

**А.А. Лешко**  
**С.П. Коханская**  
**Г.А. Лешко**

# **Цитология. Гистология**

*Учебно-методический комплекс*

2009

УДК 576.3(075)+576.7(075)

ББК 28.05я73+28.06я73

Ц74

Авторы: заведующий кафедрой зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доцент, кандидат биологических наук **А.А. Лешко**, старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **С.П. Коханская**, старший преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **Г.А. Лешко**

Рецензенты: доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук Н.И. Олехнович; заведующий кафедрой физиологии и анатомии, кандидат биологических наук, доцент Г.Г. Сушко.

Учебно-методический комплекс «Цитология. Гистологии» включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, тесты, вопросы к экзамену и рекомендуемую основную и дополнительную литературу.

Предназначен для студентов специальностей «Биоэкология» (для дневной и заочной формы обучения) и «Биология (научно-педагогическая деятельность)», но может быть использован и студентами других специальностей биологического факультета.

УДК 576.3(075)+576.7(075)

ББК 28.05я73+28.06я73

© Лешко А.А., Коханская С.П., Лешко Г.А.

© УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

## ВСТУПЛЕНИЕ

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

Курс лекций рассчитан на 36 часов и изложен согласно типовой программы по цитологии и гистологии для высших учебных заведений по специальностям 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» и 1-33 01 01 «Биоэкология» от 16.07. 2008г. (рег. № ТД-G.141/тип.).

В разделе «Цитология» 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.

В разделе «Учение о тканях» рассматриваются вопросы строения, происхождения, развития и значения тканей.

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

УМК «Цитология. Гистология» может быть использован студентами биологического факультета специальностей «Биология», «Биоэкология» (дневной и заочной формы обучения) при изучении дисциплины «Цитология. Гистология». Часть материала лекционных и лабораторных занятий может быть предложена для самостоятельного изучения.

## ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ

№ п/п	Наименование тем	Объем в часах
1.	Введение в цитологию.	2
2.	Цитоплазматическая мембрана.	2
3.	Гиалоплазма, цитоплазма.	4
4.	Органоиды и включения.	2
5.	Ядро.	2
6.	Хромосомы.	2
7.	Деление клеток.	4
8.	Дифференциация.	2
9.	Введение в гистологию.	2
10.	Ткани. Эпителиальная ткань.	2
11.	Соединительные ткани. Кровь и лимфа.	2
12.	Собственно-соединительная ткань.	2
13.	Хрящевая ткань.	2
14.	Костная ткань.	2
15.	Мышечная ткань.	2
16.	Нервная ткань.	2
ИТОГО:		36 часов

## ПРИМЕРНЫЙ ПЛАН ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ

№ п/п	Тема занятия	кол-во часов
1.	Строение микроскопа и техника работы.	2
2.	Техника приготовления временных и постоянных препаратов.	
2.	Общая морфология клетки. Строение цитоплазматической мембраны.	2
3.	Дополнительные структуры поверхности клетки.	2
4.	Строение ЭПС и рибосом.	2
5.	Строение и функции митохондрий.	2
6.	Строение пластинчатого комплекса и лизосом.	2
7.	Строение клеточного центра и пластид.	2
8.	Непостоянные включения в клетке.	2
9.	Строение специальных органоидов.	2
10.	Строение ядра. Строение хромосом.	2
11.	Размножение соматических клеток.	2
12.	<b>Коллоквиум.</b>	2
13.	Однослойный эпителий. Многослойный эпителий.	2
14.	Железистый эпителий.	2
15.	Производные эпителия.	2
16.	Кровь и лимфа.	2
17.	Собственно-соединительная ткань.	2
18.	Хрящевая ткань.	2
19.	Костная ткань.	2
20.	Мышечная ткань.	2
21.	Нервная ткань.	2
22.	<b>Коллоквиум.</b>	2
ИТОГО		44 часа

## **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 16 – начало 17 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, сконструированным английским физиком Х. Гюйгенсом, 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 (потрясающая 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.

1889 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. Горяинов – 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.

#### ***1. 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 длительное 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 регу-

лярные 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 установлен 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 флуоресци-

рующими 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 со-

став 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), углеродного 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 флуориметрии, 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 разнообразные.
- 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 монослой.

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 взаимодейст-

вия, 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 – *коннексонами*, 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 коннексонам 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 каналам 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 опробкование; соединения кремния и кальция вызывают минерализацию; если на поверхности клеточных оболочек



чек 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) липопротеины 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 каплей 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 местонахождение 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 про-

межутках 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 распадаются 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 1945-46 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 на 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 стромах 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.

Ультраструктура. 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 тяжа 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 за-



тем 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. Флеминг, 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).

Ультраструктура. 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.

Ультраструктура. Митохондрии ограничены двумя мембранами. Внешняя митохондриальная мембрана отделяет ее от гиалоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры, не образует выпячиваний 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 выпячивания внутрь митохондрии. Такие выпячивания 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 настоя-

щему 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 ретикуло-эндотелиальной 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 тельц 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, контролирующих 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 па-

лочковидных 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.

Ультраструктура. По данным электронно-микроскопического исследования ультраструктура 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 хромопласты, 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 граны хлоропласта.

Поскольку зеленый пигмент хлорофилл содержат только граны, 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 гранах, 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 - кароти-



ноидами, 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, вращая 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 1945-46 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) астросфера;
- 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 микротрубочек. 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 *кинетодесмы*, представляющие собой пучки тонких (6 нм) фибрилл, обладающих поперечных исчерченностью. Часто такие исчерченные кинетодесмы 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.

### **Тонофибриллы**

Тонофибриллы 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.

Тонофибриллы 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.

Тонофибриллы 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 *нейрофибриллярной 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. Тонофибриллы 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 нефрофибриллы 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 нефрофибрилл;
- 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 про-

стейших 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 хлорогеновые клетки у кольчатых червей, перикардиальные клетки у моллюсков и насекомых, экскреторы 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);

– *гемозитрин* – 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 синезеленых 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 экскреты – катаболических;

б) тем, что секреты полезные продукты, а экскреты – вредные;

в) тем, что секреты жидкие, а экскреты 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) гемозритрин;
- 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 НСІ 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 крайнетелолецитальных яйцеклетках, имеющих в цитоплазме большое количество желтка, и в клетках, вырабатывающих антитела, ядро смещено на периферию, к цитоплазматической мембране.

Размеры ядра. Свообразны 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:

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

$NP$  – 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 вос-

становливают его (например, секреторные клетки с апокриновым типом секреции), либо погибает (например, направляющие 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  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ .

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 толькоместилище 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, вы-

ход 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) перивентиловое.

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 удается 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 оканчиваются конечными участками – *теломерами*. Теломерные концы хромосом не способны соединяться с другими хромосомами или их фрагментами, в отличие от концов хромосом, лишенных теломерных участ-

ков (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 *ацентрическими* 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.

тия, 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). *Полиформная* 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 полиформности хромосом были сделаны при помощи светового микроскопа на ботанических объектах с крупными хромосомами (лилии, различные луки, бобы, традесканция, пион). Возможно, что явления полиформности, 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. Утрата 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 кариоплазмы 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 рас-

смотрим 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 аберрации, 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 аберрации бывают следующих типов. *Делеция* – это потеря срединного участка хромосомы. *Дифишенция* – 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, дифишенции 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 (дифишенцией) 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 наступает деления, клетка становится полиплоидной. При образовании полиплоидных хромосом хромонемы редуплицируются, но не расходятся, благодаря чему и получают 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) акроцентрическая;
- г) ацентрическая.

4. Хромосомы какого типа не обнаружены в природе?:

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

5. Хромосома, не имеющая центромеры:

- а) субметацентрическая;
- б) акроцентрическая;
- 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 ДНК;
- б) несколько молекул ДНК образуют хромосому;
- в) несколько двунитчатых молекул ДНК 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 центromеры 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 центromеры, 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) дефиценции;
- в) инверсии;
- г) анеуплоидии.

18. При потере хромосомой концевой участка наблюдается:

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

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

- а) дефиценция;
- 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) дефицитом, 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 инфузо-

рии трубача – 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 значительно 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 (1876-79 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 многонитчатая, 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 эндорепродукция 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 величины, 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 получают 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 (эквационному).

Мейоз II по морфологии и последовательности фаз ничем не отличается от митоза и также подразделяется на четыре фазы: профазы II, метафазы II, анафазы II, телофазы II. В результате получают 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 развитии 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. Подоб-

ные 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 способом; 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 превращение 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 в 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 удается 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 удается 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 *клонирования 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 деминуции 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 гастролы 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, кото-



рые 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 липофусцина (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 голокриновых 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 общебиологическое 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, приспосабливаются 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 блокированы 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 блокированы 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,  $\text{Na}^+$ – $\text{K}^+$ -вый 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 подпороговыми, более сильные – надпороговыми. 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 секреторобразовании. Среди клеточных органоидов наиболее тесно связан с секреторобразовании 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 секреторобразования 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 секреторобразовании 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. Вирогения – 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. Вирогения – 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 специфических 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) виrogenия.

## **ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ГИСТОЛОГИИ. КРАТКИЕ ИСТОРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ**

Гистология (от греческого *histes* - ткань и *logos* – учение) в переводе означает «наука о тканях». Однако такое определение суживает объем этой науки, поскольку гистология изучает не только ткани, но и клетки и тонкое строение органов. Кроме того, в задачу гистологии входит выяснение эволюции клеток и тканей, становление и развитие их в организме, изучение функций клеток, тканей, органов и межклеточного вещества, в изучении регенерации тканей, обеспечивающих структурную и функциональную их целостность.

В связи с этим, гистологию принято делить на три раздела: цитологию, общую гистологию и частную гистологию (микроскопическую анатомию).

Как вы уже знаете, цитология – это наука о клетке – элементарной единице строения, функционирования и происхождения живой материи.

В задачу общей гистологии входит изучение строения, развития, функционирования и происхождения тканей.

Частная гистология – это учение о микроскопическом и ультрамикроскопическом строении органов.

Следует отметить, что выше указанное деление гистологии на разделы искусственно, поскольку клетки формируют ткани, ткани входят в состав органов, а органы формируют организм.

Следовательно, клетки, ткани и органы части целого организма. Целостностью обладает только организм в его единстве с внешней средой, а клетки, ткани и органы имеют подчиненное значение. Тем не менее с делением гистологии на разделы приходится мириться. Оно необходимо, в первую очередь, для удобства изложения материала. Кроме того, каждый из разделов призван решать определенный круг проблем.

Гистология не может развиваться без тесной связи с другими биологическими дисциплинами: анатомией, физиологией, генетикой, эмбриологией и т.д. Кроме того, гистология связана и с химией, физикой, поскольку в гистологических исследованиях все чаще применяются физико-химические методы исследования, различные химические вещества (фиксаторы, красители) и физические приборы (микроскопы, микротомы и т.д.).

Основным методом исследования гистологии является микроскопический, который заключается в специальной подготовке объектов и рассмотрении их под микроскопом. Подготовка заключается в фиксации и окрашивании объекта тем или иным красителем и изготовлении тонких срезов с последующим изучением их в микроскопе. Изучать тонкое строение гистологических объектов можно и на живых препаратах. Однако изучение объекта в живом состоянии весьма затруднительно. Во-первых гистологические структуры в проходящем свете бесцветны и почти не различимы в микроскопе, во-вторых изучению их в микроскопе препятствуют большие размеры. Все это обуславливает необходимость исследования фиксированных объектов, т.е. мертвых клеток, обработанных разными веществами, которые сохраняют ее

строение и химический состав. Каждый из этих способов имеет свои преимущества и недостатки, что указывает на необходимость применения их обоим, как дополняющих друг друга.

Современная техника открывает широкие возможности для исследования гистологических структур в живом виде. На живых объектах изучаются физические свойства и химический состав клеток. При помощи микроманипулятора можно проводить различные операции на клетках (удаление внутриклеточных структур, пересадка ядра из одной клетки в другую и т.д.)

### **Исторические данные**

В течение длительного времени гистология не была самостоятельной наукой – она входила в состав анатомии только в начале 19 века в связи с развитием микроскопической техники и усовершенствованием оптических систем микроскопа гистология приобрела самостоятельные цели и средства исследования.

Появление гистологии как науки тесно связано с изобретением микроскопа. Однако первые микроскопы не были использованы для гистологических исследований, вследствие их незначительных увеличений объекта. В 1659 году английский физик Х. Гюйгенс сконструировал микроскоп, которым воспользовался его соотечественник Р. Гук. В 1665 году Р. Гук применил этот микроскоп для изучения тонкого строения пробки. В пробке он обнаружил отделенные друг от друга ячейки на подобие пчелиных сот, которые назвал клетками (от греческого *kutos* – полость).

Естественно, что Гук не видел содержимое клетки (собственно клетку в современном понимании), поскольку он исследовал мертвую растительную ткань (опробковевшие оболочки растительных клеток), тем не менее этот термин сохранился по настоящее время. Исследования Гука положили начало микроскопическому изучению растений. Открытие клетки в растениях побудило интерес к изучению микроскопического строения органов животных. Однако здесь исследователи столкнулись со значительными трудностями. Во-первых, животные клетки мелкие по сравнению с растительными, во-вторых, в них отсутствуют плотные оболочки и они плохо отграничены друг от друга и в-третьих, они мягкие и из них труднее изготовить тонкие срезы. Поэтому необходимо было найти возможность уплотнения материала (фиксация), его окраски и изготовление тонких срезов.

Первые исследования над животными объектами произвел итальянский исследователь М. Мальпиги. В период с 1676 по 1719 гг. А. Левенгук открыл красные кровяные тельца, мужские половые клетки и некоторых простейших животных. Исследованиями Левенгука заинтересовался Петр I. Однако нет точных сведений о покупке микроскопа Петром I за границей. В России микроскопы начали изготавливаться с первой четверти 18 века. Однако они не были использованы для гистологических исследований. Они коллекционировались в кунсткамере. Первый усовершенствованный микроскоп был изготовлен русским механиком И.П.Кулибиным. Начало систематическому при-



менению микроскопа в России было положено М.В.Ломоносовым, который применил его в химических исследованиях.

К микроскопическим исследованиям XVIII века следует отнести работы К.Ф.Вольфа, который исследуя развитие кишечника куриного зародыша, выступил против господствующих в то время метафизических взглядов о развитии как росте уже готового организма, заложенного в половой клетке.

М.М. Тереховский изучая развитие инфузорий опроверг представление о зарождении их из пыли и грязи. Большой вклад в развитие гистологии внесли русские ученые А.М. Шумлянский (микроскопическое строение почек), Д.С.Самойлович (изучение чумной инфекции) и др.

В первой половине XIX века началось изучение внутреннего содержимого клетки (слизистого сока). В 1831 году в клетке обнаружено ядро (Р.Броун).

В 1839 году немецкий зоолог Т.Шванн используя исследования немецкого ботаника М. Шлейдена сформулировал клеточную теорию, утверждающую всеобщность клеточного строения животных и растений.

Открытие клеточной теории было очень высоко оценено Ф.Энгельсом. Он причислил ее к трем великим открытиям 19 века. Клеточная теория была поставлена рядом с законом превращения энергии и эволюционным учением Ч.Дарвина.

Однако клеточная теория Шлейдена-Шванна имела ряд недостатков: клетка многоклеточных организмов считалась самостоятельной живой единицей, клетка рассматривалась абстрактно, вне связи с организмом, признавалось возможность возникновения клетки из неклеточного вещества и считалось, что без клетки нет жизни.

Идею об автономности клетки развивал немецкий патолог Р.Вирхов. Он объяснял, болезнь организма нарушениями в отдельных клетках. Этим было положено начало целлюлярной патологии, которая представляла организм как простую сумму клеток.

Идеи Вирхова проникли и в физиологию. Немецкий физиолог М. Ферворн является основателем целлюлярной физиологии. Идея которой состояла в том, что все физиологические явления в многоклеточном организме определяются процессами, которые происходят в отдельных клетках.

Такое механистическое представление о клетке вызывало отрицательное отношение к клеточной теории в целом.

Противники клеточной теории упустили из виду, что многоклеточные организмы представляют собой живое тело, находящееся в непрерывном развитии, где клетка имеет соподчиненное положение. Это свойство не позволяет рассматривать клетку как самостоятельную единицу.

Таким образом, развитие зарубежной гистологии в 19 и начале 20 века привело к механистическому представлению о клеточном строении организма.

Первыми гистологами в России были Н.М. Якубович и Ф.В. Овсянников. Работы этих ученых по микроскопическому строению мозга и нервов положили начало успешному развитию гистологии.

Дальнейшее развитие гистологии в России связано с именами А.И. Бабухина, К.А. Арнштейна, П.И. Перемежко, М.Д. Лавдовского и др.

Труды Бабухина по сравнительному изучению сетчатки глаза и развитию электрического органа у рыб сохранили свое значение и в настоящее время. Лавдовский вместе с Ф.В. Овсянниковым создали первое русское руководство по гистологии.

К.А. Арнштейн, предложив метод метиленовой сини, провел серию работ по изучению окончаний нервных волокон в различных тканях.

Следовательно, основанная вначале на описательном, сравнительном и отчасти на экспериментальном методах изучения, современная гистология широко использует эволюционный, экологический, генетический и возрастной методы исследования.

### Тест

1. Гистология это:
  - а) наука о клетках;
  - б) наука о тканях;
  - в) наука о клетках и тканях;
  - г) наука о развитии зародыша.
  
2. Общая гистология изучает:
  - а) строение и функции клеток;
  - б) микроскопическое строение органов;
  - в) строение, развитие, функционирование и происхождение тканей;
  - г) микроскопическое строение органов и строение, развитие, функционирование и происхождение тканей.
  
3. Основным методом изучения гистологии является:
  - а) описательный;
  - б) эволюционный;
  - в) микроскопический;
  - г) сравнительный.
  
4. Тонкие срезы изготавливаются с помощью:
  - а) микроманипулятора;
  - б) микроскопа;
  - в) микротомы;
  - г) фиксаторов.
  
5. Первый микроскоп, который был применен для гистологических исследований, был сконструирован:
  - а) Г. Галилеем;
  - б) Р. Гуком;
  - в) З. Янсенем;
  - г) Х. Гюйгенсом;

д) И.П. Кулибиным.

6. Термин клетка был впервые введен в биологию:

- а) К.Ф. Вольфом;
- б) Р. Броуном;
- в) Р. Гуком;
- г) Х. Гюйгенсом.

7. Термин клетка был введен в биологию:

- а) 1612 г.;
- б) 1659 г.;
- в) 1590 г.;
- г) 1665 г.

8. Первые исследования над животными объектами произвел:

- а) А. Левенгук;
- б) М. Мальпиги;
- в) Р. Гук;
- г) Р. Вирхов.

9. Ядро в клетке было открыто:

- а) М. Шлейденом;
- б) Т. Шванном;
- в) Р. Броуном;
- г) Я. Пуркине.

10. Термин протоплазма впервые применен:

- а) Р. Броуном;
- б) К.Ф. Вольфом;
- в) Я. Пуркине;
- г) Т. Шванном.

11. Авторами клеточной теории являются:

- а) К.Ф. Вольф;
- б) Р. Гук;
- в) М. Шлейден;
- г) М. Шлейден и Т. Шванн.

12. Клеточная теория утверждает:

- а) сходство в строении клеток;
- б) всеобщность клеточного строения животных и растений;
- в) различия в строении животных и растительных клеток.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТКАНЕЙ. ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Первое научное расчленение организма было сделано в IV веке до нашей эры Аристотелем. Он считал, что организмы состоят из трех основных образований: “элементов” (соответствующих клеткам), простых или “однородных” частей (соответствуют тканям) и “неоднородных” частей (соответствуют органам). Аристотель более или менее подробно описал “однородные” части: хрящ, кровь, кожу, волос, жир, желчь и т.д. Основываясь на исследованиях невооруженным глазом он допускал ряд ошибок смешивая нервы и сухожилия, спинной мозг с костным и т.д.

Дальнейшее развитие учение о тканях получает в XIV веке в трудах итальянского ученого Г. Фаллопия. В курсе лекций «Об однородных частях человеческого тела» он выделяет 13 однородных частей.

В конце XVIII начале XIX французский врач Ф. Линель изучая патологические изменения органов указал на сходство нарушений тканей в различных органах. На новую ступень учение о тканях поднял французский врач К. Биша. В труде «Общая анатомия» он описал в организме животных и человека 21 вид тканей: клетчатку, нервную, артериальную, венозную и т.д.

Новая классификация тканей появилась в XIX веке (Ф. Лейдиг, Р. Келликер). В это время сложилось мнение, что в организме животных и человека имеется 4 вида тканей: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Однако данная классификация была основана на описательном методе исследования.

В XX веке возникло эволюционное направление в учении о тканях, которое отразилось в работах А.А. Заварзина и Н.Г. Хлопина.

А.А. Заварзин, изучая соединительную ткань и кровь, пришел к выводу, что основой для развития различных тканей в организме служит разнообразие его функций. Теория эволюции тканей Н.Г. Хлопина основана на генетических принципах. Согласно этой теории, эволюция тканей, как и эволюция органического мира, совершается дивергентно (расхождением признаков) и этот процесс находит отражение в оогенезе.

Как вам уже известно, все ткани в период эмбрионального развития возникают, из трех зародышевых листков. Клеточный материал на ранних эмбриональных стадиях морфологически однороден. Первые различия появляются при гастрюляции с обособлением зародышевых листков. Появляющаяся неоднородность клеточного материала становится более отчетливой на стадии нейрулы, во время появления зачатков органов. При этом происходит не только изменение формы клеток и их расположения, но возникают более глубокие гистологические различия, определяющие дальнейшую судьбу клеточных структур. Возникновение из ранее однородного материала в течение индивидуального развития большого разнообразия клеточных форм, отличающихся по строению и функции, называют процессом дифференциации. Параллельно с дифференцировкой клеток в процессе развития происходит увеличение их количества, а следовательно, увеличение массы живого веще-

ства. Этот процесс называют ростом, который, как и дифференцировка, является одним из проявлений индивидуального развития организма. Возникающие в результате дифференцировки сложные гистологические структуры получили название тканей.

