генерацію потенціала дії, який сприймається чутливим нервовим закінченням.

Клітини волоскові ІІ-го типу (анг. Type II hair cells) – сенсорно-епітеліальні клітини у складі вестибулярного апарату внутрішнього вуха. Мають циліндричну форму, на апікальній поверхні містять стереоцилії та кіноцилію; базальну частину клітин охоплюють розгалуження чутливих (аферентних) нервових закінчень. Зміна положення стереоцилій відносно кіноцилії, подібно як у волоскових клітин І-го типу, обумовлює генерацію потенціала дії.

Клітини волоскові внутрішні (анг. Inner hair cells) – розміщені в один ряд сенсорно-епітеліальні клітини спірального органа Корті загальною кількістю близько 3,500; локалізовані на апікальній поверхні внутрішніх фалангових клітин, перебувають у фіксованому положенні завдяки фаланговим відросткам останніх. У цих клітин відсутні кіноцилії, а потенціал дії генерується у відповідь на зміщення найкоротших стереоцилій у напрямі до найдовших. 90-95% чутливих нервових закінчень, що надходять від завиткового нерва до спірального органа, утворюють термінали навколо внутрішніх волоскових клітин, і лише 5-10% цих закінчень іннервують зовнішні волоскові клітини.

Клітини волоскові зовнішні (анг. Outer hair cells) – утворюють три-п'ять рядів над апікальною частиною зовнішніх фалангових клітин. У цих клітин, подібно як у внутрішніх волоскових, кіноцилії редуковані до залишкових базальних тілець, а потенціал дії генерується у відповідь на зміщення найкоротших стереоцилій у напрямі до найдовших. Зовнішні волоскові клітини першими реагують на надходження звукових хвиль у тих ділянках спірального органа, що синхронізовані з частотою та інтенсивністю звукових коливань: у відповідь на генерацію потенціалу дії змінюється конформація (тривимірна структура) престину – трансмембранного інтегрального білка латеральної поверхні зовнішніх волоскових клітин, що обумовлює швидке зменшення висоти цих клітин. Стереоцилії зовнішніх волоскових клітин прикріплені до покривної мембрани, тому їхні поршнеподібні рухи наближають останню до основи спірального органа, що у кінцевому результаті призводить до її контакту зі стереоциліями внутрішніх волоскових клітин, зміщення яких шляхом механо-електричної трансдукції (МЕТ) трансформуються у звуки.

Клітини всмоктувальні (анг. Absorptive cells) – термін стосується переважно епітеліоцитів тонкої кишки (ентероцитів з посмуговою облямівкою) та клітин проксимальних звивистих трубочок нирки, мікроворсинки яких утворюють щіточкову облямівку.

Клітини вставних проток (анг. Intercalated duct cells) – кубоїдні клітини, з яких побудовані вставні протоки великих слинних залоз, екзокринної частини підшлункової залози.

Клітини вставні (анг. Intercalated cells) – заповнюють проміжки між головними клітинами у складі збірних ниркових проток та дистальних трубочок нефронів. Розрізняють вставні клітини типу А (або α), які здійснюють секрецію H^+ іонів, та вставні клітини типу В (або β), які продукують іони HCO_3^- .

Г

Клітини G (анг. G cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку та тонкої кишки. Продукують гормон гастрин, який стимулює секрецію HCl шлунковими залозами, проліферацію регенераторних клітин у їхньому складі, розслаблення пілоричного сфінктера, перистальтику і спорожнення шлунку.

Клітини GL (анг. GL cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку, тонкої і товстої кишки. Продукують гліцентин – гормон, який стимулює глікогеноліз у клітинах печінки, обумовлюючи цим підвищення рівня глюкози в крові.

Клітини Gr (анг. Gr cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи (DNES). Локалізовані у слизовій оболонці шлунку та тонкої кишки. Продукують грелін – гормон, що викликає відчуття голоду.

Клітини Галактоцити (анг. Galactocytes) – секреторні клітини лактуючих грудних залоз. В цитоплазмі містять численні ліпідні крапельки та везикули з казеїново-лактозним вмістом.

Клітини гаплоїдні (анг. Haploid cells) – містять половинний набір хромосом (у людини – 23 хромосоми). Утворюються в результаті мейозу. Гаплоїдними клітинами є сперматозоїди та яйцеклітини (ооцити).

Клітини гастрин-продукувальні (анг. G cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку та тонкої кишки. Гастрин стимулює секрецію соляної кислоти парієтальними клітинами, сприяє опорожненню шлунку (посилює перистальтику і викликає розслаблення пілоричного сфінктера), стимулює проліферацію регенераторних клітин дна та тіла шлунку.

Клітини гемопоезу напівстовбурові мультипотентні (син. Мультипотентні попередники; анг. Multipotential Hemopoietic Stem Cells, MHSC, Multipotent progenitors) – у результаті комітованого поділу плюрипотентних стовбурових клітин гемопоезу утворюються: (1) Колонієформні одиниці лімфоцитів (син. Загальні попередниці лімфопоезу; анг. Colony-Forming Unit-Lymphocytes, CFU-Ly, Common lymphoid progenitors), та (2) Колонієформні одиниці гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів, мегакаріоцитів (син. Загальні попередниці мієлопоезу; анг. Colony-Forming Unit-Granulocytes, Erythrocytes, Monocytes, Megakaryocytes, CFU-GEMM, Common myeloid progenitors). У результаті наступних комітованих поділів з напівстовбурових мультипотентних попередниць гемопоезу утворюються уніпотентні попередниці, подальша диференціація яких під впливом специфічних факторів (гемопоетинів) призводить до утворення єдиної лінії клітин крові.

Клітини гемопоезу стовбурові плюрипотентні (анг. Pluripotent Hemopoietic Stem cells, PHSC) – найменш диференційовані клітини системи гемопоезу, котрі започатковують утворення всіх формених елементів крові; кількісно складають приблизно 0.01% ядерних клітин червоного кісткового мозку; морфологічно подібні до малих лімфоцитів; у результаті достатньо рідких мітотичних поділів утворюють нові плюрипотентні стовбурові клітини та два різновиди напівстовбурових клітин (див. вище).

Клітини гемопоєзу уніпотентні (син. Комітовані клітини-попередниці; англ. Unipotential progenitor cells, Comitted precursors) – упродовж подальшої диференціації здатні утворювати єдиний різновид формених елементів крові; після досягнення стадії комітованих прекурсорів втрачають здатність до проліферації.

Клітини Гензена (англ. Hensen's cells) – підтримувальні клітини зовнішньої частини спірального органа Корті; розміщені між зовнішніми фаланговими клітинами та клітинами Клавдіуса і Бьотшера. Ці клітини є важливими чинниками підтримання гомеостазу спірального органа (зокрема, стабілізації рівня K^+ у складі ендолімфи, забезпеченні механічної опори та електричної підтримки волоскових клітин.

Клітини Гепатоцити (англ. Hepatocytes) – клітини печінки багатокутної форми розміром 20-30 мкм. Від 30 до 80% гепатоцитів є поліплоїдними, а близько 25% – двоядерними. Поліплоїдія з'являється у перших півроку життя дитини і пов'язана з переходом на грудне вигодовування, що зумовлює різке підвищення функцій гепатоцитів. Найбагатші за вмістом органел: у кожній клітині налічується 1-2 тисячі мітохондрій, до 50 диктіосом комплексу Гольджі, близько 300 лізосом, 400 пероксисом, розбудовані гладка та гранулярна ендоплазматичні сітки.

Клітини гермінальні (англ. Germinal cells) – клітини одношарового кубоїдного епітелію, що вкривають поверхню яєчника. Термін застарілий, сучасний аналог – клітини мезотеліальні.

Клітини гермінативні (син. Гоноцитобласти; англ. Germ cells) – ембріональні попередники статевих клітин. Уперше виявляються в стінці пуповинного (жовткового) мішка чотиритижневого зародка, звідки через алантоїс мігрують до зачатків гонад (яєчників та яєчок).

Клітини Гіалоцити (син. Клітини гіалоїдні, Клітини склистого тіла; англ. Hyalocytes) – локалізуються на периферії склистого тіла ока; мають зірчасту форму, округлі ядра. Синтезують колаген і гіалуронову кислоту, чим забезпечують пружно-еластичні властивості склистого тіла і очного яблука в цілому.

Клітини гігантські сторонніх тіл (англ. Foreign bodies giant cells) – утворюються в результаті злиття макрофагів під впливом великих сторонніх частинок чи хвороботворних організмів, які підлягають фагоцитозу.

Клітини гілусні (син. Клітини воріт яєчника; англ. Hilar cells) – локалізуються у мозковій речовині яєчників; будовою та функцією подібні до клітин Лейдіга яєчок; синтезують тестостерон.

Клітини гіпофіза ацидофільні (анг. Pituitary acidophils) – клітини гіпофіза, що забарвлюються кислими барвниками (зокрема, еозином, у помаранчевий або рожевий колір); включають соматотропи та мамотропи (лактотропи).

Клітини гіпофіза базофільні (анг. Pituitary basophils) – клітини гіпофіза, що забарвлюються лужними барвниками; включають гонадотропи, тиротропи та кортикотропи.

Клітини гіпофіза гонадотропні (син. Гонадотропи; анг. Gonadotropes) – синтезують фолікулостимулюючий та лютеїнізуючий гормони (FSH та LH).

Клітини гіпофіза кортикотропні (син. Кортикотропи; анг. Corticotropes) – синтезують проопіомеланокортин – великий білок, при фрагментації якого утворюються чотири пептидних гормони: адренокортикотропний, меланоцитостимулюючий, ліпотропний (АКТН, MSH, LPH), а також бета-ендорфін (β -endorphin).

Клітини гіпофіза мамотропні (син. Мамотропи, Лактотропи; анг. Mammotropes, Lactotropes) – синтезують гормон пролактин (Prolactin).

Клітини гіпофіза соматотропні (син. Соматотропи; анг. Somatotropes) – ацидофіли аденогіпофіза, які продукують соматотропний гормон (СТН), або гормон росту (GH); під впливом цього гормону посилюється обмін речовин, зростає маса та ріст організму; проліферативна активність соматотропних клітин підвищується під впливом соматотропін-релізінг гормону гіпоталамуса і пригнічується соматостатином.

Клітини гіпофіза тиротропні (син. Тиротропи; анг. Thyrotropes) – синтезують тиростимулюючий гормон (ТШН), або тиротропін (Thyrotropin).

Клітини гіпофіза хромофільні (анг. Pituitary chromophils) – клітини аденогіпофіза, які добре забарвлюються гістологічними барвниками; у залежності від хімічних характеристик барвника хромофільні клітини поділяються на ацидофіли та базофіли.

Клітини гіпофіза хромофобні (анг. Pituitary chromophobs) – дрібні клітини аденогіпофіза, які не забарвлюються гістологічними барвниками. До них належать дегранульовані хромофільні клітини, або малодиференційовані стовбурові клітини, які не встигли утворити та нагромадити секреторні гранули.

Клітини глії (син. Нейрогліоцити, Гліоцити; англ. Neuroglial cells) – клітини нервової тканини, які відіграють метаболічну, опорно-механічну та захисну роль щодо нейронів; регулюють роботу синапсів, циркуляцію цереброспінальної рідини, поглинають тканинний детрит. На відміну від нейронів, клітини нейроглії не здатні генерувати і проводити нервові імпульси, зате зберігають здатність до проліферації. До гліоцитів центральної нервової системи належать астроцити, епендимоцити, олігодендроцити та мікрогліоцити. Нейроглія периферичної нервової системи представлена клітинами Шванна, мантийними гліоцитами нервових гангліїв, радіальними гліоцитами сітківки ока та гліоцитами нюхових ділянок носа.

Клітини глії Бергмана (син. Радіальні астроцити; англ. Bergmann glia, Radial astrocytes) – похідні радіальної глії, тісно пов'язані з клітинами Пуркінє мозочка. Глія Бергмана має численні радіальні відростки, які допомагають міграції зернистих клітин упродовж раннього розвитку кінцевого мозку і мозочка; також глія Бергмана регулює синаптичну пластичність мозочка. При посттравматичному руйнуванні клітин Пуркінє, глія Бергмана інтенсивно проліферує, заміщаючи собою ушкоджені ділянки у процесі, що отримав назву гліозу.

Клітини глії ентеральні (син. Ентеральні гліоцити; англ. Enteric glial cells) – локалізовані у внутрішніх гангліях травної системи. Ентеральна глія є одним з найбільш динамічних клітинних компонентів травного тракту, яка бере участь у регуляції його функції та забезпеченні шлунково-кишкового гомеостазу. Чутлива та швидко реагуюча на зміни у своєму мікрооточенні кишкова глія взаємодіє з різними типами клітин і клітинними системами травного каналу: окрім двостороннього зв'язку з ентеральними нейронами, своїми супутниками в ентеральній нервовій системі, ентеральні гліальні клітини також взаємодіють із зовнішніми нервами, а також з клітинами кишкового епітелію та імунної системи.

Клітини глії Мюллера (син. Радіальні гліоцити сітківки; англ. Muller glia) – з'являються у сітківці лише після завершення перших етапів нейрогенезу. Специфічною рисою гліоцитів Мюллера є їхнє залучення до процесів передачі світлових подразнень до фоторецепторів, які знаходяться у задній частині сітківки.

Клітини глії радіальні (син. Радіальні гліоцити; англ. Radial glial cells, Radial glial progenitor cells) – виникають з клітин нейроектодерми після початку нейруляції. У процесі розвитку нервової системи клітини радіальної глії функціонують і як попередники нейронів, і як елементи риштування (каркас), по якому новоутворені нейрони великого мозку та мозочка мігрують до місць своєї постійної локалізації. Ураження попередників радіальних гліоцитів протягом

двох перших триместрів вагітності вірусом Zika призводить до незворотних змін, проявом яких є мікроцефалія та розумова відсталість. У зрілому віці радіальні гліоцити зберігаються лише у складі мозочка та сітківки ока. У мозочку це глія Бергмана, яка регулює синаптичну пластичність. У сітківці радіальні гліоцити Мюллера беруть участь у двонаправленому зв'язку з нейронами. Також клітини радіальної глії беруть участь у розмежуванні окремих нервових трактів і сегментів білої речовини (компартменталізації) великого мозку.

Клітини глії сателітні (син. Сателітні гліоцити, Мантийні гліоцити; англ. Satellite glial cells) – покривають поверхню перикаріонів нейронів у сенсорних, симпатичних і парасимпатичних нервових гангліях. Сателітні гліоцити, як і клітини Шванна розвиваються з клітин нервового гребеня ембріона, однак на відміну від клітин Шванна, які формують оболонки навколо відростків нейронів, клітини сателітної глії формують мікрооточення тіл нейронів периферичних нервових гангліїв. Вони забезпечують нейрони поживними речовинами, діють як захисні, амортизаційні клітини; окрім того, сателітні гліоцити експресують різноманітні рецептори, які забезпечують низку взаємодій із нейроактивними хімічними речовинами.

Клітини гломусні І-го типу (англ. Glomus cells of carotid bodies) – входять до складу каротидних тілець, що є основними периферичними хеморецепторами, які контролюють парціальний тиск кисню, вуглекислого газу (pO_2 , pCO_2) та рН артеріальної крові. У цитоплазмі гломусних клітин містяться електронно-щільні везикули розміром 60×200 нм, подібні до везикул хромафінних клітин мозкової речовини наднирників. Утворюють численні відростки, якими контактують з іншими гломусними клітинами та з ендотелієм гемокапілярів. Гломусні клітини І-го типу є сенсорними нейронами, які вивільняють нейромедіатори (дофамін, ацетилхолін і аденозин) у відповідь на гіпоксемію (низький парціальний тиск кисню), гіперкапнію (високий парціальний тиск вуглекислого газу) або ацидоз (низький рН крові). Сигнали передаються до аферентних нервових волокон синусового нерва, звідки інформація надсилається в дихальний центр мозку і індукує центральні компенсаторні механізми відновлення гомеостазу.

Клітини гломусні II-го типу (англ. Sheath cells of carotid bodies) – допоміжні клітини каротидних тілець: виконують функцію опори і мікрооточення для гломусних клітин І-го типу, нагадуючи цим олігодендроцити органів центральної нервової системи.

Клітини головні кортикальних збірних проток нирки (англ. Principal (Light) cells of renal cortical collecting ducts) – мають значну кількість аквапоринових

каналів; під впливом антидіуретичного гормону збільшують проникність означених клітин для води, що обумовлює концентрацію сечі.

Клітини головні прищитоподібних залоз (анг. Parathyroid chief cells) – синтезують паратироїдний гормон, що підвищує рівень кальцію в крові (є антагоністом кальцитоніну, продукованого парафолікулярними клітинами щитоподібної залози). Моніторинг рівня кальцію в крові здійснюють трансмембранні кальцієві рецептори, котрі за посередництва білка G регулюють активність головних клітин.

Клітини головні протоки над'яєчка (анг. Epididymal principal cells) – високі клітини епітеліального вистелення придатка яєчка, апікальна частина яких містить численні стереоцилії і збагачена піноцитозними везикулами. Здійснюють резорбцію рідини, фагоцитують залишкові фрагменти сперміогенезу, доповнюючи функцію клітин Сертолі; синтезують гліцерофосфохолін та пептид, що сприяє заплідненню – обидві субстанції блокують процес передчасної капацитації сперматозоїдів до їхнього потрапляння у жіночі статеві шляхи, у яких процес капацитації активується.

Клітини головні шлункових залоз (син. Зимогенні клітини шлунку; анг. Chief (zymogenic) cells of stomach) – синтезують і виділяють у порожнину шлунку проферменти пепсиноген, прохімозин (син. реннін), а також ліпазу; у кислому середовищі шлунку пепсиноген та прохімозин активуються і перетворюються відповідно на пепсин та хімозин, котрі розщеплюють білки (хімозин, зокрема, розщеплює білки молока, перетворюючи їх на водонерозчинні казеїни). Секреція пепсину, який накопичується у складі апікальної зернистості головних клітин, стимулюється впливом блукаючого нерва та продукованого клітинами тонкої кишки гормону секретину. Окрім ферментів, головні клітини продукують гормон лептин, вплив якого на аркуатне ядро гіпоталамуса зменшує відчуття голоду.

Клітини Гольджі (анг. Golgi cells) – гальмівні ГАМК-ергічні інтернейрони, перикаріони яких локалізуються в зернистому шарі кори мозочка; утворюють синапси на дендритах клітин-зерен, уніполярних щіточкових клітинах та паралельних волокнах; потенціали дії отримують від мохоподібних волокон. Нейрони Гольджі I типу мають довгі аксони, які починаються в сірій речовині центральної нервової системи. Вони також відомі як проєкційні нейрони. До таких належать нейрони, що утворюють периферичні нерви і довгі шляхи головного і спинного мозку. Нейрони Гольджі II типу, навпаки, визначаються як такі, що мають короткі аксони або взагалі не мають аксона; вони мають зірчастий вигляд і знаходяться в корі головного мозку та мозочка, а також у сітківці ока.

Клітини гонадотропні (анг. Gonadotropes) – див. Клітини гіпофіза гонадотропні.

Клітини горизонтальні сітківки (анг. Retina horizontal cells) – асоціативні нейрони сітківки, які локалізуються у внутрішньому зернистому шарі одразу за фотосенсорними нейронами і спрямовують до синапсів останніх з біполярними нейронами велику кількість дендритів, які, переплітаючись, утворюють суцільне густе мереживо; їх аксони можуть тягнутись на значні відстані і мають сильно розгалужені кінцеві утворення. Горизонтальні клітини сполучені між собою електричними синапсами і утворюють функціональний синцитій: збудження однієї горизонтальної клітини поширюється на інші. У центральній ямці сітківки приматів одна горизонтальна клітина з'єднується приблизно з шістьма колбочками, а на периферії – з 30-40. Горизонтальні клітини підвищують візуальний контраст шляхом регулювання (посилення або пригнічення) імпульсів, які надходять від фотосенсорних до біполярних нейронів.

Клітини гранули (син. Клітини зерна; анг. Granule cells) – термін клітини-гранули використовується в назвах різних типів нейронів, єдиною спільною рисою яких є те, що всі вони мають дуже малі перикаріони. Клітини-гранули локалізовані в зернистому шарі кори мозочка, зубчастій звивині гіпокампа, поверхневому шарі дорсального кохлеарного ядра, нюхових цибулинах та у другому та четвертому шарах кори головного мозку. Клітини-гранули мозочка складають більшість нейронів мозку людини: вони отримують збуджувальний сигнал від моховидних волокон, через шар клітин Пуркін'є вступають у молекулярний шар, де розгалужуються на паралельні волокна; останні утворюють тисячі збуджувальних синапсів на проміжних і дистальних дендритах клітин Пуркін'є, використовуючи глутамат в якості нейромедіатора.

Клітини Гранулоцити базофільні (син. Базофіли; анг. Basophils) – гранулоцити крові, специфічна цитоплазматична зернистість яких (діаметром 0.5 мкм) забарвлюється у фіолетовий колір; містить гепарин, гістамін, фактори хемотаксису нейтрофілів та еозинофілів, пероксидазу, нейтральні протеази, хондроїтин сульфат. На поверхні базофілів, подібно до мастоцитів, присутні IgE, котрі, при зустрічі з відповідними антигенами (алергенами), обумовлюють дегрануляцію (екзоцитоз гранул). Загалом базофіли виступають ініціаторами запалення; при масивній дегрануляції може розвинути анафілактичний шок, що становить загрозу для життя. У периферичній крові вміст базофілів не перевищує 1% від усіх лейкоцитів.

Клітини Гранулоцити еозинофільні (син. Еозинофіли; анг. Eosinophils) – гранулоцити крові, специфічна цитоплазматична зернистість яких (діаметром 1-1.5 мкм) забарвлюється у яскраво-червоний колір; містить основний та катіонний

білки (потужні антигельмінтні середники), рибонуклеазу (фермент з антивірусною активністю), нейротоксин, арил сульфатазу, пероксидазу, гістаміназу, катепсин, фосфоліпазу. На поверхні еозинофілів містяться рецептори IgE та фактора хемотаксису еозинофілів. Вміст еозинофілів у периферичній крові становить 2-4%; їхня функція полягає у фагоцитозі комплексів антиген-антитіло, деструкції гельмінтів та вірусів, модуляції запальних реакцій.

Клітини Гранулоцити нейтрофільні (син. Нейтрофіли; анг. Neutrophils) – гранулоцити крові, специфічна цитоплазматична зернистість яких (діаметром 0.1 мкм) забарвлюється у блідо-рожевий колір. Окрім специфічних гранул, у яких містяться бактерицидні субстанції лізоцим, фагоцитин, лактоферин, нейтрофіли містять неспецифічну азурофільную зернистість (лізосоми з присутніми у них різноманітними гідролазами, мієлопероксидазою, катепсином), а також третинні гранули з желатиназою та глікопротеїнами, котрі забезпечують проникність нейтрофілів через судинну стінку і вихід у прилеглу сполучну тканину. Нейтрофіли фагоцитують і руйнують бактерії використовуючи для цього вміст своїх гранул, а також, розпадаючись, перетворюють наявну у них ДНК на позаклітинні нейтрофільні пастки.

Клітини гранульози (анг. Granulosa cells) – утворюють зернистий шар первинних, вторинних та третинних фолікулів яєчника, а також променисту корону навколо пре- і постовуляторних ооцитів; продукують компоненти прозорої зони, гормони естрогени (естрадіол); після овуляції під впливом лютеїнізуючого гормону гіпофіза перетворюються на гранульозо-лютеоцити жовтого тіла, які продукують гормон прогестерон, а також (за участі ензиму ароматази) конвертують синтезовані тека-лютеоцитами андрогени на естрогени.

Клітини губчасті (син. Спонгіоцити; анг. Spongiosocytes) – клітини пучкової зони кори надниркових залоз. У цитоплазмі містять численні везикули, збагачені ліпідами. Останні при виготовленні гістологічних препаратів екстрагуються, внаслідок чого клітини набувають губчастого вигляду. Губчасті клітини синтезують глюкокортикоїдні гормони кортизол і кортикостерон.

Клітини Гурмагтіга (анг. Goormaghtigh cells) – див. Мезангіоцити екстрагломеру-лярні.

Д

Клітини D (анг. D cells, Delta cells) див. Інсулоцити D.

Клітини D₁ (анг. D₁ cells) – Інсулоцити D₁.

Клітини Дейтерса (син. Фалангові клітини; англ. Deiters cells, phalangeal cells) – підтримувальні клітини спірального (Кортієвого) органа внутрішнього вуха. Містять мікротрубочки і мікрофіламенти, що простягаються від базиллярної мембрани до ретикулярної пластинки; своїми пальцеподібними відростками (фалангами) утримують волоскові клітини у фіксованому положенні в межах спірального органа. Спільно з зовнішніми клітинами стовпів та зовнішніми волосковими клітинами визначають мікроморфологію органа Корті.

Клітини дендритні (англ. Dendritic cells) – унікальні клітинні елементи імунної системи, які встановлюють місток між вродженим і набутим імунітетом. Характеризуються довгими численними цитоплазматичними виростами, на яких можуть зберігатися імунні комплекси «антиген-антитіло». Мають кістковомозкове походження, є професійними антиген-презентувальними клітинами; здійснюють постійний моніторинг внутрішнього середовища організму, інфікованих та патологічно змінених ділянок. При виявленні аномальних молекул активуються самі, і активують інші ефектори клітинного і гуморального імунітету. Розрізняють дендритні клітини конвенціональні (інтердигітатні та фолікулярні), плазмоцитоїдні (синтезують інтерферон), дендритні клітини запалення, а також клітини Лангерганса.

Клітини дендритні інтердигітатні (англ. Interdigitating dendritic cells) – беруть участь в імунних реакціях: захоплюють, піддають ферментативній обробці та передають Т-лімфоцитам виявлені антигени для ініціації та регулювання адаптивної імунної відповіді. Локалізуються у тимус-залежних зонах лімфатичних вузлів та селезінки. Мають короткий термін життя (декілька днів). Невеликі, вкриті імунними комплексами ділянки плазматичної мембрани дендритних клітин, отриманих шляхом їх фрагментації, отримали назву іккосом.

Клітини дендритні фолікулярні (англ. Follicular dendritic cells) – антиген-презентувальні клітини лімфатичних вузлів та селезінки, які протягом тривалого часу (місяці і роки) можуть утримувати на поверхні фіксовані імунні комплекси з перспективою їх використання для генерації вторинної або наступних імунних відповідей. Локалізуються навколо лімфоїдних фолікулів лімфатичних вузлів і селезінки, всередину яких надсилають свої довгі розгалужені відростки.

Клітини децидуальні (англ. Decidual cells) – клітини материнської частини плаценти (децидуальної оболонки). Є видозміненими фібробластами функціонального шару ендометрію, які під впливом прогестерону та естрогенів збільшуються в розмірах і нагромаджують у цитоплазмі значні включення глікогену. Важають, що ці клітини забезпечують трофіку ембріонів ранніх стадій

розвитку (до початку гематотрофного періоду, тобто до переходу на живлення за рахунок материнської крові). Окрім того, присутність децидуальних клітин полегшує відшарування плаценти (послідку) у процесі пологів.

Клітини диплоїдні (анг. Diploid cells) – клітини, які мають подвійний (диплоїдний) набір хромосом (у людини – 23 пари хромосом). Переважна більшість клітин організму є диплоїдними.

Клітини дистальних трубочок нирки (анг. Kidney distal tubule cells) – епітеліальні клітини дистальних трубочок нирки, які відповідають за регуляцію гомеостазу натрію, калію і хлоридів в організмі. В них відсутні аквапорини та щіточкова облямівка, зате добре виражена базальна посмугованість (іонна помпа). Клітини дистальних трубочок регулюють рН сечі шляхом ендоцитозу (поглинання) іонів бікарбонату та екзоцитозу (виділення) іонів водню (H^+), або, навпаки – поглинання H^+ та виділення бікарбонату (досягаючи цим, відповідно, підкислення або нейтралізації фільтрату). Рівні натрію та калію контролюються секрецією K^+ і поглинанням Na^+ . Реабсорбцію натрію стимулює гормон альдостерон, реабсорбцію кальцію – паратгормон. Клітини дистальних трубочок продукують уромодулін (білок Тама-Хорсфала), який запобігає утворенню сечових каменів та інфікуванню сечових шляхів. Окрім того, до складу дистальних трубочок належать клітини щільної плями, що є елементом юкстагломерулярного апарату нирки.

