

**С.П. Коханская**

# **ЦИТОЛОГИЯ**

*Учебно-методический комплекс*

2007

УДК 576.3(075.8)  
ББК 28.05я 73  
К75

Автор: старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.П. Коханская**

Рецензент: заведующий кафедрой зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент  
А.А. Лешко

Учебно-методический комплекс по цитологии включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, тесты, задачи по цитологии, вопросы к экзамену и рекомендуемую основную и дополнительную литературу.

Предназначено для студентов биологического факультета специальностей «География. Биология», «Биология», «Биоэкология».

УДК 576.3 (075.8)  
ББК 28.05я 73

© Коханская С.П., 2007  
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2007

## ВВЕДЕНИЕ

В учебно-методическом комплексе представлены методические материалы по курсу «Цитология», которые включают примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций с тестами, задачи по цитологии и вопросы для экзамена.

Курс лекций рассчитан на 22 часа и изложен согласно типовой программы по цитологии для высших учебных заведений по специальности «Биология» (2002 г.). В нем рассматриваются общая морфология, ультраструктура, химический состав и функции всех основных структурных компонентов клетки – наружной цитоплазматической мембраны, общих органоидов, органоидов специального назначения, непостоянных клеточных включений, ядра и хромосом; основные способы деления соматических и половых клеток; дифференциация клеток; некоторые вопросы физиологии клетки. В заключение кратко изложены сведения о неклеточных формах жизни – вирусах.

Для самопроверки степени усвоения материала после каждой лекции имеются тесты (в тестах предусмотрены один или несколько правильных ответов).

В учебно-методический комплекс включены также задачи по цитологии, вопросы к экзамену и список основной и дополнительной литературы.

УМК «Цитология» может быть использован студентами биологического факультета специальностей «География. Биология», «Биология», «Биоэкология» при изучении дисциплин «Цитология», «Цитология. Гистология». Из-за разного количества часов, предусмотренных учебными программами на разных специальностях, часть материала лекционных и лабораторных занятий может быть предложена для самостоятельного изучения.

## ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ

№№ п/п	Название темы	Количество часов
1.	Введение в цитологию	2
2.	Строение внешнего покрова клеток	2
3.	Гиалоплазма. Общие органоиды клетки	4
4.	Органоиды специального назначения. Непостоянные включения в клетке	2
5.	Строение и функции ядра	2
6.	Хромосомы	2
7.	Деление клеток	4
8.	Дифференциация клеток	2
9.	Физиология клетки	2
	<b>ИТОГО</b>	<b>22 ч.</b>

## ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ

№№ п/п	Тема занятия	Количество часов
1.	Строение микроскопа и техника работа с ним.	2
2.	Техника приготовления временных и постоянных препаратов.	2
3.	Общая морфология клетки. Строение цитоплазматической мембраны.	2
4.	Дополнительные структуры поверхности клетки.	2
5.	Строение ЭПС и рибосом.	2
6.	Строение и функции митохондрий.	2
7.	Строение пластинчатого комплекса и лизосом.	2
8.	Строение клеточного центра и пластид.	2
9.	Непостоянные включения в клетке.	2
10.	Строение органоидов специального назначения.	2
11.	Строение ядра.	2
12.	Строение хромосом.	2
13.	Размножение соматических клеток.	2
14.	Размножение половых клеток.	2
15.	Коллоквиум.	2
	<b>ИТОГО</b>	<b>30 ч.</b>

# ВВЕДЕНИЕ В ЦИТОЛОГИЮ

## Предмет и задачи курса цитологии.

### Место цитологии в системе биологических дисциплин

Цитология (от греч. Kytos – ячейка, клетка) – наука о клетке. Современная цитология изучает строение клеток, их функционирование как элементарных живых систем; исследует функции отдельных клеточных компонентов, процессы воспроизведения клеток, их приспособления к условиям среды и многие другие процессы, позволяющие судить об общих для всех клеток свойствах и функциях.

Цитология рассматривает также особенности специализированных клеток, этапы становления их особых функций и развития специфических клеточных структур.

За последние 40–45 лет цитология из описательно-морфологической превратилась в экспериментальную науку, ставящую перед собой задачи изучения физиологии клетки, ее основных жизненных функций и свойств, ее биологии. Другими словами – это физиология клетки.

Возможность такого переключения интересов исследователей возникла в связи с тем, что цитология тесно сопряжена с научными и методическими достижениями биохимии, биофизики, молекулярной биологии и генетики.

Вообще, цитология тесно связана практически со всеми биологическими дисциплинами, так как все живое на Земле (почти все!) имеет клеточное строение, а цитология как раз и занимается изучением клеток во всем их многообразии.

Цитология тесно связана с зоологией и ботаникой, поскольку изучает особенности строения растительных и животных клеток; с эмбриологией при изучении строения половых клеток; с гистологией – строение клеток отдельных тканей; с анатомией и физиологией, так как на основе цитологических знаний изучается строение тех или иных органов и их функционирование.

Клетка имеет богатый химический состав, в ней протекают сложные биохимические процессы – фотосинтез, биосинтез белка, дыхание, а также происходят важные физические явления, в частности, возникновение возбуждения, нервного импульса, поэтому цитология тесно связана с биохимией и биофизикой.

Чтобы понять сложные механизмы наследственности, нужно изучить и понять их материальные носители – гены, ДНК, которые являются составными компонентами клеточных структур. Из этого возникает тесная связь цитологии с генетикой и молекулярной биологией.

Данные цитологических исследований широко используются в медицине, сельском хозяйстве, ветеринарии, в различных отраслях промышленности (пищевая, фармацевтическая, парфюмерная и др.). Важное место также занимает цитология в преподавании биологии в школе (курс общей биологии в старших классах).

## Краткий исторический очерк развития цитологии

В целом цитология – наука довольно молодая. Из среды других биологических наук она выделилась немногим более ста лет назад. Впервые обобщенные сведения о строении клеток были собраны в книге Ж.Б. Карнуа «Биология клетки», вышедшей в 1884 г. Появлению этой книги предшествовал длительный и бурный период поисков, открытий, дискуссий, который привел к формулированию так называемой клеточной теории, имеющей огромное общебиологическое значение.

Выделим некоторые важные вехи в истории изучения биологии клетки.

Конец XVI – начало XVII столетия. Изобретателями микроскопа по разным данным являются Захария Янсен (1590 г., Голландия), Галилео Галилей (1610 г., Италия), Корнелиус Дреббель (1619–1620 гг., Голландия). Первые микроскопы были весьма громоздкими и дорогими и использовались знатными людьми для собственного развлечения. Но постепенно они усовершенствовались и стали превращаться из игрушки в инструмент научных исследований.

1665 г. Роберт Гук (Англия), пользуясь микроскопом, сделанным им самим, изучал строение пробки и впервые употребил термин «клетка» для описания структурных единиц, из которых состоит эта ткань. Он считал, что клетки пустые, а живое вещество – это клеточные стенки.

1675–1682 гг. М. Мальпиги и Н. Грю (Италия) подтвердили клеточное строение растений

1674 г. Антонио ван Левенгук (Голландия) открыл одноклеточные организмы, в том числе бактерии (1676 г.). Он же впервые увидел и описал животные клетки – эритроциты крови, сперматозоиды.

1700–1800 гг. Опубликовано много новых описаний и рисунков различных тканей, по преимуществу растительных (французский ученый К. Бриссо-Мирбе, 1802, 1808 гг.). Ж.Б. Ламарк распространил идею о тканях на животных.

1827 г. Долланд резко улучшил качество линз. После этого интерес к микроскопии быстро возрос и распространился.

1825 г. Ян Пуркине (Чехия) первым описывает клеточное ядро в яйцеклетке птиц. Он называет его «зародышевым пузырьком» и закрепляет за ним функцию «производящей силы яйца».

1827 г. Русский ученый Карл Бэр открыл яйцеклетку млекопитающих и установил, что все многоклеточные организмы начинают свое развитие из одной клетки. Это открытие показало, что клетка – единица не только строения, но и развития всех живых организмов.

1831 г. Роберт Броун (английский ботаник) впервые описал ядро в растительных клетках. Он придумал название «нуклеус» – «ядро» и впервые заявил, что оно обычная составная часть любой клетки, имеющая некое существенное значение для ее жизни.

1836 г. Габриель Валентин, ученик Пуркине, открывает ядро животных клеток – клеток эпителия конъюнктивы, соединительной оболочки глаза. Внутри этого «нуклеуса» он находит и описывает ядрышко.

С этого момента ядро стали выискивать и находить во всех тканях растений и животных.

1839 г. Теодор Шванн (немецкий физиолог и цитолог) опубликовал книгу «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в которой он обобщил имеющиеся знания о клетке, в том числе результаты исследований немецкого ботаника Матиаса Якоба Шлейдена о роли ядра в клетках растений. Главная идея книги (поражающая по своей простоте) – жизнь сосредоточена в клетках – вызвала революцию в биологии. Иными словами Т. Шванн и М. Шлейден сформулировали клеточную теорию. Основные ее положения тогда были следующие:

- 1) как растительные, так и животные организмы состоят из клеток;
- 2) клетки растительных и животных организмов развиваются аналогично и близки друг к другу по строению и функциональному назначению;
- 3) каждая клетка способна к самостоятельной жизнедеятельности.

Клеточная теория – одно из выдающихся обобщений биологии XIX в., давшее основу для понимания жизни и раскрытия эволюционных связей между организмами.

1840 г. Ян Пуркине предложил название «протоплазма» для клеточного содержимого, убедившись в том, что именно оно (а не клеточные стенки) представляют собой живое вещество. Позднее был введен термин «цитоплазма».

1858 г. Рудольф Вирхов (немецкий патолог и общественный деятель) показал, что все клетки образуются из других клеток путем клеточного деления. Это положение в дальнейшем также вошло в клеточную теорию.

1866 г. Эрнст Геккель (немецкий биолог, основоположник филогенетического направления дарвинизма) установил, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро.

1866–1888 гг. Подробно изучено клеточное деление и описаны хромосомы.

1880–1883 гг. Открыты пластиды, в частности хлоропласты.

1876 г. Открыт клеточный центр.

1899 г. – Открыт аппарат Гольджи.

1894 г. Открыты митохондрии.

1887–1900 гг. Усовершенствованы микроскоп, а также методы фиксации, окрашивания препаратов и приготовления срезов. Цитология начала приобретать экспериментальный характер. Ведутся эмбриологические исследования, чтобы выяснить, каким образом клетки взаимодействуют друг с другом в процессе роста многоклеточного организма.

1900 г. Вновь открыты законы Менделя, забытые с 1865 г., и это дало толчок развитию цитогенетики, занимающейся изучением роли ядра в передаче наследственных признаков.

Световой микроскоп к этому времени почти достиг теоретического предела разрешения; развитие цитологии естественно замедлилось.

1930-е годы появился электронный микроскоп.

С 1946 г. и по настоящее время электронный микроскоп получил широкое распространение в биологии, дав возможность исследовать строение клетки гораздо более подробно. Это «тонкое» строение стали называть ультраструктурой.

Роль отечественных ученых в развитии учения о клетке.

Каспар Фридрих Вольф (1733–1794) – член Петербургской АН, выступал против метафизических представлений о развитии как росте уже готового организма, заложенного в половой клетке (теория преформизма).

П.Ф. Горянинов – русский биолог, описавший различные формы клеток и еще до Шванна и Шлейдена высказывавший близкие к ним взгляды.

Вторая половина XIX в. – начало XX в.: русский цитолог И.Д. Чистяков впервые описал митоз в спорах плауна; И.Н. Горожанкин изучал цитологические основы оплодотворения у растений; С.Т. Навашин в 1898 г. открыл двойное оплодотворение у растений.

## **Основные положения современной клеточной теории**

1. Клетка как элементарная живая система, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению, лежит в основе строения и развития всех живых организмов.

2. Клетки всех организмов построены по единому принципу, сходны (гомологичны) по химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.

3. Размножение клеток происходит путем их деления, и каждая новая клетка образуется в результате деления материнской клетки.

4. В многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемым функциям и образуют ткани. Из тканей состоят органы и системы органов, которые тесно связаны между собой.

С развитием науки лишь одно положение клеточной теории оказалось не абсолютно верным – первое. Не все живые организмы имеют клеточную организацию. Это стало ясным с открытием вирусов. Это неклеточная форма жизни, но существование и размножение вирусов возможно только при использовании ферментативных систем клеток. Поэтому вирус не является элементарной единицей живой материи.

Клеточная форма организации живого, возникнув однажды, стала основой всего дальнейшего развития органического мира. Эволюция бактерий, простейших, сине-зеленых водорослей и других организмов целиком происходила за счет структурных, функциональных и биохимических преобразований клетки. В ходе этой эволюции было достигнуто поразительное разнообразие клеточных форм, однако общий план строения клетки не претерпел принципиальных изменений.



Возникновение многоклеточности резко расширило возможности прогрессивной эволюции органических форм. Ведущими здесь стали изменения систем более высокого порядка (тканей, органов, индивидов, популяций и т.д.). При этом у тканевых клеток закреплялись особенности, полезные для индивида и вида в целом, независимо от того, как данная особенность сказывается на жизнеспособности и способности к размножению самих тканевых клеток. В результате – клетка стала подчиненной частью целостного организма. Например, функционирование ряда клеток связано с их гибелью (секреторные клетки), утратой способности к размножению (нервные клетки), утратой ядра (эритроциты млекопитающих).

## **Методы современной цитологии**

Цитология возникла как ветвь микроанатомии, и поэтому основной метод, который используют цитологи – это метод световой микроскопии. В настоящее время этот метод нашел целый ряд дополнений и модификаций, что значительно расширило круг задач и вопросов, решаемых цитологией. Революционным моментом в развитии современной цитологии и биологии вообще было применение электронной микроскопии, открывшей необычайно широкие перспективы. С введением электронной микроскопии в ряде случаев уже трудно провести границу между собственно цитологией и биохимией, они объединяются на уровне макромолекулярного изучения объектов (например, микротрубочек, мембран, микрофиламентов и т.д.). Все же главным методическим приемом в цитологии остается визуальное наблюдение объекта. Кроме того, в цитологии применяются многочисленные приемы препаративной и аналитической биохимии, методы биофизики.

Познакомимся с некоторыми методами цитологических исследований, которые для удобства изучения разделим на несколько групп.

### **I. Оптические методы.**

**1. Световая микроскопия.** Объекты исследования – препараты, которые можно рассматривать в проходящем свете. Они должны быть достаточно прозрачны, тонки и контрастны. Биологические объекты не всегда обладают этими качествами. Для изучения их в биологическом микроскопе необходимо предварительно приготовить соответствующие препараты путем фиксации, обезвоживания, изготовления тонких срезов, окрашивания. Клеточные структуры в таких фиксированных препаратах не всегда соответствуют истинным структурам живой клетки. Их изучение должно сопровождаться изучением живого объекта в темнопольном и фазово-контрастном микроскопах, где контрастность повышается за счет дополнительных устройств к оптической системе.

Предельное разрешение, которое может дать биологический микроскоп при масляной иммерсии, –  $1700 \text{ \AA}$  (0,17 мкм) в монохроматическом

свете и  $2500 \text{ \AA}$  (0,25 мкм) в белом свете. Дальнейшее увеличение разрешения может идти лишь за счет уменьшения длины волны света.

**2. Темнопольная микроскопия.** Метод основан на принципе рассеивания света на границе между фазами с разными показателями преломления. Достигается это в темнопольном микроскопе или в обычном биологическом микроскопе специальным темнопольным конденсором, который пропускает только очень косые краевые лучи источника света. Поскольку краевые лучи имеют сильный наклон, они не попадают в объектив, и поле зрения микроскопа оказывается темным, а объект, освещенный рассеянным светом, кажется светлым. На препаратах клеток обычно содержатся структуры разной оптической плотности. На общем темном фоне эти структуры четко видны благодаря их различному свечению, а светятся они потому, что рассеивают попадающие на них лучи света (эффект Тиндаля).

В темном поле можно изучать живые объекты. Разрешающая способность такого микроскопа большая (меньше 0,2 мкм).

**3. Фазово-контрастная микроскопия.** Метод основан на том, что отдельные участки прозрачного препарата отличаются от окружающей среды по показателю преломления. Поэтому проходящий через них свет распространяется с различной скоростью, т.е. испытывает смещение фаз, что выражается в изменении яркости. Частицы с показателем преломления, большим показателя преломления среды, дают темные изображения на светлом фоне, с показателем, меньшим показателя среды, – изображения более светлые, чем окружающий фон.

Фазово-контрастная микроскопия позволяет выявить множество деталей и особенностей живых клеток и срезов тканей. Большое значение имеет этот метод для изучения тканей, культивируемых *in vitro*.

**4. Интерференционная микроскопия.** Этот метод близок к методу фазово-контрастной микроскопии и дает возможность получить контрастные изображения неокрашенных прозрачных живых клеток, а также вычислить сухой вес клеток. Интерференционный микроскоп устроен так, что пучок параллельных световых лучей от осветителя разделяется на два потока. Один из них проходит через объект и приобретает изменения в фазе колебания, другой идет, минуя объект. В призмах объектива оба потока вновь соединяются и интерферируют между собой. В результате интерференции будет строиться изображение, на котором участки клетки, обладающие разной толщиной или разной плотностью, будут отличаться друг от друга по степени контрастности. В этом приборе, измеряя сдвиги фаз, можно определить концентрацию и массу сухого вещества в объекте.

## **II. Витальное (прижизненное) изучение клеток.**

**1. Приготовление препаратов живых клеток.** Световой микроскоп позволяет видеть живые клетки. Для кратковременного наблюдения клетки помещают просто в жидкую среду на предметное стекло; если нужно дли-

тельное наблюдение за клетками, то используются специальные камеры. В любом из этих случаев клетки изучаются в специально подобранных средах (вода, физиологический раствор, раствор Рингера и др.).

**2. Метод клеточных культур.** Культивирование клеток и тканей вне организма (*in vitro*) связано с соблюдением определенных условий; подбирается подходящая питательная среда, поддерживается строго определенная температура (около 20<sup>0</sup> для клеток холоднокровных животных и около 37<sup>0</sup> для теплокровных), обязательным является соблюдение стерильности и регулярные пересевы культуры на свежую питательную среду. Сейчас метод культивирования клеток вне организма широко используется не только для цитологических, но и для генетических, вирусологических и биохимических исследований.

**3. Методы микрохирургии.** Данные методы предполагают оперативное воздействие на клетку. Микрооперации на отдельных клетках мелких размеров стали проводить с начала XX столетия, когда был сконструирован прибор, называемый *микроманипулятором*. С его помощью клетки разрезают, извлекают из них отдельные части, вводят вещества (микроинъекция) и т.д. Микроманипулятор совмещается с обычным микроскопом, в который наблюдают за ходом операции. Микрохирургическими инструментами служат стеклянные крючки, иглы, капилляры, которые имеют микроскопические размеры. Кроме механического воздействия на клетки в микрохирургии в последнее время широко применяют микропучки ультрафиолетового света или лазерные микропучки. Это дает возможность практически моментально инактивировать отдельные участки живой клетки.

**4. Методы прижизненной окраски.** При изучении живых клеток пытаются их окрашивать с помощью так называемых витальных красителей. Это красители кислой (трипановый синий, литиевый кармин) или основной (нейтральный красный, метиленовый синий) природы, применяемые при очень большом разведении (1:200000), следовательно, влияние красителя на жизнедеятельность клетки минимальное. При окрашивании живых клеток краситель собирается в цитоплазме в виде гранул, а в поврежденных или мертвых клетках происходит диффузное окрашивание цитоплазмы и ядра. Время для окрашивания препаратов сильно варьирует, но для большинства витальных красителей оно равно от 15 до 60 минут.

### **III. Цитофизические методы**

**1. Метод поглощения рентгеновских лучей.** Метод основан на том, что разные вещества в определенной длине волны по-разному поглощают рентгеновские лучи. Пропуская рентгеновские лучи через препарат ткани, можно по спектру поглощения определить ее химический состав.

**2. Флуоресцентная микроскопия.** В основу метода положено свойство некоторых веществ флуоресцировать в ультрафиолетовых лучах. Для этих целей используют ультрафиолетовый микроскоп, в конденсоре которого уста-

новлен светофильтр, выделяющий из общего светового пучка синие и ультрафиолетовые лучи. Другой светофильтр, помещенный перед глазами наблюдателя, поглощает эти лучи, пропуская лучи флуоресценции, испускаемые препаратом. Источником света служат ртутные лампы и лампы накаливания, дающие сильное ультрафиолетовое излучение в общем световом пучке.

Флуоресцентная микроскопия дает возможность изучать живую клетку. Целый ряд структур и веществ, содержащихся в клетках, обладает собственной (первичной) флуоресценцией (хлорофилл, витамины А, В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>, некоторые гормоны и бактериальные пигменты). Объекты, не обладающие собственной флуоресценцией, могут быть подкрашены специальными флуоресцирующими красителями – *флуорохромами*. Тогда они просматриваются в ультрафиолете (вторичная флуоресценция). С помощью этого метода можно видеть форму объекта, распределение флуоресцирующих веществ в объекте, содержание этих веществ).

**3. Метод радиографии.** Метод основан на том, что радиоактивные изотопы, будучи введенными в организм, вступают в общий клеточный обмен и включаются в молекулы соответствующих веществ. Места их локализации определяют по излучению, даваемому изотопами и обнаруживаемому по засвечиванию фотопластинки при наложении ее на препарат. Препарат изготавливается спустя некоторое время после введения изотопа с учетом времени прохождения определенных стадий метаболизма. Этот метод широко применяется для выяснения локализации мест синтеза биополимеров, для определения путей переноса веществ в клетке, для наблюдения за миграцией или свойствами отдельных клеток.

#### **IV. Методы исследования ультраструктуры**

**1. Поляризационная микроскопия.** В основе метода лежит способность различных компонентов клеток и тканей к преломлению поляризованного света. Некоторые клеточные структуры, например нити веретена деления, миофибриллы, реснички мерцательного эпителия и др., характеризуются определенной ориентацией молекул и обладают свойством двойного лучепреломления. Это так называемые *анизотропные структуры*.

От обычного биологического микроскопа поляризационный отличается тем, что перед конденсором помещается поляризатор, а за препаратом и объективом помещены компенсатор и анализатор, позволяющие детально исследовать двойное лучепреломление в рассматриваемом объекте. Поляризатор и анализатор – это призмы, сделанные из исландского шпата (призмы Николя). Поляризационный микроскоп дает возможность определить ориентировку частиц в клетках и других структурах, четко видеть структуры с двойным лучепреломлением, а при соответствующей обработке препаратов можно сделать наблюдения над молекулярной организацией той или иной части клетки.

**2. Метод рентгеноструктурного анализа.** В основу метода положено свойство рентгеновских лучей испытывать дифракцию при прохождении через кристаллы. Такую же дифракцию они претерпевают, если вместо кристаллов поставить биологические объекты – сухожилие, целлюлозу и другие. На экране или фотопластинке появляется ряд колец, концентрически расположенных пятен и полос. Угол дифракции определяется расстоянием между группами атомов и молекулами в объекте. Чем больше расстояние между структурными единицами, тем меньше угол дифракции, и наоборот. На экране это соответствует расстоянию между темными зонами и центром. Ориентированные частицы дают на диаграмме круги, серпы, точки; неориентированные частицы в аморфных веществах дают изображение концентрических колец.

Метод рентгеноструктурного анализа применяется для изучения строения молекул белков, нуклеиновых кислот и других веществ, входящих в состав цитоплазмы и ядра клеток. Он дает возможность определить пространственное расположение молекул, точно измерить расстояние между ними и изучить внутримолекулярную структуру.

**3. Электронная микроскопия.** Рассматривая характеристики светового микроскопа, можно убедиться, что единственным путем увеличения разрешения оптической системы будет использование источника освещения, испускающего волны с наименьшей длиной. Таким источником может быть раскаленная нить, которая в электрическом поле выбрасывает поток электронов, последний можно фокусировать, пропуская через магнитное поле. Это послужило основой для создания в 1933 г. электронного микроскопа. Основное отличие электронного микроскопа от светового заключается в том, что в нем вместо света используется быстрый поток электронов, а стеклянные линзы заменены электромагнитными полями. Изображение дают электроны, прошедшие через объект и не отклоненные им. В современных электронных микроскопах достигнуто разрешение в  $1\text{ \AA}$  (0,1 нм).

Под электронным микроскопом просматриваются неживые объекты – препараты. Живые объекты изучать пока не удастся, т.к. объекты помещаются в вакуум, губительный для живых организмов. В вакууме электроны, не рассеиваясь, попадают на объект.

Объекты, изучаемые под электронным микроскопом, должны иметь очень малую толщину, не больше  $400\text{--}500\text{ \AA}$  (0,04–0,05 мкм), иначе они оказываются непроницаемыми для электронов. Для этих целей применяют *ультрамикротомы*, принцип работы которых построен на тепловом расширении стержня, подающего нож к объекту или, наоборот, объект к ножу. В качестве ножей используются специально заточенные мелкие алмазы.

Биологические объекты, особенно вирусы, фаги, нуклеиновые кислоты, тонкие мембраны, обладают слабой способностью рассеивать электроны, т.е. низкой контрастностью. Контрастность их увеличивают путем напыления на объект тяжелых металлов (золото, платина, хром), углерод-

ного напыления, с помощью обработки препаратов осмиевой или вольфрамовой кислотами и некоторыми солями тяжелых металлов.

**4. Специальные методы электронной микроскопии биологических объектов.** В настоящее время методы электронной микроскопии развиваются и совершенствуются.

*Метод замораживания – травления* – заключается в том, что объект сначала быстро замораживают жидким азотом, а затем при той же температуре переносят в специальную вакуумную установку. Там замороженный объект механическим способом скалывается охлажденным ножом. При этом обнажаются внутренние зоны замороженных клеток. В вакууме часть воды, перешедшей в стекловидную форму, возгоняется («травление»), а поверхность скола последовательно покрывается тонким слоем испаренного углерода, а затем металла. Таким образом получается пленка-слепок, повторяющая прижизненную структуру материала, которую изучают в электронном микроскопе.

*Методы высоковольтной микроскопии* – сконструированы электронные микроскопы с ускоряющим напряжением 1–3 млн. В. Преимущество этого класса приборов в том, что при высокой энергии электронов, которые меньше поглощаются объектом, можно рассматривать образцы большей толщины (1–10 мкм). Этот метод перспективен и в другом отношении: если при сверхвысокой энергии электронов уменьшается их воздействие с объектом, то в принципе это можно использовать при изучении ультраструктуры живых объектов. Сейчас ведутся работы в этом направлении.

*Метод сканирующей (растровой) электронной микроскопии* позволяет изучить трехмерную картину поверхности клетки. При этом методе фиксированный и специальным образом высушенный объект покрывается тонким слоем испаренного металла (чаще всего золота), тонкий пучок электронов пробегает по поверхности объекта, отражается от него и попадает в приемное устройство, передающее сигнал на электронно-лучевую трубку. Благодаря огромной глубине фокуса сканирующего микроскопа, которая значительно больше, чем у просвечивающего, получается почти трехмерное изображение исследуемой поверхности.

## **V. Цито- и гистохимические методы.**

Такими методами можно определить содержание и локализацию веществ в клетке с помощью химических реактивов, дающих с выявленным веществом новое вещество специфического цвета. Методы аналогичны методам определения веществ в аналитической химии, но реакция происходит непосредственно на препарате ткани, и именно в том месте, где локализовано искомое вещество.

Количество конечного продукта цитохимической реакции можно определить с помощью *метода цитофотометрии*. Основу его составляет

определение количества химических веществ по поглощению ими света определенной длины волны. Было найдено, что интенсивность поглощения лучей пропорционально концентрации вещества при одной и той же толщине объекта. Следовательно, оценивая степень поглощения света данным веществом, можно узнать его количество. Для такого рода исследований используют приборы – микроскопы-цитофотометры; у них за объективом расположен чувствительный фотометр, регистрирующий интенсивность прошедшего через объектив светового потока. Зная площадь или объем измеряемой структуры и значение поглощения, можно определить как концентрацию данного вещества, так и его абсолютное содержание.

Разработаны приемы количественной флуорометрии, позволяющей по степени свечения определить содержание веществ, с которыми связываются флуорохромы. Так, для выявления специфических белков применяют *метод иммунофлуоресценции* – иммунохимические реакции с использованием флуоресцирующих антител. Этот метод обладает очень большой специфичностью и чувствительностью. Его можно использовать для выявления не только белков, но и отдельных последовательностей нуклеотидов в ДНК или для определения мест локализации РНК–ДНК-гибридных молекул.

## **VI. Фракционирование клеток.**

В цитологии широко применяют различные методы биохимии, как аналитические, так и препаративные. В последнем случае можно получить в виде отдельных фракций разнообразные клеточные компоненты и изучать их химию, ультраструктуру и свойства. Так, в настоящее время в виде чистых фракций получают практически любые клеточные органеллы и структуры: ядра, ядрышки, хроматин, ядерные оболочки, плазматическую мембрану, вакуоли ЭПС, рибосомы, аппарат Гольджи, митохондрии, их мембраны, пластиды, микротрубочки, лизосомы и т.д.

Получение клеточных фракций начинается с общего разрушения клетки, с ее гомогенизации. Затем из гомогенатов уже можно выделять фракции. Одним из основных способов выделения клеточных структур является дифференциальное (разделительное) центрифугирование. Принцип его применения в том, что время для оседания частиц в гомогенате зависит от их размера и плотности: чем больше частица или чем она тяжелее, тем быстрее она осядет на дно пробирки. Полученные фракции, прежде чем их анализировать биохимическими способами, необходимо проверить на чистоту с помощью электронного микроскопа.

## Клетка – элементарная единица живого. Прокариоты и эукариоты

Клетка представляет собой самовоспроизводящуюся систему. В ней имеется цитоплазма и генетический материал в форме ДНК. ДНК регулирует жизнедеятельность клетки и воспроизводит самое себя, благодаря чему образуются новые клетки.

**Размеры клеток.** Бактерии – диаметр 0,2 мкм. Чаще клетки бывают 10–100 мкм, реже – 1–10 мм. Есть очень крупные: яйцеклетки страусов, пингвинов, гусей – 10–20 см, нервные клетки и млечные сосуды растений – до 1 м и более.

**Форма клеток:** округлые (клетки печени), овальные (эритроциты земноводных), многогранные (некоторые клетки растений), звездчатые (нейроны, меланофоры), дисковидные (эритроциты человека), веретеновидные (гладкомышечные клетки) и т.д.

Но, несмотря на многообразие форм и размеров, организация клеток всех живых организмов подчинена единым принципам строения: протопласт, состоящий из цитоплазмы и ядра, и плазматическая мембрана. Цитоплазма, в свою очередь, включает в себя гиалоплазму, органоиды (общие органоиды и органоиды специального назначения) и включения.

В зависимости от особенностей строения составных частей все клетки делятся на *прокариотические* и *эукариотические*.