Ткань, это неклеточное вещество и клетки, которые имеют сходную структуру, возникшую на основе единства происхождения и общей функции. Следовательно, ткани состоят из клеток и их производных, а также из межклеточного, или промежуточного вещества. Промежуточное вещество является продуктом жизнедеятельности клеток. Возникнув в процессе эмбрионального развития и приобретя определенные структурные и функциональные особенности, ткани продолжают развиваться на протяжении всей жизни организма. Даже во взрослом организме наблюдается дифференцировка клеток и межклеточного вещества. В каждой ткани имеются клетки различной степени зрелости: малодифференцированные, способные к размножению и высокодифференцированные, или специализированные, выполняющие функцию данной ткани. Специализированные клетки составляют основную массу клеточного состава ткани. Продолжая функционировать, специализированные клетки постепенно стареют и погибают. Обновление (регенерация) клеток в тканях происходит в течение всей жизни организма благодаря наличию в них малодифференцированных элементов. Различают физиологическую и репаративную регенерацию. Физиологическая регенерация представляет собой естественный процесс обновления клеток, тканей и органов. Репаративная регенерация представляет собой процесс восстановления целостности тканей и органов после повреждения.

Следовательно, все многообразие гистологических структур, которые обуславливают многостороннюю деятельность организма животных, разделяют на четыре группы тканей:

1. Эпителиальная, или пограничная ткань.
2. Ткани внутренней среды, или соединительные, куда входят кровь, лимфа, собственно соединительная, хрящевая и костная ткани.
3. Мышечная ткань.
4. Нервная ткань.

### **Эпителиальная, или пограничная ткань**

Эпителий располагается на поверхности тела, выстилая полости тела и полые внутренние органы, и входит в состав желез. Все виды эпителия выполняют защитную функцию. Эпителий кожи, например, ограждает от повреждения другие ткани организма, кишечный эпителий защищает подлежащие ткани от вредного влияния пищеварительных соков и т.д. Кроме того, кишечному эпителию характерна трофическая и секреторная функции, поскольку он принимает участие в переваривании и всасывании питательных веществ.

Эпителию желез свойственна секреторная функция, а эпителию почек – выделительная. Эпителий легких выполняет функцию газообмена.

Эпителиальная ткань состоит только из эпителиальных клеток, которые образуют сплошные пласты. Между клетками может находиться очень небольшое количество промежуточного вещества.

В эпителии всегда имеются малодифференцированные клетки, что обуславливает его высокую регенерационную способность.

Эпителий всегда располагается на соединительной ткани и отделяется от нее тонкой пластинкой – базальной мембраной. В эпителии нет кровеносных сосудов, и питательные вещества проникают к эпителиальным клеткам из соединительной ткани через базальную мембрану.

Эпителиальные клетки всегда полярны. У них различают наружную, апикальную и внутреннюю, базальную части. Ядро округлой или овальной формы и занимает чаще всего базальное положение.

Существуют три классификации эпителиальной ткани: морфологическая, физиологическая (функциональная) и филогенетическая (генетическая).

**Морфологическая классификация** основана на количестве слоев и форме клеток. Поскольку клетки могут располагаться в один или несколько слоев, то соответственно этому эпителий делят на однослойный и многослойный.

Однослойный эпителий различается большим разнообразием составляющих его клеток. В зависимости от формы клеток однослойный эпителий делится на плоский, низкий призматический (кубический), высокий призматический (цилиндрический), многорядный и переходный.

Характерной особенностью однослойных эпителиев является то, что все его клетки касаются базальной мембраны.

*Плоский эпителий* состоит из клеток иногда неправильной формы, высота которых гораздо меньше их ширины. Он выстилает полости некоторых внутренних органов, внутреннюю поверхность легочных альвеол и стенку вторичной полости тела.

*Низкий призматический эпителий* образован клетками, высота которых примерно равна их ширине. Он выстилает протоки многих желез, каналы почек.

*Высокий призматический эпителий* состоит из клеток, имеющих форму четырех-, шестигранных призм. Высота этих клеток значительно превышает их ширину. Он выстилает кишечник, желудок, почечные каналы и некоторые другие органы.

*Многорядный эпителий* состоит из клеток разной формы и высоты. Часть клеток призматической формы доходят до апикальной поверхности. Другие клетки, имеющие веретенообразную или треугольную форму, до свободной поверхности эпителия не доходят и внедряются между призматическими клетками.

Вследствие различной формы и величины клеток ядра располагаются на разном уровне, отчего и создается впечатление многорядности. Такой эпителий выстилает дыхательные пути, выводные протоки мужского полового аппарата и т.д.

*Переходный эпителий* до недавнего времени относили к многослойному эпителию, однако исследование его с помощью электронного микроскопа показало, что все его клетки имеют связь с базальной мембраной, что характерно для однослойных эпителиев. В нем различают три слоя: базальный, промежуточный и поверхностный.

Клетки базального слоя расположены на базальной мембране, довольно мелкие. Границы между клетками выражены слабо. Это малодифференцированные клетки способные к размножению.

Клетки промежуточного слоя в большинстве имеют грушевидную форму и связаны цитоплазматическими мостиками с базальной мембраной. Клетки плотно прилегают друг к другу, и границы между ними становятся более заметными.

Поверхностный слой состоит из крупных клеток уплощенной или пирамидальной формы. Вершина пирамидальных клеток обращена в сторону базальной мембраны, с которой они соединены тонкими цитоплазматическими отростками. Эти клетки имеют одно или несколько ядер. Клетки поверхностного слоя секретируют слизеподобное вещество – кислый мукополисахарид, который защищает эпителий от вредного воздействия мочи и препятствует отложению солей. Поверхностные эпителиальные клетки постепенно отмирают, слущиваются и заменяются более молодыми клетками промежуточной зоны.

Переходный эпителий выстилает почечную лоханку, мочеточники, мочевой пузырь и выводные протоки предстательной железы. Поскольку он выстилает полости и протоки, которые испытывают периодическое растяжение и спадание их стенок, то форма клеток и количество слоев эпителия может изменяться. Эта особенность эпителиальных клеток и нашла свое отражение в названии – переходный эпителий.

Разнообразие однослойных эпителиев увеличивается за счет образования ресничек на апикальной поверхности клеток. Реснички могут образовываться на разных типах однослойного эпителия, и такой эпителий называют реснитчатым, или мерцательным. Реснитчатый эпителий выстилает центральный канал спинного мозга, дыхательные пути, слизистую оболочку матки, выносящие каналы придатка семенника и т.д.

Приведенная выше классификация основана исключительно на морфологических признаках и никак не отражает их физиологических свойств. Между тем функции эпителиев весьма разнообразны. Согласно **функциональной классификации** различают следующие виды эпителия: кожный, кишечный, реснитчатый, или мерцательный и железистый.

*Кожный эпителий* очень разнообразен по строению. У беспозвоночных он однослойный, но покрыт кутикулой, у позвоночных – многослойный. Кожный эпителий млекопитающих и человека достигает весьма значительной толщины. Для него характерно резко выраженная зависимость каждой клетки от пласта: вне пласта клетки существовать не могут и отмирают.

Кожа состоит из двух частей: соединительнотканной (дерма) и эпителиальной (эпидермис).

Эпидермис расположен на соединительной ткани, которая вдаётся в него в виде сосочков, что увеличивает питание клеток эпителия. Кожный эпителий очень плотно соединен с соединительной тканью с помощью базальной мембраны. Эпидермис состоит из трех зон: ростковой, зоны зернистых и блестящих клеток и роговой.

Наиболее глубоко расположена ростковая зона. Она имеет несколько слоев клеток. Самый глубокий слой называется базальным и состоит из высоких призматических клеток. Остальные клетки неправильной формы и имеют отростки в виде шипов. Эти клетки называются шиповатыми. По мере приближения к зернистому слою, они уплощаются.

Способностью к размножению обладают только клетки базального слоя. Они соединены между собой с помощью десмосом, в результате чего между ними имеются межклеточные щели, по которым перемещаются питательные вещества из соединительной ткани.

За ростковой зоной следует зернистая, состоящая из 3-4 рядов клеток. Зернистые клетки переходят в блестящий слой. Он состоит из 2-4 рядов клеток. В цитоплазме зернистых клеток появляются мелкие зерна кератогиалина, которые в клетках блестящего слоя сливаются в сплошную гомогенную массу. В роговой зоне кератогиалин превращается в роговое вещество кератин.

Роговая зона состоит из большого числа плотно прилегающих друг к другу роговых чешуек. Верхние чешуйки рогового слоя постоянно слущиваются, но он сохраняет свою толщину за счет постоянного ороговевания нижележащих клеток. Роговая зона обладает большой упругостью, низкой теплопроводностью и слабой проницаемостью для воды. Этот слой предохраняет организм от потерь тепла и чрезмерного испарения влаги. Кроме того, роговой слой имеет кислую реакцию и представляет собой неблагоприятную среду для размножения микроорганизмов. Следовательно, роговая зона кожного эпителия имеет защитное значение.

Производными кожного эпителия являются различные роговые образования: чешуи, перья, волосы. Помимо общих роговых покровов, имеются и местные: клюв, когти, ногти, рога (полорогих животных), копыта. Рассмотрим строения некоторых из них.

Волос закладывается у зародыша в виде эпидермального утолщения, а затем погружается в глубокие слои кожи. Первоначально зачаток имеет вид эпидермального цилиндра, расположенного под углом к поверхности кожи. В нижней части цилиндра появляется скопление мезенхимы, которая врастает в основание цилиндра и образует зачаток волосяного сосочка. В него врастают кровеносные сосуды, которые питают волос.

Часть волоса над кожей, называется стержнем, а погруженная в нее – корнем. В нижней части корень расширяется и образует волосяную луковицу. В области луковицы находятся живые клетки, которые по мере удаления от нее ороговевают.

Корень волоса расположен в волосяной сумке, которая образована эпителием и соединительной тканью. К луковице корня прикрепляется мышца,



за счет которой волос может изменять свое положение относительно кожи (ощетинивание зверя).

Наружная часть волоса (стержень) образована ороговевшими клетками. Основная масса стержня представлена корковым веществом, состоящим из плотно прилегающих роговых чешуек. Между чешуйками и внутри них находится пигмент, который окрашивает волос. Снаружи стержень покрыт кутикулой (пигмента не содержит).

Волос периодически может меняться. Это, по-видимому, связано с нарушением обмена веществ в клетках луковиц, которые подвергаются ороговению. В дальнейшем редуцирующая луковица отделяется от сосочка, а в основании волосяной сумки образуется новый волос, который растет и вытесняет остатки старого.

Ноготь – это участок рогового слоя кожного эпителия, состоящий из ногтевой пластинки, ногтевого ложа, ногтевых валиков, ногтевого корня и матрицы.

Ногтевое ложе состоит из соединительной ткани и росткового слоя эпидермиса. На ногтевом ложе расположена ногтевая пластинка. Часть ногтевой пластинки, погруженная в кожу, называется корнем ногтя. На края ногтевой пластинки налегают складки кожи – ногтевые валики. Между ними и ногтевой пластинкой имеется ногтевая щель. Она особенно глубока у корня ногтя. Участок эпителия ногтевого ложа, который располагается под корнем ногтя, называется матрицей. Клетки матрицы способны к размножению и за счет их ороговения происходит рост ногтя. У человека ногтевая пластинка заменяется на новую примерно в течение 200 дней. Коготь зверей построен по такому же плану.

*Кишечный эпителий* выстилает внутреннюю поверхность кишечника и желудка. Он принимает участие во всасывании питательных веществ и не дает возможности проникать внутрь тела бактериям, находящимся в пищеварительном тракте. Кроме того, кишечный эпителий предохраняет стенки кишечника от воздействия пищеварительных ферментов.

По строению кишечный эпителий однослойный высокопризматический. Для него характерно ярко выраженная полярность клеток: ядро занимает базальную часть, а над ним в строгой последовательности располагаются органоиды. Клетки связаны между собой десмосомами, благодаря чему между ними имеются щели, по которым циркулирует жидкость.

На апикальной поверхности клеток расположены микроворсинки (щеточная каемка). На поверхности одной клетки может находиться до 3000 микроворсинок, а на  $1\text{мм}^2$  поверхности клеток около 200 миллионов, что существенно увеличивает всасывающую поверхность клеток. Клетки кишечного эпителия быстро изнашиваются и отпадают в полость кишечника. Обновление клеток происходит за счет размножения малодифференцированных элементов, находящихся в углублениях кишечной стенки, в так называемых криптах. Обновление всех клеток кишечного эпителия происходит в течение 30-36 часов.

*Реснитчатый*, или *мерцательный эпителий* выстилает полости дыхательных путей, матки, яйцеводов и т.д. На апикальной стороне клеток этого эпителия имеются тончайшие выросты – реснички, строение которых вы уже знаете из курса цитологии. Реснички способны сокращаться. Сокращение совершается ритмически и распространяется в одну сторону. При нарушении целостности эпителия движение ресничек становится беспорядочным. Сокращение происходит только во влажной среде, где создается ток жидкости в одном направлении. Приводя в движение слизь, реснички обуславливают и перемещение различных частичек: перемещение яйцеклетки по яйцеводу в сторону матки, выведение наружу пыли в дыхательных путях и т.д. По строению реснитчатый эпителий у позвоночных животных бывает призматическим и многорядным, у беспозвоночных – плоским.

*Целомический эпителий* развивается из мезодермы, и получил название *мезотелия*. Он выстилает вторичную полость – целом, которая не граничит с внешней средой. Морфологически он представлен плоским эпителием и состоит из многоугольных клеток неправильной формы. Клетки соединены между собой с помощью неровностей цитоплазматических мембран. При раздражении эпителия клетки легко выпадают из общего пласта и в образовавшиеся полости проникают фагоцитарные клетки. Они очищают очаг раздражения, после чего происходит восстановление поврежденной ткани. Следовательно, он также выполняет защитную функцию, но это происходит путем нарушения его целостности.

Клетки *железистого эпителия* вырабатывают и выделяют различные вещества: секреты или экскреты. Секреты – это продукты анаболических реакций, которые необходимы организму. К ним относятся: пищеварительные соки, слизь, желчь, сальные образования, гормоны, яды и т.д. Экскреты являются продуктами катаболических реакций и подлежат удалению из организма, как пот, моча и т.д.

Железистый эпителий входит в состав желез. Секрет из желез может выделяться через протоки на поверхность тела или в полость. Такая секреция называется внешней, а железы – экзокринными. Если секрет из железы выделяется в кровь, то такая секреция называется внутренней, а железы эндокринными. Последние выводных протоков не имеют.

Морфологически железы делятся на одноклеточные и многоклеточные. Примером одноклеточных желез могут служить бокаловидные клетки кишечного эпителия. Это видоизмененные эпителиальные клетки с микроворсинками на апикальном полюсе. При накоплении секрета клетки приобретают бокаловидную форму. По мере накопления клетки секретом микроворсинки укорачиваются и исчезают. После выделения секрета из клетки, она принимает свою обычную форму, и процесс накопления секрета возобновляется. Особенно много бокаловидных клеток в стенке толстой кишки, где выделяемая слизь смазывает внутреннюю поверхность кишки, чем облегчается продвижение непереваренных частичек и склеивает их в каловые массы.

Многоклеточные железы устроены часто весьма сложно. В их состав, кроме эпителиальной, входят и другие ткани, но секреторирующей способно-

стью обладает только эпителий. По существу многоклеточные железы – это большое количество одноклеточных объединенных общим выводным протоком. В них различают секреторный, или железистый отдел и выводной проток. Секреторный отдел выстлан железистым эпителием, а выводной проток несекретирующими эпителиальными клетками.

По строению выводного протока многоклеточные железы делят на простые и сложные. Простые железы имеют не разветвленный выводной проток, а у сложных желез выводной проток разветвлен.

По строению секреторного отдела простые железы подразделяются на трубчатые, альвеолярные и трубчато-альвеолярные. Трубчатые железы имеют вытянутый секреторный отдел в виде трубки (железы дна желудка, потовые железы). У альвеолярных желез секреторный отдел в виде пузырька (железы кожи земноводных). Простые трубчато-альвеолярные железы представляют собой комбинацию из первых двух типов (слизистые железы полости рта, гортани, пищевода).

Секреторные отделы сложных желез имеют такую же форму как и у простых, поэтому выделяют сложные трубчатые железы (слезные) и сложные альвеолярные (сальные).

Выделение секрета из клеток разных желез протекает неодинаково. В связи с этим, по способу выведения секрета, железы делят на мерокриновые, апокриновые и голокриновые, которые мы здесь характеризовать не будем, поскольку вы знакомы с ними из курса цитологии.

**Генетическая классификация** эпителия подчеркивает происхождение ее из определенного зародышевого листка. Выделяют *эктодермальный* эпителий (кожный), *энтодермальный* (кишечный) и *мезодермальный* (целомический).

Все виды эпителия способны к регенерации. Это обусловлено наличием малодифференцированных клеток, способных к размножению. Регенерацию эпителия мы рассмотрим на примере заживления ран кожи.

Как правило, при порезе кожи повреждается не только эпителий, но и соединительная ткань. Процесс заживления начинается с остановки кровотечения, благодаря образованию сгустка на поврежденном месте. Эпителиальные клетки, прилегающие к порезу, отмирают. Не поврежденные клетки базального слоя активно размножаются и вклиниваются между соединительной тканью и сгустком крови. В результате порез затягивается тонкой пленкой – однослойным эпителием. Затем клетки эпителия, расположенные на некотором удалении от раны, размножаются и восстанавливается типичный многослойный кожный эпителий. На границе с соединительной тканью образуется базальная мембрана. Соединительная ткань в месте пореза также восстанавливается.

### Тест

1. Из каких зародышевых листков развиваются эпителиальные ткани?:
  - а) эктодермы и мезодермы;
  - б) мезодермы и энтодермы;

- в) эктодермы, мезодермы и энтодермы;
- г) эктодермы и энтодермы.

2. Какой эпителий называется однослойным?:

- а) у которого не все клетки связаны с базальной мембраной;
- б) у которого все клетки связаны с базальной мембраной;
- в) у которого часть клеток связана с базальной мембраной;
- г) кожный.

3. Для эпителиальной ткани характерно:

- а) клетки отделены друг от друга;
- б) много межклеточного вещества;
- в) клетки плотно прилегают друг к другу;
- г) клетки не образуют сплошного пласта.

4. Питание эпителиальной ткани происходит:

- а) за счет кровеносных сосудов;
- б) из соединительной ткани через базальную мембрану;
- в) с помощью мышечной ткани.

5. Многорядный однослойный эпителий состоит из:

- а) плоских клеток;
- б) кубических клеток;
- в) клеток разной формы и высоты;
- г) цилиндрических клеток.

6. Какие слои клеток входят в состав переходного эпителия?:

- а) базальный и шиповатый;
- б) базальный, переходный и поверхностный;
- в) зернистый и блестящий;
- г) базальный, шиповатый и поверхностный.

7. Из каких зон состоит кожный эпителий позвоночных?:

- а) ростковой, зоны зернистых и блестящих клеток и роговой;
- б) ростковой и шиповатой;
- в) ростковой, шиповатой и поверхностной;
- г) ростковой и роговой.

8. Сколько слоев клеток входит в состав зернистой зоны кожного эпителия?:

- а) 2-3;
- б) 3-4;
- в) 4-5;
- г) 5-6.

9. За счет чего роговая зона кожного эпителия сохраняет постоянную толщину?:

- а) за счет деления шиповатых клеток;
- б) за счет размножения клеток базального слоя;
- в) за счет размножения клеток зернистой зоны;
- г) за счет размножения клеток блестящей зоны.

10. Волос у зародыша закладывается:

- а) в соединительной ткани кожи;
- б) эпидермисе;
- в) эпидермисе и соединительной ткани.

11. Волосяная сумка образована тканями:

- а) соединительной и мышечной;
- б) эпителиальной и мышечной;
- в) эпителиальной и соединительной.

12. Чем образован стержень волоса?:

- а) живыми клетками;
- б) соединительнотканными клетками;
- в) ороговевшими клетками;
- г) живыми эпителиальными клетками.

13. Что такое матрица ногтя?:

- а) это часть ногтевой пластинки погруженная в кожу;
- б) это складки кожи налегающие на ногтевую пластику;
- в) это участок эпителия расположенный под корнем ногтя;
- г) это ногтевое ложе.

14. По строению кишечный эпителий:

- а) многослойный;
- б) низкий призматический;
- в) многорядный;
- г) высокий призматический.

15. В течение какого времени происходит обновление кишечного эпителия?:

- а) за трое суток;
- б) за 12 часов;
- в) за 30-36 часов;
- г) за 40-46 часов.

16. В каком случае движение ресничек становится беспорядочным?:

- а) при авитаминозе;
- б) при усиленном питании;

- в) при нарушении целостности эпителия;
- г) при слабом питании.

17. Целомический эпителий развивается из:

- а) эктодермы;
- б) мезодермы;
- в) энтодермы;
- г) мезодермы и энтодермы.

18. Простые многоклеточные экзокринные железы это:

- а) выделяющие секрет в кровь;
- б) имеющие разветвленный выводной проток;
- в) имеющие неразветвленный выводной проток;
- г) имеющие секреторный отдел в виде трубки.