Клітини дифузної нейро-ендокринної системи (анг. Diffuse NeuroEndocrine System (DNES) cells) – ендокринні клітини, що походять від нервового гребеня зародка. Включають дисоційовані клітини шлунково-кишкового тракту та дихальних шляхів. Забезпечують місцеву регуляцію секреторної активності та перистальтики означених систем органів. Інші назви клітин цієї групи: аргентафінні/аргірофільні клітини; клітини APUD-серії; ентероендокринні клітини; клітини Кульчицького.

Клітини доглядальниці (син. Клітини няньки; анг. Nurse cells) – забезпечують трофіку, створюють опору та мікрооточення, гормональний фон – умови, необхідні для дозрівання інших, сусідніх з ними, клітин. Найчастіше означений термін використовується стосовно наступних клітинних популяцій: (1) адвентиційних ретикулярних клітин у складі острівців гемопоєзу червоного кісткового мозку; (2) епітеліальних ретикулярних клітин тимуса; (3) клітин Сертолі сім'яних трубочок яєчка; (4) клітин зернистої зони та променистої корони фолікулів яєчника.

Клітини драглистого ядра (син. Клітини пульпарного ядра; анг. Nucleus pulposus cells) – напіввідке драглисте ядро міжхребцевого диска складається з

пухкої мережі клітин, що походять з ембріональної нотохорди, вкраплених у колагеновий і протеоглікановий матрикс, у якому відсутні судини та нервові закінчення. Ядерні протеоглікани, зокрема, агрекан, маючи високу спридненість з водою, надають тургор (пружність) структурі драглистого ядра. Зі зміною пози драглисте ядро рухається всередині міжхребцевого диска та змінює свою конфігурацію, яка відновлюється завдяки радіальній та аксіальній орієнтації еластичних волокон. З віком вміст агреканів та еластинів зменшується, що призводить до втрати ядром пружності. З урахуванням ембріонального походження клітинні елементи драглистого ядра можуть слугувати джерелом стовбурових клітин.

Е

Клітини екзокринні (син. Екзокриноцити; англ. Exocrine cells) – клітини зовнішньої секреції: синтезовані цими клітинами субстрати через вивідні протоки багатоклітинних залоз або через апікальну поверхню екзокриноцитів (наприклад, келихоподібних клітин) виводяться на поверхню епітеліального пласта.

Клітини еккринових потових залоз (англ. Eccrine sweat gland cells) – поділяються на клітини кінцевих секреторних відділів та клітини вивідних проток. У складі кінцевих секреторних відділів розрізняють світлі і темні, а також міоепітеліальні клітини. Світлі клітини забезпечують транспорт води і електролітів; темні клітини – секрецію муцинів; міоепітеліальні клітини виконують скоротливі функції – сприяють проштовхуванню секрету в напрямі протокової системи. Протоки еккринних потових залоз включають базальні та люменальні клітини, котрі у своїй сукупності збалансовують водно-електролітний склад поту, а також забезпечують екскрецію сечовини, молочної кислоти, деяких лікарських засобів.

Клітини ендокринні (син. Ендокриноцити; англ. Endocrine cells) – клітини внутрішньої секреції: синтезовані ними субстрати через базальну поверхню ендокриноцитів виводяться у кров або у міжклітинне середовище.

Клітини ендометрію (англ. Uterus endometrium cells) – ендометрій складається з пухкої сполучної тканини (строма), яку вкриває одношаровий стовпчастий епітелій. Останній виростає вглиб строми, формуючи прості трубчасті залози. У жінок репродуктивного віку розрізняють два шари ендометрія – функціональний і базальний. Функціональний шар прилягає до порожнини матки. Його живлять спіральні артерії, спазм яких за умов дефіциту жіночих статевих гормонів – естрогенів та прогестерону – індукує ішемію, некроз та відторгнення функціонального шару (менструацію). Функціональний шар пристосований до імплантації і виношування зародка і плода, під час вагітності він перетворюється на

материнську частину плаценти. Прилеглий до м'язової оболонки матки базальний шар не відпадає протягом менструального циклу: він містить залишки залоз зі стовбуровими клітинами, проліферація яких забезпечує регенерацію функціонального шару ендометрію.

Клітини ендотеліальні (син. Ендотеліоцити; анг. Endothelial cells) – одношаровий плоский епітелій, що утворює вистелення кровоносних та лімфатичних судин, камер серця, відмежовуючи кров чи лімфу від підендотеліальної сполучної тканини. На відміну від переважної більшості епітеліїв, ендотелій має мезенхімне походження.

Клітини ентероендокринні (анг. Enteroendocrine cells) – див. Клітини дифузної нейроендокринної системи (DNES серії).

Клітини ентерохромафінні (син. Клітини ЕС, Клітини Кульчицького; анг. Enterochromaffin cells, EC cells, Kulchitsky cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи, які забарвлюються в розчинах солей хрому. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку, тонкої та товстої кишки. Продукують серотонін і субстанцію Р – гормони, які стимулюють перистальтику шлунково-кишкового тракту.

Клітини ентерохромафіноподібні (син. Клітини ECL; анг. Enterochromaffin-like cells, ECL cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи (анг. Diffuse NeuroEndocrine System, DNES). Локалізовані у слизовій оболонці шлунку. Продукують гістамін, який стимулює секрецію HCl. За іншими даними також виділяють низку гормонів та пептидів, включаючи глюкагоноподібний пептид-1 (GLP-1), пептид YY (PYY), холецистокінін (CCK), грелін і панкреатичний пептид, які регулюють відчуття ситості під час і після їжі.

Клітини еозинофільні (анг. Eosinophils) – клітини, цитоплазма або специфічні гранули яких забарвлюються кислотними барвниками (наприклад, еозинофільні гранулоцити крові).

Клітини епендимоцити (анг. Ependymal cells) – гліоцити центральної нервової системи, які утворюють вистелення шлуночків великого мозку та центрального каналу спинного мозку; відмежовують цереброспінальну рідину (ліквор) від нервової тканини.

Клітини епітеліальні (син. Епітеліоцити; анг. Epithelial cells) – клітини, з яких побудовані різні види епітеліїв. Як правило, мають екто- або ендодермальне походження.

Клітини епітеліальні жовчного міхура (син. Холецистоцити; англ. Gallbladder epithelial cells, Cholecystocytes) – одношаровий стовпчастий епітелій, у складі якого розрізняють два типи клітин: (1) світлі клітини з посмугованою облямівкою (мікрворсинками) на апікальній поверхні, які забезпечують всмоктування води, і, відповідно, концентрацію жовчі; (2) щіткові клітини з високими товстими мікрворсинками, з якими пов'язують хеморецепторну функцію. Див. також гасло Щіткові клітини.

Клітини епітеліоїдні (англ. Epithelioid cells) – своєю будовою нагадують клітини епітелію, але насправді є видозміненими клітинами сполучної тканини. Згідно з загальноприйнятою точкою зору, епітеліоїдні клітини (або епітеліоїдні гістіоцити) є похідними активованих макрофагів, що за умов хронічного запалення набувають полігональної або овоїдної форми і, подібно до епітеліальних тканин, формують скупчення клітин, зв'язаних між собою міжклітинними контактами. Епітеліоїдні клітини мають еозинофільну цитоплазму, велике бідне на хроматин ядро та велике ядерце; у цитоплазмі містять багато мітохондрій і лізосом, добре розвинені ендоплазматичну сітку і комплекс Гольджі. У своєму розвитку проходить дві стадії – незрілу і зрілу: зрілі епітеліоїдні клітини трансформуються в гігантські клітини сторонніх тіл і гігантські клітини Пирогова-Лангханса. Формування та трансформація епітеліоїдних клітин відображають кінетику гранульоматозу: утворення зрілих (макрофагальних), епітеліоїдно-клітинних і гігантоклітинних гранульом. Усі означені вище перехідні морфологічні структури спрямовані на обмеження або ізолювання джерел запалення від їхнього мікрооточення.

У різних авторів можна зустріти інші, контрверсійні, приклади епітеліоїдних клітин. Зокрема, до останніх зараховують клітини, що розмежовують пучки нервових волокон (утворюють внутрішній шар периневрію) у складі периферичних нервів; формуючи щільні замикальні контакти ці клітини беруть участь в утворенні гемато-неврального бар'єру. До епітеліоїдних клітин зараховують також преадипоцити – попередники багатопухирчастих адипоцитів, які розвиваються під час первинного формування жирової тканини у ранньому пренатальному онтогенезі. Беручи до уваги відсутність однієї з чільних дефінітивних ознак епітеліїв, а саме, відсутність вільної поверхні для контакту із зовнішнім середовищем, до розряду епітеліоїдних зараховують клітини переважної більшості ендокринних залоз, які, хоча і мають екто- або ендодермальне походження, у процесі свого розвитку із зовнішнім середовищем втратили контакт (клітини Лейдіга яєчок, лютеоцити яєчників, стрівців Лангерганса підшлункової залози, паренхіми наднирників, аденогіпофіза тощо).

Клітини епітеліо-ретикулярні (анг. Epithelial reticular cells) – клітини стромы тимуса: мають ектодермальне походження; формують сітчасте мікрооточення для тимоцитів (дозріваючих Т-лімфоцитів).

Клітини епсілон (анг. Epsilon cells) – див. Інсулоцити епсілон.

Клітини Еритробласти (анг. Erythroblasts) – проміжні клітинні форми, які утворюються у процесі еритропоезу: включають базofilні, поліхроматофільні та ортохроматофільні еритробласти; по мірі синтезу і накопичення у цитоплазмі гемоглобіну у поєднанні з редукцією гранулярної ендоплазматичної сітки базofilія еритробластів змінюється на оксифілію еритроцитів.

Клітини Еритроцити (син. Червонокривці; анг. Erythrocytes, Red Blood Cells, RBC) – формені елементи крові, що спеціалізуються на транспортуванні кисню від легень до органів і тканин, і вуглекислого газу – у зворотному напрямку. Ця функція реалізується за участі включень гемоглобіну.

Клітини Ерліха (анг. Ehrlich cells) – див. Мастоцити.

Клітини еукаріоти (анг. Eukaryotes) – клітини, у яких генетичний матеріал (ДНК) міститься у ядрі.

Клітини ефекторні (анг. Effector cells) – імунокомпетентні лімфоцити, здатні виконувати імунні функції, а саме, знищувати чужі антигени, сторонні, пошкоджені або заражені вірусами клітини власного організму.

Клітини еферентних проточок яєчка (анг. Ductuli efferentes cells) – епітеліальне вистелення цього сегменту сім'явивідної системи представлене одношаровим епітелієм, у якому поєднуються високі циліндричні війчасті клітини з кубоїдними клітинами без війок. Війчасті клітини забезпечують просування сперматозоїдів у напрямі до протоки над'яєчка, кубоїдні клітини забезпечують всмоктування надлишків рідини, продукованої клітинами Сертолі.

Клітини ЕС (анг. EC cells) – див. Клітини ентерохромафінні.

Клітини ECL (анг. ECL cells) – див. Клітини ентерохромафіноподібні.

Ж

Клітини жирові (анг. Fat cells, Adipocytes) див. Адипоцити.

Клітини з щіточковою облямівкою (син. Клітини з посмугованою облямівкою; англ. Brush border cells, Striated border cells) – клітини одношарового кубоїдного або стовпчастого епітелію, апікальна поверхня яких вкрита мікроворсинками, сукупність яких отримала назву щіточкової або посмугової облямівки. Висота мікроворсинок коливається від 0.1 до 2 мкм, діаметр пересічно становить 1 мкм. Окремі мікроворсинки з огляду на їх малі розміри можна розрізнити лише за допомогою електронного мікроскопа; під світловим мікроскопом їх, зазвичай, можна побачити лише разом як нечітку смугу на поверхні епітелію. Щіточкову облямівку містять всмоктувальні ентероцити тонкої кишки, клітини епітеліального вистелення жовчного міхура та клітини проксимальних трубочок нирки, площа всмоктувальної поверхні яких за рахунок щіточкової облямівки більшується у 30 разів.

Клітини залоз Бартоліна (син. Клітини великих вестибулярних залоз; англ. Bartholin's gland cells, Greater vestibular gland cells) – парні залози жіночої статеві системи, кінцеві секреторні відділи яких мають форму альвеол, вистелені одношаровим кубоїдним або стовпчастим епітелієм. Вивідні протоки утворені перехідним епітелієм, який при впадінні у дистальну частину піхви перетворюється на багатошаровий плоский. Виділяють слизовий секрет зі слабо кислим рН, який змащує поверхню слизової оболонки піхви. Бартолінові залози гомологічні залозам цибулини сечівника чоловіків.

Клітини залоз Боумена (син. Клітини нюхових залоз; англ. Olfactory gland cells, Bowman's gland cells) – екзокринні тубуло-альвеолярні залози, секреторні відділи (ацинуса) яких залягають у сполучнотканинній власній пластинці нюхової слизової оболонки, а вивідні протоки проходять крізь нюховий епітелій, виводячи секреторні продукти на поверхню епітеліального пласта. Клітини залоз Боумена продукують муцини для зволоження поверхні нюхових рецепторних клітин, а також низку одорант-зв'язувальних білків, які полегшують транспортування пахнучих речовин до нюхових рецепторів. Окрім цього, продукти секреції нюхових залоз можуть містити лактоферин, лізоцим, амілазу, імуноглобуліни А, а також фактор росту-альфа, який стимулює проліферацію нюхових рецепторних клітин.

Клітини залоз Бруннера (англ. Brunner's gland cells) – локалізовані у підслизовому прошарку дванадцятипалої кишки. Продукують травні ензими і лужний секрет.

Клітини залоз Ебнера (син. Клітини смакових залоз; англ. Ebner's gland cells, Gustatory gland cells) – клітини малих слинних залоз з серозним типом секрету,

що локалізовані поблизу валкуватих сосочків язика. Продукують языкову ліпазу, ініціюючи процес гідролізу ліпідів у ротовій порожнині. Секрет залоз Ебнера промиває поверхню мікрворсинок смакових рецепторних клітин аби забезпечити останнім можливість швидкого реагування на зміну подразників.

Клітини залоз Купера (син. Клітини бульбоуретральних залоз, Клітини залоз цибулини сечівника; англ. Cowper's gland cells, Bulbourethral gland cells) – екзокриноцити кубоїдної або стовпчастої форми, що з них побудовані парні трубчасто-альвеолярні залози; секреторні відділи розміщені біля кореня прутня, вивідні протоки впадають у перетинчасту частину сечівника. Під час статевого збудження виділяють збагачений галактозою і сіаловою кислотою в'язкий слизовий секрет, який змашує поверхню сечівника, нейтралізує кисле середовище та полегшує проходження сперми під час наступної еякуляції (сім'явиверження). Залози Купера гомологічні залозам Бартоліна у жінок.

Клітини залоз Літтре (син. Клітини парауретральних залоз; англ. Littre's gland cells, Paraurethral gland cells) – вростання епітелію сечівника у парауретральну сполучну тканину. Продукують збагачений глікозаміногліканами колоїдний секрет, що захищає епітелій слизової оболонки сечівника від подразнювальної дії сечі.

Клітини залоз Мейбомія (син. Клітини тарзальних залоз; англ. Tarsal gland cells, Meibomian gland cells) – залози Мейбомія – сальні залози, що локалізовані вздовж країв повік усередині тарзальної пластинки. Сукупний продукт життєдіяльності клітин цих залоз отримав назву мейбуму: це масляниста субстанція, яка перешкоджає випаровуванню слізної плівки ока. Мейбум не дає слюзам проливатися на щок, затримує їх між краєм повіки і очним яблуком, і робить закриті повіки герметичними. Верхня повіка містить близько 25 Мейбомієвих залоз, нижня – 20. Хоча основним компонентом секрету цих залоз, який запобігає швидкому випаровуванню і обумовлює стабілізацію слізної плівки є ліпіди, варто зауважити, що у мейбумі людини виявлено понад 90 різних білків, що підкреслює їхню унікальність. Вважається, що дисфункція Мейбомієвих залоз є найчастішою причиною розвитку синдрому сухого ока.

Клітини залоз Молля (син. Клітини війкових залоз; англ. Glands of Moll cells) – залози Молля – різновид апокринових потових залоз; локалізовані по краю повік, поміж віями, попереду від залоз Мейбомія. Залози Молля відносно великі, мають трубчасту форму, закручені у вигляді спіралі, впадають у сусідні фолікули вій. Залози Молля схильні до інфекції та закупорки їх проток шкірним салом і залишками клітин: закупорка протоки залози викликає набряк, який може проявлятися як «ячмінь».

Клітини залоз Скена (син. Клітини малих вестибулярних залоз, Клітини парауретральних залоз; англ. Skene's gland cells, Minor vestibular gland cells) – численні дрібні залозки, які належать до жіночої статевий системи; локалізовані у верхній стінці піхви. Клітини кубоїдної або циліндричної форми продукують слизовий секрет, який виводиться в уретру, захищаючи епітеліальне вистелення останньої від подразнювальної дії сечі. У чоловіків гомологом залоз Скена є передміхурова залоза.

Клітини залоз Цайса (англ. Zeis gland cells) – сальні залози, локалізовані на краю повіки біля коренів вій, поблизу апокринових потових залоз Молля. Продукують маслянисту субстанцію, яка виводиться досередини волосяних фолікулів, змащуючи поверхню вій.

Клітини залозисті (англ. Glandular cells) – клітини, що синтезують речовини, необхідні для функціонування органів і систем організму. Розрізняють залозисті клітини зовнішньої та внутрішньої секреції (екзокриноцити та ендокриноцити відповідно).

Клітини зв'язок (син. Тендиноцити; англ. Tendinocytes) – фіброцити у складі зв'язок (сухожиль); мають пласку форму, своїми цитоплазматичними відростками охоплюють окремі пучки колагенових волокон.

Клітини зерна (англ. Granule cells) – див. Клітини-гранули.

Клітина Зигота (англ. Zygote) – одноклітинний зародок, який утворюється в результаті запліднення яйцеклітини (ооїди) сперматозоїдом; після злиття ядер обох вищезначених гамет і утворення синкаріона вступає у перший поділ мітозу, який завершується утворенням двох бластомерів.

Клітини зірчасті (англ. Stellate cells) – клітини зірчастої форми, серед яких розрізняють: (1) зірчасті клітини печінки (клітини Іто); (2) зірчасті макрофаги печінки (клітини Купфера); (3) зірчасті ретикулярні клітини лімфатичних вузлів; (4) зірчасті ретикулярні клітини селезінки; (5) зірчасті нейрони кори великих півкуль мозку та мозочка; (6) клітини зірчастого ретикулума зубного емалевого органа. Див. також Ретикулярні клітини.

Клітини зірчасті печінки (син. клітини Іто, Перисинусоїдні клітини печінки, Ліпоцити печінки; англ. Hepatic stellate cells, Hepatic perisinusoidal cells, Ito cells, Hepatic lipocytes) – перицити, що локалізуються у перисинусоїдних просторах (просторах Діссе), складаючи 5-8% від загальної популяції клітин печінки. Своїми відростками охоплюють синусоїди та контактують з гепатоцитами. У складі численних

ліпидовмісних везикул накопичують вітамін А; специфічними маркерами вважаються цитоглобін та релін. Пошкодження печінки індукують активацію клітин Іто, що проявляється посиленням проліферації, контрактильністю (схильністю до скорочень) та хемотаксисом до ділянок ушкодження печінки; надмірна продукція колагену може супроводжуватися фіброзом, а відтак, розвитком цирозу печінки.

Клітини Зірчасті макрофаги печінки (син. Клітини Купфера; англ. Hepatic stellate macrophages, von Kupffer cells) – складають 20-25% клітинних елементів синусоїдів печінки; локалізуються між ендотеліоцитами або на їхній поверхні; мають моноцитарне походження, високу фагоцитарну активність. Під час реалізації захисних реакцій втрачають зв'язок зі стінкою капіляра, перетворюючись на вільні макрофаги.

Клітини зірчасті підшлункової залози (англ. Pancreatic stellate cells) – клітини, подібні до міофібробластів, які локалізовані в периацинарних просторах та охоплюють довгими цитоплазматичними відростками основи панкреатичних ацинусів; складають до 4% від загальної маси клітин підшлункової залози; подібно до клітин Іто містять у своїй цитоплазмі краплі ліпідів з вітаміном А. Активація панкреатичних зірчастих клітин та експресія ними матриксних молекул є складним процесом, який індукує ремоделювання волокнистої сполучної тканини та наступний її фіброз з порушенням функцій підшлункової залози (так званий «міофібробластичний» стан).

Клітини зірчасті ретикулярні лімфатичних вузлів (англ. Stellate reticular cells of lymph nodes) – див. Ретикулярні зірчасті клітини лімфатичних вузлів.

Клітини зірчасті ретикулярні селезінки (англ. Stellate reticular cells of spleen) – див. Ретикулярні зірчасті клітини селезінки.

Клітини зубного емалевого органа (англ. Enamel organ cells) – сукупність клітин ектодермального походження, які забезпечують утворення зубної емалі; включають внутрішні, проміжні (зірчастий ретикулум) та зовнішні клітини емалевого органа. У процесі одонтогенезу (розвитку зубів) з внутрішніх клітин зубного емалевого органа розвиваються амелобласти – продуценти емалі, а проміжні та зовнішні клітини підлягають редукції, конвертуючись у кутикулу емалі.

Клітини зубного мішечка (англ. Dental sac cells, Dental follicle cells) – клітини ектомезенхімного походження, які у своїй сукупності охоплюють основи зубних сосочків; служать джерелом розвитку цементобластів – клітин, що продукують цемент, а також фібробластів – продуцентів періодонта (зубної зв'язки).

Клітини зубного сосочка (анг. Dental papilla cells) – вростання ектомезенхіми у зубний емалевий орган. Поверхневі клітини зубного сосочка служать джерелом утворення дентинобластів і, відповідно, дентину; внутрішні клітини трансформуються у пульпу зуба.

I

Клітини I (анг. I cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці тонкої кишки. Продукують холецистокінін – гормон, який стимулює панкреатичну секрецію та скорочення жовчного міхура, зменшує споживання їжі і є функціональним антагоністом гастрину.

Клітини імунологічної пам'яті (анг. Immunological memory cells) – В- і Т-лімфоцити, які після першої зустрічі з антигеном протягом тривалого часу (місяці і роки) зберігають інформацію про нього. При повторній зустрічі з цим антигеном імунологічна відповідь формується швидше, вона є потужнішою і тривалішою аніж первинна реакція.

Клітини Інсулоцити (анг. Pancreatic islet cells) – ендокриноцити острівців Лангерганса підшлункової залози. Включають наступні різновиди клітин: А (α), В (β), D, D₁, G, PP (F), а також епсілон клітини.

Клітини Інсулоцити А (син. Альфа-інсулоцити; анг. A (α) cells) – синтезують гормон глюкагон, який підвищує рівень глюкози у плазмі крові, стимулюючи глікогеноліз.

Клітини Інсулоцити В (син. Бета-інсулоцити; анг. B (β) cells) – синтезують гормони інсулін та амілін. Інсулін знижує рівень глюкози у плазмі крові шляхом її депонування у формі глікогену у гепатоцитах, м'язових волокнах та клітинах, адипоцитах. Амілін сповільнює спорожнення шлунку та пригнічує виділення глюкагону альфа-інсулоцитами.

Клітини Інсулоцити D (син. Дельта-інсулоцити; анг. D cells) – синтезують гормон соматостатин, який має ендокринну та паракринну дію. Паракринно пригнічує продукцію підшлунковою залозою гормонів та ферментів; ендокринним шляхом пригнічує скорочення (перистальтику) гладких міоцитів травної трубки та жовчного міхура.

Клітини Інсулоцити D₁ (анг. D₁ cells) – синтезують вазоактивний інтестинальний пептид (VIP), який індукує глікогеноліз, регулює тонус м'язів та перистальтику травної трубки, транспорт води та електролітів через епітелій слизової оболонки кишки.

Клітини Інсулоцити G (анг. G cells) – синтезують гастрин – гормон, що стимулює секрецію соляної кислоти парієтальними клітинами шлункових залоз.

Клітини Інсулоцити PP (анг. PP cells, gamma (γ) cells) – синтезують панкреатичний поліпептид – гормон, що зменшує апетит.

Клітини Інсулоцити епсілон (анг. Epsilon cells) – синтезують грелін – гормон, що індукує відчуття голоду, а також обумовлює релаксацію (розслаблення) гладких м'язів травної трубки.

Клітини Інтернейрони (анг. Interneurons, Intercalated neurons, Internuncial neurons, Relay neurons, Association neurons, Bipolar neurons) – формують комунікативну та інтерактивну мережу між сенсорними (чутливими) та ефекторними (моторними або секреторними) нейронами, забезпечуючи інтеграцію всіх систем організму та його взаємозв'язок із зовнішнім середовищем. Прикладом роботи інтернейронів можуть служити гальмівні інтернейрони неокортексу, які вибірково знижують активність частини сигналів, що приходять з таламусу. Це дозволяє мозку сфокусуватися на певному завданні, не відволікаючись на непотрібні стимули. Параліч інтернейронів, який спричинює правцевий екзотоксин, призводить до неконтрольованого потрапляння нервових імпульсів з центру до периферії, що породжує характерні для правця генералізовані клоніко-тонічні судоми. Інтернейрони містяться тільки в центральній нервовій системі, переважна частина нейронів якої є саме інтернейронами.

Клітини Інтерплексиформні (анг. Interplexiform cells) – гліцинергічні нейрони, перикаріони яких разом з тілами біполярних та амакринних нейронів формують внутрішній ядерний шар сітківки ока. Дендрити інтерплексиформних клітин проходять у внутрішній сітчастий (плексиформний) шар, а звідти – у зовнішній сітчастий шар, де утворюють сплетення навколо горизонтальних клітин. Разом з амакринними клітинами здійснюють контроль за передачею візуальної інформації до зорових центрів мозку.

Клітини інтерстиційні (анг. Interstitial cells) – загальна назва, яка свідчить про те, що клітина локалізується в інтерстиційній сполучній тканині. Налічується щонайменше 7 типів клітин з такою назвою.

Клітини інтерстиційні Кахаля (анг. Interstitial cells of Cajal) – див. Клітини Кахаля.

Клітини інтерстиційні нирки (анг. Kidney interstitial cells) – у кірковій речовині нирки представлені макрофагами, повна назва яких – інтерстиційні дендритні

клітини; 2 у мозковій речовині нирки інтерстиційні клітини локалізуються на рівні проток Белліні; синтезують медуліпін I, який у печінці трансформується на медуліпін II – потужний вазодилататор гіпотензивної дії.

Клітини інтерстиційні шишкоподібної залози (анг. Interstitial cells of pineal gland) – морфологічно і функціонально подібні до астроцитів; складають близько 5% клітинних елементів шишкоподібної залози (епіфіза).

Клітини інтерстиційні яєчника (анг. Interstitial cells of ovary) – (1) подібні до фібробластів клітини кіркової речовини яєчника; (2) епітеліоїдні клітини у складі мозкової речовини яєчника у пременструальній фазі першого оваріально-менструального циклу, які синтезують естрогени; у подальшому розвитку підлягають деградації.

Клітини інтерстиційні яєчок (анг. Interstitial cells of the testes, Interstitial cells of Leydig) див. Клітини Лейдіга.

Клітини Іто (син. Зірчасті клітини печінки; анг. Ito cells, Hepatic stellate cells) – див. Зірчасті клітини печінки.

К

Клітини К (анг. K cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці тонкої кишки. Продукують гастроінгібіторний пептид (GIP), що пригнічує секрецію соляної кислоти шлунковими залозами.

Клітини канделябри (син. Нейрони-канделябри; анг. Chandelier cells) – різновид ГАМК-ергічних кортикальних інтернейронів великих півкуль мозку. Ці нейрони утворюють синапси з початковими сегментами аксонів пірамідних нейронів, поблизу місць, де генерується потенціал дії. Вважається, що клітини-канделябри здійснюють гальмівний вплив на пірамідні нейрони. Як вивільнення гамма-аміномасляної кислоти (ГАМК) з аксонних терміналів, так і її високий вміст у синаптичних щілинах на ранніх періодах онтогенезу, правдоподібно, віддзеркалюють важливу роль цих клітин у процесах нейруляції.

Клітини капсулярні (анг. Capsule cells) – клітини кубоїдної форми, що ними оточені псевдоуніполярні нейрони чутливих спинномозкових гангліїв; іззовні їх облягає сполучнотканинна капсула.