Прокариотические клетки характерны для бактерий и сине-зеленых водорослей (цианобактерий). У них нет истинного ядра, ядрышек и хромосом, имеется лишь *нуклеоид*, лишенный оболочки и состоящий из одной кольцевой молекулы ДНК, связанной с небольшим количеством белка. У прокариот отсутствуют мембранные органеллы – митохондрии, ЭПС, хлоропласты, лизосомы и комплекс Гольджи. Имеются лишь более мелкие, чем у эукариот, рибосомы.

Поверх плазматической мембраны у прокариот имеется жесткая клеточная стенка и, часто, слизистая капсула. Плазматическая мембрана образует впячивания – *мезосомы*, на мембранах которых располагаются окислительно-восстановительные ферменты, а у фотосинтезирующих прокариот соответствующие пигменты (бактериохлорофилл у бактерий, хлорофилл и фикоцианин – у цианобактерий). Таким образом, эти мембраны выполняют функции митохондрий, хлоропластов и других органелл.

К эукариотам относятся одноклеточные животные (протисты), грибы, растения, животные. У них кроме четко отграниченного двойной мембраной ядра, имеется много других мембранных структур. По количеству мембран органоиды эукариотических клеток можно разделить на три основные группы: одномембранные (ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы), двумембранные (митохондрии, пластиды, ядро), немембранные (рибосомы, клеточный центр). Кроме того, вся цитоплазма разделена внутренними



мембранами на реакционные пространства – *компартменты* (отсеки). В этих отсеках одновременно и независимо друг от друга протекают различные химические реакции.

### Сравнительная характеристика различных типов эукариотических клеток (из Лемеза, Лисов, 1997)

Признаки	Клетки			
	протист	грибов	растений	животных
Клеточная стенка	у многих имеется	в основном из хитина	из целлюлозы	–
Крупная вакуоль	редко	есть	есть	–
Хлоропласты	бывают часто	–	есть	–
Способ питания	авто- и гетеротрофное	гетеротрофное	автотрофное	гетеротрофное
Центриоли	бывают часто	бывают редко	только у некоторых мхов и папоротников	есть
Резервный питательный углевод	крахмал, гликоген, парамил, хризоламинарин	гликоген	крахмал	гликоген

### Сходство и отличия животных и растительных клеток

Растительные и животные клетки сходны по следующим признакам:

- 1) Общий план строения клетки – наличие цитоплазматической мембраны, цитоплазмы, ядра.
- 2) Единый план строения цитоплазматической мембраны, построенной по жидкостно-мозаичному принципу.
- 3) Общие органоиды – рибосомы, митохондрии, ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы.
- 4) Общность процессов жизнедеятельности – обмен веществ, размножение, рост, раздражимость и т.д.

В то же время растительные и животные клетки отличаются:

- 1) По форме: растительные более однообразные, животные – очень разнообразны.
- 2) По размерам: растительные – более крупные, животные – мелкие.
- 3) По расположению в тканях: растительные – плотно прилегают друг к другу, животные расположены рыхло.

- 4) У растительных клеток имеется дополнительная оболочка из целлюлозы.
- 5) Растительные клетки имеют крупные вакуоли. У животных они если и есть, то маленькие и появляются в процессе старения.
- 6) Растительные клетки обладают тургором, они упруги. Животные – мягкие.
- 7) В растительных клетках присутствуют пластиды.
- 8) Растительные клетки способны к автотрофному питанию, животные – гетеротрофы.
- 9) У растений нет центриолей (кроме некоторых мхов и папоротников), у животных они есть всегда.
- 10) Растительные клетки обладают неограниченным ростом.
- 11) Растительные клетки в качестве запасного питательного вещества накапливают крахмал, животные – гликоген.
- 12) У животных клеток поверх цитоплазматической мембраны расположен гликокаликс, у растительных его нет.
- 13) Синтез АТФ в животных клетках происходит в митохондриях, у растительных – в митохондриях и пластидах.

## Тест

1. Цитология – это:

- а) наука о клетках;
- б) наука о тканях;
- в) наука о клетках животных;
- г) наука о развитии живых организмов.

2. Термин «клетка» впервые употребил:

- а) Г. Галилей в 1610 г.;
- б) Р. Гук в 1839 г.;
- в) А. ван Левенгук в 1674 г.;
- г) Р. Гук в 1665 г.

3. Одноклеточные организмы были открыты:

- а) М. Мальпиги;
- б) А. ван Левенгуком;
- в) Я. Пуркине;
- г) К. Бэр.

4. Клеточное ядро в растительных клетках впервые описал:

- а) Я. Пуркине;
- б) Р. Броун;
- в) Т. Шванн;

г) Р. Вирхов.

5. Клеточная теория впервые сформулирована:

- а) в 1665 г.;
- б) в 1831 г.;
- в) в 1839 г.;
- г) в 1931 г.

6. Авторами положений клеточной теории являются:

- а) Р. Гук;
- б) Т. Шванн и М. Шлейден;
- в) Р. Вирхов;
- г) Э. Геккель.

7. С помощью светового микроскопа были открыты:

- а) митохондрии, лизосомы, пластиды;
- б) аппарат Гольджи, митохондрии, клеточный центр;
- в) митохондрии, ЭПС, рибосомы;
- г) клеточный центр, пластиды, лизосомы.

8. Электронный микроскоп был изобретен:

- а) в 30-х годах 19-го века;
- б) в 30-х годах 20-го века;
- в) в начале 20-го века;
- г) в 21-м веке.

9. С помощью электронного микроскопа были открыты:

- а) ЭПС, рибосомы, лизосомы;
- б) ЭПС, митохондрии, ядро;
- в) аппарат Гольджи, ЭПС, рибосомы;
- г) пластиды, лизосомы, клеточный центр.

10. Главный методический прием в цитологии:

- а) визуальное наблюдение;
- б) микрохирургия;
- в) цитохимические исследования.

11. К прокариотам относятся:

- а) бактерии и цианобактерии;
- б) протисты и бактерии;
- в) грибы и цианобактерии;
- г) растения и животные.

12. Эукариотическими клетками обладают:

- а) грибы и растения;

- б) растения и цианобактерии;
- в) животные и протисты;
- г) бактерии и грибы.

13. Нуклеоид имеется у:

- а) бактерий;
- б) грибов;
- в) цианобактерий;
- г) растений.

14. К одномембранным органоидам относятся:

- а) рибосомы и лизосомы;
- б) ЭПС, комплекс Гольджи и лизосомы;
- в) митохондрии, ЭПС и пластиды;
- г) клеточный центр, рибосомы и ядро.

15. К немембранным органоидам относятся:

- а) рибосомы и клеточный центр;
- б) рибосомы, лизосомы и ЭПС;
- в) клеточный центр и митохондрии;
- г) лизосомы и рибосомы.

16. К двумембранным органоидам относятся:

- а) рибосомы, лизосомы, ядро;
- б) митохондрии, пластиды, ЭПС;
- в) пластиды, ЭПС, комплекс Гольджи;
- г) митохондрии, пластиды, ядро.

17. Реакционные пространства, на которые разделена внутренними мембранами цитоплазма эукариотических клеток, называются:

- а) мезосомы;
- б) компартменты;
- в) микрофиламенты.

18. Цитоплазматическая мембрана прокариотических клеток образует впячивания внутрь цитоплазмы, которые называются:

- а) мезосомы;
- б) микроворсинки;
- в) компартменты;
- г) микротрубочки.

19. Растительная клетка отличается от животной наличием:

- а) ядра, хлоропластов и крупной вакуоли;

- б) митохондрий, пластид и рибосом;
- в) клеточной стенки, хлоропластов и центральной вакуоли;
- г) пластид, центриолей и вакуолей.

20. Сходство клеток растений и животных заключается в наличии:

- а) клеточной стенки, цитоплазмы и ядра;
- б) плазматической мембраны, цитоплазмы и ядра;
- в) ядра, вакуолей и центриолей;
- г) плазмалеммы, митохондрий, клеточного центра и пластид.

## **НАРУЖНАЯ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА**

### **Строение и функции наружной цитоплазматической мембраны**

В среднем толщина клеточных мембран составляет 6–10 нм, толщина наружной цитоплазматической мембраны – 7,5 нм.

В середине 20-х годов XX столетия Гартером и Гренделем было установлено, что в состав мембраны входят липиды, молекулы которых расположены в два ряда, т.е. образуют билипидный слой.

В 1935 г. Даусон и Даниели предложили «бутербродную» модель строения мембраны. Согласно этой теории в состав мембраны входят белки и липиды. Липиды образуют билипидный слой, а белки расположены по обе стороны этого билипидного слоя и образуют монослои.

Эта теория просуществовала достаточно долго. Но с середины 60-х годов начали накапливаться факты, свидетельствующие против «бутербродной» модели:

- 1) далеко не все мембраны при электронной микроскопии обнаруживают трехслойную структуру;
- 2) картина сильно извращается при разных способах фиксации ( $\text{OsO}_4$ , соли тяжелых металлов);
- 3) анализ трансмембранного транспорта показал, что мембрана гораздо лабильнее и динамичнее, чем следует из «бутербродной» модели;
- 4) легко экстрагируемые белки, т.е. те, которые удаляются растворами повышенной ионной силы, разрушающими электростатические взаимодействия, составляют лишь малую часть мембранных белков. Основная же их масса представлена трудно экстрагируемыми белками, которые связаны с липидами не электростатическими, а более прочными химическими взаимодействиями;

5) термодинамическая неустойчивость такой системы, т.к. гидрофильные концы липидных молекул изолированы от водной фазы сплошным слоем белковых молекул.

В 1972г. в журнале “Science” появилась статья С. Зингера и Д. Николсона «Жидкостно-мозаичная модель строения клеточной мембраны», где они предложили свою схему строения мембраны. Согласно этой схеме молекулы липидов в билипидном слое расположены строго ориентировано – гидрофильными головками наружу, а гидрофобными хвостиками внутрь. Белки не образуют сплошных монослоев, отдельные белковые молекулы располагаются мозаично – на поверхности билипидного слоя, частично или полностью погружены в него. Вследствие этого, по расположению мембранные белки подразделяются на:

- периферические (расположены на поверхности);
- полуинтегральные (частично погружены в липидный слой);
- интегральные (пронизывают липиды насквозь).

Мембранные белки выполняют следующие функции:

1. Структурную, т.е. встроены в билипидный слой (интегральные и полуинтегральные белки);
2. Ферментативную, т.е. расщепляют макромолекулы до микромолекул (поверхностные белки);
3. Рецепторную, т.е. распознают внешние воздействия (все три типа белков);
4. Транспортную, т.е. осуществляют транспорт веществ через мембрану (интегральные белки).

*Липиды* по химическому составу представлены фосфолипидами, сфингомиелинами и холестерином (стероидный липид).

Они делятся на 2 группы:

- 1) структурные – составляют основную часть липидной фазы мембраны;
- 2) регуляторные – регулируют степень жидкостности мембраны, взаимодействуют с интегральными белками для выполнения последними их функций (механизм этого взаимодействия не до конца ясен).

Основное свойство структурных липидов – способность молекул вращаться вокруг своей оси, перемещаться латерально и даже переходить в соседний слой, не меняя своей ориентации в пространстве (последнее перемещение липидных молекул получило название «флип-флоп»). Способность липидных молекул к движению обеспечивает определенную степень жидкостности билипидного слоя. Количество липидов в различных мембранах различно: наружная плазматическая мембрана – 35–40%; мембрана митохондрий – 27–29%; плазматическая мембрана шванновских клеток, образующих миелиновую оболочку нервов, – до 80%.

На наружных слоях мембран, как правило, расположены цепочки углеводов. Они имеют ковалентные связи либо с белками (интегральными) –

*гликопротеиды*, либо с липидами – *гликолипиды*. В их состав входят галактоза, манноза, фруктоза, сахароза, арабиноза, ксилоза, N-ацетилглюкозамин, N-ацетилгалактозамин, а также сиаловая кислота.

Функция этих углеводных цепочек («антенн») – распознавание внешних сигналов. Распознавание важно для сцепления клеток в ткани, деятельности различных регуляторных систем, формирования иммунного ответа, поглощения клеткой определенных молекул, с помощью этих «антенн» сперматозоид находит яйцеклетку.

Обычно у клетки имеется одна наружная мембрана. Но существуют случаи, когда таких мембран может быть несколько, например, миелиновая оболочка аксона.

Со стороны цитоплазмы к наружной цитоплазматической мембране прилегает *подмембранный комплекс*, включающий в себя:

- 1) микротрубочки, которые выполняют опорную функцию;
- 2) микрофиламенты, выполняющие сократительную функцию и обеспечивающие двигательные реакции мембраны.

Наружная цитоплазматическая мембрана имеет поры, размер которых – 8-10 Å. Через них происходит обмен веществ между соседними клетками или между клеткой и наружной средой.

У животной клетки поверх наружной цитоплазматической мембраны расположен *гликокаликс* – это полисахаридный слой толщиной 10–20 нм. Он сильно гидратирован, имеет желеподобную консистенцию. Здесь могут локализоваться ферменты, выделенные клеткой. Они участвуют во внеклеточном расщеплении сложных веществ на простые мономеры, которые затем транспортируются через мембрану и усваиваются клеткой.

Свойства наружной цитоплазматической мембраны:

1. Подвижность – способность изменять свою конфигурацию и обеспечивать движение клетки (лейкоциты, амеба).
2. Избирательная проницаемость – хорошо проходят одни вещества (H<sub>2</sub>O) и плохо другие. Мембрана является кинетическим барьером.
3. Высокая ферментативная активность.
4. Высокая способность к регенерации.

Функции наружной цитоплазматической мембраны:

1. Защитная.
2. Обмен веществ между клеткой и внешней средой.
3. Поддерживает форму клеток и обеспечивает взаимодействие клеток друг с другом и с тканевыми неклеточными структурами.
4. Принимает участие в питании некоторых клеток (фагоцитоз, пиноцитоз).

## Дополнительные структуры свободной поверхности клеток

К дополнительным структурам поверхности клетки относят микроворсинки и кутикулу.

**Микроворсинки.** Толщина их составляет 100 нм, высота – 0,6–0,8 мкм. На одну клетку кишечного эпителия приходится до 3000 микроворсинок. Это выросты цитоплазматической мембраны, покрытые слоем гликокаликса. Внутри них находятся фибриллярные структуры, расположенные в самой микроворсинке параллельно ее оси, а у ее основания – перпендикулярно. Функции микроворсинок: увеличивают поверхность всасывания (эпителий тонкой кишки); защитная (дыхательные пути); продвижение яйцеклетки (эпителий яйцевода).

**Кутикула.** Это оболочка, похожая на клеточную оболочку у растений. Выделяется клеткой и расположена над мембраной. Построена по типу железобетонных конструкций: каркасом служат молекулы основного вещества, а матриксом (заполнителем) – более мелкие молекулы других веществ. Например, хитиновая кутикула членистоногих построена следующим образом: каркасом служат молекулы хитина и белка артроподина, а матриксом – кутин, лигнин, гиалуроновая кислота, минеральные соли углекислого кальция. У бактерий каркас кутикулы состоит из белка муреина.

## Характер соединения мембранных структур

Все имеющиеся межклеточные контакты по их функциональному назначению можно разделить на три группы:

### 1. **Контакты межклеточного сцепления:**

а) простой контакт – мембраны соседних клеток разделены пространством 15–20 нм (не менее 10 нм). Оно заполнено белково-углеводным веществом надмембранных компонентов клеточных поверхностей (гликокаликсы обеих клеток). Характерен для большинства клеток.

б) зубчатый контакт («замок») – выпячивание поверхности одной клетки входит во впадину другой (напоминает плотничный шов). Характерен для многих эпителиев, где он соединяет клетки в единый пласт.

в) контакт с помощью десмосом. *Десмосомы* – это фибриллярные утолщения на внутренней поверхности мембран соседних клеток, диаметр которых – 0,5 мкм. Характерны для эпителиев кишечника, почечных канальцев, желез, клеточной сердечной мышцы, гладких мышечных клеток. Тонкие филаменты проходят в межклеточное пространство, где образуют центральный плотный слой. Эти «межмембранные связки», вероятно, обеспечивают прямое механическое соединение тонофиламентов соседних эпителиальных клеток. У беспозвоночных животных встречаются еще перегородчатые десмосомы (лентовидные и сотовидные) – межмембранное



пространство заполнено плотными перегородками. Это самый прочный контакт из всех контактов межклеточного сцепления.

## **2. Изолирующие контакты:**

– плотный (замыкающий) контакт – это зона, где внешние слои двух мембран максимально сближены, причем слияние происходит в отдельных точках, где находятся особые глобулы (вероятно, это интегральные белки мембраны). Характерен для всех типов эпителия, фибробластов и др.

## **3. Коммуникационные контакты:**

а) щелевые контакты (характерны для животных клеток). Мембраны находятся на расстоянии 2–3 нм и пронизаны тонкими цилиндрами диаметром 44 нм – *коннексамами*, которые образованы интегральным белком коннектином. Коннексоны соседних клеток точно противостоят друг другу, и каналы их образуют единое целое. Коннексон содержит 6 белковых субъединиц, канал внутри шириной 2 нм. В зонах щелевого контакта может быть от 10–20 до нескольких тысяч коннексонов в зависимости от функциональных особенностей клеток. По коннексамам ионы и низкомолекулярные вещества могут диффундировать из клетки в клетку. Коннексоны могут сокращаться, изменяя диаметр внутреннего канала, и тем самым участвовать в регуляции транспорта молекул между клетками.

б) плазмодесмы (характерны для растительных клеток). Клеточные стенки растительных клеток пронизаны порами (диаметр до 1 мкм). Через поры проходят плазмодесмы, которые представляют собой канал, выстланный плазмолеммой, непрерывно переходящей из клетки в клетку. Центральную часть занимает *десмотрубочка*, состоящая из спирально расположенных субъединиц белка. Десмотрубочка сообщается с каналами ЭПС соседних клеток. Функция плазмодесм: циркуляция растворов, содержащих питательные вещества, ионы и другие соединения, липидные капли. Через них проникают и растительные вирусы.

в) синаптический контакт (характерен для нервных клеток). Синапс включает в себя пресинаптическую мембрану, постсинаптическую мембрану, синаптическую щель, пузырьки с медиатором. Медиаторами у позвоночных животных чаще всего служат ацетилхолин и норадреналин. Если первые два коммуникационных контакта двусторонние, то синаптический – односторонний.

Соединения клеток обладают следующими свойствами: прочностью, динамичностью, специфичностью. Причем тканевая специфичность выше видовой.

## Особенности строения клеточной оболочки растений

Клетки растений поверх клеточной мембраны, как правило, покрыты твердой клеточной оболочкой. Основу клеточной оболочки составляют высокомолекулярные углеводы: молекулы целлюлозы собраны в сложные пучки (фибриллы), образующие каркас оболочки, который погружен в матрикс, состоящий из гемицеллюлозы и пектиновых веществ.

Кроме целлюлозы, гемицеллюлозы и пектинов в состав клеточных оболочек входят дополнительные компоненты, придающие им особые свойства: инкрустация лигнином приводит к одревеснению клеточных стенок; при накоплении кутина и суберина происходит пробковение; соединения кремния и кальция вызывают минерализацию; если на поверхности клеточных оболочек откладывается воск, то образуется водонепроницаемый слой, препятствующий потере клеткой воды.

Клеточная оболочка пронизана крупными, видимыми в световой микроскоп порами. Строение пор различно у разных клеток, они бывают простые, окаймленные и полуокаймленные. Через поры проходят плазмодесмы и осуществляется контакт между цитоплазмой двух соседних клеток.

Оболочки растительных клеток выполняют ряд важных функций:

- а) механическую – служат прочной опорой растениям, создавая как бы их скелет;
- б) защитную – предохраняют растения от излишнего испарения воды, от проникновения инфекции;
- в) противостоят тургорному давлению клетки;
- г) ориентация целлюлозных микрофибрилл ограничивает и в известной мере регулирует как рост, так и форму клеток, поскольку от расположения этих микрофибрилл зависит способность клеток к растяжению.

Более подробно строение и функции оболочек растительных клеток изучаются в курсе анатомии и морфологии растений.

## Фагоцитоз. Пиноцитоз

Фагоцитоз открыт в 1886 г. И.И. Мечниковым. Фагоцитоз – это поглощение клеткой твердых частиц. В основе данного явления лежит свойство подвижности наружной цитоплазматической мембраны. Механизм фагоцитоза следующий: клетка образует псевдоподии, захватывает ими частицу, погружает ее в цитоплазму, образуя фагоцитозный пузырек, который затем сливается с лизосомой и образуется пищеварительная вакуоль, в которой частица и переваривается.

Пиноцитоз открыт в 1931 г. Льюисом. Пиноцитоз – это поглощение клеткой капель жидкости. Механизм пиноцитоза сходен с таковым фагоцитоза. Отличием является то, что при пиноцитозе цитоплазматическая

мембрана впячивается внутрь, образуя узкий канал, по которому в цитоплазму поступает поглощаемая капля жидкости.

Фагоцитоз и пиноцитоз играют большую роль в питании некоторых клеток (одноклеточные организмы), выполняют защитную функцию (лейкоциты).

## Тест

1. Кем и когда предложена жидкостно-мозаичная модель строения мембраны?:

- а) Т. Шваном и М. Шлейденом в 1839 г.;
- б) Даусоном и Даниели в 1935 г.;
- в) С. Зингером и Д. Николсоном в 1972 г.

2. Молекулы липидов в билипидном слое мембраны ориентированы следующим образом:

- а) гидрофильными головками наружу, гидрофобными хвостиками внутрь;
- б) гидрофильными головками внутрь, гидрофобными хвостиками наружу;
- в) молекулы расположены беспорядочно.

3. По своему расположению мембранные белки подразделяются на:

- а) основные и кислые;
- б) периферические, полуинтегральные и интегральные;
- в) структурные и регуляторные.

4. Структурную функцию в мембране выполняют белки:

- а) периферические;
- б) полуинтегральные;
- в) интегральные.

5. Какие структуры входят в состав подмембранного комплекса?:

- а) микротрубочки и микрофиламенты;
- б) гликолипиды и гликопротеиды;
- в) реснички и жгутики.

6. Полисахаридный слой, покрывающий сверху плазмалемму животной клетки, называется:

- а) кутикулой;
- б) матриксом;
- в) гликокаликсом;
- г) стромой.

7. Гликокаликс характерен для:
- а) растительных клеток;
  - б) животных клеток;
  - в) клеток бактерий.
8. В распознавании клеткой факторов внешней среды, а также во взаимном узнавании родственных клеток принимают прямое участие:
- а) гиалоплазма;
  - б) липопотеины плазмалеммы;
  - в) разветвленные цепи полисахаридов, выступающие из клеточной мембраны;
  - г) фосфолипиды плазматической мембраны.
9. К дополнительным структурам свободной поверхности клеток относятся:
- а) реснички и жгутики;
  - б) микротрубочки и микрофиламенты;
  - в) микроворсинки и кутикула.
10. Основные вещества, входящие в состав оболочки растительной клетки, следующие:
- а) белки, жиры и углеводы;
  - б) целлюлоза, гемицеллюлоза и пектин;
  - в) хитин, суберин и лигнин.
11. Одревеснение клеточных стенок обусловлено накоплением:
- а) лигнина;
  - б) суберина;
  - в) солей кремния и кальция.
12. При накоплении в оболочке растительной клетки кутина и суберина происходит:
- а) одревеснение;
  - б) опробковение;
  - в) минерализация;
  - г) ослизнение.
13. Виды контактов межклеточного сцепления:
- а) плотный (замыкающий) контакт;
  - б) щелевые, плазмодесмы, синаптические;
  - в) простые, зубчатые, десмосомные.

14. Десмосомы – это:
- а) фибриллярные утолщения между мембранами соседних клеток;
  - б) фибриллярные утолщения на наружной поверхности мембран соседних клеток;
  - в) фибриллярные утолщения на внутренней поверхности мембран соседних клеток.
15. Какой из контактов межклеточного сцепления самый прочный?:
- а) простой;
  - б) десмосомный;
  - в) зубчатый.
16. Виды коммуникационных контактов:
- а) щелевые, плазмодесмы и синаптические;
  - б) простые и зубчатые;
  - в) десмосомные и изолирующие.
17. Какие из коммуникационных контактов характерны для животных клеток?:
- а) щелевые;
  - б) плазмодесмы;
  - в) синаптические.
18. Коннексоны входят в состав:
- а) зубчатого контакта;
  - б) синаптического контакта;
  - в) щелевого контакта.
19. Какой из коммуникационных контактов односторонний?:
- а) щелевой;
  - б) плазмодесмы;
  - в) синаптический.
20. Какие вещества чаще всего служат медиаторами у позвоночных животных?:
- а) ацетилхолин;
  - б) иммуноглобулин;
  - в) норадреналин.
21. Кем и когда был открыт фагоцитоз?:
- а) И.И. Мечниковым в 1886 г.;
  - б) Льюисом в 1931 г.;
  - в) В. Флемингом в 1875 г.

22. Поглощение клеткой капель жидкости – это:

- а) фагоцитоз;
- б) пиноцитоз;
- в) экзоцитоз.

23. Какое свойство наружной цитоплазматической мембраны лежит в основе фаго- и пиноцитоза?:

- а) подвижность;
- б) избирательная проницаемость;
- в) высокая способность к регенерации;
- г) высокая ферментативная активность.

## **ГИАЛОПЛАЗМА. ОБЩИЕ ОРГАНОИДЫ КЛЕТКИ**

Все внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра, носит название *цитоплазмы*. Это общий термин, который подчеркивает разделение клетки на два главных компонента: цитоплазму и ядро. Цитоплазма эукариотических клеток неоднородна по своему строению и составу и включает в себя: *гиалоплазму*, мембранные и немембранные компоненты.

### **Гиалоплазма. Морфология, химический состав и функции**

Гиалоплазма, или матрикс – это основное водянистое вещество цитоплазмы (от *hyaline* – просвечивающийся, прозрачный). Гиалоплазма представляет собой внутреннюю среду клетки, в электронном микроскопе имеет вид гомогенного или тонкозернистого вещества. Она представляет собой сложную коллоидную систему, включающую в себя воду, неорганические вещества и различные биополимеры: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и др. Эта система способна переходить из золя (жидкое состояние) в гель (более плотное вещество) и обратно. Так, например, при высоких гидростатических давлениях гиалоплазма не уплотняется, а, наоборот, разжижается. Это объясняется нарушением связей между молекулами или коллоидными частицами в составе гиалоплазмы. Переходы золя в гель и обратно могут быть вызваны изменением кислотности, концентрации определенных ионов, различными химическими реакциями, изменением температуры и т.п. Таким образом, гиалоплазма может менять свое агрегатное состояние, а вместе с ним и вязкость, текучесть в зависимости от изменения физических и химических параметров.

Функции гиалоплазмы:

1. Являясь основной внутренней средой клетки, она объединяет все клеточные структуры и обеспечивает химическое взаимодействие между ними.

2. Через гиалоплазму осуществляется большая часть внутриклеточных транспортных процессов: перенос аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров и т.д. Через гиалоплазму идет постоянный поток ионов, растворенных в воде газов от плазматической мембраны и к ней, к митохондриям, ядру, вакуолям.

3. В гиалоплазме находится основное местоположение молекул АТФ.

4. Она является резервуаром воды для растворения веществ и химических реакций.

Несмотря на то, что в электронном микроскопе гиалоплазма видна как гомогенное вещество, она не является однородной. В ней обнаружены *микротрабекулярная система, микротрубочки и микрофиламенты*.

**Микротрабекулярная система** – это система тонких белковых нитей (2–3 нм толщиной), пересекающих цитоплазму в различных направлениях («войлок»). Эти нити состоят из разных белков, молекулы которых образуют друг с другом сложные комплексы. Микротрабекулярная система связывает все внутриклеточные компоненты: мембранные органеллы, различные фибриллярные и трубчатые структуры и плазматическую мембрану. В местах пересечения или соединения концов трабекул располагаются группы рибосом.

Вместе с микрофиламентами и микротрубочками микротрабекулярная система образует внутриклеточный *цитоплазматический скелет*, который упорядочивает размещение всех структурных компонентов клетки.

Микротрабекулярная система разделяет гиалоплазму как бы на 2 фазы: полимерную, белковую (трабекулы), и жидкую, которая расположена в промежутках между трабекулами. Микротрабекулярная система очень динамична. Она может распадаться на отдельные молекулы белков, которые переходят в раствор и изменяют физические свойства гиалоплазмы. Это происходит обычно при изменении внешних и внутренних условий. С распадом и сборкой микротрабекул связывают также движение цитоплазмы в клетке, которое имеет очень важное значение в перемещении веществ и структурных элементов клетки. В передвижении цитоплазмы принимают участие также микрофиламенты (актиновые и миозиновые волокна).

Выше указывалось, что наряду с микротрабекулярной системой в гиалоплазме присутствуют микротрубочки и микрофиламенты. Рассмотрим их более подробно.

**Микротрубочки.** Выявлены только при помощи электронного микроскопа. Содержатся во всех эукариотических клетках и представляют собой полые, неразветвленные цилиндры, внешний диаметр которых до 30 нм, толщина стенки – 5 нм, в длину они достигают 2,5 мкм. Цитоплазматические микротрубочки состоят из белка *тубулина*, они легко распада-

ются и собираются вновь. Сборка микротрубочек идет в присутствии ионов  $Mg^{2+}$ , АТФ и в кислой среде. Разборка ускоряется повышением концентрации ионов  $Ca^{2+}$  и при понижении температуры. Сборка микротрубочек, вероятно, может начаться только при наличии матрицы. Считается, что роль матрицы (организатора микротрубочек) могут играть центриоли, базальные тельца ресничек и жгутиков, а также особые структуры хромосом в области центромеры.

Микротрубочки выполняют следующие функции:

- 1) опорную (придают клетке определенную форму);
- 2) образуют веретено деления и обеспечивают расхождение хромосом к полюсам клетки. Это происходит благодаря способности микротрубочек скользить одна по другой (обеспечивается энергией АТФ);
- 3) двигательную (отвечают за перемещение клеточных органелл внутри клетки).

**Микрофиламенты** – тонкие нити, образованные белком *актином*, молекулы которого полимеризуются в длинную фибриллу, состоящую из двух закрученных спиралей. В клетке актина содержится 10-15% от общего количества белков. Есть также нити из другого белка – *миозина*, но их значительно меньше. Взаимодействие актина и миозина лежит в основе сокращения мышц. Особенно много микрофиламентов в поверхностном слое цитоплазмы, в ложноножках подвижных клеток, где они образуют густую сеть. Пучки микрофиламентов есть в микроворсинках эпителия кишечника.

Функции микрофиламентов:

1. Актиновые микрофиламенты взаимодействуют с микротрубочками поверхностного слоя цитоплазмы и с плазмолеммой и обеспечивают двигательную активность цитоплазмы.
2. Принимают участие в эндоцитозе (фаго- и пиноцитоз).
3. Участвуют в образовании перетяжки при делении животных клеток.
4. Обеспечивают амебоидное движение.