19. Какие многоклеточные экзокринные железы называют сложными?:

- а) с разветвленным секреторным отделом;
- б) с трубчатым секреторным отделом;
- в) с альвеолярно-трубчатым секреторным отделом;
- г) с разветвленным выводным протоком.

20. Какой тип секреции называется мерокриновым?:

- а) секрет выделяется без разрушения клетки;
- б) секрет выделяется с частью цитоплазмы;
- в) секрет выделяется с полным разрушением клетки;
- г) секрет выделяется с нарушением апикальной части клетки.

21. Какой тип секреции называется голокриновым?:

- а) секрет выделяется без разрушения клеток;
- б) в секрет превращается вся клетка;
- в) секрет выделяется с разрушением микроворсинок клетки;
- г) секрет выделяется с частью цитоплазмы.

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ, ИЛИ ТКАНЕЙ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ**

Ткани внутренней среды объединяют большую и разнообразную группу, в которую входят кровь и лимфа, собственно соединительная, хрящевая и костная ткани. Все эти ткани по внешнему виду очень сильно отличаются друг от друга, но, тем не менее, они действительно представляют единую группу, так как имеют единое происхождение, общий план строения и выполняют общие функции. Все эти ткани развиваются из мезенхимы – эмбриональной соединительной ткани.

Мезенхима состоит из клеток с отростками, которые близко соприкасаются друг с другом. До изучения в электронный микроскоп мезенхиму считали синтицием. Электронномикроскопические исследования показали, что между отростками имеются границы. Сетевидным строением мезенхимы определяется общая характерная особенность тканей внутренней среды, а именно расположение клеток, при котором не образуется сплошного пласта. Вторая особенность этой группы тканей заключается в наличии большого количества аморфного и волокнистого межклеточного вещества. Клетки тканей внутренней среды аполярны, то есть все их части находятся в одинаковых условиях окружающей среды.

Мезенхима вначале заполняет промежутки между зародышевыми листками и представляет среду, через которую совершается обмен веществ (трофическая функция). Однако однородность мезенхимы у зародыша сохраняется недолго. В последующем из нее выделяются участки, которые связывают ткани и органы между собой. Таким образом, к трофической функции прибавляется опорно-механическая. По этим двум функциям и различаются все виды соединительной ткани.

Кровь и лимфа выполняют трофическую функцию. Для хрящевой и костной тканей характерна опорная функция. В собственно соединительной ткани совмещаются обе эти функции.

Функциональные особенности тканей внутренней среды тесным образом связаны с их гистологическим строением. Они отражаются на форме клеток, структуре промежуточного вещества и соотношении клеточных и механических элементов. Большое количество клеток встречается в тканях трофического значения (кровь и лимфа). Механические элементы достигают большого развития в тканях, выполняющих опорную функцию (сухожилия, хрящевая и костная ткани). В собственно соединительной ткани соотношение клеточных и механических элементов меняется в зависимости от преобладания той или иной функции. Ткань, имеющая трофическое значение (рыхлая соединительная), отличается большим количеством разнообразных клеточных элементов, а плотная соединительная ткань богата волокнами.

Рассмотрим строение и функции всех видов соединительных тканей.

### **Кровь и лимфа**

Кровь, как ткань трофического и защитного значения, состоит из жидкого промежуточного вещества – плазмы и форменных элементов: эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов. Кровь имеет ярко красный цвет, который обуславливается наличием гемоглобина, содержащегося в эритроцитах. Общее количество крови в теле взрослого человека колеблется от 4 до 7 литров, что составляет 7-7,5% веса тела. Кровь находится в непрерывном движении. Благодаря крови к тканям доставляются питательные вещества и кислород и выносятся продукты распада. Следовательно, кровь обеспечивает внутренний обмен в организме.

Защитное значение крови выражается в способности некоторых форм лейкоцитов захватывать и переваривать чужеродные тела (вредные микроор-

ганизмы, отмершие клетки). Таким образом, очищается внутренняя среда организма. Кроме того, в крови вырабатываются антитоксические вещества, которые имеют большое значение.

### Плазма крови

Плазма крови представляет собой прозрачную бледно-желтую жидкость.

По химическому составу плазма крови содержит примерно 90% воды, около 7% белков и 3% других органических и неорганических веществ (жиры, глюкоза, гормоны, ферменты, минеральные соли и продукты распада).

Плазма крови принимает участие в переносе питательных веществ в организме.

Другой характерной особенностью плазмы является ее способность к свертыванию. Это обусловлено присутствием в ней белка *фибриногена*. При ранении ткани растворимый белок фибриноген переходит в нерастворимый *фибрин*. Фибрин имеет вид тонких белых нитей, которые на ране образуют сеть, в которой запутываются форменные элементы крови, и образуется сгусток, закупоривающий рану. Для перехода фибриногена в фибрин необходимо присутствие ионов кальция и *тромбина*. Однако тромбин в циркулирующей крови нет, его присутствие вызвало бы свертывание крови в сосудах. В крови имеется *протромбин*, который под действием *тромбопластина*, переходит в тромбин. Тромбопластин образуется только при разрушении клеточных элементов крови и распаде тканей. Следовательно, при ранении тканей выделяется тромбопластин, который действует на протромбин и образуется тромбин. Тромбин в присутствии ионов кальция действует на фибриноген, превращая его в нерастворимый белок – фибрин. При заболевании *гемофилии* свертывание крови не происходит, в этом случае даже самое незначительное ранение угрожает смертельным кровотечением.

### Эритроциты

Эритроциты – красные кровяные клетки – разносят по всему организму кислород и выносят углекислый газ. Перенос кислорода осуществляется при помощи дыхательного фермента *гемоглобина*.

У низших позвоночных эритроциты овальной формы, содержат ядро и во взрослом состоянии, но к делению не способны. Эритроциты млекопитающих ядра не содержат и имеют округлую форму (за исключением верблюда и ламы). У человека эритроциты имеют вид двояковогнутого диска. Такая форма эритроцитов человека более чем в 1,5 раза увеличивает его поверхность по сравнению с округлыми.

Однако форма эритроцитов довольно изменчива. В кровеносном русле встречаются плоские клетки или вогнутые с одной стороны. Вследствие эластичности они могут растягиваться: проходя по капиллярам, просветы которых меньше диаметра эритроцита, они растягиваются, а, попадая в более крупные сосуды, принимают свою обычную форму. Величина эритроцитов от массы тела животного не зависит, например, у протея их диаметр равен 58



мкм, у курицы 12 мкм, у слона 8-10 мкм, у козы 4 мкм, у овцы 4,3 мкм и т.д. Диаметр эритроцита человека равен 7,5 мкм, а поверхность  $125 \text{ мкм}^2$ . В  $1 \text{ мм}^3$  крови у мужчин в норме содержится 5-5,5 млн., а у женщин – 4,5-5,5 млн. эритроцитов.

В организме человека насчитывается примерно 25 триллионов эритроцитов с общей поверхностью  $3200 \text{ м}^2$ . Такое количество эритроцитов содержит суммарно около 800 г гемоглобина. Количество эритроцитов может изменяться в зависимости от климатических условий, физического состояния организма и возраста. При подъеме в горы число эритроцитов увеличивается. То же наблюдается и при увеличении физических нагрузок. У новорожденных и пожилых людей число эритроцитов повышено до 6-7 млн. в  $1 \text{ мм}^3$ .

Эритроциты весьма чувствительны к изменению условий среды. Особенно сильно они реагируют на изменение осмотического давления. В изотонических растворах они остаются неизменными, при повышении концентрации раствора они отдают воду и сморщиваются. В растворе с концентрацией соли 0,9% они набухают. При длительном воздействии таких растворов набухшие эритроциты лопаются, и гемоглобин выходит наружу, то есть происходит *гемолиз*. Такая кровь имеет ярко алую окраску и называется лаковой. Гемолиз можно вызвать воздействием на эритроциты и другими факторами: хлороформом, спиртом, замораживанием и последующим оттаиванием.

Гемоглобин эритроцитов представляет собой сложное белковое соединение, в состав которого входит железо. В легочных капиллярах он легко присоединяет кислород и образует нестойкое соединение – *оксигемоглобин*. С током крови эритроциты разносятся по всему организму, где в тканях при слабом парциальном давлении кислорода оксигемоглобин распадается на гемоглобин и кислород. Последний диффундирует в клетку и потребляется на окислительные процессы. Там же гемоглобин присоединяет углекислый газ и образуется *карбогемоглобин*, который переносится в легкие и выделяется во внешнюю среду.

Продолжительность жизни эритроцитов около 3-4 месяцев, в среднем 110 дней. Полный обмен крови у человека происходит примерно в течение 200 дней.

### Лейкоциты

Лейкоциты (*leucos* – белый) в противоположность эритроцитам характеризуются наличием ядра и способностью к амебоидному движению. Они очень разнообразны как по морфологическим признакам, так и по физиологическим функциям.

Общее количество лейкоцитов в циркулирующей крови человека равно 6-8 тыс. в  $1 \text{ мм}^3$ . Следовательно, в среднем один лейкоцит приходится на 600-700 эритроцитов. Однако число лейкоцитов сильно колеблется под влиянием различных факторов. Так, принятие пищи и физическая работа вызывают его увеличение. В связи с этим изменение количества лейкоцитов в пределах от 3 тыс. до 12 тыс. в  $1 \text{ мм}^3$  крови принято считать нормальным. Дальнейшее их увеличение приводит к состоянию, которое называется *лейкоцитозом*. Ввиду

того, что последний может наблюдаться и при различных заболеваниях, различают лейкоцитоз физиологический и патологический. Последний более стоек, особенно при некоторых заболеваниях, и имеет большое диагностическое значение в клинике. Уменьшение количества лейкоцитов в крови называется *лейкопенией*; она наблюдается, например, при большой дозе ионизирующего облучения.

Лейкоциты делятся на две большие группы: гранулоциты, или зернистые лейкоциты, и агранулоциты, или незернистые лейкоциты.

**Гранулоциты** характеризуются: 1) неправильной формой ядра, которое обычно бывает дольчатым; 2) способностью к амебоидному движению; 3) высокой специализацией, то есть приспособленностью к выполнению определенной функции, и 4) неспособностью делиться. Все гранулоциты содержат в плазме специфически окрашивающуюся зернистость, которая заполняет почти всю клетку. В зависимости от того, какими веществами окрашивается зернистость, гранулоциты делятся на три группы: нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

*Нейтрофилы* в крови взрослого человека составляют 50-60% всех лейкоцитов; у новорожденных их меньше – около 50%. Это небольшие округлые клетки, диаметр их равен 9 мкм. Зернистость мелкая, едва заметная, слабо окрашивающаяся смесью кислых и основных красителей, то есть имеющая как бы нейтральную реакцию, поэтому эти клетки и получили свое название. Периферические части цитоплазмы зернистости не содержат. В нейтрофилах хорошо развита центросфера, в середине которой находятся две центриоли. Клеточный центр занимает центральное положение в клетке, смещая ядро к периферии.

В процессе развития нейтрофилов изменяется форма их ядра: в молодых клетках оно не сегментировано, но по мере специализации изгибается, а затем распадается на дольки, число которых доходит до 3-5, а иногда и больше. Чем старше клетка, тем более сегментировано ее ядро. Соответственно изменению формы ядра различают нейтрофилы юные, палочкоядерные и сегментоядерные. Попадая из кровеносных органов в кровеносное русло, нейтрофил продолжает дифференцироваться, поэтому в циркулирующей крови можно найти эти клетки с различным количеством долек в ядре. Дольки соединяются между собой очень тонкой перемычкой, которая не всегда видна.

Зернистость нейтрофилов представляет скопление лизосом, которые содержат гидролитические ферменты и отличаются особенно высоким содержанием кислой фосфатазы. С лизосомами связано фагоцитарная деятельность нейтрофилов (способность захватывать чужеродные тела). Активно перемещаясь при помощи псевдоподий, нейтрофилы выходят из сосудов и скапливаются в очагах воспаления, т.е. в местах распада тканей и скопления бактерий. При столкновении с бактерией нейтрофил захватывает ее, и бактерия подвергается расщепляющему действию ферментов лизисом. Через короткое время после этого погибает и сам нейтрофил. Обеззараживая таким образом очаг воспаления, эти клетки имеют большое защитное значение.

На способность клеток захватывать инородные тела, попадающие в организм, впервые обратил внимание И.И. Мечников, который и назвал эти клетки фагоцитами (phagos – пожирающий и cytos – клетка), т.е. пожирателями. Нейтрофилы относятся к малым фагоцитам и называются микрофагами.

*Эозинофилы* по размерам несколько больше нейтрофилов: их диаметр равен 10-12 мкм. Количество этих клеток в крови очень незначительно: у человека они составляют всего лишь 3-5% всех лейкоцитов. Зернистость их цитоплазмы крупная, красится кислыми красителями. Ядро дольчатое и расположено эксцентрично. Клетки амебоидно передвигаются, но бактерий не захватывают.

Функциональное значение эозинофилов остается невыясненным, хотя установлено, что при некоторых заболеваниях (гельминтозы, скарлатина) их количество в крови увеличивается. Предполагают, что они способны обезвреживать токсины.

*Базофилы* имеют диаметр 8-10 мкм. В крови этих клеток еще меньше, чем эозинофилов: у человека они составляют всего лишь от 0,5 до 1% всех лейкоцитов.

Зернистость цитоплазмы у базофилов очень крупная и сильно окрашивается основными красителями. Ядро занимает в клетке центральное положение, окрашивается слабо и поэтому резко контрастирует с темноокрашенной зернистостью цитоплазмы.

Полагают, что базофилы содействуют регуляции свертывания крови и проницаемости сосудов, благодаря наличию в них гепарина.

*Незернистые лейкоциты*, или *агранулоциты*, делятся на лимфоциты и моноциты. Объединение этих двух форм в одну группу производится главным образом по отсутствию специфической зернистости в их цитоплазме. Кроме того, и те и другие обладают меньшей, чем у зернистых лейкоцитов, специализацией. Последнее особенно относится к моноцитам, которые даже сохраняют способность к делению.

*Лимфоциты* имеют резко выраженную базофильную цитоплазму и очень интенсивно окрашивающееся ядро. Величина их у человека колеблется от 7 до 10 мкм в диаметре. Соответственно этому различают малые, средние и большие лимфоциты.

Малые и средние лимфоциты имеют круглое ядро, которое окрашивается настолько интенсивно, что структуры ни его, ни ядрышек обнаружить нельзя. Относительное количество цитоплазмы невелико: она окружает ядро узким слоем и в малых лимфоцитах едва заметна.

Большие лимфоциты имеют ядро, окрашивающееся слабее; иногда оно бобовидной формы, если вдавлено с той стороны, где расположен клеточный центр.

В крови взрослого человека лимфоциты составляют 25-35% всех лейкоцитов, а у новорожденных и эмбрионов они являются преобладающей формой: количество их достигает 60%.

При раздражении, например, при воспалительном процессе, лимфоциты выходят из кровеносных сосудов в соединительную ткань. Они перемещаются медленнее нейтрофилов и поэтому позднее них скапливаются в очагах воспаления. Здесь лимфоциты увеличиваются в размерах и превращаются в крупные фагоциты – макрофаги. Пожирая остатки мертвых клеток и чужеродные тела, они очищают воспаленное место. Следовательно, вместе с нейтрофилами лимфоциты несут в организме защитную функцию.

*Моноциты* – самые крупные клетки крови: их диаметр колеблется от 12 до 20 мкм. В крови человека они составляют 5-8% всех лейкоцитов.

Моноциты – это неспециализированные подвижные клетки. При воспалительных процессах они выселяются через стенки сосудов в соединительную ткань, где превращаются в активных макрофагов, пожирающих мелкие инородные тела и некротические (nekros – мертвый) остатки.

Сравнительное исследование клеточных элементов крови показывает, что лимфоциты и моноциты менее разнообразны, чем гранулоциты, и у всех позвоночных не специализированы.

Состав крови очень тонко и правильно отражает состояние обмена веществ.

Анализ крови имеет большое практическое значение для определения состояния организма. В сочетании с другими клиническими показателями он играет существенную роль в диагностике заболеваний. Особое значение при анализе крови придается относительному количеству разных форм лейкоцитов, которая получила название *лейкоцитарной формулы*. У здорового человека последняя выражается в следующем виде:

Базофилы	0,5-1%
Эозинофилы	3-5%
Нейтрофилы	50-60%
Лимфоциты	25-35%
Моноциты	5-8%

### **Кровяные пластинки**

Кровяные пластинки – это маленькие тельца неправильной формы. Количество их подвержено большим колебаниям: в 1 мм<sup>3</sup> крови от 200 тыс. до 400 тыс.

Непостоянство формы и резкие колебания количества кровяных пластинок объясняются их высокой чувствительностью к изменяющимся условиям среды. Основная функция тромбоцитов – участие в свертывании крови. Продолжительность жизни кровяных пластинок 5-8 дней.

### **Кроветворение**

Продолжительность жизни форменных элементов крови очень невелика, поэтому ежедневно часть клеток погибает и замещается новыми. Можно считать, что в кровеносном русле человека ежедневно гибнет в среднем 1/130 часть всех эритроцитов, что приводит к полному обновлению их примерно в течение четырех месяцев. В большем или меньшем количестве происходит

ежедневная убыль и лейкоцитов. Установить точно продолжительность существования их очень трудно, тем более, что она подвержена значительным колебаниям. Выселяясь из сосудов в соединительную ткань, лейкоциты могут прожить различное время в зависимости от условий, в которые попадают. Так, в очаге воспаления они быстро погибают, тогда, как в других условиях могут жить в течение 12-15 дней.

Однако при нормальном состоянии здоровья общее количество функционирующих клеток изменяется очень незначительно, так как убыль их непрерывно восполняется. Замещение погибших эритроцитов и лейкоцитов происходит благодаря процессу кроветворения. Последний имеет место в течение всей жизни, но во взрослом организме, когда происходит ежедневное пополнение форменных элементов крови, существенно отличается от кроветворения эмбрионального, при котором кровь развивается как ткань.

**Эмбриональное кроветворение** характеризуется тем, что вместе с развитием крови происходит и формирование сосудистой системы. Процесс кроветворения начинается в стенке желточного мешка, а несколько позднее переходит в тело зародыша. В участках, где возникает этот процесс, клетки мезенхимы группируются, утрачивают типичную отростчатую форму и округляются. Такие скопления получили название кровяных островков.

В кровяных островках между клетками постепенно накапливается тканевая жидкость, которая раздвигает их. Часть клеток, расположенная по периферии островков, уплощается и превращается в зачаток будущей стенки сосуда, внутри которого образуется полость. Другая часть остается в этой полости и превращается в первичные кровяные клетки – *гемоцитобласты* (haema – кровь, cytos – клетка, blastos – зачаток). Последние отличаются резкой базофилией цитоплазмы и способностью к амебоидному движению. Они митотически делятся и увеличиваются в количестве. Число островков быстро растет, и они принимают вид коротких трубок, которые в конце концов сливаются в общую сосудистую систему.

При эмбриональном кроветворении развитие форменных элементов крови начинается с образования эритроцитов, которое происходит в сосудах стенки желточного мешка. Развитие лейкоцитов происходит позднее, когда функция кроветворения переходит к печени.

Образование эритроцитов начинается с накопления гемоглобина в гемоцитобластах. Этот процесс происходит только в части гемоцитобластов, тогда как остальные продолжают увеличиваться в количестве путем деления и остаются в недифференцированном состоянии. Гемоцитобласты с гемоглобином называют *первичным эритробластом*. Эта клетка сохраняет еще способность к делению и продолжает размножаться. Постепенно количество гемоглобина в цитоплазме увеличивается, ядро распадается, и эритробласт превращается в *первичный эритроцит*. Это большая, очень изменчивой формы клетка, содержащая остатки ядра. В таком виде она становится функционирующим элементом эмбриональной крови.

Образование первичных эритроцитов заканчивается на ранних стадиях развития зародыша; функционируют они только в первой половине внутриутробной жизни.

Еще до гибели первичных эритроцитов в сосудах желточного мешка начинается образование из гемоцитобластов *вторичных эритробластов*, которые превращаются во вторичные эритроциты. Процесс развития последних протекает более медленно, они меньше первичных эритроцитов и по внешнему виду мало чем отличаются от эритроцитов взрослого организма.

После атрофии желточного мешка кроветворение переходит в печень, где совершается вне сосудов. Источником образования эритроцитов являются те же гемоцитобласты. К концу утробной жизни окончательным местом кроветворения становится красный костный мозг, в котором развитие кровяных клеток происходит тоже вне сосудов.

Развитие лейкоцитов в эмбриональном периоде начинается с образования гранулоцитов сначала в печени, а затем в костном мозге.

**Кроветворение во взрослом организме** млекопитающих и человека протекает значительно медленнее, чем у эмбриона. Эритроциты и гранулоциты развиваются в красном костном мозге, лимфоциты – в лимфоидной ткани лимфатических узлов.

Образующиеся при делении гемоцитобластов клетки отличаются более мелкими размерами. Такие клетки называются эритробластами. Они размножаются и накапливают гемоглобин.

Часть эритробластов продолжает делиться, и они становятся меньше. Те, которые по размерам приближаются к зрелому эритроциту и содержат достаточное количество гемоглобина, называются нормобластами. Другая часть остается как запас для образования следующих поколений нормобластов. Нормобласты некоторое время еще делятся, но затем эту способность теряют; они утрачивают ядро и становятся зрелыми безъядерными эритроцитами.

Кровяные клетки все время делятся, поэтому, несмотря на то что часть их продолжает дифференцироваться и специализируется, количество их на каждой стадии не уменьшается.