Клітини Кахаля (анг. Cajal cells, Interstitial cells of Cajal) – інтерстиційні клітини шлунково-кишкового тракту. Існує декілька різновидів цих клітин, які

відрізняються функціональною спеціалізацією. Клітини Кахаля міоентерального типу виконують роль пейсмейкерів – генерують біоелектричні потенціали – так звані повільні хвилі, які обумовлюють перистальтичні скорочення м'язової оболонки травного каналу. Частота генерації потенціалів збудження різниться у різних сегментах травного тракту (становить 3 хвилини для шлунку, 11-12 хвилин для дванадцятипалої, 8-9 хвилин для клубової, 3-4 хвилини для товстої кишки). Клітини Кахаля внутрішньом'язового типу підвищують чутливість гладких міоцитів до впливу нейротрансмітерів, зокрема, ацетилхоліну та монооксиду азоту. Окрім того, клітини Кахаля залучені до реалізації механо-сенсорних механізмів, реагуючи на розтягнення стінки травного тракту прискоренням перистальтики.

Клітини Кахаля-Ретціуса (анг. Cajal-Retzius cells) – перехідна клітинна популяція в органах центральної нервової системи, якій належить ключова роль у процесах нейруляції: означені клітини синтезують рилін – адгезивний глікопротеїн, що забезпечує радіальну міграцію проєкційних нейронів.

Клітини Кащенко-Гофбауера (син. Макрофаги плаценти; анг. Hofbauer cells) – макрофаги, присутні у мезенхімі ворсинок хоріона плаценти, особливо чисельні на ранніх етапах вагітності, функція яких полягає у запобіганні передачі патогенів від матері до плода. У еозинофільній цитоплазмі містять численні гранули і фагоцитарні вакуолі.

Клітини келихоподібні (анг. Goblet cells) – одноклітинні слиз-продукуючі залози, присутні у одношаровому стовпчастому епітелії слизової оболонки шлунково-кишкового тракту та дихальних шляхів. Мають характерну будову: у звуженій базальній частині клітини присутні ядро і органели білкового синтезу; розширена апікальна частина заповнена слизовими гранулами, які виводяться шляхом екзоцитозу. У шлунково-кишковому тракті захищають поверхню слизової оболонки від руйнівного впливу травних ферментів і кислого середовища шлункового соку. Очищають шляхом муко-циліарного транспорту поверхню слизової оболонки трахео-бронхіального дерева від впливу сторонніх частинок, які вдихаються разом з повітрям.

Клітини Кератиноцити (анг. Keratinocytes) – упродовж життєвого циклу (цитоморфозу) підлягають зроговінню (кератинізації). У складі епідермісу, що є адекватним прикладом товстої шкіри розрізняють 6 шарів кератиноцитів: (1) базальний; (2) остистий; (3) зернистий; (4) блискучий; (5) роговий; (6) роз'єднаний.

Клітини кілочки (син. Peg клітини; анг. Peg cells) – безвійчасті клітини епітеліального вистелення маткової труби, кількість яких складає близько 10%

від загальної кількості епітеліоцитів. Вважають, що це секреторні клітини у стані спокою. Продукують поживні речовини необхідні для трофіки зародка.

Клітини кісткової тканини (анг. Bone tissue cells) – включають остеопрогеніторні клітини, остеобласти, остецити, остеокласти.

Клітини Клавдіуса (анг. Claudius cells) – різновид підтримувальних клітин спірального органа внутрішнього вуха. Локалізуються над клітинами Бьотшера, створюють опору для клітин Гензена та зовнішньої частини спірального органа Корті.

Клітини клубочкової зони (анг. Zona glomerulosa cells) – складають найбільш поверхневу (підкапсулярну) зону кори надниркових залоз. Клітини стовпчастої або пірамідної форми утворюють округлі скупчення, які репрезентують 15% клітинних популяцій кори наднирника. Синтезують альдостерон – мінералокортикоїдний гормон, який підтримує водно-електролітний гомеостаз організму: діючи на дистальні трубочки нирки обумовлює посилення абсорбції води та іонів натрію у поєднанні з екскрецією іонів калію. Активність клітин клубочкової зони стимулює ангіотензин II та високий вміст у плазмі крові іонів K^+ ; адренкортикотропний гормон (АКТГ) має незначний вплив.

Клітини Колонієформні одиниці (анг. Colony-forming units, CFU) – дві клітинні лінії мультиполярних стовбурових клітин гемопоєзу: включають колонієформну одиницю лімфопоєзу (син. Клітини-попередниці лімфопоєзу, CFU-Ly) та колонієформну одиницю гранулоцитів, еритроцитів, моноцитів та мегакаріоцитів (син. Клітини-попередниці мієлопоєзу, CFU-GEMM).

Клітини кортикотропні (анг. Corticotropes) – див. Клітини гіпофіза кортикотропні.

Клітини кошикові (анг. Basket cells) – мультиполярні ГАМК-ергічні інтернейрони, які утворюють аксо-соматичні гальмівні синапси і контролюють генерацію потенціалів дії клітинами-мішенями. Локалізуються в корі великих півкуль головного мозку і мозочка, у складі базальних гангліїв, гіпокампа та мигдалеподібного тіла. Розрізняють дрібні, великі та гніздоподібні кошикові клітини, які загалом складають 5-10% клітин кори великого мозку. Довгі аксони кошикових клітин утворюють численні колатералі з сусідніми клітинами Пуркінє та пірамідними нейронами, обплітаючи їх перикаріони розгалуженими терміналами, що нагадують кошики.

Клітини кошикові слинних залоз (анг. Basket cells of salivary glands, Myoepithelial cells) – див. Клітини міоепітеліальні.

Клітини крайові (анг. Marginal cells) – внутрішній шар клітин судинної смуги, які вистеляють ендолімфатичний простір середніх сходів завиткової протоки внутрішнього вуха. Спеціалізовані на транспортуванні іонів K^+ , забезпечують виключно високий вміст цього катіона у ендолімфі.

Клітини кришталикові (анг. Lens cells) – включають два різновиди: (1) передні епітеліальні клітини, розміщені під капсулою передньої поверхні кришталіка ока: мають кубоїдну форму, здатні до проліферації, забезпечують фізіологічну регенерацію кришталикових волокон; (2) клітини кришталикових волокон (числом близько 2 000) утворюються в результаті диференціації субкапсулярних клітин: формою нагадують волокна (розмір $10\,000 \times 10 \times 2$ мкм); ядро і органели у цих клітинах відсутні; цитоплазма заповнена білками кристалінами, які забезпечують рефрактерні (світозаломлювальні) властивості кришталіка.

Клітини кровотворні стовбурові (анг. Pluripotential hemopoietic stem cells) – найменш диференційована лінія клітин, які дають початок усім форменим елементам крові. Локалізуються у складі червоного кісткового мозку, складаючи 0.01% ядерних клітин у ньому; за морфологією подібні до малих лімфоцитів.

Клітини Кульчицького (анг. DNES cells, APUD series cells, Small-granule mucosal cells, Kulchytski cells) – клітини дифузної нейро-ендокринної системи (DNES) у складі слизової оболонки шлунково-кишкового тракту та дихальних шляхів. Регулюють секреторну активність і перистальтику означених порожнистих органів.

Клітини Купфера (анг. von Kupffer cells) – див. Зірчасті макрофаги печінки.

Л

Клітини L (анг. L cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи (DNES). Локалізовані у слизовій оболонці тонкої та товстої кишки. Синтезують низку гормонів (пептид YY, глюкагоноподібні пептиди -1 та -2, оксинтомодулін), які у своїй сукупності зменшують апетит, пригнічують перистальтику шлунку, стимулюють активність товстої кишки; стимулюють секрецію інсуліну і пригнічують секрецію глюкагону; стимулюють проліферацію клітин залоз Ліберкюна.

Клітини лактотропні (анг. Lactotropes) – див. Клітини гіпофіза маотропні.

Клітини Лангерганса (анг. Langerhans cells) – дендритні клітини епідермісу. Належать до антиген-презентуючих клітин.

Клітини Лейдіга (анг. Leydig cells) – інтерстиційні ендокриноцити яєчок. Синтезують тестостерон. Перебувають під регуляторним впливом лютеїнізуючого гормону аденогіпофіза.

Клітини Лейкоцити (син. Білокрівці; анг. Leukocytes, White blood cells, WBC) – клітини захисної системи організму. Поділяються на гранулоцити (включають нейтрофільні, еозинофільні та базофільні гранулоцити), та агранулоцити (лімфоцити та моноцити).

Клітини лімфоїдні (анг. Lymphoid cells) – забезпечують вироблення імунітету. Включають лімфоцити, лімфобласти та плазматичні клітини.

Клітини Лімфоцити (анг. Lymphocytes) – різновид агранулоцитів крові, які реалізують свої захисні функції у сполучній тканині; включають лімфоцити Т (носії клітинного імунітету); лімфоцити В (носії гуморального імунітету, продуценти антитіл); а також НК-клітини – елементи неспецифічного (вродженого) імунітету. У крові здорової людини зрілі Т-клітини становлять 60-80% загальної кількості лімфоцитів, зрілі В-клітини – 20-30%, НК-клітини – 5-15%. Див. також Клітини пам'яті.

Клітини Лімфоцити В (анг. B cells) – продукують антитіла-імуноглобуліни (анг. Ig), які циркулюють з кровоплином. Експонують на своїй поверхні IgM, IgD, а також молекули головного комплексу гістосумісності (анг. Major Histocompatibility Complex, МНС) II-го класу. Специфічними антигенними маркерами В лімфоцитів є кластери диференціації (анг. Clusters of Differentiation, CD) CD9, D19 і CD20. Під впливом синтезованих Т-хелперами лімфокінів, В лімфоцити диференціюються у плазматичні клітини – продуценти антитіл.

Клітини Лімфоцити НК (син. НК-клітини, Природні кілери, Великі зернисті лімфоцити; анг. Natural Killer cells, NK cells, Large Granular Lymphocytes, LGL) – природні клітини-кілери, що є елементами вродженої імунної системи. Подібно до Т-лімфоцитів здійснюють імунний нагляд, однак для цього не потребують набуття імунної толерантності у складі тимуса. Цитотоксичні функції реалізують шляхом ідентифікації на поверхні потенціальних клітин-цілей неспецифічних маркерів, а саме: (1) Fc фрагментів антитіл, котрі розпізнаються відповідними рецепторами НК-клітин; (2) із залученням кілер-активуючих рецепторів, що є трансмембранними білками плазмалемі НК-клітин. Активація останніх обумовлює вмонтовування в оболонку клітини-цілі білків перфоринів, введення через утворені перфорації гранзимів, котрі ініціюють апоптоз. Окрім того, ефекторні НК-клітини виділяють гамма-інтерферон, який активує макрофагічну систему організму.

Клітини Лімфоцити Т (анг. T cells, T lymphocytes) – відповідальні за реакції клітинного імунітету. Несуть на своїй поверхні антиген-розпізнавальні білки – так звані Т-клітинні рецептори, які складаються з двох симетричних глікопротеїнових ланцюгів, що отримали назву альфа- і бета-ланцюгів. Специфічними антигенними маркерами Т-лімфоцитів є CD2, CD3, CD5, CD7. В основі поділу Т-лімфоцитів на субпопуляції лежить присутність або відсутність антигенних детермінант CD4 і CD8: цитотоксичні Т-лімфоцити CD8+ розпізнають антигени зв'язані з молекулами головного комплексу гістосумісності І-го класу; Т-лімфоцити CD4+ (син. Т-хелпери) розпізнають антигени, зв'язані з молекулами головного комплексу гістосумісності ІІ-го класу.

Клітини Лімфоцити Т-альфа-бета (син. Т-лімфоцити, асоційовані зі слизовими оболонками; анг. $\alpha\beta$ -T-cells, Mucosa Associated Invariant T cells, MAIT cells) – субпопуляція Т лімфоцитів, які експонують на своїй поверхні рецептори, що складаються з двох симетричних альфа і бета ланцюгів; ці клітини розпізнають проміжні метаболіти синтезу рибофлавіну, наявні на патогенних грибах і бактеріях; після активації продукують гамма-інтерферон та фактор некрозу пухлин-альфа і здатні знищувати клітини, інфіковані патогенами.

Клітини Лімфоцити Т-гамма-дельта (син. Внутрішньоепітеліальні лімфоцити; анг. Intraepithelial lymphocytes, $\gamma\delta$ -T-cells) – лімфоцити, Т-клітинний рецептор яких складається з одного гамма-, та одного дельта- ланцюгів. Ці клітини дозрівають у тимусі, після чого мігрують в одну з епітеліальних тканин (епідерміс шкіри, слизової оболонки травної трубки та дихальних шляхів тощо), у якій перебувають постійно, оминаючи рециркуляцію. Виконують функцію першої лінії захисту від патогенних мікроорганізмів.

Клітини Лімфоцити Т-регуляторні (анг. T regulatory cells, T_{reg} cells) – субпопуляція Т-лімфоцитів, які пригнічують імунну відповідь, підтримуючи гомеостаз і імунну толерантність організму. Регуляторні Т-лімфоцити здатні пригнічувати проліферацію Т-клітин і вироблення цитокінів, відіграють вирішальну роль у запобіганні автоімунним реакціям.

Клітини Лімфоцити Т-хелпери (анг. T helper cells) – субпопуляція Т-лімфоцитів, функція яких полягає в опосередкуванні імунної відповіді шляхом секреції цитокінів і взаємодії з В-лімфоцитами для посилення або пригнічення їх активності. Це має особливе значення для кишечника, оскільки тут присутня найбільша кількість сторонніх матеріалів, які потрапляють до організму з їжею. Продуковані Т-хелперами цитокіни впливають на диференціювання і функцію макрофагів, еозинофілів, мастоцитів, Т- і В-лімфоцитів, НК-клітин. Розрізняють

Т-хелпери вроджені (конститутивні) та набуті (індуковані): обидві субпопуляції експонують на своїй поверхні молекули CD4+, CD25+ та FoxP3+.

Клітини Лімфоцити Т-хелпери 1-го типу (анг. T_H1 cells) – виробляють інтерферон-гамма, інтерлейкін-2 (IL-2) і фактор некрозу пухлин (TNF)-бета, які активують макрофаги та відповідають за клітинний імунітет і фагоцитозалежні захисні реакції; утворюються переважно після інфікування внутрішньоклітинними бактеріями та деякими вірусами.

Клітини Лімфоцити Т-хелпери 2-го типу (анг. T_H2 cells) – виробляють IL-4, IL-5, IL-10 та IL-13, які відповідають за інтенсивну продукцію антитіл, активацію еозинофілів та інгібування деяких функцій макрофагів, забезпечуючи незалежні від фагоцитозу захисні реакції; утворюються переважно у відповідь на зараження шлунково-кишковими нематодами.

Клітини Лімфоцити Т-хелпери 3-го типу (анг. T_H3 cells) – субпопуляція Т-лімфоцитів з імунорегуляторними та імуносупресивними функціями, які можуть бути індуковані введенням сторонніх антигенів через ротову порожнину у травний тракт. Свою активність Т-хелпери 3-го типу опосередковують шляхом секреції IL-10 та трансформуючого фактора росту бета типу (TGF-β); останній індукує секрецію IgA, який не має прозапальних властивостей, зазвичай не активує систему комплементу і не задіяний у реакціях фагоцитозу. Т-хелпери 3-го типу пригнічують активність Т-хелперів 1 та 2 типу.

Клітини Лімфоцити Т-цитотоксичні (син. Т-кілери; анг. Cytotoxic T lymphocytes, CTLs) – первинні ефектори клітинно-опосередкованого імунітету, здатні розпізнавати антигени інфікованих вірусами та пухлинних клітин. Після контакту Т-клітинного рецептора з комплексом антиген-головний комплекс гістосумісності I класу, цитотоксичні Т-лімфоцити починають продукувати лімфокіни та перфोरини: останні, вмонтовуються в оболонку патологічно змінених клітин, формують у ній іонні канали, обумовлюючи цим їх загибель.

Клітини Ліпоцити печінки (анг. Hepatic lipocytes) – див. Клітини зірчасті печінки.

Клітини Лугаро (анг. Lugaro cells) – первинні сенсорні інтернейрони мозочка, які виконують гальмівну функцію. Локалізуються безпосередньо під шаром клітин Пуркінє. Мають веретеноподібну форму; зі звужених протилежних кінців перикаріонів виходять товсті головні дендрити. Одна клітина Лугаро може

утворювати синаптичні контакти з п'ятьма клітинами Пуркін'є та з сотнею клітин Гольджі, виконуючи інтегративну функцію.

Клітини Лютеоцити (син. Клітини жовтого тіла; анг. Corpus luteum cells) – клітини жовтого тіла яєчників, яке утворюється в результаті трансформації залишків постовулярного фолікула під впливом лютеїнізуючого гормону гіпофіза. З клітин зернистої зони оваріального фолікула утворюються гранульозо-лютеоцити (анг. Granulosa lutein cells): вони складають 80% клітин жовтого тіла; продукують естрадіол. З клітин внутрішньої теки фолікула утворюються тека-лютеоцити (анг. Theca lutein cells): вони продукують прогестерон, а також андростендіон; останній конвертується гранульозо-лютеоцитами в естрадіол.

М

Клітини М (син. Мікроскладчасті клітини; анг. M cells, Microfold cells) – клітини у складі епітеліального вистелення клубової кишки, які локалізуються над Пеєровими бляшками (агрегованими лімфоїдними фолікулами). Апікальна плазмалема М-клітин, на якій фіксуються потенційно небезпечні антигени, утворює численні складки; базальна – формує великі кишені, заповнені лімфоцитами та дендритними клітинами, які через ситоподібну базальну мембрану переносять захоплені у просвіті кишки антигени до лімфоцитів Пеєрових бляшок та мігрують до лімфатичних вузлів для генерації імунної відповіді.

Клітини М (анг. M cells, Mo cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці тонкої кишки. Продукують мотилін – гормон, що збільшує перистальтику тонкої кишки.

Клітини Макрофаги (анг. Macrophage cells) – похідні промоноцитів червоного кісткового мозку, які утворюють систему фагоцитуючих мононуклеарів, що реалізують свої захисні властивості за межами кровоплину – у сполучній тканині. Включають макрофаги-гістіоцити, альвеолярні та перитонеальні макрофаги, клітини Купфера, Лангерганса, Кащенко-Гофбауера, остеокласти, хондрокласти, мікрогліоцити.

Клітини Макрофаги альвеолярні (син. Пилові клітини; анг. Alveolar macrophages, Dust cells) – локалізуються як у складі міжальвеолярних перегородок, так і всередині легених альвеол.

Клітини мамотропні (син. Мамотропи; анг. Mammotrophs) див. Клітини гіпофіза мамотропні.

Клітини маргінальні (анг. Marginal cells) – входять до складу судинної смужки завиткової протоки внутрішнього вуха. Забезпечують високу концентрацію іонів K^+ в ендолімфі.

Клітини Мартінотті (анг. Martinotti cells) – дрібні мультиполярні нейрони з короткими розгалуженими дендритами. Розкидані по різних шарах кори великих півкуль мозку; свої аксони надсилають до молекулярного шару, де утворюють синаптичні контакти з апікальними дендритами пірамідних клітин, регулюючи їхню активність.

Клітини мастоцити (син. Опасисті клітини, Клітини Ерліха; анг. Mast cells, Ehrlich cells) – клітини сполучної тканини з численними крупними базофільними гранулами у цитоплазмі; синтезують гепарин і гістамін, фактори хемотаксису еозинофілів та нейтрофілів, цитокіни, інші медіатори запалення, які вивільняються у процесі дегрануляції. На поверхні адсорбують антитіла (IgE), які можуть індукувати алергічні реакції (у тому числі анафілактичний шок). Утворюються у червоному кістковому мозку. Належать до захисної системи організму. При забарвленні гістологічними барвниками виявляють метахромазію (зміну кольору використаного барвника).

Клітини Мегакаріоцити (анг. Megakaryocytes) – резидентні клітини червоного кісткового мозку, фрагменти цитоплазми яких відокремлюються демаркаційними каналами від базисної клітини, виходять у кровоплин і перетворюються на тромбоцити (кров'яні пластинки). Мегакаріоцити характеризуються значними розмірами (діаметром від 40 до 100 мкм), поліплоїдністю (сегментоване ядро клітини може містити до 64 хромосомних наборів). Один мегакаріоцит може слугувати джерелом утворення декількох тисяч тромбоцитів.

Клітини мезангіальні (син. Мезангіоцити; анг. Mesangial cells) – заповнюють простори між гемокапілярами судинних клубочків нирок (інтрагломерулярні мезангіоцити) або простір між приносяною та виносяною артеріолами і щільною плямою (екстрагломерулярні мезангіоцити). Виконують роль своєрідної «брижі» для капілярних петель.

Клітини мезангіальні інтрагломерулярні (анг. Intraglomerular mesangial cells) – подібно до перицитів, охоплюють іззовні гемокапіляри судинних клубочків нирок. Поєднують фагоцитарні та контрактильні властивості. Функції: (1) структурна підтримка гемокапілярів судинних клубочків; (2) регуляція швидкості клубочкової фільтрації; (3) синтез компонентів позаклітинного

матриксу (фібронектину, колагену IV типу, перлекану і ламініну); (4) фагоцитоз фрагментів фільтраційної мембрани з адсорбованими імуноглобулінами, сторонніми частинками, апоптосомами; (5) моніторинг концентрації глюкози в просвіті капілярів за допомогою відростків, що проникають в просвіт капіляра.

Клітини мезангіальні екстрагломерулярні (син. Юкставаскулярні клітини, Клітини Гурмагтіга; анг. Juxtavascular cells, Extraglomerular mesangial cells, Polkissen cells, Lacis cells, Goormaghtigh cells) – локалізуються поза межами судинних клубочків нирки – у просторі між приносяною та виносяною артеріолами, клітинами щільної плями дистального відділу нефрона та судинним полюсом ниркового тільця. За фізіологічних умов ці клітини продукують еритропоетин та фермент ангіотензіназу, котрі обумовлюють інактивацію ангіотензину і є антагоністами ренін-ангіотензин-альдостеронового комплексу. При виснаженні або функціональній недостатності юкстагломерулярних клітин, а також при стресі, підвищеному фізичному навантаженні, клітини Гурмагтіга «перемикаються» на синтез реніну.

Клітини мезенхімні (анг. Mesenchymal cells) – низькодиференційовані клітини, які у подальшому служать джерелом утворення клітинних елементів усіх різновидів сполучної тканини: фібробластів, хондробластів, остеобластів та гладкої м'язової тканини внутрішніх органів.

Клітини мезотеліальні (анг. Mesothelial cells) – утворюють одношаровий покрив серозних оболонок органів черевної та грудної порожнини.

Клітини меланотропні (анг. Melanotropes) – клітини гіпофіза, які продукують альфа меланоцит-стимулюючий гормон (α -MSH) з його попередника проопіомелано-кортину. Хронічний стрес може викликати секрецію α -MSH у меланотропах і призвести до їх подальшої дегенерації.

Клітини Меланоцити (анг. Melanocytes) – здатні до нагромадження та екзоцитозу пігментного білка меланіну, ключовим чинником синтезу якого є ензим тирозиназа. Цитоплазматичні включення меланіну отримали назву меланосом. Меланоцити походять з клітин, що мігрували з нервового гребеня; у процесі ембріогенезу заселяють клітинні ніші у базальному шарі епідермісу, пігментному шарі сітківки та райдужній оболонці ока. Меланін захищає шкіру від шкідливого впливу ультрафіолетової радіації, а структури очного яблука – від надлишку світлових променів. Клітини епідермісу, у яких відсутня тирозиназа, не здатні самостійно синтезувати меланін, однак можуть фагоцитувати меланосоми, викинуті у міжклітинне середовище меланоцитами. Такі клітини отримали назву меланофороцитів.

Клітини Меркеля (син. Клітини тактильні; англ. Merkel cells) – клітини базального шару епідермісу, що є рецепторами тактильної чутливості. Разом з прилеглими нервовими терміналами утворюють диски Меркеля.

Клітини Мієлобласти (англ. Myeloblasts) – клітини-попередниці мієлоцитів (базофільних, еозинофільних та нейтрофільних гранулоцитів, а також моноцитів), які на цій стадії диференціації ще не мають специфічних морфологічних ознак. Мієлобласти – потомки мультипотентних клітин-попередниць (або колонієутворювальних одиниць, КУО) гранулоцитів та моноцитів (нейтрофілів, еозинофілів, базофілів, мастоцитів, моноцитів та дендритних клітин).

Клітини Мієлоцити (англ. Myelocytes) – уніпотентні клітини-попередниці трьох різновидів гранулоцитів кров, у яких вперше на послідовних етапах гемопоезу з'являються специфічні гранули, що уможлиблює морфологічну ідентифікацію нейтрофільних, еозинофільних та базофільних мієлоцитів. У процесі подальшої диференціації мієлоцити перетворюються на метамієлоцити. Як синонім терміну мієлоцит також використовують застарілі словосполучення – колонієутворювальні одиниці нейтрофілів, еозинофілів та базофілів (КУО-Н, КУО-Ео та КУО-Б).

Клітини Міжзубцеві епітеліоцити органа Корті (англ. Interdental epithelial cells of Corti organ) – здійснюють секрецію збагаченої протеогліканами та кератиноподібними філаментами желатинозної субстанції покривної мембрани органа Корті. Локалізуються на вестибулярній поверхні спірального лімба внутрішнього вуха.

Клітини мікрогліальні (син. Мікроглія; англ. Microglial cells) – макрофаги органів центральної нервової системи.

Клітини Мікрофаги (англ. Microphages) див. Гранулоцити нейтрофільні.

Клітини Міобласти (англ. Myoblasts) – клітини-попередниці міотубул, а відтак і м'язових волокон – як у процесі гістогенезу скелетної м'язової тканини, так і упродовж її фізіологічної чи репаративної регенерації.

Клітини міоепітеліальні (англ. Myoepithelial cells) – клітини ектодермального походження, здатні до скоротливої діяльності. Охоплюють кінцеві секреторні відділи слинних та потових залоз; мають відростки, скорочення яких забезпечують виведення секрету.

Клітини міоїдні (анг. Myoid cells) – клітини, подібні до гладких міоцитів, що формують мікрооточення звивистих сім'яних трубочок деяких видів тварин (але не людини).

Клітини міокарда пейсмейкерні (син. Клітини сино-атріального вузла; анг. Pacemaker cells, SA node cells) – атипові кардіоміоцити, які генерують потенціали дії, що визначають ритм серцевих скорочень.

Клітини міокарда провідні (син. Волокна Пуркінє; анг. Conducting cardiomyocytes, Purkinje fibers) – атипові кардіоміоцити, які генерують і доносять до скоротливих елементів міокарда потенціали дії, забезпечуючи автоматизм серцевих скорочень.

Клітини міокарда секреторні (анг. Secretory cardiomyocytes) – атипові кардіоміоцити передсердь, які синтезують натрійуретичні фактори, збільшуючи за їх посередництва діурез, і, відповідно, зменшуючи об'єм циркулюючої крові.

Клітини міокарда скоротливі (син. Типові кардіоміоцити; анг. Contractile cardiomyocytes, Cardiac muscle cells) – клітинні елементи серцевого м'яза, які забезпечують серцебиття, а, отже, циркуляцію крові в організмі.

Клітини Міосателітоцити (анг. Myosatellite cells, Myogenic stem cells) – стовбурові клітини скелетної м'язової тканини, які забезпечують її фізіологічну та репаративну регенерацію. У скелетному м'язі дорослого ядра міосателітоцитів складають близько 5% від загальної кількості ядер (решта 95% представлена ядрами міосимпластів). Фактор-активатор міогенезу – міогенін, інгібітор – міостатин.

Клітини Міофібробласти (анг. Myofibroblasts) – скоротливі веретеноподібної форми клітини, які поєднують властивості фібробластів та гладких міоцитів; ідентифікуються за присутністю α -гладком'язового актину в цитоплазматичних стресових волокнах. Уперше були виявлені в грануляційній тканині під час загоєння шкірних ран. Як правило, їх знаходять у грануляційній тканині, рубцевій тканині (фіброз) і стромі пухлин. У шлунково-кишковому та сечостатевому трактах міофібробласти локалізуються субепітеліально у складі слизових оболонок. Тут вони не лише впливають на форму ворсинок і крипт, але також виступають в ролі стовбурових клітин та атипових антиген-презентуючих клітин.