### **Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум)**

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) открыта К. Портером, А. Клодом и Е. Фуллманом в 1945–1946 гг. с помощью электронного микроскопа во внутренних слоях цитоплазмы (эндоплазме) фибробластов цыпленка. Это разветвленная система каналов, полостей, пузырьков, заполняющая всю клетку. Она контактирует с наружной цитоплазматической и ядерной мембранами, а также с органоидами (пластинчатый комплекс, митохондрии, пластиды, рибосомы).

Выделяют два типа ЭПС:

1. Гранулярная (шероховатая), на поверхности мембран которой находятся рибосомы.



2. Агранулярная (гладкая) – не имеет рибосом.

Гранулярная ЭПС особенно развита в клетках, которые вырабатывают большое количество белковых секретов (некоторые клетки соединительной ткани, вырабатывающие антитела, клетки слюнных желез, поджелудочной железы и др.). Гладкая ЭПС – в клетках печени, эпителия кишечника, в интерстициальных клетках семенника, сальных желез, коры надпочечников. Неоднократно была установлена непрерывность перехода между гладкой формой ЭПС и ее гранулярной формой. Часто можно наблюдать, как цистерна гранулярной ЭПС теряет не своей поверхности рибосомы и становится «гладкой». При этом такой участок цистерны делается неровным, начинает как бы ветвиться, переходя в трубочки и каналы гладкой ЭПС. Гладкая ЭПС является вторичной по отношению к гранулярной, происходит из последней.

**Ультраструктура.** ЭПС включает цистерны, каналы и вакуоли. Цистерны довольно крупные (ширина от 20 нм до нескольких мкм), расположены по отдельности, от них отходят каналы, которые заканчиваются вакуолями.

**Химический состав.** ЭПС состоит из белков, липидов (особенно много фосфолипидов), ферментов (например, АТФ-аза, ферменты для синтеза липидов и т.д.).

ЭПС обнаружена во всех клетках, кроме зрелых эритроцитов, синезеленых водорослей и бактерий.

#### **Функции.**

1. Гранулярная ЭПС участвует в синтезе белка и его транспортировке. Синтезируемые белки проходят через мембрану в каналы и полости ЭПС, изолируются от цитоплазмы (это особенно важно, если они вредны для клетки, например, гидролитические ферменты), накапливаются и перемещаются в другие части или за пределы клетки. Чаще всего на ЭПС синтезируются белки, которые конкретно этой клетке не нужны.

2. Гладкая ЭПС участвует в синтезе липидов и полисахаридов (например, гликогена).

3. Оба типа ЭПС выполняют транспортную функцию.

4. Гладкая и гранулярная ЭПС осуществляют связь между отдельными внутриклеточными структурами и их химическое взаимодействие.

ЭПС способна сама себя воспроизводить: на гранулярной ЭПС синтезируются все мембранные белки, на гладкой – липидный компонент мембран, и затем на гранулярной ЭПС происходит сборка липопротеидных мембран.

ЭПС связана с мембраной ядра и за счет гранулярной ЭПС строится наружная мембрана дочерних ядер при делении клетки. Сама ЭПС при делении клетки делится поровну между дочерними клетками.

## Рибосомы

Открыты в 1955 г. Дж. Паладом. Они характерны для всех клеток (как про-, так и эукариотических). Это мелкие органоиды, их размер составляет приблизительно 20 нм.

Рибосомы могут быть локализованы: в цитоплазме, кариоплазме, на гранулярной ЭПС, в матриксе митохондрий и в строме пластид.

По коэффициенту седиментации, выраженному в единицах Сведберга, выделяют два основных типа рибосом – 70S рибосомы и 80S рибосомы. 70S рибосомы встречаются в цитоплазме прокариотических клеток, а также в митохондриях и пластидах у эукариот. Митохондриальные рибосомы разных групп эукариот значительно отличаются по коэффициенту седиментации: у грибов и эвгленовых он составляет 70–74S, у высших животных – 55–60S, у высших растений – приблизительно 80S. Рибосомы хлоропластов, напротив, более однородны по этому признаку – 67–70S. 80S рибосомы характерны для цитоплазмы эукариотических клеток.

**Ультроструктура.** Рибосома – это немембранный органоид, она состоит из 2-х субъединиц: большой (150–180Å) и малой (140–160Å). Большая субъединица может иметь различную форму – треугольника, трапеции или многоугольника. Малая обычно сверху овальная, снизу – вогнутая. Между субъединицами находится рибосомальная щель. Большая и малая субъединицы удерживаются, вероятно, силами электростатического притяжения.

**Химический состав.** Рибосомы – это сложные нуклеопротеиды, в состав которых входят белки и молекулы р-РНК примерно в равных весовых отношениях. Количество молекул р-РНК и белка в разных типах рибосом неодинаково. В 70S рибосоме р-РНК – 3 молекулы (1 в малой и 2 в большой субъединицах), белка – 55 молекул (все разные). В 80S рибосоме р-РНК – 4 молекулы (1 в малой и 3 в большой субъединицах), белка – около 100 молекул.

Молекула р-РНК имеет V-образную форму и образует каркас, к которому крепятся белки, создавая плотно упакованный рибонуклеопротеид. Имеются также ионы  $Mg^{2+}$ . При снижении их концентрации происходит разворачивание твиста рибонуклеопротеида и распад рибосомы.

**Функции.** Главной и единственной функцией рибосом является участие в биосинтезе белка. В процессе биосинтеза они могут нанизываться на нить и-РНК и образовывать *полисому* (5–70 рибосом).

Отдельные компоненты рибосомы выполняют определенные функции в процессе биосинтеза белков. Функция р-РНК: деспирализует и-РНК, а затем следит за правильностью «считывания» информации с и-РНК (т.е. чтобы рибосома перемещалась строго на следующий триплет). Белки выполняют несколько функций: а) связывание с различными факторами (ферментами) при синтезе белка; б) участие в перемещении т-РНК; в) участие в перемещении и построении полипептидной цепочки.

Образуются рибосомы в ядрышке.

## Клеточный центр

Центриоли открыты и описаны более 100 лет назад (1875 г. – В. Флемминг, 1876 г. – Р. Дж. ван Бенéден).

Центриоли имеются у всех животных клеток, но отсутствуют у высших растений.

Локализуются центриоли в геометрическом центре клетки (вследствие этого органоид и получил свое название – клеточный центр). Если ядро клетки малое – оно отодвигается, если большое – прогибается и принимает бобовидную форму, уступая центр цитоплазмы центриолям. Исключение составляют половые клетки, где клеточный центр смещен к периферии в яйцеклетке из-за большого количества желтка, а в сперматозоиде находится в шейке.

Если клеточный центр состоит из одной центриоли, он называется *центросома*, если из двух – *диплосома*. Вокруг центриолей расположен участок чистой цитоплазмы, лишенный органоидов и включений – *центросфера*. Во время деления от центриолей отходят микротрубочки веретена деления и центросфера превращается в *астросферу* (лучистая сфера).

**Ультроструктура.** С помощью электронного микроскопа было установлено, что центриоль – это полый цилиндр, по окружности которого расположено 9 триплетов микротрубочек. Ширина цилиндра – 0,15 мкм, длина – 0,3–0,5 мкм. Таким образом, это немембранный органоид.

В диплосоме центриоли располагаются под углом  $90^{\circ}$ , причем одна из них материнская, другая – дочерняя. Снаружи материнской центриоли расположены две группы шаровидных телец, по 9 штук в каждой. Они соединены с микротрубочками центриоли мостиками. Функция их не до конца выяснена, но предполагают, что к ним прикрепляются нити веретена деления.

**Химический состав.** Микротрубочки центриолей построены из белка тубулина, а связи между ними – из белка *динеина*.

### **Функции.**

1. Центриоли активно участвуют в митозе: поляризуют клетку и принимают участие в формировании микротрубочек веретена деления.

2. Центриоли являются предшественниками базальных тел ресничек и жгутиков.

3. Центриоли принимают участие во внутриклеточном движении, поскольку формируют микротрубочки, по которым и осуществляется внутриклеточный транспорт.

Центриоли – это единственный органоид, способный размножаться путем почкования, в процессе которого от материнской центриоли отпочковывается дочерняя.

## Митохондрии

Митохондрии были открыты в 1897 г. К. Бенда. Митохондрии как органеллы синтеза АТФ характерны, за малым исключением, для всех эукариотических клеток, как автотрофных (фотосинтезирующие растения), так и гетеротрофных (животные, грибы) организмов. Их основная функция связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии для синтеза молекул АТФ. Поэтому митохондрии часто называют энергетическими станциями клетки. Отсутствуют митохондрии у кишечных амёб, живущих в анаэробных условиях, и у некоторых других паразитических простейших.

Митохондрии весьма разнообразны по форме. Они бывают округлые, овальные, палочковидные, нитевидные, сложноразветвленные. Размеры митохондрий в большинстве исследованных клеток так же варьируют как и их форма. Митохондрии округлой формы имеют диаметр 0,2–1 мкм, длина палочковидных митохондрий может быть до 7 мкм, а нитевидных и сложноразветвленных – до 15–20 мкм. В некоторых клетках митохондрии могут сливаться друг с другом, образуя одну гигантскую митохондрию. Например, в сперматозоидах имеется одна огромная митохондрия, спирально закрученная вокруг осевой части жгутика (митохондриальная спираль).

Количество митохондрий находится в соответствии с функциональной активностью клетки и может колебаться от нескольких штук до 2,5 тысяч.

Локализованы митохондрии в местах наибольшей функциональной активности, там где возникает потребность в АТФ. Так, в скелетных мышцах они расположены вблизи миофибрилл, в сперматозоидах – вокруг оси жгутика, у инфузорий и жгутиконосцев – у основания ресничек и жгутиков и т.д.

**Химический состав.** По химическому составу митохондрии довольно сложные образования. Они содержат белки (до 75% сухого веса митохондрий), липиды (25–35%, главным образом фосфолипиды), ДНК (кольцевая молекула), РНК (в незначительных количествах), витамины (А, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, К, Е), ферменты цикла Кребса.

**Ультроструктура.** Митохондрии ограничены двумя мембранами. Внешняя митохондриальная мембрана отделяет ее от гиалоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры, не образует впячиваний или складок. Ее толщина около 7 нм, она не бывает связана ни с какими другими мембранами цитоплазмы и замкнута сама на себе, так что представляет собой мембранный мешок. Внешнюю мембрану от внутренней отделяет межмембранное пространство шириной около 10–20 нм, называемое *перимитохондриальное пространство*. Внутренняя мембрана (толщина около 7 нм) ограничивает собственно внутреннее содержимое митохондрии – *матрикс*. Характерной чертой внутренних мембран митохондрий является их способность образовывать впячивания внутрь митохондрии. Такие впячивания имеют вид плоских гребней и называются *кристами*. Количество

крист зависит от функциональной активности клетки, а их расположение – от формы митохондрии (у округлых они расположены по радиусам, у палочковидных и нитевидных – перпендикулярно продольной оси). С помощью электронного микроскопа было обнаружено, что на кристах расположены особые грибовидные тельца (элементарные частицы). Их функция заключается в том, что они служат кинетическим барьером для прохождения электронов в процессе окислительно-восстановительных реакций.

Матрикс митохондрий имеет тонкозернистое гомогенное строение. В нем содержатся нити ДНК и РНК, митохондриальные рибосомы (приблизительно 70S), аминокислоты. Кроме того, в матриксе встречаются крупные (20–40 нм) плотные гранулы – это места отложения солей магния и кальция.

#### ***Функции митохондрий.***

1. Синтез АТФ (энергетическая станция клетки). В результате реакций окисления углеводов, некоторых аминокислот, жирных кислот освобождается энергия, которая непосредственно клеткой не используется, но направляется на синтез АТФ.

2. Митохондрии принимают участие во внутриклеточном дыхании.

3. В митохондриях осуществляется синтез белка для собственных нужд, так как в матриксе митохондрий имеется собственная ДНК, РНК, рибосомы, аминокислоты.

Митохондрии – это клеточный органоид, который весьма чувствителен к действию неблагоприятных факторов. Так при воздействии алкоголя, никотина, наркотиков происходит их набухание, при этом нарушается процесс внутриклеточного дыхания. Эти явления обратимы, если воздействие вредных факторов незначительно, кратковременно. В противном случае процесс набухания приводит к разрыву митохондрий и в дальнейшем к гибели клетки.

***Возникновение митохондрий.*** До последнего времени существовали три группы гипотез о происхождении митохондрий.

1). Митохондрии могут возникать заново из ультрамикроскопических предшественников, имеющих в гиалоплазме.

2). Митохондрии образуются из других мембранных структур клетки. (Была весьма популярна, но сейчас не находит ни биохимических, ни морфологических подтверждений).

3). Увеличение числа митохондрий происходит путем деления предшествующих митохондрий. Основная масса экспериментальных данных говорит в пользу этой гипотезы, которая была впервые высказана в 1893 г. Альтманом.

## Лизосомы

Лизосомы были открыты в 1955 г. при исследовании клеток печени крысы биохимическими методами. Открытие лизосом связано с работами Де Дюва. Путем дифференциального центрифугирования Де Дюву и его сотрудникам удалось разделить фракцию митохондрий из гомогенатов печени крысы на две части: а) тяжелую, содержащую действительно митохондрии со всеми характерными для них ферментами и б) легкую, в которой оказалось много гидролитических ферментов (например, кислая фосфатаза, рибонуклеаза и др.). Первоначально было обнаружено 12 таких ферментов, к настоящему времени – около 100. Дальнейшее исследование легкой фракции с помощью светового и электронного микроскопов позволило установить, что гидролитические ферменты сосредоточены в особых тельцах, названных лизосомами (греч. lysis – растворение и soma – тело).

Лизосомы встречаются практически во всех клетках эукариотических организмов. Они обнаружены у одноклеточных низших растений, грибов, простейших, у высших растений и у животных. Однако частота встречаемости лизосом может быть различной для разных клеток и тканей. В тканях животных лизосомы чаще и в большем количестве встречаются в тех клетках, для которых характерны процессы реадсорбции или поглощения белковых и других компонентов. Это, в первую очередь, клетки ретикулоэндотелиальной системы, макрофаги и лейкоциты, клетки печени и почек.

Под электронным микроскопом видно, что фракция лизосом состоит пестрого класса пузырьков размером 0,2–1 мкм, ограниченных одиночной мембраной (толщина ее около 7 нм), с очень разнородным содержимым внутри. Во фракции лизосом встречаются пузырьки с гомогенным бесструктурным содержимым; пузырьки, заполненные плотным веществом, содержащим, в свою очередь, вакуоли, скопления мембран и плотных однородных частиц. Часто можно видеть внутри некоторых лизосом не только участки мембран, но и фрагменты митохондрий и ЭПС. Иными словами, эта фракция по морфологии оказалась крайне неоднородной, несмотря на постоянство присутствия гидролитических ферментов.

И только сочетание биохимических, цитохимических и электронно-микроскопических методов исследования позволило достаточно подробно разобраться в строении, происхождении и функционировании клеточных лизосом. Было обнаружено, что среди различных по морфологии лизосомных частиц можно выделить, по крайней мере, четыре типа: первичные лизосомы, вторичные лизосомы, аутофагосомы и остаточные тельца.

*Первичные лизосомы* представляют собой мелкие мембранные пузырьки размером около 1 мкм, заполненные бесструктурным веществом, содержащим активную кислую фосфатазу, – маркерный для лизосом фермент.

При фагоцитозе и пиноцитозе, сливаясь с эндоцитозными пузырьками, лизосомы образуют пищеварительную вакуоль (*вторичная лизосома*), где происходит расщепление органических веществ до слагающих их мономеров. Последние через мембрану вторичной лизосомы поступают в цитоплазму клетки.

Вторичные лизосомы, закончившие процесс переваривания, практически не содержат ферментов, в них находятся лишь непереваренные остатки. Это *остаточные тельца* (или *третичные лизосомы*). Судьба остаточных телец может быть двоякой: одни из них выбрасываются из клетки путем экзоцитоза (например, удаление непереваренных остатков у простейших), другие же остаются в клетках вплоть до их гибели (например, липофусциновые гранулы в стареющих клетках).

*Аутофагосомы* постоянно встречаются в клетках простейших, растений и животных. По своей морфологии их относят к вторичным лизосомам, но с тем отличием, что в составе этих вакуолей встречаются фрагменты или даже целые цитоплазматические структуры, такие, как митохондрии, пластиды, элементы ЭПС, рибосомы, гранулы гликогена и т.д. Процесс образования аутофагосом еще недостаточно ясен. Предполагают, что первичные лизосомы могут выстраиваться вокруг клеточной органеллы, сливаться друг с другом и таким образом отделять ее от соседних участков цитоплазмы: участок оказывается отделенным мембраной и заключенным внутри такой сложной лизосомы. Вероятно, процесс аутофагоцитоза связан с отбором и уничтожением измененных, «сломанных» клеточных компонентов. В этом случае лизосомы выполняют роль внутриклеточных чистильщиков, контролирующая дефектные структуры.

Таким образом, лизосомы в клетке участвуют в трех важных процессах. Расщепление лизосомами чужеродного материала называется *гетерофагией*. Лизосомы участвуют в разрушении собственных материалов клетки, например, запасных питательных веществ, устаревших органелл. Это *аутофагия*. При патологических изменениях в клетке или при старении клеток мембраны лизосом могут разрушаться вследствие денатурации белков, при этом происходит самопереваривание клетки – *автолиз*.

Исходя из вышесказанного, функциями лизосом являются:

- 1) пищеварительная;
- 2) защитная;
- 3) лизосомы принимают участие в резорбции личиночных органов при метаморфозе животных (например, хвост у головастика в процессе превращения в лягушку рассасывается благодаря действию гидролитических ферментов лизосом, остаток хвоста головастика в конце метаморфоза содержит полный набор лизосомных ферментов).

Лизосомы формируются в области комплекса Гольджи. Местом синтеза гидролитических ферментов является, как правило, гранулярная ЭПС, затем эти ферменты поступают в диктиосомы комплекса Гольджи, где они очищаются, конденсируются и накапливаются в мелких пузырьках, которые затем отшнуровываются, превращаясь в первичные лизосомы.

## Комплекс Гольджи (пластинчатый комплекс)

Комплекс Гольджи – это органоид клетки, получивший свое название по имени ученого К. Гольджи, который впервые выявил в нервных клетках сетчатые образования, названные им «внутренним сетчатым аппаратом» (1898 г.). На данном этапе развития цитологии его называют либо комплексом Гольджи, либо пластинчатым комплексом (ПК).

Пластинчатый комплекс присутствует у всех клеток эукариотических организмов за малым исключением (например, эритроциты млекопитающих). Во многих клетках этот органоид имеет форму сложной сети, расположенной вокруг ядра. Иногда же его сетевидная структура приобретает вид шапочки, расположенной над ядром, или тяжа, опоясывающего ядро. В клетках многих беспозвоночных животных и растений комплекс Гольджи представлен в виде отдельных элементов, обладающих формой округлых, серповидных или палочковидных телец, носящих название *диктиосом*. Обычно в среднем на клетку приходится около 20 диктиосом.

Наиболее развит ПК в тех клетках, где вырабатываются секреты. Его размеры и форма зависят от функционального состояния клетки: в то время, когда секрет не вырабатывается, ПК небольшого размера, а затем по мере выработки и накопления секрета он растягивается, образуя структуру, названную «корзинка с вишнями».

**Химический состав.** Гистохимическими методами в комплексе Гольджи были обнаружены белки, липиды (фосфолипиды), полисахариды, мукополисахариды. Из ферментов там были найдены фосфатазы (в первую очередь, кислая фосфатаза), пероксидаза, различные гидролазы.

**Ультроструктура.** По данным электронно-микроскопического исследования ультроструктура комплекса Гольджи включает три компонента.

1. Система плоских цистерн, ограниченных гладкими мембранами. Цистерны расположены пачками по 5-8 штук, между ними располагается тонкая прослойка гиалоплазмы. Каждая отдельная цистерна имеет переменную толщину; в центре ее мембраны могут быть сближены (25 нм), а на периферии иметь расширения, ампулы, ширина которых непостоянна. Количество цистерн, их величина и расстояние между ними варьируют в разных клетках. Так, у некоторых одноклеточных их число может достигать 20 штук. Толщина мембран, ограничивающих цистерны, составляет 7–8 нм.

2. Система трубочек, или канальцев, которые отходят от цистерн. Трубочки анастомозируют друг с другом и образуют довольно сложную сеть, окружающую цистерны. Диаметр трубочек 20–40 нм.

3. Крупные и мелкие пузырьки (вакуоли), замыкающие концевые отделы трубочек. Диаметр их от 30–60 нм до 0,2–0,3 мкм.

Все три компонента ПК взаимосвязаны (образуют диктиосому) и могут возникать друг из друга.



**Функции.** Пластинчатый комплекс выполняет в клетке разнообразные функции, главные из которых тесно связаны с секретобразованием. Охарактеризуем их.

1. Формирование и накопление секреторных гранул – это основная, очень важная, но не единственная функция ПК. В расшифровке этой функции большая роль принадлежит классическим работам Д.Н. Насонова, а также его ученикам и сотрудникам. Морфологические особенности этого процесса таковы. Синтезированный на рибосомах экспортируемый белок отделяется и накапливается внутри цистерн ЭПС, по которым он транспортируется к зоне мембран ПК. Здесь от гладких участков ЭПС отщепляются мелкие вакуоли, содержащие синтезированный белок, которые поступают в зону вакуолей в проксимальной части диктиосомы (обращенной к цитоплазме и ядру). В этом месте вакуоли могут сливаться друг с другом и с плоскими цистернами диктиосомы. Таким образом происходит накопление белкового продукта уже внутри полостей цистерн ПК. Затем накопленный белок может конденсироваться в виде секреторных белковых гранул (как это наблюдается в поджелудочной железе, молочной железе и других железах), или оставаться в растворенном виде (как иммуноглобулины в плазматических клетках или тироглобулин в клетках щитовидной железы). Затем от ампулярных расширений цистерн ПК отщепляются вакуоли, содержащие эти белки. Вакуоли также могут сливаться друг с другом, увеличиваясь в размерах. После этого секреторные вакуоли начинают двигаться к поверхности клетки, соприкасаются с плазматической мембраной, с которой сливаются их мембраны, и, таким образом, содержимое этих вакуолей оказывается за пределами клетки. Морфологически этот процесс напоминает пиноцитоз, только с обратной последовательностью стадий и называется *экзоцитоз*.

2. Пластинчатый комплекс принимает участие в синтезе липидов и полисахаридов, с чем и связано наличие в нем ферментных систем, обеспечивающих соответствующие синтетические процессы. У растений в результате этого образуются пектиновые вещества, гемицеллюлоза и целлюлоза, слизь корневого чехлика. У животных синтезируются гликопротеины и гликолипиды гликокаликса, вырабатывается секрет поджелудочной железы, амилаза слюны, пептидные гормоны гипофиза, коллаген, гликоген.

3. Комплекс Гольджи обладает способностью обособлять и накапливать вредные продукты катаболических реакций, а также ядовитые для клетки вещества, поступившие в нее извне, например растворы токсичных алкалоидов (хинин), анестезирующих веществ и др.

4. В области ПК формируются лизосомы.

5. В растительных клетках ПК связан с накоплением в его крупных вакуолях плотного вещества, из которого образуется перегородка между двумя дочерними клетками после деления материнской клетки.

6. ПК участвует в образовании зерен желтка при развитии ооцитов в процессе оогенеза.

7. В процессе сперматогенеза ПК формирует акросому у сперматозоида.

Во время деления клеток сетчатые формы ПК распадаются до диктиосом, которые пассивно и случайно распределяются по дочерним клеткам. При росте клеток общее количество диктиосом увеличивается, однако детали такого увеличения пока не ясны. Некоторые авторы предполагают, что элементы ПК могут возникать из мембран, отшнуровывающихся от ядерной оболочки. Это предположение не доказано, хотя замечена прямая корреляция между ядром и ПК.

## Пластиды

Пластиды – особые органоиды, характерны для эукариотических растительных клеток и клеток автотрофных протистов. Они хорошо различимы в световой микроскоп. Пластиды разнообразны по форме, размерам, строению, функциям. Различают три основных типа пластид: зеленые – *хлоропласты*, желто-оранжевые и красные – *хромoplastы*, бесцветные – *лейкопласты*. Пластиды связаны между собой единым происхождением в онтогенезе от *пропластид* меристематических клеток. Возможны взаимные превращения пластид друг в друга. Так, хлоропласты при созревании плодов или осенью при изменении окраски листьев превращаются в хромoplastы, а бесцветные лейкопласты превращаются в хлоропласты, например в клубнях картофеля при их позеленении. У низших растений (водоросли) известен один тип пластид – *хроматофоры*, количество которых в клетке невелико (от одного до нескольких).

**Хлоропласты** встречаются в клетках различных тканей надземных органов растений, особенно обильны и хорошо развиты в листьях и зеленых плодах. Размеры их составляют 5–10 мкм в длину и 2–4 мкм в ширину. У высших растений они имеют линзовидно-округлую или эллипсоидную форму, число их колеблется обычно от 15 до 50 штук, но встречаются клетки с огромным количеством хлоропластов (например, гигантские клетки полисадной ткани растения махорки содержат около 1000 хлоропластов).

Хлоропласты отделены от цитоплазмы двойной мембраной, обладающей избирательной проницаемостью. Толщина как внешней так и внутренней мембраны составляет 7 нм, ширина межмембранного пространства около 20–30 нм. Внутренняя мембрана образует складчатые впячивания внутрь *стромы* хлоропласта, которые формируют *ламеллы стромы* и *тилакоиды*. Тилакоиды – это основные структурные единицы хлоропласта, они имеют форму уплощенных мешочков, в мембранах которых локализованы пигменты: основные – хлорофиллы и вспомогательные – каротиноиды. Такие тилакоиды образуют стопки наподобие столбика монет,

называемые *гранами*. Количество гран в хлоропластах высших растений может достигать 40–60 (иногда до 150). Число тилакоидов в одной грани также сильно варьирует: от нескольких штук до 50-ти и более. Ламеллы стромы – это узкие складки внутренней мембраны, шириной около 20 нм. Они связывают между собой отдельные грани хлоропласта.

Поскольку зеленый пигмент хлорофилл содержат только грани, строма хлоропласта бесцветна. В строме обнаруживаются рибосомы (70 S), ДНК, ферменты. Поэтому, кроме фотосинтеза, в хлоропластах осуществляется синтез АТФ из АДФ (фосфорилирование), синтез и гидролиз липидов, ассимиляционного крахмала и белков, откладываемых в строме. В хлоропластах синтезируются также ферменты, осуществляющие световую реакцию фотосинтеза и белки мембран тилакоидов. Световая реакция фотосинтеза происходит в гранях, а темновая реакция и белковый синтез – в строме хлоропласта.

Собственный генетический аппарат и специфическая белок-синтезирующая система обуславливают относительную автономию хлоропластов от других клеточных структур. Каждый хлоропласт развивается, как полагают, из пропластиды, которая реплицируется путем деления; зрелые хлоропласты иногда также способны к репликации. При старении листьев и стеблей, созревании плодов хлоропласты вследствие разрушения хлорофилла утрачивают зеленую окраску, превращаясь в хромопласты.

**Хромопласты** – пластиды с желтой, оранжевой и красной окраской, которые содержатся в клетках плодов, лепестков, в осенних листьях, реже в корнях (морковь). Окраска хромопластов обусловлена пигментами – каротиноидами, форма накопления которых неодинакова в разных пластидах. У одних пигменты растворяются в липидных глобулах, у других накапливаются в белковых фибриллах, у третьих откладываются в виде кристаллов. Хромопласты имеют двойную мембрану и отделяются ею от цитоплазмы; внутренняя мембранная система у них, в отличие от лейкопластов и особенно хлоропластов, отсутствует или представлена одиночными тилакоидами. Хромопласты – конечный этап в развитии пластид. Основная их функция – придание окраски и накопление витаминов.

**Лейкопласты** – бесцветные пластиды, различающиеся формой и функциями. Оболочка лейкопластов состоит из двух элементарных мембран; внутренняя из них, вращаясь в строму, образует немногочисленные тилакоиды. В лейкопластах имеются ДНК, рибосомы, а также ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ. Лейкопласты, в которых синтезируется и накапливается вторичный крахмал, называются *амилопласты*, масла – *элайоласты*, белки – *протеиноласты*. Таким образом, функция лейкопластов – вторичный синтез и накопление запасных питательных веществ. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты, реже в хромопласты.

## Тест

1. Цитоплазма) это:
  - а) все внутреннее содержимое клетки;
  - б) внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра;
  - в) внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра, органоидов и включений.
  
2. По физико-химическим свойствам гиалоплазма представляет собой:
  - а) истинный раствор;
  - б) коллоидный раствор;
  - в) твердое вещество.
  
3. В состав цитоскелета входят:
  - а) белки, липиды и полисахариды;
  - б) целлюлоза, гемицеллюлоза и пектин;
  - в) микротрабекулярная система, микротрубочки и микрофиламенты.
  
4. Кем и когда открыта ЭПС?:
  - а) К. Портером, А. Клодом и Е. Фуллманом в 1945–1946 гг.;
  - б) Дж. Паладом в 1955 г.;
  - в) К. Бенда в 1896 г.
  
5. ЭПС подразделяется на:
  - а) простую и сложную;
  - б) гранулярную и агранулярную;
  - в) белковую и липидную.
  
6. Структурными элементами ЭПС являются:
  - а) центриоли, состоящие из микротрубочек;
  - б) цистерны, каналы и вакуоли;
  - в) большая и малая субъединицы.
  
7. По химическому составу ЭПС включает в себя:
  - а) белки, липиды и ферменты;
  - б) р-РНК и белки;
  - в) белки тубулин и динеин.
  
8. Рибосомы были открыты:
  - а) в 1896 г. К. Гольджи;
  - б) в 1955 г. Дж. Паладом;
  - в) в 1955 г. Де Дювом.

9. 70S рибосомы встречаются:

- а) в цитоплазме прокариотических клеток;
- б) в цитоплазме эукариотических клеток;
- в) в митохондриях и пластидах.

10. Ультраструктура рибосом включает в себя:

- а) цистерны, каналы и вакуоли;
- б) две центриоли, расположенные под углом  $90^{\circ}$ ;
- в) две субъединицы – большую и малую.

11. Химический состав рибосом:

- а) белки, липиды и ферменты;
- б) р-РНК и белки;
- в) белки тубулин и динеин.

12. Сколько молекул р-РНК содержится в 80S рибосоме?:

- а) две;
- б) три;
- в) четыре.

13. Что такое полисома?:

- а) это группа рибосом, нанизанная на нить и-РНК;
- б) это группа рибосом, нанизанная на молекулу ДНК;
- в) это рибосомы, расположенные на каналах гранулярной ЭПС.

14. Где образуются рибосомы?:

- а) в митохондриях;
- б) в пластидах;
- в) в ядрышке;
- г) в пластинчатом комплексе.

