

DOI: 10.31146/1682-8658-ecg-172-12-71-74

Иммунолокализация компонента комплемента C1q в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки человека при дуодените II–III степени*

Замолодчикова Т. С.¹, Шойбонов Б. Б.^{1,2}, Свирщевская Е. В.³¹ НИИИФ им. П. К. Анохина РАН, Москва, Россия² Национальный медицинский исследовательский центр профилактической медицины, Москва, Россия³ ИБХ РАН, Москва, Россия

Immunolocalization of the complement component C1q in the mucous membrane of the human duodenum (duodenitis II–III degree)*

T. S. Zamolodchikova¹, B. B. Shoibonov^{1,2}, E. V. Svirshchetskaya³¹ Anokhin Research Institute of Physiology (Moscow, Russia)² National Research Center for Preventive Medicine (Moscow, Russia)³ Shemyakin & Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry (Moscow, Russia)

Для цитирования: Замолодчикова Т. С., Шойбонов Б. Б., Свирщевская Е. В. Иммунолокализация компонента комплемента C1q в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки человека при дуодените II–III степени. Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. 2019;172(12): 71–74. DOI: 10.31146/1682-8658-ecg-172-12-71-74

For citation: Zamolodchikova T. S., Shoibonov B. B., Svirshchetskaya E. V. Immunolocalization of the complement component C1q in the mucous membrane of the human duodenum (duodenitis II–III degree). *Experimental and Clinical Gastroenterology*. 2019;172(12): 71–74. (In Russ.) DOI: 10.31146/1682-8658-ecg-172-12-71-74

Замолодчикова Татьяна Степановна, к.х.н., старший научный сотрудник лаборатории физиологии мотиваций

Шойбонов Батожаб Батожагаралович, к.х.н., ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии мотиваций; ведущий научный сотрудник отдела фундаментальных и прикладных аспектов ожирения

Свирщевская Елена Викторовна, к.б.н., старший научный сотрудник лаборатории клеточных взаимодействий

Tatyana S. Zamolodchikova, PhD in Chemistry, Senior Researcher Fellow of the Physiology of Motivation Laboratory

Batozhab B. Shoybonov, PhD in Chemistry, Leading Researcher of the Laboratory of Physiology of Motivations; Leading Researcher of the Department of Fundamental and Applied Aspects of Obesity

Elena V. Svirshchetskaya, PhD in Biology, Senior Research Fellow of the Laboratory of Cell Interactions

✉ *Corresponding author:*

Замолодчикова

Татьяна Степановна

Tatyana S. Zamolodchikova
tatyana zam@yandex.ru

Резюме

С целью установления предполагаемой роли системы комплемента в регуляции гомеостаза и защитных реакций в кишечном эпителии был проведен иммунофлуоресцентный анализ локализации компонента комплемента C1q в воспаленной слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки человека (СОДПК) (дуоденит II–III степени) с использованием C1q-специфических антител. Полученные данные свидетельствуют о выраженном присутствии компонента комплемента C1q в различных зонах СОДПК при воспалении, как эпителиальном слое, так и в собственной пластинке, где C1q локализуется в области базолатеральной мембраны энтероцитов и некоторых свободных клетках, предположительно нейтрофилах, макрофагах и тучных клетках. C1q-специфическая реакция в эпителиоцитах и секреторных протоках дуоденальных (бруннеровых) желёз указывает на возможную секрецию C1q. Ко-локализация C1q, катепсина G и белков клеточной адгезии в эпителии СОДПК предполагает их взаимодействие в регуляции тканевого метаболизма, модификации и поддержании барьерных свойств кишечного эпителия в норме и при воспалении.