Таким образом, развитие эритроцитов у эмбриона совершается значительно более укороченным путем. С возрастом процесс кроветворения протекает все медленнее и дает более специализированные клетки (с возрастающим количеством гемоглобина), чем у зародышей. Таким же укороченным путем идет и первоначальное развитие лейкоцитов.

Развитие гранулоцитов во взрослом организме происходит тоже в красном костном мозге. Источником для их образования служат гемоцитобласты. Гемоцитобласты, развивающиеся в гранулоциты, называются *миелоцитами*. Они дифференцируются в трех направлениях, соответственно трем формам зрелых гранулоцитов, и называются *миелоцитами специальными, оксифильными и базофильными*.

Начальные стадии развития миелоцитов называются *промиелоцитами*, а позднее – *метамиелоцитами*. Последние по мере дифференцировки превращаются в зрелые гранулоциты.

Миелоциты делятся и увеличиваются в количестве. Одновременно с размножением происходит специальная дифференцировка цитоплазмы, которая в конечном итоге приводит к образованию зернистости, специфической для одной из трех форм гранулоцитов.

Развитие лимфоцитов у человека и млекопитающих локализовано в определенных участках – в лимфатических узлах.

Лимфоциты развиваются из гемоцитобластов, которые делятся и дают начало средним и большим лимфоцитам; малые же образуются в результате их деления. В крови циркулируют только средние и малые лимфоциты; большие остаются в лимфатических узлах, где вместе со средними составляют резерв для образования лимфоцитов, циркулирующих в крови.

Моноциты развиваются как из гемоцитобластов красного костного мозга, так и из клеток соединительной ткани.

В костном мозге развиваются гигантские клетки – *мегакариоциты*. Во взрослом организме они встречаются часто и в селезенке. Образуются эти клетки из гемоцитобластов, ядра которых делятся без деления цитоплазмы. К размножению мегакариоциты, по-видимому, не способны. Эти клетки легко разрушаются; считают, что отделяющиеся от них небольшие участки цитоплазмы представляют кровяные пластинки.

Несмотря на ограничение очагов кроветворения, все клеточные элементы крови развиваются из гемоцитобластов, которые происходят из мезенхимы. Последняя служит источником образования, как элементов крови, так и всех клеток соединительной ткани.

Общность происхождения всех форменных элементов крови из гемоцитобластов общепризнанна. Но существуют разногласия о генетическом родстве первичных гемоцитобластов, из которых развиваются форменные элементы. Существует несколько теорий кроветворения, из которых наиболее распространены унитарная и дуалистическая.

Унитарная теория родоначальником всех клеточных форм крови считает единую клетку – гемоцитобласт. Его дифференцировка в различных направлениях определяется условиями, существующими в тканях.

Дуалистическая теория утверждает, что зернистые и незернистые клеточные элементы крови развиваются из двух различных исходных форм: лимфобласта и миелобласта (производных гемоцитобластов).

### **Лимфа**

Лимфа состоит из жидкой плазмы, которая близка по составу к кровяной, и взвешенных в ней клеток, главным образом, незернистых лейкоцитов, среди которых преобладают большие и средние лимфоциты, а также моноциты. Как и кровь, лимфа протекает по сосудам. Последние образуют лимфатическую систему, капилляры которой слепо оканчиваются в соединительной

ткани. Через стенку капилляров тканевая жидкость из тканей попадает в лимфатические сосуды, а затем в крупные вены тела.

Обогащение лимфы клеточными элементами происходит в лимфатических узлах, которые обычно располагаются группами по ходу крупных сосудов.

Кровь, лимфа и тканевая жидкость составляют внутреннюю среду организма.

### Тест

1. Какова общая характерная особенность тканей внутренней среды?:
  - а) клетки плотно прилегают друг к другу;
  - б) клетки не образуют сплошного пласта;
  - в) отсутствие промежуточного вещества;
  - г) клетки полярны.
2. Каков источник эмбрионального развития крови?:
  - а) внезародышевая энтодерма;
  - б) эктодерма;
  - в) мезенхима;
  - г) париетальный листок мезодермы.
3. Какой процент от веса тела человека составляет кровь?:
  - а) 8-9,5%;
  - б) 6-7,5%;
  - в) 9,5-10%;
  - г) 7-7,5%.
4. Сколько процентов воды содержится в плазме крови?:
  - а) 80%;
  - б) 85%;
  - в) 90%;
  - г) 95%.
5. Какие функции выполняет плазма крови?:
  - а) перенос кислорода;
  - б) перенос питательных веществ и участие в свертывании крови;
  - в) вынос углекислоты;
  - г) переваривание инородных частиц.
6. Что такое гемофилия?:
  - а) усиленная свертываемость крови;
  - б) увеличенная скорость оседания эритроцитов;
  - в) уменьшенная скорость оседания эритроцитов;
  - г) неспособность свертывания крови.



7. Каким млекопитающим характерна округлая форма эритроцитов?:
- человеку;
  - земноводным;
  - рыбам;
  - млекопитающим.
8. Какое число эритроцитов в  $1\text{мм}^3$  крови у мужчин?:
- 4,5-5,5 млн.;
  - 4,0-4,5 млн.;
  - 5-5,5 млн.;
  - 5-6,5 млн.
9. Какое число эритроцитов в  $1\text{мм}^3$  крови у женщин?:
- 5-5,5 млн.;
  - 4,5-5,5 млн.;
  - 5-5,5 млн.;
  - 5-6,5 млн.
10. Какое суммарное количество гемоглобина содержится в эритроцитах человека?:
- 700 г;
  - 750 г;
  - 800 г;
  - 850 г.
11. Какое явление называют гемолизом?:
- уменьшение гемоглобина в эритроцитах;
  - выход гемоглобина в плазму крови;
  - увеличение гемоглобина в эритроцитах;
  - изменение окраски гемоглобина.
12. Какую функцию выполняют эритроциты?:
- защитную;
  - выносят продукты распада;
  - разносят кислород и выносят углекислый газ;
  - захватывают инородные частицы.
13. Какое число лейкоцитов в норме  $1\text{мм}^3$  крови человека?:
- 68 тыс.;
  - 12-14 тыс.;
  - 200-400 шт.;
  - 1-2 тыс.
14. Какое процентное содержание нейтрофилов в крови человека?:
- 3-5%;

- б) 0,5-1%;
- в) 50-60%;
- г) 25-35%.

15. Какая основная функция нейтрофилов?:

- а) транспортная;
- б) трофическая;
- в) защитная;
- г) выделительная.

16. Какое процентное содержание эозинофилов в крови человека?:

- а) 50-60%;
- б) 0,5-1%;
- в) 25-35%;
- г) 3-5%;
- д) 5-8%.

17. Какое процентное содержание базофилов в крови человека?:

- а) 25-35%;
- б) 1-2%;
- в) 0,5-1%;
- г) 5-8%;
- д) 10-15%.

18. Какую функцию выполняют лимфоциты?:

- а) трофическую;
- б) транспортную;
- в) защитную;
- г) выделительную.

19. Какой процент лимфоцитов в крови человека?:

- а) 25-35%;
- б) 5-8%;
- в) 0,5-1%;
- г) 50-60%.

20. Что такое лейкоцитарная формула?:

- а) это относительное количество клеток крови;
- б) это относительное количество разных форм лейкоцитов;
- в) это количество всех форм лейкоцитов в крови;
- г) это относительное количество всех клеток крови за исключением тромбоцитов.

21. Какова в норме продолжительность жизни лейкоцитов?:

- а) около 4 месяцев;

- б) около 30 дней;
- в) 12-15 дней;
- г) 2-5 дней.

22. Какова продолжительность жизни эритроцитов?:

- а) 1-2 месяца;
- б) 5-6 месяцев;
- в) 2-3 месяца;
- г) 3-4 месяца.

23. Чем отличается эмбриональное кроветворение от кроветворения во взрослом состоянии?:

- а) протекает медленнее;
- б) образуются клетки крови и формируются кровеносные сосуды;
- в) образуются только клетки крови;
- г) клетки крови образуются вне сосудов.

24. Где начинается процесс эмбрионального кроветворения?:

- а) в печени;
- б) в красном костном мозге;
- в) в стенке желточного мешка;
- г) в трофобласте.

25. Где происходит обогащение лимфы клеточными элементами?:

- а) в печени;
- б) в лимфатических узлах;
- в) в красном костном мозге;
- г) в селезенке.

## **СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ**

В организме высших животных собственно соединительная ткань занимает значительный объем. Она сопровождает кровеносные сосуды вплоть до капилляров, всегда подстилает эпителиальную ткань, заполняет промежутки между органами и тканями в органах. Соединительная ткань является средой, через которую осуществляется внутренний обмен веществ. Вместе с кровью она составляет единую систему трофического и защитного значения. В оболочках органов эта ткань приобретает еще и механическую функцию.

Гистологическая структура ткани тесно связана с преобладанием той или иной ее функции. В тканях преимущественно трофического значения очень много клеток, тогда как механические элементы промежуточного вещества развиты слабо. И, наоборот, в ткани опорного значения сильно развиты механические образования, количество клеток относительно невелико. Соответственно этому различают несколько видов собственно соединитель-

ной ткани: ретикулярную, с преобладанием клеток, рыхлую соединительную ткань, или неоформленную, в которой примерно одинаково развиты клеточные элементы и механические образования, и, наконец, плотную, или оформленную, соединительную ткань, состоящую преимущественно из механических образований с незначительным числом клеточных форм.

Механические элементы, обеспечивающие прочность соединительной ткани, очень разнообразны и развиты исключительно в промежуточном веществе. Структура последнего, наличие в нем различных волокон и их расположение (ориентированное или беспорядочное) в значительной степени определяют строение ткани.

Клеточный состав соединительной ткани очень разнообразен. Это относится как к количеству, так и к характеру клеток, что особенно проявляется в рыхлой соединительной ткани, на примере которой целесообразнее всего с ними ознакомиться.

### **Промежуточное вещество**

Промежуточное вещество соединительной ткани позвоночных состоит из большого количества различных волокон и основного аморфного вещества.

Волокна имеют значение механических приспособлений, обеспечивающих ткани определенную прочность и эластичность. Различают три вида волокон: коллагеновые, эластические и ретикулярные.

*Коллагеновые волокна* обладают большой прочностью на разрыв при растяжении и составляют механическую основу соединительной ткани. Коллагеновые волокна не ветвятся, в плотной соединительной ткани они собраны в правильные пучки, в рыхлой – располагаются в разных направлениях. На свежих препаратах они, как правило, не видны, так как очень слабо преломляют свет. При разваривании ткани волокна сначала набухают, а затем растворяются и переходят в клей. На этом основано получение столярного клея из кожи животных и других частей тела, богатых коллагеновыми волокнами.

*Эластические волокна* в противоположность коллагеновым обладают меньшей прочностью, но зато очень упруги, легко растягиваются. Эластические волокна тонки, ветвисты и сильно преломляют свет, вследствие чего хорошо видны на живых препаратах в форме блестящих нитей. При большом скоплении эластических волокон возникает характерная для них желтая окраска.

*Ретикулярные волокна* простыми методами обработки выявляются плохо. Волокна эти очень тонки, коротки, при большом скоплении образуют нежную густую сетку, откуда и получили свое название (*reticulum* – сетка). Особого развития они достигают в соединительной ткани, богатой клетками, где, по-видимому, служат той механической основой, по которой перемещаются клетки.

Основное аморфное вещество, в котором располагаются волокна соединительной ткани, кажется однородным. Однако при сильной прокраске

обнаруживается, что оно состоит из очень тонких пластинок, между которыми и проходят волокна. Количество аморфного вещества в ткани различно: чем богаче она клеточными элементами, тем его меньше и наоборот.

### **Рыхлая соединительная ткань**

Рыхлая соединительная ткань характеризуется большим количеством эластических и коллагеновых волокон, которые идут в самых различных направлениях. Между ними и пластинками аморфного вещества размещаются клетки: фибробласты, гистиоциты, адвенцитиальные, менее постоянные жировые, пигментные, плазматические и разные виды лейкоцитов. Клеточный состав ткани непостоянен, что обуславливается, во-первых, неодинаковым происхождением клеток, часть которых развивается из соединительной ткани, а часть попадает из кровеносного русла; во-вторых, непрерывным развитием клеток, вследствие чего они могут быть на различных стадиях дифференцировки; в-третьих, изменением количественного состава клеток в очагах воспаления.

*Фибробласт* (fibra – волокно, blastos – зачаток) – основная клеточная форма соединительной ткани, встречается во всех ее видах. Это большая вытянутая клетка с длинными отростками, очень неясно контурированная.

В фибробласте резко очерчена внутренняя зернистая эндоплазма, которая окружает ядро. Периферическая эктоплазма гомогенна и очень слабо окрашивается красителями. На препаратах она видна плохо и вообще может быть обнаружена только при специальной обработке. Относительное количество эндо- и эктоплазмы в разных клетках неодинаково, что определяется главным образом возрастом фибробласта, а также функциональным состоянием и видом животного.

Ядро фибробласта обычно имеет правильную овальную форму, иногда оно слегка вогнуто с несколькими ядрышками.

Фибробласты сохраняют способность к делению, хотя продолжительность их жизни ограничена. По мере дифференцировки, выражающейся в увеличении эктоплазмы, клетка постепенно стареет и перестает размножаться. В таком специализированном состоянии она называется *фиброцитом*.

В нормальных условиях фибробласты принимают участие в образовании промежуточного вещества соединительной ткани. В патологических случаях, например при ранениях, они образуют рубцовую ткань. Если в организм проникает инородное тело, фибробласты принимают участие в обволакивании его и изоляции от окружающих тканей.

*Гистиоцит* тоже постоянная клеточная форма соединительной ткани. Он легко отличается от фибробласта резко очерченными контурами. Характерная особенность его заключается в изменчивости формы: это то удлиненная клетка, то неправильной формы с небольшими округлыми отростками. Ядро имеет неправильную форму, содержит одно или несколько ядрышек.

Благодаря непостоянству формы и разнообразию физиологических свойств гистиоциты получили большое количество названий: полибласты, блуждающие клетки в покое, нефрофагоциты и др. Все эти названия относят-

ся к одной и той же форме, сильно изменяющиеся в зависимости от тех условий, в которых она находится.

При воспалительном процессе в организме гистиоциты активно перемещаются к очагу воспаления из соседних участков соединительной ткани. Это свойство делается в известных условиях подвижными клетками послужило основанием для того, чтобы назвать гистиоциты блуждающими клетками в покое. В очаге воспаления они увеличиваются в размерах, приобретают способность заглатывать отмершие клетки и участки тканей. Здесь они превращаются в макрофаги, которые не отличаются от макрофагов, развивающихся из клеточных элементов крови.

Весьма важное свойство гистиоцитов – способность захватывать инородные частицы, попадающие в окружающую их среду. Так, при введении в организм краски она через некоторое время забивает цитоплазму гистиоцитов, а тканевая жидкость оказывается от нее очищенной. Захватывая инородные частицы, гистиоциты обезвреживают внутреннюю среду организма и могут, поэтому рассматриваться как выделительные клетки. Это свойство дало основание называть их нефрофагоцитами (*nephros* – почка).

Развиваться гистиоциты могут из ретикулярной ткани, а также из лимфоцитов и моноцитов, попадающих из крови. Благодаря такому разнообразному происхождению они имеют весьма различную форму и часто называются поэтому полибластами.

Как и фибробласты, гистиоциты находятся в соединительной ткани на разных стадиях развития. Более молодые из них отличаются меньшими размерами и, кроме того, сохраняют способность к митотическому делению.

*Адвенцитиальные клетки* обычно сильно удлинены, имеют тонкие, но короткие отростки и интенсивно окрашивающееся ядро. По меньшим размерам ядра они легко отличаются от фибробластов, с которыми сходны по форме. Располагаются эти клетки по ходу капилляров, около эндотелия сосудов.

Адвенцитиальные клетки вместе с молодыми фибробластами и элементами ретикулярной ткани представляют собой малодифференцированные клетки соединительной ткани, которые в зависимости от условий могут развиваться в разных направлениях. Эти клетки служат источником для образования различных клеточных форм собственно соединительной ткани, сухожилий, хряща и т.д.

*Жировые клетки* не являются специализированными, и их следует рассматривать как некоторое функциональное состояние малодифференцированных клеток соединительной ткани. При усиленном питании жир может накапливаться в цитоплазме, адвенцитиальных клеток, гистиоцитов и т.д. Он появляется в цитоплазме в виде мелких капель, которые постепенно занимают центральную часть клетки, оттесняя к ее стенке ядро и цитоплазму.

Количество жира в клетках непостоянно. Оно уменьшается при голодании, так как жир потребляется организмом, и увеличивается при усиленном питании. В последнем случае жировых накоплений в клетке так много, что они приобретают вид жировой капли, окруженной тонким слоем цито-

плазмы. Такие сильно измененные клетки образуют жировые дольки, иногда больших размеров. Жировые участки в организме широко распространены и обнаруживаются в подкожной клетчатке, в сальнике, брыжейке и других местах. Основное значение их заключается в сохранении запасов питательного материала. У животных, впадающих в спячку, есть особые жировые тела, за счет которых совершается их питание зимой.

В соединительной части кожи жировые дольки образуют прослойку, называемую жировой клетчаткой. Последняя уменьшает теплоотдачу организма. Кроме того, жировая клетчатка имеет механическое значение как мягкая прокладка, особенно в местах, подвергающихся сильному трению и давлению (ладонь, подошва).

*Пигментные клетки* у высших позвоночных и человека встречаются только в некоторых участках кожи – околоанальном, в сосках; в большом количестве они имеются в радужине и сосудистой оболочке глаза.

*Плазматические клетки* имеют округлую, иногда многоугольную форму. Ядро в клетке расположено эксцентрично. В цитоплазме сильно развит гранулярный эндоплазматический ретикулум, что свидетельствует об активном синтезе белка в клетке. Установлено, что плазматические клетки выделяют белок  $\gamma$ -глобулин; усиленное образование этого белка плазматическими клетками является защитной реакцией организма на проникновение в него чужеродного белка.

Помимо описанных клеток, в рыхлой соединительной ткани попадают лейкоциты, выселяющиеся в нее через стенку кровеносных сосудов. Чаще всего встречаются лимфоциты и нейтрофилы. Особенно много этих клеток в местах воспаления.

Все виды соединительной ткани, в том числе и рыхлая, развиваются из мезенхимы. В местах развития рыхлой соединительной ткани наблюдается митотическое деление ядер и увеличение мезенхимных участков. Между клетками скапливается тканевая жидкость. Наряду с клетками, отростки которых остаются в контакте, в тканевой жидкости появляются свободные подвижные клетки, дифференцирующиеся в гистиоциты. В результате продолжающегося разрастания мезенхимы она становится более рыхлой, в ее промежуточном веществе появляются тонкие волокна – преколлагеновые. Эти преколлагеновые волокна объединяются в более толстые пучки и превращаются в типичные коллагеновые волокна.

Среди пучков коллагеновых волокон возникают эластические волокна, и промежуточное вещество мезенхимы постепенно превращается в промежуточное вещество соединительной ткани.

Одновременно с продолжающейся дифференцировкой промежуточного вещества клетки мезенхимы расходятся, их отростки удлиняются, и они превращаются в фибробласты.

В образовании промежуточного вещества соединительной ткани активная роль принадлежит фибробластам: от них непрерывно отделяется эктоплазма, которая превращается в пластинки аморфного вещества. В последнем появляются фибриллярные структуры, дифференцирующиеся потом в

коллагеновые и эластические волокна. Несомненно, что неясность контуров фибробласта объясняется тем, что его эктоплазматическая часть постепенно, без резких границ переходит в пластинки аморфного вещества.

### **Ретикулярная ткань**

Ретикулярная ткань входит в структуру печени, слизистых оболочек. Больше всего ее в кроветворных органах: красном костном мозге, лимфатических узлах, селезенке. Здесь она служит тем элементом, из которого развиваются клетки крови. Образование их начинается с того, что цитоплазматические участки с ядрами обособляются и превращаются в гемоцитобласты. Последние в зависимости от условий дифференцируются либо в эритроциты, либо в гранулоциты.

Ретикулярная ткань, как и мезенхима, имеет сетевидное строение и, до исследования в электронном микроскопе относилась к синцитиям. В цитоплазматических участках, составляющих ретикулярную ткань, расположены ядра, промежутки между ними заполнены тканевой жидкостью. Цитоплазма пронизана ретикулярными волокнами, которые составляют опорный остов ткани. Ядро округло-овальное, слабо окрашивающееся ядерными красителями. Участки цитоплазмы, содержащие ядра, при некоторых условиях могут отделяться и превращаться в свободные ретикулярные клетки.

Образование клеток из ретикулярной ткани происходит при воспалительных реакциях, когда обособившиеся ретикулярные участки преобразуются в макрофаги. При заживлении ран и образовании рубцовой ткани отделившиеся клетки становятся фибробластами. Способность ретикулярной ткани образовывать клетки, превращающиеся в зависимости от окружающих условий в разные клетки соединительной ткани, указывает на то, что она представляет ткань малодифференцированную.

Ко всему этому следует добавить еще одно свойство ретикулярной ткани, заключающееся в ее способности накапливать в цитоплазме твердые частицы, например, туши, серебра, краски и пр. и, подобно гистиоцитам, превращаться в клетки, захватывающие вредные вещества из внутренней среды организма. Таким же свойством обладает и эндотелий капилляров почек, надпочечников и многих других желез. Все элементы соединительной ткани, обладающими общими защитными свойствами, объединяют в единый аппарат, который называют ретикулоэндотелиальной системой. Последняя выполняет мощную защитную функцию в организме.