15. Центросома) это:

- а) клеточный центр, состоящий из одной центриоли;
- б) клеточный центр, состоящий из двух центриолей;
- в) участок чистой гиалоплазмы вокруг центриолей клеточного центра.

16. Как расположены центриоли в диплосоме?:

- а) под углом  $45^{\circ}$ ;
- б) параллельно друг другу;
- в) под углом  $90^{\circ}$ .

17. Участок чистой гиалоплазмы вокруг центриолей клеточного центра называется:

- а) астрозфера;
- б) ноосфера;

- в) центросфера;
- г) срединное поле.

18. Какой клеточный органоид способен к почкованию?:

- а) ЭПС;
- б) рибосомы;
- в) клеточный центр;
- г) комплекс Гольджи.

19. Какой клеточный органоид участвует в образовании базальных телец жгутиков и ресничек?:

- а) рибосомы;
- б) митохондрии;
- в) ЭПС;
- г) клеточный центр.

20. Кем и когда открыты митохондрии?:

- а) Дж. Паладом в 1955 г.;
- б) К. Бенда в 1897 г.;
- в) К. Гольджи в 1898 г.

21. Какой органоид называют «энергетической станцией клетки»?:

- а) митохондрии;
- б) пластиды;
- в) комплекс Гольджи;
- г) лизосомы.

22. От чего зависит количество митохондрий в клетке?:

- а) от размера клетки;
- б) от функциональной активности клетки;
- в) не зависит ни от чего.

23. Перимитохондриальное пространство – это:

- а) пространство между кристами в митохондрии;
- б) пространство вокруг митохондрий в клетке;
- в) пространство между наружной и внутренней мембранами митохондрий.

24. Расположение крист в митохондриях зависит:

- а) от функциональной активности клетки;
- б) от формы митохондрий;
- в) от количества митохондрий в клетке.

25. Химический состав митохондрий:  
а) белки, липиды, полисахариды;  
б) белки, липиды, нуклеиновые кислоты, витамины, ферменты цикла Кребса;  
в) белки, липиды, ферменты.
26. Синтез АТФ в митохондриях осуществляется:  
а) на кристах;  
б) в матриксе;  
в) на наружной мембране митохондрии.
27. Лизосомы открыты:  
а) в 1875 г. В. Флемингом;  
б) в 1955 г. Дж. Паладом;  
в) в 1955 г. Де Дювом;  
г) в 1898 г. К. Гольджи.
28. Количество гидролитических ферментов в лизосомах по современным представлениям составляет:  
а) 12;  
б) 40;  
в) около 100;  
г) 65.
29. Расщепление лизосомами чужеродных, поступивших путем эндоцитоза веществ, называется:  
а) автолизом;  
б) аутофагией;  
в) гетерофагией;  
г) гидролизом.
30. При слиянии лизосомы с фагоцитозным пузырьком образуется:  
а) первичная лизосома;  
б) вторичная лизосома;  
в) третичная лизосома;  
г) пищеварительная вакуоль.
31. Функции лизосом:  
а) синтез АТФ, внутриклеточное дыхание;  
б) синтез белка;  
в) защитная, пищеварительная;  
г) резорбция личиночных органов при метаморфозе у животных.

32. Место образования лизосом:
- а) ЭПС;
  - б) пластинчатый комплекс;
  - в) ядро;
  - г) митохондрии.
33. Пластинчатый комплекс открыт:
- а) в 1955 г. Де Дювом;
  - б) в 1998 г. К. Гольджи;
  - в) в 1897 г. К. Бенда;
  - г) в 1898 г. К. Гольджи.
34. Чем отличаются ультраструктура ЭПС и ПК?:
- а) цистерны ПК сложены пачками по 5–8 шт. и образуют диктиосому, а в ЭПС они отдельные;
  - б) на каналах ЭПС могут располагаться рибосомы;
  - в) ничем не отличаются.
35. Химический состав пластинчатого комплекса:
- а) тубулин и динеин;
  - б) белки, фосфолипиды и ферменты;
  - в) белки, липиды, витамины;
  - г) актин и миозин.
36. Какой органоид принимает участие в формировании акросомы сперматозоида?:
- а) ЭПС;
  - б) пластинчатый комплекс;
  - в) митохондрии;
  - г) рибосомы.
37. Какой органоид принимает участие в формировании желтка в ооцитах?:
- а) ядро;
  - б) лизосомы;
  - в) ЭПС;
  - г) пластинчатый комплекс.
38. Пластиды – это характерные органеллы клеток:
- а) цианобактерий;
  - б) растений;
  - в) животных;
  - г) автотрофных протистов.



39. Все виды пластид генетически родственны друг другу и одни их виды могут превращаться в другие:

- а) пропластиды в хлоропласты;
- б) лейкопласты в хлоропласты;
- в) хромопласты в хлоропласты;
- г) хлоропласты в хромопласты.

40. Как называются пластиды у водорослей?:

- а) хлоропласты;
- б) хромопласты;
- в) лейкопласты;
- г) хроматофоры.

41. Какого цвета строма хлоропласта?:

- а) зеленая;
- б) бесцветная;
- в) оранжевая;
- г) желтая.

42. Где в хлоропласте находится хлорофилл?:

- а) в мембранах тилакоидов;
- б) на внешней мембране хлоропласта;
- в) в строме;
- г) в межмембранном пространстве.

43. Световая фаза фотосинтеза осуществляется:

- а) на мембранах тилакоидов;
- б) в строме;
- в) на рибосомах;
- г) на наружной и внутренней мембранах хлоропластов.

44. В строме хлоропласта происходит:

- а) синтез АТФ;
- б) темновая фаза фотосинтеза;
- в) синтез белков;
- г) фотолиз воды.

45. В каких структурных компонентах эукариотической клетки образуется АТФ?:

- а) в ядре, митохондриях и лизосомах;
- б) в ядре, хлоропластах и пластинчатом комплексе;
- в) в митохондриях и хлоропластах;
- г) в митохондриях и рибосомах.

# ОРГАНОИДЫ СПЕЦИАЛЬНОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Органоиды специального назначения содержатся во многих животных и растительных клетках. От общих органоидов они отличаются тем, что характерны только для определенных высоко дифференцированных клеток и выполняют строго определенную функцию, характерную для этих клеток.

Классификация органоидов специального назначения:

1. Органоиды движения: реснички, жгутики, миофибриллы.
2. Опорные структуры: тонофибриллы.
3. Органоиды, участвующие в передаче возбуждения: нейрофибриллы.
4. Органоиды, воспринимающие внешние раздражения: фоторецепторы, статорецепторы, фонорецепторы.
5. Органоиды поверхности клеток: микроворсинки, кутикула.
6. Органоиды защиты и нападения у одноклеточных: трихоцисты – у инфузорий; коноид, роптрии – у представителей класса Споровиков.

Рассмотрим более подробно основные из этих органоидов.

## Реснички и жгутики

Реснички и жгутики – это нитевидные или волосковидные выросты свободной поверхности клеток. С помощью ресничек и жгутиков клетки могут передвигаться в жидкой среде, так как эти органоиды способны совершать ритмические движения. Если же реснички и жгутики имеются у прикрепленных к какому-либо субстрату клеток, то они вызывают движение окружающей жидкости.

Различий в тонкой организации этих структур нет. Если на поверхности клетки имеется большое количество волосковидных выростов небольшой длины, то их называют *ресничками*, если же таких выростов мало и длина их значительная, то они называются *жгутиками*.

У животных реснички и жгутики встречаются: а) в клетках ресничного эпителия (эпителий трахеи, некоторых отделов полового тракта); б) у сперматозоидов (у нематод и десятиногих раков спермии не имеют жгута); в) у простейших (жгутиконосцы, инфузории, корненожки). В мире растений они имеются у подвижных зооспор водорослей, мхов, папоротников, низших грибов, миксомицетов. Клетки высших растений и высших грибов, а также споровики не имеют ресничек и жгутиков даже у мужских половых клеток.

Толщина ресничек и жгутиков составляет около 200 нм (0,2 мкм). Поскольку принципиальных различий в строении ресничек и жгутиков нет, рассмотрим ультраструктуру этих образований на примере реснички. Снаружи ресничка покрыта цитоплазматической мембраной. Внутри нее расположена *аксонема* (или осевой цилиндр), состоящая из микротрубо-

чек. Нижняя проксимальная часть реснички, *базальное тельце*, погружена в цитоплазму. Диаметры аксонемы и базального тельца одинаковы.

Базальное тельце по своей структуре совершенно сходно с центриолью и состоит из 9 триплетов микротрубочек. Аксонема в своем составе, в отличие от базального тельца, имеет 9 пар (дублетов) микротрубочек, образующих внешнюю стенку цилиндра аксонемы. Дублеты микротрубочек слегка повернуты (около  $10^0$ ) по отношению к радиусу аксонемы. Кроме периферических дублетов микротрубочек в центре аксонемы располагается пара центральных микротрубочек. Эти две центральные микротрубочки, в отличие от периферических, не доходят до базальных телец. Поскольку в базальных тельцах содержится сократимый белок типа актомиозина, периферические микротрубочки выполняют двигательную функцию, а центральные – только опорную.

В основании ресничек и жгутиков часто встречаются корешки или *кинетодезмы*, представляющие собой пучки тонких (6 нм) фибрилл, обладающих поперечных исчерченностью. Часто такие исчерченные кинетодезмы простираются от базальных телец в глубь цитоплазмы в направлении к ядру. Роль этих структур еще недостаточно выяснена.

Отклонения от вышеизложенного плана строения встречаются редко, но у некоторых клеток, например, в жгутиках сперматозоидов и некоторых жгутиконосцев, обнаружены 9 дополнительных фибрилл, расположенных между центральными и периферическими микротрубочками. Эти дополнительные фибриллы соединены с трубочками аксонемы с помощью очень тонких волокон.

## Миофибриллы

Миофибриллы представляют собой особые дифференцированные сократимые элементы клетки, за счет которых происходят сложные и совершенные движения мышц. Различают два типа миофибрилл: гладкие и поперечнополосатые. Оба типа миофибрилл широко распространены у многоклеточных животных и у простейших.

Поперечнополосатые миофибриллы широко известны в составе соматической и сердечной мускулатуры членистоногих и хордовых животных. Гладкие миофибриллы типичны для мускулатуры внутренних органов позвоночных и для соматических мышц многих низших беспозвоночных.

Строение миофибрилл наиболее подробно изучено в поперечнополосатых мышечных волокнах. Миофибрилла имеет толщину 0,5 мкм и длину, которая равна от 10–20 мкм до нескольких миллиметров и даже сантиметров. В световой микроскоп видно, что пучки миофибрилл окрашиваются неравномерно: через равные промежутки длины в них видно чередование темных и светлых участков. Темные участки имеют двойное лучепреломление и называются *анизотропными дисками (А-диски)*. Светлые

участки двойного лучепреломления не обнаруживают и называются *изотропными дисками (I-диски)*.

Каждый А-диск разделяется на две половины менее плотной, чем остальные его участки, полосой, называемой *Н-зоной* (полоска Ханзена). Посередине каждого I-диска проходит темная линия, называемая *Z-линией (телофрагма)*. Участок миофибриллы между двумя Z-линиями называется *саркомером*. Он является единицей строения и функционирования миофибриллы.

Подробности строения саркомера были получены только при изучении миофибрилл в электронном микроскопе. Каждая миофибрилла состоит из пучка очень тонких нитей – *миофиламентов*. Различают два типа миофиламентов: толстые и тонкие. Тонкие миофиламенты имеют диаметр около 7 нм и длину около 1 мкм; они состоят в основном из белка актина. Они располагаются в пределах I-диска и заходят в А-диск до Н-зоны. Толстые миофиламенты длиной до 1,5 мкм и толщиной около 15 нм состоят из белка миозина; они расположены только в пределах А-диска. В тонких миофиламентах кроме актина находятся также белки тропомиозин и тропонин. Z-линии имеют в своем составе белок  $\alpha$ -актинин и десмин.

Ни актин, ни миозин по отдельности не обладают сократительной способностью. Актин, белок с молекулярным весом 43,5 тысяч, является глобулярным белком размером около 3 нм. В присутствии АТФ и некоторых белковых факторов он способен к агрегации в виде нитчатых структур толщиной до 7 нм. Такие актиновые фибриллы состоят из двух спиралей, обвивающих друг друга. Миозин, входящий в состав толстых нитей, – очень крупный белок (мол. вес 470 тысяч), состоящий из шести цепей: двух длинных, спирально обвивающихся одна вокруг другой, и четырех коротких, которые связываются с концами длинных цепей и образуют глобулярные «головки». Последние обладают АТФ-азной активностью, могут реагировать с фибриллярным актином, образуя *актомиозиновый комплекс*, способный к сокращению.

Актиновые миофиламенты связаны на одном конце с Z-линией, которая состоит из ветвящихся молекул белка  $\alpha$ -актинина, образующих фибриллярную сеть, идущую поперек миофибриллы. С двух сторон к Z-линии прикрепляются концы актиновых нитей соседних саркомеров. Функция Z-линий заключается как бы в связывании соседних саркомеров друг с другом; Z-линии не являются сократимыми структурами.

Механизм мышечного сокращения заключается в одновременном укорачивании всех саркомеров по всей длине миофибриллы. Г. Хаксли показал, что в основе сокращения лежит перемещение относительно друг друга толстых и тонких нитей. При этом толстые миозиновые нити как бы входят в пространство между актиновыми нитями, приближая друг к другу Z-линии. Эта модель скользящих нитей может объяснить не только сокращение поперечнополосатых мышц, но и любых сократимых структур.

В гладких мышечных клетках также имеются актиновые и миозиновые нити, но они не так правильно расположены, как в исчерченных мышцах. Здесь нет саркомеров, а просто среди пучков актиновых миофиламентов без особого порядка располагаются миозиновые молекулы.

## Тонифибриллы

Тонифибриллы характерны для клеток одноклеточных организмов и для эпителиальных клеток многоклеточных животных. Электронно-микроскопическое исследование показало, что они состоят из пучка *тонофиламентов* – тончайших нитей с диаметром 6–15 нм. В одном пучке может быть от 3 до нескольких сотен тонофиламентов.

Тонифибриллы располагаются пучками в клетке в разных направлениях, прикрепляются либо к десмосомам, либо к любому участку цитоплазматической мембраны и никогда не переходят из одной клетки в другую.

Тонифибриллы выполняют в клетке опорную функцию.

## Нейрофибриллы

Нейрофибриллы открыты в 1855 г. Ф.В. Овсянниковым. Они характерны для нервных клеток (нейронов). Состоят из более тонких нитей – *нейрофиламентов*.

В теле нейрона нейрофибриллы расположены беспорядочно, а в отростках образуют пучок параллельно длине отростка. Из этого правила имеется всего лишь два исключения: параллельное, упорядоченное расположение нейрофибрилл в теле нейрона впервые обнаружено у бешеных животных, а затем у животных, которые впадают в спячку.

Открытие нейрофибрилл привело к возникновению *нейрофибрилярной теории* проведения нервного возбуждения. Сторонники этой теории считали, что нейрофибриллы являются непрерывным проводящим элементом нервной системы. Однако в дальнейшем было установлено, что нейрофибриллы не переходят из одного нейрона в другой. В настоящее время мы придерживаемся *нейронной теории*, согласно которой в проведении нервного импульса основная роль принадлежит плазмалемме нейрона, а по нейрофибриллам из тела нейрона к его окончанию передаются вещества, участвующие в образовании нервных импульсов. А с одной клетки на другую возбуждение передается с помощью синапса (строение синапса описывалось ранее при рассмотрении коммуникационных межклеточных контактов). В синапсе возбуждение передается химическим путем с помощью медиатора.

## Тест

1. Чем отличаются органоиды специального назначения от общих органоидов?:

- а) тем, что содержатся только в определенных клетках и выполняют строго определенную функцию;
- б) тем, что имеют более сложное строение;
- в) тем, что характерны только для животных клеток.

2. Специальные органоиды движения:

- а) реснички, жгутики, тонофибриллы;
- б) миофибриллы, микроворсинки, жгутики;
- в) нейрофибриллы, кутикула, реснички;
- г) жгутики, реснички, миофибриллы.

3. Чем отличаются реснички от жгутиков?:

- а) реснички короче жгутиков, но количество их велико;
- б) реснички длиннее жгутиков, количество их одинаково;
- в) реснички и жгутики отличаются по ультраструктуре.

4. Осевой цилиндр жгутика называется:

- а) мионема;
- б) аксонема;
- в) базальное тело;
- г) протонема.

5. Сколько микротрубочек содержится в базальном теле жгутика или реснички?:

- а) 18;
- б) 27;
- в) 54;
- г) 20.

6. Что такое саркомер?:

- а) это участок миофибриллы между двумя мезофрагмами;
- б) это участок миофибриллы между двумя телофрагмами;
- в) это участок миофибриллы между двумя I-дисками.

7. Какие миофиламенты входят в состав изотропного диска миофибриллы?:

- а) актиновые;
- б) миозиновые;
- в) актиновые и миозиновые.

8. Сократимостью обладает:

- а) актин;
- б) миозин;
- в) актомиозин;
- г) тропомиозин.

9. Тонифибриллы характерны для:

- а) клеток протистов;
- б) клеток растений;
- в) клеток животных;
- г) эпителиальных клеток животных.

10. Тонифибриллы выполняют функцию:

- а) защитную;
- б) опорную;
- в) энергетическую;
- г) двигательную.

11. Переходят ли нейронебриллы из одной клетки в другую?:

- а) да;
- б) нет;
- в) иногда.

12. Возбуждение с одной клетки на другую передается:

- а) с помощью непосредственного контакта;
- б) с помощью нейронебрилл;
- в) с помощью синапса;
- г) с помощью тонифибрилл.

## **НЕПОСТОЯННЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ В КЛЕТКЕ**

В отличие от органоидов, как общего, так и специального назначения, включения представляют собой непостоянные образования, то возникающие, то исчезающие в процессе жизнедеятельности клетки. Основное место локализации включений – это цитоплазма, но они иногда встречаются и в ядре.

По своему характеру все включения – это продукты клеточного метаболизма. По химическому составу и по выполняемым функциям они классифицируются следующим образом:

- 1) трофические (белковые, углеводные, жировые);
- 2) секреторные;
- 3) экскреторные;
- 4) пигментные.

## Трофические включения

**Белковые включения.** Имеют форму зерен, гранул, дисков. Они могут присутствовать во всех клетках, но встречаются реже, чем жиры и углеводы. Примером белковых включений служит желток в яйцеклетках, алейроновые зерна в эндосперме семян. В этом случае белковые гранулы служат запасным питательным материалом для зародыша; в других клетках – это трофический (строительный) материал для дальнейшего построения элементов клетки. Энергетическим запасом белковые включения могут служить в самом крайнем случае, когда углеводные и жировые запасы полностью израсходовались.

**Углеводные включения** также запасаются в твердом виде (глыбки, зерна разнообразных размеров и форм). У многоклеточных животных и простейших в цитоплазме клеток встречаются отложения гликогена. Обычно большие скопления гликогена сосредоточены в цитоплазме поперечнополосатых мышечных волокон, клетках печени, нейронах, у эндопаразитических организмов – гельминтов и простейших. Гранулы гликогена могут располагаться не только в цитоплазме, но и в ядрах многих клеток, в частности, в ядрах клеток печени человека (более мелкие гранулы, чем в цитоплазме).

В клетках растений наиболее часто откладывается крахмал в виде зерен различной формы и размеров, причем форма крахмальных зерен специфична для каждого вида растений и для определенных тканей. Отложениями крахмала богата цитоплазма клубней картофеля, зерен злаков, бобовых растений и др. У низших растений встречаются другие полисахариды: парамилоид, крахмал красных водорослей.

Углеводные включения являются основным энергетическим запасом клетки. При распаде 1 г углевода выделяется 17,6 кДж энергии, которая накапливается в виде АТФ.

**Жировые включения.** Жиры в цитоплазме откладываются в виде мелких капель. Они встречаются как у животных, так и у растений. В одних клетках жировых включений очень мало и они постоянно используются самой клеткой в процессе обмена веществ, в других клетках они накапливаются в большом количестве, например, жировые клетки соединительной ткани, клетки эпителия печени рыб и амфибий. Большое количество жировых капель встречается и в цитоплазме многих видов простейших, например, инфузорий. Очень много жира содержится в семенах растений, причем количество его может достигать до 70% сухого веса семян (масличные культуры).

Процесс отложения жиров не связан с какими-либо органоидами клетки; они откладываются в основном в веществе цитоплазмы. При определенных условиях жировые капли могут сливаться друг с другом, увеличиваясь в размерах, в конечном итоге гигантская жировая капля заполняет собой всю клетку, цитоплазма с ядром отмирают и клетка превращается в мешочек с жиром. Это явление называется *жировое перерождение клетки*.



Этот процесс может носить патологический характер (например, при жировом перерождении печени, сердечной мышцы и т.д.) или являться естественным процессом в жизнедеятельности организма (например, клетки сальных желез, клетки подкожной жировой клетчатки китов, тюленей).

Жировые включения могут выполнять следующие функции:

- 1) являются долговременным энергетическим запасом клетки (при распаде 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии);
- 2) терморегуляция (например, у животных, обитающих в холодном климате слой жира в подкожной клетчатке достигает 1 м);
- 3) амортизация при движении (например, прослойки жира на подошвах ног, на лапах у наземных животных, ладонях рук, вокруг внутренних органов);
- 4) запас питательных веществ у животных, впадающих в спячку (например, медведь, барсук, еж);
- 5) источник метаболической воды в организме у животных, обитающих в засушливых условиях (при распаде 1 кг жира образуется 1,1 кг воды).

### Секреторные включения

Секреты – это продукты анаболических реакций клетки, которые выполняют в организме различные жизненно важные функции.

Секреторные включения накапливаются в секреторных клетках в виде зерен, гранул, капель. Химическая природа их весьма разнообразна. Это могут быть белки, липиды, кетоны, спирты, соляная кислота и другие. В клетках многих растений встречаются и кристаллические включения, причем чаще всего это оксалаты кальция.

Функции секреторных включений:

- 1) гуморальная регуляция жизнедеятельности организма (гормоны в клетках желез внутренней секреции);
- 2) катализация процессов переваривания пищи (ферменты в клетках желез пищеварительного тракта);
- 3) передача возбуждения в синапсах (медиаторы в пресинаптических окончаниях нейронов);
- 4) питательные вещества для детенышей (молоко в млечных железах млекопитающих);
- 5) защитная функция (слизь у земноводных защищает кожу от пересыхания; яды, токсины у животных защищают от врагов и помогают умерщвлять добычу).

Из клеток секреты удаляются различными способами. По способу удаления секрета из клетки выделяют 3 типа секреции:

- 1) *мерокриновая* – секрет удаляется через поры без повреждения клетки; такая клетка функционирует непрерывно (например, железы дна желудка);

2) *апокриновая* – капли секрета отшнуровываются с частью цитоплазмы; такая клетка функционирует с перерывами, необходимыми для ее восстановления (например, слюнные железы, часть потовых)

3) *голокриновая* – секрет заполняет клетку целиком, цитоплазма отмирает, клетка гибнет и превращается в мешочек с секретом; такая клетка функционирует всего один раз (например, сальные железы).

## Экскреторные включения

Экскреторные включения – это продукты катаболических реакций, которые клеткой и организмом не используются, часто являются ядовитыми и должны удаляться. Экскреты могут накапливаться в жидком (капли) и в твердом (зерна, гранулы) состоянии.

Примерами эксcretорных включений могут служить капли пота в клетках потовых желез, моча в клетках почечных канальцев. У многих беспозвоночных животных существуют специальные клетки – *нефроциты*, которые функционируют как почки накопления. Они накапливают экскреты, а затем либо выносят их в кишечник или на поверхность тела, либо оставляют в составе своей цитоплазмы. Важную роль в обособлении ядовитых экскретов играет комплекс Гольджи. Примерами нефроцитов являются хлорогенные клетки у кольчатых червей, перикардимальные клетки у моллюсков и насекомых, эксcretофоры у ресничных червей и асцидий.

## Пигментные включения

Пигментные включения могут существовать в виде гранул, зерен, изредка в виде капель. Основная их функция – придание окраски растительным и животным клеткам и организму в целом. Но в ряде случаев пигментные включения выполняют более сложные функции. Рассмотрим в качестве примера некоторые пигменты животного и растительного мира.

Пигменты животного мира:

1. *Меланин* – пигмент коричневого цвета, расположен в клетках базального слоя кожи, придает окраску эпителию кожи и всем ее производным (волосы у человека, шерсть у животных, ногти, когти, перья у птиц, чешуи у рептилий), а также радужной оболочке глаза. У животных меланин создает различные виды защитной окраски, а у человека выполняет функцию защиты от ультрафиолетового излучения.

2. *Липофусцин* – пигмент желтого цвета, гранулы которого накапливаются в процессе жизнедеятельности клеток и, особенно, по мере старения их, а также при разных дистрофических процессах («пигмент старения»).

3. *Лютеин* – желтый пигмент, содержащийся в желтом теле беременности.

4. *Ретинин* – характерный пигмент, входящий в состав зрительного пурпура сетчатки глаза.

5. Дыхательные пигменты животных:

– *гемоцианин* – пигмент, содержащий в своем составе медь; он может изменять свою окраску от синей (в окисленном состоянии) до бесцветной (в восстановленном состоянии); встречается у ракообразных, некоторых улиток, головоногих моллюсков (растворен в плазме крови или гемолимфе);

– *гемоэритрин* – пигмент, содержащий в своем составе железо; он может изменять свою окраску от красной (в окисленном состоянии) до бесцветной (в восстановленном состоянии); встречается у некоторых кольчатых червей (находится в клетках крови);

– *хлорокруорин* – пигмент, также содержащий в своем составе железо; он может изменять свою окраску от красной (в окисленном состоянии) до зеленой (в восстановленном состоянии); встречается у некоторых многощетинковых червей (растворен в плазме крови);

– *гемоглобин* – железосодержащий пигмент, меняет свою окраску от оранжево-красной (в окисленном состоянии) до пурпурно-красной (в восстановленном состоянии). Это наиболее широко распространенный в природе дыхательный пигмент, встречается у некоторых моллюсков (растворен в плазме крови), у некоторых кольчатых червей (в плазме или в клетках), у всех позвоночных животных (в эритроцитах крови).

Пигменты растительного мира:

1. *Хлорофилл* – пигмент зеленого цвета, находится в гранах хлоропластов и участвует в процессе фотосинтеза.

2. Группа каротиноидов – *каротин* (оранжевый), *ксантофилл* (красный), *ликопин* (желтый); эти пигменты содержатся в хромопластах и обеспечивают окраску плодов, семян и других органов растений.

5. Фикобилины – это пигменты низших растений; в состав сине-зеленых водорослей входит *фикоциан* (пигмент синего цвета), а в состав красных водорослей – *фикоэритрин* (красный пигмент).

Изменение окраски клеток обусловлено перераспределением пигментов.

## Тест

1. Чем отличаются включения от органоидов?:

а) тем, что это непостоянные образования, возникающие и исчезающие в процессе жизнедеятельности;

б) тем, что включения очень редко встречаются в клетках;

в) тем, что включения характерны только для животных клеток.

2. Какие включения могут существовать в жидком состоянии?:

а) жировые;

б) белковые;

- в) секреторные;
- г) углеводные.

3. Избыточное накопление жира в клетках, которое сопровождается отмиранием цитоплазмы, называется:

- а) дистрофия клетки;
- б) злокачественное перерождение клетки;
- в) жировое перерождение клетки.

4. Энергетическую функцию выполняют:

- а) белковые и секреторные включения;
- б) жировые и углеводные включения;
- в) пигментные и жировые включения;
- г) экскреторные и секреторные включения.

5. Чем отличаются секреторные включения от экскреторных?:

- а) тем, что секреты – это продукты анаболических реакций, а экскреторные – катаболических;
- б) тем, что секреты полезные продукты, а экскреторные – вредные;
- в) тем, что секреты жидкие, а экскреторные твердые.

6. Какой тип секреции предполагает временное уменьшение объема цитоплазмы клетки?:

- а) мерокриновый;
- б) апокриновый;
- в) голокриновый.

7. При каком типе секреции клетка функционирует только один раз?:

- а) при мерокриновом;
- б) при апокриновом;
- в) при голокриновом.

8. Какой органоид клетки участвует в утилизации экскреторных включений?:

- а) лизосомы;
- б) пластинчатый комплекс;
- в) ЭПС;
- г) митохондрии.

9. Пигмент старения – это:

- а) меланин;
- б) ликопин;
- в) лютеин;
- г) липофусцин.

10. Дыхательный пигмент, молекула которого имеет в своем составе медь:

- а) гемоглобин;
- б) гемоцианин;
- в) гемозитрин;
- г) хлорокруорин.

11. Пигмент ксантофилл относится к группе:

- а) фикобилинов;
- б) каротиноидов;
- в) хлорофиллов.

12. Фикобилины характерны для:

- а) бурых и красных водорослей;
- б) золотистых и желто-зеленых водорослей;
- в) цианобактерий и красных водорослей;
- г) цианобактерий и архебактерий.

13. К какому типу включений относятся алейроновые зерна в эндосперме пшеницы?:

- а) к секреторным;
- б) к пигментным;
- в) к углеводным;
- г) к белковым.

14. Гликоген в клетках печени – это:

- а) углеводное включение;
- б) белковое включение;
- в) пигментное включение;
- г) жировое включение.

15. К какому типу включений относится гемоглобин в эритроцитах?:

- а) трофические;
- б) секреторные;
- в) экскреторные;
- г) пигментные.

16. Включения НС1 в клетках дна желудка) это:

- а) секреты;
- б) экскреты;
- в) пигменты;
- г) трофические включения.

17. Зерна крахмала в клетках клубня картофеля – это включения:

- а) секреторные;
- б) экскреторные;
- в) углеводные;
- г) белковые.

18. К какому типу включений относится пот в потовых железах?:

- а) секреторные;
- б) экскреторные;
- в) пигментные;
- г) трофические.

19. К какому типу включений относится инсулин в клетках поджелудочной железы?:

- а) секреторные;
- б) белковые;
- в) углеводные;
- г) экскреторные.

20. К какому типу включений относится желток куриного яйца?:

- а) пигментные;
- б) белковые;
- в) жировые;
- г) углеводные.

## **СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЯДРА**

### **Морфология и химический состав ядра**

Термин «ядро» впервые применен Р. Броуном в 1833 г., который описал и изучил ядро в растительных клетках и доказал, что оно – обычная составная часть любой клетки.

Ядро имеется во всех эукариотических клетках (безъядерность некоторых из них – вторичное приспособление). От цитоплазмы ядра обычно отделяются четкой границей. Во всех случаях отчетливо выделяется имеющее округлую форму ядрышко. Бактерии и сине-зеленые водоросли не имеют сформированного ядра: их ядро лишено ядрышка, не отделено от цитоплазмы отчетливо выраженной ядерной мембраной и носит название нуклеоид.