Ключевые слова: комплемент, C1q, кишечный барьер, гомеостаз, воспаление, дуоденальные железы, катепсин G

Summary

In order to establish the supposed role of the complement system in the regulation of homeostasis and defense reactions in the intestinal epithelium, an immunofluorescent analysis was conducted of localizing the C1q complement component in the inflamed mucosa of the human duodenum (DM) (duodenitis II–III degree) using C1q-specific antibodies. The findings suggest a pronounced presence of the C1q complement component in various DM areas during inflammation, both in the epithelial layer and in the lamina propria, where C1q is localized in the region of the basolateral membrane of enterocytes and some free cells, presumably neutrophils, macrophages and mast cells. A C1q-specific reaction in the epithelial cells and secretory ducts of the duodenal glands indicates a possible secretion of C1q. Co-localization of C1q, cathepsin G and cell adhesion proteins in the DM epithelium implies their interaction in the regulation of tissue metabolism, modification and maintenance of the barrier properties of the intestinal epithelium in normal and with inflammation.

Keywords: complement, C1q, intestinal barrier, homeostasis, inflammation, duodenal glands, cathepsin G

* Иллюстрации к статье – на цветной вклейке в журнал.

* Illustrations to the article are on the colored inset of the Journal.

Введение

Поддержание кишечного гомеостаза предполагает сложную систему иммунных реакций, включающих распознавание и презентацию антигенов, передачу сигналов воспаления что, в конечном итоге, обеспечивает развитие адекватного иммунного ответа [1]. На всех стадиях этого процесса участвует система комплемента – высоко консервативная часть врожденной иммунной системы, которая как бы «дополняет» антибактериальную активность антител [2]. Система комплемента способна не только узнавать и уничтожать бактерии, но и контролировать клеточные процессы, такие как миграция, восстановление, регенерация и апоптоз [3]. Кишечная система комплемента способствует барьерной функции кишечного эпителия и развитию локального иммунного ответа, индуцируя пролиферацию стволовых клеток кишечного эпителия и запуск провоспалительных сигнальных каскадов [3].

Компонент комплемента C1q путём связывания с иммуноглобулинами, находящимися в комплексе с антигенами, инициирует классический путь активации системы комплемента [4]. Молекула C1q представляет собой сложный гликопротеин, собранный из 18 полипептидных цепей, организованных в С-концевой области в глобулярные структуры (головки), которые обеспечивают функцию распознавания и связывания, тогда как в N-концевой области структура полипептидных цепей имеет сходство с коллагеном и опосредует иммунные эффекторные механизмы [4]. Данные, накопленные к настоящему времени, показали, что C1q играет универсальную роль в растущем списке физиологических и патологических процессов,

включая хемотаксис, ангиогенез, нейрональный прунинг, воспаление, аутоиммунные заболевания и рак [4, 5]. Хотя белки комплемента синтезируются преимущественно в печени, C1q уникален тем, что его синтезируют клетки миелоидного происхождения, такие как макрофаги, дендритные и тучные клетки [6]. Локально секретируемый C1q функционирует аутокринным / паракринным способом, индуцируя провоспалительные и противовоспалительные цитокины, и может рассматриваться как «комплемин» – белок комплемента с цитокин-подобной активностью [7]. Известно также, что C1q может влиять на адгезию клеток, стимулируя экспрессию адгезионных белков [8].

Приведенные выше сведения о свойствах C1q предполагают влияние этого компонента комплемента на гомеостаз и барьерные свойства слизистой оболочки в условиях воспаления. С целью установления предполагаемой роли системы комплемента в регуляции гомеостаза и защитных реакций в кишечном эпителии был проведен иммунофлуоресцентный анализ локализации C1q в воспалённой слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки человека (СОДПК) (дуоденит II–III степени) с использованием C1q-специфических антител. Также изучали ко-локализацию C1q и катепсина G (Кат G) – сериновой протеазы, которая, как мы ранее показали, секретируется клетками Панета кишечных желёз и продуцируется некоторыми иммунными клетками СОДПК [9]. Кат G участвует в регуляции иммунного ответа и, как предполагается, является фактором поддержания тонкого равновесия между защитой ткани и ее повреждением в условиях воспаления [10, 11].