### **Кровь и рыхлая соединительная ткань как единая система**

Кровь и рыхлая соединительная ткань выступает как единая система особенно наглядно в процессах, происходящих при воспалении.

Попадание инородного тела в соединительную ткань или поражение ее всегда вызывает образование очага некроза – омертвевшего участка. Возникает воспалительный процесс, который начинается с появления в месте повреждения отека в результате скопления тканевой жидкости. Затем сюда выселяются клетки крови и соединительной ткани. Первыми на поражение или



проникновение инородных тел реагируют нейтрофилы. Они становятся очень подвижными. Активно проходят через стенку сосудов и, амeboидно передвигаясь, направляются к месту повреждения. Если с инородным телом попали бактерии, нейтрофилы захватывают их псевдоподиями и заключают в цитоплазму. Место воспаления, таким образом, обеззараживается.

Вслед за нейтрофилами из крови выселяются лимфоциты и моноциты. Лимфоциты претерпевают очень сильные изменения: они увеличиваются в размерах. Ядро их светлеет, и они превращаются в клетки, которые ничем не отличаются от моноцитов. Все моноциты, как выселившиеся из крови, так и образовавшиеся из лимфоцитов, становятся подвижными и превращаются в активных макрофагов. Такое же превращение испытывают и некоторые клетки соединительной ткани, как например гистиоциты, до того находившиеся в покое, а также клетки ретикулярной ткани. Это приводит к скоплению в очаге воспаления большого количества макрофагов различного происхождения. Они пожирают погибшие лейкоциты и остатки мертвых клеток. Таким образом, в то время как нейтрофилы обезвреживают очаг воспаления от бактерий, макрофаги очищают его от элементов разрушенной ткани. Пока рана не будет очищена, регенеративные процессы, приводящие к ее заживлению, не начинаются.

Если организм не может уничтожить инородное тело (например, в случае попадания пули), то регенеративные процессы приводят к образованию вокруг него плотной соединительнотканной капсулы, которая прочно изолирует это тело от окружающих тканей.

При ранениях развивается рубцовая ткань, заполняющая дефект.

И в том и в другом случае принимают участие фибробласты, постоянно находящиеся в соединительной ткани. Образование промежуточного вещества рубцовой ткани происходит так же, как и при развитии соединительной ткани.

### **Оформленная, или плотная, соединительная ткань**

Плотная, или оформленная, соединительная ткань имеет механическое значение. Преобладающим элементом в ней являются волокна, а количество клеток очень незначительно. От рыхлой соединительной ткани ее отличает и правильное расположение волокон. Плотная соединительная ткань составляет основу кожи, образует сухожилия и большую часть связок.

Основа кожи состоит главным образом из коллагеновых пучков, которые, правильно сплетаясь, образуют густую сеть. Именно эта часть кожи животных используется в кожевенном производстве. В петлях сети размещаются клетки, главным образом фиброциты и значительно реже гистиоциты.

Сухожилия, служат в организме для прикрепления мышц к костям и состоят из коллагеновых волокон. Среди них только в очень небольшом количестве проходят эластические волокна. Коллагеновые волокна располагаются правильными параллельными пучками всегда в том направлении, по которому происходит натяжение сухожилий. Между пучками волокон лежат клетки – фиброциты. Последние окружены аморфным веществом и образуют

правильные ряды. Пучки коллагеновых волокон, отделенные рядами фиброцитов, называются пучками 1-го порядка. Группы этих пучков, окруженные рыхлой соединительной тканью, образуют пучки 2-го порядка, которые объединяются в пучки 3-го порядка, и т.д. Все сухожилие в целом одето общей соединительнотканной оболочкой. Такое правильное пучковое строение характерно для сухожилия и имеет большое физиологическое значение, обуславливая его прочность на разрыв.

В прослойках соединительной ткани, которые отделяют пучки волокон, проходят кровеносные сосуды, питающие сухожилие, нервы, и находятся малодифференцированные элементы, за счет которых оно может восстанавливаться при повреждении.

Эластические связки состоят главным образом из эластических волокон. Как и в сухожилии, волокна лежат параллельно, но пучкового расположения не обнаруживают. Прослойки рыхлой соединительной ткани между волокнами прочно связывают их в единую ткань. Эластические связки обладают большой упругостью. В организме они имеются в тех органах, которые подвергаются периодическому расширению и где, следовательно, от связок требуется не только прочность, но также значительная упругость.

Эластические волокна желтого цвета, почему связки, в состав которых они входят нередко называются желтыми связками.

### Тест

1. Назовите разновидность ткани относящейся к собственно соединительной?:

- а) кровь;
- б) ретикулярная ткань;
- в) гладкомышечная ткань;
- г) эпителиальная ткань.

2. Назовите источники развития собственно соединительной ткани?:

- а) эктодерма;
- б) мезодерма;
- в) энтодерма;
- г) энтодерма и мезодерма.

3. Какой морфо-функциональный признак характерен для собственно соединительной ткани?:

- а) клетки образуют пласт;
- б) развиваются из энтодермы;
- в) выполняют функцию сокращения;
- г) содержат много межклеточного вещества.

4. Какие клетки характерны для собственно соединительной ткани?:

- а) остециты;
- б) хондроциты;

- в) гистиоциты;
- г) астроциты.

5. В состав каких органов входит плотная эластическая собственно соединительная ткань?:

- а) кожи;
- б) скелетных мышц;
- в) связок;
- г) хряща.

6. В состав каких органов входит плотная коллагеновая собственно соединительная ткань?:

- а) связок;
- б) скелетных мышц;
- в) хряща;
- г) сухожилий.

7. В состав каких органов входит ретикулярная ткань?:

- а) сосудов;
- б) красного костного мозга;
- в) желтого костного мозга;
- г) скелетных мышц.

8. Какие функции выполняют фибробласты?:

- а) фагоцитоз;
- б) образование антител;
- в) образование основного аморфного вещества;
- г) выведение вредных веществ.

9. Какие функции выполняют гистиоциты?:

- а) фагоцитоз;
- б) образование рубцовой ткани;
- в) образование основного аморфного вещества;
- г) продукция антител.

10. Определите функцию плазматических клеток?:

- а) продукция антител;
- б) фагоцитоз;
- в) образование межклеточного вещества;
- г) выведение вредных веществ.

11. Из каких клеток могут развиваться гистиоциты?:

- а) фибробластов и ретикулярных клеток;
- б) эритроцитов и моноцитов;
- в) лимфоцитов, моноцитов, ретикулярных клеток;

г) из лимфоцитов и фибробластов.

12. Где располагаются адвентициальные клетки?:

- а) по ходу капилляров;
- б) по ходу коллагеновых волокон;
- в) по ходу эластических волокон;
- г) в ретикулярной ткани.

13. Какие клетки первыми направляются к очагу воспаления?:

- а) лимфоциты;
- б) моноциты;
- в) нейтрофилы;
- г) базофилы.

14. Какая из собственно соединительных тканей имеет пучковое строение?:

- а) связки;
- б) основа кожи;
- в) рыхлая соединительная;
- г) сухожилия.

15. Какая собственно соединительная ткань имеет желтый цвет?:

- а) основа кожи;
- б) сухожилия;
- в) связки;
- г) ретикулярная.

## **ХРЯЩЕВАЯ ТКАНЬ**

Хрящевая ткань относится к скелетным тканям и в организме выполняет механическую функцию. Благодаря плотности промежуточного вещества хрящевая ткань достигает большой прочности. Кроме того, она обладает еще и эластичностью. Это обеспечивает более тесное соприкосновение друг с другом костей, концы которых покрыты хрящом.

Хрящ особенно широко распространен в теле низших позвоночных и в зародышах высших. У последних он образует хрящевой скелет, который только впоследствии замещается костным. Во взрослом организме человека хрящ покрывает суставные поверхности костей, из него состоят концы ребер, скелет трахеи, гортани, бронхов, ушной раковины.

Через плотное промежуточное вещество хрящевой ткани не проникают ни клеточные элементы соединительной ткани, ни кровеносные сосуды и нервы, и поэтому питание хряща осуществляется диффузно через *надхрящницу*, или *перихондр* (peri – кругом, chondros – хрящ). По структуре промежу-

точного вещества хрящевой ткани различают три вида хряща: гиалиновый, эластический и волокнистый.

### **Гиалиновый хрящ**

Гиалиновый хрящ распространен наиболее широко и представляет основной вид хрящевой ткани. Он тверд, упруг и полупрозрачен. Во взрослом организме млекопитающих он образует суставные поверхности, концы ребер, скелет трахей, бронхов и т. д.

Хрящевые клетки располагаются в особых полостях промежуточного вещества. В большинстве случаев они образуют группы, состоящие из трех – пяти клеток. Эти группы получили название *изогенных*, так как при развитии образуются в результате деления одной клетки. Форма хрящевых клеток довольно разнообразна: то они круглые, то слегка вытянутые – овальные, то угловатые, то дисковидные. Форма клеток зависит от состояния промежуточного вещества: в молодом хряще оно менее плотно и клетки имеют округлую форму; при старении оно уплотняется, клетки сдавливаются и становятся дисковидными и угловатыми. Электронномикроскопическими исследованиями показано, что поверхность хрящевых клеток не гладкая, она имеет зубчатый контур вследствие образования микроворсинок.

В большинстве случаев клетки в хряще одноядерные, изредка попадаются двоядерные. Ядро округлое, бедное хроматином. Каждая клетка окружена капсулой, которая, как выявлено в электронном микроскопе, образована тонкими фибриллами, концентрически расположенными вокруг клетки.

Промежуточное вещество неоднородно: в нем обнаруживаются тонкие волокна и аморфное вещество.

Волокна промежуточного вещества хрящевой ткани представлены очень тонкими коллагеновыми фибриллами, которые образуют сеть, неразличимую в световом микроскопе. Большую долю промежуточного вещества хрящевой ткани составляет аморфное вещество.

Своеобразные особенности хрящевой ткани, отличающие ее от других тканей, богатых волокнами, определяются химическими свойствами ее аморфного вещества. Оно состоит из протеинов и углеводов, которые образуют прочное соединение, называемое *хондромукоидом*. Неравномерное распределение хондромукоида и коллагеновых волокон обуславливает значительную прочность хряща.

Возрастные изменения хряща выражаются в накоплении известковых солей и происходит, как говорят, обызвествление. Старый хрящ становится хрупким и ломким. Обызвествлению обычно подвергаются хрящи дыхательного горла и гортани. Этот процесс начинается с глубоких слоев стареющего хряща, удаленных от источника питания – надхрящницы.

### **Эластический хрящ**

Эластический хрящ в основном построен так же, как гиалиновый. Клетки его окружены капсулами и образуют изогенные группы. Отличие заключается в том, что в его промежуточном веществе, помимо коллагеновых

фибриллей, по-видимому, сходных с фибриллами гиалинового хряща, проходят толстые эластические волокна. Эластический хрящ легко узнать по желтому цвету, характерному для его волокон. В отличие от гиалинового он менее прозрачен.

Из эластического хряща построена ушная раковина, некоторые хрящи гортани, например надгортанник, и др.

### **Волокнистый хрящ**

Волокнистый хрящ отличается от гиалинового тем, что коллагеновые волокна в промежуточном веществе собраны в пучки, в связи с чем он имеет ясно выраженное волокнистое строение.

Волокнистый хрящ занимает промежуточное положение между гиалиновым хрящом и оформленной соединительной тканью – сухожилиями. Без резких границ он переходит, с одной стороны, в гиалиновый хрящ, а с другой, - в оформленную соединительную ткань.

Волокнистый хрящ встречается в местах прикрепления сухожилий к костям, из волокнистого хряща построены межпозвоночные диски.

### **Надхрящница**

Надхрящница представляет тонкий поверхностный слой хрящевой ткани. В жизни хряща она играет большую роль, обеспечивая его рост и питание. Клетки надхрящницы сохраняют способность к митотическому делению. За счет их дифференцировки осуществляются рост хряща и его восстановление при повреждениях. Следовательно, образование хряща происходит за счет элементов, расположенных вне его.

Гиалиновый хрящ развивается, как и все виды соединительной ткани, из мезенхимы. Развитие начинается с уплотнения некоторых участков мезенхимы, возникающего в результате того, что мезенхимные клетки усиленно делятся и не расходятся. Появляющиеся уплотнения достаточно отчетливо обособляются от окружающей мезенхимы, они получили название скелетогенных участков. Одновременно со сближением клеток изменяются химические свойства омывающей их тканевой жидкости. В ней появляются вещества, близкие промежуточному веществу хряща (хондромукоиду), в котором позднее развиваются коллагеновые волокна. С этого момента намечаются уже две основные части хрящевой ткани: промежуточное вещество и клетки. Клетки продолжают размножаться, расти и сдавливают волокна, которые образуют уплотненные тонкие прослойки промежуточного вещества. На этой стадии развития эмбриональный хрящ очень сильно отличается от типичной хрящевой ткани. Во-первых, клетки в нем разбросаны поодиночке и не образуют еще типичных изогенных групп. Во-вторых, клеток так много, что их общий объем значительно превышает количество промежуточного вещества, которое преобладает в дифференцированном хряще.

Дальнейший рост и увеличение хрящевой закладки совершаются за счет окружающей ее мезенхимной ткани. Клетки мезенхимы делятся и, увеличиваясь в количестве, образуют уплотненный участок, в котором посте-

пенно дифференцируется промежуточное вещество (как в скелетогенном участке), а клетки становятся хрящевыми. При увеличении объема цитоплазмы в ходе превращения мезенхимной клетки в хрящевую гладкая поверхность клетки становится зубчатой. В цитоплазме развивается гранулярный эндоплазматический ретикулум и элементы пластинчатого комплекса, слабо развитые в недифференцированной клетке. Путем наложения на хрящевую закладку все новых и новых слоев молодой ткани происходит ее увеличение и рост хряща. Такой рост называется *аппозиционным*.

Наряду с аппозиционным ростом продолжается и рост внутри самой хрящевой закладки, что тоже приводит к разрастанию хряща.

Одновременно с дифференцировкой промежуточное вещество разрастается и раздвигает клетки. Последние к этому времени теряют отростки, но сохраняют еще способность к размножению. Каждая клетка путем деления дает несколько клеток, образующих изогенную группу. Именно вследствие роста внутрехрящевой закладки она превращается в типичный хрящ с характерным для него расположением клеток группами и разрастанием промежуточного вещества. Продолжающаяся дифференцировка последнего приводит к обособлению вокруг изогенных групп базофильных участков.

Рост хряща в тех частях скелета, где он остается в течение всей жизни, продолжается вместе с ростом организма и происходит за счет малодифференцированных клеток надхрящницы.

Развитие и рост эластического и волокнистого хрящей протекает так же, как гиалинового, но с той разницей, что в одном дополнительно образуются эластические волокна, а в другом – коллагеновые пучки.

### Тест

1. Как происходит питание хрящевой ткани?:
  - а) за счет кровеносных сосудов;
  - б) диффузно через надхрящницу;
  - в) диффузно и за счет кровеносных сосудов.
2. Что такое изогенная группа клеток?:
  - а) это клетки в зоне молодого хряща;
  - б) это клетки, образующиеся при делении фибробластов;
  - в) это группы из 3-5 клеток, образующиеся в результате деления одной клетки;
  - г) это группы из 6-7 клеток.
3. Какой хрящ полупрозрачен?:
  - а) волокнистый;
  - б) гиалиновый;
  - в) эластический;
  - г) волокнистый и гиалиновый.

4. Какие волокна входят в состав промежуточного вещества гиалиново-го хряща?:

- а) эластические;
- б) ретикулярные;
- в) коллагеновые;
- г) коллагеновые и эластические.

5. Что происходит в результате обызвествления хряща?:

- а) становится мягким;
- б) становится упругим;
- в) становится хрупким и ломким;
- г) становится мягким и упругим.

6. Какой хрящ имеет желтый цвет?:

- а) гиалиновый;
- б) эластический;
- в) гиалиновый и эластический;
- г) волокнистый.

7. Какие волокна входят в состав промежуточного вещества эластического хряща?:

- а) коллагеновые и ретикулярные;
- б) коллагеновые и эластические;
- в) ретикулярные и эластические;
- г) только эластические.

8. Чем отличается волокнистый хрящ от гиалинового?:

- а) в его составе есть эластические волокна;
- б) коллагеновые волокна собраны в пучки;
- в) коллагеновые волокна расположены поодиночке в виде сети;
- г) в его составе есть коллагеновые и эластические волокна.

9. Из какого зародышевого материала развивается хрящевая ткань?:

- а) эктодермы;
- б) мезенхимы;
- в) энтодермы;
- г) энтодермы и мезенхимы.

## КОСТНАЯ ТКАНЬ

Костная ткань – одна из самых твердых в организме, по плотности ее превосходит только эмаль зуба. Из этой ткани состоит скелет позвоночных. Вместе с хрящом она обуславливает форму и механическую устойчивость



тела. В черепной коробке, позвоночном канале, грудной клетке, тазе косная ткань несет защитную функцию.

В костной ткани, имеющей механическое значение, главную роль играет промежуточное вещество, которое придает ей твердость, соответствующую функциональному значению кости.

В промежуточном веществе косной ткани располагаются костные клетки – *остеоциты* (os – кость). Они имеют своеобразную звездчатую форму, обычно слегка вытянутую и уплощенную. Ядро остеоцитов округлое или овальное, иногда расположено в клетке эксцентрично. В цитоплазме молодых клеток обнаруживаются митохондрии типичной для них субмикроскопической структуры, элементы эндоплазматической сети. Наличие последней свидетельствует о том, что остеоциты могут еще быть активными клетками.

В сформировавшейся ткани остеоциты – клетки высокоспециализированные, утратившие способность к делению.

Вследствие большой плотности основного вещества каждая клетка располагается в особой полости, которая точно соответствует ее форме. От полостей отходят каналы, соединяющие их в общую систему. Отростки остеоцитов заходят в эти каналы и у некоторых животных, например у рыб, соприкасаются.

Участки промежуточного вещества, непосредственно прилежащие к костным полостям и их каналам, коллагеновых волокон не содержат и на препаратах окрашиваются интенсивнее, чем остальное промежуточное вещество. Создается впечатление наличия оболочки вокруг полостей и каналов. Эти участки получили название ружеймановских оболочек.

Промежуточное вещество костной ткани неоднородно и состоит из основного аморфного вещества и коллагеновых волокон. В зависимости от характера их расположения различают грубоволокнистую костную ткань и пластинчатую костную ткань.

### **Грубоволокнистая костная ткань**

Грубоволокнистая костная ткань характеризуется тем, что отдельные фибриллы или их пучки, имеющие неодинаковую толщину, располагаются в промежуточном веществе без всякого порядка, пересекаясь друг с другом в самых различных направлениях. Между ними беспорядочно разбросаны остеоциты. Из такой костной ткани построен скелет низших позвоночных и скелет зародышей высших. В процессе развития последних грубоволокнистая костная ткань постепенно замещается пластинчатой.

### **Пластинчатая костная ткань**

Пластинчатая костная ткань имеет более тонкое и сложное строение. Ее основу составляют костные пластинки, состоящие из плотных пучков коллагеновых фибрилл. Пучки имеют примерно одинаковую толщину и всегда идут в определенном направлении. Между пучками волокон располагаются остеоциты, сильно уплощенные и вытянутые. Характерная особенность пластинчатой костной ткани заключается в том, что фибриллы в двух

смежных пластинках имеют различное направление и располагаются под углом друг к другу. Часть фибрилл переходит из одной пластинки в другую, чем обуславливается их плотное соединение. Такой сложной структурой достигается большая прочность костей.

Химический анализ показывает, что промежуточное вещество состоит из органических и неорганических соединений. Последних по количеству значительно больше. Общий анализ костной ткани показывает, что в ее состав входят: вода – 50%, жир – 15,7%, другие органические вещества – 12,45%, соли – 21,85%.

Из неорганических соединений, не считая воды, наибольший процент составляют фосфорные и углекислые соли кальция, дающие сложные соединения – кристаллы оксиапатита. На электронных микрофотографиях кристаллы имеют вид игольчатых частиц, длина которых достигает 150 нм при толщине 1,5-7,5 нм. Размеры кристаллов с возрастом увеличиваются. Именно они и обуславливают твердость костной ткани. Кристаллы пронизывают все промежуточное вещество, оседая на коллагеновых фибриллах.

Если кость осторожно прокалить, то органические вещества сгорают и остаются неорганические соединения, хрупкие, но сохраняющие ее форму. При протравливании кости неорганическими кислотами кальциевые соли переходят в растворимое состояние, и остается основа, которая имеет форму и структуру кости. Такая декальцированная кость лишается твердости, легко гнется, и ее можно резать ножом.

С возрастом количество неорганических солей увеличивается, поэтому кости старых людей более хрупки и легче подвергаются переломам.

Микроскопическое строение промежуточного вещества костной ткани определяется расположением в нем коллагеновых фибрилл. Соответственно этому различают губчатое и плотное промежуточное вещество.

*Губчатое вещество* построено проще. Пластинки в нем образуют неодинаковой толщины перекладины, пересекающиеся между собой в различных направлениях. Расположение перекладин определяется механическими условиями: более толстые из них, состоящие из большого количества пластинок, располагаются так, что наибольшее давление падает на их ребра. При таком строении костного вещества достигается наибольшая прочность при наименьшем весе. Промежутки между перекладинами заполнены красным костным мозгом. Из губчатого вещества построены, например, эпифизы длинных трубчатых костей.

*Плотное вещество*, находящееся в диафизах трубчатых костей, имеет более сложное строение. Распределение пластинок здесь определяется направлением кровеносных сосудов, которые в большом количестве пронизывают кость и расположены главным образом по ее длине. Сосуды проходят в полостях, называемых *гаверсовыми каналами*. Вокруг последних костные пластинки располагаются правильными, все расширяющимися кругами, образуя как бы цилиндры, вставленные один в другой.