Клітини Міоцити гладкі (син. М'язові клітини; анг. Smooth muscle cells) – клітини веретеноподібної форми з одним ядром, розширеною середньою

частиною і загостреними кінцями; мають мезенхімне походження. У розслабленому стані гладкі міоцити мають довжину від 30 до 200 мкм; у них відсутня поперечна посмугованість. Утворюють клітинні пласти у складі стінок порожнистих органів шлунково-кишкового тракту, дихальних шляхів, сечостатевої системи, кровоносних і лімфатичних судин, а також органа зору. Забезпечують енергоощадні довготривалі або періодичні (перистальтичні) скорочення, які реалізуються завдяки ковзному ефекту актинових та міозинових філаментів із залученням щільних тілець, але без організації саркомерів.

Клітини мішені (син. Клітини цілі; англ. Target cells) – клітини, на які спрямована дія регуляторних чинників – гормонів, цитокінів.

Клітини молочних залоз (син. Лактоцити; англ. Mammary gland cells, Lactocytes) – клітини-продуценти молока у складі альвеол лактуючої молочної залози. Під активуючим впливом пролактину починають синтезувати компоненти молока: ліпідні везикули виділяються шляхом апокринової секреції, секреція білків здійснюється мерокриноним шляхом; виділення компонентів молока стимулює гормон окситоцин, який обумовлює скорочення відростків міоепітеліальних клітин, що ними охоплені як ацинуси, так і вивідні протоки. Протягом перших двох-трьох діб після народження дитини молочні залози продукують молозиво – збагачений антитілами густий секрет. Починаючи від четвертої доби з продуктів синтетичної діяльності лактоцитів формується грудне молоко.

Клітини молочних проток (англ. Lactiferous duct cells) – клітини, що з них побудовані молочні протоки, які сполучають часточки молочних залоз з молочними синусами, котрі локалізовані в ділянці соска (пипки) молочної залози.

Клітини Моноцити (англ. Monocytes) – клітини крові, які, вийшовши за межі циркуляторної системи, заселяють різноманітні органи, формуючи систему фагоцитуючих мононуклеарів; утворюються у процесі гемопоезу у червоному кістковому мозку; належать до захисної системи організму – здійснюють фагоцитоз сторонніх, небезпечних для організму часточок чи клітин, і передають виявлені у них антигенні детермінанти іншим клітинам захисної системи для генерації імунної відповіді.

Клітини Мотонейрони (англ. Motoneurons) – еферентні нейрони центральної нервової системи, котрі надсилають імпульси до м'язів, залоз або інших нейронів.

Клітини Мукоцити (англ. Mucous cells) – продуценти слизу (муциногенів, або муцину). Прикладами мукоцитів можуть служити келихоподібні клітини травної

трубки і дихальних шляхів, мукоцити залоз стравоходу і шлунку, малих і великих слинних залоз тощо.

Клітини мультипотентні стовбурові (син. Мультипотентні попередники гемопоезу; англ. Multipotential hemopoietic stem cells, Multipotent progenitors, Hemopoietic precursor cells) – включають дві групи клітин-попередниць гемопоезу: (1) колонієформні одиниці гранулоцито-, еритроцито-, моноцито- та мегакаріоцитопоезу (CFU-GEMM); (2) колонієформні одиниці лімфоцитопоезу (CFU-Ly).

Клітини Мюллера (англ. Muller cells) – радіальні гліюцити сітківки ока. Створюють опору та мікрооточення для нейронів, формують зовнішню та внутрішню пограничні мембрани сітківки.

Н

Клітини наївні (англ. Naïve cells) – Т- і В-лімфоцити, які пройшли диференціацію, але ще не були в контакті зі «своїм» антигеном і перебувають у неактивному стані. Після активації антигеном перетворюються на ефекторні клітини – Т-кілери, Т-клітини пам'яті або плазмоцити.

Клітини нейроглії (син. Кл глії, Гліюцити; англ. Glial cells, Neuroglia) – див. Клітини глії.

Клітини нейрогліяформні (англ. Neurogliaform cells) – гальмівні ГАМК-ергічні інтернейрони, які знаходяться в корі головного мозку та гіпокампі. З точки зору морфології, вони порівняно малі та мають надзвичайно високу пресинаптичну щільність бутонів. Майже всі нейрогліяформні нейрони експресують нейропептид Y і зазвичай є позитивними щодо інших сигнальних і несигнальних пептидів. Правдоподібно, означені клітини не залучені до синаптичної передачі «точка-точка», а вивільняють ГАМК незалежним від мішені, хмароподібним способом, генеруючи неспецифічну форму гальмівного контролю (шляхом об'ємної передачі).

Клітини нейроепітеліальні (син. Нейроепітелій; англ. Neuroepithelial cells, Neuroepithelium) – розвиваються з ектодерми ембріона у процесі нейрогенезу під впливом сигнальних молекул, які виділяються прилеглою нотохордою. Служать джерелом утворення нейронів і нейроглії.

Клітини Нейрони (син. Нервові клітини; англ. Nerve cells, Neurocytes, Neurons) – клітини нервової тканини, які, на відміну від клітин нейроглії, здатні до генерації

та проведення потенціалів дії (нервових імпульсів). Залежно від кількості відростків поділяються на мультиполярні, біполярні, псевдоуніполярні, уніполярні; залежно від функції – на аферентні (сенсорні, чутливі), еферентні (ефекторні, рухові) та вставні (асоціативні, інтернейрони).

Клітини Нейрони адренергічні (анг. Adrenergic neural cells) – це нервові клітини, нейромедіатором яких є адреналін, норадреналін або дофамін. Адренергічними є вторинні нейрони симпатичної нервової системи. Ця система збільшує частоту серцевих скорочень, уповільнює травлення, розширює зіниці, а також контролює секрецію апокринних потових залоз у дермальному шарі шкіри, на додаток до інших реакцій.

Клітини Нейрони інтерплексиформні (анг. Interplexiform neural cells) – нейрони, тіла яких локалізуються у внутрішньому ядерному шарі, а відростки формують синапси у внутрішньому та зовнішньому сітчастих шарах сітківки ока; передають імпульси від внутрішнього до зовнішнього сітчастого шару.

Клітини Нейрони пептидергічні (анг. Peptidergic neural cells) – нервові клітини, нейромедіаторами яких служать нейропептиди (наприклад, окситоцин, вазопресин, соматостатин, кортиколіберин, нейрокінін, холецистокінін та ін.). Пептидергічна передача сигналів відіграє ключову роль у багатьох механізмах, які забезпечують підтримку гомеостазу, зокрема, шляхах контролю терморегуляції, водно-сольового балансу, процесів метаболізму, статевого розмноження, відчуття тривоги та болю. Нейропептиди є найпоширенішими хімічними месенджерами в мозку; їх головна роль полягає в модуляції нейротрансмісії амінів і амінокислот.

Клітини Нейрони холінергічні (анг. Cholinergic neurons) – нервові клітини, нейромедіатором яких виступає ацетилхолін. Холінергічні нейрони служать основним джерелом ацетилхоліну для кори головного мозку, сприяють активації кори головного мозку як під час неспання, так і під час швидкого руху очей уві сні. Порушення холінергічної системи лежать в основі механізмів старіння та нейронної деградації, зокрема, при хворобі Альцгеймера.

Клітини Нейрони інтернунціальні (анг. Internuncial neurons) – див. Інтернейрони.

Клітини нейросекреторні дрібноклітинні (анг. Parvocellular neurosecretory cells) – синтезують та виводять у портальну систему гіпофіза рилізінг фактори – гонадотропін рилізінг гормон, тиротропін рилізінг гормон, кортикотропін

рилізинг гормон, соматоропін рилізинг гормон, рилізинг гормон пролактину; а також інгібіторні гормони – соматостатин, інгібін, інгібіторний гормон пролактину.

Клітини нейросекреторні крупноклітинні (анг. Magnocellular neurosecretory cells) – нейрони супраоптичних та паравентрикулярних ядер переднього гіпоталамуса; синтезують вазопресин і окситоцин – гормони, що нагромаджують і виводять у кровоплин тільця Геррінга нейрогіпофіза.

Клітини Нейтрофіли (син. Нейтрофіли сегментоядерні, Поліморфноядерні лейкоцити; анг. Neutrophils, Polymorphonuclear leukocytes) – клітини крові, цитоплазматична зернистість яких забарвлюється лужними і кислими барвниками. Мають кістковомозкове походження, належать до захисної системи організму: здатні до фагоцитозу (у зв'язку із чим отримали назву мікрофагів); синтезують, накопичують і виводять у міжклітинне середовище низку сполук бактерицидної дії; утворюють позаклітинні нейтрофільні пастки, у яких іммобілізують небезпечні для організму частинки і клітини.

Клітини Нейтрофіли паличкоядерні (анг. Neutrophilic stab (band, or juvenile) cells) – перехідна клітинна форма гранулоцитопоезу: характерні стрічкоподібні ядра паличкоядерних нейтрофілів мають вигляд літери С або S; попередниками означених клітин є метамієлоцити; при зустрічі з антигенами стрічкоподібні ядра діляться на сегменти; такі клітини вважаються зрілими і отримали назву сегментоядерних нейтрофілів. За фізіологічних умов число паличкоядерних нейтрофілів у мазку периферичної крові складає 3-5% від загальної кількості лейкоцитів; перевищення означеної кількості отримало назву «зсуву вліво» і свідчить про наявність в організмі інфекції або запального процесу.

Клітини Нейтрофільні метамієлоцити (анг. Neutrophilic metamyelocytes) – перехідна клітинна форма гранулоцитопоезу: утворюються з мієлоцитів, у процесі подальшої диференціації перетворюються на паличкоядерні нейтрофіли.

Клітини Нейтрофільні мієлоцити (анг. Neutrophilic myelocytes) – перші морфологічно розпізнавані клітини-попередниці нейтрофільних гранулоцитів: у цитоплазмі з'являється специфічна зернистість, у складі якої можна виявити три різновиди гранул. Мієлоцити утворюються з промієлоцитів, у процесі подальшої диференціації перетворюються на метамієлоцити.

Клітини нервового гребеня (анг. Neural crest cells) – незначна маса клітин, що у процесі нейруляції утворюють скупчення біля латеральних країв нервової

пластинки; не включаються до складу нервової трубки, а, набувши міграційних властивостей, дають початок наступним клітинам та структурам організму: (1) переважній більшості чутливих елементів периферичної нервової системи; (2) чутливим нейронам краніальних і спинномозкових гангліїв; (3) автономним гангліям і постгангліонарним автономним нейронам; (4) значній частині мезенхіми передньої частини голови і шиї; (5) меланоцитам шкіри і слизової оболонки рота; (6) одонтобластам (продуцентам дентину); (7) хромафінним клітинам мозкової речовини наднирників; (8) клітинам павутинної та м'якої мозкової оболонок; (9) сателітним клітинам периферичних нервових гангліїв; (10) Шванноцитам – клітинам-продуцентам оболонок мієлінових та безмієлінових нервових волокон периферичної нервової системи.

Клітини нульові (анг. Null cells) – (1) циркулюючі стовбурові кровотворні клітини, що можуть започатковувати всі різновиди формених елементів крові; (2) НК клітини, які можуть знищувати чужі, або пошкоджені вірусами клітини без посередництва тимуса чи Т-лімфоцитів.

Клітини нюхових піхв (син. Нюхова глія, Нюхові клітини Шванна; анг. Olfactory ensheathing cells) – різновид радіальної глії. Вкривають немієлінізовані аксони нюхових рецепторних нейронів подібно до того, як клітини Шванна вкривають відростки периферичних нейронів; мають спільну з клітинами Шванна властивість сприяти регенерації аксонів, а також здатність фагоцитувати їх уламки. Окрім того, нюхова глія синтезує бактерицидний фермент лізоцим, що відіграє важливу роль в імунному захисті нюхової слизової оболонки, нейрони якої піддаються безпосередньому впливу зовнішнього середовища.

Клітини нюхові рецепторні (анг. Olfactory receptor neurons) – видозмінені нейрони, які забезпечують сприйняття запахів. Розміщені у верхньо-задній (нюховій) ділянці слизової оболонки носа. На відміну від переважної більшості інших нейронів, мають здатність до фізіологічної та репаративної регенерації. Найновіші спостереження виявили молекули рецепторів, що сприймають нюхові подразники, у складі статевих та деяких соматичних клітин.

Клітини N (анг. N cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані в слизовій оболонці тонкої кишки. Продукують нейротензин – гормон, що стимулює кровонаповнення клубової кишки, пригнічує перистальтику тонкої і товстої кишки.

Клітини NK (анг. NK cells) – див. Лімфоцити NK.

О

Клітини овоїдні каналців Геррінга (анг. Canals of Herring ovoid cells) – здатні до проліферації низькодиференційовані холангіоцити, потомки яких можуть конвертуватися як у гепатоцити, так і холангіоцити.

Клітини Одонтобласти (син. Дентинобласти; анг. Odontoblasts) – продуценти дентину зубів. Розвиваються з міграторних клітин нервового гребеня. У процесі формотворення зубів локалізуються у зовнішньому шарі зубних сосочків. Високі циліндричні клітини з довгим апікальним відростком, через який виділяються колаген та інші органічні компоненти майбутнього дентину. У сформованих зубах тіла одонтобластів локалізуються у периферичному шарі пульпи, а їхні відростки по системі дентинних трубочок пронизують всю товщу дентину, забезпечуючи трофіку, фізіологічну та репаративну регенерацію дентину, а також температурну і больову чутливість зубів.

Клітини Одонтокласти (син. Цементокласти; анг. Odontoclasts, Cementoclasts) – у процесі заміни молочних зубів постійними розсмоктують (резорбують) дентин і цемент молочних зубів. Належать до макрофагічної системи організму.

Клітини оксифільні прищитоподібних залоз (анг. Parathyroid oxyphil cells) – клітини прищитоподібних залоз, які перебувають у неактивній фазі клітинного циклу.

Клітини Олігодендроцити (анг. Oligodendrocytes) – клітини нейроглії центральної нервової системи; продукують мієлін, утворюють мієлінову та безмієлінову оболонки нервових волокон, чим забезпечують їхні електроізоляційні властивості. Розрізняють олігодендроцити міжпучкові та сателітні.

Клітини Олігодендроцити міжпучкові (анг. Interfascicular oligodendrocytes) – локалізуються рядами поміж пучками аксонів; продукують мієлін, який у формі міжвузлових сегментів укриває аксони нейронів; один міжпучковий олігодендроцит здатен утворювати міжвузлові сегменти мієліну навколо 50 аксонів, тоді як одна Шваннівська клітина, що є аналогом олігодендроцити у периферичній нервовій системі, утворює міжвузловий сегмент лише навколо одного аксона. Після завершення процесу мієлінізації олігодендроцити забезпечують фізіологічну та репаративну регенерацію мієліну.

Клітини Олігодендроцити сателітні (анг. Satellite oligodendrocytes) – локалізуються у складі виключно сірої речовини органів центральної нервової системи: тісно прилягаючи до перикаріонів великих нейронів, забезпечують

моніторинг їхнього мікрооточення. У разі потреби можуть мігрувати до білої речовини і дублювати функцію міжпучкових олігодендроцитів.

Клітини Оогонії (анг. Oogonia) – первинні жіночі статеві клітини, які існують у складі примордіальних фолікулів зачатків яєчників упродовж першої половини емріогенезу. Утворюються з примітивних статевих клітин – гооцитобластів – після їх переселення зі стінки первинного жовткового (пуповинного) пухирця до зачатків індіферентних статевих залоз – гонад; у людини цей процес триває упродовж п'ятого-шостого тижнів ембріогенезу. Упродовж другої половини ембріонального розвитку плода жіночої статі утворюється близько 500000 примордіальних фолікулів – у яких оогонії, вступивши у перший поділ мейозу і отримавши назву первинних ооцитів, протягом тривалого часу (від 15 до 45 років) перебувають у заблокованому стані в оточенні одного шару плоских фолікулярних клітин.

Клітини Ооцити (анг. Oocytes) – жіночі статеві клітини. Розрізняють ооцити первинні, які містять диплоїдний набір хромосом і перебувають на стадії диплотени першого поділу мейозу, та ооцити вторинні, з гаплоїдним набором хромосом, які утворюються із завершенням першого і вступом у другий поділ мейозу, що відбувається безпосередньо перед овуляцією (вивільненням вторинного ооцита з яєчника). Дозрівання ооцитів відбувається у процесі фолікулогенезу – перетворення примордіальних фолікулів на первинні, вторинні (антральні), зрілі (Графові пухирці) та атретичні фолікули. Підраховано, що упродовж репродуктивного періоду життя жінки з яєчника може бути вивільнено 400-450 вторинних ооцитів; переважна ж більшість ооцитів завершують свій життєвий цикл шляхом апоптозу та атрезії відповідних фолікулів. Процес оогенезу завершується у матковій трубці – після пенетрації вторинного ооцита сперматозоїдом і короткотривалого існування зрілої яйцеклітини – оотида, яка після запліднення перетворюється на зиготу.

Клітини опорні внутрішнього вуха (анг. Supporting cells) – допоміжні клітинні елементи у складі чутливих ділянок внутрішнього вуха – плям маточки і мішечка, ампульних гребенів, а також спірального органа Корті. До складу останнього входить сім різновидів опорних клітин: (1) клітини-стовпи зовнішні і внутрішні; (2) клітини фалангові зовнішні; (3) клітини фалангові внутрішні (клітини Дейтерса); (4) клітини пограничні; (5) клітини Гензена; (6) клітини Клаудіуса; (7) клітини Бьотшера. Опорні клітини створюють опору та мікрооточення для волоскових клітин.

Клітини Остеобласти (анг. Osteoblasts) – клітини-продуценти позаклітинного матриксу кісткової тканини. Мають мезенхімне походження. Форма, у

залежності від активності, змінюється від пласкої (неактивні клітини) до кубоїдної (активовані клітини). У міру продукції і звапнування позаклітинного матриксу остеобласти «замуровуються» у власних порожнинах – лакунах, і перетворюються на остецити.

Клітини Остеокласти (анг. Osteoclasts) – клітини, що здійснюють резорбцію (розсмоктування) кісткової тканини; похідні моноцитів, належать до макрофагічної системи організму. Великі багатоядерні клітини з оксифільною цитоплазмою, локалізуються у лакунах Гавшіпа (резорбційних лакунах).

Клітини остеопрогеніторні (анг. Osteoprogenitor cells) – низькодиференційовані клітини-попередниці остеогенезу. Локалізуються в ділянках утворення кісткової тканини, при дозріванні (диференціації) перетворюються на остеобласти.

Клітини Остецити (анг. Osteocytes) – клітини зрілої кісткової тканини. Утворюються з остеобластів при нагромадженні навколо них позаклітинного матриксу. Тіла остецитів лежать у лакунах, а відростки через систему кісткових каналців контактують з відростками сусідніх остецитів і остеобластів, утворюючи з ними щільні контакти і формуючи сукліття. Розрізняють остецити у стані спокою, остецити, що утворюють міжклітинну речовину, та остецити, що резорбують міжклітинну речовину. Термін життя остецита – 10-20 років.

II

Клітини Peg (анг. Peg cells) – див. Клітини кілочки.

Клітини Pit (анг. Pit cells) – див. Клітини ямкові.

Клітини PP (анг. PP cells, F cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи. Локалізовані у слизовій оболонці шлунку, товстої кишки, панкреатичних островців Лангерганса. Синтезують панкреатичний поліпептид – гормон, що пригнічує апетит.

Клітини пам'яті (анг. Memory cells) – довгоживучі імунні клітини, які здатні розпізнавати сторонні частинки, з якими вони стикалася раніше, і генерувати швидшу та сильнішу імунну відповідь. Прикладами клітин пам'яті є В-клітини пам'яті та Т-клітини пам'яті (або В- і Т-лімфоцити пам'яті). В-клітини пам'яті є клонами батьківської В-клітини, яка раніше служила антиген-презентуючою клітиною, а потім була активована хелперною Т-клітиною до проліферації. Будучи клонами, В-клітини пам'яті несуть ті самі рецептори, що й батьківські В-

клітини. Таким чином, вони можуть виявити той самий антиген при повторному контакті. В-клітини пам'яті виробляють більш стійку імунну відповідь, опосередковану антитілами, під час повторного зараження. Т-клітини пам'яті – це Т-лімфоцити, які мають таку саму здатність розпізнавати сторонні частинки, з якими вони стикалися раніше. На відміну від В-клітин пам'яті, Т-клітини пам'яті не виробляють антитіл: повторний вплив патогенів індукує їхнє прискорене клонування, обумовлюючи інтенсивнішу реакцію на інфекцію.

Клітини Панета (син. Ентероцити з ацидофільною зернистістю; англ. Paneth cells) – клітини у складі епітеліального вистелення слизової оболонки порожньої та клубової кишки. Локалізуються в глибині крипт (залоз Ліберкюна), мають яскравочервону цитоплазматичну зернистість, у складі якої нагромаджуються сполуки бактерицидної дії – дефензини та лізоцим.

Клітини панкреатичних ацинусів (син. Панкреатичні ациноцити, Екзокринні панкреатоцити; англ. Pancreatic acinar cells) – екзокриноцити підшлункової залози, продуценти травних ензимів. Мають пірамідну форму: в апікальній, оксифільній частині (зимогенній зоні) нагромаджують секреторні гранули з проферментами (неактивними ферментами); базофільна базальна частина (гомогенна зона) містить ядро і значний об'єм гранулярної ендоплазматичної сітки. Синтетичну та секреторну активність екзокринних панкреатоцитів стимулює гормон холецистокінін.

Клітини парасолькові (син. Умбрелоцити; англ. Umbrella cells) – поверхневі клітини перехідного епітелію (уротелію) сечових шляхів: сечоводів, сечового міхура та частини сечівника; змінюють свою форму подібно до парасольок залежно від розтягування чи розслаблення м'язової оболонки відповідного органа.

Клітини парієтальні шлунку (син. Обкладові клітини; англ. Parietal cells, Oxyntic cells) – продуценти H^+ -іонів та антианемічного фактора Касла у складі залоз дна і тіла шлунку. Забарвлюються оксифільно, характеризуються розвиненою тубуло-везикулярною системою. Створюване цими клітинами кислотне середовище забезпечує активацію ферментів шлункового соку (перетворення пепсиногену на пепсин), а також має бактерицидну дію на хвороботворні мікроорганізми.

Клітини парієтального епітелію (англ. Parietal epithelial cells) – плоскі епітеліоцити, з яких побудований парієтальний листок капсули Шумлянського-Боумена. Утворюють з'єднання з подоцитами на судинному полюсі капсули та з проксимальними трубочками нефронів на сечовому полюсі.

Клітини передміхурової залози (син. Клітини простати; англ. Prostate gland cells) – простата складається з 30-50 окремих складних тубуло-ацинарних залоз, розмежованих фіброзно-м'язовою стромою, яка також утворює капсулу залози. Просвіт ацинусів заповнений рідиною, що її продукує секреторний епітелій. Епітелій простати включає три різновиди клітин: високі стовпчасті екзокриноцити, прилеглі до базальної мембрани ендокриноцити кубоїдної форми та плоскі малодиференційовані стовбурові клітини. Просвіт ацинусів сполучається з розгалуженою протоковою системою; 12-20 головних проток впадають у простатичну частину сечівника. Строма простати містить фібробласти, гладкі міоцити, макрофаги та Т-лімфоцити впереміжку з колагеновими і еластичними волокнами та основною міжклітинною речовиною.

Зовнішньосекреторна функція передміхурової залози полягає у продукуванні рідини, яка складає 30% еякуляту (сперми, продукту сім'явиверження). Рідкий секрет простати викидається в першій частині еякуляту разом із більшою частиною сперми завдяки скороченням гладких міоцитів строми передміхурової залози. Секрет простати має лужне рН, що забезпечує нейтралізацію кислотності вагінального тракту, запобігаючи цим аглютинації сперматозоїдів. Секрет простати багатий на ліпіди, протеолітичні ферменти, кислу фосфатазу, фібринолізин та лимонну кислоту. Синтез і секрецію рідини передміхурової залози стимулює дигідротестостерон – активна форма чоловічого статевого гормону тестостерону. З віком внаслідок преципітації і кальцинозу білкових компонентів секрету у складі ацинусів простати виявляються щільні утворення овальної або округлої форми – так звані простатичні конкреції (син. Крохмальні тільця, лат. Corpora amylacea).

Клітини перехідного епітелію (син. Клітини уротелію; англ. Transitional epithelium cells, Urothelium cells) – перехідний епітелій – різновид багат шарового епітелію. Його специфічною рисою є здатність до зміни форми клітин у відповідь на розтягування: вони мають кубоїдну форму у розслабленому стані та плоску при розтягуванні. У складі уротелію розрізняють три шари клітин: базальний, проміжний і поверхневий. Базальний шар містить стовбурові клітини, які забезпечують постійне оновлення уротелію. Клітини проміжного шару характеризуються високою проліферативною активністю, забезпечуючи швидку регенерацію уротелію у відповідь на пошкодження або інфекцію. Клітини поверхневого шару, що отримали назву парасолькових клітин, вкриті бляшками, побудованими з білка уроплакіну; вони створюють непроникний бар'єр між вистеленим уротелієм просвітом сечоводів, сечового міхура та частини сечівника і тканинною рідиною, запобігаючи поверненню з сечі у кровоплин шкідливих продуктів метаболізму і патогенів. У цитоплазмі умбрелоцитів містяться специфічні веретеноподібні везикули, мембранні компоненти яких

вмонтовуються у плазматичну мембрану поверхні умбрелоцитів, що дозволяє їм збільшувати площу поверхні у відповідь на розтягування епітеліального пласта. Див. також гасло Клітини парасолькові.

Клітини периполярні нирки (анг. Kidney peripolar cells) – можуть брати участь у регуляції балансу натрію та змін у функції нирок, які відбуваються під час народження. Локалізовані на судинному полюсі ниркових тілець; займаючи проміжне положення між подоцитами і клітинами парієтального листка капсули нефрона, мають оптимальне розташування для моніторингу складу гломерулярного фільтрату та/або калібру артеріол ниркових клубочків. Беруть участь у реабсорбції білків.

Клітини Перицити (анг. Pericytes, Perivascular cells, Adventitial cells) – малодиференційовані клітинні елементи сполучної тканини, що локалізуються навколо гемокапілярів та посткапілярних венул. Можуть трансформуватися у фібробласти, гладкі міоцити. Забезпечують фізіологічну та репаративну регенерацію, розбудову мікроциркуляторного русла.

Клітини пилові (анг. Dust cells) – див. Альвеолярні макрофаги.

Клітини пігментні (анг. Pigment epithelium) – утворюють перший (зовнішній) шар сітківки ока; прилягають безпосередньо до мембрани Бруха; синтезують і накопичують у апікальній цитоплазмі гранули меланіну. Утворюють гемато-ретинальний бар'єр, адсорбують світлові промені після їх проходження через фотосенсорний шар паличок і колбочок, фагоцитують відпрацьовані мембранні компоненти паличок і колбочок, відновлюють і депонують вітамін А, забезпечуючи ним процеси світлосприйняття.

Клітини підтримувальні вестибулярного апарату (анг. Supporting cells of vestibular apparatus) – створюють опору та мікрооточення для волоскових клітин вестибулярної частини внутрішнього вуха. Включають два різновиди клітин: світлі клітини здійснюють абсорбцію рідини з ендолімфи; темні клітини із залученням K^+ -іонної помпи збагачують ендолімфу іонами калію.

Клітини підтримувальні нюхового епітелію (анг. Supporting cells of olfactory epithelium, Olfactory sustentacular cells) – допоміжні клітинні елементи у складі нюхових ділянок слизової оболонки носової порожнини. Стовпчасті клітини 50-60 мкм заввишки, на апікальній поверхні містять мікроворсинки. Забезпечують механічну та метаболічну підтримку нюхових рецепторних клітин, а також синтезують і виділяють одорант-зв'язувальні білки.

Клітини підтримувальні смакових бруньок (анг. Supporting cells of taste buds) – смакові бруньки містять три типи клітин: смакові рецепторні, підтримувальні (опорні) та базальні (стовбурові). Підтримувальні клітини здебільшого розташовані подібно клепкам бочки та утворюють зовнішню оболонку бруньки (прилягають до базальної мембрани); деякі знаходяться всередині бруньки – між смаковими клітинами. Мають веретеноподібну форму, висота клітини співрозмірна з висотою бруньки; вкрита мікроворсинками звужена апікальна частина досягає смакової пори. На відміну від смакових рецепторних клітин, підтримувальні клітини не контактують з нервовими закінченнями.