Материалы и методы

Для анализа экспрессии в СОДПК человека компонента C1q и Кат G использовали антитела козы против C1q человека (любезно предоставлены проф. Л. В. Козловым, НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г. Н. Габричевского, Москва), мышинные антитела против Кат G, меченые FITC (Novus Biologicals, USA) и вторичные антитела против IgG козы, меченные FITC и PE (фирма Invitrogen). Биоптаты СОДПК (диагноз – хронический дуоденит II–III степени) были получены в ходе эндоскопического обследования пациентов с их информированного согласия. Биоптаты фиксировали 4% параформальдегидом в фосфатном буфере (ФБ) в течение 30 мин при 37 °С. После фиксации ткань отмывали в ФБ и оставляли на ночь в 30% сахарозе, после чего заливали средой для криостатных срезов Killik (Advanced Research Systems, США).

Криосрезы толщиной 7 мкм получали на криотоме ThermoFisherScientific, США) и помещали на стекла с поли-L-лизинем (ThermoFisherScientific, США). Образцы биоптатов инкубировали с нормальной сывороткой человека для блокирования неспецифического связывания. Антитела добавляли в концентрации 1 мкг/образец на 2 часа при комнатной температуре. Контрастное окрашивание проводили митохондриальным красителем MitoTrackerRed (MTR) и MitoTrackerGreen (MTG) (Invitrogen, США). За 30 мин до окончания инкубации вносили ядерный краситель H33342 (Sigma). Далее образцы отмывали и заливали полимеризующейся средой Mowiol 4.88 (Calbiochem, Германия). Образцы анализировали с помощью конфокального сканирующего микроскопа Nikon TE2000 Eclipse (Япония).

Результаты и обсуждение

Биоптаты СОДПК человека (дуоденит II–III степени) исследовали методом конфокальной иммунофлуоресцентной микроскопии с использованием специ-

фических антител к компоненту комплемента C1q и Кат G. Показано присутствие C1q в эпителиальном слое кишечных ворсин (рис. 1; А, Б). Связывание

C1q-специфических антител регистрировали, преимущественно, в области базолатеральной мембраны энтероцитов (рис. 1; Б); в некоторых случаях C1q-специфическую флуоресценцию наблюдали на щёточной кайме (рис. 1; В). В стромах ворсин флуоресцентная метка указывала на экспрессию C1q в области расположения свободных клеток (рис. 1; В, Г).

Экспрессию C1q наблюдали также в области базолатеральной мембраны эпителиоцитов кишечных желёз (крипт Либеркюна) и в стромах вблизи крипт, где специфическая флуоресценция была сопряжена, в частности, со свободными клетками lamina propria (рис. 1; Д, Е). В некоторых из них, предположительно, нейтрофилах, макрофагах и тучных клетках, наблюдали колокализацию C1q и Кат G (рис. 1; Ж, З).

C1q-специфическую флуоресценцию регистрировали также в подслизистом слое в области расположения дуоденальных (бруннеровых) желёз (рис. 2). Связывание антител к C1q наблюдали в рыхлой соединительной ткани между железами (рис. 2; А), среди иммунопозитивных к C1q клеток встречались фибробласты (рис. 2; Б). В некоторых случаях C1q-позитивное окрашивание наблюдали в базальной части секреторных эпителиоцитов и секреторном протоке, что может указывать на секрецию C1q дуоденальными железами (рис. 2; В, Г).

Полученные данные свидетельствуют о выраженном присутствии компонента комплемента C1q в различных зонах СОДПК при воспалении, как эпителиальном слое, так и в собственной пластинке, где C1q локализуется в области базолатеральной мембраны энтероцитов и некоторых свободных клетках. Аналогичную локализацию C1q наблюдали в СОДПК детей при аутизме, причём авторы указывают на сопутствующий этой патологии дуоденит [12]. Наблюдаемая иммуноспецифическая к C1q реакция в фибробластах может свидетельствовать о роли этого компонента комплемента в поддержании целостности рыхлой соединительной ткани. Известно, что фибробласты селективно взаимодействуют с активированными компонентами комплемента в очаге воспаления, где возрастает локальный синтез белков комплемента [13]. Избыточная продукция компонентов и/или аномальная активация комплемента нарушает функцию фибробластов, что приводит к необратимому нарушению структуры соединительной ткани [13]. В литературе имеются данные о локализации C1q в коллагеновых волокнах и цитоплазме фибробластов в соединительной ткани печени при патологии [14].