**Количество ядер в клетках.** Имеются безъядерные клетки, например, эритроциты и кровяные пластинки у млекопитающих. Основная масса клеток имеет одно ядро. Встречаются и многоядерные клетки, например, остеокласты (клетки, разрушающие хрящ, содержат до 10 ядер), поперечно-полосатые мышечные волокна – от нескольких сот до 2–3 тысяч ядер. Увеличение количества ядер указывает на повышенную функциональную активность органа.

**Форма ядра.** Форма ядер довольно разнообразна, и находится в прямой зависимости от формы тела клетки. Например, в нейронах, у которых тело имеет округлую форму, а отростки ветвятся, ядро округлое.

В большинстве клеток ядро имеет округлую или овальную форму, но может быть линзовидным (эритроциты земноводных), палочковидным (мышечные клетки), а также многолопастным (нейтрофилы, у которых такая форма обеспечивает значительно большую площадь соприкосновения ядерной оболочки с цитоплазмой и тем самым способствует увеличению скорости биохимических реакций).

**Локализация ядра.** Обычно ядро расположено в центре, рядом с клеточным центром. В некоторых клетках оно смещено к базальному полюсу (клетки цилиндрического эпителия). В крайнетеллецитальных яйцеклетках, имеющих в цитоплазме большое количество желтка, и в клетках, вырабатывающих антитела, ядро смещено на периферию, к цитоплазматической мембране.

**Размеры ядра.** Своеобразны для разных типов клеток (5–20 мкм в диаметре для округлых ядер).

Размеры ядер можно охарактеризовать таким показателем, как *ядерно-плазменное отношение* (индекс Гертвига). Оно выражается формулой:

$$NP = \frac{V_n}{V_c - V_n},$$

где NP – индекс Гертвига;  $V_n$  – объем ядра;  $V_c$  – объем цитоплазмы.

Ядерно-плазменное отношение постоянно для клеток определенного типа. Биологический смысл такого постоянства заключается в том, что определенный объем ядра может контролировать определенный объем цитоплазмы. При нарушении ядерно-плазменного отношения клетка либо быстро восстанавливает его (например, секреторные клетки с апокриновым типом секреции), либо погибает (например, направительные тельца в процессе оогенеза).

**Химический состав ядра.** Основную массу сухого вещества ядра составляют белковые соединения (60–70%) и нуклеиновые кислоты (19–25%); кроме того, в ядре содержатся липиды и все другие вещества, характерные для цитоплазмы клеток. Из неорганических веществ в ядре больше всего ионов  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $Na^+$ ,  $K^+$ .

Белки ядра относятся к двум типам:

1) гистоны (основные белки); их количество относительно постоянно и пропорционально содержанию ДНК, с которой они образуют комплекс *дезоксирибонуклеопротеид* (он входит в состав хромосом);

2) негистонные (кислые) белки; к ним относится основная часть ферментов ядра, в том числе ферментов, обеспечивающих авторепродукцию молекул ДНК и образование молекул РНК на ДНК-матрицах.

Основные белки входят в состав хроматина ядра; кислые белки преимущественно локализованы в оболочке ядра, ядрышке и кариоплазме.

Нуклеиновые кислоты – ДНК и РНК – содержатся во всех без исключения ядрах, причем вся ДНК клетки локализована в ядре. В гигантской двухцепочечной молекуле ДНК азотистые основания – тимин, аденин, гуанин и цитозин – соединяются так, что тимину одной цепочки соответствует аденин в другой, а гуанину комплементарен цитозин. Количество ДНК в ядрах клеток организмов различных видов может очень резко варьировать, но для неделящихся диплоидных ядер каждого вида оказывается постоянным. В созревших половых клетках содержится половинный (гаплоидный) набор хромосом и соответственно половинное количество ДНК. В ядре вся ДНК связана с хромосомами.

Рибонуклеиновые кислоты ядра – информационная, рибосомальная и транспортная – являются одноцепочечными молекулами, в которых, в отличие от ДНК, вместо тимина содержится урацил. Большая часть РНК локализована в ядрышке, но она также находится в хроматине и в кариоплазме. Количество РНК в ядре непостоянно и сильно изменяется в зависимости от функционального состояния клетки.

Липиды присутствуют в ядре в небольшом количестве и локализованы главным образом в оболочке.

## **Функции ядра**

Ядро представляет собой не только вместилище генетического материала, но и место, где этот материал функционирует и воспроизводится. Выпадение или нарушение любой из его функций губительно для клетки в целом. Ядро осуществляет:

1. Сохранение наследственной информации в виде специфической последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.
2. Реализацию этой наследственной информации через синтез специфических для данной клетки белков. Посредством этого белкового синтеза происходит управление процессами жизнедеятельности клеток.
3. Передачу наследственной информации дочерним клеткам при делении. В основе этого процесса лежит способность ДНК к авторепродукции.

Все это указывает на ведущее значение ядерных структур в процессах, связанных с синтезом нуклеиновых кислот и белков – главных функционеров в жизнедеятельности клетки.



## Структурные компоненты интерфазного ядра

Различают ядро в состоянии интерфазы и ядро в процессе клеточного деления. Прежде чем говорить о структуре интерфазного ядра, надо уяснить себе, что не все интерфазные ядра одинаковы. Выделяют 3 состояния (или типа) интерфазных ядер в зависимости от их дальнейших возможностей:

1) ядра размножающихся клеток между двумя делениями (основная масса клеток);

2) ядра не делящихся, но способных к делению клеток (функционирующие лимфоциты, часть из которых через большой промежуток времени делится, в то время как остальные могут и не делиться);

3) ядра клеток, утративших способность к делению навсегда (эритроциты, клетки нервной системы, гранулоциты – нейтрофилы, базофилы, эозинофилы).

Рассмотрим строение интерфазного ядра первого типа. Основными компонентами ядра являются:

1. Ядерная оболочка (кариолемма).
2. Ядерный сок (кариоплазма).
3. Ядрышко.
4. Хромосомы.

**Ядерная оболочка.** Эта структура характерна для всех эукариотических клеток. Ядерная оболочка состоит из наружной и внутренней мембран, разделенных *перинуклеарным пространством*. Ширина его составляет от 10 до 100 нм. В состав ядерной оболочки входят ядерные поры.

Мембраны ядерной оболочки в морфологическом отношении не отличаются от остальных внутриклеточных мембран: они имеют толщину около 7 нм и построены по жидкостно-мозаичному типу.

Наружная, граничащая с цитоплазмой, мембрана имеет сложную складчатую структуру, местами соединенную с каналами ЭПС. На ней расположены рибосомы. Внутренняя мембрана связана с хроматином ядра, контактирует с кариоплазмой и лишена рибосом.

Ядерная оболочка пронизана множеством пор, диаметр их велик – 30–90 нм (для сравнения, в наружной плазмалемме диаметр пор составляет всего 1 нм). Численность их также колеблется: в зависимости от типа и физиологического состояния клетки на  $1 \text{ мкм}^2$  их насчитывается от 10 до 30. В молодых клетках количество ядерных пор больше, чем в старых. Благодаря порам обеспечивается обмен веществ между ядром и цитоплазмой, например, выход в цитоплазму и-РНК и рибосомных субъединиц, поступление в ядро белков, нуклеотидов и молекул, регулирующих активность ДНК.

Поры имеют сложное строение. В этом месте две ядерные мембраны сливаются, образуя круглые отверстия, имеющие *диафрагменное устройство* (или *поровый комплекс*). В его состав входят три пластинки, каждая из которых образована 8-ю гранулами размером 25 нм каждая, связанными

друг с другом микрофибриллами. В центре порового отверстия часто имеется еще и центральная гранула.

Кариолема, в отличие от плазмалеммы, не способна к регенерации.

После деления материнского ядра ядерная оболочка дочерних ядер образуется из цистерн гранулярной ЭПС (наружная мембрана) и частично из фрагментов старой ядерной оболочки (внутренняя мембрана), распавшейся во время деления.

Функции ядерной оболочки:

1. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой.
2. Барьер, отделяющий ядро от цитоплазмы.
3. Фиксация хромосом.

**Кариоплазма (ядерный сок)** – гелеобразное вещество, заполняющее пространство между структурами ядра. В ней находятся ядрышки, значительное количество РНК и ДНК, различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, а также свободные нуклеотиды, аминокислоты, промежуточные продукты обмена веществ. Вязкость ее примерно соответствует вязкости цитоплазмы, в то время как кислотность выше, т.к. здесь содержится много нуклеиновых кислот.

Кариоплазма осуществляет взаимосвязь всех ядерных структур в единое целое.

**Ядрышко.** Форма, размеры и количество ядрышек зависят от функционального состояния ядра и от интенсивности биосинтеза белка в клетке. Их может быть от 1 до 10 (а в клетках дрожжей их нет совсем). Часто в молодых клетках ядрышек несколько, а с возрастом остается только одно. Это связано с более активным синтезом белка молодой клеткой. Диаметр ядрышек – 1–2 мкм.

Основными химическими компонентами, из которых состоят ядрышки, являются кислые белки типа фосфопротеинов (около 80%) и РНК (10–15%). Кроме того, в нем обнаруживаются свободные или связанные фосфаты кальция, калия, магния, железа, цинка. Наличие ДНК в ядрышке не доказано, но при исследовании фиксированных клеток вокруг ядрышка всегда выделяется зона хроматина, часто отождествляемая с гетерохроматином ядрышкового организатора. Этот околядрышковый хроматин, по данным электронной микроскопии, представляется как интегральная часть сложной структуры ядрышка.

Ядрышко – это немембранная структура ядра. Электронно-микроскопические исследования показали, что основу ядрышка образуют две субстанции:

1) фибриллярная – белковые нити толщиной 4–8 нм, свернутые в виде «клубка»;

2) гранулярная – плотные гранулы диаметром примерно 15 нм, расположенные в этом «клубке». Они состоят из РНК и белка (в весовом соотношении 50:50) и, таким образом, являются предшественниками рибосом.

Следовательно, функция ядрышка состоит в образовании или сборке рибосом, которыми снабжается цитоплазма.

Ядрышко присутствует только в интерфазном ядре. Во время митоза оно исчезает в профазе и появляется вновь в средней телофазе. Причем образуется ядрышко в районе *ядрышкового организатора*. Ядрышковый организатор – это определенные участки хромосом, расположенные за вторичными перетяжками, которые ответственны за образование ядрышка. Ядрышковые организаторы имеются не у всех хромосом. Так, в кариотипе человека их содержат 13, 14, 15, 21 и 22 пары хромосом.

## Тест

1. Информационным центром эукариотической клетки является:

- а) ядро;
- б) митохондрии;
- в) цитоплазма;
- г) центриоли.

2. Клетки поперечнополосатых мышц человека имеют:

- а) одно ядро;
- б) два ядра;
- в) много ядер;
- г) не имеют ядра.

3. Отсутствие ядра установлено в:

- а) эритроцитах млекопитающих;
- б) клетках костной ткани;
- в) кровяных пластинках млекопитающих;
- г) дрожжевых клетках.

4. Ядерно-плазменное отношение – это:

- а) отношение объема ядра к объему цитоплазмы;
- б) отношение объема цитоплазмы к объему ядра;
- в) отношение объема ядра к общему объему клетки.

5. Форма ядра зависит:

- а) от формы клетки;
- б) от формы тела клетки;
- в) от размера клетки;
- г) от количества и формы клеточных отростков.

6. В ядре осуществляется:

- а) фотосинтез и хемосинтез;
- б) синтез белков, углеводов и липидов;

- в) синтез ДНК и РНК;
- г) синтез АТФ, ДНК и белков.

7. По химическому составу в ядре преобладают:

- а) белки и нуклеиновые кислоты;
- б) белки и липиды;
- в) нуклеиновые кислоты и неорганические вещества;
- г) липиды и нуклеиновые кислоты.

8. Белки, количество которых в ядре относительно постоянно:

- а) гистонные;
- б) кислые;
- в) гликопротеиды;
- г) интегральные.

9. ДНК в эукариотической клетке обнаружена:

- а) только в ядре;
- б) в ядре, митохондриях и лизосомах;
- в) в ядре, хлоропластах и митохондриях;
- г) в ядре, центриолях и рибосомах.

10. В состав любого нуклеотида ДНК входит:

- а) одно из четырех азотистых оснований (аденин, гуанин, тимин или цитозин), пентозный сахар рибоза и остаток фосфорной кислоты;
- б) азотистое основание (аденин, гуанин, тимин или цитозин), глюкоза и остаток фосфорной кислоты;
- в) азотистое основание (аденин, гуанин, тимин или урацил), дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты;
- г) азотистое основание (аденин, гуанин, тимин или цитозин), дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

11. Важнейшим свойством ДНК является ее способность к:

- а) денатурации;
- б) ренатурации;
- в) редупликации;
- г) репарации.

12. Точная редупликация ДНК возможна благодаря:

- а) комплементарности азотистых оснований нуклеотидов;
- б) генетическому коду;
- в) конъюгации гомологичных хромосом при мейозе;
- г) митозу.

13. РНК отличается от ДНК тем, что:

- а) в ее молекулу вместо дезоксирибозы входит рибоза;
- б) в ее состав вместо тимидилового нуклеотида входит уридилловый;
- в) ее молекула представляет одну цепь, а ДНК имеет две полинуклеотидные цепи;
- г) она локализована не только в ядре, митохондриях и хлоропластах, как ДНК, но и в цитоплазме;
- д – все ответы верны.

14. Структурными компонентами ядра являются:

- а) цистерны, каналы, вакуоли;
- б) двумембранная оболочка, кристы, матрикс;
- в) кариолемма, кариоплазма, ядрышко, хромосомы;
- г) двумембранная оболочка, тилакоиды, граны, строма.

15. Кариолемма состоит из:

- а) двух мембран;
- б) одной мембраны;
- в) трех мембран;
- г) имеет немембранную структуру.

16. Пространство между мембранами ядерной оболочки называется:

- а) перимитохондриальное;
- б) реакционное;
- в) перинуклеарное;
- г) перивентрикулярное.

17. Ядерный сок называется:

- а) гиалоплазма;
- б) цитоплазма;
- в) кариоплазма;
- г) протоплазма.

18. Чем отличается кариоплазма от цитоплазмы?:

- а) вязкостью;
- б) кислотность ее выше, чем у цитоплазмы;
- в) кислотность ее ниже, чем у цитоплазмы;
- г) ничем не отличается.

19. От чего зависит количество ядрышек в ядре?:

- а) от функциональной активности клетки;
- б) от интенсивности биосинтеза белка в клетке;
- в) от размеров ядра;
- г) от химического состава кариоплазмы.

20. Химический состав гранулярной субстанции ядрышка:

- а) белки и липиды;
- б) р-РНК и белки;
- в) тубулин и динеин;
- г) актин и миозин.

21. Ядрышко является местом:

- а) синтеза р-РНК;
- б) синтеза т-РНК;
- в) самосборки субъединиц рибосом;
- г) самосборки компонентов внутренней мембраны ядра.

22. В какой период клеточного цикла в клетке отсутствует ядрышко?:

- а) в интерфазе;
- б) в метафазе;
- в) в анафазе;
- г) в телофазе.

23. Ядрышковый организатор – это:

- а) участок ЭПС, содержащий большое количество рибосом;
- б) участок хромосомы, расположенный за вторичной перетяжкой;
- в) участок цепи и-РНК;
- г) участок внутренней ядерной мембраны.

24. В каких хромосомах кариотипа человека находятся ядрышковые организаторы?:

- а) 13, 14, 15;
- б) 11, 12, 13;
- в) 21, 22;
- г) 22, 23.

## ХРОМОСОМЫ

Хромосомы – это основная функциональная авторепродуцирующая структура ядра, в которой концентрируется ДНК и с которой связаны функции ядра. Термин «хромосомы» впервые предложен В. Вальдейером в 1888 г.

В ядрах интерфазных клеток выявить тела хромосом с помощью морфологических методов очень трудно. Собственно хромосомы как четкие, плотные, хорошо видимые в световой микроскоп тела выявляются только незадолго перед клеточным делением. В самой же интерфазе хромосом как плотных тел не видно, так как они находятся в разрыхленном, деконденсированном состоянии.

## Число и морфология хромосом

Число хромосом постоянно для всех клеток данного вида животных или растений, но значительно колеблется у различных объектов. Оно не связано с уровнем организации живых организмов. Прimitивные организмы могут иметь много хромосом, а высокоорганизованные – гораздо меньше. Например, у некоторых радиолярий число хромосом достигает 1000–1600. Рекордсменом среди растений по числу хромосом (около 500) является папоротник уховник, 308 хромосом у тутового дерева. Приведем примеры количественного содержания хромосом у некоторых организмов: речной рак – 196, человек – 46, шимпанзе – 48, пшеница мягкая – 42, картофель – 18, дрозофила – 8, муха домашняя – 12. Наименьшее количество хромосом (2) наблюдается у одной из рас аскариды, у сложноцветного растения гаглопапус всего 4 хромосомы.

Размеры хромосом у разных организмов варьируют в широких пределах. Так, длина хромосом может колебаться от 0,2 до 50 мкм. Самые мелкие хромосомы обнаруживаются у некоторых простейших, грибов, водорослей, очень мелкие хромосомы – у льна и морского камыша; они настолько малы, что с трудом видны в световой микроскоп. Наиболее длинные хромосомы обнаружены у некоторых прямокрылых насекомых, у амфибий и у лилейных. Длина хромосом человека находится в пределах 1,5–10 мкм. Толщина хромосом колеблется от 0,2 до 2 мкм.

Морфологию хромосом лучше всего изучать в момент их наибольшей конденсации, в метафазе и в начале анафазы. Хромосомы животных и растений в этом состоянии представляют собой палочковидные структуры разной длины с довольно постоянной толщиной, у большей части хромосом удастся легко найти зону *первичной перетяжки*, которая делит хромосому на два *плеча*. В области первичной перетяжки расположена *центромера*, или *кинетохор*. Это пластинчатая структура, имеющая форму диска. Она связана тонкими фибриллами с телом хромосомы в области перетяжки. Кинетохор плохо изучен в структурном и функциональном отношении; так, известно, что он является одним из центров полимеризации тубулинов, от него отрастают пучки микротрубочек митотического веретена, идущие в направлении к центриолям. Эти пучки микротрубочек принимают участие в движении хромосом к полюсам клетки при митозе. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*. Последняя обычно расположена вблизи дистального конца хромосомы и отделяет маленький участок – *спутник*. Размеры и форма спутника постоянны для каждой хромосомы. Размер и протяженность вторичных перетяжек также весьма постоянны. Некоторые вторичные перетяжки представляют собой специализированные участки хромосом, связанные с образованием ядрышка (ядрышковые организаторы), остальные не связаны с формированием ядрышка и их функциональная роль не до конца выяснена. Плечи хромосом оканчи-

ваются конечными участками – *теломерами*. Теломерные концы хромосом не способны соединяться с другими хромосомами или их фрагментами, в отличие от концов хромосом, лишенных теломерных участков (в результате разрывов), которые могут присоединяться к таким же разорванным концам других хромосом.

По расположению первичной перетяжки (центромеры) выделяют следующие **типы хромосом**:

1) *метацентрическая* – центромера расположена посередине, плечи равной или почти равной длины, в метафазе приобретает V-образную форму;

2) *субметацентрическая* – первичная перетяжка слегка сдвинута к одному из полюсов, одно плечо немного длиннее другого, в метафазе имеет L-образную форму;

3) *acroцентрическая* – центромера сильно сдвинута к одному из полюсов, одно плечо гораздо длиннее другого, в метафазе не перегибается и имеет палочковидную форму;

4) *телоцентрическая* – центромера располагается на конце хромосомы, но такие хромосомы в природе не обнаружены.

Обычно каждая хромосома имеет только одну центромеру (моноцентрические хромосомы), но могут встречаться хромосомы *дицентрические* (с 2-мя центромерами) и *полицентрические* (обладающие множеством центромер).

Встречаются виды (например, осоки), у которых хромосомы не содержат видимых центромерных участков (хромосомы с диффузно расположенными центромерами). Они называются *ацицентрическими* и не способны совершать упорядоченное движение при делении клетки.

## **Химический состав хромосом**

Основными компонентами хромосом являются ДНК и основные белки (гистоны). Комплекс ДНК с гистонами – *дезоксирибонуклеопротеид* (ДНП) – составляет около 90% массы как изолированных из интерфазных ядер хромосом, так и хромосом делящихся клеток. Содержание ДНП постоянно для каждой хромосомы данного вида организма.

Содержание РНК и кислых белков в хромосомах варьирует в зависимости от типа ткани и функционального состояния клетки и, очевидно, не играет существенной роли в организации хромосом.

Из минеральных компонентов наибольшее значение имеют ионы кальция и магния, которые придают хромосомам пластичность, и их удаление делает хромосомы очень хрупкими.



## Ультраструктура

Каждая митотическая хромосома сверху покрыта *нелликулой*. Внутри находится *матрикс*, в котором расположена спирально завитая нить ДНП, толщиной 4–10 нм.

Элементарные фибриллы ДНП – это основная составная часть, которая входит в структуру митотических и мейотических хромосом. Поэтому, чтобы понять устройство таких хромосом, необходимо знать, как эти единицы организованы в составе компактного тела хромосом. Интенсивное изучение ультраструктуры хромосом началось в середине 50-х годов прошлого столетия, что связано с внедрением в цитологию метода электронной микроскопии. Существуют 2 гипотезы организации хромосом.

1. *Униформная* гипотеза утверждает, что в хромосоме находится только одна двунитчатая молекула ДНП. Эта гипотеза имеет морфологические, автордиографические, биохимические и генетические подтверждения, что делает эту точку зрения наиболее популярной на сегодняшний день, так как хотя бы для ряда объектов (дрозофила, дрожжевые грибы) она является доказанной.

2. *Полинемная* гипотеза состоит в том, что несколько двунитчатых молекул ДНП объединяются в пучок – *хромонему*, а, в свою очередь, 2–4 хромонемы, скручиваясь, образуют хромосому. Практически все наблюдения полинемности хромосом были сделаны при помощи светового микроскопа на ботанических объектах с крупными хромосомами (лилии, различные луки, бобы, традесканция, пион). Возможно, что явления полинемии, которые наблюдались на клетках высших растений, характерны лишь для этих объектов.

Таким образом, не исключено, что есть несколько разных принципов структурной организации хромосом эукариотических организмов.

В интерфазных клетках многие участки хромосом деспирализованы, что связано с их функционированием. Они называются *эухроматин*. Считается, что эухроматические участки хромосом активны и содержат весь основной комплекс генов клетки или организма. Эухроматин наблюдается в виде мелкой зернистости или вообще не различим в ядре интерфазной клетки.

При переходе клетки от митоза к интерфазе определенные зоны различных хромосом или даже целые хромосомы остаются компактными, спирализованными и хорошо окрашиваются. Эти зоны получили название *гетерохроматин*. Он присутствует в клетке в виде крупной зернистости, глыбок, хлопьев. Гетерохроматические участки обычно располагаются в теломерных, центромерных, околядрышковых районах хромосом, но могут входить и в состав их внутренних частей. Утеря даже значительных участков гетерохроматических районов хромосом не приводит к гибели клетки, так как они не активны и их гены временно или постоянно не функционируют.

Матрикс – это компонент митотических хромосом растений и животных, освобождающийся при деспирализации хромосом и состоящий из фибриллярных и гранулярных структур рибонуклеопротеидной природы.

Возможно, роль матрикса заключается в переносе хромосомами РНК-содержащего материала, который необходим как для образования ядрышек, так и для восстановления собственно карิโอплазмы в дочерних клетках.

## Хромосомный набор. Кариотип

Постоянство таких признаков, как величина, местоположение первичной и вторичной перетяжек, наличие и форма спутников, определяет морфологическую индивидуальность хромосом. Благодаря такой морфологической индивидуальности, у многих видов животных и растений удается распознавать любую хромосому набора в любой делящейся клетке.

Совокупность числа, величины и морфологии хромосом называется *кариотипом* данного вида. Кариотип – это как бы лицо вида. Даже у близких видов хромосомные наборы отличаются друг от друга или по числу хромосом, или по величине хотя бы одной или нескольких хромосом, или по форме хромосом и по их структуре. Следовательно, структура кариотипа может быть таксономическим (систематическим) признаком, который все чаще используется в систематике животных и растений.

Графическое изображение кариотипа называется *идиограммой*.

Число хромосом в зрелых половых клетках называется *гаплоидным* (обозначается  $n$ ). Соматические клетки содержат двойное количество хромосом – *диплоидный* набор ( $2n$ ). Клетки, имеющие более двух наборов хромосом, называются *полиплоидными* ( $3n$ ,  $4n$ ,  $8n$  и т.д.).

В диплоидном наборе имеются парные хромосомы, одинаковые по форме, структуре и размерам, но имеющие разное происхождение (одна материнская, другая отцовская). Они называются *гомологичными*.

У многих высших раздельнополых животных в диплоидном наборе существует одна или две непарные хромосомы, которые отличаются у самцов и самок, – это *половые* хромосомы. Остальные хромосомы называются *аутосомами*. Описаны случаи, когда у самца имеется только одна половая хромосома, а у самки их две.

У многих рыб, млекопитающих (в том числе и человека), некоторых амфибий (лягушки рода *Rana*), насекомых (жуки, двукрылые, прямокрылые) крупная хромосома обозначается буквой X, а маленькая – буквой Y. У этих животных в кариотипе самки последняя пара представлена двумя XX-хромосомами, а у самца – XY-хромосомами.

У птиц, рептилий, отдельных видов рыб, некоторых амфибий (хвостатые амфибии), бабочек мужской пол имеет одинаковые половые хромосомы (WW-хромосомы), а женский – разные (WZ-хромосомы).

У многих животных и человека в клетках индивидов женского пола одна из двух половых хромосом не функционирует и поэтому целиком остается в спирализованном состоянии (гетерохроматин). Она обнаруживается в интерфазном ядре в виде глыбки *полового хроматина* у внутренней

ядерной мембраны. Половые хромосомы в мужском организме функционируют обе пожизненно. Если в ядрах клеток мужского организма обнаруживается половой хроматин, то это значит, что у него имеется лишняя X-хромосома (XXY – болезнь Клейнфельтера). Это может происходить в результате нарушения спермато- или оогенеза. Исследование содержания полового хроматина в интерфазных ядрах широко используется в медицине для диагностирования хромосомных болезней человека, вызванных нарушением баланса половых хромосом.

## Изменения кариотипа

Изменения кариотипа могут быть связаны с изменением числа хромосом или с изменением их структуры.

**Количественные изменения кариотипа:** 1) полиплоидия; 2) анеуплоидия.

*Полиплоидия* – это кратное увеличение числа хромосом по сравнению с гаплоидным. В результате вместо обычных диплоидных клеток ( $2n$ ) образуются, например, триплоидные ( $3n$ ), тетраплоидные ( $4n$ ), октаплоидные ( $8n$ ) клетки. Так, у лука, диплоидные клетки которого содержат 16 хромосом, триплоидные клетки содержат 24 хромосомы, тетраплоидные – 32 хромосомы. Полиплоидные клетки отличаются большими размерами и повышенной жизнестойкостью.

Полиплоидия широко распространена в природе, особенно среди растений, многие виды которых произошли в результате кратных удвоений числа хромосом. Большинство культурных растений, например, мягкая пшеница, многорядный ячмень, картофель, хлопчатник, большая часть плодовых и декоративных растений, является естественно возникшими полиплоидами.

Экспериментально полиплоидные клетки легче всего получить действием алкалоида *колхицина* или других веществ, нарушающих митоз. Колхицин разрушает веретено деления, благодаря чему уже удвоившиеся хромосомы остаются лежать в плоскости экватора и не расходятся к полюсам. После прекращения действия колхицина хромосомы образуют общее ядро, но уже более крупное (полиплоидное). При последующих делениях хромосомы опять будут удваиваться и расходиться к полюсам, но удвоенное количество их останется. Искусственно полученные полиплоиды широко используются в селекции растений. Созданы сорта триплоидной сахарной свеклы, тетраплоидной ржи, гречихи и других культур.

У животных полная полиплоидия встречается очень редко. Например, в горах Тибета обитает один из видов лягушек, популяция которых на равнине имеет диплоидный хромосомный набор, а высокогорные популяции – триплоидный, или даже тетраплоидный.

У человека полиплоидия приводит к резко отрицательным последствиям. Рождение детей с полиплоидией наблюдается крайне редко. Обычно

происходит гибель организма на эмбриональной стадии развития (около 22,6% всех спонтанных аборт обусловлены полиплоидией). Следует отметить, что триплоидия встречается в 3 раза чаще, по сравнению с тетраплоидией. Если дети с синдромом триплоидии все же рождаются, то они имеют аномалии в развитии наружных и внутренних органов, практически нежизнеспособны и погибают в первые дни после рождения.

Чаще наблюдается соматическая полиплоидия. Так, в клетках печени человека с возрастом делящихся клеток становится все меньше, но возрастает количество клеток с большим ядром или двумя ядрами. Определение количества ДНК в таких клетках ясно показывает, что они стали полиплоидными.

*Анеуплоидия* – это увеличение или уменьшение числа хромосом, не кратное гаплоидному. Анеуплоидные организмы, то есть организмы, все клетки которых содержат анеуплоидные наборы хромосом, как правило, стерильны или маложизнеспособны. В качестве примера анеуплоидии рассмотрим некоторые хромосомные болезни человека. Синдром Клейнфельтера: в клетках мужского организма имеется лишняя X-хромосома, что приводит к общему физическому недоразвитию организма, в частности его половой системы, и психическим отклонениям. Синдром Дауна: лишняя хромосома содержится в 21 паре, что приводит к умственной отсталости, аномалии внутренних органов; болезнь сопровождается некоторыми внешними признаками слабоумия, встречается у мужчин и женщин. Синдром Тернера вызван недостатком одной X-хромосомы в клетках женского организма; проявляется в недоразвитии половой системы, бесплодии, внешних признаках слабоумия. При недостатке одной X-хромосомы в клетках мужского организма наблюдается летальный исход на эмбриональной стадии.

Анеуплоидные клетки постоянно возникают в многоклеточном организме в результате нарушения нормального хода клеточного деления. Как правило, такие клетки быстро гибнут, однако при некоторых патологических состояниях организма они успешно размножаются. Высокий процент анеуплоидных клеток характерен, например, для многих злокачественных опухолей человека и животных.

***Структурные изменения кариотипа.*** Хромосомные перестройки, или хромосомные абберрации, возникают в результате одиночных или множественных разрывов хромосом или хроматид. Фрагменты хромосом в местах разрыва способны соединяться друг с другом или с фрагментами других хромосом набора. Хромосомные абберрации бывают следующих типов. *Делеция* – это потеря срединного участка хромосомы. *Дифишнция* – это отрыв концевой участка хромосомы. *Инверсия* – отрыв участка хромосомы, поворот его на  $180^{\circ}$  и присоединение к той же хромосоме; при этом нарушается порядок нуклеотидов. *Дупликация* – отрыв участка хромосомы и присоединение его к гомологичной хромосоме. *Транслокация* – отрыв участка хромосомы и присоединение его к негомологичной хромосоме.