Вся система пластинок с гаверсовым каналом в середине называется *гаверсовой системой* или *остеоном*. Трубчатая кость, богато снабженная

кровеносными сосудами, состоит из большого количества плотно прилегающих друг к другу остеонов, которые располагаются вдоль ее длинной оси. В плоских костях остеоны идут параллельно их поверхности, а в телах позвонков перпендикулярно их оси.

Промежутки, остающиеся между остеонами, заполнены пластинками, которые получили название вставочных.

С наружной поверхности трубчатые кости охватываются системой наружных генеральных пластинок. Внутренние поверхности костных полостей выстилаются внутренними генеральными пластинками. Расположение генеральных пластинок, так же как и вставочных, не связано с кровеносными сосудами.

В костном веществе есть сосуды, не покрытые костными пластинками. Одни из них входят в кость через генеральные пластинки, другие соединяют гаверсовы каналы между собой, т.е. идут радиально.

Распределение губчатого и плотного вещества в различных костях не случайно и определяется функциональным значением кости, условиями давления, натяжения и т.д.

### **Надкостница**

Вся кость, за исключением суставных поверхностей, покрыта соединительной оболочкой – надкостницей, или периостом. Последняя играет большую роль, как в нормальной деятельности костей, так и в случаях их повреждения. Она состоит из двух слоев: внутреннего и наружного.

Внутренний слой надкостницы содержит коллагеновые и эластические волокна. Между ними лежат в большом количестве скелетогенные клетки, не утратившие способности развиваться в специальные костеобразовательные клетки – *остеобласты* (*os* – кость, *blastos* – зачаток). Особенно много таких клеток в периосте молодой растущей кости, где они, дифференцируясь, обеспечивают ее аппозиционный рост. Остеобласты – отростчатые клетки.

Местами от внутреннего слоя отходят пучки волокон, которые направляются в кость. В таких местах надкостницу трудно отделить от кости.

Наружный слой надкостницы более плотный. Он состоит из толстых пучков коллагеновых волокон, которые обуславливают его прочность. В этом слое проходят нервы и кровеносные сосуды. Отсюда они проникают в гаверсовы каналы и питают кость.

Со стороны внутренних генеральных пластинок кость выстлана тонкой соединительнотканной оболочкой – *эндостом*.

### **Костный мозг**

Полости всех костей эмбриона заполняет красный костный мозг – орган кроветворения. Он состоит из ретикулярной ткани, в петлях которой располагаются кровяные клетки, находящиеся на разных стадиях развития. После рождения ребенка красный костный мозг остается лишь в эпифизах трубчатых костей, в телах позвонков и в некоторых плоских костях. В остальных

местах он замещается желтым костным мозгом. Последний состоит из жировых клеток и в кроветворении не участвует.

### **Развитие костей**

Развитие костей происходит двумя способами: 1) из эмбриональной соединительной ткани (кости черепной крышки и лицевые); 2) на месте хряща (позвоночник, кости конечностей, основания черепа и др.). В первом случае кости называются соединительнотканными, во втором – хрящевыми. В обоих случаях сущность процесса развития остается одинаковой и источником образования костной ткани служит мезенхима.

Развитие кости из эмбриональной соединительной ткани начинается раньше, чем происходит закладка ее на месте хряща.

В области образования костной ткани клетки мезенхимы очень интенсивно делятся. Так как они не расходятся, образуется плотное скопление. Одновременно с усиленным размножением клеток между ними появляется студневидное вещество с очень тонкими волоконцами. Клетки сильно сдавливают волоконца. Последние вследствие этого располагаются так плотно, что превращаются в тонкие прослойки. Такой вид имеет первая закладка промежуточного вещества. Процесс образования волокон продолжается. Прослойки становятся толще, и теперь уже они начинают давить на клетки и раздвигать их. В это время в закладке ясно различаются промежуточное костное вещество и будущие остециты. В таком виде она уже отличается от окружающей мезенхимы и называется скелетогенной закладкой.

С момента образования в закладке остецитов и промежуточного вещества на ней оседают дифференцирующиеся из мезенхимы остеобласты, при участии которых образуется костное вещество. Цитоплазма остеобластов разделяется на наружный слой – эктоплазму и внутренний – эндоплазму. Первая превращается в промежуточное вещество кости. Вторая вместе с ядром или образует костную клетку, или дегенерирует, атрофируется. Промежуточное вещество закладки продолжает разрастаться, количество волокон в нем увеличивается, и они окружают остеобласты, как бы замуровывая их. Заключенные в промежуточное вещество, остеобласты постепенно теряют способность к делению и превращаются в остециты. Соответственно клеткам в промежуточном веществе образуются костные полости. Так как в процессе всего развития клетки остаются соединенными при помощи отростков, то и формирующиеся костные полости оказываются связанными каналами.

Костная закладка растет за счет непрекращающейся дифференцировки расположенных на ее поверхности остеобластов. Количество последних увеличивается частично вследствие размножения уже имеющихся, а главным образом благодаря присоединению новых, образующихся из мезенхимных клеток. В результате дифференцировки остеобластов к зачатку присоединяются все новые и новые слои промежуточного вещества.

Так закладываются отдельные костные островки. Разрастаясь, они соединяются между собой и образуют губчатую массу грубоволокнистой кос-

ти. Соединительная ткань, окружающая костную закладку, превращается в периост, в котором уже можно очень скоро различить наружный слой, состоящий из более грубых коллагеновых пучков, в внутренний, богатый мало дифференцированными элементами. В периост врастают кровеносные сосуды, которые сильно разрастаются, образуя густую сеть.

Грубоволокнистая костная ткань у высших позвоночных: в дальнейшем постепенно рассасывается и замещается пластинчатой. Эта перестройка происходит при одновременной деятельности двух видов клеток: разрушающих кость – *остеокластов* (*os* – кость, *klastos* – разбивать) и образующих ее – *остеобластов*. Остеокласты – это крупные многоядерные клетки с высоким содержанием в цитоплазме гидролитических ферментов.

Процесс перестройки грубоволокнистой костной ткани соединительнотканного происхождения протекает так же, как и при развитии кости на месте хряща.

Развитие кости на месте хряща протекает значительно сложнее, так как ему предшествует закладка как бы хрящевых моделей. Последние постепенно замещаются костной тканью, которая развивается так же, как в случае образования из соединительной ткани. Дифференцировка остеобластов приводит к образованию фибриллярного промежуточного вещества. При этом сначала возникает грубоволокнистая костная ткань, которая впоследствии замещается пластинчатой. Сложность процесса заключается в том, что параллельно с костеобразованием продолжается рост хряща и его разрушение.

Этот процесс удобнее всего проследить на длинной трубчатой кости, в хрящевой модели которой различают среднюю часть – *диафиз* и расширенные концы – *эпифизы*. Вся модель покрыта перихондром. Окостенение начинается в средней части диафиза. Здесь, в перихондре, появляются со стороны окружающей его мезенхимы остеобласты. Развитие костного вещества происходит описанным выше способом. Вокруг хряща оно образует кольцо, так называемую *костную манжетку*. Этот процесс отложения костного вещества, совершающийся в перихондре, называется перихондральным окостенением. Соединительнотканная оболочка, покрывающая молодую перихондральную кость, становится теперь уже периостом.

Манжетка растет и распространяется по поверхности хряща в направлении к обоим эпифизам. В это время к ней присоединяются новые слои костного вещества с периферических участков от периоста, в котором не прекращаются дифференцировка клеток и образование остеобластов. Накладывание этих слоев на поверхность манжетки приводит к росту кости в толщину.

На уровне образования манжетки начинаются изменения в хряще. В этом месте он оказывается изолированным от источника питательных веществ, так как покрыт теперь не надхрящницей, через которую они поступали, а молодой костной тканью. В связи с нарушением питания в хряще откладываются соли кальция и появляется так называемая точка обызвествления. Хрящевые клетки вакуолизируются, набухают и погибают. Через щели в перихондральной кости внутрь разрушающегося хряща проникает скелето-

генная ткань, которая состоит из остеобластов и клеток, разрушающих хрящ, – *хондрокластов*. Вместе с этой тканью врастают и кровеносные сосуды. Процесс рассасывания промежуточного вещества хряща и разрушения его клеток усиливается. Образуются полости, которые заполняются разрастающейся скелетогенной тканью и кровеносными сосудами. Разрушение хряща, начавшееся в центре диафиза, распространяется в направлении к обоим эпифизам.

Около участков разрушения в хряще сохраняются клетки, способные к делению. Но так как вновь образующиеся клетки сдавливаются прослойками обызвествляющегося хряща, они не могут свободно распределяться и располагаются продольными рядами. Появляются так называемые столбики хрящевых клеток – структура, типичная для разрушающегося хряща.

Остеобласты, вросшие через перихондральную кость, оседают на остатках еще не разрушившегося промежуточного вещества хряща. Начинается костеобразование внутри хряща, называемое эндохондральным окостенением.

Теперь в развивающейся костной закладке идут параллельно уже два процесса окостенения: *перихондральный* – на поверхности хрящевой модели и *эндохондральный* – внутри нее, на месте разрушающегося хряща.

Однако в таком виде костная ткань остается недолго. Сейчас же, как только появляется эндохондральная кость, начинают свою деятельность остеокласты. Они образуются из клеток скелетогенной ткани, врастающей в хрящ. Сначала это одноядерные клетки, затем при быстром делении ядер они становятся многоядерными и высокоспециализированными. Остеокласты разрушают молодую эндохондральную кость, начиная с середины диафиза, в направлении к обоим эпифизам. Происходит образование еще больших полостей. Заполняющая их ткань превращается в ретикулярную; в ней позднее появляются гемоцитобласты, и она превращается в первичный костный мозг.

Образующаяся кость не имеет строения, которым обладают кости взрослого организма. При наслоении костного вещества оно появляется то в форме пластинок, то в виде перекладин, характерных для грубоволокнистой костной ткани. Одновременно с увеличением массы костного вещества начинается его перестройка, связанная с частичным разрушением. В нем появляются остеокласты, которые располагаются вокруг кровеносных сосудов и разрушают кость. Возникают широкие каналы, заполняющиеся мезенхимой. После этого начинают свою деятельность остеобласты, которые развиваются из мезенхимных клеток, расположенных вокруг сосудов. Образующееся при их участии костное вещество имеет теперь правильное пластинчатое строение. Развитие первых пластинок определяется направлением кровеносных сосудов: молодые волокна вытягиваются по их ходу и определяют этим направление роста всего костного вещества. Вслед за первыми пластинками появляются следующие, которые наслаиваются концентрически вокруг кровеносного сосуда. Так формируется гаверсова система первой генерации.

На этом перестройка кости не прекращается. У человека она происходит на протяжении всей жизни, но особенно активен этот процесс до тридца-

тилетнего возраста. Перестройка связана, во-первых, с ростом костей, а во-вторых, с изменением механической нагрузки на них. С возрастом последняя меняется и структура костей перестраивается соответственно оказываемому на них давлению. Гаверсовы системы первой генерации частично разрушаются и заменяются системами второй, затем третьей генерации и т.д. Неразрушенные части этих систем более ранних генераций остаются между вновь образующимися остеонами в виде вставочных пластинок.

С начала нарастания костной манжетки на поверхность эпифизов в них происходят характерные изменения. Прежде всего, в этих участках перихондр перестраивается в периост. Затем в центре каждого эпифиза появляется точка обызвествления и начинается дегенерация хряща: его промежуточное вещество разрушается, а клетки набухают и погибают. Хрящевые клетки эпифиза на границе с диафизом уплотняются и располагаются правильными рядами, образуя колонки. Развивается хрящевая пластинка, клетки которой, обращенные в сторону эпифиза, сохраняют способность к делению. За счет их размножения пластинка не перестает расти. Это обуславливает рост всей кости в длину, почему пластинку и называют хрящевой пластинкой роста.

В точке обызвествления эпифиза начинается эндохондральное окостенение, которое идет в сторону эндохондрального окостенения диафиза. Распространение этих процессов навстречу друг другу приводит к постепенному сужению пластинки роста, которая, в конце концов, окостенеет, и рост трубчатых костей в длину прекращается. У человека это происходит к 20-25 годам.

Сосуды, врастающие в эпифиз, системой пластинок не облекаются, поэтому остеоны в нем не формируются, и он состоит из губчатой кости. Поверхностная часть эпифиза остается хрящевой и растет за счет размножения клеток перихондра. В дальнейшем она превращается в суставной хрящ.

Таким образом, костеобразование на месте хряща складывается из нескольких взаимосвязанных процессов: образования костной ткани, которое начинается с момента перихондрального окостенения и продолжается во взрослом организме; изменений, происходящих при этом в хряще; длительной перестройки кости. Все эти процессы имеют весьма существенное значение для формирования кости взрослого организма, и нарушение даже одного из них приводит к ненормальному ее росту.

Одно из решающих условий правильного костеобразования – нормальное питание. Особенно это относится к развивающемуся организму. Если в крови ребенка мало кальция и фосфора, процесс обызвествления основного вещества задерживается, растущая кость становится мягкой и при незначительном давлении легко искривляется. Существенное значение имеют витамины. Одни из них действуют непосредственно, другие – косвенно на рост и развитие кости. Так, при отсутствии в пище витамина D или недостаточном его количестве задерживается образование эндохондральной кости в диафизах длинных костей. Это приводит к очень сильному разрастанию хрящевой пластинки роста, вследствие чего в месте ее расположения легко происходит перелом. Отсутствие в пище витамина A вызывает сужение сосудов в надко-

стнице трубчатых костей. Это нарушает питание костеобразовательных клеток в хрящевой пластинке роста, и кости перестают расти. Существенную роль играет витамин С: при его отсутствии не образуются коллагеновые волокна, а следовательно, и костные пластинки.

Большое значение для нормального формирования костей имеет надкостница, через которую осуществляется их питание. При участии надкостницы происходит образование костного вещества в период роста кости и во время восстановительных процессов в ней.

Хорошо известно, что переломленные кости человека срастаются. Если умело свети их части, то восстановление происходит без дефекта. Оно объясняется частичной регенерацией, так как соединение кости осуществляется не за счет ее разрастания: в месте перелома начинается усиленное размножение клеток надкостницы; ее молодая ткань врастает между концами сломанной кости и соединяет их. В заполненное клетками надкостницы место проникают кровеносные сосуды и вслед за этим, начинается интенсивное костеобразование при участии остеобластов. Вновь образовавшаяся ткань отличается большой плотностью, хотя и не имеет остеонного строения.

Помимо описанной частичной регенерации, наблюдается и полная. Например, у хвостатых земноводных при восстановлении отрезанных конечностей развиваются и типичные для них кости.

### Тест

1. Что придает твердость костной ткани?:
  - а) костные клетки;
  - б) промежуточное вещество;
  - в) остеобласты;
  - г) остеобласты и остеоциты.
2. Какую форму имеют остеоциты?:
  - а) овальную;
  - б) веретеновидную;
  - в) звездчатую;
  - г) пирамидальную.
3. Как располагаются коллагеновые фибриллы в грубоволокнистой костной ткани?:
  - а) вдоль кровеносных сосудов;
  - б) в различных направлениях без видимого порядка;
  - в) в одном направлении;
  - г) в сторону наибольшего давления на кость.
4. В состав скелета каких животных входит грубоволокнистая костная ткань?:
  - а) низших позвоночных и зародышей высших позвоночных;
  - б) высших позвоночных;



- в) высших позвоночных и их зародышей;
- г) низших и высших позвоночных.

5. Чем образуются кристаллы оксиапатита?:

- а) органическими веществами;
- б) органическими и неорганическими веществами;
- в) фосфорными и углекислыми солями кальция;
- г) фосфорными и углекислыми солями калия.

6. Какой формы и длины кристаллы оксиапатита?:

- а) округлой, 150 нм.;
- б) овальной, 120 нм.;
- в) игольчатой, 150 нм.;
- г) звездчатой, 150 нм.

7. Что такое декальцинированная кость?:

- а) это кость, протравленная органическими кислотами;
- б) это кость, прокаленная на огне;
- в) это кость, протравленная неорганическими кислотами;
- г) это кость, выдержанная в органических или неорганических кислотах.

8. Почему кости старых людей более хрупкие и легко подвергаются переломам?:

- а) в связи с увеличением содержания неорганических солей;
- б) в связи с увеличением содержания органических соединений;
- в) в связи с увеличением содержания неорганических кислот;
- г) в связи с уменьшением содержания неорганических солей.

9. Как располагаются перекладины в губчатом промежуточном веществе?:

- а) по ходу кровеносных сосудов;
- б) в сторону наибольшего давления на кость;
- в) в различных направлениях, но толстые ориентированы в сторону наибольшего давления на кость.

10. Чем определяется направление пластинок в плотном промежуточном веществе?:

- а) расположением клеток;
- б) формой кости;
- в) направлением кровеносных сосудов;
- г) размерами кости.

11. Что такое остеон?:

- а) это костная клетка;

- б) это система наружных генеральных пластинок;
- в) это гаверсов канал с расположенными вокруг него расширяющимися кругами пластинками;
- г) это костная клетка с расположенными вокруг нее пластинками.

12. Какие пластинки называются вставочными?:

- а) которые располагаются вокруг гаверсова канала;
- б) которые располагаются с наружной поверхности кости;
- в) которые располагаются с внутренней поверхности кости;
- г) которые заполняют промежутки между остеонами.

13. В каком слое надкостницы проходят нервы и кровеносные сосуды?:

- а) в наружном;
- б) внутреннем;
- в) в наружном и внутреннем;
- г) в диафизе в наружном, в эпифизах во внутреннем.

14. Какие кости называются соединительнотканными?:

- а) развивающиеся из хряща;
- б) развивающиеся из эмбриональной соединительной ткани;
- в) развивающиеся из ретикулярной ткани;
- г) развивающиеся из мезенхимы и ретикулярной ткани.

15. Какие клетки участвуют в развитии костной ткани?:

- а) остециты;
- б) остеокласты;
- в) остеобласты;
- г) остециты и остеобласты.

16. Какие клетки принимают участие в разрушении костной ткани?:

- а) остеобласты;
- б) остеокласты;
- в) остециты;
- г) хондрокласты.

17. При недостатке какого вещества происходит сужение кровеносных сосудов и задержка роста кости?:

- а) кальция и фосфора;
- б) витамина Д;
- в) витамина А;
- г) витамина С.

## МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Мышечная ткань осуществляет двигательные процессы внутри организма. Например, передвижение крови в сосудах, пищи в кишечнике, перемещение организма или его частей в пространстве, выполнение механической работы, некоторые опорные функции (например, обеспечивающие устойчивость организма при различных его положениях). Вся эта многообразная деятельность мышечной ткани определяется основным ее свойством – сократимостью. Последняя зависит от наличия в ткани особых протоплазматических образований в виде тончайших нитей – миофибрилл, которые способны то укорачиваться и утолщаться, то удлиняться и утончаться.

Мышечную ткань делят на гладкую и поперечнополосатую. Они различаются по происхождению, структуре составляющих элементов и функциональным особенностям. Различия в структуре послужили основанием для названия: в гладкой мышечной ткани миофибриллы однородны, в то время как в поперечнополосатой мускулатуре они состоят из светлых и темных участков – дисков, различных по химическим и физическим свойствам. Правильное чередование дисков в смежных миофибриллах обуславливает общую поперечную исчерченность мышц.

*Гладкая мышечная ткань* у позвоночных входит в состав кожи и стенок внутренних органов: кишечника (начиная со средней части пищевода), мочеполовых выводных протоков, желез и сосудистой системы (кроме сердца). Гладкие мышцы характеризуются малой утомляемостью, но сокращения их медленны и длительны.

Из *поперечнополосатой мышечной ткани* построены мускулатура скелета, мышцы языка, глаз, глотки, верхней части пищевода, гортани. В противоположность гладким поперечнополосатые мышцы сокращаются быстро, энергично, но скорее утомляются.

Особое место занимает *сердечная мышца*. По часто формальному признаку – поперечной исчерченности составляющих ее миофибрилл – она относится к группе поперечнополосатых. Однако функциональные особенности, строение и происхождение отличают ее от обеих групп мышц. Таким образом, следует различать не только гладкую и поперечнополосатую мускулатуру, но и сердечную.

### Гладкая мышечная ткань

Структурным элементом гладкой мышечной ткани служит гладкомышечная клетка. Обычно она имеет длинную веретеновидную форму. Только в некоторых органах, например в стенке мочевого пузыря, эти клетки обладают отростками.

Гладкомышечные клетки небольшие: длина их колеблется от 60 до 250 мкм, при диаметре от 2 до 20 мкм. Однако в некоторых органах их длина не превышает 15 – 20 мкм, тогда как в стенке беременной матки достигает 500 мкм.

Гладкомышечная клетка содержит одно ядро. В веретеновидных клетках оно вытянутое, палочковидное и при их сокращении штопорообразно скручивается и укорачивается. Гладкомышечная клетка содержит все органоиды характерные для всех клеток. Цитоплазму заполняют миофибриллы, которые проходят вдоль клетки. Плазматическая мембрана гладкомышечной клетки построена по типу элементарной мембраны.

Клетки образуют пучки различной толщины. В пучке клетки располагаются так, что расширенная часть одной из них соприкасается с суженными частями соседних.

В пучках и между ними проходят тонкие прослойки соединительной ткани с большим количеством нежных коллагеновых и эластических волокон. Последние благодаря своим пружинящим свойствам способствуют возвращению в исходное положение растягивающихся мышечных пучков. По соединительной ткани проходят нервы и кровеносные сосуды.