Выводы

Имунофлуоресцентное исследование биоптатов СОДПК человека (дуоденит II–III степени) методом конфокальной микроскопии с использованием специфических к компоненту комплемента C1q антител выявило экспрессию C1q в эпителиальном слое, собственной пластинке и подслизистой основе СОДПК.

C1q-специфическое связывание антител наблюдали в области базолатеральной мембраны энтероцитов ворсин и крипт (кишечных желёз); фибробластах и свободных клетках стромы, где в некоторых иммунocyтaх, предположительно, нейтрофилах,

В нашей работе показано присутствие C1q в эпителиоцитах и секреторных протоках дуоденальных (бруннеровых) желёз, расположенных в подслизистом слое, что может указывать на секрецию C1q в зону эпителия. Роль дуоденальных желёз в кишечном иммунитете и патогенезе некоторых аутоиммунных заболеваний, в том числе, с участием системы комплемента, была отмечена в ряде исследований [15, 16].

Ко-локализация C1q и Кат G в некоторых иммунocyтaх свидетельствует о возможной функциональной взаимосвязи этих белков при активации иммунной реакции. Кат G – сериновая протеаза иммунocyтoв, участвующая в регуляции иммунного ответа. Спектр биологической активности Кат G включает регуляторные, бактерицидные и деструктивные функции, что предполагает активное участие этой протеазы в защитно-восстановительных реакциях организма [10, 11]. В СОДПК человека Кат G синтезируется большинством иммунocyтoв [9], включая нейтрофилы, макрофаги и тучные клетки, которые, согласно имеющимся данным, могут также экспрессировать C1q [6, 17]. Таким образом, среди свободных клеток, в которых была зафиксирована ко-локализация C1q и Кат G, мы предполагаем наличие нейтрофилов, клеток макрофагального ряда и тучных клеток.

В опубликованных ранее исследованиях мы показали синтез и секрецию Кат G клетками Панета кишечных желёз [9], в связи с чем была предложена роль этого фермента в модуляции иммунных реакций с участием локальной ренин-ангиотензиновой системы (РАС), компоненты которой локализованы в эпителиальном слое СОДПК [18, 19]. Ангиотензин-генерирующие свойства Кат G [20] предполагают Кат G –зависимую активацию локальной РАС в СОДПК, что может оказывать стимулирующий эффект на систему комплемента [21]. Участие C1q в процессах клеточной адгезии [3, 8] предполагает опосредованное взаимодействие этого компонента с адгезионными белками, в том числе, кадгеринами в СОДПК [22]. Суммарные данные о близкой локализации C1q, Кат G и белков клеточной адгезии в эпителии СОДПК, полученные нами в настоящем и опубликованных ранее исследованиях [9, 22], свидетельствуют о возможности их взаимодействия в регуляции тканевого метаболизма, модификации и поддержании барьерных свойств кишечного эпителия в норме и при воспалении (рис. 3).

макрофагах и тучных клетках, была выявлена ко-локализация C1q и Кат G.

Имуноспецифическую к C1q реакцию наблюдали также в эпителиоцитах и секреторных протоках дуоденальных (бруннеровых) желёз, что указывает на возможную секрецию C1q в зону эпителия. Близкое расположение C1q, Кат G и белков клеточной адгезии в эпителии СОДПК предполагает их взаимодействие при участии в регуляции тканевого метаболизма и барьерных свойств кишечного эпителия.