Клітини підтримувальні спірального органа Корті (анг. Supporting cells of spiral organ) – створюють опору та мікрооточення для волоскових клітин; включають внутрішні та зовнішні клітини-стовпи, внутрішні та зовнішні фалангові клітини (клітини Дейтерса), пограничні клітини, клітини Гензена, клітини Клаудіуса та клітини Бьотшера.

Клітини Пінеалоцити (анг. Pinealocytes) – паренхіматозні клітини шишкоподібної залози (епіфіза мозку), які синтезують мелатонін – гормон, основна функція якого полягає у регулюванні циркадних ритмів – системних змін активності органів і систем організму у залежності від змін природної освітленості (чергування дня і ночі). Мелатонін синтезується і виводиться у кровоплин лише вночі, оскільки активність ензиму, що каталізує його синтез, вдень пригнічується. Пінеалоцити містять також нейромедіатор серотонін, який перетворюється на мелатонін.

Клітини Пітуїцити (анг. Pituicytes) – похідні нейроглії, які складають близько 25% об'єму нейрогіпофіза. Створюють опору і мікрооточення для тілець Геррінга – розширених закінчень аксонів нейросекреторних клітин супраоптичних та паравентрикулярних ядер переднього гіпоталамуса, у яких нагромаджуються синтезовані цими клітинами гормони вазопресин та окситоцин перед їх виведенням у кровоплин.

Клітини Плазмоцити (анг. Plasma cells) – продуценти антитіл (імуноглобулінів). Походять від В-лімфоцитів, починають синтезувати антитіла після контакту з антигенами, які отримують від антиген презентуючих клітин (макрофагів, дендритних клітин, М-клітин).

Клітини Пневмоцити (син. Альвеолоцити; анг. Pneumocytes, Alveolocytes) – клітини, з яких побудована стінка легневих альвеол. Включають пневмоцити I-го типу; пневмоцити II-го типу; пилові клітини (альвеолярні макрофаги).

Клітини Пневмоцити I-го типу (син. Альвеолоцити I-го типу; англ. Type I pneumocytes, Type I alveolar cells, Squamous alveolar cells) – клітини пласкої форми, через позаядерну частину цитоплазми яких здійснюється газообмін; є елементом аеро-гематичного (повітряно-кров'яного) бар'єра.

Клітини Пневмоцити II-го типу (син. Альвеолоцити II-го типу; англ. type II pneumocytes, Type II alveolar cells) – клітини кубоїдної форми, які продукують компоненти сурфактанта – ліпофосфопротейнового комплексу, що вистилає зсередини альвеоли легень, убезпечуючи їх від ателектазу (спадіння). Пневмоцити II-го типу, які локалізуються у міжальвеолярній сполучній тканині (інтерстиції) легень отримали назву септальних клітин.

Клітини поверхневі всмоктувальні товстої кишки (англ. Surface absorptive cells of colon) – основний клітинний елемент епітеліального вистелення товстої кишки. Забезпечують всмоктування води і електролітів (близько 1,400 мл за добу), а також рибофлавіну, тіаміну, вітамінів К та В₁₂, що є побічними продуктами життєдіяльності бактеріальної флори товстої кишки.

Клітини поверхневі всмоктувальні тонкої кишки (син. Абсорбційні ентероцити; англ. Intestinal striated border cells, Absorptive enterocytes) – основні клітинні елементи епітеліального покриву ворсинок і вистелення крипт (залоз Ліберкюна) тонкої кишки. На апікальній поверхні містять численні мікроворсинки, сукупність яких отримала назву посмугованої облямівки і збільшує фізіологічно активну поверхню всмоктування щонайменше у 20 разів. Поверхня посмугованої облямівки вкрита глікокаліксом, у якому містяться дисахаридази та дипептидази – ферменти, котрі завершують процеси травлення поживних речовин, які у формі моносахаридів і амінокислот разом з водою всмоктуються ентероцитами.

Клітини поверхневі епітелію (англ. Surface epithelial cells) – поверхневий шар клітин епітеліального покриву рогівки ока, слизової оболонки ротової порожнини, глотки, стравоходу, носової порожнини, дистальної частини анального каналу, сечоводів та піхви.

Клітини поверхневі шлунку (англ. Surface-lining cells of stomach) – клітини одношарового стовпчастого епітелію, що вкриває поверхню слизової оболонки шлунку. Продукують компоненти в'язкого слизу, який вкриває поверхню слизової оболонки шлунку, запобігаючи її руйнуванню агресивними складниками шлункового соку. Див. також Кл шлункових ямок.

Клітини пограничні спірального органа (анг. Border cells of spiral organ of Corti) – підтримують і визначають границі внутрішньої частини спірального органа.

Клітини подвійного букета (анг. Double-bouquet cells) – неокортикальні гамма-аміномасляна кислота (ГАМК)-ергічні інтернейрони, що характеризуються щільно переплетеними пучками довгих, вертикально орієнтованих аксональних колатералей, які нагадують кінські хвости. Ці інтернейрони можуть бути важливим елементом в організації мікроколонок кори мозку у приматів.

Клітини подоцити (анг. Podocytes) – клітинні елементи внутрішнього (вісцерального) листка капсули нефрона (капсули Шумлянського-Боумена). Формують численні відростки – первинні (цитотрабекули) та вторинні (цитоподії), якими охоплені гемокапіляри судинних клубочків нирки. Між цитоподіями залягають фільтраційні щілини, через які в напрямі від капілярів до сечового простору капсули нефрона здійснюється ультрафільтрація первинної сечі.

Клітини Поліморфонуклеарні лейкоцити (анг. Polymorphonuclear leukocytes) – див. Нейтрофіли.

Клітини поліплоїдні (анг. Polyploid cells) – містять більш як одну пару гомологічних хромосом. У людини двоядерними (а, отже, тетраплоїдними) є близько 20% клітин печінки – гепатоцитів, значна частина типових кардіоміоцитів – скоротливих клітин серцевого м'яза. Поліплоїдними є багатоядерні макрофаги кісткової тканини – остеокласти, а також гігантські клітини червоного кісткового мозку – мегакаріоцити. Останні можуть містити до 64 пар гомологічних хромосом. Поліплоїдія виникає як наслідок незавершеного клітинного поділу – ендомітозу, або в результаті злиття клітин-попередниць (як от злиття моноцитів з утворенням остеокластів).

Клітини попередниці гемопоезу (анг. Progenitor cells, Precursor cells) – див. Стовбурові клітини гемопоезу, Спільні лімфоїдні клітини-попередниці та Спільні мієлоїдні клітини-попередниці.

Клітини посмугованих проток (анг. Striated duct cells) – утворюють відповідні сегменти протокових систем великих слинних залоз. У базальних частинах клітин означених проток присутня базальна посмугованість, утворена інвагінаціями базальної плазматичної мембрани, між якими залягають паралельно орієнтовані видовжені мітохондрії.

Клітини Преадипоцити (анг. Preadipocytes) – низькодиференційовані клітинні елементи – попередниці адипоцитів – зрілих клітин жирової тканини.

Клітини Проеритробласти (анг. Proerythroblasts) – перші морфологічно розпізнавані клітини-попередниці еритроїдної гілки гемопоезу. Утворюються з еритропоетин-чутливих комітованих попередниць еритроцитів, у подальшій диференціації перетворюються на базofilні еритробласти. Клітини діаметром 12-20 мкм, з великим округлим ядром і базofilною цитоплазмою, у якій починає формуватися апарат синтезу гемоглобіну.

Клітини прокаріоти (анг. Prokaryotes) – клітини, у яких відсутнє ядро, а генетичний матеріал (ДНК) міститься у цитоплазмі.

Клітини проксимальних трубочок нирки (анг. Kidney proximal tubule cells, Proximal tubule brush border cells) – функціональна спеціалізація означених клітин полягає у реабсорбції (зворотному всмоктуванні) з первинної сечі води, електролітів, глюкози, білків та інших корисних для організму речовин. Специфічною морфологічною ознакою цих клітин є присутність на їхній апікальній поверхні щільно розташованих мікроворсинок, сукупність яких отримала назву щіткової облямівки. Остання значно збільшує площу поверхні всмоктування, підвищуючи ефективність функціонування проксимальних трубочок.

Клітини Промієлоцити (анг. Promyelocytes) – клітини-попередниці мієлоцитів у процесі гранулоцитопоезу; утворюються з мієлобластів; характерною морфологічною ознакою цих клітин є азурофільна цитоплазматична зернистість, яка поступово редукується на пізніших фазах гранулоцитопоезу; у промієлоцитів специфічна зернистість відсутня, що унеможливорює ідентифікацію їхніх нейтрофільних, еозинофільних та базofilних ліній.

Клітини проміжні (анг. Intermediate cells) – (1) малодиференційовані клітинні елементи крипт (залоз) Ліберкюна тонкої кишки; (2) третій тип клітин судинної смуги завиткової протоки внутрішнього вуха; (3) третій тип (правдоподібно, неактивних) клітин прищитоподібних залоз; (4) третій тип клітин у складі смакових бруньок. У складі багатошарових епітеліїв проміжні клітини є перехідною клітинною формою між базальними і поверхневими клітинами. Функції переважної більшості проміжних клітин залишаються нез'ясованими.

Клітини Пропріоцептивні первинні сенсорні нейрони (анг. Proprioceptive primary sensory neurons) – забезпечують відчуття власного руху, сили та

положення тіла у просторі. Пропріоцепція опосередковується пропріорецепторами – механо-сенсорними нейронами, чутливі нервові закінчення яких розташовані в м'язах (м'язові веретена), сухожиллях (сухожильні органи Гольджі), і суглобах. Пропріоцептивні сигнали передаються в центральну нервову систему, де вони інтегруються з інформацією від інших сенсорних систем, таких як зорова та вестибулярна системи, щоб створити загальне уявлення про положення тіла, рух і прискорення. Сенсорний зворотний зв'язок від пропріорецепторів важливий для стабілізації положення та координації рухів тіла.

Клітини проток підшлункової залози (анг. Pancreatic ductal cells) – протокова система підшлункової залози включає центроацинозні клітини, які за межами ацинусів переходять у вставні, внутрішньочасточкові, міжчасточкові, додаткову і головну панкреатичні протоки; остання після злиття із загальною жовчною протокою впадає у дванадцятипалу кишку. По мірі збільшення діаметра проток, змінюється будова епітелію, що їх утворює: від одношарового плоского центроацинозних і позаацинозних вставних проток, до кубоїдного у внутрішньочасточкових протоках, стовпчастого – у міжчасточкових, та багатшарового кубоїдного – у прикінцевому сегменті головної панкреатичної протоки. Окрім доставки синтезованих ацинарними клітинами ферментів до дванадцятипалої кишки, панкреатична протокова система виконує іншу важливу функцію – продукує збагачену бікарбонатами (HCO_3^-) рідину (1.0-1.5 літра за добу), яка нейтралізує кислотність хімуса, що надходить зі шлунку до дванадцятипалої кишки, створюючи в останній середовище, оптимальне для дії панкреатичних ензимів. Секреція води і бікарбонат-іонів пов'язана виключно з центро- та позаацинозними клітинами вставних проток, чия активність стимулює секретин – гормон дифузної нейро-ендокринної системи (DNES).

Клітини Пуркін'є (анг. Purkinje cells) – великі грушоподібні нейрони другого шару кори мозочка. Дендрити цих клітин заходять у молекулярний шар, а аксони – єдині відростки, які покидають кору мозочка, а отже, відповідальні за функції мозочка – координацію рухів тіла, підтримання рівноваги та тону м'язів. Кожна клітина Пуркін'є отримує та інтегрує інформацію, яка надходить по сотнях тисяч збудливих і гальмівних синапсів від інших клітин мозочка.

Клітини пухирчастої залози (син. Клітини сім'яних пухирців; анг. Seminal vesicle cells) – псевдобагатшаровий епітелій, яким вистелений внутрішній простір пухирчастої залози; включає низькі стовпчасті або кубоїдної форми головні клітини, та нечисленні округлі базальні клітини. Головні клітини продукують компоненти секрету, базальні клітини є малодиференційованими

стовбуровими клітинами. Секрет пухирчастої залози – білувато-жовта в'язка субстанція, яка містить фруктозу, амінокислоти, аскорбінову кислоту, фібриноген і простагландини, під час еякуляції долучається до сперми (складає 70% її об'єму); фруктоза служить основним джерелом живлення сперматозоїдів під час їхнього руху по жіночих статевих шляхах в напрямі яйцеклітини.

Клітини пучкової зони (син. Спонгіоцити; англ. Zona fasciculata cells, Spongiosocytes) – утворюють середню, найширшу зону (65-80%) кори надниркових залоз. Представлена тонкими довгими тяжами клітин спонгіоцитів, які розмежовані фенестрованими гемокапілярами. Цитоплазма спонгіоцитів заповнена великою кількістю ліпидовмісних везикул, що надає цим клітинам характерного губчастого вигляду. Спонгіоцити продукують кортизол – глюкокортикоїдний гормон, який регулює метаболізм вуглеводів: стимулює глюконеогенез у різноманітних органах та синтез глікогену у печінці. Окрім того, кортизол пригнічує імунітет, може індукувати іммобілізацію ліпідів та протеоліз м'язів. Секреторну активність спонгіоцитів регулює адренкортикотропний гормон (АКТГ) аденогіпофіза.

Р

Клітини регенераторні (англ. Regenerative cells) – стовбурові клітини, які забезпечують фізіологічну та репаративну регенерацію епітелію слизової оболонки шлунково-кишкового тракту. Внаслідок високої проліферативної активності потомки цих клітин упродовж 5-7 днів цілковито заміщають епітеліальне вистелення шлунку, тонкої та товстої кишки. Локалізація: (1) у шлунку – між шийковими мукоцитами залоз дна і тіла шлунку; (2) у тонкій кишці – в глибині крипт (залоз Ліберкюна) – поблизу від клітин Панета; (3) у товстій кишці – біля дна крипт – між келихоподібними клітинами.

Клітини резервні (англ. Reserve cells) – темні сперматогонії А типу, які не вступили у мітотичний цикл – стовбурові клітини сперматогенезу. Рідко поділяються, мають високу резистентність до радіаційного опромінення. Після мітотичного поділу (асиметричний мітоз) одна клітина залишається у пулі резервних клітин, інша (світла сперматогонія А типу) – під впливом тестостерону – вступає у серію мітотичних поділів, у результаті яких частина потомства залишається світлими сперматогоніями А типу, інша – під назвою сперматогоній В типу – вступає у наступні фази сперматогенезу.

Клітини Ретикулоцити (англ. Reticulocytes) – передостання клітинна форма у гістогенетичному ряді еритропоезу. Нагадують зрілі еритроцити; при забарвленні брильянтовим крезиловим синім у заповненій гемоглобіном цитоплазмі

виявляється специфічна зернистість – залишки гранулярної цитоплазматичної сітки. У периферичному кровоплині ретикулоцити становлять 1% від усіх еритроцитів.

Клітини ретикулярні (анг. Reticular cells) – загальна назва клітин зірчастої форми, які сполучаються між собою з утворенням сітчастих структур і спільно з продукованими цими ж клітинами ретикулярними волокнами формують строму органів кровотворення та імунного захисту. Розрізняють: (1) адвентиційні ретикулярні клітини; (2) епітеліальні ретикулярні клітини тимуса; (3) зірчасті ретикулярні клітини селезінки; (4) ретикулярні клітини лімфатичних вузлів. Усі вищезначені різновиди ретикулярних клітин характеризуються певними морфо-функціональними особливостями. Див. також Клітини зірчасті.

Клітини ретикулярні адвентиційні (анг. Adventitial reticular cells) – спрямовують свої листкоподібні відростки всередину острівців гемопоезу червоного кісткового мозку, охоплюючи ними синусоїдні гемокапіляри, а також дозріваючі клітини крові; стосовно останніх виконують роль клітин-доглядальниць (див. вище), забезпечуючи опору, мікрооточення, продукуючи ретикулярні волокна та низку цитокінів (ІЛ-5, ІЛ-7).

Клітини ретикулярні епітеліальні тимуса (анг. Epithelial reticular cells) – у залежності від функціональної спеціалізації розрізняють шість типів цих клітин. Їхні основні функції: створення умов для дозрівання попередниць Т лімфоцитів – набуття ними імунологічної толерантності – уміння відрізнити власні антигени організму від сторонніх, носії яких підлягатимуть знищенню; елімінація попередниць Т-лімфоцитів, не здатних відрізнити «своє від чужого»; формування гемато-тимусного бар'єру; утворення тимусних тілець Гассала. На відміну від інших видів ретикулярних клітин, які розвиваються із клітин мезенхіми, епітеліальні ретикулярні клітини тимуса походять від ендодермальних зачатків, а саме, з 3-4 пар ротоглоткових кишень зародка.

Клітини ретикулярні зірчасті селезінки (анг. Reticular stellate cells of spleen) – у складі тяжів Більота видовжені цитоплазматичні відростки цих клітин огортають пучки ретикулярних волокон, ізолюючи їх від контакту з тромбоцитами, убезпечуючи цим від можливої коагуляції останніх. У складі венозних синусів селезінки ретикулярні клітини спільно з ретикулярними волокнами та пасмами базальної мембрани виконують функцію відсутніх там перицитів чи гладких міоцитів: забезпечують впорядковане розміщення веретенотподібних ендотеліоцитів з належними щілинними проміжками між ними.

Клітини ретикулярні зірчасті лімфатичних вузлів (анг. Reticular stellate cells of lymph nodes) – спільно з ретикулярними волокнами формують ретикулярну строму лімфатичних вузлів: видовжені цитоплазматичні відростки ретикулярних клітин огортають пучки ретикулярних волокон, ізолюючи їх від контакту з лімфоцитами. Окрім підтримувальної функції ретикулярні клітини синтезують фактори хемотаксису лімфоцитів і дендритних клітин. У складі мозкової речовини лімфатичних вузлів спільно з макрофагами і ретикулярними волокнами розтягують просвіт мозкових синусів, утворюючи сітчасту структуру, яка гальмує вільний потік лімфи і посилює її фільтрацію.

С

Клітини S (анг. S cells) – клітини дифузної нейроендокринної системи шлунково-кишкового тракту. Локалізовані в слизовій оболонці тонкої кишки. Продукують секретин – гормон, що стимулює секрецію збагаченого бікарбонатами панкреатичного соку.

Клітини сателітні м'язів (анг. Satellite muscular cells, Myosatellite cells) – клітини-попередниці скелетних м'язових волокон. Дрібні мультипотентні клітини, які у дорослому організмі локалізуються між зовнішньою пластинкою (базальною мембраною) і сарколемою міосимпластів. Забезпечують здатність скелетних м'язів до фізіологічної та репаративної регенерації.

Клітини сателітні нервових гангліїв (анг. Satellite ganglionic cells) – дрібні гліальні клітини, що ними оточені перикаріони псевдоуніполярних нейронів спинномозкових (сенсорних) гангліїв. Нагадують астроцити органів центральної нервової системи, забезпечують стабільність нейронального мікрооточення. Сателітні клітини периферичної нервової системи дуже чутливі до пошкоджень і можуть спричиняти виникнення патологічних больових відчуттів.

Клітини світлі мерокринових (еккринових) потових залоз (анг. Clear cells of eccrine sweat glands) – продукують водянистий, збагачений електролітами секрет; у цитоплазмі відсутні секреторні гранули, містяться значні включення глікогену.

Клітини світлі жовчного міхура (анг. Clear cells of gallbladder) – див. Холецистоцити.

Клітини світлі щитоподібної залози (анг. Clear cells of thyroid gland) – див. Тироцити С.

Клітини Себоцити (анг. Sebocytes) – секреторні клітини сальних залоз шкіри. Містять численні ліпідні включення, секрецію здійснюють за голокриновим типом. Різновидами себоцитів є секреторні клітини залоз Мейбомія та Цейса повік.

Клітини септальні (анг. Septal cells) – пневмоцити II типу, які локалізуються в міжальвеолярній сполучній тканині легень.

Клітини Середні шипуваті нейрони (син. Остисті проєкційні нейрони; анг. Medium spiny neurons) – ГАМК-ергічні інгібіторні клітини, що представляють 95% нейронів у смугастому тілі мозку людини, структурі базальних гангліїв. Середні шипуваті нейрони мають два первинні фенотипи: тип 1 прямого шляху, та тип 2 непрямого шляху. Більшість означених вище нейронів смугастого тіла містять лише рецептори дофаміну типу 1 або 2, але окрема субпопуляція демонструє обидва фенотипи.

Клітини серозні (син. Сероцити; анг. Serous cells) – залозисті клітини, які продукують серозний (збагачений білками) секреторний матеріал. Цитоплазма забарвлюється базофільно, в апікальній частині містить секреторні гранули. Розрізняють: (1) серозні клітини стравоходу; (2) серозні клітини респіраторного епітелію; (3) серозні клітини слинних залоз.

Клітини серозні стравоходу (анг. Esophageal serous cells) – входять до складу власних залоз стравоходу; продукують профермент пепсиноген та лізоцим, що має антибактеріальні властивості.

Клітини серозні респіраторного епітелію (анг. Respiratory epithelium serous cells) – складають 3% епітеліального вистелення повітроносних шляхів. Стовпчасті клітини, на апікальній поверхні містять мікрроворсинки, а в апікальній частині цитоплазми – електроннощільні секреторні гранули. Функція не встановлена. Їх існування як самостійної клітинної популяції у складі дихальних шляхів визнається не всіма морфологами.

Клітини серозні слинних залоз (анг. Salivary glands serous cells) – клітини великих (привушна, підщелепна, під'язикова) та малих (залози фон Ебнера язика) слинних залоз. Продукують альфа-амілазу та лізоцим.

Клітини Сертолі (анг. Sertoli cells) – клітини у складі звивистих сім'яних трубочок яєчка. Складають опору та мікрооточення для сперматогенних клітин: синтезують андроген-зв'язувальний білок, утилізують залишки цитоплазми

сперматид, формують гемато-тестикулярний бар'єр; в ембріональному періоді синтезують анти-Мюллерівську інгібіторну субстанцію, яка обумовлює розвиток статевих системи за чоловічим типом.

Клітини серцевих вад (анг. Heart failure cells) – клітини у складі альвеол легень, що накопичують гемосидерин. З'являються при застої крові в легенях внаслідок серцевої недостатності (мітральний стеноз).

Клітини сино-атріального вузла (анг. Sino-Atrial node cells, SA node cells) – див. Клітини міокарда пейсмейкери.

Клітини синовіальні (син. Синовіоцити; анг. Synovial cells) – клітини синовіальної оболонки суглобів. Розрізняють синовіоцити типу А та В.

Клітини синовіальні типу А (анг. Type A synovial cells, Macrophage-like synovial cells) – клітини поверхневого вистелення суглобової капсули; мають макрофагічну природу, забезпечують фагоцитоз продуктів розпаду компонентів суглоба.

Клітини синовіальні типу В (анг. Type B synovial cells, Fibroblast-like synovial cells) – клітини поверхневого вистелення суглобової капсули; подібні до фібробластів, забезпечують фізіологічну та репаративну регенерацію суглобової капсули.

Клітини системи фагоцитарних мононуклеарів (анг. Mononuclear phagocytic system) – клітини моноцитарно-макрофагічного генезу. Включають моноцити крові, макрофаги-гістіоцити сполучної тканини, альвеолярні та перитонеальні макрофаги, клітини Купфера печінки та Кащенко-Гофбауера плаценти, клітини Лангерганса епідермісу, остеокласти та хондрокласти кістки та хряща, мікроглію центральної нервової системи

Клітини сітчастої зони (анг. Zona reticularis cells) – локалізовані у найглибшій, прилеглий до мозкової речовини, сітчастій зоні кори наднирників. Клітини сітчастої зони дещо менші та більш інтенсивно забарвлені у порівнянні з клітинами пучкової зони; їх число складає до 10% клітинних елементів кори. Тяжі цих клітин, розмежовані гемокапілярами, формують мереживну сітку. Продуктом синтетичної діяльності клітин сітчастої зони є дегідроепіандростерон – прогормон, який після надходження у кров поглинається яєчками і яєчниками, котрі конвертують його у чоловічий статевий гормон тестостерон значно потужнішої фізіологічної дії. Секреторну активність клітин сітчастої зони регулює адренокортикотропний гормон (АКТГ) аденогіпофіза.

Клітини слизові (син. Мукоцити; англ. Mucous cells) – продуценти слизового секрету. Включають: (1) келихоподібні клітини травного тракту та дихальних шляхів; (2) мукоцити великих (підщелепні, під'язикові) та переважної більшості малих слинних залоз; (3) клітини кардіальних, і, частково, власних залоз стравоходу; (4) поверхневі клітини слизової оболонки шлунку, шийкові мукоцити власних залоз шлунку, а також його пілоричних залоз; (5) мукоцити Бруннерівських залоз дванадцятипалої кишки; (6) клітини циркуманальних залоз прямої кишки; (7) клітини бульбоуретральних залоз та залоз Літтре чоловічого сечівника, залоз Бартоліна та залоз Скена жіночого сечівника.

Клітини слухові рецепторні (син. Волоскові клітини; англ. Auditory receptor cells, Hair cells) – сенсорно-епітеліальні клітини внутрішнього вуха, поділяються на вестибулоцити та кохлеоцити. Вестибулоцити локалізуються в ампульних гребенях, плямах маточки і мішечка; кохлеоцити – у спіральному органі Корті. З використанням механізму механо-електричної трансдукції (перетворення) забезпечують сприйняття звуків, лінійних та кутових прискорень, гравітаційну та вібраційну чутливість.

Клітини слъзових залоз (син. Лакримоцити; англ. Lacrimal gland cells, Lacrimocytes) – продуценти слъзової рідини. Епітелій слъзової залози складається з трьох основних типів клітин: ацинарних, протокових і міоепітеліальних. Первинний секреторний апарат представлений ацинарними клітинами, які складають до 80% клітинних елементів залози.

Клітини смакові рецепторні (англ. Taste bud receptor cells, Gustatory cells) – сенсорно-епітеліальні клітини у складі смакових бруднок язика та ротоглотки, життєвий цикл яких складає 7-10 діб. На апікальній поверхні містять мікроворсинки, у плазматичну мембрану яких вмонтовані смакові рецепторні білки – тастанти. Вони сприймають п'ять основних типів смакових подразнень: солоного, кислого, солодкого та гіркого смаку, а також смаку юамі (останній обумовлений подразненням глютаматних рецепторів).

Клітини соматотропні (англ. Somatotropes) – див. Клітини гіпофіза соматотропні.

Клітини Сперматиди (англ. Spermatids) – попередниці сперматозоїдів, що завершили процес диференціації, або дозрівання (завершили телофазу другого поділу мейозу). Містять гаплоїдний набір хромосом (у людини це 22 автосоми і одну статеву хромосому, або гоносому). У залежності від того буде це Х (жіноча) чи Y (чоловіча) статеві хромосома, сперматиди у процесі формування перетворюються відповідно на гінекоспермії (запліднена ними яйцеклітина дасть

початок зародку жіночої статі), та андроспермії, які при злитті з оотидою започаткують організм чоловічої статі. Процес перетворення сперматид на сперматозоїди має назву сперміогенезу.

Клітини сперматогенні (анг. Spermatogenic cells) – проміжні клітинні форми сперматогенезу. Включають сперматогонії, первинні сперматоцити, вторинні сперматоцити, сперматиди та сперматозоїди.

Клітини Сперматогонії (анг. Spermatogonia) – найменш диференційовані клітинні елементи сперматогенезу. Містять диплоїдний набір хромосом. Локалізуються у базальному шарі звивистих сім'яних трубочок яєчка. З початком статевого дозрівання під впливом тестостерону вступають у клітинний цикл. Розрізняють три типи сперматогоній: темні сперматогонії А типу (резервні клітини, дуже рідко проліферують); світлі сперматогонії А типу (під впливом тестостерону вступають у мітоз, в результаті якого частина новоутворених клітин залишається у форматі клітин-попередниць, а інша частина трансформується у сперматогонії В типу, які вступають у наступні фази сперматогенезу).