Сокращение гладкомышечных клеток совершается ритмически и очень медленно. С этим и связана высокая сопротивляемость их утомлению.

Гладкая мышечная ткань развивается из мезенхимы. В той части мезенхимы, где она закладывается, клетки сильно вытягиваются и сближаются, располагаясь в одном направлении. Ядра тоже вытягиваются и принимают типичную для них палочковидную форму. С этого момента мезенхимная закладка уже ясно разделяется: одна ее часть состоит из удлинённых веретенообразных клеток – *миобластов*, которые превращаются в мышечные клетки, другая – развивается в межклеточные соединительнотканые прослойки. В миобластах начинается дифференцировка миофибрилл, количество которых возрастает до тех пор, пока они не заполнят всю цитоплазму. Увеличение мышечной закладки происходит за счет дифференцировки присоединяющихся мезенхимных клеток продолжающих размножаться.

При повреждении гладкая мускулатура может восстанавливаться. Новообразование клеток, по-видимому, происходит из недифференцированных соединительнотканых элементов – производных мезенхимы. В связи с этим можно считать, что всюду, где имеются малодифференцированные элементы соединительной ткани, возможно новообразование клеток гладкой мускулатуры.

### **Поперечнополосатая мышечная ткань**

Структурным элементом поперечнополосатых мышц служит уже не клетка, а волокно, которое легко можно изолировать при мацерации.

Волокно имеет форму цилиндра с ровной, гладкой поверхностью и с закругленными концами. В мышце волокна располагаются продольно, причем длина их различна и достигает в некоторых случаях 12,5 см. В коротких мышцах она совпадает с их длиной, в длинных же волокна обычно заканчиваются, не доходя до их конца. Толщина волокон колеблется от 10 до 100 мкм. Снаружи мышца покрыта *сарколеммой* (*sarcos* – мясо, *lemma* – оболочка). Плазматическая мембрана сарколеммы через определенные промежутки вдаётся в цитоплазму (саркоплазму) волокна, пересекая его. Образующаяся

таким образом система поперечных трубок получила название *T-системы*. Подобная структура способствует быстрому распространению импульса в мышечном волокне.

Основную массу мышечного волокна составляют миофибриллы, расположенные в цитоплазме, которая в мышечном волокне получила специальное название *саркоплазмы*. В волокне много ядер, число которых в зависимости от длины волокна доходит до нескольких десятков и даже сотен. Но, несмотря на это, общая масса ядер по сравнению с массой волокна невелика.

Ядра обычно овальной формы, иногда слегка вытянуты, с небольшим содержанием хроматина. В мышечных волокнах птиц, млекопитающих и человека ядра занимают периферическое положение. Что касается низших позвоночных и всех беспозвоночных, то у одних ядра лежат по всей толще волокна, у других занимают исключительно центральное положение.

При исследовании в электронном микроскопе в саркоплазме обнаружена хорошо развитая система трубочек и цистерн, ограниченных мембранами. По сходству строения с эндоплазматическим ретикуломом других клеток ее называют *саркоплазматическим ретикуломом*. В нем синтезируется гликоген и содержатся ионы кальция. Трубочки и цистерны ретикулула располагаются вдоль мышечного волокна в определенной связи с миофибриллами. В местах прохождения трубочек *T-системы* компоненты саркоплазматического ретикулула вступают с ними в тесный контакт, и возникает единая проводящая система.

В мышечном волокне обнаруживается большое количество митохондрий, называемых здесь *саркосомами*. Высокое содержание в них окислительных ферментов определяет важную роль саркосом, как и митохондрий других клеток, в окислительном обмене и образовании энергии. Саркосомы имеются в мышцах любого типа, но количество их различно: чем выше двигательная активность мышцы, тем интенсивнее в ней обмен веществ и тем больше саркосом.

В цитоплазме имеются различные включения. Особенно много гликогена – основного источника энергии при сокращении мышц. Обнаруживается также жир.

Наиболее важным в функциональном отношении структурным элементом служат миофибриллы, которые обуславливают сократимость. В поперечнополосатых мышцах в отличие от гладких они неоднородны. Строение поперечно-полосатых миофибрилл вы знаете из курса цитологии.

Строение скелетной мышцы. Так же как и сухожилие, поперечнополосатая скелетная мышца имеет сложное пучковое строение. Группы мышечных волокон объединяются в пучки сначала 1-го, а затем 2-го, 3-го и следующих порядков. Между пучками 1-го порядка находится рыхлая соединительная ткань, которая прочно связывает их между собой. Пучки 2-го и следующих порядков объединяются уже более плотными прослойками соединительной ткани, которая переходит в плотную оболочку, покрывающую всю мышцу в целом. По соединительной ткани проникают кровеносные сосуды, питающие мышцу, и нервы, которые передают раздражение. Таким образом,

мышца слагается из структурных элементов – мышечных волокон и соединительной ткани и имеет значение органа.

Соединение мышцы со скелетом осуществляется при помощи сухожилий.

Величина мышц постоянно изменяется. От упражнения они становятся толще. Тонкое гистологическое исследование показало, что при увеличении мышцы утолщаются отдельные мышечные волокна, но количество их остается то же. Если мышца не функционирует, например, при перерезке нерва, она делается тоньше и постепенно атрофируется вследствие истончения ее волокон. При временном прекращении работы мышца атрофируется частично, и работоспособность ее легко восстанавливается.

### **Развитие поперечнополосатых мышц**

Развитие поперечнополосатых мышц у разных животных протекает неодинаково. Однако источником их образования является один и тот же материал миотомов, и только некоторые мышцы головы, подобно гладким мышцам, образуются из мезенхимы.

Мышечные волокна формируются из миобластической ткани, в клетках которой – *миобластах* – происходит усиленное размножение ядер без деления цитоплазмы. В результате получается многоядерное волокно, а в его цитоплазме появляются миофибриллы, сначала однородные. Позднее в саркоплазме обнаруживаются тонкие перегородки, расположенные через определенные интервалы и перпендикулярно волокнам. Они развиваются в мезо- и телофрагмы. Затем уже начинается дифференцировка светлых и темных дисков в миофибриллах.

Первоначально миофибриллы лежат только в периферических участках развивающегося волокна; увеличиваясь в количестве, они заполняют все волокно. Ядра, располагающиеся сначала в центре, перемещаются затем на периферию. Так образуется типичное поперечнополосатое волокно. Врастающая между развивающимися волокнами соединительная ткань образует прослойки.

Регенерация поперечнополосатой мускулатуры протекает двумя способами: либо путем образования почки, либо путем дифференцировки специальных мышечных элементов, называемых миобластами.

В первом случае из саркоплазмы и ядер на конце поврежденного волокна образуется почка. Ядра в почке усиленно размножаются, почка увеличивается и врастает в очаг повреждения вместе с соединительной тканью. Постепенно в почке начинают дифференцироваться миофибриллы, которые соединяются с концами неразрушенных старых миофибрилл.

Во втором случае происходит образование миобластов из разрушающихся мышечных волокон. Миобласты путем деления ядер превращаются в многоядерные удлинённые образования. В последних начинается дифференцировка фибрилл, и они превращаются в типичные мышечные волокна, замещающие поврежденный участок.

Однако полная регенерация поперечнополосатых мышц происходит только у низших позвоночных – рыб и земноводных. У млекопитающих она хотя и наблюдается, но оказывается ограниченной.

### Строение сердечной мышечной ткани

По структуре сократительных элементов сердечная мышца сходна с поперечнополосатыми, хотя по своим физиологическим свойствам от них и отлична: она, как гладкая мускулатура, обладает свойством ритмического сокращения. Кроме того, сердечная мышца отличается и некоторыми особенностями строения. Ее своеобразная структура заключается в наличии так называемых *вставочных полосок*, идущих поперек мышечных волокон. Полоски эти проходят через группы миофибрилл на разном уровне, образуя своеобразную сетевую структуру. Долго оставался неясным и спорным вопрос о значении вставочных полосок. Он разрешен электронной микроскопией, установившей, что полоски образованы плазматическими мембранами двух смежных мышечных клеток, разделенных межклеточным пространством. Миофибриллы через этот слой не проходят, и нет никаких признаков их непрерывного перехода из одной клетки в другую. Таким образом, подтвердилось предположение о том, что территории, ограниченные вставочными полосками, представляют отдельные клетки.

В клетках сердечной мышцы млекопитающих имеется одно ядро в центре клетки, около него расположены элементы пластинчатого комплекса. Для этих клеток характерно высокое содержание саркоплазмы с большим количеством саркосом и гликогена, что связано с непрерывной активностью сердечной мышцы и интенсивностью протекающих в ней метаболических процессов.

### Тест

1. Какая мышечная ткань участвует в перемещении организма в пространстве?:

- а) гладкая;
- б) поперечнополосатая;
- в) сердечная;
- г) гладкая и поперечнополосатая.

2. Из каких источников развивается мышечная ткань?:

- а) эктодермы;
- б) энтодермы;
- в) мезодермы;
- г) склеротома.

3. Из какого эмбрионального зачатка развивается скелетная мышечная ткань?:

- а) из мезенхимы;
- б) из дерматома;

- в) из склеротома;
- г) из миотома.

4. Что входит в состав саркомера?:

- а) диск А и диск I;
- б) половина диска I, диск А и половина следующего диска I;
- в) диск А и половина диска I;
- г) диск I и половина диска А.

5. Какой белок входит в состав тонких миофиламентов?:

- а) актин;
- б) кератин;
- в) миозин;
- г) коллаген.

6. Какой белок входит в состав толстых миофиламентов?:

- а) коллаген;
- б) кератин;
- в) актин;
- г) миозин.

7. Какая ткань расположена между мышечными волокнами скелетной мускулатуры?:

- а) ретикулярная;
- б) рыхлая соединительная;
- в) плотная соединительная;
- г) сухожилия.

8. Какие органойды содержатся в клетках мышечной ткани?:

- а) тонофибриллы;
- б) нейрофибриллы;
- в) миофибриллы;
- г) реснички.

9. Чем отличается сердечная мышечная ткань от других мышечных тканей?:

- а) наличием миофибрилл;
- б) наличием общих органойдов;
- в) наличием вставочных пластинок;
- г) наличием гликогена.

10. Мышечная ткань характеризуется утомляемостью, медленными и длительными сокращениями. Какая это ткань?:

- а) поперечнополосатая;
- б) гладкая;



- в) сердечная;
- г) гладкая и сердечная.

11. Клетки какой мышечной ткани имеют одно ядро?:

- а) поперечнополосатой;
- б) поперечнополосатой и гладкой;
- в) поперечнополосатой и сердечной;
- г) гладкой и сердечной.

12. Что такое Т-система?:

- а) это эндоплазматическая сеть;
- б) это вставочные диски;
- в) это цитоплазматическая мембрана, пронизывающая цитоплазму;
- г) это пластинчатый комплекс.

13. За счет чего происходит регенерация поперечнополосатой мускулатуры?:

- а) образования почки и миобластов;
- б) образования миоцитов;
- в) за счет соединительной ткани;
- г) за счет миоцитов и миобластов.

## НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная система приспособливает действия всего организма как целостной системы к постоянно изменяющимся условиям среды. Через нервную систему устанавливается связь различных органов тела между собой.

Как мы уже знаем, способность отвечать на внешнее раздражение – одна из функций живого. Ответная реакция организма на внешнее раздражение, осуществляемая при помощи нервной системы, называется *рефлексом*. Путь, по которому проходит возбуждение, называется *дугой рефлекса*.

При помощи рефлексов происходит приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды.

Нервная система прошла длительную эволюцию в процессе филогенетического развития животных: одновременно с повышением их организации шло усложнение нервной системы и форм ответных реакций на воздействие внешней среды.

Первичные чувствительные клетки появляются в эктодерме и энтодерме кишечнополостных. Просто дифференцированные и рассеянные по всему телу, они образуют диффузную нервную систему.

Усложнение такой примитивной нервной системы шло в направлении концентрации нервных элементов в определенной части тела и привело к образованию нервных центров, которые у примитивно устроенных животных располагаются в нервных стволах.

В дальнейшей эволюции происходит скопление нервных клеток в нервных узлах (ганглиях), которые образуют цепочечную нервную систему беспозвоночных.

У хордовых развивается нервная трубка, которая состоит из головного и спинного мозга. Нервная система подразделяется на центральный отдел, включающий головной и спинной мозг и содержащий огромное количество нервных клеток разного типа, и на периферический отдел, в состав которого входят нервы и концевые аппараты. Небольшое количество нервных клеток скапливается в нервных узлах – ганглиях, которые находятся в разных частях тела и входят в периферический отдел нервной системы. Кроме того, нервную систему делят на соматическую, иннервирующую органы движения, и вегетативную, которая иннервирует все внутренние органы. Обе части неразрывно связаны в своей деятельности.

Нервная система состоит из элементов, приспособленных для восприятия нервных раздражений и их передачи в организме. Основным элементом ее служит нервная клетка – *нейрон*. Нейрон всегда обладает отростками, которые выполняют роль проводников возбуждения. При помощи отростков нейроны осуществляют связь между органами и центральной нервной системой. Кроме того, различают *нейроглию* – вспомогательную ткань опорного и трофического значения.

Нейрон – это сложно устроенная высокоспециализированная клетка, которая воспринимает раздражения, перерабатывает их и передает различным органам тела. Сложное функциональное значение нейрона обуславливает особенности его строения. В нем различают *тело* и отростки: *аксон* (axis – ось) и *дендриты* (dendron – дерево).

Тело нейрона содержит плазму, ядро, органоиды и специальные структуры, присущие только ему.

Аксон, или нейрит, бывает в клетке один. Он отличается большой длиной, которая измеряется сантиметрами и может достигнуть 1-1,5 м. Это тонкий отросток приблизительно одинаковой толщины на всем протяжении. От него отходят боковые отростки – коллатерали. Его конец распадается на короткие тонкие веточки.

Дендриты представляют собой менее длинные отростки, сильно ветвящиеся. Они продолжают тело нейрона и отходят от него широким, быстро сужающимся основанием. Число их бывает различно.

Морфологическая характеристика нейрона определяется прежде всего количеством отходящих от него отростков. По этому признаку различают нейроны: *мультиполярные* – с большим количеством отростков; *биполярные* – с двумя отростками; *униполярные* – с одним отростком. Униполярные и биполярные клетки обычно круглые или овальные, в то время как мультиполярные имеют неправильную многоугольную форму.

Мультиполярный нейрон имеет отростки, которые отходят в разные стороны, причем среди них всегда различают один аксон, остальные – дендриты. Последних может быть настолько много, что они по объему иногда в

несколько раз превышают объем тела нейрона. Примером типичной мультиполярной клетки может служить двигательный нейрон спинного мозга.

Биполярный нейрон обладает отростками, отходящими от его противоположных полюсов. По одному из этих отростков – дендриту – возбуждение проводится с периферии в клетку, а по другому – аксону – направляется в мозг. Примером биполярных нейронов могут служить чувствительные клетки в органах обоняния и в сетчатке глаза позвоночных, клетки Пуркине мозжечка и т.д.

Униполярный нейрон имеет всего лишь один отросток, который на некотором расстоянии от клетки распадается на две ветви. Одна из них направляется к какому-либо органу, а другая – в центральную нервную систему. При развитии нейрона закладываются два отростка, которые впоследствии срастаются своими основаниями, и первоначально биполярный нейрон превращается в ложноуниполярный. Эти нейроны характерны для спинальных ганглиев высших позвоночных.

Ядро в нервной клетке круглое или овальное и почти всегда занимает центральное положение. Особенность зрелых нервных клеток заключается в их неспособности к митотическому делению.

Органоиды в нейронах содержатся в большом количестве, что связано, по-видимому, с высокой активностью этих клеток. Из органоидов, общих для всех клеток, хорошо развит пластинчатый комплекс и большое количество митохондрий. В некоторых клетках мозжечка обнаруживаются центриоли, они отсутствуют в большинстве нейронов коры головного и спинного мозга, очевидно, в связи с их неспособностью к митотическому делению.

Из включений много гликогена и липидов. Специфическими образованиями нервной клетки являются тигроидное вещество и нейрофибриллы.

Тигроидное вещество, или вещество Ниссля находится в теле нервной клетки и в основаниях дендритов, в аксонах не обнаруживается. При исследовании в световом микроскопе тигроид выявляется в виде глыбок или зерен. Крупные глыбки придают цитоплазме пятнистый вид. С помощью электронного микроскопа установлено, что тигроидное вещество представляет собой мощно развитый эндоплазматический ретикулум такой же структуры, как и в других клетках. Ретикулум состоит из системы мембран, ограничивающих цистерны с большим количеством рибосом. Высокое содержание в них РНК обуславливает базофилию тигроида. В нем содержится и белок.

Тигроидное вещество – обязательное образование нервной клетки, легко меняющееся в зависимости от ее функционального состояния. Хорошо известно, что, например, при переутомлении нервной системы количество этого вещества резко уменьшается, причем сначала оно исчезает из дендритов, а затем из тела клетки. При особо сильном возбуждении нейрона тигроид может исчезнуть совсем. Закономерное уменьшение тигроида и изменение его положения в нервных клетках наблюдается также в результате патологических процессов. Это дает основание рассматривать количество тигроида, форму его глыбок, характер их расположения как показатели физиологического состояния нейрона.

Нейрофибриллы на гистологическом препарате имеют вид очень тонких нитей, расположенных в теле клетки и ее отростках. В живых клетках они трудноразличимы, и поэтому видимые в световом микроскопе фибриллярные структуры некоторые ученые рассматривали как артефакты гистологической обработки. Электронной микроскопией установлено, что фибриллярные элементы нервной клетки, аксона и дендритов состоят из трубочек диаметром 20-30 нм. Кроме того, обнаруживаются и более тонкие нити – нейрофиламенты – толщиной 10 нм. При фиксации нейротрубочки и нейрофиламенты, по-видимому, сливаются в пучки, на которых при импрегнации (специальная обработка коллоидным серебром) откладываются зерна серебра, и они легко обнаруживаются при исследовании в световом микроскопе в виде фибрилл. В теле нейрона и в дендритах нейрофибриллы образуют густую сеть. В аксоне они, переплетаясь между собой, вытягиваются по его длине.

Характер расположения нейрофибрилл в клетке иногда изменяется: вместо густой сети они образуют отдельные пучки. Возможно, что тот или иной порядок расположения связан с физиологическим состоянием клетки, хотя данных для решения этого вопроса очень мало. Известно, что в нейронах бешенных животных нейрофибриллы образуют пучки. Но такое же расположение этих нитей наблюдается и в нейронах животных, впадающих в зимнюю спячку. Поскольку животные, находящиеся в различных состояниях, имеют одинаковое распределение нейрофибрилл, постольку оно не может служить специфическим признаком, указывающим на определенное состояние нервной клетки.

### Нейроглия

В состав нервной системы входит, как уже указывалось, и вспомогательная ткань опорно-трофического значения, которая называется нейроглией. По морфологическим и физиологическим свойствам, а также по происхождению нейроглию делят на макроглию и микроглию.

**Макроглия**, как и вся нервная система, развивается из эктодермы. В состав макроглии входят астроглия, олигодендроглия и эпендима.

*Астроглию* образуют характерные звездчатые клетки – астроциты, небольшие по размерам, с длинными радиально расходящимися тонкими отростками. Ядро в них округлое, иногда овальное, для него характерно отсутствие ядрышка. В цитоплазме обнаруживаются органоиды, общие для всех клеток, но эндоплазматический ретикулум развит слабо.

Астроциты делятся на волокнистые и протоплазматические. В цитоплазме первых содержатся пучки фибрилл. Волокнистые астроциты свойственны белому веществу мозга, а протоплазматические – серому.

Астроциты располагаются очень густо, вследствие чего их отростки сильно переплетаются и образуют подобие нежного волокна, в котором лежат нейроны. Таким образом, астроциты имеют опорно-механическое значение. Но они выполняют и трофическую функцию, по ним к нейронам поступают питательные вещества.

*Олигодендроглия* образована мелкими клетками, которые в отличие от астроцитов характеризуются небольшим количеством коротких отростков. Клетки олигодендроглии располагаются близ тела нейрона и его отростков, образуя вокруг них плотные скопления. В них обнаружен хорошо развитый эндоплазматический ретикулум, что указывает на активный синтез клетками белков. Функции клеток олигодендроглии разнообразны: при их участии осуществляется питание нейронов, происходит синтез белковых и липидных веществ, существенна роль этих клеток в процессах восстановления нервов.

Клетки *эпендимы* выстилают канал спинного мозга и желудочки мозга. Эпендима хорошо развита у низших позвоночных и на ранних стадиях развития высших позвоночных. Составляющие эпендиму клетки обычно вытянутые, плотно прилежащие друг к другу. На поверхности клетки, обращенной в полость канала, имеются реснички. Эпендима составляет опорный остов нервной ткани.

*Микроглия* состоит из небольших круглых или слегка вытянутых клеток с короткими отростками. Эти клетки способны к активному перемещению и заглатыванию различных отмерших элементов и посторонних частичек, т.е. ведут себя как типичные фагоциты, выполняющие в нервной системе защитную функцию.

### **Нервные волокна**

Тела нервных клеток образуют серое вещество головного и спинного мозга, а также нервные ганглии позвоночных и беспозвоночных животных. Связь центральной нервной системы и ганглиев с органами осуществляется при помощи проводящих элементов – нервов, основу которых составляют нервные волокна. Главную часть нервного волокна образуют осевой цилиндр, представляющий собой аксон.

Осевой цилиндр обычно одет оболочками, которые в некоторых волокнах обуславливают их весьма сложное строение. Но вместе с тем бывают и голые осевые цилиндры. Среди оболочек особенно выделяется толстая мякотная оболочка. В зависимости от наличия или отсутствия ее нервные волокна делятся на *мякотные* и *безмякотные*.