Литература | References

1. *Pastorelli L., DeSalvo C., Mercado J.R. et al.* Central role of the gut epithelial barrier in the pathogenesis of chronic intestinal inflammation: lessons learned from animal models and human genetics. *Front. Immunol.*, 2013, vol.17, no. 4, p. 280. doi: 10.3389/fimmu.2013.00280.
2. *Sina C., Kemper C., Derer S.* The intestinal complement system in inflammatory bowel disease: Shaping intestinal barrier function. *Semin. Immunol.*, 2018, vol. 37, pp. 66–73.
3. *Hawksworth O. A., Coulthard L. G., Woodruff T. M.* Complement in the fundamental processes of the cell. *Mol.Immunol.*, 2017, vol. 84, pp. 17–25.
4. *Thielens N. M., Tedesco F., Bohlson S. S. et al.* C1q: A fresh look upon an old molecule. *Mol.Immunol.*, 2017, vol. 89, pp.73–83. doi: 10.1016/j.molimm.2017.05.025. Epub 2017 Jun 7.
5. *Son M., Diamond B., Santiago-Schwarz F.* Fundamental role of C1q in autoimmunity and inflammation. *Immunol.Res.*, 2015, vol. 63, no.1–3, pp. 101–106.
6. *van Schaarenburg R. A., Suurmond J., Habets K.L et al.* The production and secretion of complement component C1q by human mast cells. *Mol.Immunol.*, 2016, vol. 78, pp. 164–170.
7. *Ghebrehiwet B., Hosszu K.H. Peerschke E. I.* C1q as an autocrine and paracrine regulator of cellular functions. *Mol. Immunol.*, 2017, vol. 84, pp. 26–33.
8. *Feng X., Tonnesen M. G., Peerschke E. I., Ghebrehiwet B.* Cooperation of C1q receptors and integrins in C1q-mediated endothelial cell adhesion and spreading. *J. Immunol.*, 2002, vol.168, no. 5, pp.2441–2448.
9. *Замолодчикова Т. С., Щербakov И. Т., Хренников Б. Н. и соавт.* Катепсин G в иммунной защите двенадцатиперстной кишки человека: новые источники биосинтеза. *Физиология человека*, 2017, Т. 43, № 3, С. 102–11
Zamolodchikova T. S., Shcherbakov I. T., Khrennikov B. N. et al. Cathepsin G in the immune defense of the human duodenum: new sources for biosynthesis. *Human Physiology*. 2017, vol. 43, no. 03, pp. 326–333.
10. *Korkmaz B., Moreau T., Gauthier F.* Neutrophil elastase, proteinase 3 and cathepsin G: physicochemical properties, activity and physiopathological functions. *Biochimie*, 2008, vol. 90, no. 2, pp. 227–242.
11. *Замолодчикова Т. С., Толпыго С. М., Шойбонов Б. Б., Котов А. В.* Катепсин G человека – многофункциональная протеаза иммунитета. *Иммунология*, 2018, № 2–3, С. 151–157. doi: <http://dx.doi.org/10.18821/0206-4952-2018-39-2-3-151-157>.
Zamolodchikova T. S., Tolpygo S. M., Shoibonov B. B., Kotov A. V. Human cathepsin G – multifunctional immunity protease. *Immunologiya*. 2018, vol. 39, no. 02–03, pp. 151–157. doi: <http://dx.doi.org/10.18821/0206-4952-2018-39-2-3-151-157>.
12. *Torrente F., Ashwood P., Day R. et al.* Small intestinal enteropathy with epithelial IgG and complement deposition in children with regressive autism *Molecular Psychiatry*, 2002, vol. 7, pp. 375–382.