В результате таких перестроек могут образовываться дицентрические и ацентрические хромосомы. Крупные делеции, дифишсии и транслокации резко изменяют морфологию хромосом и хорошо видны в микроскоп. Мелкие делеции и транслокации, а также инверсии обнаруживаются по изменению наследования генов, локализованных в участках хромосом, затронутых перестройкой, и по изменению поведения хромосом в процессе образования гамет.

Структурные изменения кариотипа всегда приводят к отрицательным последствиям. Например, синдром «кошачьего крика» вызван хромосомной мутацией (дифишсией) в 5-й паре хромосом у человека; проявляется в неправильном развитии гортани, что влечет «мяуканье» вместо нормального крика в раннем детстве, отставании в физическом и умственном развитии.

### **Редупликация хромосом**

В основе удвоения (редупликации) хромосом лежит процесс редупликации ДНК, т.е. процесс самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых кислот, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению. Синтез ДНК начинается с расхождения цепей, каждая из которых служит матрицей для синтеза дочерней цепи. Продуктами редупликации являются две дочерние молекулы ДНК, каждая из которых состоит из одной родительской и одной дочерней цепи. Важное место среди ферментов редупликации занимает ДНК-полимераза, ведущая синтез со скоростью около 1000 нуклеотидов в секунду (у бактерий). Редупликация ДНК полуконсервативна, т.е. при синтезе двух дочерних молекул ДНК каждая из них содержит одну «старую» и одну «новую» цепочку (такой способ редупликации был доказан Уотсоном и Криком в 1953 г.). Фрагменты, синтезируемые в ходе редупликации на одной цепи, «сшиваются» ферментом ДНК-лигазой.

В редупликации участвуют белки, расплетающие двойную спираль ДНК, стабилизирующие расплетенные участки, предотвращающие запутывание молекул.

Редупликация ДНК у эукариот происходит медленнее (около 100 нуклеотидов в секунду), но одновременно во многих точках одной молекулы ДНК.

Поскольку одновременно с редупликацией ДНК происходит и синтез белков, можно говорить о редупликации хромосом. Исследования, проведенные еще в 50-е годы XX столетия показали, что какое бы число продольно расположенных нитей ДНК ни содержали хромосомы организмов разных видов, при делении клетки хромосомы ведут себя как состоящие из двух одновременно редуплицирующихся субъединиц. После редупликации, которая протекает в интерфазе, каждая хромосома оказывается двойной, и еще до начала деления в клетке все готово к равномерному распределению

хромосом между дочерними клетками. Если после редупликации не наступит деления, клетка становится полиплоидной. При образовании полиплоидных хромосом хромонемы редуплицируются, но не расходятся, благодаря чему и получаются гигантские хромосомы с огромным количеством хромонем.

## Тест

1. Основные типы хромосом определяют в зависимости от расположения:

- а) центромеры;
- б) вторичной перетяжки;
- в) кинетохора;
- г) ядрышкового организатора.

2. Равноплечая хромосома с центромерой посередине:

- а) дицентрическая;
- б) метацентрическая;
- в) субметацентрическая;
- г) ацентрическая.

3. Как называется хромосома, у которой одно плечо значительно больше другого и она имеет палочковидную форму?:

- а) метацентрическая;
- б) субметацентрическая;
- в) ацентрическая;
- г) ацентрическая.

4. Хромосомы какого типа не обнаружены в природе?:

- а) метацентрические;
- б) ацентрические;
- в) телоцентрические;
- г) ацентрические;
- д) дицентрические.

5. Хромосома, не имеющая центромеры:

- а) субметацентрическая;
- б) ацентрическая;
- в) ацентрическая;
- г) телоцентрическая.

6. Основу ядерного хроматина составляют:

- а) липопротеиды;
- б) гликопротеиды;

- в) нуклеопротеиды;
- г) специфические белки (гистоны) и РНК.

7. Полинемная гипотеза организации хромосом гласит, что:

- а) в хромосоме находится только одна двунитчатая молекула ДНП;
- б) несколько молекул ДНП образуют хромосому;
- в) несколько двунитчатых молекул ДНП объединяются в хромонему, а 2–4 хромонемы образуют хромосому.

8. Совокупность хромосом соматической клетки, типичную для данной систематической группы организмов, называют:

- а) генотипом;
- б) фенотипом;
- в) кариотипом;
- г) хромосомным набором.

9. Идиограмма – это:

- а) графическое изображение кариотипа;
- б) ультраструктура всех хромосом клетки;
- в) химический состав всех хромосом в клетке;
- г) хромосомный набор половых клеток.

10. Число хромосом в зрелых половых клетках называют:

- а) геномным набором;
- б) гаплоидным набором;
- в) нуклеотидным составом;
- г) нуклеопротеидным комплексом.

11. Гомологичными называются парные хромосомы:

- а) одинаковые по форме и размерам, расположению центромеры и другим деталям своего строения, а также по происхождению;
- б) одинаковые по форме и размерам, способные прикрепляться к нитям веретена деления;
- в) сходные по происхождению (только отцовские, или только материнские) независимо от их формы и размеров;
- г) одинаковые по форме и размерам, расположению центромеры, но имеющие разное происхождение (одна материнская, другая отцовская).

12. Половые хромосомы – это:

- а) хромосомы, одинаковые у самцов и самок;
- б) хромосомы, отличающие хромосомный набор самцов и самок;
- в) хромосомы, которые содержатся в ядре сперматозоида;
- г) хромосомный набор яйцеклетки.

13. Половые хромосомы XX у самки и XY у самца характерны для:

- а) млекопитающих;
- б) птиц;
- в) бабочек;
- г) жуков.

14. Какие половые хромосомы характерны для клеток самки черепахи?:

- а) XX;
- б) WW;
- в) XY;
- г) WZ.

15. Количественные изменения кариотипа:

- а) делеция;
- б) полиплоидия;
- в) дупликация;
- г) анеуплоидия.

16. Полиплоидия – это:

- а) увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному;
- б) уменьшение числа хромосом, кратное гаплоидному;
- в) изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному;
- г) удвоение участков хромосом.

17. Синдром Дауна) это изменение кариотипа по типу:

- а) полиплоидии;
- б) дифишенции;
- в) инверсии;
- г) анеуплоидии.

18. При потере хромосомой концевой участка наблюдается:

- а) делеция;
- б) дифишенция;
- в) инверсия;
- г) дупликация;
- д) транслокация.

19. Участок хромосомы оторвался, повернулся на  $180^{\circ}$  и присоединился к той же хромосоме. Этот процесс называется:

- а) делеция;
- б) дифишенция;
- в) инверсия;
- г) дупликация;
- д) транслокация.



20. Процесс присоединения оторванного участка хромосомы к негомологичной хромосоме называется:

- а) дифишация;
- б) инверсия;
- в) дупликация;
- г) делеция;
- д) транслокация.

21. Сколько хромосом содержит зрелый эритроцит человека?:

- а) 23;
- б) 46;
- в) 48;
- г) не содержит.

22. Зрелый сперматозоид человека имеет:

- а) 24 хромосомы;
- б) 23 хромосомы;
- в) 46 хромосом;
- г) 2 хромосомы.

23. Сколько хромосом содержится в клетках человека, страдающего болезнью Клейнфельтера?:

- а) 23;
- б) 46;
- в) 47;
- г) 48.

24. Сколько хромосом содержит клетка человека с синдромом Тернера?:

- а) 46;
- б) 47;
- в) 45;
- г) 48.

25. Наследственное заболевание синдром «кошачьего крика» обусловлено:

- а) дифишацией, то есть потерей концевой участка короткого плеча 5-й хромосомы;
- б) выпадением участка 5-й хромосомы в средней ее части;
- в) многократным повторением генов, локализованных в одном участке половой хромосомы;
- г) до сих пор причина не известна.

# ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

## Митотический цикл. Интерфаза

Один из постулатов клеточной теории гласит, что увеличение числа клеток, их размножение происходит путем деления исходной клетки. Это положение полностью исключает какое-либо «самозарождение» клеток или их образование из неклеточного «живого вещества». Обычно делению клеток предшествует редупликация их хромосомного аппарата, синтез ДНК. Это правило является общим для прокариотических и эукариотических клеток.

Если делится одноклеточный организм, то возникают два новых. Многоклеточный организм также начинает свое развитие всего с одной единственной клетки; путем многократных делений образуется огромное количество клеток, которые и составляют организм. В многоклеточном организме не все клетки имеют способность к делению по причине их высокой специализации.

Время существования клетки как таковой – от деления до деления – обычно называют *клеточным циклом*. Продолжительность его может быть различной для разных типов клеток. Так, для бактериальных клеток в стационарных условиях культивирования это время может быть равно 20–30 минут. У эукариотических одноклеточных организмов время жизни клетки, продолжительность ее клеточного цикла, значительно больше. Например, инфузория-туфелька может делиться 1–2 раза в сутки, время клеточного цикла при бесполом размножении у амобы составляет около 1,5 сут., у инфузории трубочка – 2–3 сут. Продолжительность клеточного цикла зависит от температуры и условий окружающей среды.

В организме высших позвоночных клетки различных тканей и органов обладают неодинаковой способностью к делению. Здесь встречаются клетки, полностью потерявшие свойство делиться: это большей частью специализированные, высоко дифференцированные клетки (например, клетки центральной нервной системы). В организме есть постоянно обновляющиеся ткани (различные виды эпителия, кровь, клетки рыхлой и плотной соединительных тканей). В этом случае в таких тканях существует часть клеток, которые постоянно делятся (например, клетки базального слоя покровного эпителия, клетки крипт кишечника, кроветворные клетки костного мозга и селезенки), заменяя отработавшие или погибающие клеточные формы. Многие клетки, не размножающиеся в обычных условиях, приобретают вновь это свойство при процессах репаративной регенерации органов и тканей.

Примерно такие же формы клеток по способности их вступать в деление встречаются и у растительных организмов.

Клетки многоклеточных животных и растительных организмов, так же как и одноклеточные эукариотические организмы, вступают в период деления после ряда подготовительных процессов, важнейшим из которых является синтез ДНК. Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению и сам период деления называется *митотическим циклом*.

У одноклеточных организмов клеточный цикл совпадает с жизнью особи. В непрерывно размножающихся тканевых клетках клеточный цикл совпадает с митотическим циклом и состоит из интерфазы и собственно деления. Выделяют два типа интерфазы в зависимости от состояния интерфазного ядра.

1. *Автосинтетическая* интерфаза (промежуток времени между двумя делениями клетки) – ей соответствует состояние ядра в непрерывно делящихся клетках.

2. *Гетеросинтетическая* интерфаза (промежуток времени, когда клетка перестает делиться на длительное время или навсегда) – ей соответствует состояние ядра в неделящихся клетках.

Автосинтетическая интерфаза включает в себя 3 периода:

1) *постмитотический* или *пресинтетический* –  $G_1$ : клетка растет, восстанавливает ядерно-плазменное отношение, синтезирует характерные для нее белки и выполняет свою собственную функцию; в этом же периоде синтезируются ферменты, необходимые для редупликации ДНК;

2) *период синтеза* –  $S$ : происходит редупликация ДНК и синтез гистонных белков (ДНП), то есть удвоение хромосом; в  $S$ -периоде происходит синтез р-РНК, используемой в следующем периоде для синтеза белков, необходимых для митоза;

3) *премитотический* или *постсинтетический* –  $G_2$ : активно синтезируются белки митотического веретена (тубулин), путем почкования удваиваются центриоли клеточного центра, продолжается синтез клеточных РНК и белков, увеличивается количество внутриклеточных структур, накапливается энергия (в виде АТФ). То есть, клетка активно готовится к митозу.

Таким образом, весь клеточный цикл состоит как бы из четырех отрезков времени: собственно деление, пресинтетический ( $G_1$ ), синтетический ( $S$ ) и постсинтетический ( $G_2$ ) периоды. Как было установлено, общая продолжительность как всего клеточного цикла, так и отдельных его периодов значительно варьирует не только у разных организмов, но и у клеток разных органов одного организма. Но для клеток одного органа эти величины относительно постоянны. Длительность  $S$ -периода зависит от скорости редупликации ДНК, от числа и величины репликационных единиц и от общего количества ДНК, но она примерно постоянна для клеток данного типа и составляет 4-8 часов. Продолжительность остальных периодов клеточного цикла зависит от типа клетки, возраста, температуры, времени суток и других факторов. Особенно переменчивы  $G_1$  и  $G_2$ -периоды; они могут значи-

тельно удлиняться, особенно у так называемых покоящихся клеток. В этом случае выделяют  $G_0$ -период, или период покоя. С учетом периода покоя клеточный цикл может длиться недели и даже месяцы (клетки печени), а у нейронов клеточный цикл равен продолжительности жизни организма.

Для соматических клеток характерны четыре способа деления: митоз, амитоз, эндомитоз и эндорепродукция. Половые клетки делятся мейозом.

## **Митоз. Типы митоза. Регуляция митотической активности**

**Митоз**, то есть непрямоe деление, – основной способ деления эукариотических клеток.

Впервые митоз в спорах плауна наблюдал русский ученый И.Д. Чистяков в 1874 г. Детально исследовали поведение хромосом при митозе немецкий ботаник Э. Страсбургер (1876–1979 гг., в клетках растений) и немецкий гистолог В. Флеминг (1882 г., в клетках животных).

Процесс непрямого деления клеток принято подразделять на несколько основных фаз: *профаза*, *метафаза*, *анафаза*, *телофаза*. Границы между этими фазами установить точно очень трудно, потому что сам митоз представляет собой непрерывный процесс, и смена фаз происходит очень постепенно – одна из них незаметно переходит в другую. Единственная фаза, которая имеет реальное начало, это анафаза – начало движения хромосом к полюсам. Длительность отдельных фаз митоза различна, наиболее короткая по времени анафаза.

Рассмотрим каждую фазу более подробно.

**Профаза.** Для первой фазы митоза характерны пять основных процессов.

1. Удвоенные еще в интерфазе хромосомы начинают спирализоваться (конденсироваться), проходя последовательно стадии плотного клубка, рыхлого клубка, затем клубок распадается на отдельно лежащие хромосомы.

2. Разрушается и исчезает ядрышко.

3. Ядерная мембрана распадается на фрагменты, которые отходят к периферии клетки вместе с участками ЭПС.

4. Центриоли расходятся к полюсам, и образуется веретено деления из микротрубочек 2-х типов: *хромосомные (хроматиновые)*, которые связываются впоследствии с центромерами хромосом, и *центросомные (или полюсные, или ахроматиновые)*, которые тянутся от полюса к полюсу и служат направляющими при движении хромосом. Микротрубочки начинают формироваться со стороны центриолей (у животных клеток) или со стороны хромосом (у растительных клеток, т.к. у них отсутствуют центриоли).

5. В связи с разрушением ядерной мембраны кариоплазма смешивается с цитоплазмой и образуется *миксоплазма*, в которой и лежат спирализованные хромосомы в области распавшегося ядра.

**Метафаза.** Во время метафазы завершается образование веретена деления. Хромосомы движутся в область экватора путем пульсации их собственных центромер (активное движение), прикрепляются к хромосомным микротрубочкам веретена своими центромерами и образуют *метафазную пластинку* («материнская звезда»).

**Анафаза.** Центромеры материнских хромосом делятся, удвоенные хромосомы разделяются на хроматиды (дочерние хромосомы), которые расходятся к полюсам клетки. Это движение является пассивным, так как осуществляется под действием двух факторов: тянущее действие трубочек веретена и незначительное удлинение самой клетки. Скорость движения хроматид составляет в среднем 0,2–0,5 мкм/мин. У полюсов образуются фигуры, называемые «дочерние звезды». В этот момент в клетке присутствуют два диплоидных набора хромосом.

**Телофаза.** Для телофазы характерны процессы, обратные профазе.

1. Происходит деспирализация хромосом в обратном порядке по сравнению с профазой: стадия рыхлого клубка, стадия плотного клубка, затем хромосомы достигают стадии хроматина и становятся невидимы в световой микроскоп.

2. Формируется ядерная оболочка, причем внутренняя мембрана образуется из фрагментов оболочки материнского ядра, а наружная – из цистерн и каналов гранулярной ЭПС.

3. Происходит восстановление ядрышка в области ядрышкового организатора.

4. Разрушается веретено деления.

5. Главный процесс телофазы – разделение цитоплазмы, или *цитокинез (цитотомия)*. В животных и растительных клетках цитокинез происходит по-разному. В животных клетках плазматическая мембрана впячивается внутрь в области, где располагался экватор веретена. По-видимому, это происходит благодаря сокращению микрофиламентов, которые здесь находятся. В результате впячивания образуется непрерывная борозда, опоясывающая клетку по экватору. В конце концов, клеточные мембраны в области борозды смыкаются, полностью разделяя две дочерние клетки (т.е. происходит перешнуровка клетки).

В клетках растений в области экватора из остатков нитей веретена возникает бочковидное образование – *фрагмопласт*. В эту область со стороны полюсов клетки устремляются многочисленные пузырьки пластинчатого комплекса, которые сливаются друг с другом. Содержимое пузырьков образует срединную пластинку, которая делит клетку на две дочерние, а мембрана пузырьков ПК образует недостающие цитоплазматические мембраны этих клеток. Впоследствии на срединную пластинку со стороны каждой из дочерних клеток откладываются элементы клеточных оболочек.

В результате митоза из одной клетки возникают две дочерние с тем же набором хромосом. Митотическое деление является цитологической основой бесполого размножения организмов.

**Типы митоза.** Дальнейшая судьба дочерних клеток, образовавшихся в результате митоза, неодинакова, вследствие чего различают 3 типа митоза:

1. *Стволовой*, при котором образуются две одинаковые клетки, которые в дальнейшем размножаются с той же интенсивностью, давая группу однородных клеток. Такой тип митоза характерен для большинства клеток.

2. *Асимметричный*, при котором образуются две клетки, одна из которых в дальнейшем продолжает нормально делиться, а другая либо теряет эту способность, либо дает начало клеткам, которые прекращают размножаться через несколько поколений. Например, при спиральном дроблении яйцеклетки образуются макромер, который в дальнейшем делится нормально и микромер, который делится несколько раз, а затем его деление прекращается.

3. *Трансформирующий*, при котором обе дочерние клетки претерпевают необратимые изменения и прекращают делиться. Например, в кожном эпителии клетки базального слоя делятся, затем в них начинает накапливаться роговое вещество кератогиалин, они теряют способность к делению и отмирают.

**Регуляция митотической активности.** Изучение митотического цикла позволило установить общую закономерность: количество образующихся путем размножения клеток равно количеству отмирающих. Очевидно, популяция клеток, составляющая ткань, представляет собой саморегулирующуюся систему.

Каждой клетке присуща способность делиться, но в ряде случаев эта способность заторможена или блокирована. *Митотическая активность* – это относительное количество делящихся клеток в единицу времени. Она подвержена значительным колебаниям. Так, обнаружен суточный ритм митозов в клетках различных органов. Наибольшее число клеточных делений наблюдается в периоды покоя. Усиленная функция органа или организма в целом совпадает с низкой митотической активностью. Во многих случаях это обусловлено влиянием гормонов на митотическую активность клеток. Например, при возбуждении или болевом раздражении выделяется адреналин, который тормозит количество митозов.

На митотическую активность оказывают влияние внешние условия, такие как: температура (существует определенный температурный оптимум); определенное количество кислорода (при недостатке кислорода митотическая активность снижается); реакция среды.

Человек научился регулировать митотическую активность с помощью специфических факторов. Так, слабые дозы наркотиков, которые повышают вязкость цитоплазмы, рентгеновские лучи и радиоактивное излучение подавляют митотическую активность (это находит применение при лечении онкозаболеваний). Для увеличения скорости деления клеток применяют эмбриональный сок (вытяжка из тканей и органов эмбрионов, содержащая много РНК) и третоны (особые вещества, образующиеся при разрушении лейкоцитов). Эти вещества используются в медицине для изготовления препаратов, стимулирующих митотическую активность клеток и способствующих заживлению ран и обновлению организма.

## Эндомитоз. Эндорепродукция

Синтез ДНК и митоз – это два процесса, которые непосредственно не связаны друг с другом, то есть окончание синтеза ДНК не выступает непосредственной причиной вступления клетки в митоз. Поэтому в ряде случаев клетки после удвоения хромосом не делятся; как следствие редупликации ДНК ядро и вся клетка увеличиваются, становятся полиплоидными, но количество клеток при этом не возрастает. Данный результат может быть достигнут путем либо эндомитоза, либо эндорепродукции.

*Эндомитоз* – это процесс, при котором хромосомы после редупликации спирализуются, становятся видны в световой микроскоп, но веретено деления не образуется и ядерная мембрана не распадается, поэтому расхождение хромосом к полюсам клетки не происходит. В промежутках между образованием хромосом ядро может принимать вид нормального интерфазного ядра. В самом процессе эндомитоза по стадиям цикла хромосом можно выделить *эндопрофазу*, сходную с профазой митоза, *эндометафазу*, *эндотелофазу*. Поскольку оболочка ядра сохраняется, и хромосомы не расходятся, клетки оказываются полиплоидными. Например, в клетках мальпигиевых сосудов водяного клопа *Gerris* ядро содержит число хромосом, равное  $32n$ , а в слюнных железах – несколько сотен. Кроме этого, эндомитоз описан у некоторых инфузорий, у целого ряда растений. По-видимому, этот процесс имеет определенное функциональное значение, которое состоит в том, что не прерывается деятельность клетки.

Один из видов эндомитоза – *политения* – наблюдается в тканях двукрылых. Например, в ядрах клеток слюнных желез видны гигантские хромосомы, количество которых соответствует гаплоидному набору. При политении в S-периоде при редупликации ДНК новые дочерние хромосомы продолжают оставаться в деспирализованном состоянии, но располагаются друг около друга, не расходятся и не претерпевают митотическую конденсацию. В таком истинно интерфазном виде хромосомы снова вступают в следующий цикл редупликации, снова удваиваются и не расходятся. Постепенно в результате этих процессов образуется многократная, политенная структура хромосомы интерфазного ядра. Например, в клетках слюнных желез личинок дрозофилы плоидность достигает  $1024n$ ; одновременно с увеличением плоидности увеличиваются и размеры клеток.

К полиплоидности клетки приводит также *эндорепродукция*. Это процесс, при котором удвоенные хромосомы спирализуются, ядерная мембрана распадается, хромосомы контактируют с цитоплазмой, но не образуется веретено деления (или оно разрушено). В результате хромосомы распадаются на хроматиды, которые не могут разойтись к полюсам клетки, вокруг них восстанавливается ядерная мембрана, хромосомы деспирализуются, цитокинез не происходит. Как постоянный процесс эндорепродук-

ция наблюдается в клетках печени, эпителия мочевыводящих путей человека и млекопитающих.

Эндорепродукцию можно вызвать искусственно путем охлаждения делящихся клеток или обработки их каким-либо веществом, разрушающим микротрубочки веретена (например, колхицином). Этот прием часто используется в селекции растений для получения полиплоидных сортов.

### **Амитоз, или прямое деление**

Прямое деление клетки, или амитоз, было обнаружено и описано раньше митотического деления. Однако это явление встречается гораздо реже, чем основной, митотический, тип деления. Амитоз – это деление клетки, у которой ядро находится в интерфазном состоянии. При этом не происходит конденсации хромосом и образования веретена деления. Формально амитоз должен приводить к появлению двух клеток, однако чаще всего он приводит к разделению ядра и к проявлению дву- или многоядерных клеток.

Встречается эта форма деления практически у всех эукариот:

– у одноклеточных организмов (амитозом делятся полиплоидные макронуклеусы инфузорий);

– в клетках отживающих, обреченных на гибель и дигенерирующих, либо находящихся в конце своего развития и, главное, не способных дать в дальнейшем полноценные элементы (амитотическое деление ядер в зародышевых оболочках животных, в фолликулярных клетках яичника, в гигантских клетках трофобластов);

– при различных патологических процессах, таких как злокачественный рост, воспаление, регенерация и т.д.;

– в тканях растущего клубня картофеля, эндосперме, стенках завязи пестика и паренхиме черешков листьев;

– в клетках печени, хрящевых клетках, клетках мочевого пузыря, роговицы глаза.

Обычно амитотическое деление клетки начинается с изменения формы и числа ядрышек, которые могут фрагментироваться и увеличиваться в числе или же делиться перетяжкой. В последнем случае они приобретают вначале гантелевидную форму. Вслед за делением ядрышек или одновременно с ним происходит деление ядра. Описано несколько способов прямого деления ядра. Один из них – образование перетяжки: при этом ядро тоже принимает форму гантели и после разрыва перетяжки образуются два ядра. При другом способе на поверхности ядра образуется рубцевидная инвагинация, насечка, которая, углубляясь внутрь, делит ядро на две части. Такая насечка может возникнуть в одном месте ядра, но иногда она имеет кольцевидную форму. Чаще всего встречается множественное деление ядра, его фрагментация. При этом могут образоваться ядра неравной величи-



ны, что характерно для деления ядер в гигантских клетках при различных патологических процессах.

Амитоз, в отличие от митоза, является самым экономичным способом деления, так как энергетические затраты при этом весьма незначительны.

## Мейоз. Типы мейоза. Значение мейоза

**Мейоз** (от гр. *meiosis* – уменьшение) – это особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция числа хромосом вдвое и переход клеток из диплоидного состояния ( $2n$ ) в гаплоидное ( $n$ ). Кроме этого, при мейозе происходит еще целый ряд процессов, отличающих этот тип деления от митоза. В первую очередь это рекомбинации генетического материала, обмен участками между гомологичными хромосомами (кроссинговер). Кроме того, для мейоза характерна активация транскрипции в профазе первого деления и отсутствие фазы синтеза между первым и вторым делениями. С помощью мейоза образуются споры и половые клетки – гаметы.

Мейоз впервые описан В. Флемингом в 1882 г. у животных и Э. Страсбургером в 1888 г. у растений.

Мейоз включает два быстро следующих одно за другим деления:

1. *Редукционное* (мейоз I)
2. *Эквационное* (мейоз II)

Перед началом редукционного деления происходит удвоение хромосом в интерфазе. А между редукционным и эквационным делениями мейоза временной интервал очень короткий и удвоения ДНК не происходит.

Мейоз I (редукционное деление) включает 4 фазы: профазы I, метафазы I, анафазы I и телофазы I. Рассмотрим их более подробно.

В **профазе I** выделяют 5 стадий:

1. *Лептотена (лептонема)*, или стадия тонких нитей. В ядре начинают выделяться хромосомы в виде тонких длинных нитей. Иногда они петлеобразно изгибаются и направлены свободными концами к центриоли, то есть к полюсу, образуя так называемый букет. Характерным для лептонемы является появление на тонких хромосомах сгустков хроматина – *хромомеров*, которые как бы нанизаны в виде бусинок и располагаются по всей длине хромосомы.

2. *Зиготена (зигонема)*, или стадия сливающихся нитей. Происходит *конъюгация* гомологичных хромосом. При этом гомологичные хромосомы (уже двойные после S-периода интерфазы) сближаются и образуют *биваленты*. Это парные соединения удвоенных гомологичных хромосом, то есть каждый бивалент состоит из 4-х хроматид.

3. *Пахитена (пахинема)*, или стадия толстых нитей, называется так потому, что благодаря полной конъюгации гомологов профазные хромосомы как бы увеличились в толщине. На этой стадии происходит второе,

очень важное событие, характерное для мейоза – *кроссинговер*, то есть взаимный обмен идентичными участками по длине гомологичных хромосом. Генетическим следствием кроссинговера является рекомбинация сцепленных генов. Таким образом, каждый бивалент содержит четыре хроматиды и тетраплоидный набор ДНК ( $4n4c$ ).

4. *Диплотена (диплонема)*, или стадия двойных нитей. Биваленты начинают расходиться, но в некоторых точках остаются перекрещенными и сцепленными (*хиазмы*). Считается, что именно в местах хиазм и произошел кроссинговер в предыдущей стадии. Происходит укорачивание и конденсация хромосом, отчетливо становится видно, что каждый бивалент состоит из четырех хроматид.

5. *Диакинез*, или стадия обособления двойных нитей, характеризуется максимальной спирализацией бивалентов, уменьшением числа хиазм, потерей ядрышек. Биваленты становятся более компактными, места соединения гомологичных хромосом расположены на их концах. Оболочка ядра распадается, формируется веретено деления.

**Метафаза I.** Биваленты движутся к экватору клетки, выстраиваются в экваториальной плоскости, прикрепляются своими центромерами к микротрубочкам веретена деления и образуют «материнскую звезду».

**Анафаза I.** Биваленты распадаются и хромосомы, из которых они состояли, расходятся к полюсам клетки. В отличие от митоза, расходятся не сестринские хроматиды, а гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид. С генетической точки зрения, при анафазе I по разным клеткам расходятся аллельные гены, располагающиеся в разных гомологичных хромосомах, диплоидных по количеству хроматид и содержанию ДНК ( $2n2c$ ).

**Телофаза I.** Происходят те же процессы, что и при митозе. В результате получаются две клетки с диплоидным набором хромосом и ДНК ( $2n2c$ ).

Затем наступает очень короткая интерфаза, где не происходит синтеза ДНК и клетки приступают ко II-му делению мейоза (экваионному).

Мейоз II по морфологии и последовательности фаз ничем не отличается от митоза и также подразделяется на четыре фазы: профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II. В результате получаются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом и ДНК ( $1n1c$ ).

Таким образом, главные отличия мейоза от митоза наблюдаются в профазе I и анафазе I. Отличается профаза I и своими временными параметрами: по сравнению с митозом продолжительность деления клеток в процессе мейоза намного длительнее. Так, у человека при сперматогенезе (который протекает относительно быстро) стадии лептотены и зиготены занимают 6,5 суток, пахитена – 15 суток, диплотена и диакинез – 0,8 суток. У других организмов могут быть другие сроки, но общая тенденция сохраняется. Это особенно наглядно видно при созревании женских половых клеток у животных, у которых яйцеклетки могут останавливаться в разви-

тии на несколько месяцев и даже лет в стадии диплотены профазы I-го мейотического деления. Это связано с интенсивным ростом ооцита, накоплением желтка. При этом образуются хромосомы типа «ламповых щеток»; их петли – это деспирализованные участки ДНК, с которых активно считывается информация для синтеза белков. В это время синтезируется и-РНК, функционируют ядрышки. Подобные процессы отсутствуют в профазе митоза и это еще одно отличие мейоза от митоза.

У растений мейоз также намного длительнее митоза по времени. Так, у традесканции весь мейоз занимает около 5 суток, из которых на профазу I-го деления приходится 4 суток.

**Типы мейоза.** Если мы будем рассматривать жизненный цикл организмов, то есть их развитие от момента слияния двух гамет до воспроизведения новых, то можно наблюдать постоянное чередование фаз, отличающихся по числу хромосом в клетке. Это – гаплофаза, представленная клетками с наименьшим числом хромосом, и диплофаза, в котором участвуют клетки с двойным (диплоидным) набором хромосом.