Безмякотное нервное волокно, включает несколько осевых цилиндров окруженных *шванновскими клетками*. Миелина, входящего в состав мякотной оболочки, эти волокна не содержат. Осевые цилиндры волокна погружены как бы в желобок шванновской клетки, при этом ее цитоплазма и плазматическая мембрана охватывают осевой цилиндр и соединяются над ним. Вместе их срастания образуется двойная плазматическая мембрана – *мезаксон*. Аксон и окружающая его шванновская клетка – морфологически два самостоятельных образования, их мембраны разделены щелью шириной 10 – 15 нм. Однако физиологически они тесно связаны.

Шванновская клетка у высших позвоночных одноядерная, в ее цитоплазме обнаружены хорошо развитые компоненты гранулярного эндоплазматического ретикулума, мембраны пластинчатого комплекса и большое количество митохондрий. Наличие этих органоидов указывает на высокую актив-

ность этих клеток. Последнее имеет большое значение в отношениях между безмякотными волокнами и шванновскими клетками, которые на всем протяжении окутывают волокно, препятствуя его соприкосновению с окружающей средой.

Мякотное нервное волокно периферической нервной системы состоит из одного осевого цилиндра и расположенных вокруг него шванновских клеток. Характерная особенность этих волокон заключается в наличии в них сильно преломляющего свет липоидного вещества – *миелина*, который образует вокруг осевого цилиндра мякотную – миелиновую – оболочку.

Миелиновая оболочка примыкает непосредственно к осевому цилиндру и окружает его как чехликом. Предполагается, что она выполняет роль изолятора. Этим объясняется большая скорость проведения нервных импульсов миелинизированными нервными волокнами. Через определенные промежутки миелиновая оболочка прерывается, обуславливая образование сегментов. Места перерывов называются *перехватами Ранвье*. Перехват Ранвье образуется в месте соединений шванновских клеток, в котором отсутствует миелин. Каждый миелиновый сегмент пересекается воронкообразными щелями, идущими в косом направлении от наружной поверхности оболочки к внутренней. Они называются *шмидтлантермановскими насечками*. В зависимости от длины миелинового сегмента количество шмидтлантермановских насечек бывает различным. Миелиновая оболочка состоит из концентрически расположенных липоидных и белковых слоев.

Мякотные нервные волокна, так же как и безмякотные, встречаются и в центральной нервной системе, и в периферической.

В нерве может быть множество волокон только мякотных или, наоборот, только безмякотных. Есть нервы, в состав которых входят и те и другие. Весь нерв в целом покрыт соединительной оболочкой, внутри нерва соединительная ткань образует прослойки.

### **Соединение нейронов между собой**

Нейроны, рассмотренные нами как отдельные единицы нервной системы, функционируют не изолированно. Они соединяются между собой и образуют единую систему, которая передает возбуждение от рецепторов в центральную нервную систему и из нее в различные органы.

В настоящее время установлено, что передача нервных импульсов осуществляется при контакте нейронов через синапсы. Следовательно, общее признание получила нейронная теория.

Специализированные зоны контакта как нейронов между собой, так и нейронов с клетками исполнительных органов получили название *синапсов* (*sinapsis* – соединение). В месте контакта нейронов между собой или с другими клетками плазматические мембраны контактирующих клеток разделены реально существующим пространством – синаптической щелью – шириной 20-30 нм. В световом микроскопе она не видна. Одна мембрана, граничащая с синаптической щелью, называется пресинаптической, другая – постсинаптической. При образовании синапса концевой участок аксона на неко-

тором расстоянии от иннервируемой клетки теряет миелин и расширяется в пресинаптический мешочек. Мешочек содержит синаптические пузырьки диаметром 30-50 нм и митохондрии. Таково субмикроскопическое строение пресинаптической части синапса. Другая его часть – постсинаптическая – ни пузырьков, ни митохондрий не содержит. Такая структура синапсов соответствует данным физиологических наблюдений об одностороннем характере проведения возбуждения между нейронами.

Передача возбуждения в синапсах связана с выделением особого химического вещества – медиатора. Оно накапливается только в пресинаптических пузырьках и освобождается в достаточном количестве при стимуляции пресинаптического аксона. Медиаторы выходят из пузырьков в синаптическую щель, и быстро диффундирует к постсинаптической мембране, вступая в контакт с ее компонентами. Медиаторы осуществляют передачу импульса с нейрона на нейрон, с нейрона на мышечные элементы или секреторные клетки.

### **Концевые нервные аппараты**

Связь нейронов с различными тканями и органами устанавливается при помощи нервных волокон, которые образуют в них концевые нервные аппараты или нервные окончания.

Нервный процесс в периферических органах и тканях состоит, с одной стороны, из восприятия концевым аппаратом раздражения, которое вызывается воздействием на него различных видов энергии: световой, механической, тепловой и др. С другой стороны, нервный процесс проявляется в передаче вызванного раздражением процесса возбуждения в центральную нервную систему, а из нее в разные органы, которые тем или иным образом отвечают на внешние раздражения. Эти ответные реакции могут быть двигательными или секреторными.

Приспособления, которые воспринимают раздражение, называются *рецепторными аппаратами* или чувствительными нервными окончаниями, а нервы, проводящие возбуждение, – чувствительными. Реализация нервных импульсов осуществляется *эффекторными аппаратами* (двигательными нервными окончаниями), а проведение возбуждения к ним происходит по двигательным нервам.

Концевые нервные аппараты представляют сложные образования: в их состав входят не только нервные волокна, но также и ткани, в которых они оканчиваются. Структура концевых аппаратов очень разнообразна, так как меняется в зависимости от ткани, в которой они находятся.

Эффекторный аппарат может быть рассмотрен на примере двигательной бляшки. В ее образовании участвуют волокно поперечнополосатой мышцы и разветвления в нем осевого цилиндра мякотного нервного волокна, которое здесь теряет миелин. Для двигательной бляшки характерно отчетливое разграничение нервной и мышечной частей. Разветвления аксона в местах соприкосновения с мышечным волокном погружаются в углубления, образованные сарколеммой. Между плазмой аксона и саркоплазмой имеется

разграничительная мембрана сложного субмикроскопического строения. Она состоит из плазматической мембраны нервных окончаний и сарколеммы, разделенных промежуточным слоем. В концевых нервных разветвлениях обнаруживается скопление митохондрий и мелких пузырьков, аналогичных синаптическим. Наличие их указывает на несомненное сходство структуры двигательной бляшки со структурой синапса. Плазматическая мембрана разветвлений аксона и сарколемма представляют соответственно пресинаптическую и постсинаптическую мембраны, разделенные, как и в синапсе, синаптической щелью.

В гладких мышцах двигательная иннервация осуществляется безмякотными нервными волокнами. Разветвления последних оканчиваются утолщениями на мышечной клетке (на уровне ядра), но внутрь ее не проникают.

Рецепторные аппараты, воспринимающие раздражения, расположены в поперечнополосатой мускулатуре, коже, во всех органах тела. Концевые разветвления нервных волокон могут быть или свободными, или инкапсулированными, т.е. заключенными в особые соединительнотканые капсулы.

Чувствительные концевые аппараты в поперечнополосатой мышце представлены так называемыми мышечными веретенами. В их состав обычно входит несколько мышечных волокон, которые окружаются соединительнотканной капсулой. Врастающие под нее нервные волокна теряют мякотную оболочку, сильно разветвляются и густой сетью окружают мышечные волокна. В чувствительных аппаратах концевых расширений выявлено образование с высоким содержанием в них митохондрий и мелких пузырьков. Плазматическая мембрана аксона тесно соприкасается с сарколеммой, но никакого слияния аксоплазмы с саркоплазмой не происходит. Таким образом, и в структуре чувствительного концевого аппарата обнаруживаются черты сходства со структурой синапса.

Инкапсулированные концевые аппараты, которые встречаются в глубоких слоях кожи и в соединительнотканых оболочках внутренних органов, например в плевре, брыжейке, связках, называются тельцами Фатер – Пачини.

Фатер-пачиниево тельце состоит из чувствительного нервного окончания и большого количества цилиндрических пластинок. В наружной части тельца – капсуле – они расположены концентрически, во внутренней – колбе – билатерально. Пластины, как предполагают, соединительнотканного происхождения. Чувствительное нервное волокно, приближаясь к капсуле, теряет свои оболочки и входит в колбу в виде голого осевого цилиндра. В месте контакта осевого цилиндра с внутренней пластинкой колбы обнаружено концевое расширение с многочисленными пузырьками, около 50 нм в диаметре, и митохондриями.

Кроме фатер-пачиниевых телец, к инкапсулированным окончаниям относятся и другие аппараты, которые в некоторых тканях достигают еще более сложного строения.



## **Рефлекторная дуга**

Рассмотренные тканевые элементы нервной системы обуславливают сложную деятельность организма. Они образуют нейронные связи, благодаря которым осуществляется рефлекс – ответная реакция организма на внешнее раздражение. Простейший рефлекс осуществляется в аппарате спинного мозга без участия головного. Реакция начинается с раздражения чувствительного нервного окончания на периферии и возникновения в нем возбуждения, которое и передается в спинной мозг, где перерабатывается в двигательный импульс, направляемый к мышце или железе.

Простейший рефлекс осуществляется при участии трех типов нейронов: чувствительных, связующих и моторных.

Чувствительные нейроны, воспринимающие раздражение, находятся у высших позвоночных и человека в спинальных ганглиях, или узлах, располагающихся по обеим сторонам спинного мозга. Строму узлов составляет соединительная ткань, в которой группами размещаются чувствительные униполярные клетки. Единственный отросток, представляющий Т-образный вырост их тела, разветвляется на два отростка. Один из них, более длинный, направляется по спинномозговому нерву на периферию. Здесь он заканчивается чувствительным концевым аппаратом, который воспринимает раздражение. Другой отросток, более короткий, входит в спинной мозг и служит проводником в него возбуждения от чувствительного концевого аппарата. В белом веществе этот центральный отросток разветвляется, причем одна его ветвь направляется вверх, в другая – вниз. Пройдя некоторое расстояние, обе ветви входят в серое вещество и заканчиваются на телах нейронов, называемых связующими, вставочными или промежуточными.

Связующие нейроны – это небольшие мультиполярные клетки со сравнительно короткими и малоразветвленными дендритами. Их единственный аксон выходит в белое вещество и разделяется здесь на две ветви, одна из которых направляется вверх, а другая – вниз. В выше- и нижележащих отделах спинного мозга они опять заходят в серое вещество и вступают в контакт с двигательными, или моторными, нейронами.

Моторные нейроны располагаются в передних рогах серого вещества отдельными группами, которые называются ядрами. Это самые крупные клетки спинного мозга. Они принадлежат к мультиполярным и, в противоположность связующим, отличаются сильно разветвленными дендритами. Их аксон выходит из спинного мозга по переднему корешку и направляется к мышце. Следовательно, двигательный импульс по волокнам этих клеток попадает к исполнительному органу, который и совершает работу. На этом заканчивается путь того чувствительно импульса, который возникает в рецепторе.

## **Развитие и регенерация элементов нервной системы**

Нервная система развивается из эктодермы. На ранних стадиях развития стенка нервной трубки состоит из одного слоя цилиндрических клеток, границы которых видны довольно отчетливо. Вскоре, однако, вследствие

усиленного размножения клеток стенка становится многослойной. Границы клеток при этом исчезают, и образуется многоядерный синцитий. Внутренняя часть его называется эпендимой. Для нее характерно более или менее радиальное расположение удлинённых ядер. Последние усиленно делятся, и часть их перемещается в толщу боковых стенок нервной трубки. Здесь начинается дифференцировка нейрального синцития на первичные нервные клетки – *нейробласты* и первичные клетки нейроглии – *спонгиобласты*.

Нейробласты имеют круглую или грушевидную форму. Первые признаки их дифференцировки выражаются в образовании фибрилл, с момента появления которых уже можно говорить о формировании специальных нервных клеток. Одновременно с дифференцировкой фибрилл развиваются отростки.

Закладка аксона появляется в виде небольшого булавовидного выроста, который довольно быстро растёт. Дендриты обычно закладываются немного позднее и, не вырастая сильно в длину, начинают ветвиться около тела клетки. С образованием отростков нейробласт превращается в нейрон с одним аксоном и разным количеством дендритов.

Дендриты остаются короткими отростками, в структуре которых с момента их закладки существенных изменений не происходит. Аксон, который в дальнейшем принимает участие в образовании нервного волокна, на первых стадиях развития представлен только осевым цилиндром, лишенным оболочек. Таким он остается недолго: его окружают со всех сторон клетки, выселяющиеся из нервной трубки и превращающиеся в шванновские клетки. При развитии мякотного волокна из плазматических мембран шванновских клеток начинается образование миелиновых пластинок, окружающих аксон.

Спонгиобласты идут на образование макроглии. Одна часть этих клеток остается в эпидерме и дает выстилку спинномозгового канала, другая – дифференцируется в многоотростчатые астроциты, которые составляют синцитиальную строму мозга.

У высших животных все нейробласты, появляющиеся в нервной закладке, превращаются в нейроны – высокоспециализированные клетки. Восстановление утраченных нейронов в центральной нервной системе неизвестно. Однако некоторые специализированные элементы обладают частичной восстановительной способностью. Например, отростки нейронов способны восстанавливаться после повреждения.

Что касается нейроглии, то она и во взрослом состоянии содержит малодифференцированные клетки, способные к размножению и развитию в течение всей жизни.

### Тест

1. Из каких эмбриональных источников развивается нервная ткань?:
  - а) энтодермы;
  - б) мезодермы;
  - в) мезенхимы;
  - г) эктодермы.

2. Сколько отростков имеет униполярный нейрон?:
- а) один;
  - б) два;
  - в) много;
  - г) не имеет отростков.
3. Какие типы нейронов наиболее распространены у млекопитающих?:
- а) униполярные;
  - б) биполярные;
  - в) мультиполярные;
  - г) псевдоуниполярные.
4. Где локализуется тигроидное вещество в нервной клетке?:
- а) в аксонах и дендритах;
  - б) в теле клетки и у основания дендритов;
  - в) в основаниях дендритов;
  - г) в теле клетки и в основании аксона.
5. Какой структурой образовано тигроидное вещество?:
- а) пластинчатым комплексом;
  - б) скоплением рибосом;
  - в) гранулярной эндоплазматической сетью;
  - г) скоплением лизосом.
6. Какими структурами клетки образованы нейрофибриллы?:
- а) диктиосомами пластинчатого комплекса;
  - б) нейрофиламентами;
  - в) тонофиламентами;
  - г) лизосомами.
7. как располагаются нейрофибриллы в теле нервной клетки у здорового организма?:
- а) пучками в одном направлении;
  - б) пучками в разных направлениях;
  - в) беспорядочно;
  - г) упорядоченно.
8. Каковы источники развития макроглии?:
- а) энтодерма;
  - б) париетальный листок спланхнотома;
  - в) эктодерма;
  - г) висцеральный листок спланхнотома.
9. Каковы источники развития микроглии?:
- а) энтодерма;

- б) эктодерма;
- в) париетальный листок мезодермы;
- г) мезенхима;
- д) висцеральный листок мезодермы.

10. Чем отличается мякотное нервное волокно от безмякотного?:

- а) отсутствием миелина;
- б) наличием шванновских клеток;
- в) наличием миелина;
- г) наличием нескольких осевых цилиндров.

11. Сколько осевых цилиндров содержится в мякотном нервном волокне?:

- а) два;
- б) много;
- в) один;
- г) три.

12. Какую роль выполняет миелиновая оболочка?:

- а) проводит нервный импульс;
- б) выполняет роль изолятора;
- в) защищает осевой цилиндр;
- г) замедляет проведение нервного импульса.

13. сколько осевых цилиндров содержится в безмякотном нервном волокне?:

- а) один;
- б) много;
- в) вообще нет.

14. Где локализованы митохондрии в синапсе?:

- а) в пресинаптической мешочке;
- б) в постсинаптической мешочке;
- в) в пре- и постсинаптической мешочках;
- г) в синаптической щели.

15. Каким химическим веществом передается возбуждение в синапсе?:

- а) ферментом;
- б) медиатором;
- в) гормоном;
- г) гормоном и медиатором.

16. Сколько типов нейронов принимает участие в простой рефлекторной дуге?:

- а) два;

- б) четыре;
- в) три;
- г) один.

17. Где в спинном мозге локализуются двигательные нейроны?:

- а) в задних рогах серого вещества;
- б) в передних рогах серого вещества;
- в) в столбах белого вещества.

Репозиторий ВГУ

## 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 строме 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 эвглени зеленой?

**Задача 10.** Сколько микротрубочек содержит аксонема жгутика эвглени зеленой?

**Задача 11.** Какие органоиды специального назначения характерны для клетки инфузории-туфельки?

**Задача 12.** Какие органоиды специального назначения характерны для клетки эвглени 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 диплотене 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?

Репозиторий ВГУ



## 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. Тонофибриллы 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.
59. Предмет и методы гистологии. Связь гистологии с другими дисциплинами. Основные этапы развития гистологии.
60. Определение ткани. Тканевые структуры и их компоненты.
61. Общая характеристика эпителиальных тканей (строение, функции, происхождение).
62. Типы эпителиальных тканей и их морфофизиологическая классификация.
63. Роговые образования кожи.
64. Филогенетическая классификация эпителиальных тканей.
65. Функциональная классификация эпителиальных тканей.
66. Железистый эпителий. Классификация желез. Типы секреции.
67. Виды соединительных тканей и их общая характеристика.
68. Общая характеристика крови. Плазма крови и ее значение.
69. Строение и функции эритроцитов и тромбоцитов.
70. Лейкоциты, их строение и функции.
71. Классификация лейкоцитов. Характеристика гранулоцитов.
72. Строение и функции агранулоцитов.
73. Эмбриональное кроветворение.
74. Кроветворение во взрослом состоянии. Теории кроветворения.

75. Собственно-соединительная ткань. Общая характеристика и функции.
76. Строение и функции рыхлой соединительной ткани.
77. Ретикулярная ткань. Эндотелий.
78. Плотная соединительная ткань коллагенового типа.
79. Плотная соединительная ткань эластического типа.
80. Общая характеристика хрящевой ткани. Строение гиалинового хряща.
81. Строение волокнистого и эластического хрящей.
82. Общая характеристика костной ткани. Грубоволокнистая костная ткань.
83. Пластинчатая костная ткань. Строение и функции. Надкостница и ее значение.
84. Надкостница и ее строение.
85. Развитие кости из мезенхимы.
86. Развитие кости на месте хряща. Регенерация кости.
87. Общая характеристика и классификация мышечной ткани.
88. Гладкая мышечная ткань. Ее морфология и функции.
89. Поперечно-полосатая мышечная ткань. Строение и функции.
90. Морфологические и функциональные особенности сердечной мышечной ткани.
91. Общая характеристика нервной ткани. Нейроны и их классификация.
92. Строение мякотных и безмякотных нервных волокон.
93. Строение рефлекторной дуги.
94. Нейроглия. Классификация, строение и функции.
95. Соединение нейронов между собой.
96. Строение концевых нервных аппаратов.
97. Развитие и регенерация элементов нервной системы.

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Трошин А.С. и др. Цитология. – М.: Просвещение, 1970.
2. Ченцов Ю.С. Общая цитология. – М.: Изд. МГУ, 1984, 1995.
3. Захарин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии. – Л.: Изд. 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. БГУ, 2003.
6. Мануилова Н.А. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1973.
7. Антипчук Ю.П. Гистология с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1973.
8. Рябов К.П. Гистология с основами эмбриологии. – Мн.: Вышэйшая школа, 1990.
9. Коханская С.П. Цитология. УМК. – Витебск. – Изд-во ВГУ, 2007
10. Лешко А.А., Лешко Г.А. Общая гистология с основами эмбриологии. УМК. – Витебск. – Изд-во ВГУ, 2008
11. Кирпичникова Е.С., Левинсон Л.Б. Практикум по общей гистологии. – М., 1962.
12. Новиков А.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. – М.: Просвещение, 1984.
13. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. – М.: Медицина, 1970.
14. 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.
10. Гистология. Под ред. В.Г. Елисеева, проф. Ю.И. Афанасьева, проф. Ю.Н. Копаева, проф. Н.А. Юриной. – М., 1972.
11. Кнорре А.Г. Краткий очерк эмбриологии человека. – Л., 1967.
12. Кацнельсон З.С., Рихтер И.Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. – М., 1963.
13. Фалин Л.И. Атлас микрофотографий по нормальной гистологии и эмбриологии. – М., 1957.
14. Алов И.А., Брауде А.И., Аспиз М.Е. Основы функциональной морфологии клетки. – М., 1969.

Репозиторий ВГУ

## СОДЕРЖАНИЕ

Вступление.....	
Примерный план лекций и лабораторных занятий.....	
Введение в цитологию.....	
Наружная цитоплазматическая мембрана.....	
Гиалоплазма. Общие органоиды клетки.....	
Органоиды специального назначения.....	
Непостоянные включения в клетке.....	
Строение и функции ядра.....	
Хромосомы.....	
Деление клеток.....	
Дифференциация клеток.....	
Физиология клетки.....	
Предмет и методы гистологии. Краткие исторические данные.....	
Общая характеристика тканей. Эпителиальная ткань.....	
Общая характеристика соединительных тканей. Кровь и лимфа.....	
Собственно соединительная ткань.....	
Хрящевая ткань.....	
Костная ткань.....	
Мышечная ткань.....	
Нервная ткань.....	
Задачи по цитологии.....	
Вопросы к экзамену.....	
Список литературы.....	