13. *Bordin S., Whitfield D.* Cutting edge: proliferating fibroblasts respond to collagenous C1q with phosphorylation of p38 mitogen-activated protein kinase and apoptotic features. *J. Immunol.*, 2003, vol.170, no. 2, pp. 667–671.
14. *Tsuji T., Naito K., Araki K. et al.* Tissue localization of C1q in HBs antigen positive liver disease patients by direct immunofluorescent technique. *Acta Med. Okayama*, 1977, vol. 31, no. 1, pp. 81–89.
15. *Coutinho H. B., Robalinho T. I., Coutinho V. B. et al.* Immunocytochemical demonstration that human duodenal Brunner's glands may participate in intestinal defence. *J. Anat.*, 1996, vol. 189 (Pt 1), pp. 193–197.
16. *Gallagher R. B., Kelly C. P., Neville S. et al.* Complement activation within the coeliac small intestine is localised to Brunner's glands. *Gut*, 1989, vol. 30, pp. 1568–1573.
17. *Nguyen H. X., Galvan M. D., Anderson A. J.* Characterization of early and terminal complement proteins associated with polymorphonuclear leukocytes in vitro and in vivo after spinal cord injury. *J. Neuroinflammation*, 2008, vol. 5, no. 26, doi: 10.1186/1742-2094-5-26
18. *Замолодчикова Т. С., Толпыго С. М., Свирицевская Е. В.* Роль катепсина G в модуляции иммунных реакций с участием локальных ренин-ангиотензиновых систем. *Медицинская иммунология*, 2017, Т. 19, № 5, С. 41.
Zamolodchikova T. S., Tolpygo S. M., Svirshchevskaya E. V. Rol katepsina G v modulyatsii immunnykh reaktsiy s uchastiyem lokalnykh renin-angiotenzinovykh sistem. *Meditsinskaya Immunologiya*, 2017, vol. 19, no. 05, p. 41.
19. *Замолодчикова Т. С., Шойбонов Б. Б., Толпыго С. М.* Локальная ренин-ангиотензиновая система тонкой кишки. Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология, 2015, Т. 124, № 12, С. 97–104.
Zamolodchikova T. S., Shoibonov B. B., Tolpygo S. M. Local renin-angiotensin system of small intestine. *Experimental and Clinical Gastroenterology*, 2018, vol. 124, no. 12, pp. 97–104.
20. *Dzau V.J., Gonzalez D., Kaempfer C. et al.* Human neutrophils release serine proteases capable of activating prorenin. *Circ. Res.*, 1987, vol. 60, pp. 595–601.
21. *Luft F. C., Dechend R., Müller D. N.* Immune mechanisms in angiotensin II-induced target-organ damage. *Ann. Med.*, 2012, vol.44, Suppl 1: S49–54.
22. *Замолодчикова Т. С., Толпыго С. М., Свирицевская Е. В.* Кадгерин и катепсин G в регуляции гомеостаза и защитных реакций в кишечном эпителии. *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*, 2018, Т. 154, № 6, С. 74–77.
Zamolodchikova T. S., Tolpygo S. M., Svirshchevskaya E. V. Cadherins and cathepsin G in the regulation of homeostasis and protective reactions in the intestinal epithelium. *Experimental and Clinical Gastroenterology*. 2018, vol. 154, no. 06, pp.74–77.