Соотношение времени продолжительности этих фаз неодинаково для разных систематических групп организмов. Так, например, у грибов в жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза, у многоклеточных животных – диплоидная. В зависимости от положения в жизненном цикле развития организмов выделяют 3 типа мейоза: зиготный, гаметный, промежуточный.

*Зиготный* тип – мейоз наступает сразу после оплодотворения, в зиготе. Это характерно для аскомицетов, базидиомицетов, некоторых водорослей, для жгутиконосцев, споровиков и других организмов, в жизненном цикле которых преобладает гаплоидная фаза. Например, у вольвокса вегетативные клетки имеют гаплоидный набор хромосом, размножаются бесполом; но во время полового процесса они делятся с образованием гамет, которые сливаются и образуют зиготу с диплоидным набором хромосом. В таком виде диплоидная зигота приступает к мейозу, в результате чего образуются 4 вегетативные гаплоидные клетки, и цикл повторяется снова.

*Гаметный* тип – мейоз происходит во время созревания гамет. Он встречается у многоклеточных животных, у некоторых простейших и низших растений. В жизненном цикле организмов с таким типом мейоза преобладает диплоидная фаза. Например, у млекопитающих мейоз происходит в фазе созревания половых клеток, яйцеклетки и сперматозоиды имеют гаплоидный набор хромосом, при оплодотворении возникает зигота с диплоидным набором хромосом, за счет деления которой образуются все диплоидные клетки организма.

*Промежуточный* (спорный) тип мейоза встречается у высших растений, у фораминифер, коловраток. Он происходит во время спорообразования, включаясь между стадиями спорофита и гаметофита. В данном случае в органах размножения диплоидных организмов происходит образование гаплоидных мужских (микроспоры) и женских (мегаспоры) половых

клеток. Отличием от предыдущего типа является то, что после мейоза гаплоидные клетки не сразу копулируют, а еще несколько раз делятся во время редуцированной гаплофазы. Например, у цветковых растений мейоз происходит при образовании микро- и мегаспор, которые имеют гаплоидный набор хромосом, а затем из них путем нескольких митотических делений образуются пыльцевые зерна и зародышевый мешок.

**Значение мейоза.** Во-первых, благодаря мейозу поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях каждого вида организмов, размножающихся половым путем.

Во-вторых, процесс мейоза обеспечивает чрезвычайное разнообразие генетического состава гамет в результате как кроссинговера в профазе I, так и различного сочетания отцовских и материнских хромосом при их расхождении в анафазе I. Это способствует появлению разнообразного и разнокачественного потомства при половом размножении.

## Образование половых клеток

Обособление первичных половых клеток от соматических у большинства животных происходит, как правило, на ранних стадиях эмбрионального развития. Затем эти клетки собираются в половую железу, и образуется обособленный зачаток, состоящий из первичных половых и окружающих их соматических клеток, – зачаток половой железы. У низших животных (губки, кишечнополостные) соматические клетки способны превращаться в половые на протяжении всего жизненного цикла. У позвоночных животных такого не наблюдается.

Образование половых клеток носит название *гаметогенез*, он подразделяется на сперматогенез и оогенез.

*Сперматогенез* – это развитие мужских половых клеток (сперматозоидов). Рассмотрим этот процесс на примере млекопитающих. Выделяют 4 периода сперматогенеза.

1. Период размножения. Первичные мужские половые клетки *сперматогонии* ( $2n$ ) делятся митотическим путем, и количество их многократно возрастает.

2. Период роста. В этом периоде клетки называются *сперматоциты 1-го порядка*, они увеличиваются в размерах (примерно в 4 раза), в них происходит удвоение ДНК и другие процессы подготовки к последующему делению (мейозу). Сперматоциты 1-го порядка имеют тетраплоидный набор хромосом ( $4n$ ).

3. Период созревания. Сперматоциты 1-го порядка делятся сначала редукционным делением и получают 2 *сперматоцита 2-го порядка* ( $2n$ ), а после эквационного деления – 4 *сперматиды* ( $n$ ).

4. Период формирования. Сперматиды имеют округлую форму и не способны к движению. Поэтому в этом периоде происходит их превраще-

ние в сперматозоиды, имеющие специфическую форму: головка, шейка, хвостик. Хвостатые сперматозоиды имеют гаплоидный набор хромосом ( $n$ ), подвижны и способны к оплодотворению.

*Оогенез* – это развитие женских половых клеток (яйцеклеток). Он включает 3 периода.

1. Период размножения. Первичные женские половые клетки *оогонии* делятся митотическим способом, они имеют диплоидный набор хромосом ( $2n$ ). У большинства млекопитающих этот процесс происходит в первой половине внутриутробного развития.

2. Период роста. В отличие от сперматогенеза в оогенезе период роста длительный и подразделяется на период малого роста и период большого роста. В периоде малого роста *ооцит 1-го порядка* увеличивается незначительно за счет удвоения ДНК, увеличения объема цитоплазмы; этот период соответствует интерфазе перед мейотическим делением. В периоде большого роста ооцит увеличивается в сотни, а то и в тысячи раз за счет накопления желтка; чаще всего этот период соответствует профазе I мейоза (стадия диплотены). Ооцит 1-го порядка имеет тетраплоидный набор хромосом ( $4n$ ).

3. Период созревания. Во время редукционного деления ооцит 1-го порядка делится неравномерно и образуется *ооцит 2-го порядка*, имеющий диплоидное ядро ( $2n$ ) и большой объем цитоплазмы, и первое направительное тельце (*полоцит*), также имеющий диплоидное ядро, но содержащий очень мало цитоплазмы.

Во время эквационного деления ооцит 2-го порядка вновь делится неравномерно и образуется большая *оотида* и маленькое направительное тельце (второй полоцит). Первый полоцит тоже делится на две одинаковые клетки. Таким образом, получаются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом ( $n$ ), но лишь одна из них – оотида соответствует яйцеклетке и способна в дальнейшем к оплодотворению. Полоциты вследствие нарушения ядерно-плазменного отношения нежизнеспособны и вскоре погибают.

Таким образом, в результате сперматогенеза из одной первичной половой клетки развивается 4 жизнеспособных спермия, а при оогенезе из одной оогонии – только 1 яйцеклетка, способная к оплодотворению.

## Тест

1. Гетеросинтетической интерфазе соответствует состояние ядра:

- а) в клетках, которые не делятся достаточно длительное время;
- б) в клетках, которые делятся регулярно;
- в) в клетках, которые потеряли способность делиться навсегда.

2. В S-периоде интерфазы клеточного цикла происходит:

- а) редупликация ДНК и синтез гистонных белков;
- б) цитокинез;

- в) рост клетки;
- г) удвоение клеточных структур.

3. Интенсивный синтез белков, рост клетки и выполнение ею своих функций происходит в периоде митотического цикла:

- а) пресинтетическом ( $G_1$ );
- б) синтетическом (S);
- в) постсинтетическом ( $G_2$ );
- г) митозе.

4. В каком периоде интерфазы происходит синтез белков веретена деления?:

- а) пресинтетическом ( $G_1$ );
- б) синтетическом (S);
- в) постсинтетическом ( $G_2$ );
- г) в профазе.

5. Можно ли утверждать, что к началу митоза хромосомы уже удвоены?:

- а) да;
- б) нет;
- в) частично.

6. При митозе завершение образования веретена деления происходит в:

- а) интерфазе;
- б) профазе;
- в) метафазе;
- г) анафазе.

7. В отличие от животной клетки для митоза растительной клетки характерно:

- а) отсутствие веретена деления;
- б) отсутствие центриолей;
- в) удвоение клеточных структур;
- г) исчезновение ядерной оболочки.

8. В анафазе митоза:

- а) хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки;
- б) происходит спирализация, укорочение и утолщение хромосом, каждая из которых состоит из двух половинок – хроматид;
- в) исчезает ядрышко, распадается ядерная оболочка и формируется веретено деления;
- г) дочерние хромосомы (хроматиды) расходятся к полюсам клетки.

9. В какой фазе митоза образуется «материнская звезда»?:

- а) в профазе;
- б) в метафазе;
- в) в анафазе;
- г) в телофазе.

10. Хромосомы образуют «дочерние звезды»:

- а) в профазе;
- б) в метафазе;
- в) в анафазе;
- г) в телофазе.

11. Биологический смысл митоза состоит в:

- а) строго равномерном распределении хромосом между дочерними клетками;
- б) уменьшении числа хромосом в клетке;
- в) постоянном увеличении наследственной изменчивости организмов благодаря различным комбинациям хромосом в дочерних клетках;
- г) том, что при половом размножении благодаря митотическому делению клеток поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях каждого вида растений и животных.

12. Биологическое значение митоза заключается в том, что благодаря равномерному распределению реплицированных хромосом между дочерними клетками:

- а) обеспечивается образование генетически равноценных клеток;
- б) обеспечивается большое разнообразие генетического состава спор и гамет;
- в) сохраняется преемственность в ряду клеточных поколений;
- г) митоз является цитологической основой полового размножения грибов, растений и животных.

13. Какой клеточный органоид принимает участие в цитокинезе растительной клетки?:

- а) ЭПС;
- б) митохондрии;
- в) пластинчатый комплекс;
- г) лизосомы.

14. Если после деления обе дочерние клетки претерпевают необратимые изменения и прекращают делиться, то это:

- а) стволовой митоз;
- б) амитоз;
- в) асимметричный митоз;
- г) трансформирующий митоз.

15. При эндорепродукции:
- а) не образуется веретено деления;
  - б) не распадается ядерная мембрана;
  - в) образуется полиплоидная клетка;
  - г) образуются 4 гаплоидных клетки.
16. Эндомитоз ведет к образованию:
- а) полиплоидной клетки;
  - б) двух диплоидных клеток;
  - в) четырех гаплоидных клеток;
  - г) анеуплоидной клетки.
17. Амитоз, или прямое деление, встречается у:
- а) протистов;
  - б) животных и человека (характерен для клеток печени, роговицы глаза и др.);
  - в) растений (наблюдается в паренхиме черешков листьев, стенках завязи пестика, эндосперме);
  - г) все ответы верны.
18. Самым экономичным способом деления клетки, при котором затраты энергии весьма незначительны, является:
- а) амитоз;
  - б) мейоз;
  - в) митоз;
  - г) эндорепродукция.
19. В результате мейоза образуются:
- а) клетки печени и роговицы глаза;
  - б) споры высших растений и половые клетки;
  - в) эпителиальные клетки;
  - г) клетки эндокринных желез.
20. Биологическая сущность мейоза состоит в том, что в результате такого деления:
- а) происходит равномерное распределение хромосом между дочерними клетками;
  - б) из одной материнской клетки с диплоидным набором хромосом возникают четыре гаплоидные клетки;
  - в) из одной диплоидной клетки возникают две диплоидные;
  - г) структурные компоненты материнской клетки, в том числе и ДНК, распределяются между дочерними клетками произвольно, что повышает наследственную изменчивость организмов каждого поколения.



21. Конъюгация гомологичных хромосом происходит при первом мейотическом делении клетки на стадии:

- а) профазы;
- б) метафазы;
- в) анафазы;
- г) телофазы.

22. Последствия конъюгации гомологичных хромосом в мейозе заключаются в:

- а) изменении числа хромосом;
- б) обмене наследственной информацией между хромосомами;
- в) изменении формы и размеров хромосом;
- г) все ответы верны.

23. Уменьшение числа хромосом вдвое при мейотическом делении ядра происходит в:

- а) метафазе I;
- б) анафазе I;
- в) метафазе II;
- г) анафазе II.

24. Биологическое значение мейоза заключается в том, что:

- а) благодаря этому способу деления клетки поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях каждого вида эукариотических организмов;
- б) обеспечивается чрезвычайно разнообразие генетического состава гамет в результате как кроссинговера, так и различного сочетания отцовских и материнских хромосом при их расхождении в анафазе I;
- в) редукционное деление является цитологической основой бесполого размножения организмов;
- г) все ответы верны.

25. Основными отличиями мейоза от митоза являются:

- а) мейоз включает в себя быстро следующие одно за другим деления клетки, а митоз – одно;
- б) наличие конъюгации гомологичных хромосом;
- в) обмен участками гомологичных хромосом (кроссинговер);
- г) образование 4-х дочерних клеток, а при митозе – 2-х;
- д) каждая дочерняя клетка получает половинный набор хромосом по сравнению с числом хромосом в материнской клетке, а при митозе – то же число хромосом;
- е) все ответы верны.

26. Тип мейоза у жгутиконосцев:
- а) гаметный;
  - б) зиготный;
  - в) промежуточный.
27. Для высших растений характерен мейоз:
- а) гаметного типа;
  - б) промежуточного типа;
  - в) зиготного типа.
28. В процессе сперматогенеза у высших животных сперматиды образуются в период:
- а) размножения;
  - б) роста;
  - в) созревания (после первого мейотического деления);
  - г) созревания (после второго мейотического деления);
  - д) формирования.
29. В процессе сперматогенеза мейоз осуществляется на стадии:
- а) размножения;
  - б) роста;
  - в) созревания;
  - г) формирования.
30. При оогенезе клетки делятся митозом в период:
- а) размножения;
  - б) роста;
  - в) созревания;
  - г) формирования.
31. Оогенез отличается от сперматогенеза тем, что:
- а) период роста длительный и подразделяется на малый и большой рост;
  - б) в периоде созревания происходит неравномерное распределение цитоплазмы при мейотическом делении;
  - в) период формирования отсутствует;
  - г) все ответы верны.
32. Полоциты нежизнеспособны вследствие:
- а) наличия гаплоидного ядра;
  - б) нарушения ядерно-плазменного отношения;
  - в) отсутствия желтка;
  - г) отсутствия ядра.

# ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТОК

## Дифференциация клеток. Роль ядра и цитоплазмы в клеточной дифференциации

Как возникают разнообразные типы клеток в многоклеточном организме? Известно, что организм человека, развившийся всего из 1 исходной клетки – зиготы, содержит более 100 различных типов клеток. Каким образом возникает это разнообразие, сегодня до конца не ясно, так как еще мало конкретных данных, касающихся анализа путей появления тех или иных клеточных типов.

Современная биология на базе представлений эмбриологии, молекулярной биологии и генетики считает, что индивидуальное развитие от одной клетки до многоклеточного зрелого организма – результат последовательного, избирательного включения в работу разных генных участков хромосом в различных клетках. Это приводит к появлению клеток со специфическими для них структурами и особыми функциями, то есть к процессу, называемому *дифференциацией*.

Дифференциация – это возникновение из однородных клеток в течение индивидуального развития большого разнообразия клеточных форм, отличающихся по строению и функциям. Проявляющиеся в процессе дифференциации различия сохраняются клетками при размножении, то есть оказываются наследственно закрепленными (например, клетки печени при размножении дают только клетки печени, а мышечные клетки – только мышечные и т.д.).

Наиболее отчетливым признаком цитодифференциации является развитие цитоплазматических структур, связанных с функцией клеток и обуславливающих их специализацию (то есть органоидов специального назначения). Например, в клетках мышечной ткани образуются миофибриллы, которые и обеспечивают функцию сокращения. В клетках кожного эпителия – тонофибриллы, а затем поверхностные слои клеток ороговевают (белок кератогиалин превращается кератин) и отмирают. В эритроцитах синтезируется гемоглобин, затем клетки утрачивают ядра, а зрелые эритроциты после длительного периода функционирования погибают и заменяются новыми.

Все эти примеры указывают на конечные признаки дифференциации. Начальные же этапы проявления этих признаков удастся обнаружить далеко не всегда, и состоят они в синтезе новых, ранее отсутствовавших в клетке белков. Например, специфические мышечные белки (актин и миозин) синтезируются в одноядерных клетках, которые затем сливаются, образуя симпласт, и уже в нем обнаруживаются миофибриллы. Даже используя электронный микроскоп, выявить момент начала синтеза новых белков удастся не всегда.

В настоящее время доказано, что никогда в ядре не функционирует весь геном. Дифференцировка – это результат избирательной активности разных генов в клетках по мере развития многоклеточного организма.

Следовательно, можно утверждать, что любая клетка многоклеточного организма обладает одинаковым полным фондом генетического материала, всеми возможностями для проявления этого материала, но в разных клетках одни и те же гены могут находиться или в активном, или в репрессированном состоянии.

Это представление базируется на большом экспериментальном материале. Доказано, что целостное растение может быть получено из одной его соматической клетки. Этот метод получил название *клонирование организмов*. Опыты по клонированию животных первоначально проводились на примере земноводных: ядро зиготы у лягушек разрушали ультрафиолетовыми лучами, на его место внедряли ядро из клетки кишечника, и в результате получали новый организм, абсолютно идентичный материнскому. Чем выше уровень организации организмов, тем труднее осуществить их клонирование. У млекопитающих этот процесс находится в стадии активного изучения, проводятся успешные опыты на мышах, на некоторых сельскохозяйственных животных.

Из этого вытекает, что клетки многоклеточных организмов обладают полным набором генетической информации, свойственной для данного организма, и в этом отношении они равнозначны. В этом состоит правило *генетической тождественности клеток в пределах организма*.

Но, как и в любом правиле, в нем имеются исключения: иногда при дифференцировке происходит количественное изменение генетического материала. Так, при дроблении яиц аскариды клетки, дающие начало соматическим тканям, теряют часть хромосомного материала, т.е. происходит *деминуция*: вместо 40 хромосом остается всего 8 хромосом. Сходный процесс описан у насекомых-галлиц (отр. Двукрылые), у которых число хромосом при деминуции уменьшается вдвое (с 32-х до 16-ти).

Эти примеры наглядно иллюстрируют роль цитоплазмы при дифференциации клеток. Если в случае с аскаридой предварительно отцентрифугировать яйцеклетки, то все компоненты цитоплазмы перемешиваются и при первом делении попадают в оба бластомера. При этом деминуция хромосом не происходит, то есть исчезает ядерная дифференциация.

У насекомых-галлиц деминуция происходит во всех ядрах, кроме одного, которое попадает в собранную у нижнего полюса зиготы плазму, богатую РНК. При облучении зародышевой плазмы ультрафиолетовыми лучами происходит разрушение РНК, при этом ядро претерпевает деминуцию вместе с другими ядрами зародыша, и развивается нормальное насекомое, но только стерильное, так как половые клетки не формируются.

Однако, первостепенную роль в дифференциации играет ядро. Роль ядра в дифференциации клеток можно показать на двух примерах.

I. Гигантская морская одноклеточная водоросль ацетабулярия имеет сложное строение. Она состоит из ризоида, в котором помещается ядро, стебелька до 5 см длиной и шапочки. Есть два вида ацетабулярии, которые отличаются формой шапочки: у первого вида длинный стебелек и шапочка в виде блюдца; у другого вида короткий стебелек и розетковидная шапочка.

На ризоид второго вида был пересажен стебелек с шапочкой первого вида. Через некоторое время шапочка удалялась и регенерировала шапочка розетковидной формы, т.е. признаки ее определялись ядром.

II. Опыты Б.Л. Астаурова над тутовым шелкопрядом.

Облучая яйцеклетки большими дозами рентгеновских лучей и активируя их после оплодотворения температурным воздействием, удалось не только разрушить ядро яйцеклетки, но и индуцировать андрогенез, то есть развитие особей за счет слияния 2-х ядер сперматозоидов (для тутового шелкопряда характерна полиспермия). В результате развивались личинки, обладавшие только отцовскими признаками.

Из этих опытов, поставленных на совершенно различных организмах, следует, что общие признаки организма, в том числе и видовые, определяются ядром, и ядро содержит всю необходимую информацию, обеспечивающую развитие организма.

В общей форме, вероятно, наиболее приемлема теория Т. Моргана, согласно которой сначала ядро воздействует на цитоплазму и программирует белковый синтез, а затем цитоплазма влияет на ядро, избирательно блокируя ряд генов, которые до этого функционировали. Цитоплазма, получившая определенную информацию, репрессирует все гены, которые не должны работать в данный момент.

## Эмбриональная индукция

Второй системой (помимо генов), обеспечивающей правильное развитие организма и дифференциацию его клеток, являются индуцирующие механизмы (воздействие внешних факторов) и, прежде всего, *эмбриональная индукция*.

Эмбриональная индукция – это взаимодействие между частями развивающегося организма у многоклеточных беспозвоночных и всех хордовых, в процессе которого одна часть – *индуктор*, приходя в контакт с другой частью – *реагирующей системой*, определяет направление развития последней.

Эмбриональная индукция открыта в 1901 г. Х. Шпеманом на примере развития зародыша земноводных. Он установил, что для образования у этих животных нервной пластинки из эктодермы гастрюлы необходим контакт эктодермы с хордомезодермальным зачатком. Клетки этого зачатка выделяют химические вещества, которые диффундируют в клетки эктодермы и заставляют их превращаться в нервные клетки. Вопрос о химической природе индуктора окончательно не решен до сих пор. Скорее всего, это могут быть белки, РНК, рибонуклеопротеиды и т.п.

Для осуществления эмбриональной индукции необходимо:

1) чтобы клетки реагирующей системы обладали *компетенцией*, то есть способностью реагировать на индуктор; она сохраняется только на некоторое время;

2) индуктор должен выделяться в определенное время и распространяться на определенный участок реагирующей системы;

3) действие индуктора должно продолжаться какое-то минимальное время, чтобы реагирующая система успела отреагировать.

Действие индукторов лишено видовой специфичности, т.е. действие собственных индукторов может быть заменено в эксперименте чужеродными, при этом результат будет тот же. Например, один из индукторов белкового характера, выделенный из куриных зародышей, вызывает аналогичные изменения и в зародыше земноводных.

## Старение и смерть клетки

Наиболее подходящим объектом для изучения процессов старения на клеточном уровне являются клетки, утратившие способность к делению еще в эмбриональном периоде развития организма. К такому типу клеток относятся клетки нервной системы, скелетных мышц, миокарда. Продолжительность жизни этих клеток равна продолжительности жизни организма.

При сравнении клеток молодого организма с гомологичными клетками организмов более старшего возраста обнаруживается ряд изменений, которые с основанием могут считаться признаками старения. Для удобства изучения эти признаки можно разделить на несколько групп.

I. Морфологические признаки:

1) *кариопикноз*, то есть уменьшение ядра в объеме и его уплотнение;

2) стирание границ между клетками;

3) вакуолизация цитоплазмы;

4) увеличение количества амитозов.

II. Физико-химические признаки:

1) уменьшение степени дисперсности коллоидов цитоплазмы и ядра;

2) увеличение вязкости цитоплазмы и кариоплазмы;

3) более легкая коагуляция внутриклеточных белков при действии на них спирта, растворов солей.

III. Биохимические признаки:

1) накопление в цитоплазме оранжево-желтого пигмента липофуцина (это продукт окисления ненасыщенных липидов);

2) уменьшение содержания воды в клетке;

3) снижение активности ферментов;

4) увеличение содержания холестерина;

5) уменьшение содержания белка лецитина.

#### IV. Функциональные признаки:

- 1) понижается интенсивность внутриклеточного дыхания;
- 2) угнетается биосинтез белка;
- 3) увеличивается устойчивость клеток к действию различных повреждающих агентов.

Смерть клетки наступает в результате действия повреждающих факторов, при старении, а также в результате накопления в цитоплазме специализированных продуктов синтеза, как это наблюдается у клеток голокериновых желез.

В некоторых случаях переход клетки от жизни к смерти происходит очень быстро, (например, при действии повреждающих факторов высокой интенсивности). Тогда структурные и метаболические изменения клетки произойти не успевают, и клетка сохраняет почти в неизменном виде свою структуру. Если же процесс умирания затягивается, наблюдается ряд изменений, которые называются некротическими:

- 1) происходит угнетение функций митохондрий, нарушение окислительного фосфорилирования и активация гликолиза;
- 2) наблюдается нарушение гомеостатических свойств клетки, т.е. рН сдвигается в кислую сторону, соли, метаболиты освобождаются и переходят из клетки в окружающую среду;
- 3) в результате подкисления и изменения электролитного состава клетки происходит денатурация внутриклеточных белков;
- 4) вследствие выше перечисленных процессов разрушаются мембраны лизосом, освобождаются гидролитические ферменты, которые начинают свою разрушительную работу; они вызывают гидролиз белков, углеводов, жиров, ДНК и разрушают внутриклеточные структуры;
- 5) ядро умирающей клетки распадается на отдельные фрагменты (*кариорексис*), которые затем растворяются (*кариолизис*).

Гибель организма, как правило, происходит в результате смерти некоторой небольшой группы жизненно важных клеток, и после смерти организма многие его клетки остаются еще живыми и функционально полноценными.

### **Нарушения дифференциации клеток, ведущие к патологическим изменениям. Злокачественный рост**

Как отдельные клетки, так и целые многоклеточные организмы могут подвергаться различным воздействиям, которые приводят к их структурно-функциональным изменениям, к нарушениям их жизненных функций, т.е. к патологии.

Изучение различных патологических изменений клетки имеет большое прикладное значение, так как прямо связано с задачами медицины. Кроме того, изучение типов клеточного поражения, процессов их развития, способности клеток к репаративным процессам имеет большое общебио-

логическое значение, раскрывая пути взаимосвязи и регуляции между отдельными клеточными компонентами. Современная биология рассматривает клетку как единую, комплексную интегрированную систему, где отдельные функции взаимосвязаны и сбалансированы друг с другом.

Таким образом, первичное нарушение любой общеклеточной функции непременно вызовет цепь взаимосвязанных внутриклеточных событий. Это можно показать на следующем примере. Под действием алкоголя происходит набухание митохондрий и нарушение их функций, вследствие этого наблюдается недостаток АТФ и затухание синтеза белков. Из-за недостатка ферментов и структурных белков происходит падение синтеза РНК и ДНК, нарушение проницаемости мембран. Это влечет за собой набухание клетки, а затем гибель органоидов и клетки в целом.

В зависимости от интенсивности поражения, его длительности и характера, судьба клетки может быть различна. Такие измененные клетки:

- 1) или адаптируются, приспособляются к повреждающему фактору;
- 2) или могут репарировать повреждения и реактивироваться после снятия повреждающего воздействия;
- 3) или могут измениться необратимо и погибнуть.

Но к патологическим процессам на клеточном уровне относятся не только явления, связанные с деструкцией, разрушением клеток. Другой, не менее важный, уровень клеточной патологии – изменение регуляторных процессов. Это могут быть нарушения регуляции обменных процессов, приводящие к отложению различных веществ (например, «жировое перерождение тканей»), патологическое отложение и накопление гликогена). Или же это могут быть нарушения дифференцировки, одним из которых является опухолевый рост.

Опухолевые клетки характеризуются следующими свойствами:

1. Безудержность, неограниченность размножения. У них практически отсутствует ограничение числа делений, в то время как нормальные клетки ограничены в своих делениях. Скорость самого процесса деления опухолевых клеток равна скорости митоза нормальных клеток, сокращается продолжительность интерфазы.

2. Нарушение уровня дифференцированности, изменение морфологии клеток. Это значит, что опухолевые клетки характеризуются более низким уровнем специализации, дифференцировки, чем исходные нормальные. Это размножающиеся клетки, остановившиеся на определенной стадии развития, как бы «недозрелые». Степень такой «недозрелости» опухолевых клеток может быть очень различной в одной и той же опухоли, что создает многообразие, полиморфность ее клеточного состава. Такой полиморфизм связан, кроме того, с тем, что в составе опухоли находятся как размножающиеся, так и дегенерирующие клетки.

3. Относительная автономность от регуляторных влияний со стороны организма. Эта особенность заключается в том, что опухолевые клетки не



подчиняются регуляторным влияниям всего организма. В здоровом организме это влияние осуществляется на разных уровнях: межклеточном, межтканевом, гормональном, нервном. Степень опухолевой автономности может быть различна для разных опухолей. Так, рост некоторых опухолей может контролироваться со стороны эндокринной системы организма, другие опухоли растут вне зависимости от нее.

4. Способность к метастазированию. Вышеописанная автономизация опухолевых клеток позволяет им жить практически в любых участках организма. Отдельные опухолевые клетки могут с помощью тока крови или лимфы быть перенесены на новые места, там начать размножаться, давать новую колонию клеток, то есть метастазы. В этом отношении опухолевые клетки используют организм как какой-то субстрат, необходимый им для размножения и роста.

Таким образом, в отношении различных синтетических процессов, размножения, то есть по основным клеточным функциям, опухолевые клетки нельзя назвать «больными»; их патологичность – в неуправляемости и в ограничении способности к специализации. Это как бы клетки-«идиоты», вполне способные к размножению, но остановившиеся на «детских» стадиях развития.

Все эти свойства клетки сохраняют из поколения к поколению, то есть свойства злокачественности являются наследственной особенностью таких клеток. Поэтому раковые клетки часто сравнивают с мутантами – клетками, обладающими измененной генетической структурой. Возникновение раковой мутации объясняют по-разному.

Одни исследователи считают, что в результате мутации клетка утрачивает какие-то факторы (например, гены-регуляторы), необходимые для дифференцировки.

По другим представлениям, эти факторы не потеряны, а заблокированы либо какими-то веществами, либо вирусами, материал которых остается в клетках в скрытом виде в течение многих клеточных поколений.

В любом случае для клетки результат будет один и тот же, независимо от того, утратит ли она те или иные гены-регуляторы, будут ли эти гены заблокированы или клетка приобретает дополнительную генетическую информацию вирусной природы, в ней происходит изменение генома, соматическая мутация, выражающаяся в нарушении дифференцировки клетки и приобретении ею свойств злокачественности.

## Тест

1. Дифференциация клеток – это:

а) возникновение из однородных клеток в течение индивидуального развития большого разнообразия клеточных форм, отличающихся по строению и функциям;

- б) возникновение большого количества одинаковых клеток;
- в) массовая гибель клеток в результате действия неблагоприятных факторов.

2. Принцип генетической тождественности клеток в пределах организма заключается в том, что:

- а) клетки многоклеточного организма обладают разнородным генетическим материалом;
- б) все клетки многоклеточного организма обладают одинаковым полным фондом генетического материала;
- в) только половые клетки обладают полным фондом генетического материала.

3. Эмбриональная индукция открыта:

- а) в 1898 г. К. Гольджи;
- б) в 1875 г. В. Флемингом;
- в) в 1931 г. Льюисом;
- г) в 1901 г. Х. Шпеманом.

4. Взаимодействие между частями развивающегося организма, когда одна часть определяет направление развития другой части, называется:

- а) конвергенция;
- б) эмбриональное развитие;
- в) эмбриональная индукция;
- г) дивергенция.

5. Компетентность – это:

- а) способность клеток реагировать на действие индуктора;
- б) раздражимость клеток;
- в) способность клеток к сокращению;
- г) способность клеток к регенерации.

6. Действие индукторов:

- а) лишено видовой специфичности;
- б) обладает видовой специфичностью;
- в) обладает индивидуальной специфичностью.

7. Кариопикноз – это:

- а) увеличение ядра клетки;
- б) уменьшение объема ядра и его уплотнение;
- в) разжижение кариоплазмы;
- г) разрыв кариолеммы.