Клітини Сперматозоїди (анг. Spermatozoa) – морфологічно зрілі чоловічі статеві клітини, які утворюються в результаті сперматогенезу, а точніше, після завершення його останньої фази – фази формування, або сперміогенезу. При цьому в результаті формотворчих процесів відбувається ущільнення (компактизація) ядра, утворення акросоми (похідного елемента від комплексу Гольджі, що забезпечуватиме пенетрацію захисних оболонок навколо яйцеклітини), формування хвостового сегменту (рухового комплексу сперматозоїда), мітохондріальної піхви (енергетичного елемента), усунення (екзоцитоз) надлишків цитоплазми сперматид, а також руйнування міжклітинних цитоплазматичних містків (вивільнення сперматозоїдів із сукупності, або синцитію).

Клітини Сперматоцити вторинні (анг. Secondary spermatocytes) – короткоживучі проміжні клітинні форми сперматогенезу; після завершення другого поділу мейозу перетворюються на сперматиди, котрі містять гаплоїдний (половинний) набір хромосом, кожна з яких складається лише з однієї хроматиди. Клітинні елементи, що утворюються упродовж кожного з етапів сперматогенезу, залишаються зв'язані між собою міжклітинними містками, утворюючи сукупність, або синцитій.

Клітини Сперматоцити первинні (анг. Primary spermatocytes) – утворюються в результаті мітотичного поділу сперматогоній В типу. Містять диплоїдний набір хромосом, переходять з базального компартменту сім'яних трубочок у їхній

адлюменальний компартмент. Після завершення першого поділу мейозу перетворюються на вторинні сперматоцити. У профазі першого поділу мейозу, який у людини триває 22 доби, відбувається складна перебудова генетичного апарату клітини, яка описується чотирма термінами: лептотена, зиготена, пахітена, диплотена, діакінез. Під час діакінезу відбувається обмін гомологічними ділянками хромосом (кросинговер, або кросовер). Пройшовши через наступні фази першого поділу мейозу (метафазу I, анафазу I та телофазу I) первинні сперматоцити перетворюються на вторинні сперматоцити.

Клітини Спільні лімфоїдні клітини-попередниці (анг. Common lymphoid progenitor cells) – мультипотентні клітини, здатні диференціюватися в Т-, В-лімфоцити та НК-клітини. Вважають, що останні є попередницями Т-лімфоцитів. Морфологічно як стовбурові, так і клітини-попередниці різних рівнів – аж до уніпотентних попередниць гемопоєзу – подібні до великих лімфоцитів.

Клітини Спільні мієлоїдні клітини-попередниці (анг. Common myeloid progenitor cells) – мультипотентні клітини, що дають початок двом клітинним лініям гемопоєзу: (1) клітинам-попередницям еритроцитів та мегакаріоцитів; та (2) клітинам-попередницям гранулоцитів і моноцитів. З першої популяції мультипотентних клітин-попередниць розвиваються уніпотентні клітини-попередниці еритроцитів та мегакаріоцитів. З другої – уніпотентні клітини-попередниці моноцитів, еозинофілів, базофілів, мастоцитів, нейтрофілів та дендритних клітин.

Клітини сполучної тканини (анг. Connective tissue cells) – фібробласти, адипоцити, ендотеліоцити, адвентиційні клітини, перицити (клітини Руже) – резидентні клітини; макрофаги, мастоцити (клітини Ерліха), плазмоцити, Т- і В-лімфоцити, нейтрофільні гранулоцити – мандрівні клітини.

Клітини Спонгіоцити (анг. Spongocytes) – клітини пучкового шару кори надниркових залоз. Свою назву отримали через значний вміст у цитоплазмі дрібних пухирців (везикул), вміст яких екстрагується при виготовленні гістологічних препаратів, внаслідок чого клітини набувають характерного вигляду, що нагадує губку. Під впливом адренкортикотропного гормону (АКТГ) гіпофіза спонгіоцити синтезують глюкокортикоїдні гормони кортизол та кортикостерон, котрі регулюють метаболізм вуглеводів, ліпідів та білків, а також мають протизапальну дію. Спонгіоцити у своїй сукупності складають близько 80% паренхімних клітин кори наднирників.

Клітини статеві (син. Кл гермінативні, Гамети; анг. Germinative cells, Gametes) – сперматозоїди (чоловічі) та ооцити (жіночі) статеві клітини. Обидва різновиди

статевих клітин містять гаплоїдний (половинний) набір хромосом, який у людини становить 23 хромосоми (з них 22 автосоми і одна гоносома – статеві хромосоми – X- у жінок, та X- або Y- у чоловіків. При злитті жіночої і чоловічої гамети виникає новий організм – зигота, а відтак – ембріон (зародок) і плід.

Клітини стовбурові (анг. Stem cells) – включають дві категорії клітин: ембріональні стовбурові клітини (анг. Embryonic Stem Cells, ESCs) – плюрипотентні клітини, які утворилися з внутрішньої клітинної маси зародка на стадії бластоцисти, та стовбурові клітини дорослого організму (анг. Adult Stem Cells, ASCs), що знаходяться у зрілих тканинах. Основними властивостями ембріональних стовбурових клітин є їхня здатність до самовідтворення та можливість дати початок усім зародковим шарам організму (плюрипотентність). Стовбурові клітини дорослого організму діють як репараційна система, відновлюючи та підтримуючи потрібну кількість спеціалізованих клітин.

Клітини стовбурові гемопоєзу (син. Плюрипотентні стовбурові клітини; анг. Hemopoietic stem cells, Pluripotent stem cells) – найменш диференційовані, здатні до самовідновлення клітинні елементи системи гемопоєзу, які служать джерелом утворення всіх формених елементів крові. Містяться в червоному кістковому мозку; дають початок двом лініям частково диференційованих (напівстовбурових) клітин: (1) спільним мієлоїдним клітинам-попередницям; та (2) спільним лімфоїдним клітинам-попередницям.

Клітини стовбурові канта рогівки (син. Клітини стовбурові корнео-лімбальні; анг. Corneolimbic stem cells) – локалізуються у рогівково-склеральному сполученні. Забезпечують фізіологічну і репаративну регенерацію переднього епітелію рогівки (час його повного оновлення становить приблизно 7 днів); слугують бар'єром, який запобігає міграції епітеліальних клітин кон'юнктиви на поверхню рогівки.

Клітини стромальні ендометрію (син. Інтерстиційні клітини ендометрію; анг. Stromal cells, Interstitial cells of endometrium) – клітинні елементи інтерстиційної сполучної тканини слизової оболонки матки, які під впливом трофобласта бластоцисти перетворюються на збагачені глікогеном децидуальні клітини, котрі забезпечують живлення зародка в часі його імплантації (вростання в ендометрій).

Клітини стромальні яєчника (син. Інтерстиційні клітини яєчника; анг. Ovarian stromal cells, Ovarian interstitial cells) – клітинні елементи пухкої сполучної тканини, що заповнюють простори між фолікулами різного ступеня зрілості, жовтими та білуватими тілами яєчників.

Клітини Судорифероцити (анг. Sweat gland cells) – секреторні клітини потових залоз. Розрізняють світлі і темні судорифероцити. Секрецію здійснюють за мерокриновим або апокриновим типом.

Т

Клітини Таніцити (анг. Tanocytes) – специфічні клітини епендимної глії, що вистилає III та IV шлуночки мозку. Відростки таніцитів проникають у гіпоталамус, закінчуючись поблизу нейросекреторних клітин та судин мікроциркуляторного русла. Вважають, що ці клітини забезпечують безпосередній зв'язок між ліквором (цереброспінальною рідиною) та гіпоталамо-гіпофізарною гормональною віссю.

Клітини теки оваріальних фолікулів (анг. Theca cells) – клітинні елементи сполучнотканинної оболонки навколо вторинних, зрілих, постовуляторних та атретичних фолікулів яєчника. Розрізняють клітини внутрішньої теки та клітини зовнішньої теки: в останній містяться кровоносні судини. Під впливом лютеїнізуючого гормону аденогіпофіза клітини внутрішньої теки перетворюються на тека-лютеоцити жовтого тіла; синтезують прогестерон, естрогени та андрогени.

Клітини темні внутрішнього вуха (анг. Dark cells of inner ear) – локалізуються у складі епітеліального вистелення безрецепторних ділянок маточки і мішечка внутрішнього вуха; спільно з маргінальними клітинами судинної смужки завиткової протоки забезпечують високий вміст K^+ у ендолімфі.

Клітини темні еккринових потових залоз (анг. Dark cells of eccrine sweat glands, Mucoid cells) – входять до складу секреторних відділів потових залоз; мають незвичну форму – розширену апікальну частину та звужену базальну; продукують слизовий секрет.

Клітини темні смакових бруньок (анг. Dark cells of taste buds) – малодиференційовані клітинні елементи смакових бруньок. Утворюються при вступі у диференціацію стовбурових базальних клітин. Існують протягом 7-10 діб, після чого перетворюються на світлі клітини.

Клітини Тендиноцити (анг. Tendinocytes) – клітини фібробластичного походження у складі щільної оформленої сполучної тканини, зокрема, сухожиль. Видовжені ядра цих клітин орієнтовані довгими осями уздовж паралельно орієнтованих пучків колагенових волокон, які огорнені складками цитоплазми тендиноцитів.

Клітини Тимоцити (анг. Thymocytes) – розміщені на периферії часточок тимуса імунонекомпетентні Т-лімфоцити; утворюються в результаті проліферації лімфобластів у червоному кістковому мозку, звідки з кровоплином досягають тимуса, де відбувається процес їхньої диференціації та набуття імунної компетентності. Оскільки не містять на своїй поверхні ані CD4, ані CD8 молекул, отримали назву подвійно негативних Т-клітин.

Клітини тиротропні (анг. Thyrotropes) – див. Клітини гіпофіза тиротропні.

Клітини Тироцити С (син. Кальцитоніноцити, Парафолікулярні клітини, Світлі клітини щитоподібної залози; анг. Thyrocytes C, Calcitoninocytes, Parafollicular cells, Clear cells of thyroid gland) – ендокриноцити щитоподібної залози, які локалізуються на периферії тироїдних фолікулів; синтезують кальцитонін – гормон, що знижує рівень кальцію в крові шляхом його депонування у кістковій тканині, і є антагоністом парат-гормону, синтез якого здійснюють клітини прищитоподібних залоз.

Клітини Тироцити Т (син. Фолікулярні клітини; анг. Thyrocytes T, Follicular cells) – ендокриноцити щитоподібної залози, з яких побудована стінка фолікулів щитоподібної залози; синтезують тироксин і трийодотиронін (відповідно Т4 і Т3) – гормони, які регулюють основний обмін організму; в ембріональному періоді впливають на розвиток нервової системи.

Клітини тонкого сегменту петлі Генле (анг. Loop of Henle thin segment cells) – тонкий сегмент петлі Генле вистелений одношаровим плоским епітелієм, містить низхідну та висхідну частини. Низхідна частина проникна для води, але не для солей; проникність значною мірою залежить від концентрації аквапорину 1 в плазмалемі епітеліоцитів.

Клітини тотипотентні (син. Омніпотентні клітини; анг. Totipotent cells, Omnipotent cells) – здатні з однієї клітини багатоклітинного організму давати початок цілому новому організму. У людини тотипотентними є зигота та клітини, що утворюються внаслідок кількох перших її поділів (до стадії морули). На відміну від плюрипотентних клітин, які здатні диференціюватись у будь-який тип клітин лише дорослого організму, тотипотентні клітини мають здатність утворювати також і позазародкові органи, зокрема, плаценту.

Клітини Трихоцити (анг. Trichocytes) – спеціалізовані епітеліальні клітини, з яких утворюються тканини з високою механічною стійкістю – волосся та нігті. Їх ідентифікують за експресією білків «твердого» кератину; останні містять велику

кількість амінокислоти цистеїну, яка забезпечує хімічне зшивання цих білків з утворенням міцного матеріалу, що лежить в основі структури волосся та нігтів. Подібно до субпопуляцій кератиноцитів, які розрізняють у процесі зроговіння епідермісу, виявляють наступні різновиди тріхоцитів: (1) клітини мозкової частини кореня волосини; (2) клітини її кіркової частини; (3) клітини її кутикули; (4) клітини шару Гакслі внутрішньої волоссяної піхви; (5) клітини шару Генле; (6) клітини зовнішньої волоссяної піхви. Одним із наслідків заміни кератогіаліну на трихогіалін є не відшарування поверхневого шару клітин, як це має місце у процесі кератинізації епідермісу, а протилежний ефект – ущільнення і зміцнення поверхневих клітинних дериватів волосся і нігтів.

У

Клітини уніполярні щіточкові (анг. Unipolar brush cells) – це клас збуджувальних глутаматергічних інтернейронів, які знаходяться в зернистому шарі кори мозочка, а також у домені зернистих клітин кохлеарного ядра. Мають перикаріон округлої або овальної форми з одним коротким дендритом, який закінчується щіточкоподібним пучком коротких дендриолів: останні є суто специфічними структурами щіточкових клітин, які беруть участь в утворенні клубочків мозочка. Уніполярні щіточкові клітини у поєднанні з вестибулярними волокнами інтегрують сигнали, пов'язані з орієнтацією голови у просторі, що модулює рефлексорну поведінку.

Клітини уніпотентні стовбурові (анг. Unipotent stem cells) – здатні у результаті диференціації давати початок лише одному типу клітин, залишаючи за собою можливість до поновлення власної популяції (наприклад, стовбурові чоловічі статеві клітини здатні до генерації сперматозоїдів, епідермальні стовбурові клітини – до генерації кератиноцитів епідермісу). Уніпотентні стовбурові клітини утворюються з мультипотентних стовбурових клітин. Прикладом останніх можуть слугувати клітини мезенхіми, здатні диференціюватися у клітини сполучної, хрящової, кісткової, м'язової та жирової тканини. Загалом розрізняють чотири типи стовбурових клітин: гемопоезу (кровотворення), мезенхімні, нервові та епітеліальні.

Ф

Клітини фагоцитарні (анг. Phagocytic cells) – «професійними фагоцитами» вважаються моноцити, макрофаги, нейтрофіли, дендритні клітини та мастоцити.

Клітини фалангові внутрішні (син. Клітини Дейтерса внутрішні; анг. Inner phalangeal cells, Inner Deiters cells) – різновид підтримувальних клітин спірального органа Корті. Характерною морфологічною особливістю цих клітин

є наявність довгого пальцеподібного випинання їхньої апікальної частини – так званої фаланги – яка фіксує внутрішні волоскові клітини у стабільному положенні в межах спірального органа, створюючи для них опору та мікрооточення.

Клітини фалангові зовнішні (син. Клітини Дейтерса зовнішні; англ. Outer phalangeal cells, Outer Deiters cells) – забезпечують підтримку базальних частин зовнішніх волоскових клітин спірального органа, а також чутливих нервових волокон завиткового нерва, що надходять до них з простору Ньюеля.

Клітини фібробласти (англ. Fibroblasts) – клітини-продуценти міжклітинного матриксу сполучних тканин. Розвиваються з клітин мезенхіми. Переважно мають веретеноподібну або відростчасту форму, добре розвинену гранулярну ендоплазматичну сітку, інші елементи апарату білкового синтезу. В якості окремих субпопуляцій клітин фібробластичного ряду розглядаються фібробласти пухкої сполучної тканини, фібробласти рогівки, фібробласти ретикулярної сполучної тканини кісткового мозку.

Клітини фіброцити (син. Тендиноцити; англ. Fibrocytes, Tendinocytes) – дефінітивні форми клітин фібробластичного ряду: овальні ядра цих клітин оточені невеликою кількістю цитоплазми з редукованим синтетичним апаратом. Ядра фіброцитів можна побачити між пучками колагенових волокон у складі щільної волокнистої оформленої сполучної тканини. Фіброцити у складі сухожиль отримали другу назву – тендиноцитів.

Клітини фолікулярні (англ. Follicular cells) – див. гасло Тироцити Т.

Клітини фолікулярно-зірчасті (англ. Foliculostellate cells) – несекреторні клітини аденогіпофіза; мають зірчасту форму, своїми відростками взаємодіють з аналогічними клітинами свого мікрооточення, утворюючи щілинні контакти. Вважаються поліфункціональними клітинними елементами, з якими пов'язують наступні функції: (1) фагоцитоз; (2) механічне підтримання ендокриноцитів; (3) стимулювання секреторної активності хромофільних клітин; (4) служать пулом малодиференційованих стовбурових клітин дистальної частки гіпофіза.

Клітини фолікулярні яєчників (англ. Ovarian follicular cells) – формують мікрооточення – зернисту зону, яйценосний горбик та променисту корону у складі оваріальних (яєчникових) фолікулів. Синтезують естрогени; під дією лютеїнізуючого гормону гіпофіза конвертуються у лютеоцити жовтого тіла.

Клітини фоторецепторні (анг. Photoreceptor cells) – сукупність світлочутливих клітин сітківки ока, які забезпечують сприйняття світлових променів (зорові відчуття). Включають фоторецепторні паличкові та колбочкові нейрони: перші забезпечують чорно-біле світлосприйняття (зір у сутінках), останні – кольоровий зір.

Клітини фоторецепторні паличкові (син. Палички; анг. Photoreceptor rod cells) – біполярні фотосенсорні нейрони сітківки ока. Видозмінені дендрити цих клітин містять зовнішній сегмент, що утворений мембранними дисками з інтегральним фотосенсорним білком родопсином; забезпечують чорно-біле світлосприйняття (зір у сутінках). Перикаріони фоторецепторних нейронів розміщені у зовнішньому ядерному шарі, а аксони надходять у зовнішній сітчастий шар, де утворюють синаптичні контакти з дендритами біполярних асоціативних нейронів сітківки.

Клітини фоторецепторні колбочкові, чутливі до синього світла (анг. Photoreceptor blue-sensitive cone cells) – зовнішній сегмент дендрита утворений напівдисками, в мембрани яких вмонтований інтегральний білок йодопсин, чутливий до світлових променів з довжиною хвилі 445 нм (синій колір спектру). Спільно з двома іншими типами колбочок (чутливих до зеленого та червоного кольорів спектру) забезпечують кольорове світлосприйняття. Всі інші структурні компоненти колбочок подібні, хоча і не ідентичні, до аналогічних структур паличкових нейронів.

Клітини фоторецепторні колбочкові, чутливі до зеленого світла (анг. Photoreceptor green-sensitive cone cells) – відрізняються від фоторецепторних нейронів чутливих до синього світла лише різною чутливістю йодопсину до різних кольорів спектру: для фоторецепторів чутливих до зеленого світла оптимальними для сприйняття є промені з довжиною хвилі 535 нм.

Клітини фоторецепторні колбочкові, чутливі до червоного світла (анг. Photoreceptor red-sensitive cone cells) – для фоторецепторів чутливих до червоного світла оптимальними для сприйняття є промені з довжиною хвилі 570 нм.

Клітини Фотосенсорні гліюцити сітківки (анг. PhotoSensitive Retinal Glial Cells, PSRGCs) – різновид клітин гангліонарного шару сітківки ока, які складають 2-3% від загальної кількості гангліонарних клітин. Синтезують меланопсин, близький за будовою до опсинів паличок і колбочок. Ці клітини надсилають відростки до супрахіазматичних ядер гіпоталамуса і шишкоподібної залози – структур, які забезпечують циркадний (24 години) ритм організму, контактують з горизонтальними і амакринними нейронами сітківки, сигналізуючи про стан

зовнішнього освітлення. Окрім того, означені клітини впливають на діаметр зіниці у залежності від зовнішнього освітлення.

Х

Клітини хеморецепторні гломусні каротидного тіла (анг. Chemoreceptor glomus cells of carotid body) – див. Клітини гломусні.

Клітини холангіоцити (анг. Cholangiocytes) – формують епітеліальне вистелення жовчних шляхів – починаючи від каналців Герінга та холангіол і закінчуючи загальною жовчною протокою. Мають овоїдну або кубоїдну форму. Вважаються малодиференційованими клітинними елементами: у складі холангіол здатні до проліферації та трансформації на гепатоцити.

Клітини холецистоцити (син. Холангіоцити; анг. Cholecystocytes, Cholangiocytes) – формують епітеліальне вистелення жовчного міхура; включають два типи клітин: чисельніші світлі клітини (анг. Clear cells of gallbladder) та менш чисельні щіточкові клітини (анг. Brush cells). Світлі клітини поєднують функції всмоктування води та електролітів (концентрацію жовчі) з секрецією муцинів (мають цитопротекторні властивості). Щіточкові клітини відіграють роль хеморецепторів – моніторять склад жовчі.

Клітини хондробласти (анг. Chondroblasts) – низькодиференційовані клітинні елементи хрящової тканини. Мають мезенхімне походження, продукують міжклітинний матрикс хрящової тканини. Здатні до проліферації, у результаті якої утворюються ізогенні групи хондроцитів, що забезпечують інтерстиційний ріст хряща.

Клітини хондрогенні (анг. Chondrogenic cells) – низькодиференційовані клітини, що походять із мезенхіми і є попередниками хондробластів. Локалізуються у глибокому клітинному шарі перихондрію, забезпечують апозиційний ріст хряща.

Клітини хондроцити (анг. Chondrocytes) – зрілі клітинні елементи хрящової тканини. Утворюються з хондробластів, які по мірі накопичення навколо них міжклітинного матрикса «замуровуються» у порожнинах – лакунах, і перетворюються на хондроцити. У відповідності до трьох різновидів хрящової тканини розрізняють три субпопуляції хондроцитів, а саме, хондроцити волокнистого, гіалінового та еластичного хряща.

Клітини хромафінні (анг. Chromaffin cells) – забарвлюються солями хрому. Утворюють мозкову речовину надниркових залоз. Близько 80% хромафінних

клітин становлять епінефроцити, котрі синтезують адреналін; 20% складають норепінефроцити, що синтезують норадреналін. Адреналін та норадреналін об'єднують під спільною назвою катехоламінів, які вважаються гормонами стресу.

Клітини хромофільні (анг. Chromophils) – клітини аденогіпофіза, які зафарбовуються гістологічними барвниками. Поділяються на ацидофіли, що мають спорідненість до кислотних барвників, та базофіли, які забарвлюються основними (лужними) барвниками.

Клітини хромофобні (анг. Chromophobes) – дрібні клітини аденогіпофіза, які не зафарбовуються гістологічними барвниками.

Клітини хрящової тканини (анг. Cartilage cells) – включають малодиференційовані хондрогенні клітини, хондробласти та хондроцити.

Ц

Клітини Цементобласти (анг. Cementoblasts) – продуценти зубного цементу. Розвиваються з внутрішніх клітин зубних мішечків. У сформованих зубах присутні лише у складі клітинного цементу, який міститься біля верхівок коренів, а також в ділянках біфуркації коренів багатокореневих зубів.

Клітини центрoацинозні (анг. Centroacinar cells) – клітини, локалізовані всередині кінцевих секреторних відділів (ацинусів) підшлункової залози, початкові сегменти протокової системи підшлункової залози. Разом з клітинам вставних проток, за поєднаного впливу секретину та ацетилхоліну продукують збагачену бікарбонатами серозну рідину з лужним рН, яка нейтралізує кислий хімуc, що надходить зі шлунку до 12-палої кишки. Так створюється слаболужне середовище, необхідне для функціонування травних ферментів панкреатичного соку.

Клітини центробласти (анг. Centroblasts) – В-лімфоцити, які локалізуються у темній зоні гермінативних центрів лімфатичних вузлів; активно проліферують, однак не експонують секреторних імуноглобулінів (sIgs).

Клітини центроцити (анг. Centrocytes) – В-лімфоцити гермінативних центрів лімфатичних вузлів; утворюються з центробластів: після експонування ними секреторних імуноглобулінів переміщуються до світлої базальної зони гермінативних центрів, де, контактуючи з дендритними клітинами, набувають імунної компетентності стосовно конкретних антигенів.

Клітини церумінозних залоз (анг. Ceruminous gland cells) – церумінозні залози – це спеціалізовані потові залози, локалізовані підшкірно у зовнішній третині зовнішнього слухового ходу. За будовою це прості, згорнуті, трубчасті залози, кінцеві секреторні відділи яких включають внутрішній шар секреторних клітин з апокриновим типом секреції, і зовнішній міоепітеліальний шар. Протоки залоз відкриваються біля коренів захисних волосків, що знаходяться у зовнішньому слуховому ході. В результаті змішування секрету церумінозних залоз зі шкірним салом і зроговілими лусочками епідермісу утворюється вушна сірка, яка підтримує еластичність барабанної мембрани, змашує та очищає зовнішній слуховий хід, забезпечує його водонепроникність, вбиває бактерії та служить бар'єром для сторонніх частинок (пилу, спор грибків тощо), покриваючи захисні волоски вуха та роблячи їх липкими; також має властивості репелента.

Клітини Цитотоксичні Т лімфоцити (анг. Cytotoxic T lymphocytes, CTLs, T killer cells) – експонують на поверхні CD3, CD8, TCRs, CD95L («рецептор смерті»), Fas/FasL; розпізнають і знищують сторонні клітини, пошкоджені або інфіковані вірусами клітини власного організму з відповідними патологічно зміненими епітопами. Руйнування клітин-мішеней може реалізуватися двома шляхами: (1) вмонтуванням молекул перфторинів у плазматичну мембрану ушкоджених вірусами клітин; трансфером до цитоплазми цих клітин молекул гранзимів, котрі індукують активацію каспаз з наступним апоптозом; (2) експонуванням на поверхні CTLs рецепторів Fas-лігандів («рецепторів смерті»), котрі ініціюють активацію ендогенних Fas молекул, які запускають механізм самознищення (апоптоз) клітин-мішеней. Після завершення апоптозу ушкоджених клітин цитотоксичні Т-лімфоцити придатні для повторного використання.

Ч

Клітини чутливі до болю (син. Ноцицептори; анг. Pain-sensitive primary sensory neurons) – сукупність спеціалізованих сенсорних нейронів, які опосередковують біль і щільно іннервують периферичні тканини, включаючи шкіру, суглоби, органи дихання та шлунково-кишковий тракт. Існують різні підгрупи ноцицепторів, які можуть реагувати на механічні, хімічні або термічні шкідливі подразники. Перикаріони первинних аферентних больових нейронів розташовані в гангліях дорсальних корінців спинного мозку і у трійчастих гангліях. Деякі з цих нейронів дають початок мієлінізованим аксонам (дельта-волокна А), інші – немієлінізованим аксонам (волокна С).

Клітини чутливі до високих температур (анг. Heat-sensitive primary sensory neurons) – представлені первинно чутливими нейронами, які входять до складу трійничних

гангліїв та гангліїв дорсальних корінців спинного мозку і мають немієлінізовані С-волокна з низькою швидкістю провідності. Топографія рецепторів високої температури ідентична з топографією холодкових рецепторів – рогівка, шкіра, язик, сечовий міхур; механізм активації однозначно не встановлений.

Клітини чутливі до дотиків (син. Дотикові клітини; англ. Touch-sensitive primary sensory neurons) – дотикові рецептори представлені у шкірі клітинами Меркеля (локалізовані у базальному шарі епідермісу, тільцями Мейснера (у сосочках дерми), тільцями Пачіні (на межі дерми з гіподермою), та кінцевими цибулинами Краузе (локалізація – суглоби, кон'юнктива, очеревина, статеві органи, субепітеліальна сполучна тканина ротової та носової порожнин). Первинно чутливі нейрони означених специфічних механорецепторів локалізовані у гангліях дорсальних корінців спинного мозку.

Клітини чутливі до низьких температур (англ. Cold-sensitive primary sensory neurons) – перикаріони чутливих до холоду нейронів розміщені у складі трійчастих гангліїв і гангліїв дорсальних корінців спинного мозку. Холодові рецептори містяться у рогівці, шкірі, язичі та у сечовому міхурі; вони представлені як немієлінованими С-волокнами з низькою швидкістю провідності, так і тонкі мієлінізовані дельта-волокна А з дещо вищою швидкістю провідності. Механізм активації нейронів під впливом зміни температури до кінця не вивчений.

III

Клітини Шванна (син. Нейролеммоцити; англ. Schwann cells, Neurolemmocytes) – клітини периферичної нервової системи, які утворюють оболонки мієлінових та безмієлінових нервових волокон. У процесі репаративної регенерації ушкоджених нервових волокон активно проліферують, утворюючи тяжі, уздовж яких ушкоджені аксони проростають у напрямі до м'язових волокон чи клітин-мішеней для відновлення порушеної іннервації.

Клітини швидкості (англ. Speed cells) – нейрони, інтенсивність роботи яких залежить від швидкості переміщення людини чи тварини в зовнішньому середовищі. Разом з клітинами місця (англ. Place cells), клітинами сітки (англ. Grid cells), граничними клітинами (англ. Boundary cells) та клітинами напрямку голови (англ. Head direction cells) вони складають частину більшої панелі нейронів, які беруть участь у когнітивному картографуванні навколишнього середовища.