К статье

Иммунолокализация компонента комплемента C1q в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки человека при дуодените II–III степени (стр. 71–74)

To article

Immunolocalization of the complement component C1q in the mucous membrane of the human duodenum (duodenitis II–III degree) (p. 71–74)

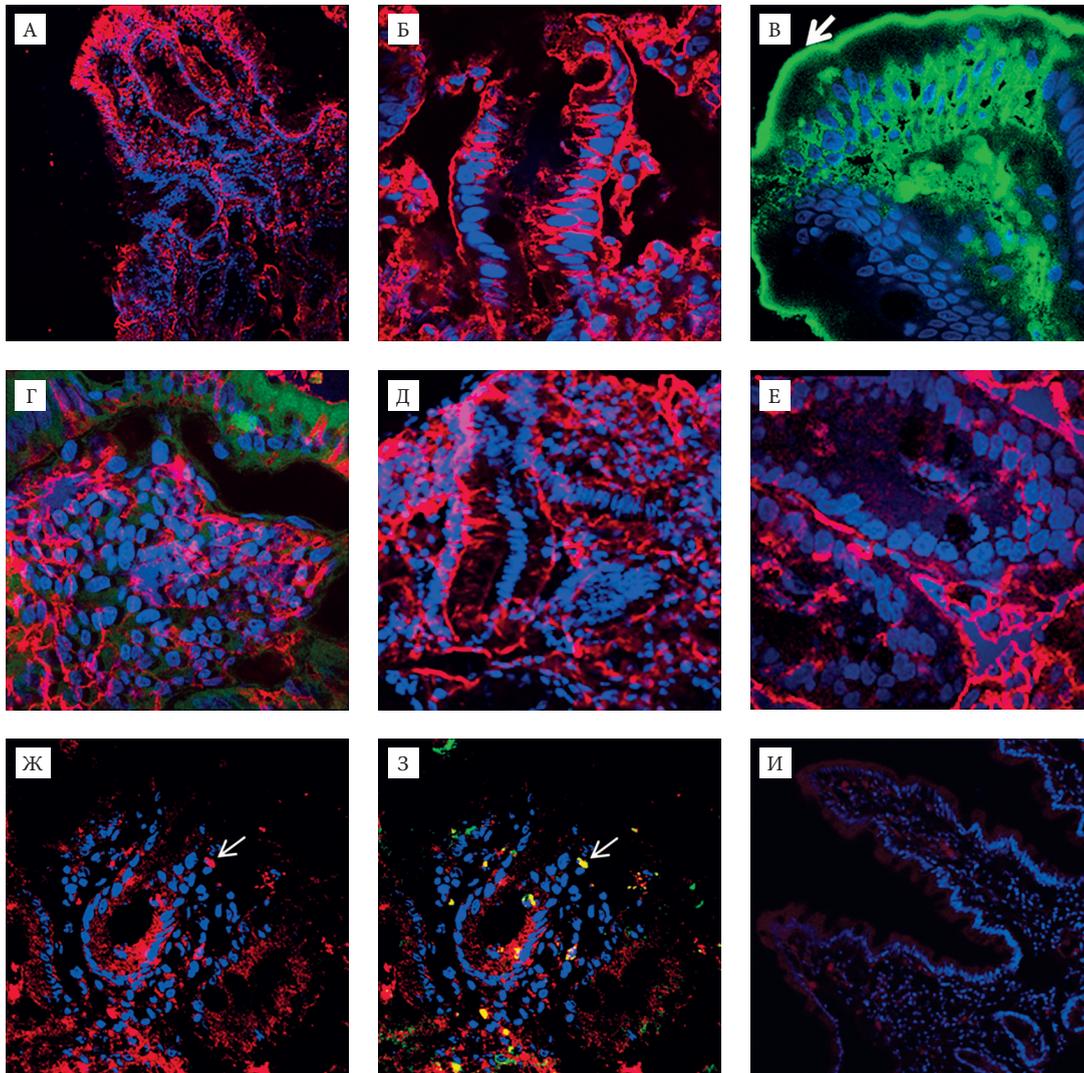


Рисунок 1.

Figure 1.

Иммунолокализация компонента комплемента C1q в эпителиальном слое (А - В), строме (Г) кишечных ворсинок и в области расположения кишечных желёз (Д, Е) СОДПК человека. C1q – специфическое окрашивание – красный (А, Б, Г, Д, Е) и зелёный (В); стрелка указывает на C1q-специфическую иммунофлуоресценцию в области щёточной каймы. Ко-локализация C1q (красный) и катепсина G (зелёный) в свободных клетках (Ж, З); стрелка указывает на одну из клеток, иммуно-позитивных к C1q и катепсину G (жёлтый). Контроль вторых (меченых) антител (И). Клеточные ядра окрашены синим. Увеличение $\times 200$ (А, Д, Ж, З, И); $\times 1000$ (Б–Г; Е).