8. Биохимические признаки старения клетки:

- а) накопление липофусцина и холестерина;
- б) уменьшение содержания воды и белка лецитина;
- в) снижение активности ферментов;
- г) все ответы верны.

9. В стареющих клетках:

- а) увеличивается устойчивость к действию повреждающих факторов;
- б) уменьшается устойчивость к действию неблагоприятных факторов;
- в) устойчивость клеток не меняется.

10. Почему в стареющих клетках происходит автолиз?:

- а) вследствие образования большого количества лизосом;
- б) вследствие денатурации белков, входящих в мембрану лизосом;
- в) вследствие разрушения ядра.

11. Признаки старения организма на клеточном уровне:

- а) дегенерация и гибель части клеток;
- б) снижение их митотической активности;
- в) уменьшение количества митохондрий, разрушение лизосом и изменение структуры ЭПС;
- г) все ответы верны.

## **ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ**

### **Механизмы прохождения веществ через клеточные мембраны**

Существуют 4 основных механизма поступления веществ в клетку или выхода их из клетки наружу: диффузия, осмос, активный транспорт, эндо- и экзоцитоз. Первые два механизма осуществляются без расходования энергии, а третий и четвертый требуют определенных энергетических затрат.

*Диффузия* – это перемещение веществ в сторону меньшей концентрации (то есть по градиенту концентрации).

Скорость диффузии зависит от размеров молекулы и ее относительной растворимости в жирах: чем меньше молекула и чем легче она растворяется в липидах, тем быстрее она будет диффундировать через мембрану. Например, незаряженные молекулы небольших размеров, такие как  $\text{CO}_2$ , этанол, мочевины, проходят через мембрану быстро, а глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты, глицерол – медленно.

Напротив, для всех заряженных молекул (ионов), независимо от их размеров липидные слои плазматической мембраны служат серьезным препятствием для проникновения в клетку.

За перенос различных полярных молекул (ионы, сахара, аминокислоты, нуклеотиды) через клеточные мембраны ответственны специфические белки, называемые мембранными транспортными белками. Они строго специфичны т.е. предназначены для транспорта строго определенных веществ. Такие белки-переносчики соединяются с молекулой или ионом и без затрат энергии, пассивно транспортируют их через мембрану по градиенту концентрации. Этот процесс называется *облегченной диффузией* и является главным механизмом избирательной проницаемости мембран.

*Осмоз* – это диффузия воды через полупроницаемую мембрану по градиенту концентрации. Вода является хорошим растворителем и вместе с ее потоком в клетку проходят некоторые водорастворимые вещества.

*Активный транспорт* – перенос веществ против градиента концентрации, то есть вещества переходят из области низкой концентрации в область более высокой. Такой транспорт возможен только при одновременной затрате энергии, источником которой может служить гидролиз АТФ или окислительно-восстановительные реакции в цепях переноса электронов. Осуществляется активный транспорт специальными молекулярными системами – ионными насосами (например,  $\text{Na}^+$ – $\text{K}^+$ -ый насос: на каждые два поглощенных иона  $\text{K}^+$  выводится три иона  $\text{Na}^+$ , поэтому поддерживается разность потенциалов – внутри мембрана заряжена отрицательно, а снаружи – положительно).

Механизмы активного поглощения существуют только для ионов питательных веществ, т.е. клетка обладает определенной избирательной способностью к различным ионам.

*Эндоцитоз и экзоцитоз.* Макромолекулы (белки, полинуклеотиды, полисахариды), а также частицы пищи, мелкие организмы проникают внутрь клетки путем эндоцитоза. Эндоцитоз осуществляется в двух видах: фагоцитоз и пиноцитоз (эти процессы подробно описаны в лекции «Строение внешнего покрова клеток»).

Экзоцитоз – процесс обратный эндоцитозу. Например, клетки, продуцирующие гормон инсулин, упаковывают его во внутриклеточные пузырьки, которые затем подходят к плазматической мембране, сливаются с ней, и инсулин освобождается.

## **Раздражимость**

Раздражимость – это способность живых систем реагировать на изменение свойств окружающей среды. Клетки «отзываются» на изменение химического состава среды, на механические воздействия, на изменение температуры, на действие света, звука, электрического тока и т.д.

Раздражимость – основное свойство живого. Ею обладают все клетки, от самых примитивных до самых сложных и высокоорганизованных. Пока клетка жива – она раздражима.

У растений раздражимость обусловлена структурными и функциональными изменениями мембран и лежит в основе их регуляторной системы. Наиболее ярко она проявляется в реакциях на свет (фототропизм, фотопериодизм), на гравитационное поле (геотропизм), в двигательных реакциях (настии).

У животных, не имеющих нервной системы, реакции на раздражения охватывают всю протоплазму и выражаются главным образом в форме перемещения относительно действующего фактора, то есть в виде *таксиса*.

Таксисы бывают: отрицательные (клетка движется от раздражителя) и положительные (клетка приближается к раздражителю).

По характеру действующего фактора выделяют: фототаксис (реакция на свет), хемотаксис (реакция на химические вещества), термотаксис (реакция на изменения температуры) и т.д.

Большинство клеток обладают высокой чувствительностью и специфичностью хемотаксических реакций. Например, яйцеклетка выделяет ничтожно малые количества фертилизина, но сперматозоиды реагируют на них и направляются в сторону яйцеклетки (проявляют положительный хемотаксис). Для амебы специфическим раздражителем являются микроорганизмы, служащие ей пищей, а для лейкоцитов – очаг воспаления (в обоих случаях клетки проявляют положительный хемотаксис).

Формы проявления раздражимости весьма разнообразны. У одних клеток – это движение, у других – процесс образования мембран, у третьих – активация биосинтетических процессов (секреторные клетки) и т.д.

У многоклеточных животных нервная и мышечная ткани обеспечивают быстрые и точные ответные реакции на раздражения.

Раздражители – это все факторы, на действие которых клетка дает ответную реакцию. Наименьшая интенсивность раздражителя, с которой начинается восприятие его клеткой, называется пороговой интенсивностью. Более слабые дозы раздражителя называются подпороговые, более сильные – надпороговые. Мощные надпороговые раздражители могут вызвать повреждение клетки.

Раздражители делят также на адекватные и неадекватные. Адекватным называется такой раздражитель, для восприятия которого клетки в процессе эволюции специально приспособились. Например, зрительные клетки приспособлены к восприятию света, клетки слизистой языка и носа – к химическим веществам.

Но клетки могут реагировать и на неадекватные раздражители. Например, при сильном механическом воздействии на глазное яблоко возникают световые ощущения («искры из глаз сыплются»). При этом следует отметить, что у адекватного раздражителя пороговая величина гораздо ниже, чем у неадекватного.

В общем, ответные реакции клеток поражают своей целесообразностью, которая является результатом биологической эволюции. Раздражимостью, без сомнения, должны были обладать и самые древние, примитивные организмы. И.П. Павлов писал: «Если бы клетки, вместо того, чтобы направляться к еде, отстранялись от нее, вместо того, чтобы бежать от огня, кидались в огонь и т.п., они были бы так или иначе разрушены».

### **Двигательные реакции клеток**

Двигательные реакции – одно из основных проявлений жизненной активности. В основе их лежит явление раздражимости. Формы биологического движения крайне многообразны.

1. Сокращение разного типа мышц (перемещение в пространстве высших животных, движение их внутренних органов – кишечника, матки, сердца, кровеносных сосудов).

2. Медленные движения у растений – тропизмы и настии (например, движение листьев мимозы, захлопывание листьев насекомоядного растения мухоловки, закрывание и открывание лепестков цветка и т.д.). Но, поскольку растения ведут, как правило, прикрепленный образ жизни, чаще всего их двигательная активность выражается в подвижности цитоплазмы и органоидов клетки.

3. Амебоидное движение (оно характерно для саркодовых, лейкоцитов, гистиоцитов и т.п.).

4. Движение с помощью жгутиков и ресничек (жгутиконосцы, инфузории, сперматозоиды).

Биологические двигательные реакции используются не только для перемещения организмов в пространстве. Они играют существенную роль и в ряде внутриклеточных процессов, а также в реакциях, идущих на молекулярном уровне. Например, гиалоплазма находится в непрерывном движении, а вместе с ней движутся митохондрии, лизосомы и другие органоиды. Ядро совершает медленные вращательные движения. Митохондрии сокращаются и расслабляются в зависимости от функционального состояния клетки. Хромосомы выполняют сложные движения во время митоза. Рибосомы движутся вдоль молекулы и-РНК при биосинтезе белка. Вновь синтезированная молекула белка сходит с матрицы и совершает сложные движения при формировании вторичной и третичной структур. В процессе транскрипции и-РНК движется вдоль молекулы ДНК.

Среди различных форм биологического движения наиболее полно изучено мышечное сокращение, механизм которого будет подробно изучен в курсе физиологии человека и животных.

Но в основе любого движения лежат обратимые изменения конфигурации белковых молекул, сопровождающиеся расщеплением АТФ. Отсюда следует, что способность отвечать на внешние воздействия обратимыми двигательными реакциями присуща основному веществу протоплазмы – ее белкам.

## Секреция

Секреция представляет собой одну из наиболее важных функций клетки. В общем виде этот процесс можно определить как синтез клеткой веществ, которые затем используются другими клетками или выводятся из организма.

В многоклеточном организме существует два вида секреции:

а) внешняя, или экзокринная – вещества по выводным протокам поступают на поверхность тела или органа или в полые органы (желудочный сок, слюна, семенная жидкость, молоко и т.д.);

б) внутренняя, или эндокринная – секреторные железы не имеют выводных протоков, вещества из клеток поступают непосредственно в кровь или лимфу (гормоны).

Способность к секреции присуща, по-видимому, широкому кругу клеток. Особенное развитие секреция получила с возникновением многоклеточности. У таких организмов возникло большое число видов секреторных клеток.

Секреты (секреторные включения), их химическая природа, функции, а также типы секреции по способу выведения секрета из клеток (мерокриновая, апокриновая, голокриновая) были нами рассмотрены в лекции «Непостоянные включения».

Несмотря на большое разнообразие химической природы секретов, в структуре, физиологии и биохимии секреторных клеток имеется много общего. Во-первых, это их топография. Секреторные клетки выстилают полости тела или располагаются по ходу кровеносных и лимфатических сосудов. Во-вторых, морфология клеток, которые имеют сильно развитый пластинчатый комплекс, секреторные включения в цитоплазме.

**Роль внутриклеточных структур в секретобразовании.** Среди клеточных органоидов наиболее тесно связан с секретобразовании пластинчатый комплекс. По данным Д.Н. Насонова ПК в секреторирующих клетках не только изменяет свою структуру, но и локализацию (например, перемещается в апикальную часть в клетках поджелудочной железы). В конце процесса секретобразования ПК с размещенными в нем гранулами секрета сильно увеличивается в размерах и приобретает специфическую форму, которую французский ученый Р. Бовен назвал «корзинка с вишнями».

Роль различных внутриклеточных структур в секретобразовании можно проследить на примере синтеза белковых секретов. Генетическая информация о структуре секрета хранится в молекуле ДНК (в хромосоме). В результате транскрипции информация переписывается на и-РНК, которая выходит из ядра и направляется к месту биосинтеза белкового секрета. Сборка белковых молекул осуществляется с помощью рибосом, при участии т-РНК. Затем готовый белковый секрет транспортируется по каналам ЭПС к пластинчатому комплексу, где происходит формирование секреторных гранул.

Немецкий цитолог Хирш писал: «Если клетка – это фабрика, то ядро и гиалоплазма – это производственные цеха, а ПК – это конденсационный и упаковочный цех».

По такому же принципу происходит формирование лизосом в пластинчатом комплексе.

## Неклеточные формы жизни

Вирусы – неклеточные формы жизни, способные проникать в определенные живые клетки и размножаться только внутри этих клеток. Подобно всем другим организмам вирусы обладают собственным генетическим аппаратом, который кодирует синтез вирусных частиц из биохимических предшественников, находящихся в клетке-хозяине; при этом используются биосинтетические и энергетические системы этой клетки.

Таким образом, вирусы являются внутриклеточными паразитами на генетическом уровне.

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ботаником Д.И. Ивановским (вирус табачной мозаики). Термин «вирус» (от лат. *virus*- яд) введен в 1899 г. М. Бейеринком (Голландия).

Размеры вирусов составляют от 20 до 300 нм. В природе они распространены повсеместно и поражают все группы живых организмов. Описано около 500 вирусов у теплокровных позвоночных и более 300 – у высших растений.

Вирусы являются облигатными паразитами, то есть способны воспроизводить себя только внутри живой клетки. Попав в клетку хозяина, они «выключают» хозяйскую ДНК и, используя собственную ДНК или РНК, дают клетке команду синтезировать новые копии вируса.

Существуют вирусы в 2-х формах:

- 1) покоящаяся, или внеклеточная (вирусные частицы, или вирионы);
- 2) репродуцирующаяся, или внутриклеточная форма.

Все вирусы условно делят на простые и сложные.

Простые – состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белковой оболочки (капсид); некоторые кристаллизуются.

Сложные вирусы кроме белкового капсида и нуклеиновой кислоты могут содержать липопротеидную мембрану, углеводы, неструктурные белки-ферменты. Примерами служат вирусы гриппа, герпеса.

Нуклеиновая кислота несет наследственную информацию, белки капсида обуславливают защитную функцию и антигенные свойства.

**Механизм действия вируса.** Различают три типа взаимодействия вируса и клетки.

1. Продуктивная инфекция – нуклеиновая кислота вириона индуцирует («запускает») в зараженной клетке синтез вирусспецифических веществ, что приводит к образованию новых вирусных частиц.



2.Abortивная инфекция – цикл репродукции прерывается на какой-либо промежуточной стадии и потомство вируса не образуется.

3.Вилогения – нуклеиновая кислота вируса встраивается в геном клетки-хозяина и не способна к автономной репродукции, но сохраняется в течение нескольких поколений клеток.

При 1-м типе взаимодействия происходят патологические изменения в клетках (угнетение синтеза клеточных веществ, повреждение клеточных структур и т.д.). При 2-ом типе взаимодействия защитная реакция клетки (например, образование интерферона) оказывается сильнее действия вируса, который погибает. Вилогения – наиболее опасная форма взаимодействия вируса и клетки, так как вирус может активироваться по разным причинам через несколько поколений.

Проникновение вируса в клетку происходит следующим образом: вирус адсорбируется на клеточной поверхности, капсид вируса разрушается клеточными ферментами – протеазами, нуклеиновая кислота вируса проникает в клетку, где индуцирует синтез специфичных для вируса белков и репликацию вирусных нуклеиновых кислот.

Сборка вирусных частиц у некоторых простых вирусов происходит в результате спонтанной агрегации макромолекул по типу кристаллизации.

**Гипотезы о происхождении вирусов.** Единой теории о возникновении вирусов не существует. Имеются три основные гипотезы.

Первая гипотеза утверждает, что вирусы возникли из микроорганизмов в результате их паразитической дегенерации (бактерии → риккетсии → хламидоза → вирусы).

Согласно второй гипотезе, вирусы развились из органоидов клетки, имеющих собственные нуклеиновые кислоты (митохондрии, хлоропласты).

Согласно последним научным представлениям вирусы могут представлять собой часть генома нормальных клеток, которая по неизвестным пока причинам выделяется и превращается во внутриклеточного паразита на генетическом уровне, т.е. в вирусную частицу.

## Тест

1. Механизмы транспорта веществ через клеточную мембрану, идущие без затрат энергии:

- а) диффузия;
- б) активный транспорт;
- в) осмос;
- г) эндо- и экзоцитоз.

2. Механизмы транспорта веществ через клеточную мембрану, требующие определенных энергетических затрат:

- а) диффузия;
- б) активный транспорт;

- в) осмос;
- г) эндо- и экзоцитоз.

3. Транспорт макромолекул органических веществ через клеточную мембрану происходит посредством:

- а) облегченной диффузии;
- б) активного транспорта;
- в) осмоса;
- г) эндоцитоза.

4. Проникновение малых заряженных частиц или ионов через биологическую мембрану осуществляется путем:

- а) активного транспорта;
- б) активного и пассивного транспорта;
- в) облегченной диффузии;
- г) эндо- и экзоцитоза.

5. Перенос веществ через мембрану против их градиента концентрации осуществляется путем:

- а) диффузии;
- б) осмоса;
- в) активного транспорта;
- г) облегченной диффузии.

6. Фагоцитоз – это:

- а) поступление в клетку воды и растворенных в ней минеральных веществ;
- б) избирательный транспорт в клетку простых сахаров, аминокислот и липидов;
- в) активный захват и поглощение твердых частиц (бактерий, органических веществ) протистами или некоторыми клетками животных;
- г) пассивное поступление в клетку ионов.

7. Путем экзоцитоза клетка:

- а) выводит внутриклеточные продукты или непереваренные остатки пищи, заключенные в вакуоли или пузырьки;
- б) выводит пищеварительные ферменты, гормоны, гемицеллюлозу и др.;
- в) избавляется от крупных кристаллов неорганических веществ (например, оксалата кальция);
- г) все ответы верны.

8. Способность живых систем реагировать на изменение свойств окружающей среды – это:

- а) возбудимость;
- б) раздражимость;

- в) толерантность;
- г) изменчивость.

9. Реакция одноклеточных организмов на свет:

- а) фототаксис;
- б) хемотаксис;
- в) термотаксис;
- г) рефлекс.

10. Наименьшая интенсивность раздражителя, с которой начинается восприятие:

- а) надпороговая;
- б) пороговая;
- в) подпороговая;
- г) сверхпороговая.

11. Для клеток сетчатки глаза адекватным раздражителем является:

- а) механическое воздействие;
- б) свет;
- в) температура;
- г) химические вещества.

12. В основе двигательных реакций клетки лежит:

- а) явление раздражимости;
- б) способность к делению;
- в) ферментативная активность плазмалеммы;
- г) регенерация.

13. Для лейкоцитов крови характерно движение:

- а) с помощью жгутиков;
- б) с помощью ресничек;
- в) амeboидное;
- г) тропизмы.

14. Экзокринная секреция осуществляется в том случае, если:

- а) железы не имеют выводных протоков;
- б) железы имеют сложную разветвленную форму;
- в) железы имеют выводные протоки;
- г) секрет отделяется вместе с участком цитоплазмы.

15. При каком типе секреции секреторные клетки могут функционировать непрерывно?:

- а) при мерокриновом;
- б) при апокриновом;
- в) при голокриновом.

16. Какой клеточный органоид отвечает за очищение, конденсацию и хранение готового секрета?:

- а) ЭПС;
- б) пластинчатый комплекс;
- в) митохондрии;
- г) лизосомы.

17. Вирусы были открыты:

- а) в 1896 г. К. Бенда;
- б) в 1886 г. И.И. Мечниковым;
- в) в 1892 г. Д.И. Ивановским;
- г) в 1945 г. Д.Н. Насоновым.

18. Вирусы относятся к:

- а) протистам;
- б) прокариотам;
- в) неклеточным формам;
- г) бактериям.

19. Вирион – это:

- а) внеклеточная, покоящаяся форма вируса;
- б) внутриклеточная форма вируса;
- в) сложный вирус;
- г) простой вирус.

20. Какая нуклеиновая кислота входит в состав вируса?:

- а) ДНК;
- б) РНК;
- в) ДНК или РНК.

21. Капсид – это:

- а) липопротеиновая оболочка вируса;
- б) белковая оболочка вируса;
- в) углеводная оболочка вируса.

22. Механизм взаимодействия вируса с клеткой, при котором нуклеиновая кислота вируса встраивается в геном клетки-хозяина и сохраняется в течение нескольких поколений, называется:

- а) продуктивная инфекция;
- б) abortивная инфекция;
- в) вирогения.

## ЗАДАЧИ ПО ЦИТОЛОГИИ

**Задача 1.** Сколько молекул р-РНК содержат рибосомы, расположенные в цитоплазме клетки бактерии?

**Задача 2.** Сколько молекул р-РНК содержат рибосомы, расположенные в цитоплазме клетки печени человека?

**Задача 3.** Сколько молекул р-РНК содержат рибосомы, расположенные в стромах хлоропластов клетки листа элодеи?

**Задача 4.** Сколько молекул р-РНК содержит большая субъединица рибосомы, которая находится в матриксе митохондрии, расположенной в клетке кишечника собаки?

**Задача 5.** Сколько молекул белка синтезируется на полисоме, включающей в себя и-РНК, состоящую из 210 нуклеотидов, и 60 рибосом? Сколько аминокислот входит в состав такого белка?

**Задача 6.** Полисома состоит из 70 рибосом и и-РНК длиной в 300 нуклеотидов. Сколько молекул белка синтезирует такая полисома? Сколько аминокислот входит в состав этого белка?

**Задача 7.** Сколько микротрубочек содержит клеточный центр клетки, если он представляет собой диплосому?

**Задача 8.** Сколько микротрубочек содержит клеточный центр клетки, если он представляет собой центросому?

**Задача 9.** Сколько микротрубочек содержит базальное тело жгутика эвглены зеленой?

**Задача 10.** Сколько микротрубочек содержит аксонема жгутика эвглены зеленой?

**Задача 11.** Какие органоиды специального назначения характерны для клетки инфузории-туфельки?

**Задача 12.** Какие органоиды специального назначения характерны для клетки эвглены зеленой?

**Задача 13.** Участок одной из цепей ДНК имеет такую нуклеотидную последовательность: ТГА ТТЦ АГА АГЦ АТА ЦЦА. Определить последовательность нуклеотидов во второй цепи.

**Задача 14.** Одна из цепей ДНК с последовательностью нуклеотидов АТТ ГЦТ ЦАА АТЦ используется в качестве матрицы для синтеза и-РНК. Какую последовательность нуклеотидов будет иметь и-РНК?

**Задача 15.** Определите число нуклеотидов в и-РНК, синтезирующей одну из цепей белка инсулина, которая состоит из 21-го аминокислотного остатка?

**Задача 16.** Молекула белка лизоцима включает 129 аминокислотных остатков. Определите число нуклеотидов в и-РНК, синтезирующей этот белок?

**Задача 17.** Готовая к трансляции и-РНК включает 420 нуклеотидов. Сколько аминокислотных остатков будет в молекуле синтезируемого белка?

**Задача 18.** Определите последовательность нуклеотидов участка молекулы и-РНК, которая образовалась на участке гена с последовательностью нуклеотидов: АТТ ЦАЦ ГАТ ЦЦТ ТЦТ АГГ.

**Задача 19.** Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такую последовательность нуклеотидов: АГТ АЦЦ ГАТ АЦТ ЦГА ТТТ. Какую последовательность нуклеотидов имеет вторая цепочка той же молекулы?

**Задача 20.** На участке молекулы ДНК путем транскрипции образовалась и-РНК, имеющая следующее строение: ГУГ ГЦА УГУ ЦУУ АГЦ. Какую последовательность нуклеотидов имеет матричный участок ДНК?

**Задача 21.** Фрагмент ДНК содержит 30 000 А-нуклеотидов и 40 000 Ц-нуклеотидов. Сколько остатков фосфорной кислоты содержится в данном фрагменте ДНК?

**Задача 22.** Мушка-дрозофила имеет 8 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержат соматические клетки самца дрозофилы?

**Задача 23.** Крыса имеет 42 хромосомы. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержат соматические клетки крысы-самки?

**Задача 24.** Хромосомный набор кошки содержит 38 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержатся в сперматозоидах кота?

**Задача 25.** Муха домашняя имеет 12 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержат соматические клетки мухи-самки?

**Задача 26.** Диплоидный набор хромосом в клетках печени мыши – 40. Сколько хромосом содержит яйцеклетка мыши? Сколько в ней аутосом? Сколько и каких половых хромосом?

**Задача 27.** Хромосомный набор кузнечика содержит 18 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы находятся в сперматозоидах кузнечика?

**Задача 28.** Голубь имеет 80 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержат соматические клетки самки голубя?

**Задача 29.** Прыткая ящерица имеет 38 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержат соматические клетки самца ящерицы?

**Задача 30.** Хромосомный набор тритона содержит 24 хромосомы. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержатся в сперматозоидах тритона?

**Задача 31.** Диплоидный набор хромосом в соматических клетках бабочки-боярышницы – 62. Сколько хромосом содержит яйцеклетка боярышницы? Сколько в яйцеклетке аутосом? Сколько и каких половых хромосом?

**Задача 32.** Яйцеклетка домашней курицы содержит 39 хромосом. Сколько хромосом содержит сперматозоид петуха? Сколько в сперматозоиде аутосом? Сколько и каких половых хромосом?

**Задача 33.** Хромосомный набор капустной белянки содержит 30 хромосом. Сколько аутосом и какие половые хромосомы содержатся в сперматозоиде капустницы?

**Задача 34.** В результате действия колхицина в течение одного митотического деления получены клетки растений ржи с 28 хромосомами. Каково гаплоидное число хромосом у ржи?

**Задача 35.** В диплотеоне профазы I мейоза у дрозофилы видно, что бивалент 1-й пары хромосом содержит две хиазмы, 2-й пары – одну хиазму, 3-й и 4-й биваленты хиазм не содержат. Сколько раз в данной клетке произошел кроссинговер? В какой стадии это случилось?

**Задача 36.** Шимпанзе имеет 48 хромосом. Сколько бивалентов образуется при мейозе в клетках шимпанзе? В какой стадии мейоза это происходит?

**Задача 37.** При мейозе в клетках комара кроссинговер произошел 8 раз. Сколько хиазм обнаружится в бивалентах этих клеток? На каких стадиях мейоза произошел кроссинговер и обнаружены хиазмы?

**Задача 38.** Сколько сперматозоидов образуется из 120 сперматоцитов 1-го порядка?

**Задача 39.** Сколько сперматозоидов образуется из 80 сперматоцитов 2-го порядка?

**Задача 40.** Сколько яйцеклеток может образоваться у высших животных из 40 ооцитов 1-го порядка?

## ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ

1. Цитология как предмет. История развития цитологии. Связь цитологии с другими науками.
2. Основные методы исследования клетки.
3. Методика приготовления препаратов. Типы препаратов.
4. Клеточная теория. Открытие, развитие и значение клеточной теории.
5. Сходства и различия в строении животных и растительных клеток.
6. Особенности организации клеток одноклеточных организмов.
7. Строение и функции наружной цитоплазматической мембраны.
8. Дополнительные структуры поверхности клеток.
9. Характер соединений мембранных структур.
10. Особенности строения клеточной оболочки растений.
11. Явления фаго- и пиноцитоза и их значение.
12. Возможные механизмы прохождения веществ через клеточные мембраны.
13. Гиалоплазма. Микротрубочки. Микрофиламенты.
14. Эндоплазматическая сеть и ее типы. Строение и функции ЭПС.
15. Строение, химический состав и функции рибосом.
16. Синтез белка в гиалоплазме.
17. Строение и функции клеточного центра.
18. Строение и функции пластид. Вакуоли растительных клеток.
19. Типы пластид. Развитие хлоропластов.
20. Общее строение, форма, размер и локализация митохондрий.
21. Ультраструктура, химический состав и функции митохондрий.
22. Роль АТФ в клетке.
23. Строение, химический состав и функции лизосом.
24. Строение и функции пластинчатого комплекса.
25. Специальные органоиды клеток и их классификация.
26. Тонкофибриллы и их функции.
27. Строение жгутиков и ресничек.
28. Миофибриллы, их химическая и субмикроскопическая организация.
29. Нейрофибриллы их строение и функции. Синапс.
30. Непостоянные включения в клетке. Трофические включения и их функции.
31. Секреторные включения, их химическая природа и функции. Экскреторные включения.
32. Секреция. Роль внутриклеточных структур в образовании секретов. Типы секреции.
33. Пигментные включения в животных и растительных клетках.



34. Ядро. Общая морфология и основные структуры. Ядерно-плазменное отношение.
35. Ядерная оболочка. Строение, химическая организация и значение.
36. Кариоплазма. Ядрышко и его значение.
37. Значение ядра. Прокариоты. Эукариоты.
38. Хромосомы. Число и морфология хромосом. Ультраструктура хромосом.
39. Типы хромосом.
40. Химический состав хромосом. Кариотип. Половые хромосомы.
41. Структурные и количественные изменения кариотипа.
42. Редупликация хромосом.
43. Митотический цикл. Типы митоза. Регуляция митотической активности.
44. Характеристика интерфазы. Интерфазные состояния ядер. Типы и периоды интерфазы.
45. Характеристика митоза.
46. Характеристика амитоза.
47. Эндомитоз и его значение.
48. Эндорепродукция и ее значение.
49. Мейоз.
50. Типы мейоза. Значение мейоза.
51. Сперматогенез. Распределение хромосом при сперматогенезе.
52. Оогенез. Распределение хромосом при оогенезе.
53. Дифференциация клеток. Роль ядра и цитоплазмы в клеточной дифференциации.
54. Эмбриональная индукция.
55. Раздражимость клеток. Двигательные реакции клетки.
56. Нарушения дифференциации клеток, ведущие к патологическим изменениям. Злокачественный рост.
57. Старение и смерть клетки.
58. Неклеточные формы жизни.

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Трошин А.С. и др. Цитология. – М.: Просвещение, 1970.
2. Ченцов Ю.С. Общая цитология. – М.: Изд-во МГУ, 1984, 1995.
3. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982.
4. Иванов И.Ф., Ковальский П.А. Цитология, гистология, эмбриология. – М., 1969.
5. Глушен С.В. Цитология и гистология. Конспект лекций. – Мн.: Изд-во БГУ, 2003.
6. Новиков А.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1984.
7. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. – М.: Медицина, 1970.
8. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. – М.: Медицина, 1961.

### Дополнительная

1. Лемеза Н.А., Лисов Н.Д. Клетка – основа жизни. – Мн., 1997.
2. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. – М., 1980.
3. Афцелиус Б. Анатомия клетки. – М., 1968.
4. Малый практикум по цитологии / под ред. Ю.С. Ченцова. – М., 1977.
5. Кухтина Ж.М. Руководство к практическим занятиям по цитологии. – М., 1975.
6. Практикум по гистологии, цитологии и эмбриологии / под ред. Н.А. Юриной, А.И. Радостиной. – М., 1989.
7. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии / под ред. Ю.А. Афанасьева. – М., 1990.
8. Андрес А.Г. Пособие для практических занятий по гистологии и общей эмбриологии. – М., 1969.
9. Райская М.Т. Руководство к практическим занятиям по курсу гистологии с основами эмбриологии. – М., 1971.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
Примерный план лекций и лабораторных занятий .....	4
Введение в цитологию .....	5
Наружная цитоплазматическая мембрана .....	21
Гиалоплазма. Общие органоиды клетки .....	30
Органоиды специального назначения .....	50
Непостоянные включения в клетке .....	55
Строение и функции ядра .....	62
Хромосомы .....	70
Деление клеток .....	82
Дифференциация клеток .....	99
Физиология клетки .....	107
Задачи по цитологии .....	117
Вопросы к экзамену .....	120
Литература .....	122