Клітини шлункових ямок (англ. Foveolar cells) – поверхневі клітини слизової оболонки шлунку. Мають кубоїдну форму, в апікальній частині містять заповнені слизом секреторні гранули.

Щ

Клітини щільної плями (анг. Macula densa cells) – клітини дистальних трубчочок нирки, які здійснюють моніторинг концентрації іонів натрію у сечі. Мають видовжену форму, світлу цитоплазму, в центрі якої локалізуються овальні ядра. При зниженні концентрації іонів натрію у сечі, клітини щільної плями індукують розширення приносячої артеріоли, внаслідок чого збільшується кровоплин у ниркових клубочках; також вони стимулюють секрецію юкстагломерулярними клітинами ензиму реніну, який має гіпертензивну дію, та опосередковано (через ангіотензин II) активує секрецію альдостерону наднирниками та антидіуретичного гормону нейрогіпофізом. При цьому збільшується як інтенсивність клубочкової ультрафільтрації, так і реабсорбція електrolітів і води у дистальних трубчочках нефронів та у збірних ниркових протоках.

Клітини щіточкові (анг. Brush cells) – поодинокі клітини, розсіяні у складі епітеліального вистелення травного та дихального шляхів. Мають характерну грушоподібну форму: широка базальна частина обплетена нервовими закінченнями; на звуженій апікальній поверхні присутня щіточкова облямівка з 100-140 високих товстих мікроворсинок. В дихальних шляхах щіточкові клітини ідентифіковані на всіх ієрархічних рівнях – починаючи від носової порожнини і закінчуючи альвеолами легень. У травній системі до категорії щіточкових клітин відносять рецепторні клітини смакових бруньок; власне щіточкові клітини локалізовані у епітеліальному вистеленні шлунку, тонкої і товстої кишки, жовчної протоки, жовчного міхура, а також проток підшлункової залози. У товстій кишці верхівкові мікроворсинки утворюють пучки, що виступають у просвіт кишки і підносяться над мікроворсинками посмугованої облямівки сусідніх абсорбційних колоноцитів. Щільно упаковані актинові філаменти утворюють серцевину пучка мікроворсинок і простягаються вглиб апікальної цитоплазми, де продовжують залишатися у пучковій конфігурації з супроводом мікротрубочок, проміжних філаментів та мембранних везикул. Функція щіточкових клітин дотепер остаточно не з'ясована, однак гіпотетично вважають, що вони виконують роль хеморецепторів, зокрема, здійснюють моніторинг складу повітря в легенях, смакових якостей вмісту ротової порожнини та хімусу у травному каналі.

Ю

Клітини юкставаскулярні (анг. Juxtavascular cells) див. Екстрагломерулярні мезангіоцити.

Клітини юкстагломерулярні (анг. JuxtaGlomerular cells, JG cells) – видозмінені гладкі міоцити у стінці приносячих та виносячих артеріол ниркових клубочків, що

є структурними елементами юктагломерулярного апарату нирки. При отриманні відповідних сигналів від клітин щільної плями синтезують ренін – ензим гіпертензивної дії.

Я

Клітини Яйцеклітина (син. Оотида; англ. Ovum, Ootid) – зріла яйцеклітина, яка утворюється з вторинного ооцита після penetрації (проникнення) у його цитоплазму ядра сперматозоїда та завершення другого поділу мейозу.

Клітини ямкові (син. Pit клітини; англ. Pit cells) – локалізуються у перисинусоїдних просторах печінки. Мають короткі відростки та містять цитоплазматичну зернистість. Належать до захисної системи організму – є різновидом NK-клітин.

ЧАСТИНА ЧЕТВЕРТА. РІДКІ СЕРЕДОВИЩА ОРГАНІЗМУ ЛЮДИНИ

Позаклітинна рідина (анг. Extracellular Fluid, ECF) – у клітинній біології охоплює всі рідини, що локалізується поза клітинами будь-якого багатоклітинного організму. Загальний вміст води в організмі здорових дорослих людей становить приблизно 35-40 літрів (50-60%) від загальної маси тіла 70 кг. Жінки та люди з ожирінням зазвичай мають менший відсоток води, ніж худі чоловіки. ECF охоплює приблизно одну третину (14 літрів, або 20%) рідини організму; решта дві третини – це внутрішньоклітинна рідина. У складі позаклітинної рідини 11 літрів становить інтерстиційна рідина, 3.5 літри – плазма крові, 0.3 літри – трансцелюлярна рідина. Упродовж 24 год через колекторну систему лімфатичних судин організму проходить 4-5 літрів лімфи. Відтак ECF можна розглядати як трьохкомпонентну систему, де плазма та лімфа слугують елементами доставки, а інтерстиційна рідина є середовищем для обміну з клітинами водою з розчиненими у ній речовинами.

Інтерстиційна рідина становить внутрішнє середовище організму; вона омиває всі клітини, що має вирішальне значення для їх нормального функціонування та підтримується низкою гомеостатичних механізмів із залученням негативного зворотного зв'язку. Гомеостаз регулює, серед іншого, рН, концентрацію натрію, калію та кальцію у позаклітинній рідині; об'єм рідини в організмі, рівень глюкози, кисню та вуглекислого газу в крові. Інтерстиційна рідина заповнює простори між кровоносними судинами та клітинами, містить поживні речовини, що надходять з капілярів шляхом дифузії та утримує відходи, що виділяються клітинами в результаті метаболізму. Між інтерстиційною рідиною та плазмою крові існує певний паритет, оскільки вода, іони та розчинені у ній речовини (цукри, солі, жирні кислоти, амінокислоти, коензими, гормони, нейромедіатори, лейкоцити та продукти життєдіяльності клітин) постійно рециркулюють через пори та щілинні проміжки між ендотеліоцитами гемокапілярів. Склад інтерстиційної рідини залежить від обміну речовин між клітинами та кров'ю, внаслідок чого у різних тканинах, органних структурах та ділянках тіла вона має різний склад.

Плазма крові, яка фільтрується через стінку кровоносних капілярів до інтерстицію, не містить еритроцитів чи тромбоцитів, оскільки їхній розмір перевищує пропускні можливості гемокапілярів, але може містити незначну кількість лейкоцитів, які активно мігрують до інтерстицію з використанням адгезивних механізмів. Надлишки інтерстиційної (тканинної) рідини, які просочуються в лімфатичні капіляри під назвою лімфи, через судини колекторної лімфатичної системи повертаються у кровоплин. Найбільші судини лімфатичної системи – грудна протока і права лімфатична протока – впадають у систему

верхньої порожнистої вени. Пересічно в організмі дорослої людини міститься 1-2 літри лімфи. Своєрідними різновидами тканинної рідини є рідкі середовища, які, заповнюючи лакуни хрящової і кісткової тканини, омивають хондроцити, тіла та відростки остеоцитів і одонтобластів. Зокрема, підраховано, що загалом у лакунах кісткової тканини дорослого перебуває 1.3 літри інтерстиційної рідини, яка перебуває у перманентній флотації, екстраполюючи через різноспрямований вектор потоків вплив механічного навантаження на конкретну ділянку кісткової тканини.

Трансцелюлярна рідина утворюється в результаті транспортної діяльності клітин специфічних структур організму і є найменшим компонентом позаклітинної рідини. Прикладами трансцелюлярної рідини є цереброспінальна рідина, водяниста волога ока, перилімфа та ендолімфа внутрішнього вуха, рідина, продукована серозними оболонками (перикард, плевра та очеревина), суглобова рідина, рідина антральних фолікулів яєчника. Через відмінності у локалізації та функціональній спеціалізації склад трансцелюлярної рідини у різних органах істотно відрізняється. Позаклітинна рідина може утворюватися в результаті секреторної активності залозистих клітин (слина, шлунковий сік, жовч, панкреатичний секрет, слъзова рідина, піт, секрет жіночих грудних залоз, шкірне сало, муцинозний секрет келихоподібних клітин травного тракту і дихальних шляхів, мукоцитів чоловічої та жіночої статевих систем, секрет передміхурової залози, пухирчастих та бульбоуретральних залоз), утворюватися в результаті процесів сперматогенезу (сперма), а також саногенної діяльності сечових органів (сеча).

Речовини у складі позаклітинної рідини включають розчинені гази, поживні речовини та електроліти, необхідні для підтримки життєдіяльності. У ЕСФ також містяться матеріали, що виділяються з клітин у розчинній формі, які швидко зливаються у волокна (наприклад, колагенові, ретикулярні та еластичні волокна) або самоорганізуються у тверду або напівтверду форму (наприклад, протеоглікани, які утворюють основну масу хряща, та компоненти кісткової тканини). Ці та багато інших речовин, особливо у поєднанні з різноманітними протеогліканами, утворюють позаклітинний матрикс або речовину «наповнювача» між клітинами організму. Ці речовини зустрічаються у позаклітинному просторі, і тому омиваються або просочуються екстрацелюлярною рідиною, наприклад, у складі лакун хрящової та кісткової тканин, не будучи її частиною.

Водяниста волога ока (анг. Aqueous humor) – прозора желеподібна рідина, що заповнює передню і задню камери ока. Своїм складом схожа на плазму крові, але має у 70 разів менший вміст білка. Містить поживні речовини (амінокислоти, глюкозу), необхідні для живлення неваскуляризованих частин ока. Водяниста

волога виділяється безпігментним епітелієм відростків цилиарного тіла у задню камеру ока. Упродовж доби людське око продукує пересічно 5 мл водянистої вологи; її надлишок відтікає через зіницю і передню камеру ока у вистелені ендотелієм щілиноподібні простори між корнео-склеральними волокнами трабекулярного апарату (простори Фонтана), а відтак – через венозний синус склери (Шлеммів канал) – до епісклеральних вен.

Функції водянистої вологи: (1) підтримує внутрішньоочний тиск, чим забезпечує кулясту форму очного яблука; (2) забезпечує живлення (зокрема, амінокислотами та глюкозою) безсудинних структур ока (задньої частини рогівки, трабекулярної сітки, кристалика і передньої частини склистого тіла); (3) присутність імуноглобулінів свідчить про участь в імунній відповіді для захисту від патогенів; (4) сприяє рефракції з показником заломлення 1,3335; (5) запобігає сухості очей. Водяниста волога продукується постійно зі сталою швидкістю, тому її гіперпродукція або порушення відтоку супроводжуються підвищенням внутрішньоочного тиску, внаслідок чого погіршується кровопостачання сітківки, відбувається її атрофія – розвивається глаукома, що при відсутності адекватного лікування призводить до сліпоты.

Грудне молоко жінки (син. Материнське молоко; англ. Breast milk, Human milk) – сукупний продукт секреторної діяльності молочних залоз жінки у післяпологовому періоді. Служить основним джерелом повновартісного живлення для новонароджених: містить жир, білок, вуглеводи, різноманітні мінерали та вітаміни, а також речовини, які допомагають захистити дитину від інфекцій і запалень (антитіла-імуноглобуліни та гормони), сприяють здоровому розвитку імунної системи та мікробіому травного тракту.

Секреторні відділи грудних залоз утворені одним шаром клітин кубоїдної форми – секреторних альвеолоцитів, які іззовні охоплені відростками міоепітеліальних клітин. У процес продукування грудного молока залучені як мерокринна, так і апокринна типи секреції. Білковий компонент молока синтезується у ГрЕС, упаковується у транспортні везикули і після проходження через комплекс Гольджі вивільняється внаслідок злиття мембрани транспортних везикул з плазматичною мембраною альвеолоцитів. Ліпідний компонент молока формується у вигляді ліпідних крапель, вільно розміщених у цитоплазмі альвеолоцитів. Поступово зливаючись, ліпідні краплі збільшуються у розмірах і мігрують до апікальної частини клітин; у просвіт альвеол вони вивільняються в оточенні плазмалемі і фрагментів цитоплазми альвеолоцитів (апокринний тип секреції).

Склад грудного молока: 0.8-0.9% білка, 4.5% ліпідів, 7.1% вуглеводів, 0.2% мінералів. Вуглеводи представлені головним чином лактозою. Гормональна регуляція: пролактин стимулює синтез альвеолоцитами компонентів молока, окситоцин сприяє молоковіддачі. На третю постнатальну добу об'єм секреції

грудного молока становить 300-400 мл; на п'яту добу після народження ця цифра зростає до 500-800 мл. Щоденне споживання грудного молока дитиною віком від 1 до 6 місяців пересічно становить 750 мл. Грудне молоко містить багато імуноактивних речовин, у тому числі: (1) антимікробні фактори і компоненти: імуноглобуліни (sIgA, sIgG, sIgM), лактоферини, лізоцим, лейкоцити та цитокіни, β -дефензини, Toll-подібні рецептори; (2) фактори імунологічної толерантності: цитокіни (IL-10 та TGF- β); (3) фактори нормального розвитку імунних реакцій: макрофаги, нейтрофіли, лімфоцити, цитокіни, фактори росту; (4) фактори з протизапальною дією: цитокіни (IL-10 та TGF- β), гормони, остеопротегерин, лактоферин тощо.

Ендолімфа (анг. Endolymph) – в'язка рідина з підвищеним вмістом іонів K^+ , яка заповнює перетинчастий лабіринт внутрішнього вуха. Продукується секреторними клітинами судинної смужки завиткової протоки та темними клітинами вестибулярного лабіринту. Об'єм ендолімфи дорослого пересічно становить 34 мм³; вона продукується постійно; шляхи відтоку включають ендолімфатичну протоку, ендолімфатичний мішок, з подальшою адсорбцією у судинне сплетення субарахноїдального простору. Основним катіоном в ендолімфі є калій, через виключно високу концентрацію якого ендолімфа має високий позитивний потенціал (80-20 мВ) порівняно з іншими рідинами, що знаходяться поблизу, такими як перилімфа. Оскільки волоскові клітини мають негативний потенціал приблизно -50 мВ, різниця потенціалів між ендолімфою та волосковою клітиною становить близько 150 мВ, що є найбільшою різницею електричних потенціалів в організмі людини.

Зміщення стереоцилій волоскових клітин на тлі високої концентрації іонів K^+ обумовлює відкриття іонних каналів для іонів Ca^{2+} , що, у свою чергу, ініціює вивільнення нейротрансмітерів і генерацію потенціалів збудження, які сприймаються сенсорними нервовими закінченнями вестибуло-кохлеарного нерва (означений феномен отримав назву механо-електричного перетворення). Висока концентрація калію в ендолімфі має вирішальне значення для нормального функціонування волоскових клітин; незначні зміни балансу електролітів можуть призвести до різких змін у функції внутрішнього вуха. Гіперпродукція або порушення відтоку ендолімфи супроводжується підвищенням внутрішньолабіринтного тиску, що служить ключовим чинником розвитку хвороби Мен'єра, яка супроводжується нападами прогресуючої глухоти, шумом у вухах, запамороченнями та порушеннями рівноваги, а також вегетативними розладами – нудотою, блювотою.

Жовч (анг. Bile) – рідина жовто-зеленого кольору, що виробляється печінкою і сприяє перетравленню ліпідів у тонкій кишці. Щодня у дорослої людини

виробляється від 400 до 800 мл жовчі. Компоненти жовчі продукуються гепатоцитами і по мережі проток різного калібру (жовчні каналці, холангіоли, жовчні проточки і протоки), які, зливаючись, утворюють загальну печінкову протоку; остання, після злиття з міхуровою протокою, під назвою загальної жовчної протоки впадає у дванадцятипалу кишку. У людей жовч виробляється безперервно в печінці та зберігається і концентрується в жовчному міхурі. Ємкість останнього від 40 до 70 мл, тому аби зберегти максимально можливу кількість випродукованої жовчі у жовчному міхурі відбувається її концентрація шляхом реабсорбції води мікрроворсинчастими холангіоцитами. Після споживання їжі накопичена жовч викидається в дванадцятипалу кишку. Жовч людини складається з 97-98% води, 0.7% жовчних солей, 0.2% білірубіну, 0.51% жирів (холестерину, жирних кислот і лецитину) і 0.2% неорганічних солей. Двома основними пігментами жовчі є білірубін, який має жовтий колір, і його окислена форма – білівердин, який має зелений колір. При змішуванні вони обумовлюють коричневий колір калу. Жовч діє як поверхнево-активна речовина, допомагаючи емульгувати ліпіди їжі.

У зв'язку із тим, що жовчні каналці утворені заглибинами плазматичних мембран суміжних гепатоцитів, загибель частини гепатоцитів (наприклад, внаслідок вірусного гепатиту) супроводжується виходом жовчі, продукуваної функціонуючими гепатоцитами, за межі протокової системи, інфільтрацією тканин та розвитком жовтяниці. Через порушення евакуаторної функції і тривалий застій жовчі у жовчному міхурі, компоненти жовчі (переважно холестерин, жовчні пігменти і солі кальцію) з часом кристалізуються та випадають у осад. Це сприяє появі каменів та порушенні жовчовивідної функції. У разі зупинки каменя у жовчній протоковій системі і блокуванні відтоку жовчі розвивається запальний процес – гострий калькульозний холецистит.

Кров (анг. Blood) – складається з рідкої частини – плазми, і формених елементів – еритроцитів, лейкоцитів та тромбоцитів. Об'єм крові дорослої людини становить 4.5-5.0 літрів. Співвідношення формених елементів до плазми (показник гематокриту) у дорослого становить 45 : 55. Плазма крові – водний розчин, 90-93% якого складає вода і 7-10% – сухий залишок. Білковий компонент плазми крові включає альбуміни, глобуліни та фібриноген. Плазма, з якої видалений фібриноген, називається сироваткою крові. Кров виконує низку життєво важливих функцій: (1) дихальну; (2) захисну; (3) трофічну; (4) служить субстратом, який доставляє до органів-цілей (мішеней) гормони, інші біологічно активні речовини, сигнальні молекули; (5) забезпечує гомеостаз (постійність внутрішнього середовища організму).

Лімфа (анг. Lymph) – прозора жовтувата рідина з білковим вмістом, яка циркулює по лімфатичних судинах. В організмі дорослої людини пересічно

міститься 1-2 літри лімфи. Складається з лімфоплазми, склад якої близький до складу плазми крові, але містить менше білка, не містить еритроцитів і тромбоцитів, зате містить значну кількість (близько 5000 у мм^3) лімфоцитів та моноцитів-макрофагів, що беруть участь у нищенні хвороботворних мікроорганізмів. Джерелом утворення лімфи служать надлишки інтерстиційної рідини, які вливаються у лімфатичні капіляри і по системі лімфатичних судин ростучого діаметра доправляються до грудної протоки ліворуч та правої лімфатичної протоки, які впадають у систему верхньої порожнистої вени.

На шляху до венозного кровоплину лімфа фільтрується у лімфатичних вузлах, які виконують бар'єрну та імунну роль. Система клапанів у лімфатичних судинах забезпечує протікання лімфи лише в одному напрямку. У лімфатичній системі відсутній центральний двигун активного руху (як, наприклад, серце у гемоциркуляторній системі); лімфообіг забезпечується перистальтикою гладких м'язів стінки лімфатичних судин, скороченнями прилеглих скелетних м'язів та пульсацією артерій. Потік лімфи рухається повільно (через обидві лімфатичні протоки упродовж доби перетікає близько 4-5 літрів рідини, тоді як через ниркову фільтраційну систему за той же час перетікає 180 літрів первинної сечі – ультрафільтрату плазми крові).

Функції лімфи: повернення білків, води і солей із тканин у кров. Через лімфатичні капіляри ворсинок тонкої кишки (лактеали) ліпіди з просвіту травного тракту (у формі дрібних крапель – хіломікронів) надходять у кров. При проходженні через лімфатичні вузли лімфа збагачується лімфоцитами, відбувається моніторинг і видалення з кровоплину з наступним знищенням хвороботворних мікроорганізмів та пухлинних клітин. Хоча гістологічна оцінка лімфатичної системи безпосередньо не вимірює імунну функцію, вона може поєднуватися з ідентифікацією хімічних біомаркерів для визначення основних змін у хворій імунній системі. Лімфатичними судинами, у разі зневоднення та зниження захисних сил імунітету, можливе поширення паразитів: найпростіших, бактерій, вірусів, грибків та інших патогенів, що називають лімфогенним шляхом розповсюдження інфекції, інвазії або метастазування пухлин. Не дивлячись на незначну швидкість руху лімфи, при частковому порушенні її відтоку розвиваються набряки м'яких тканин; при тривалій диспропорції лімфоплину розвиваються симптоми елефантіазу (слоновості). При повному блокуванні лімфоплину упродовж 24 годин розвиваються незворотні зміни, які призводять до смерті.

Панкреатичний сік (анг. Pancreatic juice) – рідина, що її продукує підшлункова залоза; містить низку травних ензимів, серед них трипсиноген, хімотрипсиноген, еластаза, карбоксипептидаза, панкреатична ліпаза, нуклеази та амілаза. Панкреатичний сік має лужну реакцію (pH 8.4) через високу концентрацію

бікарбонат-іонів, які нейтралізують кислий шлунковий вміст при його надходженні до дванадцятипалої кишки. Щоденно виробляється від 200 до 800 мл панкреатичного соку, який виводиться до дванадцятипалої кишки у відповідь на надходження хімуса зі шлунку. Секреція панкреатичного соку відбувається під впливом вегетативної нервової системи, а також секретину і холецистокініну – гормонів, що їх продукують ентерохромафінні клітини тонкої кишки. Зокрема, секретин стимулює секрецію води та бікарбонатів клітинами протокової системи підшлункової залози; холецистокінін стимулює секрецію ензимів панкреатичними ациноцитами. Приплив крові до підшлункової залози регулюється симпатичними нервовими волокнами; парасимпатичні нейрони стимулюють секрецію ацинарних і центрoацинарних клітин.

Перилімфа (анг. Perilymph) – позаклітинна рідина, яка заповнює барабанні і вестибулярні сходи равлика, інші порожнисті структури між перетинчастим і кістковим лабіринтами внутрішнього вуха. Іонний склад перилімфи подібний до плазми крові та спинномозкової рідини (концентрація натрію та калію становить 140 мМоль та 7 мМоль відповідно); її об'єм у дорослої людини – 158.5 мм³ (при об'ємі кісткового лабіринту – 192.5 мм³, об'ємі ендолімфи 34.0 мм³). Перилімфа через одноіменну протоку сполучається з субарахноїдальним (підпаутинним) простором, а отже, безпосередньо зі спинномозковою рідиною (ліквором), який, залежно від обставин, служить як джерелом надходження, так і відтоку перилімфи. Функції перилімфи – створення рідкого середовища у перилімфатичному просторі внутрішнього вуха; слугує джерелом іонів K⁺ і депо іонів Na⁺ у процесі формування унікального складу електролітів ендолімфи; забезпечує передавання коливань основи стремінця на базиллярну і текторіальну мембрани, чим обумовлюється зміщення стереоцилій волоскових клітин спірального органа.

Піт (анг. Sweat) – сукупний секреторний продукт потових залоз, фізіологічна роль якого полягає у регулюванні температури тіла та видалення кінцевих продуктів метаболізму шляхом виділення води, солей натрію та азотистих відходів (таких як сечовина) на поверхню шкіри. Основними електролітами поту є натрій і хлориди, хоча їх кількість недостатня для того, щоб зробити піт на поверхні шкіри гіпотонічним. Секрет екринних (мерокринних) потових залоз прозорий, без запаху і на 98-99% складається з води; він також містить NaCl, жирні кислоти, молочну кислоту, лимонну кислоту, аскорбінову кислоту, сечовину та сечову кислоту; його рН коливається від 4 до 6.8. Секрет апокринних залоз має рН від 6 до 7.5; він містить воду, білки, відходи вуглеводів, ліпіди та стероїди; цей піт жирний, каламутний, в'язкий і хоча спочатку він без запаху, однак його набуває після розкладання бактеріями. Оскільки і апокринові, і сальні залози відкриваються у волосяний фолікул, апокринний піт змішується з шкірним салом.

Простатичний секрет (анг. Prostatic secretion) – складає близько 30% об'єму сперми. Рідина білого кольору збагачена ліпідами, протеолітичними ензимами, кислотою фосфатазою, фібринолізином, лимонною кислотою. Синтез і виділення регулюється тестостероном.

Рідина серозна (анг. Serous fluid) – прозора білокувмісна рідина, що виділяється серозними оболонками (перикардом, плеврою, очеревиною та ін.), які вистилають внутрішні порожнини тіла людини і тварин. Серозна оболонка – тонка сполучнотканинна мембрана, товщиною один міліметр, вкрита мезотелієм (одношаровим плоским епітелієм). Серозна рідина утворюється шляхом ультрафільтрації з кровоносних судин; окрім білка містить невелику кількість клітинних елементів (лейкоцити, відпалі клітини мезотелію та ін.); збирається на мікроворсинках мезотелію, і діє як мастило, зменшуючи тертя від рухів при скороченні м'язів. При порушеннях крово- і лімфообігу може відбуватися накопичення серозної рідини, яка має назву трансудату.

Рідина синовіальна (анг. Synovial fluid) – в'язка прозора рідина, що заповнює порожнини суглобів. Містить гіалуронову кислоту, продукovanу синовіоцитами типу В, любрицин, що його виділяють хондробласти, та елементи ультрафільтрату плазми крові, що надходять через ворсинки і складки синовіальної оболонки. Синовіальна рідина виконує механопротекторні та трофічні функції, змащує поверхню суглобових хрящів.

Рідина тканинна (син. Інтерстиційна рідина; анг. Interstitial fluid, Tissue fluid) – див. гасло Позаклітинна рідина.

Рідина фолікулярна (анг. Follicular fluid) – заповнює печеру (антрум) фолікулів яєчника. Ця рідина збагачена гіалуроновою кислотою, в'язка, має жовтий колір. Виробляється головним чином клітинами гранульози фолікулів: продукovanі цими клітинами гіалуронова кислота та протеоглікан версикан створюють осмотичний градієнт, який притягує рідину з судинної мережі теки фолікула. Встановлено, що середній об'єм фолікулярної рідини у незрілих або атретичних фолікулах становить 1.0 і 0.8 мл відповідно. Зрілі фолікули яєчника жінки досягають діаметра 23 мм і, за різними даними, містять від 3 до 5 мл фолікулярної рідини, накопичення якої є одним із ключових чинників овуляції. Під час овуляції фолікулярна рідина вивільняється з фолікула та омиває прилеглі структури, зокрема, поверхневий епітелій яєчника та фімбрії Фаллопієвої труби.

Рідина цереброспінальна (син. Ліквор; анг. CerebroSpinal Fluid, CSF) – продукується судинними сплетеннями шлуночків мозку шляхом фільтрації

плазми крові. Утворюється постійно (до 500 мл протягом доби), заповнює шлуночки великого мозку, центральний канал спинного мозку, субарахноїдальні та периваскулярні простори. Об'єм ліквору дорослої людини – 100-150 мл, з яких 95% утворюється в бічних шлуночках, 5% – у III-му та IV-му шлуночках головного мозку. Ліквор активно циркулює: з бічних шлуночків він проходить через міжшлуночкові отвори у III-й шлуночок, а через водопровід Сильвія – у IV-й шлуночок; з IV-го шлуночка через серединну і бічні апертури ліквор надходить у мозочково-мозкову цистерну, а звідти – у субарахноїдальний простір головного і спинного мозку. Надлишки ліквору через арахноїдальні грануляції та периваскулярні простори повертаються до венозного кровоплину. Функції ліквору: (1) амортизаційна – оберігає головний і спинний мозок від механічних впливів; (2) регуляція внутрішньочерепного тиску; (3) забезпечення гомеостазу – постійного внутрішнього середовища (рН, концентрації катіонів та аніонів) органів ЦНС; (4) забезпечення клітин ЦНС поживними речовинами, видалення продуктів метаболізму.