Immunolocalization of the complement component C1q in the epithelial layer (A - B), stroma (Г) of the intestinal villi and in the region of the intestinal glands (Д, Е) of human duodenal mucosa. C1q – specific staining is red (A, Б, Г, Д, Е) and green (B); the arrow indicates C1q-specific immunofluorescence in the area of the brush border. Co-localization of C1q (red) and cathepsin G (green) in free cells (Ж, З); the arrow indicates one of the cells immunopositive for C1q and cathepsin G (yellow). Control of second (labeled) antibodies (И). Cell nuclei are colored blue. Magnification: $\times 200$ (A, Д, Ж, З, И); $\times 1000$ (Б–Г; Е).

Рисунок 2.

Имунолокализация компонента комплемента C1q (красный) в области расположения дуоденальных (бруннеровых) желёз. (А) – связывание антител к C1q в рыхлой соединительной ткани между железами; выделенное изображение представлено в увеличенном виде (Б), стрелкой отмечен фибробласт. C1q-позитивное окрашивание в базальной части секреторных эпителиоцитов (Б, Г; указано Σ) и секреторном протоке (Г, стрелка) дуоденальных желёз. Клеточные ядра окрашены синим, цитоплазма – зелёный (А, Б). Увеличение ×200 (А); ×1000 (Б-Г).

Figure 2.

Immunolocalization of the complement component C1q (red) in the area of the duodenal (Brunner's glands). (A) – binding of antibodies to C1q in loose connective tissue between the glands; the selected image is shown in an enlarged view (B), the arrow indicates the fibroblast. C1q-positive staining in the basal part of the secretory epithelial cells (B, G; indicated with Σ) and the secretory duct (G, arrow) of the duodenal glands. Cell nuclei are colored blue, cytoplasm is green (A, B). Increase ×200 (A); ×1000 (B-G).

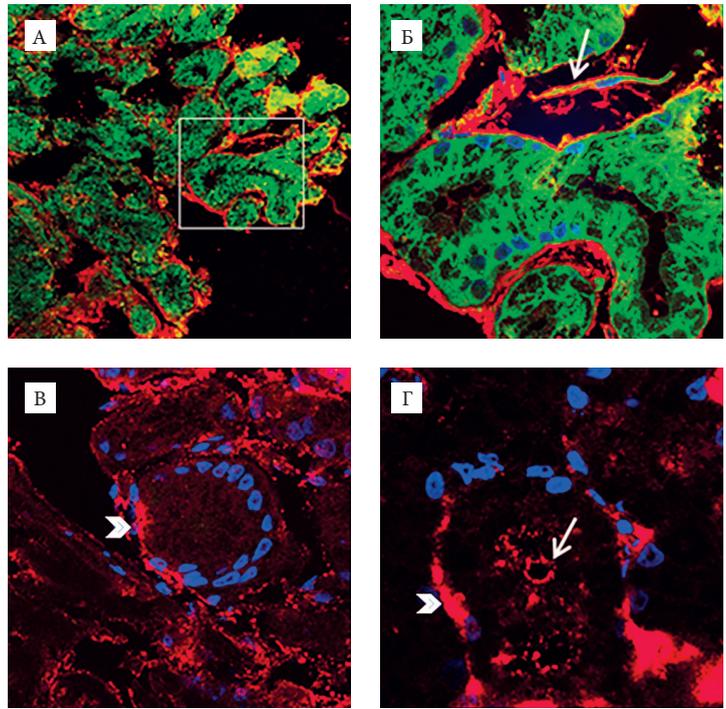


Рисунок 3.

C1q, катепсин G и E-кадгерин в регуляции гомеостаза и защитных реакций в кишечном эпителии в норме и при воспалении (схема). При составлении схемы были использованы литературные данные и результаты собственных исследований, упомянутые в тексте.

Figure 3.

C1q, cathepsin G and E-cadherin in the regulation of homeostasis and protective reactions in the intestinal epithelium in normal and inflammation (scheme). In drawing up the scheme, the literature data and the results of own research mentioned in the text were used.