Сеча (анг. Urine) – рідкий кінцевий продукт метаболізму у людини та багатьох видів тварин; продукт поліфункціональної діяльності органів сечової системи, за посередництва якого з організму виводяться кінцеві продукти метаболізму – токсичні азотисті сполуки – сечовина, сечова кислота та креатинін. Протягом доби доросла людина виділяє пересічно 1,5 л сечі. У процесі сечоутворення розрізняють три етапи: (1) ультрафільтрація плазми крові через фільтраційний бар'єр (результатом є утворення 180 літрів первинної сечі протягом 24 годин); (2) реабсорбція з первинної сечі води, електролітів, глюкози, пептидів, амінокислот (відбувається із залученням клітин проксимальних і дистальних трубочок, а також петель Генле нефронів); (3) секреція H^+ іонів (підкислення дефінітивної сечі для запобігання розвитку у сечових шляхах хвороботворних мікроорганізмів). В нормі рН сечі 4.7-5.5, результати мікроскопічного дослідження: еритроцити – 0-3 в полі зору (в п/з); лейкоцити – 0-6 в п/з; епітеліальні клітини – 0-10 в п/з; циліндри та мікроорганізми відсутні. У людини і плацентарних ссавців сеча тече з нирок по сечоводах у сечовий міхур і витікає з сечового міхура через сечівник (уретру) під час сечовипускання. Людська сеча та фекалії спільно називаються людськими відходами або людськими екскрементами. Порушення сечоутворення та сечивиділення несумісні з життям – протягом 72-96 год в організмі розвиваються незворотні зміни внаслідок самоотруєння токсичними продуктами метаболізму.

Слина (анг. Saliva) – змішаний секрет усіх слинних залоз; в'язка, злегка замутнена рідина (99,5% H_2O), рН якої коливається в межах 5.8-7.4. Сухий залишок слини складають неорганічні (хлориди і гідрокарбонати, фосфати і інші

солі натрію, калію та кальцію), органічні (амілолітичні ферменти, білки, вільні амінокислоти, сечовина, аміак, муцин, креатинін) речовини. За добу у людини пересічно виділяється від 0.5 до 2 літрів слини, з яких 30% виробляють привушні, 60% – підщелепні слинні залози. Слина зволожує харчову грудку, що полегшує акт ковтання. Серозний секрет слинних залоз містить ензим амілазу, важливий для перетравлення вуглеводів. Малі слинні залози фон Ебнера, присутні на язичку, виділяють ліпазу. Альфа-амілаза слини людини здатна активно гідролізувати вуглеводи з утворенням декстринів, дисахаридів і, частково, глюкози.

Слина має бактерицидні властивості (за рахунок лізоциму), містить гормон калікреїн (що має судинорозширювальні властивості). Окрім того, привушна слинна залоза виробляє паротин, фактор росту епітеліїв; підщелепна – продукує інсуліноподібний білок, фактор росту епітеліїв, фактор росту нервів, виділяє IgA. В регуляції процесу слиновиділення бере участь гіпоталамус, лімбічна система та кора великих півкуль мозку. Продукти секреції ацинусів слинних залоз (так звана первинна слина), після проходження системи посмугованих проток, клітини яких видаляють з первинної слини іони натрію і хлоридів у поєднанні з секрецією іонів калію і бікарбонатів отримали назву вторинної слини.

Сльози (син. Сльозова рідина; англ. Tears, Lacrimal fluid) – прозора рідина, що продукується слізними залозами; має слабколужну реакцію; складається з води (99%), 0,9% неорганічних (переважно NaCl), та близько 0,1% органічних речовин (муцини, ліпіди, лізоцим, лактоферин, ліпокалін, лакритин, імуноглобуліни, глюкоза, сечовина). Різні типи сліз – базальні, рефлексорні та емоційні – значно відрізняються за складом. Функції сліз включають: зволоження та змащування поверхні очей, живлення рогівки (базальні сльози); усунення подразників (рефлексорні сльози); залучення до імунних реакцій. Сльози виділяються безперервно у невеликій кількості, мають бактерицидні властивості.

Сперма (син. Сім'яна рідина; англ. Semen, Seminal fluid) – рідке середовище, у якому перебувають сперматозоїди до запліднення ооцита або загибелі. В нормі об'єм еякуляту (сім'явиверження) статевозрілого чоловіка становить 3.5 мл, у якому міститься від 200 до 350 мільйонів сперматозоїдів, рН сперми близько 7.5. Чоловіки, еякулят яких містить менш як 70 мільйонів сперматозоїдів вважаються стерильними (безплідними). Компоненти сперми виділяються гонадами (яєчками) та іншими залозами чоловічої статеві системи. Зокрема, до 60% об'єму сперми складає секрет сім'яних везикул (сім'яних залоз) – збагачений фруктозою, яка служить джерелом енергії для сперматозоїдів; 30% об'єму сперми складає секрет передміхурової залози (простати), який містить протеолітичні ензими, кислу фосфатазу, фібринолізин, лимонну кислоту. Вищезначені компоненти забезпечують умови для виживання сперматозоїдів і

створюють середовище, через яке вони можуть рухатися до ампульної частини маткової труби, де найчастіше відбувається запліднення.

Шкірне сало (анг. Sebum) – сукупний секреторний продукт сальних залоз шкіри; має водовідштовхувальні властивості, змащує волосся і шкіру, надає їм пружності. У випадку перегріву сало емульгує піт, перешкоджаючи його стіканню зі шкіри; на холоді більш насичене ліпідами. Шкірне сало людини складається з тригліцеридів, воскових естерів, сквалену та вільних жирних кислот: воскові естери і сквален властиві тільки сальним залозам; сапієнова кислота притаманна тільки салу людей, бере участь в утворенні вугрів. Сало не має запаху, але розкладаючись під дією бактерій, може виділяти сильний запах.

Шлунковий сік (анг. Gastric juice) – майже безбарвна, сильно кисла (рН 1-3), багатокомпонентна рідина, яку виробляють залози шлунку для забезпечення процесу травлення. Складається з води, електролітів, соляної кислоти, ензимів, слизу та фактора Касла. У кислому середовищі гине переважна більшість хвороботворних мікроорганізмів, які можуть потрапити до травного тракту із зовнішнього середовища, а також відбувається активація пепсиногену з його перетворенням на пепсин. Слиз захищає поверхню слизової оболонки шлунку від пошкоджувальної дії шлункового соку та механічних подразнень грубими частинками їжі. Ензими пепсин і ліпаза здійснюють розщеплення білків та ліпідів. Фактор Касла має антианемічну дію, оскільки сприяє всмоктуванню вітаміну В₁₂, який необхідний для синтезу гемоглобіну.

ЧАСТИНА П'ЯТА. РЕЄСТР НАЙУЖИВАНІШИХ АБРЕВІАТУР

А

ABPs = Actin Binding Proteins = Білки актин-зв'язувальні.

ABPs = Androgen Binding Proteins = Білки андроген-зв'язувальні.

ACTH = AdrenoCorticoThropic Hormone = Адrenокортикотропний гормон.

ADH = AntiDiuretic Hormone = Антидіуретичний гормон.

ADP = Adenosine DiPhosphate = Аденозин дифосфат (АДФ).

ANF = Atrial Natriuretic Factor = Фактор передсердний натрійуретичний.

AP-180 = Adaptor Protein 180 = Білок адапторний-180.

APLN = Apelin = Апелін.

APUD cells = Amine Precursors Uptake and Decarboxylation cells = Клітини, які нагромаджують і декарбоксилують попередники біологічно активних амінів.

APPs = Acute Phase Proteins = Білки гострої фази.

Arp 2/3 = Actin related protein 2/3 = Білок Arp 2/3.

ASCs = Adult Stem Cells = Стовбурові клітини дорослого.

Atg = Autophagy-related genes = Гени, пов'язані з автофагією.

ATP = Adenosine TriPhosphate = Аденозин трифосфат (АТФ).

AVP = Arginin VasoPressin = Аргінін вазопресин.

В

Bcl-2 proteins = B-cell lymphoma/leukemia-2 proteins = Білки родини Bcl-2.

BCRs = B-cell receptors = Рецептори В-лімфоцитів.

BDNF = Brain Derived Neurotrophic Factor = Фактор нейротрофічний мозку.

BMPs = Bone Morphogenetic Proteins = Білки морфогенезу кісток.

BP-230 protein = Bullous Pemphigoid 230 protein = Білок BP-230.

BSP-1 = Bone SialoProtein-1 = Кістковий сіалопротеїн-1-го типу.

С

cAMP = cyclic Adenosine MonoPhosphate = Циклічний аденозин монофосфат (цАМФ).

CAMs = Cell Adhesion Molecules = Молекули клітинної адгезії.

CASQ = Calsequestrin = Кальсеквестрин.

Cap Z proteins = Capping Z proteins = Білки шапочки Z.

ССК = Cholecystokinin = Холецистокінін.

CD = Cluster of Differentiation = Кластер диференціювання.

CDKs = Cyclin-dependent kinases = Циклін-залежні кінрази.

CFU = Colony-Forming Units = Колонієформні одиниці.

CFU-GEMM = Colony Forming Units of Granulocyto-Erythrocyto-Monocyto-Megacaryocytopoiesis = Колонієформні одиниці гранулоцито-, еритроцито-, моноцито- та мегакаріоцитопоезу.

CFU-Ly = Colony Forming Units of Lymphocytopoiesis = Колонієформні одиниці лімфоцитопоезу.

cGMP = cyclic Guanosine MonoPhosphate = Циклічний гуанозин монофосфат (цГМФ).

CGN = Cis-Golgi Network = цис-Гольджі мережа.

COPs = COat Proteins = Білки покривні (Коатомери).

COP-I = COat Protein-I = Білок покривний-I (Коатомер-I).

COP-II = COat Protein -II = Білок покривний-II (Коатомер-II).

CP = Core Particle = Серцевинна частина (протеасоми).

CRH = Corticotropin-Releasing Hormone = Рилізінг гормон кортикотропіну.

CSF = CerebroSpinal Fluid = Цереброспінальна рідина.

CTLs = Cytotoxic T Lymphocytes = Т-лімфоцити цитотоксичні.

CTSs = Cathepsins = Катепсини.

CURLs = Compartments of Uncoupling Receptors and Ligands = Компартменти роз'єднання рецепторів і лігандів.

D

DAG = DiAcylGlycerol = Діацилгліцерол.

DHEA = DeHidroEpiAndrosterone = Дегідроепіандростерон.

DMP-1 = Dental Matrix Protein-1 = Дентинний матричний білок-1.

DNA = Deoxyribonucleic acid = Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК)

DNES = Diffuse NeuroEndocrine System = Дифузна нейроендокринна система.

DUBs = DeUBiquitinating enzymes = Ензими деубіквітинації.

E

E1, E2, E3 enzymes = Ензими убіквітинації E1, E2, E3.

EC cells = EnteroChromaffin cells = Клітини ентерохромафінні.

ECF = Extracellular Fluid = Позаклітинна рідина.

ECFs = Eosinophil Chemotactic Factors = Фактори хемотаксису еозинофілів.

ECL cells = EnteroChromaffin-Like Cells = Клітини ентерохромафіноподібні.

ECM = ExtraCellular Matrix = Позаклітинне середовище (Екстрацелюлярний матрикс).

EGF = Epidermal Growth Factor = Фактор росту епідермісу.

EGFR = Epidermal Growth Factor Receptor = Рецептор фактора росту епідермісу.

EMILIN = Elastin Microfibril Interface-Located proteins = Білки, поєднані з мікрофібрилами еластину.

EPO = ErythroPOietin = Еритропоетин.

ERAD = Endoplasmic Reticulum Associated Degradation = Деградація (білків), пов'язана з ендоплазматичною сіткою.

ESCs = Embryonic Stem Cells = Ембріональні стовбурові клітини.

ETs = EndoThelins = Ендотеліни.

F

FasL = Fas Ligand = Ліганд Fas рецептора.

FasR = FS-7 mouse strain associated surface receptor = Рецептор поєднаний з поверхневим антигеном клітинної лінії FS-7 мишей.

Fc receptors = Fragment crystallizable region receptors = Рецептори фрагмента, схильного до кристалізації.

FGFs = Fibroblast Growth Factors = Фактори росту фібробластів.

FPP = Fertilization Promoting Peptide – Пептид-промотор запліднення.

FSH = Follicle-Stimulating Hormone = Фолікулостимулювальний гормон.

G

GAG = GlycosAminoGlycans = Глікозаміноглікани.

G-CSF = Granulocytes Colony Stimulating Factor = Фактор колонієстимулювальний гранулоцитів.

GDP = Guanosine DiPhosphate = Гуанозин дифосфат (ГДФ).

GFAP = Glial Fibrillary Acidic Protein = Білок гліальний фібрилярний кислий.

GH = Growth Hormone = Гормон росту.

GHRH = Growth Hormone-Releasing Hormone = Рилізінг-гормон гормону росту.

GIP = Gastric Inhibitory Peptide = Шлунковий інгібіторний пептид.

GLP = Glucagon Like Peptide = Глюкагоноподібний пептид.

Glu = Glutamic acid = Глутамінова кислота.

GLUT = GLUcose Transporter = Транспортер глюкози.

GM-CSF = Granulocytes Macrophages Colony Stimulating Factor = Фактор колонієстимулювальний гранулоцитів і макрофагів.

GnRH = Gonadotropin-Releasing Hormone = Рилізінг-гормон гонадотропінів.

GTP = Guanosine TriPhosphate = Гуанозин трифосфат (ГТФ).

GOLP-H3 = Golgi protein-H3 = Білок Гольджі-H3.

Guo = Guanosine = Гуанозин.

Н

hCG = human Chorionic Gonadotropin = Хоріонічний гонадотропін людини.

hCS = human Chorionic Somatomammotropin = Хоріонічний соматомамо-тропін людини.

hCT = human Chorionic Thyrotropin = Хоріонічний тиротропін людини.

HDLs = High Density Lipoproteins = Ліпопротеїни високої щільності.

HLA = Human Leukocyte Antigens = Лейкоцитарні антигени людини.

hPL = human Placental Lactogen = Плацентарний лактоген людини.

HSP = Heat Shock Proteins = Білки теплового шоку.

I

ICAMs = InterCellular Adhesion Molecules = Молекули міжклітинної адгезії.

ICSH = Interstitial Cells Stimulating Hormone = Гормон-стимулятор інтерстиційних клітин.

IDLs = Intermediate Density Lipoproteins = Ліпопротеїни проміжної щільності.

Ig = Immunoglobulins = Імуноглобуліни (Антитіла).

IgCAMs = Immunoglobulin superfamily Cell Adhesin Molecules = Молекули клітинної адгезії надродини імуноглобулінів.

IgSF = Immunoglobulin Super Family = Надродина імуноглобулінів.

IGF = Insulin like Growth Factor = Фактор росту інсуліноподібний.

IL = Interleukins = Інтерлейкіни.

INF-2 = Inverted Formin-2 = Формін інвертований 2-го типу.

INSL hormone = INSulin Like hormone = Інсуліноподібний гормон.

IP₃ = Inositol Triphosphate = Інозитол трифосфат.

IZUMO-1 protein = Білок IZUMO-1 = названий на честь японського святилища присвяченого шлюбу.

J

JAMs = Junctional Adhesive Molecules = Молекули адгезивних контактів.

JG cells = JuxtaGlomerular cells = Клітини юкстагломерулярні.

K

KGN = Kartogenin = Картогенін.

L

LAMPs = Lysosome-Associated Membrane Proteins = Білки мембранні асоційовані з лізосомами.

LBRs = Lamin B Receptors = Рецептори ламіну В.

LDLs = Low Density Lipoproteins = Ліпопротеїни низької щільності.

LDL-receptors = Low Density Lipoprotein receptors = Рецептори ліпопротеїнів низької щільності.

LH = Luteinizing Hormone = Лютеїнізуючий гормон.

LPH = Lipotropic Hormone = Ліпотропний гормон.

М

MAIT cells = Mucosa Associated Invariant T cells – Т-лімфоцити, асоційовані зі слизовими оболонками.

MAGPs = Microfibril-Associated Glycoproteins = Глікопротеїни, асоційовані з мікрофібрилами.

MAPs = Microtubule Associated Proteins = Білки, асоційовані з мікротрубочками.

MAPKs = Mitogen Activated Protein Kinases = Протеїн-кінази, які активуються мітогенами.

MBP = Myelin Basic Protein = Основний білок мієліну.

M-CSF = Macrophage Colony-Stimulating Factor = Фактор колонієстимулювальний макрофагів.

MGDF = Megakaryocytes Growth and Differentiation Factor = Фактор росту та диференціювання мегакаріоцитів.

MHC = Major Histocompatibility Complex = Головний комплекс гістосумісності.

MHSCs = Multipotential Hemopoietic Stem Cells = Клітини гемопоезу стовбурові мультипотентні.

MIS = Mullerian Inhibiting Substance = Мюллерівська інгібіторна субстанція.

MMPs = Matrix Metalloproteinases = Матриксні металопротеїнази.

MOG = Myelin Oligodendrocyte Glycoprotein = Мієліновий олігодендроцитарний глікопротеїн.

MPF = Maturation Promoting Factor = Фактор сприяння дозріванню.

MPO = MyeloPerOxidase = Мієлопероксидаза.

MSH = Melanocyte Stimulating Hormone = Меланоцитостимулювальний гормон.

MTOC = MicroTubule Organizing Center = Центр організації мікротрубочок.

mTOR = mammalian Target Of Rapamycin = Мішень рапаміцину у ссавців.

MVBs = MultiVesicular Bodies = Тільця мультивезикулярні.

MYO-18A = Myosin-18A = Міозин-18A.

M6P = Mannose-6-Phosphate = Манозо-6-Фосфат.

N

NAIP = Neuronal Apoptosis Inhibitory Protein = Білок-інгібітор апоптозу нейронів.

NCAMs = Neural Cell Adhesion Molecules = Молекули адгезії нервових клітин.

NCFs = Neutrophil Chemotactic Factors = Фактори хемотаксису нейтрофілів.

NES = Nuclear Export Signal = Сигнал ядерного експорту.

NETs = Neutrophil Extracellular Traps = Екстрацелюлярні пастки нейтрофілів.

NF-L = NeuroFilament Light = Нейрофіламент легкий.

NF-M = NeuroFilament Medium = Нейрофіламент середній.

NF-H = NeuroFilament Heavy = Нейрофіламент важкий.

NGF = Nerve Growth Factor = Фактор росту нервів.

Ng-CAM = Neuroglial Cell Adhesion Molecules = Молекули адгезії клітин нейроглії.

Ngr1 = Neuregulin-1 = Нейрегулін-1,

NK cells = Natural Killer cells = Клітини природні кілери.

NLS = Nuclear Localization Signal = Сигнал ядерної локалізації.

NPC = Nuclear Pore Complex = Комплекс ядерної пори.

NPT3 = Natrium-Phosphate coTransporters = Натрій-фосфатні котранспортери.

NSF protein = N-ethylmaleimide-Sensitive-Fusion protein = Білок, (що обумовлює) злиття (мембран), чутливий до N-етилмалеїміду.

NSF/ α -SNAP complex = Комплекс NSF/ α -SNAP.

NT-3 = Neurotrophin-3 = Нейротрофін-3.

NT-4 = Neurotrophin-4 = Нейротрофін-4.

NUF = Natrium Uretic Factor = Фактор натрійуретичний.

Nup = Nucleoporins = Нуклеопорини.

О

OMgp = Oligodendrocyte Myelin Glycoprotein = Олігодендроцитарний мієліновий глікопротеїн.

OPG = Osteoprotegerin = Остеопротегерин.

OPN = Osteopontin = Остеопонтин.

Р

P0 = Protein 0 = Білок нуль.

p53 = protein 53 = Білок p53.

PAF = Platelet Activating Factor = Фактор активації тромбоцитів.

PAMPs = Pathogen-Associated Molecular Patterns = Молекулярні ознаки, пов'язані з патогенами.

PC = Polycystin = Поліцистин.

PDGF = Platelet-Derived Growth Factor = Фактор росту тромбоцитарний.

PF4 = Platelet Factor-4 = Фактор тромбоцитарний-4.

PHSCs = Pluripotential Hemopoietic Stem Cells = Клітини гемопоезу стовбурові плюрипотентні.

PIF = Prolactin Inhibitory Factor = Фактор інгібіторний пролактину.

PLP = ProteoLipid Protein = Протеоліпідний білок.

PMP22 = Peripheral Myelin Protein 22 = Білок периферичного мієліну з молекулярною масою 22 кілоДальтон.

POMC = ProOpioMelanoCortin = Проопіомеланокортин.

PP = Pancreatic Polypeptide = Панкреатичний поліпептид.

pRb = protein Retinoblastoma = Білок ретинобластоми.

PRH = Prolactin-Releasing Hormone = Рилізінг-гормон пролактину.

PRL = Prolactin = Пролактин.

PSRGCs = PhotoSensitive Retinal Glial Cells = Клітини фотосенсорні гліоцити сітківки.

PTH = ParaThyroid Hormone = Паратироїдний гормон.

R

Rab proteins = Ras associated binding proteins = Білки, пов'язані з білками Ras.

Rab3a protein = Білок Rab3a.

RAD-51 = RAD-51 proteins = Родина білків RAD-51.

RANKL = Receptor Activator of Nuclear factor kappa B Ligand = Ліганд рецептора активації ядерного фактора kB.

Ras proteins = Rat sarcoma virus proteins = Білки, пов'язані з вірусом саркоми щурів.

RBCs = Red Blood Cells = Червоні кров'яні тіลця (еритроцити).

RER = Rough Endoplasmic Reticulum = Ендоплазматична сітка гранулярна.

RNAs = Ribonucleic acids = Рибонуклеїнові кислоти (РНК).

lncRNAs = long on codingRNAs = РНК довгі декодувальні.

mRNAs = messengerRNAs = РНК матричні (мРНК, ІнформаційніРНК, іРНК).

piRNAs = PIWI-associatedRNAs = РНК-PIWI асоційовані.

rRNAs = ribosomalRNAs = РНК рибосомні (рРНК).

regRNAs = regulatoryRNAs = РНК регуляторні.

siRNAs = silencerRNAs = РНК сайленсні.

tRNAs = transportRNAs = РНК транспортні (тРНК).

RPE65 = Retinal Pigment Epithelium 65) = специфічний для пігментного епітелію сітківки білок масою 65 кілоДальтон.

RPs = Regulatory Particles = Регуляторні частинки (протеасом).

S

SCF = Stem Cell Factor = Фактор стовбурових клітин.

SEM = Scanning Electron Microscope = Сканувальний електронний мікроскоп.

SER = Smooth Endoplasmic Reticulum = Гладка ендоплазматична сітка.

sIgA = secretory Immunoglobulin A = Секреторний імуноглобулін А.

SLRP = Small Leucine-Rich Proteoglycans = Малі протеоглікани, збагачені лейцином.

SMAC/DIABLO = Second Mitochondria-derived Activator of Caspases (SMAC)/ Direct IAP-Binding protein with Low PI (DIABLO) = Білок SMAC/DIABLO.

SNAP-25 = Soluble NSF Attachment Protein = Білок прикріплення, розчинний і чутливий до N-етилmaleїміду (див. гасло Білки SNARE).

SNARE = Soluble NSF Attachment REceptors = Рецептори розчинних NSF-білків (див. гасло Білки SNARE).

t-SNARE = target-specific SNARE = SNARE специфічні до мішеней (див. гасло Білки SNARE).

v-SNARE = vesicle-specific SNARE = SNARE везикуло-специфічні (див. гасло Білки SNARE).

Trans-SNARE complex = Комплекс транс-SNARE (див. гасло Білки SNARE).

Cis-SNARE complex = Комплекс цис-SNARE (див. гасло Білки SNARE).

SP-A, -B, -C, -D = Surfactant Protein-A, -B, -C, -D = Сурфактантні протеїни A, -B, -C, -D.

SRH = Somatotropin-Releasing Hormone = Рилізінг-гормон соматотропіну.

SRP = Signal Recognition Particle = Сигнал-розпізнавальна частинка.

STH = Somatotropin Hormone = Соматотропний гормон.

Т

T4 = Thyroxine (Tetraiodothyronine) = Тироксин (Тетрайодотиронін).

T3 = Triiodothyronine = Трийодотиронін.

TCRs = T-cell receptors = Рецептори Т-лімфоцитів.

TEM = Transmission Electron Microscope = Пронизувальний електронний мікроскоп.

TGF-β = Tumor Growth Factor-beta = Фактор росту пухлин бета-типу.

TGF- α = Transforming Growth Factor- α = Фактор росту трансформувальний альфа-типу.

TGF- β = Transforming Growth Factor- β = Фактор росту трансформувальний бета-типу.

TGN = Trans-Golgi Network = Транс-Гольджі мережа.

T_H1 cells = T lymphocytes Helpers 1st type = Лімфоцити Т-хелпери 1-го типу.

T_H2 cells = T lymphocytes Helpers 2nd type = Лімфоцити Т-хелпери 2-го типу.

T_H3 cells = T lymphocytes Helpers 3rd type = Лімфоцити Т-хелпери 3-го типу.

TLRs = Toll-Like Receptors = Рецептори Toll-подібні.

TIM complex = Translocase of Inner mitochondrial Membrane complex = Комплекс транслокази внутрішньої мітохондріальної мембрани.

Tn = Troponin = Тропонін.

TNAP = Tissue Nonspecific Alkaline Phosphatase = Тканинна неспецифічна лужна фосфатаза.

TNF- α = Tumor Necrosis Factor- α = Фактор некрозу пухлин альфа-типу.

TOM complex = Translocase of Outer mitochondrial Membrane complex = Комплекс транслокази зовнішньої мітохондріальної мембрани.

TPL = Thromboplastin = Тромбопластин.

TRH = Thyrotropin-Releasing Hormone = Рилізінг гормон тиротропіну.

TSH = Thyroid-Stimulating Hormone = Тироїд-стимулювальний гормон.

TSPs = ThromboSPpondins = Тромбоспондини.

U

ULDLs = Ultra-Low Density Lipoproteins = Ліпопротеїни наднизької щільності.

UMOD = UroMODulin = Уромодулін.

V

VCAMs = Vascular Cell Adhesion Molecules = Молекули адгезії судинного ендотелію.

VDAC = Voltage-Dependent Anion Channels = Іонні канали потенціал-залежні.

VEGF = Vascular Endothelial Growth Factor = Фактор росту судинного ендотелію.

VIP = Vasoactive Intestinal Peptide = Вазоактивний інтестинальний пептид.

VLDLs = Very Low Density Lipoproteins = Ліпопротеїни дуже низької щільності.

W

WBCs = White Blood Cells = Клітини Білокрівці.

Z

ZO proteins = Zonulae Occludentes proteins = Білки замикальної зони.

ZP proteins = Zona Pellucida proteins = Білки прозорої зони.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Луцик ОД, Іванова АЙ, Кабак КС. Гістологія людини (підручник). Львів, Мир, 1992.
2. Луцик ОД, Іванова АЙ, Кабак КС. Гістологічний тлумачний словник. Львів, ЛДМІ, 1994.
3. Дудок В, Гжегоцький М, Чайковський Ю, Луцик О. Словник новітніх цитологічних понять і термінів. Львів, Леополіс, 2004.
4. Чайковський ЮБ, Дельцова ОІ, Геращенко СБ. Енциклопедія клітини (тлумачний словник цитологічних термінів). Івано-Франківськ, 2007.
5. Міжнародна гістологічна термінологія. Київ, Медицина, 2010.
6. Луцик ОД, Чайковський ЮБ, ред. Гістологія, цитологія, ембріологія (Національний підручник). Вінниця, Нова книга, 2018.
7. Луцик ОД, Чайковський ЮБ, ред. Гістологія, цитологія, ембріологія: (підручник для студентів стоматологічних факультетів закладів вищої медичної освіти України). Вінниця, Нова книга, 2020.
8. Павліна В, Росс М. Гістологія. Підручник і атлас. З основами клітинної і молекулярної біології. Переклад з англійської 8-го видання. У двох томах. Київ, ВСВ Медицина, 2021.
9. Фільченков ОО, Стойка РС. Апоптоз і рак: від теорії до практики. Тернопіль, УкрМедКнига, 2006.
10. Mescher AL. Junqueira's basic histology. Text and atlas. 16th ed. Lange, 2021.
11. Gartner LP. Textbook of histology. 4th ed. Elsevier, 2017.
12. List of distinct cell types in the adult human body. https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_distinct_cell_types_in_the_adult_human_body.
13. Електронні бази даних Pubmed, Google Scholar, Elsevier, Wiley Online Library, Wikipedia.
14. Медичний ілюстрований словник Дорланда (переклад 30-го американського видання). У двох томах. Львів, Наутілус, 2007.
15. Електронний ресурс: Encyclopaedia Britannica: www.britannica.com/topic/Encyclopaedia-Britannica-English-language-reference-work.

Замість епілога

Якби ти знав, як багато важить слово,
Одно сердечне, теплеє слівце!
Глибокі рани серця як чудово
Вигоює – якби ти знав оце!

Іван Франко